

## MORFOMETRÍA Y VARIACIÓN GENÉTICA DEL MEJILLÓN INVASOR *PERNA VIRIDIS* EN LA COSTA NOR ORIENTAL DE VENEZUELA

SINATRA SALAZAR<sup>1</sup>, JULIO PÉREZ<sup>2</sup>, CARMEN ALFONSI<sup>2</sup> & LUÍS TROCCOLI<sup>3</sup>.

<sup>1</sup>*Departamento de Biología. Escuela de Ciencias. Universidad de Oriente. Núcleo de Sucre.  
e-mail: ssalazar@udo.edu.ve*

<sup>2</sup>*Departamento de Biología Marina. Instituto Oceanográfico de Venezuela. Universidad de Oriente.*

<sup>3</sup>*Escuela de Ciencias Aplicadas al Mar. Universidad de Oriente. Núcleo de Nueva Esparta*

RESUMEN: *Perna viridis* es una especie exótica originaria de la región Indo-pacífica e introducida en el año 1993 en las costas venezolanas proveniente de Trinidad. La presente investigación tuvo como objetivo diferenciar morfológica y genéticamente organismos de esta especie invasora, de cinco zonas de la costa nororiental de Venezuela. Las tendencias de variación morfológicas entre poblaciones se analizaron a través de un ACP, las diferencias entre las poblaciones con un MANOVA y un análisis de similitud entre las zonas utilizando los programas PAST 1.29 y PRIMER E.5, respectivamente. Se estimaron los niveles de diferenciación y distancia genética (D) entre localidades analizando electroforéticamente ocho sistemas enzimáticos. Los resultados evidenciaron una similitud entre *P. viridis* de las diferentes localidades del 96,75%; sin embargo, el ACP demostró que las poblaciones presentaron diferencias significativas entre ellas, lo que refleja la plasticidad fenotípica de la especie. Un total de 13 loci fueron revelados, dos de ellos polimórficos. Un porcentaje de polimorfismo de 0,153, considerado bajo y dentro de los rangos de otros reportes para esta especie en Malasia. El valor D demostró una baja diferenciación entre las poblaciones. Los resultados señalan que las poblaciones, genéticamente, son escasamente diferenciables y posiblemente no han tenido suficiente tiempo de asentamiento en estas localidades que permitan una mayor acumulación de diferencias entre ellas. La expansión y adaptación de especies invasoras como *P. viridis*, pudieran ser atribuidas a factores como la plasticidad fenotípica, la variabilidad genética y la variación epigenética.

Palabras claves: bioinvasiones, variabilidad genética, morfometría, alozima, mejillón verde.

ABSTRACT: The specie *Perna viridis* is native to the Indo-Pacific region and it was introduced in 1993 in the venezuelan coast from Trinidad. This research aimed to differentiate morphologically and genetically modified organisms of this invasive species from five areas in the northeastern coast of Venezuela. The trends of morphological variation among populations were analyzed through a principal component analysis (PCA), differences between populations were tested with MANOVA and an analysis of similarity between the zones using the PAST 1.29 and PRIMER E.5 software respectively. Levels of differentiation and genetic distance (D) between localities were estimated by analyzing eight enzymatic systems electrophoretically. The results showed a similarity between *P. viridis* 96.75%, however the PCA showed that populations had significant differences between them, reflecting the phenotypic plasticity of the species. A total of 13 loci were revealed, two polymorphic. Polymorphism percentage of 0.153, was considered low and within the ranges of other reports for this species in Malaysia. The value D showed a low differentiation between populations. The results indicate that genetically populations are barely distinguishable and possibly have not had enough time to settle in these locations in order to allow greater accumulation of differences between them. The expansion and adaptation of invasive species such as *P. viridis*, could be attributed to factors such as phenotypic plasticity, genetic variability and epigenetic variation.

Key Words: bioinvasion, genetic variability, morphometry, alozime, green mussel.

### INTRODUCCIÓN

Las especies que llegan a establecerse fuera de su área de distribución natural y tienen la capacidad de invadir grandes áreas, son llamadas Especies Exóticas Invasoras (EEI); y son reconocidas como la segunda causa responsable de pérdida de biodiversidad (PÉREZ *et al.* 2010). Tienen el potencial de establecerse en el nuevo ambiente al encontrar condiciones similares o mejores a las de su hábitat nativo. Frecuentemente poseen una alta

fecundidad y tolerancia fisiológica y se pueden beneficiar de la ausencia de sus depredadores o parásitos, los cuales ejercen un control biológico en su hábitat nativo. Como consecuencia, pueden iniciar una competencia con especies locales resultando en una disminución o el desplazamiento de estas últimas (AHRENS *et al.* 2011).

Diferenciar poblaciones de una especie invasiva en cuanto al cambio morfológico, se logra con la aplicación de metodologías de análisis morfométricos que permiten,

por el uso de un elevado número de variables, una determinación más descriptiva de la variación en una especie y determinan las zonas del cuerpo sujetas a modificaciones dentro de las poblaciones, revistiendo gran importancia en el entendimiento de las interacciones entre el fenotipo, el genotipo y los aspectos ambientales (ALFONSI *et al.* 2003; SILVA ABSALÃO *et al.* 2005; GALINDO-PÉREZ, 2009).

Así mismo, señala LICONA-CHÁVEZ *et al.* (2007), que el uso de técnicas moleculares como la electroforesis de proteínas son herramientas para la caracterización de poblaciones en aspectos como la variabilidad genética. La utilización en forma conjunta de estudios genéticos basados en alozimas así como los biométricos de caracteres morfológicos, son útiles para distinguir géneros, especies y poblaciones, ofreciendo un mayor entendimiento de la diferenciación de éstos.

Entre algunos de los trabajos que presentan evidencias sobre la relación entre variación genética y el cambio en la morfología de la concha en poblaciones de moluscos bivalvos, se encuentran los reportados por McDONALD *et al.* (1991) en *Mytilus edulis*; WILBUR & GAFFNEY (1997) en la especie *Argopecten irradians*; MORAGAT *et al.* (2001) en poblaciones del pectínido *Argopecten purpuratus*, KARTAVTSEV *et al.* (2005) en el género *Mytilus* en Corea; WANG *et al.* (2014) en *Corbicula* en China y BEGGEL *et al.* (2015) en poblaciones de las especies *Dreissena bugensis* y *D. polymorpha*.

El mejillón verde *Perna viridis* posee una distribución tropical que abarca desde el Golfo Pérsico hasta las Filipinas y desde el este de China hasta Indonesia y es un rubro muy importante para la acuicultura en esos países. Este mejillón ha sido introducido accidentalmente en Trinidad y el Caribe desde los años 90 y desde entonces se ha extendido a las costas de Venezuela (AGARD *et al.* 1992; RYLANDER *et al.* 1996). Debido a la introducción accidental en el Golfo de Paria (AGARD *et al.* 1992), este bivalvo ha colonizado la costa norte del estado Sucre, coexistiendo en algunos bancos con su congénere *Perna perna* (RYLANDER *et al.* 1996, FREITES *et al.* 2012).

Dentro de las numerosas investigaciones que se han llevado a efecto sobre *P. viridis*, los correspondientes a análisis de forma y crecimiento específicamente de la concha, han estado referidos sólo al uso de variables como longitud, peso y otras relaciones biométricas,

que contribuyen a la comprensión de aspectos como el crecimiento, de vital importancia para la explotación y cultivo de estos organismos (LAXMILATHA 2008; KOVITVADHI *et al.* 2008; MOHSEN *et al.* 2010). En cuanto a los estudios de variación genética enfocados a su condición de invasor, son limitados. Se tiene el reporte realizado por YAP *et al.* (2002), en poblaciones naturales de *P. viridis* en las costas de la península de Malasia, y el de GOBIN *et al.* (2013) en la isla de Trinidad, éste último analizando el cambio y diferenciación genético poblacional de la especie luego de su introducción.

En Venezuela, en algunas localidades de la costa del estado Sucre, se destaca el trabajo de GONZÁLEZ (2012) en cuanto al cambio morfológico del congénere *P. perna* o mejillón marrón y el de SALAZAR *et al.* (2013) en *P. viridis*. En este tipo de trabajos no se ha relacionado al aspecto genético poblacional considerando el aspecto invasivo de esta última. En este contexto, la presente investigación tuvo como objetivo diferenciar las poblaciones de la especie invasora, *Perna viridis* de la costa nororiental de Venezuela basándose en aspectos como la variabilidad genética y los cambios morfológicos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizaron colectas en el periodo comprendido desde marzo de 2012 hasta abril de 2013 de ejemplares de mejillón verde *P. viridis*, en cinco localidades distribuidas en la costa nororiental del país: Manzanillo (11°09'15"N; 63°53'15"O) y La Restinga (10°58' N; 64° 07' O) en el estado Nueva Esparta; Guayacán (10° 40'N y 63° 47'O), La Esmeralda (10°65'31"N; 63°49'18"O) y Río Caribe (10° 41' N y 63° 06'O), en el estado Sucre.

Análisis morfométrico. Se analizaron 40 ejemplares de *Perna viridis* por localidad, los cuales fueron medidos con un vernier digital modelo CD-6" CSX, determinándose un intervalo de longitud (desde el punto 1 o diente de la charnela al punto más alto de la concha) y ancho (desde el margen ventral al margen dorsal de la concha en la zona más ancha) de 80 a 60 mm, respectivamente. Se seleccionaron las valvas izquierdas, las cuales fueron identificadas y numeradas para fotografiarlas, utilizándose una cámara digital SIRAGON HV-8000. Sobre las imágenes se establecieron 22 puntos o hitos morfológicos con su nomenclatura correspondiente

(Fig. 1a, TABLA 1), siguiendo los lineamiento de BOOKSTEIN *et al.* (1985) y BOOKSTEIN (1991).

Se determinaron las coordenadas cartesianas para cada punto, utilizando para ello el programa TPSdip2 versión 2.10 (ROHLF 2006). Los datos se ordenaron con ayuda del programa PAST 1.29 (HAMMER *et al.* 2001), calculándose las distancias entre todos los puntos (Fig.1B). También se evaluaron las tendencias de variación morfológicas entre poblaciones a través de un análisis de componentes principales (ACP) previa transformación de los datos con la aplicación del Procrustes y un análisis multivariado de varianza MANOVA siguiendo las recomendaciones en JOHNSON & WICHEN (1992) para determinar las diferencias entre las poblaciones. Con ayuda del programa Primer E.5 se realizó una matriz sobre la cual se aplicó un análisis de similitud ANOSIM (CLARKE & WARWICK, 2001) entre los factores o zonas.

Análisis genético. Se analizaron 40 organismos por cada zona de muestreo, extrayéndose una fracción de músculo aductor con el cual se hizo el análisis electroforético en gel de almidón horizontal. Los sistemas enzimáticos empleados fueron Fosfatasa Alcalina (PAL 3.1.3.1), Leucil Amino Peptidasa (LAP 3.4.11.1), Glutamato Oxalacetato Transaminasa (GOT 2.6.2.1), Esterasas (EST 3.1.1.1), Esterasas (D EST-D 3.1.1.1), Superóxido Dismutasa (SOD 1.15.1.1) y Xantina Oxidasa (XO 1.17.3.2). Se utilizaron diferentes sistemas de tampones así como tinciones para cada sistema enzimático, siguiendo la metodología de AEBERSOLD *et al.* (1987) y MORIZOT & SCHMIDT (1990). Las variantes alélicas se designaron con letras minúsculas, donde "a" se correspondió a la variante más anodal. Las frecuencias alélicas, desviaciones de valores esperados para el equilibrio de Hardy-Weinberg, deficiencia o exceso de heterocigotos y el número efectivo de alelos en el locus, fueron calculados con ayuda del Programa Genes en las poblaciones, versión 2.0.

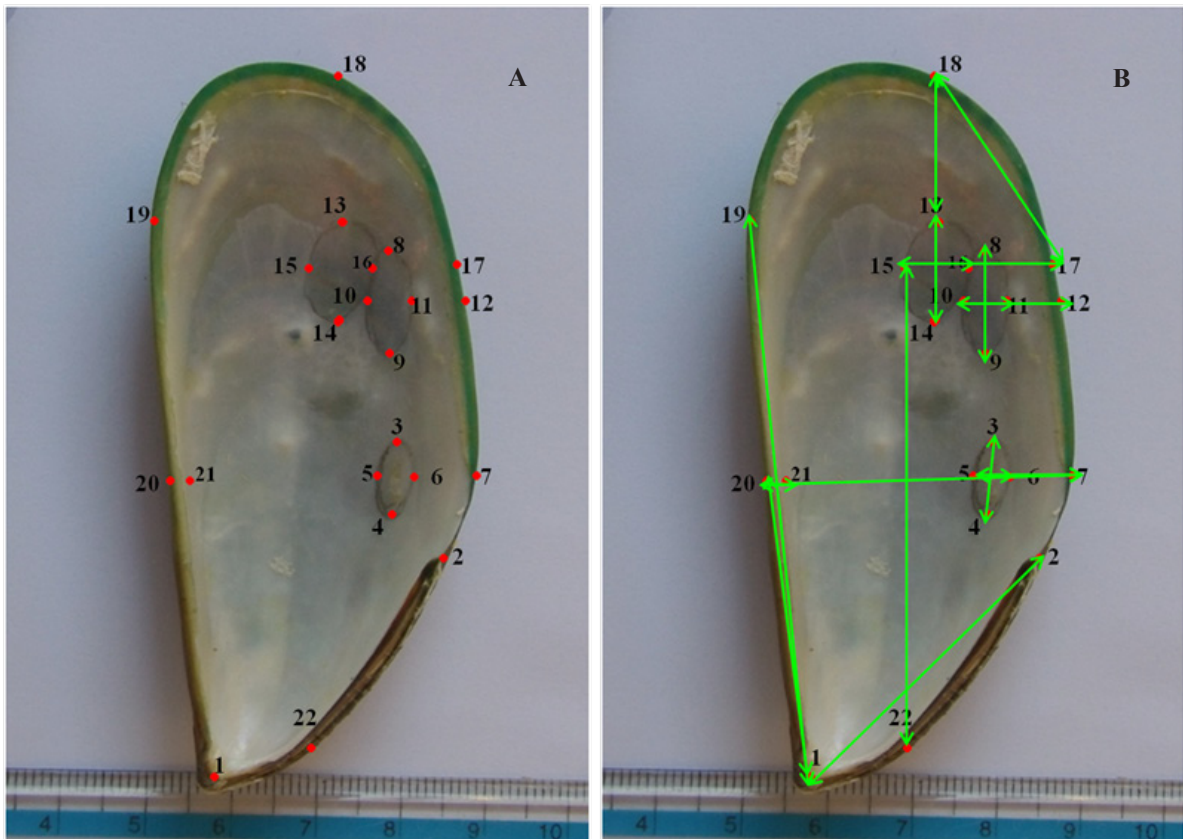


Fig. 1. (A) Puntos seleccionados, (B) Variables seleccionadas a partir de los hitos morfológicos establecidos en la concha de organismos de *Perna viridis* provenientes de cinco localidades del nororiente de Venezuela.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis morfométrico. En la TABLA 2 se presentan los valores promedios en mm, de longitud (desde el punto 1 o diente de la charnela al punto más alto de la concha) y ancho (desde el margen ventral al margen dorsal de la concha en la zona más ancha) de las conchas de los organismos de localidades estudiadas y su respectiva Desviación Estándar. El ANOVA evidenció diferencias significativas en cuanto al ancho y largo entre las poblaciones analizadas. Los organismos más grandes corresponden a las localidades de Manzanillo, la Restinga y Río Caribe mientras que los más pequeños a Guayacán y la Esmeralda. Posiblemente, estas diferencias se deban a la intensidad de explotación en las diferentes localidades donde se extraen los organismos más grandes para el comercio, como también a la acción de turbios en las zonas que diezma las poblaciones.

Los resultados del ACP evidencian que el CP<sub>1</sub> explicó la variación entre las medidas en un 31,81%, el CP<sub>2</sub> 22,24 %; el CP<sub>3</sub> 13,89 % los que arrojaron una explicación de la varianza observada de hasta un total de 67,95%. Los resultados están en concordancia con los presentados por SALAZAR *et al.* (2013) para esta especie con valores muy cercanos al 60%, sin embargo difieren con los aportados por GONZÁLEZ (2012) para la especie invasora *P. perna* de las costas del estado Sucre, quien encontró valores de varianza observada para los tres primeros componentes de más del 90%, siendo las variables seleccionadas bastantes similares, específicamente las localizadas en las huellas musculares. JAYALAKSHMY *et al.* (2013) también señalaron para esta especie, y su congénere *P. indica*, que el total de la varianza fue explicado por los tres primeros componentes en más del 97%.

En la Fig. 2 se observa la agrupación de las poblaciones con respecto al componente principal 1 vs 2 y 2 vs 3,

TABLA 1. Identificación y nomenclatura empleada para los puntos o “landmarks” establecidos en la cara interna de la concha izquierda de los mejillones *Perna viridis* provenientes de las diferentes zonas de muestreo.

Hitos morfológicos	Descripción
1	Diente de la charnela
2	Extremo final del ligamento de la charnela
3	Margen posterior de la huella del músculo retractor anterior
4	Margen anterior de la huella del músculo retractor anterior
5	Margen ventral de la huella del músculo retractor anterior
6	Margen dorsal de la huella del músculo retractor anterior
7	Margen dorsal de la concha perpendicular al Margen dorsal de la huella del músculo retractor anterior
8	Margen posterior de la huella del músculo retractor posterior
9	Margen anterior de la huella del músculo retractor posterior
10	Margen ventral de la huella del músculo retractor posterior
11	Margen dorsal de la huella del músculo retractor posterior
12	Margen dorsal de la concha perpendicular al Margen dorsal de la huella del músculo retractor anterior
13	Margen posterior de la huella del músculo abductor posterior
14	Margen anterior de la huella del músculo abductor posterior
15	Margen ventral de la huella del músculo abductor posterior
16	Margen dorsal de la huella del músculo abductor posterior
17	Margen dorsal de la concha perpendicular al Margen dorsal de la huella del músculo abductor posterior
18	Margen dorsal de la concha perpendicular al Margen posterior de la huella del músculo abductor posterior
19	Margen ventral de la concha perpendicular al Margen posterior de la huella del músculo abductor posterior
20	Margen ventral de la concha perpendicular al Margen ventral de la huella del músculo retractor anterior
21	Margen dorsal-anterior de la concha perpendicular al Margen ventral de la huella del músculo abductor posterior
22	Línea paleal ventral perpendicular al Margen ventral de la huella del músculo retractor anterior

TABLA 2. Valores promedios de Longitud y Ancho de las conchas de organismos de *P. viridis* de diferentes localidades de la costa nororiental de Venezuela y su respectiva Desviación Estándar.

Poblaciones	Longitud (mm)	Desv. Estand.	Ancho (mm)	Desv. Estand.
Guayacán	64,475	5,002	30,276	2,142
La Esmeralda	61,676	4,311	29,112	2,380
La Restinga	80,609	8,213	36,155	3,211
Manzanillo	77,020	7,958	32,435	2,202
Río Caribe	68,545	4,968	30,602	5,164

respectivamente. En ambas figuras se aprecia una superposición entre las poblaciones, y poca diferenciación entre ellas. El MANOVA, sin embargo, evidenció la existencia de diferencias significativas entre las poblaciones considerando un valor Lambda de Wilk's de 0,03985; F: 8,894 y  $P < 0,01$ . Adicionalmente, el ANOSIM arrojó un 96,75% de similitud ( $R=0,439$ ;  $P < 0,01$ ) entre las localidades estudiadas. Estos resultados difieren de los hallados por GONZÁLEZ (2012) quien señaló una clara separación entre las poblaciones de *P. perna* de las costas de Sucre, explicándolo en función de que ésta especie tiene un mayor tiempo de establecimiento en la zonas que su congénere *P. viridis* (aproximadamente 20 años) lo que le ha permitido desarrollar diferencias.

El peso de las variables dentro de los diferentes componentes analizados está determinado por los mayores valores negativos y positivos que evidencian la disminución o aumento relativo de la medida (TABLA 3). Tomando en cuenta las variables más relevantes en estos tres componentes, se puede señalar que la que se encuentra presente en los tres componentes, es la 1-20 (TABLA 3; Fig. 1A) que corresponde a la distancia del diente de la charnela al margen ventral de la concha perpendicular al margen ventral de la huella del músculo retractor anterior. Las demás variables se repitieron en al menos dos de los tres componentes principales, y están relacionadas con las huellas musculares y bordes externos de la concha. Todo esto indica que las medidas que tienen más peso y mejor logran la variación entre las conchas del mejillón *P. viridis* por localidades, son las relacionadas con la ubicación de las cicatrices de los músculos, más que

sus dimensiones. Estos resultados están acorde a los expuestos por GONZÁLEZ (2012) en poblaciones de la especie *P. perna* también del nororiente venezolano.

*P. viridis* mantiene una identidad morfológica a lo largo de la distribución geográfica de las localidades analizadas en este estudio; sin embargo, es posible detectar diferencias morfométricas entre localidades, las cuales pudieran deberse a las características particulares de cada localidad y que están determinadas por los factores abióticos (medioambientales) y bióticos y son determinantes en el crecimiento y la morfología de la concha bivalvos, entre ellos *P. viridis* (GASPAR *et al.* 2002; JAYALAKSMY *et al.* 2014; BEGGEL *et al.* 2015). En la presente investigación no se tomaron en cuenta dichos factores, sin embargo en *P. viridis* se ha evidenciado una plasticidad fenotípica y capacidad de aclimatación que permite una rápida adaptación a los nuevos entornos (SEGNINI DE BRAVO 2003; GONZÁLEZ 2012; YU, 2014).

**Análisis Genético.** Se evaluaron ocho sistemas enzimáticos, que revelaron para todas las poblaciones, en los que se contabilizaron un total de 13 loci, dos de ellos polimórficos: GOT y EST-A. La proporción de loci polimórficos fue de 0,133 valor considerado bajo en comparación con los encontrados por YAP *et al.* (2002) para esta especie, en un intervalo de 0,36 a 0,86. En el sistema GOT, las poblaciones de La Restinga y Manzanillo, en el estado Nueva Esparta, se encontraron en equilibrio de Hardy-Weinberg, mientras que para el sistema EST-A fueron las localidades de La Esmeralda y Manzanillo.

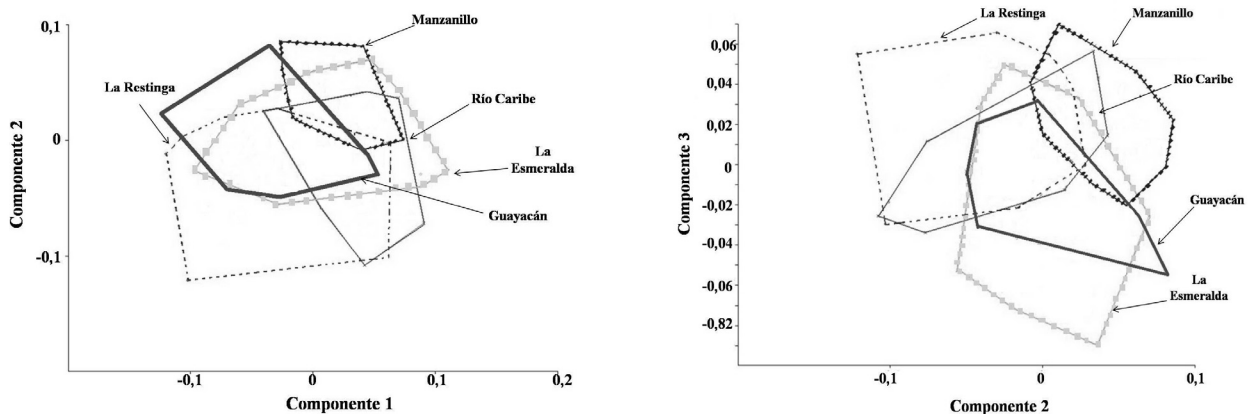
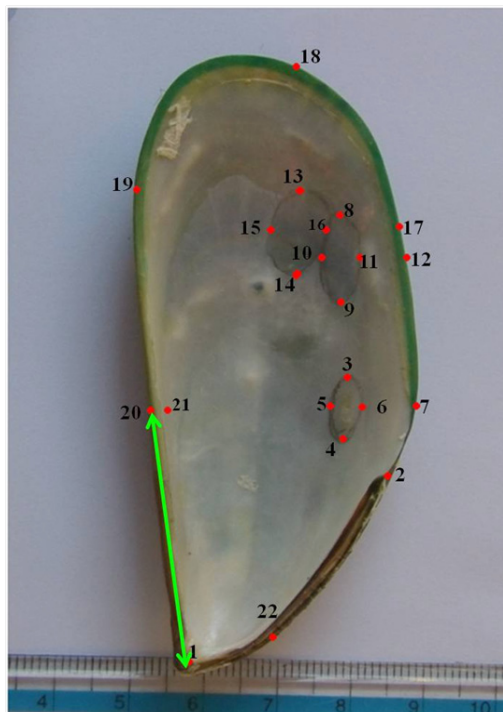


Fig. 2. Agrupación de las cinco poblaciones del mejillón invasor *Perna viridis* de acuerdo a los componentes principales 1 vs 2 (superior) y 2 vs 3 (inferior).

TABLA 3. Correlación de las variables con los tres primeros componentes considerados en el análisis de componentes principales aplicado a las poblaciones Guayacán, La Restinga, La Esmeralda, Río Caribe y Manzanillo del mejillón invasor *Perna viridis*. A. donde se muestra la variable común a los tres componentes presentados.

Distancia	CP <sub>1</sub>	CP <sub>2</sub>	CP <sub>3</sub>
1-2	0,1939	-0,2633	0,3726
1-19	0,355	-0,01697	0,2037
1-20	0,4338	-0,2903	0,2059
2-17	-0,07385	0,4332	-0,1082
3-4	-0,1306	-0,05967	0,1217
4-18	-0,3701	0,1554	0,1554
5-6	-0,08589	-0,1125	0,01666
5-7	-0,1176	-0,1985	-0,09139
5-20	-0,08885	-0,1633	0,09641
6-7	-0,03183	-0,08605	-0,1079
7-17	-0,03399	0,3859	-0,1309
8-9	-0,07476	0,0076	0,1196
10-11	-0,0549	-0,1095	-0,0406
10-12	-0,09685	-0,2607	-0,2482
11-12	-0,04197	-0,1512	-0,2075
13-14	-0,1047	-0,07828	0,09615
13-18	-0,2268	-0,1129	0,1899
13-19	-0,2291	-0,1041	0,4657
15-16	-0,04884	-0,08247	-0,03129
15-17	-0,1363	-0,3244	-0,3508
15-22	0,459	-0,05037	-0,2653
16-17	-0,08746	-0,242	-0,3196
17-18	-0,2864	-0,2985	-0,0009512
20-21	-0,03853	-0,02986	-0,02379



En el sistema EST-A, se evidenció la presencia de alelos nulos, los cuales son comunes en moluscos bivalvos y diversas investigaciones señalan su papel como elementos que explican una baja variabilidad genética (POMPA *et al.* 1990; YAP *et al.* 2002; PRAKON *et al.* 2010). La evidencia de este tipo de alelos puede brindar una interpretación equivocada sobre las combinaciones de heterocigotos y homocigotos, ya que al asumir la presencia de alelos nulos, los que serían letales en homocigosis, su persistencia en la población ocurre sólo en forma heterocigota, y dependería del equilibrio entre la selección y mutación (GAFFNEY *et al.* 1990; NIRCHIO *et al.* 1991).

En todas las poblaciones para los sistemas GOT y EST-A, se observaron valores promedio de Fis (0,444) que evidenciaron un déficit de heterocigotos, situación que no se corresponde del todo con la señalada por YAP *et al.* (2002), quienes reportaron esta deficiencia solo en dos de las ocho poblaciones analizadas en Malasia. Este valor de Fis es considerado alto e indicativo de endogamia. Los valores de Fst promedio (0,071) obtenidos en los sistemas GOT y EST permiten considerar una diferenciación genética pequeña.

El déficit de heterocigotos se explicaría en función de factores como, la endogamia, la presión de pesca, la selección y a la mezcla de individuos de dos o más poblaciones o efecto Wahlund, factores también considerados por YAP *et al.* (2002) y DIVYA *et al.* (2012) en poblaciones en Malasia.

En cuanto a las distancias genéticas (D), las poblaciones presentaron valores muy pequeños entre ellas (0,000-0,002). Los valores D reportados para esta especie, son inferiores a los detectados en poblaciones naturales de Malasia por YAP *et al.* (2002) en un rango de 0,004-0,091 y DIVYA *et al.* (2012) de 0,09-0,21. Los resultados presentados son muy similares a los reportados por GOBIN *et al.* (2013) en Trinidad.

Una explicación para esclarecer el éxito invasivo de esta especie, posiblemente es la variación epigenética, que contribuye a la variación del fenotipo en poblaciones invasoras, que deben ajustarse a hábitat novedosos con niveles relativamente bajos de variación genética (PÉREZ *et al.* 2010; PÉREZ *et al.* 2012; RICHARDS *et al.* 2010; LIELB *et al.* 2013).

Entre los factores que estarían contribuyendo a la poca diferenciación entre las poblaciones de esta especie, destaca el poco tiempo de establecimiento que tiene en las costas venezolanas, el que no ha sido suficiente para acumular diferencias entre poblaciones, a diferencia de *P. perna*. Aunado esto se puede considerar el potencial de dispersión larvaria que aunado a las corrientes promueve un suficiente flujo génico que previene la diferenciación entre las poblaciones.

Esta diferenciación en el contexto morfométrico entre las poblaciones es significativa, pudiendo considerarse la consecuencia de una respuesta plástica a las condiciones del entorno. Éste es un hecho corroborado ya que dentro del género *Perna* existe una amplia variación morfológica producto de la plasticidad fenotípica que a su vez permite que especies con habilidad para colonizar amplios rangos de hábitat, se conviertan en invasores exitosos. Las poblaciones del mejillón verde han evidenciado por otra parte una poca diferenciación genética la cual se ha atribuido al potencial de dispersión larvaria, el número de organismos introducidos, la baja presión de propágulos dependiente del nivel de diferenciación entre poblaciones originarias y establecidas, finalmente, y quizás el más importante, el poco tiempo que tiene *P. viridis* en las costas venezolanas. Además, un déficit de heterocigotos que es explicado por la presencia de los alelos nulos, la endogamia, el efecto Wahlund y la presión de pesca. Es importante señalar que la expansión de especies invasoras como el mejillón verde *P. viridis*, puede ser atribuida a factores como la plasticidad fenotípica, la variabilidad genética y la variación epigenética.

#### AGRADECIMIENTO

Este trabajo fue financiado por el Programa de proyectos PEI-FONACIT. Los autores expresan su agradecimiento a los miembros de los consejos comunales de las comunidades involucradas por la colaboración prestada.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGARD, J., R. KISHORE & B. BAYNE. 1992. *Perna viridis* (Linnaeus, 1758): first record of the Indo Pacific green mussel (Mollusc: Bivalvia) in the Caribbean. *Carib. Mar. Stud.* 3: 59-60.
- AHRENS, M.J., J. DORADO-RONCANCIO, M. LÓPEZ SÁNCHEZ, C. A. RODRÍGUEZ & L. A. VIDAL. 2011. Biodiversidad exótica: presencia de especies marinas no-nativo introducido por el tráfico marítimo en puertos colombianos. *Biota Colombiana* 12 (2): 3-14.
- ALFONSI, C., H. LÓPEZ & J. E. PÉREZ. 2003. Caracterización genética y morfológica de las poblaciones de *Cyprinodon dearboni* (Atherinomorpha: Cyprinodontidae) en Chacopata y Laguna de los Patos, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 51 (4): 7-15.
- BEGGEL, S., A.F. CERWENKA, J. BRANDNER & J. GEIST. 2015. Shell morphological versus genetic identification of quagga mussel (*Dreissena bugensis*) and zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Aquatic Invas.* 10 (1): 93-99.
- BOOKSTEIN, F. L., B. CHERNOFF, R. L. ELDER, J. M. HUMPHRIES & R. E. STRAUSS. 1985. Morphometrics in evolutionary biology. Special Publication 15. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 277 pp.
- BOOKSTEIN, F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data. Geometry and biology*. New York: Cambridge University Press.
- CLARKE, K. R. & R. M. WARWICK. 2001. Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd Edn. PRIMER-E. Plymouth Marine Laboratory, U.K.
- DIVYA, P. R., P. C. THOMAS, A. GOPALAKRISHNAN, T. V. SATHIANANDAN & M. P. PAULTON. 2012. Stock structuring in Asian green mussel *Perna viridis* population along the Indian coast based on shell morphometrics and RAPD markers. *Indian J. Anim. Sci.* 82 (7): 775-778.
- FREITES, L., C. LODEIROS, M. GUEVARA, J. ALIÓ, C. GRAZIANI. 2012. Experiencias en el cultivo de organismos marinos en el Golfo de Cariaco, Venezuela. *Saber* 24 (1): 5-24.
- AEBERSOLD, P.B., G. A. WINANS, D. J. TEEL, G. B. MILNER & F. M. UTTER. 1987. Manual for Starch Gel Electrophoresis: A method for the detection of genetic variation. National Oceanic and Atmospheric Administration NOAA Technical Report NMFS 61.

- GAFFNEY, P.M., T. M. SCOTT, R. K. KOEHN & W. J. DIEHL. 1990. Interrelationships of heterozygosity, growth rate and heterozygote efficiencies in the coot clam, *Mulinia lateralis*. *Genetics* 124:687–699.
- GALINDO-PÉREZ, L. A. 2009. Estudio morfométrico del dimorfismo sexual de las conchas de especies de gasterópodos marinos comunes (Mollusca: Gastropoda) en Venezuela. Tesis Post Grado. Universidad de Oriente. Núcleo de Sucre. Instituto Oceanográfico de Venezuela. 236pp
- GOBIN, J., J. AGARD, J. MADERA & A. MOHAMMED. 2013. The Asian Green Mussel *Perna viridis* (Linnaeus 1758): 20 Years after its introduction in Trinidad and Tobago. *Open J. Mar. Sci.* 3: 62-65. DOI:10.4236/ojms.2013.32007.
- GASPAR, M.; M. SANTOS, P. VASCONCELOS & C. MONTEIRO. 2002. Shell morphometric relationships of the most common bivalve species (Mollusca: Bivalvia) of the Algarve coast (southern Portugal). *Hydrobiologia*, 477: 73-80.
- GONZÁLEZ J. A. 2012. Estudio comparativo de patrones morfométricos del mejillón marrón *Perna perna* (Linnaeus, 1758), de varias localidades costeras del estado sucre, Venezuela. Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de Licenciado en Biología. Universidad de Oriente. 50 pp.
- HAMMER, Ø, D.A.T. HARPER & P. D. RYAN. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Elec.* 4(1): 9pp.
- JAYALAKSHMY, K.V, N. MAHESWARI, R. DILEEP KUMAR & M. VIJAYAN. 2013. Biometric and morphometric studies of *Perna viridis* and *Perna indica* along the southwest coast of India: a statistical approach. *J. Exp. Biol. Agric. Sci.* 1(4): 285-296.
- JOHNSON, R. & D. WICHERN. 1992. *Applied multivariate statistical analysis*. Prentice-Hall Int. 3<sup>th</sup> ed. 642 pp.
- KARTAVTSEV, Y.P., A. Y. CHICHVARKHIN, A. KIJIMA, N. HANZAWA & I. S. PARK. 2005. Allozyme and morphometric analysis of two common mussel species of the genus *Mytilus* (Mollusca, Mytilidae) in Korean, Japanese and Russian waters. *Korean J. Genetics* 27 (4): 289-306.
- KOVITVADHI, S., U. KOVITVADHI, P. SAWANGWONG, P. TRISARANUWATANA & J. MACHADO. 2008. Morphometric relationship of weight and size of cultured freshwater pearl mussel, *Hyriopsis (Limnoscapha) myersiana*, under laboratory conditions and earthen pond phases. *Aquacult Int.* DOI 10.1007/s10499-008-9180-z.
- LAXMILATHA, P. 2008. Biometric relationships of *Macra violacea* (Gmelin) from Kerala, south-west coast of India. *Indian J. Fish.* 55(4): 349-351.
- LICONA-CHÁVEZ, A., CORREA-SANDOVAL, F., DE LA ROSA-VÉLEZ, J. & CAMARENA-ROSALES, F. 2007. Análisis genético y morfométrico de *Chione californiensis* y *C. subimbricata* (Bivalvia: Veneridae) del Pacífico oriental mexicano y el Golfo de California. *Cien. Mar.* 33(2): 149-171.
- LIELB, A. L., A. W. SCHREY, C. L. RICHARDS & L. B. MARTIN. 2013. Patterns of DNA methylation throughout a range expansion of an introduced songbird. *Integr. Comp. Biol.* DOI:10.1093/icb/ict0.
- MCDONALD, J. H., R. SEED & K. KOEHN. 1991. Allozymes and morphometric characters of three species of *Mytilus* in the Northern and Southern hemispheres. *Mar. Biol.* 111(3): 323-334.
- MOHSEN, M. B., H. H. SAHAFI, A. A. ARDALAN, H. GHAFARI & R. ABDOLLAHI. 2010. Morphometric relationship of weight and size of clam *Amiantis umbonella* L., 1818 (Bivalvia: Veneridae) in the Eastern coasts of Bandar Abbas, Persian Gulf Adv. *Environ. Biol.* 4(3): 376-382.
- MORAGAT, D., M. AVENDAÑO, M. LE PENNEC, J. PEÑA, A. TANGUY & J. BARON. 2001. Genetic and morphological differentiation between two pectinid populations of *Argopecten purpuratus* from the Chilean North Pacific coast. *Est. Oceanol.* (20): 51–60.
- MORIZOT, D. C. & M. E. SCHMID. 1990. *Starch gel electrophoresis and histochemical visualization of proteins*. Chapter 2: 23-80. In: Electrophoretic

- and isoelectric focusing techniques in fisheries. Management. Ed Whitmore. D. 350 pp.
- NIRCHIO, M., J. E. PÉREZ & H. CEQUEA. 1991. Allozyme variation for LAP loci in *Crassostrea rhizophorae* related to temperature and salinity. *Sci. Mar.* 55:547-
- PÉREZ J. E., J. A. GÓMEZ, C. ALFONSI, M. NIRCHIO, C. MUÑOZ. 2010. ¿Cómo una especie exótica se convierte en invasora? *Tecnociencia* 12(1): 103-118.
- PÉREZ, J. E., C. ALFONSI, C. RAMOS, J. A. GÓMEZ, C. MUÑOZ & S. K. SALAZAR. 2012. How some alien species become invasive. Some ecological, genetic and epigenetic for bioinvasions. *Interciencia* 37 (3): 239-244.
- POMPA, L. A., J. ESPINOZA & J. E. PÉREZ. 1990. Genetic variation in Venezuelan mollusks. The mussel, *Perna perna* (L.). *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 29: 97-101.
- PRAKON, W., S. TUNKIJANUKIJ, T. T. NGUYEN & U. NAKORN. 2010. Spatial and temporal genetic variation of Green Mussel, *Perna viridis* in the Gulf of Thailand and implication for aquaculture. *Mar. Biotechnol.* 12: 506–515.
- RICHARDS, C.L., O. BOSSDORF & M. PIGLIUCCI. 2010. What role does heritable epigenetic variation play in phenotypic evolution? *BioScience* 60 (3):232-237.
- ROHLF, F. J. 2006. TPS Dig 2 versión 2,5. Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook.
- RYLANDER, K., J.E PÉREZ & J.A. GÓMEZ. 1996. Status of the green mussel, *Perna viridis* (Linnaeus, 1758) (Mollusca: Mytilidae), in north-eastern Venezuela. *Caribb. Mar. Stud.* 5: 86-87.
- SALAZAR, S. K, J. E. PEREZ, C. ALFONSI & L. TROCCOLI. 2013. Estudio morfométrico de tres poblaciones del mejillón invasor *Perna viridis* en el nororiente de Venezuela. *Scientia* 23 (1): 103-120.
- SEGNINI DE BRAVO, M. A. 2003. Influence of salinity on the physiological conditions in mussels, *Perna perna* and *Perna viridis* (Bivalvia: Mytilidae). *Rev. Biol. Trop.* 51(4): 153–158.
- SILVA ABSALÃO, R., P. ALMEIDA SILVA & T. SILVA DE PAULA. 2005. Shell morphometric in four species of Gadilidae (Mollusca, Scaphopoda) in Southwestern Atlantic Ocean, Brazil. *Rev. Bra. Zool.* 22 (1): 175-179.
- WANG, G.P., T. ZHANG, J. ZHANG, D. L. LI & T. Y. XIAO. 2014. Morphological and molecular differentiation of genus *Corbicula* suggests that two species are sympatrically distributed in Datong Lake in the Central Yangtze River Basin. *Zool. Stud.* 53:64–71.
- WILBUR, A. E. & P. M. GAFNEY. 1997. A genetic basis for geographic variation in shell morphology in the bay scallop, *Argopecten irradians*. *Mar. Biol.* 128:97–105.
- YAP, C. K., S. G. TAN, A. ISMAIL & H. OMAR. 2002. Genetic variation of the Green-lipped Mussel *Perna viridis* (L.) (Mytilidae: Mytiloida: Mytilicae) from the West Coast of Peninsular Malaysia. *Zool. Stud.* 41(4): 376–387.
- YU, T.N. 2014. The thermal tolerance of the bivalves *Septifer virgatus* and *Perna viridis*, and implications for marine coastal management. MSc Thesis The University of Hong Kong. Faculty of Science.

RECIBIDO: Febrero 2016

ACEPTADO: Abril 2016