



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental

Reproducción y crecimiento del mejillón *Mytilus platensis* d'Orbigny,
1842 en el intermareal de la provincia de Buenos Aires

Tesis presentada para optar al Título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires en el
área de Ciencias Biológicas

Lic. María Celeste Yuvero

Directora de tesis: Dra. Juliana Giménez

Codirectora de tesis: Dra. Betina J. Lomovasky

Consejero de Estudios: Dr. Diego G. Zelaya

Lugar de trabajo: Biología de Invertebrados Marinos, Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, FCEN, UBA

Fecha de presentación: Buenos Aires, 2024

Reproducción y crecimiento del mejillón *Mytilus platensis* d'Orbigny, 1842 en el intermareal de la provincia de Buenos Aires

El mejillón azul *Mytilus platensis* d'Orbigny, 1842 es un componente faunístico relevante del intermareal rocoso de la provincia de Buenos Aires. Las poblaciones naturales están estructuradas como metapoblaciones, donde dicha especie presenta un rol estratégico como ingeniero ecosistémico.

Dada la importancia del mejillón *M. platensis* en el intermareal y a la vez siendo un recurso de baja explotación comercial dentro de Argentina, se estudiaron características asociadas a la reproducción, densidad, relaciones morfológicas y crecimiento individual en una población de la localidad de Villa Gesell.

Se realizaron análisis mensuales histológicos de las gónadas con el objetivo de describir las características gonadales de hembras y machos, así como parámetros de biología reproductiva (ciclo reproductivo y número de oocitos) relacionados con factores ambientales. Se clasificaron cuatro estadios de desarrollo gonadal (EDG) y tres estadios de desarrollo oocitario. En las hembras se evidenció un ciclo reproductivo anual con un desove principal de agosto a octubre y un desove secundario de febrero a abril. Lo mismo se vio asociado con la temperatura mínima y máxima del mar respectivamente, así como con el aumento del fotoperíodo, lo que se relaciona con el aumento del fitoplancton. Los machos presentaron varios eventos de desove en otoño, invierno y primavera. Se determinó un índice oocitario (IO) que presentó un aumento significativo desde marzo hasta agosto en comparación con octubre, mostrando el principal período de desove en octubre.

Se estimó la talla de primera madurez sexual (LV50) a nivel poblacional (hembras y machos) siendo de 11,80 mm de largo de valva (LV). A la vez, se determinó una interacción significativa entre LV y el sexo de los ejemplares ($p < 0,05$). De esta forma se analizó el LV50 separando la población en hembras y machos, lo cual mostró una mayor pendiente en las tasas de crecimiento en hembras luego de alcanzado el LV50.

Se determinó la densidad y longitud de la valva estacional, determinando que el mes de mayor densidad (diciembre) estuvo representado mayoritariamente por individuos de tallas pequeñas (reclutas). Este patrón podría relacionarse con el ciclo reproductivo de la especie; encontrando ejemplares con tallas grandes en los meses de madurez (invierno) y reclutas asentados durante los meses de verano. Las relaciones morfométricas de alto y ancho de valva con LV se ajustaron a funciones lineales. Se estudió el patrón de crecimiento interno de la valva en *M. platensis* formado por una banda de crecimiento opaca y otra translúcida, la última formada principalmente durante el invierno, confirmando un crecimiento anual. Se estimó la tasa de crecimiento mediante un modelo de Von Bertalanffy. Los parámetros de la función se estimaron en $L_{\infty}=38,46$ mm, $K = 0,28$ y $t_0 = -0,57$ y se observó una edad máxima de 8 años. Se determinó una tasa de crecimiento menor para la población intermareal al comparar las constantes de crecimiento con datos de poblaciones submareales. Lo mismo puede estar asociado a condiciones estresantes del ambiente intermareal, como la desecación, exposición a olas y fluctuaciones de temperatura del agua de mar.

Palabras clave: bivalvo, estacionalidad, edad, tasa de crecimiento, primera madurez sexual.

Reproduction and growth of the mussel *Mytilus platensis* d'Orbigny, 1842 in the intertidal zone of the province of Buenos Aires

The blue mussel *Mytilus platensis* d'Orbigny, 1842 is a relevant faunal component of the intertidal zone of the province of Buenos Aires. Natural populations are structured as metapopulations, where they play a strategic role as ecosystem engineer.

Given the importance of the mussel *M. platensis* in the intertidal zone and also being a resource of low commercial exploitation within Argentina, characteristics associated with reproduction, density, morphological relationships and individual growth were studied in a population of Villa Gesell.

Monthly histological analyses of the gonads were performed in order to describe the gonadal characteristics of females and males, as well as reproductive biology parameters (reproductive cycle and number of oocytes) related to environmental factors. Four stages of gonadal development (SGD) and three stages of oocyte development were classified. In females, an annual reproductive cycle was observed with a main spawning from August to October and a secondary spawning from February to April. The same was associated with the minimum and maximum sea temperature respectively, as well as with the increase in photoperiod, which is related to the increase in phytoplankton. Males presented several spawning events in autumn, winter and spring. An oocyte index (OI) was determined, which showed a significant increase from March to August compared to October, showing the main spawning point in October.

The size at first sexual maturity (SL₅₀) was estimated at the population level (females and males) as 11.80 mm shell length (SL). At the same time, a significant interaction between SL and the sex of the specimens was determined ($p < 0.05$). As follows, the SL₅₀ was analyzed through the division of the population into females and males, which showed a greater slope in the growth rates in females after reaching SL₅₀.

The seasonal density and length of the shell were determined; defining that the month of highest density (December) was represented mainly by small-sized individuals (recruits). This pattern could be related to the reproductive cycle of the species; finding specimens with large

sizes in the months of maturity (winter) and recruits settled during the summer months. The morphometric relationships of valve height and width with SL were adjusted to linear functions. The internal growth pattern of the shell in *M. platensis* was studied, characterized by an opaque growth band and a translucent one, the latter formed mainly during the winter, confirming annual growth. The growth rate was estimated using a Von Bertalanffy model. The parameters of the function were estimated at $L_{\infty}=38.46$ mm, $K = 0.28$ and $t_0 = -0.57$ and a maximum age of 8 years was observed. A lower growth rate was determined for the intertidal population by comparing growth constants with data from subtidal populations. This may also be associated with stressful conditions in the intertidal environment, such as desiccation, exposure to waves and fluctuations in seawater temperature.

Keywords: bivalve, seasonality, age, growth rate, first sexual maturity.

Agradecimientos

Quiero agradecer en primer lugar a la educación pública y gratuita de la Universidad de Buenos Aires, a la facultad de Ciencias Exactas y Naturales, por permitir mi formación de calidad, a sus docentes y ayudantes que formaron parte de todo este proceso.

Al financiamiento de CONICET por permitirme llevar a cabo mi tesis doctoral como así también a los subsidios de la Universidad de Buenos Aires y al Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica. Al Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, al Instituto de Biodiversidad y Biología Experimental y Aplicada y al Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), donde pude desarrollar mi trabajo.

A la Dra. Laura López Greco, el Dr. Gustavo Darrigran y el Dr. Enrique Morsan por sus correcciones y aporte a esta tesis.

A mi consejero de estudios Diego Zelaya por su seguimiento.

A la Dra. Juliana Giménez que me dio la posibilidad de trabajar en su laboratorio, tanto en la licenciatura como en el doctorado, brindando su ayuda y compromiso por tantos años y también por haberme permitido formar parte del plantel docente que tanto me ayudó a mi formación.

A la Dra. Betina Lomovasky por su codirección en este proyecto de tesis, por recibirme y enseñarme cada paso para la lectura de los anillos de crecimiento, y a todo el grupo del laboratorio de Ecosistemas Marinos y Costeros y Cambio Climático del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), Cielo, Mar y Sol, muchas gracias por su ayuda, compañía y charlas y por ser los mejores nombres combinados.

A mis compañeros de laboratorio Mari y Henri por estar siempre y ayudarme desde el comienzo con todas mis dudas y ser parte de este proceso. Euge, Cami, Marian, Samuel y Javier, por toda la ayuda en las campañas, procesando muestras y pasando datos. Gracias Cami especialmente por ser una gran compañera de muestreos y anécdotas. Gracias Ari por tus consejos, siempre en el momento justo.

A mis amigas que me regaló esta hermosa facultad: Mandy, Nadia, Bar, Mimi y Mai, el grupo del comienzo hasta el presente, en todo momento. Yami y Marian, que nos unimos por un pensamiento en común tan lindo, que lo valoro siempre. Georgi y Len, que fuimos sumando tantas horas de cursadas juntas. Gracias a todas por su amistad única y perfecta.

A mi familia que siempre, siempre estuvo ahí desde el momento que dije que quería ser bióloga marina, y me acompañaron en cada paso, con su ayuda, con su escucha, con su compañía, porque cada esfuerzo fue y es en parte gracias a ustedes.

Resultados parciales de esta tesis

Artículos publicados:

Yuvero, M.C., Torroglosa, M.E., Lomovasky, B.J., Giménez, J. 2024. Size at first maturity on the mussel *Mytilus platensis* d'Orbigny, 1842 at the Southwest Atlantic. Canadian Journal of Zoology. 102(4): 330-336. <https://doi.org/10.1139/cjz-2023-0070>

Yuvero, M.C., Eivers, M. del M., Giménez, J., Lomovasky, B.J. 2024. Biological traits of a commercial mussels species *Mytilus platensis* from SouthAtlantic Ocean: environmental drivers affecting its intertidal population. Zoologischer Anzeiger. 313: 306-314. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2024.10.018>

Yuvero, M.C., Lomovasky, B.J., Giménez, J. 2024. Reproductive traits on the intertidal mussel *Mytilus platensis* in the South western Atlantic Ocean. Canadian Journal of Zoology. (En prensa)

Índice

| | |
|---|----|
| 1. Introducción General | 10 |
| 1.1 Introducción | 11 |
| 1.2 Objetivos e hipótesis | 21 |
| 1.3 Área de estudio y muestreo | 22 |
| 2. Morfología gonadal y caracterización reproductiva | 28 |
| 2.1 Introducción | 29 |
| 2.2 Materiales y Métodos | 31 |
| Variables ambientales | 32 |
| Histología y caracterización gonadal | 32 |
| Ciclo reproductivo: Análisis de los estadios de desarrollo gonadal y variaciones oocitarias ... | 34 |
| Conteo oocitario | 38 |
| 2.3 Resultados | 38 |
| Caracterización gonadal: estadios de desarrollo | 38 |
| Ciclo reproductivo | 42 |
| Variación estacional de los estadios de desarrollo gonadal | 42 |
| Áreas de oocitos vitelogénicos | 44 |
| Conteo oocitario | 46 |
| 2.4 Discusión | 48 |
| 3. Talla de primera madurez sexual | 53 |
| 3.1 Introducción | 54 |
| 3.2 Materiales y métodos | 56 |
| Procesamiento de muestras | 56 |
| Proporción de sexos | 56 |
| Talla de primera madurez sexual | 57 |
| 3.3 Resultados | 58 |
| Proporción de sexos | 58 |
| Talla de primera madurez poblacional | 62 |
| Talla de primera madurez en hembras y machos | 64 |

| | |
|---|----|
| 3.4 Discusión | 66 |
| 4. Crecimiento y características poblacionales | 69 |
| 4.1 Introducción | 70 |
| 4.2 Materiales y métodos | 72 |
| Densidad de la población, relaciones morfométricas y frecuencia de distribución de tamaño. | 74 |
| Patrones internos de crecimiento de la valva y modelo de crecimiento..... | 75 |
| Validación de la edad | 76 |
| 3.3 Resultados | 76 |
| Densidad de la población, distribución de tamaño y relaciones morfométricas | 76 |
| Patrones internos de crecimiento de la valva y modelo de crecimiento..... | 80 |
| Validación de la edad | 85 |
| 4.4 Discusión..... | 86 |
| Conclusiones generales | 91 |
| Bibliografía | 95 |

1. Introducción General

1.1 Introducción

Las comunidades intermareales en sistemas rocosos se encuentran delimitadas por la altura de pleamar y bajamar, dicha zona presenta características asociadas a las variaciones de temperatura, luz y humedad, entre otros factores los cuales generan un patrón característico de presencia y distribución en los organismos que allí habitan, dicho patrón se denomina zonación (Connell, 1972) (Fig. 1.1). De esta forma, las condiciones ambientales fluctuantes, presentando tanto factores físicos como biológicos, limitan el asentamiento y desarrollo de las especies. Entre los factores físicos, la temperatura es uno de los más relevantes, acompañada de la exposición aérea y desecación, que son estresores ambientales que afectan la fisiología y comportamiento de las especies (Cossa et al., 1979; Davies y Pirie, 1980), especialmente influenciando a los organismos que viven en los niveles superiores del intermareal. Las comunidades que se extienden de la zona media hasta la línea de bajamar están mayormente estructuradas tanto por las interacciones biológicas, como la depredación y la competencia por los recursos y por el espacio, como también por los períodos de sumersión continua (Connell, 1972; Nybakken, 1993), adicionalmente el aporte de larvas en el medio (larval supply, Penchaszadeh, 1980; Toupont et al., 2012) tiene un rol preponderante en la estructuración de estas comunidades. La depredación preferencial sobre ciertas especies competitivamente dominantes en el intermareal medio puede determinar patrones locales en la comunidad, permitiendo la coexistencia de especies que de otro modo serían inferiores (Paine, 1966; Mengue, 1976). La competencia por el espacio genera la exclusión competitiva de algunas especies (Lomovasky et al., 2014). La presencia de parásitos en distintos tejidos, afecta el desarrollo o inclusive la castración total de

individuos (Tablado y Lopez Gappa, 1995; Cremonte, 2011; Vázquez y Cremonte, 2017; Vázquez et al., 2020).

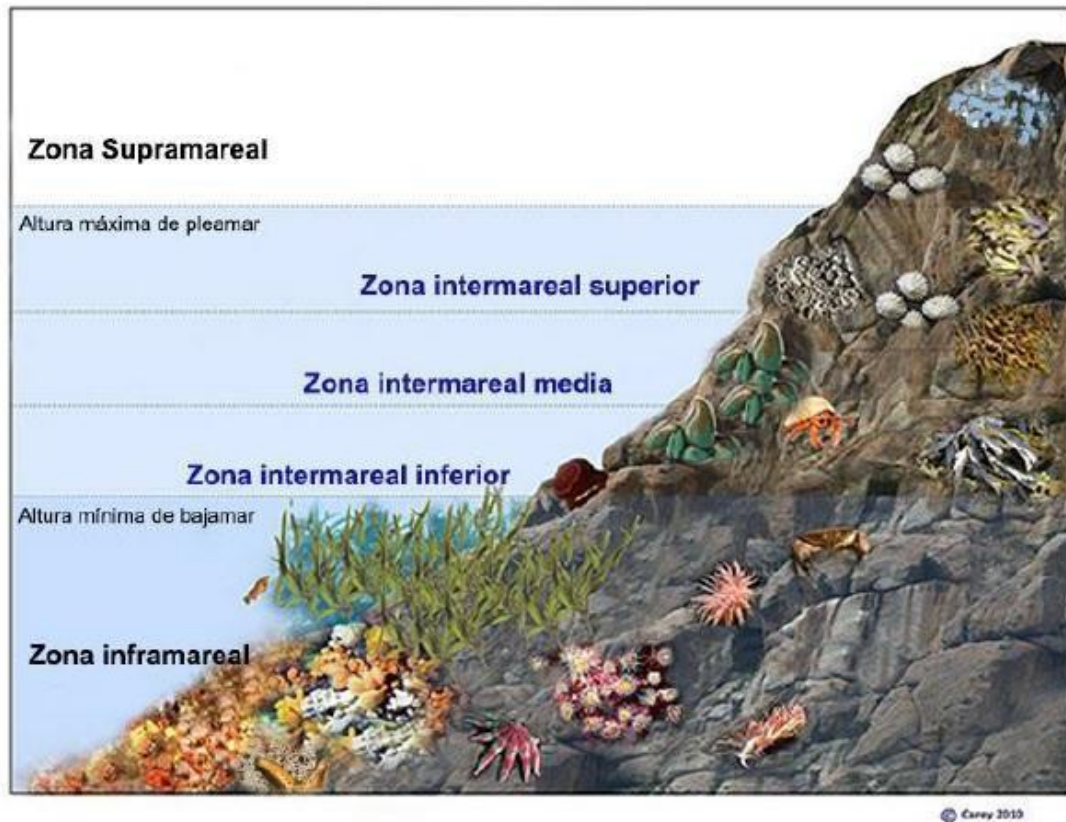


Figura 1.1. Zonación vertical de los organismos en la zona intermareal, ejemplo de intermareal rocoso (imagen modificada de Carey, 1999).

Entre las especies características de las zonas intermareales de sistemas rocosos se encuentran los bivalvos. Los mejillones son moluscos bivalvos pertenecientes a la familia Mytilidae Rafinesque, 1815, se encuentran entre los moluscos marinos más diversificados, siendo dominantes en muchos ecosistemas litorales y sublitorales (Zaixso, 1999). Estos

organismos tienen un papel fundamental actuando como ingenieros ecosistémicos (ver Jones et al., 1994). Los ingenieros ecosistémicos son organismos que modulan directa o indirectamente la disponibilidad de recursos para otras especies, generando de esta forma cambios físicos en material biótico o abiótico; mediante dicho cambio pueden mantener, modificar, y/o crear hábitats (Jones et al., 1994; Lawton y Jones, 1995). La ingeniería ecosistémica genera mayor impacto cuando los flujos de recursos que se modulan son utilizados por muchas especies, o cuando el ingeniero modula factores abióticos que afectan a muchas especies (Jones et al., 1994). En el caso de los mejillones, mediante la secreción de los filamentos del biso, forman densos lechos, de esta forma los sedimentos son más difícilmente removidos y previenen la erosión física y las perturbaciones (Bertness, 1984), como así también a nivel local pueden aumentar o disminuir la diversidad de la comunidad, cambiando la complejidad del hábitat (Crooks, 2002). La distribución de especies en el intermareal rocoso de la provincia de Buenos Aires presenta una zonación determinada en el intermareal alto por la presencia de la lapa, *Siphonaria lessonii* y el cirripedio, *Balanus glandula*, junto con algunos mejillines (*Brachidontes rodriguezii*), *S. lessonii* que se distribuye aleatoriamente, sin un patrón de agregación y ejerce una presión importante sobre las algas (Olivier et al., 1966; Olivier y Penchaszadeh, 1968; Penchaszadeh et al., 2007; Adami, 2008). El intermareal medio está dominado por extensos lechos de mejillines *B. rodriguezii* (Fig. 1.2), el cual se agrupa en altas densidades de individuos denominadas mejillinar formando matrices complejas donde se encuentran individuos de diferentes tallas y tamaños (reclutas, juveniles y adultos) (Penchaszadeh, 1973). Estos aglomerados son refugios de numerosos invertebrados asociados como lapas, anémonas, poliquetos y algas como *Ulva intestinalis*, aumentando la riqueza de las comunidades (Adami et al., 2004, 2008; Borthagaray y

Carranza, 2007). Finalmente, el intermareal bajo se caracteriza por el predominio del mejillón *B. rodriguezii* y el mejillón *Mytilus platensis*. En el intermareal bajo se encuentra una mayor diversidad de invertebrados, incluidos quitones, anémonas, poliquetos, y crustáceos, entre ellos cangrejos (Olivier et al., 1966; López Gappa et al., 1993; Bertness et al., 2006; Bazterrica et al., 2007; Soria et al., 2017).



Figura 1.2. Individuos de *Mytilus platensis* (flecha blanca) en mejillinar en la Provincia de Buenos Aires, donde predomina *Brachidontes rodriguezii*. Barra de escala = 10 cm.

Factores ambientales como la temperatura, el fotoperiodo o la disponibilidad de alimentos influyen en las tasas de crecimiento de los invertebrados marinos bentónicos. Muchos estudios plantean la importancia de la temperatura y/o la fuente de alimento para impulsar el crecimiento en bivalvos y su efecto en la deposición de las bandas de crecimiento (Goodwin et al., 2001; Ivany et al., 2003; Schöne et al., 2003; Purroy et al., 2018). El aumento de temperatura se ve asociado a un aumento en la ingesta de alimentos y/o temporalmente de las reservas energéticas, para mantener el metabolismo basal y el crecimiento; de esta forma aumenta la demanda metabólica (Broom y Mason, 1978). De la misma forma, el crecimiento de la valva puede interrumpirse debido a procesos endógenos como la gametogénesis, que a su vez se relaciona con los estímulos ambientales mencionados (Brockington y Clarke, 2001) y genera una reasignación energética como compensación entre los procesos. De esta forma, un crecimiento lento puede asociarse con una reasignación de energía a la reproducción en lugar del crecimiento (Purroy, 2018). “Estos procesos” actuando a nivel individual en bivalvos se ven reflejados en distintos parámetros poblacionales (estrategias reproductivas, tasas de crecimiento, producción poblacional, etc; ver Lomovasky et al., 2002, 2005a), que a la vez cuando estas especies de bivalvos constituyen matrices de soportes de comunidades en fondos rocosos, se transforman en información crucial para comprender la estructuración de dichos sistemas.

Mytilus platensis

El mejillón *Mytilus platensis* d'Orbigny, 1842 es una especie sésil (luego del asentamiento larval), presenta una amplia distribución en el Atlántico Sudoccidental, desde Rio Grande do Sul (32° 2'S; 52°5'W) en el sur de Brasil hasta Santa Cruz (50° 1'S; 68° 31'W) en Argentina, habitando desde sistemas intermareales rocosos (Fig. 1.3) hasta sistemas submareales de sustrato duro y arenosos del infra y circalitoral, donde conforman extensos bancos entre 10 y 80 metros de profundidad (Lasta et al., 1998). Tales sistemas submareales han sido encontrados en península Valdés (Chubut), cabo Blanco (Santa Cruz) (Lasta et al., 1998, Boraso de Zaixso y Zaixso, 2015), y provincia de Buenos Aires, los cuales se han descripto como meta-poblaciones (Penchaszadeh, 1974).

En la mayoría de los mejillones marinos la valva presenta una forma asimétrica, globosa. El color externo de la valva varía entre azul oscuro o pardo oscuro, mientras que el interior es nacarado. Dentro de las funciones que cumplen las valvas, dos principales están asociadas al soporte de los tejidos blandos y la protección tanto contra depredadores como contra la desecación (Hyman, 1967; Barnes, 1968; Morton, 1979). Se adhieren al sustrato mediante filamentos del biso secretados mediante la glándula del biso, la cual se encuentra en la base del pie. Estos filamentos son resistentes y elásticos permitiendo que los individuos soporten el arrastre o desprendimiento del sustrato a causa del oleaje (Penchaszadeh, 1974, Moeser y Carrington, 2006; Kandratavicius y Brazeiro, 2014).

El cultivo del mejillón es un recurso económico en muchos países del mundo y constituye una fuente importante de ingresos. Tales cultivos representan por ejemplo en China (927.609 t/año), Chile (341.427 t/año), España (241.785 t/año) y Nueva Zelanda (99.716 t/año) (FAO,

2019). Por otro lado, en Argentina el cultivo de *M. platensis* ha sido reconocido como una actividad potencialmente productiva, sin embargo su producción anual decreció a 11,2 toneladas en 2016 (Isola, 2019). En el litoral marítimo argentino las poblaciones que han sido o son explotadas comercialmente corresponden a los bancos infra y circalitoreales ubicados frente a Mar del Plata, Necochea y Faro Querandí, como así también el norte del Golfo San Matías. Los primeros ensayos de cultivo en Argentina tuvieron lugar a fines de la década del '70 en el Golfo San José, Chubut. Luego dichos estudios fueron retomados en 1980 en Puerto Madryn donde se realizaron pruebas de captación sobre diferentes sustratos colectores, crecimiento y supervivencia. En 1979 el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero y el Instituto de Biología Marina y pesquera "Almirante Storni" de San Antonio Oeste iniciaron ensayos en el golfo San Matías, para captación de juveniles y crecimiento utilizando diferentes sistemas de cultivo (Ciocco et al., 1998; Pascual y Zampatti, 1998). Sin embargo, ninguna de esas iniciativas han establecido un sistema de explotación sustentable en el tiempo y la extracción y comercialización posterior se han mantenido desde la extracción en bancos naturales.

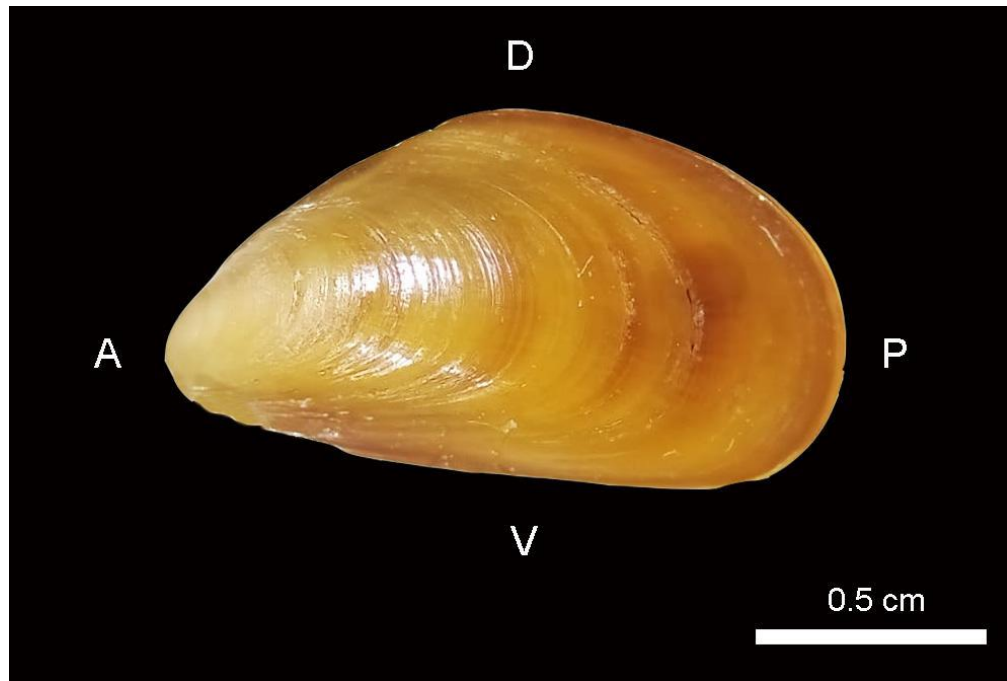


Figura 1.3. Valva derecha de ejemplar juvenil de *Mytilus platensis* de la zona intermareal de Villa Gesell. A, anterior; P, posterior; V, ventral; D, dorsal. Barra de escala = 0.5 cm

Numerosos estudios contribuyen al conocimiento de la especie *M. platensis* en diferentes partes del mundo, asociados a su morfología (Innes y Bates, 1999; Trivellini et al., 2018), ciclo reproductivo (Penchaszadeh, 1971, 1974; Trancart 1978; Vinuesa, 1979; Bala, 1989; Kishner y Kroeck, 2005; Isola, 2017) y crecimiento (Seed, 1969; Bayne y Worrall, 1980; Richardson, 1989, 1990; Bala, 1996). Estos organismos son filtradores, que se alimentan de partículas que se encuentran suspendidas en el agua. *M. platensis* es una especie dioica, con fecundación externa, presentan larvas pelágicas que permanecen en el plancton hasta alcanzar el tamaño y organización interna que le permita su metamorfosis y la fijación en un sustrato (Penchaszadeh, 1980). El dimorfismo sexual puede observarse macroscópicamente solo en aquellos individuos

con un alto grado de madurez, donde la gónada se observa de un color anaranjado en las hembras y de color crema brillante en los machos (Lasta et al., 1998). La gónada se encuentra difusa en el manto y puede extenderse hacia la masa visceral y la cavidad paleal en estados de máxima madurez gonadal (Gosling, 1992). Los acinos gonadales se encuentran separados y rodeados por tejido conectivo de reserva, el mismo forma una matriz con el tejido adiposo granular y almacena sustancias que participan durante el proceso de la gametogénesis. Las células de las líneas germinales se desarrollan a partir del epitelio de estos acinos, los cuales aumentan en diámetro a medida que progresa la gametogénesis, y los distintos tipos de células de la línea germinal ocupan el lumen (Pipe, 1987). El ciclo reproductivo de *M. platensis* se caracteriza por presentar un marcado patrón estacional, siendo también variable tanto espacial como temporalmente. Es inherente de este proceso que su duración y momentos en los que se desencadena sean resultado de numerosas interacciones entre factores exógenos y endógenos. Dentro de dichos factores se puede considerar a la temperatura y el suministro de alimentos como los principales reguladores (Bayne, 1975; Newell et al., 1982).

Asociado a los factores ambientales, estudios de crecimiento en *M. edulis* han demostrado que las tasas varían considerablemente según las condiciones del medio. Esto puede atribuirse en parte a que dichos organismos se encuentran bajo condiciones externas variables permanentemente, debido a su hábito sésil (Seed, 1969). La historia de crecimiento en los bivalvos se registra permanentemente en la valva, en forma de anillos, lo que los hace particularmente adecuados para el estudio del crecimiento. Las valvas de los moluscos bivalvos consisten en cristales de carbonato de calcio (aragonita o/y calcita) y material orgánico intra e intercrystalino. La tasa de formación de la valva refleja patrones de crecimiento, representados

por crecimiento rápido formando bandas opacas y crecimiento lento formando bandas translúcidas (Rhoads y Lutz, 1980). Entre el manto y la valva se encuentra un fluido mediante el cual el carbonato de calcio y la matriz orgánica de la valva precipitan y polimerizan. Los cristales de carbonato de calcio y la matriz orgánica se agregan y forman una serie de estructuras organizadas en capas diferenciadas de la valva (Taylor y Kennedy, 1969). Durante condiciones ambientales desfavorables (falta de alimento, aumento de temperatura, exposición al oleaje, entre otras), el borde del manto se retira ligeramente hacia el interior generando de esta forma un cese del crecimiento de la valva. Luego, cuando se reanuda el crecimiento no se presenta la misma continuidad, lo que genera una banda cuyo grado de desarrollo puede variar asociado a la perturbación (Seed, 1969). La edad de *M. platensis* se infirió mediante diferentes técnicas, entre ellas las distribuciones de frecuencia de tallas estimando el tamaño medio de cada moda, sin embargo, dicha técnica presenta limitaciones en poblaciones con reclutamientos extendidos o tasas de crecimiento variables como sucede en muchas poblaciones de *M. edulis* (Seed, 1976; Kautsky, 1982). La determinación mediante la lectura de anillos externos (Seed y Richardson, 1990) han demostrado poca resolución, ser confusos y poco confiables en algunas especies. Por otro lado, la determinación de líneas de crecimiento anuales en la capa nacarada de la valva, proporciona un método alternativo para estimar la edad y tasa de crecimiento en bivalvos (Lutz, 1976; Bayne y Worrall, 1980; Rodhouse et al., 1984; Richardson, 1989, 1990) más eficiente y confiable. Dada la nula información que existe para la especie a estudiar en poblaciones actuales sobre parámetros poblacionales con la utilización de técnicas precisas para los análisis de crecimiento individual y la falta de conocimiento sobre estrategias reproductivas en poblaciones intermareales de *M. platensis*, se plantea la necesidad de generación de dicha información.

La presente tesis propone el estudio de evaluar caracteres de importancia poblacional como el ciclo reproductivo, talla de primera madurez y crecimiento, asociados a la estacionalidad en *Mytilus platensis* en la costa bonaerense de Villa Gesell, provincia de Buenos Aires.

1.2 Objetivos e hipótesis

Objetivo general

Describir aspectos de la biología reproductiva, densidad, edad y el crecimiento y su relación con la variabilidad temporal de parámetros ambientales en una población intermareal de *Mytilus platensis*.

Para llevar a cabo este objetivo general, la presente tesis comprende:

Objetivos específicos

- 1) Describir la morfología gonadal en machos y hembras, caracterizar los estadios de desarrollo gonadal y establecer el ciclo reproductivo en función de la estacionalidad asociada a la temperatura y el fotoperiodo.

H1.1. Los estadios gonadales en machos y hembras varían estacionalmente a lo largo del año.

H1.2. El área de oocitos vitelogénicos muestra variaciones con un período de desove, relacionado con cambios de temperatura y fotoperiodo.

2) Determinar la talla de primera madurez sexual gonadal a través del análisis histológico.

H2.1. La población intermareal puede presentar diferencias en la talla de primera madurez sexual en relación a descripciones de este parámetro en poblaciones submareales.

H2.2. Hay diferencias en la talla de primera madurez gonadal en hembras y machos.

3) Estimar la densidad estacional del mejillón *Mytilus platensis*, inferir la edad y modelar el crecimiento a partir del estudio de las bandas internas de crecimiento valvar.

H3.1. La densidad de mejillones varía estacionalmente.

H3.2. Se evidencian patrones de bandas internas de crecimiento relacionadas con las fluctuaciones del ambiente intermareal.

1.3 Área de estudio y muestreo

La zona de estudio se ubicó en la localidad de Villa Gesell (37° 15'S; 56° 57'O, Fig. 1.4). La zona costera está expuesta a la acción del oleaje con incidencia de trenes de olas tanto del sur como del sureste, lo que origina una corriente de deriva hacia el noreste (Marcomini y López,

1997). Presentan mareas con un régimen semidiurno, con una amplitud media de 0,78 m (sicigia) a 1,37 m (cuadratura) (Perillo, 1979). Presenta playas constituidas por arena de granulometría mediana a fina, la zona intermareal se encuentra comprendida entre el nivel medio de las altas mareas de sicigia y el nivel medio de las bajamares de sicigia (Marcomini y López, 1997).

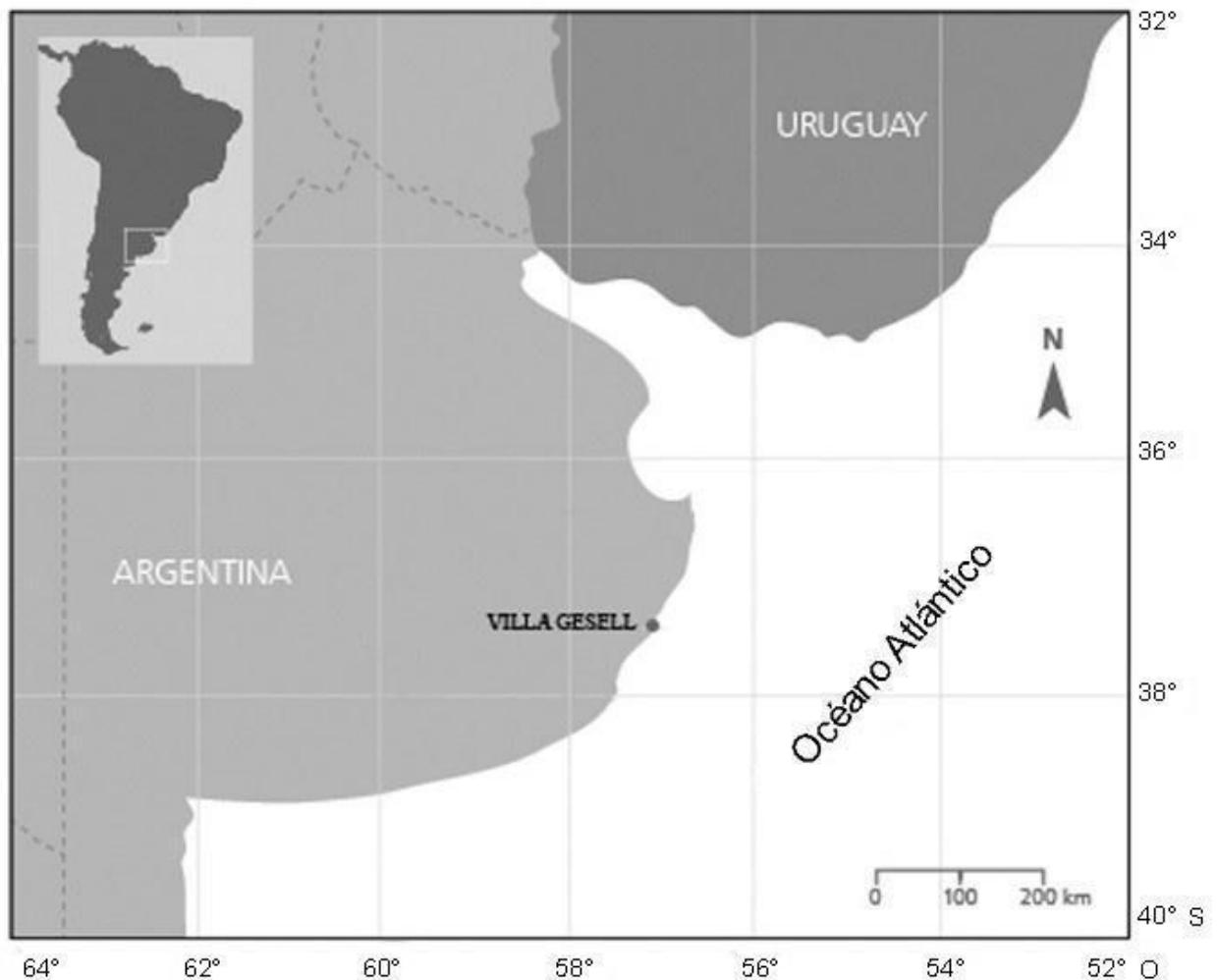


Figura 1.4. Área de muestreo, correspondiente a Villa Gesell, Buenos Aires, Argentina.

La mayoría de las plataformas intermareales de la provincia de Buenos Aires están compuestas de sedimentos consolidados (calizas, areniscas, calcretas) donde se desarrolla tanto

biota epilítica como endolítica excavadora (Amor et al., 1991; Bagur et al., 2013, 2014). En esta zona los sustratos artificiales como los pilotes del muelle de pescadores y/ o escolleras artificiales realizados con rocas pasan a formar parte del sustrato utilizado para el asentamiento de las comunidades intermareales de sistemas rocosos, entre ellos los mejillones *M. platensis*, especie propuesta en la presente tesis. Las condiciones oceanográficas imperantes en el área de estudio tomado de Risoli et al. (2022) mostraron una baja variación en la salinidad a lo largo del año, siendo ligeramente mayor en el invierno (> 30) y menor en verano (~ 30) (Fig. 1.5A). La temperatura superficial del mar (TSM) osciló entre 20 y 22 °C en el verano, disminuyendo a ~ 10 °C en julio-agosto (Fig. 1.5B). La chl-*a* superficial (satelital; un indicador de la abundancia de fitoplancton) aumentó durante los meses de verano, de enero a marzo.

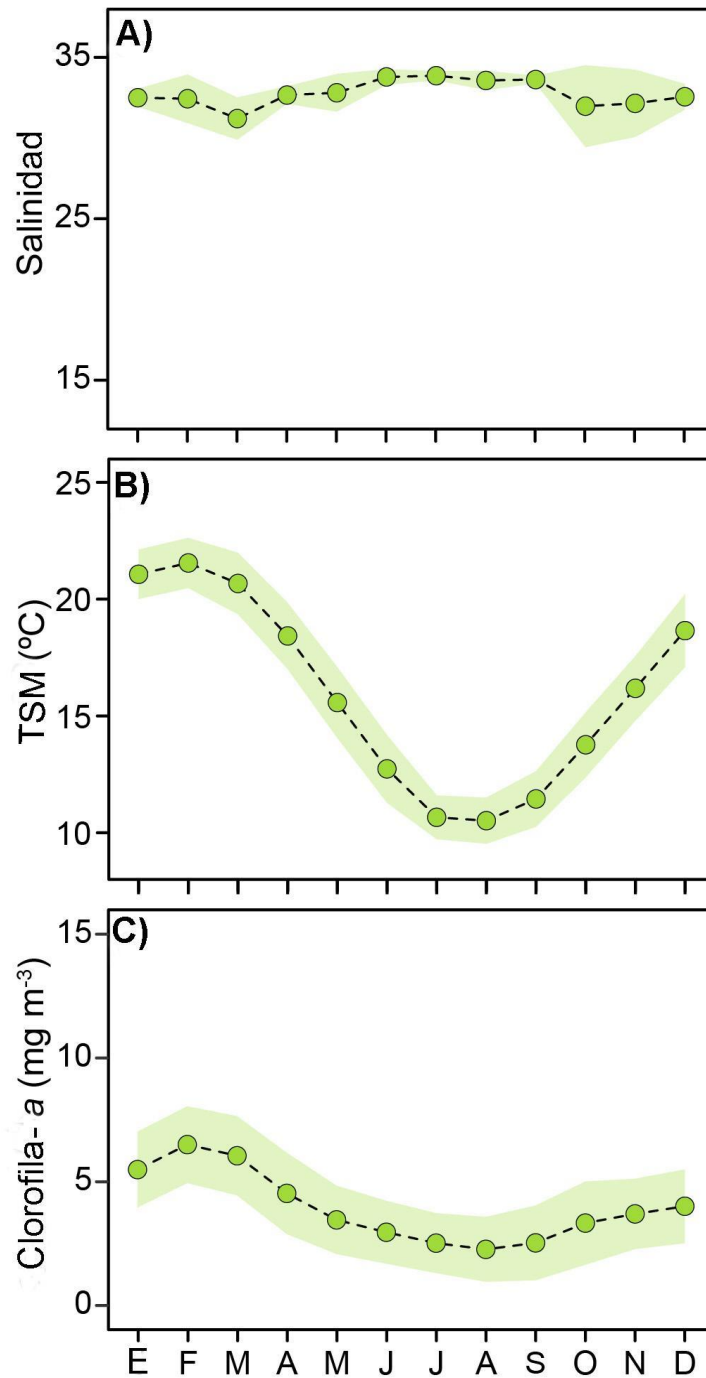


Fig. 1.5. Variables ambientales en Villa Gesell durante el año 2018 (media \pm DE, sombreado). **A)** salinidad, **B)** temperatura superficial del mar (TSM) y **C)** clorofila-*a* satelital. Gráfico modificado de Risoli et al. (2022).

Ejemplares de *M. platensis* fueron muestreados mensualmente de enero a diciembre de 2019, diciembre 2020 y marzo de 2021 en la zona intermareal de Villa Gesell, en el nivel intermareal medio (altura media de la marea ~0,69 m), en los pilotes del muelle de pescadores (Fig. 1.6A) durante la baja marea. En el área de estudio se encuentra en el único stock intermareal existente, ya que no se dispone de otros sustratos rocosos que los artificiales.

Los muestreos se dividieron en dos tipos (dirigidos y estacionales), los cuales permitieron coleccionar individuos de *M. platensis* según los objetivos específicos detallados en los siguientes capítulos. Los muestreos mensuales dirigidos consistieron en recolecciones en forma manual de los ejemplares cubriendo todo el rango de tallas posibles (ver capítulo 2, 3 y 4). Los muestreos estacionales se llevaron a cabo cada 3 meses donde se tomaron 6 cuadrantes (parches) al azar por mes de 5 x 5 cm de toda la comunidad del mejillinar en los pilotes del muelle (Fig. 1.6B), removiendo con espátulas toda la superficie expuesta en el core, a fin de determinar la densidad de mejillones en la matriz (ver capítulo 4). Se utilizaron zonas diferentes en cada muestreo para evitar que la repetición de muestreos en la misma zona afectara los valores encontrados en la población. De esta forma se obtuvieron muestras de mejillones durante un año calendario. Los parches/mejillones se transportaron *in vivo* en bolsas herméticas al laboratorio, en condiciones controladas (refrigerados), las cuales fueron procesadas según se detalla en cada capítulo.

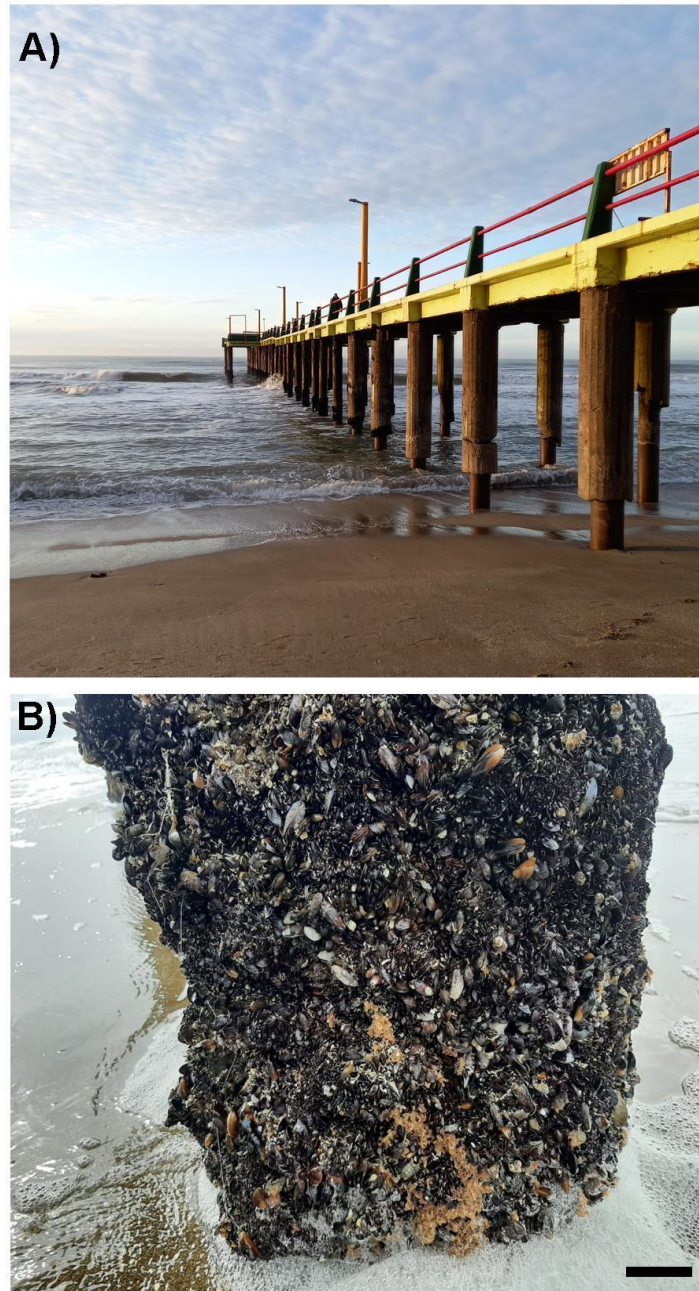


Fig. 1.6. Área de estudio en la localidad de Villa Gesell. **A.** Muelle de pescadores durante marea baja. **B.** Detalle de la disposición vertical de las matrices formadas por *B. rodriguezii* y *M. platensis* en las columnas del muelle. Barra de escala = 10 cm.

2. Morfología gonadal y caracterización reproductiva

2.1 Introducción

Conocer los procesos biológicos, como el desarrollo gonadal y el ciclo reproductivo, es fundamental para el manejo de las poblaciones de bivalvos (Antsulevich et al., 1999; Duinker et al., 2008; Oyarzún et al., 2011; Sar et al., 2018), sobre todo en especies bajo explotación artesanal que representan un recurso importante a nivel comercial (Lasta et al., 1986; Penchaszadeh, 1974). La energía asignada a la producción de gametos (esfuerzo reproductivo) es fundamental en la actividad reproductiva. El éxito reproductivo depende de la reasignación de energía entre reproducción y crecimiento, en especial en poblaciones bajo condiciones ambientales variables (Thompson, 1979; Kautsky, 1982; Sprung, 1983). A este proceso se asocian diferentes parámetros biológicos y ambientales, entre ellos la temperatura y disponibilidad de alimento son de gran relevancia. La gametogénesis tiene una relación directa con la temperatura del mar, influyendo en los períodos de desove, siendo posible clasificarlos en pocos, múltiples o estacionales (Suarez et al., 2005; Fearman y Moltschaniwskyj, 2010). Al mismo tiempo, la disponibilidad de alimento regula la gametogénesis en bivalvos marinos (Barber y Blake, 2016), permitiendo en buenas condiciones acelerar el proceso y aumentar el número de individuos desovados (Domínguez et al., 2010). Otro factor ambiental de importancia es el fotoperiodo, la disponibilidad de luz durante fotoperiodos prolongados puede determinar un aumento en la tasa de crecimiento de los organismos del fitoplancton (Litchman, 2000) y, por lo tanto, este factor puede estar indirectamente relacionado con la disponibilidad de alimento para las especies filtradoras.

La fecundidad, como estimación cuantitativa del número de oocitos vitelogénicos a desovar, es una medida fiable del esfuerzo reproductivo en estudios de actividad reproductiva de bivalvos. En condiciones favorables, los mejillones aumentan el crecimiento somático, mientras que las condiciones estresantes intensifican el esfuerzo reproductivo (Sprung, 1983). La estimación de la fecundidad puede llevarse a cabo a través de diferentes métodos, como la inducción del desove (Thompson, 1979; Sprung, 1983) así como técnicas histológicas (Tyler y Gage, 1980; Tyler y Billett, 1988; Llodra, 2002; Cáceres-Puig et al., 2016). La producción de oocitos puede encontrarse asociada a caracteres de los ejemplares, como el largo de la valva. Algunas poblaciones de mejillones como *Mytilus edulis* (Sprung, 1983) y *Lithophaga lithophaga* (Galinou-Mitsoudi y Sinis, 1994) mostraron un aumento en la producción de oocitos a medida que los individuos aumentan la talla.

Mytilus platensis es una especie dioica en la que se puede determinar macroscópicamente el dimorfismo sexual en individuos maduros (Boraso de Zaixso y Zaixso, 2015). Las hembras presentan gónadas anaranjadas mientras que los machos son de color blanco brillante (Farfán et al., 1998; Lasta et al. al., 1998). El sincronismo está presente durante la emisión de gametos en hembras y machos (Morsan, 2007). El ciclo reproductivo fue estudiado en numerosas localidades, principalmente en el submareal del sudoeste Atlántico de la costa argentina, a través de diferentes metodologías permitiendo un amplio análisis latitudinal. Análisis histológicos y citométricos se realizaron en Banco Querandí (Buenos Aires; entre 36 a 54 metros de profundidad; Penchaszadeh, 1971, 1974). Estados macroscópicos de desarrollo gonadal e índices de condición fisiológica se describieron en Golfo San Matías (Río Negro; entre 20-25 metros de profundidad; Oehrens-Kisnner y Kroeck, 2005) y Golfo San José (Chubut) (Bala, 1989). Así

como Isola (2017) propuso la variación del peso seco para inferir el ciclo reproductivo en el Golfo San Jorge (Chubut, 15 metros de profundidad; Isola, 2017). A través de análisis histológicos y estadios de desarrollo gonadal se determinó el ciclo reproductivo en Bahía San Julián y Puerto Deseado (Santa Cruz, lechos intermareales naturales; Vinuesa, 1979; Sar et al., 2018). Sin embargo, el ciclo reproductivo permanece sin estudiar para la población intermareal de Villa Gesell, provincia de Buenos Aires. El análisis de ambos procesos, ciclo reproductivo y número de oocitos, proporcionará un panorama más amplio sobre la caracterización del mejillón azul *M. platensis*.

Los objetivos de este capítulo son describir las características gonadales de hembras y machos de *M. platensis* en la población intermareal de Villa Gesell y determinar parámetros de biología reproductiva (ciclo reproductivo y número de oocitos) relacionados con factores ambientales. La hipótesis planteada sugiere que los estadios gonadales presentan estacionalidad a lo largo del año y el área de oocitos vitelogénicos muestra variaciones con un marcado período de desove, relacionado con cambios de temperatura y fotoperíodo.

2.2 Materiales y Métodos

En el intermareal de Villa Gesell se recolectaron ejemplares de *M. platensis* mensualmente de enero a diciembre de 2019 y marzo de 2021 (~40). Las muestras anuales se obtuvieron mediante dos tipos de muestreo mencionados en la introducción general, en el apartado área de estudio y muestreo (ver sección 1.3).

Variables ambientales

Tanto la temperatura como el fotoperíodo fueron los parámetros seleccionados para determinar su relación con el ciclo reproductivo. A fin de obtener las características físicas del agua de mar se obtuvo el conjunto de datos de temperatura superficial del mar (TSM) para la costa de Villa Gesell en <http://seatemperature.info>, y el fotoperíodo se calculó a través del promedio de horas entre el amanecer y el atardecer de cada mes en Mar del Plata (sitio más próximo), registrado por el Servicio de Hidrografía Naval de Argentina (<http://www.hidro.gob.ar>). El fotoperíodo se consideró como una medida indirecta de la disponibilidad de alimentos (siguiendo a Litchman, 2000).

Histología y caracterización gonadal

Para cada mes se individualizaron entre 15 a 45 individuos, los cuales se midieron en largo, ancho y alto con un calibre electrónico ($\pm 0,01$ mm), luego se diseccionaron y fijaron secciones transversales de masa corporal en solución de Davidson durante 12 horas (Fig. 2.1), para conservarlas posteriormente en etanol al 70 %. Dichas secciones transversales de manto (obtenidas de ambos muestreos) se deshidrataron en concentraciones crecientes de etanol, a continuación fueron incluídas en parafina (Leica®) y seccionadas a 7 μ m en un micrótomos rotativo motorizado Leica RM2155®. Los cortes se montaron en portaobjetos, se desparafinaron con un aclarante para histología (BioClear®), se rehidrataron con concentraciones decrecientes de etanol, se colorearon con hematoxilina-eosina (Anexo) y se montaron. Los preparados se observaron con un microscopio Zeiss Primo Star a x400. Los individuos se sexaron y

clasificaron considerando cuatro estadios de desarrollo gonadal (EDG) (en desarrollo, maduro, desove y post-desove).

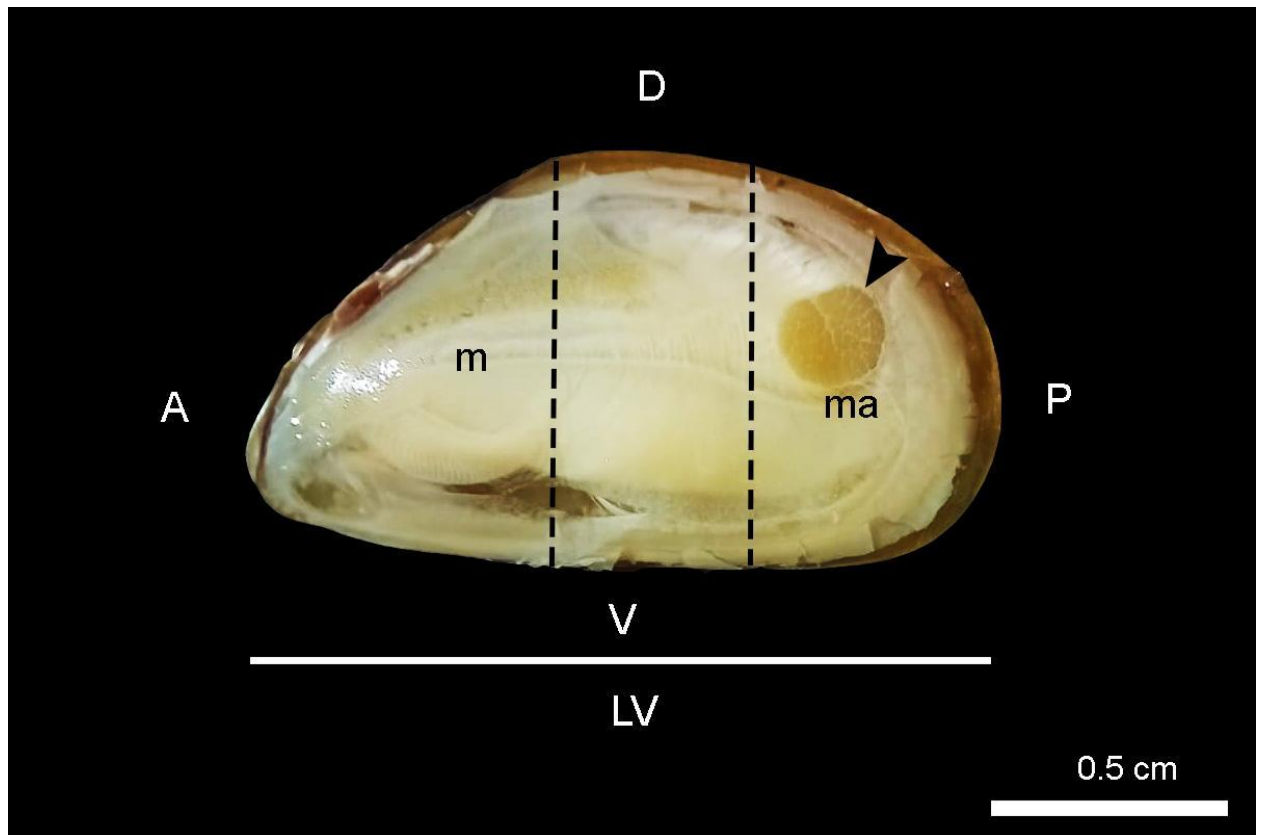


Fig. 2.1. Vista de la disección de un individuo de *M. platensis*. Detalle en línea punteada donde se muestra la sección transversal para realizar los cortes histológicos. Referencias: A, anterior; P, posterior; V, ventral; D, dorsal; LV, largo total; m, manto; ma, músculo aductor (punta de flecha).

Ciclo reproductivo: Análisis de los estadios de desarrollo gonadal y variaciones oocitarias

Se analizaron histológicamente un total de 336 mejillones con una longitud de valva (LV) entre 10,42 y 39,40 mm (121 hembras, 131 machos y 84 indeterminados) (Tabla 2.1). Se tomaron fotografías de los preparados con una cámara digital (Zeiss Axiocam ERc 5s) integrada al microscopio de tres campos por cada hembra y macho.

| Año | Mes | Determinación Sexual | N | Rango LV (mm) | LV mm \pm DE |
|------|---------|----------------------|----|---------------|------------------|
| 2019 | Enero | H | 4 | 19,83 – 23,51 | 22,17 \pm 1,63 |
| | | M | 10 | 20,02 – 28,88 | 23,12 \pm 2,83 |
| | | I | 9 | 17,32 – 28,41 | 22,63 \pm 3,82 |
| 2019 | Febrero | M | 1 | 10,93 | |
| | | I | 18 | 10,42 – 20,44 | 15,54 \pm 3,14 |
| 2019 | Marzo | H | 5 | 24,07 – 31,36 | 27,61 \pm 3,43 |
| | | M | 3 | 23,69 – 29,55 | 25,95 \pm 3,15 |
| | | I | 32 | 12,22 – 31,55 | 23,48 \pm 4,99 |
| 2019 | Abril | H | 20 | 14,20 – 37,21 | 28,31 \pm 6,34 |
| | | M | 21 | 15,88 – 39,40 | 30,77 \pm 5,80 |
| | | I | 5 | 18,00 – 29,19 | 24,15 \pm 5,34 |

| | | | | | |
|------|------------|---|----|---------------|--------------|
| 2019 | Mayo | H | 18 | 24,68 – 33,39 | 28,65 ± 2,26 |
| | | M | 24 | 21,55 – 35,47 | 28,72 ± 2,94 |
| | | I | 4 | 16,95 – 19,82 | 18,77 ± 1,25 |
| 2019 | Junio | H | 13 | 23,78 – 33,48 | 27,99 ± 2,93 |
| | | M | 16 | 23,47 – 34,41 | 28,88 ± 3,13 |
| 2019 | Julio | H | 18 | 21,67 – 35,01 | 29,05 ± 3,68 |
| | | M | 14 | 23,59 – 35,58 | 28,81 ± 3,08 |
| 2019 | Agosto | H | 7 | 18,07 – 29,19 | 24,07 ± 3,75 |
| | | M | 11 | 10,47 – 28,85 | 20,46 ± 6,59 |
| 2019 | Septiembre | H | 3 | 26,29 – 27,74 | 27,17 ± 0,77 |
| 2019 | Octubre | H | 11 | 11,25 – 25,81 | 18,71 ± 5,05 |
| | | M | 11 | 10,51 – 23,78 | 13,59 ± 4,02 |
| | | I | 1 | 7,98 | |
| 2019 | Noviembre | H | 15 | 19,15 – 33,16 | 24,86 ± 4,60 |
| | | M | 13 | 15,13 – 34,34 | 24,00 ± 6,56 |
| | | H | 3 | 20,19 – 33,73 | 24,71 ± 7,81 |

| | | | | | |
|------|-----------|---|----|---------------|--------------|
| 2019 | Diciembre | M | 2 | 19,80 – 21,06 | 20,43 ± 0,89 |
| | | I | 10 | 13,46 – 32,84 | 20,63 ± 5,80 |
| 2021 | Marzo | H | 4 | 24,00 – 27,00 | 25,25 ± 1,50 |
| | | M | 6 | 24,00 – 33,00 | 27,32 ± 3,30 |
| | | I | 5 | 16,60 – 27,80 | 21,60 ± 5,02 |
| | | | | | |

Tabla 2.1. Muestreo de *Mytilus platensis*. Número de individuos muestreados (N) por sexo. Rango de largo de valva (LV), LV ± DE: media del largo de valva y desvío estándar.

Mediante la clasificación de los EDG (ver 2.2.) se realizó un conteo de hembras y machos para cada una de las etapas (en desarrollo, maduro, desove y post-desove, cuando era posible determinar). La proporción relativa de individuos en cada EDG (regresión binomial) se analizó a través de un Modelo Lineal Generalizado (MLG) utilizando los meses y el sexo como variables explicativas (Ecuación 1). La ausencia de sobre o sub dispersión se puso a prueba a través del parámetro de dispersión. Se aplicó un análisis de varianza de una vía (ANOVA) y la prueba de comparación múltiple de Tukey para evaluar las diferencias entre meses.

$$\eta = \beta_0 + \beta_1 \text{ Mes} + \beta_2 \text{ Sexo} \quad (1)$$

donde η es el predictor lineal del modelo, la función de enlace es logit, β_0 es la intersección del modelo, e^{β_1} y e^{β_2} se identifican como razón de probabilidades (OR). El OR mide el efecto multiplicativo sobre la variable respuesta (OR = 1 sin efecto; OR > 1 asociación positiva y OR <1 asociación negativa). Se determinó la devianza como una medida de la proporción de

varianza explicada por el modelo. Este modelado se realizó con el paquete “lme4” (Bates et al., 2015).

Para las hembras se determinaron tres estadios oocitarios (previtelogénico, vitelogénico temprano y vitelogénico), teniendo en cuenta el desarrollo oocitario y la presencia de vitelo. Se analizaron las áreas de cada oocito vitelogénico para cada espécimen a lo largo del año para establecer la época reproductiva. El área de todos los oocitos vitelogénicos (μm^2) se midió con el software digital AxioVision (4.8.2). Se puso a prueba un Modelo Mixto Aditivo Generalizado (MMAG) para determinar la variación temporal y las relaciones no lineales entre variables (área del oocito vitelogénico y meses) (Bellido et al., 2001; Winton et al., 2014), generando un nuevo modelo predictivo. Las áreas de los oocitos vitelogénicos se modelaron en base a los meses, ajustados con suavizados (s) (Ecuación 2). El suavizado indica la linealidad del modelo, siendo $s > 1$ modelos no lineales. Para incorporar la dependencia entre especímenes fue utilizado a los individuos (i) como un efecto aleatorio (α). Se realizó un modelo lineal con la media de las áreas para cada individuo y ANOVA, seguido de la prueba de comparación múltiple de Tukey para evaluar las diferencias entre meses.

$$\text{ÁreaVar} \sim N(\mu, \sigma^2)$$

$$\mu = \beta_0 + s(\text{Mes}) + \alpha + \varepsilon$$

$$\alpha \sim N(0, \sigma^2_i) \quad (2)$$

Este modelado se realizó con el paquete “mgcv” (Wood, 2004). Además, se describió la TSM y el fotoperíodo relacionados con el ciclo reproductivo.

Conteo oocitario

El número de oocitos vitelogénicos para cada espécimen se estableció a partir de tres campos (ver sección 2.2.). La relación entre número de oocitos en individuos maduros y talla (LV) se determinó buscando el mejor ajuste (Zar, 1999). Se estimó un Índice Oocitario (IO) (Ecuación 3), con el fin de comparar el cambio de número de oocitos a lo largo del año, evitando posibles diferencias relacionadas con el tamaño de los mejillones muestreados cada mes:

$$IO = (NO/LV)^m \quad (3)$$

donde NO= número de oocitos vitelogénicos por cada hembra analizada, LV= longitud de la valva de la hembra analizada y m= la pendiente de la relación lineal (mejor ajuste) entre el número de oocitos (NO) y la longitud de la valva (mm) de todos los especímenes analizados. Se evaluó el índice a través de los meses mediante un ANOVA y se definió una comparación a posteriori (prueba de Tukey). Los supuestos de normalidad y homocedasticidad se analizaron con la prueba de Shapiro-Wilks y Levene, respectivamente.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con la versión R 2.3+492 (R Core Team, 2021).

2.3 Resultados

Caracterización gonadal: estadios de desarrollo

La mayoría de los individuos pudieron sexarse (hembras y machos) durante el año de análisis, sin embargo se observaron individuos con desove total de las gónadas, los cuales se clasificaron como indeterminados, durante los meses de enero, febrero y diciembre. El análisis del tejido reproductivo dentro de la gónada femenina de *Mytilus platensis* determinó que el estadio denominado “en desarrollo” se caracterizó por la presencia de oocitos previtelogénicos y vitelogénicos tempranos, rodeados de un tejido conectivo extendido (Fig. 2.2A). El estadio maduro presentó acinos que contienen oocitos vitelogénicos los cuales desplazan casi por completo el tejido conectivo (Fig. 2.2B). En el estadio de desove se observó la presencia de lumen en los acinos, previamente ocupados por oocitos vitelogénicos. En dicho estadio se determinó la presencia de oocitos previtelogénicos, vitelogénicos tempranos y oocitos vitelogénicos pedunculados (Fig. 2.2C). El estadio de post - desove evidenció acinos vacíos, con algunos oocitos vitelogénicos relictos, con núcleo picnótico (Fig. 2.2D).

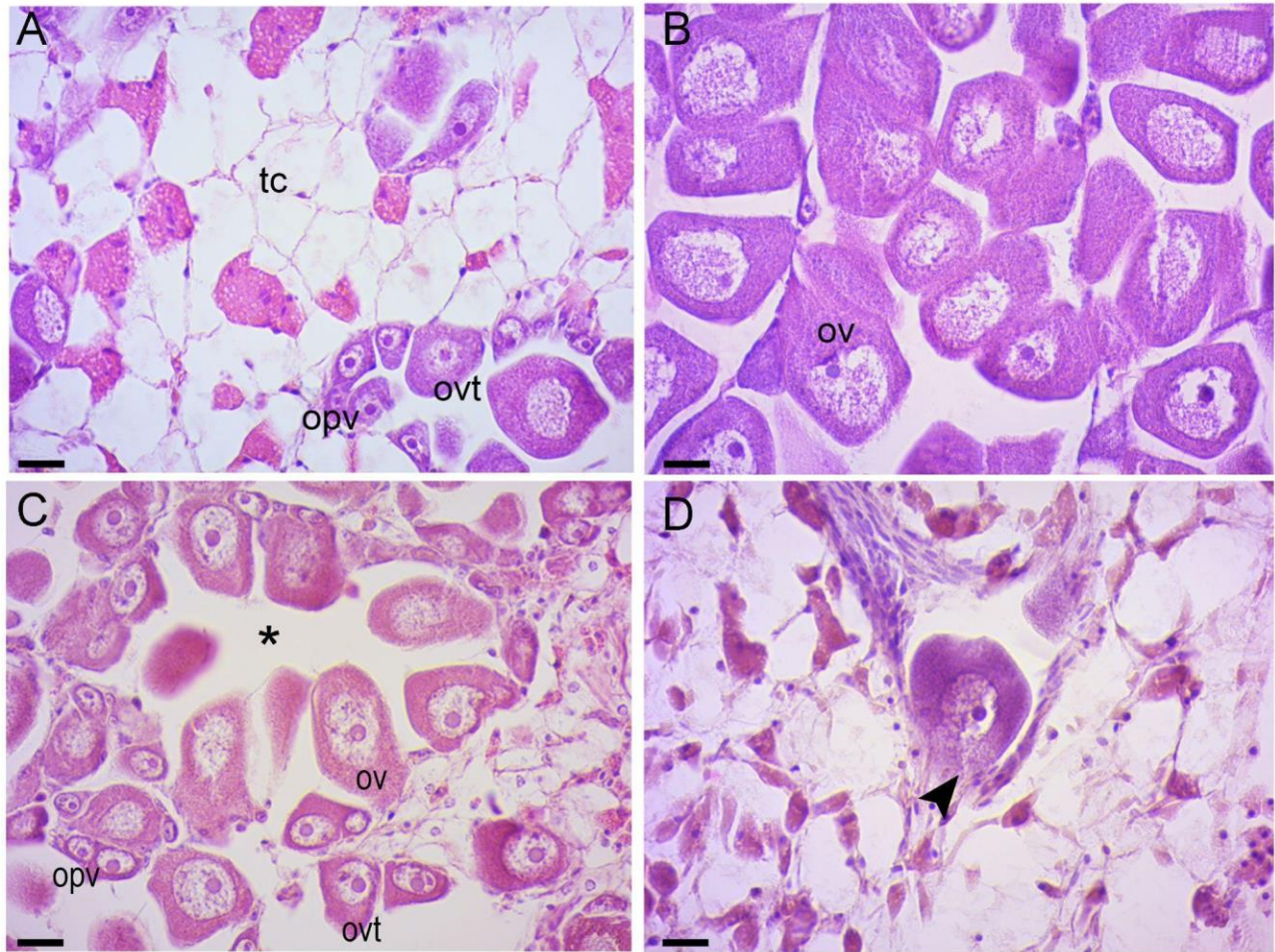


Figura 2.2. Estadios gonadales femeninos de *Mytilus platensis*. A) Estadio en desarrollo con oocitos previtelogénicos (opv), vitelogénicos tempranos (ovt) y abundante tejido conectivo (tc). B) Maduro: oocitos vitelogénicos (ov) que abarcan todo el acino, con presencia de vitelo en el citoplasma. C) Desove: caracterizada por la presencia de lumen en el acino (*) y oocitos vitelogénicos para ser liberados. (D) Post - desove: gónada con algunos oocitos retenidos (flecha). Barras de escala A-D= 10 µm

En la gónada masculina, la etapa en desarrollo se caracterizó por un acino vacío con espermatogonias, espermatocitos y tejido conectivo (Fig. 2.3A). En el estadio maduro los acinos se encuentran expandidos y llenos de células espermatogénicas, observando espermatocitos y espermátides ubicados hacia la periferia de los acinos, mientras que los espermatozoides se

ubicaron agrupados hacia la luz acino (Fig. 2.3B). El estadio de desove se caracterizó por la presencia de espermatozoides en el centro de los acinos y zonas vacías del lumen (Fig. 2.3C). El post - desove muestra un acino vacío, con escaso tejido conectivo y la presencia de espermatogonias y espermatocitos (Fig. 2.3D).

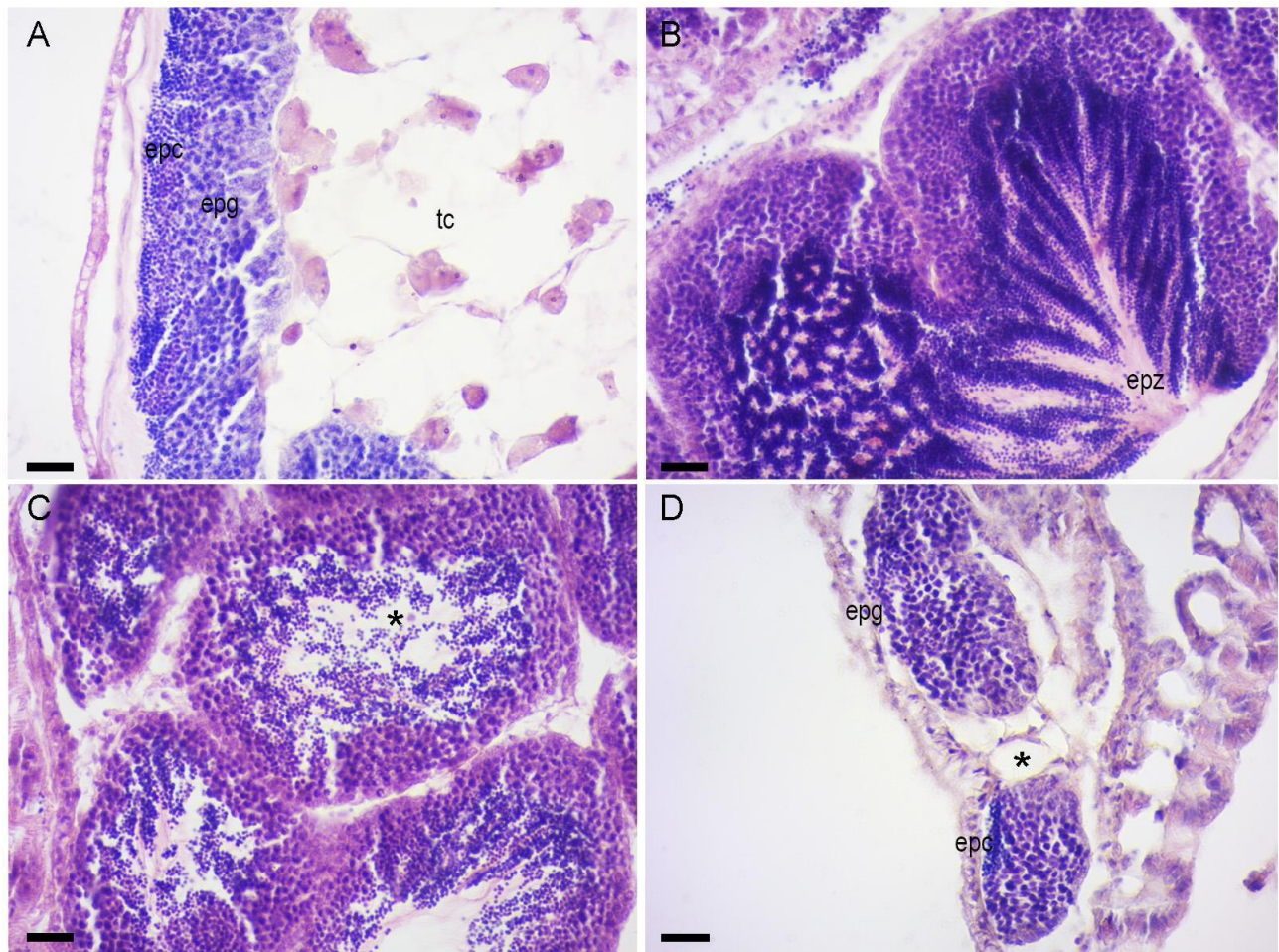


Figura 2.3. Testículo de *Mytilus platensis*. A) Estadio en desarrollo: etapas tempranas de desarrollo y presencia de tejido conectivo (tc). B) Estadio maduro: acinos completamente expandidos y llenos de espermatozoides. C) Estadio de desove: los gametos maduros se observan en la luz (*) del acino. D) Estadio de post - desove: acinos colapsados y etapas tempranas de desarrollo. tc, tejido conectivo; epc, espermatocitos; epg, espermatogonias; epz, espermatozoides. Barras de escala A-D= 10 μ m.

Ciclo reproductivo

Variación estacional de los estadios de desarrollo gonadal

En las hembras, el estadio de desarrollo se observó casi todo el año (Fig. 2.4A), la mayor proporción de hembras en este estadio se halló de abril a julio (otoño e invierno) y la menor proporción de octubre a marzo (primavera y verano) (Fig. 2.4A). De mayo a julio la etapa de maduración fue más frecuente, mientras que la etapa de desove presentó dos eventos, de abril a mayo y de agosto a noviembre. El post-desove se representó en varios meses, pero se evidencia principalmente durante el verano (diciembre a marzo) (Fig. 2.4A).

En los machos, el estadio de desarrollo se registró durante los meses de enero, marzo y abril y se registraron pocas proporciones de individuos desde agosto hasta noviembre. No se observó el estadio de desarrollo desde mayo hasta julio, estos meses fueron los más representados por el estadio maduro. El desove tuvo lugar en dos periodos: de abril a junio, y de agosto a noviembre, con un aumento en la proporción de individuos en primavera. El post-desove estuvo más representado durante el verano (de diciembre a marzo) (Fig. 2.4B).

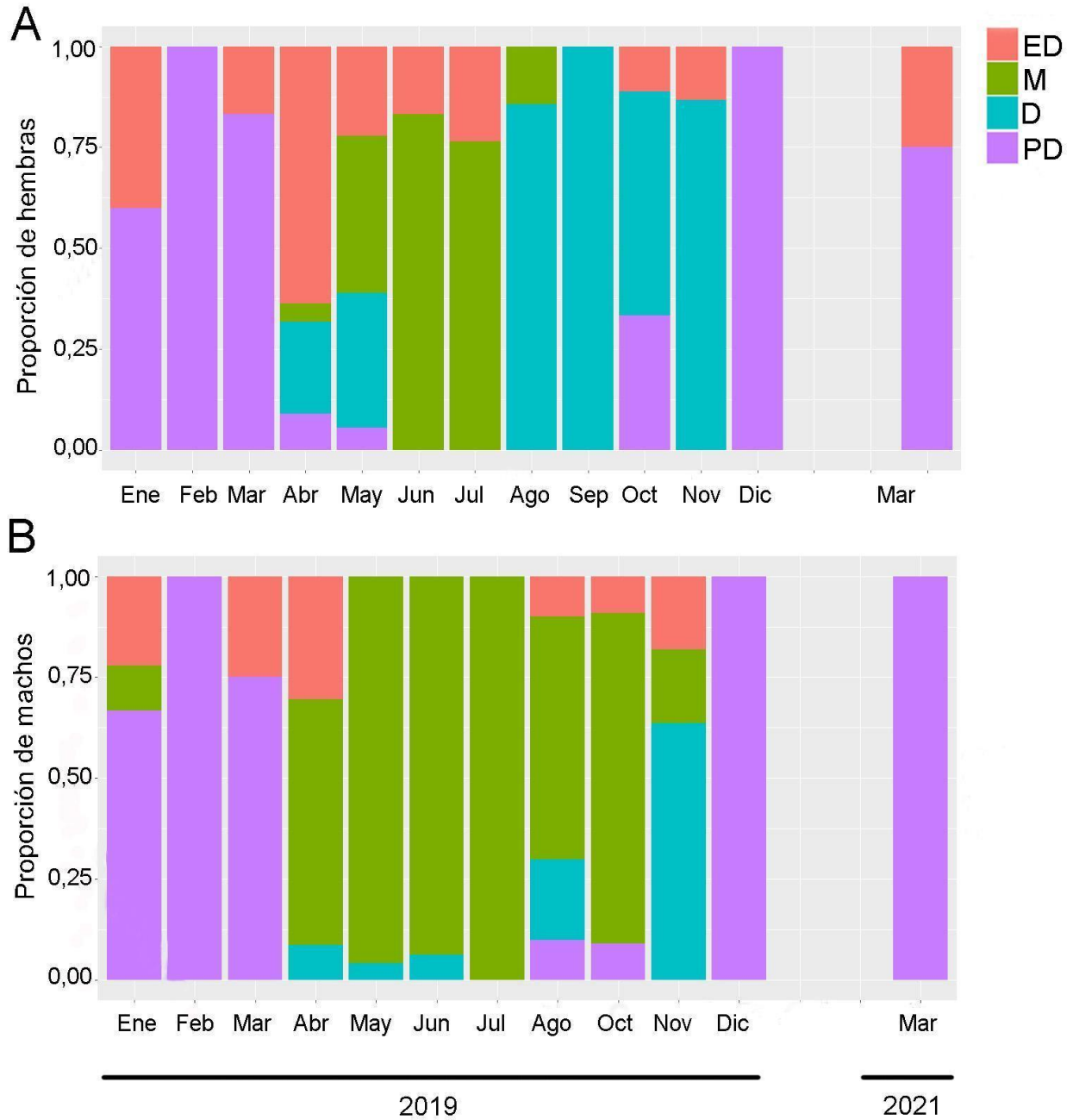


Figura 2.4. Proporción relativa de etapas de desarrollo gonadal de *Mytilus platensis* a lo largo del año. A) hembras. B) machos. ED, en desarrollo; M, maduro; D, desove; PD, post-desove.

El análisis GLM determinó un cambio significativo en la devianza con las variables mes y sexo (ANOVA, $p < 0,001$). Se encontraron diferencias significativas entre junio y julio respecto a enero y abril con OR negativos (asociación negativa), por otro lado observamos OR positivos al comparar junio y julio con agosto y octubre (asociación positiva) (prueba de Tukey, $p < 0,001$). Definiendo así la máxima madurez en los meses de junio y julio (invierno). La devianza total explicada por el modelo fue del 97,2%.

Áreas de oocitos vitelogénicos

Se observaron oocitos vitelogénicos durante todo el periodo de estudio, el área varió entre 851,53 a 2590,90 μm^2 . Mediante el MMAG se determinó que el área de oocitos vitelogénicos de mayor tamaño fue de mayo a agosto; durante estos meses la TSM disminuye y el fotoperíodo alcanza valores mínimos (Fig. 2.5). Posteriormente, el área de oocitos disminuye, desde agosto hasta octubre, donde se observó un aumento de la TSM (desde el mínimo en agosto) y el fotoperíodo (Fig. 2.5). De acuerdo con la prueba de Tukey, el área media de oocitos vitelogénicos disminuye significativamente en abril y octubre (1180,72 μm^2 y 1139,68 μm^2 , respectivamente) en comparación con junio y julio (1388,16 μm^2 y 1404,98 μm^2 , respectivamente), lo que denota dos períodos de desove uno desde febrero a abril y el principal período de desove de agosto a octubre ($p < 0,05$).

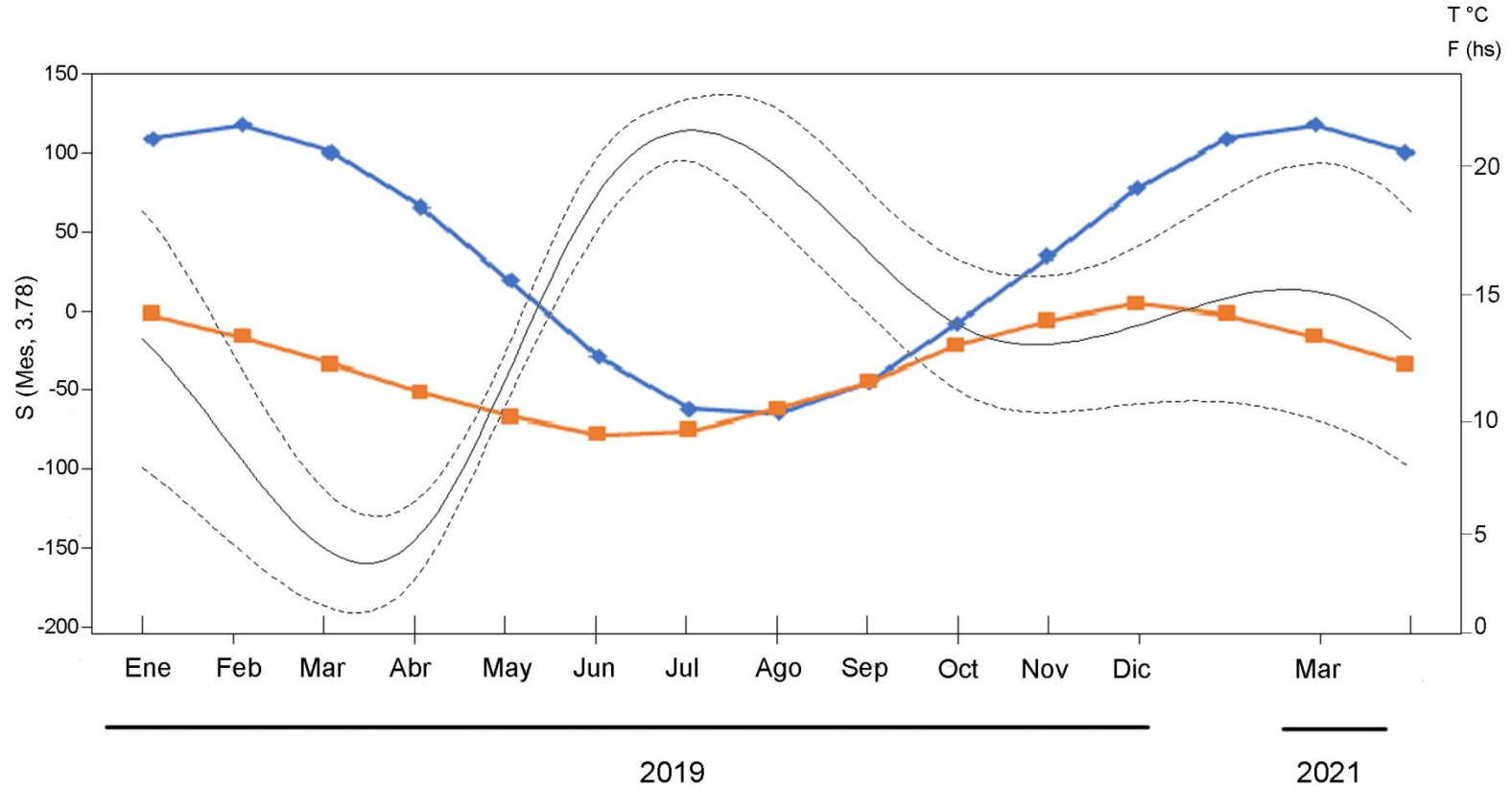


Figura 2.5. MMAG de la variación del área de oocitos vitelogénicos de *Mytilus platensis* a lo largo de los meses (líneas grises); S (Mes, 3,78) se refiere al valor de la función de distribución empírica (EDF) del término suavizado. Los ejes secundarios indican la temperatura (T °C, línea azul) y el fotoperíodo (F, línea naranja).

Conteo oocitario

Se encontró una relación lineal entre el LV (GDS maduro) y el número de oocitos vitelogénicos de las hembras (Fig. 2.6A) con una pendiente de 0,83 ($r = 0,33$, $n = 100$, $p < 0,001$). El índice oocitario (IO) mostró variaciones significativas entre meses ($F_{(10, 89)} = 6,42$; $P < 0,001$). De acuerdo con la prueba de Tukey, hubo un aumento significativo del IO, desde marzo hasta agosto en comparación con octubre ($P < 0,001$), mostrando el principal período de desove en octubre (Fig. 2.6B).

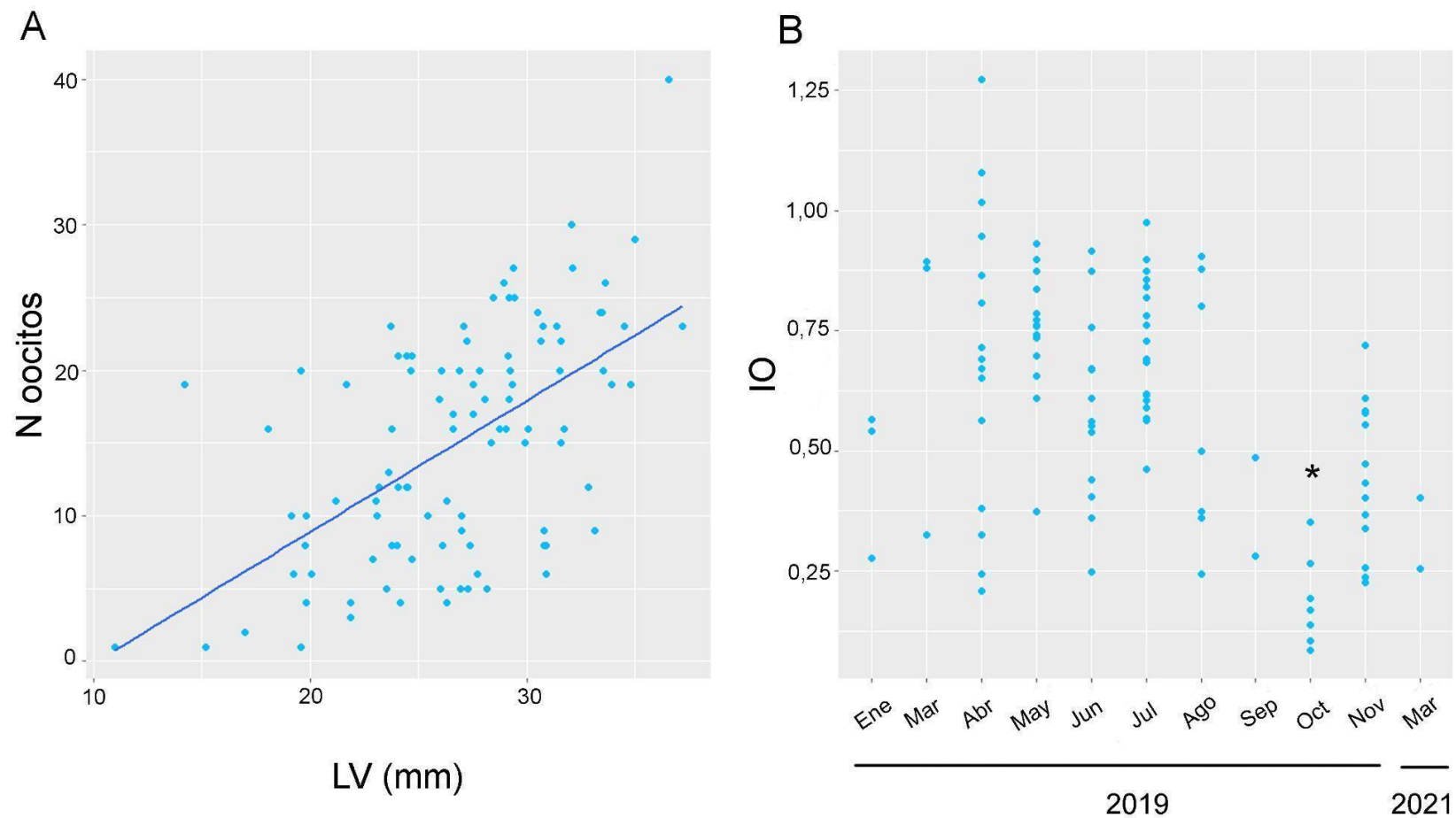


Figura 2.6. *Mytilus platensis* A) Regresión lineal entre el número de oocitos vitelogénicos (N oocitos) y la longitud de la valva (LV, mm) B) Índice oocitario (IO) entre meses. El asterisco indica una disminución significativa del IO.

2.4 Discusión

Los resultados de este estudio permitieron definir características reproductivas en *Mytilus platensis* mediante análisis cualitativos y cuantitativos de la arquitectura gonadal, determinando los periodos de desove y el número de oocitos en una población intermareal del Atlántico Sudoccidental.

La caracterización de los estadios de desarrollo gonadal nos permitió inferir el ciclo reproductivo. Las hembras presentaron su mayor frecuencia de desove de agosto a octubre (fines de invierno/principios de primavera), siendo sincrónicos con los machos que se caracterizaron por un largo período de madurez. Se encontró un período de desove secundario en las hembras de febrero a abril (verano y otoño). El principal período de desove tiene lugar con un aumento de la temperatura y fotoperíodo (Fig. 2.5), lo cual respalda la hipótesis de eventos de desove marcados relacionados con factores ambientales. La disminución del índice oocitario (IO) mostró el mayor periodo de evacuación de gametos en octubre, determinando la principal actividad de desove consistente con lo evaluado mediante los estadios de desarrollo gonadal. Estas observaciones coinciden con reportes en la población submareal de *M. platensis* en Mar del Plata (Banco Querandí) (Penchaszadeh, 1974), Golfo San Matías (Calvo et al., 1998) y Golfo San José (Bala, 1989) (ver Tabla 2.2). Al mismo tiempo, varios estudios reportaron para esta especie un período de desove parcial en febrero en diferentes localidades a lo largo del Océano Atlántico Sudoccidental (ver Tabla 2.2), coincidiendo con este estudio. Observaciones similares con la presencia de ciclos bimodales a lo largo del año con periodos de desove en primavera y otoño también se encontraron en *Mytilus chilensis* (Oyarzún et al., 2011, Tabla 1), *M. edulis planulatus*

de Tasmania (Dix y Ferguson, 1984), *M. edulis aoteanus* de Nueva Zelanda (Kennedy, 1977), y otras poblaciones del hemisferio norte (Lutz et al., 1980). La determinación de patrones de respuesta similares en poblaciones submareales e intermareales permite reconocer las características intrínsecas de la especie. Las poblaciones presentan periodos de desove similares incluso en ambientes fluctuantes, más susceptibles a la desecación.

La temperatura es considerada uno de los parámetros más importantes en la regulación de la estacionalidad reproductiva. Su variación anual está estrechamente relacionada con el desarrollo de los gametos, y generalmente el desove se produce cuando se supera un umbral térmico (Bala, 1989; Sar et al., 2018; Isola, 2019). En *M. platensis* se determinó un desove principal durante fines de invierno - comienzo de primavera y un desove secundario en verano - otoño relacionado con la temperatura mínima (10,3°C) y máxima (23,6°C) del mar respectivamente. Varios estudios describieron parámetros reproductivos asociados con la temperatura de la superficie del mar y la disponibilidad de alimentos en otras especies de Mytilidae. En el Canal Beagle (Tierra del Fuego) *Aulacomya ater* tiene un período de desove prolongado desde fines del invierno hasta la primavera, los valores más altos del índice de manto-gónada para la etapa madura se determinaron a principios de junio, cuando la temperatura del agua es más baja (Pérez et al., 2013). En el norte de Chile, *Aulacomya ater* mostró desoves asociados con las temperaturas medias diarias más bajas (Avendano y Cantilláñez, 2013), mientras que en la Ría de Vigo, *Mytilus galloprovincialis* mostró el principal desove cuando aumentó la temperatura del agua (Suárez et al., 2005). Por lo tanto, la liberación de gametos es específica de la especie y tiene lugar durante las variaciones de temperatura.

El desove está asociado con la periodicidad del suministro de alimento, favoreciendo principalmente la supervivencia de las larvas (Seed, 1976; Jaramillo et al., 1993). En el presente estudio, el desove se encuentra correlacionado con el aumento del fotoperíodo, lo que se relaciona con el aumento de la producción primaria y la disponibilidad de alimento para las larvas. Se determinó que la calidad del alimento (ácidos grasos poliinsaturados, PUFA) mejora el asentamiento de larvas y posterior reclutamiento en *M. platensis*, los pulsos de producción primaria con altos niveles de PUFA sugieren una influencia bottom-up para esta especie (Toupoint et al., 2012). Por otro lado, otros estudios también mostraron que la restricción en el suministro de alimento puede condicionar la recuperación gonadal después del desove (Delgado y Pérez-Camacho, 2005). La variación estacional en el desarrollo de los gametos y los períodos de desove en *M. platensis* mostró características similares a *Brachidontes rodriguezii*, cohabitante en la misma localidad (Villa Gesell). Sin embargo, esta última mostró el mayor desove entre febrero y mayo, con desoves parciales durante invierno y primavera (Torroglosa y Giménez, 2019). Esos momentos de desove relacionados inversamente para dos especies pueden conducir a una optimización de los recursos en el mismo hábitat. Por lo tanto, son necesarios análisis en muestras de agua de mar para proporcionar información complementaria sobre la calidad del alimento.

El conocimiento de los ciclos reproductivos y épocas de desove es primordial en el manejo de especies con explotación comercial, como en *M. platensis*. Si bien las pesquerías más importantes se encuentran en los bancos submareales, las pesquerías potenciales en las zonas intermareales presentan algunas ventajas, como el fácil acceso, siendo necesarios conocimientos y herramientas sobre aspectos reproductivos para desarrollar un manejo estratégico sostenible.

| Localidad | Latitud y longitud | Desove | | | | | | | | | | | | Especie | Referencias |
|------------------|---------------------|--------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|-----------------------------------|-------------------------|
| | | E | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D | | |
| Villa Gesell | 37° 15'S; 56° 57'O | ▲ | | | | | | | ● | ● | ● | | ▲ | <i>Mytilus platensis</i> | Capítulo 1 |
| Mar del Plata | 38° 0'S, 57° 33'O | | | | | | | | ▲ | ● | ● | ▲ | | <i>Mytilus platensis</i> | Penchaszadeh, P.E. 1974 |
| Chaihuín | 39°57'S, 73°35'O | | ▲ | ▲ | | | | | | | ● | ● | ● | <i>Mytilus chilensis</i> | Oyarzún et al., 2011 |
| Golfo San Matías | 40° 48'S, 64° 52' O | | | | | | | ● | ● | | | | | <i>Mytilus edulis platensis</i> * | Calvo et al., 1998 |
| Golfo San Matías | 40° 59'S, 65° 08'O | ● | ● | | | | | | | | | | ● | <i>Mytilus edulis platensis</i> * | Kisnner y Kroeck, 2005 |
| Golfo San José | 42° 20'S, 64° 20'O | | | | | | | ● | ● | ● | ● | | | <i>Mytilus edulis platensis</i> * | Bala, 1989 |
| Bahía Yal | 42°40'S, 73°38'O | ● | | | ▲ | ● | ● | | | | | | ● | <i>Mytilus chilensis</i> | Oyarzún et al., 2011 |

| | | | | |
|------------------|--------------------|---------------|-----------------------------------|-------------------|
| Golfo San Jorge | 45° 50'S, 67° 26'O | ● ● ▲ ▲ ▲ | <i>Mytilus edulis platensis</i> * | Isola, 2017 |
| Puerto Deseado | 47° 44'S, 65° 53'O | ● ▲ ▲ ▲ ▲ ● ● | <i>Mytilus edulis platensis</i> * | Vinuesa, 1979 |
| Bahía San Julián | 49° 00'S, 68° 50'O | ▲ ● ▲ ▲ ● | <i>Mytilus edulis platensis</i> * | Sar et al., 2018 |
| Islas Malvinas | 51° 46'S, 58° 57'O | ● ● | <i>Mytilus edulis chilensis</i> * | Gray et al., 1997 |
| Canal Beagle | 54°53'S, 67°50'O | ● ● ● ● | <i>Mytilus chilensis</i> | Tortorelli, 1987 |

Tabla 2.2. Resumen de los períodos de desove reportados para *Mytilus* spp. en el océano Atlántico y Pacífico, en el hemisferio sur. Desove total (●) y desove parcial (▲). Considerando publicaciones originales (*).

3. Talla de primera madurez sexual

3.1 Introducción

La talla de primera madurez, en los recursos comerciales marinos, es un parámetro que se utiliza para controlar el esfuerzo de pesca a través de la talla de desembarque permitido. La misma se define como la longitud de la valva en la que el 50% de los individuos exhiben gónadas maduras para la población (Roa et al., 1999). Para garantizar que los ejemplares puedan completar un ciclo reproductivo, la talla mínima de desembarque debe ser superior a la talla de primera madurez (LV50), asegurando una población reproductiva en el tiempo (Camacho-Mondragón et al., 2012). Así, la talla de primera madurez es útil e informativa para recomendar medidas en el manejo de recursos naturales (Chung, 2007, 2008), brindar un monitoreo espacial (Camacho-Mondragón et al., 2012) y cambiar la explotación comercial (Giménez y Penchaszadeh, 2003; Torroglosa y Giménez, 2010).

Numerosos estudios de bivalvos determinan la talla de primera madurez considerando la curva poblacional total (Seed y Brown, 1977; Kissner y Kroeck, 2005). Sin embargo, estudios en los que se realizan curvas separando hembras y machos aportan más información al evitar una sobreestimación de las tallas encontradas, especialmente en hembras que pueden estar sobreexplotadas (Delgado y Defeo, 2007; Camacho-Mondragón et al., 2012; del Carmen Esqueda-González et al., 2018).

Mytilus platensis es una especie altamente gregaria, forma parches densos en el intermareal rocoso, asociado a los grandes asentamientos; de esta forma los pequeños mejillones pueden obtener protección entre los filamentos del biso proporcionados por la población establecida (Seed, 1969, 1976). Las especies que se reproducen estacionalmente exhiben

diversos grados de inestabilidad poblacional. Se consideran dos principales desventajas de dicha estrategia reproductiva; la competencia por el espacio durante los períodos de fuerte asentamiento como así también la depredación durante los períodos de reclutamiento deficiente (Mileikovsky, 1971). Ambos factores influyen en forma directa al desarrollo y de esta forma a la talla de primera madurez de la especie.

Los aspectos reproductivos de *M. platensis* están bien documentados en diferentes localidades de la costa argentina ($37^{\circ}15'S$; $56^{\circ}57'O$ - $49^{\circ}00'S$, $68^{\circ}50'O$). Se evaluó el ciclo reproductivo obteniendo el periodo principal de desove a principios de invierno hasta finales de primavera y período de desove parciales durante el verano en varias localidades (Penchaszadeh, 1971, 1974; Trancart, 1978; Vinuesa, 1979; Bala, 1991; Calvo et al., 1998; Kishner y Kroeck, 2005; Sar et al., 2018; Capítulo 2, presente tesis). Se ha reportado la talla de primera madurez sexual en *M. platensis* en poblaciones del Golfo San Matías (Kishner y Kroeck, 2005), Golfo San José (Trancart, 1978) y Puerto Deseado (Vinuesa, 1979) de bancos naturales comerciales submareales. Sin embargo, en poblaciones intermareales como la analizada en esta tesis, podría variar la talla de primera madurez en función de las restricciones fisiológicas a las que están sometidos estos organismos en un ambiente altamente estresante.

El objetivo de este capítulo es caracterizar la madurez gonadal en hembras y machos de *M. platensis* a lo largo del rango de tallas de la población y determinar histológicamente la talla de primera madurez en ambos sexos en la población intermareal de Villa Gesell, Argentina ($37^{\circ}15'S$; $56^{\circ} 57' O$). La hipótesis de este trabajo es que la población intermareal puede presentar diferencias en la talla de primera madurez sexual en relación a descripciones de este parámetro en poblaciones submareales, como así también entre hembras y machos.

3.2 Materiales y métodos

Procesamiento de muestras

Las muestras se procesaron histológicamente, tal como se menciona en el apartado de Histología y caracterización gonadal (sección 2.2), en el capítulo 2.

Proporción de sexos

Los individuos se clasificaron en hembras, machos e indiferenciados; estos últimos presentaron gónadas en etapa temprana de desarrollo y no se pudo realizar la determinación del sexo.

Para evaluar si la proporción de sexos 1:1 se ajustaba entre hembras y machos se utilizó la prueba de bondad de ajuste chi-cuadrado (χ^2) (Sokal y Rohlf, 1981). Esta proporción se comparó con el total de hembras y machos de las muestras. Considerando la clasificación de los especímenes (hembra, macho e indiferenciado) se realizó una Estimación de la Densidad de Kernel (EDK) en relación con el largo de valva (LV), dicha estimación es una versión suavizada de un histograma (Scott, 2014), mediante la cual se construye una curva de densidad con los puntos de los datos disponibles, para estimar cómo se distribuyen esos datos en un espacio continuo.

Talla de primera madurez sexual

Los individuos fueron clasificados por el grado de madurez de la gónada mediante observación microscópica. Se los consideró maduros (asignándoles un número 1) cuando el manto presentaba gónadas completamente desarrolladas, o inmaduros (asignándoles un número 0) cuando la gónada estaba parcialmente madura. Esta variable dicotómica se graficó en relación con el LV considerando tanto los datos totales (población) como los sexos. Se realizó un EDK tanto para la clasificación poblacional como para la determinación en ambos sexos en base al LV.

Análisis estadístico

Se propuso un Modelo Lineal Generalizado (MLG) para el análisis de la talla de primera madurez sexual (LV50), dado que la dicotomía de la variable asociada a la madurez presenta una distribución del tipo Bernoulli (1 o 0); esto se lleva a cabo a través de una regresión logística. Se analizaron los datos a nivel poblacional (Ecuación 4), considerando todos los individuos colectados y luego un análisis considerando hembras y machos (Ecuación 5). Las variables explicativas fueron el LV de cada individuo (mm) y el sexo (machos y hembras).

$$\eta = \beta_0 + \beta_1 LV \quad (4)$$

$$\eta = \beta_0 + \beta_1 LV + \beta_2 \text{sexo} \quad (5)$$

donde η es el predictor lineal, β_0 es la intersección del modelo, β_1 y β_2 son los coeficientes de regresión parcial, ya que indican la influencia (parcial) de cada variable explicativa sobre la

variable respuesta (madurez). Al mismo tiempo, e^{β_1} es la razón de probabilidad/ odds ratio (OR) de presencia de especímenes maduros en función de la longitud de la valva y e^{β_2} es el OR de presencia de especímenes maduros en función del sexo. El OR es una medida de la magnitud del efecto, puede tomar valores mayores a 1 (asociación positiva), menores a 1 (asociación negativa) o iguales a 1 (no hay efecto). El LV50 se obtuvo gráficamente mediante la interpolación de la probabilidad 0,5 de estar maduro y el LV. Todas las combinaciones posibles entre estas variables fueron propuestas y comparadas utilizando el criterio de información de Akaike (AIC) para seleccionar el modelo más parsimonioso para el conjunto de datos analizado (considerando el modelo aditivo y las interacciones entre variables posibles), como así también se realizó una prueba de bondad de ajuste chi-cuadrado (χ^2) para determinar la significancia de cada término o variable. Se evaluó el buen ajuste del modelo con la prueba de Hosmer-Lemeshow.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa R versión 2.3+492 (R Core Team, 2021).

3.3 Resultados

Proporción de sexos

De un total de 270 mejillones estudiados, se determinaron 126 hembras que presentaban entre 5,00 y 37,21 mm LV, 117 machos con rangos de 3,30 a 39,40 mm LV y 27 ejemplares indiferenciados con LV que se extendía de 4,00 a 12,25 mm. La proporción de sexos para *M. platensis* no presentó diferencias significativas de 1:1 (χ^2 , $p > 0,05$). El EDK para ambos sexos

presentó una distribución similar asociada con el LV (Fig. 3.1). Los individuos indiferenciados mostraron un EDK concentrado en $LV < 10$ mm (Fig. 3.1).

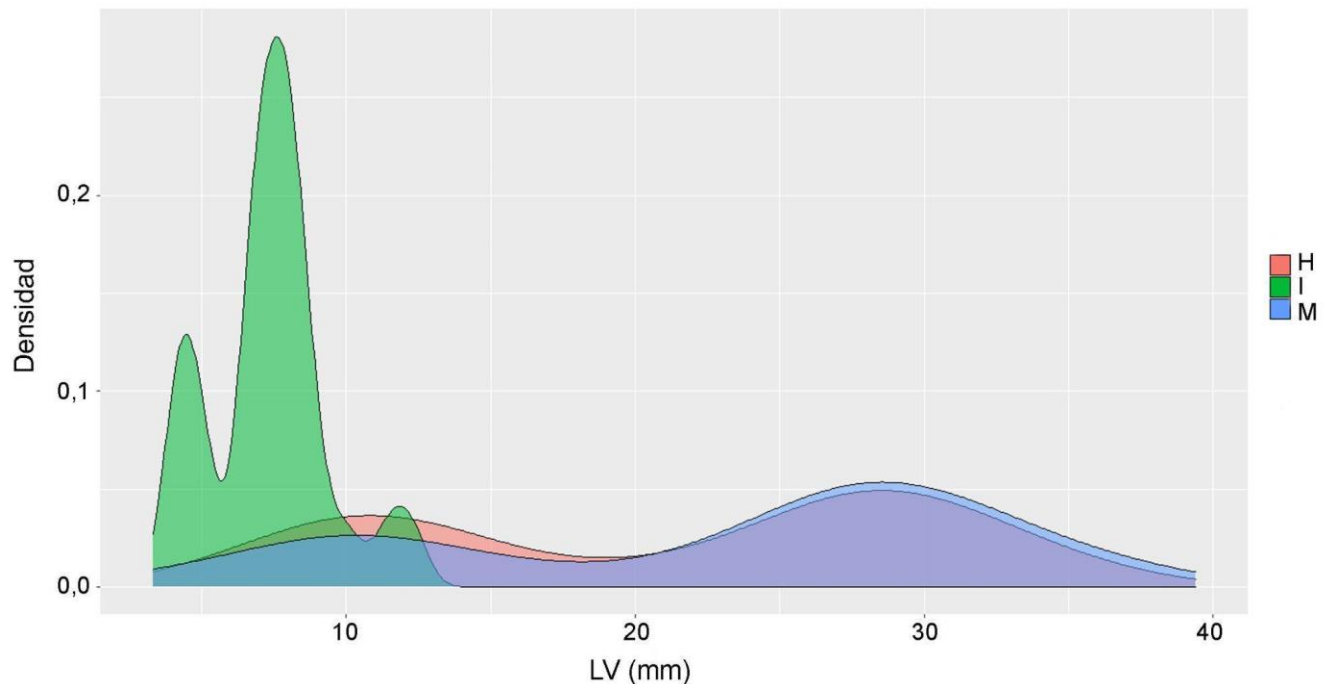


Figura 3.1. Estimación de la densidad de Kernel (EDK) para la longitud de la valva (LV) en *Mytilus platensis* considerando la clasificación por sexos: hembras (H): rosa; indiferenciados (I): verde y machos (M): azul.

El análisis histológico mostró que las gónadas inmaduras se diferenciaron al determinarse un desarrollo reducido en acinos y tejido conectivo; las hembras exhibieron grupos de oogonias, mientras que los machos mostraron etapas tempranas de espermatogénesis (espermatogonias y espermatocitos) (Fig. 3.2 A, B). Los individuos en desarrollo temprano se caracterizaron por acinos expandidos, con etapas avanzadas de gametogénesis; en las hembras observamos oocitos previtelogénicos y vitelogénicos tempranos, mientras que en los machos denotamos espermátides (Fig. 3.2 C, D). Sin embargo, los individuos considerados maduros presentaron mayor número de

acinos expandidos en ambos lóbulos del manto y tejido conectivo completamente reducido. Las hembras exhibieron gónadas con oocitos vitelogénicos en mayor proporción; los machos presentaron acinos casi completamente llenos de espermatozoides (Fig. 3.2 E, F).

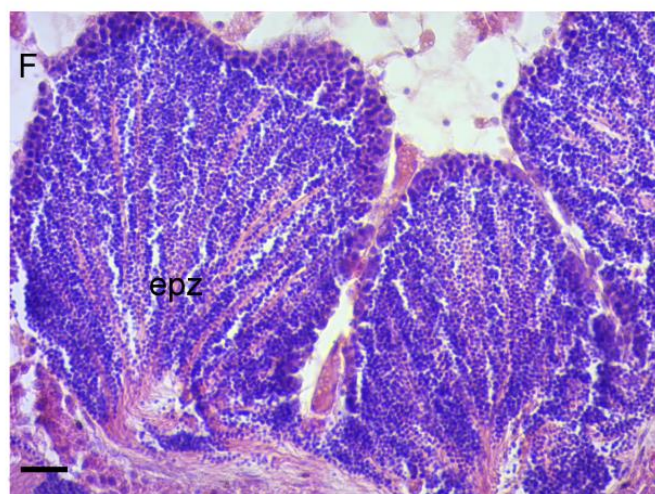
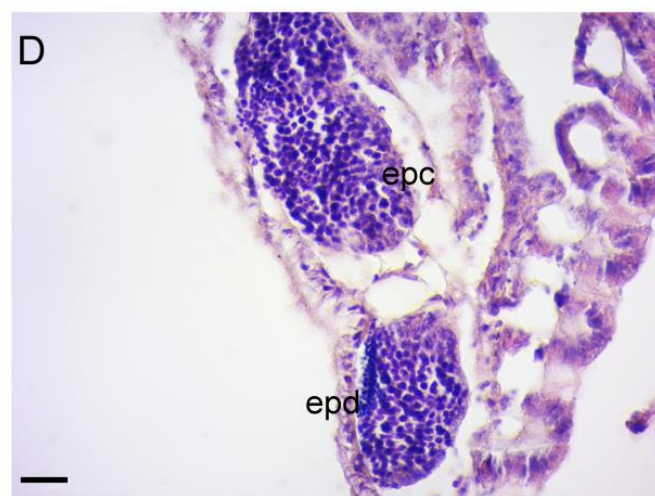
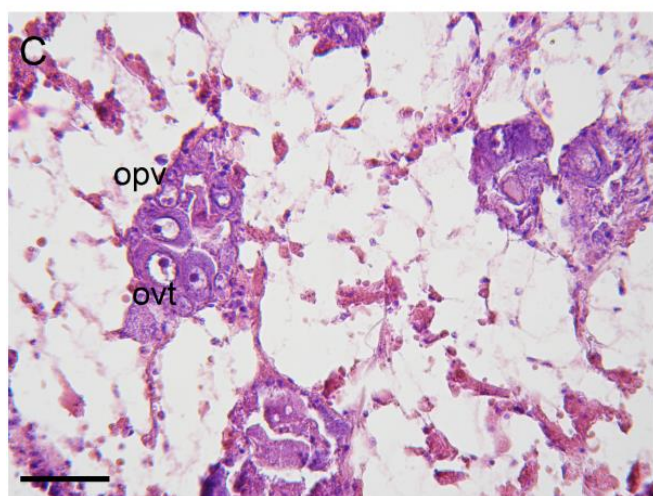
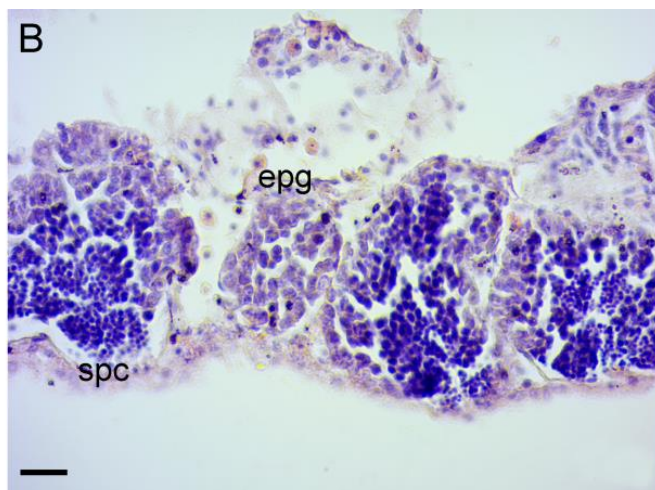
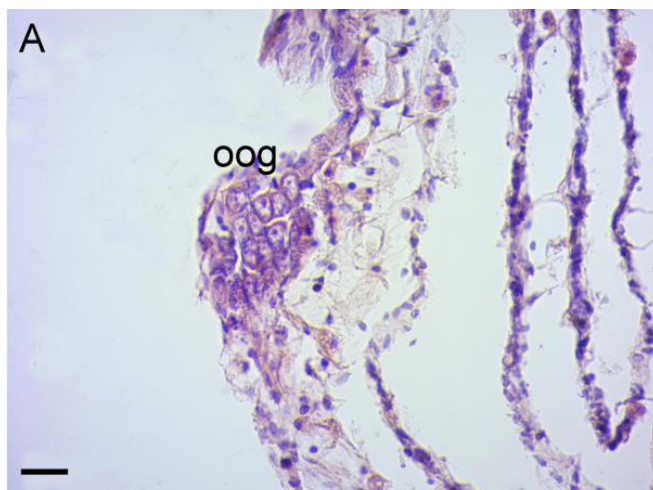


Figura 3.2. *Mytilus platensis*. A) Detalle de gónada femenina con oogonias (13,00 mm LV). B) Detalle de gónada masculina con espermatogonias y espermatocitos (7,51 mm LV). C) Gónada femenina con oocitos previtelogénicos y vitelogénicos tempranos (17,00 mm LV). D) Gónada masculina con espermatocitos y espermátides (20,62 mm LV). E) Gónada femenina madura con oocitos vitelogénicos (28,93 mm LV). F) Gónada masculina madura con espermatozoides en lumen (33,80 mm LV). ovt: oocito vitelogénico temprano; oog: oogonia; opv: ovocito previtelogénico; epc: espermatocitos; epg: espermatogonias; epz: espermatozoide; ov: oocito vitelogénico. Barras de escala A, B, D-F= 10 μ m, C= 50 μ m.

Talla de primera madurez poblacional

El análisis poblacional a través del MLG estimó la talla de primera madurez (LV50) en 11,80 mm, mientras que toda la población fue sexualmente madura al alcanzar un LV mayor a 25 mm (Fig. 3.3A). Los resultados determinaron una asociación positiva para el OR (> 1), definiendo que por cada mm de LV incrementado por los ejemplares de *M. platensis*, el OR de madurez aumenta 46,56% ($p < 0,001$), y el modelo explicó el 59,42% de la devianza ($AIC = 116,79$; prueba de Hosmer-Lemeshow = χ^2 2,43; $p > 0,05$). A través de la EDK se determinó que los individuos inmaduros estaban representados en los rangos más bajos de LV mientras que sólo se encontraron unos pocos individuos maduros en los tamaños más pequeños, con la mayor densidad encontrada en $LV > 20$ mm (Fig. 3.3B).

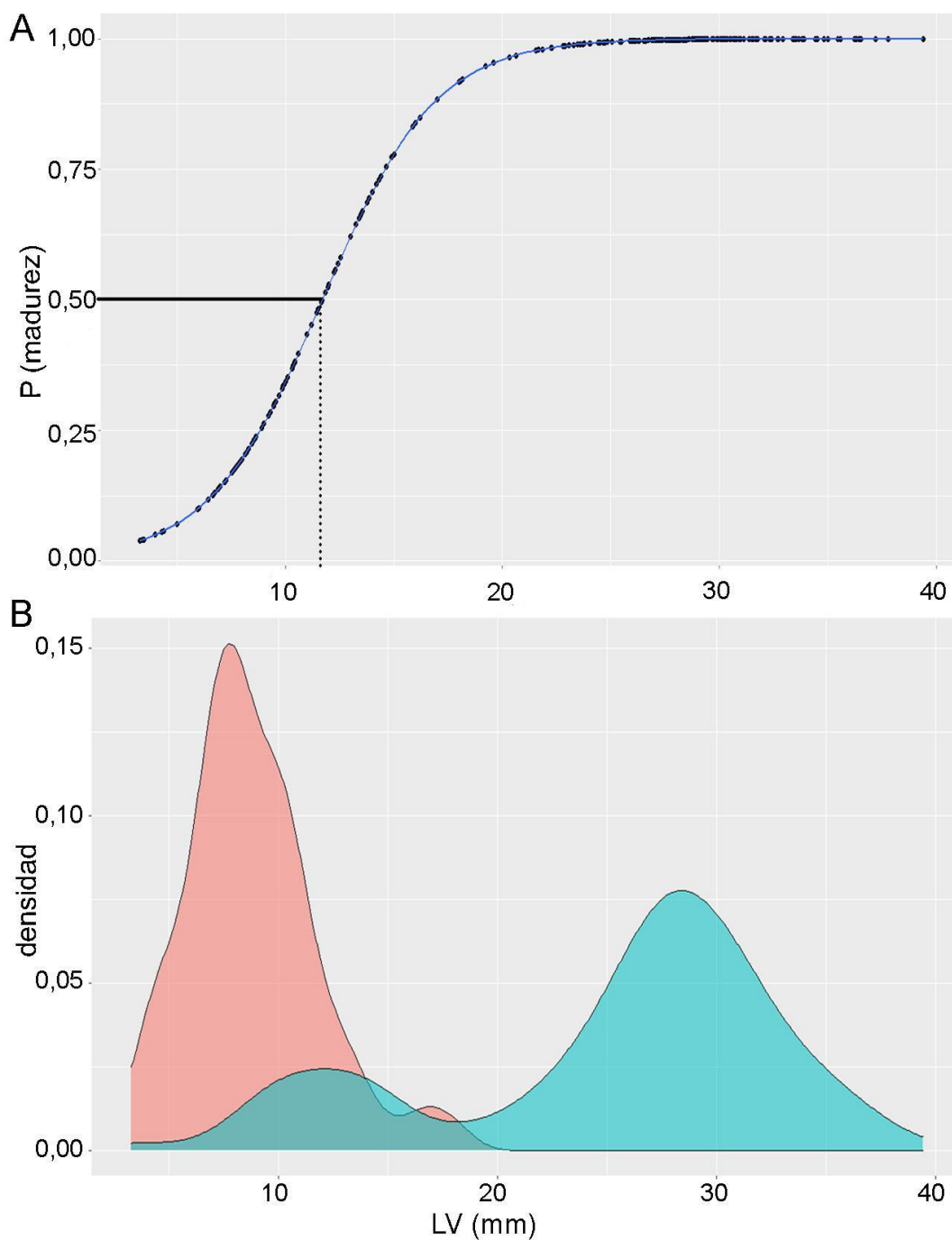


Figura 3.3. *Mytilus platensis*. A) Probabilidad poblacional de madurez en función de la longitud de la valva (LV) a través de un MLG (hembras= 126, machos= 117, indiferenciado= 27). La línea punteada indica el tamaño de primera madurez (LV50). B) Distribución de la densidad de

Kernel (EDK) para la longitud de la valva (LV) considerando individuos inmaduros (rojo) y maduros (verde).

Talla de primera madurez en hembras y machos

El análisis de madurez en *M. platensis* considerando hembras y machos mostró interacción significativa entre LV y sexo (χ^2 ; $p < 0,05$), explicando el 56,03% de la devianza (AIC = 114,21; prueba de Hosmer-Lemeshow = χ^2 2,05; $p > 0,05$). Tomando como referencia a las hembras, el OR de madurez en los machos disminuyó un 30,82% por cada mm que aumentó el LV, lo que sugiere un desarrollo más lento de las gónadas en los machos que se puede observar después de LV50 (Fig. 3.4A). Se encontró que el LV50 era de 11,42mm para las hembras y de 10,83 mm para los machos. Para LV de más de 20 mm, todas las hembras alcanzaron la madurez sexual, mientras que la población de machos alcanzó ese punto con LV de más de 30 mm (Fig. 3.4A). La distribución de machos y hembras maduros e inmaduros mostró un patrón asociado con un EDK más alto para las hembras en los rangos más bajos de LV (<20 mm) y un EDK más alto para los machos en los rangos más altos de LV (>20 mm) (Fig. 3.4B).

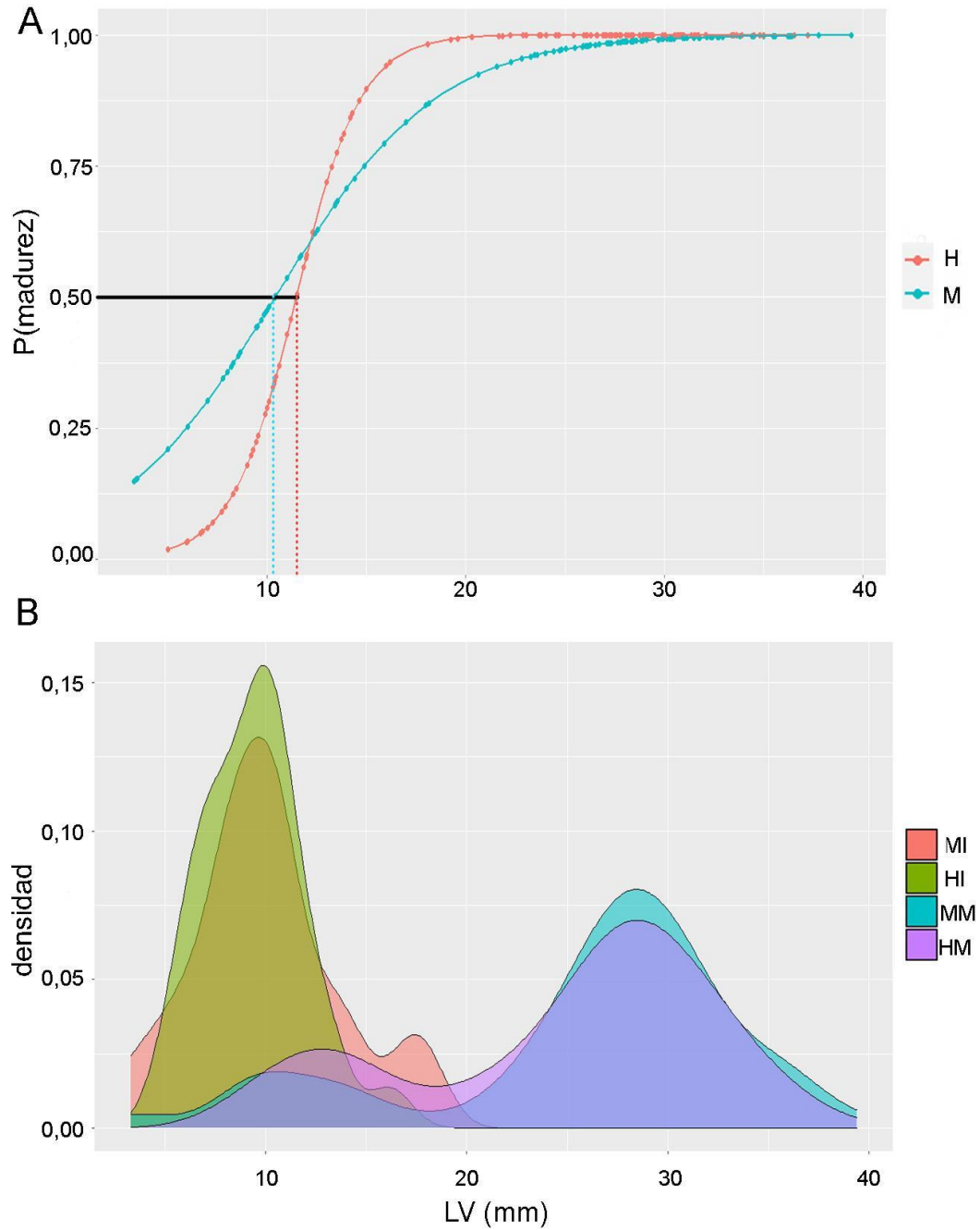


Figura 3.4. *Mytilus platensis*. A) Probabilidad de madurez en función de la longitud de la valva (LV) a través de un análisis MLG, el ajuste del modelo determinó las hembras en rojo y los machos en verde (hembras= 126, machos= 117). Las líneas punteadas rojas y verdes indican el tamaño de primera madurez (LV50) para hembras y machos, respectivamente. B) Distribución de la densidad de Kernel (EDK) para la longitud de la valva (LV) considerando la clasificación

de inmaduros y maduros en ambos sexos: macho inmaduro (MI), hembra inmadura (HI), macho maduro (MM) y hembra madura (HM).

3.4 Discusión

La proporción de hembras y machos no presentó diferencia significativa de 1:1 y concuerda con reportes en *M. platensis* en Golfo San Matías (Kissner y Kroeck, 2005), así como como en otros bivalvos (Ruiz-Velásquez et al., 2017; del Carmen Esqueda-Gonzales et al., 2018; Torroglosa y Giménez, 2018). De manera similar, no se reportaron individuos hermafroditas en este estudio, en concordancia con reportes previos donde se encontró una alta estabilidad de la proporción de sexos dioicos (Penchaszadeh, 1974; Toro et al., 2002).

Durante el proceso de maduración en las gónadas femeninas y masculinas, se pudo determinar que el tejido conectivo disminuyó en abundancia, permitiendo el desarrollo de los acinos con el respectivo tejido. Algunos estudios han determinado la importancia de las células del tejido conectivo como reservorio de nutrientes a largo plazo y su reducción a medida que los individuos alcanzan la madurez (Pipe, 1987; Villalba, 1995; Torroglosa y Giménez, 2018).

La caracterización de las poblaciones intermareales complementa el estudio de la especie y su respuesta a los diferentes hábitats. Para la población intermareal de *M. platensis*, la talla de primera madurez (LV50) se alcanzó en 11,80 mm, mientras que la madurez total de la población se determinó en más de 25 mm SL; esto también se reflejó en la EDK, donde se observó una mayor representación de especímenes maduros en LV >20 mm. Varios estudios mostraron tallas de primera madurez en individuos de *M. platensis* entre 16 y 25 mm LV (Trancart, 1978; Vinuesa, 1979; Kissner y Kroeck, 2005); sin embargo, debe considerarse que la mayoría de ellos son muestras de bancos submareales profundos. Considerando que las tasas de crecimiento de las

poblaciones intermareales y submareales pueden ser diferentes (Sukhotin et al., 2007) y por lo tanto también los tiempos para alcanzar la primera madurez sexual de cada una de las poblaciones, la comparación entre estos resultados debe analizarse en términos de las estrategias reproductivas adoptadas para lograr la mayor aptitud reproductiva para la especie.

El análisis de la talla de primera de madurez determinada para hembras y machos mostró diferentes comportamientos en las curvas logísticas para la población intermareal de Villa Gesell, así como diferentes distribuciones en las densidades observadas en las EDK. Las hembras presentaron una pendiente en la curva logística que les permitió alcanzar el 100 % de madurez con una longitud menor que los machos; esta transición más rápida también se determinó en otros bivalvos como *B. rodriguezii* (Torroglosa y Giménez, 2018), que cohabita con *M. platensis* en la zona intermareal de Villa Gesell, compitiendo por espacio y recursos. La estimación del LV50 concluyó que las hembras maduraron a mayor tamaño que los machos, esta respuesta puede deberse a que las hembras con fecundidad externa necesitan más tiempo para reproducirse y retrasan la madurez, alcanzando mayor tamaño (Stearns, 1992). Varios gasterópodos presentaron diferencias en la maduración entre sexos como *Buccinum cyaneum* (Miloslavich y Dufresne, 1994), *Zidona dufresnei* (Giménez y Penchaszadeh, 2003; Torroglosa y Gimenez, 2010; Avaca et al., 2017), siendo los machos los que maduran a longitudes menores.

Al mismo tiempo, hembras y machos presentan diferencias en su composición bioquímica durante la maduración gonadal (Lomovasky et al., 2001, 2004; Martínez-Pita et al., 2012). Los lípidos siguen una variación estacional relacionada con el ciclo gametogénico, contenidos máximos en las gónadas durante el período de madurez y contenidos mínimos durante el desove (Lomovasky et al., 2004; Dridi et al., 2007). Algunos ácidos grasos

poliinsaturados (PUFA) se acumulan durante la oogénesis como reservas de energía para el desarrollo embrionario (Soudant et al., 1996, 1999). Podría traducirse en un mayor tiempo en los procesos metabólicos en las hembras que tienen altas demandas de energía para la oogénesis (Beninger y Le Pennec, 1997; Lomovasky et al., 2001; Morriconi et al., 2007) y luego más tiempo para alcanzar el tamaño en la primera madurez, como se determinó en este estudio (ver capítulo 4).

Los estudios reproductivos como la talla de primera madurez y el ciclo reproductivo brindan información para el manejo de poblaciones sujetas a explotación comercial, captura o cultivo. Conocer la talla de primera madurez en esta especie intermareal, contribuirá al análisis de parámetros de manejo en un recurso de potencial desarrollo comercial.

4. Crecimiento y características poblacionales

4.1 Introducción

La estructura de las comunidades en hábitats intermareales depende de las condiciones ambientales y de las interacciones biológicas como la depredación, la competencia espacial y/o alimentaria, y el suministro de larvas (Barnes, 2002; Barnes y Kuklinski, 2003; Molis et al., 2011; Valdivia et al., 2011; Clark et al., 2017), determinando la distribución de especies. La morfología de la valva, su tasa de crecimiento y su grosor son características funcionales de los gasterópodos y los moluscos bivalvos. Estos caracteres están influenciados por factores abióticos (temperatura del agua, pH, salinidad, oxígeno), interacciones (tróficas y no tróficas) y espacio (Lomovasky et al., 2016; Moss et al., 2016).

Las comunidades intermareales de las costas rocosas están organizadas para aliviar las tensiones ambientales y reguladas por fuerzas interactivas que modulan su estructura en diferentes niveles del intermareal (Bertness et al., 1999, 2006), como factores físicos en los niveles superiores y competencia y depredación en los niveles más bajos del intermareal (Menge, 1976). Las especies que habitan estos sitios están expuestas a diferentes condiciones estresantes como la desecación durante las mareas bajas, variación importante de temperatura así como el desprendimiento del sustrato por el fuerte oleaje durante la marea alta, que también puede limitar el tamaño corporal (Arribas, 2013, 2014; Mantua y Hare, 2002; Torroglosa y Giménez, 2019). En estos hábitats, los mejillones tienen un papel como ingeniero ecosistémico (Adami et al., 2004; Borthagaray y Carranza, 2007) siendo la base para el desarrollo de microhábitats y proporcionando refugio a numerosos organismos a través de las agregaciones de filamentos del biso y partículas orgánicas (Seed, 1969; Suchanek, 1985). Este aumento en la complejidad del

hábitat aumenta la riqueza del ecosistema (Seed y Suchanek, 1992) siendo consistente con modelos de organización comunitaria donde las interacciones positivas dan forma a comunidades expuestas al estrés físico (Bertness et al., 1999). Tanto los factores estresantes ambientales como los fisiológicos pueden interrumpir la tasa de deposición de la valva durante el crecimiento anual de los bivalvos (Richardson, 2001).

El mejillón *Mytilus platensis* d'Orbigny, 1842 es una especie capaz de soportar grandes fluctuaciones de salinidad, temperatura, oxígeno y exposición aérea (Gosling, 1992). Esta especie representó un importante recurso comercial en diferentes localidades de Argentina, las capturas fueron de 23.000 toneladas entre 1946 y 1951 en Puerto Quequén, disminuyendo a finales de los años 1960. Actualmente los desembarques del Banco Faro Querandí y zonas cercanas no superan las 11,2t/año (Ciocco et al., 1998; Isola, 2019).

El crecimiento en *Mytilus* ha sido ampliamente documentado (Bala, 1996; Bayne y Worrall, 1980; Richardson, 1989, 1990; Seed, 1969), utilizando diversas metodologías como la estimación de anillos de crecimiento externos (Davenport et al., 1984), bandas internas de crecimiento en las capas nacaradas internas (Kautsky, 1982; Lutz, 1976), y bandas de microcrecimiento presentes en la capa prismática (Richardson, 1989; Richardson et al., 1990). También se han considerado distribuciones de frecuencia de tamaño para evaluar el crecimiento de la población (Bayne y Worrall, 1980; Rodhouse et al., 1984). Sin embargo, en el caso de *M. edulis* la aplicación de este último método tiene una desventaja asociada al prolongado período de reclutamiento, generalmente observado en la especie, lo que genera una superposición de clases de años sucesivos (Seed, 1976). Se abordaron estudios sobre el crecimiento del mejillón *M. platensis* en la costa argentina en diferentes localidades. La tasa de crecimiento se determinó

en la Provincia de Buenos Aires en el NE de Mar del Plata ($38^{\circ}0'S$, $57^{\circ}33'O$) mediante un análisis de frecuencia de tallas y lectura de los anillos de crecimiento externos utilizando posteriormente un modelo de crecimiento de von Bertalanffy (Penchaszadeh, 1971, 1974). En la población del Golfo San José ($42^{\circ}19'60''S$, $64^{\circ}18'0''O$) se estudió el crecimiento mediante la lectura de anillos externos (Trancart, 1978) y se siguieron animales marcados (Bala, 1996), ambos aplicaron un método de crecimiento de von Bertalanffy y compararon esta metodología con el modelo de Petersen. En cualquiera de estos casos, se utilizaron metodologías no del todo precisas para las poblaciones de mejillón argentino como lo es la estimación de patrones de crecimiento interno propuestos en esta tesis.

Los objetivos de este capítulo son determinar la densidad, las relaciones morfométricas, la tasa de crecimiento utilizando las bandas internas de crecimiento de la valva y la edad del mejillón azul para la población intermareal de Villa Gesell. Planteamos la hipótesis de la presencia de patrones de crecimiento de valvas internas asociados con cambios de temperatura y una menor tasa de crecimiento en hábitat intermareal asociada con condiciones estresantes.

4.2 Materiales y métodos

Los parches obtenidos de los muestreos estacionales, mencionados en el capítulo 1, (Sección 1.3) se fijaron en formol al 4% por 3 días para luego conservarlos en etanol al 70%. Junto con los muestreos dirigidos, para cada mes se individualizaron entre 15 a 45 individuos, los cuales se midieron en largo, ancho y alto con un calibre electrónico (± 0.01 mm), ambas valvas se separaron e individualizaron, sin pasar por fijadores. El estudio de la edad y

crecimiento se llevó a cabo en el Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), FCEyN- Universidad Nacional de Mar del Plata (UNMDP).

Los datos de variables ambientales correspondientes a salinidad, temperatura superficial del agua de mar (TSM) y clorofila-*a* satelital se obtuvieron mensualmente y se modificaron a partir de datos de Risoli et al. (2022). Los datos oceanográficos utilizados en el análisis de salinidad consisten en estaciones hidrográficas históricas (botella y CTD) ubicadas en la zona costera (profundidad < 50 m), obtenidas entre enero de 1981 y marzo de 2020 con una estación seleccionada usando una grilla de 0,3° de latitud y 0,3° de longitud con centro en el sitio de muestreo (37°06' S–37°24' S y 57°00' W–56°42' W) en Villa Gesell. Los datos de salinidad estuvieron disponibles en la Base Regional de Datos Oceanográficos (BaRDO)-INIDEP (<https://www.argentina.gob.ar/inidep>). Se utilizaron datos de salinidad superficial porque la población de mejillón azul estudiada habita en la zona intermareal y se calcularon valores medios mensuales para los análisis. Los datos diarios de TSM derivados de satélites con resolución de 0,25 °C se obtuvieron de la temperatura de la superficie del mar de interpolación óptima versión 2.1 de la NOAA (Reynolds et al., 2007; <https://www.ncdc.noaa.gov/oisst>). Además, la concentración de chl-*a* en la superficie del mar con una resolución de 4 km y un promedio de 8 días se derivó del Giovanni de la NASA (<https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/>). TSM y chl-*a* se promediaron espacialmente en los mismos dominios que para la salinidad superficial. Debido a que la distribución natural de las concentraciones de chl-*a* es lognormal (Campbell, 1995), se realizaron estimaciones de las distribuciones de chl-*a* y las desviaciones estándar de la variable transformada logarítmicamente y luego se calculó la transformación antilogarítmica. Todos los

análisis que incluyeron variables ambientales se realizaron con base en valores medios mensuales siguiendo a Risoli et al. (2022), ver capítulo 1.

Densidad de la población, relaciones morfométricas y frecuencia de distribución de tamaño

La densidad poblacional de *M. platensis* se determinó contando el número de individuos presentes en cada uno de los parches obtenidos estacionalmente (N= 144). La hipótesis nula de que no hay diferencias en la densidad de *M. platensis* entre estaciones se probó mediante un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis (Zar, 1999), ya que no se cumplieron los supuestos para una prueba paramétrica. Todos los ejemplares se midieron (detallado en el apartado a continuación) y se estableció la estructura de tallas de la población muestreada (N= 142). Todos los individuos obtenidos a través del muestreo anual (N= 149) se midieron considerando longitud de la valva (LV, eje anteroposterior), altura (A, umbo al margen ventral) y ancho (AV) con un calibre electrónico (precisión 0,01 mm). Las relaciones morfométricas entre LV y A, AV se ajustaron mediante modelos de regresión simples.

La frecuencia relativa de individuos dispuestos en clases de tamaño de 1 mm se representó gráficamente frente al LV. Para comparar el LV entre meses se realizó un modelo lineal general, utilizando mínimos cuadrados generalizados y un modelado de la varianza (heterocedasticidad), ya que no se cumplían los supuestos de regresión lineal. Las diferencias por pares entre meses se identificaron mediante comparaciones *post hoc* utilizando la prueba de comparación múltiple de Tukey (prueba de Tukey; Zar 1999).

Patrones internos de crecimiento de la valva y modelo de crecimiento

Para el análisis de crecimiento, se diseccionaron los ejemplares y se separaron las valvas para cada mes (N= 149). La edad individual se infirió a partir de las bandas internas de crecimiento de la valva, siguiendo a Richardson (2001) y Lomovasky et al. (2002; 2020). Las valvas se embebieron individualmente en resina de poliéster y seccionaron a lo largo del eje de máximo crecimiento, desde el umbo hasta el margen ventral utilizando una máquina cortadora con disco de diamante. Posteriormente se pulieron con discos abrasivos de grano 60, 400, 600, 1200, 2000 y 4000 utilizando una pulidora Buehler Alpha Twin de 2 velocidades. Se examinaron bajo un microscopio estereoscópico binocular utilizando luz reflejada. Algunas valvas difíciles de observar se pulieron con una solución de diamante de 1 μm y 0,05 μm y se acidificaron durante 8 minutos utilizando un agente DE-CAL al 0,5%. Se hicieron réplicas de acetato (siguiendo a Rhoads y Lutz, 1980) y se observaron al microscopio para validar el patrón de crecimiento encontrado. La cantidad de bandas translúcidas y opacas en cada valva se contaron siguiendo a Lomovasky et al. (2002, 2005a).

Los datos de tamaño-número de bandas translúcidas (ver sección validación de la edad) se ajustaron a un modelo de crecimiento de von Bertalanffy (Ecuación 6) (Von Bertalanffy, 1938).

$$LV = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)}) \text{ (mm, año)} \quad (6)$$

donde L_{∞} es la longitud asintótica, k es la constante de crecimiento, t la edad y t_0 la edad a longitud cero. Para ajustar el modelo a los datos se utilizó el método de máxima verosimilitud siguiendo a Edwards (1992) y Hilborn y Mangel (1997).

Validación de la edad

Las bandas de crecimiento internas de la valva se pueden identificar como bandas translúcidas y opacas (ver Lomovasky et al., 2005a,b). Para validar el momento de la formación del crecimiento de la valva se identificó mensualmente la etapa de crecimiento en el borde de la misma. Se analizaron de 3 a 15 individuos por mes observando cada corte transversal bajo estereomicroscopía y se clasificaron como “translúcidos” u “opacos”. Las frecuencias de cada categoría se determinaron a lo largo del año de muestreo y, por lo tanto, se pudo analizar el patrón de crecimiento.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa R versión 2.3+492 (R Core Team, 2021).

3.3 Resultados

Densidad de la población, distribución de tamaño y relaciones morfométricas

El análisis de densidad de *M. platensis* mostró diferencias significativas entre mayo y agosto ($p=0,03$) (febrero= $1,30 \pm 0,82$, mayo= $1,53 \pm 0,33$, agosto= $0,53 \pm 0,43$, diciembre= $1,43 \pm 0,75$) ($\chi^2(20,3) = 9,20$, $p=0,03$) (Fig. 4.1). El tamaño de los ejemplares osciló entre 3,09

mm y 35,47 mm con una media de 18,51 mm LV considerando todos los animales muestreados. Los análisis de la frecuencia relativa de LV mostraron variaciones a lo largo del año (Fig. 4.2). Según la prueba de Tukey se observaron diferencias significativas en la media de LV, siendo mayor en mayo y agosto respecto a febrero y diciembre ($p < 0,001$). Diciembre se caracterizó por individuos menores a 6 mm de LV lo que mostró un momento de reclutamiento para la población.

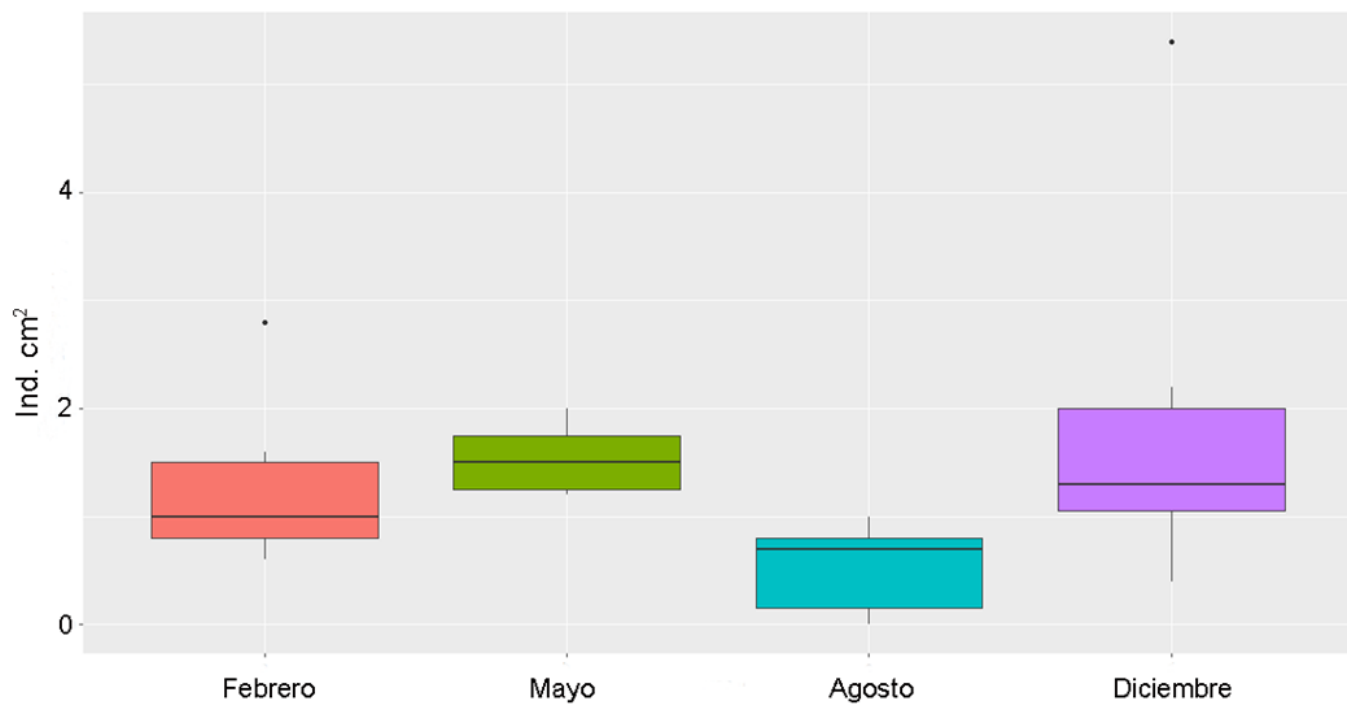


Figura 4.1. *Mytilus platensis*. Densidad estacional correspondiente a los parches (febrero - agosto de 2019 y diciembre 2020).

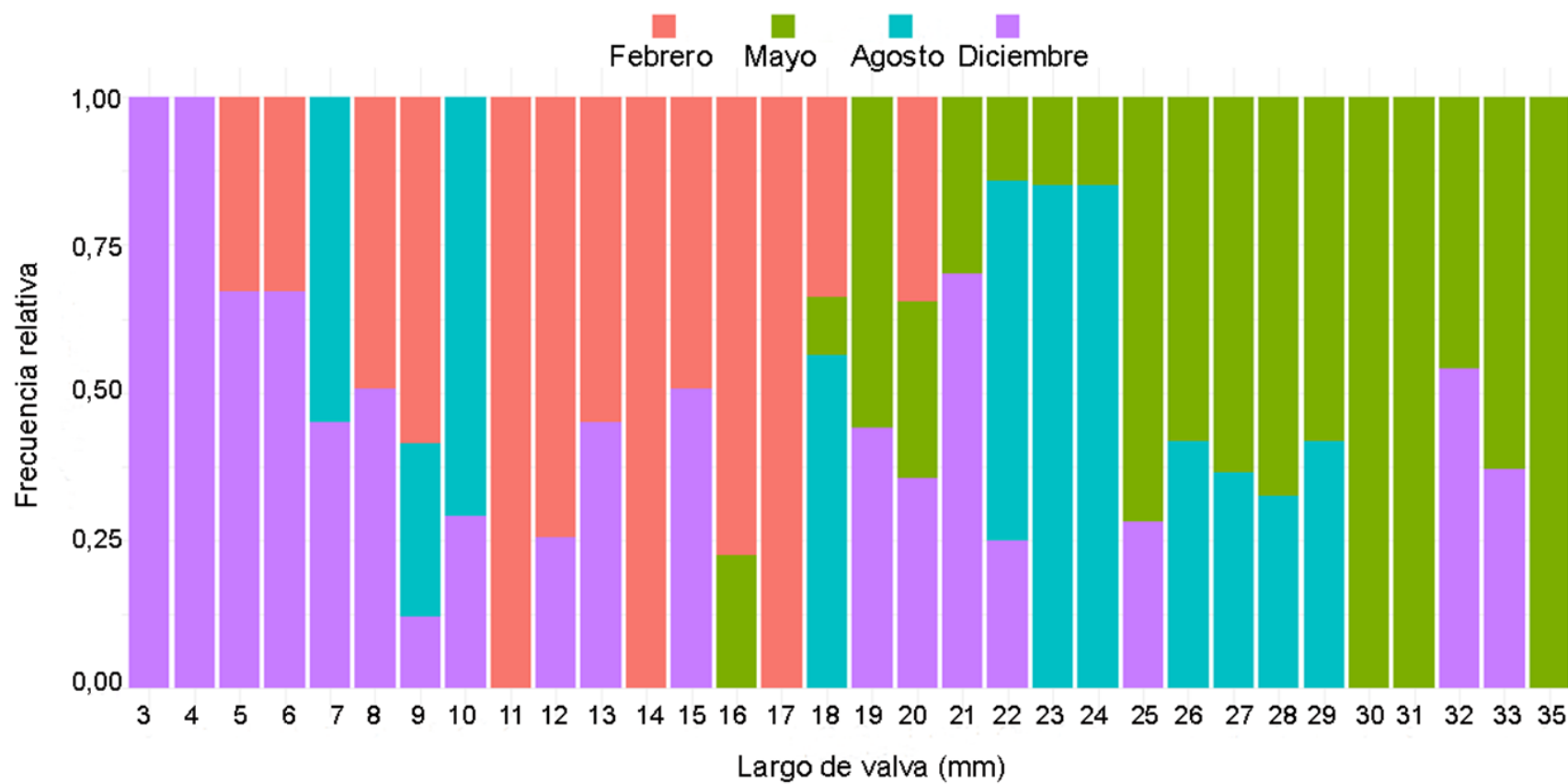


Figura 4.2. *Mytilus platensis*. Frecuencia relativa de longitud de la valva para los meses muestreados: A) febrero, B) mayo, C) agosto y D) diciembre

Las relaciones morfométricas para A y AV con LV se ajustaron a funciones lineales (Fig. 4.3A, 4.3B) siguiendo: $A = 1,79 + 0,47 \text{ SL}$ ($R^2 = 0,97$), $AV = 0,96 + 0,37 \text{ SL}$ ($R^2 = 0,91$).

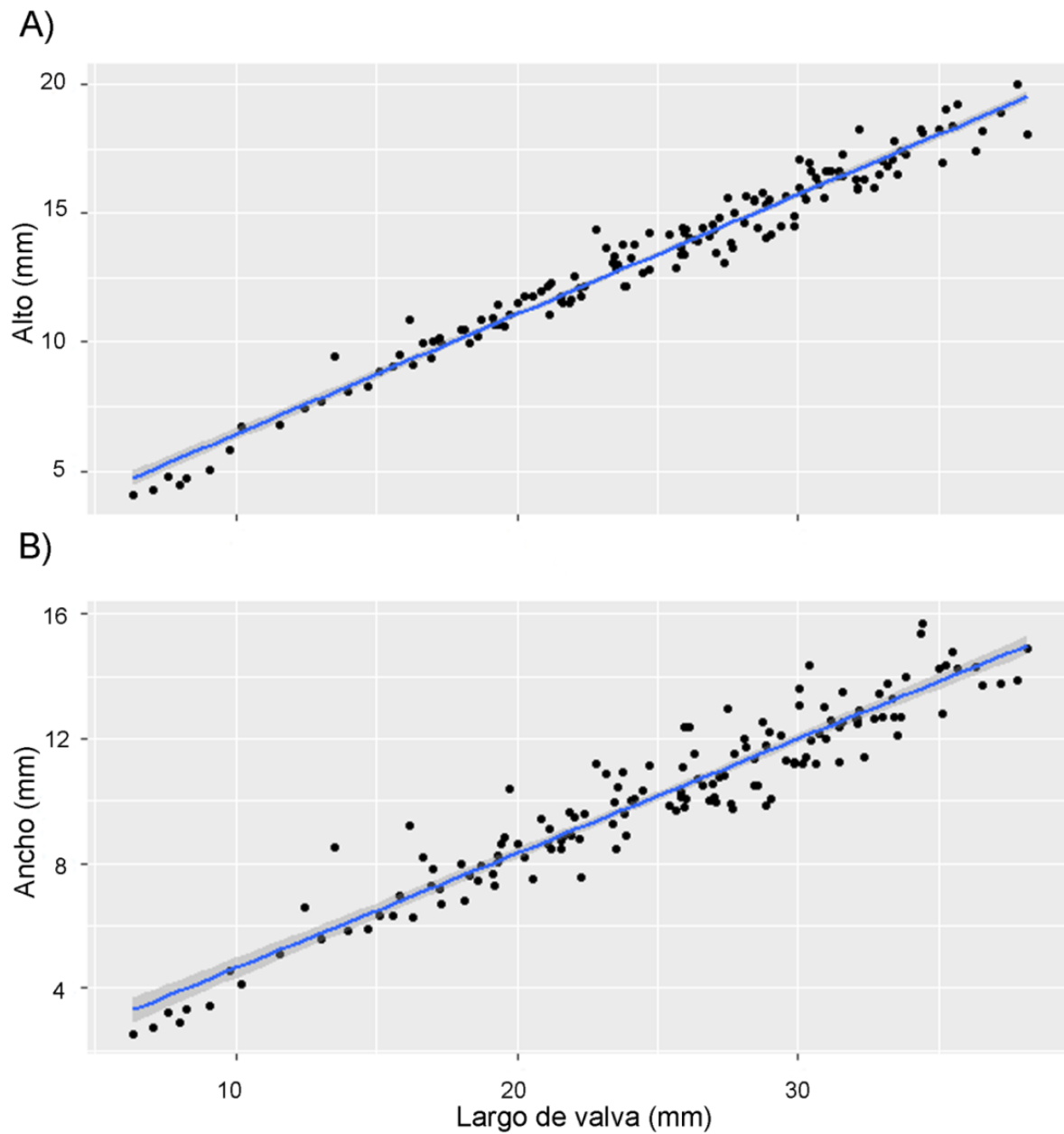


Figura 4.3. Relaciones morfológicas en *Mytilus platensis*.

Patrones internos de crecimiento de la valva y modelo de crecimiento

Las secciones transversales de la valva de *M. platensis* mostraron que el patrón interno de la valva se compone de tres capas, el periostraco es la capa externa no calcificada en contacto con el ambiente externo, la cual está adherida a la capa intermedia de calcita prismática, y la capa interna es una capa aragonítica nacarada en contacto con el tejido del manto, responsable de secretar los componentes de la valva (Fig. 4.4B). Dicha descripción coincide con la propuesta por Richardson et al. (1990). Bajo luz reflejada, las secciones transversales de *M. platensis* mostraron un patrón de crecimiento que alternaba bandas anchas opacas y estrechas translúcidas (Fig. 4.4A). En el umbo se observaron bandas translúcidas definidas por crecimiento lento y bandas opacas por crecimiento rápido muy cercanas entre sí siendo difíciles de delimitar (Fig. 4.4B). Avanzando hacia el cuerpo de la valva, se pueden observar bandas paralelas definidas (Fig. 4.4B) en la parte interna de la valva. A intervalos, este patrón regular de bandas de crecimiento se interrumpe, y una de las bandas translúcidas cruza la capa prismática intermedia para generar una muesca de crecimiento asociada con un anillo de crecimiento exterior (Fig. 4.4C-D). Las secciones de valva presentaron una coloración azul característica de la especie desde la zona media hasta la terminal. El patrón de banda opaca y translúcida alternada también se confirmó mediante réplicas de acetato observadas bajo microscopía (Fig. 4.5A-B).

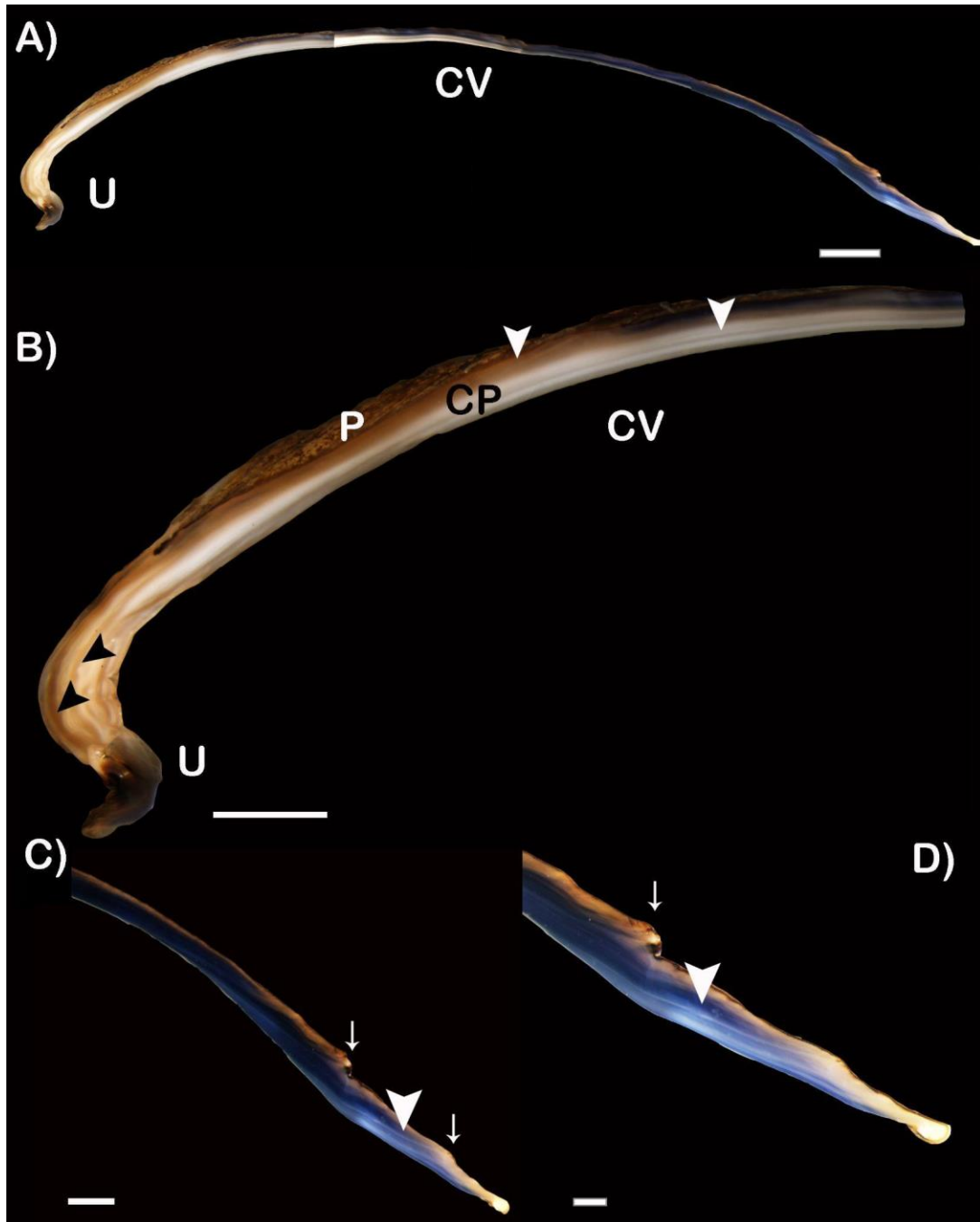


Figura 4.4. Fotografías de corte transversal de la valva en *Mytilus platensis*. A) Fotografía de una sección transversal completa de la valva de *M. platensis* que muestra el umbo (U) y el cuerpo de la valva (CV). B) Detalle del umbo con banda translúcida (punta de flecha negra) y el cuerpo de la valva con bandas paralelas; obsérvese la banda translúcida (punta de flecha blanca) en capa prismática (CP), P: periostraco. C-D) Detalle del anillo exterior (flecha blanca) asociada

con la banda translúcida (punta de flecha blanca). Escala de barra = A- B) 1 mm, C) 500 μm , D) 200 μm .

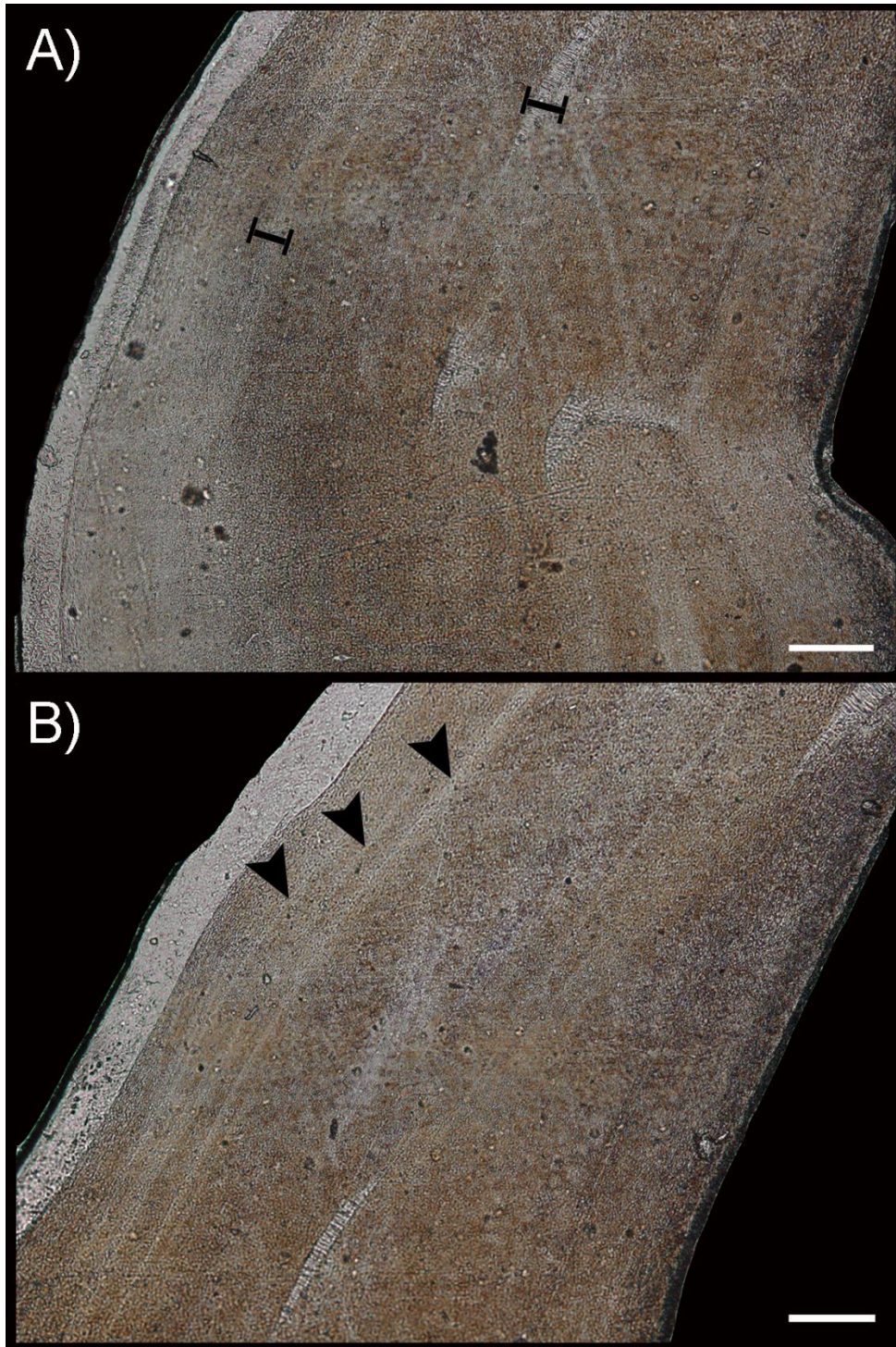


Figura 4.5. Microfotografía de réplicas (peels) de acetato en *Mytilus platensis*. A) Cuerpo de umbo y valva con bandas translúcidas (corchetes negros). B) Cuerpo de la valva, nótese la banda translúcida (punta de flecha negra). Escala = 100 μm .

Los datos de talla-edad mostraron un buen ajuste al modelo de crecimiento generalizado de von Bertalanffy (Fig. 4.6). Los parámetros de crecimiento mostraron un L_{∞} de 38,46 mm, el valor de k fue $0,28 \text{ año}^{-1}$ y el t_0 fue $-0,57 \text{ año}$ ($R^2 = 0,80$). La edad máxima encontrada fue de 8 años.

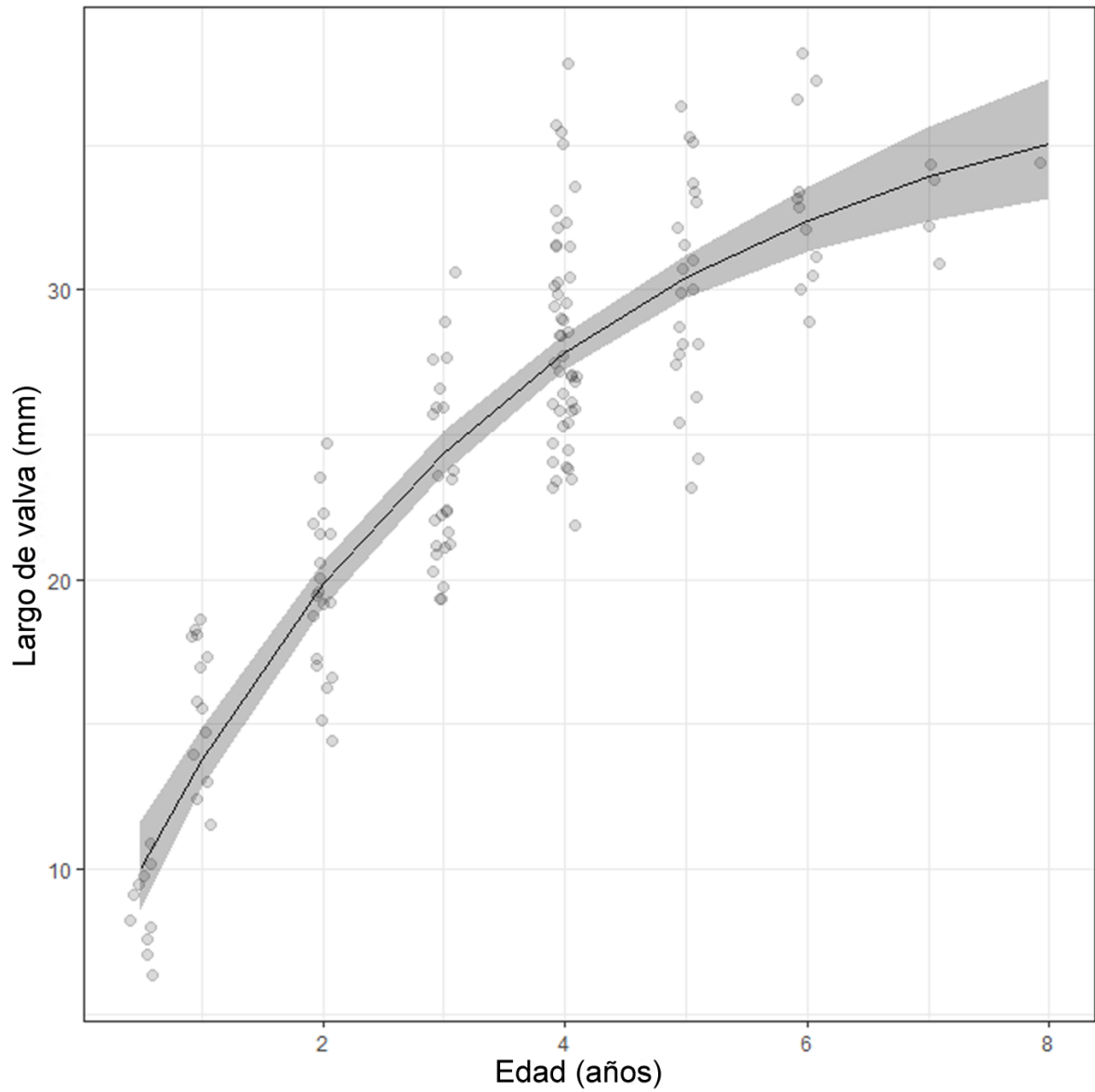


Figura 4.6. Curva de crecimiento de la valva para la población intermareal de Villa Gesell. La línea es predicha por el modelo de crecimiento de von Bertalanffy: $LV = 38,46 \text{ mm} (1 - e^{-(0,28(t + 0,57)})$). Los puntos son los datos observados.

Validación de la edad

El análisis de bandas terminales de crecimiento interno mostró que la formación de bandas translúcidas en esta población ocurrió en varios meses a lo largo del año. Sin embargo, en julio hubo un marcado aumento en la frecuencia (90%), que no se observa en otros meses. En enero, mayo, noviembre y diciembre el 100% formó bandas opacas (Fig. 4.7).

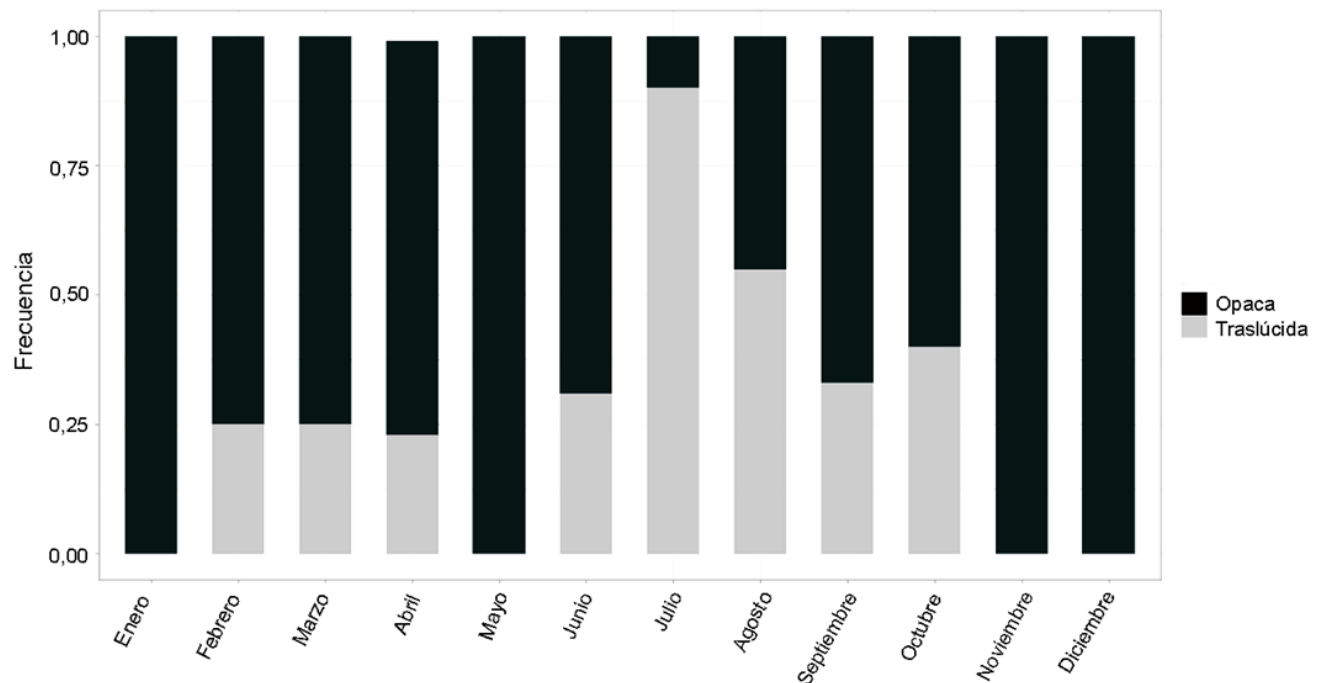


Figura 4.7. Frecuencia relativa mensual de formación de bandas de crecimiento terminales opacas y translúcidas en *Mytilus platensis* durante el período de muestreo.

4.4 Discusión

La población intermareal de *Mytilus platensis* mostró variación en la densidad y longitud de la valva a lo largo del año, determinando que el mes de mayor densidad (diciembre) estuvo representado mayoritariamente por individuos de tallas pequeñas (reclutas). Este patrón podría estar asociado con el ciclo reproductivo de la especie. Los ejemplares con tallas grandes (LV) se encuentran representados en los meses de invierno donde los individuos maduros liberan los gametos, mientras que los individuos con menor LV se encuentran representados por los nuevos reclutas asentados durante los meses del verano (Capítulo 2, presente tesis). Sin embargo, la densidad también está asociada con otros factores, incluidos factores ambientales, competencia por el espacio y depredación en estos sistemas (Paine, 1974; Menge, 1976; Menge y Sutherland, 1987; Adami et al., 2018). Se considera que la temperatura es el factor principal que influye en los límites de asentamiento y distribución (Jones et al., 2010). El estrés ambiental aumenta a lo largo de un gradiente vertical en la zona intermareal, siendo en el nivel inferior un estrés relativamente bajo, mientras que en el nivel superior aumenta y afecta a los individuos que permanecen durante largos períodos de exposición aérea (Davenport y Davenport, 2005; Seed y Suchanek, 1992). Por otro lado, los mejillones en estos sistemas pueden desempeñar un papel fundamental como ingenieros del ecosistema proporcionando refugio, reduciendo la luz, la temperatura y la acción de las olas (Bertness, 1984; Seed y Suchanek, 1992; Jones et al., 1994; 1996). Comprender las interacciones y los patrones entre organismos es clave a la hora de abordar la dinámica comunitaria (Bruno et al., 2001). En el sistema estudiado, el pequeño

mitílido *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) presenta superioridad en abundancia (López Gappa et al., 1990; Penchaszadeh, 1973; Vallarino et al., 2002) especialmente en superficies horizontales, considerando que se adapta mejor a la incidencia de temperatura, la desecación y/o la exposición aérea (Adami et al., 2004). En superficies verticales el mejillón azul *M. platensis* cohabita con *B. rodriguezii*, compitiendo por el espacio. Sin embargo, los parches altamente agregados permiten el desarrollo de juveniles, que están menos expuestos a la depredación y la mortalidad (Bertness y Grosholz, 1985). Podemos considerar que el principal factor que determina la distribución y densidad de *M. platensis* podría estar asociado a la temperatura, permitiendo que sólo algunas especies como *B. rodriguezii* se propaguen. De esta forma, los bancos de mejillones presentan interacciones que conllevan tanto al desarrollo de una competencia por el espacio como también una protección contra factores ambientales.

Las causas por las cuales los mejillones forman anillos o bandas de crecimiento pueden variar incluso considerando una misma especie (Bala, 1996). El patrón normal de deposición de incrementos de crecimiento puede verse interrumpido por eventos de perturbación como cambios de temperatura, falta de disponibilidad de alimentos y/o un proceso de reasignación de energía para el desarrollo gamético (Gray et al., 1997; Richardson, 1989; Seed, 1969). Esta disminución en el crecimiento de las valvas de los moluscos marinos que habitan en aguas templadas se caracteriza por incrementos de crecimiento estrechos que forman una banda o línea translúcida (Richardson et al., 1990). Las bandas opacas están asociadas con condiciones favorables como temperatura más alta y/o suministro de alimentos que forman mayores incrementos de crecimiento (Richardson et al., 1990). En nuestro estudio determinamos el patrón de crecimiento interno de la valva confirmando un crecimiento anual en *M. platensis* formado por una banda de

crecimiento opaca y otra translúcida, la última formada principalmente durante el invierno. Estudios previos mostraron anillos externos claramente distinguibles para *M. platensis* de una población circalitoral de la costa de la provincia de Buenos Aires (Penchaszadeh, 1971). Además, para la misma especie se demostró que se formaron anillos externos durante la temporada invernal en la población del Golfo San José (Bala, 1996; Trancart, 1978). A otras especies como *Mytilus chilensis* del meso litoral de las Islas Malvinas se les encontraron marcas anuales en la superficie de la valva (es decir, anillos de crecimiento; Davenport et al., 1984). En todos estos estudios se confirmó una formación anual de anillos o bandas de crecimiento en invierno, que podrían usarse como estimaciones de edad cronológica. En otros bivalvos también se ha reportado una disminución en el crecimiento de la valva durante el invierno (Bagur et al., 2013; Herrmann et al., 2009, 2011; Lomovasky et al., 2002, 2005a). Respecto a los procesos metabólicos, el desove puede implicar un importante gasto energético en la formación de gametos, lo que generará un cese en la deposición de la valva por un corto periodo de tiempo dando como resultado la formación de una línea de crecimiento interna (Richardson, 2001). Especialmente cuando hay falta de disponibilidad de alimentos en el medio ambiente, una reubicación energética de productos metabólicos hacia la reproducción puede estar involucrada en la disminución del crecimiento de la valva observándose la formación anual de bandas translúcidas (Lomovasky et al., 2002, Risoli et al., 2020). Luego, a este período le sigue una recuperación en la que se depositan amplios incrementos (Richardson, 2001). Considerando el ciclo reproductivo en la población de Villa Gesell, la mayoría de los individuos con gónadas maduras se reportaron en julio y un evento de desove principal durante el invierno austral (agosto a octubre) (Capítulo 2, presente tesis). Ante estos eventos, la formación de bandas

translúcidas en julio podría estar asociada tanto a las bajas temperaturas (principales desencadenantes del cese del crecimiento) como a los requerimientos energéticos involucrados en la gametogénesis, lo que llevaría a una reasignación de energía.

M. platensis de Villa Gesell puede alcanzar una edad máxima de 8 años. Otros estudios en la misma especie (ver Tabla 3.1) han encontrado una edad máxima similar, se definió una edad máxima de 8 años para la población submareal en Banco Querandí (Penchaszadeh, 1971), una edad máxima de 7 años en un banco infralitoral en Golfo San José (Bala, 1996) y una edad de 6 años para una población intermareal de *Mytilus edulis chilensis* en las Islas Malvinas (Gray et al., 1997). Sin embargo, al analizar las constantes de crecimiento K y L_{∞} entre poblaciones de otros estudios ($K=0,42$, $K=0,47$, $K=0,58$; tabla 3.1) mostraron una tasa de crecimiento mucho más rápida y un L_V máximo más alto en comparación con la población de Villa Gesell. Estas diferencias en la tasa de crecimiento podrían atribuirse a los diferentes hábitats, es decir, poblaciones intermareales (presente tesis) versus poblaciones submareales, donde una menor tasa de crecimiento en el ambiente intermareal puede estar asociada a condiciones estresantes, como desecación, exposición a olas y fluctuaciones de temperatura del agua de mar, en comparación con los ambientes submareales donde las condiciones son más homogéneas y los organismos están constantemente sumergidos (Gosling, 2003; Lomovasky et al., 2020).

Las condiciones fluctuantes del hábitat intermareal pueden determinar que la población en estudio no sea apta para fines comerciales. Sin embargo, la caracterización de estos sitios es clave ya que están poco estudiados y los resultados obtenidos muestran una diferencia contrastante con los ambientes submareales.

Tabla 3.1. Parámetros de crecimiento de *Mytilus platensis* en el suroeste del Océano Atlántico.

| Localidad | Latitud y longitud (S,O) | Metodología | Zonación | Modelo | Parámetros | | | Referencia |
|----------------|--------------------------|--|-------------|-----------------|--------------|------|-------|--------------------|
| | | | | | L_{∞} | K | t_0 | |
| Villa Gesell | 37° 15'; 56° 57' | Lectura de bandas internas de crecimiento | Intermareal | Von Bertalanffy | 38,46 | 0,28 | -0,57 | Presente tesis |
| Banco Querandí | 38° 0', 57° 33' | Lectura de anillos externos de crecimiento | Submareal | Von Bertalanffy | 91,00 | 0,38 | 0,00 | Penchaszadeh, 1971 |
| Golfo San José | 42° 20', 64° 20' | Marcado y lectura de anillos externos de crecimiento | Submareal | Von Bertalanffy | 105,61 | 0,45 | 0,63 | Bala, 1996 |

Conclusiones generales

Los resultados de la evaluación de parámetros reproductivos y de crecimiento en *Mytilus platensis* sugieren la presencia de patrones asociados a un ambiente fluctuante como el intermareal, con cambios de temperatura, frecuencia de filtrado, exposición aérea, entre otros; determinando el desarrollo de diferentes estrategias en la reasignación de energía entre reproducción y crecimiento, como así también entre hembras y machos.

Asociado a la reproducción, el desarrollo de gametas ocurre durante todo el año, determinando una estacionalidad en el ciclo reproductivo de *M. platensis*. Las hembras presentaron dos períodos de desoves, el principal de agosto a octubre y el secundario de febrero a abril, mientras que los machos presentaron los principales momentos de desove en agosto y noviembre, con varios desoves parciales de abril a junio. De esta forma, el principal período de desove tiene lugar con un comienzo en el aumento de la temperatura y fotoperiodo.

Con respecto al estadio maduro de las gónadas, en hembras se observó durante junio y julio, siendo en machos más prolongado, de abril a octubre. A la vez, el índice oocitario, determinado en hembras mostró un período principal de evacuación de gametas en octubre, siendo consistente con lo evaluado mediante los estadios de desarrollo gonadal.

Se determinó la talla de primera madurez sexual gonadal a nivel poblacional y entre sexos. Para la población intermareal la talla de primera madurez (LV50) se alcanzó en 11,80 mm, mientras que a partir de 25 mm el 100% de los individuos estudiados se encontraron maduros sexualmente. El análisis de la talla de primera de madurez determinada para hembras y machos mostró diferentes comportamientos en las curvas logísticas. Las hembras presentaron una pendiente en la curva logística que les permitió alcanzar el 100 % de madurez con una


longitud menor (20 mm en hembras y 30 mm en machos). La madurez estimada para el 50% de la población fue de 11,42 mm en hembras y 10,83 mm en machos.

Se determinó un patrón de crecimiento interno de la valva formado por bandas opacas de crecimiento rápido alternado por bandas translúcidas de crecimiento lento. Las bandas translúcidas se formaron principalmente durante el invierno, coincidiendo con el momento de baja temperatura en el agua de mar y con el momento de madurez gonadal. Los datos confirmaron un crecimiento anual en *M. platensis*. Se obtuvieron los parámetros de crecimiento, los cuales comparados con datos de poblaciones submareales mostraron una menor tasa de crecimiento en la población estudiada. Estas diferencias podrían atribuirse al contraste entre ambos hábitats, presentando el intermareal condiciones más hostiles, como desecación, menor tasa de filtrado, exposición al oleaje y variaciones de la temperatura del agua de mar, en comparación con el submareal donde los organismos se encuentran constantemente sumergidos, sin exponerse a condiciones fluctuantes del ambiente.

Procesos como la reproducción y el crecimiento presentan una asociación directa en el marco energético, siendo que los individuos distribuyen su energía entre ambos en ciertos momentos de su desarrollo, asociado también a las condiciones del ambiente, siendo de principal importancia la temperatura. Entre dichas relaciones pudimos encontrar que en el mes de menor temperatura (Julio) donde la mayor proporción de ejemplares presentan sus gónadas maduras, es el mes donde hay mayor proporción de individuos generando bandas translúcidas de crecimiento lento (zona terminal de la valva).



Dra. Juliana Giménez



Dra. Betina Lomovasky



Lic. María Celeste Yuvero

Bibliografía

Adami, M.L. 2008. Efectos de la herbivoría de la lapa *Siphonaria lessoni* Blainville 1924 (Gastropoda) sobre la comunidad asociada a *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny) (Bivalvia). Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 10: 309–317. doi:10.22179/REVMACN.10.285.

Adami, M.L., Tablado, A., López Gappa, J. 2004. Spatial and temporal variability in intertidal assemblages dominated by the mussel *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846). Hydrobiologia 520: 49–59. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.00000027724.42811.19>.

Adami, M., Schwindt, E., Tablado, A., Calcagno, J., Labraga, J.C., Orensanz, L. 2018. Intertidal mussel beds from the Southwestern Atlantic show simple structure and uniform appearance: does environmental harshness explain the community? Marine Biology Research 14: 403–419. doi:10.1080/17451000.2017.1417603.

Amor, A., Armengol, M.L., Rodriguez, A.I., Traversa, L.P. 1991. Intertidal endolithic fauna and it's relationship to the mineralogical, physical and chemical characteristics of the substrate. Marine Biology 111: 271–80. <https://doi.org/10.1007/BF01319709>.

Antsulevich, A.E., Maximovich, N.V., Vuorinen, I. 1999. Population structure, growth and reproduction of the common mussel (*Mytilus edulis* L.) off the Island of Seili (SW Finland). Boreal Environment Research 4: 367–375. ISSN 1239-6095.

Arribas, L.P., Bagur, M., Klein, E., Penchaszadeh, P.E., Palomo, M.G. 2013. Geographic distribution of two mussel species and associated assemblages along the northern Argentinean coast. Aquatic Biology, 18: 91–103. <https://doi.org/10.3354/ab00495>.

- Arribas, L.P., Donnarumma, L., Palomo, M.G., Scrosati, R.A. 2014. Intertidal mussels as ecosystem engineers: their associated invertebrate biodiversity under contrasting wave exposures. *Marine Biodiversity* 44: 203–211. <https://doi.org/10.1007/s12526-014-0201-z>.
- Avaca, M.S., Narvarte, M., Giménez, J. 2017. Male reproductive traits of the marine snail *Buccinanops deformis* (King, 1832), (Gastropoda: Nassariidae): size-age at maturity and sperm morphology. *Zoologischer Anzeiger* 269: 68–77. Doi:10.1016/j.jcz.2017.08.001.
- Avendano, M., Cantillán, M. 2013. Reproductive cycle, collection and early growth of *Aulacomya ater*, Molina 1782 (Bivalvia: Mytilidae) in Northern Chile. *Aquaculture Research* 44: 1327–1338. doi:10.1111/j.1365-2109.2012.03149.x.
- Bagur, M., Richardson, C.A., Gutiérrez, J.L., Arribas, L.P., Doldan, M.S., Palomo, M.G. 2013. Age, growth and mortality in four populations of the boring bivalve *Lithophaga patagonica* from Argentina. *Journal of Sea Research* 81: 49–56. <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2013.04.003>.
- Bagur, M., Gutiérrez, J.L., Arribas, L.P., Palomo, M.G. 2014. Endolithic invertebrate communities and bioerosion rates in southwestern Atlantic intertidal consolidated sediments. *Marine Biology* 161: 2279–92. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2505-8>.
- Bala, L.O. 1989. Biología y ecología del mejillón (*Mytilus edulis platensis*) en el golfo San José, provincia del Chubut. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (Argentina) pp. 278.
- Bala, L.O. 1991. Ciclo sexual del mejillón (*Mytilus edulis platensis*) del golfo San José. Resúmenes Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Puerto Madryn, 4.
- Bala, L.O. 1996. Edad y crecimiento de *Mytilus edulis platensis* D'orbigny, 1846, en el Golfo San José, Argentina. *Biología Pesquera* 25: 59–66.

- Barber, B.J., Blake, N.J. 2016. Reproductive physiology. In: Shumway, S.E., Parsons, G.J.G. editors. *Scallops: biology, ecology, aquaculture, and fisheries*. New York, NY: Elsevier Science Publishers. pp. 253–300.
- Barnes, R.D. 1968. *Invertebrate Zoology*. W.B. Saunders Company.
- Barnes, D.K.A. 2002. Polarization of competition increases with latitude. *Proc R Soc Lond B*. 269: 2061–2069.
- Barnes, D.K.A., Kuklinski, P. 2003. High polar spatial competition: extreme hierarchies at extreme latitude. *Marine Ecology Progress Series* 259: 17–28.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67: 1–48. doi: 10.18637/jss.v067.i01.
- Bayne, B.L. 1975. Reproduction in bivalve molluscs under environmental stress. In: F.J. Vernberg (ed.), *Physiological Ecology of Estuarine Organisms*. University of South Carolina Press, Columbia. pp. 259–277.
- Bayne, B.L., Worrall, C.M. 1980. Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. *Marine Ecology Progress Series* 3: 317–328.
- Bazterrica, M.C., Silliman, B.R., Hidalgo, F.J., Crain, C.M., Bertness, M.D. 2007. Limpet grazing on a physically stressful Patagonian rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 353: 22–34. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.08.018>.
- Bellido, J.M., Pierce, G.J., Wang, J. 2001. Modelling intra-annual variation in abundance of squid *Loligo forbesi* in Scottish waters using generalised additive models. *Fisheries Research* 52: 23–39. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(01\)00228-4](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(01)00228-4).
- Beninger, P.G., Le Pennec, M. 1997. Reproductive characteristics of a primitive bivalve from a deep-sea reducing environment: giant gametes and their significance in *Acharax aline*

(Cryptodonta: Solemyidae). Marine Ecology Progress Series 157: 195–206. doi:10.3354/meps157195.

Bertness, M.D. 1984 Ribbed mussels and *Spartina alterniflora* production in a New England salt marsh. Ecology 65: 1794–1807. <https://doi.org/10.2307/1937776>.

Bertness, M.D., Grosholz, E. 1985. Population dynamics of the ribbed mussel, *Geukensia demissa*: The costs and benefits of an aggregated distribution. Oecologia 67: 192–204. 10.1007/BF00384283.

Bertness, M.D., Leonard, G.H., Levine, J.M., Schmidt, P.R., Ingraham, A.O. 1999. Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. Ecology 80: 2711–2726. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[2711:TTRCOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[2711:TTRCOP]2.0.CO;2).

Bertness, M.D., Crain, C.M., Silliman, B.R., Bazterrica, M.C., Reyna, M.V., Hildago, F., Farina, J.K. 2006. The community structure of western Atlantic Patagonian rocky shores. Ecological Monographs 76: 439–460. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0439:TCSOWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0439:TCSOWA]2.0.CO;2).

Boraso de Zaixso, A.L., Zaixso, H.E. 2015. La zona costera patagónica argentina. Vol. I. Recursos Bentónicos.

Borthagaray, A.I., Carranza, A. 2007. Mussels as ecosystem engineers: their contribution to species richness in a rocky littoral community. Acta Oecologica 31: 243–250. doi:10.1016/j.actao.2006.10.008.

Brockington, S., Clarke, A. 2001. The relative influence of temperature and food on the metabolism of a marine invertebrate. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 258: 87–99. [http://dx.doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00347-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00347-6).

Broom, M.J., Mason, J. 1978. Growth and spawning in the pectinid *Chlamys opercularis* in relation to temperature and phytoplankton concentration. *Marine Biology* 47: 277–285. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00541005>.

Bruno, J.F., Bertness M.D., Gaines S.D., Hay M.E. 2001. *Marine community ecology*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Cáceres-Puig, J.I., Saucedo, P.E., Chávez-Villalba, J., Cáceres-Martínez, C. 2016. Analysis of different methods to estimate fecundity in bivalve molluscs. *Invertebrate Reproduction & Development* 60: 12–16. <https://doi.org/10.1080/07924259.2015.1111262>.

Calvo, J., Morriconi, E., Orlor, P. 1998. Estrategias reproductivas de moluscos bivalvos y equinoideos. En: Boschi, E.E.(Ed.) *Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos*. 195–231. <http://hdl.handle.net/1834/2581>.

Camacho-Mondragón, M.A., Arellano-Martínez, M., Ceballos-Vázquez, B.P. 2012. Particular features of gonadal maturation and size at first maturity in *Atrina maura* (Bivalvia: Pinnidae). *Scientia Marina*. 76: 539–548. <http://digital.casalini.it/2510629>.

Campbell, J.W. 1995. The lognormal distribution as a model for bio-optical variability in the sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 100: 13237–13254. <https://doi.org/10.1029/95JC00458>

Carey, C. 1999. Energetics of reproduction. *Encyclopedia of Reproduction*. Academic Press pp. 1085–1091.

Chung, E.Y. 2007. Oogenesis and sexual maturation in *Meretrix lusoria* (Röding 1798) (Bivalvia: Veneridae) in western Korea. *Journal of Shellfish Research* 26: 71–80. [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2007\)26\[71:OASMIM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2007)26[71:OASMIM]2.0.CO;2).

Chung, E.Y. 2008. Ultrastructural studies of oogenesis and sexual maturation in female *Chlamys (azumapecten) farreri farreri* (Jones and Preston, 1904) (Pteriomorpha: Pectinidae) on the western coast of Korea. *Malacologia* 50: 279–292. <https://doi.org/10.4002/0076-2997-50.1.279>.

Ciocco, N.F., Lasta, M.L., Bremec, C. 1998. Pesquerías de bivalvos: mejillón, vieiras (tehuelche y patagónica) y otras especies. En: Boschi, E.E. (Ed.) Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos 143–166. <http://hdl.handle.net/1834/2579>.

Clark, G.F., Stark, J.S., Johnston, E.L. 2017. Tolerance rather than competition leads to spatial dominance of an Antarctic bryozoan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 486: 222–229. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.10.008>.

Connell, J.H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual review of ecology and systematics* 169–192.

Cossa, D., Bourget, E., Piuze, J. 1979. Sexual maturation as a source of variation in the relationship between cadmium concentration and body weight of *Mytilus edulis* L. *Marine Pollution Bulletin* 10: 174–176.

Cremonte, F. 2011. Enfermedades de moluscos bivalvos de interés comercial causadas por metazoos.

Crooks, J.A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97: 153–166. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970201.x>.

Davenport, J., Davenport, J., Davies, S.G. 1984. A preliminary assessment of growth rates of mussels from the Falkland Islands (*Mytilus chilensis* Hupe and *Aulacomya ater* Molina). *J. Cons. Int. Explor. Mer* 41: 154–158.

Davenport, J., Davenport, J.L. 2005. Effects of shore height, wave exposure and geographical distance on thermal niche width of intertidal fauna. *Marine Ecology Progress Series* 292: 41–50. [doi:10.3354/meps292041](https://doi.org/10.3354/meps292041).

Davies, I.M., Pirie, J.M. 1980. Evaluation of a mussel watch project for heavy metals in Scottish coastal waters. *Marine Biology* 57: 87–93.

del Carmen Esqueda-González, M., Ríos-Jara, E., López-Uriarte, E., Chávez-Sánchez, M.C., Abad-Rosales, S.M., 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: 274–285. <https://doi.org/10.4003/006.036.0206>.

Delgado, E., Defeo, O. 2007. Tisular and population level responses to habitat harshness in sandy beaches: the reproductive strategy of *Donax hanleyanus*. *Marine Biology* 152: 919–927. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0744-7>.

Delgado, M., Pérez-Camacho, A. 2005. Histological study of the gonadal development of *Ruditapes decussates* (L.)(Mollusca: Bivalvia) and its relationship with available food. *Scientia Marina* 69: 87–97.

Dix, T.G., Ferguson, A. 1984. Cycles of reproduction and condition in Tasmanian blue mussels, *Mytilus edulis planulatus*. *Marine and Freshwater Research* 35: 307–313. <https://doi.org/10.1071/MF9840307>.

Domínguez, L., Villalba, A., Fuentes, J. 2010. Effects of photoperiod and the duration of conditioning on gametogenesis and spawning of the mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck). *Aquaculture Research* 41. e807-e818. doi:10.1111/j.1365-2109.2010.02601.x.

Dridi, S., Romdhane, M.S., Elcafsi, M.H. 2007. Seasonal variation in weight and biochemical composition of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* in relation to the gametogenic cycle and environmental conditions of the Bizert lagoon, Tunisia. *Aquac.* 263: 238–248. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.10.028>.

Duinker, A., Håland, L., Hovgaard, P., Mortensen, S. 2008. Gonad development and spawning in one and two year old mussels (*Mytilus edulis*) from Western Norway. Marine Biological Association of the United Kingdom. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 88: 1465–1473. <https://doi.org/10.1017/S0025315408002130>.

Edwards, A.W. 1992. Likelihood, expanded edn. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

FAO. 2019. Estadística de pesca y acuicultura. Anuario 2017. Roma pp 253.

Farfán, C., Espinoza Peralta, A.M., Vázquez, O.T. 1998. Dilación del desove de *Modiolus capax* (Bivalvia: Mytilidae). Revista Biología Tropical 46: 633–641. ISSN 0034-7744.

Fearman, J., Moltschaniwskyj, N.A. 2010. Warmer temperatures reduce rates of gametogenesis in temperate mussels, *Mytilus galloprovincialis*. Aquaculture 305: 20–25. doi:10.1016/j.aquaculture.2010.04.003.

Galinou-Mitsoudi, S., Sinis, A.I. 1994. Reproductive cycle and fecundity of the date mussel *Lithophaga lithophaga* (Bivalvia: Mytilidae). Journal of Molluscan Studies 60: 371–385.

Giménez, J., Penchaszadeh, P.E. 2003. Size at first sexual maturity in *Zidona dufresnei* (Caenogastropoda: Volutidae) of the south-western Atlantic Ocean (Mar del Plata, Argentina). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 83: 293–296. <https://doi.org/10.1017/S0025315403007100h>.

Goodwin, D.H., Flessa, K.W., Schöne, B.R. 2001. Isotope variation, and temperature in the Gulf of California bivalve mollusk *Chione cortezi*: implications for paleoenvironmental analysis. Palaios 16: 387–398. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2001\)016<0387:CCODGI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2001)016<0387:CCODGI>2.0.CO;2).

Gosling, E. 1992. The mussel *Mytilus*: Ecology, Physiology, genetics and culture. Elsevier, Amsterdam, pp. 589.

Gosling, E., 2003. Bivalve molluscs: biology. Ecology and culture. Blackwell, Oxford.

Gray, A.P., Seed, R., Richardson, C.A. 1997. Reproduction and growth of *Mytilus edulis chilensis* from the Falkland Islands. *Scientia Marina* 61: 39–48.

Herrmann, M., Carstensen, D., Fischer, S., Laudien, J., Penchaszadeh, P.E., 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: 511–526. <https://doi.org/10.2983/035.028.0313>

Herrmann, M., Alfaya, J.E.F., Lepore, M., Penchaszadeh, P.E., 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: 285–297. <https://doi.org/10.1007/s10152-010-0222-3>.

Hilborn, R., Mangel, M. 1997. The ecological detective: confronting models with data. *Monographs in Population Biology* No. 28. Princeton University Press, Princeton.

Hyman, L.H. 1967. The Invertebrates: Mollusca I, McGraw-Hill, Book Company.

Innes, D.J., Bates, J.A. 1999. Morphological variation of *Mytilus edulis* and *Mytilus trossulus* in eastern Newfoundland. *Marine Biology*, 133, 691–699. <https://doi.org/10.1007/s002270050510>.

Isola, T.E. 2017. Aspectos tecnológicos y bio-ecológicos del asentamiento de mejillón, *Mytilus edulis platensis*, sobre colectores artificiales. Tesis Doctoral, Universidad Nacional Del Sur.

Isola, T.E. 2019. Estado del conocimiento sobre el ciclo reproductivo y captación de postlarvas de mejillón del género *Mytilus* en las costas de la Argentina. *MAFIS-Marine and Fishery Sciences*. 32: 159–168. <https://doi.org/10.47193/mafis.3222019121906>.

- Ivany, L.C., Wilkinson, B.H., Jones, D.S. 2003. Using stable isotopic data to resolve rate and duration of growth throughout ontogeny: an example from the surf clam, *Spisula solidissima*. *Palaios* 18: 126–137. <http://dx.doi.org/10.1669/0883-1351>.
- Jaramillo, R., Winter, J., Valencia, J., Rivera, A. 1993. Gametogenic cycle of the Chiloé scallop (*Chlamys-amandi*). *Journal of Shellfish Research* 12: 59–64.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373–386. <https://doi.org/10.2307/3545850>.
- Jones, S.J., Lima, F.P., Wetthey, D.S. 2010. Rising environmental temperatures and biogeography: poleward range contraction of the blue mussel, *Mytilus edulis* L., in the western Atlantic. *Journal of Biogeography* 37: 2243–2259. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02386.x>.
- Kandratavicius, N., Brazeiro, A. 2014. Effects of wave exposure on morphological variation in *Mytilus edulis platensis* (Mollusca, Bivalvia) of the Atlantic Uruguayan coast. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 9: 31–38.
- Kautsky, N. 1982. Quantitative studies on gonad cycle, fecundity, reproductive output and recruitment in a Baltic *Mytilus edulis* population. *Marine Biology* 68: 143–160. <https://doi.org/10.1007/BF00397601>.
- Kennedy, V.S. 1977. Reproduction in *Mytilus edulis aoteanus* and *Aulacomya maoriana* (Mollusca: Bivalvia) from Taylors Mistake, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 11: 255–267. <https://doi.org/10.1080/00288330.1977.9515676>.

Lasta, M.L., Parma, A.M., Pascual, M.S., Zampatti, E.A. 1986. Consideraciones sobre la explotación del mejillón (*Mytilus platensis*) en la costa bonaerense. Resultados de la campaña de prospección del "Banco Faro Querandí" (junio 1981). <http://hdl.handle.net/1834/2030>.

Lasta, M.L., Ciocco, N.F., Bremec, C.S., Roux, A.M. 1998. Moluscos Bivalvos y Gasterópodos. En: Boschi, E.E. (Ed.) Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos. 115–142. <http://hdl.handle.net/1834/2582>.

Lawton, J.H., Jones, C.G. 1995. Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers. In Linking species & ecosystems. Boston, MA: Springer US. pp. 141-150.

Litchman, E. 2000. Growth rates of phytoplankton under fluctuating light. *Freshwater Biology* 44: 223–235. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00559.x>.

Llodra, E.R. 2002. Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates. *Advances in Marine Biology* 43: 87–170. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(02\)43004-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(02)43004-0).

Lomovasky, B.J., Morriconi, E., Calvo, J. 2001. Energetics variation of the striped clam *Eurhomalea exalbida* (Chemnitz, 1795) in Ushuaia Bay, Beagle Channel (54 degrees 50'S). *Journal of Shellfish Research* 20: 1089–1094.

Lomovasky, B.J., Brey, T., Morriconi, E., Calvo, J. 2002. Growth and production of the venerid bivalve *Eurhomalea exalbida* in the Beagle Channel, Tierra del Fuego. *Journal of Sea Research* 48: 209–216. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(02\)00133-8](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(02)00133-8).

Lomovasky, B.J., Malanga, G., Calvo, J. 2004. Seasonal changes in biochemical composition of the clam, *Eurhomalea exalbida* (bivalvia: veneridae), from the beagle channel, Argentina. *Journal of Shellfish Research* 23: 81–88.

Lomovasky, B.J., Brey, T., Morriconi, E., 2005a. Population dynamics of the venerid bivalve, *Tawera gayi* (Hupé, 1854) in the Ushuaia Bay, Beagle Channel. *Journal of Applied Ichthyology* 21: 64–69. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2004.00599.x>.

Lomovasky, B.J., Gutiérrez, J.L., Iribarne, O.O. 2005b. Identifying repaired shell damage and abnormal calcification in the stout razor clam *Tagelus plebeius* as a tool to investigate its ecological interactions. *Journal of Sea Research* 54: 163–175. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2005.01.004>.

Lomovasky, B.J., Alvarez, G., Addino, M., Montemayor, D.I., Iribarne, O. 2014. A new non-indigenous *Crassostrea* species in Southwest Atlantic salt marshes affects mortality of the cordgrass *Spartina alterniflora*. *Journal of Sea Research*. 90: 16–22.

Lomovasky, B.J., Brey, T., Klügel, A., Iribarne, O. 2016. Distribution pattern, density and growth of the stout razor clam *Tagelus plebeius* in a South-west Atlantic estuarine system. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 98: 485–494. <https://doi.org/10.1017/S0025315416001715>.

Lomovasky, B.J., de Aranzamendi, M.C., Abele, D. 2020. Shorter but thicker: analysis of internal growth bands in shells of intertidal vs. subtidal Antarctic limpets, *Nacella concinna*, reflects their environmental adaptation. *Polar Biology* 43: 131–141. <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02615-z>.

López Gappa, J.J., Tablado, A., Magaldi, N.H. 1990. Influence of sewage pollution on a rocky intertidal community dominated by the mytilid *Brachidontes rodriguezi*. *Marine Ecology Progress Series* 63: 163–175.

López Gappa, J.L., Tablado, A., Magaldi, N.H. 1993. Seasonal changes in an intertidal community affected by sewage pollution. *Environmental Pollution* 82: 157–65. [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(93\)90113-3](https://doi.org/10.1016/0269-7491(93)90113-3).

Lutz, R.A., 1976. Annual growth patterns in the inner shell layer of *Mytilus edulis* L. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 56, 723–731. <https://doi.org/10.1017/S0025315400020750>.

Lutz, R.A., Incze, L.S., Porter B., Stotz, J.K. 1980. Seasonal variation in the condition of the raft-cultivated mussels (*Mytilus edulis* L.). Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd. Proceedings of the World Mariculture Society 11: 262–268. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1980.tb00120.x>.

Mantua, N.J., Hare, S.R. 2002. The Pacific Decadal Oscillation. Journal of Oceanography 58: 35–44. <https://doi.org/10.1023/A:1015820616384>.

Marcomini, S.C., López, R.A. 1997. Influencia de la urbanización en la dinámica costera, Villa Gesell, provincia de Buenos Aires, Argentina. Revista de la asociación Argentina de sedimentología. 4: 79–96.

Martínez-Pita, I., Sánchez-Lazo, C., Ruíz-Jarabo, I., Herrera, M., Mancera, J.M. 2012. Biochemical composition, lipid classes, fatty acids and sexual hormones in the mussel *Mytilus galloprovincialis* from cultivated populations in south Spain. Aquaculture 358: 274–283. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.06.003>.

Menge, B.A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. Ecological monographs 46: 355–393. <https://doi.org/10.2307/1942563>.

Menge, B.A., Sutherland, J.P. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. The American Naturalist 130: 730–757. <https://doi.org/10.1086/284741>.

Mileikovsky, S.A. 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance; a re-evaluation. Marine Biology 10: 193–213.

- Miloslavich, P., Dufresne, L. 1994. Development and effect of female size on egg and juvenile production in the neogastropod *Buccinum cyaneum* from the Saguenay Fjord. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 51: 2866–2871. <https://doi.org/10.1139/f94-285>.
- Moeser, G.M., Carrington, E. 2006. Seasonal variation in mussel byssal thread mechanics. *Journal of Experimental Biology* 209: 1996–2003. <https://doi.org/10.1242/jeb.02234>.
- Molis, M., Preuss, I., Firmenich, A., Ellrich, J. 2011. Predation risk indirectly enhances survival of seaweed recruits but not intraspecific competition in an intermediate herbivore species. *Journal of Ecology* 99: 807–817. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01800.x>.
- Morriconi, E., Lomovasky, B.J., Calvo, J. 2007. Reproductive cycle and energy content of *Tawera gayi* (Hupé 1854)(Bivalvia: Veneridae) at the southernmost limit of their distribution range. *Journal of Shellfish Research* 26(1): 81–88. [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2007\)26\[81:RCAECO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2007)26[81:RCAECO]2.0.CO;2).
- Morsan, E. 2007. Pesquerías de moluscos bivalvos y gasterópodos en el Mar Argentino. Atlas de Sensibilidad Ambiental de la costa y el Mar Argentino, Boltovskoy D. (Ed.). <http://atlas.ambiente.gov.ar>.
- Morton, J.E. 1979. Molluscs, Hutchinson University Library of London.
- Moss, D.K., Ivany, L.C., Judd, E.J. 2016. Lifespan, growth rate, and body size across latitude in marine bivalvia, with implications for phanerozoic evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 283: 161–364.
- Newell, R.I.E., Hilbish, T.J., Koehn, R.K., Newell, C.J. 1982. Temporal variation in the reproductive cycles of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia, Mytilidae) from localities on the east coast of the United States. *Biological Bulletin* 162: 299–310.

Nybakken, J.W. 1993. Marine Biology, an ecological approach, ed Harper Collins, N.Y. USA.

Oehrens-Kisnner, E., Kroeck, M. 2005. Estimación de la talla de primera madurez sexual del mejillón, *Mytilus edulis platensis* (Mollusca: Bivalvia) en el Golfo San Matías. IBMP Serie Publicaciones IV. 21–44.

Olivier, S.R., de Paternoster, I.K., Bastida, R. 1966. Estudios biocenoticos en las costas de Chuhut (Argentina) I. Zonación biocenológica de Puerto Pardelas (Golfo Nuevo). Boletín del Instituto de Biología Marina 10: 1–74.

Olivier, S.R., Penchaszadeh, P.E. 1968. Observaciones sobre la ecología y biología de *Siphonaria (Pachysiphonaria) lessoni* (Blainville, 1824) (Gastropoda, Siphonariidae) en el litoral rocoso de Mar del Plata (Buenos Aires). Cahiers de Biologie Marine 9: 469–491.

Oyarzún, P.A., Toro, J.E., Jaramillo, R., Guíñez, R., Briones, C., Astorga, M. 2011. Ciclo gonadal del chorito *Mytilus chilensis* (Bivalvia: Mytilidae) en dos localidades del sur de Chile. Latin American Journal of Aquatic Research 39: 512–525. <https://doi.org/10.3856/vol39-issue3-filltext-11>.

Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. The American Naturalist 100: 65–75.

Paine, R.T. 1974. Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. Oecologia 15: 93–120. <https://doi.org/10.1007/BF00345739>.

Pascual, M.S., Zampatti, E.A. 1998. Cultivos de moluscos bivalvos. En: Boschi, E.E. (Ed.) Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos 143–166. <http://hdl.handle.net/1834/2579>.

Penchaszadeh, P.E. 1971. Estudio sobre el mejillón (*Mytilus platensis* d'Orbigny) en explotación comercial del sector bonaerense, Mar Argentino. I - Reproducción, crecimiento y estructura de la población. Documento Técnico 12. CARPAS. pp.15.

Penchaszadeh, P.E. 1973. Ecología de la comunidad del mejillón (*Brachidontes rodriguezii* d'Orb.) en el mediolitoral rocoso de Mar del Plata (Argentina): el proceso de recolonización. *Physis* 32: 51–64.

Penchaszadeh, P.E. 1974. Ecología del mejillón *Mytilus platensis* d'Orb. de bancos circalitorales. Doctoral dissertation, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.

Penchaszadeh, P.E. 1980. Ecología larvaria y reclutamiento del mejillón del Atlántico Suroccidental, *Mytilus platensis* d'Orbigny. *Cahiers de Biologie Marine* 21: 169–179.

Penchaszadeh, P.E., Scelzo, M.A., Palomo, G., Cuevas, M., Cledón, M. 2007. A review of the intertidal rocky shore community at Mar del Plata (Argentina) characterized by the mussel *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846). *The NAGISA World Congress* 8: 115–123.

Pérez, A.F., Boy, C.C., Curelovich, J., Pérez-Barros, P., Calcagno, J.A. 2013. Relationship between energy allocation and gametogenesis in *Aulacomya atra* (Bivalvia: Mytilidae) in a sub-Antarctic environment. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 48: 459–469.

Perillo, G.M. 1979. Cálculo del volumen de sedimentos de la playa frontal en el área de Punta Médanos, provincia de Buenos Aires. *Acta Oceanográfica Argentina* 2: 31–55.

Pipe, R.K. 1987. Ultrastructural and cytochemical study on interactions between nutrient storage cells and gametogenesis in the mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology* 96: 519–528. <https://doi.org/10.1007/BF00397969>.

Purroy, A., Milano, S., Schöne, B.R., Thébault, J., Peharda, M. 2018. Drivers of shell growth of the bivalve, *Callista chione* (L. 1758)—Combined environmental and biological factors. *Marine environmental research* 134: 138–149. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.01.011>.

R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- Reynolds, R.W., Smith, T.M., Liu, C., Chelton, D.B., Casey, K.S., Schlax, M.G. 2007. Daily high-resolution-blended analyses for sea surface temperature. *Journal of climate* 20: 5473–5496.
- Richardson, C.A. 1989. An analysis of the microgrowth bands in the shell of the common mussel *Mytilus edulis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 69: 477–491.
- Richardson, C.A., Seed, R., Naylor, E. 1990. Use of internal growth bands for measuring individual and population growth rates in *Mytilus edulis* from offshore production platforms. *Marine Ecology Progress Series* 66: 259–265.
- Richardson, C.A. 2001. Molluscs as archives of environmental change. *Oceanography and Marine Biology* 39: 103–164.
- Risoli, M.C., Baldoni, A., Giménez, J., 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: 481–494. <https://doi.org/10.1139/cjz-2019-0259>.
- Risoli, M.C., Defeo, O., Yusseppone, M.S., Piola, A.R., Clara, M.L., Lomovasky, B.J. 2022. Disentangling patterns in population parameters of the wedge clam *Donax hanleyanus* from sandy beaches of Argentina: The role of environmental variability. *Marine Environmental Research* 174, 105564. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105564>.
- Rhoads, D.C., Lutz, R.A. 1980. Skeletal growth of aquatic organisms: biological records of environmental change. Plenum Press, New York, pp. 750.
- Rodhouse, P.G., Roden, C.M., Burnell, G.M., Hensey, M.P., McMahon, T., Ottway, B. Ryan, T.H. 1984. Food resource, gametogenesis and growth of *Mytilus edulis* on the shore and in suspended culture: Killary Harbour, Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 64: 513–529. <https://doi.org/10.1017/S0025315400030204>.

Ruiz-Velásquez, M., Zapata, M., Gonzalez, M.T., Ordenes, D., Escalona, M. 2017. Sexual Differentiation and size at First Maturity of the Mussel *Choromytilus chorus* (Molina, 1782) (Mollusca, Bivalvia) in Northern Chile. American Malacological Bulletin 35: 31–41. <http://dx.doi.org/10.4003/006.035.0104>.

Roa, R., Ernst, B., Tapia, F. 1999. Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. Fishery Bulletin 97: 570–580.

Sar, A., Martin, J.P., Fernandez, R., Caminos, C. 2018. Ciclo reproductivo y reclutamiento del mejillón *Mytilus edulis platensis* en Bahía San Julián (Santa Cruz, Argentina). Informes Científicos Técnicos-UNPA 10: 33–51.

Schöne, B.R., Tanabe, K., Dettman, D., Sato, S. 2003. Environmental controls on shell growth rates and $\delta^{18}\text{O}$ of the shallow-marine bivalve mollusk *Phacosoma japonicum* in Japan. Marine Biology 142: 473–485. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-002-0970-y>.

Scott, D.W. 2014. Kernel density estimation. Wiley StatsRef: Statistics Reference Online, 1–7. DOI: 10.1002/9781118445112.stat07186.pub2.

Seed, R. 1969. The ecology of *Mytilus edulis* (L.) (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores. I. Breeding and settlement. Oecologia (Berl.) 3: 277–316. <https://doi.org/10.1007/BF00390380>.

Seed, R. 1976. Ecology. In: Bayne, B.L. (ed.) Marine mussels: their ecology and physiology. Cambridge University Press, London, pp. 13–65.

Seed, R., Brown, R.A. 1977. A comparison of the reproductive cycles of *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma* (= *Cardium*) *edule* (L.), and *Mytilus edulis* L. in Strangford Lough, Northern Ireland. Oecologia 30: 173–188. <https://doi.org/10.1007/BF00345419>.

Seed, R., Richardson, C.A. 1990. *Mytilus* growth and its environmental responsiveness. In: Stefano. G. B. (ed.) The neurobiology of *Mytilus edulis*. Manchester University Press, Manchester, pp. 1–137.

Seed, R., Suchanek, T.H. 1992. Population and community ecology of *Mytilus*. In: Gosling E (ed) The mussel *Mytilus*: ecology, physiology, genetics and culture. Elsevier, Amsterdam, pp 87–170.

Sokal, R.R., Rohlf, F.J. 1981. Biometry. Freeman and Co, San Francisco, 859 pp.

Soria, S.A., Teso, V., Gutiérrez, J.L., Arribas, L.P., Scarabino, F., Palomo, M.G. 2017. Variation in density, size, and morphology of the pulmonate limpet *Siphonaria lessonii* along the Southwestern Atlantic. Journal of Sea Research 129: 29–35. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.08.014>.

Soudant, P., Moal, J., Marty, Y., Samain, J.F. 1996. Impact of the quality of dietary fatty acids on metabolism and the composition of polar lipid classes in female gonads of *Pecten maximus*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 205: 149–163. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(96\)02608-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(96)02608-1).

Soudant, P., Van Ryckeghem, K., Marty, Y., Moal, J., Samain, J.F., Sorgeloos, P. 1999. Comparison of the lipid class and fatty acid composition between a reproductive cycle in nature and a standard hatchery conditioning of the Pacific Oyster *Crassostrea gigas*. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology 123: 209–222. [https://doi.org/10.1016/S0305-0491\(99\)00063-2](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(99)00063-2).

Sprung, M. 1983. Reproduction and fecundity of the mussel *Mytilus edulis* at Helgoland (North Sea). Helgoländer Meeresuntersuchungen 36: 243–255. <https://doi.org/10.1007/BF01983629>.

Stearns, S. 1992. The evolution of life histories. New York, NY: Oxford University Press.

Suárez, M.P., Alvarez, C., Molist, P., San Juan, F. 2005. Particular aspects of gonadal cycle and seasonal distribution of gametogenic stages of *Mytilus galloprovincialis* cultured in the estuary of Vigo. *Journal of Shellfish Research* 24: 531–540. [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2005\)24\[531:PAOGCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2005)24[531:PAOGCA]2.0.CO;2).

Suchanek, T.H. 1985. Mussels and their role in structuring rocky shore communities. In: Moore PG, Seed R (eds) *The ecology of rocky coasts*. Hodder and Stoughton Press, London, pp 70–96.

Sukhotin, A.A., Strelkov, P.P., Maximovich, N.V., Hummel, H. 2007. Growth and longevity of *Mytilus edulis* (L.) from northeast Europe. *Marine Biology Research* 3: 155–167. <https://doi.org/10.1080/17451000701364869>.

Tablado, A., Gappa, L. 1995. Host-parasite relationships between the mussel, *Mytilus edulis* L., and the pea crab, *Tumidotheres maculatus*(Say), in the southwestern Atlantic. *Journal of Shellfish Research* 14: 417–423.

Taylor, J.D., Kennedy, W.J. 1969. The influence of the periostracum on the shell structure of bivalve molluscs. *Calcified Tissue Research* 3: 274–283. <https://doi.org/10.1007/BF02058669>.

Thompson, R.J. 1979. Fecundity and reproductive effort in the blue mussel (*Mytilus edulis*), the sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*), and the snow crab (*Chionoecetes opilio*) from populations in Nova Scotia and Newfoundland. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 36: 955–964. <https://doi.org/10.1139/f79-133>.

Toro, J.E., Thompson, R.J., Innes, D.J. 2002. Reproductive isolation and reproductive output in two sympatric mussel species (*Mytilus edulis*, *M. trossulus*) and their hybrids from Newfoundland. *Marine Biology* 141: 897–909. doi: 10.1007/s00227-002-0897-3.

Torroglosa, M.E., Giménez, J. 2010. Temporal variation in size at maturity of the snail *Zidona dufresnei* from the Southwestern Atlantic Ocean after ten years of fishery exploitation. *Aquatic Biology* 11: 163–167. doi: 10.3354/ab00306.

Torroglosa, M.E., Giménez, J. 2018. Size at first maturity of *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) from the South-western Atlantic Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 98: 457–462. doi:10.1017/S0025315416001636.

Torroglosa, M.E., Giménez, J. 2019. Reproductive strategy of *Brachidontes rodriguezii* (Bivalvia: mytiloida) in the south-western Atlantic Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 99: 155–162. doi:10.1017/S0025315417001825.

Tortorelli, M.C. 1987. Contribución al estudio de los ciclos reproductivos del mejillón patagónico, *Mytilus chilensis* Hupé, y de la cholga, *Aulacomya ater* (Molina), en el canal de Beagle. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, pp. 257. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2172_Tortorelli.pdf.

Toupoint, N., Gilmore-Solomon, L., Bourque, F., Myrand, B., Pernet, F., Olivier, F., Tremblay, R. 2012. Match/mismatch between the *Mytilus edulis* larval supply and seston quality: effect on recruitment. *Ecology* 93: 1922–1934. <https://doi.org/10.1890/11-1292.1>.

Trancart, M. 1978. Biologie et possibilités d'exploitation de *Mytilus edulis platensis* (D'Orbigny, 1846) dans le Golfe San José, Península Valdés, Argentina. Thèse de doctorat de 3ème cycle, Océanologie. Univ. D'Aix-Marseille II. pp.86.

Trivellini, M.M., Van der Molen, S., Márquez, F. 2018. Fluctuating asymmetry in the shell shape of the Atlantic Patagonian mussel, *Mytilus platensis*, generated by habitat-specific constraints. *Hydrobiologia*, 822: 189–201. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3679-8>.

Tyler, P.A., Billett, D.S.M. 1988. The reproductive ecology of *Elasipodid Holothurians* from the NE Atlantic. Biological Oceanography 5: 273–296. <https://doi.org/10.1080/01965581.1987.10749518>.

Tyler, P.A., Gage, J.D. 1980. Reproduction and growth of the deep-sea brittlestar *Ophiura ljunghman* (lyman). Oceanologica Acta 3: 177–185. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00323/43424/>.

Valdivia, N., Scrosati, R.A., Molis, M., Knox, A.S. 2011. Variation in community structure across vertical intertidal stress gradients: how does it compare with horizontal variation at different scales? PLoS ONE 6: 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024062>.

Vallarino, E.A., Rivero, M.S., Gravina, M.C., Elías, R. 2002. The community-level response to sewage impact in intertidal mytilid beds of the Southwestern Atlantic, and the use of the Shannon index to assess pollution. Revista de Biología Marina y Oceanografía 37: 25–33.

Vázquez, N., Cremonte, F. 2017. Review of parasites and pathologies of the main bivalve species of commercial interest of Argentina and Uruguay, Southwestern Atlantic Coast. Archives of Parasitology 1, 112.

Vázquez, N., Frizzera, A., Cremonte, F. 2020. Diseases and parasites of wild and cultivated mussels along the Patagonian coast of Argentina, southwest Atlantic Ocean. Diseases of Aquatic Organisms 139: 139–152. <https://doi.org/10.3354/dao03467>.

Villalba, A. 1995. Gametogenic cycle of cultured mussel, *Mytilus galloprovincialis*, in the bays of Galicia (N.W. Spain). Aquaculture 130: 269–277. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(94\)00213-8](https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)00213-8).

Vinuesa, J.H. 1979. Ciclo gonadal y primera madurez sexual del mejillón *Mytilus edulis platensis* Hupé, de Puerto Deseado. Physis (Buenos Aires), Sección A. 38: 35–47.

Von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). Human biology 10, 181–213.

Winton, M.V., Wuenschel, M.J., McBride, R.S. 2014. Investigating spatial variation and temperature effects on maturity of female winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) using generalized additive models. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic. Science 71: 1279–1290. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0617>.

Wood, S.N. 2004. Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. Journal of the American Statistical Association 99: 673–686.

Zaixso, HE. 1999. Distribución submareal del mitílido *Aulacomya atra atra* (Molina) en el Golfo San José (Argentina) en relación a la profundidad, características del fondo y condiciones hidrográficas. Physis (Buenos Aires), Sección A 57: 1–10.

Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis. 4th Ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J, pp. 564.