



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
DEPARTAMENTO DE SISTEMÁTICA E ECOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS
BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

**Aspectos ecológicos e biologia reprodutiva de dois bivalves invasores
em habitats costeiros no Nordeste brasileiro**

Romilda Narciza Mendonça de Queiroz

João Pessoa, PB

Agosto de 2020

ROMILDA NARCIZA MENDONÇA DE QUEIROZ

**Aspectos ecológicos e biologia reprodutiva de dois bivalves invasores
em habitats costeiros no Nordeste brasileiro**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa
de Pós-Graduação em Ciências Biológicas
(Zoologia) da Universidade Federal da
Paraíba

Orientadora: Profa. Dra. Thelma Lúcia
Pereira Dias.

Segunda orientadora: Profa. Patrícia
Mirella da Silva Scardua

João Pessoa, PB
Agosto de 2020

Catálogo na publicação
Seção de Catalogação e Classificação

Q3a Queiroz, Romilda Narciza Mendonça de.
Aspectos ecológicos e biologia reprodutiva de dois bivalves invasores em habitats costeiros no Nordeste brasileiro / Romilda Narciza Mendonça de Queiroz. - João Pessoa, 2020.
81 f. : il.

Orientação: Thelma Lúcia Pereira Dias.
Coorientação: Patricia Mirella da Silva.
Tese (Doutorado) - UFPB/CCEN.

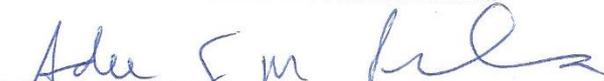
1. espécies invasoras. 2. distribuição. 3. biologia reprodutiva. 4. costa Nordeste. I. Thelma Lúcia Pereira Dias. II. Patricia Mirella da Silva. III. Título.

UFPB/BC

ROMILDA NARCIZA MENDONÇA DE QUEIROZ**Aspectos ecológicos e biologia reprodutiva de dois bivalves invasores em habitats costeiros no Nordeste brasileiro**Aprovada em: 27/08 / 2019**BANCA EXAMINADORA**

Profa. Dra. Thelma Lúcia Pereira Dias (Orientadora)
Universidade Estadual da Paraíba

Profa. Dra. Patrícia Mirella da Silva Scardua (2ª Orientadora)
Universidade Federal da Paraíba



Prof. Dr. Andre Luiz Machado Pessanha (Titular externo)
Universidade Estadual da Paraíba

Profa. Dra. Tacyana Pereira Ribeiro de Oliveira (Titular externo)
Universidade Estadual da Paraíba



Prof. Dr. Miodeli Nogueira Junior (Titular interno)
Universidade Federal da Paraíba

Prof. Dr. Luis Fernando Marques (Titular interno)
Universidade Federal da Paraíba

Prof. Dr. Ricardo de Souza Rosa (Suplente)
Universidade Federal da Paraíba

Prof. Dr. José Roberto Botelho de Souza (Suplente)
Universidade Federal de Pernambuco

AGRADECIMENTOS

A Deus, que tem me abençoado com tantas oportunidades e me dado força e paciência para enfrentar as dificuldades e continuar na pesquisa.

Aos meus pais, Maria Célia e Romildo, pela dedicação e apoio em todas as minhas escolhas, e pela paciência com minhas ausências nestes quatro anos. Ao meu irmão Érico, pelo apoio e torcida desde sempre.

Ao meu noivo, Adriano, por me ajudar em análises estatísticas e edição de figuras, além de estar sempre ao meu lado me apoiando, e me ajudando principalmente nos momentos de cansaço e saturação.

A Thelma, que tem me orientado desde a Graduação, agradeço por tudo que aprendi com você durante esses quase 10 anos de pesquisa e convivência. Com você eu tive a oportunidade de conhecer e gostar da vida marinha.

A Mirella, minha segunda orientadora, que se tornou uma pessoa muito importante em meu Doutorado. Mirella seu apoio foi muito importante...não somente disponibilizando laboratório e equipamentos para a etapa de biologia reprodutiva, mas por seu empenho em me ajudar, ensinar e orientar.

A Luis Carlos (Pop), que tem me auxiliado em campo desde a Graduação.

Às meninas do Laboratório de Ecologia marinha da UEPB (LbMar/UEPB), que me ajudaram nas coletas, triagens e identificações, Letícia, Carol, Lívia, Anna Vitória, Thayse e Ana Claudia.

Ao pessoal do Laboratório de Imunologia e Patologia de Invertebrados(LAPIBI/UFPB), que me acolheu e com quem fiquei boa parte do meu doutorado. Especialmente a Fernando que me auxiliou ensinando as técnicas de histologia; e a Raniele, Mauricélio, Rubens, Pedro e Lucemberg, que me ajudaram na preparação das lâminas...sem vocês teria sido mais difícil.

Aos meus colegas e amigos Tony e Ellori, por me auxiliarem nas coletas do trabalho de biologia reprodutiva. Ao meu amigo Bruno Halluan, que me auxiliou em algumas coletas e sempre me apoiando.

Ao prof. Luis Fernando e ao pessoal do Laboratório de Biologia Celular e do Desenvolvimento (LABID/UFPB), por disponibilizar o microscópio e auxiliar nas fotografias das lâminas.

A professora Joseline Molozzi, pelas contribuições dadas durante a qualificação.

Agradeço a banca, aos professores André, Tacyana, Miodeli e Luis Fernando, por aceitarem meu convite e dar contribuições para este trabalho. Aos suplentes professores Ricardo e José Roberto também, agradeço pela contribuição.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) (PPGCB/UFPB).

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da UEPB (PPGEC/UEPB), pelo apoio logístico durante algumas coletas.

Agradeço a Padi Foundation, pelos dois financiamentos concedidos.

A comunidade do Porto do Capim, que tive a oportunidade de conhecer um pouco durante um ano de coletas.

Aos amigos e colegas da Pós-graduação, que pude compartilhar bons momentos, Ruth, Higor, Adonias, Tainá, Rafaela, Diego e João.

A todos os amigos e pessoas que contribuíram e me apoiaram de alguma forma.

RESUMO

As bioinvasões tem causado grandes impactos econômicos e em ecossistemas, prejudicando espécies nativas e alterando as cadeias alimentares. Diante disto, é importante conhecer melhor a ecologia, biologia e fatores que favorecem estas espécies invasoras. Neste sentido, este estudo teve o objetivo de analisar os aspectos ecológicos e o ciclo reprodutivo dos bivalves invasores *Mytilopsis sallei* e *Isognomon bicolor*, além de avaliar fatores ambientais que podem estar favorecendo o estabelecimento e crescimento deles em ecossistemas costeiros no Nordeste do Brasil. O primeiro capítulo traz um estudo no qual foi avaliada a abundância e distribuição de *M. sallei* no estuário do Rio Paraíba, localizado na Paraíba. A amostragem foi realizada em seis estações amostrais ao longo do estuário, abrangendo um amplo espectro de salinidades, da montante a jusante do rio. Os resultados mostraram que *M. sallei* foi a espécie bentônica dominante neste estuário, embora não tenha distribuição ampla, ocorrendo apenas em uma estação, a mais distante da foz do rio e a mais poluída. Esta estação também foi a que apresentou as menores salinidades, que foi um fator abiótico que controu a distribuição de *M. sallei* no estuário. O principal microhabitat para *M. sallei* foram as raízes do tipo pneumatóforo de árvores de mangue e madeira em decomposição, que foram compartilhadas por outras espécies com comportamentos e perfis de tolerância semelhantes. No segundo capítulo é apresentado o estudo da biologia reprodutiva dos bivalves invasores *Mytilopsis sallei* e *Isognomon bicolor*. Para isso os bivalves foram coletados mensalmente de junho de 2016 a maio de 2017, sendo o *M. sallei* obtido no estuário do Rio Sanhauá e o *I. bicolor* na praia de Jacarapé, localizados também na Paraíba. Os bivalves coletados foram submetidos aos procedimentos de preparação de lâminas histológicas, para identificação dos estádios de desenvolvimento da gônada e análise de diversos parâmetros reprodutivos. Nas duas espécies predominaram indivíduos em desova e maduros praticamente nos 12 meses estudados. *Mytilopsis sallei* apresentou mais de 50% dos indivíduos em desova na maioria dos meses, havendo gametogênese principalmente no período de maior precipitação média. *Isognomon bicolor* teve indivíduos maduros (cerca de 40%) e em desova (mais de 40%) em todos os meses do ano, mas teve a maior concentração de indivíduos maduros nos meses de maior precipitação. Os resultados obtidos dos aspectos reprodutivos estudados confirmam o grande potencial invasor das duas espécies.

Palavras chave: espécies invasoras, distribuição, biologia reprodutiva, costa Nordeste.

ABSTRACT

The bioinvasões has caused great economic impacts and in ecosystems, harming native species and altering the food chain. Given this, it is important to know better the ecology, biology and factors that favor these invasive species. In this sense, this study aimed to analyze the ecological aspects and the reproductive cycle of the invasive bivalves *Mytilopsis sallei* and *Isognomon bicolor*, in addition to assessing environmental factors that may be favoring their establishment and growth in coastal ecosystems in Northeastern Brazil. The first chapter presents a study in which the abundance and distribution of *M. sallei* in the Paraíba River estuary, located in Paraíba, was evaluated. Sampling was conducted in six sampling stations along the estuary, covering a wide range of salinities, from upstream to downstream of the river. The results showed that *M. sallei* was the most abundant benthic species in this estuary, although it does not have a wide distribution, occurring only in one season, the furthest from the river mouth and the most polluted. This station was also the one with the lowest salinities, which was an abiotic factor that prevented the distribution of *M. sallei* in the estuary. The main microhabitat for *M. sallei* was the pneumatophore type roots of mangrove trees and decomposing wood, which were shared by other species with similar behaviors and tolerance profiles. In the second chapter, the study of the reproductive biology of the invasive bivalves *Mytilopsis sallei* and *Isognomon bicolor* is presented. For this purpose, the bivalves were collected monthly from June 2016 to May 2017, with *M. sallei* obtained from the estuary of the Rio Sanhauá and *I. bicolor* at Jacarapé beach, also located in Paraíba. The collected bivalves were submitted to histological slide preparation procedures to identify the stages of development of the gonad and analyze various reproductive parameters. In both species, spawning and mature individuals predominated in the 12 months studied. *Mytilopsis sallei* presented more than 50% of the spawning individuals in most months, with gametogenesis mainly in the period of greatest average precipitation. *Isognomon bicolor* had mature (about 40%) and spawning (more than 40%) individuals in all months of the year, but had the highest concentration of mature individuals in the months of greatest precipitation. The results obtained from the reproductive aspects studied confirm the great invasive potential of the two species.

Keywords: invasive species, distribution, reproductive biology, Northeastern coast.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	17
1.1. Bioinvasões e suas consequências	17
1.2. Padrões ecológicos e biologia reprodutiva em espécies invasoras	18
1.3. Histórico de invasão e estudos acerca do bivalve <i>Mytilopsis sallei</i>	20
1.4. Histórico de invasão e estudos acerca do bivalve <i>Isognomon bicolor</i>	22
2. OBJETIVOS	31
2.1. Objetivo geral	31
2.2. Objetivos específicos	31
CAPÍTULO I - The exotic species <i>Mytilopsis sallei</i> (Bivalvia: Dreissenidae) in Brazilian Coast: abundance, microhabitat distribution and spatial relation with native species	32
1. Introduction.....	34
2. Methods.....	35
2.1 Study area.....	35
2.2 Data sampling.....	37
2.3 Statistical analysis.....	38
3. Results.....	39
4. Discussion.....	45
5. References.....	49
CAPÍTULO II - Biologia reprodutiva dos bivalves exóticos <i>Mytilopsis sallei</i> (Bivalvia: Dreissenidae) e <i>Isognomon bicolor</i> (Bivalvia: Pteriidae) do litoral do Nordeste do Brasil	56
1. Introdução.....	58
2. Material e Métodos.....	59
2.1 Área de estudo e desenho experimental.....	59
2.2 Análises histológicas.....	60
2.3 Análises estatísticas.....	61
3. Resultados.....	62
3.1. Biologia reprodutiva de <i>Mytilopsis sallei</i>	62
3.2. Biologia reprodutiva de <i>Isognomon bicolor</i>	68
4. Discussão.....	73

5. Referências.....79

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL

Figura 1. Indivíduos de *Mytilopsis sallei* formando densos aglomerados nas raízes da vegetação de mangue, no estuário do Rio Paraíba, João Pessoa, Paraíba. Foto: Romilda Queiroz, 2017..... 8

Figura 2. Indivíduos de *Isognomon bicolor* aderidos às rochas no mesolitoral da Praia de Jacarapé, João Pessoa, Paraíba. Foto: Thelma Dias, 2012.....10

CAPÍTULO I

Figure 1. A. Map of Brazil showing the Northeast region, Paraíba state and the Paraíba River estuary. Sampling stations (S), from the upstream (S1) to the downstream (S6) of the estuary. **B.** Sampling design showing six sampling stations (S1, S2, S3, S4, S5 and S6), tree transects in each station (T1, T2 and T3) and five samples in each transect (SA1, SA2, SA3, SA4 and SA5).....22

Figure 2. A. Picture of mangrove tree roots showing specimens of *Mytilopsis sallei* attached in dense aggregation. **B.** *Rhizophora mangle*. **C.** *Avicennia* sp.....23

Figure 3. Principal Coordinates Analysis (PCO) presenting the distribution of abundance in the sampling stations (S1, S2, S3, S4, S5 and S6) in the Paraíba River estuary. Note that out of 8 data from S1, 7 were grouped together and far from the others.....27

Figure 4. Abiotic data of water registered in the sampling stations (S1, S2, S3, S4, S5 and S6) in the Paraíba River estuary. **A.** Salinity. **B.** Temperature (°C).....29

Figure 5: Cumulative frequency distribution of the *Mytilopsis sallei* abundance according to abiotic parameters of the water in the Paraíba River estuary. **A.** Salinity. **B.** Temperature.....30

Figure 6. Association of the species and their microhabitats in the Paraíba River estuary. Microhabitats: *Avicennia* sp. and *Laguncularia racemosa* pneumatophore roots (Pn) and trunks of unidentified tree (Tru). Species: *Amphibalanus amphitrite* (Aam), *Amphibalanus improvisus* (Aim), *Amphibalanus venustus* (Ave), *Brachidontes exustus* (Bex), *Chthamalus proteus* (Cpr), *Crassostrea brasiliana* (Cbr), *Crassostrea rhizophorae* (Crh), *Caryocorbula contracta* (Cco), *Codakia orbicularis* (Cor), *Littoraria angulifera* (Lan), *Martesia striata* (Mst), *Mytilopsis sallei* (Msa), *Mytella charruana* (Mch), *Microeuraphia eastropacensis* (Mea), *Mytilus edulis* (Med), *Neritina virginea* (Nvi), *Odostomia* sp. (Osp), *Parvanachis obesa* (Pob), *Phrontis polygonata* (Ppo)..... 31

CAPÍTULO II

Figura 1. Locais de coleta dos bivalves invasores *Mytilopsis sallei* e *Isognomon bicolor* no litoral da Paraíba: **A.** Porto do Capim, estuário do Rio Sanhauá. **B.** Praia de Jacarapé, João Pessoa.....46

Figure 2. Estádios de desenvolvimento gonadal do bivalve *Mytilopsis sallei*. **Fêmea:** **A.** Gametogênese; **C.** Maduro; **E.** Desova parcial. **Macho:** **B.** Gametogênese; **D.** Maduro; **F.** Desova parcial; **H.** Desova total. **G.** Desova total indiferenciada. (40x)...51

Figura 3. Análise do desenvolvimento gonadal de *Mytilopsis sallei*. **A.** Distribuição dos animais (%) em cada estágio de desenvolvimento gonadal (incluindo animais indiferenciados) a cada o mês amostral. **B.** Índice gonadal médio (IGM) a cada mês amostral. N = 25.....52

Figura 4. Análise do desenvolvimento gonadal de *Mytilopsis sallei*. Distribuição dos animais (%) em cada estágio de desenvolvimento gonadal (incluindo animais indiferenciados) a cada o mês amostral. **A.** Machos **B.** Fêmeas..... 53

Figure 5. Estádios de desenvolvimento gonada do bivalve invasor *Isognomon bicolor*. **Fêmea:** **A.** Gametogênese; **C.** Maduro; **E.** Desova parcial; **G.** Desova total. **Macho:** **B.** Gametogênese; **D.** Maduro; **F.** Desova parcial; **H.** Desova total. (40x).....56

Figura 6. Análises do desenvolvimento gonadal de *Isognomon bicolor*. **A.** Distribuição dos animais (%) em cada estágio de desenvolvimento gonadal (incluindo animais indiferenciados) a cada o mês amostral. **B.** Índice gonadal médio (IGM) a cada mês amostral. N = 20.....57

Figura 7. Análises do desenvolvimento gonadal de *Isognomon bicolor*. Distribuição dos animais (%) em cada estágio de desenvolvimento gonadal (incluindo animais indiferenciados) a cada o mês amostral. **A.** Machos **B.** Fêmeas.....58

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I

Table 1. Number of individuals of each taxa identified in the sampling stations (S1, S2, S3, S4, S5 and S6) in the Paraíba River estuary. § exotic species, + cryptogenic species (according to Farrapeira, 2010)..... 25

Table 2. Pairwise PERMANOVA results for species abundance among the sampling stations (S1, S2, S3, S4, S5 and S6) in the Paraíba River estuary (using Bray-Curtis dissimilarity analysis)..... 26

Table 3. Similarity Percentage (SIMPER) analysis showing the contribution (%) of each species identified in the sampling stations (S1, S2, S3, S4, S5 and S6) in the Paraíba River estuary. Species not found are indicated by – 28

Table 4. Similarity Percentage (SIMPER) analysis showing the contribution to dissimilarity (%) of species identified in the sampling stations (S1, S2, S3, S4, S5 and S6) in the Paraíba River estuary..... 28

CAPÍTULO II

Tabela 1: Dados biométricos de *Mytilopsis sallei* e parâmetros abióticos da água do estuário do Rio Sanhauá, a cada mês amostral. Médias de tamanho (\pm Desvio) e entre parênteses menores e maiores valores. Em negrito as menores e maiores médias e valores em tamanho de machos e fêmeas..... 48

Tabela 2. Descrição dos estádios de desenvolvimento gonadal de machos e fêmeas dos bivalves invasores *Mytilopsis sallei* e *Isognomon bicolor*..... 49

Tabela 3: Dados biométricos de *Isognomon bicolor* e parâmetros abióticos da água da praia do Jacarapé, a cada mês amostral. Médias de tamanho (\pm Desvio) e entre parênteses

menores e maiores valores. Em negrito as menores e maiores médias e valores em tamanho de machos e fêmeas..... 54

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1. Bioinvasões e suas consequências

A bioinvasão tem se destacado cada vez mais como um problema global, sendo considerada uma ameaça a conservação e a economia. Segundo dados do Global Invasive Species Programme (GISP), a bioinvasão é considerada a segunda maior causa de perda de biodiversidade no planeta (GISP, 2005). Espécie invasora é definida como aquela que se estabelece em um ecossistema fora de sua distribuição natural e provoca modificações que ameaçam a biodiversidade nativa, os recursos naturais e/ou a saúde humana (IUCN, 2009; MMA, 2009).

Entre os impactos causados pelas espécies invasoras estão a redução de habitats disponíveis para as espécies nativas, a competição e predação das espécies locais e os danos causados pela presença de parasitas e doenças na espécie invasora, podendo provocar também mudanças nas funções dos ecossistemas e nos ciclos de nutrientes, bem como prejuízos econômicos e a saúde humana (IUCN, 2009).

Ao se agregarem a comunidade local, as espécies invasoras se tornam um novo componente que pode causar alterações na cadeia alimentar, predando espécies nativas ou se tornando presa preferida dos predadores nativos, e assim alterando as funções desse ecossistema (Teixeira et al., 2010)

Entre os prejuízos causados por espécies invasoras, é possível citar os danos causados por aglomerados de bivalves invasores em redes de canais e tubulações de abastecimento de água, além de danos causados pela incrustação em embarcações e estruturas portuárias (Teixeira et al., 2010, MMA, 2009).

Algumas espécies invasoras aquáticas já acarretaram prejuízos ameaçando cultivos e indústrias de aquicultura, sendo necessários investimentos milionários para controlar a invasão (Willan et al, 2000). Diante disso, as invasões biológicas além de provocarem prejuízos econômicos, também acarretam problemas sociais, pois podem causar a redução de recursos pesqueiros ou agrícolas, gerando desemprego e afetando diretamente as pessoas que dependem desses recursos (Bax et al., 2003).

Considerando as alterações que uma espécie invasora pode causar no ambiente natural, a gestão e controle da invasão é uma das tarefas mais difíceis de desempenhar na biologia da conservação, pois geralmente a introdução leva a ocupação e domínio por parte da espécie invasora (Allendorf e Lundquist, 2003, Santos, 2004).

Apesar disso, as invasões biológicas em ecossistemas marinhos estão entre os aspectos menos conhecidos relacionados às mudanças globais (Occhipinti-Ambrogi e Savini, 2003).

Ao avaliar os danos que podem ser causados com as invasões, Allendorf e Lundquist (2003) destacam a necessidade de estudos sobre estas espécies, pois estudos sobre a biologia e história de vida das espécies também podem levar a previsões de quais espécies provavelmente se tornam invasores agressivos ou identificar estágios críticos do ciclo de vida durante os quais o controle será mais bem sucedido.

1.2. Padrões ecológicos e biologia reprodutiva em espécies invasoras

O papel ecológico que uma espécie introduzida assume na comunidade receptora é um importante direcionador, podendo levar a coexistência ou a grandes alterações nesta comunidade (Ignacio, 2008). Para que uma invasão biológica seja bem-sucedida, o organismo exótico deve possuir estratégias eficientes para a ocupação do ambiente e tolerância aos fatores abióticos.

Algumas características abióticas e bióticas da comunidade receptora podem estar relacionadas com o sucesso da invasão biológica (Teixeira et al., 2010). Bustamante et al. (1997) comentam que em diferentes regiões ou mesmo em locais próximos, as comunidades são reguladas por fatores como temperatura e ação das ondas, e em outros locais as relações de competição e predação são mais importantes.

O tipo e a composição do substrato podem determinar o sucesso e estabelecimento para muitas espécies invasoras nos ambientes aquáticos (Cangussu et al., 2010), podendo determinar o estabelecimento ou não dos juvenis, ou oferecendo proteção aos adultos (Zamprogno et al., 2010).

Em habitats intertidais marinhos, essas relações entre a espécie invasora e as nativas se refletem ou são resultado da ocupação e distribuição dos organismos no ambiente. Características físicas do ambiente ou aspectos ecológicos tais como os processos de assentamento e ocupação do espaço, bem como as relações de competição e predação, explicam geralmente essas diferenças espaciais e mudanças temporais na distribuição e abundância dos organismos adultos nas faixas dos recifes e em outros ecossistemas costeiros (Domingues, 2004; Coutinho, 2002). Diante disto, a diversidade e composição de espécies nas comunidades também parece desempenhar um papel

importante na determinação do sucesso da invasão (Lindsay et al., 2006, Stachowicz e Byrnes, 2006).

Também há estudos que demonstram que a espécie exótica não necessariamente traz prejuízos à comunidade nativa, podendo até agir como facilitador ou oferecer benefícios às espécies nativas, podendo por exemplo, aumentar a complexidade do habitat, reduzir a predação sobre espécies nativas ou diminuir também os competidores dominantes (Rodriguez, 2006). Mas é preciso investigar, para entender o papel que a espécie introduzida assumiu no novo ecossistema.

Há evidências também de que ambientes estressados pela ação humana são mais suscetíveis às invasões biológicas, sendo colonizados mais facilmente por espécies exóticas (Occhipinti-Ambrogi e Savini, 2003). Karatayv et al. (2009) constataram que quase um terço das espécies nativas de invertebrados aquáticos na América do Norte só podem viver em água de boa qualidade e são intolerantes à poluição orgânica, enquanto todos os invasores são tolerantes a poluição.

Isso pode ocorrer porque espécies invasoras tendem a ser mais tolerantes às variações dos fatores ambientais do que espécies nativas (Lenz et al., 2011, Verbrugge et al., 2012), o que favoreceria seu sucesso populacional, acarretando a bioinvasão.

Outro importante aspecto que precisa ser considerado a respeito das espécies invasoras é a biologia reprodutiva, pois o tipo de reprodução e o ciclo de vida também podem permitir crescimento populacional e manutenção da variação gênica dessas espécies e auxiliá-las no processo de invasão (Allendorf e Lundquist, 2003). Roman e Darling (2007) também indicam a importância do modo reprodutivo como determinante da capacidade das populações para se tornarem invasoras, apesar da baixa diversidade genética.

Entre os invertebrados, algumas espécies de bivalves têm se destacado como invasoras devido a sua alta fecundidade, rápido crescimento, curto período de vida, maturação precoce, semelparidade, e boa capacidade de dispersão através das larvas (Wangkulankul, 2009, Morton, 1989).

Entretanto, os fatores que podem mediar a reprodução também vão determinar o sucesso dessas espécies invasoras. A temperatura da água é um aspecto que pode influenciar o ciclo gametogênico, com a produção de gametas ativada pela variação de temperatura (Verween et al, 2009). Outros fatores ambientais, e até mesmo fatores

endógenos, podem influenciar a reprodução dos bivalves, como é o caso da variação de salinidade associada a pluviosidade (Araújo, 2004).

Entretanto, em espécies eurihalinas pode não haver correlação entre a salinidade e ciclo reprodutivo, pois a adaptação a uma ampla gama de salinidades reduz o efeito da salinidade nos processos vitais em sua história de vida (Verween et al, 2009).

No Brasil, os bivalves estão entre os grupos marinhos com maior número espécies e abundância de invasores (Teixeira et al., 2010), e dentre estas espécies estão *Mytilopsis sallei* (Récluz, 1849) e *Isognomon bicolor* (C. B. Adams, 1845), ambas com amplo histórico de bioinvasão em diferentes áreas do globo.

Avaliar as condições ambientais que favorecem a invasão e verificar as interações e impactos destes dois bivalves sobre as espécies nativas são importantes informações para prever o potencial de expansão delas e planejar medidas de controle e/ou erradicação.

1.3. Histórico de invasão e estudos acerca do bivalve *Mytilopsis sallei*

Quanto ao bivalve *Mytilopsis sallei* (Récluz, 1849), sabe-se que ele é nativo do Atlântico Oeste, com sua ocorrência natural se estendendo do Golfo do México até a Colômbia (Galil e Bogi, 2009, Morton, 1989). Em seu ambiente natural, *Mytilopsis sallei* ocorre em lagoas costeiras e estuários, e sua introdução e dispersão para outros lugares se deu provavelmente depois da abertura do Canal do Panamá (Morton, 1981, Puyana, 1995). Acredita-se que ele tenha sido levado para outros lugares aderido a barcos e navios (Morton, 1989). Desde então este bivalve tem sido registrado como espécie invasora em vários países da Ásia (Morton, 1989, Tan & Morton, 2006, GISP, 2004) e na Austrália (Willan et al., 2000).

Mytilopsis sallei pertence à família Dreissenidae (Bouchet, 2011), um grupo já com amplo histórico de bioinvasões, incluindo algumas das mais importantes espécies de bivalves invasores, a exemplo da *Dreissena polymorpha* (o mexilhão zebra) (Morton, 1989), do *Mytilopsis leucophaeata* (Bouchet, 2011) e do *Mytilopsis adamsi* (Wangkulangkul e Lheknim, 2008).

Figurando entre as principais espécies invasoras do continente asiático, *M. sallei* já causou a redução da biodiversidade e exclusão de algumas espécies nativas neste continente, além de perdas econômicas milionárias (Galil & Bogi, 2009; Willan et al., 2000; GISP, 2004).

Na Ásia, *M. sallei* foi registrado em diferentes níveis de salinidade (Tan & Morton, 2006, Raju et al., 1975), o que lhe confere um maior potencial de ocupação e invasão, considerando-se que espécies invasoras tendem a ser mais tolerantes às variações dos fatores ambientais e a condições estressantes comparado a espécies nativas (Lenz et al., 2011; Verbrugge et al., 2012).

Mytilopsis sallei tem sido encontrado em salinidades em torno de 25 (Morton, 1989, Tan e Morton, 2006), porém Raju et al. (1975) demonstraram que o *M. sallei* tem capacidade de sobreviver e manter a atividade normal em salinidades até 45, havendo mortalidade somente a partir de salinidade 50.

Nos lugares onde ele foi introduzido, *Mytilopsis sallei* foi encontrado em embarcações (Galil e Bogi, 2009) e em portos e marinas, aderido a pilastras e outras estruturas de madeira ou de concreto, sendo que algumas dessas áreas eram expostas a despejo de poluentes (Morton, 1989, Tan e Morton, 2006).

Nas regiões de ocorrência natural do *M. sallei* não foi observada a ocupação dele em portos e estruturas artificiais, sendo encontrado em bancos de ostras, raízes de mangue e em substrato coberto por restos de conchas misturados com lama (Puyana, 1995).

Quanto aos aspectos reprodutivos, já se sabe que *Mytilopsis sallei* é dióico (Morton, 1989), e em alguns lugares as populações dele apresentaram um período de reprodução estendido (Puyana, 1995) ou dois períodos reprodutivos menores (Morton, 1989). Alguns estudos já indicam que a salinidade pode afetar o ciclo reprodutivo do bivalve *M. sallei*, podendo haver desovas massivas após mudanças drásticas de salinidade (Puyana, 1995), ou maior desenvolvimento de ovos fertilizados em salinidades abaixo de 25 (Raju et al., 1975).

Recentemente, Fernandes et al. (2018) registraram a ocorrência de *Mytilopsis sallei* no Brasil, após análises moleculares de espécimes coletados em Pernambuco, anteriormente identificados como *M. leucophaeata*. No presente estudo, os espécimes foram identificados como *M. sallei*, com base no estudo de Marelli e Gray (1983). Na costa brasileira já ocorria o congêneres invasor *Mytilopsis leucophaeata*, que havia sido registrado para os estados de Pernambuco (Souza et al., 2005), no Nordeste, e para o Rio de Janeiro, no Sudeste do país (Rizzo et al., 2014). *Mytilopsis sallei* é muito parecido com *M. leucophaeta* e provavelmente por isso o estabelecimento dele na costa brasileira tenha passado despercebido.



Figura 1. Indivíduos de *Mytilopsis sallei* formando densos aglomerados nas raízes da vegetação de mangue, no estuário do Rio Paraíba do Norte, João Pessoa, Paraíba. Foto: Romilda Queiroz, 2017.

Por se tratar de um invasor potencialmente agressivo, é essencial que se conheça ecologia e reprodução de *M. sallei*, para que se possa também inferir sobre o status de invasão dele em localidades brasileiras.

1.4. Histórico de invasão e estudos acerca do bivalve *Isognomon bicolor*

Isognomon bicolor (C. B. Adams, 1845) é um bivalve originário do Caribe e teve seu primeiro registro para a costa brasileira em 1994 (Domaneschi & Martins, 2002). Desde então, esta espécie tem se expandido e hoje está entre as principais espécies marinhas invasoras que tem causado impactos nas comunidades bentônicas de recifes e costões rochosos da costa brasileira (Ferreira et al., 2009).

Isognomon bicolor pertence à família Pteriidae, grupo de bivalves amplamente distribuído em todos os continentes e que inclui as chamadas “ostras de pérolas” (Huber, 2017). Além do *Isognomon bicolor*, também já foram relatados casos de invasão por seu congênere *I. radiatus* na Europa (DAISIE, 2017). Entretanto, informações sobre as características e estratégias de invasão dessas espécies ainda é muito incipiente.

No Brasil, *I. bicolor* é encontrado desde o estado do Piauí até o Rio Grande do Sul (MMA, 2009; Loebmann et al., 2010; Dias et al., 2013; Agostini e Ozorio, 2016). *I. bicolor* já causou mudanças na distribuição de comunidades sésseis rochosas, ocasionando diminuição da abundância de espécies nativas (Martinez, 2012; López et al., 2014) e de espécies comestíveis em áreas de cultivo (Henriques & Casarini, 2009).

Acredita-se que *Isognomon bicolor* tenha sido introduzido no Brasil através da água de lastro dos navios ou que tenha sido transportado incrustado em embarcações que chegam aos Portos da cidade de Arraial do Cabo (Ferreira et al., 2004; MMA, 2009). Recentemente *I. bicolor* foi registrado em substratos artificiais na costa do Rio Grande do Sul (Agostini e Ozorio, 2016), sendo encontrado aderido a monobóias de gasodutos. No Uruguai *I. bicolor* foi registrado aderido ao lixo e material descartado na praia (Breves et al., 2014), demonstrando que outras formas de dispersão desta espécie são possíveis.

Aranha (2010) e Lopes et al. (2017) estudando a variação gênica do *Isognomon bicolor* em áreas da costa do Sudeste brasileiro, verificaram alta variabilidade gênica, o que pode indicar um processo de invasão constituído por múltiplos episódios de introdução e grande capacidade de dispersão do invasor. Lopes et al. (2017) justifica a provável ocorrência de múltiplos episódios de introdução devido a principal forma de introdução descrita na literatura ser a água de lastro.

Entre os fatores que provavelmente influenciam a invasão por *I. bicolor* pode-se destacar o número de depressões e complexidade do substrato (Zamprogno et al., 2010), além das interações com a fauna nativa, como já foi observado por Rocha (2002), que viu que o recrutamento de *I. bicolor* é facilitado por espécies bentônicas nativas.

No estudo de Rocha (2002), realizado em praias do Sudeste do Brasil, foi visto que naquele ambiente esta espécie invasora não recruta em substrato vazio, ocorrendo posteriormente ao estabelecimento do cirripedio *Tetraclita stalactifera*, que parece estar facilitando o assentamento dele (Rocha, 2002). Por outro lado, Lopez *et al.* (2014) encontraram uma correlação negativa entre *T. stalactifera* e *I. bicolor* após 11 anos de invasão em praias do Sudeste do Brasil, onde provavelmente a alta densidade do invasor estaria interferindo no recrutamento desta craca, que anteriormente era dominante na praia.

Além disso, Jacobucci *et al.* (2006) registraram a presença de *Isognomon bicolor* sobre macroalgas do gênero do *Sargassum*, e López e Coutinho (2010) observaram, em estudo experimental, uma relação de facilitação da presença de *I. bicolor* proporcionada por macroalgas deste mesmo gênero.

Considerando-se que os estudos mais consistentes foram realizados no Sul e Sudeste (e.g. López & Coutinho, 2010, Breves-Ramos et al., 2010, López, 2014), onde a fisionomia das praias é diferente daquela observada no Nordeste brasileiro, percebe-se que as informações disponíveis podem diferir entre as regiões. Compreender como ocorre a distribuição, biologia e ecologia deste invasor nas diferentes comunidades bentônicas, é essencial.

Quanto a biologia reprodutiva, não há nenhum estudo sobre *Isognomon bicolor*, mas sabe-se que a família Pteriidae apresenta diferentes modos reprodutivos, havendo algumas espécies que são dioicas (Pouvreau, 2000; Pacheco, 2004), como é o caso de algumas espécies do gênero *Pinctada*, mas também há espécies hermafroditas, como ocorre em *Pteria* (Milione, 2011). Algumas dessas espécies possuem um padrão reprodutivo típico, onde ocorre maturação e reprodução principalmente no período mais quente do ano (Pouvreau, 2000).

Além disso, é possível citar o estudo de Pacheco (2004) acerca dos aspectos reprodutivos do congênera *Isognomon alatus*, no qual viu-se que se trata de uma espécie dioica e que pode apresentar dois períodos de máxima desova, além de ter um ciclo gametogênico que parece não ser influenciado pela temperatura e salinidade da água do ambiente.



Figura 2. Indivíduos de *Isognomon bicolor* aderidos às rochas no mesolitoral da Praia de Jacarapé, João Pessoa, Paraíba. Foto: Thelma Dias © 2012.

Diante disso, percebe-se a importância de estudar e conhecer a biologia reprodutiva do invasor *Isognomon bicolor* (Figura 2), além de ampliar o conhecimento

acerca das interações dele com as espécies nativas e as condições ambientais que favorecem o crescimento dele.

REFERÊNCIAS

- Agostini, V. O., Ozorio, C. P. 2016. Colonization record of *Isognomon bicolor* (Mollusca: Bivalvia) on pipeline monobuoys in the Brazilian south coast. **Marine Biodiversity Records**, 9:84.
- Allendorf, F. W., Lundquist, L. L. 2003. Introduction: Population Biology, Evolution, and Control of Invasive Species. **Conservation Biology**, 17 (1): 24-30.
- Aranha, T. P. 2010. “Situação atual da ocorrência do bivalve invasor *Isognomon bicolor* no litoral norte paulista e variabilidade genética da espécie no sudeste brasileiro”. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Campinas, São Paulo, p. 113.
- Araujo, M. L. R. 2004. Ciclo reprodutivo e distribuição espacial de *Anomalocardia Brasiliiana* (Gmelin, 1791) (Mollusca: Bivalvia: Veneriidae) na praia do Canto da Barra, Fortim, Ceará. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, CE, p. 64.
- Bax, N., Williamson, A., Agüero, M., Gonzalez, E., Geeves, W. 2003. Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. **Marine Policy**, 27: 313–323.
- Breves A., Scarabino F., Carranza, A., Leoni, V. 2014. First records of the non-native bivalve *Isognomon bicolor* (C. B. Adams, 1845) rafting to the Uruguayan coast. **Check List** 10(3): 684–686.
- Bouchet, P. 2011. Dreissenidae Gray, 1840. In: MolluscaBase (2017). Accessed through: World Register of Marine Species at <http://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=156884> on 2017-07-29
- Bustamante, R. H.; Branch, G. M.; Eekhout, S. 1997. The influences of physical factors on the distribution and zonation patterns of south african rocky-shore communities. **African Journal of Marine Science** 18: 119-136.
- Cangussu L.C., Altvater L., Haddad M.A., Cabral A.C., Heyse H.L., Rocha R.M. 2010. Substrate type as a selective tool against colonization by non-native sessile invertebrates. **Brazilian Journal of Oceanography** 58(3): 219-231.
- Coutinho, R. 2002. Bentos de costões rochosos. In: PEREIRA, C.P, SOARES-GOMES, A. **Biologia Marinha**. Editora Interciência: Rio de Janeiro, p 146- 157.

- DAISIE, 2017. Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe. Acesso em: http://www.europe-aliens.org/speciesFactsheet.do?speciesId=50201#_em 07-08-2017.
- Dias, T. L. P.; Mota, E. L. S.; Gondim, A. I.; Oliveira, J. M.; Rabelo, E. F.; Almeida, S. M.; Christoffersen, M. L. 2013. *Isognomon bicolor* (C. B. Adams, 1845), Mollusca, Bivalvia: first record of this invasive species for the states of Paraíba and Alagoas and new records for other localities of Northeastern Brazil. **Check List**, 9: 157-161.
- Domaneschi, O.; Martins, C.M. 2002. *Isognomon bicolor* (C.B.Adams) (Bivalvia, Isognomonidae): primeiro registro para o Brasil, redescritção da espécie e considerações sobre a ocorrência e distribuição de *Isognomon* na costa brasileira. **Revista Brasileira de Zoologia**, 19(2), p.611-627.
- Domingues, C. S. P. 2004. Assentamento, mortalidade e crescimento de larvas e juvenis de *Chthamalus montagui* na costa noroeste de Portugal. Dissertação de Mestrado. Universidade de Aveiro, 77p.
- Ferreira, C. E.; Gonçalves, J. E. A.; Coutinho, R. 2004. Cascos de navios e plataformas como vetores na introdução de espécies exóticas. In: Silva, J. S. V., Souza, R. C. C. L. **Água de lastro e bioinvasão**. Editora Interciência: Rio de Janeiro, p. 143-155.
- Fernandes MR, Salgueiro F, Miyahira IC, Caetano CHS. 2018. mtDNA analysis of *Mytilopsis* (Bivalvia, Dreissenidae) invasion in Brazil reveals the existence of two species. *Hydrobiologia* **817**: 97–110.
- Galil, B. S.; Bogi, C. 2009. *Mytilopsis sallei* (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae) established on the Mediterranean coast of Israel. **Marine Biodiversity Records**, 2: 1-4.
- Pacheco, R. G. 2004. Evolución Gonádica a Nivel Histológico de la almeja *Isognomon alatus* (Gmelin, 1791) (Mollusca: Bivalvia) de la laguna La Mancha, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura, Iztapalapa, Universidad Autónoma Metropolitana, p.33.
- GISP- Programa Global de Espécies Invasoras. 2005. **América do Sul invadida**. A crescente ameaça das espécies exóticas invasoras. 80p.
- GISP- Programa Global de Espécies Invasoras. 2004. **Tropical Asia invaded**. The growing danger of Invasive alien species. 65p.
- Henriques, M. B.; Casarini, L. M. 2009. Avaliação do crescimento do Mexilhão Perna perna e da espécie invasora *Isognomon bicolor* em banco natural da ilha das Palmas,

- Baía de Santos, Estado de São Paulo, Brasil. **Boletim do Instituto de Pesca**, 35(4): 577 – 586.
- Huber, M. 2010. *Isognomon bicolor* (C. B. Adams, 1845). In: MolluscaBase, 2017. Acesso em: World Register of Marine Species at <http://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=420737> em 07-08-2017.
- Ignacio, B. L. 2008. Ecologia de comunidades de substratos consolidados da Baía de Ilha Grande com ênfase no papel de espécies introduzidas e criptogênicas. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, 198p.
- IUCN. 2009. **Marine Menace: alien invasive species in the marine environment**. IUCN's Invasive Species Specialist Group, Switzerland. 30p.
- Jacobucci, G.B.; Guth A.Z., Turra A., Magalhães C.A., Denadai M.R., Chaves A.M.R., Souza, E.C.F. 2006. Levantamento de Mollusca, Crustacea e Echinodermata associados a *Sargassum* spp. na Ilha da Queimada Pequena, Estação Ecológica dos Tupiniquins, litoral sul do Estado de São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica** 6 (2): 1-8.
- Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., Padilla, D. K., Mastitsky, S. E., Olenin, S. 2009. Invaders are not a random selection of species. **Biological Invasions**, 11:2009–2019.
- Lenz, M.; Gama, B. A. P.; Gerner, N. V.; Gobin, J.; Gröner, F.; Harry, A.; Jenkins, S. R.; Kraufvelin, P.; Mummelthei, C.; Sareyka, J.; Xavier, E. A.; Wahl, M. 2011. Non-native marine invertebrates are more tolerant towards environmental stress than taxonomically related native species: Results from a globally replicated study. **Environmental Research**, 111: 943–952.
- Lindsay, H., Todd, C., Fernandes, T., Huxham, M. 2006. Recruitment in epifaunal communities: an experimental test of the effects of species composition and age. **Marine Ecology Progress Series**, 307: 49-57.
- Loebmann, D.; Mai, A.C.G.; Lee, J.T. 2010. The invasion of five alien species in the Delta do Parnaíba Environmental Protection Area, Northeastern Brazil. **Revista de Biología Tropical**, 58 (3): 909-923.
- López, M.S.; Coutinho, R. 2010. Positive interaction between the native macroalgae *Sargassum* sp. and the exotic bivalve *Isognomon bicolor*? **Brazilian Journal of Oceanography**, 58:69-72.
- López, M.S.; Lavrado, H. P; Coutinho, R. 2014. Structure of intertidal sessile communities before and after the invasion of *Isognomon bicolor* (C.B. Adams,

- 1845) (Bivalvia, Isognomonidae) in southeastern Brazil. **Aquatic Invasions**, 9(4): 457-465.
- Lopes, R. P., Duarte, M. R., Villaça, R. C., Silva, E. P. 2017. Estabilidade temporal dos níveis de variação gênica da espécie de bivalve invasor *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) (Bivalvia, Isognomonidae) na Praia de Itaipu, Niterói, RJ. **Revista Brasileira de Biociências**, 15 (1):19-26.
- Martinez, A. S. 2012. Spatial distribution of the invasive bivalve *Isognomon bicolor* on rocky shores of Arvoredo Island (Santa Catarina, Brazil). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, 92(3), 495–503.
- Marelli D.C. and Gray S. (1983) Conchological redescription of *Mytilopsis sallei* and *Mytilopsis leucophaeta* of the Brackish Western Atlantic (Bivalvia: Dreissenidae). **Veliger** 25, 185–193.
- Milione, M. 2011. *Reproduction and growth of the winged pearl oyster, Pteria penguin (Röding, 1798) in the Great Barrier Reef lagoon*. PhD thesis, James Cook University.
- MMA - Ministério do Meio Ambiente. 2009. **Informe sobre as espécies exóticas invasoras marinhas no Brasil**. Brasília: MMA/SBF, 440 p.
- Morton, B. 1981. The Biology and functional morphology of *Mytilopsis Sallei* (Recluz) (Bivalvia: Dreissenacea) fouling Visakhapatnam Harbour, Andhra Pradesh, India. **Journal of Molluscan Studies**, 47: 25- 42.
- Morton, B. 1989. Life-history characteristics and sexual strategy of *Mytilopsis sallei* (Bivalvia: Dreissenacea), introduced into Hong Kong. **Journal of Zoology, London**, 219: 469- 485.
- Occhipinti-Ambrogi, A.; Savini, D. 2003. Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems. **Marine Pollution Bulletin**, 46: 542-551.
- Puyana M, 1995. Aspectos biológicos y ecológicos de *Mytilopsis sallei* (Recluz, 1849) (Bivalvia: Dreissenidae) en bancos de ostra de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe Colombiano. **Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betin**, 24:39-53.
- Pouvreau, S., Aline Gangnery, A., Tiapari, J., Lagarde, F., Garnier, M., Bodoy, A. 2000. Gametogenic cycle and reproductive effort of the tropical blacklip pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (Bivalvia: Pteriidae), cultivated in Takapoto atoll (French Polynesia). **Aquatic Living Resources**, 13(1): 37–48.

- Raju, P. R., Mangapathi, R. K., Ganti, S.S., Kalyanasundaram, N. 1975. Effect of extreme salinity conditions on the survival of *Mytilopsis sallei* Recluz (Pelecypoda). **Hydrobiologia**, 46:199-206.
- Rizzo, A. E.; Miyahira, I. C.; Moser, G.; Santos, S. B. 2014. A new record of *Mytilopsis leucophaeata* (Bivalvia: Dreissenidae) in Rio de Janeiro (Brazil). **Marine Biodiversity Records**, 7(e129): 1-6.
- Rocha, F. M. 2002. Recrutamento e sucessão de uma comunidade bentônica de mesolitoral dominada pela espécie invasora *Isognomon bicolor* (Bivalvia: Isognomidae) C.B. Adams, 1748 em dois costões rochosos submetidos a diferentes condições de batimento de ondas. Dissertação MSc. PPGE/UFRJ, Rio de Janeiro, Brasil.
- Rodriguez, L. F. 2006. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. **Biological Invasions**, 8: 927-939.
- Roman, J., Darling, J. A. 2007. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. **TRENDS in Ecology and Evolution**, 22 (9): 454- 464.
- Santos, C. P. 2004. Avaliação da densidade e crescimento populacional do mexilhão dourado *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) em suas diferentes fases da vida no lago Guaíba, município de Porto Alegre, RS, como subsídio ao controle do bivalve invasor. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS. 106p.
- Stachowicz, J.J., Byrnes, J. E. 2006. Species diversity, invasion success, and ecosystem functioning: disentangling the influence of resource competition, facilitation, and extrinsic factors. **Marine Ecology Progress Series**, 311: 251-262.
- Souza, J. R. B., Rocha, C. M. C., Lima, M. P. R. 2005. Ocorrência do bivalve exótico *Mytilopsis leucophaeta* (Conrad) (Mollusca, Bivalvia), no Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 22 (4): 1204- 1206.
- Tan, K. S.; Morton, B. 2006. The invasive Caribbean bivalve *Mytilopsis sallei* (Dreissenidae) introduced to Singapore and Johor Bahru, Malaysia. **The Raffles Bulletin of Zoology**, 54(2): 429- 434.
- Teixeira, R. M., Barbosa, J. S. P., López, M. S., Ferreira-Silva, M. A. G., Coutinho, R., Villaça, R. C. 2010. Bioinvasão marinha: os bivalves exóticos de substrato consolidado e suas interações com a comunidade receptora. **Oecologia Australis**, 14(2): 381- 402.

- Verween, A., Vincx, M., Degraer, S. 2009. Seasonal variation in gametogenesis and spawning of *Mytilopsis leucophaeata*, an invasive bivalve in Europe. **Journal of Molluscan Studies**, 75: 307–310.
- Verbrugge, L. N. H., Schipper, A. M., Huijbregts, M. A. J., Velde, G. V., Leuven, R. S. E. W. 2012. Sensitivity of native and non-native mollusc species to changing river water temperature and salinity. **Biological Invasions**, 14:1187–1199.
- Wangkulankul, K. 2009. Variability in recruitment of non-native mussel *Mytilopsis adamsi* Morrison, 1946 in Haad-kaew Lagoon, Songkhla Province. Tesis de Maestría. Prince of Songkla University, Tailandia.
- Willan, R. C.; Russell, B. C.; Murfet, N. B.; Moore, K. L.; McEnnulty, F. R.; Horner, S. K.; Hewitt, C. L. Dally, G. M.; Campbell, M. L.; Bourke, S. T. 2000. Outbreak of *Mytilopsis sallei* (Récluz, 1849) (Bivalvia: Dreissenidae) in Australia. **Molluscan Research**, 20 (2): 25-30.
- Zamprogno, G. C., Fernandes, L. L., Fernandes, F. C. 2010. Spatial Variability in the population of *Isognomon Bicolor* (C.B. Adams, 1845) (Mollusca, Bivalvia) on rocky shores in Espírito Santo, Brazil. **Brazilian Journal of Oceanography**, 58(1): 23-29.

2.OBJETIVOS

2.1. *Objetivo Geral:*

Estudar aspectos ecológicos e o ciclo reprodutivo dos bivalves invasores *Mytilopsis sallei* e *Isognomon bicolor*, além de avaliar fatores ambientais que podem estar favorecendo o estabelecimento e crescimento deles em ecossistemas costeiros no Nordeste do Brasil.

2.2. *Objetivos Específicos:*

Os objetivos específicos foram divididos em dois tópicos, referentes aos capítulos desta tese:

CAPÍTULO I: The exotic species *Mytilopsis sallei* (Bivalvia: Dreissenidae) in Brazilian Coast: abundance, microhabitat distribution and spatial relation with native species

- Avaliar a distribuição do invasor *Mytilopsis sallei*, em relação às espécies bentônicas nativas, no estuário do Rio Paraíba, Nordeste do Brasil;
- Caracterizar os microhabitats utilizados por *M. sallei* e a relação de ocupação de habitats com as outras espécies
- Analisar se a salinidade e temperatura da água influenciaram na abundância e distribuição de *M. sallei*.

CAPÍTULO II: Biologia reprodutiva dos bivalves exóticos *Mytilopsis sallei* (Bivalvia: Dreissenidae) e *Isognomon bicolor* (Bivalvia: Pteriidae) do litoral do Nordeste do Brasil

- Verificar o tamanho mínimo de maturação sexual dos bivalves *Mytilopsis sallei* e *Isognomon bicolor*;
- Definir a razão sexual dos bivalves *M. sallei* e *I. bicolor*;
- Analisar o ciclo reprodutivo dos bivalves *M. sallei* e *I. bicolor*.
- Avaliar se a precipitação média, salinidade e temperatura da água influenciam no ciclo reprodutivo dos bivalves *M. sallei* e *I. bicolor*;

CAPÍTULO I

Submetido a revista Aquatic Conservation

The invasive species *Mytilopsis sallei* (Bivalvia: Dreissenidae) in Brazilian Coast: abundance, microhabitat distribution and spatial relation with native species

Romilda Narciza Mendonça de Queiroz^{1,2,4*}, Patrícia Mirella da Silva², Adriano Medeiros de Souza^{3,4}, Letícia Brasileiro Silva¹, & Thelma Lúcia Pereira Dias^{1,4}

¹Laboratory of Marine Biology, Department of Biology, Campus I, State University of Paraíba, CEP 58429-500, Campina Grande, PB, Brazil.

²Laboratory of Immunology and Pathology of Invertebrates, Department of Molecular Biology, Federal University of Paraíba, CEP 58051-900, João Pessoa, PB, Brazil.

³Department of Systematics and Ecology, Federal University of Paraíba, CEP 58051-900, Joao Pessoa, PB, Brazil.

⁴PhD student of the Postgraduate Program in Biological Sciences (Zoology), Federal University of Paraíba, CEP 58051-900, Joao Pessoa, PB, Brazil.

***Corresponding author:**

R. N. M. Queiroz

E-mail address: rmarciza@gmail.com

ABSTRACT

The bivalve *Mytilopsis sallei* is one of the main invasive species in Asia, having caused several economic and ecological impacts in that continent. It was reported in Brazil in 2004, and thus far, little is known about its ecology impact on Brazilian estuaries fauna. The objective of the present study is to evaluate abundance and distribution of *M. sallei* in the Paraíba River estuary, located in the Northeast region of Brazil. Sampling was carried out in 2017, in six stations along the estuary, covering a broad spectrum of salinities, from upstream (lowest salinities, mean 17.3 ± 11.56) to downstream river (highest salinities, mean 31.9 ± 4.14). Results showed that *M. sallei* was the dominant benthic species in this estuary, although it was not broadly distributed, occurring only in one station, the farthest from the mouth of the river and the most polluted. This station was also the one with lowest salinities and highest temperatures, which were the abiotic factors controlling the distribution of *M. sallei* in the estuary. The main microhabitat for *M. sallei* was the pneumatophores roots from mangrove trees and decomposing wood, which was shared by three other species (the charru mussels *Mytella charruana* and the barnacles *Amphibalanus improvisus* and *A. venustus*), with similar behaviours and tolerance profiles. The only station where *M. sallei* occurred had a lower diversity of species ($H' = 0.3269$). We conclude that the distribution of *M. sallei* in the Paraíba River estuary can be explained by a set of characteristics: (a) preference for lower salinities, (b) favourable microhabitat, (c) tolerance to pollutants, and (d) less direct competitors. *M. sallei* poses a great challenge for local fauna of Northeast coast of Brazil since it causes a reduction of biodiversity and consequently an environmental imbalance.

Keywords: Estuary, salinity gradient, Northeast of Brazil, invasive.

1. INTRODUCTION

In Brazil, bivalves are among the most important taxa concerning aquatic bioinvasions, given that they are between those that have caused major economic losses and reduced native fauna (Lopes *et al.*, 2009; Teixeira *et al.*, 2010). One example is the freshwater golden mussel *Limnoperna fortunei* which generated economic impacts in industrial installations and structures in power plants, where they reach densities as high as 200,000 ind./m², causing clogging of pipes (Boltovskoy and Correa, 2015) and changes in water nutrients and phytoplankton community (Cataldo *et al.*, 2012).

Mytilopsis sallei (Recluz, 1849) is a native bivalve from the West Atlantic, distributing from the Gulf of Mexico to Venezuela (Morton, 1989; Galil and Bogi, 2009), and inhabiting coastal lagoons and estuaries. *M. sallei* was potentially introduced into other countries after the opening of the Panama Canal in 1914 that connected Atlantic and Pacific oceans (Morton, 1981; Puyana, 1995). Since they are frequently found adhered to pilasters of ports and marinas, it is believed that specimens were transported attached to boats and ships hulls (Morton 1989), as well as in ballast water (Chu and Hale, 1994; Tan and Tay, 2018). Nowadays, *M. sallei* has been reported in several countries in Asia (Morton, 1989; Matthews, 2004; Tan and Morton, 2006), Australia (Willan *et al.*, 2000) and was reported for the first time in Northeast Brazil in 2004 (Souza *et al.*, 2005; Fernandes *et al.*, 2018). In Asian continent and Australia, it was blamed for reducing biodiversity, forcing out a number of native invertebrates and phytoplankton (Matthews, 2004; Cai *et al.*, 2014), as well as causing significant economic losses in ports and vessels (Willan *et al.*, 2000; Matthews, 2004).

Mytilopsis sallei belongs to the Dreissenidae family, which has a long history of bioinvasion. This family includes some of the most dangerous invasive bivalves species, such as the freshwater zebra mussel *Dreissena polymorpha*, which invaded Europe and the United States (Van Damme, 2014). Its congener species *Mytilopsis leucophaeata*, native from Gulf of Mexico and Southern of the United States, which has also invaded part of Europe (Teixeira *et al.*, 2010), North America, and recently Rio de Janeiro (Southeast Brazil) (Rizzo *et al.*, 2014; Fernandes *et al.*, 2018).

Many studies have been conducted on *M. sallei* due to their ecological and economic impact in numerous places around the world. Most of these studies report their occurrence (Willan *et al.*, 2000; Tan and Morton, 2006; Wangkulangkul and Lheknim, 2008; Galil and Bogi, 2009) while others have studied the influence of environmental

factors (mainly salinity) on their survival and physiology (Raju *et al.*, 1975; Rao *et al.*, 1987). However, few studies focused on the understanding of the *M. sallei* ecological relationships and favouring environmental characteristics, such as hydrodynamic, substrates and microhabitats (Astudillo *et al.*, 2017; Wangkulangkul, 2018) in order to better understand the bivalve distribution and determine the success of invasive species in the aquatic environment (Cangussu *et al.*, 2010). Those parameters might contribute to the establishment of juveniles and provide protection for the adults (Zamprogno *et al.*, 2010). Thus, it is imperative to have information on the population structure and the spatial distribution of this exotic species, as well as its ecological relationships, so that the status of invasion can be assessed, and possible impacts be predicted.

Considering that *M. sallei* represents an ecological and economic threat for coastal bivalve populations in Brazil, the present study aimed to characterize the distribution of this exotic species in relation to the native benthic species in the estuary of Paraíba, Northeast Brazil, and describe the preferred microhabitats and abiotic conditions that led to the establishment of this species.

2. METHODS

2.1. Study area

The study was carried out in the estuary of the Paraíba River (6°58'21"S, 34°50'18"W), which covers around 20 km from the Bayeux municipality to Cabedelo, in the state of Paraíba, Northeast Brazil (Figure 1A). The climate in this region is hot and humid, with annual mean temperature and rainfall of 25°C and 1,500 mm, respectively, with highest precipitation occurring between February to July (data obtained with Executive Agency for the management of the waters of Paraíba State – AESA, <http://www.aesa.pb.gov.br/aesa-website/>).

The Paraíba River estuary experiences continuous anthropogenic pressures, associated with domestic and industrial sewage as well as port activities (Marcelino *et al.*, 2005).

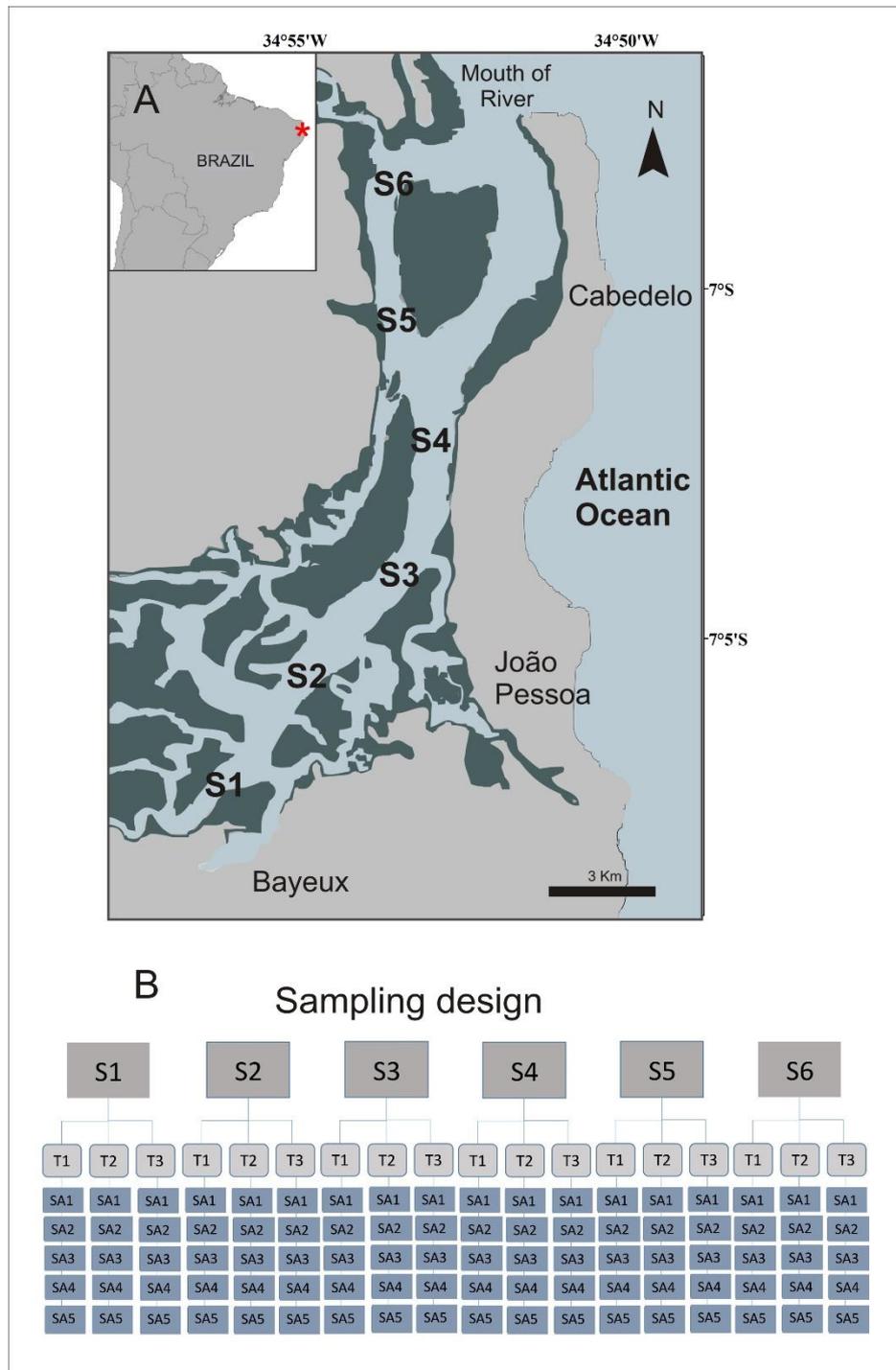


Figure 1. **A.** Map of Brazil showing the Northeast region, Paraíba state and the Paraíba River estuary. Sampling stations (S), from the upstream (S1) to the downstream (S6) of the estuary. **B.** Sampling design showing six sampling stations (S1, S2, S3, S4, S5 and S6), tree transects in each station (T1, T2 and T3) and five samples in each transect (SA1, SA2, SA3, SA4 and SA5).

On the banks of the estuary the flora is predominantly composed of mangrove trees such as *Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa*, *Conocarpus erectus*,

Avicennia germinans and *A. schaueriana*. Each species has different type of root, such as aerial roots (pneumatophore or anchor), which provide different substrates and microhabitats for several organisms (Figures 2B and C).

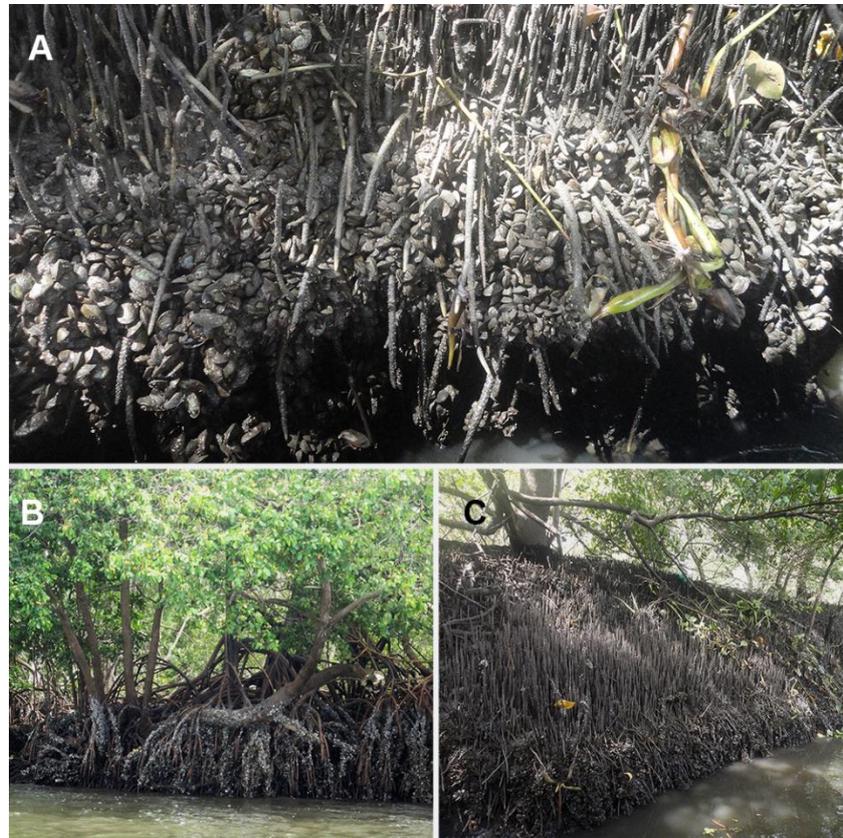


Figure 2. A. Picture of mangrove tree roots showing specimens of *Mytilopsis sallei* attached in dense aggregation. B. *Rhizophora mangle*. C. *Avicennia* sp..

2.2.Data sampling

Macrobenthos were sampled in January, February and June 2017, during low tide, in six stations along the Paraíba River estuary. The stations were selected in order to cover a broad spectrum of salinity, two upstream (lowest salinities, S1 and S2), two in the central region (S3 and S4) and two downstream (highest salinities, S5 and S6) (Figure 1B). In each station, three transects (10 x 2 m) were disposed in the left bank (downstream direction) of the river and five squares (20 x 20 cm, 0.04 m²) were randomly distributed inside each transect, totalizing 15 samples per station and 90 samples per sampling date (Figure 1B).

Mangrove roots and every type of substrate present (in the surface and up to 10 cm below) within the squares were collected and preserved in 4% formaldehyde diluted

in seawater. Those substrates were used to describe the type of microhabitat used by the organisms found. The samples were sieved using a 0.5 mm mesh sieve and the organisms which remained in the mesh were transferred to 70% alcohol (Tagliapietra and Sigovini, 2010).

The abundance (number of specimens) and density (number of specimens/m²) were estimated. The level of taxonomic identification was conducted to species level whenever possible, using literature as a support for taxonomic assignation (Thomé, 2004; Hartman, 2006; Farrapeira, 2008; Mikkelsen and Bieler, 2008; Rios, 2009; Tunnell Jr. *et al.*, 2010; Pochai *et al.*, 2017).

In the day of sampling, salinity and temperature of the water were registered for each transect.

2.3. Statistical analysis

The abundance data of benthic species were transformed to square root before multivariate analysis. Bray-Curtis dissimilarity analysis was performed to quantify the similarity of samples between the sampling stations. The distribution patterns of the benthic community abundance presented in the six sampling stations were evaluated through the Principal Coordinates Analysis (PCO), and the differences in the abundance of benthic species were tested through the Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) (with 999 permutations). The contribution of the species responsible for the observed differences between the sampling stations was obtained through Similarity Percentage analysis (SIMPER). Shannon-Wiener diversity index (H') was applied to each sampling station.

A non-parametric Kruskal-Wallis test was used to compare the salinity and temperature among stations followed by a pos-hoc test of multiple comparisons (Siegel and Castellan Jr., 1988). Normality and homoscedastic of data were tested using the Shapiro-Wilk and Levene tests.

Cumulative frequency distribution test was performed for abundance of *M. sallei* in relation to salinity and temperature.

To evaluate the influence of the microhabitats on the benthic species, a Redundancy Analysis (RDA) using abundance data after transformation $\log x+1$. The absence or presence of a certain type of microhabitat were assigned as 0 or 1, respectively.

Multivariate analyses were performed with Primer 6 & Permanova+, and univariate analysis and RDA were performed in R 3.2.1 using the vegan (Oksanen *et al.*, 2019) and pgrmness packages. Differences were considered significant when $P \leq 0.05$.

3. RESULTS

In the sampling stations of the Paraíba River estuary, 31,556 benthic invertebrates individuals were found, which represented a total density of 2,834.63 specimens per m². Twenty macrobenthos species were identified belonged to 3 classes, Bivalvia (9 spp.), Gastropoda (6 spp.) and Hexanauplia (5 spp.), and among them there were native, cryptogenic and exotic species (Table 1). The exotic bivalve *M. sallei* had the highest total density (1,292.41 individuals per m²) when compared with all species together (1,542.22 specimens per m²) and it was also the most abundant species (14,562 individuals, 46.15% of community).

Regarding the number of species and diversity among the different sampled stations, S1 had the lowest diversity ($H' = 0.3269$; and 10 spp.) when compared with others that had higher diversity (S3: $H' = 0.4038$, 11 spp.; S4: $H' = 0.5495$, 11 spp.; S2: $H' = 0.5534$, 9 spp.; S5: $H' = 0.5645$, 13 spp. and S6: $H' = 0.6049$, 10 spp.).

Table 1. Number of individuals of each taxa identified in the sampling stations (S1, S2, S3, S4, S5 and S6) in the Paraíba River estuary. § exotic species, + cryptogenic species (according to Farrapeira, 2010).

CLASS BIVALVIA	SAMPLING STATIONS (S)					
	S1	S2	S3	S4	S5	S6
DREISSENIDAE						
<i>Mytilopsis sallei</i> §	14,562	0	0	0	0	0
MYTILIDAE						
<i>Mytella charruana</i>	2,377	0	2	0	1	0
<i>Brachidontes exustus</i>	3	0	10	15	52	37
<i>Mytilus edulis</i>	0	6	0	0	0	0
OSTREIDAE						
<i>Crassostrea rhizophorae</i>	13	730	2,225	1,295	807	662
<i>Crassostrea brasiliiana</i>	0	4	0	0	0	0
LUCINIDAE						
<i>Codakia orbicularis</i>	0	0	0	0	4	0
CORBULIDAE						
<i>Caryocorbula contracta</i>	0	0	0	1	0	0

PHOLADIDAE						
<i>Martesia striata</i>	0	0	0	0	21	0
CLASS GASTROPODA						
COLUMBELLIDAE						
<i>Parvanachis obesa</i>	33	47	37	120	69	35
NERITIDAE						
<i>Neritina virginea</i>	1	0	4	13	9	15
NASSARIIDAE						
<i>Phrontis polygonata</i>	0	0	0	1	0	2
SKENEIDAE						
<i>Haplocochlias swifti</i>	0	0	2	3	7	80
PYRAMIDELLIDAE						
<i>Odostomia</i> sp.	0	0	0	0	1	0
LITTORINIDAE						
<i>Littoraria angulifera</i>	0	1	11	6	32	2
CLASS HEXANAUPLIA						
BALANIDAE						
<i>Amphibalanus amphitrite</i> +	93	647	1271	601	764	166
<i>Amphibalanus improvisus</i> +	1,083	80	0	6	0	20
<i>Amphibalanus venustus</i> +	421	12	1	0	9	0
CHTHAMALIDAE						
<i>Chthamalus proteus</i>	5	164	146	905	1,655	126
<i>Microeuraphia eastropacensis</i>	0	0	23	0	0	0
TOTAL	18,591	1,691	3,732	2,966	3,431	1,145

There were significant differences in the abundance of benthic community species among the stations (Pseudo-F_{5,173}=16.891, $P = 0.001$), except between S4 and S5 and S5 and S6 (Table 2). The PCO demonstrated the differences in the abundance of the S1 from other stations (Figure 3).

Table 2. Pairwise PERMANOVA results for species abundance among the sampling stations (S1, S2, S3, S4, S5 and S6) in the Paraíba River estuary (using Bray-Curtis dissimilarity analysis).

Stations	t	P value	Unique perms
S1/S2	6.9170	0.001	999

S1/S3	9.3486	0.001	999
S1/S4	6.7951	0.001	998
S1/S5	7.2087	0.001	998
S1/S6	6.3933	0.001	998
S2/S3	1.7062	0.021	998
S2/S4	1.5907	0.033	999
S2/S5	1.6379	0.029	998
S2/S6	1.5891	0.033	998
S3/S4	2.0883	0.004	997
S3/S5	2.3710	0.001	998
S3/S6	2.4688	0.002	999
S4/S5	1.3336	0.124	999
S4/S6	1.7077	0.010	999
S5/S6	1.2482	0.149	998

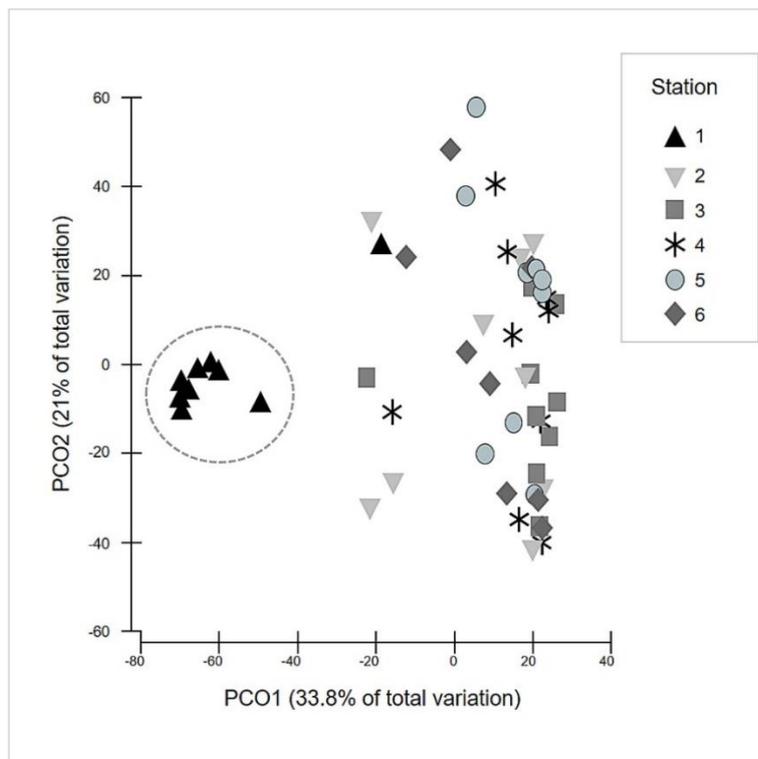


Figure 3. Principal Coordinates Analysis (PCO) presenting the distribution of abundance in the sampling stations (S1, S2, S3, S4, S5 and S6) in the Paraíba River estuary. Note that out of 8 data from S1, 7 were grouped together and far from the others.

SIMPER analysis corroborated the results above showing that the *M. sallei* had the greatest abundance contribution to S1, whereas the oyster *Crassostrea rhizophorae* and the barnacle *Amphibalanus amphitrite* contributed more for S2-S5 and S6, respectively (Table 3). The differences found between S1 and the other stations were

defined mainly by the exclusive occurrence of the bivalves *M. sallei* and *Mytella charruana* in S1 (Table 4). Moreover, differences among other stations were due to the presence of the oyster *C. rhizophorae* (S2 to S6) and the barnacles *A. improvisus* (S4 and S6) and *A. amphitrite* (S2 to S6) (Table 4). It was also evident that the most abundant species in S1 were the less abundant or absent in other seasons (Table 1).

Table 3. Similarity Percentage (SIMPER) analysis showing the contribution (%) of each species identified in the sampling stations (S1, S2, S3, S4, S5 and S6) in the Paraíba River estuary.

Species not found are indicated by –.

Species	Contributions					
	S1	S2	S3	S4	S5	S6
<i>Mytilopsis sallei</i>	78.5	-	-	-	-	-
<i>Mytella charruana</i>	16.59	-	-	-	-	-
<i>Crassostrea rhizophorae</i>	-	83.78	87.66	53.73	44.03	40.25
<i>Amphibalanus amphitrite</i>	-	9.71	4.85	7.67	23.57	45.33
<i>Chthamalus proteus</i>	-	-	-	10.38	24.67	-
<i>Parvanachis obesa</i>	-	-	-	19.60	-	-

Table 4. Similarity Percentage (SIMPER) analysis showing the contribution to dissimilarity (%) of species identified in the sampling stations (S1, S2, S3, S4, S5 and S6) in the Paraíba River estuary.

Contributions	<i>Mytilopsis sallei</i>	<i>Mytella charruana</i>	<i>Crassostrea rhizophorae</i>	<i>Amphibalanus improvisus</i>	<i>Amphibalanus amphitrite</i>
S1/ S2	50.95	15.07	11.07	7.75	-
S1/ S3	46.40	13.79	17.22	6.62	-
S1/ S4	47.55	14.11	10.15	6.86	-

S1/ S5	44.93	13.39	13.00	10.36	-
S1/ S6	53.14	15.68		7.93	-
S2/S3	-	-	53.78	-	17.66
S2/S4	-	-	40.89	-	14.79
S2/S5	-	-	35.54	-	19.81
S2/S6	-	-	43.73	-	23.43
S3/S4	-	-	45.92	-	14.44
S3/S5	-	-	41.00	-	19.06
S3/S6	-	-	50.71	-	21.00
S4/S6	-	-	34.10	18.61	-

The temperature and salinity in the 6 stations are shown in Figure 4. Mean water temperature was 29.56°C (± 1.78) and salinity was 28.54 (± 7.30). Temperature and salinity were different among stations ($H = 25.058$, $H = 29.737$, respectively, $P < 0.05$). The lowest salinity and temperature were reported in S1, S2 and S3, while the highest in S4, S5 and S6.

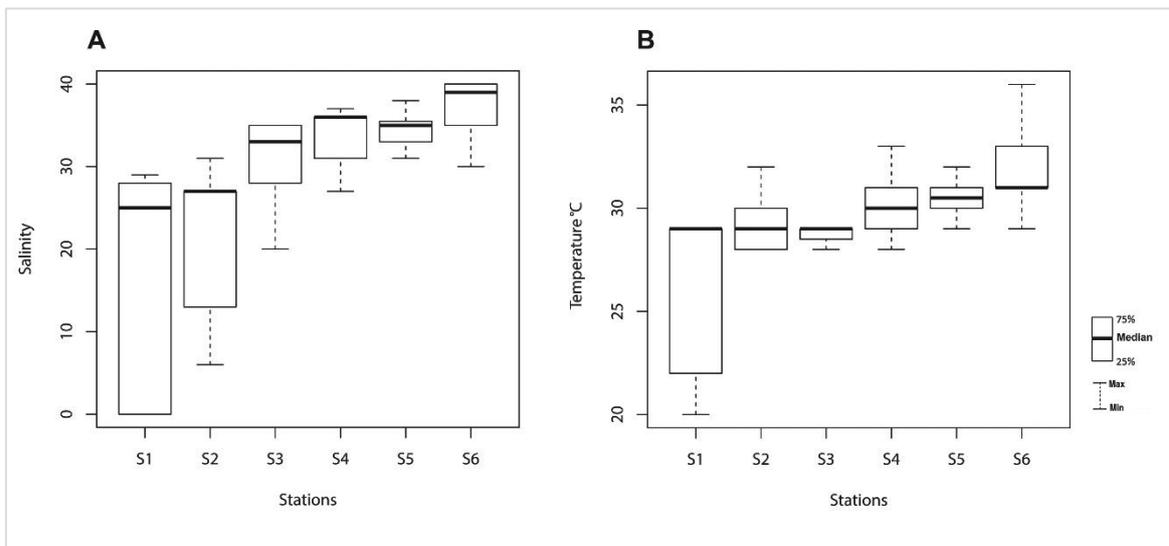


Figure 4. Abiotic data of water registered in the sampling stations (S1, S2, S3, S4, S5 and S6) in the Paraíba River estuary. **A.** Salinity. **B.** Temperature (°C).

The cumulative frequency distribution indicated that 58.5% of the *M. sallei* abundance occurred at salinities below 6 and 74.5% at salinities below 24 (Figure 5A). In addition, 43.5% of the *M. sallei* abundance were distributed in temperatures ranging from 29°C to 32°C, and 28.2% below 26°C (Figure 5B).

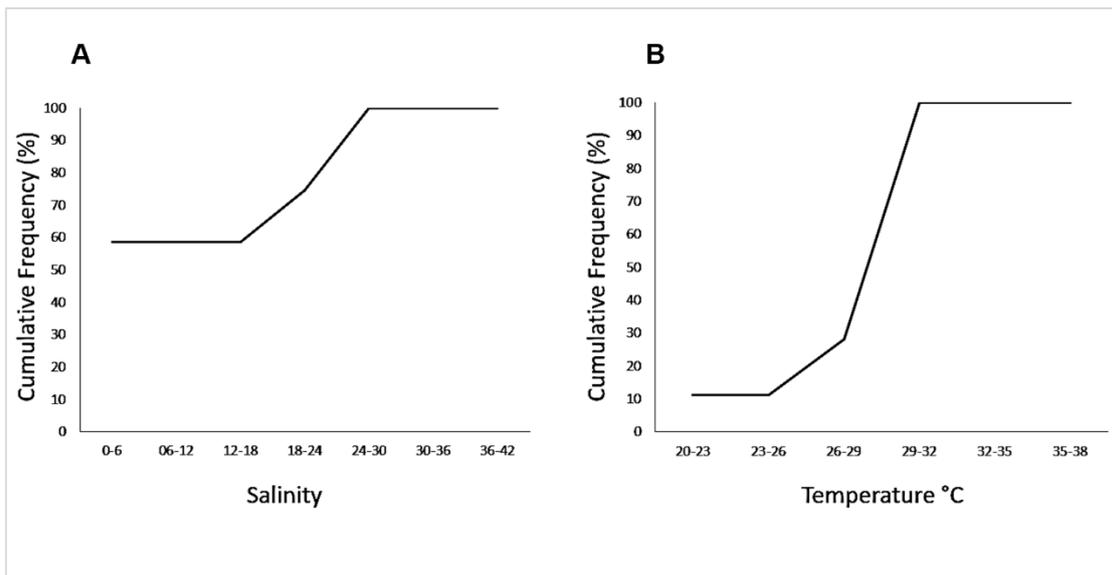


Figure 5: Cumulative frequency distribution of the *Mytilopsis sallei* abundance according to abiotic parameters of the water in the Paraíba River estuary. **A.** Salinity. **B.** Temperature.

The microhabitats found in the banks of the Paraíba River estuary are described as follows: *Avicennia* sp. and *Laguncularia racemosa* pneumatophore roots, *Rhizophora mangle* roots, *Conocarpus erectus* roots, trunks of unidentified tree, decomposing trunk, branches of trees, decomposing branches, oysters, sand and trash. Most stations (S2 to S6) presented all types of microhabitats while S1 had a predominance of pneumatophore roots and decomposing trunks.

The relationship between the macrobenthos and the microhabitats were analysed with the RDA. Results showed that microhabitats explained 39% of the total variation, with the RDA1 axis expressing 28% and RDA2 representing 5% of this variation ($F = 2.4071$, $P < 0.05$). (Figure 6). The microhabitats that best explained the distribution of the species were pneumatophore root ($F = 6.02$, $P < 0.05$) and trunks of unidentified tree ($F =$

3.25, $P < 0.05$), accounting for 16% of community variation. The most abundant bivalve *M. sallei* was mainly associated with the pneumatophore roots, as well as trunks of unidentified tree, and its microhabitat was shared by the bivalve *M. charruana* and the barnacles *A. improvisus* and *A. venustus* (Figure 6).

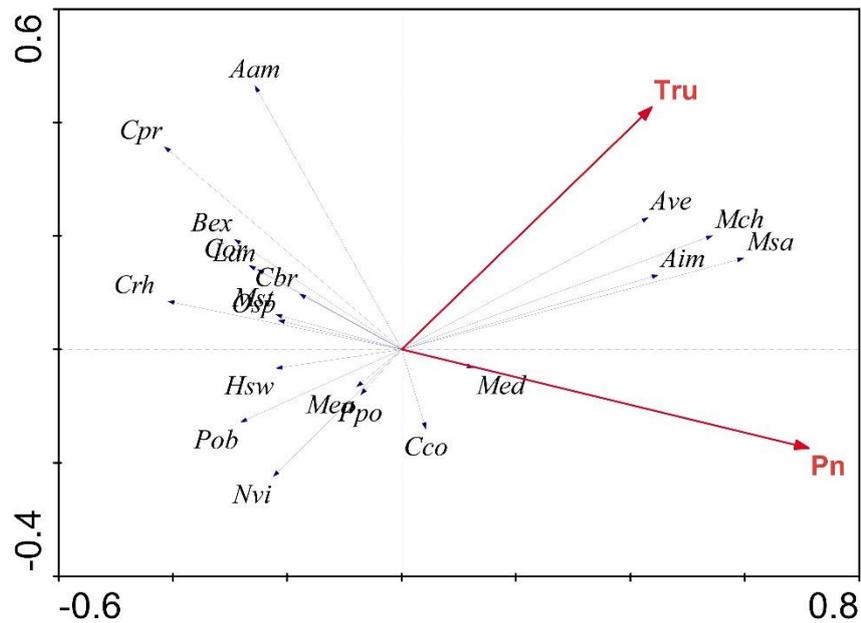


Figure 6. Association of the species and their microhabitats in the Paraíba River estuary.

Microhabitats: *Avicennia* sp. and *Laguncularia racemosa* pneumatophore roots (Pn) and trunks of unidentified tree (Tru). Species: *Amphibalanus amphitrite* (Aam), *Amphibalanus improvisus* (Aim), *Amphibalanus venustus* (Ave), *Brachidontes exustus* (Bex), *Chthamalus proteus* (Cpr), *Crassostrea brasiliiana* (Cbr), *Crassostrea rhizophorae* (Crh), *Caryocorbula contracta* (Cco), *Codakia orbicularis* (Cor), *Littoraria angulifera* (Lan), *Martesia striata* (Mst), *Mytilopsis sallei* (Msa), *Mytella charruana* (Mch), *Microeuraphia eastropacensis* (Mea), *Mytilus edulis* (Med), *Neritina virginea* (Nvi), *Odostomia* sp. (Osp), *Parvanachis obesa* (Pob), *Phrontis polygonata* (Ppo).

4. DISCUSSION

The present study evaluated ecological aspects of the exotic bivalve *M. sallei* for the first time in Brazilian coast, bringing information of abundance, distribution, and spatial relationship with other benthic species as well as environmental factors (microhabitats, salinity and temperature of waters) contributing to the occurrence in the Paraíba River estuary.

The results showed that *M. sallei* is well established in the Paraíba River estuary with high density (2,834.63 specimens /m²) similar to what is found (around 2000 specimens/m²) in its original distribution, in Colombia (Puyana, 1995) or in an invaded site such as Xiamen, in China (Cai *et al.*, 2014). However, *M. sallei* can reach densities even higher, such as in Darwin Harbour, in Australia (23,000 specimens/m²) (Willan *et al.*, 2000). In other invaded countries, reported densities were almost 3 times lower (1,000/m²) in Malaysian estuaries (Tan and Morton, 2006) or even less, 760/m² in Hong Kong (Morton and Leung, 2015). Because of its high density, it is possible that *M. sallei* influences the community in the area it occupies, reducing substrate and nutrients available for other species. Indeed, reduction of suspended organic matter and dissolved oxygen, and consequently phytoplankton production were already reported in *M. sallei* areas (Cai *et al.*, 2014).

Interestingly, *M. sallei* was distributed exclusively in one station (S1), which is the furthest from the river mouth, indicating its preference for low salinities. The maximum salinity reached in S1 was 24, similar to those observed in Malaysia (Tan and Morton, 2006) and Hong Kong (Morton and Leung, 2015), which ranged 0 – 25. In experimental conditions, *M. sallei* appears to have its respiratory activity and oxygen consumption affected by extreme salinities, i.e., below 15 and above 45 (Raju *et al.*, 1975; Rao *et al.*, 1987). In Colombia, it seems to prefer constant supply of fresh water (Puyana, 1995). However, intriguingly *M. sallei* also occurs in high salinity (35) (Morton, 1989; Fernandes *et al.*, 2018; Tan and Tay, 2018; Wangkulangkul, 2018), while, in the present study, *M. sallei* was absent in the others stations, with increased mean salinities, except for S2 which had salinity and temperature similar than S1. This fact suggests that other factors besides salinity might influence *M. sallei* distribution.

Raju *et al.* (1975) demonstrated that high salinities (above 25) affected *M. sallei* larvae, which had their development impaired. It is likely that high salinities compromise the reproductive development as well as larval settlement (Raju *et al.*, 1975), which could explain why *M. sallei* was not established further downstream in the Paraíba River. Nevertheless, the fact that adults seems to have higher tolerance to salinity (Raju *et al.*, 1975; Rao *et al.*, 1987; Puyana, 1995) than larvae, suggests that other forms of dispersion could exist. Morton (1989) suggested that the dispersal and introduction of *M. sallei* occurs even through floating materials, which can be corroborate by the current findings, which showed *M. sallei* in decomposing wood and garbage.

Temperature seems to be an important factor controlling *M. sallei* distribution in the Paraíba River estuary, as more than 60% of the individuals were found in temperatures above 26°C. This is in agreement with other reports that found less tolerance of *M. sallei* to low temperatures (below 15 °C), resulting in reduction in byssus production, recruitment and density (Cai *et al.*, 2014; Astudillo *et al.*, 2017). Thus, both salinity and temperature interfere with *M. sallei* distribution in Paraíba River estuary. It is well known that those abiotic factors directly influence the reproductive process of bivalves, controlling gonadal development and spawning (Baba *et al.*, 1999; Verween *et al.*, 2009), as well as influencing the survival of larvae (Calabrese and Davis, 1970). Therefore, we can infer that stations S3 to S6 do not have the best environmental conditions, having higher salinities and higher temperatures outside the optimal range of *M. sallei* reproduction and consequently affecting its establishment. Reproductive study is in progress by our group in order to clarify this hypothesis.

Mytilopsis sallei and the native bivalve of the South Atlantic *M. charruana* had same spatiotemporal distributions. Similarly, *M. charruana* has a wide tolerance to salinity (Yuan *et al.*, 2010) and temperature variation (Brodsky, 2011), and it is also an invasive species in United States (Boudreaux and Walters, 2006; Yuan *et al.*, 2010) and Philippines (Vallejo *et al.*, 2017). Additionally, the barnacles *A. improvisus* and *A. venustus* were more abundant in S1 than in the other stations, thus co-inhabiting with *M. sallei* and *M. charruana*. This fact may reflect on the preference of these species to habitats of lower salinities. These barnacles species are considered cryptogenic (uncertain or unknown origin) (Farrapeira, 2010), and share characteristics (wide environmental tolerance) of invasive species. They were reported to have invaded the Baltic Sea (Oganjan *et al.*, 2017) and the Pacific Coast (Carlton *et al.*, 2011).

In the present study, it was evident that some species were more adapted to higher salinities than others as they were more abundant in downstream sampling stations, such as the barnacles *A. amphitrite* and *C. proteus* and the oyster *C. rhizophorae*. These species are less tolerant to low salinities (below 15) (Farrapeira, 2008), and low temperatures (Qiu and Qian, 1999; Ng *et al.*, 2016), consequently limiting their development in such conditions.

Microhabitat is an important parameter in the understanding of spatial distribution of macrobenthos (Hewitt *et al.*, 2005). *M. sallei* was associated mainly with pneumatophores of *Avicennia* sp. and *L. racemosa*. The pneumatophores provided a

suitable substrate for settlement and formation of aggregates typical of *M. sallei*. Both mangrove species inhabit regions in the mangrove ecosystem with moderate salinities and little influence of tides (Bunt J. S., 1996; Petri *et al.*, 2011) and thus are predominantly found in S1 and S2 and also the reason for being the main substrate for the fouling species mentioned above. However, *M. sallei* were also found attached to decomposing trunk, which means that they also use other types of substrates when needed. In fact, it seems that in addition to mangrove tree roots, a diversity of other substrates can be used by *M. sallei*, such as gravel, stones, and decomposing woods (Escarbassiere and Almeida, 1976). In other countries where *M. sallei* was introduced they also inhabited artificial substrates, such as concrete, ship's hull, wood from port structures (Morton, 1989; Willan *et al.*, 2000; Galil and Bogi, 2009) or even bivalves shells and benthic organisms (Tan and Morton, 2006).

In its native distribution areas, *M. sallei* is frequently found co-occurring with the oysters *C. rhizophorae* and attached to *R. mangle* roots (von Cosel, 1986; Puyana, 1995), however this was not observed in the Paraíba River estuary, despite the presence of *C. rhizophorae* and the *R. mangle* in S1. In contrast, *C. rhizophorae* was dominant in stations where *M. sallei* was not, forming agglomerates in the *R. mangle* roots.

One important finding of the present study was that S1 had the lowest species diversity among the sampling stations, demonstrating the dominance of *M. sallei* and its negative impact in the local biodiversity. Qian and Ricklefs (2006) reported that communities dominated by invasive species tend to become less diverse and more "homogeneous" due to dominance by few species.

Despite a lack of an extensive study of pollutants and contaminants in the six stations, a recent study indicates that S1 is the most exposed site to domestic run-off of the Paraíba River estuary (Nóbrega-Silva *et al.*, 2016). The authors detected high concentrations of nutrients (nitrite, nitrate, ammonia and phosphates) in the region that would correspond to S1, and lower nutrients and pollutants near the river mouth. In fact, *M. sallei* has been observed in port regions and lagoons exposed to pollutants (Morton, 1989; Astudillo *et al.*, 2014; Cai *et al.*, 2014).

Studies comparing the effects of pollutants on native and invasive species, found that invasive organisms had higher tolerance, high resilience and fast population growth compared to natives species (Karatayev *et al.*, 2009; Piola and Johnston, 2009). It is

corroborate by the fact that estuarine communities impacted by pollutants have reduced number of species (Moran, 1982). *M. sallei* presented high resistance to pollutants and sediment discharges (Vilardy and Polania, 2002). Taking this into account, it is likely that native species of the Paraíba River estuary have low tolerance to pollutants, thus the station S1 would be the ideal place for the opportunistic *M. sallei*. This applies to *M. charruana*, *A. improvisus* and *A. venustus* as well. In contrast, in other stations, it is expected that the more native species are present, the more competition for resources is created, as observed by Astudillo et al. (2017).

In summary, *M. sallei* is the dominant benthic species in the Paraíba River, but it did not occur throughout the estuary. Its distribution can be explained by a set of characteristics: (a) preference for lower salinities, (b) microhabitat favourable to its attachment and aggregation behaviour, (c) high tolerance to pollutants, and (d) less direct competitors. *M. sallei* represents a strong risk for native species that have their distribution committed, because it impairs the settlement and growth of native species reducing local biodiversity.

ACKNOWLEDGMENTS

We gratefully acknowledge Luis C. Damasceno, Caroline Lima, Lívia Costa, Anna Cunha, Thayse Machado and Ana Claudia for technical assistance in field and lab work, and Dr. Joseline Molozzi and Dr. Miodeli Nogueira for manuscript advices. Thanks André Lira for statistical assistance and Tomer Abramov for English edition. We thank the *Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação* (PPGEC) of the *Universidade Estadual da Paraíba* for logistic support. Romilda N. M. Queiroz was supported by CAPES (Brazil). This research was supported by a grant from PADI foundation (No. 21876).

REFERENCES

- Astudillo J-C, Wong J, Dumont C, Bonebrake T, Leung K. 2014. Status of six non-native marine species in the coastal environment of Hong Kong, 30 years after their first record. *BioInvasions Records* **3**: 123–137.
- Astudillo JC, Bonebrake TC, Leung KMY. 2017. The recently introduced bivalve *Xenostrobus securis* has higher thermal and salinity tolerance than the native *Brachidontes variabilis* and established *Mytilopsis sallei*. *Marine Pollution Bulletin* **118**: 229–236.
- Baba K, Tada M, Kawajiri T, Kuwahara Y. 1999. Effects of temperature and salinity on spawning of the brackish water bivalve *Corbicula japonica* in Lake Abashiri, Hokkaido, Japan. *Marine Ecology Progress Series* **180**: 213–221.
- Boltovskoy D, Correa N. 2015. Ecosystem impacts of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* (golden mussel) in South America. *Hydrobiologia* **746**: 81–95.
- Boudreaux ML, Walters LJ. 2006. *Mytella charruana* (Bivalvia: Mytilidae): a new, invasive bivalve in Mosquito Lagoon, Florida. *The Nautilus* **120**: 34–36.
- Brodsky S. 2011. Cold Temperature Effects on Byssal Thread Production by the Native Mussel *Geukensia demissa* versus the Non-Native Mussel *Mytella charruana*. *The Pegasus Review: UCF Undergraduate Research Journal* **5**: 1–10.
- Bunt J. S. 1996. Mangrove Zonation: An Examination of Data from Seventeen Riverine Estuaries in Tropical Australia. *Annals of Botany* **78**: 333–341.
- Cai L-Z, Hwang J-S, Dahms H-U, Fu S-J, Zhuo Y, Guo T. 2014. Effect of the invasive bivalve *Mytilopsis sallei* on the macrofaunal fouling community and the environment of Yundang Lagoon, Xiamen, China. *Hydrobiologia* **741**: 101–111.
- Calabrese A, Davis HC. 1970. Tolerances and requirements of embryos and larvae of bivalve molluscs. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* **20**: 553–564.
- Cangussu LC, Altvater L, Haddad MA, Cabral AC, Heyse HL, Rocha RM. 2010. Substrate type as a selective tool against colonization by non-native sessile invertebrates. *Brazilian Journal of Oceanography* **58**: 219–231.
- Carlton JT, Newman WA, Pitombo FB. 2011. Barnacle Invasions: Introduced, Cryptogenic, and Range Expanding Cirripedia of North and South America. In *In*

- the Wrong Place - Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts*
Springer Netherlands: Dordrecht; 159–213.
- Cataldo D, O'Farrell I, Paolucci E, Sylvester F, Boltovskoy D. 2012. Impact of the invasive golden mussel (*Limnoperna fortunei*) on phytoplankton and nutrient cycling. *Aquatic Invasions* **7**: 91–100.
- Chu F-LE, Hale RC. 1994. Relationship Between Pollution and Susceptibility to *Crassostrea virginica*. *Marine Environmental Research* **38**: 243–256.
- von Cosel R. 1986. Moluscos de la region de la cienaga grande de Santa Marta (Costa del Caribe de Colombia). *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betin* **15–16**: 79–370.
- Van Damme D. 2014. *Dreissena polymorpha*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014: e.T155495A42428801.
- Escarbassiere RM, Almeida P. 1976. Aspectos biologicos y ecologicos de *Mytilopsis sallei* Recluz (Bivalvia-Eulamellibranchia) en areas adyacentes a la laguna de Unare (Estado Anzoategui, Venezuela). *Acta Biologica Venezuelica* **9**: 165–193.
- Farrapeira CMR. 2008. Cirripedia Balanomorpha del estuario del Río Paripe (Isla de Itamaracá, Pernambuco, Brasil). *Biota Neotropica* **8**: 31–39.
- Farrapeira CMR. 2010. Shallow water Cirripedia of the northeastern coast of Brazil: The impact of life history and invasion on biogeography. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **392**: 210–219.
- Fernandes MR, Salgueiro F, Miyahira IC, Caetano CHS. 2018. mtDNA analysis of *Mytilopsis* (Bivalvia, Dreissenidae) invasion in Brazil reveals the existence of two species. *Hydrobiologia* **817**: 97–110.
- Galil BS, Bogi C. 2009. *Mytilopsis sallei* (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae) established on the Mediterranean coast of Israel. *Marine Biodiversity Records* **2**: e73.
- Hartman T. 2006. *Bivalve seashells of Florida: an identification guide to the common species of Florida and the Southeast*. Anadara Press: Tampa, FL.
- Hewitt JE, Thrush SF, Halliday J, Duffy C. 2005. The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. *Ecology* **86**: 1619–1626.

- Karatayev AY, Burlakova LE, Padilla DK, Mastitsky SE, Olenin S. 2009. Invaders are not a random selection of species. *Biological Invasions* **11**: 2009–2019.
- Lopes RM, Coradin L, Pombo VB, Cunha DR. 2009. Informe sobre as espécies exóticas invasoras marinhas no Brasil. In *Ministério do Meio Ambiente, MMA/SBF* (ed). Brasília; 440.
- Marcelino RL, Sassi R, Cordeiro TA, Costa CF. 2005. Uma abordagem sócio-econômica e sócio-ambiental dos pescadores artesanais e outros usuários ribeirinhos do estuário do rio Paraíba do Norte, Estado da Paraíba, Brasil. *Tropical Oceanography* **33**.
- Matthews S. 2004. Tropical ASIA invaded: The growing danger of invasive alien species. In *GISP The global invasive species programme*, Brand K (ed). 64.
- Mikkelsen PM, Bieler R. 2008. *Seashells of Southern Florida Living Marine Mollusks of the Florida Keys and Adjacent Regions: Bivalves*. Princeton University Press: Princeton, NJ.
- Moran PJ. 1982. The effects of industrial pollution on the larval settlement, development and succession of marine fouling communities in Port Kembla Harbour. Doctor of Philosophy thesis. University of Wollongong.
- Morton B. 1981. The biology and functional morphology of *Mytilopsis sallei* (Recluz) (Bivalvia: Dreissenacea) fouling Visakhapatnam harbour, Andhra Pradesh, India. *Journal of Molluscan Studies* **47**: 25–42.
- Morton B. 1989. Life-history characteristics and sexual strategy of *Mytilopsis sallei* (Bivalvia: Dreissenacea), introduced into Hong Kong. *Journal of Zoology* **219**: 469–485.
- Morton B, Leung KF. 2015. Introduction of the alien *Xenostrobus securis* (Bivalvia: Mytilidae) into Hong Kong, China: Interactions with and impacts upon native species and the earlier introduced *Mytilopsis sallei* (Bivalvia: Dreissenidae). *Marine Pollution Bulletin* **92**: 134–142.
- Ng APF, Teh CP, Poi KY, Yasin Z, Tan ASH. 2016. Effect of Salinity on Embryo and Larval Development of Oyster *Crassostrea iredalei*. *Tropical Life Sciences Research* **27**: 23–29.

- Nóbrega-Silva C, Patrício J, Marques JC, Olímpio M dos S, Farias JNB, Molozzi J. 2016. Is polychaete family-level sufficient to assess impact on tropical estuarine gradients? *Acta Oecologica* **77**: 50–58.
- Oganjan K, Lauringson V, Kotta J, Rostin L, Martin G. 2017. Factors affecting the recruitment of *Amphibalanus improvisus* and *Dreissena polymorpha* in a highly eutrophic brackish bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **184**: 37–45.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, Mcglinn D, Minchin PR, O'hara RB, Simpson GL, Solymos P, et al. 2019. Package 'vegan' Title Community Ecology Package. *Community ecology package* **2**.
- Petri DJC, Bernini E, Souza LM de, Rezende CE. 2011. Distribuição das espécies e estrutura do manguezal do rio Benevente, Anchieta, ES. *Biota Neotropica* **11**: 107–116.
- Piola RF, Johnston EL. 2009. Comparing differential tolerance of native and non-indigenous marine species to metal pollution using novel assay techniques. *Environmental Pollution* **157**: 2853–2864.
- Pochai A, Kingtong S, Sukparangsi W, Khachonpisitsak S. 2017. The diversity of acorn barnacles (Cirripedia, Balanomorpha) across Thailand's coasts: The Andaman Sea and the Gulf of Thailand. *Zoosystematics and Evolution* **93**: 13–34.
- Puyana M. 1995. Aspectos biológicos y ecológicos de *Mytilopsis sallei* (Recluz 1849) (Bivalvia: Dreissenidae) en bancos de ostra de la cienaga grande de Santa Marta, Caribe colombiano. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betin* **24**: 39–53.
- Qian H, Ricklefs RE. 2006. The role of exotic species in homogenizing the north American flora. *Ecology Letters* **9**: 1293–1298.
- Qiu J, Qian P. 1999. Tolerance of the barnacle *Balanus amphitrite amphitrite* to salinity and temperature stress: effects of previous experience. *Marine Ecology Progress Series* **188**: 123–132.
- Raju PR, Rao KM, Canti SS, Kalyanasundaram N. 1975. Effect of extreme salinity conditions on the survival of *Mytilopsis sallei* Recluz (Pelecypoda). *Hydrobiologia* **46**: 199–206.

- Rao YP, Devi U, Prasada Rao DG V. 1987. Respiration of a fouling mollusc *Mytilopsis sallei* in relation to different salinities. *Mahasagar - Bulletin of the National Institute of Oceanography* **20**: 139–143.
- Rios E de C. 2009. *Compendium of Brazilian seashells*. Evangraf: Rio Grande.
- Rizzo AE, Miyahira IC, Moser G, Dos Santos SB. 2014. A new record of *Mytilopsis leucophaeta* (Bivalvia: Dreissenidae) in Rio de Janeiro (Brazil). *Marine Biodiversity Records* **7**: e129.
- Siegel S, Castellan Jr. NJ. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill Book Company: New York, NY.
- Souza JRB de, Rocha CMC da, Lima M dos PR de. 2005. Ocorrência do bivalve exótico *Mytilopsis leucophaeta* (Conrad) (Mollusca, Bivalvia), no Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* **22**: 1204–1206.
- Tagliapietra D, Sigovini M. 2010. Benthic fauna: Collection and identification of macrobenthic invertebrates. *NEAR Curriculum in Natural Environmental Science Terre et Environment* **88**: 253–261.
- Tan KS, Morton B. 2006. The invasive Caribbean bivalve *Mytilopsis sallei* (Dreissenidae) introduced to Singapore and Johor Bahru, Malaysia. *The Raffles Bulletin of Zoology* **54**: 429–434.
- Tan KS, Tay T. 2018. The invasive Caribbean *Mytilopsis sallei* (Bivalvia: Dreissenidae): A short review. *ASEAN Journal on Science and Technology for Development* **35**: 133–139.
- Teixeira RM, Barbosa J da SP, López MS, Ferreira-Silva MAG, Coutinho R, Villaça RC. 2010. Bioinvasão marinha: os bivalves exóticos de substrato consolidado e suas interações com a comunidade receptora. *Oecologia Australis* **14**: 381–402.
- Thomé GM. 2004. *As conchas das nossas praias: guia ilustrado*. USEB: Pelotas, RS.
- Tunnell Jr. JW, Andrews J, Barrera J, Moretzsohn F. 2010. *Encyclopedia of Texas Seashells: Identification, Ecology, Distribution, and History*. Texas A&M University Press: Texas.
- Vallejo B, Conejar-Espedido J, Manubag L, Artiaga K, Damatac A, Imperia I, Itong T,

- Fontanilla I, Cao E. 2017. First record of the Charru mussel *Mytella charruana* d'Orbigny, 1846 (Bivalvia: Mytilidae) from Manila Bay, Luzon, Philippines. *BioInvasions Records* **6**: 49–55.
- Verween A, Vincx M, Degraer S. 2009. Seasonal variation in gametogenesis and spawning of *Mytilopsis leucophaeata*, an invasive bivalve in Europe. *Journal of Molluscan Studies* **75**: 307–310.
- Vilardy S, Polania J. 2002. Mollusc fauna of the mangrove root-fouling community at the Colombian Archipelago of San Andrés and Old Providence. *Wetlands Ecology and Management* **10**: 273–282.
- Wangkulangkul K. 2018. Comments on restricted distribution of *Mytilopsis adamsi* Morrison, 1946, a non-native false mussel in the Songkhla Lagoon System, southern Thailand. *Limnology* **19**: 151–156.
- Wangkulangkul K, Lheknim V. 2008. The occurrence of an invasive alien mussel *Mytilopsis adamsi* Morrison, 1946 (Bivalvia: Dreissenidae) in estuaries and lagoons of the lower south of the gulf of Thailand with comments on their establishment. *Aquatic Invasions* **3**: 325–330.
- Willan RC, Russell BC, Murfet NB, Moore KL, McEnulty FR, Horner SK, Hewitt CL, Dally GM, Campbell ML, Bourke ST. 2000. Outbreak of *Mytilopsis sallei* (Récluz, 1849) (Bivalvia: Dreissenidae) in Australia. *Molluscan Research* **20**: 25–30.
- Yuan W, Walters LJ, Schneider KR, Hoffman EA. 2010. Exploring the Survival Threshold: A Study of Salinity Tolerance of the Nonnative Mussel *Mytella charruana*. *Journal of Shellfish Research* **29**: 415–422.
- Zamprogno GC, Fernandes LL, Fernandes da CF. 2010. Spatial variability in the population of *Isognomon bicolor* (C. B. Adams, 1845) (Mollusca, Bivalvia) on rocky shores in Espírito Santo, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* **58**: 23–29.

CAPÍTULO II

Biologia reprodutiva dos bivalves invasores *Mytilopsis sallei* (Bivalvia: Dreissenidae) e *Isognomon bicolor* (Bivalvia: Pteriidae) do litoral do Nordeste do Brasil

Romilda Narciza Mendonça de Queiroz^{1,2,3} *, Thelma Lúcia Pereira Dias^{1,3}, Raniele Batista², ^{1,3} & Patrícia Mirella da Silva²

¹Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Centro de Ciências Exatas e da Natureza (CCEN), Universidade Federal da Paraíba, Cidade Universitária, s/n - Castelo Branco III, CEP 58051-090, João Pessoa, PB, Brazil.

²Laboratório de Imunologia e Patologia de Invertebrados, Departamento de Biologia Molecular, Universidade Federal da Paraíba, CEP 58051-900, Joao Pessoa, PB, Brazil.

³Laboratório de Biologia Marinha, Departamento de Biologia, Campus I, Universidade Estadual da Paraíba, CEP 58429-500, Campina Grande, PB, Brazil.

***Corresponding author:**

R. N. M. Queiroz

RESUMO

Conhecer a biologia reprodutiva de espécies invasoras é fundamental para a conservação ambiental e proteção das espécies nativas. O sucesso destas espécies invasoras está diretamente ligado a sua estratégia reprodutiva. Neste sentido, este estudo teve o objetivo de analisar a biologia reprodutiva dos bivalves invasores *Mytilopsis sallei* e *Isognomon bicolor*, definindo o ciclo reprodutivo e suas relações com parâmetros ambientais. Os bivalves foram coletados mensalmente de junho de 2016 a maio de 2017, sendo o *M. sallei* obtido no estuário do Rio Sanhauá e o *I. bicolor* na praia de Jacarapé, localizados no Nordeste do Brasil. Os bivalves coletados foram submetidos aos procedimentos de preparação de lâminas histológicas, para estudos de diferentes parâmetros reprodutivos, incluindo, identificação dos estádios de desenvolvimento da gônada, idade mínima de maturidade, determinação do sexo e índice gônada medio. Nas duas espécies predominaram indivíduos em desova e maduros praticamente nos 12 meses estudados. *Mytilopsis sallei* apresentou mais de 50% dos indivíduos em desova na maioria dos meses, havendo gametogênese principalmente no período de maior precipitação média. *Isognomon bicolor* teve indivíduos maduros (cerca de 40%) e em desova (mais de 40%) em todos os meses do ano, mas teve a maior concentração de indivíduos maduros nos meses de maior precipitação. Os resultados obtidos dos aspectos reprodutivos estudados confirmam o grande potencial invasor das duas espécies, cada um em um ambiente diferente (estuário e marinho) e com isto, o potencial destrutivo na conservação das espécies nativas e do ambiente nos locais invadidos do Nordeste.

Palavras chave: Ciclo reprodutivo, bivalve invasor, estuário, recifes de arenito

INTRODUÇÃO

Um importante aspecto que precisa ser considerado a respeito das espécies invasoras é a biologia reprodutiva, pois o tipo de reprodução e o ciclo de vida também podem permitir crescimento populacional e manutenção da variação gênica dessas espécies e auxiliá-las no processo de invasão (Allendorf e Lundquist, 2003). Roman e Darling (2007) também destacam que mesmo havendo baixa diversidade genética, o modo reprodutivo pode ser determinante da capacidade das populações para se tornarem invasoras.

Entre os invertebrados, algumas espécies de bivalves têm se destacado como invasoras devido a sua alta fecundidade, rápido crescimento, curto período de vida, maturação precoce, semelparidade, e boa capacidade de dispersão através das larvas (Wangkulangkul, 2009, Morton, 1989). Populações de bivalves introduzidos que são menos abundantes em sua distribuição nativa, podem crescer e se tornar abundante quando encontram no novo local condições mais favoráveis para reprodução (Zurel et al., 2011)

Com isto, percebe-se a importância de compreender melhor o ciclo reprodutivo e os fatores que influenciam na reprodução de diferentes espécies de bivalves. A temperatura da água é um aspecto que pode influenciar o ciclo gametogênico, com a produção de gametas ativada pela variação de temperatura (Verween et al, 2009). Fatores endógenos e os fatores ambientais, podem influenciar a reprodução dos bivalves, como é o caso da variação de salinidade associada a pluviosidade (Araújo, 2004). Entretanto, em espécies eurihalinas pode não haver correlação entre a salinidade e ciclo reprodutivo, pois a adaptação a uma ampla gama de salinidades reduz o efeito da salinidade nos processos vitais em sua história de vida (Verween et al, 2009).

No Brasil, os bivalves estão entre os grupos marinhos com maior número de espécies e abundância de invasores (Teixeira et al., 2010), e dentre estas espécies estão *Isognomon bicolor* (C. B. Adams, 1845) e *Mytilopsis sallei* (Récluz, 1849), ambas com amplo histórico de bioinvasão em diferentes áreas do globo.

Mytilopsis sallei é uma espécie bastante conhecida pelos impactos econômicos e à fauna nativa que ela causou em locais que foi introduzido na Ásia (GISP 2004; Galil & Bogi 2009; Cai et al., 2014) e Austrália (Willan et al. 2000). Apesar de sua importância como invasor, ainda há poucos estudos sobre a reprodução dele. Quanto aos aspectos

reprodutivos de *Mytilopsis sallei*, já se sabe que é dióico (Morton, 1989), e em alguns lugares as populações dele apresentaram um período de reprodução estendido (Puyana, 1995) ou dois períodos reprodutivos menores (Morton, 1989). Entretanto, é importante compreender como ocorre o ciclo reprodutivo dele no Brasil, se segue padrão identificado em outros lugares e se os mesmos fatores mediam a reprodução.

Isognomon bicolor está ganhando importância como invasor em praias do Atlântico Sul, sendo encontrado no Brasil desde o estado do Piauí até o Rio Grande do Sul (MMA, 2009; Loebmann et al., 2010; Dias et al., 2013; Agostini e Ozorio, 2016) e no Uruguai (Breves et al., 2014). No Brasil, *I. bicolor* já causou mudanças na distribuição de comunidades sésseis em recifes rochosos, ocasionando diminuição da abundância de espécies nativas (Martinez, 2012; López et al., 2014) e de espécies comestíveis em áreas de cultivo (Henriques & Casarini, 2009). Entretanto, não há nenhum estudo abordando os aspectos reprodutivos desta espécie.

Diante disto, este estudo pretende analisar a biologia reprodutiva dos bivalves invasores *Mytilopsis sallei* e *Isognomon bicolor*, definindo o ciclo reprodutivo, proporção sexual e relações com parâmetros ambientais (como a precipitação média, salinidade e temperatura da água).

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo e desenho experimental

Para a espécie *Mytilopsis sallei* o local de estudo foi o estuário do Rio Sanhauá, na cidade de João Pessoa, Nordeste brasileiro. As coletas dos bivalves foram realizadas nos arredores do Porto do Capim (7°06'35.2"S, 34°53'24.0"O), localizado às margens do Rio Sanhauá, que é um afluente do Rio Paraíba e está localizado no entorno da região urbana de João Pessoa (**Figura 1A**). O Porto do Capim é um píer utilizado apenas pelos moradores locais para atracar pequenas embarcações de pesca. Ele está inserido em uma área que sofre forte influência de comunidades urbanas, havendo despejo de lixo e esgoto. Os bivalves coletados estavam aderidos a pilastras e na escada do píer, local onde estes bivalves sofrem a influência da maré.

Para a espécie *Isognomon bicolor*, o local de estudo foi no litoral sul de João Pessoa. As coletas foram realizadas na praia do Jacarapé (7° 11' 39,614" S, 34° 47'

40,434” O). Esta praia é composta por falésias, maceiós e formações de recifes de arenito, onde os bivalves foram coletados na zona entremarés (**Figura 1B**).

O Porto do Capim e a praia de Jacarapé situam-se em uma região que possui clima quente e úmido (AS’), segundo a classificação de Köppen. Apresentando verões secos com período de estiagem de 5 a 6 meses e precipitações concentradas entre fevereiro e julho (<http://www.aesa.pb.gov.br/aesa-website/>). A temperatura média anual varia de 23 a 26°C, apresentando mínimas médias mensais de 19°C e máximas médias mensais de 32°C (Aesa, 2019).



Figura 1. Locais de coleta dos bivalves invasores *Mytilopsis sallei* e *Isognomon bicolor* no litoral da Paraíba: **A.** Porto do Capim, estuário do Rio Sanhauá. **B.** Praia de Jacarapé, João Pessoa.

A coleta dos bivalves de ambas as espécies foi realizada mensalmente de junho de 2016 a maio de 2017, ocorrendo sempre no horário de maré baixa. Os animais (N =100) foram coletados de forma a abranger todos as categorias de tamanho, do menor ao maior animal presente no local, em cada mês, para posteriormente fazer-se a classificação dos animais em categorias de tamanho.

Em cada coleta foram tomadas medidas da temperatura e da salinidade da água.

Análises histológicas

No laboratório, todos os animais tiveram seu comprimento e largura tomados e foram distribuídos em categorias de tamanho baseadas no comprimento (0 – 5, 5 – 10, 10 – 20, 20 – 25, 25 – 30, 30 – 35, 35 – 40, 40 – 45 mm) e, de cada categoria, foram selecionados aleatoriamente 5 animais, quando havia, totalizando 35.

Os animais foram anestesiados com cloreto de magnésio (50 g L-1, Suquet et al. 2009) por 1h30min para o relaxamento do músculo adutor e consequente abertura da

concha sendo, em seguida, retirados da concha e fixados em solução de Davidson (Howard & Smith, 1984) por 24 horas. Os tecidos foram processados seguindo os protocolos de histologia convencional, incluindo desidratação, diafanização, inclusão em parafina e preparação de cortes de 5 μ m, os quais foram corados pelo método de Hematoxilina de Mayer e Eosina (Howard & Smith, 1984). As lâminas foram analisadas em microscópio óptico Olympus BX41. Devido ao diminuto tamanho dos animais, foram selecionadas as melhores lâminas (posição e abrangência da gônada) de 25 espécimes de *M. sallei* e 20 de *I. bicolor*.

Foram definidos os seguintes parâmetros reprodutivos para cada animal: sexo, estágio de desenvolvimento gonadal e índice gonadal médio (IGM). O IGM mensal da população foi calculado como descrito por Brown (1982), de acordo com a fórmula abaixo:

$$\text{IGM} = \frac{\sum[1*(n^\circ \text{ ind. estadio } 1) + 2*(n^\circ \text{ ind. estadio } 2) + \dots + n*(n^\circ \text{ ind. estadio } n)]}{\text{numero de indivíduos da amostra}}$$

Um número arbitrário foi atribuído a cada estágio de desenvolvimento gonadal (Sola, 1997; Raleigh & Keegan, 2006), previamente estabelecido neste estudo para cada espécie (indiferenciado: 0; gametogênese: 1; maduro: 3; desova parcial: -2 e desova total: -1, vide resultados), o qual foi multiplicado pelo número de indivíduos observados em cada fase. Em seguida, foi feito o somatório dos valores obtidos o qual foi dividido pelo número total de indivíduos de cada coleta (N = 25 ou 20). Uma diminuição no IGM indica que os indivíduos estão em período de desova, enquanto que um aumento indica o período de maturação gonadal (Brown, 1982).

Análises estatísticas

Foi realizado um teste t para verificar as diferenças na proporção de machos e fêmeas durante os doze meses, após testar a normalidade dos dados com o teste de Shapiro-Wilk.

Foi usado o teste de correlação de Spearman para avaliar a influência da precipitação média, temperatura e salinidade da água sobre os valores do IGM. Para isso, os dados de precipitação mensal foram obtidos através do site da Agência Executiva de Gestão das Águas (Aesa) (<http://www.aesa.pb.gov.br/aesa-website/meteorologia-chuvas/>). As análises estatísticas foram feitas no R 3.2.1 (Oksanen *et al.*, 2019).

Os dados de biometria estão apresentados como média \pm desvio padrão. Para os testes estatísticos, as diferenças foram consideradas significativas quando $P \leq 0.05$.

RESULTADOS

Biologia reprodutiva de *Mytilopsis sallei*

A temperatura da água no local de coleta no estuário do Rio Sanhauá ao longo do período de estudo variou de 27° a 32° C, com as menores temperaturas ocorrendo nos meses de junho e setembro de 2016 e as maiores de março a maio de 2017. A salinidade da água variou de 2 a 18, sendo os menores valores registrados nos meses de junho de 2016 e maio de 2017, e os maiores em outubro a dezembro de 2016). Os maiores valores de precipitação média nos meses de abril a junho, quando foram registradas as salinidades mais baixas (**Tabela 1**).

Um total de 300 espécimes de *M. sallei* foram analisados durante um ano de estudo. Os animais apresentaram comprimento e largura média de 21,38 (\pm 7.59) e 9,26 mm (\pm 3,03). O animal que teve o menor tamanho (3,4 mm de comprimento e 1,4 mm largura) foi um indivíduo, que não foi possível identificar o sexo (indiferenciado), observado no mês de agosto de 2016; e o maior animal (39,5 mm e 16,1 mm) foi uma fêmea observada no mês de setembro de 2016 (**Tabela 1**).

Tabela 1: Dados biométricos de *Mytilopsis sallei* e parâmetros abióticos da água do estuário do Rio Sanhauá, a cada mês amostral. Médias de tamanho (\pm Desvio) e entre parênteses menores e maiores valores. Em negrito as menores e maiores médias e valores em tamanho de machos e fêmeas.

Data	Comprimento (mm)		Largura (mm)		Pluviosidade média	Temperatura (°C)	Salinidade
	Média (min-máx)	Média (min-máx)	Média (min-máx)	Média (min-máx)			
	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea			
Jun/16	18,7 \pm 7,0 (10,5-17,5)	21,0 \pm 5,8 (7,5-31,5)	8,6 \pm 3,0 (5,0-12,0)	9,4 \pm 2,0 (6,5-13,5)	15,3	27	4
Jul/16	22,1 \pm 6,6 (15,1-34,9)	24,5 \pm 5,9 (8,9-31,4)	10,9 \pm 3,7 (7,1-13,7)	10,6 \pm 2,4 (4,7-13,6)	3,3	28	11
Ago/16	20,6 \pm 5,8 (10,9-30,3)	26,4 \pm 7,7 (15,1-37,1)	9,2 \pm 2,7 (4,5-12,1)	10,8 \pm 2,0 (8-12,8)	2,9	27	15
Set/16	21,7 \pm 8,7 (9,7- 35,1)	23,8 \pm 11,0 (7,4-39,5)	9,1 \pm 3,0 (4,5-13,9)	9,5 \pm 3,9 (3,3-16,1)	5,7	28	16
Out/16	20,9 \pm 7,5 (10,0-24,1)	23,1 \pm 5,10 (15,7-25,7)	9,6 \pm 3,0 (5,1-12,7)	10,5 \pm 2,1 (6,6-12,9)	3,3	29	18
Nov/16	20,9 \pm 4,7 (13,4-27,8)	25,2 \pm 3,7 (21,9-30,3)	8,5 \pm 2,2 (4,6-10,7)	10,2 \pm 1,5 (8,6-13,9)	1,4	29	17

Dez/16	23,7 ± 6,4 (8,3-30,8)	19,9 ± 5,4 (8,7-25,9)	9,2 ± 2,5 (3,7-13,7)	8,1 ± 2,0 (4,5-11,1)	8,2	31	17
Jan/17	23,1 ± 5,7 (12,7-30,7)	23,1 ± 6,8 (8,8-30,9)	10,1 ± 2,3 (5,9-13,1)	10,2 ± 3,4 (4,8-13,3)	7,7	27	14
Fev/17	21,0 ± 4,9 (12,0-29,1)	19,9 ± 7,2 (9,8-28,8)	9,1 ± 1,9 (5,2-11,9)	9,7 ± 3,0 (4,3-13,7)	6,9	29	17
Mar/17	19,2 ± 7,0 (8,5-30,4)	25,3 ± 2,9 (20,4-30,8)	8,4 ± 2,3 (3,9-11,6)	11,5 ± 1,2 (9,1-13,7)	9,1	30	14
Abr/17	22,9 ± 5,7 (8,5-29,9)	21,8 ± 7,8 (11,7-37,4)	10,0 ± 2,5 (6,1-13,9)	9,1 ± 2,8 (5,0-12,8)	13,8	32	16
Mai/17	25,0 ± 5,6 (13,7-31,6)	26,4 ± 5,2 (17,3-35,1)	10,5 ± 2,0 (7,3-13,1)	11,6 ± 2,1 (14,7-18,1)	27,2	30	2
Geral	21,80 ± 6,38 (8,3-35,1)	23,37 ± 6,68 (7,4-39,5)	9,42 ± 2,57 (3,7- 13,9)	10,09 ± 2,44 (3,3-18,1)			

A distribuição dos animais em cada categoria de sexo foi a seguinte: 22 (7,3 %) indivíduos indeterminados (ou indiferenciados), 144 (48 %) fêmeas e 134 (44,6 %) machos, resultando em uma proporção sexual macho:fêmea de 1:1. Não houve diferenças significativas na proporção dos sexos entre os meses estudados ($t = 1,1815$, $p > 0,05$).

Os menores animais em que foi possível identificar o sexo foram uma fêmea de 7,4 mm de comprimento e um macho de 8,3 mm, coletados nos meses de setembro e dezembro de 2016, respectivamente. Portanto, o comprimento mínimo de maturidade sexual para *M. sallei* foi de 7,4 mm. O menor indivíduo em desova foi um macho com 8,29 mm de comprimento, enquanto a menor fêmea mediu 8,7 mm.

No presente estudo foram 4 estádios de desenvolvimento gonadal para *M. sallei*: gametogênese, gônada madura, gônada em desova parcial e gônada em desova total (**Tabela 2** e **Figura 2**). Não foi possível diferenciar estádios de gametogênese inicial e avançado. A distribuição dos animais nos estádios de desenvolvimento gonadal está representada na **Figura 3A** e o IGM na **Figura 3B**.

Tabela 2. Descrição dos estádios de desenvolvimento gonadal de machos e fêmeas dos bivalves invasores *Mytilopsis sallei* e *Isognomon bicolor*.

Estádio	Sexo	<i>Mytilopsis sallei</i>	<i>Isognomon bicolor</i>
Indiferenciado	-	A região que corresponderia a gônada conjuntivo, não sendo possível determinar o sexo.	encontra-se preenchida por tecido conjuntivo entre os folículos, contendo alguns ovócitos, havendo pouca diferenciação entre ovogônias e ovócitos (Figura 5A).
Gametogênese	Fêmea	Grande quantidade de ovogônias, ovócitos pré-vitelogênicos e ovócitos pedunculados presos à parede do folículo. Muitos espaços vazios no interior dos folículos (Figura 2A).	Grande quantidade de tecido conjuntivo entre os folículos, contendo alguns ovócitos, havendo pouca diferenciação entre ovogônias e ovócitos (Figura 5A).

	Macho	Folículos preenchidos por espermatogônias e espermatócitos, havendo poucos espermatozoides. Pouca ou nenhuma presença de tecido conjuntivo entre os folículos (Figura 2B).	Folículos preenchidos com espermatogônias e espermatócitos, havendo poucos espermatozoides. Presença de tecido conjuntivo entre os folículos (Figura 5B).
Maduro	Fêmea	Folículos no seu máximo tamanho, justapostos, com pouco ou nenhum tecido conjuntivo. Cheios de ovócitos maduros maiores (Figura 2C).	Folículos compactados, com folículos preenchidos com ovócitos maduros. Pouca ou nenhuma presença de tecido conjuntivo entre os folículos (Figura 5C).
	Macho	Folículos bastante justapostos, com pouco ou nenhum tecido conjuntivo. Predomínio de espermatozoides ocupando alguns espaços do interior dos folículos, mas com as caudas dos espermatozoides pouco visíveis (Figura 2D).	Folículos bastante justapostos, com pouco ou nenhum tecido conjuntivo. Predomínio de espermatozoides ocupando todo o folículo. Presença de alguns espermatócitos (Figura 5D).
Desova parcial	Fêmea	Folículos com tecido conjuntivo, espaços vazios e alguns ovócitos livres no interior. Muitos gametas em atresia (Figura 2E).	Folículos com tecido conjuntivo, com poucos espaços vazios e ovócitos livres no interior. Alguns gametas podem estar em atresia (Figura 5E).
	Macho	Presença de bastante tecido conjuntivo entre os folículos. Pouca ou nenhuma presença de espermatócitos e espermatogônias, havendo predomínio de espermatozoides com caudas bastante aparentes (Figura 2F).	Pouca ou nenhuma presença de tecido conjuntivo. Folículos repletos de espermatozoides, não havendo delimitação aparente entre os folículos. Pouca ou nenhuma presença de espermatogônias e espermatócitos (Figura 5F).
Desova total	Fêmea	-	Folículos contendo muitos espaços vazios, havendo apenas alguns ovócitos (Figura 5G).
	Macho	Folículos contendo bastante tecido conjuntivo e alguns espaços vazios, havendo apenas alguns espermatozoides (Figura 2H).	Folículos contendo muitos espaços vazios, havendo apenas alguns espermatozoides (Figura 5H).
	Indiferenciado	Folículos contendo muitos espaços vazios, porém sem gametas (Figura 2G).	

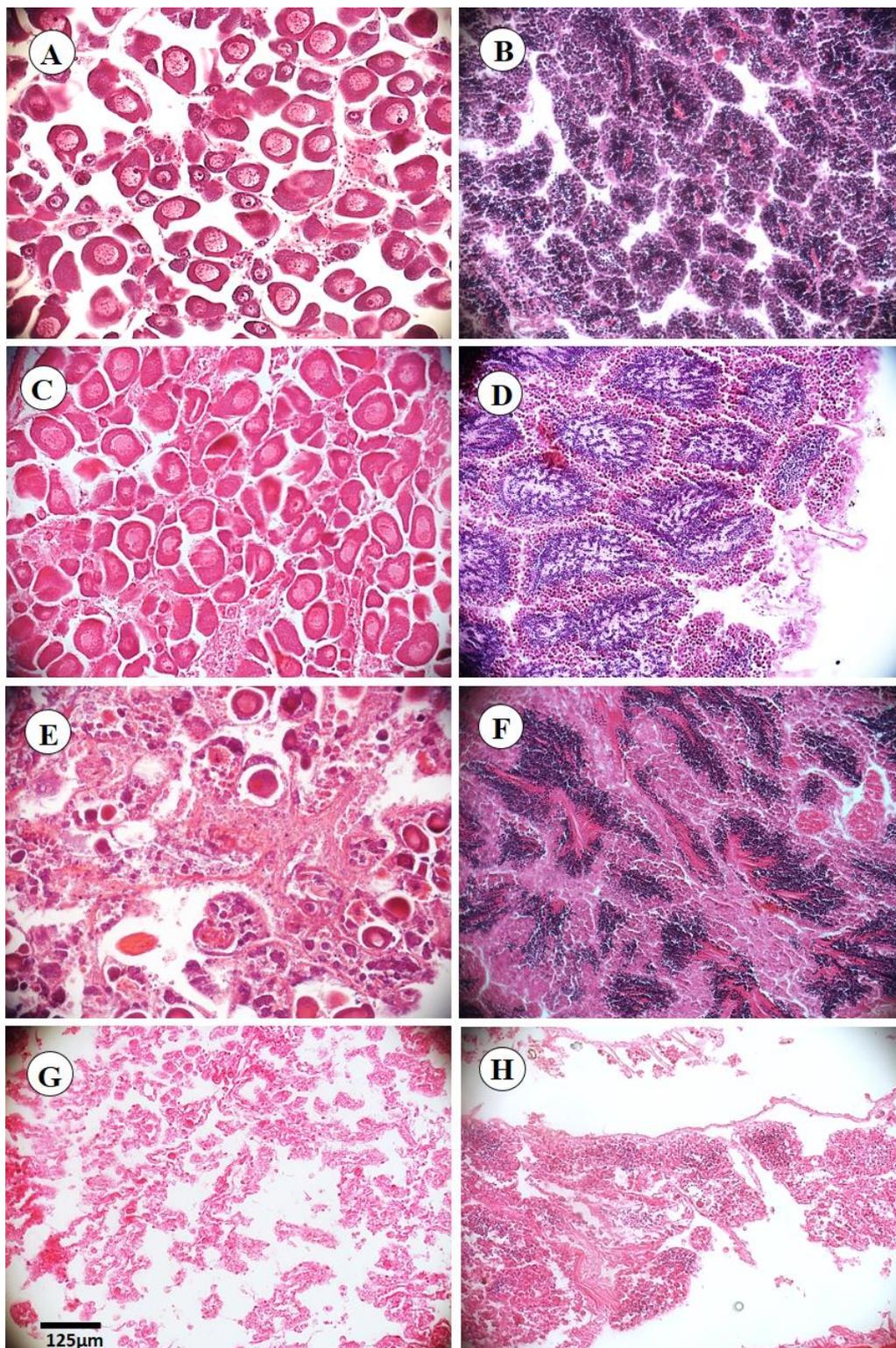


Figura 2. Estádios de desenvolvimento gonadal do bivalve *Mytilopsis sallei*. **Fêmea:** A. Gametogênese; C. Maduro; E. Desova parcial. **Macho:** B. Gametogênese; D. Maduro; F. Desova parcial; H. Desova total. G. Desova total indiferenciada. (40x).

Houve desova em todos os meses, exceto em setembro de 2016 onde predominou a gametogênese. A porcentagem de animais em desova foi similar entre os meses, em

média 50%, mas houve um mês (março) em que o valor alcançou 80%, representando um pico de desova (**Figura 3A**). Somente 3 animais (machos) encontravam-se em desova total, 1 em outubro de 2016 e 2 em março de 2017. De forma similar, indivíduos maduros ocorreram em quase todos os meses, mas com porcentagens bastante distintas. Houve um período de prevalência de animais maduros, iniciando em novembro de 2016, com a maior porcentagem (52%) e finalizando em fevereiro de 2017 (36%). Julho de 2016 também foi um mês, ainda que isolado, com uma alta porcentagem de animais maduros (36%). Os meses com predomínio de indivíduos em gametogênese foram setembro de 2016, com quase todos os indivíduos da população (96%) nesta condição, e depois somente em junho de 2016 e abril e maio de 2017.

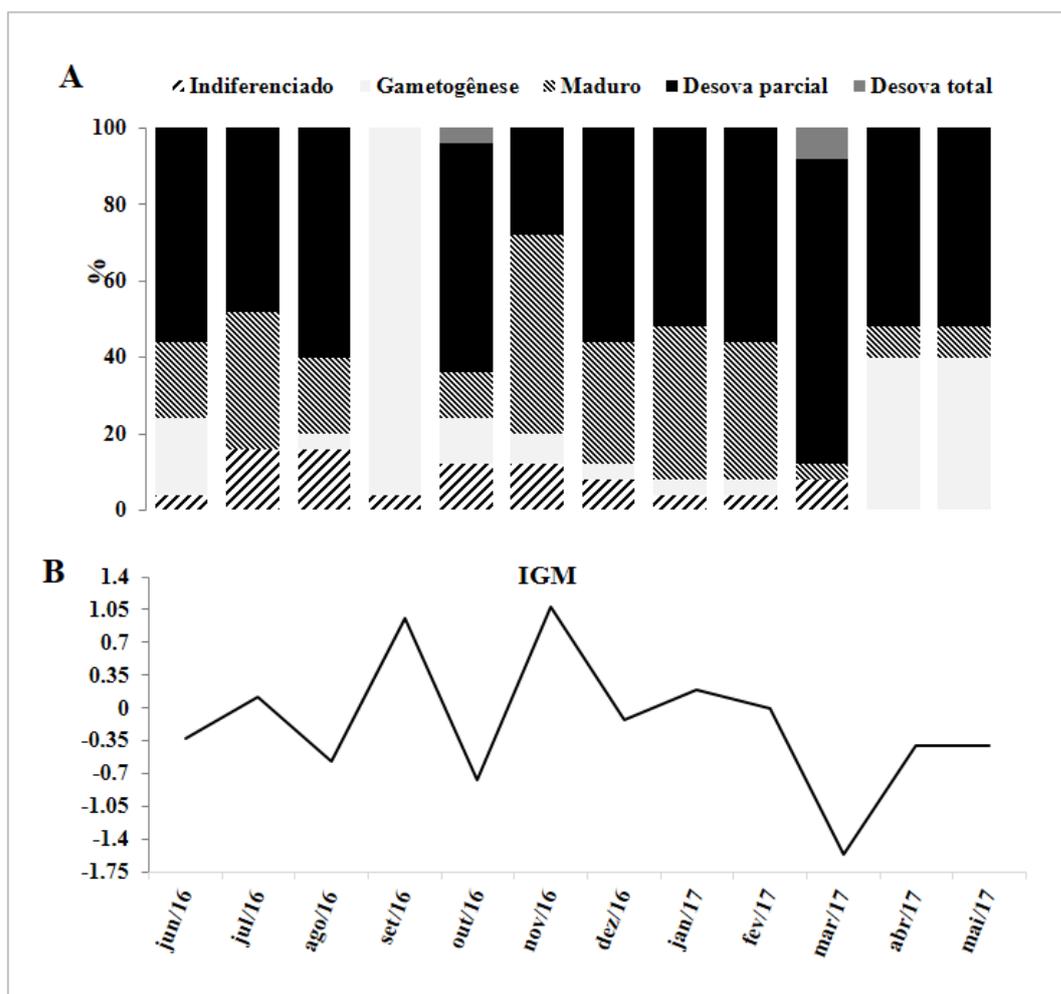


Figura 3. Análise do desenvolvimento gonadal de *Mytilopsis sallei*. **A.** Distribuição dos animais (%) em cada estágio de desenvolvimento gonadal (incluindo animais indiferenciados) a cada o mês amostral. **B.** Índice gonadal médio (IGM) a cada mês amostral. N = 25.

Os valores do IGM corroboraram os dados do ciclo reprodutivo descritos acima, mostrando um valor mínimo (-1,56) no pico da desova (março de 2017), assim como

valores baixos em outros meses de desova, agosto (-0,56) e outubro (-0,76). Os valores mais altos foram observados quando os animais estavam em gametogênese ou maduros (**Figura 3B**).

O padrão descrito acima foi seguido para machos e fêmeas da população, com algumas particularidades nas porcentagens; os machos contribuíram mais no período de desova, enquanto que as fêmeas, em sua maioria, ainda encontravam-se maduras (**Figura 4**). De fato, na maioria dos meses mais de 70% dos machos estavam em desova (**Figura 4A**). E as fêmeas, em julho de 2016 e de novembro de 2016 a fevereiro de 2017 mais de 50% se encontravam maduras, e tiveram picos de desova (mais de 60% das fêmeas) em agosto e março de 2017 (**Figura 4B**).

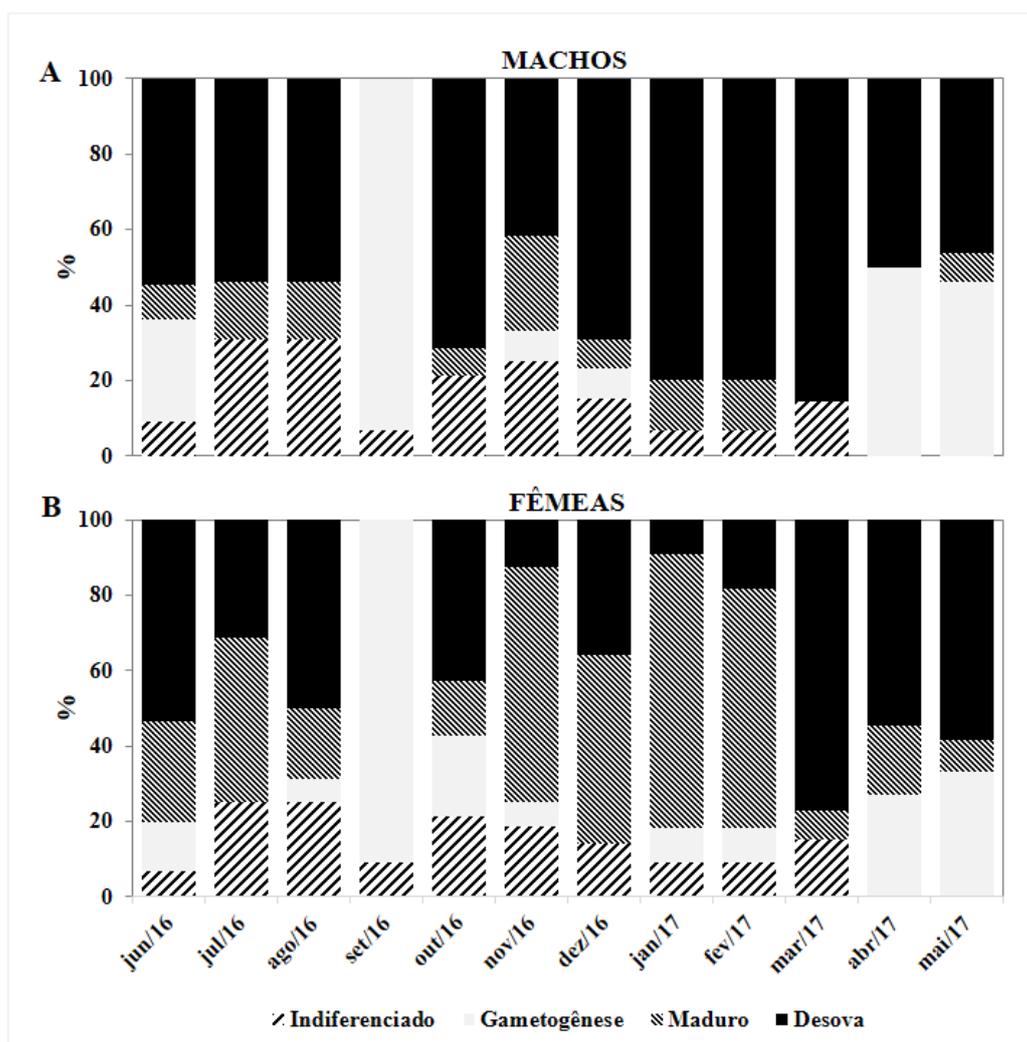


Figura 4. Análise do desenvolvimento gonadal de *Mytilopsis sallei*. Distribuição dos animais (%) em cada estágio de desenvolvimento gonadal (incluindo animais indiferenciados) a cada o mês amostral. **A.** Machos **B.** Fêmeas.

As análises de correlação do IGM com a precipitação ($r_s=374,1$, $p>0,05$), com a salinidade ($r_s=257,1$, $p>0,05$) e com a temperatura da água ($r_s=371,1$, $p>0,05$) não foram significativas. Entretanto, os maiores valores de precipitação média ocorreram de abril a junho (**Tabela 1**), coincidindo com um dos principais períodos de gametogênese (**Figura 3**). Na época mais chuvosa houve registro de salinidades mais baixas (**Tabela 1**).

Biologia reprodutiva de *Isognomon bicolor*

A temperatura da água na praia de Jacarapé variou ao longo do período de estudo de 28° a 39° C, com as menores temperaturas da água ocorrendo nos meses de junho a setembro de 2016 e as mais altas em janeiro e fevereiro de 2017 (**Tabela 3**). A salinidade da água variou de 29 a 39, sendo o menor valor registrado no mês de junho de 2016 e os maiores nos meses de abril e maio de 2017 (**Tabela 3**). Os menores valores de precipitação média ocorreram nos meses agosto e novembro e maiores valores de abril a junho (**Tabela 3**).

Tabela 3: Dados biométricos de *Isognomon bicolor* e parâmetros abióticos da água da praia do Jacarapé, a cada mês amostral. Médias de tamanho (\pm Desvio) e entre parênteses menores e maiores valores. Em negrito as menores e maiores médias e valores em tamanho de machos e fêmeas.

Data	Comprimento (mm) Média (min-máx)		Largura (mm) Média (min-máx)		Pluviosidade média	Temperatura (°C)	Salinidade
	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea			
Jun/16	18,9 \pm 9,1 (6,5-32,0)	16,1 \pm 5,5 (10,0-27,0)	4,5 \pm 1,8 (3,0-7,0)	3,7 \pm 1,1 (2,5-6,0)	15,3	29	30
Jul/16	14,5 \pm 4,7 (8,7-22,9)	17,4 \pm 6,8 (9,6-28,2)	4,4 \pm 1,2 (3,2-6,4)	4,8 \pm 2,1 (3,3- 10,1)	3,3	30	29
Ago/16	17 \pm 7,3 (8,9-34,1)	17,7 \pm 6,8 (9,4-30,2)	4,9 \pm 2,0 (1,9-9,3)	4,6 \pm 1,7 (2,6-7,7)	2,9	28	30
Set/16	14,2 \pm 7,0 (9,8- 36,5)	14,5 \pm 5,0 (8,2-21,6)	4,5 \pm 3,1 (1,7- 13,9)	4,3 \pm 2,1 (2,1 -7,9)	5,7	28	32
Out/16	12,0 \pm 3,7 (6,1-17,9)	11,7 \pm 4,9 (7,0 -20,0)	3,6 \pm 1,3 (1,4 -5,9)	3,4 \pm 0,8 (2,5-4,2)	3,3	30	30
Nov/16	13,8 \pm 4,5 (5,3 -19)	14,8 \pm 6,3 (7,7-24,6)	4,3 \pm 1,5 (1,7-7,4)	4,5 \pm 2,0 (2,1 -7,0)	1,4	31	30
Dez/16	15,0 \pm 5,5 (9,2-26,7)	15,5 \pm 3,5 (12,2-20,8)	3,7 \pm 1,0 (2,3-5,4)	4,3 \pm 2,2 (2,3-8,5)	8,2	32	31
Jan/17	13,8 \pm 4,5 (7,2-23,3)	19,0 \pm 13,5 (11,8- 34,6)	3,8 \pm 1,3 (2,3-7,1)	5,3 \pm 2,9 (3,6-8,7)	7,7	32	31
Fev/17	15,1 \pm 4,3 (8,1-22,2)	19,6 \pm 5,8 (12,8-27,5)	3,8 \pm 1,3 (2,1-6,9)	3,9 \pm 1,9 (2,4-6,9)	6,9	39	30

Mar/17	15,6 ± 5,2 (8,5-22,5)	15,8 ± 5 (9,1-22,3)	4,0 ± 1,2 (2,3-5,5)	4,1 ± 1,8 (2,2-5,6)	9,1	30	30
Abr/17	17,5 ± 5,5 (9,4-25,0)	14,0 ± 3,7 (8,5-18,5)	4,4 ± 1,6 (2,2-6,9)	3,8 ± 1,5 (2,1-5,7)	13,8	31	39
Mai/17	14,7 ± 5,4 (8,5-24,3)	12,6 ± 6,4 (7,9-19,9)	3,7 ± 1,5 (1,9-7,5)	3,8 ± 1,8 (2,7-5,9)	27,2	32	33
Geral	15,0 ± 5,6 (5,3-36,5)	15,7 ± 5,8 (7,0-34,6)	4,1 ± 1,6 (1,4-10,1)	4,2 ± 1,7 (2,1-10,1)			

Um total de 239 espécimes de *Isognomon bicolor* foram analisados, sendo que para cada categoria de sexo foram registrados 7 (3 %) indivíduos indiferenciados, 83 (34,7 %) fêmeas e 141 (59 %) machos, além de 8 (3,3 %) indivíduos indeterminados com folículos com características de desova total. A proporção sexual macho:fêmea foi de 1:0,58. Houve diferença significativa na proporção do sexo entre os meses estudados ($t=4,2199$, $p<0,05$). Os animais apresentaram comprimento e largura média de 15,2 ($\pm 5,8$) e 4,1 mm ($\pm 1,7$), respectivamente (**Tabela 3**). O animal que teve o menor tamanho (5,3 mm de comprimento e 1,7 mm largura) foi um indivíduo macho observado no mês de novembro de 2016 e o maior animal (36,5 mm e 13,9 mm) foi também um macho observado no mês de setembro de 2016 (**Tabela 3**).

Os menores animais em que foi possível identificar o sexo tinham 5,3 mm (macho) e 7 mm (fêmea) de comprimento e foram coletados nos meses de novembro e outubro de 2016, respectivamente (**Tabela 3**). Portanto, o tamanho mínimo de maturidade para *I. bicolor* é de 5,3 mm de comprimento. O menor indivíduo em desova foi um macho com 7,2 mm de comprimento total, enquanto a menor fêmea tinha 11 mm.

Neste estudo foram definidos 4 estádios de desenvolvimento gonadal para a população de *I. bicolor* da praia de Jacarapé, incluindo gametogênese, gônada madura, gônada em desova parcial e gônada em desova total (indivíduos em que foi possível definir o sexo e indivíduos em desova total indeterminada) (**Tabela 2, Figura 5**). Na **Figura 6** é possível visualizar o IGM a cada mês.

Isognomon bicolor esteve em desova (parcial ou total) em todos os meses do ano, com mais de 40% dos indivíduos, com picos de desova registrados em agosto de 2016 e janeiro de 2017, com mais 70% da população em desova (**Figura 6A**). Os animais em desova total concentram-se (40%) em agosto e em desova parcial em janeiro (65%). Além disso, *I. bicolor* teve muitos indivíduos maduros (cerca 40%) na maior parte do ano, principalmente em junho, julho e outubro de 2016 e março e maio de 2017. Indivíduos

em gametogênese foram registrados principalmente nos meses de setembro, outubro e dezembro de 2016 e abril de 2017, havendo pouco mais de 20% dos indivíduos neste estágio (**Figura 6A**).

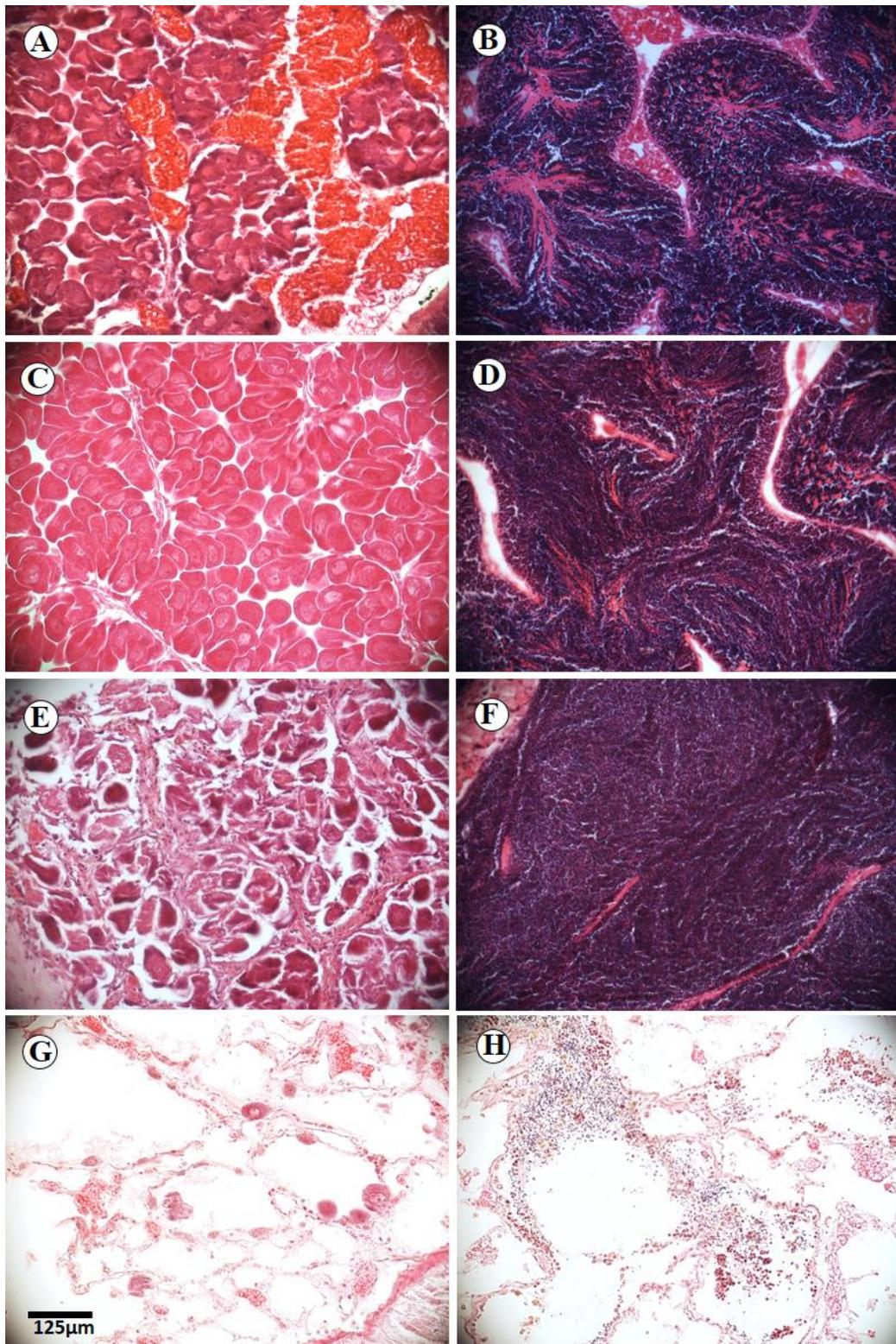


Figure 5. Estádios de desenvolvimento gonada do bivalve invasor *Isognomon bicolor*. **Fêmea:** A. Gametogênese; C. Maduro; E. Desova parcial; G. Desova total. **Macho:** B. Gametogênese; D. Maduro; F. Desova parcial; H. Desova total. (40x).

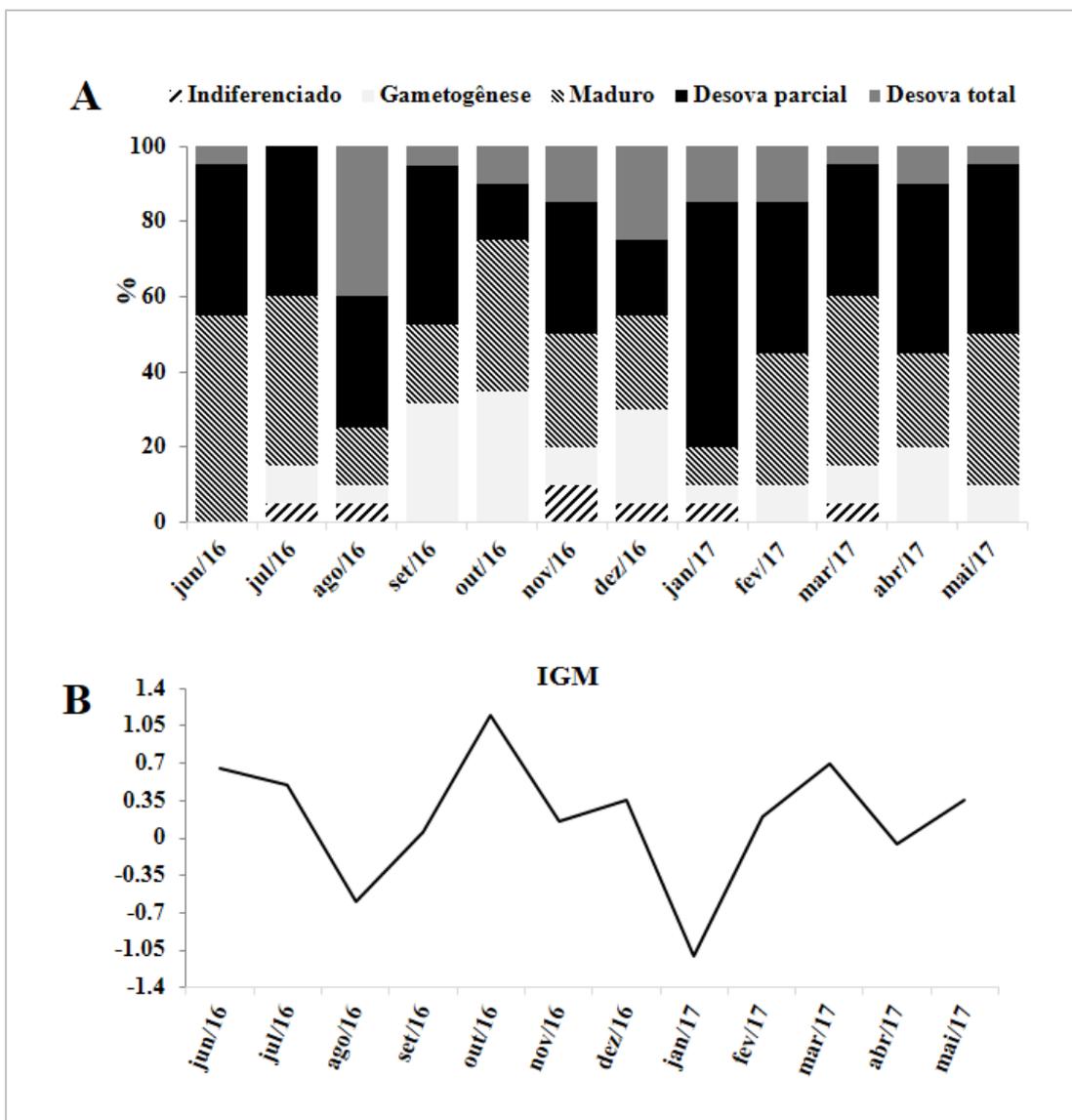


Figura 6. Análises do desenvolvimento gonadal de *Isognomon bicolor*. **A.** Distribuição dos animais (%) em cada estágio de desenvolvimento gonadal (incluindo animais indiferenciados) a cada o mês amostral. **B.** Índice gonadal médio (IGM) a cada mês amostral. N = 20.

Embora tenha predominado indivíduos em desova nesta população, ocorreram diferenças entre machos e fêmeas nos percentuais para cada estágio gonadal, em que a maioria das fêmeas estavam maduras enquanto os machos estavam em desova (Figura 7). Os machos tiveram registros de desova (parcial ou total) superiores a 60% nos meses de junho a agosto e de novembro de 2016 a abril de 2017 (Figura 7A), enquanto mais de 50% das fêmeas estavam maduras na maioria dos meses (Figura 7B).

Os valores do IGM corroboraram os dados do ciclo reprodutivo descritos acima, mostrando, na maioria dos meses, valores negativos ou próximos de zero, indicativos de períodos de desova (agosto de 2016: -0,6 e janeiro de 2017: -1,1). Um IGM alto ocorreu

nos meses de outubro (1,2) e março (0,7), indicando período de predomínio de gametogênese (**Figura 6B**).

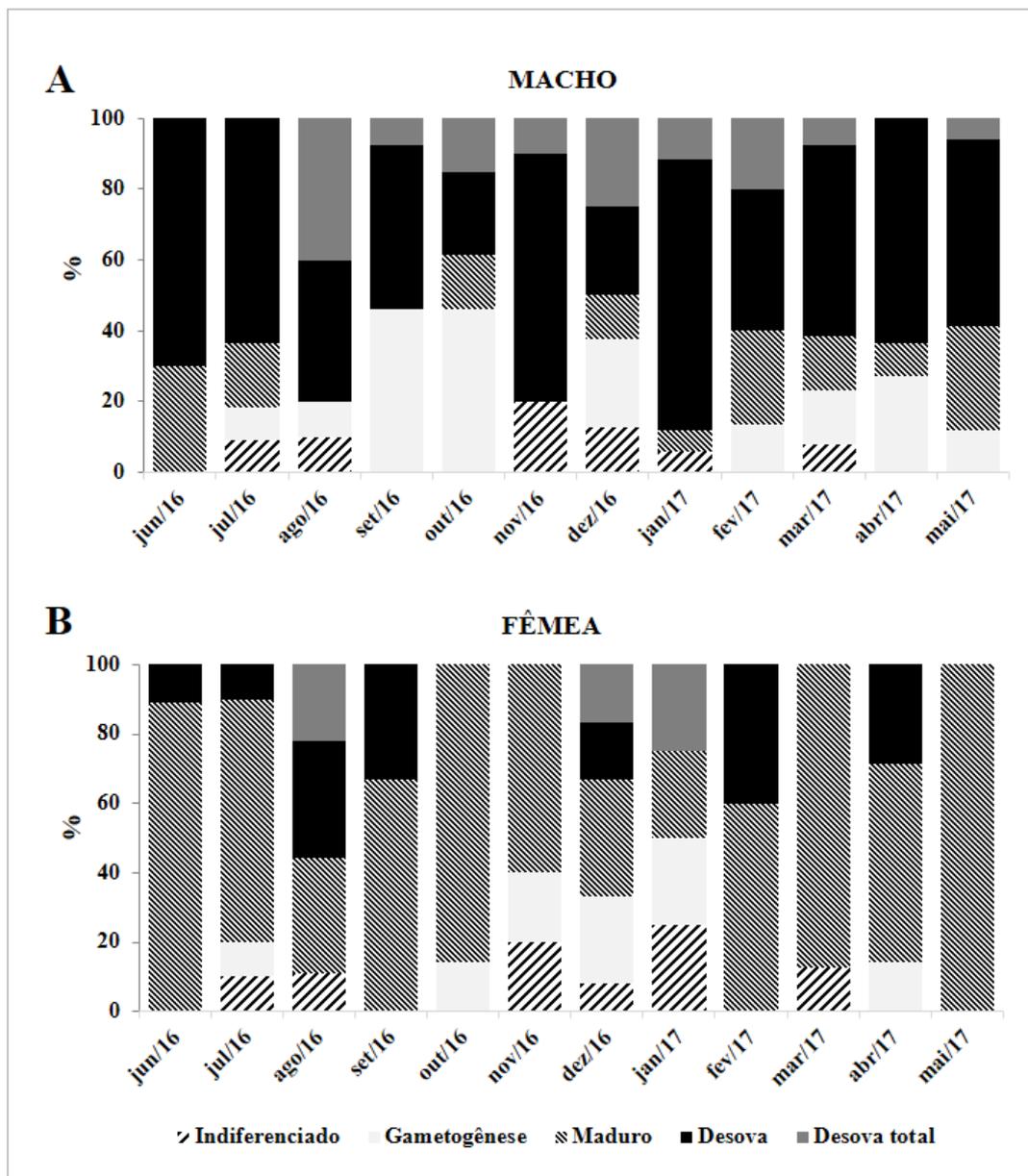


Figura 7. Análises do desenvolvimento gonadal de *Isognomon bicolor*. Distribuição dos animais (%) em cada estágio de desenvolvimento gonadal (incluindo animais indiferenciados) a cada o mês amostral. **A.** Machos **B.** Fêmeas.

As análises de correlação do IGM com a precipitação ($r_s=233,91$, $p>0,05$), com a salinidade ($r_s=415,1$, $p>0,05$) e com a temperatura da água ($r_s=314,4$, $p>0,05$) não foram significativas. No entanto, os meses com maiores registros de desova parecem coincidir com os períodos de menor precipitação média (**Tabela 3**).

DISCUSSÃO

Este estudo buscou analisar aspectos reprodutivos dos bivalves invasores *Mytilopsis sallei* e *Isognomon bicolor* no litoral do Nordeste brasileiro. Com os dados obtidos, viu-se que as duas espécies invasoras estudadas não apresentaram ciclo reprodutivo bem definido, havendo desova em praticamente todos os meses do ano. Uma característica comum às duas espécies, foi o fato dos machos apresentarem o período de desova anterior ao das fêmeas.

No que diz respeito ao *M. sallei* no Rio Sanhauá, a proporção entre machos e fêmeas não variou significativamente, havendo quantidades quase iguais dos dois sexos nos meses estudados. No entanto, *M. sallei* não parece apresentar um padrão na proporção sexual, pois na Colômbia ocorreu o predomínio de machos, com estes representando de 50% a 100% da população (Puyana, 1995); enquanto em Hong Kong *M. sallei* não apresentou diferenças na proporção sexual (Morton, 1989).

No estuário do Rio Sanhauá, a maioria dos machos estavam em desova em todos os meses, enquanto as fêmeas encontravam-se maduras. É provável que o processo completo de desenvolvimento gonadal nos machos ocorra mais rapidamente que nas fêmeas, de modo que a desova ocorra antes nos machos. Isto provavelmente aconteça pois a produção de espermatozoides requer menos energia e conseqüentemente menos tempo que a de ovócitos (Thompson et al., 1996). No entanto, já foi registrado picos de desovas diferenciais entre os sexos na espécie congênere *M. leucophaeata* (Pérez-Sarabia et al., 2012).

Neste estudo foi possível constatar que *M. sallei* se torna reprodutivo, com cerca de 7 mm. Resultado similar (6,5mm) foi encontrado em estudos realizados por Puyana (1995) na Colômbia (local de distribuição nativa); enquanto em outro estudo feito em Hong Kong (local invadido) o autor identificou o menor indivíduo maduro com 8 mm (Morton, 1989).

Na população de *M. sallei* estudada foi possível observar que os meses com maiores porcentagens de indivíduos em gametogênese estão acompanhados de alta porcentagem de indivíduos em desova. Provavelmente isso ocorre porque o *M. sallei* tem uma rápida recuperação pós-desova, ou seja, com início imediato da gametogênese, sem haver uma pausa entre as duas etapas. Este fato também pode explicar a ausência de animais em gametogênese inicial, ou em repouso e o baixo número de registros de animais em desova total.

Mytilopsis sallei apresentou período de desova prolongado, se estendendo por todo o ano (a exceção do mês de setembro), havendo também grande presença de folículos maduros em quase todos os meses. Apesar disso, indivíduos em gametogênese se concentraram nos meses de abril, maio, junho e setembro, período com as maiores precipitações médias (abril a junho), embora não tenha havido correlação significativa com os parâmetros abióticos estudados. Na época mais chuvosa também houve o registro das salinidades mais baixas (maio a julho). Ademais, de junho a setembro foram registradas as temperaturas mais baixas da água. É importante ressaltar que a precipitação promove a movimentação de sedimentos do fundo Rio, disponibilizando mais nutrientes para a comunidade fitoplanctônica e conseqüentemente alimento (Araújo, 2004) para os bivalves necessários para o processo de gametogênese. Corroborando esta associação o pico de gametogênese ocorrendo no mês subseqüente a este período (setembro).

Os dados apresentados aqui se mostram diferentes de populações de *M. sallei* de outros locais, os quais tiveram períodos de desova melhor definidos e o ciclo reprodutivo mais subdividido. Em Hong Kong, *M. sallei* consegue se reproduzir nas duas épocas do ano, tendo desovas em fevereiro e maio, e entre estes meses predominam indivíduos em gametogênese e maduros (Morton, 1989). Na Colômbia, embora tenha ocorrido indivíduos maduros em todos os meses do ano, indivíduos em desova foram registrados em duas épocas do ano, de novembro a dezembro (época úmida) e de março a abril (época seca), sugerindo que mudanças drásticas de salinidade induziram as desovas (Puyana, 1995). As diferenças enfatizam a existência de uma adaptação da espécie ao local invadido. De fato, a flexibilidade reprodutiva parece ser uma característica comum encontrada em dreissenídeos invasores, como é o caso da espécie *Dreissena polymorpha* (mexilhão-zebra), que consegue se reproduzir em uma gama ampla de condições ambientais, em diferentes locais (Nichols, 1996). Na espécie congênere *M. leucophaeata*, em locais invadidos na Bélgica (Verween, 2009) e no Brasil (Maciel, 2011), o ciclo reprodutivo sofre flutuação em resposta a temperatura da água, enquanto que no Golfo do México (distribuição nativa) apenas a salinidade teve influência (Pérez-Sarabia et al., 2012).

O ciclo reprodutivo da população de *M. sallei* do Rio Sanhauá diferiu do da população do congênere *M. leucophaeata* do litoral de Pernambuco (Nordeste brasileiro) que apresentou um período de desova bem marcado, que coincidiu com o final do período

chuvoso em agosto e início da época seca, de setembro a dezembro (Maciel, 2011). Além disso, no Brasil *M. leucophaeata* teve três meses de intenso desenvolvimento de gametas, dezembro, janeiro e março (Maciel, 2011). No Golfo do México, *M. leucophaeata* apresenta um longo ciclo reprodutivo, com um pico de desova nos meses de janeiro a março (Pérez-Sarabia et al., 2012). Em porto da Bélgica, *M. leucophaeata* apresentou apenas um único período de reprodução indo de junho a setembro (Verween, 2009). Na Europa, onde o clima é temperado, este comportamento é comum nos bivalves devido as baixas temperaturas da água no inverno (dezembro a março), quando eles armazenam energia, para desovar no verão (Silva et al., 2009). Enquanto que em regiões tropicais, tipicamente podem ocorrer vários picos ao longo do ano ou um período estendido (Grotta & Lunetta, 1980, Pérez-Sarabia et al., 2012).

Uma característica observada na população de *M. sallei* do estuário do Rio Sanhauá foi que a desova nas fêmeas foi marcada por predomínio de ovócitos em atresia. O fato dos *M. sallei* estudados estarem em uma local exposto a poluentes pode ter determinado a ocorrência de atresia, pois estudos indicam que isso pode ocorrer em resposta a condições anormais ou estressantes (Southgate & Lucas, 2008). Entretanto, alguns estudos indicam que *M. sallei* parece ser bastante adaptado a condições de poluição (Rao et al, 1987, Vilardy & Polanía, 2002), talvez poluentes não tenham tanta influência sobre a reprodução dele. O mais provável é que a atresia funcione para *M. sallei* como uma forma de realocar energia para gametogênese através da absorção de parte dos ovócitos, antes que ocorra desova total, como é sugerido por alguns autores que discutem acerca dos mecanismos da atresia na reprodução (Southgate & Lucas, 2008). Isso provavelmente facilitaria as desovas durante todo o ano, especialmente para as fêmeas que precisam de mais energia para o desenvolvimento dos ovócitos. Além disso, é provável que isto auxilie no aumento do potencial reprodutivo, pois a atresia de ovocitos foi observada também em outras espécies invasoras, como a *D. polymorpha* (Evariste et al., 2016) e *Mytillus galloprovincialis* (Suárez et al., 2005).

Quanto ao *Isognomon bicolor*, a população estudada na praia de Jacarapé apresentou diferenças significativas na proporção sexual, com mais machos que fêmeas. Este padrão pode refletir uma população dominada por indivíduos jovens, pois diferenças na proporção sexual podem ocorrer em função da idade dos organismos da população, pois as fêmeas tendem a ter um tempo de vida ou de desenvolvimento mais prolongado,

podendo haver predomínio de fêmeas entre os organismos mais velhos da população e machos entre os mais jovens (Morton, 1991).

Isognomon bicolor também matura precocemente, já sendo possível identificar indivíduos reprodutivos com cerca de 5mm de comprimento. Além disso, não parece ter um período específico de desova, apresentando grande quantidade de indivíduos neste estágio em todos os meses do ano. Este padrão também foi observado para outras espécies tropicais de pterídeos, que apresentaram período de desova prolongado ao longo do ano (Gervis & Sims, 1992)

Entretanto, foi possível detectar picos de desova (os valores mais altos) em *I. bicolor* nos meses de agosto de 2016 e janeiro de 2017, que foram seguidos de aumento ou redução brusca da precipitação, respectivamente. Estas mudanças na precipitação também coincidiram com os períodos de redução ou aumento de temperatura da água, respectivamente. Gervis & Sims (1992) ressaltam que a desova pode frequentemente ser associada a extremos de temperatura ou mudanças repentinas no ambiente. Embora seja possível observar alguma sincronia desses parâmetros com alguns eventos reprodutivos, não houve correlação significativa entre os parâmetros ambientais e o ciclo reprodutivo do *I. bicolor*.

Houve maior registro de indivíduos maduros de *Isognomon bicolor* nos meses de junho, julho e março, época que também ocorreram os maiores valores de precipitação. Em agosto e setembro ocorreu o principal período de gametogênese, coincidindo com os menores valores de temperatura da água e seguinte a época chuvosa.

Mas é provável que a precipitação média tenha maior importância para o *I. bicolor* que os outros parâmetros, levando-se em conta que ele vive fixo a recifes na zona entremarés e se expõe constantemente a variações de salinidade e temperatura. Siung (1980) ressaltam que na ausência da influência de flutuações térmicas, mudanças entre as estações chuvosa e seca podem provavelmente ser um fator mediador da reprodução.

Não há nenhum outro estudo sobre a reprodução do *I. bicolor*, para que se possa comparar e analisar prováveis variações no ciclo reprodutivo entre locais e condições ambientais diferentes. Mas é possível citar alguns estudos com o congêneres *Isognomon alatus*, como de Pacheco (2004) realizado no México no qual foi possível verificar que esta espécie também apresenta indivíduos em desova em todos os meses e maduros na maior parte do ano. Entretanto, *I. alatus* parece ter período de gametogênese mais

prolongado, concentrado em cinco meses do ano e a desova se correlaciona negativamente com a salinidade e temperatura (Pacheco, 2004). Enquanto que a precipitação parece ter mais influência no desenvolvimento do *I. bicolor*, ou seja na gametogênese e incremento de indivíduos maduros, na Jamaica o *I. alatus* parece ter picos de desova gerados após a estação chuvosa (Siung, 1980). Entretanto, *I. alatus* também apresenta indivíduos em desova e maduros na maioria dos meses (Siung, 1980).

Assim como *M. sallei*, *I. bicolor* apresenta várias características reprodutivas que favorecem o rápido crescimento populacional e sua característica invasora. As duas se reproduzem continuamente durante todo o ano, além de iniciarem a reprodução precocemente. Além disso, o ciclo reprodutivo destas duas espécies não parece sofrer forte influência das variações dos fatores abióticos (salinidade e temperatura), o que provavelmente as torna ainda mais eficientes na reprodução e no seu estabelecimento. É possível que fatores como a disponibilidade de alimento sejam mais importantes para a reprodução destas espécies que outros; e, neste ponto, os ambientes tropicais são bastante produtivos, o que explicaria também algumas variações na reprodução do *M. sallei* em locais mais frios e clima temperado.

Os dados acerca destes dois bivalves invasores aqui apresentados ressaltam o potencial invasor destas espécies. O potencial reprodutivo que estes bivalves tem pode levar ao rápido crescimento populacional, podendo se sobressair diante das populações nativas. O seguinte passo seria estudar aspectos da fecundidade e dispersão dos gametas e larvas destes bivalves, para poder avaliar o impacto de invasão em locais vizinhos. Reunindo todas estas informações sobre a reprodução destas espécies invasoras, será possível direcionar ações para impedir a expansão e para a conservação de espécies nativas.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Fernando Queiroga, Mauricelio Viana, Rubens Araújo e Edson Santos pelo auxílio nos trabalhos de laboratório, e Antonio Paulino e Ellori Mota pelo apoio logístico. Romilda N. M. Queiroz teve suporte da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES), através de bolsa. Esta pesquisa foi financiada pela PADI foundation (No. 21876 e 28992). Este estudo foi parcialmente financiado pela CAPES, através do financiamento CIMAR 2202/2014.

REFERÊNCIAS

- AESA- Agência Executiva de Gestão de águas da Paraíba. Disponível em: <http://www.aesa.pb.gov.br/aesa-website/>
- Agostini, V. O., Ozorio, C. P. 2016. Colonization record of *Isognomon bicolor* (Mollusca: Bivalvia) on pipeline monobuoys in the Brazilian south coast. **Marine Biodiversity Records**, 9:84.
- Allendorf, F. W., Lundquist, L. L. 2003. Introduction: Population Biology, Evolution, and Control of Invasive Species. **Conservation Biology**, 17 (1): 24-30.
- Araujo, M. L. R. 2004. Ciclo reprodutivo e distribuição espacial de *Anomalocardia Brasiliiana* (Gmelin, 1791) (Mollusca: Bivalvia: Veneriidae) na praia do Canto da Barra, Fortim, Ceará. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, CE, p. 64.
- Brown, R. A. 1982. Reproduction of *Abra nitida* (Müller)(Bivalvia) in the southern Skagerrak. *Sarsia*, 67(1), 55-60.
- Breves A., Scarabino F., Carranza, A., Leoni, V. 2014. First records of the non-native bivalve *Isognomon bicolor* (C. B. Adams, 1845) rafting to the Uruguayan coast. **Check List** 10(3): 684–686.
- Da Silva, P. M., Fuentes, J., & Villalba, A. 2009. Differences in gametogenic cycle among strains of the European flat oyster *Ostrea edulis* and relationship between gametogenesis and bonamiosis. *Aquaculture*, 287(3-4), 253-265.
- Dias, T. L. P.; Mota, E. L. S.; Gondim, A. I.; Oliveira, J. M.; Rabelo, E. F.; Almeida, S. M.; Christoffersen, M. L. 2013. *Isognomon bicolor* (C. B. Adams, 1845), Mollusca, Bivalvia: first record of this invasive species for the states of Paraíba and Alagoas and new records for other localities of Northeastern Brazil. **Check List**, 9: 157-161.
- Evariste, L., Auffret, M., Audonnet, S., Geffard, A., David, E., Brousseau, P., ... & Betoulle, S. 2016. Functional features of hemocyte subpopulations of the invasive mollusk species *Dreissena polymorpha*. *Fish & shellfish immunology*, 56, 144-154.
- Galil, B. S.; Bogi, C. 2009. *Mytilopsis sallei* (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae) established on the Mediterranean coast of Israel. **Marine Biodiversity Records**, 2: 1-4.
- Gervis, M. H., & Sims, N. A. 1992. *The biology and culture of pearl oysters (Bivalvia pteriidae)* (Vol. 21). WorldFish.
- GISP- Programa Global de Espécies Invasoras. 2004. **Tropical Asia invaded**. The growing danger of Invasive alien species. 65p.

- Grotta, M.; Lunetta, J.E. 1980. Ciclo sexual de *Anomalocardia brasiliiana* (Gmelin, 1791) (Mollusca – Bivalvia) do litoral do Estado da Paraíba. **Revista Nordestina de Biologia**, 3(1): 5-55.
- Henriques, M. B.; Casarini, L. M. 2009. Avaliação do crescimento do Mexilhão Perna perna e da espécie invasora *Isognomon bicolor* em banco natural da ilha das Palmas, Baía de Santos, Estado de São Paulo, Brasil. **Boletim do Instituto de Pesca**, 35(4): 577 – 586.
- Loebmann, D.; Mai, A.C.G.; Lee, J.T. 2010. The invasion of five alien species in the Delta do Parnaíba Environmental Protection Area, Northeastern Brazil. **Revista de Biología Tropical**, 58 (3): 909-923.
- López, M.S.; Lavrado, H. P; Coutinho, R. 2014. Structure of intertidal sessile communities before and after the invasion of *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) (Bivalvia, Isognomonidae) in southeastern Brazil. **Aquatic Invasions**, 9(4): 457-465.
- Maciel, D. C. 2011. Biologia reprodutiva e efeitos do Tribulestanho (TBT) sobre *Mytella charruana* e *Mytilopsis leucophaeta* (Bivalvia- Mollusca) do estuário do Rio Capibaribe, Pernambuco. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, p. 95.
- Martinez, A. S. 2012. Spatial distribution of the invasive bivalve *Isognomon bicolor* on rocky shores of Arvoredo Island (Santa Catarina, Brazil). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, 92(3), 495–503.
- MMA - Ministério do Meio Ambiente. 2009. **Informe sobre as espécies exóticas invasoras marinhas no Brasil**. Brasília: MMA/SBF, 440 p.
- Morton, B. 1989. Life-history characteristics and sexual strategy of *Mytilopsis sallei* (Bivalvia: Dreissenacea), introduced into Hong Kong. **Journal of Zoology, London**, 219: 469- 485.
- Morton, B. 1991. Do the Bivalvia demonstrate environment-specific sexual strategies? A Hong Kong model. *Journal of Zoology*, 223(1), 131-142.
- Nichols, S. J. 1996. Variations in the reproductive cycle of *Dreissena polymorpha* in Europe, Russia, and North America. *American zoologist*, 36(3), 311-325.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, Mcglinn D, Minchin PR, O'hara RB, Simpson GL, Solymos P, et al. 2019. Package ‘vegan’ Title Community Ecology Package. *Community ecology package* 2.

- Pacheco, R. G. 2004. Evolución Gonádica a Nivel Histológico de la almeja *Isognomon alatus* (Gmelin, 1791) (Mollusca: Bivalvia) de la laguna La Mancha, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura, Iztapalapa, Universidad Autónoma Metropolitana, p.33.
- Pérez-Sarabia, N., Uría-Galicia, E., Ortiz-Ordoñez, E., & Belmar-Pérez, J. 2012. Biología Reproductiva de *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831)(Bivalvia: Dreissenidae) de la Laguna de Tampamachoco, Tuxpam-Veracruz. *International Journal of Morphology*, 30(4), 1526-1531.
- Puyana M, 1995. Aspectos biológicos y ecológicos de *Mytilopsis sallei* (Recluz, 1849) (Bivalvia: Dreissenidae) en bancos de ostra de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe Colombiano. **Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betín**, 24:39-53.
- Raleigh, J., & Keegan, B. F. 2006. The gametogenic cycle of *Scrobicularia plana* (Mollusca: Bivalvia) in Mweeloon Bay (Galway, west coast of Ireland). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 86(5), 1157-1162.
- Rao YP, Devi U, Prasada Rao DG V. 1987. Respiration of a fouling mollusc *Mytilopsis sallei* in relation to different salinities. *Mahasagar - Bulletin of the National Institute of Oceanography* 20: 139–143.
- Roman, J., Darling, J. A. 2007. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. **TRENDS in Ecology and Evolution**, 22 (9): 454- 464.
- Sola, J. C. 1997. Reproduction, population dynamics, growth and production of *Scrobicularia plana* da costa (pelecypoda) in the Bidasoa estuary, Spain. *Netherland Journal of Aquatic Ecology*, 30(4), 283-296.
- Southgate, P., & Lucas, J. (Eds.). 2011. *The pearl oyster*. Elsevier.
- Siung, A. M. 1980. Studies on the biology of *Isognomon alatus* Gmelin (Bivalvia: Isognomonidae) with notes on its potential as a commercial species. *Bulletin of Marine Science*, 30(1), 90-101.
- Suquet, M., de Kermoisan, G., Araya, R. G., Queau, I., Lebrun, L., Le Souchu, P., & Mingant, C. 2009. Anesthesia in Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Aquatic Living Resources*, 22(1), 29-34.
- Suárez, M. P., Alvarez, C., Molist, P., & San Juan, F. 2005. Particular aspects of gonadal cycle and seasonal distribution of gametogenic stages of *Mytilus galloprovincialis* cultured in the estuary of Vigo. *Journal of Shellfish Research*, 24(2), 531-541.

- Teixeira, R. M., Barbosa, J. S. P., López, M. S., Ferreira-Silva, M. A. G., Coutinho, R., Villaça, R. C. 2010. Bioinvasão marinha: os bivalves exóticos de substrato consolidado e suas interações com a comunidade receptora. **Oecologia Australis**, 14(2): 381- 402.
- Thompson, R.J., Newell, R.I.E., Kennedy, V.S., Mann, R., 1996. Reproductive processes and early development. In: Kennedy, V.S., Newell, R.I.E., Eble, A.F. (Eds.), *The Eastern Oyster Crassostrea virginica*. Maryland Sea Grant, Maryland, USA, pp. 335–370.
- Verween, A., Vincx, M., Degraer, S. 2009. Seasonal variation in gametogenesis and spawning of *Mytilopsis leucophaeata*, an invasive bivalve in Europe. **Journal of Molluscan Studies**, 75: 307–310.
- Vilardy S, Polania J. 2002. Mollusc fauna of the mangrove root-fouling community at the Colombian Archipelago of San Andrés and Old Providence. *Wetlands Ecology and Management* **10**: 273–282.
- Wangkulangkul, K. 2009. Variability in recruitment of non-native mussel *Mytilopsis adamsi* Morrison, 1946 in Haad-kaew Lagoon, Songkhla Province. Tesis de Maestría. Prince of Songkla University, Tailandia.
- Willan, R. C.; Russell, B. C.; Murfet, N. B.; Moore, K. L.; McEnulty, F. R.; Horner, S. K.; Hewitt, C. L Dally, G. M.; Campbell, M. L.; Bourke, S. T. 2000. Outbreak of *Mytilopsis sallei* (Récluz, 1849) (Bivalvia: Dreissenidae) in Australia. **Molluscan Research**, 20 (2): 25-30.
- Zurel, D., Gophna, U., & Benayahu, Y. (2012). Parity and disparity between two Chama oysters: the reproductive biology of the Indo-Pacific *C. pacifica* Broderip, invasive to the Mediterranean Sea; and *C. savignyi* Lamy, indigenous to the Red Sea. *Marine ecology*, 33(3), 261-271.

