

MAYO 2023

Aspectos biológicos,
ecología y dinámica de
poblaciones de
Darina sofrenoides
en el Golfo San Jorge

Tesis para optar el título de Doctora en Ciencias Biológicas

Lic. María Eugenia López

Director: Dr. Enrique M. Morsan

Co-Director: Dr. Damián G. Gil

Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud

Universidad Nacional de la Patagonia
San Juan Bosco



Índice

Resumen	6
Abstract	10
Listado de figuras	14
Listado de tablas	19
Capítulo I: Introducción general	21
1. Bivalvos infaunales en intermareales arenosos del Mar Argentino	22
2. Generalidades y antecedentes de <i>Darina solenoides</i>	23
2.a. Ecología	25
2.b. Dinámica poblacional	35
3. Contexto ambiental de la zona de estudio: El Golfo San Jorge	36
4. OBJETIVOS	39
Capítulo II: Reproducción y reclutamiento	41
Introducción	42
Objetivos específicos	43
Materiales y métodos	44
1. Muestreos	44
2. Procesamiento de la muestra	45
3. Análisis de datos	47
4. Castración	48
Resultados	49
1. Proporción de sexos	49
2. Índice de condición general	49
3. Descripción de la gametogénesis	50
4. Indicadores cuantitativos	59
5. Relación con parámetros ambientales	61
6. Reclutamiento	63
7. Castración	64
Discusión	65
Ciclo reproductivo	65
Reclutamiento	69
Castración	70

Capítulo III: Crecimiento individual y relaciones alométricas	71
Introducción	72
Objetivos específicos	75
Materiales y métodos	75
1. Relaciones alométricas	76
1.a. Largo-Peso	76
1.b. Largo-Alto	77
2. Crecimiento	77
2.a. Método directo: Lectura de edad	77
2.a.i. Validación de la periodicidad de la formación de los anillos	77
2.a.ii. Lectura de edad	78
2.b. Método indirecto: Análisis de progresión modal	80
3. Estimación y comparación de curvas de crecimiento	81
Resultados	83
1. Relaciones alométricas	83
1.a. Largo-Peso	83
1.b. Largo-Alto	84
2. Crecimiento	86
2.a. Método directo: Lectura de edad	86
2.a.i. Validación de la formación de los anillos	86
2.a.ii. Determinaciones de edad	88
2.b. Método indirecto: Análisis de progresión modal	88
2.b.i. Playa Belvedere	88
2.b.ii. Playa Acina	91
3. Estimación y comparación de curvas de crecimiento	93
Discusión	98

Capítulo IV: Distribución espacial y demografía	107
Introducción	108
Objetivos específicos	111
Materiales y métodos	111
1. Diseño de muestreo	111
2. Procesamiento de las muestras	114
2.a. Muestras biológicas	114
2.b. Materia orgánica (%MO)	115
2.c. Agua retenida en sedimento (%ARS)	115
2.d. Granulometría	116
3. Análisis de datos	116
3.a. Información biológica	117
3.b. Información de parámetros ambientales	119
Resultados	121
Caracterización de las playas de arena	121
Distribución espacial de la abundancia	131
1. Análisis exploratorios	131
2. Patrones espaciales	137
Demografía	142
1. Histogramas de frecuencias de largos	142
2. Distribución espacial de reclutas, juveniles y adultos	147
Discusión	155
Distribución espacial de la abundancia	155
Demografía	160
Patrones espaciales de los reclutas, juveniles y adultos	161
Conclusiones	165
Bibliografía	167

Agradecimientos

El 1ro en mi lista, en mi corazón y en mi vida es Claudio. Lo dije más de una vez y quienes nos conocen saben que esta tesis es tanto de él como mía. Sin su acompañamiento, su ayuda y su paciencia no habría podido conquistar este logro. Gracias por nuestros días de debate, mañanas, tardes y noches enteras de escucha. Te amo por esto y mucho más. **¡Gracias mi amor! Nuestros logros siempre han sido y serán compartidos.**

Después siguen mis directores, quienes más allá de ser mis formadores profesionales, han sido un abrazo y una palabra de aliento cuando más lo necesite. Me han permitido ser libre durante el transcurso de la tesis, sin dejar de acompañarme. **Eternas gracias, Damián y Quique.**

Sigo con mis amigas incondicionales, mis colegas preferidas, las enanas más lindas del mar y la tierra. Cómo no mencionar a quienes te empujan, te apoyan y te alientan a ser mejor cada día, y al mismo tiempo te rescatan de esos días grises con una sonrisa y una carcajada excepcional. **Gracias Nair y Vicky A.**

Ahora vienen mis compañeros y amigos del IDC. Ese grupo de personas extraordinarias, llenas de cariño para brindar. Siempre recordaré lo que hicieron por mi desde aquel abril que llegué en medio de una tormenta sentimental que se avecinaba. Sin pensarlo, me adoptaron, me hicieron sentir como si hubiera estado ahí desde siempre y después con mucho cariño y algunas lágrimas me vieron partir. Sin ustedes no podría ser la profesional que soy hoy. **Gracias Ali, Javi, Mau, Vicky V., Cyn, Manu, Juli, Rodri, Tomi, Berna, Pau, Caro, Romi y Adri.** Además de ellos, hay más personas a quienes agradezco por hacer posible el megamuestreo, pero sobre todo por la buena energía y la predisposición para llevar adelante cada tarea. Muchísimas gracias!

Reconozco también a las instituciones que me brindaron el aporte económico o el espacio físico para hacer posible el desarrollo de esta tesis: **-UNPSJB -CONICET -CIMAS -INIDEP**

Agradezco a los jurados de esta tesis, quienes se tomaron el trabajo de corregirla al detalle y sugerir cambios que permitieron mejorar sustancialmente el manuscrito. **Muchas gracias, Gaspar, Luis y Sandra.**

Gracias a mi nuevo equipo de trabajo del INIDEP por hacerme reír tanto y por alentarme a terminar mi formación. Estoy feliz de formar parte del “Programa Pesquería de Langostino” y de trabajar en conjunto con profesionales de otros programas y gabinetes. **Muchas gracias, Pau, Emi, Manu, Moni, Eze, Vale, Juanchy, Nico, Maru, Grace y Nadin.**

Termino con mi familia y amistades que, sin saberlo, sin entenderlo, sin comprendernos muchas veces, han sido mi motor y mi refugio cada vez que los necesite. Los quiero con todo mi corazón, **gracias Má, Pá, madrina, Ce, Gabi, Marquitos, Sami, Cristian, Atilio, Hilda, Marian, Lelel, Beto, Meli, Mariano, Gabi M., Adri P. Gise, Diane.** Agradezco especialmente a los peques de la familia, que con su inocencia y su cariño incondicional han despertado en mi un amor inigualable: **Gracias Vicky, Blas, Bauti y Fran.**

¡¡Eternas gracias a quienes creyeron en mí!!

En memoria de Héctor Zairso

Resumen

Darina solenoides (King, 1832) es una almeja que habita los intermareales arenosos del sur de Sudamérica. Es una especie con gran importancia ecológica, por su abundancia y porque es un recurso alimenticio de varios predadores marinos, incluyendo especies de aves playeras, tanto endémicas como migratorias, además de ser hospedador intermediario de parásitos. El objetivo principal de la presente tesis fue estudiar distintos aspectos de la biología y ecología de *D. solenoides* en la costa central del Golfo San Jorge (GSJ). Los objetivos particulares pretenden: (1) describir el ciclo reproductivo y analizar el patrón de reclutamiento de la especie y su relación potencial con variables ambientales (Capítulo II); (2) determinar la edad de los ejemplares, modelar el crecimiento individual además de examinar la relación entre variables morfométricas de la especie (Capítulo III); y (3) modelar la distribución espacial de la abundancia de la especie, examinar las variables abióticas que puedan ser condicionantes de la misma, como así también describir la estructura de tamaños y la segregación espacial de los componentes de la población (Capítulo IV). Para cumplir todos los objetivos, se seleccionaron como sitios de estudio dos playas de arena: Playa Belvedere (PB) y Playa Acina (PA), las cuales presentan extensos intermareales con escasa influencia antrópica.

Para la descripción del patrón reproductivo en relación con variables ambientales, se examinaron mensualmente 60 ejemplares en cada playa durante 2016-2017 (n= 1.315). Se analizaron cortes histológicos de los diferentes estadios gonadales descriptos, e indicadores cualitativos. El rango de largos de las almejas examinadas osciló entre 25,2 y 42,8 mm y la proporción de sexos no difirió significativamente de 1:1. *Darina solenoides* presenta un patrón reproductivo anual, caracterizado por una alta sincronía entre sexos, años y sitios de estudio. La proliferación de las ovogonias es lenta y se extiende en los meses fríos, mientras que la vitelogénesis ocurre

principalmente en primavera cuando la temperatura del agua empieza a aumentar y dos meses después del pico fitoplanctónico. La madurez total (diámetro ovocitario medio = $162,8 \pm 47,1$ ind.m⁻²) y evacuación de las gametas acontece en el verano y coincidió con el segundo bloom fitoplanctónico, lo que podría favorecer el desarrollo acelerado de las larvas y el subsecuente reclutamiento temprano durante la misma estación. Se hallaron ejemplares con trematodes digeneos ocupando la gónada de *D. solenoides*. La proporción de almejas que mostraban castración total o parcial fue baja (< 5%) y diferencial entre sitios de estudio.

El estudio del crecimiento individual se realizó empleando dos metodologías complementarias, una directa por medio de la validación de la periodicidad de formación de anillos de crecimiento y determinación de edades en valvas; y otra indirecta a través del análisis de progresión modal (APM). Para esta última, se colectaron mensualmente tres muestras de sedimento tamizado *in situ* en dos playas de arena del GSJ, y a los individuos recolectados (n= 12.200) se les registró el largo y alto total. Las valvas fueron incluidas en resina, cortadas transversalmente para obtener una sección delgada de la misma (n= 192). La especie forma dos anillos anuales, uno traslúcido entre primavera y principios del verano y otro opaco de crecimiento lento, durante el resto del año. Las edades observadas en ambas playas fueron sutilmente diferentes, ya que en la PA (edades: 1 a 6 años) se registraron individuos un año más grande que en la PB (edades: 1 a 5 años). El crecimiento individual, ajustado a través de la ecuación de von Bertalanffy, resultó significativamente diferente entre sitios empleando el método directo (PA: $L_{\infty} = 46,49$ mm – $k = 0,48$ años⁻¹ – $t_0 = -0,35$ años; PB: $L_{\infty} = 38,29$ mm – $k = 0,85$ años⁻¹ – $t_0 = -0,12$ años). A partir del APM, se observó que el reclutamiento de esta especie fue sostenido en los años estudiados, caracterizado por una elevada mortalidad de los juveniles luego del asentamiento. Se detectaron entre una y cuatro componentes modales en ambos sitios, pero, resultó dificultoso el seguimiento de las cohortes cuando las almejas alcanzan los 25 mm de largo total. Se

ajustaron curvas de crecimiento de von Bertalanffy para ambos sitios, sin embargo, empleando esta metodología, no se hallaron diferencias significativas entre playas (PA: $L_{\infty}= 42,3 \text{ mm} - k= 0,79 \text{ años}^{-1} - t_0= -0,01 \text{ años}$; PB: $L_{\infty}= 38,24 \text{ mm} - k= 1,01 \text{ años}^{-1} - t_0= -0,04 \text{ años}$). La especie muestra un crecimiento alométrico negativo e isométrico entre el largo y el alto de la valva en PA y PB respectivamente. Por otro lado, la relación entre el peso y el largo de las almejas describe un crecimiento alométrico positivo, demostrando que las almejas crecerían mayormente en peso que en largo en ambos sitios analizados.

Para el análisis de la distribución espacial de *D. solenoides* y las variables ambientales que podrían ser condicionantes de la misma, se realizó un muestreo sistemático (grillado) en ambos sitios de estudio, donde se relevaron 249 estaciones de muestreo y se recolectaron muestras biológicas y se registraron variables ambientales en cada uno de ellos. Los sitios de estudio (PA y PB) se describen como playas disipativas macromareales, con pendientes poco pronunciadas (< 2 %), que contienen mayor proporción de arenas finas (~2,2 *Phi*) con escasa materia orgánica (< 1,4 %) y baja humedad en su sedimento (< 24 %). El análisis de los patrones espaciales de *D. solenoides* en las costas del centro del GSJ evidenció que la población presenta una marcada agregación estructurada espacialmente en ambos sitios de estudio. Esto ocurre a pequeñas escalas que van desde 100 a 400 m. Las almejas se agrupan formando bancos o parches a lo largo de todo el intermareal, los cuales exhiben forma de elipses con el mayor eje paralelo a la línea de costa. Los bancos presentaron superficies similares entre playas (~20.250 m²) aunque exhibieron algunas diferencias entre sitios, siendo más largos y menos anchos en PB respecto de PA. Considerando la densidad como variable, los bancos tienden a ser más densos en el mesolitoral medio e inferior (2 - 2,5 m; 1.000 a 1.500 ind.m⁻²) y su abundancia disminuye en el supra (> 4 m; 50 a 500 ind.m⁻²) e infralitoral (< 1 m; 200 a 500 ind.m⁻²).

La estructura demográfica de la población de *D. solenoides* del GSJ, se encuentra representada por individuos con longitudes comprendidas entre 2 y 45,3 mm. En PA, se observó una distribución polimodal siendo los juveniles los más representados (~50 %), y en menor medida los adultos (~30 %) y reclutas (~20 %), mientras que PB exhibió una distribución bimodal muy marcada, con mayores abundancias de adultos (> 50 %) y en menor medida de juveniles (~25 %) y reclutas (~18 %). En PA, el conjunto de reclutas, juveniles y adultos se encontraron estructurados espacialmente, aunque se observó una variación notable en la abundancia, el tamaño y la ubicación de los bancos. El reclutamiento se propició en casi la totalidad de la PA, pero el parche de reclutas se ubicó en una zona donde no había grandes concentraciones de juveniles y adultos. Los parches más extensos y abundantes son los de los juveniles (~29.900 m²; ~275 ind.m⁻²) y reclutas (~43.300 m²; ~176 ind.m⁻²) ubicados en el sector sur de la playa, mientras que los adultos (~14.900 m²; ~150 ind.m⁻²) se ubicaron al norte.

Esta tesis resume el estudio de aspectos biológicos y ecología poblacional de la almeja *D. solenoides* en la costa central del GSJ, y presenta información útil para el entendimiento de los procesos y patrones, no solo inherentes a la población en cuestión, sino también posiblemente extrapolables a la especie en la región de la Patagonia central. Los resultados que se presentan permiten entender la dinámica de una especie clave de los ecosistemas costeros de la Patagonia Argentina.

Palabras claves: almeja, infaunal, reproducción, crecimiento, distribución espacial

Abstract

Darina solenoides (King, 1832) is a marine clam that inhabits intertidal sandy shores of southern South America. It is an ecologically relevant species, mainly due to its high abundance and its role as food resource for several marine predators, including species of coastal fishes and shorebirds (endemic and migratory species) and is an intermediate host of parasites. The main objective of this thesis was to study different aspects of the biology and ecology of *D. solenoides* in the central coast of the San Jorge Gulf (SJG). The particular goals are: (1) to describe the reproductive cycle and to analyze the recruitment pattern of the species and its potential relationship with environmental and biotic variables (Chapter II); (2) to determine the age of the specimens, model individual growth as well as examine the relationship between some morphometric variables of the species (Chapter III); and (3) to model the spatial distribution of its abundance and biomass at sandy shores and to explore some abiotic variables that may be conditioning it, as well as to describe the size structure and spatial segregation of the population components (Chapter IV). Two sandy shores were selected like study sites: Belvedere Beach (BB) and Acina Beach (AB).

For the description of the reproductive pattern in relation to environmental variables, 60 specimens were examined monthly during 2016-2017 (n= 1,315). Histological sections of the different gonadal stages were described, and qualitative indicators, were analyzed. The size range of the clams examined was between 25.2 and 42.8 mm and the sex ratio did not differ significantly from 1:1. *Darina solenoides* shows an annual reproductive pattern, characterized by a high synchrony between sexes, years and study sites. The proliferation of oogonia is slow and extends in the cold months, while vitellogenesis occurs mainly in spring when the water temperature begins to increase and two months after the phytoplankton peak. Ripe (mean oocyte diameter = 162.8 ± 47.1 ind.m⁻²) and spawning occurs in the summer and coincides

with the second phytoplankton bloom, which could favor the accelerated development of the larvae and the subsequent early recruitment during the same season. Individuals of *D. solenoides* with parasites (tremates, Digenea) in the gonads were found. The proportion of clams that showed total or partial castration was low (< 5%) and differential between study sites.

Individual growth was studied using two complementary methodologies, one direct approach through the analysis and interpretation of growth rings and age data, and an indirect method, through modal progression analysis (MPA). Sediment samples were collected monthly on two sandy beaches of the SJG, and the total length and height of the individuals collected (n= 12,200) were recorded. The shells were embedded in resin and cut transversely to obtain a thin section (n= 192). The species forms two annual rings, one translucent between spring and early summer and another opaque during the rest of the year. The age composition in both sandy beaches were different, being PA clams (ages: 1 to 6 years) one year older than in those from PB (ages: 1 to 5 years). Individual growth, adjusted through the von Bertalanffy equation, was significantly different between sites using the direct method (BB: $L_{\infty} = 38.29 \text{ mm} - k = 0.85 \text{ years}^{-1} - t_0 = -0.12 \text{ years}$; AB: $L_{\infty} = 46.49 \text{ mm} - k = 0.48 \text{ years}^{-1} - t_0 = -0.35 \text{ years}$). From the MPA, it was observed that the recruitment of this species was sustained in the years studied, characterized by a high mortality of juveniles, after settlement. Between one and four modal components were detected at both sites, but it was difficult to follow the cohorts when the clams reach 25 mm in total length. von Bertalanffy growth curves were fitted for both sites, however, using this methodology, no significant differences were found between beaches (BB: $L_{\infty} = 38.24 \text{ mm} - k = 1.01 \text{ years}^{-1} - t_0 = -0.04 \text{ years}$; AB: $L_{\infty} = 42.3 \text{ mm} - k = 0.79 \text{ years}^{-1} - t_0 = -0.01 \text{ years}$). The species shows a negative allometric growth and isometric growth between the length and the height of the valve in PA and PB, respectively. On the other hand, the relationship between the weight and the length of the clams describes a positive

allometric growth, showing that the clams would grow more in weight than in length in both analyzed sites.

For the analysis of the spatial distribution of *D. solenoides* and the environmental variables that could be conditioning it, a spatial systematic sampling (grid) was carried out in both study sites, where 249 sampling stations were surveyed, and biological samples were collected. Environmental variables were also recorded in each of them. The study sites (BB and AB) are described as dissipative macrotidal beaches, with shallow slopes ($< 2\%$), containing a higher proportion of fine sand ($\sim 2.2\ \Phi_{hi}$) with low organic matter ($< 1.4\%$) and low water in its sediment ($< 24\%$). The analysis of the spatial patterns of *Darina solenoides* on the coasts of the center of the SJG showed that the population presents a marked spatially structured aggregation in both study sites. This occurs at small scales ranging from 100 to 400 m. The clams are aggregated forming banks or patches throughout the intertidal and exhibit an ellipsoid shape with its main axis parallel to the coastline. The banks detected using density as a response variable, showed similar overall surfaces between beaches ($\sim 20,250\ \text{m}^2$) although there are some differences between sites: PB has longer, and less wide patches compared to PA. The juveniles of *D. solenoides* in the SJG tend to be distributed more densely towards the mid and low littoral levels (2 - 2.5 m; 1,000 to 1,500 ind. $\cdot\text{m}^{-2}$) and its abundance decreases toward the supralittoral ($> 4\ \text{m}$; 50 a 500 ind. $\cdot\text{m}^{-2}$) and the infralittoral ($< 1\ \text{m}$; 200 a 500 ind. $\cdot\text{m}^{-2}$).

The demographic structure of the population of *D. solenoides* of the SJG is represented by individuals with lengths between 2 and 45.3 mm and varied between studied locations. Clams from PB exhibited a marked bimodal distribution, with higher abundances of adults ($> 50\%$) and low abundances of juveniles ($\sim 25\%$) and recruits ($\sim 18\%$). In AB, a polymodal size structure distribution was observed, with juveniles being the most represented cohort ($\sim 50\%$), while adults and recently recruited clams contribute $\sim 30\%$ and $\sim 20\%$ respectively. In AB, the distribution of

recruits, juveniles, and adults were found to be spatially structured, although a high variation in abundance, body size, and location was observed. Recruitment was observed throughout the intertidal in PA, but a higher concentration patch was usually seen in areas showing reduced density of juveniles or adults. The largest and most abundant patches of those juveniles (~29,900 m²; ~275 ind.m⁻²) and recruits (~43,300 m²; ~176 ind.m⁻²) were located in the southern sector of the beach, while adults (~14,900 m²; ~150 ind.m⁻²) were located to the north.

This doctoral thesis summarizes the study of biological and population ecology of *Darina solenoides* on the central coast of the SJG and provide useful information for the understanding of the main processes and patterns that regulates the population dynamics of a key species from understudied coastal habitats of central Patagonia (Argentina).

Key words: clam, infaunal, reproduction, growth, spatial distribution.

Publicación derivada de la tesis:

López, M. E.; Gil, D. G.; Kroeck, M. A. y Morsan, E. M. (2022). *Reproduction and recruitment of the intertidal clam *Darina solenoides* (Bivalvia: Mactridae) in Patagonian Sandy Shores, Argentina*. *Malacologia*, 64(2): 185-202.

Listado de figuras

CAPÍTULO I

Figura 1.1 | Ejemplar de *Darina solenoides*. Fotografía: Damián Gil.

Figura 1.2 | Distribución geográfica de *Darina solenoides*.

Figura 1.3 | Secuencia de enterramiento en *Darina solenoides*.

Figura 1.4 | Densidad promedio en algunos sitios de su distribución. La parte superior e inferior del rectángulo coinciden con el tercer cuartil y el primer cuartil de los datos, la línea horizontal indica la mediana, y la “x” la media. Fuentes: Pagnoni, 1997; D'Amico *et al.*, 2004; D'Amico y Bala, 2004; Oviedo, 2007; Espoz *et al.*, 2008; Hernández *et al.*, 2008; Leiva, 2011; Lizarralde *et al.*, 2010, 2011; Musmeci *et al.*, 2013; Ferrari *et al.*, 2015; Musmeci *et al.*, 2015; Bala *et al.*, 2017; Musmeci, 2017; Lizarralde *et al.*, 2018).

Figura 1.5 | Playero rojizo (*Calidris canutus rufa*) alimentándose de la almeja *Darina solenoides*. Fotografía: Patricia González

Figura 1.6 | Aves playeras migratorias buscando alimento en costas arenosas aledañas a Comodoro Rivadavia (GSJ). **A.** Chorlito doble collar. **B.** Playerito blanco. **C.** Cuatro individuos de Ostrero austral y una Becasa de mar. **D.** Becasa de mar (*L. haemastica*). Fotografías: Guillermo Rost.

Figura 1.7 | Valvas de *Darina solenoides* perforadas por el naticido *Notocochlis isabelleana*. Fotografía: Mariano Malvé.

Figura 1.8 | Rangos de largos de individuos de *Darina solenoides* consumidos por especies de aves y gasterópodos en distintos sitios de su distribución. Fuentes: Bertelloti *et al.*, 2003; D'Amico y Bala, 2004; D'Amico *et al.*, 2004; Hernández *et al.*, 2004, 2008; Lizarralde *et al.*, 2010; Leiva y Ferrari, 2011; Musmeci *et al.*, 2013; Ferrari *et al.*, 2015; Musmeci *et al.*, 2015.

Figura 1.9 | Ubicación geográfica del sistema de cinco playas y los sitios de estudio (flechas).

Figura 1.10 | Playa Belvedere. **A.** Región intermareal durante bajamar (vista hacia el sur). **B.** Vista desde Punta Marqués.

Figura 1.11 | Playa Acina. **A.** Región intermareal durante bajamar (vista hacia el norte). **B.** Afloramiento rocoso ubicado en el centro de la playa.

CAPÍTULO II

Figura 2.1 | Variación mensual del índice de condición (media \pm DE) de *Darina solenoides* en Playa Belvedere (PB) y Playa Acina (PA). Las barras grises muestran el período de disminución significativa del IC y presunta evacuación de gametas.

Figura 2.2 | Estadio 0 de recuperación y reabsorción de hembras. Aumento: 400X. Og, oogonia; Op, oocito previtelogénico; f, folículo; pf, pared folicular; tc, tejido conectivo.

Figura 2.3 | Estadio I de proliferación de hembras. Aumento: 200X. Og, ovogonia; Op, ovocito previtelogénico; Or, ovocito residual; f, folículo; pf, pared folicular; tc, tejido conectivo.

Figura 2.4 | Estadio II de crecimiento y maduración de hembras. Aumento: 400X. Op, ovocito previtelogénico; Opp, ovocito previtelogénico pedunculado; O, ovocito.

Figura 2.5 | Estadio III de maduración total de hembras. Aumento: 400X. Op, ovocito previtelogénico.

Figura 2.6 | Estadio IV de evacuación parcial de hembras. Aumento: 400x. Op, ovocito previtelogénico; Opp, ovocito previtelogénico pedunculado; O, ovocito; f, folículo; tc, tejido conectivo.

Figura 2.7 | Estadio V de evacuación total de hembras. Aumento: 200x. Or, ovocito residual; f, folículo; tc, tejido conectivo.

Figura 2.8 | Estadio 0 de recuperación y reabsorción de machos. Aumento: 400X. Er, espermatozoides residuales; f, folículo; pf, pared folicular; tc, tejido conectivo.

Figura 2.9 | Estadio I de proliferación de machos. Aumento: 400X. Eg, espermatogonias; Ec, espermatozoides; f, folículo; pf, pared folicular; tc, tejido conectivo.

Figura 2.10 | Estadio II de crecimiento y maduración de machos. Aumento: 400X. Eg, Espermatogonia; Ec, espermatozoides; Et, espermátidas; Ez, espermatozoides; fl, flagelos de los espermatozoides; pf, pared folicular.

Figura 2.11 | Estadio III de maduración total de machos. Aumento: 400X. Ec, espermatozoides; Et, espermátidas; Ez, espermatozoides; fl, flagelos de los espermatozoides.

Figura 2.12 | Estadio IV de evacuación parcial de machos. Aumento: 400X. Ec, espermatozoides; Et, espermátidas; Ez, espermatozoides; fl, flagelos de los espermatozoides.

Figura 2.13 | Estadio V de evacuación total de machos. Aumento: 400X. Eg, espermatogonias; Er, espermatozoides residuales; pf, pared folicular; tc, tejido conectivo.

Figura 2.14 | Patrón reproductivo de hembras y machos de *Darina solenoides* del GSJ. Estadios: 0, recuperación y reabsorción; I, proliferación; II, crecimiento y maduración; III, maduración total; IV, evacuación parcial y V, evacuación total.

Figura 2.15 | Histogramas de distribución de frecuencias de diámetros ovocitarios de *Darina solenoides* en Playa Belvedere y Playa Acina, Golfo San Jorge.

Figura 2.16 | Variación mensual de los indicadores cuantitativos del ciclo gonadal de *Darina solenoides* en el Golfo San Jorge. **A.** Diámetro ovocitario medio (\pm DE); **B.** Número de ovocitos por campo (media \pm desvío estándar) y **C.** Área oocitaria relativa (AOR). Las barras grises muestran el período de evacuación de gametas.

Figura 2.17 | Ciclo anual de temperatura superficial del mar (TSM) media, la temperatura de sustrato (TS) registrada *in situ* y la clorofila *a* (Clo-*a*) en un sector costero del Golfo San Jorge. Las áreas grises muestran el período de evacuación de gametas.

Figura 2.18 | Variación de la densidad (media \pm desvío estándar) de reclutas (< 5 mm) de *Darina solenoides* en Playa Belvedere, Golfo San Jorge. Las áreas grises muestran el período de evacuación de gametas.

Figura 2.19 | Individuos de *Darina solenoides* parasitados, mostrando diferentes grados de castración: **a.** y **b.** castración total; **c.** y **d.** castración parcial.

CAPÍTULO III

Figura 3.1 | Mediciones registradas a los individuos de *Darina solenoides*. L, largo; A, alto.

Figura 3.2 | Procesamiento de las valvas de *Darina solenoides* para determinación de la edad. **a.** Inclusión en resina. **b.** Bloques de valvas incluidas en resina secándose. **c.** Corte transversal de la valva. **d.** Pulido de la sección delgada de la valva.

Figura 3.3 | Corte transversal de la valva de *Darina solenoides* incluida en resina y montada sobre un portaobjetos. bl, base del ligamento; r, resina; u, umbo; ve, cara externa de la valva; vi, cara interna de la valva.

Figura 3.4 | Relación Largo-peso (L-P) para individuos de *Darina solenoides* en: **a.** Playa Belvedere (PB) **b.** Playa Acina (PA), y **c.** ambos sitios. Los círculos expresan las observaciones y las líneas continuas los modelos ajustados.

Figura 3.5 | Relación Largo-Alto (L-A) de las valvas de *Darina solenoides* para el conjunto de individuos de **a.** Playa Acina (PA), y **b.** Playa Belvedere (PB).

Figura 3.6 | Anillos de crecimiento en las valvas de *Darina solenoides*. **a.** Sección externa de la valva. **b.** Detalle de la sucesión de los anillos de crecimiento. **c.** Base del ligamento y zona de corte. **d.** Sección delgada de la base del ligamento. Referencias: ao, anillo opaco; at, anillo translúcido; bt, borde translúcido; u, umbo. La flecha gris indica una zona translúcida en un anillo opaco y la flecha blanca muestra microincrementos más opacos entre el fin de un anillo translúcido y el comienzo de un anillo opaco.

Figura 3.7 | Valvas de *Darina solenoides* con: **a.** borde translúcido (bt) y **b.** borde opaco (bo).

Figura 3.8 | Proporción mensual de individuos de *Darina solenoides* con borde de la valva opaco o translúcido entre octubre de 2016 y agosto de 2017.

Figura 3.9 | Histogramas de frecuencias de largos (agrupados cada tres meses) de *Darina solenoides* en Playa Belvedere (Chubut) y seguimiento de tres cohortes (flechas).

Figura 3.10 | Histogramas de frecuencias de largos agrupados cada tres meses, de *Darina solenoides* en Playa Acina (Santa Cruz) y seguimiento de tres cohortes (flechas).

Figura 3.11 | Curvas de crecimiento de von Bertalanffy (MCVB) estimadas a partir de estimaciones de edad para individuos de *Darina solenoides* de Playa Belvedere (PB) y Playa Acina (PA). Los puntos amarillos y los triángulos verdes representan las observaciones de ejemplares de la PA y PB respectivamente.

Figura 3.12 | Curvas de crecimiento estimadas a partir de los análisis de progresión modal (APM) según el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (MCVB) para individuos de *Darina solenoides* en: **a.** Playa Belvedere (PB), **b.** Playa Acina (PA), y **c.** ambos sitios. Los círculos, triángulos y cuadrados representan las observaciones puntuales de los individuos.

Figura 3.13 | Resumen de los procesos que realiza *D. solenoides* durante cada estación.

CAPÍTULO IV

Figura 4.1 | Estaciones de muestreo (cruces) relevadas en: **a.** Playa Belvedere y **b.** Playa Acina.

Figura 4.2 | Elementos de muestreo: **a.** Bandera para establecer la transecta y **b.** estaca para marcar la estación de muestreo (flecha).

Figura 4.3 | Procedimiento de muestreo: **a.** Sacabocado o “*corer*”, **b.** porción de arena extraída, y **c.** tamizado *in situ*.

Figura 4.4 | Corte sagital de una porción de arena extraída con corer, donde se puede observar la diferencia de coloración que adopta la capa anóxica. Las flechas verticales muestran el sentido de enterramiento de las almejas.

Figura 4.5 | Ejemplo de tamizadora mecánica con tamices.

Figura 4.6 | Perfil de las playas estudiadas. **a.** Perfil de ambos sitios de estudio. **b.** Perfil de las zonas observadas en Playa Acina. **c.** Esquema en tres dimensiones de Playa Belvedere. **d.** Esquema en tres dimensiones de Playa Acina.

Figura 4.7 | Box plot del *phi* medio. **a.** Sitios de estudio. **b.** zonas de Playa Acina. La “x” indica el promedio de la variable.

Figura 4.8 | Phi medio en función de la altura intermareal para Playa Belvedere (verde) y Playa Acina (amarillo).

Figura 4.9 | Promedio de las proporciones de fracciones granulométricas (PFG) (\pm DE). **a.** Sitios de estudio; **b.** zonas de Playa Acina (barras amarillas). Las barras grises representan el desvío estándar. G_MF, gravas muy finas; A_MG, arenas muy gruesas; A_G, arenas gruesas; A_M, arenas medias; A_F, arenas finas; A_MF, arenas muy finas; L_MG, limos muy gruesos.

Figura 4.10 | Análisis de componentes principales entre Playa Belvedere (PB) y la zona norte (PA-N) y sur (PA-S) de Playa Acina. A_F, arenas finas; A_G, arenas gruesas; A_M, arenas medias; A_MF, arenas muy finas; A_MG, arenas muy gruesas; G_MF, gravas muy finas; h_inter, altura intermareal; L_MG, limos muy gruesos. Entre paréntesis se observa el porcentaje de variación de cada componente principal (CP).

Figura 4.11 | Mapeo de variables granulométricas (expresadas en escala *Phi*) de Playa Belvedere. **a.** *Phi* medio. **b.** Desvío estándar o selección (a valores más grandes, menos seleccionado el sedimento). **c.** Asimetría.

Figura 4.12 | Mapeo de variables ambientales de Playa Acina. **a.** Agua retenida en sedimento (%). **b.** Profundidad de capa anóxica (cm). **c.** Proporción de arenas medias. **d.** Proporción de arenas finas. **e.** Proporción de arenas muy finas.

Figura 4.13 | Mapeo de variables granulométricas (expresadas en escala *Phi*) de la Playa Acina. **a.** Phi medio. **b.** Desvío estándar o selección. **c.** Asimetría.

Figura 4.14 | Mapeo de variables ambientales de la Playa Acina. **a.** Agua retenida en sedimento (%). **b.** Profundidad de capa anóxica (cm). **c.** Materia orgánica en sedimento (%). **d.** Proporción de arenas medias. **e.** Proporción de arenas finas. **f.** Proporción de arenas muy finas.

Figura 4.15 | Distribución de frecuencias absolutas de: **a.** densidades (ind.m^{-2}) y **b.** biomásas (g.m^{-2}) para los sitios de estudio.

Figura 4.16 | Diagramas de dispersión entre la abundancia y factores ambientales para ambos sitios de estudio. PB, Playa Belvedere; PA, Playa Acina.

Figura 4.16 (continuación) | Diagramas de dispersión entre la abundancia y factores ambientales para ambos sitios de estudio. PB, Playa Belvedere; PA, Playa Acina.

Figura 4.17 | Mapa de la distribución de frecuencias de: **a.** densidades totales (ind.m^{-2}) y **b.** biomásas totales (g.m^{-2}) para Playa Belvedere. La línea discontinua gris representa la bajamar promedio.

Figura 4.18 | Mapa de la distribución de frecuencias de: **a.** densidades (ind.m^{-2}) y **b.** biomásas (g.m^{-2}) para Playa Acina.

Figura 4.19 | Variogramas experimentales direccionales y modelo esférico ajustado para **a.** y **b.** la densidad total (ind.m^{-2}) y **c.** y **d.** biomasa total (g.m^{-2}) de *Darina solenoides* en Playa Belvedere.

Figura 4.20 | Variogramas experimentales direccionales y modelo esférico ajustado para **a.** y **b.** la densidad total (ind.m^{-2}) y **c.** y **d.** biomasa total (g.m^{-2}) de *D. solenoides* en Playa Acina. Observe la diferencia en el eje Y del gráfico d.

Figura 4.21 | Distribución espacial de la **a.** densidad (ind.m^{-2}) y **b.** biomasa (g.m^{-2}) de *Darina solenoides* en Playa Belvedere. La línea discontinua gris representa la bajamar promedio. Los valores presentados son el resultado de la transformación de la escala logarítmica.

Figura 4.22 | Distribución espacial de la **a.** densidad (ind.m^{-2}) y **b.** biomasa (g.m^{-2}) de *Darina solenoides* en Playa Acina. Los valores presentados son el resultado de la transformación de la escala logarítmica.

Figura 4.23 | Histogramas de frecuencias relativas de longitudes de: **a.** Sitios de estudio, y **b.** Zonas de Playa Acina.

Figura 4.24 | Abundancia de las cohortes teóricas presentes en la Playa Belvedere (PB) y Playa Acina (PA). Resultados del cálculo inverso de largo a edad, empleando como insumo los parámetros de crecimiento definidos en el capítulo III.

Figura 4.25 | Densidad de *Darina solenoides* y su relación con factores ambientales en Playa Belvedere.

Figura 4.27 | Mapa de las observaciones puntuales de la abundancia de reclutas, juveniles y adultos de *Darina solenoides* en Playa Belvedere.

Figura 4.29 | Mapa de las observaciones puntuales de la abundancia de reclutas, juveniles y adultos de *Darina solenoides* en Playa Acina.

Figura 4.30 | Variogramas experimentales direccionales y modelo esférico ajustado de abundancias de reclutas, juveniles y adultos de *Darina solenoides* en Playa Acina.

Figura 4.31 | Distribución espacial de la densidad (ind.m^{-2}) de reclutas, juveniles y adultos de *Darina solenoides* en Playa Acina.

Figura 4.32 | Distribución espacial de la biomasa (g.m^{-2}) de reclutas, juveniles y adultos de *Darina solenoides* en Playa Acina.

Figura 4.33 | Ejemplares de *D. solenoides* extraídos para usar como carnada.

Listado de tablas

CAPÍTULO I

Tabla 1.1 | Densidades medias o rangos de densidades registradas de *Darina solenoides* en distintos sitios de su distribución. Valores expresados en ind.m⁻²

Tabla 1.2 | Largos de *Darina solenoides* presentes en diferentes sitios y consumidas por aves playeras. P, promedio ± desvío estándar en mm; R, rango en mm

CAPÍTULO II

Tabla 2.1 | Descripción general de los estadios gonadales y particularidades para cada sexo de *Darina solenoides*. Estadio: **0**, Recuperación y reabsorción; **I**, proliferación; **II**, crecimiento y maduración; **III**, maduración total; **IV**, evacuación parcial y **IV**, evacuación total. Tomado y modificado de Morsan y Kroeck, 2005; Herrmann *et al.*, 2009 a, b; Zaidman *et al.*, 2012

CAPÍTULO III

Tabla 3.1 | Coeficientes obtenidos en la relación Largo-Peso para individuos de Playa Belvedere, Playa Acina, y ambos sitios juntos. Referencias: a, coeficiente de proporcionalidad; b, coeficiente de alometría; p, probabilidad

Tabla 3.2 | Parámetros de la relación Largo-Alto de individuos de *Darina solenoides* en ambos sitios de estudio. p, probabilidad

Tabla 3.3 | Componentes modales identificados a partir de la estructura de largos (mm) de Playa Belvedere. DE, Desvío estándar; IS, índice de separación

Tabla 3.4 | Componentes modales identificados a partir de la estructura de largos (mm) de Playa Acina. DE, Desvío estándar; IS, índice de separación

Tabla 3.5 | Parámetros estimados de crecimiento y valores de AIC obtenidos de los modelos ajustados a las observaciones realizadas. MCVB, Modelo de crecimiento de von Bertalanffy. L_{∞} , talla asintótica (mm); k, constante catabólica que representa la velocidad en alcanzar L_{∞} (años⁻¹); t_0 , edad teórica donde $LT_t = 0$ (años); m, parámetro de Richards; AICc, Índice de Akaike corregido

Tabla 3.6 | Parámetros de crecimiento estimados a partir de diferentes métodos para individuos recolectados en ambos sitios de muestreo. (*) indica diferencias significativas. L_{∞} , largo asintótico (mm); k, constante catabólica que representa la velocidad en alcanzar L_{∞} (años⁻¹); t_0 , edad teórica donde $L_t = 0$ (años); φ , performance de crecimiento; t_{max} , edad máxima teórica (años)

Tabla 3.7 | Probabilidad calculada en la comparación de parámetros de crecimiento estimados a partir de diferentes métodos para individuos recolectados en Playa Acina (PA) y Playa Belvedere (PB). L_{∞} , talla asintótica (mm); k, constante catabólica que representa la velocidad en alcanzar L_{∞} (años⁻¹); t_0 , edad teórica donde $LT_t = 0$ (años); θ , conjunto de parámetros ($L_{\infty PA}$, k_{PA} , $t_{0PA} = L_{\infty PB}$, k_{PB} , t_{0PB})

Tabla 3.8 | Índices de crecimiento estimados para especies pertenecientes a la familia Mactridae. DE: Datación de Edad; APM: Análisis de Progresión Modal

CAPÍTULO IV

Tabla 4.1 | Escala del tamaño de grano para sedimentos adaptada de **Boggs (2006)**

Tabla 4.2 | Clasificación del índice de asimetría

Tabla 4.3 | Clasificación del índice de Kurtosis

Tabla 4.4 | Resumen del promedio de variables granulométricas expresadas en valores de ϕ para los sitios de estudio. σ , selección o desvío estándar; **Sk**, asimetría; **Kt**, kurtosis

Tabla 4.5 | Valores de densidad y biomasa total para ambos sitios de muestreo. Referencias: Dt, densidad total (ind.m^{-2}); Bt, biomasa total (g.m^{-2}); EM efectivas, estaciones de muestreo efectivas (con al menos una almeja); DE, Desvío estándar

Tabla 4.6 | Parámetros del modelo esférico ajustado en cada variograma direccional para las variables analizadas. TA, tolerancia angular; C_0 , efecto pepita (ind.m^{-2}); C_1 , varianza estructural ind.m^{-2} ; Sill, asíntota; SC, suma de cuadrados

Tabla 4.7 | Parámetros del modelo esférico ajustado en cada variograma direccional para las variables analizadas discriminadas por largos de *Darina solenoides* de Playa Acina. TA, tolerancia angular; C_0 , efecto pepita (ind.m^{-2}); C_1 , varianza estructural ind.m^{-2} ; Sill, asíntota; SC, suma de cuadrados.

CAPÍTULO I

Introducción general



Capítulo I: Introducción general

1. Bivalvos infaunales en intermareales arenosos del Mar Argentino

La macrofauna bentónica que habita los intermareales arenosos de la costa argentina ha sido exhaustivamente estudiada (Orensanz y Estivariz, 1971; Zaixso y Pastor, 1977; Zaixso *et al.*, 1978, 1998; Elias, 1985; Elias y Bremec, 1986; Bastida *et al.*, 1989, 1992; Bremec, 1990; Mendez, 2007; Lizarralde y Cazzaniga, 2009; Carcedo *et al.*, 2015; Crespi-Abril *et al.*, 2016 a; Pittaluga, 2016; Martin *et al.*, 2019; Carcedo *et al.*, 2021). Entre los filos de organismos que habitan estos ecosistemas, se pueden encontrar Arthropoda (mayormente crustáceos decápodos, anfípodos e isópodos), Mollusca (Bivalvia y Gasteropoda) y Annelida (Polychaeta), siendo Crustacea, Polychaeta y Mollusca la macrofauna dominante en playas de arena (McLachlan y Defeo, 2018). Otros filos presentes, pero menos representados, son: Porifera, Chordata, Cnidaria y Bryozoa (Carcedo *et al.*, 2015). En general, los estudios realizados han tenido como objetivo conocer la composición faunística de distintas playas arenosas, como así también la variación temporal y espacial de la biodiversidad y su relación con las variables ambientales particulares de esos sistemas. No obstante, en regiones costeras de Patagonia, son menos frecuentes los estudios enfocados en comprender los aspectos ecológicos y la dinámica de las poblaciones de especies infaunales presentes en las playas arenosas. Estas especies, que viven enterradas parcial o totalmente en el sustrato, juegan un rol ecológico fundamental en varios procesos como la oxigenación de la matriz arenosa, el transporte de materia orgánica, el ciclado de nutrientes, y la oferta alimenticia de muchos seres vivos (McLachlan y Defeo, 2018).

Dentro del filo Mollusca existe una amplia diversidad de almejas infaunales que habitan las playas de arena y los fondos blandos del Mar Argentino, entre las que se encuentran aquellas pertenecientes a las familias **Donacidae** (*Donax hanleyanus*),

Hiatelidae (*Panopea abbreviata*), **Mactridae** (*Mulinia edulis*, *Darina solenoides*), **Malletidae** (*Malletia cumingi*), **Mesodesmatidae** (*Amarilladesma mactroides*), **Myidae** (*Sphenia hatcheri*), **Lasaeidae** (*Mysella sp.*) **Solenidae** (*Ensis macha*) y **Veneridae** (*Eurhomalea exalbida*, *Ameghinomya antiqua*, *Glycimeris longior*, *Eucallista purpurata*, *Tellina pettitiana*, *Tawera gayi*, *Pitar rostratus*). Hasta el momento, se han observado cinco especies (*D. solenoides*, *M. cumingii*, *S. hatcheri*, *Mysella sp.* y *T. pettitiana*) que se encuentran en los intermareales o submareales arenosos someros de la Patagonia (Crespi Abril *et al.*, 2016; Martin *et al.*, 2019) de las que existen varios estudios biológicos y poblacionales (Barón, 1995; Pagnoni, 1997; Marraco, 1997; Lizarralde, 2002 a, b; Lomovasky, 2002; Oviedo, 2007; Lizarralde y Cazzaniga, 2009; Lizarralde *et al.*, 2018).

2. Generalidades y antecedentes de *Darina solenoides*

La superfamilia Mactroidea, compuesta por cuatro familias (Mactridae, Anatinellidae, Cardiliidae y Mesodesmatidae), integra 46 géneros y 294 especies. En particular, la familia Mactridae se compone de cuatro subfamilias (Mactrinae, Lutrariinae, Darininae y Tanysiphoninae) representando en total a 260 especies (Signorelli, 2019). *Darina solenoides* (King, 1832) es un molusco bivalvo perteneciente a la Subfamilia Darininae, la cual incluye sólo el género *Darina*. Las únicas representantes de este género son *D. solenoides* y *D. rustica*, ambas están presentes en Sudamérica, aunque *D. rustica*, sólo se encuentra en la costa de Santa Cruz, Argentina (Signorelli, 2019).

La almeja *D. solenoides* (Fig. 1.1) habita intermareales blandos del continente sudamericano ocupando las playas de sedimento arenoso y/o fangoso (Fig. 1.2). Se distribuye desde Punta Alta en Argentina (~38° S), hasta Puerto Montt en Chile (~41° S) (Ageitos de Castellanos, 1967; Signorelli y Pastorino, 2011, 2012) e incluye Islas Malvinas (Zelaya, 2005; Aguirre *et al.*, 2008).



Figura 1.1 | Ejemplar de *Darina solenoides*. Fotografía: Damián Gil.

Externamente, la especie se caracteriza por presentar dos valvas delgadas y frágiles, comprimidas lateralmente, inequilaterales y entreabiertas en los extremos (Ageitos de Castellanos, 1967). Su pequeño umbo es subposterior confiriéndole una forma elíptica distintiva. Su coloración blanco-amarillenta es muy particular, la superficie de sus valvas es lisa y el periostraco brillante (Signorelli y Pastorino, 2011) lo que le confiere un aspecto delicado. El margen ventral de las valvas se encuentra curvado en las porciones distales, mientras que el margen dorsal anterior de las valvas es recto y de mayor tamaño que el posterior, el cual es curvo.

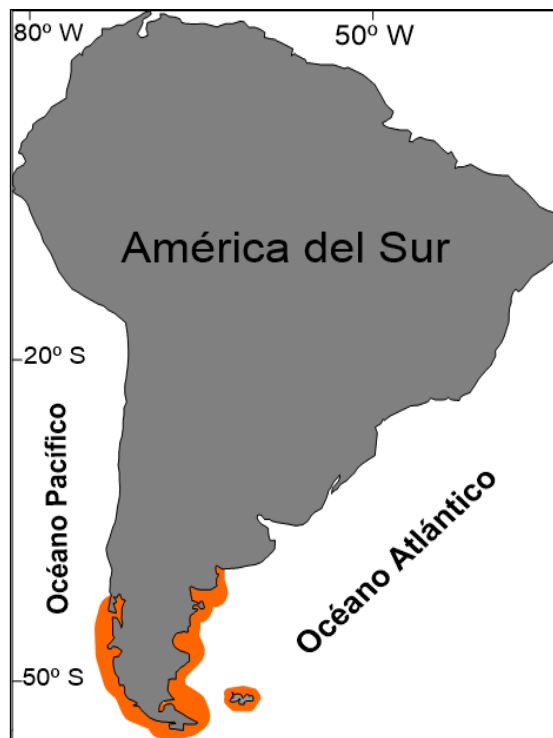


Figura 1.2 | Distribución geográfica de *Darina solenoides*.

Al ser un organismo infaunal, posee adaptaciones que le permiten permanecer enterrado en el sedimento de forma vertical (Fig. 1.3). Presenta un pie muscular prominente que utiliza para excavar la arena e introducirse en el sedimento subyacente. Exhibe un par de sifones que se extienden los centímetros necesarios, hasta llegar a la superficie para cumplir con todos sus requerimientos metabólicos cuando están enterrados. Internamente, los sifones no se encuentran fusionados, sólo la base de éstos se mantiene unida muy cerca del músculo retractor sifonal. Ambos sifones, incurrente y excurrente, presentan tentáculos bien desarrollados lo cual le permitiría captar las partículas presentes en el agua, ya que es una especie filtradora suspensívora (Signorelli y Pastorino, 2011; Signorelli, 2019).



Figura 1.3 | Secuencia de enterramiento de *Darina solenoides*.

2.a. Ecología

La especie *D. solenoides* es dominante en el mesolitoral de playas de arenas (Pagnoni, 1997; Bala, 2008, 2017; Musmeci *et al.*, 2013, López *et al.*, 2016) aunque su densidad varía según el sitio (Fig. 1.4, Tabla 1.1) y el momento analizado, como así también por otras variables. Grandes fluctuaciones en la abundancia han sido registradas en algunos sitios de su distribución, en ocasiones a causa de mortandades masivas (Pagnoni, 1997; Oviedo, 2007; Musmeci, 2017). En particular, en enero de 2005, la población de Playa Fracasso, Golfo San José (GSJo) se redujo a la mitad afectando la estructura de la población y el posterior reclutamiento por la remoción de individuos adultos. Musmeci (2017) al analizar conjuntamente la mortandad de

2005 y el varamiento de mamíferos marinos en las costas de Península Valdés, encontró una relación inversa entre la presencia de lípidos en sedimento (provenientes de la descomposición de ballenas varadas) y la abundancia de *D. solenoides*. Esta información es relevante, aunque no determina las causas posibles. Del mismo modo, en la década de los 90's también se documentó un evento similar en Playa Fracasso (GSJo) (Obs. per. de Bala), pero hasta el momento no se ha recopilado la suficiente información para describir las causas del mismo.

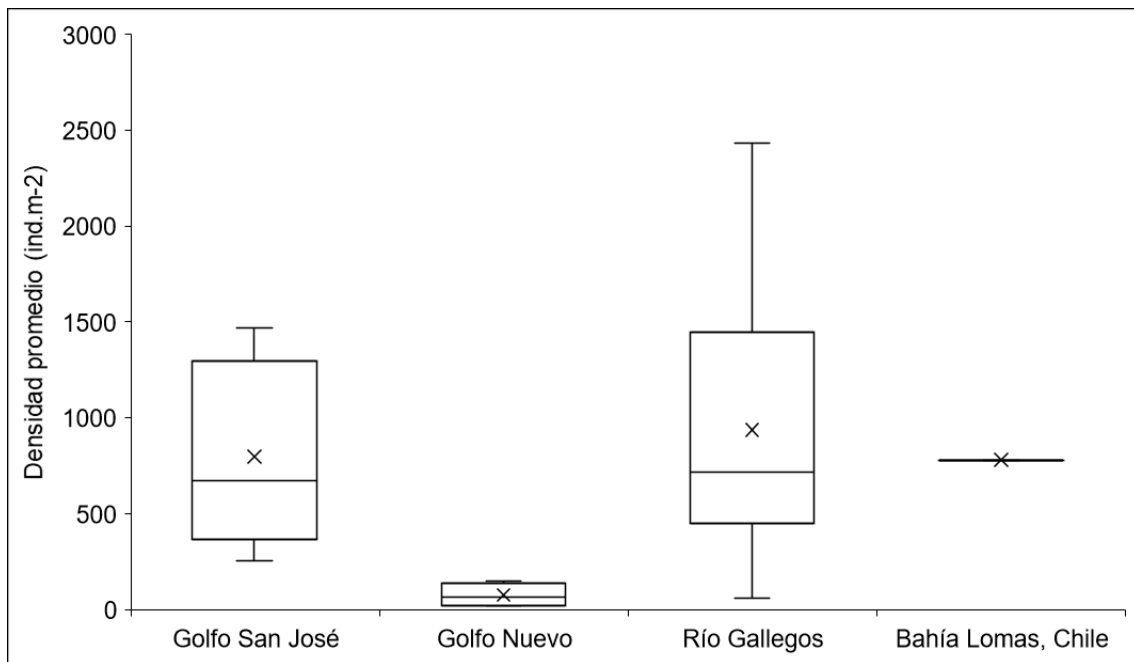


Figura 1.4 | Densidad promedio en algunos sitios de su distribución. La parte superior e inferior del rectángulo coinciden con el tercer cuartil y el primer cuartil de los datos, la línea horizontal indica la mediana, y la "x" la media. Fuentes: Pagnoni, 1997; D'Amico *et al.*, 2004; D'Amico y Bala, 2004; Oviedo, 2007; Espoz *et al.*, 2008; Hernández *et al.*, 2008; Leiva, 2011; Lizarralde *et al.*, 2010, 2011; Musmeci *et al.*, 2013; Ferrari *et al.*, 2015; Musmeci *et al.*, 2015; Bala *et al.*, 2017; Musmeci, 2017; Lizarralde *et al.*, 2018).

La almeja *D. solenoides* es una especie que habita intermareales de sedimento no consolidado, por lo que la influencia de la composición granulométrica del sustrato y la altura intermareal (medida de elevación del intermareal tomando como 0 el nivel del mar) podrían condicionar su distribución a lo largo de la playa (Martin *et al.*, 2019). En principio, la abundancia de la especie se relaciona con sitios que contienen

proporciones bajas de arenas muy finas, y presencia de porcentajes medios a altos de la fracción de arenas finas (Marraco, 1997; Oviedo, 2007; Martin *et al.*, 2019). Del mismo modo, otro de los factores que determina la distribución de las almejas en los intermareales es el tamaño de los individuos. Oviedo (2007) describió una segregación vertical diferencial para *D. solenoides* en Playa Fracasso (GSJo), y destacó que los individuos de largos de valvas < 10 mm se distribuyen en el mesolitoral superior, mientras que los individuos de tamaños mayores se encuentran preferentemente en los niveles más bajos, cercanos a la línea promedio de bajamar. Al mismo tiempo, se describió una correlación positiva entre la profundidad de enterramiento y el tamaño de las almejas. Las almejas de menor tamaño se encuentran enterradas a poca profundidad, mientras que, al crecer, se encuentran a profundidad mayor en el sedimento (Oviedo, 2007; Bala, 2008). Al mismo tiempo, parece existir una influencia estacional en la profundidad a la cual se mantienen enterradas, ya que en los meses más cálidos se entierran más profundo, posiblemente por la presencia de aves que las depredan (Bala, 2008) o la fluctuación de variables ambientales que aún se desconocen.

La importancia de *D. solenoides* se debe a las altas abundancias registradas en algunos sitios y las relaciones interespecíficas que presenta con otros organismos que habitan estos ambientes (por ejemplo, depredación y parasitismo). Los estudios efectuados en esta especie han estado orientados a conocer aspectos relevantes como su distribución vertical en playas arenosas, como así también su estructura y dinámica poblacional, pero, generalmente circunscriptos a poblaciones que son consumidas por aves playeras (Martin *et al.*, 2009; Lizarralde y Pittaluga, 2011; Musmeci *et al.*, 2013).

Tabla 1.1 | Densidades medias o rangos de densidades registradas de *Darina solenoides* en distintos sitios de su distribución. Valores expresados en ind.m⁻²

Lugar	Fecha	Densidad	Cita
Playa Fracasso, Península	10-11 de abril de 2003	1348,2	Hernández <i>et al.</i> , 2008
Valdés (PV), Golfo San José (GSJo)	Marzo y abril de 2000	1470,8	D'Amico <i>et al.</i> , 2004
	Febrero y mayo de 2000	18 - 2252	D'Amico y Bala, 2004
	Octubre de 2004	544	Oviedo, 2007
	Agosto de 2005	325	Oviedo, 2007
Playa Flechero (PV-GSJo)	Noviembre de 2005	252,6	Musmeci, 2017
	Marzo de 2006	793,5	
Playa Puerto San José (PV-GSJo)	Diciembre de 1993	494,5	Pagnoni, 1997
Playa Colombo, Golfo Nuevo	2006-2008	35 - 264	Bala <i>et al.</i> , 2017
	2002	132	Musmeci <i>et al.</i> , 2015
	2003	19,4	
	2006	70,3	
	2007	22,6	
	Febrero y marzo de 2003	53	Musmeci <i>et al.</i> , 2013
Estuario de Río Gallegos, Santa Cruz	Marzo de 2003	2430	Lizarralde <i>et al.</i> , 2010
	Marzo de 2007	1120	
	2014-2015	779,4	Lizarralde <i>et al.</i> , 2018
	Febrero, mayo y junio 2010	579,8	Ferrari <i>et al.</i> , 2015
	2010	56,08	Leiva y Ferrari, 2011
	2005-2006	734,1	Lizarralde y Pittaluga, 2010
Bahía Lomas (Tierra del Fuego, Chile)	2003-2004	780	Espez <i>et al.</i> , 2008

Darina solenoides es el principal sustento alimenticio de aves playeras (Yorio y Bertellotti, 2002; Bertellotti *et al.*, 2003; Ferrari *et al.*, 2015), incluyendo aves migratorias (D'Amico y Bala, 2004; D'Amico *et al.*, 2004; Bala, 2008; Espoz *et al.*, 2008; Hernandez *et al.*, 2004, 2008; Lizarralde *et al.*, 2010; Musmeci *et al.*, 2015). Esta almeja es la presa elegida por aves neotropicales que nidifican principalmente en la Patagonia, como por ejemplo la gaviota cocinera *Larus dominicanus* (Bertellotti *et al.*, 2003), el ostrero austral *Haematopus leucopodus* (Stoyanoff, 2002; Escudero *et al.*, 2014; Ferrari *et al.*, 2015), el chorlito ceniciento *Pluvianellus socialis* (Pagnoni, 1997; Becerra, 2012) y el chorlo de doble collar *Charadrius falklandicus* (D'Amico *et al.*, 2004; D'Amico y Bala, 2004; Musmeci *et al.*, 2013). Un estudio realizado sobre el

comportamiento alimenticio de *L. dominicanus* demostró que la gaviota cocinera desentierra las almejas chapoteando (conducta denominada “*foot paddling*”), en las zonas de la playa donde la arena se halla cubierta por una delgada capa de agua y luego las consume enteras (Bertellotti *et al.*, 2003). Sin embargo, otras especies de aves (chorlos y playeros en general) han desarrollado distintas estrategias para capturar individuos de *D. solenoides*. Estas especies han sido observadas introduciendo el pico en el sedimento para buscar y extraer almejas, las cuales se entierran aún más profundo como mecanismo de defensa (Bala, 2008).

Las aves migratorias neárticas (que presentan extensos vuelos migratorios) consumen *D. solenoides* en sus paradas de alimentación ubicadas en toda la costa patagónica argentina, haciendo mayor uso de las playas ubicadas en el Golfo San Matías (Fig. 1.5), Golfo San José, Golfo Nuevo, Estuario de Río Gallegos (Bala *et al.*, 2017) y Golfo San Jorge (GSJ) (Escudero *et al.*, 2003; Hernández *et al.*, 2010). Sin embargo, gran cantidad de aves marinas utilizan las aguas del GSJ para alimentarse (Fig. 1.6) y muchas de ellas utilizan sus costas para descansar, anidar y reproducirse, razón por la cual algunas zonas de dicho golfo han sido consideradas área de importancia para la conservación de aves (AICA) (Coconier y Blanco, 2005; de Oto y Elizalde, 2012). A nivel internacional han cobrado gran relevancia ya que varios sitios son utilizados como estación de parada por aves migratorias playeras, para descansar, alimentarse y reabastecer la energía necesaria para continuar migrando. Los sitios elegidos por las aves reúnen características que los distinguen del resto: bahías de poca profundidad con extensas áreas intermareales (resultado de un amplio rango de mareas) y playas de arena que constituyen un hábitat adecuado para diversas especies (de Oto y Elizalde, 2012). Por ejemplo, Caleta Malaspina alberga a 13 de las 17 especies de aves marinas que se reproducen en las costas argentinas (Gatto *et al.*, 2005; BirdLife International, 2022). Por otro lado, Bahía Bustamante ha sido señalada como uno de los sitios prioritarios como estación de paso de varias aves playeras migratorias como la beca

de mar, el playero rabadilla blanca y el playero rojizo (Laztra, comunicación personal; Rost, 2022). En particular, este último ha sido observado descansando y alimentándose de *D. solenoides* (Fig. 1.6) (Escudero *et al.*, 2003; Hernández *et al.*, 2010).



Figura 1.5 | Playero rojizo (*Calidris canutus rufâ*) alimentándose de la almeja *Darina solenoides*. Fotografía: Patricia González

La densidad de individuos y el alto valor energético que contienen las almejas permiten a las aves migratorias reabastecer sus reservas para continuar con los desplazamientos y completar con éxito sus ciclos migratorios (Bala, 2008; Lizarralde *et al.*, 2018). Particularmente, en Península Valdés, se estimó que un playero rojizo consumiría 7.000 almejas por día (Bala, 2008). En este sentido, la variación en el tamaño y la estructura poblacional de *D. solenoides* podría regular la presencia de aves migratorias playeras en algunos sitios. Reclutamientos fallidos de la almeja han provocado que las aves (migratorias y locales) consuman otras presas como mitílicos

de restinga, y éstos no presentan la misma biomasa disponible (Lizarralde *et al.*, 2018). A pesar de que los mejillones se encuentran visualmente más accesibles que las almejas, resulta evidente que la relación costo-beneficio otorgada por las almejas es mayor, ya que la fuerza ejercida por las aves para romper las valvas de los mejillones debe ser superior que la necesaria para abrir las delgadas valvas de *D. solenoides* (Bala *et al.*, 2017).

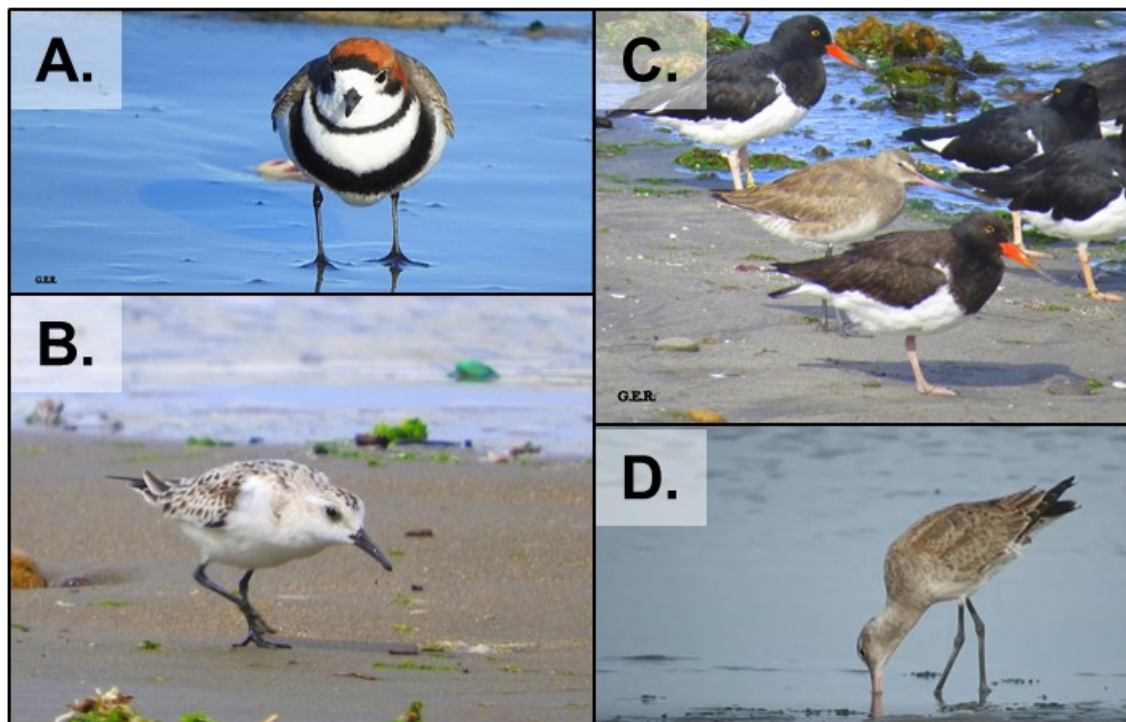


Figura 1.6 | Aves playeras migratorias buscando alimento en costas arenosas adyacentes a Comodoro Rivadavia (GSJ). **A.** Chorlito doble collar. **B.** Playerito blanco. **C.** Cuatro individuos de Ostrero austral y una Becasa de mar. **D.** Becasa de mar (*L. haemastica*).
Fotografías: Guillermo Rost.

La presión por depredación sobre *D. solenoides* ejercida por las aves es una fuente importante de mortalidad natural, pero no es la única. Se ha registrado depredación por parte de peces como el róbalo *Eleginops maclovinus* (Escofet, 1983; Gilardoni *et al.*, 2013), el pez gallo *Callorhynchus callorhynchus* (Svoboda, comunicación personal), y por los pejerreyes *Odontesthes smitti* y *Odontesthes nigricans* (Gilardoni *et al.*, 2013; Bagnato *et al.*, 2015). El consumo por parte de los pejerreyes ha sido establecido de forma indirecta en función de la carga parasitaria

presente en estas especies (Carballo, 2008), y por la observación directa de estos peces ramoneando los sifones de *D. solenoides* en costas del GSJo (Bala, comunicación personal en Oviedo 2007). Por otro lado, en el Golfo San Matías (GSM) es presa del caracol natívico *Notocochlis isabelleana*, el cual ha sido observado en actividad de búsqueda de *D. solenoides* en las planicies intermareales de Caleta de los Loros (Gordillo *et al.*, 2020). Estas almejas, presentaron perforaciones en sus valvas (Fig. 1.7), que le permitirían al natívico acceder a los tejidos blandos de las mismas (Gordillo *et al.*, 2020).



Figura 1.7 | Valvas de *Darina solenoides* perforadas por el natívico *Notocochlis isabelleana*.
Fotografía: Mariano Malvé.

Estudios realizados previamente han aportado información relevante sobre los largos predados de *D. solenoides* por aves playeras y caracoles. De este modo, se ha descrito que la depredación se ejerce sobre un amplio rango de largos. Los tamaños predados varían en función de la especie depredadora (Fig. 1.8) y de la estructura poblacional que presenta *D. solenoides* en cada sitio, entre otras causas posibles (Tabla 1.2). En el GSM, el natívico *N. isabelleana* selecciona presas de tamaños entre 10 y 35 mm de longitud (Gordillo *et al.*, 2020), aunque el rango de largos disponibles es mayor (observaciones personales).

Tabla 1.2 | Largos de *Darina solenoides* presentes en diferentes sitios y consumidas por aves playeras. P, promedio \pm desvío estándar en mm; R, rango en mm

Aves playeras	Sitio de estudio	Año de estudio	Largos predados	Largos disponibles	Cita
<i>Larus dominicanus</i>	Península Valdés (PV), Golfo San José (GSJo)	1996	P= 21,5 \pm 5,9 R= 8,6 – 38,5	P= 12,1 \pm 6,6 R= 1,9 – 30	Bertelloti <i>et al.</i> , 2003
	<i>Haematopus leucopodus</i>	Estuario de Río Gallegos	2010	P= 28,3 \pm 4,1 R= 20 – 42	R= 2 \pm 42
2003			P= 26,43 R= 16,65 \pm 40,3	P= 24,89 \pm 7,82 R= 9,86 – 37,21	Leiva y Ferrari, 2011
<i>Limosa haemastica</i>	Estuario de Río Gallegos	2007	P= 22,91 \pm 6,07 R= 13 – 37	P= 19,31 \pm 11,39 R= 1 – 45	Lizarralde <i>et al.</i> , 2010
		2007	P= 18,96 \pm 3,42 R= 14 – 29	P= 13,57 \pm 13,02 R= 1 – 41	
	Playa Fracasso, (PV-GSJo)	1995	P= 16,3 \pm 5,1 R= 9 – 22 y 33 – 34		Hernández <i>et al.</i> , 2008
<i>Calidris canutus rufa</i>	Playa Colombo, Península Valdés, Golfo Nuevo (PV-GN)	2002	R= 10-18	R= 4 – 36	Musmeci <i>et al.</i> , 2015
		2003	R= 8 – 22	R= 4 – 28	
		2006	R= 10 – 20	R= 6 – 28	
		2007	R= 18 – 26	R= 18 – 34	
	Bahía San Julián	2002	P= 12,8 \pm 4,9 R= 9,9 – 19,6		
	Playa Fracasso, (PV-GSJo)	2003	P= 13,2 R= 3 – 29		Hernández <i>et al.</i> , 2008
<i>Charadrius falklandicus</i>	Playa Fracasso (PV-GSJo)	2000	P= 2,1 \pm 0,9 R= 0 – 6	R= 0 – 21	D'Amico <i>et al.</i> , 2004
		2000	P= 2,11 \pm 0,9 R= 0 – 3	P= 9,9 \pm 4,6 R= 1 – 28	D'Amico y Bala, 2004
	Playa Colombo (PV-GN)	2003	R= 3,9 – 24,1	R= 2 – 32	Musmeci <i>et al.</i> , 2013
<i>Calidris fuscicollis</i>	Playa Fracasso (PV-GSJo)	2000	P= 4,5 \pm 2,3 R= 2 – 16	R= 0 – 21	D'Amico <i>et al.</i> , 2004
		2003	P= 8,5 \pm 3,1		Hernández <i>et al.</i> , 2008
	Playa Colombo (PV-GN)		R= 2 – 24	R= 2 – 32	Musmeci <i>et al.</i> , 2013

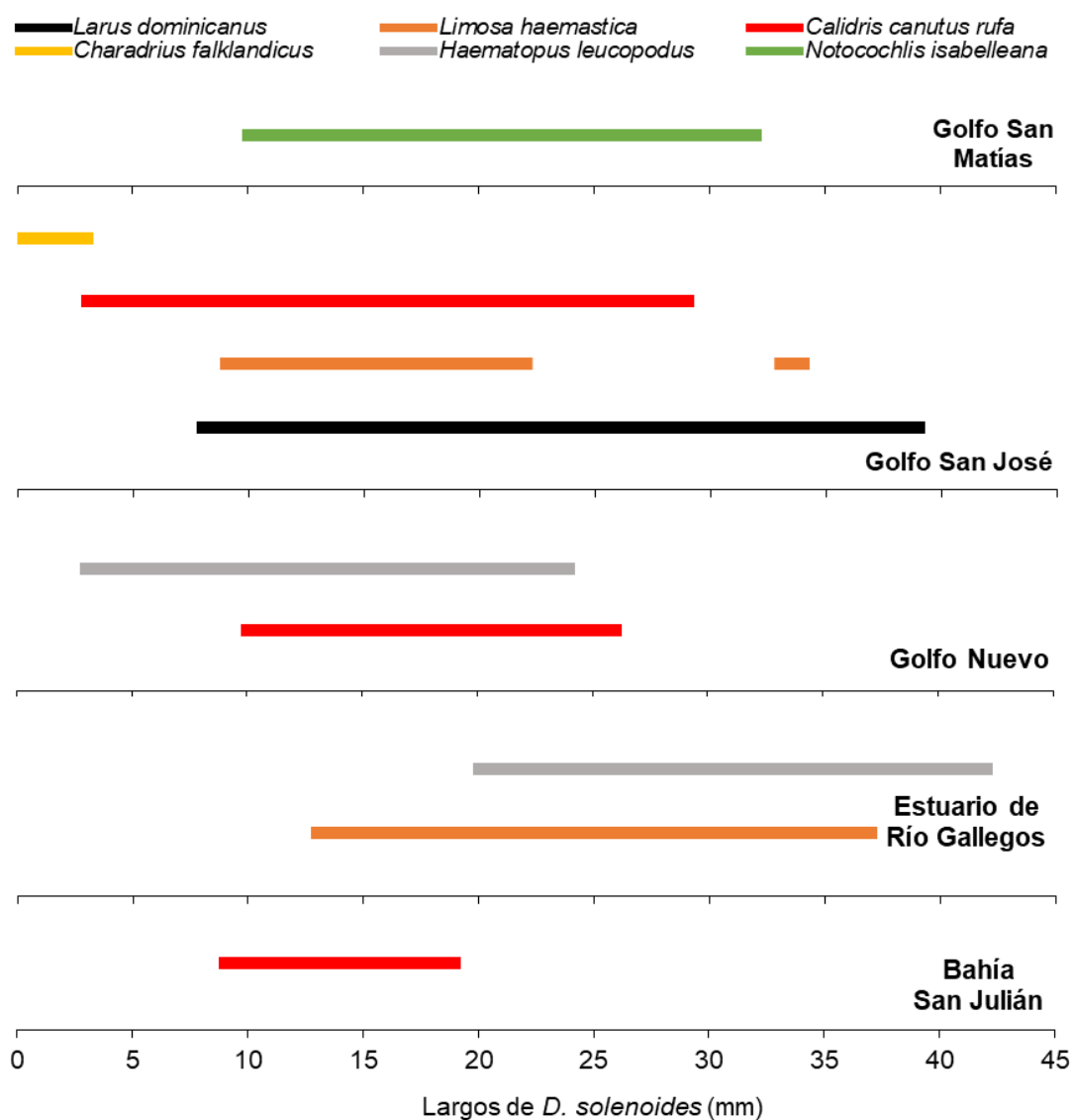


Figura 1.8 | Rangos de largos de individuos de *Darina solenoides* consumidos por especies de aves y gasterópodos en distintos sitios de su distribución. Fuentes: Bertelloti et al., 2003; D’Amico y Bala, 2004; D’Amico et al., 2004; Hernández et al., 2004, 2008; Lizarralde et al., 2010; Leiva y Ferrari, 2011; Musmeci et al., 2013; Ferrari et al., 2015; Musmeci et al., 2015.

Otra de las relaciones interespecíficas documentada en *D. solenoides*, es en el parasitismo, ya que participa de los ciclos de vida de al menos dos tremátodos digeneos. Las especies *Proctotrema bartolii* (Monorchiidae) y *Bartolius pierrei* (Gymnophallidae) utilizan la almeja como primer y segundo hospedador intermediario en las costas patagónicas argentinas (Cremonte, 2001, 2004; Cremonte y Ituarte, 2003, Carballo et al., 2011; Gilardoni et al., 2013; Bagnato et al., 2015). Los hospedadores

definitivos de estos parásitos son aves y peces que se alimentan de este molusco. En particular, *B. perrei* infecta la gónada, la glándula digestiva y el riñón de la almeja y al ser consumida por aves como *C.c. rufá* y *L. dominicanus* finaliza su ciclo de vida en estas aves (Cremonte 2004). La autora calculó la prevalencia de almejas parasitadas por *B. perrei* en varios sitios de la costa patagónica argentina y estableció que las poblaciones de *D. solenoides* de los golfos norpatagónicos presentan menor prevalencia (< 50 %) de este parásito, mientras que en playas del sur de la Patagonia (ej. Rada Tilly, Punta Medanosa y Punta Loyola) la prevalencia alcanza el 100%.

Por su parte, se ha documentado que, en dos playas de la provincia de Santa Cruz, la prevalencia de *P. bartolii* es mayor, alcanzando generalmente el 100% de individuos parasitados (Gilardoni *et al.*, 2013). A partir del análisis histológico de individuos de *D. solenoides* que habitan Playa Fracasso se registró la ocupación por parte de esporocistos de *P. bartolii* en los tejidos gonadales, glándulas digestivas y branquias. Estos tremátodos digeneos, tienen como hospedadores definitivos peces que consumen la almeja entera como el róbalo, *Eleginops maclovinus*, o aquellos que sólo ramonean sus sifones, como en el caso de los pejerreyes *O. smitti* y *O. nigricans* (Oviedo, 2007; Gilardoni *et al.*, 2013; Bagnato *et al.*, 2015).

2.b. Dinámica poblacional

El crecimiento individual de la especie fue estudiado en el GSJo (Pagnoni, 1997) y en el Estuario de Río Gallegos (RG) (Lizarralde *et al.*, 2018). En ambos casos, el estudio fue realizado aplicando la técnica de seguimiento modal. En coincidencia, ambas poblaciones se encontraban compuestas por cuatro cohortes, determinando un crecimiento rápido y una esperanza de vida menor a cinco años. A partir del seguimiento de las mismas se infirió el momento de reclutamiento, estimado en diciembre para el GSJo (Pagnoni, 1997) y abril para el estuario de RG (Lizarralde *et al.*, 2018). En cuanto a la reproducción, Salati (2015) estudió el ciclo reproductivo de

la almeja en la Playa Fracasso (GSJo) durante los años 1994-1995 empleando el análisis histológico de tejidos gonadales. La evacuación de las gametas fue documentada desde octubre hasta febrero y el comienzo de un nuevo ciclo se observó en abril al iniciar la gametogénesis (Salati, 2015). Por otro lado, Bala *et al.* (2003, 2008) al estudiar la misma población indicaron dos periodos de desove, al relacionar fluctuaciones de un índice de condición con las etapas del ciclo reproductivo. El primer y más importante episodio de evacuación de gametas se detectó en la primavera y el segundo, menos significativo, en invierno (Bala *et al.*, 2003, 2008).

3. Contexto ambiental de la zona de estudio: El Golfo San Jorge

El GSJ es la mayor cuenca semiabierto que exhibe la costa argentina y presenta una superficie aproximada de 39.340 km². Se encuentra delimitado al norte por el cabo Dos Bahías (44° 55' S, 65° 32' O) y al sur por el cabo Tres Puntas (47° 06' S 65° 52' O). El GSJ presenta una profundidad que oscila entre 73 y 101 m (Vinuesa 2012), aunque el 90% de su superficie supera los 80 m (Louge *et al.*, 2004), y alcanza los 100 m en el área central del golfo (Fernández *et al.*, 2005; Vinuesa, 2012).

La costa patagónica presenta, en general, un perfil accidentado donde se combinan las playas de sedimento consolidado y no consolidado: extensas planicies de arenas finas, costas con pendientes pronunciadas de canto rodado y plataformas de abrasión cubiertas enteramente de roca. El régimen de mareas aumenta de mesomareal (entre 2 y 4 m de amplitud) a macromareal (rango de amplitud > 4 m) desde la zona norte del golfo a la costa occidental y los efectos de esta variación en el rango de mareas condicionan la dinámica de las playas. En las costas de Comodoro Rivadavia y alrededores, las mareas son semidiurnas con rangos de amplitud medios de entre 6,10 m (sicigias) y 4,25 m (cuadraturas) (Servicio de Hidrografía Naval, Puerto de Comodoro Rivadavia).

Respecto al clima, la región del GSJ se halla dominada por fuertes vientos del oeste (Mazzonia y Vazquez, 2009) caracterizados por su persistencia e intensidad durante todo el año. Los valores medios anuales oscilan entre 15 y 22 km.h⁻¹ en el centro-oeste, y aumentan hacia el este. Presenta una temperatura media anual que oscila entre 11 y 13 °C, variando levemente con la latitud (Vinuesa, 2012). En general, es un ambiente semiárido ya que las precipitaciones no superan los 200 mm anuales, resultando levemente superiores cerca de la costa. Sin embargo, se han registrado de forma excepcional lluvias en marzo-abril de 2017, provocando una catástrofe socio-climática en la costa de Comodoro Rivadavia (Paredes y Ocampo, 2019).

El área de estudio contemplada para los análisis propuestos en la presente tesis abarca la costa central del GSJ, donde se encuentra un sistema de cinco playas arenosas de bolsillo (Isla *et al.*, 2002), ubicadas a ambos lados del límite interprovincial Chubut-Santa Cruz (Fig. 1.9). Estas playas reciben aportes de arena fina otorgándoles perfiles suaves con pendientes inferiores al 2% (Isla *et al.*, 2002). La franja costera se halla conformada por una sucesión de playas arenosas, alternadas con restingas y relacionadas con puntas prominentes que ingresan al mar. En particular, se eligieron dos playas ubicadas a ese sistema: Playa Belvedere y Playa Acina (Fig. 1.9).

Los sitios de estudio fueron seleccionados ya que se caracterizan por presentar menor impacto antrópico respecto al resto de las playas del sistema, y además de ser accesibles y contar con intermareales arenosos extensos, su orientación es diferente. Playa Belvedere (45° 57' 55" S; 67° 33' 58" O) tiene una orientación inclinada hacia el Noreste (Fig. 1.10) y limita al norte con Punta Marqués y al sur con otra punta menos pronunciada. Playa Acina (46° 03' 17" S; 67° 37' 27" O) presenta una orientación lineal norte-sur, una pendiente de 1,34 % (Isla *et al.*, 2002) y una extensión de 2 km de largo y 250-423 m de ancho (Marraco, 1997; Isla *et al.*, 2002). Limita en ambos extremos con restingas que se encuentran en la base de acantilados. En la zona central se observa un afloramiento rocoso, visible únicamente en bajamar, que divide

el intermareal en dos zonas bien definidas (Fig. 1.11). Isla *et al.* (2002) analizaron la costa y determinaron que es una playa disipativa compuesta en su mayoría de arenas finas.

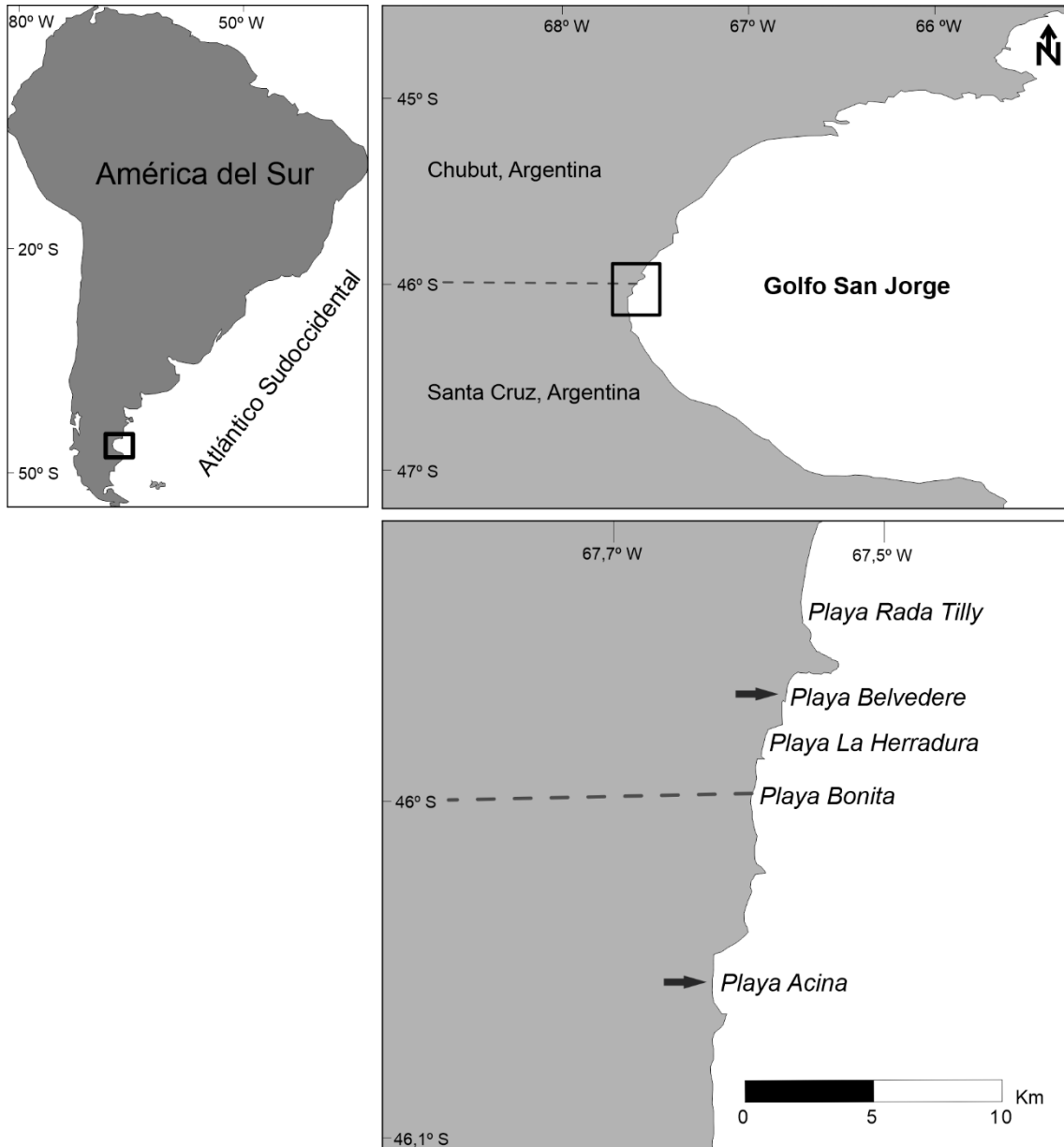


Figura 1.9 | Ubicación geográfica del sistema de cinco playas y los sitios de estudio (flechas).

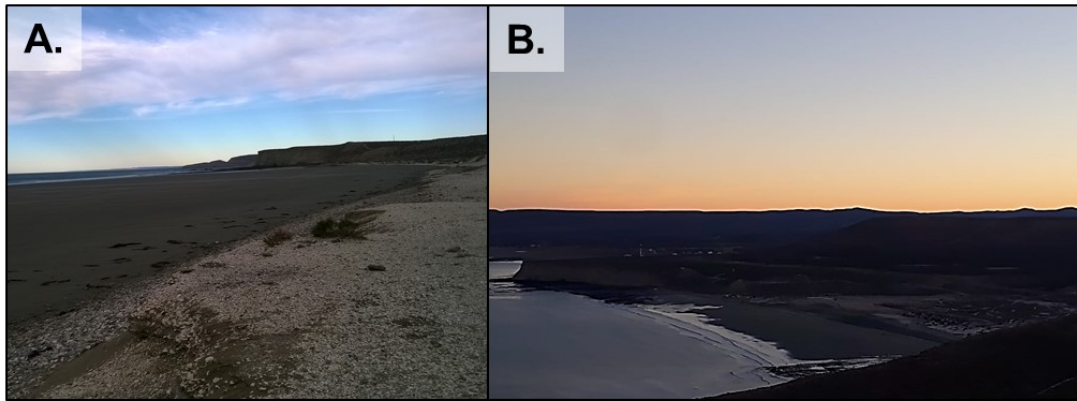


Figura 1.10 | Playa Belvedere. **A.** Región intermareal durante bajamar (vista hacia el sur). **B.** Vista desde Punta Marqués.



Figura 1.11 | Playa Acina. **A.** Región intermareal durante bajamar (vista hacia el norte). **B.** Afloramiento rocoso ubicado en el centro de la playa.

4. OBJETIVOS

El objetivo general de esta tesis es estudiar aspectos de la biología y ecología de la almeja *Darina solenoides* en playas del Golfo San Jorge, focalizando en la interacción de patrones y procesos de la dinámica poblacional que determinan su estructura poblacional y su renovación, como así también, los factores ambientales involucrados en la dinámica.

Objetivos específicos:

- Estudiar el ciclo reproductivo de *D. solenoides* en el Golfo San Jorge y analizar su relación con factores ambientales y/o biológicos que puedan afectar la reproducción.

- Realizar un análisis espacio-temporal del proceso de reclutamiento.
- Examinar la relación entre variables morfométricas de la especie, determinar la edad de los ejemplares, y modelar el crecimiento individual.
- Modelar la distribución espacial de la abundancia (densidad y biomasa), y de las variables abióticas que puedan ser condicionantes de la misma.
- Describir la estructura de tamaños y la segregación espacial de los componentes de la población (reclutas, juveniles y adultos).

A microscopic image of an ovary, stained with hematoxylin and eosin (H&E). The image shows numerous follicles at various stages of development, from primary follicles to antral follicles. The follicles are arranged in a roughly circular pattern, with the outer layer being the tunica albuginea. The internal structure shows the granulosa cell layer and the theca cell layer. The central part of the ovary contains the corpus luteum, which is a large, yellowish structure. The overall appearance is that of a healthy, active ovary.

CAPÍTULO II

Reproducción y reclutamiento

Capítulo II: Reproducción y reclutamiento

Introducción

La mayoría de los bivalvos marinos son iteróparos con sexos separados y fertilización externa (Dame, 2012), mientras que otros presentan estrategias reproductivas diferentes, incluyendo hermafroditismo, incubación de embriones o partenogénesis (Heller, 1993; Barber y Blake, 2006; Stoyanoff, 2018; Ituarte, 2009). Típicamente, los bivalvos exhiben un ciclo reproductivo anual, el cual incluye una secuencia de eventos que inicia con la activación gonadal, prosigue con los estadios de proliferación, madurez, evacuación de las gametas y un período de recuperación (Sastry, 1979; Calvo *et al.*, 1998; Costa González, 2012). La reproducción en bivalvos marinos estaría regulada por la interacción entre los factores exógenos y endógenos.

Algunas almejas extienden la evacuación de las gametas varios meses durante el año (Barón *et al.*, 2004; Van der Molen *et al.*, 2007; Herrmann *et al.*, 2009 b; Esqueda-González *et al.*, 2018), mientras que otras concentran el desove en un periodo acotado temporalmente (Laudien *et al.*, 2001; Lizarralde, 2001; Morsan y Kroeck, 2005; Castillo-Durán *et al.*, 2013). La temperatura, la salinidad, el fotoperíodo y la disponibilidad de alimento son algunos de los factores exógenos que podrían afectar la reproducción, la fertilización y el reclutamiento de especies costeras (Calvo *et al.*, 1998; Gosling, 2015). Sin embargo, factores endógenos como los ciclos neuroendócrinos y la genética de las especies modularían las respuestas a las variaciones naturales de factores ambientales como los mencionados.

Usualmente, las almejas de playas arenosas exhiben desarrollo indirecto, el cual incluye fecundación externa y tres estadios larvales (trocófora, veliger y pediveliger) antes del asentamiento y la metamorfosis. El transporte de las larvas, la tasa de desarrollo, el asentamiento y metamorfosis son procesos que se encuentran afectados

por factores ambientales, como la temperatura, el oleaje, los vientos y la salinidad (Olson y Olson, 1989; Schoeman y Richardson, 2002). La variación en la temperatura del agua de mar regula el ritmo del crecimiento larval y la metamorfosis, afectando en consecuencia, el asentamiento y reclutamiento posterior (Ropes, 1980; Gosling, 2015; Bantoto-Kinamot, 2016). En intermareales arenosos de regiones templadas, el asentamiento de bivalvos ocurre usualmente entre uno y tres meses después de la evacuación de las gametas (Cargnelli *et al.*, 1999; Herrmann *et al.*, 2009 a, b).

El ciclo reproductivo de las almejas pertenecientes a la familia Mactridae fue estudiado en todo el mundo (Yu *et al.*, 2011; Bantoto y Ilano, 2012; Aljadani, 2013; Berrú *et al.*, 2014; Nottingham y White, 2015; Bantoto-Kinamot, 2016; Drescher *et al.*, 2019). Particularmente, en América del Sur, se han examinado algunos ciclos reproductivos en representantes de esta familia al sur del Océano Pacífico (Chile y Perú) (Dormer Ampuero, 2005; Avellanal *et al.*, 2002; Berrú *et al.*, 2014). Por otro lado, no se han realizado estudios reproductivos en especies de mátridos de las costas del Atlántico sudoccidental. A pesar de esto, los mátridos son los bivalvos más comunes que habitan los intermareales de las costas sur de Sudamérica, donde forman extensos y, en ocasiones, densos bancos.

Comprender los aspectos sobre la reproducción y el reclutamiento de *Darina solenoides* provee información fundamental para entender las características relevantes de sus poblaciones, especialmente aquellas que están presentes en la zona costera central del GSJ. En este sitio habitan poblaciones asentadas en una serie de playas arenosas contiguas, las cuales podrían presentar un sistema de provisión/recepción de larvas típico de metapoblaciones.

Objetivos específicos:

- Caracterizar el ciclo reproductivo y el reclutamiento de *Darina solenoides* en las playas arenosas del Golfo San Jorge, analizando indicadores cualitativos y cuantitativos durante 24 meses.
- Evaluar la relación potencial de la temperatura y la productividad primaria con indicadores cuantitativos del ciclo gonadal.

Materiales y métodos

1. Muestras

Se recolectaron un total de 60 almejas con periodicidad mensual durante dos años (diciembre de 2015 - noviembre de 2017). Las mismas fueron extraídas del mesolitoral en dos sitios de estudio (30 ejemplares en cada uno): Playa Belvedere y Playa Acina. A fin de evitar sesgos temporales, se realizó la recolección de individuos en la misma franja de altura intermareal (aprox. 1,5 - 3 m, respecto al plano de reducción local). Se seleccionaron almejas de largos (longitud máxima antero-posterior) mayores a 24 mm para asegurarnos que estén reproductivamente activas, ya que 9 mm es el largo más bajo registrado al cual presentan células sexuales (Salati, 2015). Los ejemplares fueron retirados del sedimento e inmediatamente colocados en recipientes con agua de mar extraída del mismo sitio y trasladados al laboratorio.

El reclutamiento fue estudiado en Playa Belvedere entre diciembre de 2015 y mayo de 2018. Para ello, se recolectaron mensualmente tres muestras aleatorias de sedimento (50 x 35 x 15 cm - volumen 0,03 m³; ver Capítulo III) en la misma franja media, con el objeto de evaluar la presencia y abundancia de reclutas (< 5 mm de largo total) retenidos en un tamiz de un 1 mm de abertura de malla.

Además, se registró *in situ* la temperatura del sedimento (TS) (en el lugar donde se tomó la muestra) y la temperatura del agua de mar empleando un termómetro digital ($\pm 0,01$ °C). A los fines de estandarizar las mediciones, estas variables fueron

registradas en los momentos de marea baja, introduciendo el termómetro en el sedimento y en el mar.

2. Procesamiento de la muestra

Las almejas adultas fueron colocadas en acuarios con agua de mar, a temperatura controlada, similar a la registrada en el muestreo. Además, cada dos días se realizaron cambios de agua en los acuarios donde permanecieron las almejas durante una semana, para disminuir la cantidad de arena que retenían. Una vez purgadas, se registró el largo total de la valva (distancia máxima entre los bordes anterior y posterior de la valva) usando calibre digital (± 0.01 mm). La mitad de los individuos adultos ($n= 30$, 15 de cada playa) fueron utilizados para la estimación del índice de condición general y la otra mitad fue reservada para análisis histológicos.

Para la estimación del índice de condición general (IC), se separaron los tejidos blandos de la valva de cada almeja y se deshidrataron hasta peso constante en estufa durante 48 horas a 80 °C. Se registró el peso seco (± 0.0001 g) de los tejidos blandos (PS) y de la valva de cada individuo (PVS). El índice de condición es comúnmente utilizado (Okumus y Stirling, 1998; Mdalinea *et al.*, 2007; Gomez Robles, 2013) como estimador para interpretar la actividad reproductiva de organismos que presentan una gónada difusa entre sus tejidos (Urban 2000).

El índice de condición se calculó utilizando la siguiente ecuación:

$$IC = \frac{PS}{PVS} \quad (\text{Castillo-Durán } et al., 2013)$$

donde, PS es el peso seco de los tejidos blandos y PVS es el peso seco de la valva, ambos medidos en gramos. El IC fue estimado utilizando un rango acotado de largos totales (25-40 mm), a fin de reducir la influencia potencial del tamaño corporal sobre el índice (Grand y Tyler, 1983).

Los procedimientos histológicos, fueron realizados siguiendo la técnica que emplearon Zaidman *et al.* (2016), ya que se respetaron las concentraciones de las soluciones y los tiempos de tinción. Los tejidos blandos de cada individuo fueron fijados en solución Davindson durante 24 horas, y luego conservados en alcohol al 70%. El procesamiento histológico comenzó con la deshidratación de las muestras en una serie de alcoholes, para poder incluir el tejido en paraplast. Empleando los micrótomos, se realizaron cortes de 5-7 μm de espesor, que luego fueron adheridos a portaobjetos convencionales. Los cortes histológicos fueron teñidos con hematoxilina-eosina y montados con bálsamo de Canadá.

Cada preparado histológico fue examinado bajo microscopio utilizando diferentes aumentos, con el fin de identificar el sexo y el estadio gonadal de cada ejemplar. El desarrollo gonadal fue dividido en seis estadios discretos, basados en la frecuencia relativa y cantidad del tipo celular, tamaño y forma de los folículos y cantidad de tejido conectivo presente alrededor de los folículos (Giese y Pierse, 1979; Calvo *et al.*, 1998). El ciclo gametogénico se definió basado en la adaptación de las escalas de madurez utilizadas en otras almejas infaunales (Morsan y Kroeck, 2005; Herrmann *et al.*, 2009 a, b; Zaidman *et al.*, 2012).

Se estimó el porcentaje mensual de presencia de cada estadio gonadal para cada sexo, a través de la siguiente fórmula:

$$\% EG_i = \frac{\sum \text{almejas en } EG_i}{\text{total de almejas de ese mes}} \times 100$$

donde, EG es el estadio gonadal que se esté analizando.

Se midió el diámetro (d) de un mínimo de 105 ovocitos empleando entre 8 y 10 hembras por muestra, utilizando microscopio con aumento de 400x. Sólo se midieron aquellos ovocitos donde el nucleolo fue visible, asumiendo que el mismo se encuentra en el centro (Laruelle *et al.*, 1994). Los datos se organizaron en una distribución de frecuencia oocitaria (DFO) para ambos sitios de muestreo.

Otro indicador utilizado fue el promedio de ovocitos por campo, que se calculó basado en la observación de cuatro campos de al menos cinco hembras cada mes, elegidas al azar. El área oocitaria relativa (AOR) es el área de todos los ovocitos presentes en cualquier campo ocular, expresada en porcentaje de área de campo. Esta última, se estimó siguiendo a Morsan y Kroeck (2005): las clases de diámetro ovocitario (DO) de las correspondientes DFO fueron convertidas a área, asumiendo que las gametas femeninas son esféricas ($\text{área} = \pi(d/2)^2$) y luego, fueron multiplicados por sus respectivas frecuencias e integradas. El promedio de ovocitos por campo se multiplicó por el radio entre el AOR integrada y la frecuencia de ovocitos de cada DFO. El área resultante fue dividida por el área total del campo (0,15 mm²) y multiplicada por 100. El patrón de variación mensual del AOR refleja el ciclo reproductivo, dado que integra tanto el aumento de tamaño de los ovocitos de acuerdo con su distribución de frecuencias, como así también el número de ellos como consecuencia de la reproducción celular.

De cada muestra, los reclutas fueron separados del resto de conchillas y otros organismos. Luego fueron contados y se estimó la densidad en cada muestra. Por último, se estimó la densidad media por mes, promediando la densidad de las tres muestras mensuales.

Los datos de concentración de clorofila *a* (Clo-*a*) y la temperatura superficial del agua de mar (TSM) fueron extraídos del sistema de datos *online* “Giovanni”, desarrollada por NASA GES DISC (Acker y Leptoukh, 2007), utilizando el satélite “Modis-Aqua”. Como los sensores de TSM y Clo-*a* en aguas costeras pueden ser menos precisos que en mar abierto (Liu *et al.*, 2003), las estimaciones generadas con sensores remotos, sólo se emplearán para explorar tendencias temporales regionales.

3. Análisis de datos

La proporción de sexos de las almejas se calculó para cada playa y para el total de datos. Se determinó la desviación de la proporción esperada 1:1 empleando la prueba de bondad de ajuste “Chi-cuadrado” (χ^2).

Se aplicó un ANOVA de dos vías para evaluar el efecto del sitio y los meses (ambos efectos fijos) en el IC, seguido de una prueba de comparaciones múltiples “*pos-hoc*” de Tukey (Zar, 2010). Previamente, se analizó la normalidad y la homogeneidad de la varianza de los datos empleando las pruebas de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente. De forma complementaria, se realizó un análisis de correlación lineal de Pearson, para evaluar tendencias temporales similares en el IC entre sitios.

Se empleó el análisis de correlación cruzada para series de tiempo con análisis de corrimientos (*lags*), entre las variables cuantitativas del ciclo reproductivo/reclutamiento (IC, AOR, DOM, conteo de ovocitos por campo y densidad de reclutas) y variables ambientales (TSM y Clo-*a*). Del mismo modo, se procedió a realizar las mismas correlaciones cruzadas entre el IC y el AOR a fin de evaluar si el IC responde a cambios en la maduración gonadal. Todos los análisis fueron realizados con el programa “STATISTICA 8.0” y se consideró para ellos, un nivel de significancia de 0,05.

4. Castración

Como se hallaron almejas con signos de castración, se registró para cada sitio la cantidad de individuos que presentaban tejido gonadal parcial o totalmente infectado por tremátodos digeneos. Los ejemplares que presentaban parásitos en su tejido gonadal fueron omitidos de los análisis de proporción de sexos, porcentajes de estadios gonadales e indicadores cuantitativos de la reproducción.

Con el fin de conocer si la carga parasitaria gonadal fue diferente entre sitios y largos de *D. solenoides*, se comparó la prevalencia de individuos con esporocistos de

tremátodos digeneos en sus tejidos gonadales, entre los sitios estudiados y luego entre dos clases de tamaños (24-30 mm y ≥ 30 mm de largo total) para cada playa, utilizando la prueba de independencia de Chi-cuadrado (Zar, 2010).

Resultados

1. Proporción de sexos

Un total de 661 almejas (PB: n= 340; PA: n = 321) se diseccionaron y procesaron histológicamente, de las cuales 332 (50,2 %) fueron hembras (PB: n= 168; PA: n= 164) y 302 (45,7%) machos (PB: n= 164; PA: n= 138), y 27 (4,1%) resultaron indiferenciadas sexualmente (PB: n= 8; PA: n= 19). No se observaron individuos hermafroditas en este estudio. La proporción de sexos no se desvió significativamente de la esperada 1:1, en general, ni para cada playa ($\chi^2= 1,42$, $p > 0,05$). No se observaron diferencias significativas entre los largos de las almejas entre sexos (hembras: media= $32,1 \pm 3,2$ (DE) mm; machos: media= $31,8 \pm 3,2$ mm; $t = 1,02$, $p > 0,05$).

2. Índice de condición general

Se procesaron un total de 654 almejas (PB: n= 340, PA: n= 314). El IC alcanzó valores máximos durante el comienzo del verano (diciembre - enero), y posteriormente se observó un descenso pronunciado (prueba de Tukey, $p < 0,05$) indicando posibles eventos de evacuación de gametas entre enero y abril (Fig. 2.1). Los valores del IC se mantuvieron bajos durante todo el otoño e invierno (mayo - septiembre), y en primavera, comenzaron a aumentar nuevamente (octubre - noviembre).

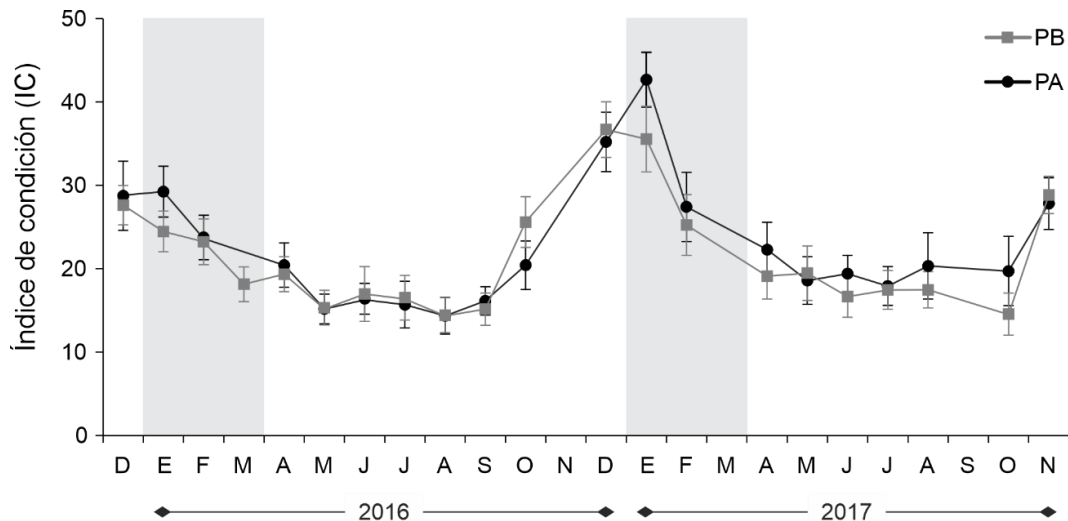


Figura 2.1 | Variación mensual del índice de condición (media \pm DE) de *Darina solenoides* en Playa Belvedere (PB) y Playa Acina (PA). Las barras grises muestran el período de disminución significativa del IC y presunta evacuación de gametas.

El patrón de variación mensual fue similar entre los dos años analizados y los sitios bajo estudio ($r = 0,92$ $p < 0,01$; Fig. 2.1). El análisis de la varianza indica, en líneas generales, una sincronía entre los patrones mensuales detectados para ambas playas. No obstante, se identificaron algunas variaciones menores entre sitios en el verano (PA $>$ PB), lo cual se reflejó en un efecto significativo de la interacción (sitio \times mes; $F_{19, 557} = 6,74$ $p < 0,001$).

3. Descripción de la gametogénesis

A fin de comprender el ciclo gametogénico, se discretizó el proceso en seis estadios tanto para machos como para hembras (Tabla 2.1).

El análisis de los preparados histológicos reveló un desarrollo gonadal estacional para la población de *D. solenoides* del GSJ. Como el desarrollo gametogénico fue altamente sincrónico entre sitios, se describe un ciclo general para cada sexo (Fig. 2.14). El patrón estacional de los estadios gonadales fue similar entre machos y hembras, no obstante, presentaron algunas variaciones temporales menores entre sexos y años estudiados.

En el GSJ, *D. solenoides* presentó un periodo de proliferación extenso durante el año (~7 meses), extendiéndose desde mayo hasta noviembre en hembras, y desde junio a diciembre en macho; con un máximo registrado entre agosto y octubre para los dos sexos (machos: 90%; hembras 71%; Fig. 2.14). Aunque algunas diferencias interanuales fueron detectadas, el estadio de crecimiento y maduración sucede principalmente desde octubre hasta febrero en ambos sexos, con un pico en diciembre, tanto de 2015 como de 2016 (Fig. 2.14).

Los individuos maduros fueron hallados en el verano: en enero y febrero de 2016 (~32%) y entre diciembre de 2016 y marzo de 2017 (~34%). La maduración total de las gónadas ocurre simultáneamente con el estadio de la evacuación parcial. El periodo de evacuación se dio principalmente desde enero hasta marzo y fue evidenciado por la alta proporción de individuos en estadio de evacuación parcial (~43%) y la primera aparición de ejemplares en estadio de evacuación total (Fig. 2.2).

Finalmente, el estadio de recuperación y reabsorción se extendió durante varios meses (5 a 7) en ambos sexos. Para machos, el estadio se extiende desde abril hasta octubre en 2016 y de abril a julio en 2017; mientras que, en las hembras, se presenta de marzo a septiembre en 2016 y desde abril hasta octubre en 2017. Los estadios de recuperación y proliferación presentaron gran variabilidad entre los individuos.

Tabla 2.1 | Descripción general de los estadios gonadales y particularidades para cada sexo de *Darina solenoides*. Estadio: **0**, Recuperación y reabsorción; **I**, proliferación; **II**, crecimiento y maduración; **III**, maduración total; **IV**, evacuación parcial y **V**, evacuación total. Tomado y modificado de Morsan y Kroeck, 2005; Herrmann *et al.*, 2009 a, b; Zaidman *et al.*, 2012

	Descripción general	Particularidades para cada sexo
Estadio 0:	La gónada presenta folículos reducidos en tamaño y una gran cantidad de tejido conectivo interfolicular. Los folículos gonadales exhiben una pared intensamente teñida (basófila) y contienen gametas residuales y células fagocíticas en su interior. Los sexos son difíciles de discriminar, excepto en los casos en que aún poseen gametas residuales en proceso de reabsorción (Fig. 2.2; Fig. 2.8).	
Estadio I:	Se observa una gran cantidad de células sexuales femeninas y masculinas. Los folículos incrementan en número y tamaño. Las células auxiliares acompañan el proceso de proliferación de ovogonias.	<p>♀ Los folículos contienen numerosas ovogonias y en algunos casos, ovocitos primarios basófilos (Fig. 2.3).</p> <p>♂ Los folículos se observan ordenados, por la presencia de columnas espermáticas formadas por dos estratos bien diferenciados de espermatogonias en la base (íntimamente relacionadas a la pared folicular) y espermatozoides concentrados en la capa siguiente cercana al lumen del folículo (Fig. 2.9).</p>
Estadio II:	Se incrementa el tamaño de los folículos y su pared se tiñe fuertemente con la eosina. El tejido conectivo interfolicular es escaso. Las gametas se encuentran en varios estados de desarrollo.	<p>♀ Presencia de ovocitos basófilos, y ovocitos pedunculados acidófilos relacionados íntimamente a la pared folicular basófila (Fig. 2.4).</p> <p>♂ Espermatogonias, espermatozoides, espermátidas, y espermatozoides se muestran bien definidos en tres estratos confiriéndole el orden característico de los folículos masculinos. Los espermatozoides y las espermátidas son las células germinales dominantes en este estadio. Se observan columnas espermáticas con espermatozoides con sus flagelos acidófilos orientados hacia el lumen del folículo (Fig. 2.10).</p>
Estadio III:	Los folículos están repletos de gametas maduras. El tejido conectivo interfolicular es escaso o está ausente.	<p>♀ Los ovocitos maduros adoptan una forma poligonal por encontrarse agrupados en los folículos. En algunos folículos se observa la presencia de gametas en distintos grados de maduración (Fig. 2.5).</p> <p>♂ El folículo presenta mayor proporción de espermatozoides. Las cabezas de los espermatozoides se encuentran densamente empaquetadas y los flagelos se orientan hacia el lumen (Fig. 2.11).</p>
Estadio IV:	Los folículos contienen gametas maduras y espacios vacíos entre ellas. En algunos folículos se observa la coexistencia de células sexuales en diferentes fases de maduración.	<p>♀ Los ovocitos adoptan forma redondeada (Fig. 2.6).</p> <p>♂ La serie espermática se desarregla progresivamente y los folículos pierden el aspecto radial característico. Las espermátidas pueden estar presentes y cercanas a la pared de los folículos (Fig. 2.12).</p>
Estadio V:	Folículos grandes y prácticamente vacíos. En su interior se pueden vislumbrar algunas gametas maduras residuales. Alrededor de los folículos reaparece el tejido conectivo (Fig. 2.7) (Fig. 2.13).	

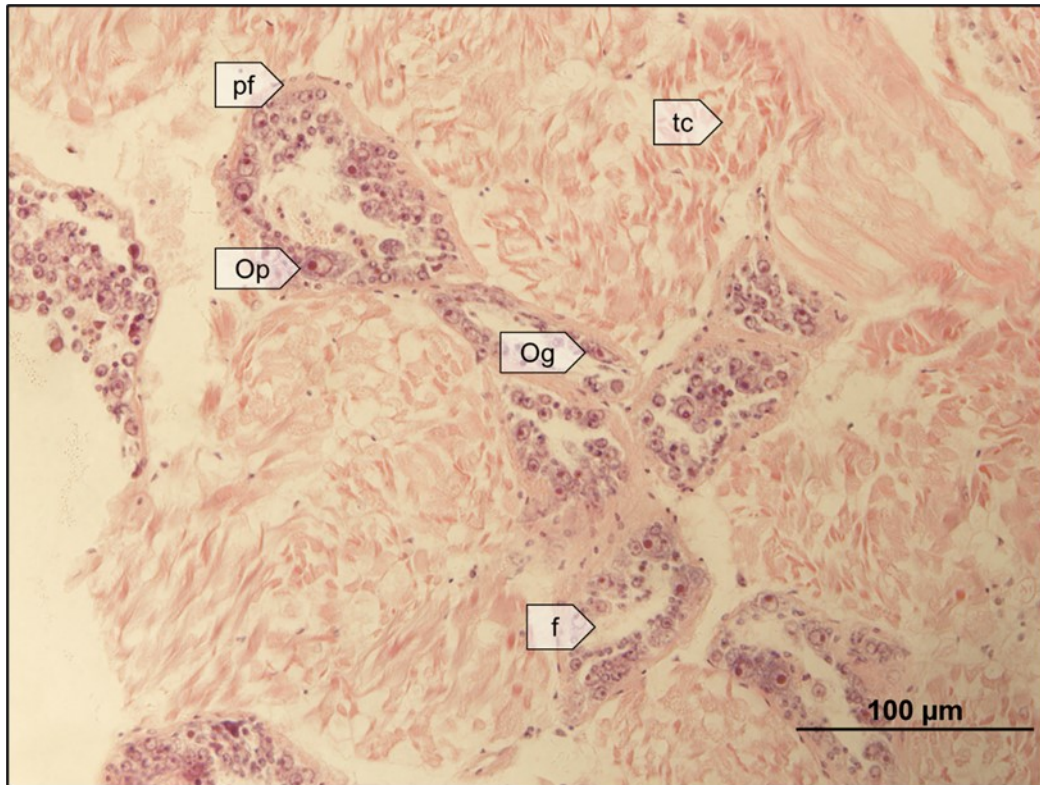


Figura 2.2 | Estadio 0 de recuperación y reabsorción de hembras. Aumento: 400X. Og, oogonia; Op, oocito previtelogénico; f, folículo; pf, pared folicular; tc, tejido conectivo.

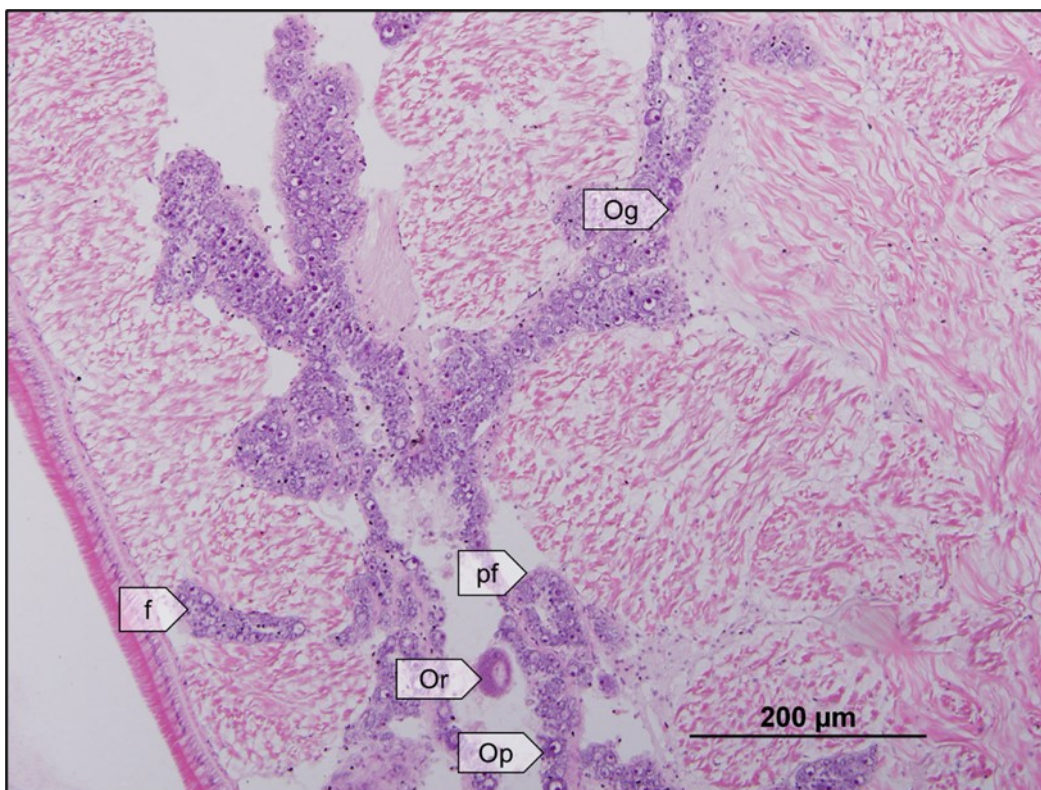


Figura 2.3 | Estadio I de proliferación de hembras. Aumento: 200X. Og, ovogonia; Op, ovocito previtelogénico; Or, ovocito residual; f, folículo; pf, pared folicular; tc, tejido conectivo.

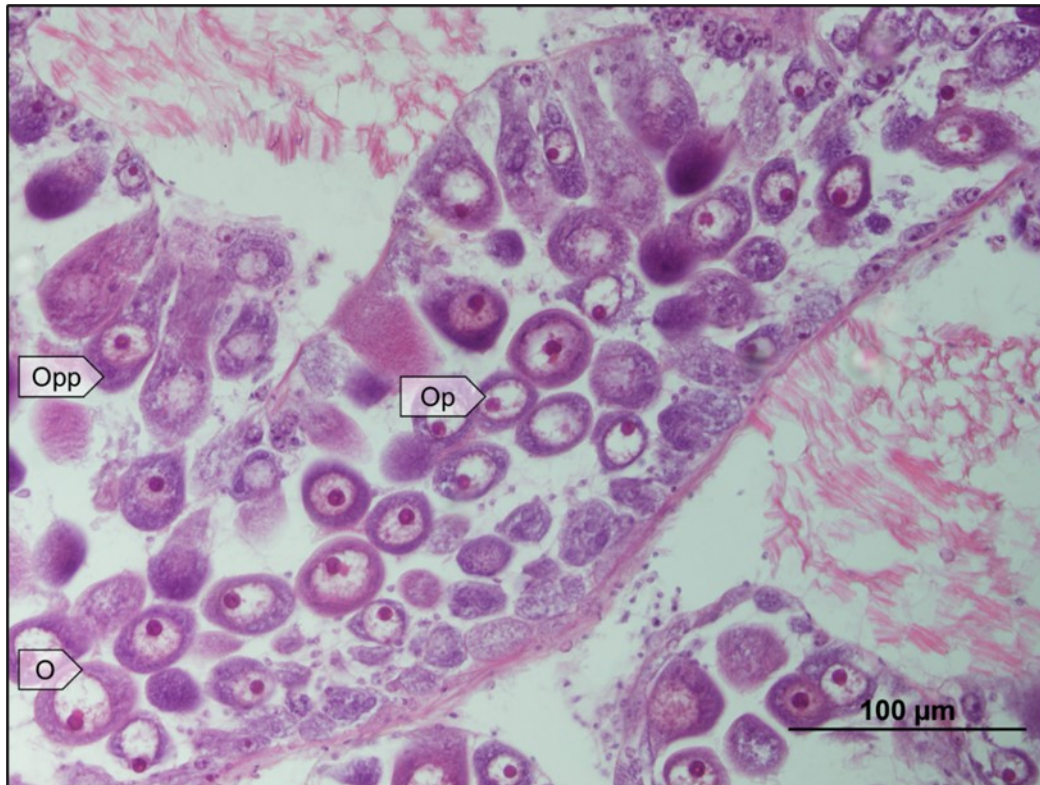


Figura 2.4 | Estadio II de crecimiento y maduración de hembras. Aumento: 400X. Op, ovocito previtelogénico; Opp, ovocito previtelogénico pedunculado; O, ovocito.

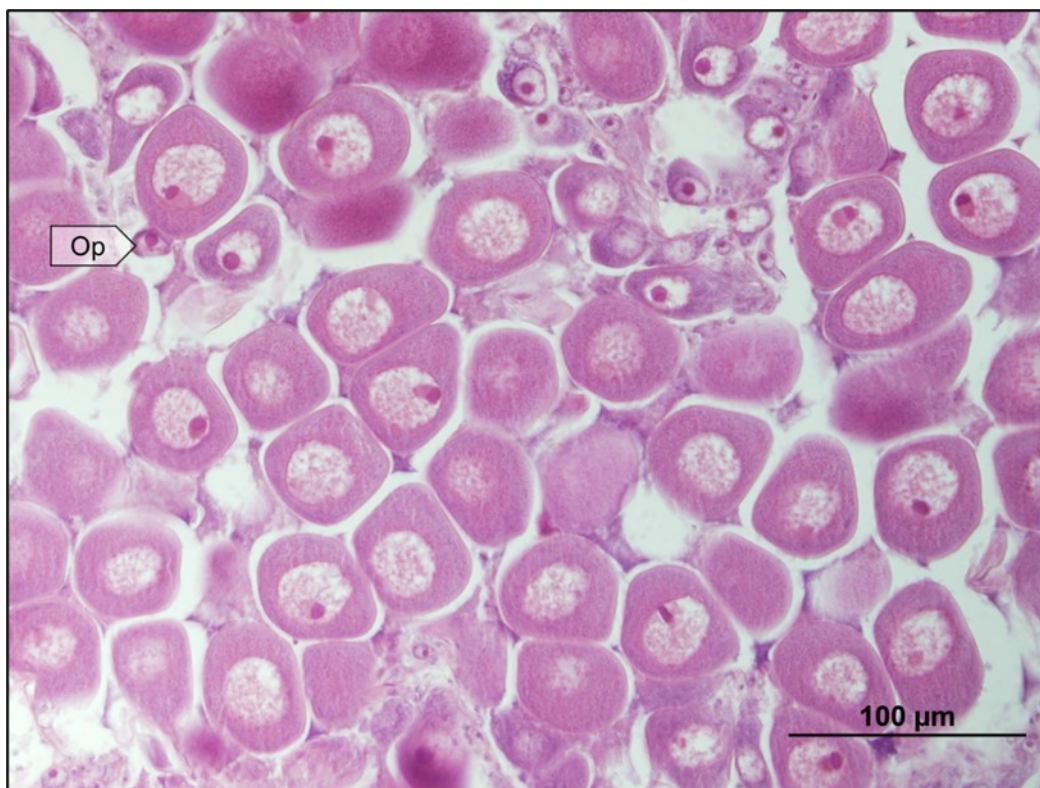


Figura 2.5 | Estadio III de maduración total de hembras. Aumento: 400X. Op, ovocito previtelogénico.

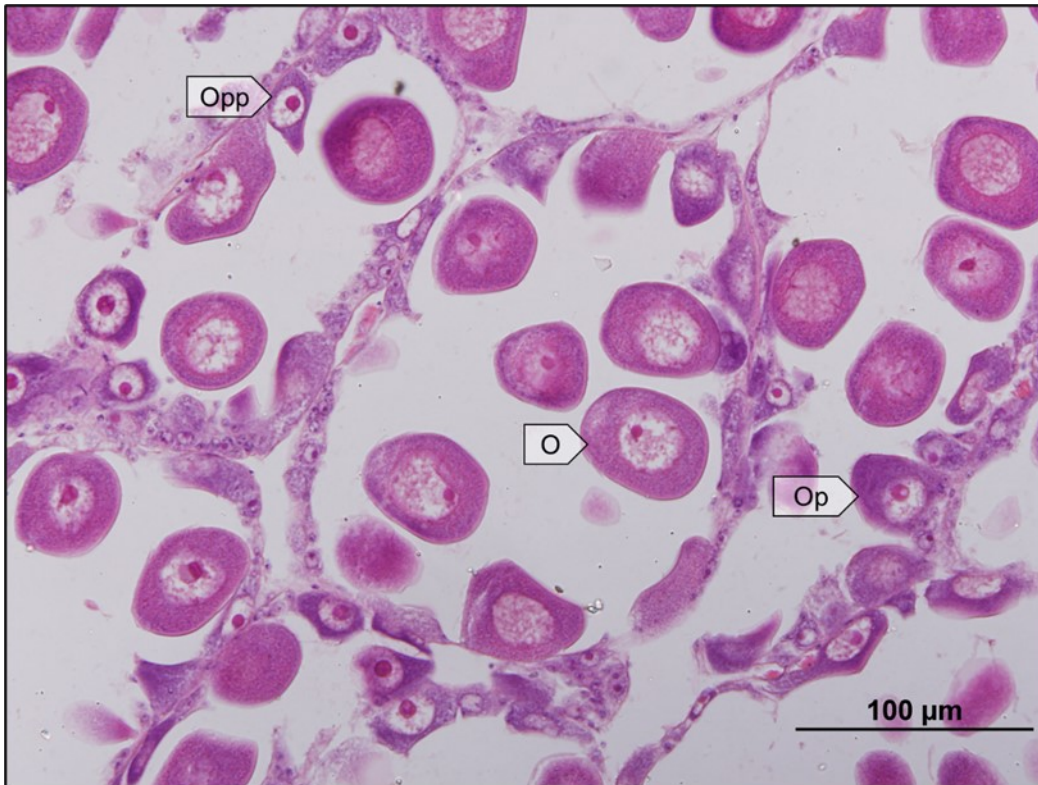


Figura 2.6 | Estadio IV de evacuación parcial de hembras. Aumento: 400x. Op, ovocito previtelogénico; Opp, ovocito previtelogénico pedunculado; O, ovocito; f, folículo; tc, tejido conectivo.



Figura 2.7 | Estadio V de evacuación total de hembras. Aumento: 200x. Or, ovocito residual; f, folículo; tc, tejido conectivo.

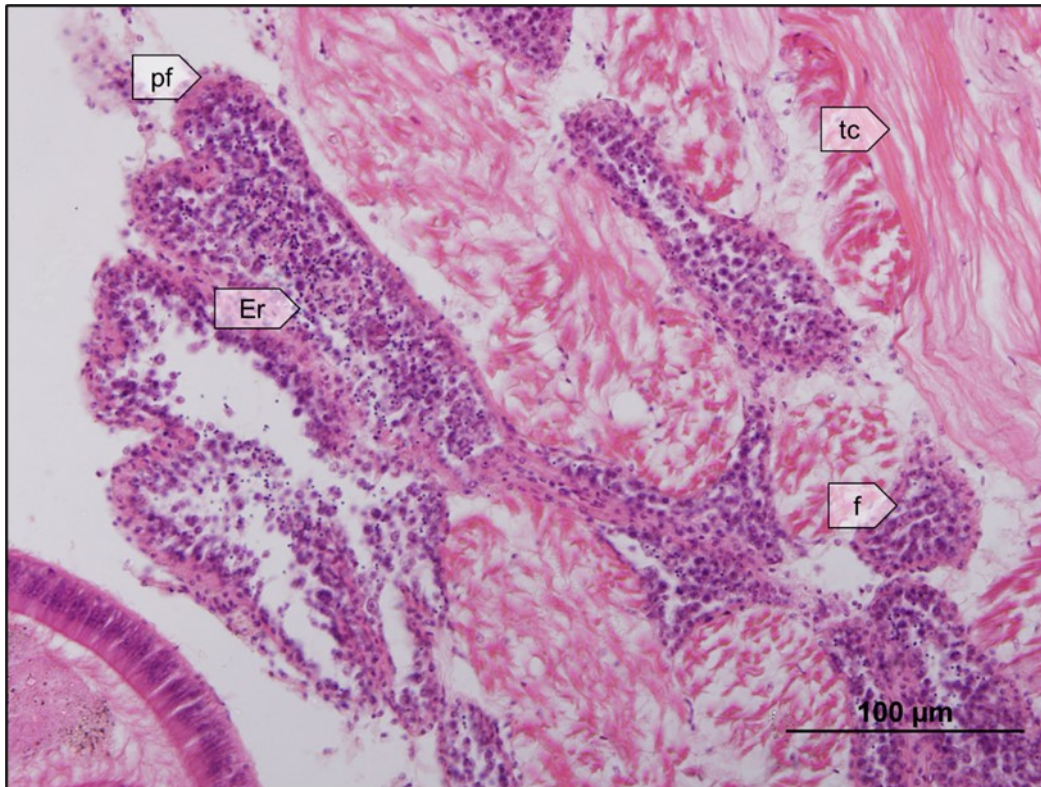


Figura 2.8 | Estadio 0 de recuperación y reabsorción de machos. Aumento: 400X. Er, espermatozoides residuales; f, folículo; pf, pared folicular; tc, tejido conectivo.

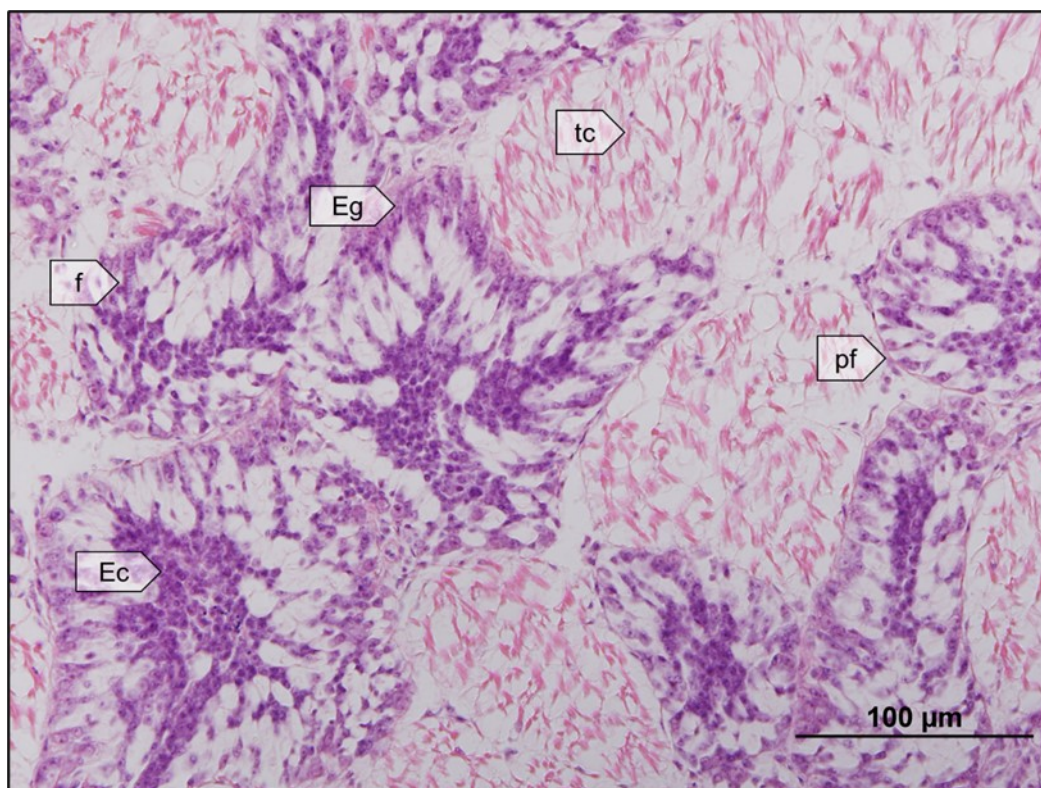


Figura 2.9 | Estadio I de proliferación de machos. Aumento: 400X. Eg, espermatozonias; Ec, espermatozonios; f, folículo; pf, pared folicular; tc, tejido conectivo.



Figura 2.10 | Estadio II de crecimiento y maduración de machos. Aumento: 400X. Eg, Espermatogonia; Ec, espermatocitos; Et, espermátidas; Ez, espermatozoides; fl, flagelos de los espermatozoides; pf, pared folicular.

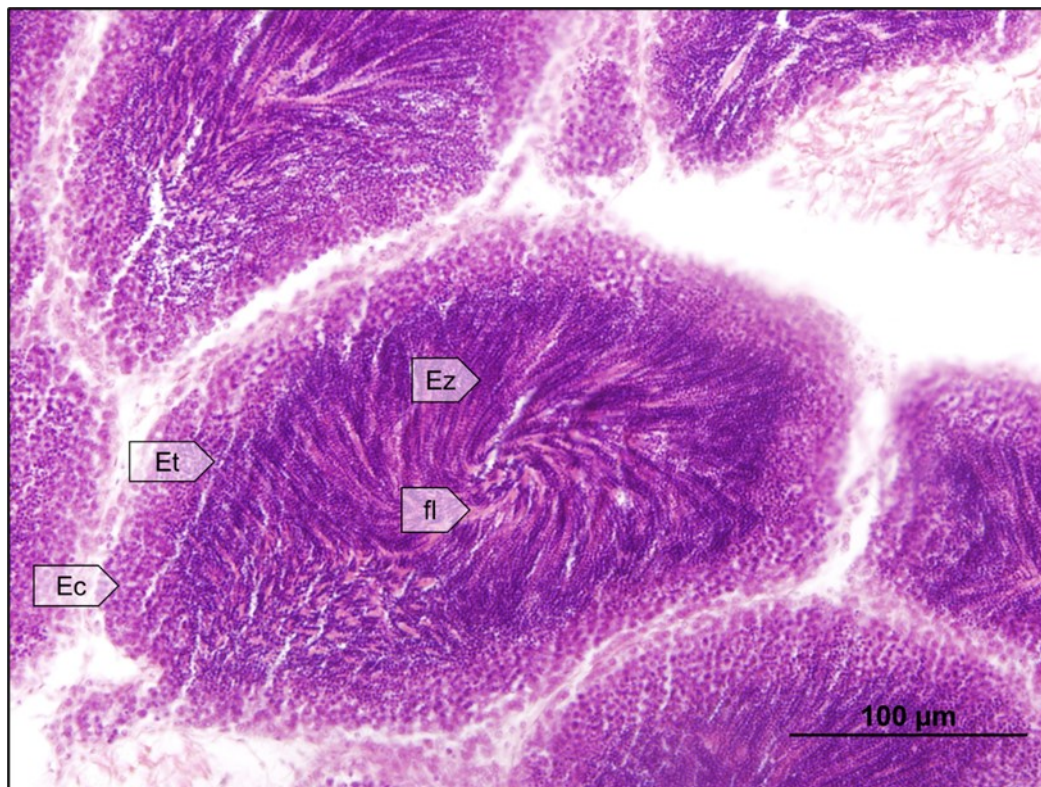


Figura 2.11 | Estadio III de maduración total de machos. Aumento: 400X. Ec, espermatocitos; Et, espermátidas; Ez, espermatozoides; fl, flagelos de los espermatozoides.

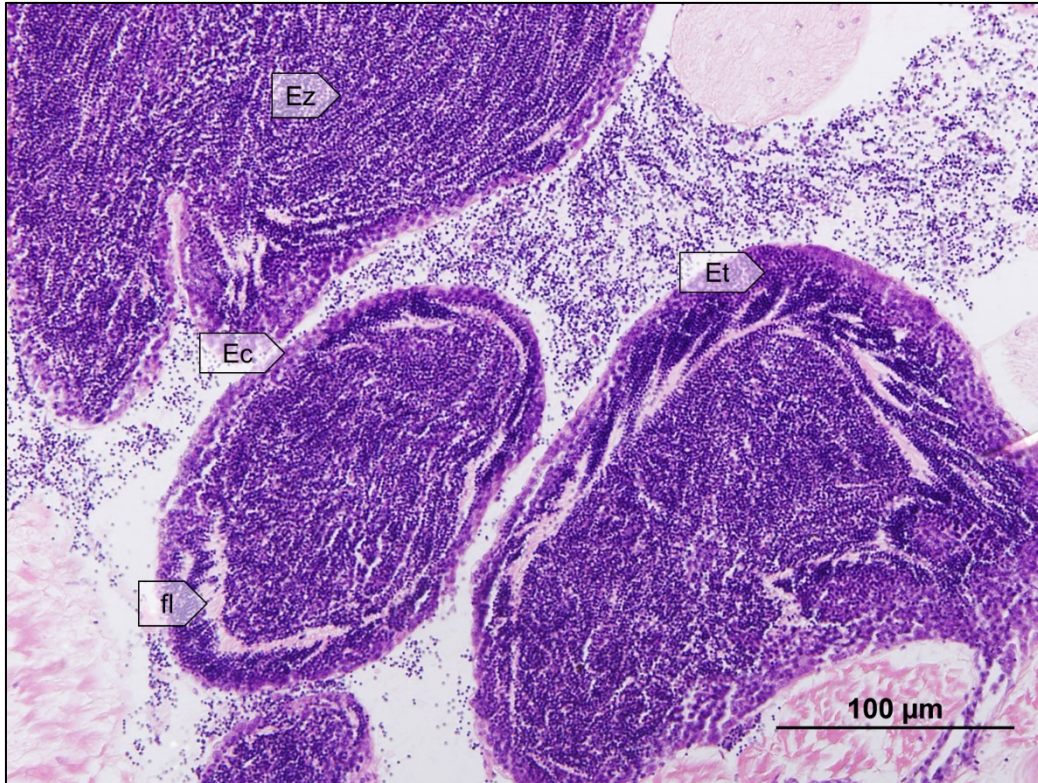


Figura 2.12 | Estadio IV de evacuación parcial de machos. Aumento: 400X. Ec, espermatocitos; Et, espermátidas; Ez, espermatozoides; fl, flagelos de los espermatozoides.



Figura 2.13 | Estadio V de evacuación total de machos. Aumento: 400X. Eg, espermatogonias; Er, espermatozoides residuales; pf, pared folicular; tc, tejido conectivo.

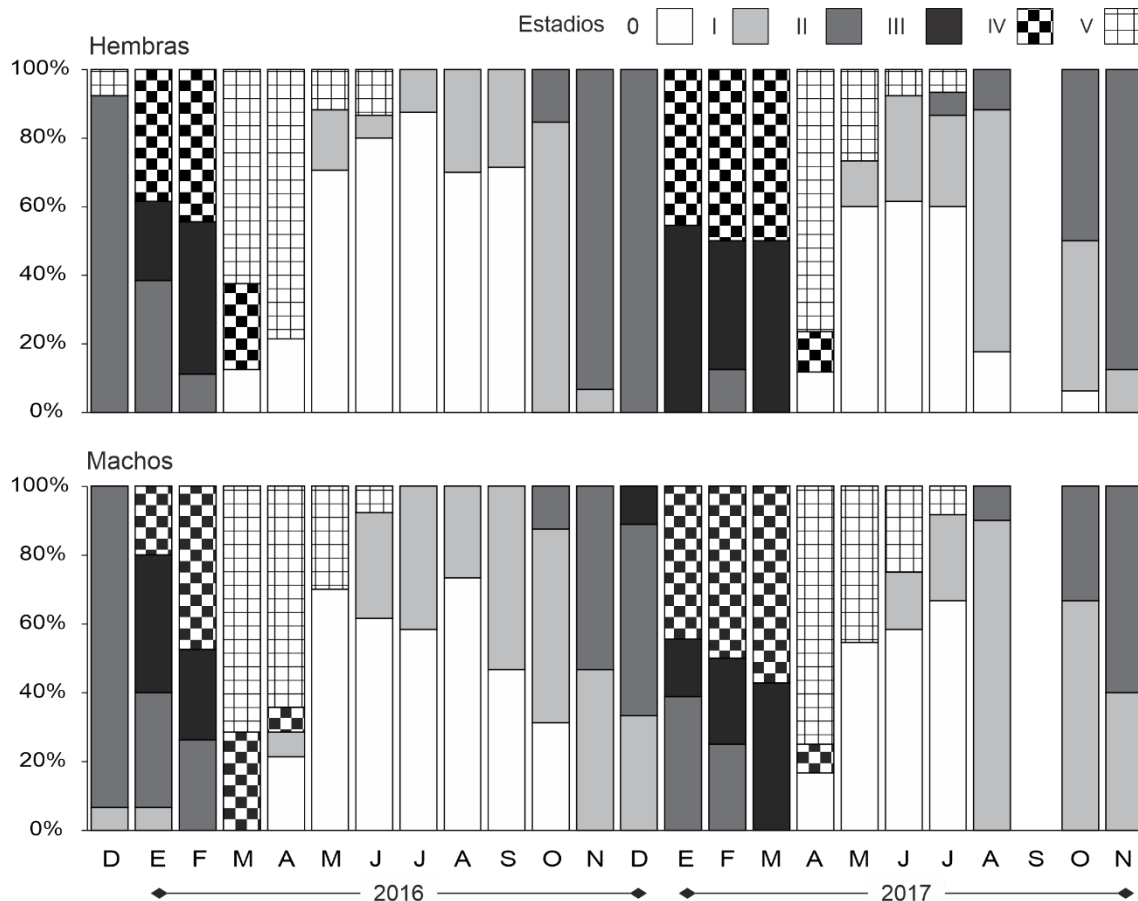


Figura 2.14 | Patrón reproductivo de hembras y machos de *Darina solenoides* en el GSJ. Estadios: 0, recuperación y reabsorción; I, proliferación; II, crecimiento y maduración; III, maduración total; IV, evacuación parcial y V, evacuación total.

4. Indicadores cuantitativos

La variación temporal de los indicadores cuantitativos del desarrollo de los ovocitos medidos, diámetro ovocitario medio (DMO), distribución de frecuencias oocitarias (DFO), densidad de ovocitos y área oocitaria relativa (AOR), respaldaron la existencia de un ciclo reproductivo que se repite anualmente. El diámetro medio de los ovocitos osciló entre 2,43 – 82,62 μm , con variaciones que dependen del estadio gonadal de la hembra. Durante el crecimiento y maduración gonadal (verano), la DFO exhibió una tendencia bimodal, causada por la presencia de ovocitos en diferentes grados de maduración (Fig. 2.15). Entre febrero y abril se observó un descenso del AOR, coincidiendo con los eventos de evacuación de gametas.

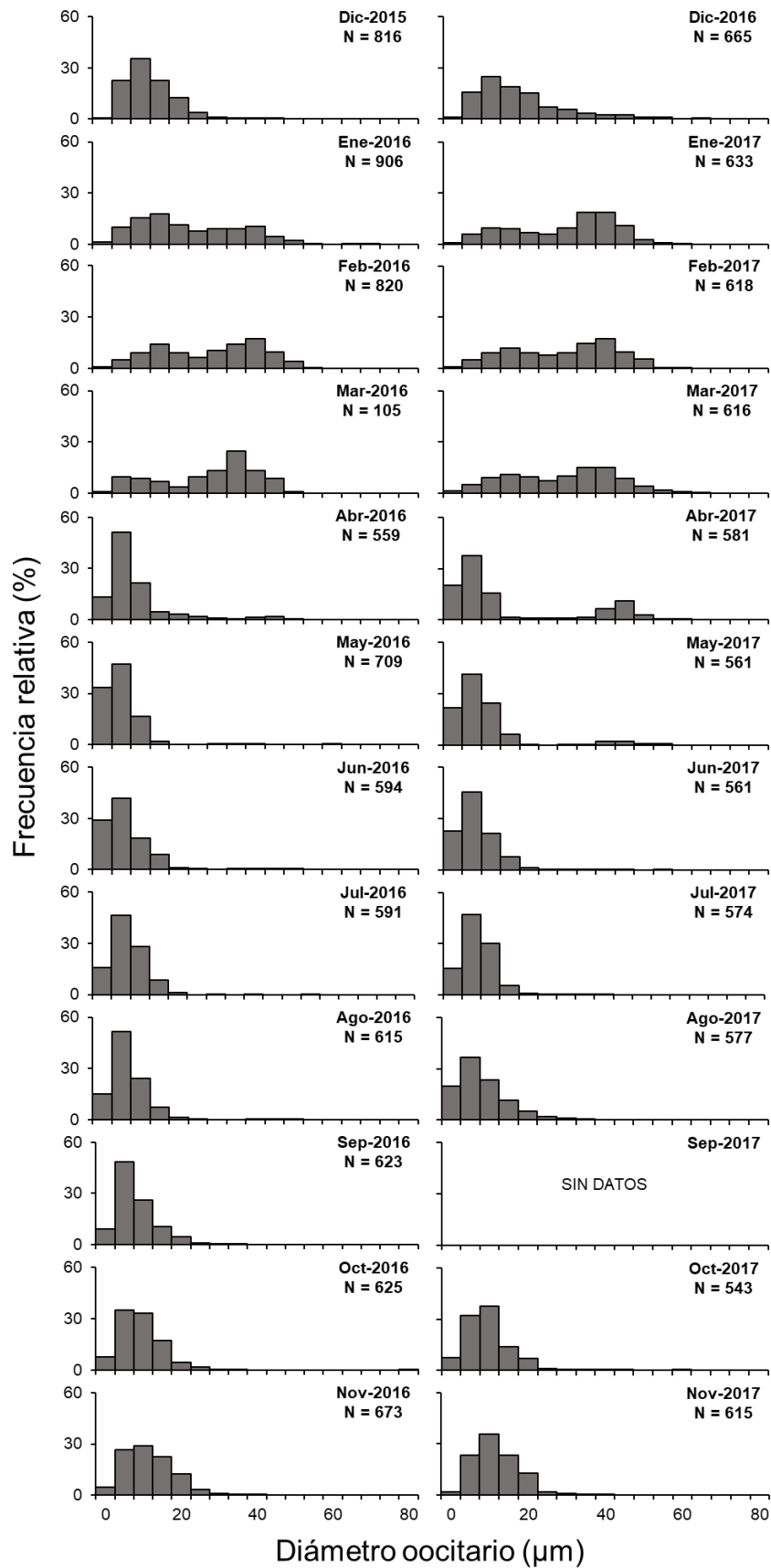


Figura 2.15 | Histogramas de distribución de frecuencias de diámetros ovocitarios de *Darina solenoides* en Playa Belvedere y Playa Acina, Golfo San Jorge.

Después de eso, se observa un descenso en el AOR (de febrero a abril, Fig. 2.16 A) coincidente con eventos de evacuación de gametas. Luego del desove y la evacuación, la DFO muestra una moda alrededor de los 5 μm (Fig. 2.15) indicando que la evacuación de las gametas estaría completa. Desde el otoño (abril) hasta finales de primavera (diciembre) la DFO fue unimodal (Fig. 2.15). Pequeños ovocitos previtelogénicos ($< 15 \mu\text{m}$) fueron dominantes durante todo el otoño e invierno, coincidiendo con bajos valores de AOR y diámetro ovocitario medio (Figs. 2.16 b, c). Un incremento en la densidad de ovocitos también fue detectado en el mismo periodo (Fig. 2.16 b) como una consecuencia del proceso de proliferación en la pared celular. Finalmente, en la primavera, se detectó un incremento en el tamaño de los ovocitos (Fig. 2.16 a), y los ovocitos vitelogénicos se convirtieron en el estadio dominante hacia el final de la primavera (diciembre).

La variación temporal de los valores de AOR resultó similar al patrón expuesto por el índice de condición ($lag = -1$, $r = 0,76 \pm 0,21$ (\pm Error Estándar); $p < 0,05$; $lag = 0$, $r = 0,75 \pm 0,20$; $p < 0,05$) (Fig. 2.1).

5. Relación con parámetros ambientales

La temperatura de sedimento (TS) registrada *in situ* y la temperatura superficial del agua de mar (TSM) estimada mediante imágenes satelitales mostraron una tendencia similar (Fig. 2.17). Por esta razón, sólo la TSM y la Clo-*a* fueron utilizados para relacionar el ciclo gonadal observado de *D. solenoides* en el GSJ.

En los dos años analizados, tanto la TS como la Clo-*a* variaron estacionalmente. La temperatura superficial del agua de mar descendió de febrero a agosto (valor mínimo= 8,5 °C en agosto de 2017), y aumentó gradualmente de septiembre a enero (valor máximo= 16,4 °C en enero de 2016, Fig. 2.17).

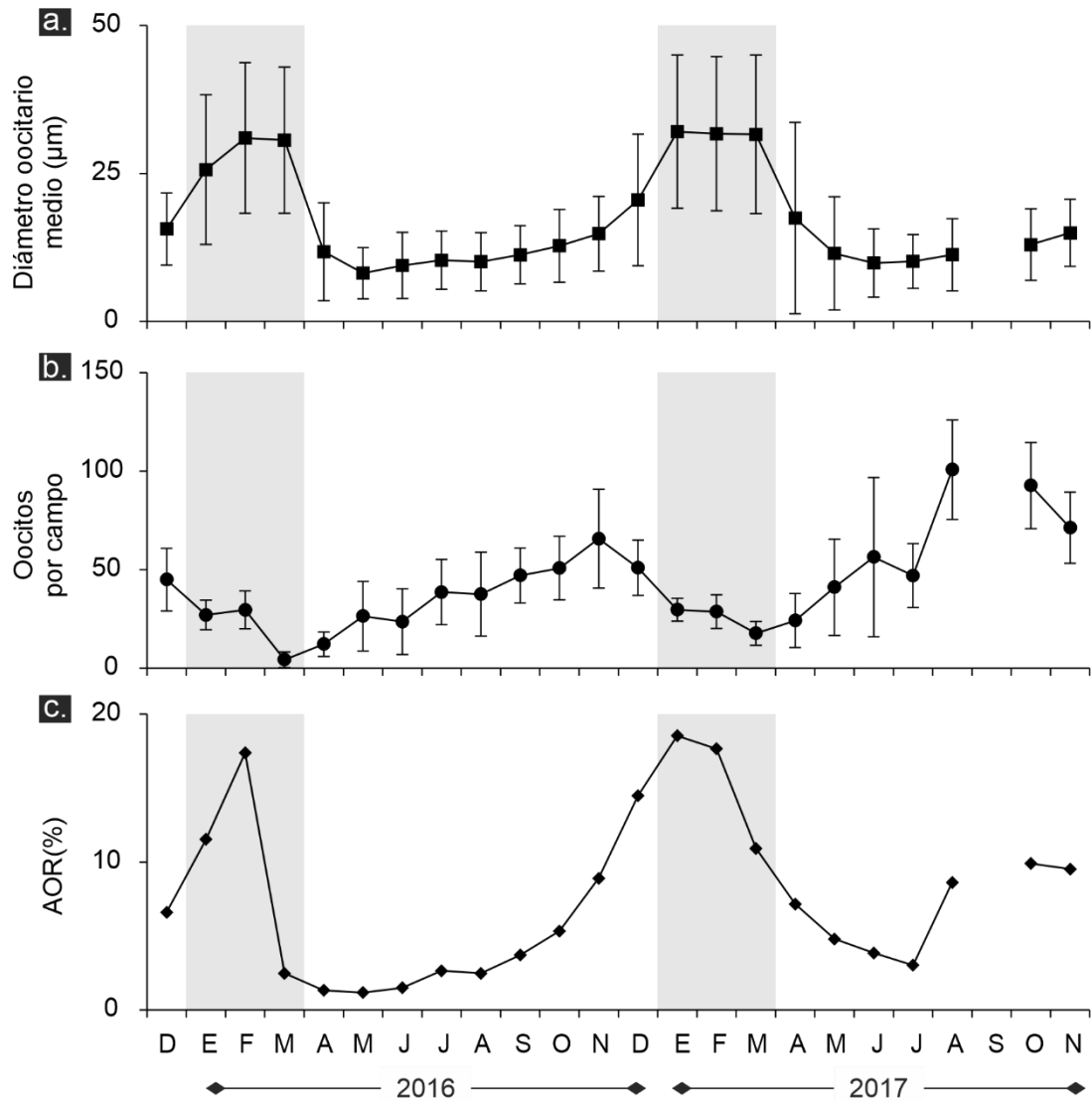


Figura 2.16 | Variación mensual de los indicadores cuantitativos del ciclo gonadal de *Darina solenoides* en el Golfo San Jorge. **A.** Diámetro ovocitario medio (\pm DE); **B.** Número de ovocitos por campo (media \pm desvío estándar) y **C.** Área oocitaria relativa (AOR). Las barras grises muestran el período de evacuación de gametas.

La correlación cruzada con análisis de desfase temporal (*lag*) entre IC y TSM indicó que el valor máximo de la condición general de las almejas ocurre un mes después del pico de temperatura (1 mes *lag*, $r = 0,77 \pm 0,20$; $p < 0,05$). Un patrón similar fue observado cuando se analizó la correlación cruzada entre AOR y TSM, que evidencia que los valores máximos de AOR suceden después de los meses más cálidos

(1 mes *lag*, $r = 0,71 \pm 0,20$; $p < 0,05$). Asimismo, resultó positiva la correlación sin desfase temporal entre el DOM y la TSM ($r = 0,85 \pm 0,2$; $p < 0,05$).

La concentración de Clo-*a* exhibió un patrón estacional irregular, con máximos en primavera y entre el verano y comienzos del otoño (Fig. 2.17). Ninguno de los indicadores cuantitativos del ciclo reproductivo de la almeja mostró una correlación lineal con esta variable ($p > 0,1$). No obstante, el análisis de correlación cruzada determinó que los valores máximos de IC y AOR ocurren, uno (*lag* = 1, $r = 0,55 \pm 0,20$; $p < 0,05$) y dos (*lag* = 2, $r = 0,42 \pm 0,21$; $p < 0,05$) meses después del máximo de Clo-*a*, respectivamente.

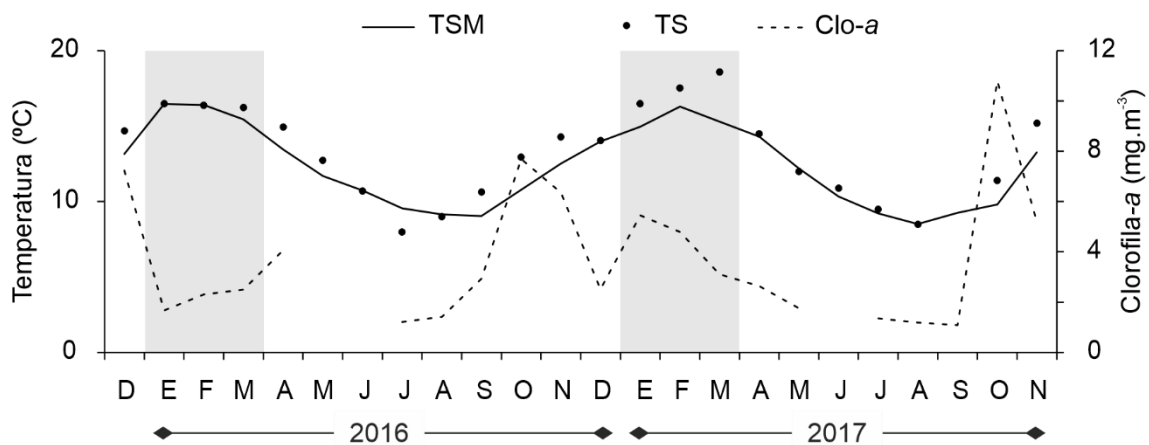


Figura 2.17 | Ciclo anual de temperatura superficial del mar (TSM) media, la temperatura de sustrato (TS) registrada *in situ* y la clorofila *a* (Clo-*a*) en un sector costero del Golfo San Jorge. Las áreas grises muestran el período de evacuación de gametas.

6. Reclutamiento

Durante los dos años analizados se observaron densidades relativamente bajas de individuos de tamaños inferiores a 5 mm (Fig. 2.18). La mayoría de los reclutas de *D. solenoides* se asentaron durante el verano (enero a marzo) de ambos años, con valores máximos en febrero de 2016 y enero de 2017. La densidad de reclutas se correlacionó significativamente con el AOR (*lag* = 0, $r = 0,59 \pm 0,20$; $p < 0,05$) indicando que el reclutamiento y las evacuaciones de gametas estarían sincronizadas. El reclutamiento también fue correlacionado positivamente con la TMS (*lag* = 0, $r = 0,51 \pm 0,20$; $p <$

0,05) y fue máximo dos meses después del máximo de Clo-*a* de primavera ($lag = -2$, $r = 0,46 \pm 0,21$; $p < 0,05$). Además, los valores más altos de reclutamiento coincidieron con el segundo pico de Clo-*a* durante el verano (Figs. 2.17-2.18).

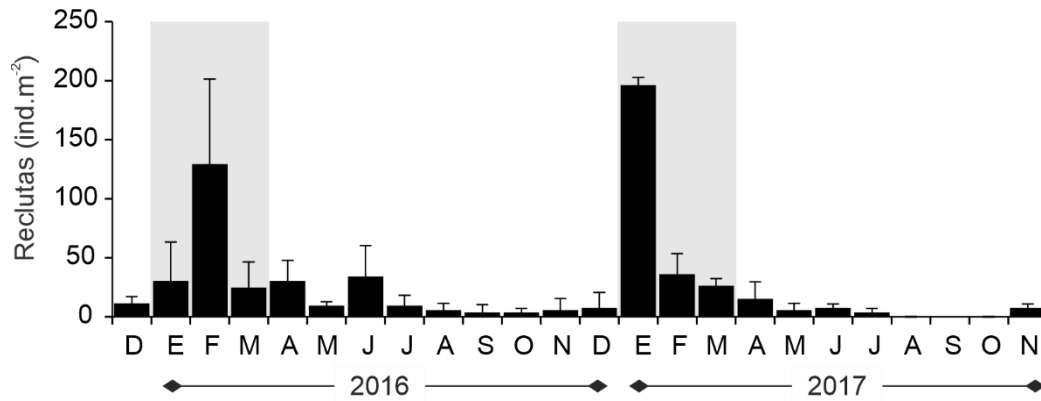


Figura 2.18| Variación de la densidad (media \pm desvío estándar) de reclutas (< 5 mm) de *Darina solenoides* en Playa Belvedere, Golfo San Jorge. Las áreas grises muestran el período de evacuación de gametas.

7. Castración

El porcentaje de almejas que contenían esporocitos y cercarias de tremátodos digeneos invadiendo el tejido gonadal fue 4,39 % ($n = 29$). El grado de castración varió entre los individuos analizados: en algunos de ellos, los parásitos ocuparon todo el tejido gonadal (castración total (CT) 3,03 %; Figs. 2.19 a, b), mientras que otros, mostraron signos de una castración parcial (CP) (1,36 %). En el último caso, los ejemplares presentaron signos de reproducción sexual, por lo que se pudo registrar el sexo y el estadio gonadal de los mismos en los folículos que no estaban parasitados (Figs. 2.19 c, d), donde tres fueron hembras (0,45 %) y seis machos (0,91 %). El porcentaje de almejas castradas (total y parcialmente) fue significativamente diferente entre playas ($\chi^2 = 11,40$; $p < 0,001$), y los individuos de PA exhibieron niveles mayores de castración (PB: 1,79 %; PA: 7,71 %).

Las almejas castradas presentaron un rango de largos comprendido entre 27,7 y 38,8 mm (media= $32,80 \pm 4,40$ (DE) mm; $n = 6$) en PB, y 25,5 – 38,03 mm (media= $32,26 \pm 3,80$ mm; $n = 23$) en PA. La proporción de almejas castradas no difirió

significativamente entre los dos grupos de tamaños de *D. solenoides* establecidos en ninguno de los sitios analizados (PB: $\chi^2 = 0,10$, $p > 0,05$; PA: $\chi^2 = 0,73$, $p > 0,05$).

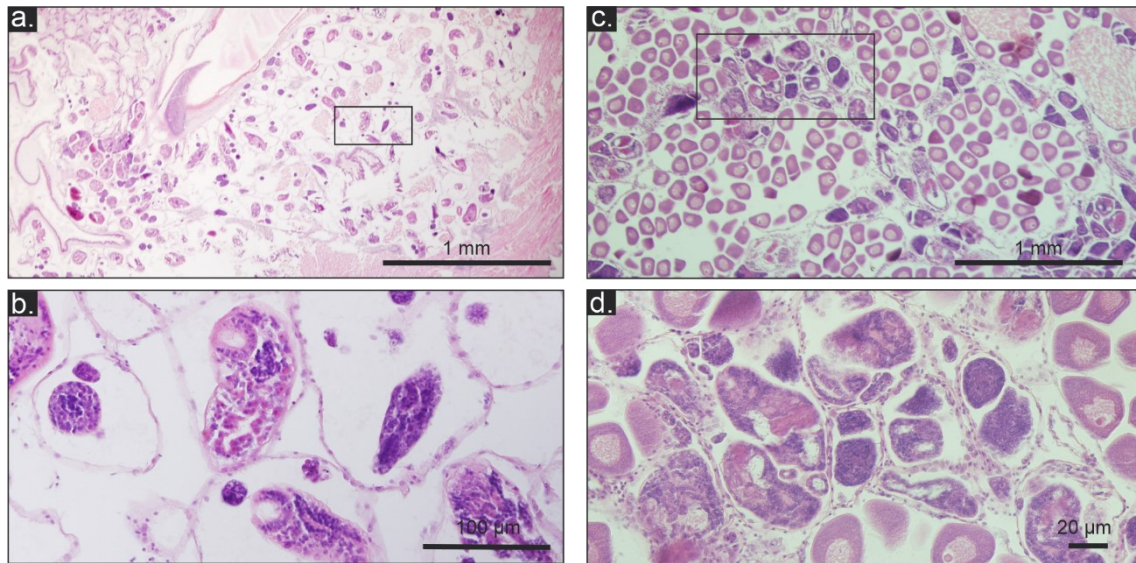


Figura 2.19 | Individuos de *Darina solenoides* parasitados, mostrando diferentes grados de castración: **a.** y **b.** castración total; **c.** y **d.** castración parcial.

Discusión

Ciclo reproductivo

La almeja infaunal *Darina solenoides* es una especie dioica que presenta un ciclo reproductivo claramente estacional, el cual estaría correlacionado con factores exógenos como la temperatura y la disponibilidad de alimento. El patrón reproductivo de las almejas en playas del GSJ es anual y coincide, en sus características generales, con los patrones descritos para especies de máctridos en otros lugares del mundo (Calabrese 1970; Jovanovich y Marion, 1989; Lee *et al.*, 2008; Hashizume *et al.*, 2012; Aljadani 2013; Berrú *et al.*, 2014; Nottingham y White, 2015; Chetoui *et al.*, 2018).

La temperatura superficial del agua cercana a la costa del GSJ mostró una marcada estacionalidad con variaciones interanuales insignificantes durante el periodo de estudio (diciembre de 2015 – noviembre 2017). La disponibilidad de alimento, estimada indirectamente como concentración de Clo-*a* a escala regional, exhibe dos picos al año (Latorre *et al.*, 2018; Williams *et al.*, 2018).

Se encontró sincronía entre los patrones reproductivos de machos y hembras, ya que ambos sexos se encuentran en la misma fase gonadal durante todo el ciclo. Este escenario es común en otras especies de almejas infaunales (Bantoto y Ilano, 2012; Nottingham y White, 2015; Chetoui *et al.*, 2018), y podría maximizar el éxito de la fecundación externa al evacuar los productos gonadales en el mismo momento. Esta cualidad permite relacionar el ciclo reproductivo de esta especie con la variación estacional de algunos factores ambientales. La proliferación gonadal en *D. solenoides* inicia en otoño y continúa durante el invierno hasta mitad de la primavera, siendo máxima durante fines del invierno y principio de primavera. La proliferación de las gametas durante la primavera también ha sido documentada para otro mátrido *Crassula aequilatera* a una latitud similar (Nueva Zelanda) (Aljadani, 2013). Durante la vitelogénesis, en dos meses a fines de la primavera los ovocitos aumentan de tamaño significativamente pasando de 14 a 42 μm . En ese período el inicio de la etapa vitelogénica es detectado mediante un cambio de afinidad en la tinción que sufren los ovocitos de *D. solenoides*, el cual ha sido descrito también en otros bivalvos (Lasta y Calvo, 1978; Barón *et al.*, 2004). Por otra parte, los folículos de los machos se agrandan por la acumulación de los espermatozoides en su interior. Este estadio está correlacionado significativamente con el aumento de la temperatura y la concentración de Clo-*a* en el agua de mar (aunque desfasado dos meses). Esto podría estar indicando que *D. solenoides* acumularía reservas en tejidos para luego transferirlas a la gónada, abasteciéndose de la energía necesaria para el crecimiento y maduración de sus gametas. Estudios realizados en otros mátridos, han logrado relacionar el desarrollo estacional de las gónadas con el almacenamiento y distribución de las reservas acumuladas en el cuerpo del animal, en periodos de mayor disponibilidad de alimento (Sastry, 1979; Mathieu y Lubet, 1993; Karray *et al.*, 2015).

La maduración total de la gónada y la evacuación parcial de las gametas son fases que acontecen en conjunto durante todo el verano en la población estudiada. La

tendencia bimodal observada en la distribución de frecuencias oocitarias (DFO) revela la presencia de ovocitos en distintos estadios de madurez, en coincidencia con lo observado para otros bivalvos infaunales (Barón *et al.*, 2004; Kang *et al.*, 2008). La evacuación de los productos gonadales en distintos pulsos promovería la sostenibilidad de las poblaciones al asegurarse que, en algún momento de ese periodo, las gametas evacuadas se encontrarían ante las condiciones necesarias para su fecundación y posterior desarrollo larval. En algunas especies, las evacuaciones inician cuando la temperatura excede un umbral crítico (Sastry, 1979; Barber y Blake, 2006). En coincidencia, *D. solenoides* evacúa las gametas al medio durante el periodo de mayor temperatura del agua de mar. La evacuación de las gametas en momentos de alta temperatura y gran disponibilidad de alimento podría ser la estrategia ajustada con el ambiente que permite una mayor supervivencia larval, asegura el desarrollo de las larvas, y capitaliza el pulso de productividad de otoño. Un patrón similar fue observado en otras especies, como por ejemplo *Eurhomalea exalbida*, *Spisula murchisoni*, *Eucallista purpurata*, las cuales tienen sus eventos de liberación de las gametas en momentos de temperaturas altas y disponibilidad de alimento (Morriconi *et al.*, 2002; Morsan y Kroeck, 2005; Herrmann *et al.*, 2009 a, b; Nottingham y White, 2015). Finalizada la etapa de evacuación, *D. solenoides* ingresa en un estadio de recuperación gonadal, durante al menos 3-5 meses y coincidiendo hacia el final con el inicio de la proliferación de las gametas. La existencia de un periodo de recuperación gonadal les permitiría, invertir energía en la producción somática separando de ese modo, el esfuerzo reproductivo y el crecimiento individuos durante todo el año. Especies como *Laternula elliptica*, *Sinonovacula constricta* y *Cerastoderma glaucum* también presentan un estadio de recuperación previo al inicio del siguiente ciclo reproductivo (Kang *et al.*, 2009; Yan *et al.*, 2010; Karray *et al.*, 2015).

El ciclo reproductivo fue similar entre los dos años estudiados, aunque se observaron algunas diferencias durante los últimos meses de estudio. En particular, se

detectó una proliferación temprana de las ovogonias y las espermatogonias en agosto de 2017. Este adelanto en el inicio de la gametogénesis podría estar relacionado con la variación natural de los ciclos reproductivos entre años. No obstante, también podría deberse a un incremento en el aporte de nutrientes en las aguas costeras producida por diferentes mecanismos. En el GSJ, el transporte de sedimentos eólicos ha sido reportado como una de las fuentes de nutrientes minerales desde el continente hacia las regiones costeras aledañas, favoreciendo la fertilización de las masas de agua (Crespi-Abril *et al.*, 2016 b, 2018; Paparazzo *et al.*, 2018). Por otra parte, en marzo de 2017 se registró una tormenta excepcional en Comodoro Rivadavia y las zonas adyacentes (Ocampo *et al.*, 2019; Paredes *et al.* 2020), con abundantes precipitaciones que provocaron la esorrentía de material continental hacia las costas de manera pasiva. El aporte de sedimentario generado por el agua proveniente de las lluvias podría haber generado un enriquecimiento de nutrientes en los sitios de estudio, que podría haber impactado en aspectos de la fisiología reproductiva de ésta y otras especies intermareales. Además, durante marzo de 2017 se registró el máximo de temperatura medida a campo en el periodo de estudio, lo que podría haber favorecido el desarrollo tanto del fitoplancton como del zooplancton en la zona.

El presente estudio demuestra que el IC de las almejas de ambos sitios de estudio muestran un patrón estacional (alto en verano y bajo en invierno). La sincronía entre sitios podría explicarse por la similitud en las condiciones ambientales generales dada la proximidad (~12 km). El incremento en peso detectado por el índice parece estar relacionado con un aumento de tejido gonadal de las almejas. Esta situación, sumada a la semejanza en los patrones de IC y AOR, permite concluir que el IC está directamente relacionado con el desarrollo gónadas registrado para esta especie. Por esta razón, el IC podría ser empleado como un indicador eficaz del ciclo reproductivo, además de ser simple, económico y rápido respecto al uso de técnicas histológicas. No obstante, el análisis histológico es una técnica complementaria fundamental y debería

ser empleada si se examina otra población dentro de la distribución geográfica de la especie.

Reclutamiento


El reclutamiento de *D. solenoides* en el centro del GSJ se observó principalmente durante el verano y se extendió hasta el otoño. Las densidades máximas de reclutas coinciden con el periodo de evacuación de gametas en verano, donde las temperaturas son altas. Esto sugiere, al menos, dos alternativas: 1- que el periodo larval es corto; y/o 2- que los reclutas sean transportados desde playas aledañas. En principio, al emplear una frecuencia mensual para evaluar la condición gonadal de los adultos y la incorporación de reclutas juveniles, no permitió estimar con mayor precisión la duración de la fase larval. Sin embargo, investigaciones llevadas a cabo en máctridos de otros lugares del mundo, demuestran que el desarrollo larval demora entre 14 y 30 días en función de las condiciones ambientales presentes (Ropes, 1980; Cargnelli *et al.*, 1999; Nakano *et al.*, 2012; Aljadani, 2013). Estos estudios, podrían sustentar la hipótesis de desarrollo larval corto y asentamientos tempranos en condiciones ambientales favorables. A diferencia de esto, algunas almejas infaunales que habitan los intermareales arenosos de la costa argentina registran un desarrollo larval más extenso y lento. En particular, en *Amarilodesma mactroides* (Bivalvia: Mesodesmatidae) y *Donax hanleyanus* (Bivalvia: Donacidae), la fase plantónica tiene una duración de tres meses (Herrmann *et al.*, 2009 a, b). Por otro lado, como *D. solenoides* habita todos los intermareales del sistema de playas ubicado en la costa central del GSJ, podría existir una conectividad entre las almejas de cada sitio, gracias al transporte y dispersión de productos gonadales y/o de larvas.

La época de reclutamiento de *D. solenoides* detectada, coincide con la inferencia realizada por Pagnoni (1997) en la población del Golfo San José. No obstante, otros autores que relevaron el mismo sitio (Musmeci *et al.*, 2013) y el Estuario de Río Gallegos (Lizarralde *et al.*, 2018) sugieren que el periodo de reclutamiento presenta

mínimas variaciones temporales, ya que se observó al final del verano y mayormente durante el otoño. Los responsables de la variación espacial y temporal del periodo de reclutamiento de una especie son diversos, entre ellos se encuentran las inherentes a las poblaciones (como por ejemplo la estructura demográfica) y externos como las condiciones hidrodinámicas y ambientales locales.

Castración

La presencia de parásitos en las gónadas de bivalvos ha sido correlacionada con la inhibición y el retardo de la gametogénesis (Lauckner, 1983; Rohde, 2005; Cremonte, 2011; Coeh y Bishop, 2015; Gosling, 2015). Los estadios larvales de tremátodos pueden dañar las gónadas de aquellos moluscos que son hospedadores intermediarios, al segregarse sustancias químicas tóxicas o antagonistas endócrinos, o por producir abrasión mecánica e/o ingestión de las gónadas del huésped (Rohde, 2005). En algunas almejas, la castración por parásitos parece afectar los sistemas neuroendócrinos que regulan la gametogénesis (Valderrama *et al.*, 2004). Individuos de *D. solenoides* mostraron evidencia de castración total y parcial asociada a estadios larvales de tremátodos digeneos presentes en los tejidos gonadales. En la mayoría de los casos, la gónada se encontró completamente ocupada por diferentes estadios larvales de parásitos, imposibilitando la determinación del sexo y provocando el deteniendo del desarrollo gonadal. Sin embargo, en otros especímenes, la gónada se encontraba parcialmente ocupada por esporocistos y cercarias produciendo una disminución en el tejido gonadal, pero permitía el reconocimiento del sexo y estadio gonadal del individuo. La ocupación total de la gónada por esporocistos de *Proctotrema bartolii* ha sido registrada en individuos de *D. solenoides* que habitan los golfos norpatagónicos (Gilardoni *et al.*, 2013). Las almejas que presentaban altos grados de infestación fueron más propensas a exhibir castración total, como se observó en otras almejas infaunales como *E. purpurata* (Cremonte *et al.*, 2001) y *Mesodesma donacium* (, 2014). En el presente estudio los niveles de castración en *D. solenoides* fueron bajos (< 5%) y variables entre sitios.

A microscopic image of a nematode worm, likely a C. elegans, showing its characteristic cylindrical body and internal structures. The worm is positioned vertically, with its head at the top. The background is a light, textured surface, possibly a slide or a piece of paper. The worm's body is translucent, revealing internal organs and the arrangement of its body wall muscles. The text is overlaid on a semi-transparent green rectangular area in the upper portion of the image.

CAPÍTULO III

Crecimiento individual y relaciones alométricas

Capítulo III: Crecimiento individual y relaciones alométricas

Introducción

El crecimiento individual se define como el aumento del tamaño o el peso respecto del tiempo (Urban 2000) y depende de diversos factores genéticos, ambientales, como así también nutricionales (Gosling 2015). A pesar de ser una característica individual, los ejemplares que conforman una población presentan características similares en su forma de crecer. Por esta razón, puede ser explicado por parámetros de una función, en relación con el crecimiento de un individuo promedio (Brey, 1999; Lomovasky, 2002). El crecimiento corporal puede diferir entre poblaciones (Richardson, 2001; Zaidman y Morsan, 2015) y entre individuos de la misma población (Gosling, 2015). En estudios de crecimiento, resulta importante conocer las relaciones alométricas entre las estructuras que serán los futuros insumos para determinar la edad de los organismos (Froese, 2006; López y Ruiz *et al.*, 2020) ya que el aumento de tamaño de las valvas suele estar directamente relacionado con el crecimiento individual. Además, poder estimar la relación entre las variables de longitud y peso de una población permite obtener valores de biomasa en casos donde solo se conoce la distribución de longitudes y viceversa.

En moluscos bivalvos el crecimiento ha sido un aspecto ampliamente estudiado. Si bien existen diversas técnicas, usualmente se emplean dos metodologías: una directa y otra indirecta. La primera involucra la lectura de la edad de los ejemplares a partir del conteo de anillos de crecimiento internos y externos formados en sus valvas, mientras que el método indirecto evalúa el desplazamiento de las modas identificadas en los histogramas de frecuencia de longitudes (Urban, 2000; Gosling, 2015). Este último enfoque tiene como supuestos que las longitudes individuales de una cohorte

tienen una distribución normal y que se pueden discriminar mediante métodos de análisis adecuados. Con este objetivo, Bhattacharya (1967) desarrolló una técnica para descomponer distribuciones normales de múltiples cohortes y estimar los parámetros de cada una. Ambas metodologías, permiten ajustar una curva de crecimiento individual para toda la población y, en consecuencia, estimar los parámetros que describen el crecimiento de ese conjunto de individuos. La combinación de metodologías distintas pero complementarias conlleva a la estimación robusta de los parámetros de crecimiento en una población (Seed, 1976).

La formación de los anillos en las valvas de organismos bivalvos ha sido asociada a factores que probablemente afecten los procesos metabólicos involucrados en el crecimiento (Cerrato, 2000; Lomovasky, 2002; Gosling, 2015). Estas marcas pueden responder a variaciones de la temperatura del agua de mar, la disponibilidad de alimento o condiciones fisiológicas propias de cada individuo (Cerrato, 2000). Para poder realizar la lectura de la edad, es imprescindible relacionar las marcas repetitivas registradas sobre una estructura esquelética (producto de un crecimiento discontinuo), con una escala temporal, a los fines de determinar la periodicidad de formación de tales marcas y precisar el momento en que se forman. Este proceso se denomina validación y permite, además, vincular las discontinuidades en el crecimiento con los factores que las producen.

En general, los moluscos bivalvos crecen tanto en superficie como en grosor de sus valvas, ya que el manto deposita material calcáreo que se acumula en el borde de las valvas (Suzuki y Nagazawa 2013). Las células del manto están sometidas a las fluctuaciones estacionales de las condiciones ambientales, por lo que en algunos momentos del año el manto se retira de los bordes de la valva y cesa o enlentece la acumulación. Cuando las condiciones ambientales vuelven a ser favorables, el crecimiento continúa normalmente, generando como consecuencia una discontinuidad visible denominada comúnmente anillos de crecimiento (Richardson,

2001). En particular, los bivalvos infaunales que habitan intermareales arenosos presentan crecimiento rápido, madurez sexual temprana y ciclos de vida relativamente cortos (entre 2 y 8 años), dando como resultado poblaciones dominadas por escasas clases etarias (Laudien *et al.*, 2003; McLachlan y Defeo, 2018; Gerasimova *et al.*, 2021; Risoli *et al.*, 2021).

En particular para la región patagónica y la especie objeto de estudio en esta tesis, se realizaron dos estudios donde se evaluaron aspectos del crecimiento individual en distintos sitios. Pagnoni (1997) estudió la estructura poblacional de *D. solenoides* y en el Golfo San José (GSjo), durante enero de 1994 y diciembre de 1995. El autor señala que la población de *D. solenoides* estuvo conformada por dos grupos modales distintos. En los primeros meses de los años analizados, la población estuvo dominada por las clases de juveniles, mientras que los adultos se vieron escasamente representados. Además, definió el período de reclutamiento de *D. solenoides* desde enero hasta abril y observó diferencias interanuales en la intensidad del reclutamiento (Pagnoni, 1997). En este contexto, la estructura de tamaños de la población se encuentra conformada por dos modas bien definidas, las cuales comprenden los reclutas y juveniles, sin determinar el número de clases anuales. A pesar de analizar el seguimiento de las cohortes, el autor no estima los parámetros de crecimiento de la especie. El otro antecedente mencionado, corresponde al seguimiento de la población del estuario de Río Gallegos (RG) durante enero de 2014 hasta junio de 2015. Lizarralde *et al.* (2018) observaron que la población estuvo compuesta por cuatro cohortes con un patrón de reclutamiento unimodal detectado en otoño. Asimismo, determinaron que la esperanza de vida de *D. solenoides* sería de 4,2 años y la talla asintótica de 49,4 mm de largo total (Lizarralde *et al.*, 2018). Este estudio mencionado ha sido realizado empleando métodos indirectos, por lo que resulta importante explorar si las marcas de crecimiento pudieran ser legibles para determinar la edad de los individuos, validar

la periodicidad de su formación y determinar el crecimiento de los individuos que habitan las playas arenosas de la costa central del GSJ.

Objetivos específicos:

- Analizar las relaciones alométricas entre el largo y el peso de los individuos como así también entre el largo y el alto de las valvas de las almejas.
- Validar la periodicidad de formación de los anillos de crecimiento y determinar la edad de *D. solenoides* en la costa central del GSJ
- Modelar el crecimiento individual de la especie en el GSJ y examinar su variabilidad a escala local.

Materiales y métodos

Se realizaron muestreos mensuales en dos playas ubicadas en el centro del Golfo San Jorge. Playa Belvedere (PB) fue relevada desde octubre de 2015 hasta mayo de 2018, mientras que en Playa Acina (PA) se recolectaron muestras desde junio de 2017 hasta mayo de 2018.

En cada muestreo, se recolectaron tres muestras dispuestas al azar en los niveles de las playas comprendidos entre 1,5 y 3,5 m respecto del plano de reducción local, dado que en este rango de altura intermareal se han observado las mayores concentraciones de la especie (Capítulo IV). En cada muestra se extrajo un volumen de sedimento de 0,0265 m³ (0,5 m largo; 0,35 m ancho; 0,15 m profundidad), el cual fue tamizado *in situ* con una zaranda de 1 mm de abertura de malla. Los individuos recolectados ($n = 87-709$ por mes, $\text{media} \pm \text{DE} = 292 \pm 133$) fueron fijados en una solución de formaldehído al 5% durante 48 h y luego conservados en alcohol al 70%. Paralelamente se registró la temperatura del sustrato con un termómetro digital.

Las almejas presentes en cada muestra fueron contabilizadas y medidas con un calibre digital (0,01 mm de precisión), con el objetivo de registrar el largo y el alto de la valva (distancia máxima entre el umbo y el borde opuesto) (Fig. 3.1). A partir de muestreos complementarios (ver capítulos II y IV) se obtuvieron ejemplares a los cuales también se les registró el largo, el alto de la y el peso húmedo (con valva incluida).

1. Relaciones alométricas

1.a. Largo-Peso

Se estimó la relación largo-peso (L-P) para el conjunto de almejas de cada playa. Los coeficientes de la relación se determinaron, asumiendo que los errores tienen distribución normal, utilizando la función potencial que se describe a continuación:

$$P = a L^b$$

donde, P es el peso húmedo total en gramos de cada individuo, L es el largo total en milímetros, a es el coeficiente de proporcionalidad (representa el coeficiente de crecimiento inicial) y b es el coeficiente de alometría (representa la tasa de crecimiento relativo). Los coeficientes de esta relación fueron estimados por el método de máxima verosimilitud (a través del algoritmo GRG no lineal con la herramienta Solver de Microsoft Excel), que consiste en asignar un valor al conjunto de parámetros de modo tal que los datos observados adquieran máxima probabilidad de haber resultado bajo el modelo asumido (Aubone y Wöler, 2000).

Se considera crecimiento isométrico ($b = 3$) cuando el peso y el largo crecen proporcionalmente en el tiempo; mientras que si el crecimiento es alométrico positivo ($b > 3$) o negativo ($b < 3$) los individuos crecerían más o menos en peso que en largo, respectivamente (Ochoa Ubilla *et al.*, 2016). Para evaluar si los coeficientes de alometría obtenidos fueron significativamente diferentes de 3, como para la comparación de los coeficientes de alometría entre sitios, se empleó el método de cociente de verosimilitudes para una prueba de Chi-cuadrado (χ^2) de igualdad de parámetros.

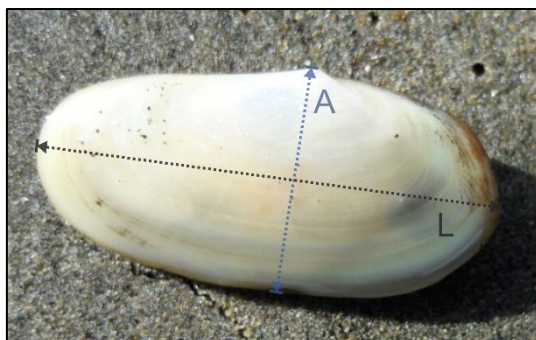


Figura 3.1 | Mediciones registradas a los individuos de *Darina solenoides*. L, largo; A, alto.

1.b. Largo-Alto

Se analizó la relación entre las variables largo y alto (L-A) de la valva a partir del ajuste la siguiente ecuación potencial:

$$A = a L^b$$

donde, A es el alto de la valva en milímetros de cada individuo (Fig 3.1). Los coeficientes (a y b) y la variable L son similares a los descritos en la relación L-P. Para la estimación de los coeficientes y su comparación entre sitios, se utilizó el mismo método descrito en la relación L-P. Se considera crecimiento isométrico si ambas variables crecen proporcionalmente ($b = 1$) o crecimiento alométrico (positivo $b > 1$; negativo $b < 1$) si una de las variables crece en diferente proporción a la otra.

Para evaluar si los coeficientes de alometría (b) obtenidos fueron significativamente diferentes de 1, como para la comparación entre sitios de los mismos, se empleó el método de cociente de verosimilitudes para una prueba de Chi-cuadrado (χ^2) de igualdad de parámetros.

2. Crecimiento

2.a. Método directo: Lectura de edad

2.a.i. Validación de la periodicidad de la formación de los anillos

Con el fin de reconocer la variación temporal en la deposición de los anillos de crecimiento se observó bajo lupa binocular la cara externa de las valvas de 20 individuos por mes durante un año (octubre 2016 - agosto 2017). Se registró el anillo

en formación en el borde ventral de la valva con el objetivo de validar si los anillos de crecimiento contados corresponden a incrementos anuales. Los tamaños seleccionados para este análisis oscilaron entre 26,33 y 38,51 mm, ya que se en ese rango de largos los anillos de crecimiento se encuentran, en general, mejor definidos.

2.a.ii. Lectura de edad

La edad de cada individuo se estimó utilizando la técnica empleada por Fiori y Morsan (2004). Se seleccionaron 192 individuos del rango de largos observado en los sitios de estudio. Las valvas de los individuos se limpiaron de restos orgánicos y fueron incluidas en resina para ser cortadas transversalmente por el umbo con una hoja de borde diamantado (Fig. 3.2). La sección de la valva fue pulida y montada sobre un portaobjeto para microscopio con el fin de realizar un segundo corte y obtener una sección delgada de la valva de 0,5 mm. Al finalizar, la sección delgada montada sobre el portaobjeto fue pulida para observar las marcas anuales presentes en la estructura interna de la valva (Fig. 3.3).

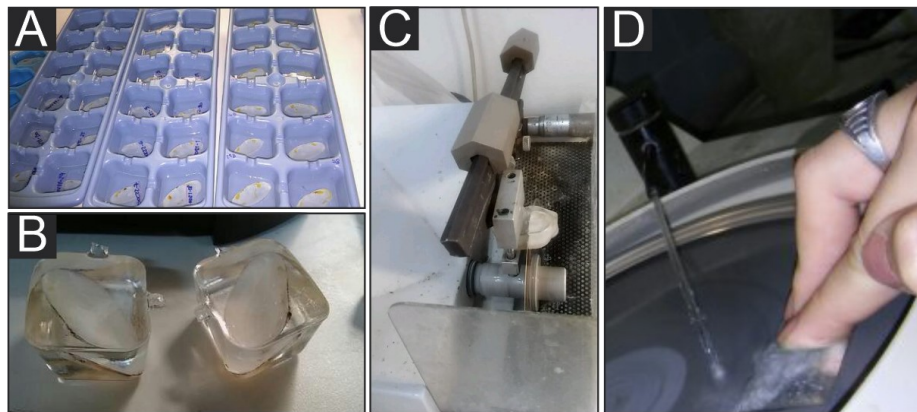


Figura 3.2 | Procesamiento de las valvas de *Darina solenoides* para determinación de la edad. **a.** Inclusión en resina. **b.** Bloques de valvas incluidas en resina secándose. **c.** Corte transversal de la valva. **d.** Pulido de la sección delgada de la valva.

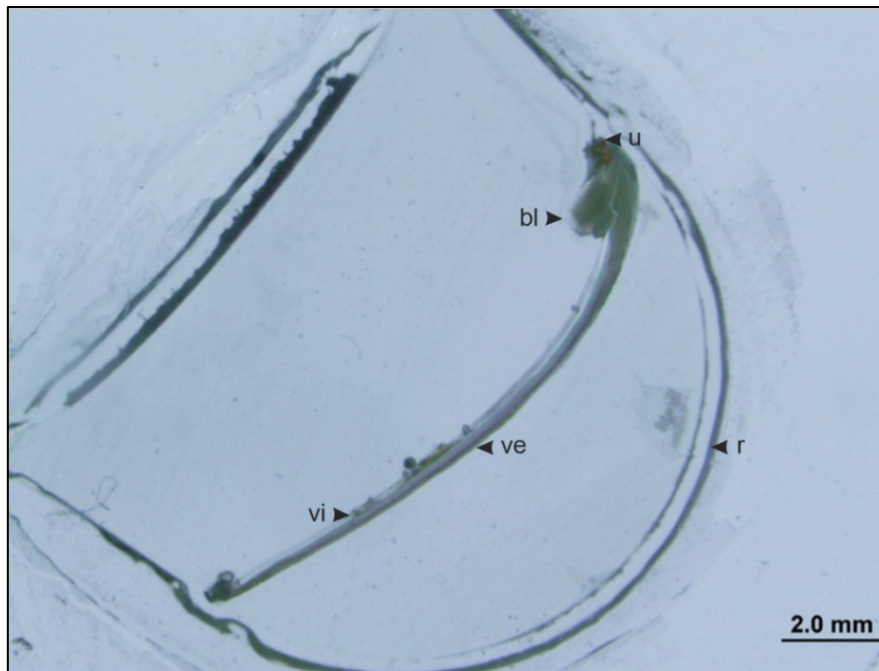


Figura 3.3 | Corte transversal de la valva de *Darina solenoides* incluida en resina y montada sobre un portaobjetos. bl, base del ligamento; r, resina; u, umbo; ve, cara externa de la valva; vi, cara interna de la valva.

El conteo de los anillos de crecimiento fue realizado por dos observadores independientes, quienes estimaron la edad de los ejemplares bajo lupa binocular con iluminación LED transmitida y reflejada LED (Olympus SZX16) y observando las marcas internas de las valvas en los cortes preparados y las marcas externas presentes en la valva no seccionada.

Cada observador realizó dos lecturas de todos los individuos. Para estimar la edad de cada individuo se utilizó el promedio de las edades calculadas a partir del registro de los lectores independientes. La precisión en la asignación de la edad se determinó en cada caso individual mediante la comparación de las lecturas de ambos observadores a través del cálculo de los estadísticos: porcentaje de error medio y el coeficiente de variación (Campana, 2001).

Porcentaje de error medio (Beamish y Fournier, 1981)

$$PEM = \frac{100}{N} * \sum_{j=1}^N \left(\frac{1}{R} * \sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \right)$$

Coefficiente de variación (CV) (Chang, 1982)

$$CV = 100\% * \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{R - 1}}}{\bar{X}_j}$$

donde, N es el número de ejemplares, R es el número de veces que ha sido leída la muestra en total, y X_{ij} es la i -ésima determinación de la edad del j -ésimo ejemplar (Chang, 1982) y \bar{X}_j es la edad promedio del j -ésimo ejemplar. Siendo ambos estadísticos una medida de variación de la lectura entre observadores, se espera obtener valores iguales o cercanos a cero en ambos casos, indicando concordancia entre lecturas.

2.b. Método indirecto: Análisis de progresión modal

Se construyó un histograma mensual de frecuencia de largos con clases cada 2 mm. Se calculó la moda de cada componente modal y su desplazamiento a partir de la técnica de Battacharya (1987) mediante el programa FISAT II *Stock Assessment Tools* (Gayanilo *et al.*, 2005). Esta técnica permite estimar la media y el desvío estándar de cada componente normal identificado dentro de la muestra, como así también la proporción de cada componente en la muestra y el índice de separación (SI) entre grupos. Este último consiste en el cociente entre la diferencia de dos medias sucesivas y la diferencia de sus desvíos estándar estimados, y permite probar si las cohortes identificadas se encuentran significativamente definidas (Gayanilo *et al.*, 2005).

La asignación de la edad a cada cohorte identificada se efectuó utilizando la fecha en la cual se encuentran registrados los mayores reclutamientos para la zona bajo estudio (1ro de febrero) y los resultados obtenidos de las lecturas de edad.

3. Estimación y comparación de curvas de crecimiento

El crecimiento individual de la población de *D. solenoides* del GSJ, fue estudiado mediante la selección *a priori* de tres modelos de crecimiento asintóticos dada la naturaleza de los datos:

- von Bertalanffy (Pauly, 1984):

$$L_t = L_{\infty}(1 - e^{(-k(t-t_0))})$$

donde, L_t : Largo promedio en la edad t , L_{∞} : talla asintótica, k : constante catabólica que representa la velocidad en alcanzar L_{∞} , y t_0 : edad teórica donde $L_t = 0$. Los supuestos del modelo de von Bertalanffy consideran que el crecimiento es de tipo alométrico, que k es constante en todos los rangos de edades, que la tasa de crecimiento varía linealmente con la talla y que los errores tienen distribución normal.

- Gompertz:

$$L_t = L_{\infty}(e^{-Be^{-kt}})$$

donde, el valor de B , conocido como el parámetro de desplazamiento, representa el deslizamiento de la curva hacia la izquierda o la derecha según se presenten las observaciones al $t = 0$ (Trinidad Bello, 2014).

- Richards:

$$L_t = L_{\infty}(1 \pm Be^{-kt})^{\frac{1}{1-m}}$$

Este modelo, que contiene un parámetro (m) más respecto a los anteriores, es un modelo general que contiene a los anteriores según sea el valor estimado de m , el cual permite testear entre los modelos descritos anteriormente ya que son jerárquicos.

Para la estimación de los parámetros se utilizó el método de cálculo de máxima verosimilitud (Kimura, 1980), que consiste en asignar un valor al conjunto de parámetros de modo tal que los datos observados adquieran máxima probabilidad de haber resultado bajo el modelo asumido (Aubone y Wöhler, 2000).

Se utilizó el Criterio de Información Akaike (AIC, por sus siglas en inglés; Burnham y Anderson, 2002) para calcular el AICc y elegir entre los modelos

candidatos, aquel modelo que se caracteriza por contener la complejidad y la bondad de ajuste óptimas (Aragón-Noriega, 2013). Se emplearon las siguientes fórmulas:

$$AIC = 2LL + (2k)$$

$$AICc = AIC + (2k(k + 1)/n - k - 1)$$

donde, LL es la verosimilitud logarítmica negativa y k es el número de parámetros del modelo. Se aplica la corrección del AIC en casos donde la relación n/k es menor a 40. El AICc, selecciona el mejor modelo basado en el principio de simplicidad, en decir, que en presencia de dos modelos que se ajustan igual a los datos, se elige el más simple, ya que se opta por el modelo con el menor valor de AIC (Aragón-Noriega, 2013).

El cociente de verosimilitudes puede expresarse como el cociente entre dos funciones de verosimilitud, una para un modelo $V(\theta)$, cuyos parámetros son $(\theta_1 \dots \theta_p)$, y la misma función, pero con alguno de sus parámetros igual a un valor fijo $V(\theta_0)$. Al establecer una o más restricciones, se determina una jerarquía entre los modelos, por la cual, el máximo valor posible de $V(\theta_0)$ será menor o igual al máximo valor de $V(\theta)$. Esto permite la construcción de los perfiles de verosimilitud, o regiones de confianza para los parámetros estimados, calculando una serie de valores fijos de un parámetro determinado y dejando libre los demás. Posteriormente, estos perfiles de verosimilitud se transforman en perfiles de probabilidades. Para muestras grandes, el cociente de verosimilitud es de la forma $-2 \ln \Lambda \sim \chi^2_{(gl)}$ (los grados de libertad corresponden al número de parámetros que han sido fijados).

Se calculó el índice de crecimiento ϕ' propuesto por Pauly y Munro (1983) con el fin de comparar el rendimiento entre poblaciones de la misma especie o especies de la misma familia (Urban, 2000):

$$\phi' = \log k + 2 \log L \infty$$

Por último, se determinó la esperanza de vida (t_{max}) de la especie para cada sitio analizado, empleando la siguiente fórmula:

$$t_{max} = \frac{\text{Ln } L95\% - \text{Ln}(L_{\infty} - L95\%)}{k}$$

donde, L95% representa el 95% del largo máximo registrada durante el muestreo.

Resultados

1. Relaciones alométricas

1.a. Largo-Peso

La relación L-P de *D. solenoides* se determinó a partir del análisis de 2.284 individuos. Los resultados obtenidos (Tabla 3.1) demuestran que los ejemplares analizados mantienen una relación alométrica positiva, para los dos sitios analizados (Figs. 3.4 a, b) como así también para el conjunto de todas las almejas. No se observaron diferencias significativas de los coeficientes de alometría entre sitios ($p > 0,05$), por lo que se presenta la relación del total de los ejemplares de las dos playas bajo estudio (Figs. 3.4 c).

Tabla 3.1 | Coeficientes obtenidos en la relación Largo-Peso para individuos de Playa Belvedere, Playa Acina, y ambos sitios juntos. Referencias: a, coeficiente de proporcionalidad; b, coeficiente de alometría; p , probabilidad

	Playa Belvedere	Playa Acina	General
n	912	1372	2284
Rango de largos	2,30 – 42,78 mm	2,50 – 42,20 mm	2,30 – 42,78 mm
Rango de pesos	0,005 – 3,74 g	0,005 – 4,16 g	0,005 – 4,16 g
a	0,000023	0,000020	0,000022
b	3,21	3,25	3,23
$p(b=3)$			< 0,001

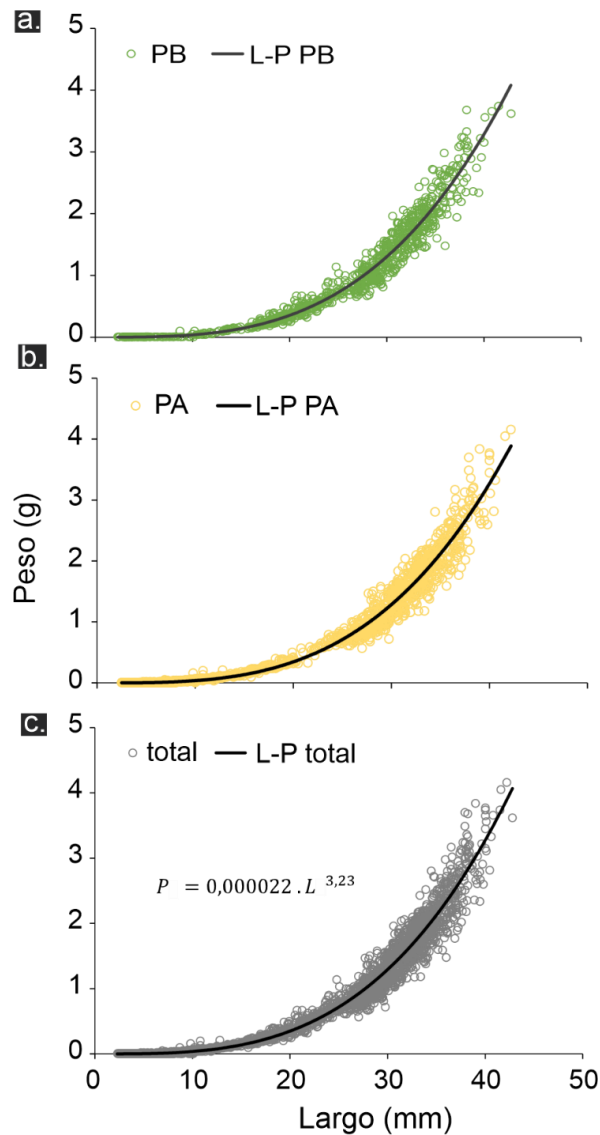


Figura 3.4 | Relación Largo-peso (L-P) para individuos de *Darina solenoides* en: **a.** Playa Belvedere (PB) **b.** Playa Acina (PA), y **c.** ambos sitios. Los círculos expresan las observaciones y las líneas continuas los modelos ajustados.

1.b. Largo-Alto

Se analizaron 2.274 almejas para determinar la relación L-A. Los rangos de largos utilizados para construir la relación fueron los observados en cada playa (Tabla 3.2). Los coeficientes b estimados para cada playa (Tabla 3.2) fueron significativamente diferentes ($p < 0,05$) y en la PB, el crecimiento es isométrico entre las variables

analizadas (Fig. 3.5 a) mientras que, en la PA se observa un crecimiento relativo alométrico (Fig. 3.5 b).

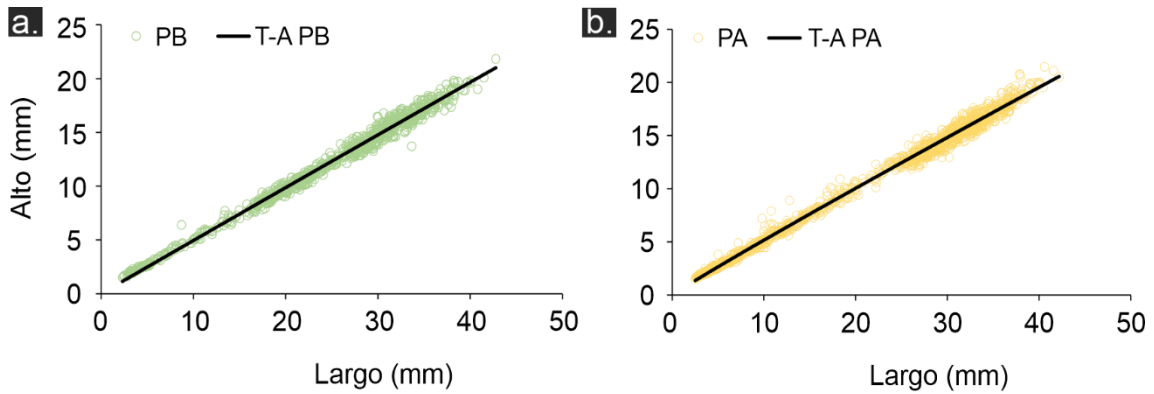


Figura 3.5 | Relación Largo-Alto (L-A) de las valvas de *Darina solenoides* para el conjunto de individuos de **a.** Playa Acina (PA), y **b.** Playa Belvedere (PB).

Tabla 3.2 | Parámetros de la relación Largo-Alto de individuos de *Darina solenoides* en ambos sitios de estudio. *p*, probabilidad

	Playa Belvedere	Playa Acina
n	907	1367
Rango de largos	2,30 – 42,78 mm	2,50 – 42,20 mm
Rango de altos	1,50 – 21,82 mm	1,50 – 20,50 mm
<i>a</i>	0,501	0,565
<i>b</i>	0,994	0,960
$p(b=1)$	> 0,05	< 0,001

2. Crecimiento

2.a. Método directo: Lectura de edad

2.a.i. Validación de la formación de los anillos

Los anillos de crecimiento observados en las valvas de *D. solenoides* están compuestos por una sucesión de regiones translúcidas y opacas (Figs. 3.6 a, b) tanto en la cara externa de las valvas como en la base del ligamento, ubicada en el umbo hacia el interior de la valva. En varios individuos se observó una línea fina oscura y bien definida al comienzo de las regiones opacas y un sector más translúcido al final de la misma (Fig. 3.6 b).

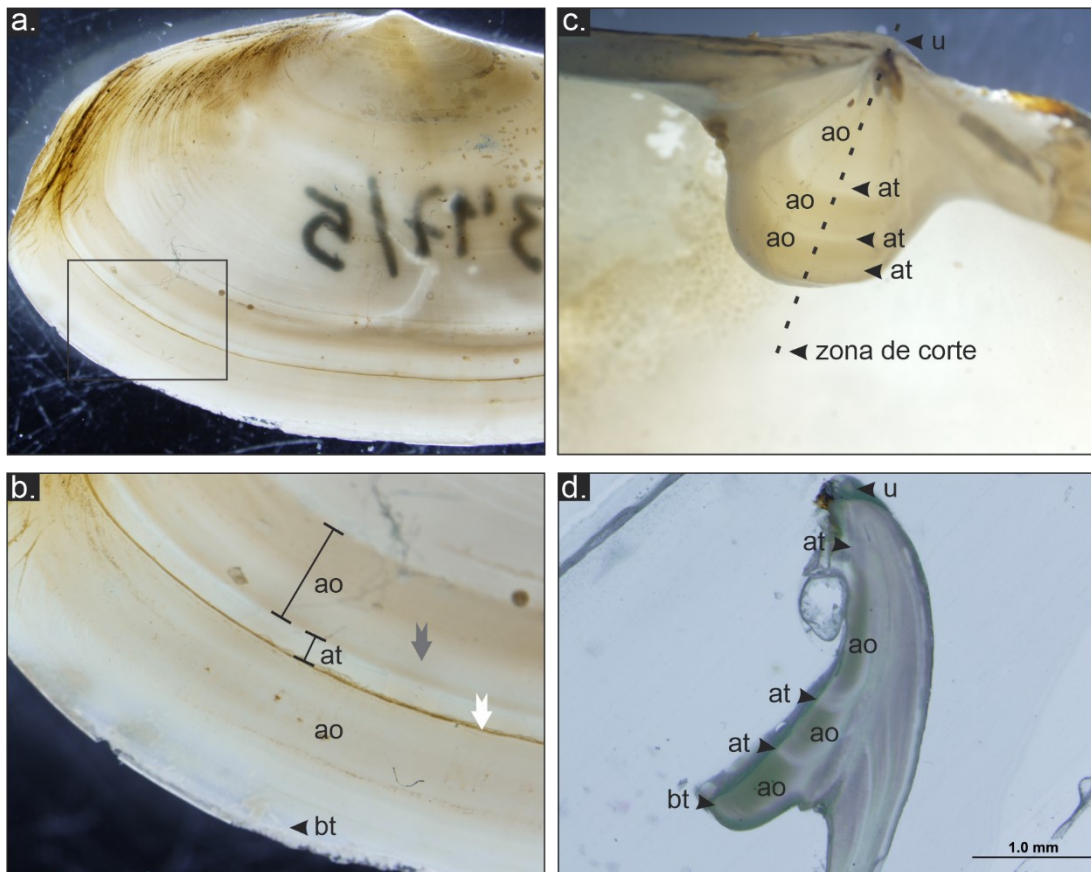


Figura 3.6 | Anillos de crecimiento en las valvas de *Darina solenoides*. **a.** Sección externa de la valva. **b.** Detalle de la sucesión de los anillos de crecimiento. **c.** Base del ligamento y zona de corte. **d.** Sección delgada de la base del ligamento. Referencias: ao, anillo opaco; at, anillo translúcido; bt, borde translúcido; u, umbo. La flecha gris indica una zona translúcida en un anillo opaco y la flecha blanca muestra microincrementos más opacos entre el fin de un anillo translúcido y el comienzo de un anillo opaco.

El análisis de las proporciones mensuales del tipo de anillo presente en los bordes de las valvas (Figs. 3.7 a, b) mostró que desde fines del verano hasta inicios de la primavera se observó mayor proporción del anillo opaco, mientras que el anillo translúcido fue visible entre la primavera y el verano (Fig. 3.8). La validación anual muestra que el conjunto de un anillo opaco y otro translúcido, representa un año.

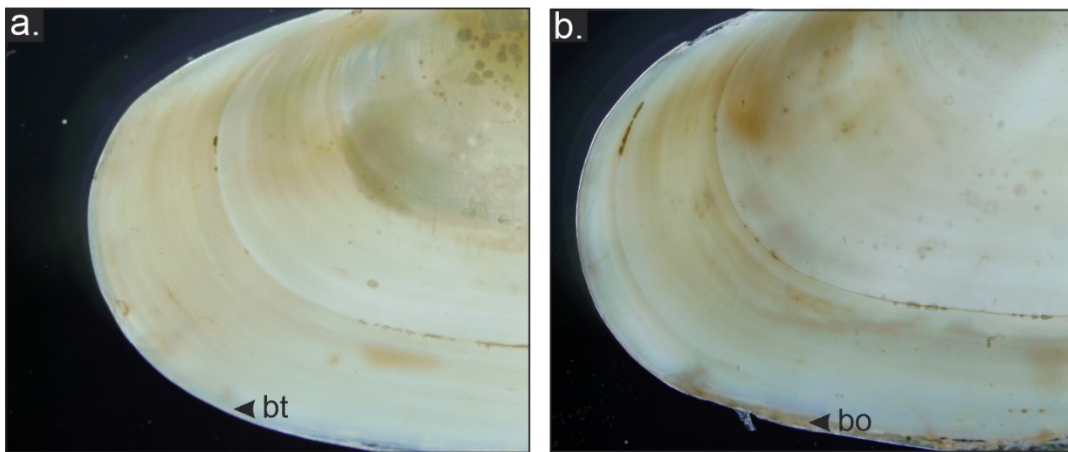


Figura 3.7 | Valvas de *Darina solenoides* con: a. borde translúcido (bt) y b. borde opaco (bo).

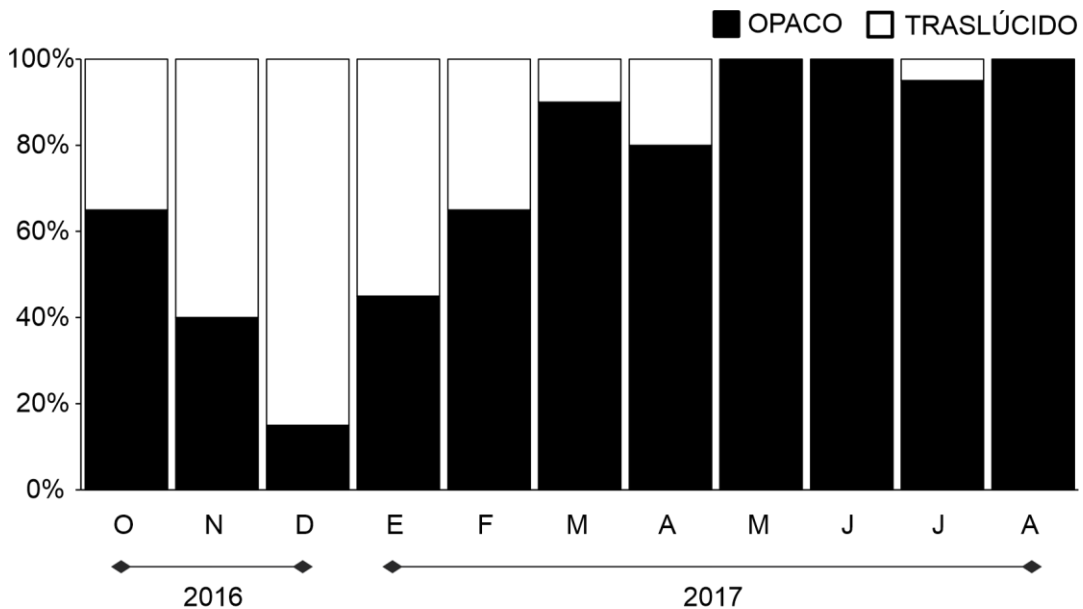


Figura 3.8 | Proporción mensual de individuos de *Darina solenoides* con borde de la valva opaco o translúcido entre octubre de 2016 y agosto de 2017.

2.a.ii. Determinaciones de edad

Se cuantificaron los anillos internos (base del ligamento) y externos de 192 individuos (PA: n= 91 - PB: n= 101) de largos comprendidos entre 2,55 y 45,14 mm. Se utilizó la fecha en la que se registró mayor densidad de reclutas y la fecha de captura de los individuos para establecer la edad de éstos, estimada como fracción de año. El conteo de anillos opacos permitió conocer la edad de los ejemplares, ya que es el primer anillo mayormente identificable en los individuos de esta especie, no sólo por su grosor, sino también por su definición.

El rango de edades halladas fue de 0 a 6,83 años para la PA y 0 a 5,16 años para la PB. El porcentaje de error medio (APE= 7,11%) y el coeficiente de variación (CV= 10,06) para dos observadores indican que la asignación de las edades fue consistente.

2.b. Método indirecto: Análisis de progresión modal

2.b.i. Playa Belvedere

Se registró el largo total de 9.051 almejas. El rango de largos encontrado varió entre 0,85 mm y 45,24 mm (Fig. 3.9). La estructura de largos observada presentó una distribución polimodal, destacándose modas de 4 mm y 32 mm, y varias modas secundarias según el mes en consideración. Mensualmente se identificaron entre uno y tres componentes modales (Tabla 3.3). Las componentes modales fueron definidas como cohortes, seguidas en el tiempo, y tres de ellas se utilizaron para ajustar las curvas de crecimiento.

La cohorte 2015 se detectó por primera vez en octubre de 2015 con una moda de 9,38 mm y fue seguida durante dos años y medio, aunque en algunos meses fue difícil su identificación. La cohorte 2016 es una de las componentes modales hallada en enero de 2016. A partir de entonces fue identificada en las muestras secuenciales

durante dos años aproximadamente. Por último, la cohorte 2017 fue parte del reclutamiento detectado en enero de 2017 y se identificó en las muestras mensuales hasta febrero de 2018, habiendo crecido en ese periodo, más de 20 mm.

Tabla 3.3 | Componentes modales identificados a partir de la estructura de largos (mm) de Playa Belvedere. DE, Desvío estándar; IS, índice de separación

Fecha	Media	DE	n	IS	Fecha	Media	DE	N	IS
Oct-2015	9,38	2,86	94		Ene-2017	2,94	0,85	115	
	18,93	3,91	435	2,82		29,47	2,54	192	15,65
Nov-2015	4,6	1,36	56		Feb-2017	4,28	1,56	26	
	13,58	2,26	163	4,96		30,15	3,51	104	10,21
	22,76	4,77	526	2,61	Mar-2017	5,83	3,49	132	
Dic-2015	18,15	2,32	64			30,5	3,55	165	7,01
	24,61	2,49	95	2,69	Abr-2017	31,02	2,47	56	
Ene-2016	4	2,95	26			May-2017	28	2,41	200
	22,9	3,19	312	6,16	Jun-2017	29,29	2,32	351	
	29,05	1,77	40	2,48	Jul-2017	16	3,14	13	
Feb-2016	4,46	2,26	88			29,39	2,48	301	4,77
	20,83	3,13	277	6,07	Ago-2017	16	3,14	13	
Mar-2016	5,9	2,46	26			29,39	2,48	301	4,77
	25,65	2,77	158	7,55	Oct-2017	16	3,14	13	
Abr-2016	20,14	2,92	138			29,39	2,48	301	4,77
	26,54	2,66	126	2,29	Nov-2017	32,45	2,56	299	
May-2016	20,14	2,92	138			Dic-2017	3,68	2,17	63
	26,54	2,66	126	2,29		24,11	3,4	13	7,34
Jun-2016	20,14	2,92	138			32,84	2,33	204	3,05
	26,54	2,66	126	2,29	Ene-2018	4,94	1,63	58	
Jul-2016	17,28	3,24	78				33,32	3,52	45
	25,14	2,78	187	2,61		39,64	2,15	57	2,23
	37,09	1,63	4	5,42	Feb-2018	4,97	1,52	136	
Ago-2016	23,83	3,81	483			26,2	3,72	13	8,1
	Sep-2016	23,83	3,81	483		36,14	2,15	82	3,39
Oct-2016		24,8	2,82	203		Mar-2018	4,6	1,32	36
	31,31	2,66	8	2,38	36,37		3,05	213	14,54
Nov-2016	26,44	3	87		Abr-2018	4,92	1,95	50	
Dic-2016	26,44	3	87			33,63	2,56	267	12,73
					May-2018	4,92	1,95	50	
				33,63		2,56	267	12,73	

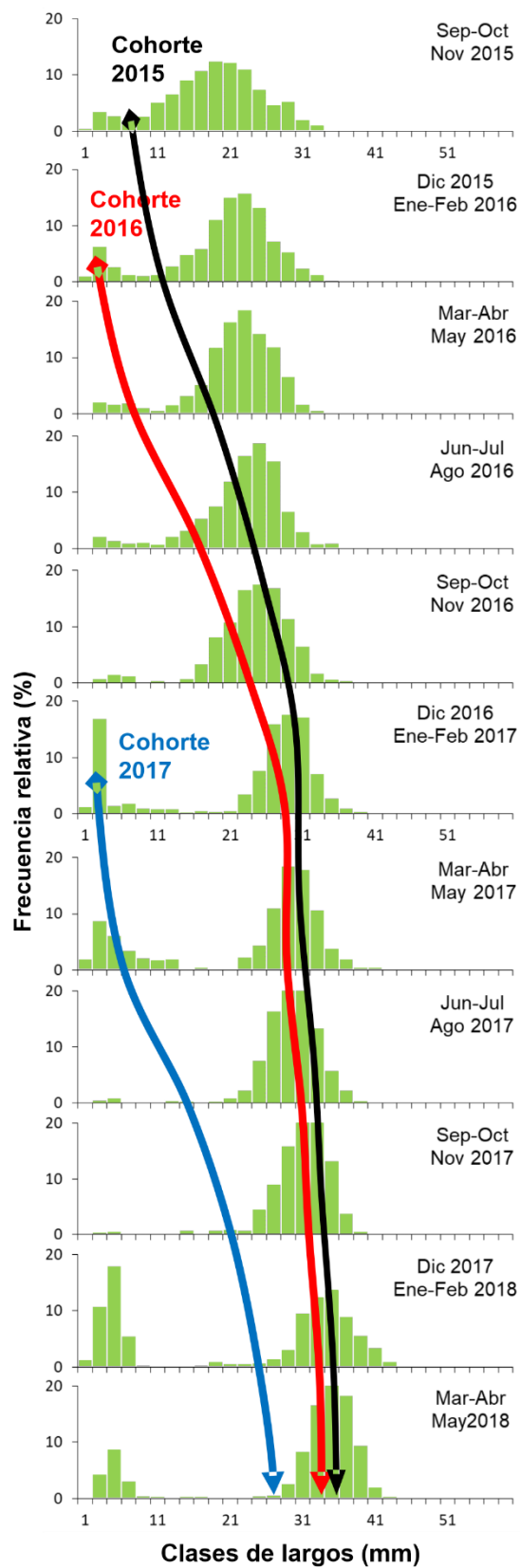


Figura 3.9 | Histogramas de frecuencias de largos (agrupados cada tres meses) de *Darina solenoides* en Playa Belvedere (Chubut) y seguimiento de tres cohortes (flechas).

Los valores de los índices de separación entre las dos componentes modales iniciales indicaron que las identificaciones realizadas son precisas. No obstante, cuando los componentes modales alcanzaban los 20 mm, se solapaban con la/s cohorte/s de mayor tamaño y se dificultaba su identificación.

A partir de los histogramas de distribución de frecuencias de largos mensuales y agrupados cada 3 meses para ambos sitios analizados (Figs. 3.9-3.10), se observó que la época de reclutamiento para la especie variaba de octubre a marzo de cada año, sin embargo, el mes que presenta mayor frecuencia de reclutas (individuos menores a 5 mm) fue febrero. Es por esta razón que se asignó la edad a los individuos de *D. solenoides* teniendo en cuenta que su fecha de reclutamiento para el GSJ es el 1ro de febrero.

2.b.ii. Playa Acina

Se registró el largo total de 3.149 almejas. El rango de largos observado fue de 2,4 a 45,38 mm (Fig. 3.10). La estructura de tamaños de la población presentó una distribución polimodal. A partir del análisis de progresión modal, se detectaron entre dos y cuatro modas mensualmente (Fig. 3.10). En marzo de 2017 se detectaron cuatro cohortes distintas: 5,73 mm (cohorte 2017); 15,41 mm; 27,11 mm (cohorte 2016) y 34,76 mm (cohorte 2015) (Tabla 3.4). Desde entonces fue posible seguir la cohorte 2017 hasta diciembre de 2017. Por otro lado, la cohorte 2016 fue reconocida en las muestras siguientes, aunque su crecimiento fue lento. En junio de 2017 se observaron 3 cohortes, pero sólo la que presentó una moda de 34,34 mm se pudo identificar en los meses siguientes hasta febrero de 2018 donde alcanzó un tamaño promedio de 38,64 mm (Tabla 3.4).

Tabla 3.4 | Componentes modales identificados a partir de la estructura de tamaños (mm) de Playa Acina. DE, Desvío estándar; IS, índice de separación

Fecha	Media	DE	n	IS
Marzo 2017	5,73	2,83	466	
	15,41	3,25	196	3,18
	27,11	2,4	92	4,14
	34,76	2,49	94	3,13
Junio 2017	5	1,35	11	
	29,04	2,39	38	12,86
	34,34	1,87	40	2,49
Julio 2017	11,22	2,35	65	
	30,88	3,1	47	7,21
Agosto 2017	14,38	2,81	44	
	23,1	2,55	31	3,25
Octubre 2017	13,4	2,74	54	
	32,43	2,77	38	6,91
Noviembre 2017	18	2,31	14	
	26,62	2,28	16	3,76
	36,13	2,54	41	3,95
Diciembre 2017	4,02	4,7	145	
	14,86	2,13	25	3,17
	22,96	4,55	28	2,43
	33,75	2,68	22	2,98
	37,84	1,83	31	20,47
Febrero 2018	5,36	1,47	453	
	21,68	2,7	15	7,83
	38,64	3,31	55	5,64
Marzo 2018	6,16	1,62	236	
Abril 2018	8,7	2,46	19	
	15,15	2,01	17	2,89
	25,19	1,85	19	5,2
	36,47	2,28	83	5,46
Mayo 2018	9,4	2,17	41	
	20,86	2,64	9	4,77
	37,68	4,21	59	4,91

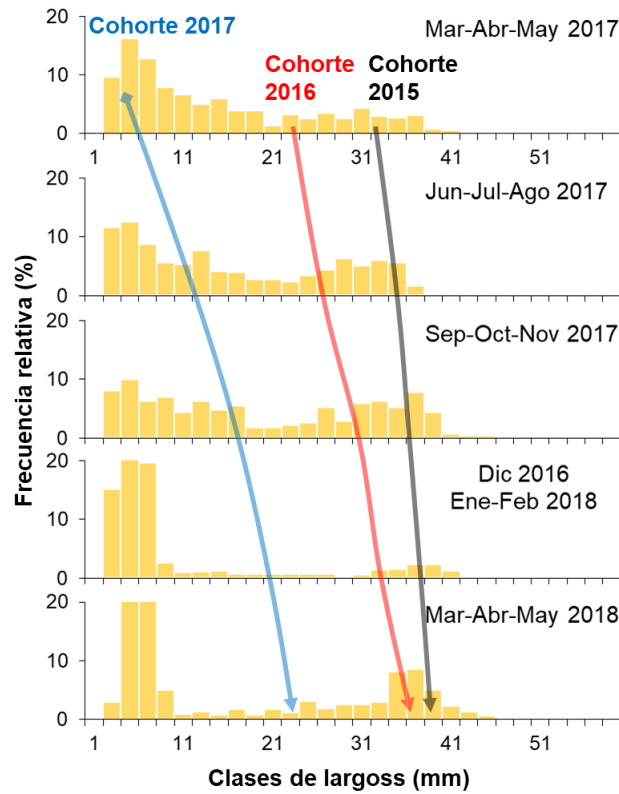


Figura 3.10 | Histogramas de frecuencias de largos agrupados cada tres meses, de *Darina solenoides* en Playa Acina (Santa Cruz) y seguimiento de tres cohortes (flechas).

3. Estimación y comparación de curvas de crecimiento

Los valores calculados no difirieron entre los modelos escogidos (Tabla 3.5). Por esta razón, se eligió el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (MCVB) para describir el crecimiento de *D. solenoides* en la costa central del GSJ (Figs. 3.11-3.12).

Una vez obtenida la edad de cada componente modal se ajustó la ecuación de von Bertalanffy, se estimaron los parámetros de crecimiento de la población, y se graficó la curva de crecimiento para cada playa (Fig. 3.12). Para ello, se seleccionaron y combinaron 3 cohortes (Figs. 3.12 a, b) ya que se logró seguir en el tiempo su desplazamiento por 3 meses como mínimo.

Tabla 3.5 | Parámetros estimados de crecimiento y valores de AIC obtenidos de los modelos ajustados a las observaciones realizadas. MCVB, Modelo de crecimiento de von Bertalanffy. L_{∞} , talla asintótica (mm); k , constante catabólica que representa la velocidad en alcanzar L_{∞} (años⁻¹); t_0 , edad teórica donde $LT_t = 0$ (años); m , parámetro de Richards; AICc, Índice de Akaike corregido

	Playa Belvedere			Playa Acina		
	MCVB	Gomperz	Richards	MCVB	Gomperz	Richards
n	101	101	101	91	91	91
L_{∞}	38,29	36,22	36,18	46,59	42,63	46,59
k	0,85	1,42	1,02	0,48	0,89	0,48
t_0	-0,12	0,41	-0,09	-0,35	0,56	-0,35
m	-	-	1,00	-	-	0,99
AICc	100,93	100,93	100,89	90,94	90,94	90,94

En la prueba de hipótesis de parámetros análogos estimados a partir de la datación de edades, se observó que difieren significativamente todos los parámetros por separados y en conjunto para los individuos de ambas playas analizadas. Sin embargo, los parámetros de crecimiento estimados a partir del análisis de desplazamiento modal en ambas playas no difieren individualmente, ni el conjunto de ellos (Tabla 3.6).

El índice (ϕ') utilizado para comparar las curvas de crecimiento ajustadas no difirió significativamente entre las estimaciones (Tabla 3.6).

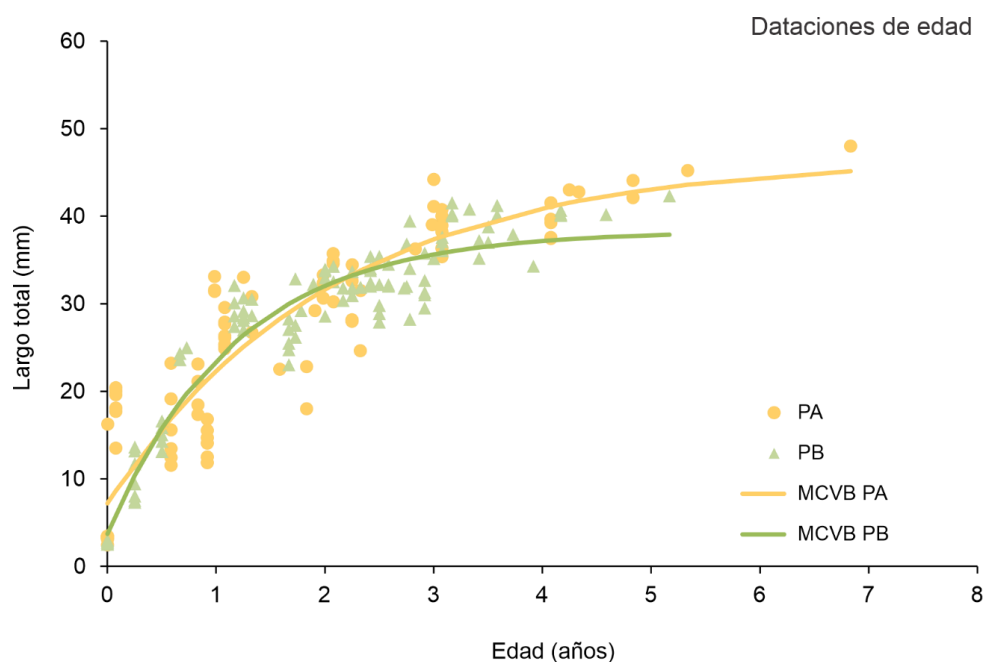


Figura 3.11 | Curvas de crecimiento de von Bertalanffy (MCVB) estimadas a partir de estimaciones de edad para individuos de *Darina solenoides* de Playa Belvedere (PB) y Playa Acina (PA). Los puntos amarillos y los triángulos verdes representan las observaciones de ejemplares de la PA y PB respectivamente.

Tabla 3.6 | Parámetros de crecimiento estimados a partir de diferentes métodos para individuos recolectados en ambos sitios de muestreo. (*) indica diferencias significativas. L_{∞} , largo asíntotico (mm); k , constante catabólica que representa la velocidad en alcanzar L_{∞} (años⁻¹); t_0 , edad teórica donde $L_t = 0$ (años); φ , performance de crecimiento; t_{max} , edad máxima teórica (años)

	Datación de edad		Análisis de progresión modal	
	Playa Belvedere	Playa Acina	Playa Belvedere	Playa Acina
n	101	91	9.023	2.057
Rango de largos (mm)	2,55 – 42,34	2,45 – 48	0,85 – 45,24	2,4 – 45,38
Rango de edades (años)	0 – 5,16	0 – 6,83	0 – 3,33	2,94 – 36,51
L_{∞}	38,29 (*)	46,49 (*)	38,24	42,30
k	0,85 (*)	0,48 (*)	1,01	0,79
t_0	-0,12 (*)	-0,35 (*)	-0,04	-0,01
φ	3,09	3,02	3,17	3,15
t_{max}	5	6,74	3,16	2,8

Tabla 3.7 | Probabilidad calculada en la comparación de parámetros de crecimiento estimados a partir de diferentes métodos para individuos recolectados en Playa Acina (PA) y Playa Belvedere (PB). L_{∞} , talla asintótica (mm); k , constante catabólica que representa la velocidad en alcanzar L_{∞} (años⁻¹); t_0 , edad teórica donde $LT_t = 0$ (años); θ , conjunto de parámetros ($L_{\infty PA}$, k_{PA} , $t_{0PA} = L_{\infty PB}$, k_{PB} , t_{0PB})

	Datación de edad	Análisis de progresión modal
$H_{01} (L_{\infty PA} = L_{\infty PB})$	0,002	0,158
$H_{02} (k_{PA} = k_{PB})$	0,003	0,204
$H_{03} (t_{0PA} = t_{0PB})$	0,006	0,680
$H_{04} (\theta_{PA} = \theta_{PB})$	0,010	0,210
$H_{05} (L_{\infty PA}, k_{PA} = L_{\infty PB}, k_{PB})$	0,009	0,370

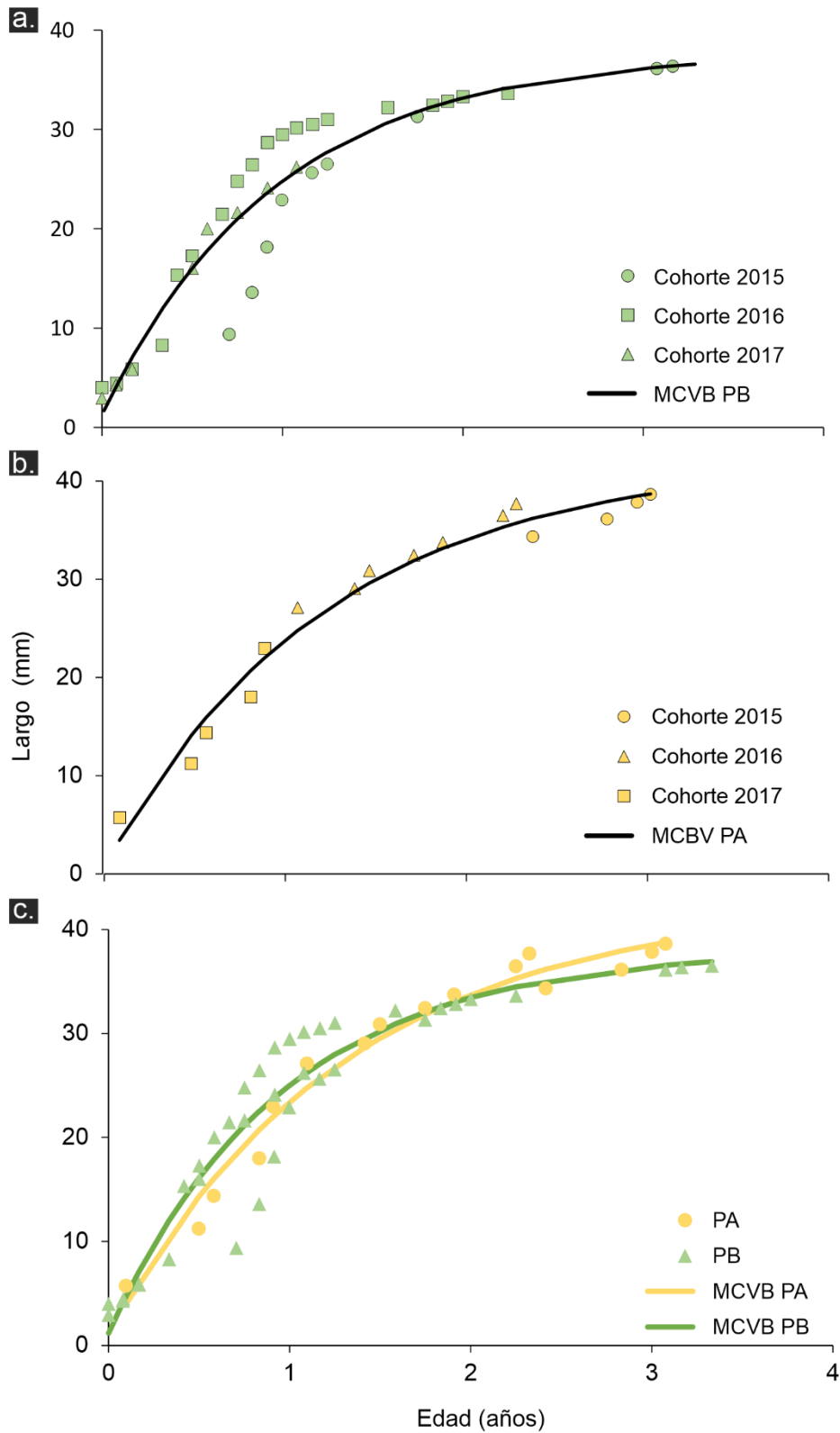


Figura 3.12 | Curvas de crecimiento estimadas a partir de los análisis de progresión modal (APM) según el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (MCVB) para individuos de *Darina solenoides* en: **a.** Playa Belvedere (PB), **b.** Playa Acina (PA), y **c.** ambos sitios. Los círculos, triángulos y cuadrados representan las observaciones puntuales de los individuos.

Discusión

El crecimiento individual, la mortalidad natural y el reclutamiento de una especie son aspectos de importancia para comprender la dinámica de la población, su relevancia ecológica a partir de la relación con las comunidades biológicas asociadas, y su potencialidad como recurso pesquero. Además, los modelos de crecimiento individual estiman parámetros que son insumos necesarios para interpretar otros procesos biológicos de la especie.

Darina solenoides muestra variabilidad en la relación alométrica entre el largo y alto de la valva (isometría y alometría negativa) en los diferentes sitios estudiados. Por un lado, la forma particularmente alargada de la especie podría ayudar a aumentar la velocidad y eficiencia del enterramiento en fondos arenosos (McLachlan *et al.*, 1995; Gaspar *et al.*, 2002; Ocaña y Fernández, 2011). Sin embargo, las diferencias levemente significativas detectadas entre los valores de los coeficientes podrían estar implicando un crecimiento diferencial de las valvas de los organismos entre sitios. Las diferencias entre los coeficientes de alometría para la misma especie en distintos sitios y profundidades, ha sido documentada en otras almejas infaunales como *Donax trunculus*, *Donax striatus* y *Donax denticulatus* (Wade, 1967, 1968; Gaspar *et al.*, 2002). Estas diferencias podrían explicarse por la variación de algunos factores ambientales, tales como la composición y compactación de la matriz arenosa donde habitan los ejemplares como así también de las condiciones hidrodinámicas de cada playa (Signorelli *et al.* 2013). No obstante, como la matriz arenosa entre playas resulta bastante similar, con algunas diferencias sutiles en la homogeneidad de las fracciones granulométricas presentes, se podría pensar que en el caso de *D. solenoides*, lo que podría estar afectando es la densidad presente en cada sitio. Por ejemplo, la gran densidad de almejas que se observan en la PA podría estar generando un crecimiento diferencial entre los individuos de ese sitio respecto de los de PB.

Por otro lado, la alometría sutilmente positiva hallada en la relación Largo-Peso podría deberse a que las almejas se hacen más pesadas al crecer, no sólo por el aumento del grosor de las valvas, sino también por la presencia de arena retenida en las valvas, la cual fue incorporada en momentos de reparación de daños de la superficie, aumentando el peso que podrían presentar los individuos más grandes. Si bien la relación entre el largo y el peso suele variar estacionalmente por la reproducción, a largos más grandes, los ejemplares presentan mayor espacio para el desarrollo y maduración de la gónada, lo que se vería reflejado en un aumento mayor del peso en almejas mayores.

La periodicidad en la formación de los anillos de crecimiento resulta fundamental para realizar inferencias de la edad de los organismos. La validación de la periodicidad en que se marcan los anillos pudo explorarse satisfactoriamente corroborando que *D. solenoides* forma dos anillos por año, uno translúcido y otro opaco. Durante el verano, las almejas marcan el anillo translúcido, el cual resulta ser bastante angosto, mientras que, el resto del año, se observa la formación de la banda opaca más amplia y de crecimiento lento. Lewis y Cerrato (1997) relacionaron el grado de transparencia que presentan los anillos con la tasa metabólica del animal y la fluctuación de las variables ambientales involucradas en el crecimiento. La temperatura parece influenciar no sólo la velocidad del crecimiento sino también la marcación de los anillos (Cerrato, 2000). Por ejemplo, cambios bruscos de temperatura pueden generar una zona translúcida en una banda opaca o viceversa, como así también incrementos más notorios al iniciar la formación de otro anillo (Lewis y Cerrato, 1997). Estas particularidades, se observan en la porción externa de las valvas de *D. solenoides*, entre el límite que se encuentra al final del anillo translúcido y el inicio de la banda opaca (Fig. 3.6 b) y podría estar asociado al cambio de temperatura registrado a comienzos del otoño. Fiori y Morsan (2004) observaron que la almeja amarilla *Amarillodesma mactroides* marca los anillos con el mismo patrón estacional que el descrito para *D. solenoides*. Estas almejas

comparten la particularidad de que habitan intermareales arenosos, y algunos autores han señalado la existencia de una clara correspondencia entre el crecimiento de almejas intermareales y el ciclo de mareas semidiurnas (Richardson, 1988; Cerrato *et al.*, 1991; Cerrato, 2000). Estos patrones podrían responder al estrés causado por soportar las diferencias de temperatura y humedad entre periodos de inmersión en momentos de marea alta y periodos de desecación debido a la marea baja.

Darina solenoides crece poco pero rápido, desde fines de noviembre y hasta la mitad del verano. Este período coincide con el momento en el cual los individuos se encuentran madurando sexualmente y evacuando las gametas al medio (Fig. 3.13). Madurar totalmente las gametas y crecer, le demanda a la almeja mucha energía que debe ser costeadada de alguna forma. En principio, se podría suponer que la especie estaría aprovechando al máximo el segundo *bloom* fitoplanctónico que se presenta en la zona durante el verano, y así obtener el alimento necesario para afrontar ese gasto energético. Además, al encontrarse en periodos de temperaturas elevadas (tanto en el agua como en el sustrato), también es probable que el metabolismo de la especie se acelere y obtenga la energía más rápidamente que en el resto del año.

El período de crecimiento mayor, pero más lento, ocurre durante los meses de menor temperatura (marzo a noviembre). Rubo *et al.* (2018) al explorar el crecimiento de *Ameghinomya antiqua* en la costa central del GSJ sugieren que la formación de las valvas está fuertemente influenciada por la disponibilidad de fitoplancton, ya que el principal incremento anual se produce en primavera y a principios de verano donde la producción primaria es máxima. A su vez, observaron que *A. antiqua* también tiene baja tasa de crecimiento en invierno (mayo y junio), cuando la abundancia de fitoplancton es baja. Por esta razón, los Rubo *et al.* (2018) sugieren que la especie recurriría a la ingesta de materia orgánica en suspensión que está disponible gracias al transporte de sedimentos desde el continente por medio del viento que predominan de Oeste a Este, y al efecto de las mareas. En este sentido, en coincidencia con lo

observado por estos autores, *D. solenoides* marca el anillo translúcido durante el pico fitoplanctónico mientras que, en periodos con reducción de la producción primaria, se observa el incremento lento de la banda opaca. Según lo expresado por otros autores, la transparencia de la valva refleja la tasa metabólica, mientras que el ancho de los incrementos es una medida integrada de la actividad metabólica y el periodo de inmersión (Lewis y Cerrato, 1997). No obstante, futuros estudios deberían realizarse con el objeto de relacionar variables ambientales que pudieran afectar de forma directa o indirecta la formación de los anillos de esta especie.

La corroboración de las lecturas tanto internas como externas de las valvas de *D. solenoides*, establecen que estas estructuras son confiables para asignar la edad en las almejas y sólo un pequeño porcentaje de éstas fueron descartadas por ser irreproducibles. Algunos autores demostraron que no existe un valor establecido de coeficiente de variación (CV) aceptable, ya que éste varía en función de la longevidad de los organismos (Fiori, 2002; Kim *et al.*, 2016). No obstante, Laine *et al.* (1991) definieron un CV del 5 % como límite aceptable de precisión para la lectura de edades de especies de vida corta (con hasta 10 clases de edad). Muchos autores utilizan un CV menor a 7,6 %, el cual corresponde a un porcentaje de error medio (APE) de 5,5 %, sin embargo, los resultados del presente estudio expresan valores ligeramente superiores (APE= 7,11 %; CV= 10,06) (Laine *et al.* 1991; Fiori, 2002; Kim *et al.*, 2016)

Figura 3.13 | Resumen de los procesos que realiza *D. solenoides* durante cada estación.

El crecimiento individual presentó diferencias en función del sitio. Las edades observadas en ambas playas fueron sutilmente diferentes, ya que en la PA se registraron individuos un año más grande que en la PB. No obstante, en ambos sitios, los individuos de *D. solenoides* crecen rápidamente durante los primeros dos años y luego disminuyen el ritmo de crecimiento hasta llegar a tallas asintóticas de 38,29 mm y 46,49 mm en PB y PA, respectivamente. En principio, es importante destacar que la distancia entre sitios es corta, y si bien no existe variación significativa en la temperatura, la dinámica costera de cada playa podría generar estas diferencias. Las mismas pueden originarse en aspectos tales como características microambientales o de densidad (ver Tabla 4.5, Cap. IV) que pueden generar cambios a escala local en el crecimiento, ya que éste es denso-dependiente a valores altos de densidad (Seed, 1980; Pappalardo, 2004; Rupp *et al.*, 2004). Como la talla asintótica está estrechamente ligada a la competencia intraespecífica (Beverton y Holt, 1957; Lorenzen y Enberg,

2002), algunos autores han demostrado en condiciones experimentales de laboratorio que altas densidades influyen negativamente la disponibilidad de alimento, provocando una disminución en la tasa de crecimiento (Jensen, 1993; Lorensen, 1996). Por otro lado, los estudios histológicos realizados en el Capítulo II, demostraron que en PA existe una prevalencia mayor de almejas castradas las cuales, a su vez, podrían presentar largos más grandes. En este sentido, algunos autores han citado esta condición para otros bivalvos esterilizados (Lasiak, 1989; Lienqueo Curiqueo, 2008) ya que, al no destinar energía para la gametogénesis, utilizarían toda la energía acumulada para el crecimiento somático (Coeh y Bishop, 2015; Pandian, 2017). Incluso hay evidencia de que los parásitos tremátodos pueden restablecer fisiológicamente el crecimiento somático de caracoles completamente maduros que en condiciones normales habrían cesado el crecimiento (Miura *et al.*, 2007). Por otro lado, la cantidad de ejemplares de entre 1 y 3 años de la PB empleados para el ajuste del modelo, podrían estar afectando la estimación de la talla asintótica en este sitio.

En la almeja *D. solenoides*, la incorporación de nuevos individuos a la población ocurre principalmente en el verano y se extiende hasta principios del otoño, coincidiendo con el periodo de evacuación de gametas reportado (verano; Capítulo II). Aunque el reclutamiento de esta especie fue sostenido en los años estudiados, el análisis de los histogramas mensuales sugiere una elevada mortalidad de los juveniles, luego del asentamiento. Durante el periodo de estudio, en ambas playas se observa escasa cantidad de individuos de largos comprendidos entre 5 y 20 mm en los meses posteriores al reclutamiento. La desaparición de esas clases de largos podría ser atribuida al intenso consumo de esta especie por parte de aves playeras como el ostrero común (*Haematopus leucopodus*), la gaviota cocinera (*Larus dominicanus*) y el playero rojizo (*Calidris canutus rufa*), las cuales seleccionan almejas de esas longitudes como ítem alimenticio de preferencia (Bertelloti *et al.*, 2003; Hernández *et al.*, 2004, 2008; Ferrari *et al.*, 2015; Leiva, 2015; Musmeci *et al.*, 2015). En particular, no se ha

descrito la selección de tamaños por parte de las aves involucradas en los sitios de estudio, en otros sitios, coinciden con el rango de longitudes que exhibe mayores mortalidades.

Durante todo el período de estudio se detectaron entre una y cuatro componentes modales en ambos sitios, coincidiendo con lo señalado por Pagnoni (1997) y Lizarralde *et al.* (2018). El crecimiento individual de la almeja ha sido analizado anteriormente con el método de desplazamiento modal en otras dos localidades de su distribución, pero en esta oportunidad resultó dificultoso el seguimiento de las componentes modales detectadas, a pesar de contar con muestras secuenciales durante 2 años y medio. Cuando las almejas alcanzan los 25 mm de longitud, se comienza a observar un solapamiento de las clases modales propio de especies que crecen lentamente a partir de su segundo año de vida (Fiori, 2002) y no presentan un evento puntual de reclutamiento. Particularmente, al observar los histogramas resultantes de la distribución de frecuencias de largos para el año analizado en PA, no se detecta el desplazamiento de las modas de manera clara como en aquellos de PB. A pesar de esto, se logró ajustar el modelo de crecimiento gracias a la identificación y el seguimiento de tres cohortes en cada uno de los sitios. Sin embargo, se puede observar la variabilidad en el crecimiento de las cohortes utilizadas para el ajuste de crecimiento. Esta variabilidad anual del crecimiento de las cohortes (Figs. 3.12 a, b) podría estar dada no sólo por la diferencia en la época de reclutamiento de los individuos sino también por las condiciones ambientales disponibles al momento del crecimiento de cada conjunto etario. La estimación del modelo de crecimiento con más de una cohorte produce ajustes matemáticos que contienen mucha variabilidad y, en consecuencia, al comparar formalmente los parámetros de crecimiento, no se encuentran diferencias significativas entre playas. Esto puede estar relacionado con diferencias en las condiciones en las que las cohortes han crecido, como con el método utilizado para las estimaciones de parámetros.

Para la población del estuario de Río Gallegos (RG), Lizarralde *et al.* (2018) determinaron parámetros de crecimiento distintos a los calculados en el presente estudio. En particular, la talla asintótica es mayor a la que se presentan los individuos del GSJ. Mientras que con la constante catabólica ocurre a la inversa; en el golfo los individuos llegarían más rápido al L_{∞} . Las diferencias latitudinales y de temperatura expuestas en los sitios mencionados, podrían explicar la variación en los parámetros de crecimiento establecidos. Sin embargo, el índice de crecimiento ϕ' (Pauly y Munro, 1984) resulta similar al establecido para el estuario de RG ($\phi' = 3,08$, Lizarralde *et al.*, 2018) como para las poblaciones de *D. solenoides* del centro del GSJ ($\sim 3,10$). Por esta razón, se podría concluir que las poblaciones analizadas hasta la actualidad presentan un crecimiento similar. Las almejas de la familia Mactridae exhiben índices de crecimiento entre 2,8 y 3,93 (Tabla 3.8) y las poblaciones analizadas de *D. solenoides* se encuentran dentro de dicho rango.

La esperanza de vida de *D. solenoides* resulta menor que la estimada para RG (4,2 años; Lizarralde *et al.*, 2018) utilizando el análisis de progresión modal (PA: 2,80 años; PB: 3,16 años). No obstante, a partir de la datación de edad se obtuvo una esperanza de vida mayor (PA: 6,74 años; PB: 5 años) que resulta similar a la longevidad detectada para otras almejas intermareales de la costa Atlántica (*D. hanleyanus*: entre 5 y 6 años, Herrmann *et al.*, 2009 c; *A. mactroides*: entre 3 y 8 años, Defeo *et al.*, 1992 a, b; Fiori y Morsan, 2004).

Tabla 3.8 | Índices de crecimiento estimados para especies pertenecientes a la familia Mactridae.
DE: Datación de Edad; APM: Análisis de Progresión Modal

Especie	Localidad	ϕ'	Método	Cita
<i>Darina solenoides</i>	Playa Belvedere, Argentina	3,09	DE	Presente estudio
	Playa Belvedere, Argentina	3,17	APM	Presente estudio
	Playa Acina, Argentina	3,02	DE	Presente estudio
	Playa Acina, Argentina	3,15	APM	Presente estudio
	Estuario de Río Gallegos	3,08	APM	Lizarralde <i>et al.</i> , 2018
	<i>Mactra murchisoni</i>	Bahía Cloudy, Nueva Zelanda (NZ)	3,64	APM
<i>Mactra chinensis</i>	Busan, Corea del Sur		DE	Kim <i>et al.</i> , 2016
<i>Mactra discors</i>	Bahía Cloudy, NZ	3,27	APM	Cranfield <i>et al.</i> , 1996
<i>Mulinia edulis</i>	Estrecho de Magallanes, Chile	2,80	DE	Urban y Tesch, 1996
<i>Spisula solidissima</i>	Delmarva, USA	3,67	DE	Weinberg y Hersell, 1996
	New Jersey, USA	3,76	DE	Weinberg y Hersell, 1996
<i>Spisula sachalinensis</i>	Isla Grande, USA	3,81	DE	Weinberg y Hersell, 1996
	Nueva Inglaterra, USA	3,93	DE	Weinberg y Hersell, 1996
<i>Spisula solidissima similis</i>	Georgia, USA	3,62	DE	Walker y Hafferman, 1994
	Florida, USA	3,83	DE	Walker y Hafferman, 1994
<i>Spisula polynyma</i>	Estrecho de Bering, Alaska, USA	3,37	DE	Hughes y Bourne, 1981
<i>Siliqua aequilatera</i>	Bahía Cloudy, NZ	3,56	APM	Cranfield <i>et al.</i> 1996

Este estudio provee información para comprender, en primera instancia, aspectos del crecimiento de *Darina solenoides*, como así también las características necesarias para estudiar particularidades de la dinámica de sus poblaciones en sistemas de playas arenosas. La datación de edad realizada, junto al seguimiento de la población durante dos años y medio, establecen resultados que coinciden con la estimación citada para la especie en otro punto de su distribución. Es una especie que marca dos anillos por año, crece rápidamente durante los primeros dos años de vida y luego disminuye su tasa de crecimiento conforme llega al largo máximo, el cual varía en función del sitio analizado.

CAPÍTULO IV

Distribución espacial y demografía



Capítulo IV: Distribución espacial y demografía

Introducción

Los patrones espaciales de las poblaciones se definen como la relación de dependencia espacial existente entre los valores que toma una variable biótica (como por ejemplo densidad o biomasa) en distintas localidades. Esta variable puede exhibir, de forma general, cuatro patrones espaciales diferentes: agregado, uniforme, en gradiente o aleatorio (Maestre y Escudero, 2008). Bajo las premisas de que 1) todos los sectores del espacio tienen la misma probabilidad de ser ocupados por un organismo, y que 2) la presencia de un individuo en un cierto punto en el espacio no afecta la ubicación de otro individuo, es que podemos definir los mencionados patrones espaciales en función su aceptación o rechazo. En la distribución al azar, ambas premisas son válidas, no obstante, algunos autores han establecido que rara vez la distribución de los organismos en la naturaleza es aleatoria o uniforme (Maestre y Escudero, 2008). Por otro lado, la distribución homogénea, también valida el primer supuesto, pero invalida el segundo, alegando que la presencia de un individuo afectaría a otro, bajo la presunción de interacciones intraespecíficas negativas, como por ejemplo la competencia por el espacio y/o alimento. La distribución de organismos en gradiente es una forma particular del patrón agregado (Maestre y Quero, 2008). Este último, rechaza ambas suposiciones, ya que, en la naturaleza, existen zonas óptimas de supervivencia y establecimiento de una especie. Si bien el espacio ofrece la posibilidad de ser ocupado por todos los organismos, éstos requieren conformar grupos a los fines de satisfacer interacciones intraespecíficas positivas, como por ejemplo la reproducción y la protección (Azouzi *et al.*, 2002; Gosling, 2015).

A nivel poblacional, la posición relativa de los individuos con respecto a los otros tiene un efecto importante sobre la abundancia (Smith y Smith, 2007), y esto se debe a que presentan autocorrelación, es decir, que los organismos no son independientes entre ellos. Los mecanismos responsables de que una especie exhiba autocorrelación espacial son diversos (Morsan, 2003; Defeo y McLachlan, 2005). Entre ellos podemos encontrar tanto procesos inherentes como ajenos a la población bajo estudio. Dentro de los primeros los que se destacan son: la dispersión, la supervivencia, la agregación reproductiva y la competencia intraespecífica (Peterson, 1982; Hall, 1983; Elmgren *et al.*, 1986; André y Rosenberg, 1991; Peck y Bullough, 1993; Cole *et al.*, 2000; Defeo y Rueda, 2002; Defeo y McLachlan, 2005), mientras que las relaciones interespecíficas positivas o negativas (Cummings *et al.*, 1996; Defeo, 1996; Huxham y Richards, 2003; Beal *et al.*, 2018) y los factores ambientales que diferencian zonas habitables de no habitables (Gimenez y Yannicelli, 2000; Azouzi *et al.*, 2002; Laudien *et al.*, 2002; Morsan, 2003; Kraan, 2010) forman parte del segundo grupo.

Los métodos geoestadísticos han resultado ser una herramienta valiosa para estudiar los patrones espaciales de poblaciones de bivalvos bentónicos. Sin embargo, el modelado de la distribución espacial de poblaciones de bivalvos infaunales, ha sido escasamente desarrollado en la costa argentina (Lasta *et al.*, 2001; Morsan, 2003; Morsan *et al.*, 2011; Liuzzi *et al.*, 2016, Carcedo *et al.*, 2018). Carcedo *et al.* (2018) realizaron un estudio en una playa de arena situada frente a Monte Hermoso, Argentina y describieron cómo los cambios en la abundancia y zonación de *Amarillodesma mactroides* modificaban la abundancia del resto de la comunidad infaunal del sitio. Además, las fluctuaciones en la abundancia de la almeja *A. mactroides* conducirían al declive de especies como el camarón *Audacallichirus mirim* y el cangrejo *Austinixa patagoniensis*, un comensal que viven en las galerías infaunales construidas por *A. mirim* (Carcedo *et al.*, 2018).

Las poblaciones de *Darina solenoides* estudiadas han permitido examinar algunos factores bióticos como abióticos que regulan la distribución vertical o zonación de la especie en playas arenosas de Patagonia argentina. Los factores abióticos involucrados son la granulometría del sedimento, directamente vinculada a la altura intermareal, la temperatura y el agua retenida en el sustrato (Marraco, 1997; Pagnoni, 1997; Oviedo, 2007; Bala, 2008). En este sentido, la posición que ocupa la especie en el intermareal varía en función de las localidades analizadas, ya que, si bien tiene la capacidad de ocupar todo el intermareal, se han observado óptimos de abundancia en distintos sectores de la playa según el sitio bajo estudio. Por ejemplo, en playas del Golfo San Jorge (GSJ) las densidades máximas de *D. solenoides* tienen lugar por sobre los 3 m de altura respecto al plano de reducción local (hPRL) (Marraco, 1997), mientras que en el intermareal del Golfo San José (GSJo) la especie se distribuye entre la zona inferior y superior del mesolitoral (Pagnoni, 1997; Oviedo, 2007; Musmeci *et al.*, 2013), presentando sus densidades máximas ($> 2.000 \text{ ind.m}^{-2}$) por sobre los 5 m de hPRL (Pagnoni, 1997; Oviedo, 2007).

Se ha observado que factores tales como el tamaño de las almejas o la competencia intraespecífica inciden en la distribución espacial de la población. Según estudios previos, los individuos más pequeños ($< 10 \text{ mm}$) se distribuyeron principalmente en el mesolitoral superior de la Playa Fracasso, GSJo, mientras que las almejas de largos mayores ocuparon el sector próximo al mesolitoral medio (Pagnoni, 1997; Oviedo, 2007; Bala, 2008; Musmeci *et al.*, 2013). Esto podría estar indicando una posible segregación espacial de las distintas clases etarias, por lo que analizar la distribución espacial de las mismas en el GSJ no sólo brindaría información útil para revelar los patrones de organización espacial de la población en su totalidad, sino que también permitiría inferir otros procesos que afectan la dinámica de las poblaciones de *D. solenoides*, como el reclutamiento.

Objetivos específicos:

- Caracterizar los sitios de estudio y describir las variables abióticas (altura intermareal, % de materia orgánica, % de agua retenida en sedimento, profundidad de capa anóxica, *Phi* y % de gravas, arenas, limos y arcillas) que puedan ser condicionantes de la distribución espacial de *Darina solenoides* Playa Belvedere y Playa Acina, Golfo San Jorge.
- Modelar la distribución espacial de la abundancia (densidad y biomasa) de almejas.
- Analizar la estructura de largos de *D. solenoides* en las playas analizadas.
- Examinar y describir la segregación espacial de los componentes de la población (reclutas, juveniles y adultos) en ambos sitios de estudio, y explorar la relación con las variables ambientales analizadas.

Materiales y métodos

1. Diseño de muestreo

Se relevaron dos playas de arena del Golfo San Jorge: Playa Belvedere (PB) y Playa Acina (PA). La primera fue relevada durante el 4 de marzo de 2017, mientras que la segunda fue muestreada durante dos días, 5 y 6 de marzo de 2017. En ambos sitios, se realizó un muestreo regular con transectas perpendiculares a la línea de costa, separadas entre si cada 100 m. En cada una de ellas se establecieron estaciones de muestreo cada 30 m. La cantidad de transectas y estaciones de muestreo se estableció en función de las dimensiones del intermareal. En PB se realizaron un total de 94 estaciones de muestreo distribuidas en 10 transectas (Fig. 4.1 a), mientras que en PA, se relevaron 155 estaciones en 14 transectas (Fig. 4.1 b).

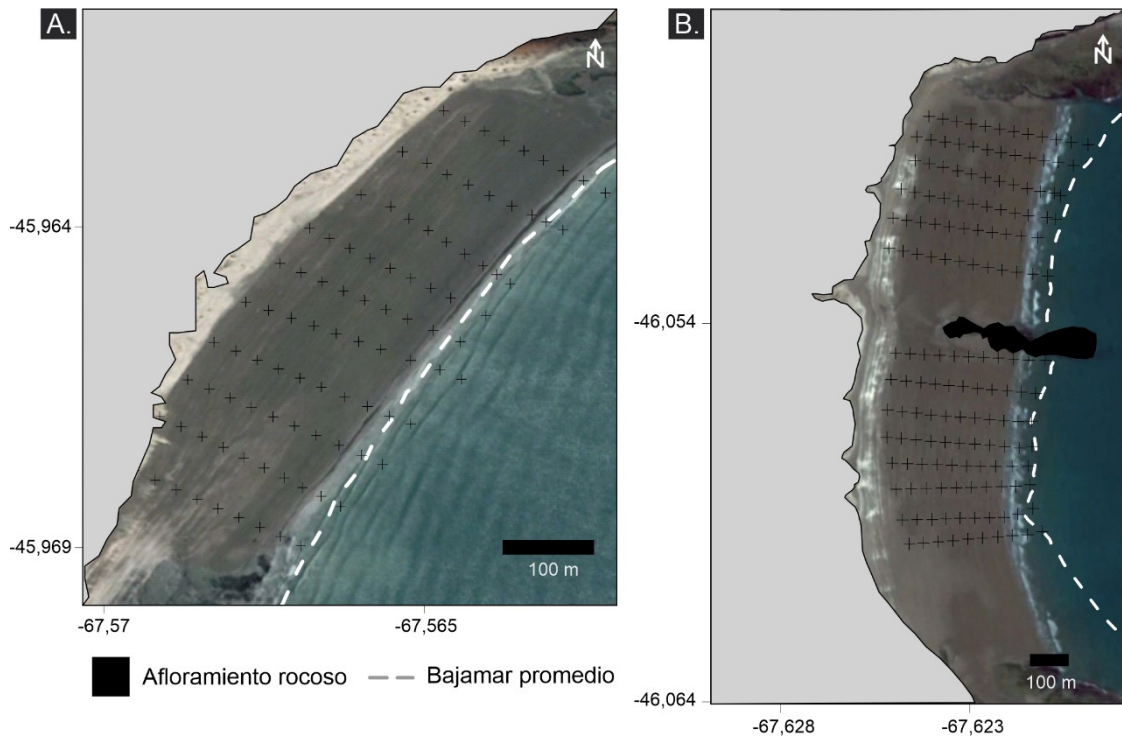


Figura 4.1 | Estaciones de muestreo (cruces) relevadas en: **a.** Playa Belvedere y **b.** Playa Acina.

El muestreo de cada playa se inició con marea alta y se asignó un grupo de dos o tres personas para el relevamiento completo de una transecta, cuyo inicio fue visualmente marcado con una bandera (Fig. 4.2 a). Las estaciones se establecieron a partir del inicio a la distancia prefijada de 30 m acompañando el descenso de la marea (Fig. 4.2 b), registrando la hora y efectuando la colecta de la muestra biológica.

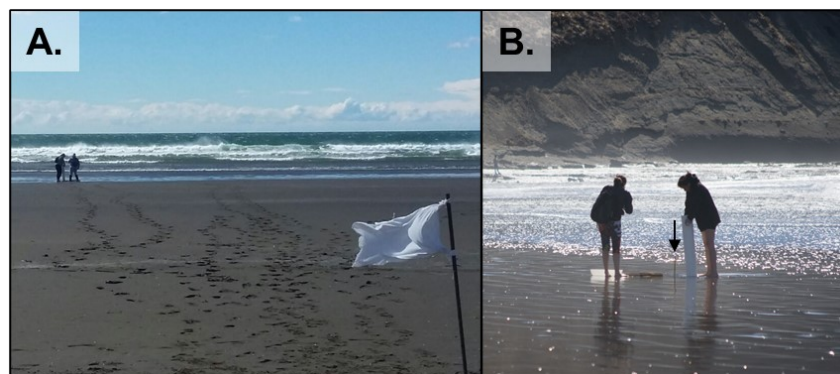


Figura 4.2 | Elementos de muestreo: **a.** Bandera para establecer la transecta y **b.** estaca para marcar la estación de muestreo (flecha).

En cada estación se colectó una muestra biológica y se registró la altura intermareal empleando tablas de marea (Servicio de Hidrografía Naval, Puerto de

Comodoro Rivadavia). La unidad muestral constó de un volumen de arena (16 cm de diámetro y 15 cm de profundidad; Fig. 4.3 a) extraída con un sacabocado o “*corer*” (Fig. 4.3 b). Como todas las muestras fueron tomadas a 15 cm de profundidad, se empleará una medida de superficie (m^2) para los cálculos de densidad y biomasa. La arena fue tamizada *in situ* empleando un tamiz de 1 mm de abertura de malla (Fig. 4.3 c), y todo el material biológico colectado fue conservado en una solución de formol salino al 5% (95% de agua de mar y 5% de formol).

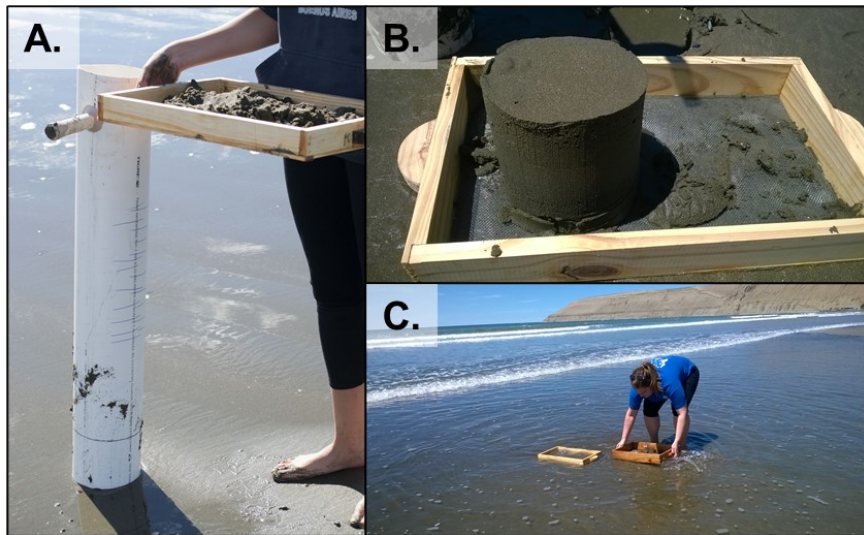


Figura 4.3 | Procedimiento de muestreo: **a.** Sacabocado o “*corer*”, **b.** porción de arena extraída, y **c.** tamizado *in situ*.

Para determinar variables ambientales (% de materia orgánica, % de agua retenida en sedimento, profundidad de la capa anóxica y variables granulométricas) se seleccionaron 5 y 7 transectas en PB y PA, respectivamente. Se relevaron un total de 95 estaciones de muestreo con variables ambientales entre ambas playas: 35 en PB y 60 en PA. Durante la bajamar, en las 95 estaciones mencionadas, se colectaron dos muestras complementarias de sedimento, una para la determinación del porcentaje de materia orgánica y otra para analizar la granulometría y estimar el porcentaje de agua retenida en sedimento. La primera muestra de sedimento se colectó con una jeringa

de 20 ml de capacidad, la cual fue incorporada en el sustrato hasta ~7 cm de profundidad. Luego fue etiquetada y conservada en frío en un recipiente hermético y mantenidos en oscuridad hasta su traslado al laboratorio, donde se empleó para cuantificar la cantidad de materia orgánica presente. La segunda muestra de sedimento se utilizó para analizar la granulometría, y se recolectó con un “*corer*” o sacabocados (de 20 cm de profundidad y 3,5 cm de ancho), luego fue etiquetada y conservada en freezer hasta su procesamiento.

Al mismo tiempo, se registró la temperatura del sustrato en °C con termómetro digital y la profundidad de la capa anóxica. Esta última fue medida con regla en centímetros y el criterio utilizado fue el cambio de coloración de la arena hacia tonalidades marrones más oscuras o negruzcas (Fig. 4.4).

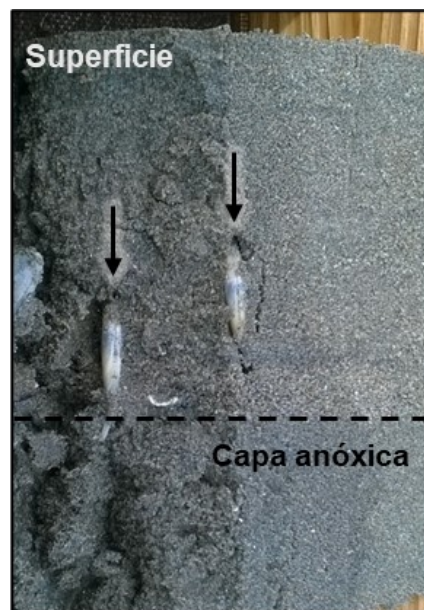


Figura 4.4 | Corte sagital de una porción de arena extraída con corer, donde se puede observar la diferencia de coloración que adopta la capa anóxica. Las flechas verticales muestran el sentido de enterramiento de las almejas.

2. Procesamiento de las muestras

2.a. Muestras biológicas

Las almejas presentes en las muestras biológicas se separaron del resto de conchillas y otros organismos, fueron contabilizados y se registraron las siguientes

medidas morfométricas con calibre digital ($\pm 0,01$ mm) y gravimétricas con balanza analítica ($\pm 0,0001$ g):

- Largo total (L)
- Alto total (A)
- Peso total (P): peso de la almeja húmeda con valvas incluidas.

2.b. Materia orgánica

El sedimento recolectado para materia orgánica (MO) se conservó en recipientes herméticos a -18 °C hasta su posterior procesamiento. Luego de descongelar las muestras, se secaron a 100 °C durante 48 h y se utilizó 5 g como submuestra. Ésta se colocó en crisoles, previamente pesados en balanza analítica ($\pm 0,0001$ g), y se calcinó en mufla a 550 °C durante 3 h. Considerando que el peso inicial corresponde al peso seco y el final al peso de las cenizas, se calculó la fracción de la muestra que se calcinó para conocer el porcentaje de materia orgánica presente en cada muestra utilizando la siguiente fórmula:

$$\%MO = \frac{(PS - PC)}{PS} \times 100$$

donde PS es el peso seco y PC es el peso de cenizas, ambos medidos en gramos.

2.c. Agua retenida en sedimento

El sedimento recolectado y conservado a -18 °C fue descongelado y deshidratado en estufa durante 48 h a 80 °C. Se registró con balanza analítica ($\pm 0,0001$ g) el peso previo y posterior a la deshidratación. De ese modo, se calculó por medio de la diferencia de pesos el porcentaje de agua retenida en el sedimento (%ARS), según la siguiente ecuación:

$$\%ARS = \frac{PS \times 100 \%}{PH}$$

donde PS es el peso seco y PH es el peso húmedo.

2.d. Granulometría

Las muestras de sedimentos deshidratadas que fueron utilizadas para estimar el %ARS, se reutilizaron para efectuar un análisis granulométrico, con el fin de obtener información del *Phi* medio del sustrato, y los porcentajes de gravas, arenas, limos y arcillas presentes. Mediante el empleo de una tamizadora mecánica (la cual está compuesta por una plataforma vibratoria y una serie de tamices, Fig. 4.5). Se separaron las fracciones granulométricas de cada muestra de sedimento y con el fin de unificar el protocolo empleado se tamizó cada muestra durante 10 minutos. La serie de tamices utilizada fue la siguiente: 3,35 – 1,7 – 0,85 – 0,425 – 0,25 – 0,125 – 0,063 – 0,045 mm (valores correspondientes a la abertura de malla). Se registró el peso con balanza analítica (± 0.0001 g) de las fracciones de arenas retenidas en cada tamiz y esa información fue introducida en el software “GRADISTAT” versión 8.



Figura 4.5 | Ejemplo de tamizadora mecánica con tamices.

3. Análisis de datos

3.a. Información biológica:

Se calculó la densidad (ind.m⁻²) y biomasa total (g.m⁻²) por muestra y categorizadas por tamaños en cada muestra:

- Reclutas: individuos menores o iguales a 5 mm.
- Juveniles: individuos mayores a 5 mm y menores a 20 mm.
- Adultos: individuos mayores o iguales a 20 mm.

Para el análisis de la estructura espacial de la biomasa y densidad (total y discriminada por largo) para cada playa, se construyeron variogramas experimentales según la función:

$$\hat{\gamma}(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} \{z(x_i) - z(x_i + h)\}^2$$

donde, $\hat{\gamma}(h)$ es la semivarianza para todas las muestras localizadas en el espacio separado por el intervalo de distancia h , $z(x_i)$ y $z(x_i + h)$ son los valores de la variable observados en los puntos de muestreo x_i y $x_i + h$ respectivamente, h es la separación entre puntos de muestreo y $N(h)$ es el número total de pares de muestras separados por un intervalo de distancia h (Gallardo y Maestre, 2008). El variograma es la herramienta estadística primordial que expresa la correlación espacial entre los valores muestreados. Básicamente es la media de los cuadrados de las diferencias entre pares de muestras separados por la distancia “ h ”.

Al analizar de forma exploratoria las variables involucradas (densidad y biomasa) se detectó que la variación espacial difirió en distintas direcciones del espacio. En consecuencia, se estimaron variogramas anisotrópicos para cada set de datos en dos direcciones distintas, paralela y perpendicular al sentido de mayor variación de cada variable. Para la construcción de los variogramas anisotrópicos, se utilizó un ángulo de tolerancia de 45° con el objetivo de utilizar todos los puntos en el espacio (muestras) en el primer y segundo variograma direccional.

El variograma por sí mismo brinda información del comportamiento espacial de la variable (Gallardo y Maestre, 2008; Dale y Fortin 2014). No obstante, resulta necesario ajustar un modelo matemático para generalizar el comportamiento de dicha variable en distancias no muestreadas, permitiendo de ese modo, estimar parámetros necesarios para la interpolación geoestadística futura. A partir del método de mínimos cuadrados, se ajustó el modelo esférico, ya que es uno de los modelos previamente utilizados (Hall, 1983; Morsan, 2003). La función del modelo esférico es la siguiente:

$$\gamma(h) = C_0 + C \left\{ \frac{3h}{2a} - \frac{1}{2} \left(\frac{h^3}{a^3} \right) \right\}$$

donde, $\gamma(h)$ es la semivarianza, C_0 es el “*nugget*” o “efecto pepita”, C es la varianza estructural, h es la distancia y a es el rango (Fortin y Dale, 2005). El primer parámetro (C_0) es la varianza no explicada por el modelo, mientras que C es la covarianza que presenta la variable en el espacio. La suma de estos dos parámetros ($C_0 + C$) resulta en el “*sill*” o “meseta” y es el valor en el cual la función tiende a una asíntota, es decir, donde la covarianza tiende a cero y no existe correlación espacial entre las muestras. Este modelo tiene un comportamiento lineal a distancias de separación pequeñas cerca del origen, pero tiende a una asíntota a mayores distancias y alcanza el *sill* en la distancia a . Este último, se denomina rango (a) y se define como el valor que adopta h desde el origen de la función hasta el inicio de la meseta o *sill*. Este parámetro, indica el tamaño del parche que adopta la variable analizada y, por lo tanto, la distancia a partir de la cual las muestras son espacialmente independientes unas de otras (Gallardo y Maestre, 2008). Las dimensiones de los parches se determinaron a partir de los rangos obtenidos en los modelos esféricos ajustados, los cuales fueron calculados en grados y convertidos a metros empleando las siguientes relaciones: 1° de latitud equivale a 111,32 km, mientras que 1° de longitud regional equivale a 77,5 km.

A partir de los parámetros obtenidos de los modelos esféricos de cada variograma teórico en distintas direcciones, se utilizó el método de interpolación denominado *kriging* ordinario (Gundogdu y Guney, 2007) para construir los mapas de distribución espacial de las variables analizadas.

3.b. Información de parámetros ambientales

Sedimento: se utilizaron métodos matemáticos de reducción de datos para analizar la información proveniente de las cantidades de sedimento retenidas de cada tamiz. De esta forma, se obtuvieron las siguientes variables:

- *Phi* (φ): es una escala logarítmica que permite que los datos de tamaño de grano se expresen en unidades de igual valor. La escala fue propuesta por Krumblein (1934) y se basa en la relación:

$$\varphi = -\log_2(d)$$

donde φ es el tamaño *phi* y d es el diámetro del grano en mm.

Tabla 4.1 | Escala del tamaño de grano para sedimentos adaptada de Boggs (2006)

	Milímetros	φ	Clase de tamaño según Wentworth
Grava	256 a 2 mm	-12 a -1,0	
Arena	2 a 1 mm	-1,0 a 0,0	Arena muy gruesa
	1 a 0,5 mm	0 a 1,0	Arena gruesa
	0,5 a 0,25 mm	1,0 a 2,0	Arena media
	0,25 a 0,125 mm	2,0 a 3,0	Arena fina
	0,125 a 0,0625 mm	3,0 a 4,0	Arena muy fina
Limo	0,0625 a 0,004 mm	4,0 a 8,0	
Arcilla	0,004 a 0,00006 mm	8,0 a 14	

- Phi media ($\bar{\varphi}$): es el promedio del tamaño de las partículas.

$$\bar{\varphi} = \frac{\sum p m}{n}$$

donde, p es el porcentaje en peso (g) de cada grado de tamaño de partícula presente y m es el punto medio de cada grado de tamaño de partícula medido en ϕ .

- Desviación estándar o clasificación (σ): de una población de granos es una medida del rango de tamaños de granos presentes y del grado de selección de estos tamaños en relación con el tamaño medio (ϕ medio).

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum p(m - \bar{\phi})^2}{100}}$$

- Asimetría (Sk): como las poblaciones de tamaños de grano en la naturaleza no tienen distribución normal o log-normal, sus curvas de frecuencia son asimétricas. Esta asimetría en la distribución de los tamaños de grano hace que la media, la moda y la mediana sean todas diferentes y refleja el grado de selección que tienen las modas secundarias del sedimento. Estas últimas pueden resultar tanto positivas como negativas y se expresan en valores de ϕ (Tabla 4.2).

$$Sk = \frac{\sum p(m - \bar{\phi})^3}{100\sigma^3}$$

Tabla 4.2 | Clasificación del índice de asimetría

Asimetría (Sk)	
> 0,3	Muy asimétrico hacia las partículas finas
0,3 a 0,1	Asimétrico hacia las partículas finas
0,1 a -0,1	Próxima a la simetría
-0,1 a -0,3	Asimétrico hacia las partículas gruesas
< -0,3	Muy asimétrico hacia las partículas gruesas

- Kurtosis (Kt): proporciona el comportamiento de la campana de Gauss, comparando la dispersión de la población central con los extremos de la distribución, por lo que resulta ser una medida del grado de selección de los granos (Tabla 4.3).

$$Kt = \frac{\sum p(m - \phi)^4}{100\sigma^4}$$

Tabla 4.3 | Clasificación del índice de Kurtosis

Kurtosis	
< 0,67	Muy platicúrtica
0,67 a 0,9	Platicúrtica
0,9 a 1,11	Mesocúrtica
1,11 a 1,50	Leptocúrtica
1,5 a 3,0	Muy leptocúrtica
> 3,0	Extremadamente leptocúrtica

La relación entre las diferentes variables granulométricas (i.e., porcentajes de fracciones granulométricas) y su relación con la altura intermareal fue examinada entre sitios utilizando un análisis de componentes principales (ACP) empleando una matriz de distancia euclidiana luego de la normalizar las variables.

Resultados

Caracterización de las playas de arena

Ambos sitios de estudio cuentan con un extenso intermareal, siendo PB de menores dimensiones que PA. Esta última, mide 1.450 m de largo y 350 m de ancho aproximadamente, mientras que PB presenta una extensión de 1.000 m de largo y 300 m de ancho aproximadamente. En general, ambos sitios comparten la ubicación norte-sur, aunque PB se encuentra levemente orientada en sentido noreste-suroeste.

Las playas de arena estudiadas se clasifican como disipativas según los criterios establecidos por McLachlan y Defeo (2018). Presentan un perfil suave (PB: 1,01° y PA: 0,81°; Figs. 4.6 c, d) característico de planicies intermareales que disipan la energía entregada por la ola en toda su extensión. Se observó una pendiente ligeramente más pronunciada en PB (Fig. 4.6 a) respecto de PA. Esta última, presenta una pendiente levemente menor en la zona norte respecto del sector sur de la misma (Fig. 4.6 b).

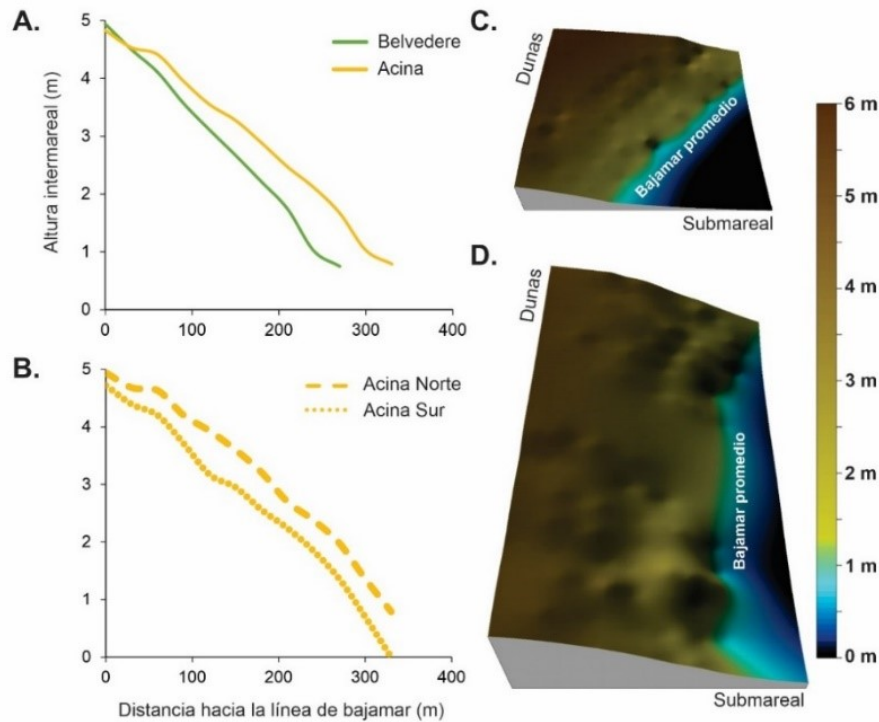


Figura 4.6 | Perfil de las playas estudiadas. **a.** Perfil de ambos sitios de estudio. **b.** Perfil de las zonas observadas en Playa Acina. **c.** Esquema en tres dimensiones de Playa Belvedere. **d.** Esquema en tres dimensiones de Playa Acina.

El ϕ medio y su desvío resultante evidenciaron que las playas estudiadas se encuentran compuestas principalmente por arenas finas moderadamente seleccionada en PB y moderadamente bien seleccionada en toda PA (Tabla 4.4). Esto quiere decir que la proporción de las arenas de distintos tamaños es similar en ambas playas, aunque PA presentaría proporciones mayormente equitativas. La asimetría resultante también es similar entre sitios, y entre las zonas de PA, revelando una moda secundaria hacia partículas de mayor tamaño. Por otro lado, la curtosis es diferencial entre playas, siendo en PB leptocúrtica, mientras que en PA es mesocúrtica (Tabla 4.4).

Tabla 4.4 | Resumen del promedio de variables granulométricas expresadas en valores de ϕ para los sitios de estudio. σ , selección o desvío estándar; **Sk**, asimetría; **Kt**, kurtosis

	Playa Belvedere	Playa Acina	Acina Norte	Acina Sur
Phi	2,28	2,2	2,2	2,2
σ	0,78	0,62	0,61	0,63
Sk	-0,27	-0,19	-0,18	-0,2
Kt	1,63	0,97	0,93	1,02

El ϕ medio resultó ser mayor y más heterogéneo en PB que el estimado en PA (Fig. 4.7 a). Los sectores norte y sur de PA resultaron similares respecto al ϕ , aunque con sutiles diferencias, ya que el sector sur presentó mayor heterogeneidad (Fig. 4.7 b). Además, el tamaño del grano (expresado en valores de ϕ) se muestra relativamente constante en todas las alturas intermareales analizadas de ambas playas (Fig. 4.8).

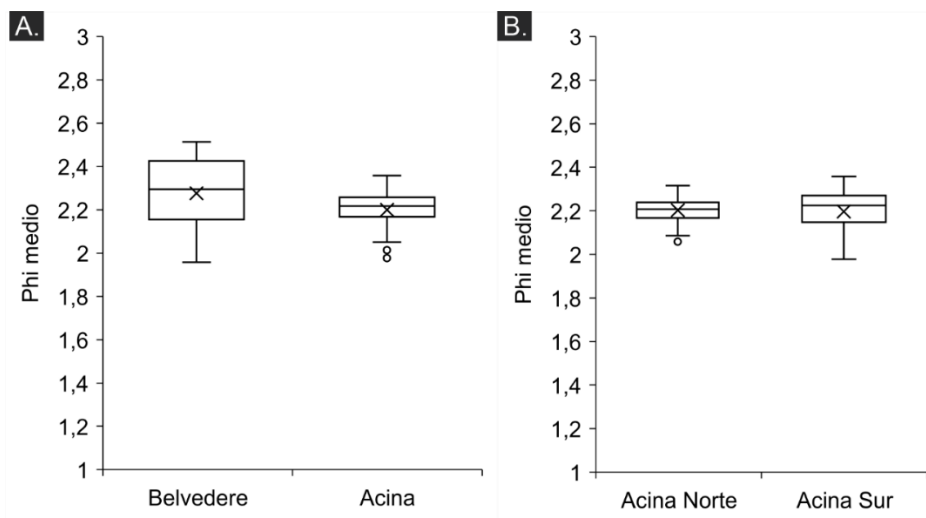


Figura 4.7 | Box plot del ϕ medio. **a.** Sitios de estudio. **b.** zonas de Playa Acina. La “x” indica el promedio de la variable.

Los sitios de estudio comparten la arena como el componente principal de la fracción granulométrica, sin embargo, PB presenta mayor porcentaje de arenas muy finas respecto de PA, y ésta última contiene mayor proporción de arenas medias (Fig.

4.9 a). Los sectores norte y sur de PA presentan proporciones similares en la mayoría de las fracciones granulométricas discriminadas (Fig. 4.9 b).

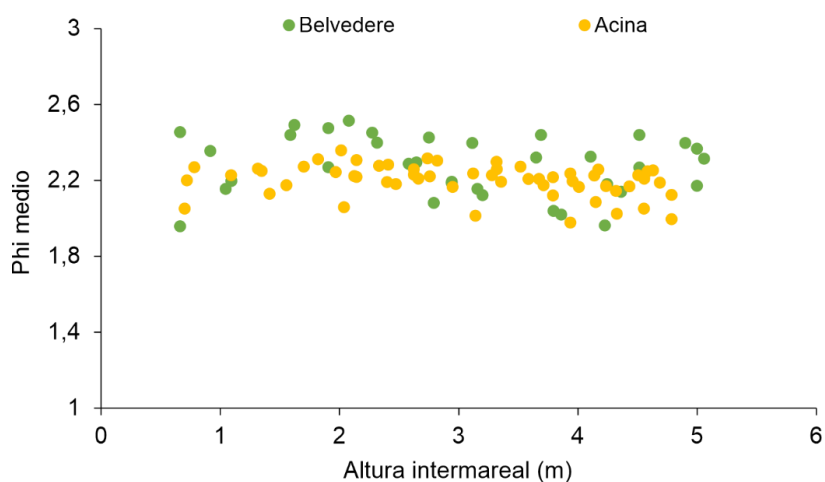


Figura 4.8 | Phi medio en función de la altura intermareal para Playa Belvedere (verde) y Playa Acina (amarillo).

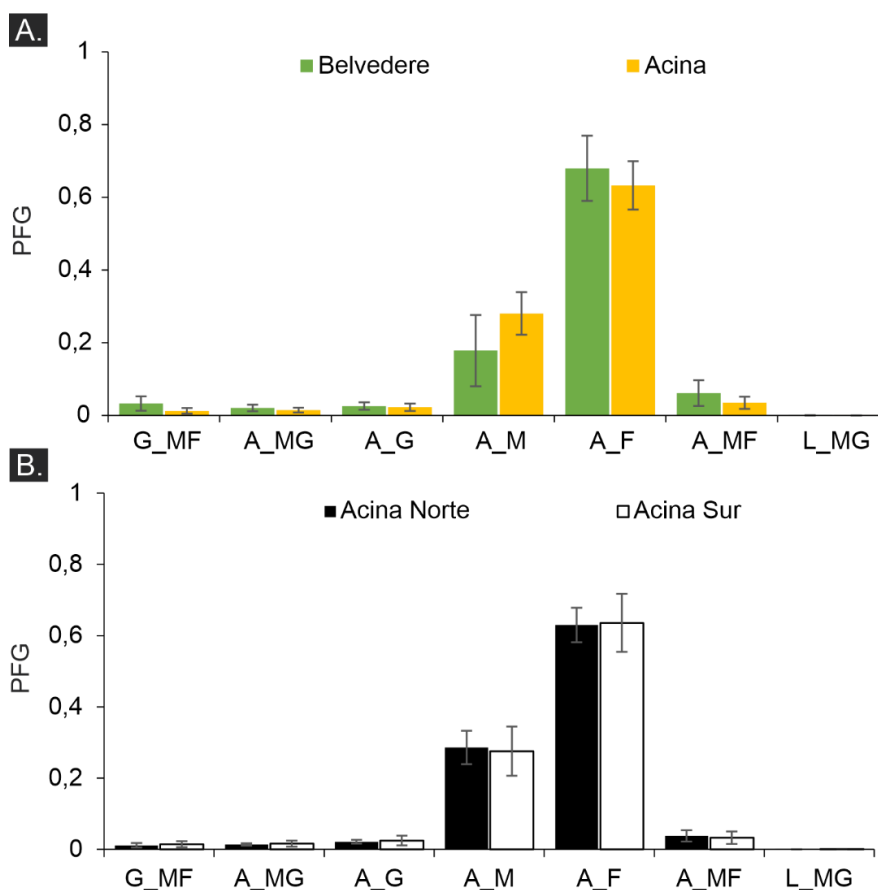


Figura 4.9 | Promedio de las proporciones de fracciones granulométricas (PFG) (\pm DE). **a.** Sitios de estudio; **b.** zonas de Playa Acina (barras amarillas). Las barras grises representan el desvío estándar. G_MF, gravas muy finas; A_MG, arenas muy gruesas; A_G, arenas gruesas; A_M, arenas medias; A_F, arenas finas; A_MF, arenas muy finas; L_MG, limos muy gruesos.

El análisis de componentes principales permitió identificar a PB como el sitio con mayor heterogeneidad en la representación de las fracciones granulométricas examinadas (Fig. 4.10). Si bien el intermareal de esta playa se encuentra principalmente caracterizado por altos porcentajes de arenas finas, existen algunas muestras con presencia de gravas y limos muy finos y otras caracterizadas por su alto contenido de arenas medias y gruesas.

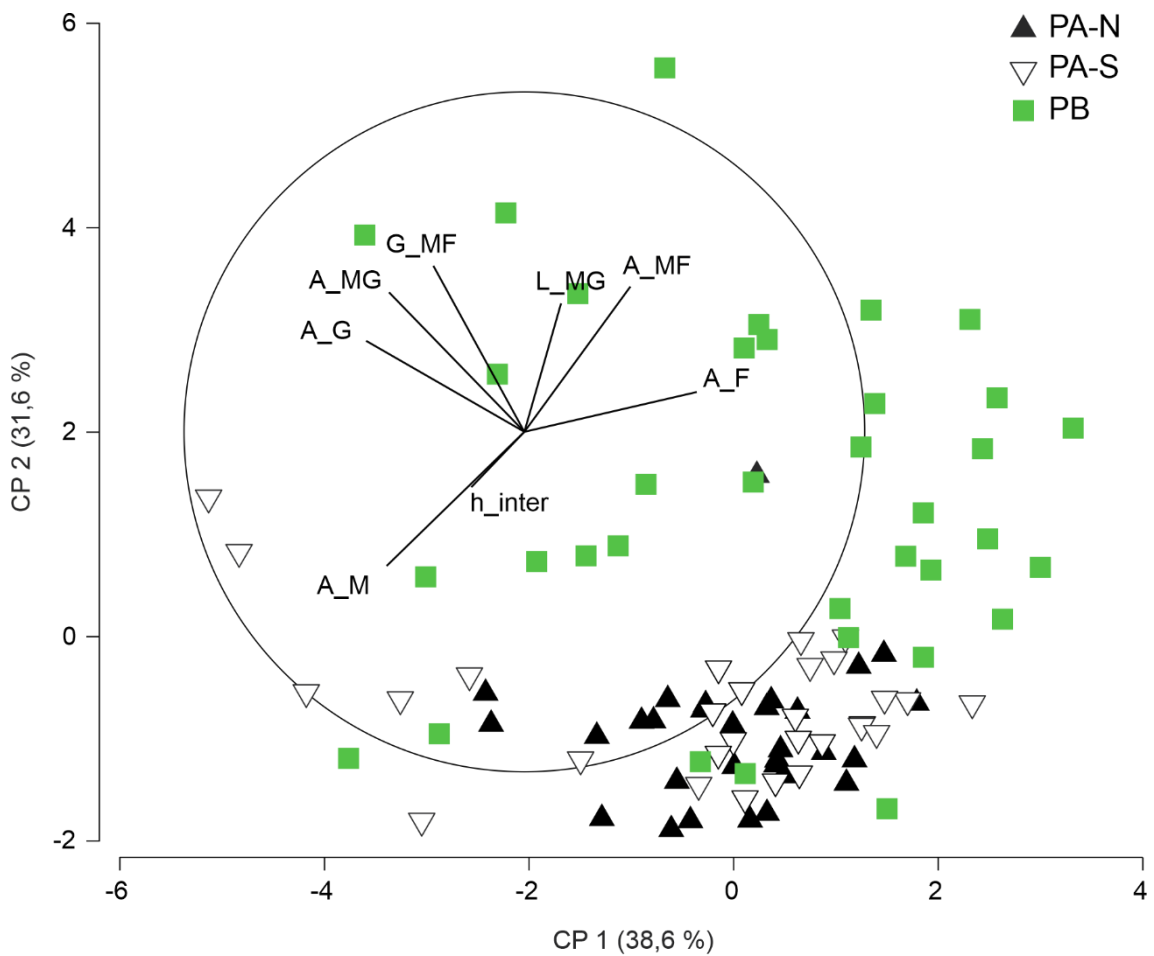


Figura 4.10 | Análisis de componentes principales entre Playa Belvedere (PB) y la zona norte (PA-N) y sur (PA-S) de Playa Acina. A_F, arenas finas; A_G, arenas gruesas; A_M, arenas medias; A_MF, arenas muy finas; A_MG, arenas muy gruesas; G_MF, gravas muy finas; h_inter, altura intermareal; L_MG, limos muy gruesos. Entre paréntesis se observa el porcentaje de variación de cada componente principal (CP).

Por el contrario, PA presenta mayor homogeneidad en la composición de su matriz arenosa caracterizada principalmente por valores altos de arenas medias y finas, además de la escasa presencia de gravas o arenas muy finas, y arenas y limo muy gruesos (Fig. 4.10).

El mapeo exploratorio de los factores ambientales relevados permitió identificar que hacia el sur de PB el sustrato presenta mayor cantidad de arenas finas (Figs. 4.11 a, c - 4.12 c, e), las cuales se encuentran mejor seleccionadas respecto al sector norte, y contiene sedimentos mezclados de arenas medias principalmente en el mesolitoral superior, y muy finas en el mesolitoral inferior (Fig. 4.11 a, c – Fig. 4.12 c, e). Además, el sector sur de PB presenta mayor humedad en el sedimento y una capa anóxica más superficial (Figs. 4.12 a, b) en las zonas bajas de la playa (mesolitoral medio e inferior). El porcentaje de materia orgánica presente en sedimento no pudo ser calculado en este sitio por errores en el procesamiento de las muestras.

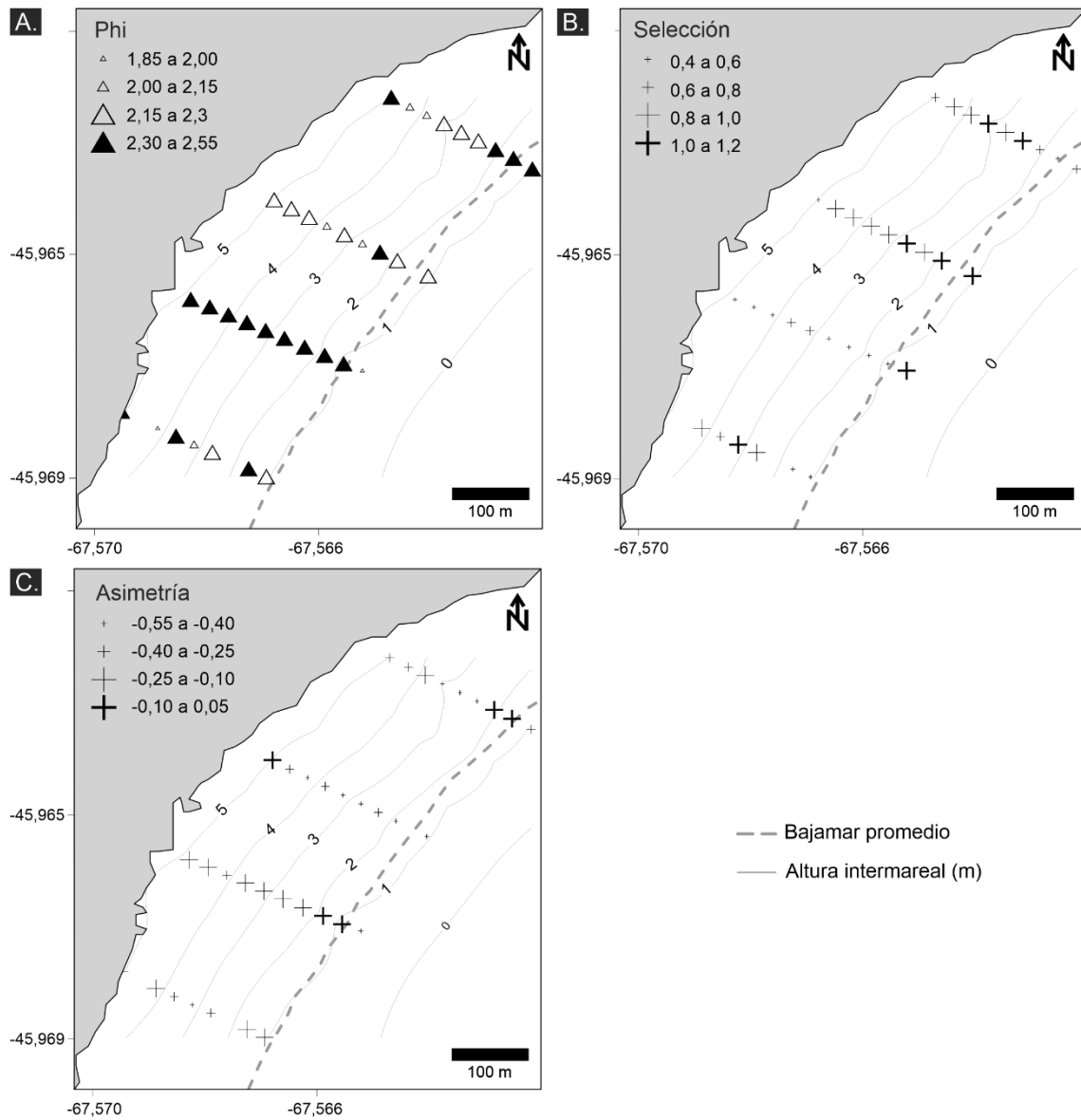


Figura 4.11 | Mapeo de variables granulométricas (expresadas en escala *Phi*) de Playa Belvedere. **a.** *Phi* medio. **b.** Desvío estándar o selección (a valores más grandes, menos seleccionado el sedimento). **c.** Asimetría.

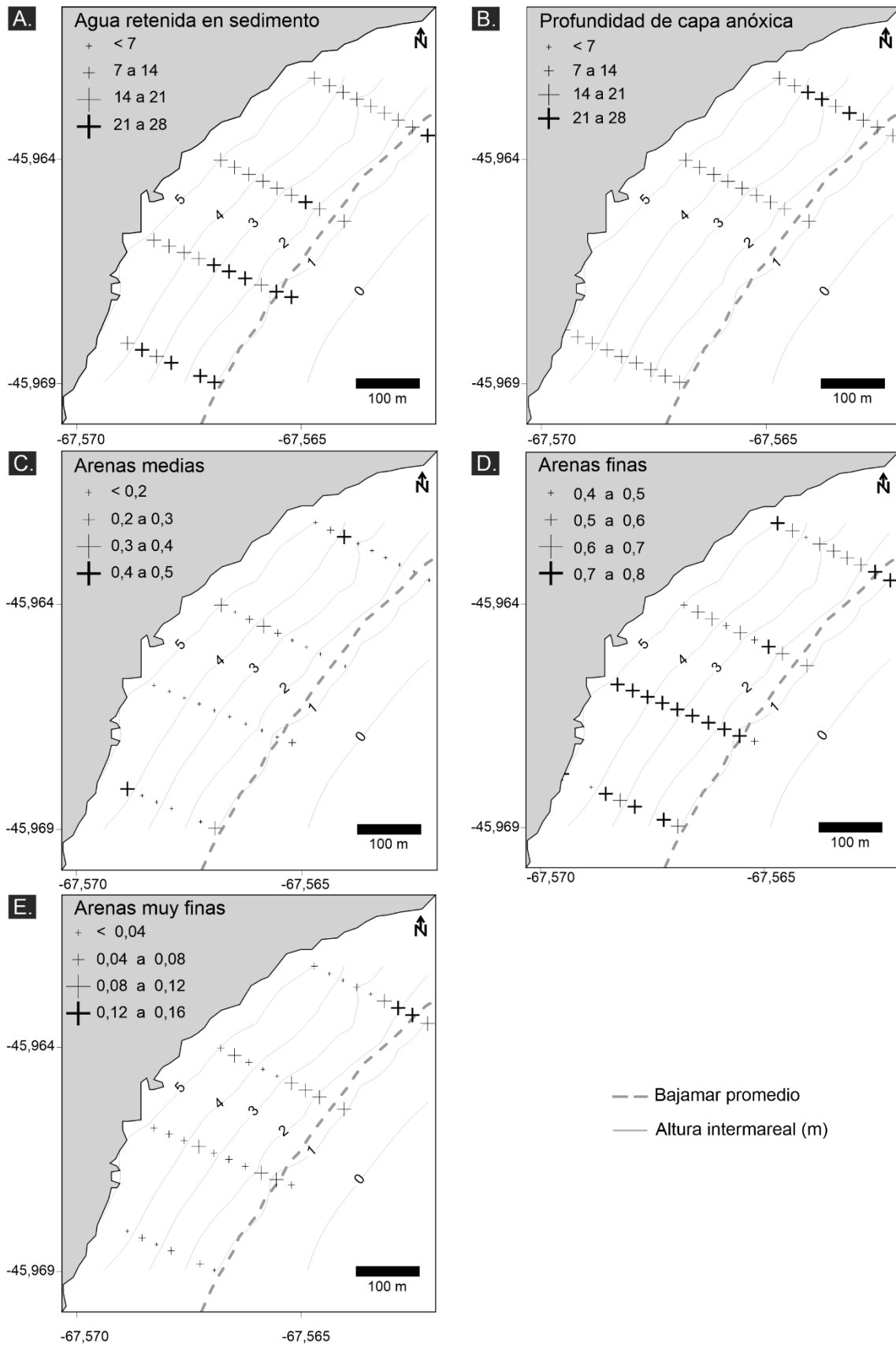


Figura 4.12 | Mapeo de variables ambientales de Playa Acina. **a.** Agua retenida en sedimento (%). **b.** Profundidad de capa anóxica (cm). **c.** Proporción de arenas medias. **d.** Proporción de arenas finas. **e.** Proporción de arenas muy finas.

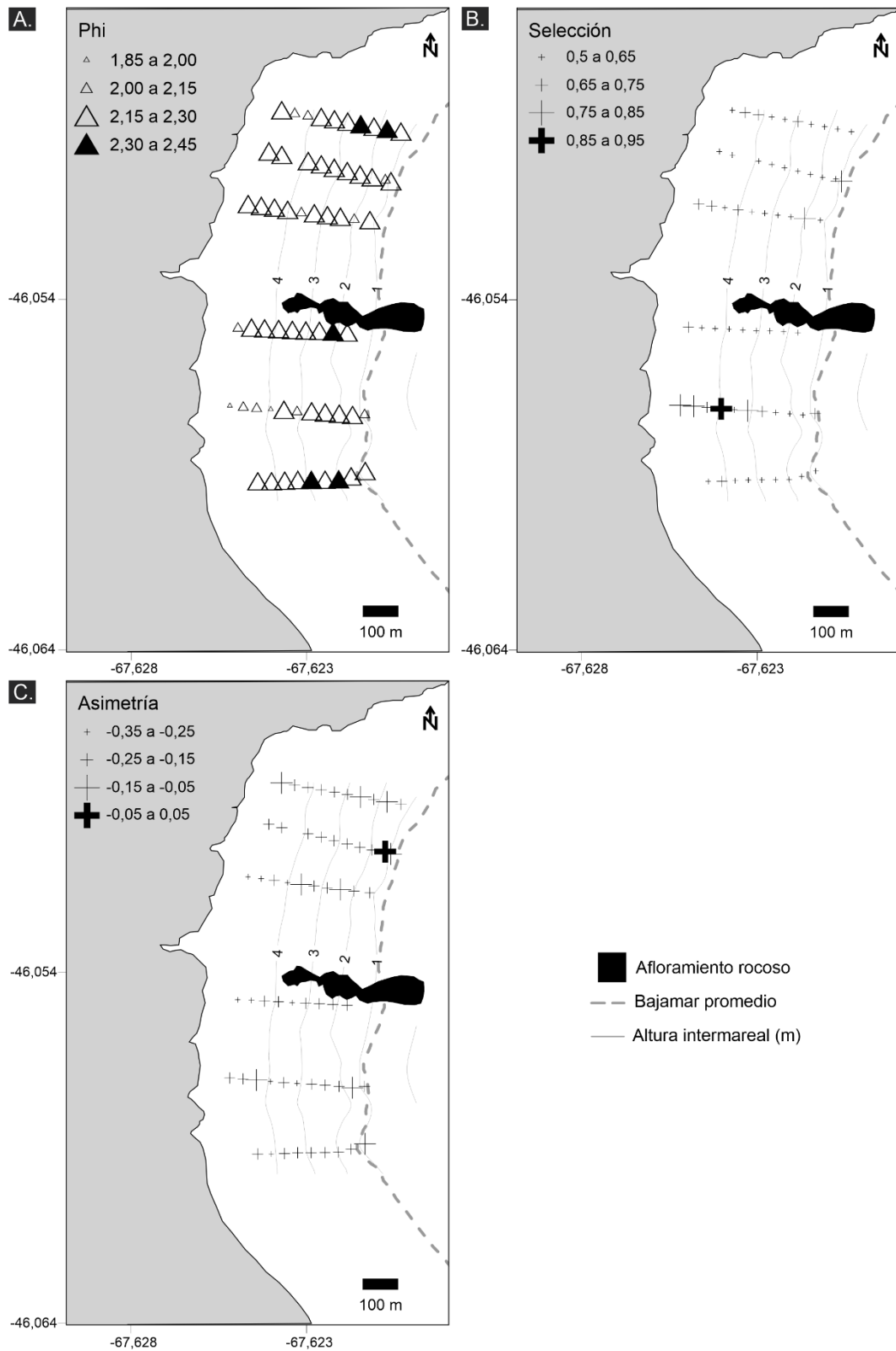


Figura 4.13 | Mapeo de variables granulométricas (expresadas en escala *Phi*) de la Playa Acina.
 a. Phi medio. b. Desvío estándar o selección. c. Asimetría.

Playa Acina presentó valores de phi mayores hacia la zona norte de la misma (Figs. 4.13 a, c), lo que evidencia una mayor cantidad de arenas muy finas en ese sector (Fig. 4.14 f), mientras que la zona sur se encuentra principalmente compuesta por arenas finas y medias mejor seleccionadas (Figs. 4.13 b - 4.14 d, e). Por otro lado, el mesolitoral superior de PA se encuentra caracterizado por sustrato con mayor proporción de materia orgánica (Fig. 4.14 c), mientras que el sector del mesolitoral medio a inferior presenta arenas con mayor retención de agua (principalmente al norte, Fig. 4.14 a) y una capa anóxica más profunda (Fig. 4.14 b).

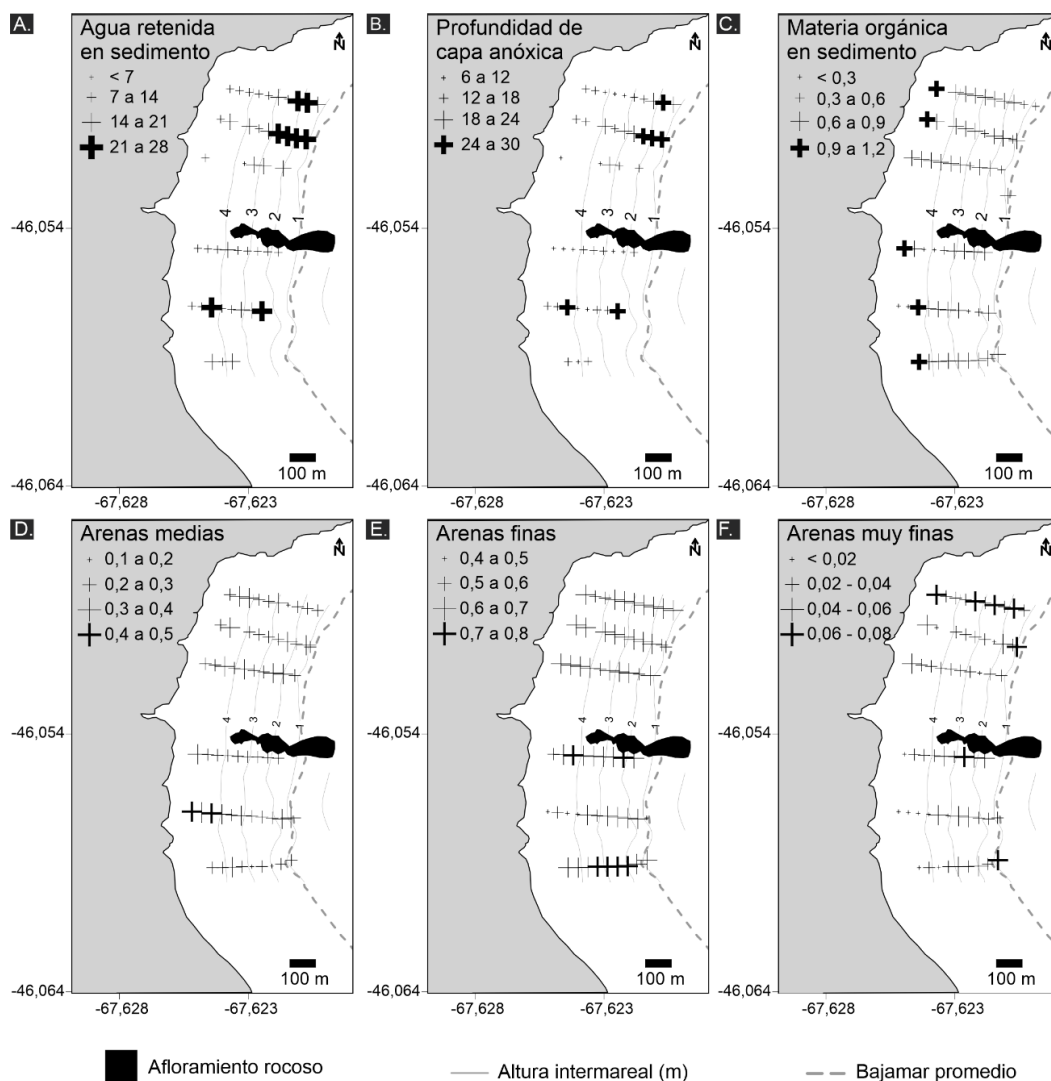


Figura 4.14 | Mapeo de variables ambientales de la Playa Acina. **a.** Agua retenida en sedimento (%). **b.** Profundidad de capa anóxica (cm). **c.** Materia orgánica en sedimento (%). **d.** Proporción de arenas medias. **e.** Proporción de arenas finas. **f.** Proporción de arenas muy finas.

Distribución espacial de la abundancia

1. Análisis exploratorios

Se relevaron un total de 249 estaciones de muestreo entre ambas playas: 94 en PB y 155 en PA. El ~74 % de las 249 muestras biológicas contenía al menos una almeja (58 % PB y 84 % PA), es decir que el ~26 % restante no presentó ningún ejemplar de *D. solenoides*.

Como todas las unidades muestrales fueron colectadas a una profundidad estandarizada de 15 cm, la densidad y biomasa total calculadas se informarán en unidades de superficie (m²). El rango de densidades totales fue de 50 a 1.393 ind.m⁻² para ambas playas en general, presentando una densidad total máxima de 1.393 ind.m⁻² y 945 ind.m⁻² para PA y PB respectivamente (Tabla 4.5). La densidad media fue similar entre sitios, mientras que la densidad máxima fue superior en PA (Tabla 4.4).

Tabla 4.5 | Valores de densidad y biomasa total para ambos sitios de muestreo. Referencias: Dt, densidad total (ind.m⁻²); Bt, biomasa total (g.m⁻²); EM efectivas, estaciones de muestreo efectivas (con al menos una almeja); DE, Desvío estándar

	Playa Belvedere		Playa Acina	
	Dt	Bt	Dt	Bt
EM efectivas	55	54	130	128
Media	278 (± 213 DE)	276,2 (± 369,65 DE)	328 (± 277 DE)	139,22 (± 168,24 DE)
Mínimo	50	0,25	50	0,25
Máximo	945	1.397,8	1.393	724,02

La biomasa total presentó valores entre 0,25 y 1.398 g.m⁻² para los sitios de estudio. El valor de biomasa total media de *D. solenoides* presente en PA fue la mitad de la observada en PB (Tabla 4.4). Además, la biomasa total máxima se halló en PB (Tabla 4.5).

En ambos sitios se registró mayor frecuencia de abundancias medias y bajas y frecuencias decrecientes de abundancias mayores (Fig. 4.15 a, b). En PA se observó

mayor cantidad de muestras con baja densidad de almejas ($< 200 \text{ ind.m}^{-2}$) mientras que en PB la cantidad de muestras sin almejas fue superior a aquellas con densidades menores (Fig. 4.15 a).

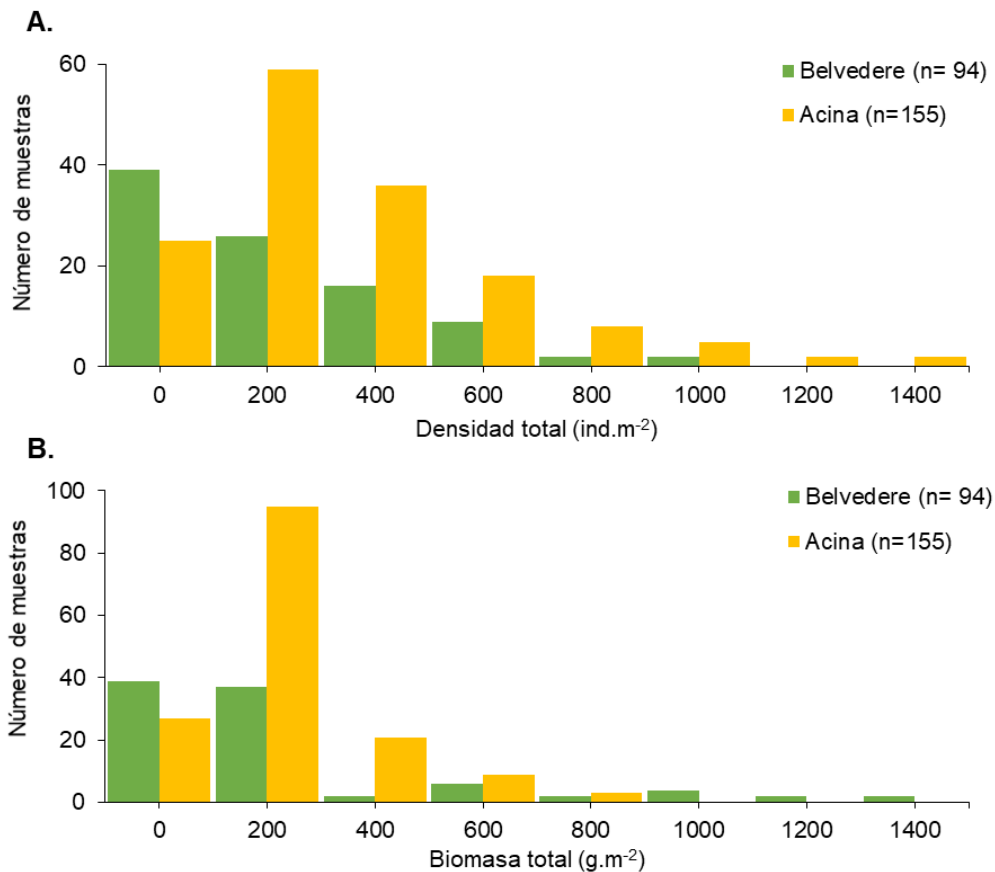


Figura 4.15 | Distribución de frecuencias absolutas de: **a.** densidades (ind.m^{-2}) y **b.** biomazas (g.m^{-2}) para los sitios de estudio.

Las estaciones de muestreo con densidades máximas de *D. solenoides* en PB se registraron en alturas intermareales cercanas a los 2 m respecto al plano de reducción local, con presencia de arenas finas ($\sim 2,5 \text{ Phi}$) bien seleccionadas y con 19% de agua retenida en sedimento (Fig. 4.16). Estos sitios también estuvieron caracterizados por altas proporciones de arenas finas y, en menor medida, arenas medias y muy finas (Fig. 4.16). Sin embargo, en PA las estaciones de muestreo que presentaron mayores densidades se encontraron a 3 m de altura intermareal y presentaron sedimentos

compuestos principalmente por arenas finas ($\sim 2,2 \text{ Phi}$) bien seleccionadas, pero más gruesas que en PB (Fig. 4.16). Esas estaciones de muestreo también mostraron una retención de agua en sedimento cercana al 20%, porcentajes bajos de materia orgánica y altos porcentajes de arenas finas y medias, como así también, valores bastante bajos de arenas muy finas (Fig. 4.16).

Por otro lado, la de biomasa por unidad de superficie presentó óptimos hacia niveles bajos de las playas, y disminuye conforme incrementa la altura intermareal. Esta disminución ocurre en forma gradual en PA, mientras que en PB es más abrupta (Fig. 4.16). En ambos sitios de estudio, la biomasa tiende a aumentar hacia valores de *Phi* correspondientes a arenas finas (2,2 a 2,5 phi en PA y PB respectivamente) bien seleccionadas. Además, muestran un óptimo de biomasa al mismo nivel de humedad del sustrato donde se observaban las densidades máximas (19% para ambas playas). Las mayores biomásas se observaron donde hubo valores bajos de materia orgánica en PA (Fig. 4.16). Por último, en ambas playas, la biomasa tiende a disminuir hacia sectores con bajas proporciones de arenas medias y muy finas pero que presentan altos porcentajes de arenas finas (Fig. 4.16).

La distribución preliminar de la abundancia de almejas en ambos sitios relevados mostró una ocupación plena de la especie en el intermareal (Figs. 4.17 - 4.18). PA se destacó por presentar una ubicación diferencial de los valores máximos de densidades y biomásas (Fig. 4.18). Las densidades puntuales máximas en PA se observaron en el sector sur de la playa, mientras que las mayores biomásas se observaron al norte de la misma. Por otro lado, las zonas de mayores abundancias (en densidad y biomasa) coincidieron en el sector centro-norte de PB (Fig. 4.17).

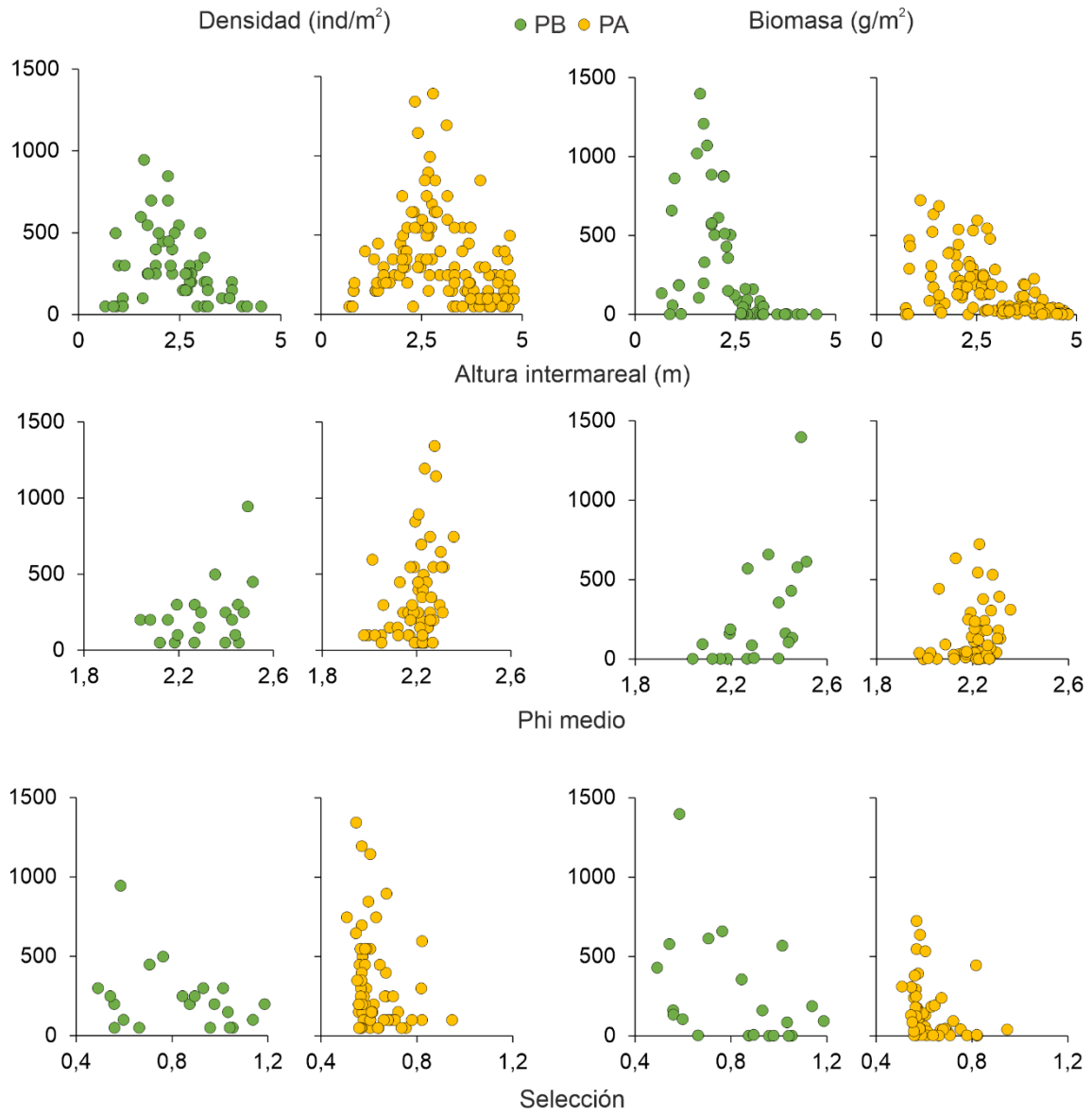


Figura 4.16 | Diagramas de dispersión entre la abundancia y factores ambientales para ambos sitios de estudio. PB, Playa Belvedere; PA, Playa Acina.

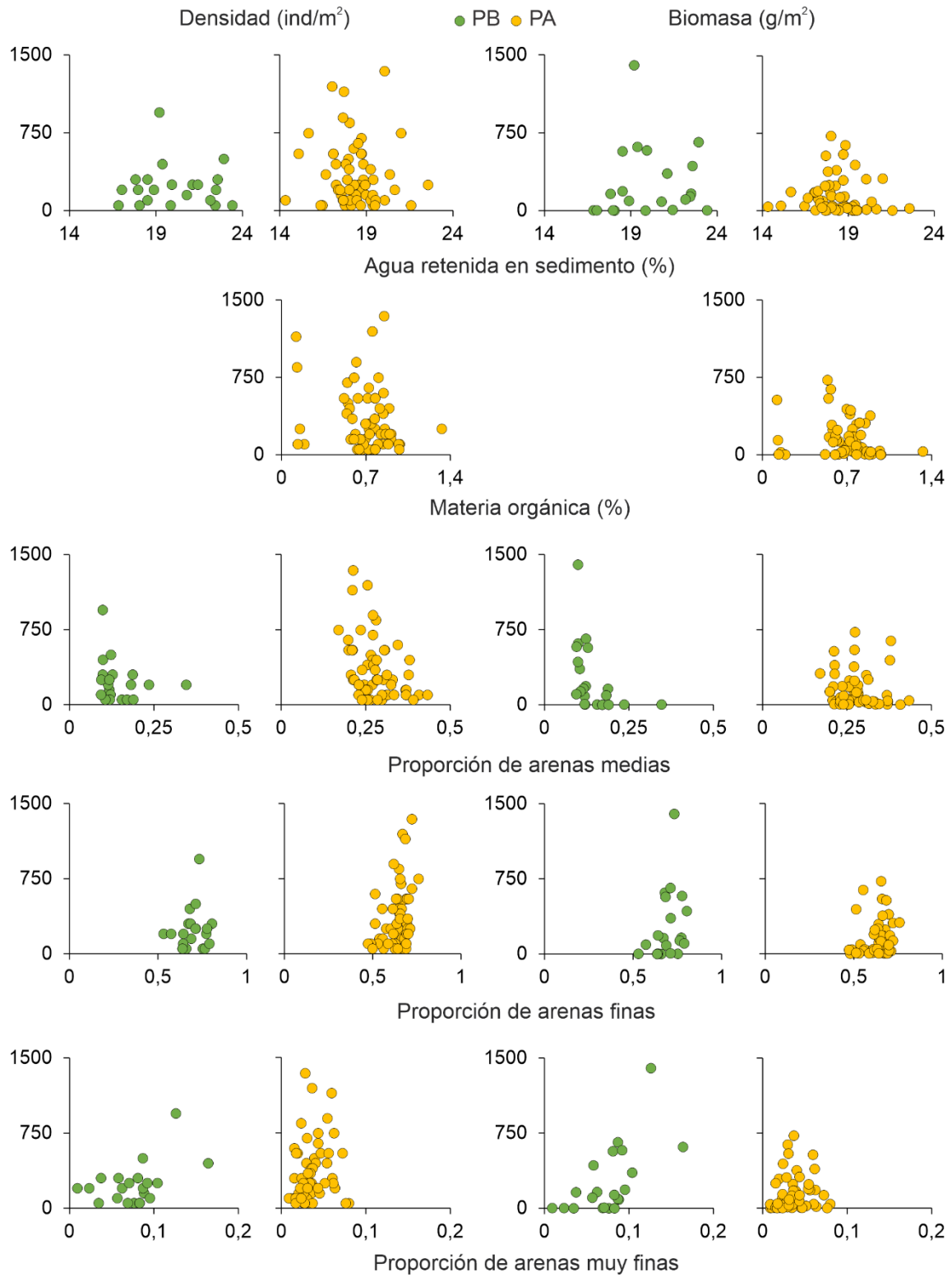


Figura 4.16 (continuación) | Diagramas de dispersión entre la abundancia y factores ambientales para ambos sitios de estudio. PB, Playa Belvedere; PA, Playa Acina.

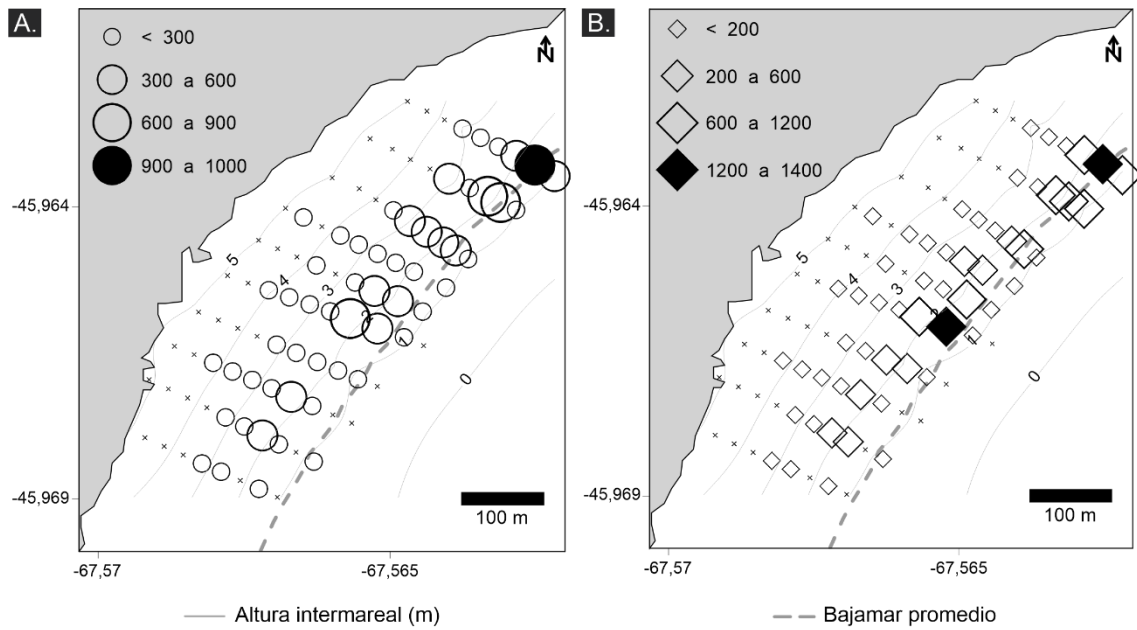


Figura 4.17 | Mapa de la distribución de frecuencias de: **a.** densidades totales (ind.m^{-2}) y **b.** biomاسas totales (g.m^{-2}) para Playa Belvedere. La línea discontinua gris representa la bajamar promedio.

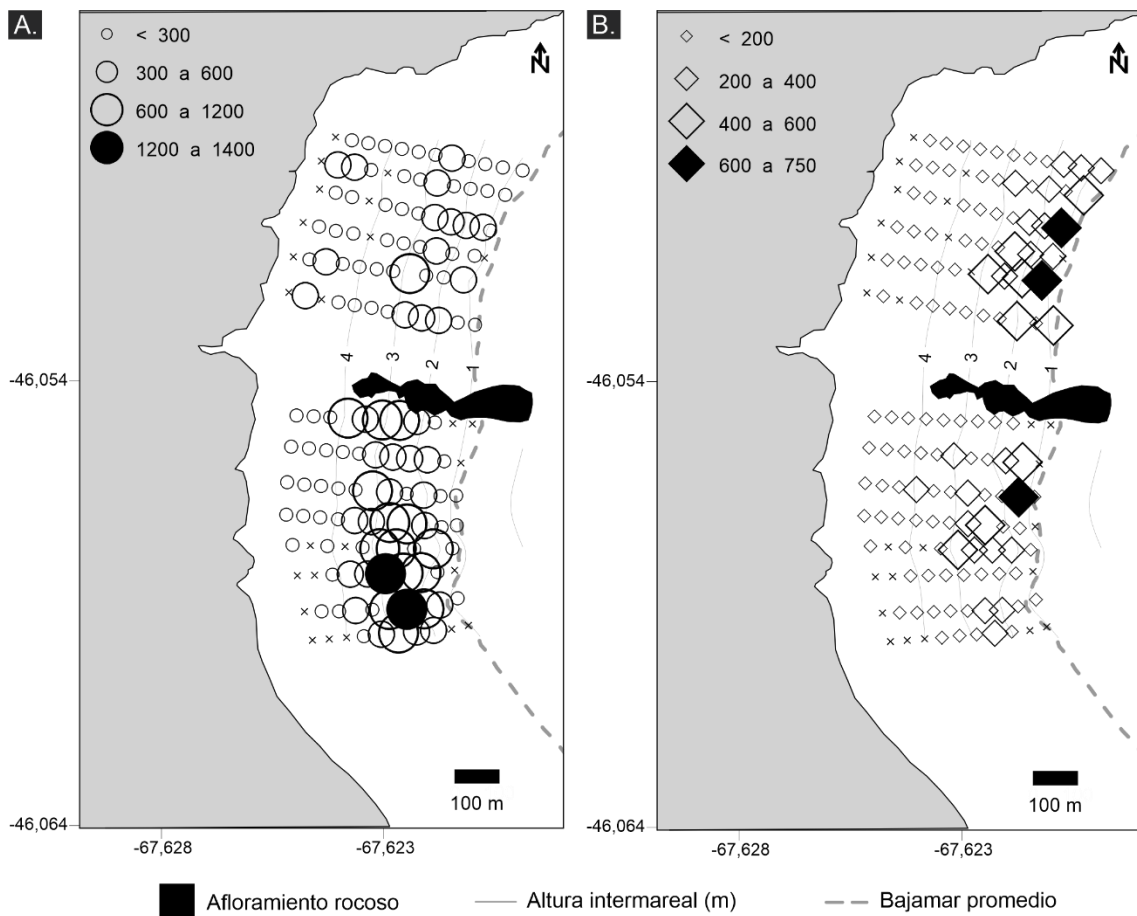


Figura 4.18 | Mapa de la distribución de frecuencias de: **a.** densidades (ind.m^{-2}) y **b.** biomاسas (g.m^{-2}) para Playa Acina.

2. Patrones espaciales

Los variogramas direccionales construidos y los modelos ajustados indicaron que tanto la densidad como la biomasa de las almejas se encuentran estructuradas espacialmente en ambos sitios de estudio. En los mismos, se observó una tendencia asintótica a diferentes rangos según la variable, la dirección examinada y la playa analizada (Tabla 4.6). Sin embargo, todos los variogramas experimentales mostraron un incremento en la variabilidad espacial al aumentar la distancia entre pares de muestras, hasta estabilizarse en una asíntota (Figs. 4.19 - 4.20). En todos los casos el “efecto pepita” o la variabilidad a microescala resultó menor al 30% de la variabilidad total (Figs. 4.19 - 4.20).

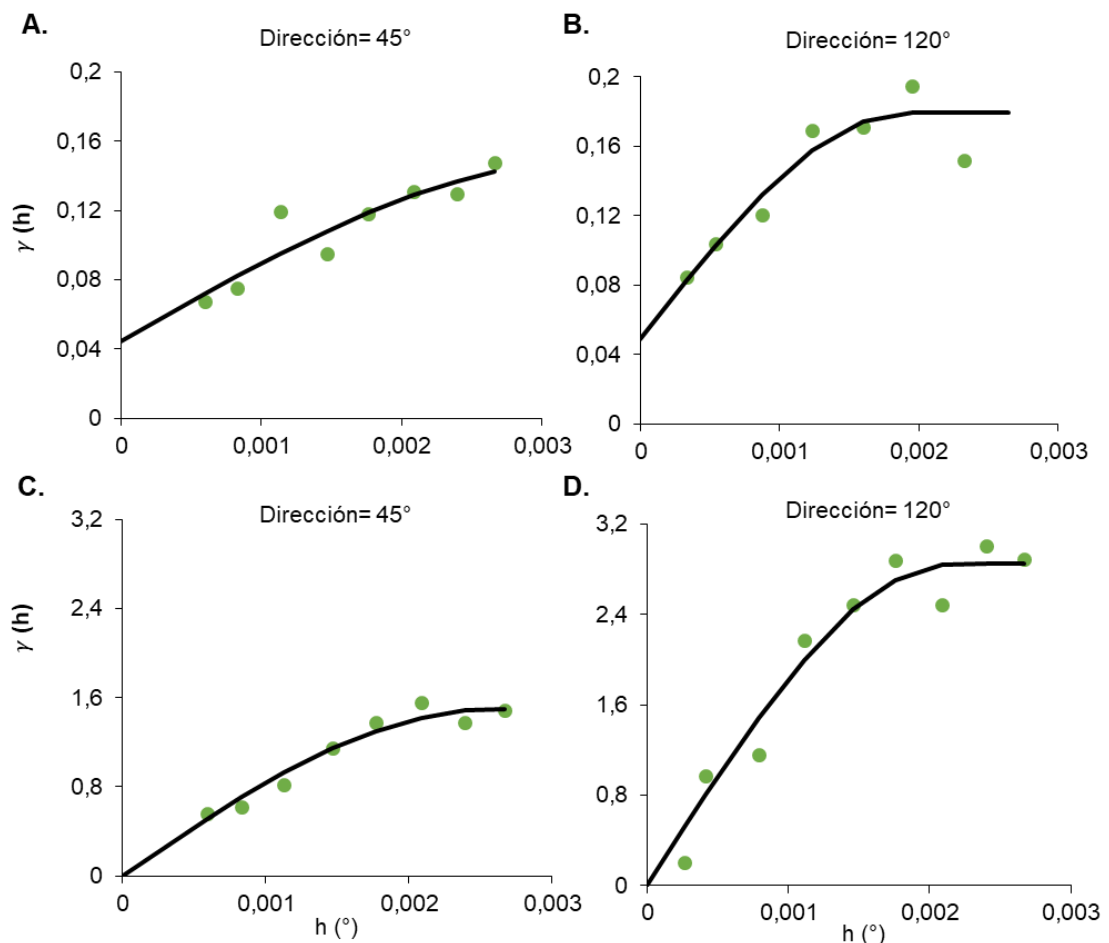


Figura 4.19 | Variogramas experimentales direccionales y modelo esférico ajustado para **a.** y **b.** la densidad total (ind.m⁻²) y **c.** y **d.** biomasa total (g.m⁻²) de *Darina solenoides* en Playa Belvedere.

En general, las extensiones de los parches estimadas a partir de los rangos de cada variograma resultaron diferenciales entre playas, aunque en ambos sitios se observó que son más largos (en sentido latitudinal) que anchos (en sentido longitudinal) (Tabla 4.6).

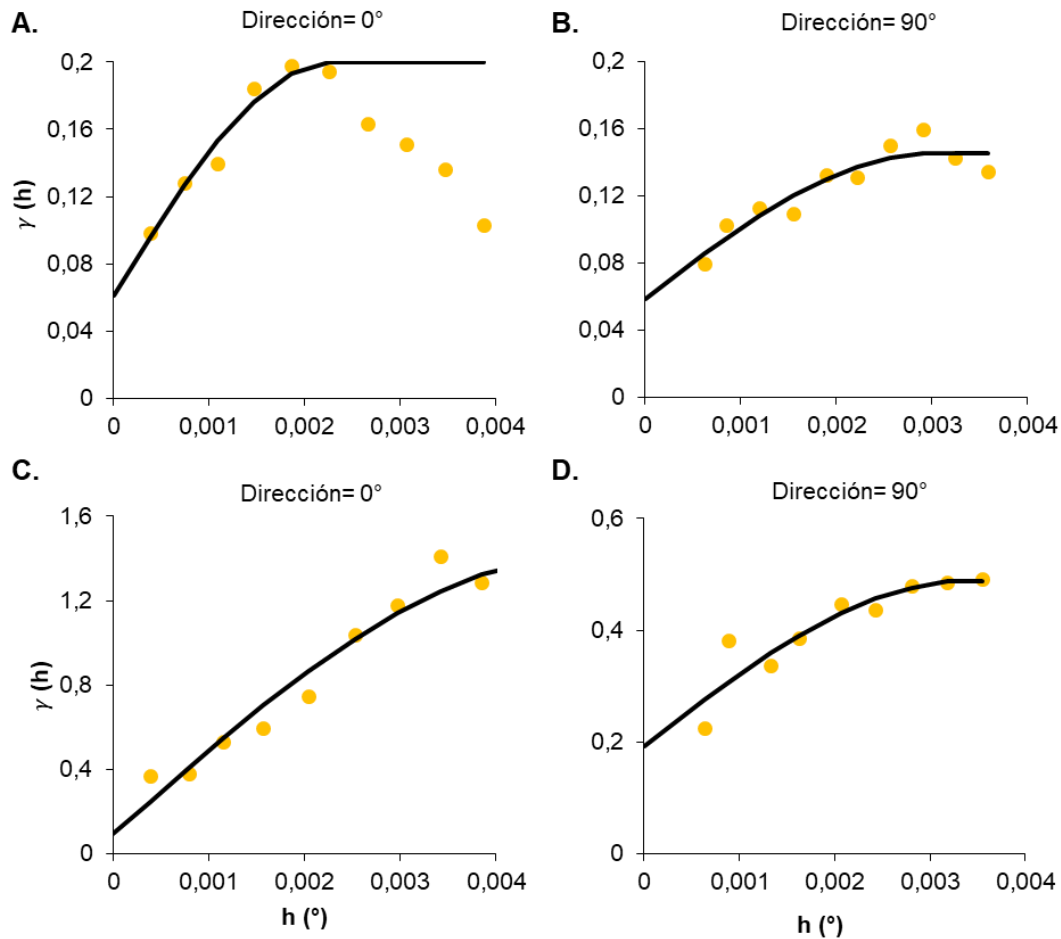


Figura 4.20 | Variogramas experimentales direccionales y modelo esférico ajustado para **a.** y **b.** la densidad total (ind.m⁻²) y **c.** y **d.** biomasa total (g.m⁻²) de *D. solenoides* en Playa Acina. Observe la diferencia en el eje Y del gráfico d.

El mapeo de la continuidad espacial, como resultado de la interpolación o *kriging*, demostró que la distribución espacial de las variables estudiadas adoptó forma de parches alargados o franjas de abundancias uniformes en el sentido paralelo a la línea de costa, ocupando la extensión completa de los sitios (Figs. 4.21 - 4.22). En el sentido perpendicular a la línea de marea se observó que la abundancia de almejas se

incrementa hacia niveles del mesolitoral medio (3-4 m), exhibiendo los valores máximos en el mesolitoral inferior (1-2 m), y disminuye nuevamente hacia el infralitoral (Figs. 4.21 - 4.22). Particularmente, en PB se observaron tres sectores donde la densidad y biomasa coinciden en sus valores máximos, ubicados al norte, centro y sur de la costa, siendo el primero el de mayor abundancia, el cual se encuentra al lado de la restinga próxima a la Punta Marqués (Fig. 4.21 a, b). Por otro lado, en PA, los valores máximos de densidad y biomasa total se encontraron en sitios diferentes. El sector sur es el que presentó mayor densidad de almejas extendiéndose hasta el afloramiento rocoso ubicado en el centro (Fig. 4.22 a), mientras que en el sector norte se observó el máximo de biomasa cercano al mesolitoral inferior (Fig. 4.22 b).

Tabla 4.6 | Parámetros del modelo esférico ajustado en cada variograma direccional para las variables analizadas. TA, tolerancia angular; C_0 , efecto pepita (ind.m⁻²); C_1 , varianza estructural ind.m⁻²; Sill, asíntota; SC, suma de cuadrados

	Playa Belvedere				Playa Acina			
	Densidad total		Biomasa total		Densidad total		Biomasa total	
Dirección	45°	120°	45°	120°	0°	90°	0°	90°
TA	45	45	45	45	45	45	45	45
lag width (°)	0,003	0,004	0,003	0,003	0,004	0,003	0,004	0,004
C_0	0,044	0,048	0,0	0,0	0,061	0,058	0,092	0,192
C_1	0,105	0,130	1,494	2,848	0,138	0,086	1,31	0,295
Rango (m)	334	77	225	155	222	155	445	232
Sill	0,149	0,179	1,494	2,848	0,2	0,145	1,409	0,488
SC	0,000	0,001	0,056	0,449	0,017	0,000	0,071	0,009
n	8	8	8	9	10	11	9	10

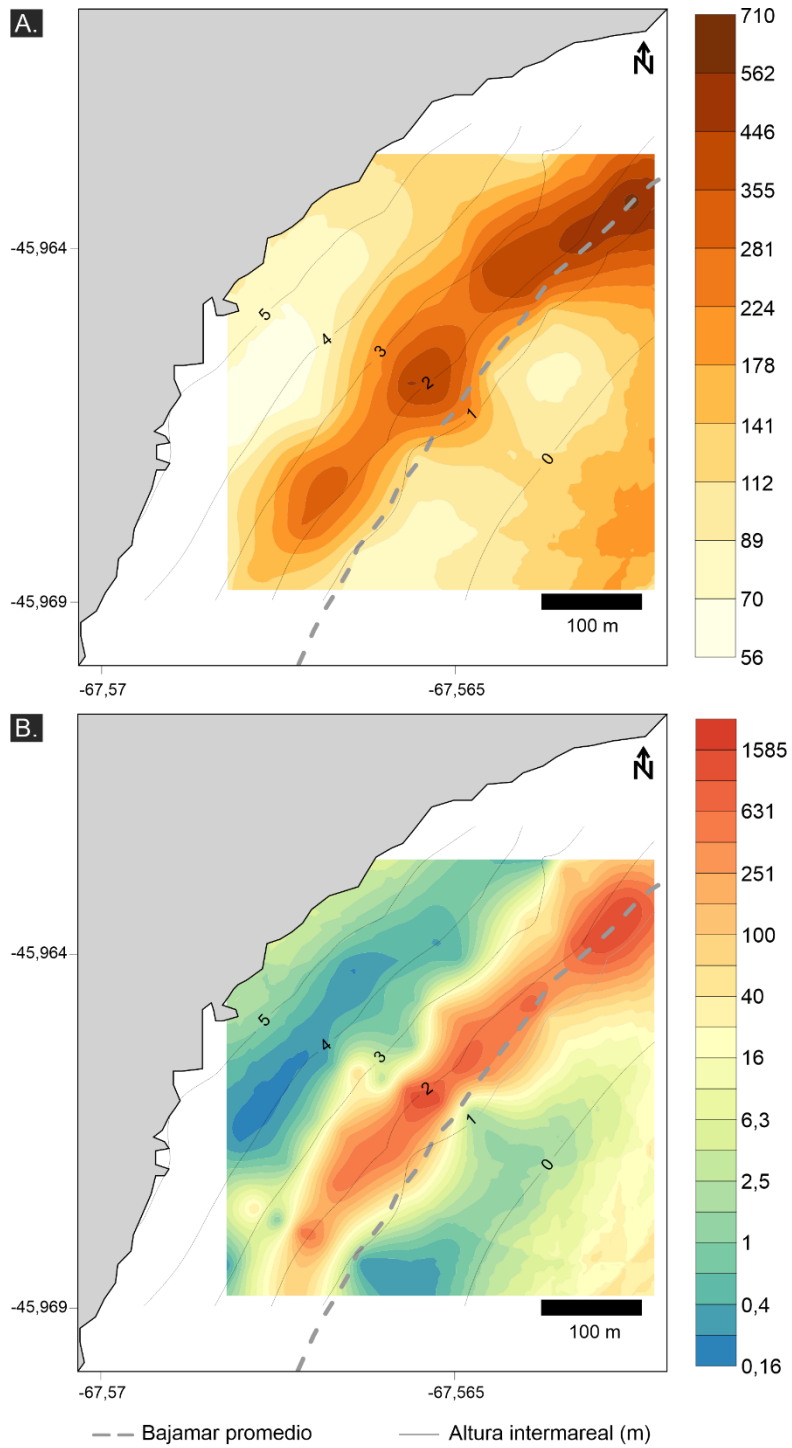


Figura 4.21 | Distribución espacial de la **a.** densidad (ind.m⁻²) y **b.** biomasa (g.m⁻²) de *Darina solenoides* en Playa Belvedere. La línea discontinua gris representa la bajamar promedio. Los valores presentados son el resultado de la transformación de la escala logarítmica.

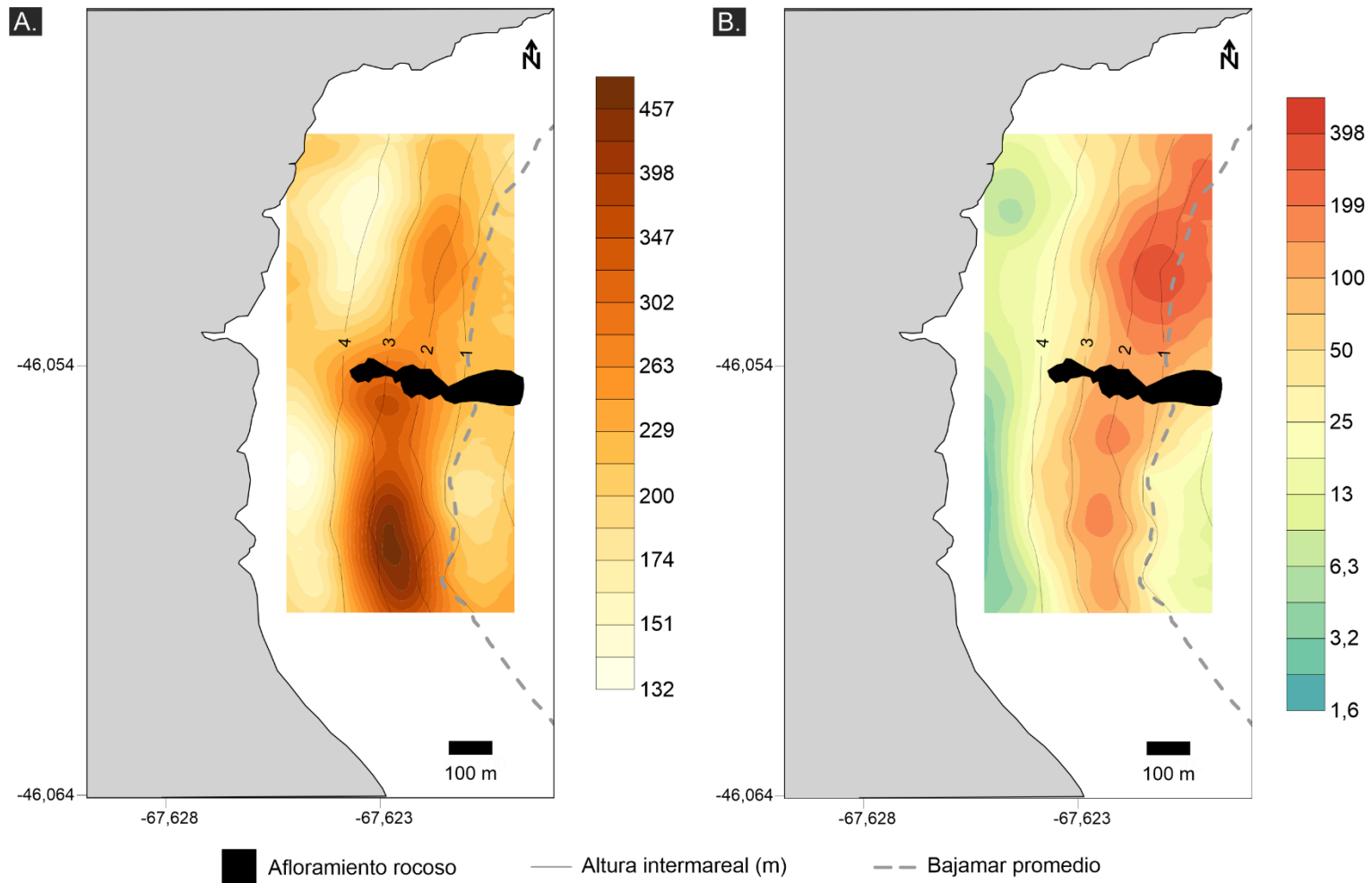


Figura 4.22 | Distribución espacial de la **a.** densidad (ind.m⁻²) y **b.** biomasa (g.m⁻²) de *Darina solenoides* en Playa Acina. Los valores presentados son el resultado de la transformación de la escala logarítmica.

Demografía

1. Histogramas de frecuencias de largos

Las almejas halladas presentaron longitudes entre 2,3 y 45,3 mm en PB y entre 2,4 y 44 mm en PA (Fig. 4.23 a). En las distribuciones de frecuencias se observa un patrón bimodal en PB con modas en 5 y 33 mm, mientras que en PA presenta una tendencia polimodal con máximos de frecuencia relativa a diferentes longitudes (5 mm, 17 mm, 29 mm y 37 mm).

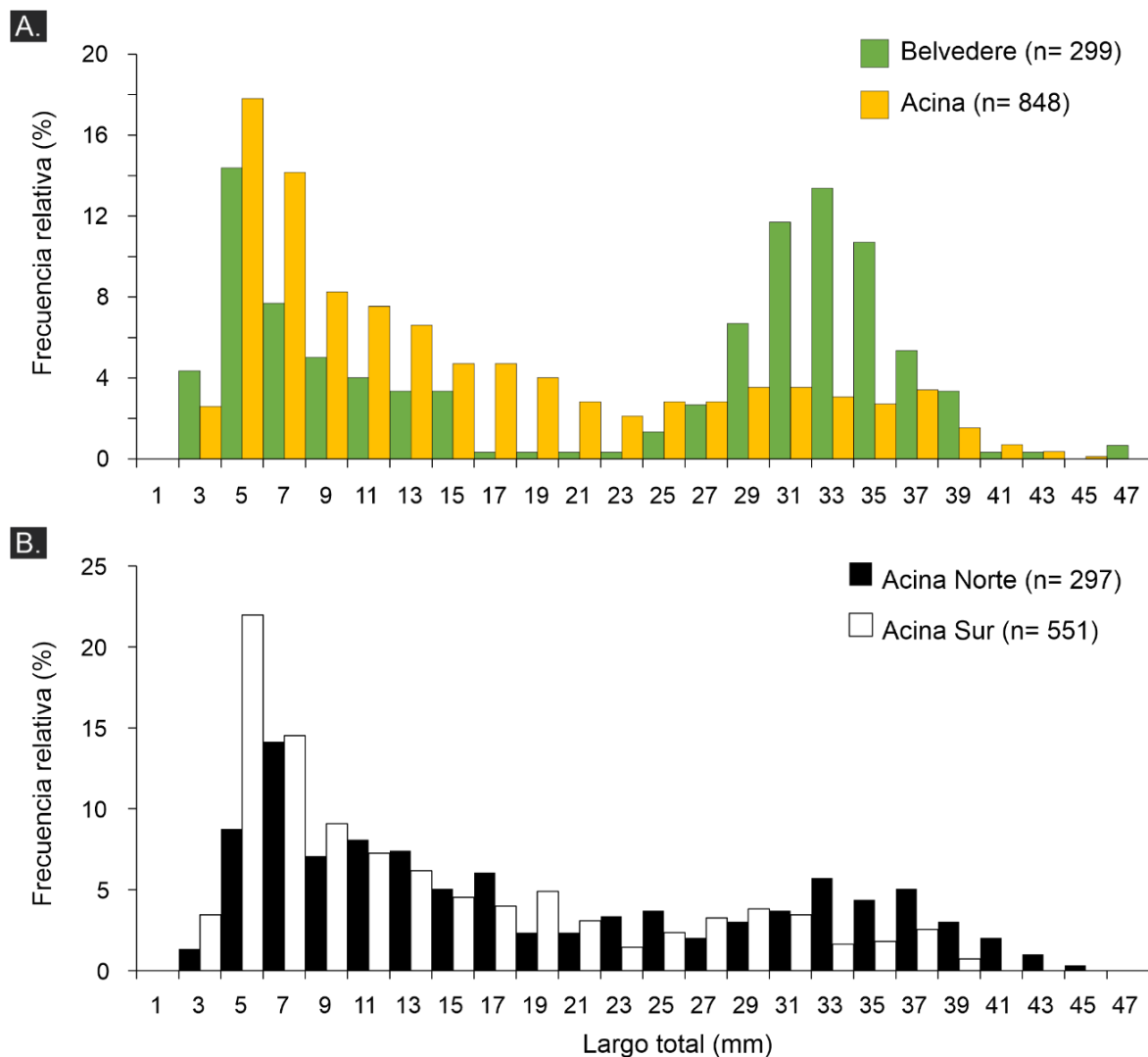


Figura 4.23 | Histogramas de frecuencias relativas de longitudes de: **a.** Sitios de estudio, y **b.** Zonas de Playa Acina.

Las longitudes medias en cada playa resultaron disímiles: 21,2 mm para PB ($\pm 12,9$ (DE); $n= 299$) y 14,7 mm para PA ($\pm 10,7$ (DE); $n= 898$). Asimismo, la longitud

media de las almejas presentes en la zona norte de PA resultó ser mayor (media= 17,9 mm \pm 11,8 (DE); n= 297) que aquella para la zona sur (media= 13 mm \pm 9,8 (DE); n= 551). En PB se observó que las frecuencias relativas más abundantes corresponden a reclutas y adultos, mientras que los juveniles son menos abundantes. En PA los grupos mayoritariamente representados fueron los reclutas y juveniles, mientras que hubo menor representación de adultos (Fig. 4.23 a, b). La zona norte de PA estuvo caracterizada por abundancia de juveniles y adultos, mientras que la zona sur de la misma presenta mayores abundancias de reclutas y juveniles, con escasa representación de adultos (Fig. 4.23 b).

A partir del cálculo inverso de largo a edad efectuado (Fig. 4.24) se encontró que, en principio, las cohortes más abundantes en PA son las de 2017 y 2016, mientras que en PB son las de 2016 y 2015. En particular, en PB las clases de longitudes entre 17 y 23 mm se encontraron escasamente representadas con tan solo un individuo en cada una de ellas y según los estudios de crecimiento realizados en la presente tesis (Capítulo III), la clase de edad ausente en PB es la de un año de vida.

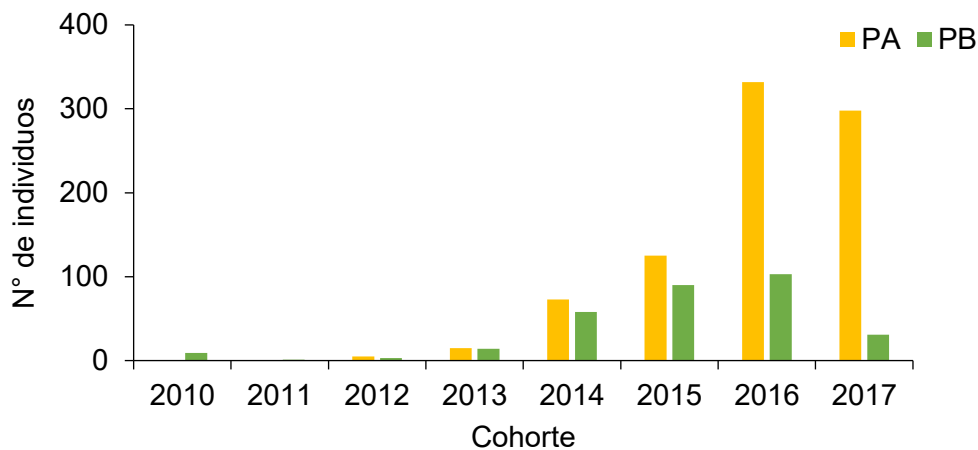


Figura 4.24 | Abundancia de las cohortes teóricas presentes en la Playa Belvedere (PB) y Playa Acina (PA). Resultados del cálculo inverso de largo a edad, empleando como insumo los parámetros de crecimiento definidos en el capítulo III.

Las mayores densidades de reclutas, juveniles y adultos se presentaron a diferentes valores de las variables ambientales bajo estudio. En principio, las almejas

más pequeñas (< 5 mm) se observaron en alturas intermareales cercanas a los 3 m respecto del plano de reducción local, aunque en PB también se observa un segundo máximo en alturas intermareales menores (1-2,5 m; Figs. 2.25 - 2.26). En PB el resto de las variables ambientales no presentó una tendencia clara ya que la limitada cantidad de estaciones de muestreo con registros no permitieron describir la gran variabilidad que presentan las variables en cuestión (Fig. 4.25). Por otro lado, en PA, el aumento de la abundancia de reclutas se encontró relacionado a arenas finas moderadamente seleccionadas con escasa humedad, gran proporción de arenas finas y baja proporción de arenas medias y muy finas (Fig. 4.26).

En ambos sitios la máxima abundancia de juveniles se observó a los 2,5 m de altura intermareal, pero en PA se observó un segundo aumento a niveles más altos, cercanos al supralitoral (4,5-5 m; Figs. 4.25 - 4.26). El sustrato de esas estaciones de muestreo se caracterizó por presentar tamaños de grano correspondientes a arenas finas bien seleccionadas en ambos sitios de estudio. En PB, el resto de las variables ambientales no presentó una tendencia clara ya que no se contó con un número suficiente de muestras (Fig. 4.25). No obstante, en PA, la matriz arenosa resultó más húmeda que aquella registrada para las mayores abundancias de reclutas y las proporciones de arenas muestran tendencias claras, en donde se observa una disminución de la abundancia de juveniles hacia menores proporciones de arenas medias y finas y mayores porcentajes de arenas medias (Fig. 4.26).

Por último, las mayores abundancias de adultos fueron hallados en los niveles más bajos de las playas (1,5-2,5 m; Figs. 4.25 - 4.26), en sustratos con arenas finas bien seleccionadas en PA, y más finas en PB (2,6 *phi*) pero con mezcla de clastos de diferentes tamaños (Fig. 4.25). En PB, la proporción de arenas muy finas muestra una relación directamente proporcional con la abundancia de adultos (Fig. 4.25) que no se observa en PA por no presentar arenas tan finas (Fig. 4.26).

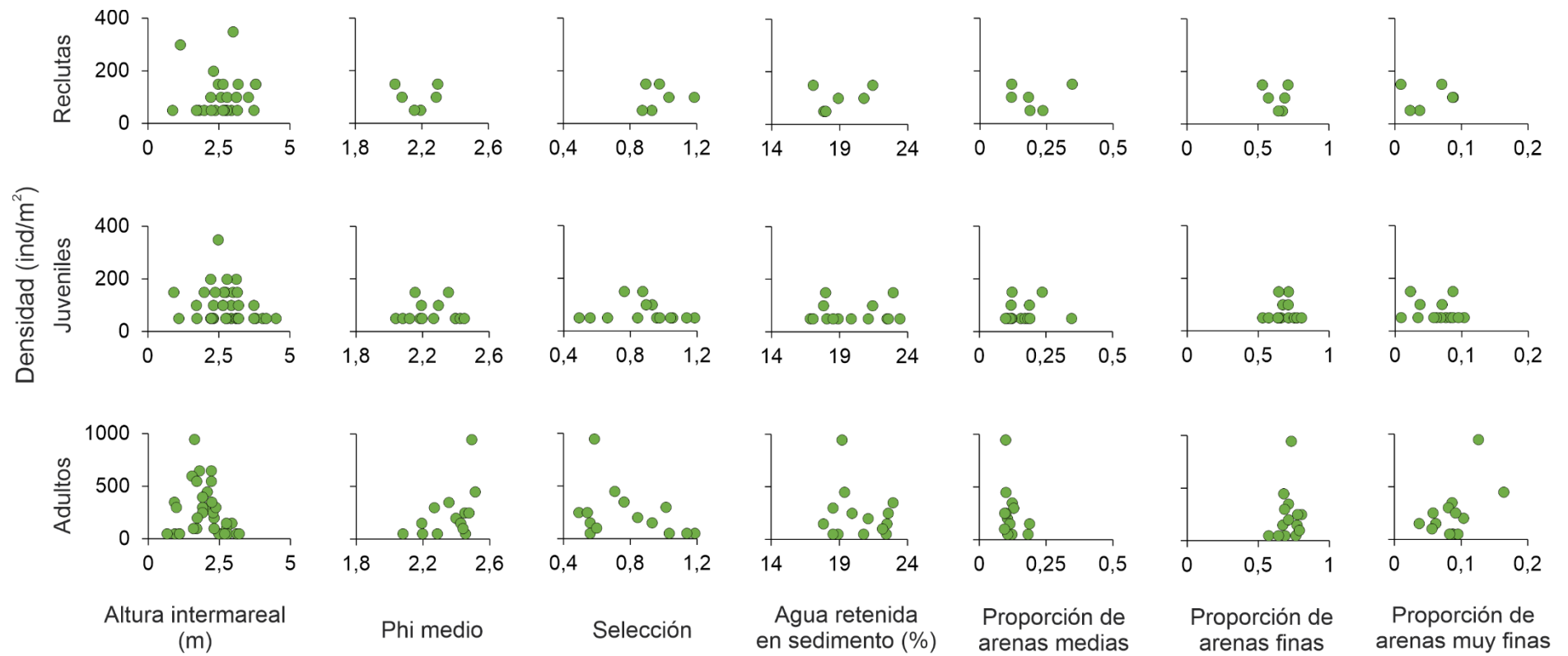


Figura 4.25 | Densidad de *Darina solenoides* y su relación con factores ambientales en Playa Belvedere.

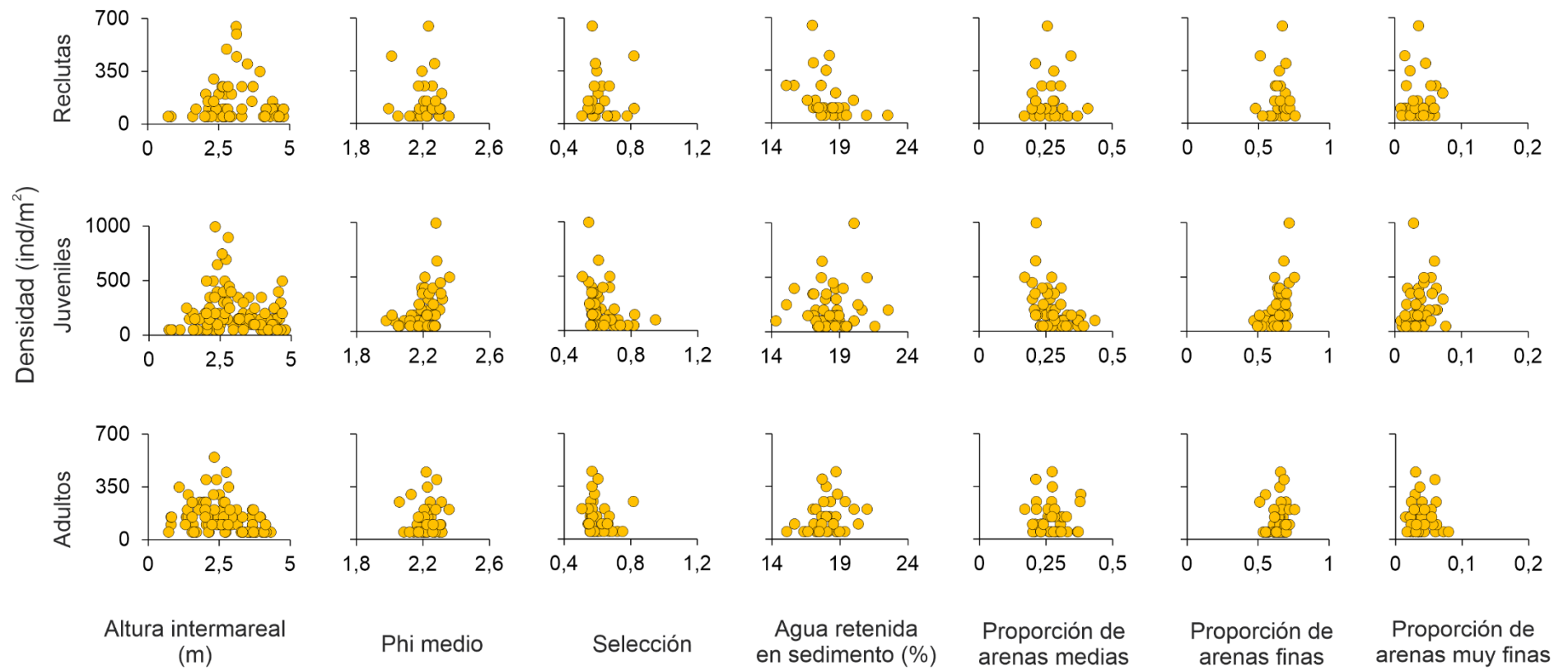


Figura 4.26 | Densidad de *Darina solenoides* y su relación con factores ambientales en Playa Acina.

2. Distribución espacial de reclutas, juveniles y adultos

La distribución espacial de reclutas en PB mostró una ocupación parcial de la costa con abundancias bajas ($< 150 \text{ ind.m}^{-2}$; $< 0,75 \text{ g.m}^{-2}$) ubicados, en general, por encima de línea de bajar promedio (Fig. 4.27). La mayor abundancia fue registrada, en general, en el centro de la playa y hacia el sur se observaron pocas estaciones con escasa o nula presencia de reclutas. A diferencia de estos últimos, los juveniles ocupan una mayor parte de PB y la mayor densidad se encontró entre el área central y el norte del intermareal (Fig. 4.27), mientras que los óptimos de biomasa ($< 24 \text{ g.m}^{-2}$) se ubicaron en el sector norte y sur de la playa (Fig. 4.27). Los adultos fueron el componente más denso (1.200 ind.m^{-2}) y se observaron en los niveles más bajos de la playa (1-3 m) y como el resto de las almejas, los núcleos de mayor agregación se ubicaron en el sector norte y centro de la costa (Fig. 4.27).

En PA, el sector sur presenta mayor cantidad de muestras con reclutas que la zona norte, además de observarse las densidades máximas ($> 900 \text{ ind.m}^{-2}$) en el sector contiguo al afloramiento rocoso (Fig. 4.28). Del mismo modo que en PB, la ocupación no es plena y las estaciones de muestreo que contenían reclutas se ubican encima de la línea de bajamar promedio (Fig. 4.28). A diferencia de los éstos, los juveniles ocupan todo el intermareal y toda la extensión de la costa muestreada, pero el sector con mayor abundancia de juveniles se observó en el extremo sur de PA (Fig. 4.28). Por último, los adultos también mostraron una ocupación plena de la playa, pero en los niveles cercanos a la línea de bajamar promedio y ausencia en los niveles superiores (4-5 m).

Por la baja cantidad de estaciones de muestreos con reclutas, juveniles y adultos en PB, no se logró construir los variogramas ni ajustar el modelo esférico. Sin embargo, en PA esto no fue una limitante y se encontró que existe una estructura espacial para cada componente de la población en ambas variables analizadas (densidad y biomasa).

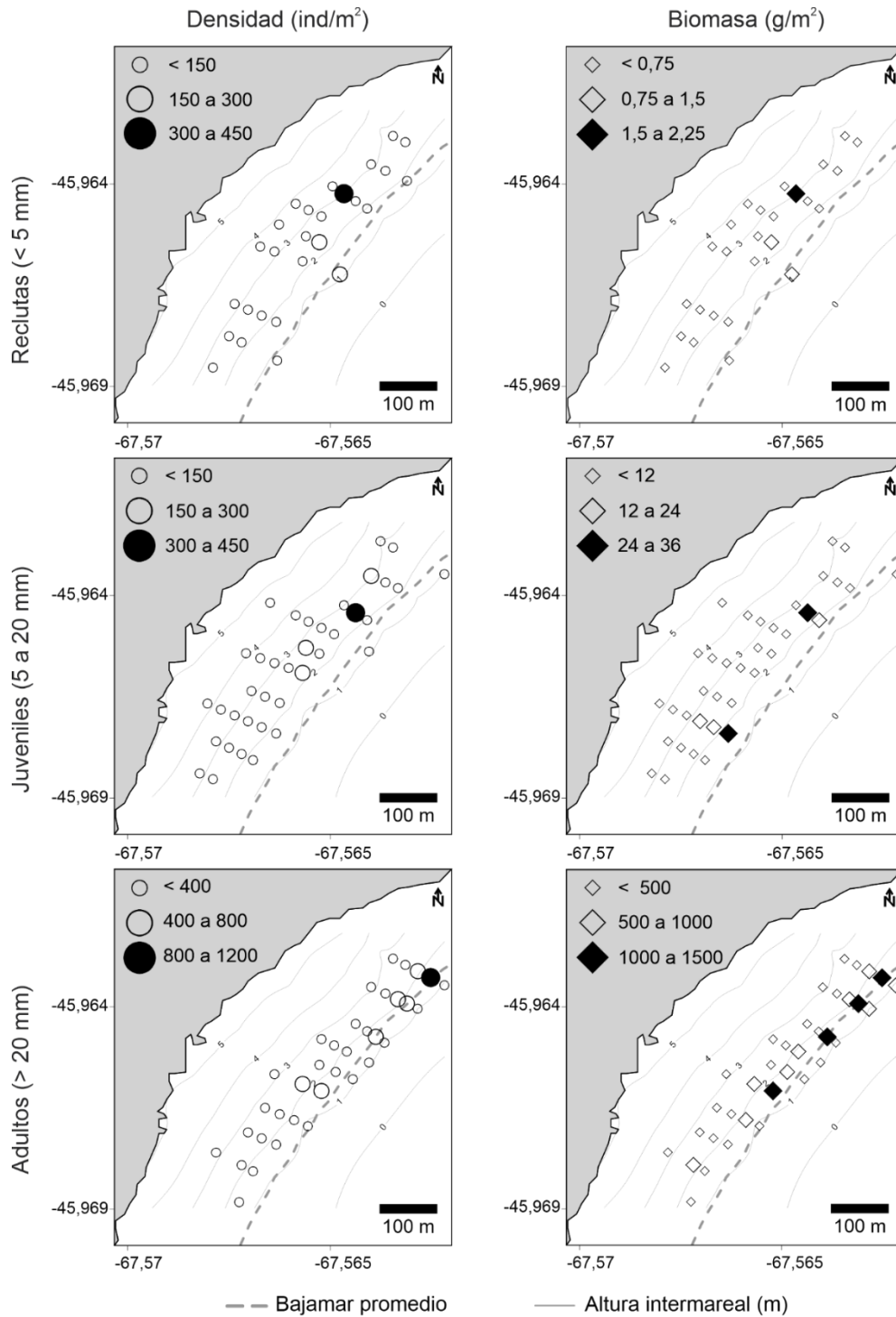


Figura 4.27 | Mapa de las observaciones puntuales de la abundancia de reclutas, juveniles y adultos de *Darina solenoides* en Playa Belvedere.

En general, las direcciones analizadas fueron longitudinal (0°) y latitudinal (90°) (Fig. 4.30), aunque la biomasa debió ser examinada en 45° y 135°, debido a la orientación de la playa. En todos los casos, se utilizó una tolerancia angular de 45°

para emplear todos los puntos en el espacio (Tabla 4.7). Del mismo modo que en los variogramas direccionales de las variables sin discriminar por categorías de tamaños, se observó que aumenta la variabilidad espacial al incrementar la distancia entre pares de muestras y se mantiene constante al alcanzar una asíntota (Fig. 4.30). En todos los casos el “efecto pepita” o la variabilidad a microescala resultó menor al 25% de la variabilidad total (Fig. 4.30; Tabla 4.7).

En general, las extensiones de los parches resultaron diferenciales entre los componentes de la población, aunque en todos los casos se observó que son más extensos en sentido latitudinal que en sentido longitudinal, el primero orientado siguiendo la línea de marea (Tabla 4.7).

Los reclutas se encontraron agrupados en un único parche de ~235 m de largo y ~185 m de ancho (Tabla 4.7), el cual se encontró ubicado en el sector sur de PA, donde la mayor concentración se observó contiguo al afloramiento rocoso y disminuye hacia el sur de la playa. Tanto la densidad como la biomasa de este componente mostraron el mismo patrón espacial de agregación que se encontró ubicado entre los 3 y 4 m de altura intermareal (Figs. 4.31 - 4.32).

Las almejas juveniles mostraron un patrón espacial un poco diferente al de los reclutas, ya que se observa la formación de varios parches de abundancias menores distribuidos por toda la playa, y un parche de abundancia mayor ubicado en el extremo sur de la costa (Figs. 4.31 - 4.32). Éste último registró un máximo de 275 ind.m⁻² y se ubica a menor altura intermareal (entre 2 y 3 m) que el resto de las agrupaciones menores.

Los adultos de *D. solenoides* se encuentran agrupados en un único y extenso parche que comienza en el extremo norte de PA con valores altos de abundancias (~150 ind.m⁻²) y continúa disminuyendo la concentración de almejas hacia el límite sur de la costa (Figs. 4.31 - 4.32). En contraposición con los reclutas y juveniles, la

mayor cantidad de los adultos se ubica en sectores más bajos de la playa, sobre la línea de bajamar promedio del sector norte; aunque en la parte sur de la costa se observan menores abundancias a alturas intermareales más altas.

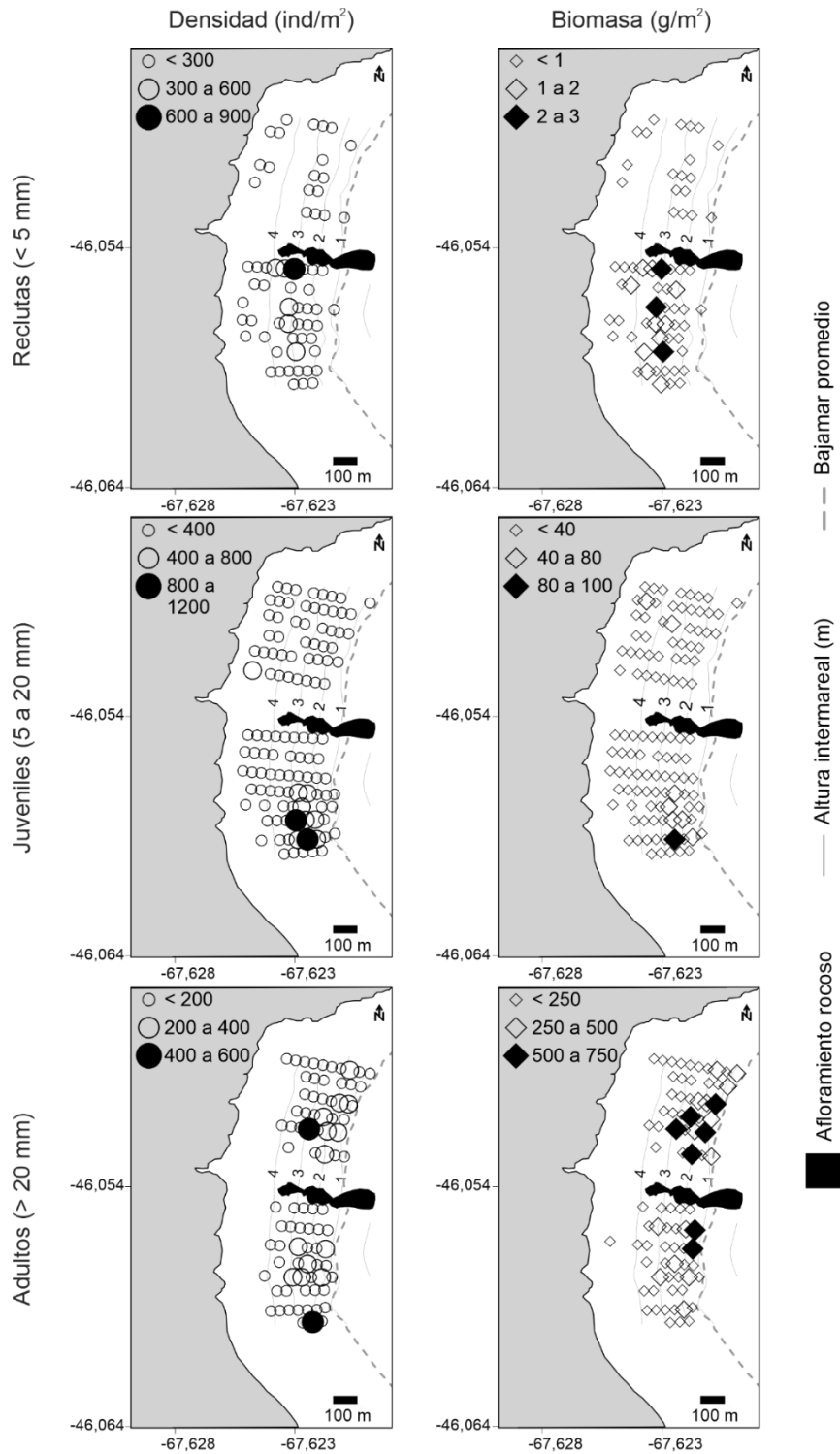


Figura 4.29 | Mapa de las observaciones puntuales de la abundancia de reclutas, juveniles y adultos de *Darina solenoides* en Playa Acina.

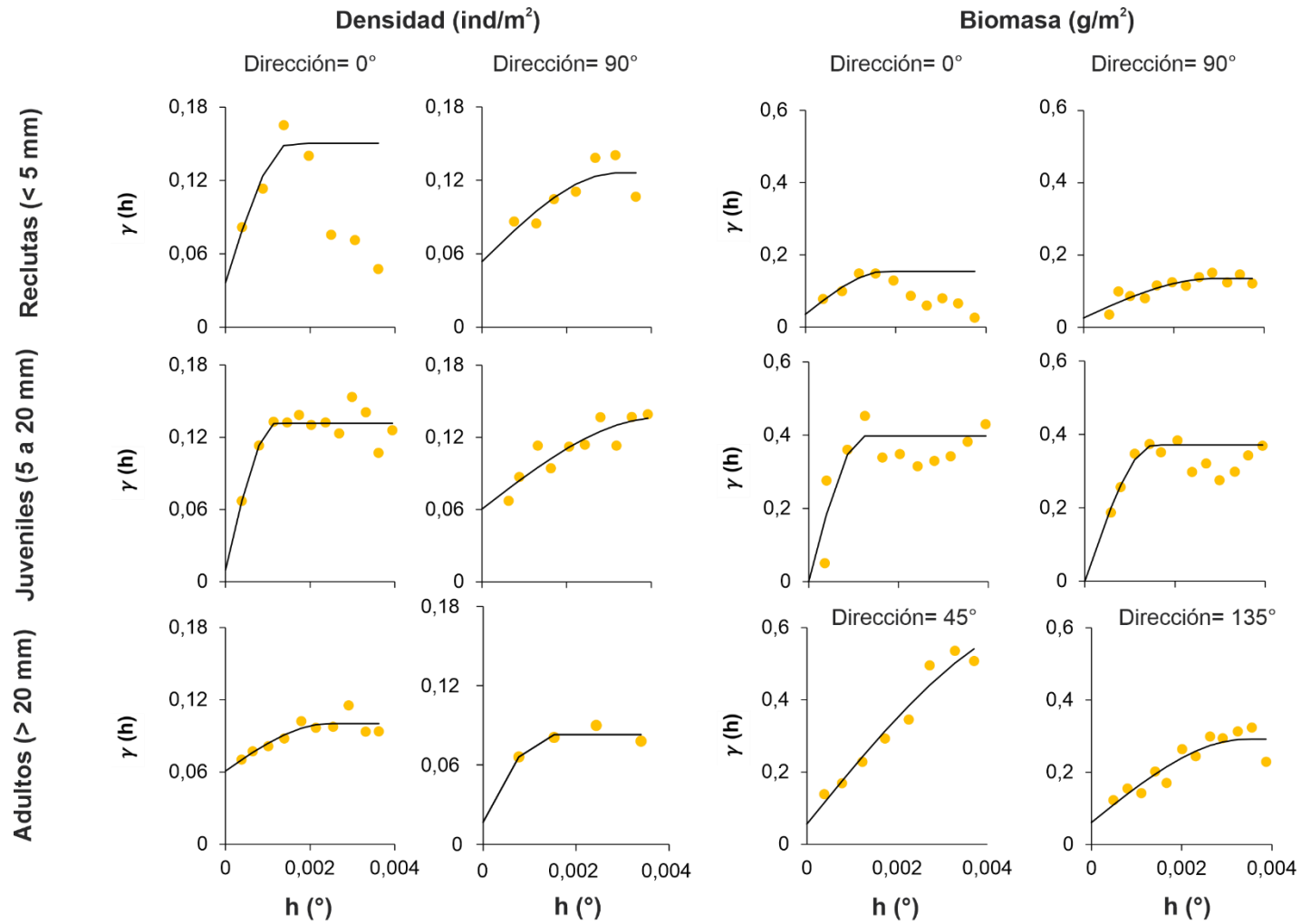


Figura 4.30 | Variogramas experimentales direccionales y modelo esférico ajustado de abundancias de reclutas, juveniles y adultos de *Darina solenoides* en Playa Acina.

Tabla 4.7 | Parámetros del modelo esférico ajustado en cada variograma direccional para las variables analizadas discriminadas por largos de *Darina solenoides* de Playa Acina. TA, tolerancia angular; C_0 , efecto pepita (ind.m⁻²); C_1 , varianza estructural ind.m⁻²; Sill, asíntota; SC, suma de cuadrados.

	<i>Densidad</i>						<i>Biomasa</i>					
	Reclutas		Juveniles		Adultos		Reclutas		Juveniles		Adultos	
<i>Dirección</i>	0°	90°	0°	90°	0°	90°	0°	90°	0°	90°	45°	135°
<i>TA</i>	45	45	45	45	45	45	45	45	45	45	45	45
<i>lag width</i> (°)	0,0005	0,0004	0,0003	0,0003	0,0003	0,0009	0,0003	0,0003	0,0003	0,0003	0,0005	0,0003
C_0	0,036	0,054	0,010	0,060	0,061	0,017	0,035	0,026	0	0	0,056	0,061
C_1	0,114	0,072	0,122	0,076	0,039	0,066	0,119	0,109	0,398	0,371	0,570	0,231
<i>Rango (m)</i>	171,6	248,8	132,6	326,7	270,3	107,6	199,3	222,7	138,6	119,3	620,4	266,7
<i>Sill</i>	0,150	0,126	0,132	0,120	0,100	0,083	0,155	0,135	0,398	0,371	0,627	0,292
<i>SC</i>	0,0005	0,0010	0,0013	0,0009	0,0004	7,6E-05	0,0003	0,0027	0,0292	0,0010	0,0079	0,0101
<i>n</i>	7	7	12	10	10	4	10	12	12	12	8	12

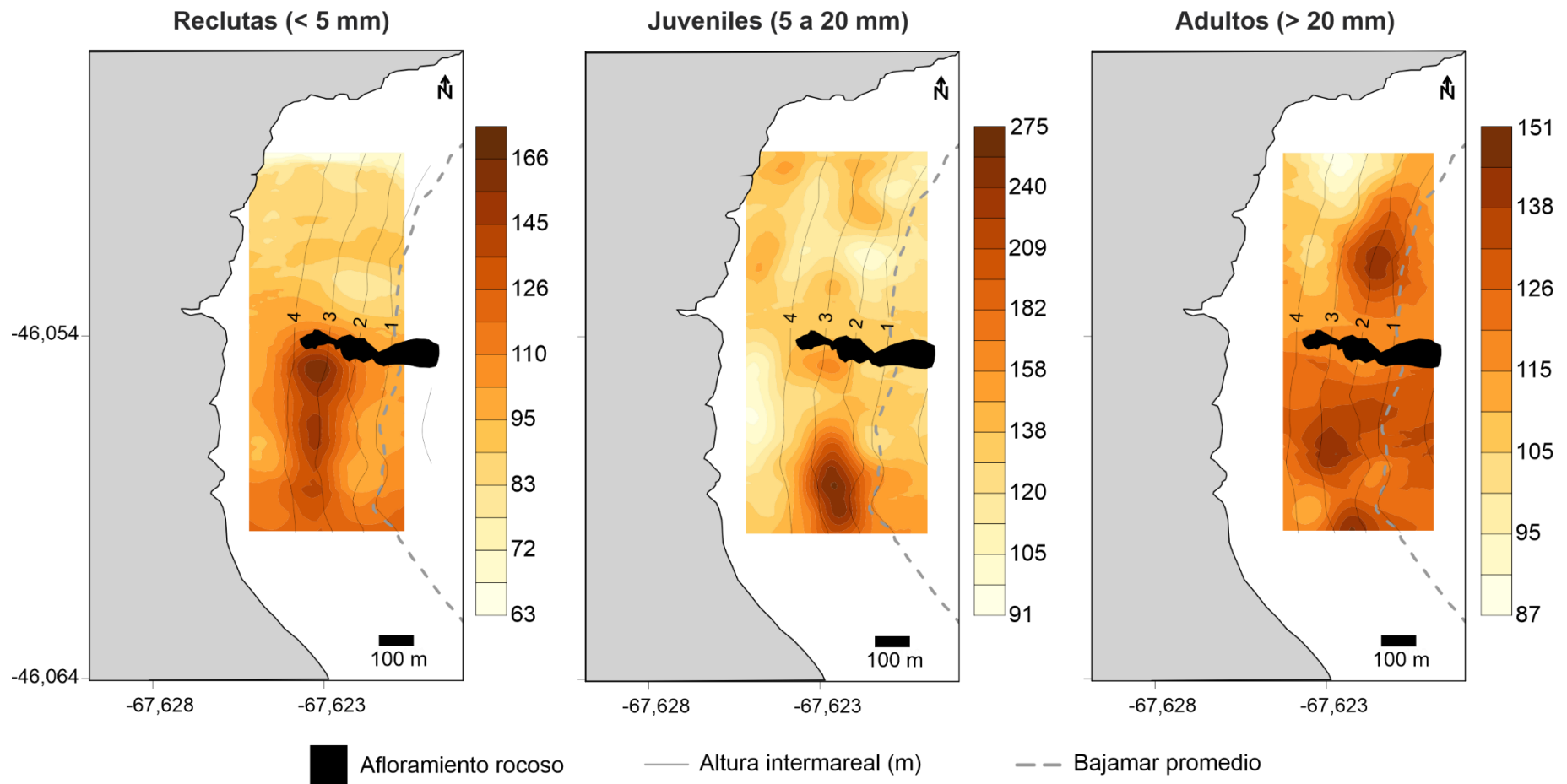


Figura 4.31 | Distribución espacial de la densidad (ind.m⁻²) de reclutas, juveniles y adultos de *Darina solenoides* en Playa Acina.

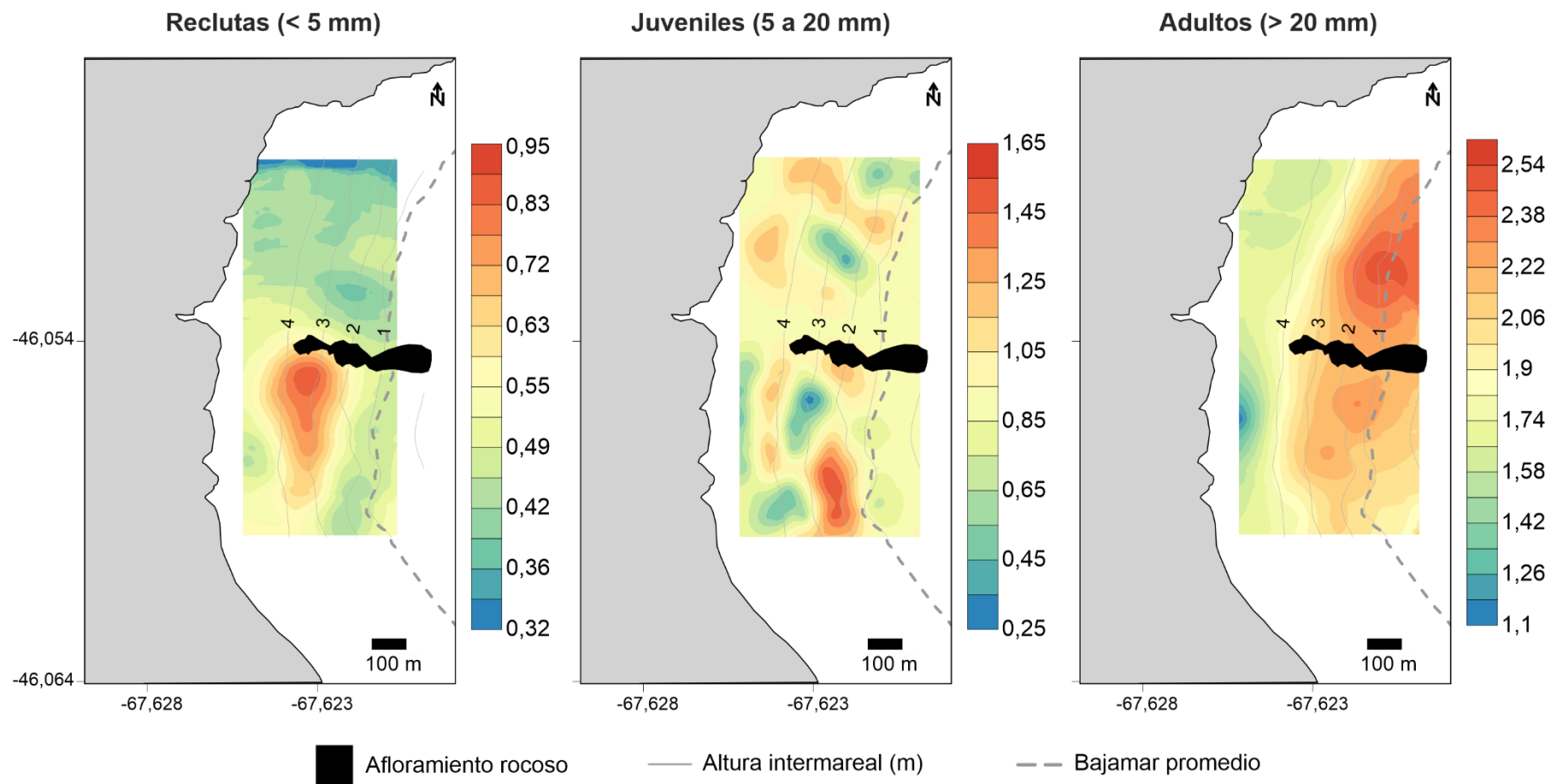


Figura 4.32 | Distribución espacial de la biomasa (g.m⁻²) de reclutas, juveniles y adultos de *Darina solenoides* en Playa Acina.

Discusión

Las playas estudiadas presentaron algunas características similares. Tanto la extensión, la disposición, la orientación, la pendiente, la humedad en su sedimento como la altura intermareal son equivalentes entre ambos sitios. Por otro lado, la granulometría difiere levemente, ya que Playa Belvedere (PB) tiene una combinación de diversas fracciones granulométricas (arenas gruesas, medias, finas y muy finas), mientras que Playa Acina (PA) presenta una matriz arenosa más homogénea con abundancia de arenas finas. Si bien estas características podrían no ser las mismas a lo largo del tiempo por la dinámica del sedimento que presentan los intermareales arenosos, resulta importante aclarar que, según McLachlan y Defeo (2018), existe una relativa estabilidad de estas costas al que las playas vuelven luego de movimientos de sustrato importantes producto de algún disturbio a causa de condiciones ambientales extremas (como marejadas y vientos fuertes). Aunque no se haya estudiado la dinámica temporal del sedimento en estos sitios en particular, se considera que los resultados serían el reflejo de esa condición estable ya que previo al muestreo no se registraron condiciones climáticas o hidrodinámicas extremas, además de que los resultados se asemejaron a la información publicada anteriormente para estas mismas playas (Marraco, 1997; Isla *et al.*, 2002). Por lo tanto, ambas costas se describen como playas disipativas macromareales, con pendientes poco pronunciadas (< 2 %), que contienen mayor proporción de arenas finas (~2,2 Φ) con escasa materia orgánica (< 1,4 %) y baja humedad en su sedimento (< 24 %).

Distribución espacial de la abundancia

El análisis de los patrones espaciales de *D. solenoides* en PB y PA, evidenció que la población presenta una marcada agregación estructurada espacialmente, en ambos sitios de estudio. Esto ocurre a pequeñas escalas que van desde 100 a 400 m, coincidiendo con lo observado para algunas especies de bivalvos infaunales como, *Ruditapes philippinarum* (~130 m), *Paphies australis*, *Tawera spissa* y *Venerupis*

largillerti (~200 m) (Cole *et al.*, 2000; Beninger y Boldina, 2014). Se ha sugerido que en playas disipativas con poco disturbio antropogénico (como las evaluadas en el presente estudio), las relaciones intraespecíficas serían más intensas (Defeo y McLachlan, 2005), por lo que podrían estar regulando la escala espacial a la cual se generan los parches de almejas.

El agrupamiento de organismos con escasa movilidad es un aspecto bien documentado en moluscos bivalvos (Hall, 1983; David *et al.*, 1997; Cole *et al.*, 2000; Defeo y Rueda, 2002; Morsan, 2003; Brocher *et al.*, 2007; Beninger y Boldina, 2014). Algunos autores sugieren la idea de que los grupos son específicos del sitio más que de la especie en cuestión (Brocher *et al.*, 2007), y se originan por la forma en que se asientan las larvas recién metamorfoseadas. Estas últimas llegan a la playa en grupos de altas densidades donde los factores hidrodinámicos no resultarían lo suficientemente dispersivos para separarlas. Otra hipótesis pone de manifiesto que los organismos se agrupan luego de asentarse (Hall, 1983; Cole *et al.*, 2000; Gosling, 2015), ya que algunos sitios no serían viables para el desarrollo de éstos mientras que otros sí, donde se daría la mayor supervivencia de los individuos. Además, otra de las razones por las cuales formarían grupos estaría relacionada con los beneficios que les otorgaría, por ejemplo, a nivel reproductivo (Azouzi *et al.*, 2002). En este sentido, el agrupamiento de los bivalvos infaunales podría presentar la ventaja de aumentar la fecundidad, ya que, al convivir en parches, las gametas liberadas al medio se encontrarían con mayor facilidad.

En términos generales, *D. solenoides* se agrupa formando bancos o parches a lo largo de todo el intermareal, los cuales exhiben forma de elipses con el mayor eje paralelo a la línea de costa. Los parches presentaron dimensiones diferentes en función de la variable (densidad o biomasa) y el sitio analizado. Los bancos detectados, considerando la densidad como variable, presentaron superficies similares entre playas

(~20.250 m²) aunque exhibieron algunas diferencias a escala local, siendo más largos y menos anchos en PB respecto de PA. Estas diferencias se podrían explicar, en principio, por las dimensiones y características geomorfológicas de las playas. La costa de PA presenta un intermareal más extenso, pero un afloramiento rocoso en el centro interrumpe el sector del intermareal donde se observan las mayores agregaciones de la especie. Dicha roca podría estar actuando como una discontinuidad natural, que no permitiría la conformación de parches más largos en esa playa. PB, si bien posee un intermareal menos extenso que PA, al no presentar ningún obstáculo, generaría el espacio necesario para el agrupamiento natural de la especie, formando parches más largos y angostos.

Por otro lado, la biomasa presentó parches de mayor tamaño en PA (PB: 27.300 m²; PA: 81.000 m²). Las diferencias observadas respecto a los tamaños de los parches según la variable analizada podrían estar indicando que la biomasa por unidad de superficie presenta una dependencia espacial mayor que la densidad. Las concentraciones más abundantes (en densidad y biomasa) se observaron hacia el norte de PB, mientras que en PA tuvieron lugar en sectores distintos. La ubicación diferencial de los valores máximos de biomasa y densidad de PA puede interpretarse como un indicio de la segregación espacial de los componentes de la población ubicando a los individuos adultos (más pesados), en el sector norte de la playa y los más jóvenes (reclutas y juveniles) en la zona sur de la misma. Además, procesos denso-dependientes podrían haber actuado sobre las clases anuales presentes en PA, generando un crecimiento individual diferencial de las almejas que se traduciría en la diferencia de biomasa en sitios con densidad similar (David *et al.*, 1997; Morsan, 2000; Azouzi *et al.*, 2002; Pappalardo y Morsan, 2005).

Los bancos naturales con forma de elipse han sido documentados anteriormente para almejas intermareales como *R. philippinarum* y *Amarillodesma mactroides* (Hall,

1983; Defeo *et al.*, 1986; Defeo, 1993). Según algunos autores, las mayores concentraciones que tienen lugar en el centro de las elipses y la disminución en la abundancia hacia sus extremos podrían estar provocada por varias causas. En principio, podría ser el resultado de la discontinuidad de las variables ambientales óptimas para el desarrollo de la especie. Por otro lado, la causa podría estar dada por la mortalidad diferencial que presentan los individuos en los bordes de los parches. Dicha mortalidad podría deberse a procesos antrópicos como la remoción de ejemplares para la pesca, y también a procesos naturales (Hall, 1983; Cole *et al.*, 2000; Hunt *et al.*, 2003; Beal *et al.*, 2018), tales como la predación ejercida por aves playeras y otros organismos como el pez gallo o el cangrejo nadador *Ovalipes trimaculatus*. La depredación de almejas por parte de cangrejos ha sido establecida para otras especies y supone una fuente de alta mortalidad de individuos (Beal *et al.*, 2018). Una hipótesis que se pone de manifiesto es que los predadores consumirían las almejas de un sector o franja, provocando el descenso en el número de individuos, lo que conduciría a una discontinuidad en la abundancia.

La especie ha demostrado la capacidad de ocupar diferentes sectores de las playas donde habita. Por ejemplo, en las playas de los golfos norpatagónicos (GSJo y GN) la almeja *D. solenoides* se encuentra restringida a los niveles medios y altos de la playa lo que podría estar provocado por la presencia de *Tellina petitiana* en los niveles más bajos (sobre la línea de bajamar) (Musmeci, 2013). De manera similar, en RG, la especie suele ocupar los niveles medio-altos de la playa los cuales se encontraron asociados a sustratos con mayor cantidad de arenas finas (Lizarralde y Pittaluga, 2011). A diferencia de lo que se observa en otros sitios de su distribución, los bancos de *D. solenoides* en el GSJ, tienden a ser más densos en el mesolitoral medio e inferior y su abundancia disminuye conforme se aproximan a los extremos del intermareal (supra e infralitoral). En particular, entre los 2 y los 2,5 m de altura intermareal se observan las mayores densidades de almejas que presentan un rango de 1.000 a 1.500 ind.m⁻². Cabe

destacar que en PA se observa un segundo máximo de abundancia (Fig. 4.16) hacia los niveles altos de la playa (~5 m), situación que habría sido reportada anteriormente para la misma playa por Marraco (1997). Este escenario podría deberse a la presencia de individuos pequeños (< 10 mm) en el periodo de estudio, ya que se ha observado la distribución de éstos en sectores altos de diferentes playas (Marraco, 1997; Oviedo, 2007; Bala, 2008; Musmeci *et al.*, 2013). Sin embargo, futuros estudios podrían incorporar una mayor resolución temporal que permita explorar si las cohortes recién asentadas se mantienen en ese lugar, se desplazan o simplemente no sobreviven.

Estudios previos en el GSJ indican amplia distribución vertical en el intermareal con máximos hacia niveles medios (3 a 3,5 m; Rada Tilly) o medios-altos (3 a 5,5 m en PA) (Marraco, 1997). Por otro lado, estudios realizados en los golfos norpatagónicos establecen que *D. solenoides* se distribuye principalmente hacia el mesolitoral superior. Por ejemplo, en las costas del Golfo San José (GSJo), habita entre 2 y 6 m, aunque el óptimo de la especie se encuentra entre los 4 y 6 m (Marraco, 1997; Pagnoni, 1997; Oviedo, 2007). En los golfos norpatagónicos, la distribución de la especie se asoció a sedimentos con contenidos medios a bajos de arenas muy finas (Marraco, 1997; Oviedo, 2007) y valores medios de agua retenida intersticial (> 20%; Marraco, 1997). En las playas donde se realizó el presente estudio, los sectores donde habita la especie se encuentran representados por una mayor proporción de arenas finas y un menor porcentaje de arenas medias. Sin embargo, trabajos previos realizados en bivalvos infaunales intermareales destacan que la distribución de la densidad de esas especies se encuentra más relacionada a los niveles de marea o materia orgánica que a al tipo de sedimento (arenas, limos y arcillas) (Azouzi *et al.*, 2002). En el caso particular de *D. solenoides*, la distribución se asoció mayormente a niveles de arenas finas.

Demografía

La distribución de cohortes desbalanceadas ha sido documentada en otras poblaciones de invertebrados marinos (David *et al.*, 1997), y podría ser producida por efectos directos de la mortalidad natural y/o incidental, al haber remoción ocasional de individuos para carnada (Fig. 4.33). La falta de individuos de un año podría darse por varias causas naturales: por fallas en el asentamiento del año anterior en ese sitio, la emigración de esos individuos, y/o una predominante mortalidad natural de reclutas a causa de procesos naturales (Hall, 1983; Cole *et al.*, 2000). En otras secciones de este estudio se pone en evidencia que la mortalidad post-asentamiento podría ser alta ya que en los meses siguientes al reclutamiento se observó la disminución abrupta de su abundancia. En este sentido, la mortalidad producida por la predación de tamaños seleccionadas por parte de aves playeras podría explicar la ausencia de los individuos de longitudes mencionadas en PB. Los chorlitos ceniciento (*Pluvianellus socialis*) y de doble collar (*Charadrius falklandicus*) junto a los ostreros australes (*Haematopus leucopodus*) son las especies de aves playeras que podrían estar consumiendo estos individuos de longitudes intermedias en los sitios analizados. La abundancia y la estabilidad de las bandadas consumiendo *D. solenoides* han sido identificadas a través de registros no cuantificados (*obs. per.*).



Figura 4.33 | Ejemplares de *D. solenoides* extraídos para usar como carnada.

Por otro lado, la mortalidad se puede dar previa a la dispersión de las larvas y/o luego del asentamiento de los reclutas, pero también es probable que exista variación temporal en el sitio de asentamiento de la especie. Esto podría sugerir la existencia de una metapoblación de *D. solenoides* en el sistema de playas de arenas de la costa central del GSJ. Esta posible metapoblación, podría exhibir variabilidad espacial y temporal en su patrón de asentamiento, probablemente en función de la disponibilidad del espacio (Defeo y McLachlan, 2005) y las condiciones hidrodinámicas que favorezcan la dispersión. Cabe destacar que la fecha en que se realiza el muestreo de la presente tesis (marzo de 2017) resultó ser inmediatamente posterior al periodo definido de asentamiento de la especie (Capítulo II y III), y se puede observar la diferencia en la intensidad del reclutamiento entre los sitios de estudio. La mortalidad natural de individuos recién asentados y reclutas ha sido establecida como uno de los factores bióticos más importantes que afectarían el tamaño de las poblaciones de bivalvos (Beal *et al.*, 2018) y esto es lo que podría haber sido el causante de la escasa abundancia de almejas en una de las playas. Por otro lado, PB podría haber tenido un asentamiento mayor de las cohortes 2016 y 2015, ya que tiene un alto porcentaje relativo de individuos de entre 1 y 2 años respecto al resto de las edades.

Patrones espaciales de los reclutas, juveniles y adultos

El conjunto de reclutas, juveniles y adultos se encontraron estructurados espacialmente, aunque se observó una variación notable en la abundancia, el tamaño y la ubicación de los bancos. Como se había mencionado en un principio, la altura intermareal parece ser un factor influyente en la distribución espacial de los componentes poblacionales de esta especie. Al igual que lo observado por algunos autores (Marraco, 1998; Oviedo, 2007; Bala, 2008), los niveles más altos de la playa están ocupados por los reclutas, mientras que los adultos se encuentran limitados a niveles más bajos del intermareal, sobre la línea de bajar promedio. Dicha zonación de

los adultos podría ser explicada por la necesidad de mantener elevados sus requerimientos metabólicos (alimento, oxígeno, entre otros) (Oviedo, 2007). La localización en el límite inferior del intermareal les permite estar más horas sumergidos y, en consecuencia, alimentándose y respirando, lo que aumentaría su supervivencia (Hall, 1983; Oviedo, 2007). Si bien otros bivalvos presentan migraciones activas influenciadas por las estaciones o las mareas (Nel, 2000; Fiori, 2002), la almeja *D. solenoides* no presenta hasta el momento, antecedentes de esa variación temporal en su distribución vertical. Por lo que, la ubicación diferencial de los componentes poblacionales podría ser causada por el asentamiento diferencial de las clases etarias, fenómenos de mortalidad post-metamórfica o la selección del hábitat a escalas pequeñas (Defeo y McLachlan, 2005).

El agrupamiento de los reclutas podría darse a causa del asentamiento masivo de larvas en un único sitio, y en menor medida por la dispersión y movimiento de los ejemplares al buscar los sitios más adecuados para su desarrollo. En algunas poblaciones de bivalvos infaunales suspensívoros, la presencia de adultos en el sedimento puede actuar como un mecanismo de control, a través de la exclusión competitiva dificultando la incorporación de nuevos ejemplares (Schoeman y Richardson, 2002), ya que las larvas serían ingeridas por los adultos (Peterson, 1982; Elmgren *et al.*, 1986; André y Rosenberg, 1991; Peck y Bullough, 1993). Mientras que, en otras poblaciones, se ha observado que en los sitios donde se desarrollan juveniles y adultos de la misma especie también se incorporan nuevos reclutas (Hall, 1983). El caso particular de *D. solenoides* revela que, si bien el asentamiento se propició en casi la totalidad de la costa, el parche descrito se suscribe a una zona disponible, donde no había grandes concentraciones de juveniles ni adultos. Por otro lado, un mecanismo físico también podría estar actuando, ya que la zona donde se encuentra el parche de reclutas de la cohorte 2017 resultó ser un sitio contiguo al extremo superior del afloramiento rocoso. Si bien la playa es disipativa y la energía entregada por la ola no sería muy intensa,


ubicarse en un sitio tan cercano a esa restinga podría servir de reparo contra la rompiente de las olas que se introducen a la costa desde el norte. De este modo, los reclutas evitarían ser removidos además de presentar mayores proporciones de arenas finas y muy finas que le permitirían adentrarse mejor en el sustrato.

Los juveniles presentaron las mayores densidades ($< 250 \text{ ind.m}^{-2}$), en un parche extenso ($\sim 32.600 \text{ m}^2$) hacia el sur de la costa, y algunos otros parches menos abundantes hacia el norte. Esta segregación de agrupaciones menos densas podría estar dada por el asentamiento diferencial de al menos dos cohortes que componen las almejas de largos clasificados como juveniles. Por otro lado, la discontinuidad en su ubicación en el sector norte de PA también podría ser el resultado de la predación ejercida sobre esos grupos de almejas, o la dispersión y migración de esos ejemplares en otros sectores del intermareal conforme van creciendo. Por su parte, los parches de almejas adultas, si bien presentan dimensiones menores, se observa que están contiguos formando una franja de mayores abundancias en la zona norte.

En conclusión, la población de *D. solenoides* del GSJ se encuentra estructurada espacialmente desde las etapas tempranas de su ciclo de vida. Los parches presentan formas similares a un elipsoide con su eje mayor paralelo a la línea de costa. Las dimensiones de los parches (entre $\sim 4.000 \text{ m}^2$ y $\sim 40.000 \text{ m}^2$) y la dependencia espacial a la cual se encuentra estructurada la población (entre 100 y 400 m) varían tanto en función del sitio como de la abundancia (densidad o biomasa) y el componente demográfico analizado, pero siempre se encuentran las mayores abundancias hacia el centro del parche y disminuye hacia la periferia. La formación de estos bancos de almejas podría estar regulada por varios factores interdependientes, entre los cuales se destacan el asentamiento de larvas, la elección del microhábitat por parte de los adultos, la predación ejercida por otras especies y los gradientes de variables ambientales (altura intermareal y porcentaje de arenas). Sin embargo, los

patrones descritos podrían presentar variaciones tanto temporales como espaciales como consecuencia de las fluctuaciones propias de su dinámica poblacional (reclutamiento y mortalidad), de la dispersión de los ejemplares, como así también de la dinámica del sustrato de las playas, entre otros.

Las playas de arena de la costa central del GSJ constituyen un sistema de cinco playas próximas donde la presencia de *D. solenoides* ha sido documentada o registrada informalmente. Considerando que las mismas se encuentran en 25 km de línea costa, los resultados de este estudio sugieren que puede tratarse de una metapoblación donde entre los bancos presentes en ellas puede existir algún grado de conectividad mediada por migración larval. En ese caso, la abundancia de los diferentes grupos demográficos puede fluctuar regulada por el efecto de las condiciones hidrográficas, u otras variables ambientales condicionando tanto procesos pre-dispersivos (ciclo reproductivo, supervivencia) como post-dispersivos (transporte y asentamiento larval).



CONCLUSIONES

Conclusiones

Darina solenoides es una almeja infaunal que habita los intermareales arenosos de la Patagonia Argentina y Chilena. En las playas Belvedere y Acina se puede concluir que la especie presenta un ciclo reproductivo anual similar entre sexos e influenciado por variables ambientales. Al cumplir un año de vida maduran sexualmente, en el invierno comienza la proliferación de las gametas que inician la maduración en la primavera y finalizan al inicio del verano. Durante el verano austral, esta especie evacúa sus gametas al medio donde ocurre la fecundación; el desarrollo embrionario y larval ocurre rápidamente y los reclutas se asientan durante el mismo periodo de tiempo (enero a abril). Los nuevos individuos empiezan a crecer rápidamente gracias al segundo *bloom* fitoplanctónico, marcando su primer anillo traslúcido en las valvas. Durante el otoño e invierno, el crecimiento se hace más lento y los individuos marcan el anillo opaco. Los tremátodos digeneos presentes en sus tejidos gonadales causan castración e impiden el desarrollo normal de sus gónadas. Las almejas castradas son un porcentaje bajo de la población por lo que se podría concluir que estos parásitos no afectarían de manera relevante la perpetuidad de la especie en la costa central del GSJ.

Las almejas exhiben un patrón de disposición espacial agregada en playas arenosas. Estos bancos tienen forma de elipsoide con el eje mayor paralelo a la línea de costa y su extensión espacial es variable según características geomorfológicas de las playas e inherentes al grupo de almejas que conforman el banco. En general, su longevidad es de seis años por lo que las nuevas cohortes se asientan en los sitios que van liberando las cohortes anteriores o entre los individuos de las cohortes existentes. Si bien el mesolitoral inferior parece ser la franja intermareal donde se encuentran las mayores abundancias de la especie en las playas analizadas, los reclutas se localizan en el mesolitoral superior, los juveniles hacia el mesolitoral medio y los adultos hacia el infralitoral.

Bibliografía

- Acker, J. G. y Leptoukh, G. (2007). Online analysis enhances use of NASA earth science data. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 88(2): 14-17.
- Ageitos de Castellanos, Z. J. (1967). Catálogo de moluscos marinos bonaerenses. *Anuales de la Comisión de Investigaciones Científicas. Gobernación de la Provincia de Buenos Aires*, 8: 9-365.
- Aguirre, M. L.; Savalsky, J. C. H. y Dellatorre, F. (2008). Late Cenozoic invertebrate paleontology of Patagonia and Tierra del Fuego, with emphasis on molluscs. *Developments in Quaternary Sciences*, 11: 285-325.
- Aljadani, N. (2013). The reproductive biology of the surf clams Triangle Shell (*Spisula aequilatera*), Ringed dosinia (*Dosinia anus*) and Deep water Tuatua (*Paphies donacina*) from the North-East of South Island, New Zealand. Doctoral dissertation, Auckland University of Technology. New Zealand, 158 pp.
- André, C. y Rosenberg, R. (1991) Adult-larval interactions in the suspension-feeder bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria* L. *Marine Ecology Progress Series*. 71: 227-234.
- Aragón-Noriega, E. A. (2013). Modelación del crecimiento individual del callo de hacha *Atrina maura* (Bivalvia: Pinnidae) a partir de la inferencia multi modelo. *Revista de biología tropical*, 61(3): 1167-1174.
- Avellanal, M. H.; Jaramillo, E.; Clasing, E.; Quijon, P. A. y Contreras, H. (2002). Reproductive cycle of the bivalves *Ensis macha* (Molina, 1782) (Solenidae), *Tagelus dombeii* (Lamarck, 1818) (Solecurtidae), and *Mulinia edulis* (King, 1831) (Mactridae) in southern Chile. *Veliger*, 45(1), 33-44.
- Aubone, A. y Wöhler, O. C. (2000). Aplicación del método de máxima verosimilitud a la estimación de parámetros y comparación de curvas de crecimiento de von Bertalanffy. Informe técnico INIDEP N° 37, 21 pp.
- Azouzi, L.; Bourget, E. y Borcard, D. (2002). Spatial variation in the intertidal bivalve *Macoma balthica*: biotic variables in relation to density and abiotic factors. *Marine Ecology Progress Series*, 234, 159-170.

- Bagnato, E.; Gilardoni, C.; Di Giorgio, G. y Cremonte, F. (2015). A checklist of marine larval tremátodos (Digenea) in molluscs from Argentina, Southwestern Atlantic coast. *Check List*, 11(4): 1706.
- Bala, L. O.; Hernández, M. A.; D'Amico, V. y Musmeci, L. R. (2003). Variación anual de la profundidad de enterramiento y del índice de condición de la almeja *Darina solenoides* en playa Fracasso (Península Valdés) y su relación con la presencia de aves playeras, sus principales predadores. V Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar. INIDEP y Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina. 68 pp.
- Bala, L. O. (2008). Humedales costeros y aves playeras migratorias *CENPAT. Puerto Madryn*. 120 pp. ISBN 978-987-05-5598-8.
- Bala, L. O.; Hernandez, M. A. y Musmeci, L. R. (2017). Comunidades intermareales y aves playeras de Playa Colombo. 118-137 p, en Udrizar Sauthier, D. E.; Pazos, G. E. y Arias A. M. (Eds) Reserva de vida silvestre San Pablo de Valdés 10 años. *Fundación Vida Silvestre Argentina*, 280 pp. ISBN 978-950-9427-31-0
- Bantoto, V., y Ilano, A. (2012). The reproductive biology of *Lutraria philippinarum* (Veneroidea: Mactridae) and its fishery in the Philippines. *Revista de biología tropical*, 60(4), 1807-1818.
- Bantoto-Kinamot, V. (2016). Effects of induced spawning on early development in snout otter clam, *Lutraria philippinarum* (Deshayes, 1854) (Bivalvia: Mactridae). *Iranian Journal of Fisheries Sciences*, 15(3): 1230-1236.
- Barber, B. J. y Blake, N. J. (2006). Reproductive physiology. In *Developments in aquaculture and fisheries science*. Elsevier, 35: 357-416.
- Barnes, R. D. (1989). Zoología de los invertebrados (No. QL 362. B3718 1989).
- Barón, P. J.; Real, L. E.; Ciocco, N. F. y Ré, M. E. (2004). Morphometry, growth and reproduction of an Atlantic population of the razor clam *Ensis macha* (Molina, 1782). *Scientia Marina*, 68(2): 211-217.
- Barón, P. (1995). Anatomía y morfología de la almeja *Tellina petitiana* (d'Orbihny) (Pelecypoda, Tellinidae). Tesis de grado. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Puerto Madryn, Argentina. 175 pp.
- Bastida, R.; Roux, A. y Bremec, C. (1989). Investigaciones sobre las comunidades bentónicas en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya. *Publicaciones del Comité Técnico Mixto Frente Marítimo*, 5: 115-129.
- Bastida, R.; Roux, A. y Martinez, D. (1992). Benthic communities of the Argentine continental shelf. *Acta Oceanográfica*, 15 (6): 687-698.

- Bayne, B. L. (1976). Aspects of reproduction in bivalve molluscs. In *Estuarine processes* (pp. 432-448). Academic Press.
- Beal, B. F.; Coffin, C. R.; Randall, S. F.; Goodenow, C. A.; Pepperman, K. E.; Ellis, B. W.; ... y Protopopescu, G. C. (2018). Spatial variability in recruitment of an infaunal bivalve: experimental effects of predator exclusion on the softshell clam (*Mya arenaria* L.) along three tidal estuaries in southern Maine, USA. *Journal of Shellfish Research*, 37(1): 1-27.
- Beamish, R. J. y Fournier, D. A. (1981). A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 38: 982-983.
- Becerra, A. F. (2012). Diversidad, abundancia estacional y uso del hábitat de aves playeras migratorias en el estuario de Río Gallegos (Santa Cruz). *Informes Científicos Técnicos-UNPA*, 4(2): 82-106.
- Beninger, P. G. y Boldina, I. (2014). Fine-scale spatial distribution of the temperate infaunal bivalve *Tapes* (= *Ruditapes*) *philippinarum* (Adams and Reeve) on fished and unfished intertidal mudflats. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 457: 128-134.
- Berrú, P.; Perea, Á. y Gálvez, M. A. (2014). First record of *Mactroma velata* (Bivalvia, Mactridae) in ancash-Peru, Biological and Reproductive aspects. *The Biologist*, 12 (2): 207-221.
- Bertellotti, M.; Pagnoni, G. y Yorio, P. (2003). Comportamiento de alimentación de la gaviota cocinera (*Larus dominicanus*) durante la temporada no reproductiva en playas arenosas de Península Valdés, Argentina. *El hornero*, 18(1), 37-42.
- Beverton, R. J. y Holt, S. J. (1957). *On the dynamics of exploited fish populations* (Vol. 11). Springer Science y Business Media. 536 pp. ISBN978-94-011-2106-4
- Bhattacharya, C. G. (1967). A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, 23: 115-135.
- Blanco, D. E. y Canevari, P. (1995). Situación actual de los chorlos y playeros migratorios de la Zona Costera Patagónica (provincias de Río Negro, Chubut y Santa Cruz). *Humedales para las Américas. PMIZCP: Informe Técnico No. 3 (FPN-GEF-PNUD-WCS)*. 26 pp.
- Boggs Jr, S. (2006). *Principles of sedimentology and stratigraphy*. Pearson Prentice Hall. 653 pp.
- Bremec, C. S. (1990). Macrobentos del área de Bahía Blanca (Argentina), distribución espacial de la fauna. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 38 (2): 99-110.

- Brey, T. (1999). Growth performance and mortality in aquatic macrobenthic invertebrates. In *Advances in Marine Biology. Academic Press*, 35: 153-223.
- Bocher, P.; Piersma, T.; Dekinga, A.; Kraan, C.; Yates, M. G.; Guyot, T., ... y Radenac, G. (2007). Site-and species-specific distribution patterns of molluscs at five intertidal soft-sediment areas in northwest Europe during a single winter. *Marine Biology*, 151(2): 577-594.
- Brusca, R. C. y Brusca, G. J. (2005). *Invertebrados (2da Edición)*. Madrid: *McGraw-Hill - Interamericana*, 1005 pp. ISBN 84-486-0246-3
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. (2002). A practical information-theoretic approach. *Model selection and multimodel inference*, 2: 70-71.
- Calabrese, A. y Davis, H. C. (1970). Tolerances and requirements of embryos and larvae of bivalve molluscs. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 20(1), 553.
- Calvo, J.; Morriconi, E. y Orler, P. M. (1998). Estrategias reproductivas de moluscos bivalvos y equinoideos. In: Boschi, E. E. (ed). INIDEP, Mar del Plata, Argentina. *El mar Argentino y sus recursos pesqueros*: 195-231.
- Campana, S. E. (2001). Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology*, 59(2): 197-242.
- Carballo, M. C. (2008). Rol de los pejerreyes *Odontesthes smitti* y *O. nigricans* (Pisces: Atherinopsidae) como hospedadores de helmintos en los Golfos Norpatagónicos, Chubut, Argentina. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata: 242 pp.
- Carballo, M. C.; Navone, G. T. y Cremonte, F. (2011). Parasites of the silversides *Odontesthes smitti* and *Odontesthes nigricans* (Pisces: Atherinopsidae) from Argentinean Patagonia. *Comparative Parasitology*, 78(1), 95-104.
- Carcedo, C.; Fiori, S. y Bremec, C. (2015). Macrobenthic surf zone communities of temperate sandy beaches: spatial and temporal patterns. *Marine Ecology*, 36(3): 326-336.
- Carcedo, M. C.; Angeletti, S.; Zapperi, G.; Dos Santos, E. P.; Fiori, S. M. (2021). The Intertidal Soft-Bottom Macrobenthic Invertebrates. In: Fiori, S.M., Pratolongo, P.D. (eds) *The Bahía Blanca Estuary*. Springer, Cham. 35 pp.
- Cargnelli, L. M.; Griesbach, S. J.; Parcker, D. B. y Weissberger, E. (1999). Atlantic surfclam, *Spisula solidissima*, life history and habitat characteristics. Massachusetts: US Department of Commerce. *NOAA Technical Memorandum NMFS-NE*, 142: 1-13.

- Castillo-Durán, A.; Castro-Acedo, A.; Arreola-Lizárraga, J. A.; Hoyos-Chairez, F.; Cáceres-Martínez, C.; Mendoza-Salgado, R. ... y Chávez-Villalba, J. (2013). Ciclo gametogénico e índice de condición de la almeja *Chione fluctifraga* en Bahía San Jorge, Golfo de California, México. *Revista de biología marina y oceanografía*, 48(1): 59-72.
- Cerrato, R. M.; Wallace, H. V. E.; y Lightfoot, K. G. (1991). Tidal and seasonal patterns in the chondrophore of the soft-shell clam *Mya arenaria*. *Biol. Bull.*, 181: 307–311.
- Cerrato, R. M. (2000). What fish biologists should know about bivalve shells. *Fisheries Research*, 46 (1-3): 39-49.
- Chang, W. Y. B. 1982. A statistical method for evaluating the reproductibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39: 1208-1210.
- Chetoui, I.; Telahigue, K.; Bejaoui, S.; Rabeh, I.; Ghribi, F.; Denis, F. y ElCafsi, M. H. (2018). Annual reproductive cycle and condition index of *Macrta corallina* (Mollusca: Bivalvia) from the north coast of Tunisia. *Invertebrate reproduction y development*, 63(1), 40-50. DOI: 10.1080/07924259.2018.1529636
- Coconier, E. y Blanco, D. M. (2005). Reporte final aves acuáticas en la Argentina. La Conservación de las Aves Acuáticas para las Américas (Waterbird Conservation for the Americas). *Wetlands Int. Buenos Aires. Argentina*: 137 pp.
- Coen, L. D. y Bishop, M. J. (2015). The ecology, evolution, impacts and management of host–parasite interactions of marine molluscs. *Journal of invertebrate pathology*, 131: 177-211.
- Cole, R. G.; Hull, P. J. y Healy, T. R. (2000). Assemblage structure, spatial patterns, recruitment, and post-settlement mortality of subtidal bivalve molluscs in a large harbor in north-eastern New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 34(2): 317-329.
- Costa González, F. (2012). Clam fisheries and aquaculture. Nova Science Publishers, New York, 390 pp. ISBN 978-1-62257-518-3
- Cranfield, H. J.; Michael, K. P. y Francis, R. I. C. C. (1996). Growth rates of five species of subtidal clam on a beach in the South Island, New Zealand. *Marine and freshwater research*, 47(6): 773-784.
- Cremonte, F. (2001). *Bartolius pierrei* ng, n. sp. (Digenea: Gymnophallidae) from the Península Valdés, Argentina. *Systematic Parasitology*, 49(2), 139-147.

- Cremonte, F.; Kroeck, M. A. y Martorelli, S. R. (2001). A new monorchiid cercaria (Digenea) parasitising the purple clam *Amiantis purpurata* (Bivalvia: Veneridae) in the Southwest Atlantic Ocean, with notes on its gonadal effect. *Folia parasitologica*, 48(3), 217-223.
- Cremonte, F. y Ituarte, C. (2003). Pathologies elicited by the gymnophallid metacercariae of *Bartolius pierrei* in the clam *Darina solenoides*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83(2), 311-318.
- Cremonte, F. (2004). Life cycle and geographic distribution of the gymnophallid *Bartolius pierrei* (Digenea) on the Patagonian coast, Argentina. *Journal of Natural History*, 38(13), 1591-1604.
- Cremonte, F. (2011). Enfermedades de moluscos bivalvos de interés comercial causadas por metazoos. *Enfermedades de moluscos bivalvos de interés en Acuicultura*, 331-385.
- Crespi Abril, A. C.; Montes, A. M. I.; Williams, G. N. y Carrasco, M. F. (2016). Uso de sensores remotos para la detección de eventos de transporte eólico de sedimentos hacia ambientes marinos en Patagonia. *Centro Argentino de Meteorólogos; Meteorológica*; 41(2): 33-47.
- Cummings, V. J.; Pridmore, R. D.; Thrush, S. F.; y Hewitt, J. E. (1996). Effect of the spionid polychaete *Boccardia syrtis* on the distribution and survival of juvenile *Macomona liliana* (Bivalvia: Tellinacea). *Marine Biology*, 126(1): 91-98.
- D'Amico, V. L.; Hernández, M. A. y Bala, L. O. (2004). Selección de presas en relación con las estrategias de forrajeo de aves migratorias en Península Valdés, Argentina. *Ornitol. Neotrop*, 15: 357-364.
- D'Amico, V. L. y Bala, L. O. (2004). Prey selection and feeding behavior of the Two-banded Plover in Patagonia, Argentina. *Waterbirds*, 27(3): 264-269.
- Dale, M. R. y Fortin, M. J. (2014). *Spatial analysis: a guide for ecologists. Cambridge University Press*. 438 pp.
- Dame, R. F. (2012). *Ecology of marine bivalves: an ecosystem approach (2dn Edition)*. London, New York. *CRC press, Tylor y Francis Goup*, 272 pp. ISBN 978-1-14398-3912-6.
- David, P.; Berthou, P.; Noel, P. y Jarne, P. (1997). Patchy recruitment patterns in marine invertebrates: a spatial test of the density-dependent hypothesis in the bivalve *Spisula ovalis*. *Oecologia*, 111(3): 331-340.

- de Oto, L. H. y Elizalde, M. E. (2012). Biodiversidad y áreas protegidas del Golfo San Jorge (26-27 p). en Benedetti, J. C. (Ed.) Revista El Ojo del Condor, Instituto Geográfico Nacional, N° 3: 72 pp. ISSN 1853-9505.
- Defeo, O.; Layerle C. y Masello A. (1986). Spatial and temporal structure of the yellow clam *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854) in Uruguay. *Medio Ambiente* 8: 48-57.
- Defeo, O.; Arreguín-Sánchez, F.; y Sánchez, J. (1992 b). Growth study of the yellow clam *Mesodesma mactroides*: a comparative analysis of the three length-based methods. *Sci. Mar.*, 56(1): 53-59.
- Defeo, O. (1993). The effect of spatial scales in population dynamics and modelling of sedentary fisheries: the yellow clam *Mesodesma mactroides* of an Uruguayan exposed sandy beach. PhD thesis, CINVESTAV-IPN, Mérida, México.
- Defeo, O. (1996). Recruitment variability in sandy beach macroinfauna: much to learn yet. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 69: 615-630.
- Defeo, O. y Rueda, M. (2002). Spatial structure, sampling design and abundance estimates in sandy beach macroinfauna: some warnings and new perspectives. *Marine Biology*, 140(6): 1215-1225.
- Defeo, O. y McLachlan, A. (2005). Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 295: 1-20.
- Delgado, M.; Silva, L.; Gómez, S.; Masferrer, E.; Cojan, M. y Gaspar, M. B. (2017). Population and production parameters of the wedge clam *Donax trunculus* (Linnaeus, 1758) in intertidal areas on the southwest Spanish coast: Considerations in relation to protected areas. *Fisheries Research*, 193: 232-241.
- Dormer Ampuero, P. E. (2005). Ciclo gonadal de *Mulinia edulis* (King y Broderip, 1932) (Bivalvia, Mactridae) de la Bahía de Yaldad, Quellón, Chile. Tesis de Licenciatura, Universidad Austral de Chile, 36 pp.
- Drescher, B. D.; Brown-Peterson, N. J. y Walker, J. M. (2019). A reproductive histological analysis of *Rangia cuneata* (Venerida: Mactridae): effects of abiotic factors. *American Malacological Bulletin*, 37: 12-20.
- Elías, R. (1985). Macrobentos del estuario de Bahía Blanca. I Mesolitoral. *Spheniscus* 1:1-33.
- Elías, R. y Bremec, C. S. (1986). Macrobentos del área de la bahía Blanca (Provincia de Buenos Aires). II Relaciones entre las asociaciones de sustrato móvil. *Spheniscus* 3: 51-52.

- Elmgren, R.; Ankar, S.; Marteleur, B. y Ejdung, G. (1986). Adult interference with postlarvae in soft sediments: The *Pontoporeia macoma* example. *Ecology*, 67(4): 827-836.
- Escofet, A. (1983). Community ecology of a sandy beach from Patagonia (Argentina, South America). Doctoral dissertation, University of Washington, 122 pp.
- Escudero, G.; Abril, M.; Murga, M. G. y Hernández, N. (2003). Red knots wintering in Bahía Bustamante, Argentina: are they lost. *Wader Study Group Bull*, 101(102): 59-61.
- Escudero, G.; Ferrari, S.; Albrieu, C.; Matus, R.; Imberti, S.; Stoyanoff, P. ... y Dey, A. D. (2014). Conservation assessment and ecology of the Magellanic Oystercatcher *Haematopus leucopodus*. *Int. Wader Stud*, 20: 173-181.
- Espoz, C.; Ponce, A.; Matus, R.; Blank, O.; Rozbaczylo, N.; Sitters, H. y Niles, L. J. (2008). Trophic ecology of the red knot *Calidris canutus rufa* at Bahía Lomas, Tierra del Fuego, Chile. *Wader Study Group Bulletin*, 115(2), 69-76.
- Esqueda-González, M. C.; Ríos-Jara, E.; López-Uriarte, E.; Chávez-Sánchez, M. C.; Abad-Rosales, S. M.; y Michel-Morfin, J. E. (2018). Reproductive cycle of *Donax punctatostriatus* (Hanley, 1843)(Bivalvia: Donacidae) in a sandy beach of Sinaloa, Mexico. *American Malacological Bulletin*, 36(2): 274-285.
- Fernández, M.; Carreto, J. I.; Mora, J. y Roux, A. (2005). Physico-chemical characterization of the benthic environment of the Golfo San Jorge, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85(6): 1317-1328.
- Fernández, M.; Mora, J.; Roux, A.; Colleoni, D. A. C. y Gasparoni, J. C. (2008). New contribution on spatial and seasonal variability of environmental conditions of the Golfo San Jorge benthic system, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88(2): 227-236.
- Ferrari, S.; Lizarralde, Z.; Pittaluga, S. y Albrieu, C. (2015). Dieta y comportamiento de alimentación del ostrero austral (*Haematopus leucopodus*) durante el período pos-reproductivo en el Estuario de Río Gallegos, Patagonia, Argentina. *Ornitología Neotropical*, 26(1), 39-49.
- Fiori, S. (2002). Ecología de las poblaciones de almeja amarilla (*Mesodesma mactroides*) en el extremo austral de distribución de la especie. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina. 146 pp.

- Fiori, S. M. y Morsan, E. M. (2004). Age and individual growth of *Mesodesma mactroides* (Bivalvia) in the southernmost range of its distribution. *ICES Journal of Marine Science*, 61(8), 1253-1259.
- Fortin, M. J. y Dale, M. (2005). Spatial analysis: a guide for ecologists. Cambridge University Press, Cambridge. 358pp. ISBN 13: 9780521009737.
- Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: History, metaanalysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4): 241-253.
- Gallardo, A. y Maestre, F. T. (2008). "Métodos geoestadísticos para el análisis de datos ecológicos espacialmente explícitos", en: Maestre, F. T., Escudero, A., y Bonet, A. (Eds.). (2008). Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones (p. 850).
- Gallardo, L. J. y Lizarralde, Z. I. (2012). Variación temporal de la población de la almeja *Darina solenoides* y del mejillón *Mytilus edulis platensis*, y su relación con la alimentación del ostrero austral. *Informes Científicos Técnicos-UNPA*, 4(2): 44-81.
- Gaspar, M. B.; Ferreira, R. y Monteiro, C. C. (1999). Growth and reproductive cycle of *Donax trunculus* L., (Mollusca: Bivalvia) off Faro, southern Portugal. *Fisheries Research*, 41(3): 309-316.
- Gaspar, M. B.; Santos, M. N.; Vasconcelos, P.; y Monteiro, C. C. (2002). Shell morphometric relationships of the most common bivalve species (Mollusca: Bivalvia) of the Algarve coast (southern Portugal). *Hydrobiologia*, 477(1): 73-80.
- Gatto, A.; Quintana, F.; Yorio, P. y Lisnizer, N. (2005). Abundancia y diversidad de aves acuáticas en un humedal marino del Golfo San Jorge, Argentina. *Hornero*, 20(2): 141-152.
- Gayanilo, Jr. F.C.; Sparre, P. y Pauly, D. (2005). The FAO ICLARM stock assessment tools (FiSAT II) user's guide. FAO, Computerized Information Series (Fisheries), N° 8: 168 pp.
- Gerasimova, A. V.; Maximovich, N. V.; Filippova, N. A.; Filippov, A. A. y Malova, D. S. (2021). Bivalve *Mya arenaria* L. as a model object in demecology: dynamics of bed structure, mortality and growth in the Kandalaksha Bay of the White Sea. *Hydrobiologia*, 848(19): 4511-4533.
- Giese, A. C. y Pearse, J. S. (1979). Reproduction of Marine Invertebrates, Academic Press, New York.

- Gilardoni, C.; Carballo, M. C. y Cremonte, F. (2013). The life cycle and geographical distribution of the monorchiid *Proctotrema bartolii* (Digenea) in the clam *Darina solenoides* from the Patagonian coast, Argentina. *Journal of Helminthology*, 87: 392–399.
- Gimenez, L. y Yannicelli, B. (2000). Longshore patterns of distribution of macroinfauna on a Uruguayan sandy beach: an analysis at different spatial scales and of their potential causes. *Marine Ecology Progress Series*, 199: 111-125.
- Robles, M. E. G. (2013). Evaluación de la calidad gonádica de la Concha nácar *Pteria sterna* (Gould, 1851) y su influencia en la viabilidad larvaria. Tesis doctoral, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. México, 112 pp.
- Gordillo, S.; Malvé, M. E.; Morán, G. A.; y Boretto, G. M. (2020). Naticid drilling predation from tidal flats in northern Patagonia, SW Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 100(6): 909-919.
- Gosling, E. (2015). Marine bivalve molluscs. John Wiley y Sons. 524 pp.
- Grant, A. y Tyler, P. A. (1983). The analysis of data in studies of invertebrate reproduction. I. Introduction and statistical analysis of gonad indices and maturity indices. *International Journal of Invertebrate Reproduction*, 6(5-6): 259-269.
- Gundogdu, K. S. y Guney, I. (2007). Spatial analyses of groundwater levels using universal kriging. *Journal of earth system science*, 116(1): 49-55.
- Hall, M. (1983). A spatial approach of the population dynamics of manila clam, *Tapes philippinarum*. PhD thesis. University of Washington. 241 p.
- Hammond, H. y Zubimendi, M. A. (2013). Estudio de la composición de sitios concheros en la Costa Norte de Santa Cruz (Patagonia Argentina). Tendencias teórico metodológicas y casos de estudio en la arqueología de la Patagonia. *Buenos Aires: Altuna*, 405-415.
- Hashizume, K.; Tatarazako, N.; Kohata, K.; Nakamura, Y. y Morita, M. (2012). Life History Characteristics of the Surf Clam *Mactra veneriformis* (Bivalvia: Veneroidea: Mactridae) on a Sandy Tidal Flat in Tokyo Bay, Japan. *Pacific science*, 66(3), 335-347.
- Heller, J. (1993). Hermaphroditism in molluscs. *Biological Journal of the Linnean Society*, 48(1): 19-42.
- Hernández, M. Á.; D'Amico, V. L. y Bala, L. O. (2004). Presas consumidas por el Playero Rojizo (*Calidris canutus*) en Bahía San Julián, Santa Cruz, Argentina. *El hornero*, 19(1): 7-11.

- Hernández, M. Á.; Bala, L. O.; y Musmeci, L. R. (2008). Dieta de tres especies de aves playeras migratorias en Península Valdés, Patagonia Argentina. *Ornitología Neotropical*, 19: 605-611.
- Hernández, M. A.; Musmeci, L. R. y Bala, L. O. (2010). Optimización del tiempo de alimentación por parte del playero rojizo (*Calidris canutus ruta*) en Península Valdés, Patagonia argentina. *Ornitología Neotropical*, 21: 445-451.
- Herrmann, M. (2008). Population dynamics of the Argentinean surf clams *Donax hanleyanus* and *Mesodesma mactroides* from open-Atlantic beaches off Argentina. PhD Thesis, Faculty 2 of Biology and Chemistry, University of Bremen, Germany, 236 pp
- Herrmann, M., de Almeida Rocha Barreira, C.; Arntz, W. E.; Laudien, J. y Penchaszadeh, P. E. (2009 a). Testing the habitat harshness hypothesis: reproductive biology of the wedge clam *Donax hanleyanus* (Bivalvia: Donacidae) on three Argentinean sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Journal of Molluscan Studies*, 76(1), 33-47.
- Herrmann, M.; Alfaya, J. E.; Lepore, M. L.; Penchaszadeh, P. E. y Laudien, J. (2009). Reproductive cycle and gonad development of the Northern Argentinean *Mesodesma mactroides* (Bivalvia: Mesodesmatidae). *Helgoland Marine Research*, 63(3), 207.
- Herrmann, M.; Carstensen, D.; Fischer, S.; Laudien, J.; Penchaszadeh, P. E.; y Arntz, W. E. (2009). Population structure, growth, and production of the wedge clam *Donax hanleyanus* (Bivalvia: Donacidae) from Northern Argentinean beaches. *Journal of Shellfish Research*, 28(3): 511-526.
- Herrmann, M.; Alfaya, J. E.; Lepore, M. L.; Penchaszadeh, P. E. y Arntz, W. E. (2011). Population structure, growth and production of the yellow clam *Mesodesma mactroides* (Bivalvia: Mesodesmatidae) from a high-energy, temperate beach in northern Argentina. *Helgoland Marine Research*, 65(3): 285-297.
- Hughes, S. E.; y Bourne, N. (1981). Stock assessment and life history of a newly discovered Alaska surf clam (*Spisula polynyma*) resource in the southeastern Bering Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38(10): 1173-1181.
- Hunt, H. L.; McLean, D. A.; y Mullineaux, L. S. (2003). Post-settlement alteration of spatial patterns of soft shell clam (*Mya arenaria*) recruits. *Estuaries*, 26(1): 72-81.
- Huxham, M.; y Richards, M. (2003). Can postlarval bivalves select sediment type during settlement? A field test with *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma*

- edule* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 288(2), 279-293.
- Isla, F. I.; Iantanos, N. y Estrada, E. (2002). Playas reflectivas y disipativas macromareales del Golfo San Jorge, Chubut. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*, 9(2): 155-164.
- Isla, F. I.; Bujalesky, G. G.; Bertola, G. R.; Iantanos, N.; y Estrada, E. (2006). Typology of Argentine beaches: Composition, tidal range and wave energy. *Journal of Coastal Research*, 39: 375-378.
- Ituarte, C. (2009). Unusual modes of oogenesis and brooding in bivalves: the case of *Gaimardia trapestina* (Mollusca: Gaimardiidae). *Invertebrate Biology*, 128: 243-251.
- Jensen, K. T. (1993). Density-dependent growth in cockles (*Cerastoderma edule*): evidence from interannual comparisons. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 73(2): 333-342.
- Jovanovich, M. C. y Marion, K. R. (1989). Gametogenic cycle of *Rangia cuneata* (Mactridae, Mollusca) in Mobile Bay, Alabama, with comments on geographic variation. *Bulletin of marine science*, 45(1), 130-138.
- Kang, D. H.; Ahn, I. Y. y Choi, K. S. (2009). The annual reproductive pattern of the Antarctic clam, *Laternula elliptica* from Marian Cove, King George Island. *Polar Biology*, 32(4): 517-528.
- Kang, D. H.; Ahn, I. Y. y Choi, K. S. (2009). The annual reproductive pattern of the Antarctic clam, *Laternula elliptica* from Marian Cove, King George Island. *Polar Biology*, 32(4), 517.
- Karray, S.; Smaoui-Damak, W.; Rebai, T. y Hamza-Chaffai, A. (2015). The reproductive cycle, condition index, and glycogen reserves of the cockles *Cerastoderma glaucum* from the Gulf of Gabès (Tunisia). *Environmental Science and Pollution Research*, 22(22), 17317-17329.
- Kim, J. Y.; Na, J. H. y Oh, C. W. (2016). Age determination and growth rate of *Mactra chinensis* (Bivalvia: Mactridae) by external rings and chondrophore growth bands. *Ocean Science Journal*, 51(4): 627-634.
- Kimura, D. K. (1980). Likelihood methods for the estimation the von Bertalanffy growth curve. *Fishery Bulletin*, 77: 765 – 776.
- Kraan, C.; van der Meer, J.; Dekinga, A.; y Piersma, T. (2009). Patchiness of macrobenthic invertebrates in homogenized intertidal habitats: hidden spatial structure at a landscape scale. *Marine Ecology Progress Series*, 383: 211-224.

- Kraan, C. (2010). Spatial ecology of intertidal macrobenthic fauna in a changing Wadden Sea. PhD Thesis, University of Groningen, Groningen, The Netherlands. 201 pp.
- Krumblein, WC. (1934). Size frequency distribution of sediments. *Journal of Sedimentary Petrology*, 4: 65-77.
- Laine, A. O.; Momot, W. T. y Ryan, P. A. (1991). Accuracy of using scales and cleithra for aging northern pike from an oligotrophic Ontario lake. *NAMJ Fish Manage*, 11: 220-225.
- Laruelle, F.; Guillou, J. y Paulet, Y. M. (1994). Reproductive pattern of the clams, *Ruditapes decussatus* and *R. philippinarum* on intertidal flats in Brittany. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 74(2): 351-366.
- Lasiak, T. (1991). Bucephalid trematode infections in mytilid bivalves from the rocky intertidal of southern Chile. *Journal of Molluscan Studies*, 58: 29-36
- Lasta, M. L.; y Calvo, J. (1978). Ciclo reproductivo de la vieira (*Chlamys tehuelcha*) del golfo San José. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 5(35), 1-41.
- Lasta, M. L; Hernández, D.; Bogazzi, E.; Burgos, G.; Valero, J. y Lucifora, L. (2001) Uso de técnicas geoestadísticas en la estimación de la abundancia de Vieira patagónica (*Zygochlamys patagonica*). *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero (Mar del Plata, Argentina)* 14:95-107.
- Latorre, M. P.; Schloss, I. R.; Almandoz, G. O.; Lemarchand, K.; Flores-Melo, X.; Masse-Beaulne, V. y Ferreyra, G. A. (2018). Mixing processes at the pycnocline and vertical nitrate supply: Consequences for the microbial food web in San Jorge Gulf, Argentina. *Oceanography*, 31(4), 50-59.
- Lauckner, G. (1983). Diseases of Mollusca: Bivalvia, p. 477-963. In O. Kinne [ed.], *Diseases of marine animals*. Biol. Anstalt Helgol.
- Laudien, J.; Brey, T. y Arntz, W. E. (2001). Reproduction and recruitment patterns of the surf clam *Donax serra* (Bivalvia, Donacidae) on two Namibian sandy beaches. *African Journal of Marine Science*, 23: 53-60.
- Laudien, J.; Schiedek, D.; Brey, T.; Pörtner, H. O. y Arntz, W. E. (2002). Survivorship of juvenile surf clams *Donax serra* (Bivalvia, Donacidae) exposed to severe hypoxia and hydrogen sulphide. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 271(1): 9-23.

- Laudien, J.; Brey, T. y Arntz, W. E. (2003). Population structure, growth and production of the surf clam *Donax serra* (Bivalvia, Donacidae) on two Namibian sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58, 105-115.
- Lee, K. Y.; Chung, E. Y. y Lee, J. Y. (2008). Spermatogenesis and Reproductive Cycle in Male *Spisula sachalinensis* (Bivalvia: Mactridae) of Korea. *The Korean Journal of Malacology*, 24(1), 1-10.
- Leiva, E. J. P. y Ferrari, S. N. (2011). Ecología trófica de una especie endémica de Patagonia Sur: el Ostrero Austral (*Haematopus Leucopodus*) en el estuario del Río Gallegos (Santa Cruz). *Informes Científicos Técnicos-UNPA*, 3(2): 23-40.
- Lewis, D. E. y Cerrato, R. M. (1997). Growth uncoupling and the relationship between shell growth and metabolism in the soft shell clam *Mya arenaria*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 158: 177-189.
- Lienqueo Curiqueo, A. P. (2008). Parasitismo por Tremátodos en dos mitílidos intermareales (*Semimytilus algosus* y *Perumytilus purpuratus*). Tesis de grado, Universidad Austral de Chile, 52 pp.
- Liu, Y.; Islam, M. A.; y Gao, J. (2003). Quantification of shallow water quality parameters by means of remote sensing. *Progress in Physical Geography*, 27: 24-43.
- Liuzzi, M. G.; López-Gappa, J. y Olivieri V. (2016): The clam *Neilonella sulculata* in San Jorge Gulf (Argentina, Southwest Atlantic): spatial distribution pattern and inverse relationship between size and density, *Marine Biology Research*, 12(6), 621-630.
- Lizarralde, Z. I. (2002 a). Ecología y reproducción de *Tellina petitiana* D'Orbigny en el Golfo Nuevo (Chubut, Argentina). Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn.
- Lizarralde, Z. I. (2002 b). Distribución y abundancia de *Tellina petitiana* (Bivalvia, Tellinidae) en Cerro Avanzado, Chubut, Argentina. *Physis (A)*, 60 (138-139): 7-14
- Lizarralde, Z. I.; y Cazzaniga, N. J. (2009). Population dynamics and production of *Tellina petitiana* (Bivalvia) on a sandy beach of Patagonia, Argentina. *Thalassas*, 25(1), 45-57.
- Lizarralde, Z. I. y Pittaluga, S. (2011). Distribution and temporal variation of the benthic fauna in a tidal flat of the Rio Gallegos Estuary, Patagonia, Argentina. *Thalassas*, 27(1), 9-20.

- Lizarralde, Z.; Ferrari, S.; Pittaluga S. y Albrieu, C. (2010). Seasonal abundance and trophic ecology of the Hudsonian Godwit (*Limosa haemastica*) at río Gallegos estuary (Patagonia, Argentina). *Ornitología Neotropical*, 21: 283–294.
- Lizarralde, Z.; Pittaluga, S.; Albarracín T. y M. Perroni. (2018). Population dynamics and secondary production of *Darina solenoides* (Bivalvia: Mactridae) in the Río Gallegos Estuary, southern Patagonia. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 46(2): 411–415.
- Lomovasky, B. J. (2002). Dinámica poblacional y variaciones energéticas de la almeja rayada *Eurhomalea exalbida* de la Bahía de Ushuaia, Canal de Beagle. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, 185 pp.
- Lorenzen, K. y Enberg, K. (2002). Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269: 49-54.
- López, Z.; Cárdenas, L. y González, M. T. (2014). Metazoan Symbionts of the Yellow Clam, *Mesodesma donacium* (Bivalvia), in Southern Chile: Geographical Variations. *Journal of Parasitology*, 100(6): 797-805.
- López, M. E.; Gil, D. G.; Alvarado, C. V.; Svoboda, J. y Morsan, E. M. (2016). Distribución vertical de la almeja *Darina solenoides* del golfo San Jorge. 2do Congreso Argentino de Malacología. Mendoza, Argentina.
- Lorenzen, K. (1996). A simple von Bertalanffy model for density-dependent growth in extensive aquaculture, with an application to common carp (*Cyprinus carpio*). *Aquaculture*, 142: 191–205.
- Louge, E. B.; Reta, R.; Santos, B. A. y Hernández, D. R. (2004). Variaciones interanuales (1995-2000) de la temperatura y la salinidad registradas en los meses de enero en el Golfo San Jorge y aguas adyacentes (43° S-47° S). *Revista Investigación y Desarrollo Pesquero*, 16: 27-42.
- Mackie, G. L. (1984). Bivalves. *The mollusca*, 7: 351-418.
- Maestre, F. T. y Quero, J. L. (2008). “Análisis espacial mediante índices de distancia (SADIE)”, en: Maestre, F. T., Escudero, A., y Bonet, A. (Eds.). (2008). Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones. Dykinson, 850 pp.
- Maestre, F. T.; Escudero, A. y Bonet, A. (2008). “Introducción”, en: Maestre, F. T., Escudero, A., y Bonet, A. (Eds.). (2008). Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones. Dykinson, 850 pp.

- Marraco, H. (1997). Distribución vertical de la almeja *Darina solenoides* en el área patagónica norte. Trabajo de Seminario de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Sede Comodoro Rivadavia. 99 pp.
- Martin, J. P.; Sar, A. y Caminos, C. (2019). Spatial changes in the infaunal community of a macrotidal flat in Bahía San Julián, Southern Patagonia, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 54(1): 51-69.
- Martin, J. P.; Lizarralde, Z. I.; Pittaluga, S.; Sar, A. M.; Perroni, M. y Torres, S. (2019). Macrobenthic Assemblages of Intertidal Flats in Southern Patagonia, Argentina. *Thalassas: An International Journal of Marine Sciences*, 35(2): 689-705.
- Martínez, L. (2017). “Evaluación de uso de hábitat por aves acuáticas en el ambiente costero Playa 99”. Trabajo de Seminario de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Sede Comodoro Rivadavia. 71 pp.
- Matano, R. P. y Palma, E. D. (2018). Seasonal variability of the oceanic circulation in the Gulf of San Jorge, Argentina. *Oceanography*, 31(4): 16-24.
- Mathieu, M. y Lubet, P. (1993). Storage tissue metabolism and reproduction in marine bivalves—a brief review. *Invertebrate Reproduction y Development*, 23(2-3): 123-129.
- Mazzonia, E. y Vazquez, M. (2009). Desertification in Patagonia. *Developments in Earth Surface Processes*, 13, 351-377.
- McLachlan, A.; Jaramillo, E.; Defeo, O.; Dugan, J.; de Ruyck, A.; y Coetzee, P. (1995). Adaptations of bivalves to different beach types. *Journal Experimental Marine Biology Ecol.* 187: 147–160.
- McLachlan, A. y Defeo, O. (2018). *The ecology of sandy shores*, 3. Academic Press, Elsevier, London, 560 pp.
- Mladineo, I.; Peharda, M.; Orhanović, S.; Bolotin, J.; Pavela-Vrančić, M.; y Treursić, B. (2007). The reproductive cycle, condition index and biochemical composition of the horse-bearded mussel *Modiolus barbatus*. *Helgoland Marine Research*, 61(3): 183.
- Mendez, M. A. (2007). Comunidades de macroinvertebrados bentónicos en intermareales arenosos del Parque Nacional Monte León (Pcia. Santa Cruz, Argentina). Tesis de grado, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, 34 pp.

- Misiuk, B.; Bell, T.; Aitken, A.; Brown, C. J.; y Edinger, E. N. (2019). Mapping Arctic clam abundance using multiple datasets, models, and a spatially explicit accuracy assessment. *ICES Journal of Marine Science*, 76(7): 2349-2361.
- Miura, O. y Chiba, S. (2007). Effects of trematode double infection on the shell size and distribution of snail hosts. *Parasitology International*, 56(1): 19-22.
- Morriconi, E.; Lomovasky, B. J.; Calvo, J.; y Brey, T. (2002). The reproductive cycle of *Eurhomalea exalbida* (Chemnitz, 1795)(Bivalvia: Veneridae) in Ushuaia Bay (54° 50' S), Beagle Channel (Argentina). *Invertebrate reproduction y development*, 42(1): 61-68.
- Morsan, E. (2000). Dinámica poblacional y explotación de la almeja púrpura, *Amiantis purpurata*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional Del Sur, Bahía Blanca, Argentina. 119 pp.
- Morsan, E. M. (2003). Spatial analysis and abundance estimation of the southernmost population of purple clam, *Amiantis purpurata* in Patagonia (Argentina). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83(5): 1073-1082.
- Morsan, E. M. y Kroeck, M. A. (2005). Reproductive cycle of purple clam, *Amiantis purpurata* (Bivalvia: Veneridae) in northern Patagonia (Argentina). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85(2): 367-373.
- Morsan, E. M.; Pappalardo, P. y Doldan, M. S. (2011). Growth compensation as a regulatory mechanism of purple clam *Amiantis purpurata* population dynamics in Patagonia. *Marine Ecology Progress Series*, 443: 207-216.
- Musmeci, L.; Hernández, M. A.; Scolaro, J. y Bala, L. (2013). Almejas en golfos norpatagónicos, Argentina: Disponibilidad trófica para aves playeras migratorias. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 48(2): 219-225.
- Musmeci, L. R.; Hernández, M. A.; Bala, L. O.; y Scolaro, J. A. (2015). Cambios temporales en la dieta del Playero Rojizo (*Calidris canutus rufa*) en un humedal de Península Valdés, Patagonia Argentina. *Ornitología Neotropical*, 26: 129-142.
- Musmeci, L. R. (2017). Alteración de la comunidad bentónica a causa del varamiento de grandes mamíferos marinos (Península Valdés, Argentina). *Interciencia*, 42(1): 17-20.
- Nakano, T.; Nasuda, J.; Agata, Y.; Yurimoto, T.; Maeno, Y.; Nakamura, Y.; Yamada, F. y Tamaki, A. (2012). Life history and population dynamics of the surf clam, *Mactra veneriformis* (Bivalvia: mactridae), on an estuarine intertidal sand flat in western Kyushu Japan. *Molluscan Research*, 32:159-176

- Olivier, S. R.; Bastida, R. O. y Torti, M. R. (1968). Sobre el ecosistema de las aguas litorales de Mar del Plata. Niveles tróficos y cadenas alimentarias pelágicos demersales y bentónicos-demersales.
- Nel, P. (2000). Physical and biological factors structuring sandy beaches macrofauna communities. PhD thesis, University of Cape Town. 228 pp.
- Nottingham, C. D.; y White, W. L. (2015). Annual reproductive cycle and condition index of the New Zealand surf clam *Macra murchisoni* (Deshayes, 1854) (Bivalvia: Mactridae). *Journal of Shellfish Research*, 34(3): 777-784.
- Ubilla, B. Y. O.; Nieto, K. X. M.; Moreira, R. V.; Zambrano, J. U.; y Ferrer-Sánchez, Y. (2016). Estructura de tallas de captura y relación longitud-peso de peces nativos en el humedal Abras de Mantequilla, Ecuador. *Ciencia y Tecnología*, 9(2): 19-27.
- Okumuş, İ. y Stirling, H. P. (1998). Seasonal variations in the meat weight, condition index and biochemical composition of mussels (*Mytilus edulis* L.) in suspended culture in two Scottish sea lochs. *Aquaculture*, 159(3-4): 249-261.
- Olson, R. R. y Olson, M. H. (1989). Food limitation of planktotrophic marine invertebrate larvae: does it control recruitment success?. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(1): 225-247.
- Orensanz, J. M. y Estivariz, M. C. (1971). Los anélidos poliquetos de aguas salobres de la Provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo de La Plata*, 11(98): 95-104.
- Oviedo, J. (2007). "Distribución espacial de las almejas *Tellina petitiana* y *Darina solenoides*. Trabajo de Seminario de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Sede Trelew. 94 pp.
- Pagnoni, G. (1997). Poblamiento de la infauna en la zona intermareal del golfo San José (Provincia del Chubut) y su importancia en la alimentación de aves migradoras. Universidad Nacional de La Plata, Argentina, 280 pp.
- Pandian, T. J. (2017). *Reproduction and Development in Mollusca*. CRC Press, Taylor y Francis Group, Vol 2: 299 pp.
- Paparazzo, F. E.; Crespi-Abril, A. C.; Gonçalves, R. J.; Barbieri, E. S.; Villalobos, L. L. G.; Solís, M. E. y Soria, G. (2018). Patagonian dust as a source of macronutrients in the Southwest Atlantic Ocean. *Oceanography*, 31(4), 33-39.
- Pappalardo, M. P. y Morsan, E. M. (2005). Regulación denso-dependiente del crecimiento individual de la almeja púrpura (*Amiantis purpurata*, Lamarck 1818). *IBMP Serie publicaciones*, (4): 3-20.

- Paredes, J. M.; Ocampo, S. M.; Foix, N.; Olazábal, S. X.; Valle, M. N. y Allard, J. O. (2020). Precipitaciones extremas e inundaciones repentinas en ambiente semiárido: impactos del evento de marzo-abril de 2017 en Comodoro Rivadavia, Chubut, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 77(2), 296-318.
- Ocampo, S. M.; Foix, N. y Paredes, J. M. (2019). Capítulo I: Las Huellas del Agua. en Paredes, J.M. 2019. (Compilador) Comodoro Rivadavia y la catástrofe de 2017: visiones múltiples para una ciudad en riesgo. Editorial Universitaria de la Patagonia, 307 p., Comodoro Rivadavia.
- Parker, G. A.; Ramm, S. A., Lehtonen, J. y Henshaw, J. M. (2018). The evolution of gonad expenditure and gonadosomatic index (GSI) in male and female broadcast-spawning invertebrates. *Biological Reviews*, 93(2), 693-753.
- Munro, J. L. y Pauly, D. (1983). A simple method for comparing the growth of fishes and invertebrates. *Fishbyte*, 1(1): 5-6.
- Pauly, D. y Munro, J. L. (1984). Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. *Fishbyte*, 2(1): 1-21.
- Pauly, D. (1984). Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators (Vol. 8). WorldFish.
- Peck, L. S. y Bullough, L. W. (1993). Growth and population structure in the infaunal bivalve *Yoldia eightsi* in relation to iceberg activity at Signy Island, Antarctica. *Mar Biol* 117: 235-241
- Peterson, C. H. (1982). The importance of predation and intra- and interspecific competition in the population biology of two infaunal suspension-feeding bivalves, *Protothaca staminea* and *Chione undatella*. *Ecol Monogr* 52: 437-475
- Pittaluga, S. (2016). Caracterización de las comunidades bentónicas de fondos blandos del estuario del río Gallegos (Patagonia Austral Argentina): su utilización en la detección de impactos ambientales antrópicos. Tesis Magistral, Universidad Nacional de la Patagonia Austral, 94 pp.
- Riascos, J. M.; Carstensen, D.; Laudien, J.; Arntz, W. E.; Oliva, M. E.; Güntner, A. y Heilmayer, O. (2009). Thriving and declining: climate variability shaping life-history and population persistence of *Mesodesma donacium* in the Humboldt Upwelling System. *Marine Ecology Progress Series*, 385, 151-163.
- Richardson, C. A. (1988). Tidally produced growth bands in the subtidal bivalve *Spisula subtruncata*. *Journal of Molluscan Studies*. 54: 71-82

- Richardson, C. A. (2001). Molluscs as archives of environmental change. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev*, 39: 103–164.
- Risoli, M. C.; Baldoni, A.; Giménez, J. y Lomovasky, B. J. (2020). Age and growth variability of the yellow clam (*Mesodesma mactroides*) in two populations from Argentina: implications under climate change. *Canadian Journal of Zoology*, 98(7), 481-494.
- Rohde, K. (2005). Marine Parasitology. CSIRO Publishing, Melbourne and CABI Publishing, Wallingford, Oxon. 592 p.
- Ropes, J. W. (1980). Biological and fisheries data on the Atlantic surf clam, *Spisula solidissima* (Dillwyn). Northeast Fisheries Center, Sandy Hook Laboratory.
- Rubo, S.; Aguirre, M. L.; Richiano, S. M.; Medina, R. A. y Schöne, B. R. (2018). *Leukoma antiqua* (Bivalvia)-A high-resolution marine paleoclimate archive for southern South America?. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 505: 398-409.
- Rupp, G. S.; Parsons, G. J.; Thompson, R. J. y Micheline, M. (2004). Effect of depth and stocking density on growth and retrieval of the postlarval lion's paw scallop, *Nodipecten nodosus* (Linnaeus, 1758). *Journal of Shellfish Research*, 23(2): 473-483.
- Sastry, A. N. (1979). Pelecypoda (excluding ostreidae) In Giese AC, editor;, y Pearse JS, editor.(Eds.), *Reproduction of marine invertebrates*, Vol. V, Molluscs: Pelecypods and lesser classes (pp. 113–292).
- Schoeman, D. S. y A. J. Richardson (2002) Investigating biotic and abiotic factors affecting the recruitment of an intertidal clam on an exposed sandy beach using a generalized additive model. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 276(1-2): 67–81.
- Seed, R. (1976). Ecology (13-65 p). in Bayne, 1976, *Marine mussels: their ecology and physiology*. Cambridge University Press, 441 pp.
- Seed, R. (1980). Shell growth and form in the Bivalvia. In: *Skeletal Growth of Aquatic Organisms* (eds D.C.Rhoads y R.A. Lutz). pp. 23–67. Plenum Press, New York
- Servicio de Hidrografía Naval Argentina URL: <http://www.hidro.gov.ar/>
- Signorelli, J. H. y Pastorino, G. (2011). Revision of the Magellanic Mactridae Lamarck, 1809 (Bivalvia: Heterodonta). *Zootaxa*, 2757(1), 47-67.

- Signorelli, J. H.; y Pastorino, G. (2012). A revision of the living Mactridae (Bivalvia: Autobranchia) from Northern Argentina and Uruguay. *American Malacological Bulletin*, 30(1): 85-101.
- Signorelli, J. H.; Márquez, F. y Pastorino, G. (2013). Phenotypic variation of southwestern Atlantic clam *Mactra isabelleana* (Bivalvia: Mactridae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(2), 511-517.
- Signorelli, J. H. (2019). The subfamilies Lutrariinae and Darininae (Mollusca: Bivalvia). Pp. 75–83, in: J. H. Signorelli, ed., The superfamily Mactroidea (Mollusca: Bivalvia) in American waters, an illustrated catalogue of Recent species. Springer, Switzerland, ix, 151 pp.
- Suzuki, M. y Nagasawa, H. (2013). Mollusk shell structures and their formation mechanism. *Canadian Journal of Zoology*, 91(6), 349-366.
- Rost, G. (2022). Aves del Golfo San Jorge (blog). sitio web: <http://avesgolfosanjorge.blogspot.com/>
- BirdLife International. (2022). Data Zone. sitio web: datazone.birdlife.org
- Smith, T. M. y Leo Smith, R. (2007). *Ecología*. Pearson Educación. 775 pp.
- Stoyanoff, P. (2002). “Ecología trófica del ostrero austral (*Haematopus leucopodus*) en la playa de Rada Tilly – Chubut”. Trabajo de Seminario de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Sede Comodoro Rivadavia.
- Stoyanoff, P. (2018). *Mecanismos reproductivos de Lasaea (Bivalvia, Lasaeidae) en las costas patagónicas* (Doctoral dissertation, Universidad Nacional de La Plata).
- Trinidad Bello, A. (2014). Modelos de crecimiento en biología, su significado biológico y selección de modelos por su ajuste. Tesis magistral, Universidad Autónoma Metropolitana, México, 114 pp.
- Urban, H. J. y Tesch, C. (1996). Aspects of the population dynamics of six bivalve species from southern Chile. *Archive of Fishery and Marine Research*, 44: 243-256.
- Urban, J. H. (2000). Métodos y conceptos de la ecología de poblaciones con énfasis en la dinámica poblacional de invertebrados y peces marinos. Universidad Del Valle, Cali.
- Valderrama, K., M. Oliva, B. Campos y D. Brown, 2004, Parasitic castration of *Eurhomalea lenticularis* (Bivalvia: Veneridae) by a digenetic trematode: quantitative histological analysis. *Diseases of Aquatic Organisms*, 59: 151–158.

- Van der Molen, S.; Kroeck, M. y Ciocco, N. (2007). Reproductive cycle of the southern geoduck clam, *Panopea abbreviata* (Bivalvia: Hiatellidae), in north Patagonia, Argentina. *Invertebrate Reproduction y Development*, 50: 75-84.
- Vinuesa, J. (2012). Aspectos ambientales (11-13 p). en Benedetti, J. C. (Ed.) Revista El Ojo del Condor, Instituto Geográfico Nacional, N° 3: 72 pp. ISSN 1853-9505.
- Wade, B. A. (1967). On taxonomy, morphology, and ecology of the beach clam, *Donax striatus* Linné. *Bulletin of Marine Science*, 17, 723-740.
- Wade, B. A. (1968). Studies on the biology of the West Indian beach clam, *Donax denticulatus*. Linné. Life History. *Bulletin of Marine Science*, 18, 876-901.
- Walker, R. L. y Hafferman, P. B. (1994). Age, growth rate, and size of the Southern surfclam, *Spisula solidissima* similis (Say, 1822). *Journal of Shelf Research*, 13(2): 433-441.
- Weinberg, J. R. y Hersell, T. E. (1996). Growth of the Atlantic surf clam, *Spisula solidissima*, from Georges Bank to the Delmarva Peninsula, USA. *Marine Biology Research*, 126: 663-674.
- Williams, G. N.; Larouche, P.; Dogliotti, A. I. y Latorre, M. P. (2018). Light Absorption by Phytoplankton, Non-Algal Particles, and Dissolved Organic Matter in San Jorge Gulf in Summer. *Oceanography*, 31(4), 40-49.
- Yan, H.; Li, Q.; Liu, W.; Yu, R. y Kong, L. (2010). Seasonal changes in reproductive activity and biochemical composition of the razor clam *Sinonovacula constricta* (Lamarck 1818). *Marine Biology Research*, 6(1): 78-88.
- Yorio, P. y Bertellotti, M. (2002). Espectro trófico de la gaviota cocinera (*Larus dominicanus*) en tres áreas protegidas de Chubut, Argentina. *Hornero*, 17(2): 91-95.
- Yu, J. H.; Song, J. H.; Choi, M. C. y Park, S. W. (2009). Effects of water temperature change on immune function in surf clams, *Mactra veneriformis* (Bivalvia: Mactridae). *Journal of invertebrate pathology*, 102(1): 30-35.
- Zaidman, P. C.; Kroeck, M. A.; Oehrens Kissner, E. M. y Morsan, E. M. (2012). Reproductive pattern of southern geoduck, *Panopea abbreviata*, at el sotano (san matias Gulf, Patagonia, Argentina). *Marine Biology Research*, 8(2): 172-181.
- Zaidman, P. C. y Morsan, E. (2015). Growth variability in a metapopulation: the case of the southern geoduck (*Panopea abbreviata*). *Fisheries Research*, 172: 423-431.
- Zaidman, P. C.; Kroeck, M. A.; Van der Molen, S.; Williams, G.; Gracia-Villalobos, L., Oehrens-Kissner, E.; y Morsan, E. M. (2016). Variación en el patrón

reproductivo a escala local de la almeja panopea, *Panopea abbreviata* (Bivalvia: Hiatellidae), en Patagonia. *Revista de biología marina y oceanografía*, 51(2): 359-371.

Zaixso, H. E. y Pastor, C. T. (1977). Observaciones sobre la ecología de los mitílidos de la ría Deseado. I. Distribución y análisis biocenótico. *Ecosur*, 4: 1-46.

Zaixso, H. E.; Boraso de Zaixso, A. L. y López Gappa, J. J. (1978). Observaciones sobre el mesolitoral rocoso de la zona de Ushuaia (Tierra del Fuego, Argentina). *Ecosur*, 5(10).

Zaixso, H. E.; Lizarralde, Z. I.; Pastor, C. T.; Gomes-Simes, E.; Romanello, E.; y Pagnoni, G. (1998). Distribución espacial del macrozoobentos submareal del golfo San José (Chubut, Argentina). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 33(1): 43-72.

Zaixso, H. E.; Ré, M. E. y Morsán, E. (2015). Moluscos costeros de interés económico, actual o potencial. La zona costera Patagónica Argentina. Editorial Universitaria de la Patagonia, Comodoro Rivadavia, 119-299.

Zar, J. H. (2010). *Biostatistical Analysis*, 5° ed, Ed. 944 pp.

Zelaya, D. G. (2005). The bivalves from the Scotia Arc islands: species richness and faunistic affinities. *Scientia Marina*, 69: 113-122.