



**Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco**

**Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud**

**Departamento de Biología y Ambiente**

**Factores que modulan la variabilidad espacio-temporal en el reclutamiento de la vieira tehuelche, *Aequipecten tehuelchus*: Una aproximación desde la condición reproductiva y la conectividad biológica**

**Mg. Leandro Nicolás Getino Mamet**

Director: Dr. Gaspar Soria

Co-Directora: Dra. Ana M. Parma

2022

Puerto Madryn

## **Resumen**

Los pectínidos son moluscos bivalvos de gran relevancia ecológica y económica que están presentes en todos los océanos. La variabilidad en el reclutamiento que los caracteriza y el desafío que implica para el manejo pesquero ha motivado grandes esfuerzos de investigación destinados a dilucidar los factores que modulan la dinámica poblacional. Estos factores son diversos y pueden operar en distintas etapas del ciclo de vida, ya sea durante la etapa planctónica o bentónica. Asimismo, pueden estar desacoplados y operar a distintas escalas espaciales y temporales. Por ello, para comprender la dinámica del reclutamiento es necesario abordar diversas fuentes de información que contemplen diferentes escalas.

En el presente trabajo se estudió la dinámica poblacional de la vieira tehuelche, *Aequipecten tehuelchus*, en la región de los golfos norpatagónicos, con énfasis en el golfo San José por su relevancia ecológica y pesquera. Para ello se determinó la estructura genética poblacional mediante marcadores microsatélites, se estudió la variación morfométrica de las valvas mediante técnicas de morfometría geométrica, se caracterizaron procesos ambientales (temperatura del agua de mar de fondo y viento) a distintas escalas temporales y su relación con la biomasa comercial y “sub-legal” del recurso y finalmente se estudió la condición reproductiva en relación a parámetros ambientales.

Los niveles de diferenciación genética poblacional de la vieira tehuelche dependen de la escala de análisis. Desde la perspectiva de la demografía histórica (miles de años) se vio una señal de expansión poblacional que se relaciona con la historia geológica de la región. Respecto a la estructura poblacional, se encontró diferenciación genética sutil entre los morfotipos *tehuelchus* y *madrynensis*, en concordancia geográfica con el frente de península Valdés. Por otro lado, a la escala en la que opera la pesquería de los golfos San Matías y San José, los bancos de vieira estudiados presentaron baja diferenciación, flujo genético entre las localidades y sin señales de cuellos de botella genéticos.

Las mayores diferencias morfométricas fueron detectadas entre los morfotipos *tehuelchus* y *madrynensis*. A la escala en que opera la pesquería del golfo San José y

San Matías se encontraron diferencias significativas entre las localidades; las condiciones del ambiente serían las responsables de determinar la variación de la forma. Mientras que en el golfo San Matías se detectó una morfología más nadadora que podría haber sido favorecida por presión de predación, en los sitios de mucha corriente se favorecerían características morfométricas propias de hábitos sedentarios y de fijación mediante biso. La información generada abre nuevos interrogantes acerca del modo en que las condiciones del ambiente determinan las características fenotípicas de la especie.

Para el golfo San José se estudió la variación de la temperatura del agua de mar de fondo y del viento a distintas escalas temporales, relacionando estas series de datos con las fluctuaciones en la abundancia poblacional (biomasa comercial y “sub-legal”) de la vieira tehuelche durante las últimas dos décadas. Mediante el estudio de la temperatura del fondo se describieron anomalías térmicas interanuales, así como también a una escala de corto plazo (en el orden de horas o días). Las anomalías interanuales podrían jugar un rol preponderante condicionando los reclutamientos a una macro escala, con períodos de crecimiento poblacional durante años cálidos, mientras que los decaimientos se dieron durante períodos fríos. Por su parte, se pudo ver que el viento cumple un rol actuando como forzante de los movimientos de masas de agua en cercanías de la costa. En particular, el viento soplando transversalmente hacia la costa se asoció con procesos de hundimientos de masas de agua que incrementan la temperatura en el fondo; el viento soplando desde la costa genera un proceso inverso de surgencia y enfriamiento. Esas inversiones drásticas de la temperatura (1-2°C, 24-48 h) podrían actuar como estímulos térmicos e inducir la liberación de gametas en la vieira tehuelche.

Finalmente, el estudio de la condición reproductiva de la vieira tehuelche mediante el monitoreo de índices de condición y de la composición bioquímica en relación a las variables oceanográficas, permitieron asociar una mejor condición reproductiva durante el año en que la temperatura fue más elevada. Ello se manifestó tanto en un mayor índice de condición como en el mayor nivel de las reservas nutricionales acumuladas. Finalmente, se identificaron eventos de inversiones térmicas drásticas que pudieron haber inducido desoves locales contribuyendo a

generar asincronía entre bancos de los sitios estudiados. Esos fenómenos se producen principalmente en una escala de 24-48 horas, por acción del viento que ocasiona un incremento de la temperatura del agua del fondo hasta que cesa el viento, momento a partir del cual el agua comienza a enfriarse. La variación en la condición reproductiva puso de manifiesto que la asincronía podría estar fuertemente relacionada con heterogeneidad ambiental y la geomorfología particular del golfo San José.

En síntesis, la información generada permitió comprender que las diferencias espaciales del reclutamiento en el GSJ no tienen una base de estructuración genética. Por otro lado, la variabilidad ambiental puede moldear la morfología de las vieiras localmente. El análisis de series temporales de largo plazo de temperatura da un nuevo soporte a la hipótesis que propone una modulación a macro escala por parte de la temperatura del fondo del mar, en la que años *cálidos* son favorables para el reclutamiento. En ese contexto, el estudio de la condición reproductiva y las reservas nutricionales indica que durante los años cálidos podría haber una mejora en el potencial reproductivo dado por una mayor acumulación de reservas, incrementando así la viabilidad de las larvas. Por su parte, el viento cumple un rol esencial gobernando las variaciones bruscas de temperatura que son relevantes para la sincronía del desove al interior de cada banco y la falta de la misma a una macro escala. A la luz de estos procesos es posible entender de una forma más integral la naturaleza de la variación poblacional de la vieira tehuelche en sitios con una oceanografía contrastante en el interior del golfo San José.

## **Abstract**

Pectinid species are bivalve molluscs of ecological and economic relevance worldwide that inhabit all oceans and seas. The variability on the recruitment that characterizes these species and the challenges that such variability implies for a proper sustainable management has motivated great research efforts aiming to elucidate which factors modulate the population dynamics of pectinids. Those factors are diverse and could operate during different stages of the life cycle (e.g., planktonic or benthic stages). Likewise, they can be decoupled and operate at different spatial and temporal scales. Therefore, distinct sources of information that contemplate diverse scales are needed to properly understand the recruitment dynamic.

In this Thesis, the population dynamics of Tehuelche scallop, *Aequipecten tehuelchus*, was studied in the northern Patagonian gulfs, with an emphasis on San José Gulf, wherein the species has an ecological and commercial relevance. For this, the population genetic structure was determined using microsatellite markers; the morphometric variation of the shells was studied using geometric morphometry techniques; the environmental processes (bottom seawater temperature and wind) and their relationship with commercial and "sub-legal" biomass of the resource were characterized at different time scales; and finally the reproductive condition in relation to environmental parameters was addressed as well.

The genetic differentiation of Tehuelche scallop, at the population level, depends on the scale of analysis. From a historical demography perspective (thousands of years), the species presented a population expansion signal mainly associated with the geological history of the region. At population level, the species presents subtle genetic differentiation between *madrynensis* and *tehuelchus* morphotypes, in geographical agreement with the Valdés Peninsula front. On the other hand, at the fishery-operating scale from San Matías and San José gulfs, all locations presented low genetic differentiation, gene flow among locations and absence of genetic bottleneck signals.

The larger morphometric differences were detected among the *madrynensis* and *tehuelchus* morphotypes. At the fishery-operating scale, significant morphometric

differentiation was found among locations wherein the environmental conditions would be driving the shell shape variation. While a more swimming shell shape was found in San Matías Gulf, that might be favored by predation pressure, a more sedentary shell shape was detected in locations with strong tidal currents. The information found in this study open new ways of inquiry related with the way in which the environmental features determine the phenotypic characteristics of the species.

For the San José Gulf, the variation in the temperature of the bottom seawater and the wind at different time scales was studied, and related these data with the fluctuations in the population abundance (commercial and “sub-legal” biomass) of the Tehuelche scallop during the last two decades. Through the study of the bottom temperature, interannual thermal anomalies were described, as well as on a short-term scale (in the order of hours or days). Interannual anomalies could play a preponderant role in conditioning recruitments on a macro scale, with periods of population growth during warm years, while population declines occurred during cold periods. On the other hand, it was possible to see the wind plays a role forcing coastal water movements. Particularly, the wind blowing cross-shore to the coast was associated with processes of downwelling that increased the temperature at the bottom; the wind blowing cross-shore but from the coast generates an inverse process of upwelling and cooling down. These drastic temperature inversions (1-2°C, 24-48 h) could act as thermal stimuli and induce the spawning of Tehuelche scallop.

Finally, the study of the reproductive condition of Tehuelche scallop by condition indices and biochemical composition of the gonads in relation to oceanographic variables helped to visualize a better reproductive condition with warmer a year. This was manifested by higher both condition index and nutritional reserves. Finally, events of drastic thermal inversions could have induced local spawning, contributing to generate asynchrony between scallop beds. These thermal inversions occur mainly on a 24-48 hour scale, due to the action of the cross-shore wind blowing to the coast, which causes an increase in the temperature of the bottom water. The variation in the reproductive condition revealed that the spawning asynchrony in the entire gulf could be related to environmental heterogeneity and the geomorphology of San José Gulf.

In summary, the information generated allows to understand that the spatial differences in recruitment in San José Gulf do not have a genetic structuring basis. However, environmental variability can shape scallop morphometry locally. The analysis of long-term temperature time series gives new support to the macro scale modulation of population dynamics by the temperature of the bottom of the sea, in which warm years are favorable for the species recruitment. In this context, the study of the reproductive condition and nutritional reserves indicates that during warm years there could be an improvement in the reproductive potential given by a greater accumulation of reserves, thus increasing the viability of the larvae. On the other hand, the wind plays an essential role in driving the sudden variations in temperature that are relevant for the synchrony/asynchrony between and among scallop beds, on a macro scale. In the light of these processes, it is possible to understand in a more comprehensive way the nature of the population variation of Tehuelche scallop in sites with contrasting oceanography in the San José Gulf.

## **Agradecimientos**

*Este trabajo fue realizado gracias al apoyo, acompañamiento y colaboración de muchas personas sin las cuales me hubiese sido imposible concluir, a quienes doy las gracias infinitamente. En primer lugar quisiera agradecer a mis directores, Gaspar y Ana, por su acompañamiento, dedicación, consejos, siempre motivándome a superarme. Por sus conocimientos que han enriquecido mi formación, por el gran esfuerzo dedicado durante estos años. Gracias!*

*A los muchachos de Náutica y Automotores del CENPAT, Bebo, Facu, Bocha, Nestor, Fabi, Andrés, por toda la garra y la buena onda durante las campañas, sin dudas la mejor parte del trabajo. Al personal de la Administración de Parques Nacionales en la Reserva de la Defensa de Punta Buenos Aires, especialmente al Gringo, Rafael Lorenzo, por la calidad humana, su apoyo, la buena onda y por las comodidades brindados en el en San Román.*

*A Oscar Frumento, Juan Pablo Pisoni, Augusto Crespi, Flavio Paparazzo, por la ayuda invaluable con los muestreos, análisis y procesamiento de muestras, datos e información. A Fede Márquez por su colaboración con muestras y con los análisis de datos; a Laura Schejter por su colaboración con las muestras de provincia de Buenos Aires.*

*A todos los compañeras y compañeros del Laboratorio de Oceanografía Biológica, el LOBiO, por el apoyo, equipos, compañía, seminarios, asados y momentos compartidos a lo largo de estos años y que hicieron posible llegar a esta instancia.*

*A todas las personas que, desinteresadamente, me dieron una mano con los trabajos de campo, consejos, procesamiento de muestras, análisis de datos, trabajo en el acuario y muchas otras cosas imposibles de resumir; Mariano Moris, Patri Dell'Arciprete, Quique Morsán, Juli Pontones, Sele, Colo Mori, Pedrito Fiorda, Kily Ponce, Juan Benegas, José Ascorti, gracias! A Adrián Munguia Vega y toda la gente de su laboratorio en La Paz, por toda su colaboración con los análisis genéticos y la buena onda durante la estancia en México. A Miriam Solis y Paula Bermejo, por su colaboración con los análisis de agua. A Marcos Franco y a Claudia Leal, quienes siempre me dieron una mano con los análisis de ácidos grasos. A Tamara Rubilar,*

*Marisa Avaro, Agustín Gittardi y a todos los miembros del LABQUIOM por su colaboración con los análisis bioquímicos. A la gente de la Secretaría de Pesca de Chubut por su colaboración, y en especial Matías Soutric, por la buena onda y su gran predisposición para colaborar con lo que hiciera falta.*

*AL CENPAT, especialmente al CESIMAR, por brindarme el espacio físico y los medios logísticos y humanos para llevar adelante el trabajo. A la UNPSJB, por ser la casa de estudios durante todos estos años, así como por la colaboración económica para divulgar los resultados del trabajo en los congresos. En particular a Gabriel Casal y el personal de la Secretaría de Posgrado, por el inmenso apoyo durante el proceso. Al ICB por el apoyo económico recibido. A CONICET, por la Beca Doctoral. Al Proyecto de Investigación Científica y Tecnológica (PICT) de AGENCIA-FONCYT #2015-1715 y #2012-1331 y Proyecto de Investigación Plurianuales (PIP 2013-2015) de CONICET.*

*A las Dras. Berencie Trovant, Mariana Escolar y Juliana Giménez, que oficiaron de evaluadoras de la tesis y cuyas contribuciones y sugerencias enriquecieron el trabajo.*

*A las amistades, todas, que desde la distancia o la cercanía siempre están ahí para dar una mano, apoyar y hacer ameno el proceso; por los asados, cervezas, momentos. A mis compas de oficina, Georgi, Debi, Flor, Lucas, por su buena onda, compañía, mates y charlas durante estos años.*

*A mi familia, a mi Vieja, mi Papá, Brendi, Seba, Marce, Tíos, que me han dado su incansable apoyo y fuerza para transitar este camino de vida. A mis suegros, Meche y Marco, que me hicieron un lugarcito en México, y siempre están presentes con su apoyo a la distancia.*

*Y sobre todo a Jessi, compañera de vida, amor, amiga, soporte, por siempre impulsarme a seguir adelante, superarme, pero por sobre todo por soportar(me) y aguantar(me) durante este recorrido.*

*A todos y todas, GRACIAS!*

## Tabla de contenidos

<b>RESUMEN</b> .....	<b>I</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>IV</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	<b>VII</b>
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	<b>XI</b>
<b>LISTA DE TABLAS</b> .....	<b>XIII</b>
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	<b>1</b>
EJES DE LA INVESTIGACIÓN .....	3
LA VIEIRA TEHUELCHE, <i>AEQUIPECTEN TEHUELCHUS</i> .....	5
EL CONTEXTO HISTÓRICO DE LA MARISQUERÍA.....	8
LA HIDROGRAFÍA DEL GOLFO SAN JOSÉ .....	12
OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS .....	14
<b>CAPÍTULO 1*: PROCESOS A UNA MEGA ESCALA QUE CONDICIONAN LA GENÉTICA DE POBLACIONES DE LA VIEIRA TEHUELCHE</b> .....	<b>16</b>
1.1 INTRODUCCIÓN.....	16
1.2 OBJETIVOS.....	20
1.3 MÉTODOS .....	21
1.3.1 <i>Colecta de muestras de vieira tehuelche y amplificación de los microsátélites</i> .....	21
1.3.2 <i>Análisis estadísticos</i> .....	23
1.4 RESULTADOS .....	26
1.4.1 <i>Diversidad genética</i> .....	29
1.4.2 <i>Demografía histórica y reciente</i> .....	30
1.4.3 <i>Diferenciación genética y estructura poblacional</i> .....	32
1.5 DISCUSIÓN.....	36
1.6 CONCLUSIONES.....	42
<b>CAPÍTULO 2*: PATRONES DE DIFERENCIACIÓN MORFOMÉTRICA COMO EVIDENCIA DE PLASTICIDAD FENOTÍPICA DE LA VIEIRA TEHUELCHE</b> .....	<b>44</b>
2.1 INTRODUCCIÓN.....	44
2.2 OBJETIVO .....	47
2.3 MÉTODOS .....	47
2.3.1 <i>Área de estudio y toma de muestras</i> .....	47
2.3.2 <i>Análisis estadísticos</i> .....	49
2.4 RESULTADOS .....	51
2.5 DISCUSIÓN.....	58
2.6 CONCLUSIONES.....	62
<b>CAPÍTULO 3: PROCESOS DE LA OCEANOGRAFÍA COSTERA RELEVANTES PARA LA DINÁMICA DE LA VIEIRA TEHUELCHE: ESTUDIOS MEDIANTE SERIES TEMPORALES DE VIENTO Y TEMPERATURA DEL AGUA</b> .....	<b>64</b>
3.1 INTRODUCCIÓN.....	64
3.2 OBJETIVO .....	66
3.3 MÉTODOS .....	67

3.3.1	<i>Análisis climatológico del viento</i> .....	67
3.3.2	<i>Análisis de la temperatura del fondo en el golfo San José</i> .....	68
3.3.3	<i>Fluctuaciones de la abundancia poblacional de vieira tehuelche</i> .....	70
3.4	RESULTADOS .....	71
3.4.1	<i>Análisis climatológico del viento</i> .....	71
3.4.2	<i>Análisis de la temperatura del fondo en el golfo San José</i> .....	74
3.4.3	<i>Fluctuaciones de la abundancia poblacional de vieira tehuelche</i> .....	83
3.5	DISCUSIÓN.....	88
3.6	CONCLUSIONES.....	95
<b>CAPÍTULO 4: CONDICIÓN REPRODUCTIVA DE LA VIEIRA TEHUELCHÉ EN EL GOLFO SAN JOSÉ EN RELACIÓN A LAS CONDICIONES AMBIENTALES.....</b>		<b>96</b>
4.1	INTRODUCCIÓN.....	96
4.2	OBJETIVO .....	99
4.3	MÉTODOS .....	99
4.3.1	<i>Área de estudio y toma de muestras</i> .....	99
4.3.2	<i>Condición reproductiva de la vieira tehuelche</i> .....	101
4.3.3	<i>Composición bioquímica de la gónada femenina</i> .....	102
4.3.4	<i>Parámetros ambientales</i> .....	104
4.4	RESULTADOS .....	107
4.4.1	<i>Condición reproductiva de la vieira tehuelche</i> .....	107
4.4.2	<i>Composición proximal y contenido de ácidos grasos</i> .....	110
4.4.3	<i>Parámetros ambientales</i> .....	116
4.5	DISCUSIÓN.....	123
4.5.1	<i>Condiciones en los bancos estudiados</i> .....	123
4.5.2	<i>Condición reproductiva de la vieira tehuelche</i> .....	126
4.5.3	<i>Composición bioquímica de la gónada femenina</i> .....	127
4.5.4	<i>Eventos de desoves</i> .....	130
4.6	CONCLUSIONES.....	132
<b>CONCLUSIONES GENERALES .....</b>		<b>133</b>
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>		<b>136</b>
<b>ANEXO I: ESTRATIFICACIÓN DE LA COLUMNA DE AGUA EN EL GOLFO SAN JOSÉ ....</b>		<b>158</b>

## Lista de figuras

<b>INTRODUCCIÓN GENERAL.....</b>	<b>1</b>
<b>FIGURA I</b> CICLO DE VIDA DE LA VIEIRA TEHUELCHE, <i>AEQUIPECTEN TEHUELCHUS</i> . ....	6
<b>FIGURA II</b> CAPTURAS DECLARADAS DE VIEIRA TEHUELCHE, <i>AEQUIPECTEN TEHUELCHUS</i> , EN LOS GOLFOS SAN MATÍAS Y SAN JOSÉ. ....	9
<b>FIGURA III</b> OPERATORIA DE LA PESCA ARTESANAL POR BUCEO EN EL GOLFO SAN JOSÉ.....	10
<b>FIGURA IV</b> UBICACIÓN DE BANCOS DE VIEIRA TEHUELCHE EN EL GOLFO SAN JOSÉ (1970-2022).....	11
<b>CAPÍTULO 1: PROCESOS A UNA MEGA ESCALA QUE CONDICIONAN LA GENÉTICA DE POBLACIONES DE LA VIEIRA TEHUELCHE .....</b>	<b>16</b>
<b>FIGURA 1.1</b> ÁREA DE ESTUDIO. ....	18
<b>FIGURA 1.2</b> CALIDAD DE LA EXTRACCIÓN DE ADN.....	27
<b>FIGURA 1.3</b> ANÁLISIS DE ESCALAMIENTO MULTIDIMENSIONAL .....	33
<b>FIGURA 1.4</b> AGRUPAMIENTO GENÉTICO OBTENIDO DE STRUCTURE .....	34
<b>FIGURA 1.5</b> DISCONTINUIDADES GENÉTICAS DETECTADAS EN BARRIER .....	35
<b>CAPÍTULO 2: PATRONES DE DIFERENCIACIÓN MORFOMÉTRICA COMO EVIDENCIA DE PLASTICIDAD FENOTÍPICA DE LA VIEIRA TEHUELCHE .....</b>	<b>44</b>
<b>FIGURA 2.1</b> ÁREA DE ESTUDIO, ILUSTRANDO LA VALVA DE LOS MORFOTIPOS <i>TEHUELCHUS</i> , <i>MADRYNENSIS</i> Y <i>FELIPPONEI</i> .....	46
<b>FIGURA 2.2</b> LANDMARKS Y SEMI-LANDMARKS USADOS EN EL ANÁLISIS MORFOLÓGICO.....	49
<b>FIGURA 2.3</b> RELACIÓN ALOMÉTRICA ENTRE LA FORMA Y EL TAMAÑO.....	52
<b>FIGURA 2.4</b> ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES DE LA VARIACIÓN DE LA FORMA EN EL ÁREA DE ESTUDIO.....	53
<b>FIGURA 2.5</b> ANÁLISIS DE VARIABLES CANÓNICAS .....	54
<b>FIGURA 2.6</b> ANÁLISIS DE FUNCIÓN DISCRIMINANTE ENTRE MORFOTIPOS .....	56
<b>FIGURA 2.7</b> DENDROGRAMA UPGMA-MDGC BASADO EN LAS DISTANCIAS DE MAHALANOBIS ENTRE LOCALIDADES .....	57
<b>CAPÍTULO 3: PROCESOS DE LA OCEANOGRAFÍA COSTERA RELEVANTES PARA LA DINÁMICA DE LA VIEIRA TEHUELCHE: ESTUDIOS MEDIANTE SERIES TEMPORALES DE VIENTO Y TEMPERATURA DEL AGUA.....</b>	<b>64</b>
<b>FIGURA 3.1</b> SITIOS DE COLECTA DE LOS DATOS AMBIENTALES EN EL GOLFO SAN JOSÉ .....	68
<b>FIGURA 3.2</b> TRABAJOS DE CAMPO DURANTE LA COLECTA DE DATOS DE VIENTO .....	68
<b>FIGURA 3.3</b> ROSA DE LOS VIENTOS EN EL GOLFO SAN JOSÉ.....	72
<b>FIGURA 3.4</b> CLIMATOLOGÍA MENSUAL DEL VIENTO EN EL GOLFO SAN JOSÉ.....	73
<b>FIGURA 3.5</b> AJUSTE DE LA FUNCIÓN SINUSOIDAL DE LA TEMPERATURA ANUAL DE FONDO EN EL GOLFO SAN JOSÉ .....	75
<b>FIGURA 3.6</b> TEMPERATURA DEL FONDO DEL MAR Y FUNCIÓN SINUSOIDAL AJUSTADA A CADA SERIE DE DATOS .....	77
<b>FIGURA 3.7</b> PROMEDIOS MENSUALES DE LAS ANOMALÍAS DE TEMPERATURA DE FONDO EN EL GOLFO SAN JOSÉ .....	78
<b>FIGURA 3.8</b> VARIACIÓN TÉRMICA DE CORTO PLAZO EN EL GOLFO SAN JOSÉ .....	79
<b>FIGURA 3.9</b> VARIACIÓN TÉRMICA DE CORTO PLAZO EN FUNCIÓN DEL VIENTO .....	81
<b>FIGURA 3.10</b> PROCESO DE ACOPLE ENTRE TEMPERATURA DE FONDO Y VIENTO EN EL GOLFO SAN JOSÉ .....	82

<b>FIGURA 3.11</b> ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN DEL STOCK DE VIEIRAS EN EL GOLFO SAN JOSÉ A PARTIR DEL RELEVAMIENTO ANUAL DEL RECURSO .....	86
<b>FIGURA 3.12</b> BIOMASA DE VIEIRA EN EL GSJ DESDE EL INICIO DE LAS PROSPECCIONES .....	88
<b>FIGURA 3.13</b> VARIACIONES DE LA TEMPERATURA DE FONDO INDUCIDAS POR EL VIENTO .....	92
<b>CAPÍTULO 4: CONDICIÓN REPRODUCTIVA DE LA VIEIRA TEHUELCHÉ EN EL GOLFO SAN JOSÉ EN RELACIÓN A LAS CONDICIONES AMBIENTALES.....</b>	<b>96</b>
<b>FIGURA 4.1</b> SITIOS DE MUESTREO EN EL GOLFO SAN JOSÉ .....	100
<b>FIGURA 4.2</b> TRABAJOS DURANTE LAS COLECTAS DE VIEIRA REALIZADOS MEDIANTE BUCEO AUTÓNOMO .....	101
<b>FIGURA 4.3</b> CONDICIÓN DE LA VIEIRA TEHUELCHÉ DURANTE EL PERÍODO DE ESTUDIO .....	109
<b>FIGURA 4.4</b> COMPOSICIÓN PROXIMAL DE LA PORCIÓN FEMENINA DE LA GÓNADA DE VIEIRA TEHUELCHÉ .....	111
<b>FIGURA 4.5</b> CONTENIDO ABSOLUTO DE RESERVAS EN LA PORCIÓN FEMENINA DE LA GÓNADA DE VIEIRA TEHUELCHÉ .....	112
<b>FIGURA 4.6</b> CONCENTRACIÓN DE CLOROFILA EN AGUA DE MAR EN EL GOLFO SAN JOSÉ.....	117
<b>FIGURA 4.7</b> CONCENTRACIÓN DE NUTRIENTES EN AGUA DE MAR EN EL GOLFO SAN JOSÉ.....	119
<b>FIGURA 4.8</b> AJUSTE DE LA FUNCIÓN SINUSOIDAL DE LA TEMPERATURA ANUAL DE FONDO EN EL GOLFO SAN JOSÉ .....	121
<b>FIGURA 4.9</b> VARIACIÓN DEL VIENTO Y DE LA TEMPERATURA DEL FONDO DURANTE LOS PULSOS DE DESOVES DE LA VIEIRA TEHUELCHÉ .....	122
<b>ANEXO I: ESTRATIFICACIÓN DE LA COLUMNA DE AGUA EN EL GOLFO SAN JOSÉ ....</b>	<b>158</b>
<b>FIGURA A1</b> ESTRATIFICACIÓN DE LA COLUMNA DE AGUA EN EL GOLFO SAN JOSÉ.....	158

## Lista de tablas

<b>CAPÍTULO 1: PROCESOS A UNA MEGA ESCALA QUE CONDICIONAN LA GENÉTICA DE POBLACIONES DE LA VIEIRA TEHUELCHE .....</b>	<b>16</b>
<b>TABLA 1.1</b> SITIOS DE MUESTREO.....	21
<b>TABLA 1.2</b> ÍNDICES DE DIVERSIDAD GENÉTICA POR LOCUS Y POR LOCALIDAD .....	28
<b>TABLA 1.3</b> DIVERSIDAD GENÉTICA PROMEDIO POR SITIO .....	30
<b>TABLA 1.4</b> DEMOGRAFÍA HISTÓRICA Y RECIENTE EN CADA SITIO.....	31
<b>TABLA 1.5</b> VALORES DE $F_{ST}$ .....	32
<b>TABLA 1.6</b> ANÁLISIS DE LA VARIANZA MOLECULAR, AMOVA.....	34
<b>TABLA 1.7</b> MODELOS DE FLUJO GENÉTICO PUESTOS A PRUEBA EN MIGRATE-N.....	36
<b>CAPÍTULO 2: PATRONES DE DIFERENCIACIÓN MORFOMÉTRICA COMO EVIDENCIA DE PLASTICIDAD FENOTÍPICA DE LA VIEIRA TEHUELCHE .....</b>	<b>44</b>
<b>TABLA 2.1</b> SITIOS DE MUESTREO.....	48
<b>TABLA 2.2</b> TABLA DE ASIGNACIÓN POR LOCALIDAD RESULTANTE DE LA VALIDACIÓN CRUZADA .....	55
<b>TABLA 2.3</b> TABLA DE ASIGNACIÓN POR MORFOTIPO RESULTANTE DE LA VALIDACIÓN CRUZADA .....	55
<b>TABLA 2.4.</b> ANOVA DE PROCRUSTES JERÁRQUICO .....	58
<b>CAPÍTULO 3: PROCESOS DE LA OCEANOGRAFÍA COSTERA RELEVANTES PARA LA DINÁMICA DE LA VIEIRA TEHUELCHE: ESTUDIOS MEDIANTE SERIES TEMPORALES DE VIENTO Y TEMPERATURA DEL AGUA.....</b>	<b>64</b>
<b>TABLA 3.1</b> PARÁMETROS DE ONDA DEL MODELO AJUSTADO A LA TEMPERATURA .....	74
<b>TABLA 3.2</b> ANOMALÍAS DE TEMPERATURA EN EL GOLFO SAN JOSÉ POR ESTACIÓN.....	76
<b>TABLA 3.3</b> MÁXIMA VARIACIÓN TÉRMICA DE CORTO PLAZO DIARIA EN CADA MES .....	80
<b>TABLA 3.4</b> BIOMASA DE VIEIRA TEHUELCHE EN EL GOLFO SAN JOSÉ .....	85
<b>CAPÍTULO 4: CONDICIÓN REPRODUCTIVA DE LA VIEIRA TEHUELCHE EN EL GOLFO SAN JOSÉ EN RELACIÓN A LAS CONDICIONES AMBIENTALES.....</b>	<b>96</b>
<b>TABLA 4.1</b> PERFIL DE ÁCIDOS GRASOS EN PUNTA SAN ROMÁN .....	114
<b>TABLA 4.2</b> PERFIL DE ÁCIDOS GRASOS EN PUNTA LOGARITMO .....	115
<b>TABLA 4.3</b> PARÁMETROS DE ONDA DEL MODELO AJUSTADO A LA TEMPERATURA EN CADA TEMPORADA DE MUESTREO .....	121

## **Introducción general**

Los pectínidos son moluscos bivalvos de gran relevancia ecológica y económica que están presentes en todos los mares y océanos. Estas especies, localmente conocidas como vieiras, han dado soporte a importantes pesquerías en diferentes regiones del mundo (FAO, 2022), por lo que han sido objeto de estudios direccionados a definir pautas para un manejo sustentable de las pesquerías que sustentan (Shumway y Parsons, 2016). Una de las principales características que presentan las poblaciones de vieiras es la alta variabilidad en tiempo y espacio del reclutamiento de nuevas cohortes de individuos. Entender a qué se debe u obedece esta variabilidad es uno de los grandes desafíos para el manejo y conservación de estas especies (Orensanz *et al.*, 2016). Y es por ello que se han destinado grandes esfuerzos de investigación y monitoreo para dilucidar los factores y procesos involucrados en la modulación del vigor del reclutamiento (e.g., Dickie, 1955; Sause *et al.*, 1987; Arnold *et al.*, 1998; Shephard *et al.*, 2010; Mendo, 2014; Mendo *et al.*, 2015).

Para abordar el estudio de la variabilidad en las clases anuales es relevante distinguir entre los términos asentamiento y reclutamiento, los cuales a menudo han sido utilizados en forma indistinta aunque no representan el mismo fenómeno (Keough y Downes, 1982). Por un lado, el asentamiento es la fase del ciclo de vida en la que la larva, de hábito pelágico, pasa a la fase de vida bentónica luego de atravesar la metamorfosis y “asentarse” en el substrato (Underwood, 1979). Por el otro, el reclutamiento es el número de organismos que sobreviven un determinado período de tiempo desde que las larvas se asientan, por lo que el reclutamiento depende tanto del proceso de asentamiento larval en sí mismo como de la mortalidad temprana posterior (Keough y Downes, 1982; Connell, 1985; Ambrose *et al.*, 1992; Orensanz *et al.*, 2006; Mazzuco *et al.*, 2015). El período de tiempo correspondiente al reclutamiento suele ser definido en forma arbitraria dado que el término reclutamiento es de naturaleza operativa y no representa una etapa real del ciclo de vida de los organismos (Keough y Downes, 1982). En esta tesis, el término reclutamiento se refiere al número de vieiras que sobreviven desde el asentamiento hasta que los ejemplares pueden ser censados en forma visual, ~20-30 mm de alto de valvas (Connell, 1985).

El vigor del reclutamiento de una cohorte está condicionado por múltiples factores ambientales (biológicos y físicos) que pueden operar durante distintas etapas del ciclo de vida de las vieiras (Orensanz *et al.*, 2016). Así, el reclutamiento estará regulado por los factores que afectan a: i) la reproducción de las vieiras adultas; ii) la etapa larval; iii) el asentamiento larval y la mortalidad en edades tempranas. Entre los más importantes, la condición reproductiva del stock desovante (bajo el efecto principal de la temperatura, disponibilidad de alimento y denso-dependencia) determina el potencial reproductivo, la fecundidad y la calidad de las reservas energéticas acumuladas en los huevos (MacDonald y Thompson, 1985, 1988; Claereboudt y Himmelman, 1996; Shephard *et al.*, 2010). Asimismo, están los mecanismos que inducen el desove de las vieiras (e.g., cambios de temperatura, alta concentración de alimento, estrés), cuya sincronía es particularmente relevante para el encuentro entre las gametas y maximizar así la tasa de fecundación (Bonardelli *et al.*, 1996). El momento en que ocurre el desove es relevante para el desarrollo larval, dado que el acople con condiciones ambientales favorables para las larvas incrementa su viabilidad (Dickie, 1955; Joll y Caputi, 1995). Durante la etapa larval la estructura de conectividad de la metapoblación afecta al suministro de larvas que define el reclutamiento (Arnold *et al.*, 1998; Soria *et al.*, 2012; Silva *et al.*, 2019; Handal *et al.*, 2020). Es decir, que el reclutamiento en un sitio puede depender también de lo que acontece en un lugar remoto sin “aparente” conexión con las condiciones locales. Por otro lado, entre los factores que afectan al proceso de asentamiento el principal condicionante es la disponibilidad de substrato adecuado (Cerrano *et al.*, 2001). La mortalidad temprana de los juveniles cumple también un rol en modular el vigor del reclutamiento y es relevante para comprender el desacople entre la intensidad del asentamiento y el reclutamiento que suele observarse en las poblaciones de vieiras (Carroll *et al.*, 2012; Mendo *et al.*, 2015).

En el caso de especies explotadas, la pesca introduce nuevas variables que dificultan más aún la comprensión de los mecanismos que gobiernan el asentamiento de cohortes exitosas. En casos extremos la actividad pesquera puede llevar a caídas importantes en la densidad y concentración de reproductores, resultando en procesos depensatorios (efecto Allee), en los que se produce una disminución de la tasa de

fecundación de los ovocitos por la mayor distancia entre individuos (Lundquist y Botsford, 2011; Orensanz *et al.*, 2016). La capacidad de recuperación de las zonas explotadas dependerá entonces de las condiciones ambientales en la metapoblación sumado a los posibles efectos depensatorios.

Los factores que modulan el reclutamiento pueden interactuar entre sí y sus efectos pueden variar según la escala de observación (Pineda *et al.*, 2009; Mazzuco *et al.*, 2015). Ello complejiza la comprensión de la dinámica poblacional y del reclutamiento, por lo que su estudio en forma holística suele ser un gran desafío. Un modo de enfrentar estas dificultades es analizar los distintos factores/procesos que afectan el reclutamiento en forma individual con la intención de aportar piezas de información al conocimiento de un proceso global (Pineda *et al.*, 2009). Este tipo de aproximación ha mostrado ser exitosa para el estudio de la dinámica poblacional de otras especies de pectínidos (e.g. Zacharin, 1995; Mendo, 2014).

En este sentido, es relevante identificar las escalas de estudio más apropiadas, las cuales varían en función del proceso bajo estudio. Orensanz *et al.* (2006, 2016) consideraron una diversidad de escalas incluyendo: una *mega escala*, en la ocurren procesos oceanográficos capaces de moldear la conectividad a nivel de especies o stocks genéticamente diferenciados; una *macro escala*, en la que son relevantes los procesos que definen las características demográficas de una metapoblación en su conjunto; y una *meso escala*, enfocada en las condiciones locales que modulan cada banco dentro de una metapoblación. También definieron una *micro escala* y *nano escala*, enfocadas en procesos a nivel de los individuos.

### **Ejes de la investigación**

Los distintos estudios realizados sobre la vieira tehuelche así como el historial pesquero en conjunto con las prospecciones de abundancia del stock han puesto de manifiesto la elevada variabilidad que presenta la dinámica poblacional de la especie. En particular, uno de los aspectos que se conocen con claridad es la gran modulación que ejercen las condiciones ambientales en el sitio en que se desarrollan los individuos. En este contexto, en la presente tesis se estudia el modo en que ciertos factores y procesos pueden afectar el reclutamiento de la vieira tehuelche. Los mismos

se encuadran en las distintas escalas en las que se puede producir esa modulación, particularmente sobre tres ejes temáticos: la estructura poblacional a una mega escala, las condiciones ambientales a una macro escala (aunque también relevantes en cada banco) y el potencial reproductivo en una meso escala.

Las metapoblaciones de organismos sedentarios que se interconectan mediante flujo larval pueden ser consideradas como poblaciones abiertas, donde el suministro de “nuevos” individuos puede provenir de sitios distantes e incluso desconocidos. En el caso de la vieira tehuelche se han descrito recurrencias demográficas para el GSJ que se corresponden con las condiciones oceanográficas de la región, en particular con la presencia del frente del GSJ (Amoroso *et al.*, 2011b). Asimismo, se han realizado estudios genéticos que indican la existencia de una misma especie a lo largo de su distribución en Argentina (Real *et al.*, 2004; Trovant *et al.*, 2019), pero la estructura a nivel poblacional no se conoce completamente. Por ello en esta tesis se busca comprender si las características oceanográficas a una mega escala definen los patrones de la estructuración a nivel poblacional, tanto genética como fenotípica.

Por otra parte, el reclutamiento de la vieira tehuelche es variable y ha presentado pulsos de reclutamientos fuertes cada aproximadamente cinco años (Orensanz, 1986; Ciocco *et al.*, 2006b; Amoroso *et al.*, 2011b; Amoroso, 2012), pudiendo estar gobernados por la temperatura del agua de mar a una macro escala (Amoroso, 2012; Soria *et al.*, 2016). En este sentido resulta necesario el uso de series de tiempo prolongadas para comprender los procesos de cambios poblacionales en relación a las anomalías de temperatura a escala climática. Asimismo, las variaciones de temperatura en el corto plazo (horas-días) son relevantes para definir los eventos de desove y la sincronía tanto dentro como entre los bancos de vieira tehuelche. Por eso resulta interesante comprender cuáles son los procesos de la circulación costera que generan variaciones de temperatura.

Finalmente, a una meso escala, la vieira tehuelche ha mostrado cierto grado de variación de la condición reproductiva en relación con las condiciones presentes en cada banco, como la densidad de vieiras, disponibilidad de alimento o temperatura (Amoroso, 2012; Soria *et al.*, 2016). Esta variación se ha visto reflejada en la tasa de

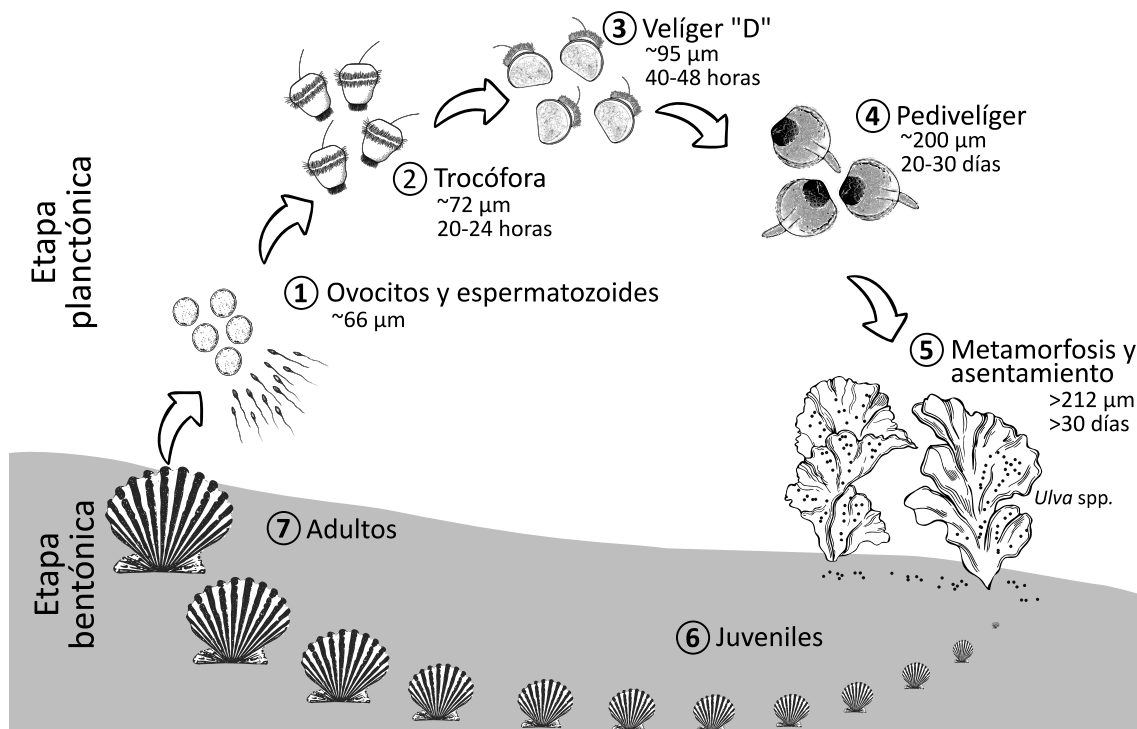
crecimiento e índice muscular en distintas cohortes de vieiras (Orensanz, 1986; Ciocco, 1991, 1992b). Por ello es interesante estudiar las variaciones de la condición reproductiva desde una perspectiva bioquímica para entender la relación entre el potencial reproductivo y las condiciones ambientales presentes en cada dominio del GSJ.

### **La vieira tehuelche, *Aequipecten tehuelchus***

La vieira tehuelche, *Aequipecten tehuelchus*, objeto de estudio del presente trabajo, se encuentra distribuida entre el submareal somero y los 130 m de profundidad, desde Río de Janeiro (23° S, Brasil) hasta Bahía Camarones (45° S, Argentina). Sin embargo, las poblaciones más conspicuas se encuentran en los golfos San Matías (GSM) y San José (GSJ), donde la especie es pescada comercialmente (Orensanz *et al.*, 2007; Elías *et al.*, 2009; Soria *et al.*, 2016). La relevancia de la vieira tehuelche como recurso marisquero ha motivado el desarrollo de una cantidad considerable de investigaciones que han proporcionado información sobre diferentes aspectos de la biología de la especie (revisiones detalladas pueden ser encontradas en Ciocco *et al.*, 2006; Zaixso *et al.*, 2015; Soria *et al.*, 2016).

La vieira tehuelche es una especie hermafrodita simultánea, iterópara, con la actividad reproductiva que inicia luego del segundo año de vida (Christiansen y Olivier, 1971; Lasta y Calvo, 1978; Narvarte y Kroeck, 2002). Su ciclo de vida presenta una etapa larvaria planctónica y otra bentónica de juveniles y adultos (Figura I). El ciclo reproductivo de la especie, detallado en Lasta y Calvo (1978), comienza a fines del invierno con la proliferación de células sexuales. Luego, durante la primavera se inicia la vitelogénesis y el aumento de tamaño de los ovocitos, con ovocitos maduros hacia fines de la primavera. Paralelamente con la maduración, entre mediados y fines de la primavera comienzan los eventos de desoves parciales que se continúan hasta fines del verano, con un primer pulso principal de desove entre noviembre y diciembre. Luego existe una recuperación variable de la gónada, seguida por un segundo pulso de desove hacia finales del verano, aunque el mismo puede no estar presente. La actividad reproductiva finaliza entre el fin del verano y principio del otoño (Lasta y Calvo, 1978; Ciocco, 1985).

Durante los desoves, las gametas son liberadas al medio donde ocurre la fecundación, que es seguida por la etapa larvaria. Luego del desarrollo embrionario se sucede el estadio de larva trocófora precedida por la larva velíger inicial (conocida como larva "D"), lo cual ocurre ~48 horas luego de la fecundación. Bajo condiciones de cultivo en laboratorio (18°C) las larvas de vieira tehuelche alcanzan el estadio pedivelíger luego de 21 días desde la fecundación y se encuentran "competentes" para atravesar la metamorfosis y asentamiento en el fondo (Narvarte y Pascual, 2003).



**Figura I** Ciclo de vida de la vieira tehuelche, *Aequipecten tehuelchus*. Representación esquemática simplificada de las distintas etapas del ciclo de vida. 1-4) Estadios de la etapa de vida planctónica. 5) Metamorfosis y asentamiento de las larvas; se ilustra al alga *Ulva* spp. como principal sustrato de asentamiento en el GSJ, aunque en otros sitios puede asentar sobre conchillas de vieiras muertas. 6-7) Etapa bentónica de juveniles y adultos.

El asentamiento marca el inicio de la etapa bentónica de la vieira. En el GSJ el principal sustrato de asentamiento es la fronda del alga *Ulva* spp., a diferencia del GSM, donde el principal sustrato está compuesto por las conchillas de vieiras muertas (Olivier *et al.*, 1974; Ciocco, 1985; Orensanz, 1986). Durante la etapa bentónica, las vieiras poseen un hábito de vida sedentario, aunque ello no implica que sean completamente sésiles o inmóviles. De hecho, las vieiras poseen capacidad de desplazarse por movimientos natatorios que realizan mediante la apertura y cierre de

las valvas. Sin embargo, conceptualmente se consideran de hábito sedentario ya que el desplazamiento durante la etapa bentónica (en el orden de metros) es de pequeña escala en relación a la distancia de dispersión de la etapa planctónica (en el orden de decenas a cientos de km), o incluso en relación al desplazamiento de la flota pesquera (Orensanz *et al.*, 2006, 2016).

El crecimiento de las valvas de la vieira tehuelche es constante durante el primer año y medio de vida, tiempo en el que pueden alcanzar 50-60 mm de alto de valva; sin embargo, pueden existir componentes estacionales y variabilidad entre sitios (e.g., densidad de vieiras, disponibilidad de alimento, temperatura) que modifican la tasa de crecimiento (Orensanz, 1986; Ciocco, 1991, 1992a; b). El reclutamiento a la pesquería se da cuando alcanzan los 60 mm de alto de valva y luego de haber transcurrido por al menos una temporada con actividad reproductiva (Orensanz, 1986). Luego del segundo año de vida el crecimiento se hace más lento, pudiendo alcanzar los 102 mm de alto de valva y vivir hasta 11 años; sin embargo es raro encontrar ejemplares de más de 90 mm y 8 años de edad (Ciocco *et al.*, 2006b; Soria *et al.*, 2016).

Especialmente, la especie se distribuye en forma de “agregaciones”, en donde los organismos se agrupan en altas densidades y originan los denominados *bancos*. Los bancos de vieira son agrupaciones de individuos en densidades altamente variables de hasta  $\sim 200$  vieiras/m<sup>2</sup>, compuestos por una o varias cohortes de organismos. En el GSJ, dichos bancos están separados espacialmente pero conectados entre sí mediante flujo de larvas, conformando así una metapoblación (Orensanz, 1986; Amoroso *et al.*, 2011b; Orensanz *et al.*, 2016). La recurrencia espacial en la ubicación de los bancos dentro del GSJ depende del patrón de conectividad de la metapoblación que define el flujo de larvas. Las características de cada banco (e.g., tasa de crecimiento, condición reproductiva, mortalidad) se encuentran definidas por las condiciones ambientales locales. Por ello, considerando el ciclo de vida de la especie y su organización espacial, para comprender las fluctuaciones en el reclutamiento es necesario estudiar los factores que afectan los patrones de conectividad así como también los que son determinantes a nivel local.

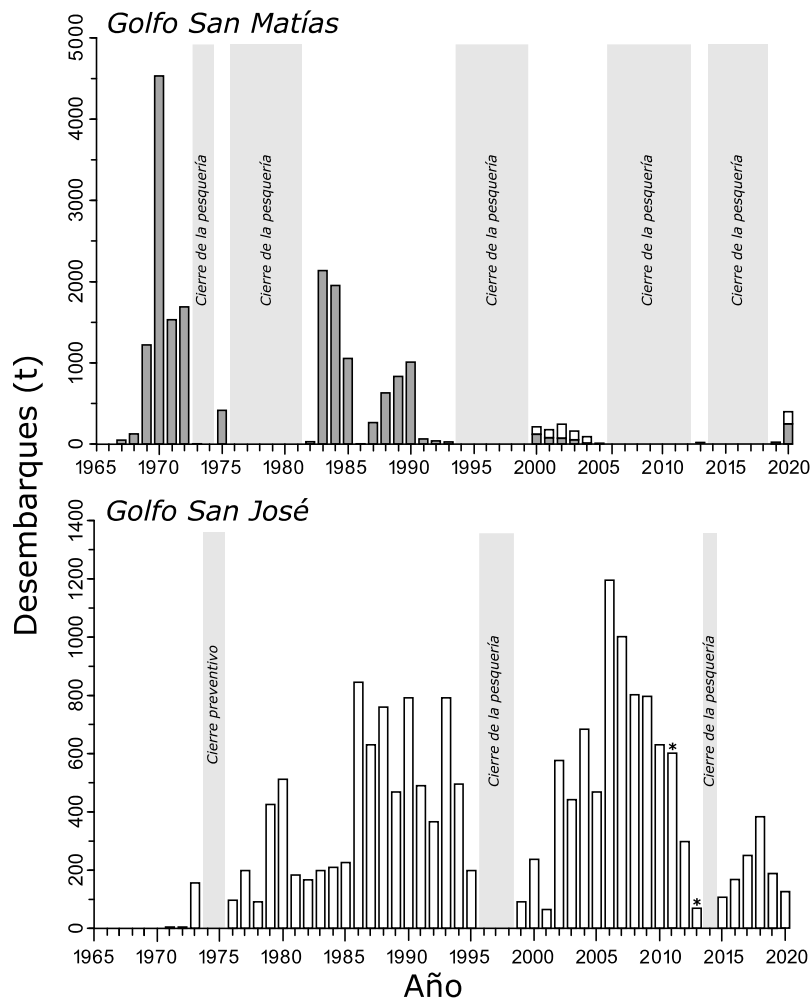
## El contexto histórico de la marisquería

La actividad pesquera ha introducido cambios demográficos en las poblaciones de vieira tehuelche (Ciocco *et al.*, 2006b; Orensanz *et al.*, 2007, 2016; Morsan, 2009; Soria *et al.*, 2016). Por ello se hace necesario considerar la historia pesquera para comprender el estado actual del recurso (e.g., abundancia poblacional, dinámica del reclutamiento, cuello de botella genético).

Golfo San Matías: La explotación comercial de la vieira tehuelche comenzó a fines de la década de 1960 mediante la utilización de rastras. En los primeros años de actividad los desembarques alcanzaron un máximo de ~4500 t (Figura II). Sin embargo, la sobrepesca y el impacto del arte de pesca en el substrato causó un rápido descenso en los volúmenes de pesca conduciendo a un colapso total de la actividad luego de cinco años (1968-1972) (Ciocco *et al.*, 2006b; Orensanz *et al.*, 2007). Posteriormente, en el inicio de la década de 1980, la detección de nuevos bancos en otras regiones del golfo permitió la reapertura de la pesquería, lo que dio lugar a una actividad secuencial en distintos bancos y caracterizada por una dinámica de pulsos de pesca seguida por cierres (e.g., pulsos 1983-1985, 1987-1991 y 2000-2004) (Orensanz *et al.*, 2007; Morsan, 2009; Soria *et al.*, 2016). Con posterioridad a esos pulsos de pesca, los bancos de vieira del GSM pasaron de tener un reclutamiento aparentemente más estable a ser de tipo espasmódico, evidenciando los efectos de la sobrepesca sobre la dinámica poblacional (Orensanz *et al.*, 2016; Soria *et al.*, 2016). Luego de 15 años sin actividad, la detección de bancos de vieira en el noreste del GSM en 2019 posibilitó nuevamente la reapertura de la pesquería. Actualmente, en el GSM la vieira se extrae mediante el uso de rastras artesanales (de hasta 1.8 m y 45 kg, siendo más pequeñas y livianas que las usadas en el inicio de la pesquería) en sitios profundos del noreste del golfo y por buceo tipo *narghuile*<sup>1</sup> a profundidades menores a 25-30 metros en el noroeste del golfo.

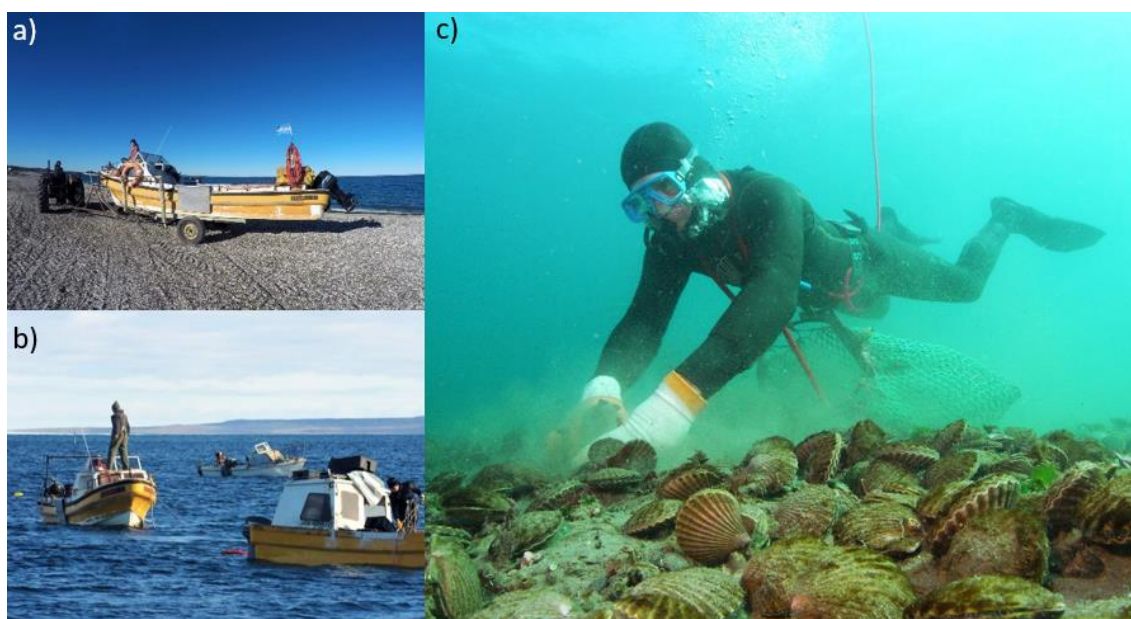
---

<sup>1</sup> Técnica de buceo con equipo con dependencia de superficie. El equipo consta de un compresor de aire, sistema de filtrado de aire, manguera de suministro de aire y regulador.



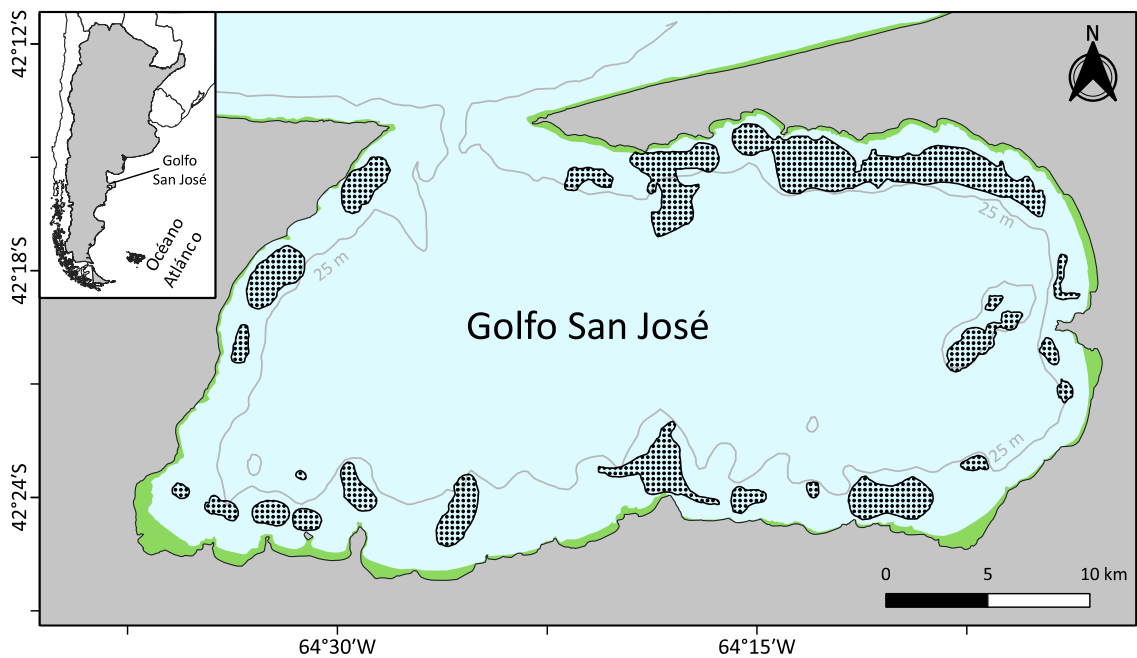
**Figura II** Capturas declaradas de vieira tehuelche, *Aequipecten tehuelchus*, en los golfos San Matías y San José. Los valores de desembarques se expresan en toneladas totales de vieira entera, incluyendo valvas y partes blandas. Las barras grises oscuras indican capturas provenientes de rastras, mientras que las barras blancas corresponden a la pesca por buceo. \*Indica la cuota de captura otorgada por la autoridad pesquera dado que no se cuenta con información de la captura declarada.

Golfo San José: A principio de la década de 1970, luego del colapso de la pesquería en el GSM, el esfuerzo pesquero fue redirigido hacia el GSJ. Los efectos nocivos sobre el ecosistema bentónico causado por las rastras en el GSM motivaron la restricción de este arte de pesca en el GSJ, dando paso a la marisquería exclusivamente por buceo con equipo tipo *narguile* (Orensanz *et al.*, 2007). Este método de pesca es realizado por uno o dos buzos desde embarcaciones de eslora menor a 10 m, y con una tripulación generalmente compuesta de un marinero y capitán (Figura III).



**Figura III** Operatoria de la pesca artesanal por buceo en el golfo San José. a) Ingreso al mar de lancha marisquera tirada por un tractor. b) Lanchas marisqueras posicionadas en una zona de pesca. c) Buzo recolectando vieira tehuelche en el salabardo y asistido por manguera de aire desde planta compresora de aire ubicada en la lancha (foto: cortesía del Sr. Stephen Johnson).

Por su parte, en el GSJ la sobrepesca y el marco regulatorio laxo también llevaron a un descenso en los niveles poblacionales de vieiras ocurridos hacia mediados de la década de 1990 (Orensanz *et al.*, 2007). Finalmente, la virtual ausencia de bancos llevó a un cierre temporal de la pesquería entre 1996 y 1998 (Figura II). La dinámica de la recuperación estuvo condicionada por variaciones espacio-temporales en el reclutamiento de nuevas cohortes (Orensanz *et al.*, 2007; Amoroso *et al.*, 2011b; Soria *et al.*, 2016). En particular, los bancos ubicados en la zona este del GSJ mostraron reclutamientos recurrentes y fuertes, con mayor biomasa de vieiras (Orensanz *et al.*, 2007; Amoroso *et al.*, 2011b; Soria *et al.*, 2017). Contrariamente, los bancos ubicados en el oeste no se recuperaron completamente y solo se han detectado reclutamientos muy débiles que originaron pequeños bancos (Ciocco *et al.*, 2002; Parma *et al.*, 2007; Amoroso *et al.*, 2011a; Fiorda y Parma, 2015; Trobbiani *et al.*, 2022), aunque sin llegar a alcanzar las dimensiones de los bancos identificados en esas costas durante las primeras prospecciones (Picallo, 1980). En la Figura IV puede visualizarse una integración de la información histórica de la ubicación de bancos de vieira desde 1970 a 2022 (Picallo, 1980; Ciocco *et al.*, 2006b; Orensanz *et al.*, 2007; Parma *et al.*, 2008; Fiorda *et al.*, 2012; Soria *et al.*, 2016, 2017; Trobbiani *et al.*, 2022).



**Figura IV** Ubicación de bancos de vieira tehuelche en el golfo San José (1970-2022). Los polígonos punteados indican la superposición histórica de los sitios en los que se han detectado bancos de vieira.

A inicios de la década del 2000 se implementó un sistema de co-manejo, en donde pescadores artesanales, científicos del CENPAT-CONICET y la Secretaría de Pesca de la Provincia de Chubut desarrollaron un plan de manejo para la vieira tehuelche. Allí se incluyeron aspectos claves como un sistema de entrada limitada (máximo de 21 permisionarios), la asignación de una captura máxima permitida distribuida equitativamente entre los permisionarios (en adelante *cuota de captura*), talla mínima de captura de 60 mm de alto de valva y una veda reproductiva entre diciembre y marzo (Orensanz *et al.*, 2007, 2013; Cinti *et al.*, 2011). La cuota de captura se define anualmente en función de los resultados de una prospección de los bancos, realizada conjuntamente por el sector científico, pescadores artesanales y el personal de la Secretaría de Pesca para la determinación de la biomasa explotable (Cinti *et al.*, 2011; Soria *et al.*, 2017).

Mar Argentino: La vieira tehuelche también fue capturada, circunstancialmente, en aguas abiertas frente a la Provincia de Buenos Aires. Los bancos de vieira tehuelche fueron detectados en 2002 por la flota industrial que opera sobre la vieira patagónica, *Zygochlamys patagonica* (Lasta y Campodónico, 2003). El pulso pesquero duró una sola temporada y se capturaron entre 11555 t (Lasta y Campodónico, 2003) y 20300 t

(Pottinger *et al.*, 2006) de vieira tehuelche en un período de tres meses. Para dar una idea de la relevancia de la magnitud de las capturas, esos valores son similares a la suma de los desembarcos declarados en el GSJ desde el inicio de la actividad (~16800 t). Finalmente, en el golfo Nuevo y hacia el extremo sur de la distribución de la especie no se conoce la existencia de bancos con densidades de organismos suficientes como para dar sustento a alguna actividad pesquera.

### **La hidrografía del golfo San José**

La presente tesis hace foco en la metapoblación de vieiras que se encuentra en el GSJ, dónde la hidrografía del golfo repercute en la dinámica poblacional. El GSJ se encuentra ubicado a los 42° 20' de latitud sur, en una zona del Océano Atlántico Sudoccidental que es altamente compleja desde el punto de vista oceanográfico (Acha *et al.*, 2004). Allí, los distintos sistemas de frentes y patrones de circulación definen la hidrografía del GSJ, así como los ecosistemas de su interior. Las corrientes predominantes en la región costera de la plataforma continental son en dirección al noreste (Matano *et al.*, 2010; Tonini *et al.*, 2022), aunque los frentes marinos presentes podrían afectar la conectividad biológica (Alfaya *et al.*, 2020). Por su parte, la boca del GSJ se abre al sur del GSM, con el que posee un gran intercambio de agua (Amoroso y Gagliardini, 2010; Tonini *et al.*, 2022). En el GSM, durante los meses estivales se origina en la región norte del golfo un frente térmico y giro ciclónico asociado (Tonini *et al.*, 2013; Pisoni *et al.*, 2015b). Ese sistema de circulación ciclónica podría producir intercambio de masas de agua entre los golfos. (Tonini *et al.*, 2013, 2022). Por su parte, el frente de Valdés, ubicado al este de la península homónima, es el sistema frontal de principal importancia ecológica en la región (Acha *et al.*, 2004; Pisoni *et al.*, 2015b), que también tiene influencia sobre a la hidrografía del GSJ. Ese frente se forma durante primavera-verano por la ruptura de la estratificación de la columna de agua bajo el efecto de las mareas que interactúan con zonas de poca profundidad (Acha *et al.*, 2004). El frente de Valdés es una de las regiones más productivas de la región, y sus aguas contribuyen con nutrientes que arriban al sur del GSM y llegan a fertilizar las aguas del GSJ (Orensanz, 1986; Amoroso y Gagliardini, 2010; Amoroso *et al.*, 2011b).

El GSJ posee una forma semi-elíptica, con el diámetro mayor de 40 km que corre en la dirección este-oeste, mientras que en el sentido norte-sur alcanza los 20 km. Se abre al GSM mediante una boca estrecha, de 6.9 km de ancho, ubicada en el noroeste del golfo y caracterizada por corrientes intensas y escarceos. La batimetría del GSJ presenta pendientes suaves, con una profundidad promedio de 40 m y una máxima de 76 m. El régimen de mareas es semi-diurno, con amplitudes medias que van de los 4.6 a 7 m, según se trate de mareas de cuadratura o sicigia. Se encuentra ubicado en una zona de transición en la circulación del aire bajo la influenciada del anticiclón del Océano Atlántico ( $< 42^{\circ}$  S), por lo que los vientos predominantes son desde el sector norte, en contraste con el viento oeste que domina la región Patagónica (Palma *et al.*, 2004; Frumento *et al.*, 2015; Coronato *et al.*, 2017; Montes *et al.*, 2017; Gassó y Torres, 2019). No existen cursos de agua permanente que descarguen en su interior a excepción de los que escurren temporalmente durante las tormentas aisladas. La precipitación anual es de 250 mm.

Una de las principales características del GSJ es la presencia del sistema frontal permanente originado por las mareas que divide al golfo en dos dominios hidrográficos, este y oeste (Amoroso y Gagliardini, 2010; Amoroso *et al.*, 2011b). La asimetría en la ubicación de la boca del golfo en conjunto con el efecto del ingreso y egreso de masas de agua durante el ciclo de mareas genera un frente que corre de norte a sur y divide al golfo meridionalmente. Cada dominio presenta una clara diferenciación en la circulación y la estabilidad vertical de la columna de agua. Por un lado el dominio oeste tiene un fuerte intercambio con el GSM que promueve la mezcla vertical y previene la estratificación de la columna de agua durante todo el año. Contrariamente, el dominio este presenta una circulación menos dinámica, con una marcada estratificación de la columna de agua en la temporada estival, un importante aporte de nutrientes que se originan en el sistema frontal de península Valdés y mayores temperaturas superficiales durante el verano (Amoroso y Gagliardini, 2010; Amoroso *et al.*, 2011b). La presencia del frente se ha puesto de manifiesto en la distribución del mesozooplankton, fitoplancton y patrones de sedimentos (Hernández Moresino *et al.*, 2014, 2019, 2022).

Las características hidrológicas contrastantes del golfo repercuten en la dinámica poblacional de la vieira del GSJ, que se ven reflejadas en las abundancias poblacionales y capturas de la pesquería. En forma recurrente se han documentado mayores reclutamientos en el dominio este que en el oeste, observados durante las campañas de prospección del recurso (Amoroso *et al.*, 2011b; Amoroso, 2012; Fiorda *et al.*, 2013; Soria *et al.*, 2016). Asimismo, ese patrón también se ha reflejado en la captación de post-larvas en colectores artificiales (Zaixso, 1980; Zaixso y Espindola, 1981; Ruzzante y Zaixso, 1985; Ciocco y Aloia, 1991; Ciocco y Monsalve, 1997; Amoroso *et al.*, 2011b; Amoroso, 2012).

### **Objetivos y estructura de la tesis**

El objetivo principal de esta tesis fue investigar algunos de los factores que pueden condicionar el vigor del reclutamiento y la dinámica poblacional de la vieira tehuelche en la región de los golfos norpatagónicos y en particular en el GSJ. Para su concreción se abordó el estudio de diversas fuentes de información acerca de la estructura poblacional, la variabilidad de los forzantes físicos y de la condición reproductiva considerando distintas escalas espaciales y temporales. Se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- Analizar la estructura genética poblacional de la vieira tehuelche a distintas escalas espaciales y temporales a lo largo de la distribución de la especie en el Mar Argentino.
- Describir la plasticidad fenotípica en la morfología de la vieira tehuelche a lo largo de su distribución en el Mar Argentino en consideración de la estructura genética poblacional.
- Estudiar la variación del viento, la temperatura de fondo y su acople a distintas escalas temporales para caracterizar los procesos de la oceanografía costera que condicionan la dinámica reproductiva de la vieira tehuelche en el golfo San José.

- Comparar las variaciones de la condición reproductiva (desde una perspectiva bioquímica) de la vieira tehuelche en dos sitios del golfo San José que poseen características oceanográficas contrastantes.

Esta tesis se estructura de modo tal que cada objetivo particular fue desarrollado en cada uno de los cuatro capítulos que componen la tesis. Los capítulos se presentan de modo de mantener un orden lógico en el flujo de la información, por lo que se organizaron en función de las escalas de análisis de los procesos estudiados (i.e., mega, macro y meso escala). Sin embargo, los capítulos fueron redactados de modo tal que sea posible la comprensión independiente de cada uno. Ello conlleva cierto grado de repetición en algunos conceptos transversales de modo de facilitar su lectura, principalmente en la sección introductoria de cada capítulo (e.g., biología de la especie, historial y manejo pesquero, condiciones hidrológicas). El marco conceptual se desarrolla con mayor grado de detalle en la Introducción General.

## **Capítulo 1\*: Procesos a una mega escala que condicionan la genética de poblaciones de la vieira tehuelche**

\*La información contenida en el capítulo fue publicada en Getino Mamet *et al.* (2021).

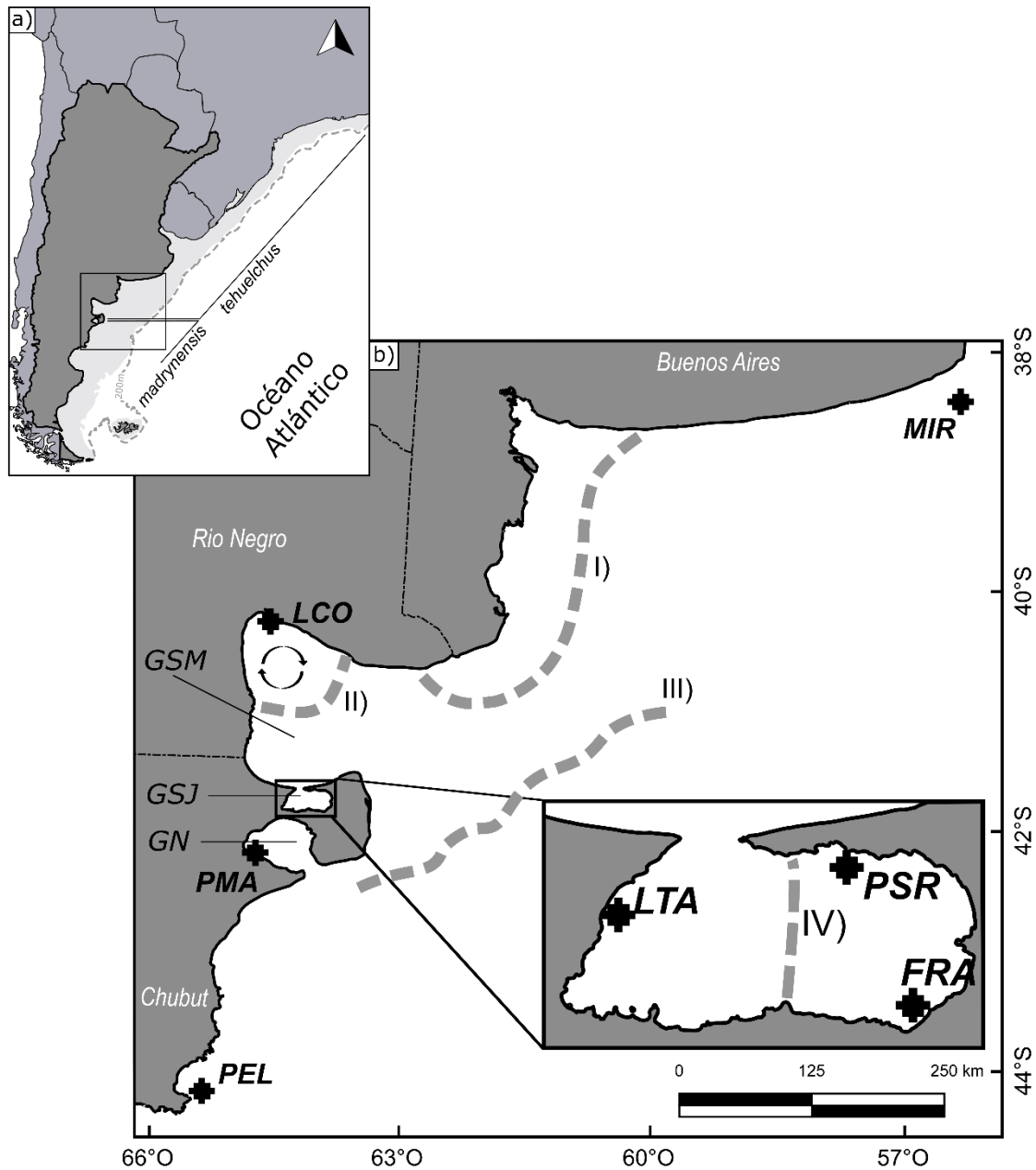
### **1.1 Introducción**

La conectividad biológica, en términos de conectividad genética, se refiere a la dispersión de organismos (individuos adultos, juveniles, huevos, o estadios larvarios planctónicos) que efectivamente afectan las frecuencias alélicas y los procesos evolutivos de las subpoblaciones (Lowe y Allendorf, 2010; Selkoe *et al.*, 2016). En invertebrados marinos costeros, la conectividad genética depende de procesos oceanográficos (corrientes, frentes, giros, remolinos) que varían en escalas espaciales y temporales (White *et al.*, 2010; Orensanz *et al.*, 2016; Dalongeville *et al.*, 2018). En especies sedentarias, como es el caso de la mayoría de los bivalvos, generalmente la dispersión ocurre durante la fase de vida planctónica (e.g., huevos y larvas). Por eso, los procesos de advección o retención que afectan a los estadios planctónicos pueden definir la estructura genética poblacional que manifestarán las poblaciones de adultos sedentarios (Staton y Rice, 1999; Goldson *et al.*, 2001; Whitaker, 2004; Levin, 2006; Selkoe *et al.*, 2010, 2016; White *et al.*, 2010).

La vieira tehuelche (*Aequipecten tehuelchus*) es un bivalvo pectínido bentónico y de hábito de vida sedentario. Si bien posee capacidad de natación (de unos pocos metros), la dispersión durante la fase de vida planctónica puede ser del orden de cientos de kilómetros y durar unos 21 días (Narvarte y Pascual, 2003). Su distribución es amplia, en zonas costeras del Océano Atlántico sudoccidental, desde el sur de Brasil hasta Bahía Camarones, Chubut (Figura 1.1a). Las poblaciones más conocidas se encuentran en los golfos norpatagónicos (GNP) —que incluye a los golfos San Matías (GSM), San José (GSJ) y Nuevo (GN) (Spalding *et al.*, 2007). Allí presentan una estructura espacial metapoblacional, en donde existen bancos de vieiras que se encuentran interconectados mediante flujo de larvas (Orensanz, 1986; Orensanz *et al.*, 2016; Soria *et al.*, 2016). A lo largo de su extensa distribución existen múltiples factores con potencial de moldear su estructura y diversidad genética, incluyendo la historia geológica, la oceanografía local contemporánea y la actividad pesquera.

Por ejemplo, la geomorfología costera de la plataforma continental Argentina fue dramáticamente afectada por las oscilaciones del nivel del mar durante las glaciaciones del período Cuaternario (Lambeck y Chappell, 2001; Ponce *et al.*, 2011). En otras regiones del planeta las glaciaciones han sido seguidas por expansiones poblacionales, gobernadas por una recolonización de hábitats en ambientes marinos, dulceacuícolas y terrestres (Hewitt, 2000; Dolby *et al.*, 2020). Si bien los efectos de las glaciaciones sobre organismos marinos sedentarios del Océano Atlántico sudoccidental han sido solo ocasionalmente estudiados, se han detectado señales genéticas de expansión poblacional posteriores al último máximo glacial (de Aranzamendi *et al.*, 2011; González Wevar *et al.*, 2012, 2016; Trovant *et al.*, 2013, 2015; Nuñez *et al.*, 2015). Otras especies marinas (pero de mayor capacidad de dispersión) muestran un patrón similar, como en el caso de mamíferos (Túnez *et al.*, 2010; Feijoo *et al.*, 2011; Crespo *et al.*, 2015), peces (Ceballos *et al.*, 2016; Canales Aguirre *et al.*, 2018; Costa Machado *et al.*, 2020), o aves (Techow *et al.*, 2010; Dantas *et al.*, 2012, 2018). Dado que la vieira tehuelche se distribuye en aguas poco profundas de menos de 130 m, el hábitat de la especie estuvo expuesta a cambios drásticos durante las variaciones del nivel del mar. Por eso es esperable que los procesos geológicos hayan afectado la diversidad genética, reflejados en los patrones actuales de estructuración.

Actualmente, la plataforma continental Argentina presenta una oceanografía costera compleja, con características de la circulación que varían espacial y temporalmente (Acha *et al.*, 2004). En particular, la región de los GNP se caracteriza por corrientes de marea semi-diurnas de grandes amplitudes (Moreira *et al.*, 2011; Tonini y Palma, 2017), vientos intensos (Palma *et al.*, 2004; Frumento *et al.*, 2015; Coronato *et al.*, 2017; Montes *et al.*, 2017; Gassó y Torres, 2019) y flujos de calor superficiales significativos (Rivas y Beier, 1990; Rivas y Pisoni, 2010; Rivas *et al.*, 2016). Esas características, en conjunto con la geomorfología, gobiernan las corrientes costeras y definen la presencia de sistemas frontales y giros marinos. Estos pueden ser permanentes como el sistema frontal de El Rincón o el frente del GSJ, o bien temporarios como el frente del GSM o el frente de mareas de Valdés (Figura 1.1b) (Acha *et al.*, 2004; Amoroso y Gagliardini, 2010; Pisoni, 2012; Tonini *et al.*, 2013).



**Figura 1.1** Área de estudio. a) Distribución de la vieira tehuelche y los morfotipos *tehuelchus* y *madrynsis*. La línea de guiones gris indica la isobata de -200 m. La zona sombreada indica la posición aproximada de la línea costera durante el último Máximo Glacial. b) Sitios de muestreo: Miramar (MIR), Las Conchillas (LCO), Punta San Román (PSR), Fracasso (FRA), La Tapera (LTA), Puerto Madryn (PMA) y Playa Elola (PEL) y localización del golfo San Matías (GSM), golfo San José (GSJ) y golfo Nuevo (GN). Las líneas de guiones (gris) indican la localización de los principales frentes marinos: I) sistema frontal permanente de El Rincón; II) frente térmico del GSM y el giro ciclónico asociado; III) frente de mareas de península Valdés; y IV) frente del GSJ.

La influencia de la heterogeneidad ambiental sobre la estructura poblacional de la vieira tehuelche se manifiesta en la variabilidad morfométrica que coincide espacialmente con las principales provincias biogeográficas de la región. La variabilidad

morfológica está representada por tres morfotipos: *tehuelchus*, *madrynensis* y *felipponei*. Los mismos fueron diferenciados según el número de costillas en las valvas: *tehuelchus* tiene 14-19 costillas, *madrynensis* de 11-14 y más pronunciadas, mientras que *felipponei* no posee costillas (Castellanos, 1971). El límite de la distribución de los morfotipos *tehuelchus* y *madrynensis* coincide con el límite entre las provincias biogeográficas Argentina y Magallánica (Balech y Ehrlich, 2008; Soria *et al.*, 2016). Mientras que el morfotipo *tehuelchus* se distribuye en la provincia biogeográfica Argentina (templada-cálida), el morfotipo *madrynensis* es encontrado en la provincia Magallánica (templada-fría). Por su parte, el morfotipo *felipponei* es una variante menos común de la que existen reportes esporádicos desde Buenos Aires hasta el golfo Nuevo (Schejter y Bremec, 2007; Trovant *et al.*, 2019). Los tres morfotipos forman parte de una misma especie y pertenecen a un mismo clado monofilético (Trovant *et al.*, 2019). Dicha información proviene de distintos estudios realizados en la región de los GNP utilizando marcadores genéticos nucleares (28S rRNA y H3), mitocondriales (12S rRNA y 16S rRNA) (Trovant *et al.*, 2019) y alozimas (Real *et al.*, 2004). Dada la baja resolución a nivel poblacional de esos marcadores, se resaltó la necesidad de utilizar marcadores altamente polimórficos (como microsatélites o SNP) para estudiar la estructura genética a nivel poblacional y su relación con los procesos oceanográficos (Trovant *et al.*, 2019).

En la actualidad, la vieira tehuelche es capturada por una pesquería artesanal en el GSM y el GSJ (Figura 1.1). Los desembarques declarados están en el orden de cientos de toneladas. Adicionalmente, la vieira tehuelche fue capturada, ocasionalmente, en un único pulso de pesca en cercanías a la costa de la Provincia de Buenos Aires durante 2002 por la flota industrial que opera sobre la vieira Patagónica, *Zygochlamys patagonica* (Lasta y Campodónico, 2003; Pottinger *et al.*, 2006; Soria *et al.*, 2016). Contrariamente, la ausencia de densidades rentables en el golfo Nuevo y al sur del mismo impidió el desarrollo de la actividad pesquera.

La actividad pesquera es uno de los principales factores que generó cambios demográficos en las poblaciones de vieira tehuelche en el GSM y el GSJ (Orensanz *et al.*, 2007, 2016). En el GSM, los impactos negativos de la pesca desmedida y el arte de pesca utilizado (rastra) llevaron a un rápido colapso de la actividad luego de 5 años

(1968-1972) (Ciocco *et al.*, 2006b; Orensanz *et al.*, 2007). La detección de nuevos bancos en otras áreas del GSM llevó a pulsos secuenciales de pesca (Ciocco *et al.*, 2006b; Orensanz *et al.*, 2007; Morsan, 2009), pero sin revertir los efectos de la sobreexplotación. Luego del colapso de la pesquería por rastra, la dinámica poblacional de la especie en el GSM se tornó impredecible, con reclutamientos de tipo espasmódico (pulsos impredecibles de altas abundancias seguidos de escaseo y/o colapso, *sensu* Orensanz *et al.* 2016). Luego de casi 15 años sin actividad, actualmente se reactivó la pesquería en el GSM a partir de un nuevo pulso de reclutamiento registrado en 2019-2020 (sector noreste del golfo). En el GSJ la pesquería se desarrolló a partir de inicios de la década de 1970 mediante buceo tipo *narguile* y recolección manual. Aún cuando la actividad en GSJ estuvo caracterizada por una mayor estabilidad en las capturas, se dieron períodos de expansión, retracción y vedas temporales debido a la disminución del stock pesquero. Los períodos de recuperación fueron determinados por pulsos de reclutamiento exitosos espacialmente heterogéneos, con mayores abundancias al este del frente del GSJ (Orensanz *et al.*, 2007; Amoroso *et al.*, 2011b; Soria *et al.*, 2016). En este sentido resulta interesante estudiar si los períodos de sobreexplotación y disminuciones de los niveles poblacionales afectan la estructura, diversidad y conectividad genética de la vieira tehuelche.

## **1.2 Objetivos**

El objetivo general es estudiar los patrones de estructura genética de la vieira tehuelche a distintas escalas espaciales y temporales, para aportar información que permita comprender si la variabilidad espacial en el reclutamiento de la vieira tiene un correlato con patrones de estructuración a nivel genético. Se pretende comprender si las características de la oceanografía costera local y la historia pesquera son capaces de moldear el flujo genético entre subpoblaciones y determinar la diversidad genética, diferenciación poblacional y cuellos de botella demográficos. Para ello, se plantearon los siguientes objetivos específicos:

- Evaluar la diversidad genética de la vieira tehuelche en la región sudoccidental del Océano Atlántico.

- Estudiar las variaciones históricas del tamaño poblacional en relación a los antecedentes geológicos de la plataforma continental Argentina.
- Evaluar los posibles impactos de la historia pesquera sobre la diversidad genética de la vieira tehuelche.
- Evaluar el tipo de estructura genética en relación a los frentes oceanográficos de la región.

### 1.3 Métodos

#### 1.3.1 Colecta de muestras de vieira tehuelche y amplificación de los microsatélites

La muestra consistió en 231 individuos provenientes de siete localidades: Miramar (MIR), Las Conchillas (LCO), Punta San Román (PSR), Fracasso (FRA), La Tapera (LTA), Puerto Madryn (PMA) y Playa Elola (PEL) (Tabla 1.1, Figura 1.1). Dichas muestras incluyeron representantes de los dos morfotipos principales, *tehuelchus* (MIR, LAC, PSR, FRA y LTA) y *madrynensis* (PMA y PEL), mientras que *felipponei* no pudo ser analizado dado que solo unos pocos individuos fueron detectados en algunos sitios. De cada vieira, se tomó una muestra de tejido del musculo aductor, que fue conservada en etanol 96%. Posteriormente se extrajo el ADN nuclear utilizando un kit comercial *DNAeasy Blood and Tissue kit (QIAGEN®)* siguiendo el protocolo del fabricante. La calidad del ADN extraído fue verificada mediante electroforesis en gel de agarosa al 1.5%. La electroforesis (100V por 35 minutos) fue realizada utilizando 5 µl de ADN, 1 µl de RedGel 1.5X y 1 µl de marcador de alto peso molecular.

A partir de los marcadores microsatélite especie-específicos disponibles para la vieira tehuelche (Domínguez Contreras *et al.*, 2017) se seleccionaron 12 para utilizar en este trabajo. Para dar confiabilidad a los resultados se priorizaron aquellos loci que en su evaluación inicial resultaron en Equilibrio de Hardy-Weinberg (EHW) y con una baja prevalencia de alelos nulos. Los marcadores seleccionados fueron: AETE22, AETE35, AETE39 (trinucleótidos); y AETE03, AETE06, AETE11, AETE28, AETE34, AETE38, AETE40, AETE53, AETE58 (dinucleótidos).

**Tabla 1.1** Sitios de muestreo. Se indica el código para las localidades, el morfotipo, el estado de la actividad pesquera y el método de pesca entre paréntesis (RF, red de fondo; RA, rastra

artesanal; BN, buceo con *narguile*), coordenadas geográficas, el tamaño de la muestra y el año de colecta.

Sitio	Código	Morfotipo	Estado pesquero	Latitud	Longitud	N	Año
Miramar	MIR	<i>tehuelchus</i>	Único pulso (RF)	38°28'S	57°40'W	40	2004
Las Conchillas	LCO	<i>tehuelchus</i>	Reactivada (RA/BN)	40°53'S	64°45'W	32	2017
P. San Román	PSR	<i>tehuelchus</i>	Regular (BN)	42°15'S	64°13'W	32	2012
Fracasso	FRA	<i>tehuelchus</i>	Regular (BN)	42°24'S	64°08'W	36	2012
La Tapera	LTA	<i>tehuelchus</i>	Regular (BN)	42°18'S	64°32'W	28	2012
Pto. Madryn	PMA	<i>madrynsis</i>	Ausente	42°46'S	65°00'W	28	2017
Playa Elola	PEL	<i>madrynsis</i>	Ausente	44°53'S	65°38'W	35	2016

Los loci seleccionados fueron amplificados mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR, de sus siglas en inglés), siguiendo las especificaciones de Domínguez Contreras *et al.* (2017). Las reacciones se hicieron utilizando un volumen final de 15 µl, 20-40 ng de ADN, solución amortiguadora 1X (PCR buffer), 0.2 mM de cada dNTP, 1.5 mM de MgCl<sub>2</sub>, 0.5 U *Taq* DNA polimerasa (*Apex, Bioresarch Products*) y 0.02 µM de cada primer (extremos M13 en el iniciador). Se utilizó un protocolo de PCR punto final formado por un ciclo de cinco minutos a 94°C; 15 ciclos en los que cada uno consistió de 30 segundos a 94°C, 30 segundos a 65-50°C (disminuyendo 1°C por cada ciclo) y 30 segundos a 72°C; seguido de 40 ciclos en los que cada uno consistió de 30 segundos a 94°C, 30 segundos a 55°C y 30 segundos 72°C; finalmente un ciclo de extensión final de cinco minutos a 72°C.

El tamaño de los fragmentos se obtuvo mediante el análisis de los productos de PCR por electroforesis capilar en un equipo ABI3730XL DNA Analyzer (*Applied Biosystems*®), utilizando un estándar de tamaños Genescan 500 LIZ. El genotipado fue realizado en el software GENEMAKER v2.4.0 (*SoftGenetics LLC*) y la asignación de tamaños de fragmentos en alelos específicos en FLEXIBIN (Amos *et al.*, 2007). Posteriormente, se descartaron tres marcadores; dos de ellos debido a error de amplificación en algunas localidades en particular (AETE03 y AETE40) y un tercero debido a una combinación de grandes desviaciones del EHW y altas frecuencias de alelos nulos (AETE28). Por consiguiente, los análisis fueron realizados sobre 9 loci.

### 1.3.2 Análisis estadísticos

#### 1.3.2.1 Diversidad Genética

Se evaluó el error de genotipificación usando dos réplicas en 30 individuos (~10% de las muestras) según Pompanon *et al.* (2005). Asimismo, se evaluó el desequilibrio de ligamiento y las desviaciones del EHW en cada locus y en cada sitio utilizando Genepop v.4.0.10 (Rousset, 2008) y la frecuencia de alelos nulos en FreeNA (Chapuis y Estoup, 2007). La significancia de cada análisis fue ajustada según la tasa de falsos descubrimientos (FDR, de sus siglas en inglés *false discovery rate*) (Benjamini y Hochberg, 1995).

Los índices de diversidad genética fueron estimados por sitio y por locus. Se estimó el número de alelos por locus ( $N_a$ ), el número de alelos efectivos por locus ( $N_{ae}$ ), la frecuencia de alelos privados por locus ( $P_a$ ), la heterocigosidad observada ( $H_o$ ) y esperada ( $H_e$ ) y el índice  $F_{IS}$  de Wright (Weir y Cockerham, 1984). Dichos análisis fueron realizados utilizando GenAlEx v.6.501 (Peakall y Smouse, 2012).

#### 1.3.2.2 Demografía histórica y reciente

La demografía histórica, a una escala temporal de cientos a miles de generaciones, fue caracterizada utilizando el método de coalescencia que se implementa en MIGRAINE v0.5. Se utilizó el modelo *OnePopVarSize* (Leblois *et al.*, 2014) para estimar parámetros de tamaño de población actual y ancestral escalados por la tasa de mutación ( $\vartheta = 2N_e\mu$  y  $\vartheta_{anc} = 2N_{e-anc}\mu$ , respectivamente; donde  $N_e$  y  $N_{e-anc}$  son los tamaños efectivos poblacionales actuales y ancestrales respectivamente y  $\mu$  es la tasa de mutación) y el parámetro  $D$  ( $D = T/2N_e$ ) que se utilizó para estimar el tiempo  $T$  en número de generaciones transcurrido desde el comienzo del cambio de tamaño poblacional. El parámetro compuesto  $N_{razón} = \vartheta/\vartheta_{anc}$  se utilizó para estimar la magnitud del cambio de tamaño efectivo poblacional. Se consideran cambios significativos del tamaño efectivo poblacional cuando el IC 95% para  $N_{razón}$  excluye el valor de 1, con evidencias de expansión poblacional si  $N_{razón} > 1$  (Leblois *et al.*, 2014). Para la estimación puntual y el IC 95% de cada parámetro se usó el algoritmo de verosimilitud PAC, con 2000 puntos estimados, 20000 árboles por punto y 5 réplicas. Los valores de  $D$  fueron convertidos a tiempo en años desde el inicio de la expansión poblacional a

partir de los valores de  $N_e$  en cada sitio, una tasa general de mutación para microsatélites de  $\mu=0.0005$  mutaciones por locus por generación (Estoup y Angers, 1998) y un tiempo generacional de 2 años.

Por otro lado, se evaluó la existencia de cuellos de botella genéticos a una escala reciente (decenas de generaciones), los cuales resultan de una reducción del tamaño efectivo poblacional. Para ello se utilizaron dos aproximaciones estadísticas distintas. Primero se usó la razón  $M = k/r$  para evaluar la reducción en el número de alelos ( $k$ ) con respecto al rango de tamaños de los alelos ( $r$ ) que se espera durante una reducción reciente en el tamaño efectivo poblacional (Garza y Williamson, 2001). Se considera que existen evidencias de cuellos de botella genéticos cuando el parámetro  $M$  es menor que un valor crítico  $M_c$ . Los valores de  $M$  y  $M_c$  fueron estimados utilizando los programas M-PVAL y CriticalM, respectivamente (Garza y Williamson, 2001). Se utilizó un modelo de mutación de dos fases (TPM, de sus siglas en inglés *Two Phase Model*; Di Rienzo *et al.*, 1994), con una tasa de mutaciones  $\mu=0.0005$ , frecuencia de mutaciones de un paso del 90% y un tamaño de mutaciones distintas a un paso de 3.5 (Garza y Williamson, 2001). Se testearon tres valores de tamaño efectivo poblacional previo a los cuellos de botella: 500, 1000 y 5000.

Por otro lado, se evaluó el exceso de heterocigosidad que resulta de los cuellos de botella genéticos (Cornuet y Luikart, 1996) usando el programa BOTTLENECK v1.2.02 (Piry *et al.*, 1999). Se utilizó el modelo TPM y varianza entre múltiples pasos de 12. La significancia se evaluó utilizando el estadístico de Wilcoxon ( $10^4$  iteraciones), recomendado para microsatélites (Piry *et al.*, 1999).

### 1.3.2.3 Diferenciación genética y estructura poblacional

La diferenciación genética entre localidades se cuantificó utilizando el índice de fijación  $F_{ST}$  (Weir y Cockerham, 1984), el valor de significancia fue ajustado mediante el procedimiento FDR. Con la finalidad de visualizar las distancias genéticas entre localidades, se utilizó un análisis de escalamiento multidimensional clásico basado en las distancias de  $F_{ST}$  usando el paquete *stats* de R.

El modelo de aislamiento por distancia (relación significativa entre distancias genéticas y distancias geográficas), fue evaluado mediante una prueba de Mantel

(9999 permutaciones) en GenAEx v.6.501. La distancia geográfica, obtenida de Google Earth, fue definida como la mínima distancia por el mar entre localidades. La distancia genética, por su parte, fue linearizada como  $F_{ST}/(1-F_{ST})$  (Rousset, 1997). Dado que se encontraron patrones de diferenciación genética (ver Resultados, sección 1.4.3), este análisis también fue realizado incluyendo solo las localidades del morfotipo *tehuelchus*.

Para definir el número de grupos genéticos se realizó un análisis de agrupación en el programa STRUCTURE v.2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000). En este método se estima el coeficiente de membresía de cada individuo a distintos grupos entre  $K$  grupos (se analizaron posibles valores de  $K$  entre uno y ocho). Se asumió un modelo de mezcla y frecuencias alélicas correlacionadas. Para cada valor de  $K$  se utilizaron cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) de  $10^6$  pasos (30% descartado durante la etapa de precalentamiento o *burn-in*); para cada valor de  $K$  se realizaron 10 réplicas. El procedimiento se replicó utilizando el modelo LOCPRIOR que incorpora información respecto al sitio de colecta (Hubisz *et al.*, 2009). El modelo LOCPRIOR es útil para detectar diferenciación genética sutil; esto se hace sin incorporar un sesgo que detecte estructura genética cuando la misma no está presente (Hubisz *et al.*, 2009). Para detectar el número de grupos genéticos más probable de entre los ocho valores de  $K$  que fueron puestos a prueba se utilizó el método de Evanno (Evanno *et al.*, 2005) implementado en STRUCTURE HARVESTER (Earl y vonHoldt, 2012). Las 10 réplicas del valor óptimo de  $K$  fueron alineadas en el programa CLUMMP v.1.1.2 (Jakobsson y Rosenberg, 2007) y finalmente, los resultados fueron graficados utilizando DISTRUCT v.1.1 (Rosenberg, 2004).

Se realizó un Análisis de la Varianza Molecular (AMOVA) en Arlequin v.3.5.1.2 (Excoffier y Lischer, 2010) con la finalidad de evaluar la distribución de la varianza genética entre grupos definidos *a priori*, entre localidades dentro de los grupos y dentro de las localidades. Se pusieron a prueba dos escenarios. Primero, el *Global*, en el que cada sitio representó un grupo individual. Luego por *Morfotipo*, en el que los sitios fueron agrupados según su morfotipo: *tehuelchus* (MIR, LAC, PSR, FRA y LTA) y *madrynensis* (PMA y PEL).

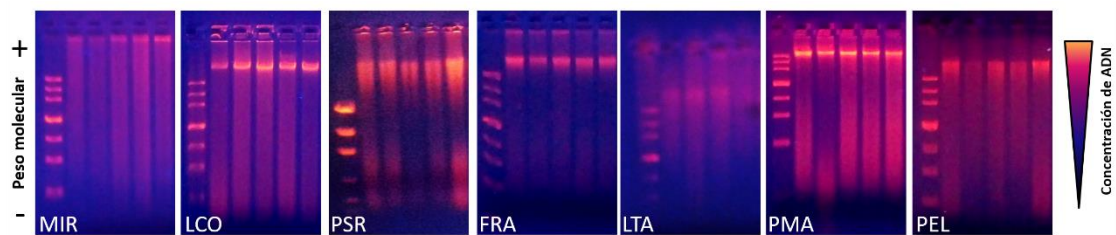
Se evaluaron las discontinuidades genéticas (barreras) a escala especial utilizando el programa BARRIER version2.2 (Manni *et al.*, 2004). En ese método, se genera una red de las conexiones de las coordenadas geográficas de cada sitio utilizando la triangulación de Delaunay. Luego, las regiones con las mayores discontinuidades genéticas ( $F_{ST}$  de cada locus) entre pares de localidades se identifican utilizando el algoritmo de máxima distancia de Monmonier. Este análisis puede ser configurado para poner a prueba distintos números de barreras; solo se consideraron las que estuvieran soportadas por al menos un 50% de los loci.

Finalmente, se evaluó la presencia y direccionalidad del flujo genético utilizando el método de coalescencia implementado en MIGRATE-N (Beerli y Palczewski, 2010). Se estudió el flujo genético entre dos grupos conformados por cada morfotipo. Se compararon cinco modelos: 1) modelo de panmítico (reproducción al azar entre los organismos de distintos sitios), con todos los sitios perteneciendo a una sola población; 2) modelo de migración bidireccional, con flujo genético en ambas direcciones; 3) modelo de migración unidireccional hacia el sur, solo con migración desde el morfotipo *tehuelchus* hacia *madrynensis*; 4) modelo de migración unidireccional hacia el norte, solo con migración desde el morfotipo *madrynensis* hacia *tehuelchus*; y 5) modelo sin migración, con dos grupos completamente aislados. Se realizaron tres corridas independientes de cada modelo para verificar la consistencia de las estimaciones. Las mismas fueron realizadas bajo una aproximación de Inferencia Bayesiana, una cadena de 500000 pasos (25% descartados en el precalentamiento o *burn-in*) y distribuciones *a priori* uniformes. Para mejorar las estimaciones se utilizó un esquema de calentamiento estático de cuatro cadenas. El modelo con más soporte estuvo dado por el mayor valor del factor de Bayes, según la aproximación de Bezier (Beerli y Palczewski, 2010).

#### **1.4 Resultados**

Las extracciones de ADN mostraron en general buena calidad, con ADN de alto peso molecular y cierto grado de degradación (Figura 1.2). Las muestras de MIR, colectadas en 2004 y conservadas por cerca de 13 años fueron las más degradadas y no mostraron ADN de alto peso molecular (Figura 1.2). Sin embargo, las reacciones

PCR pudieron realizarse satisfactoriamente dado el bajo peso molecular de los microsatélites, menor a los 350 pb.



**Figura 1.2** Calidad de la extracción de ADN. Electroforesis en gel de agarosa (1.5%) de cinco muestras representativas de cada localidad. En cada imagen se muestra la referencia del marcador de alto peso molecular. El sentido de la corrida es vertical, hacia abajo, en la que los pesos moleculares elevados se visualizan en la porción superior de la corrida, mientras que el ADN más degradado se visualiza en la porción inferior. La mayor concentración de ADN se asocia con brillo más intenso.

Los 231 ejemplares que fueron procesados para los 9 loci mostraron un valor medio de datos faltantes de 2.06% (individuo/locus con falla de amplificación). El error de genotipificación promedio fue 1.05% por locus y 1.89% por genotipo. No existieron evidencias de desequilibrio de ligamiento en ninguno de los pares de loci evaluados, ya sea considerando las estimaciones dentro de cada localidad o todas las localidades en conjunto. De las 63 pruebas del EHW (por locus en cada localidad), solo seis presentaron desviaciones significativas luego de ajustar el nivel de significancia por el procedimiento FDR ( $p_{crit}=0.0047$ ): AETE11 en PSR, PMA y PEL; AETE06 en FRA y PEL; y AETE34 en LTA (Tabla 1.2). La frecuencia de alelos nulos ( $F_n$ ) fue despreciable en 45 comparaciones ( $F_n < 0.05$ ), moderada en 17 ( $0.05 \leq F_n < 0.2$ ) y alta en uno ( $F_n \geq 0.2$ ), según el criterio de Chapuis y Estoup (2007) (Tabla 1.2).

**Tabla 1.2** Índices de diversidad genética por locus y por localidad. Tamaño de muestra ( $N$ ), número de alelos ( $Na$ ), número de alelos efectivos ( $Nae$ ), número de alelos privados ( $Pa$ ), heterocigosidad observada ( $Ho$ ) y esperada ( $He$ ), coeficiente  $F_{IS}$  de Wright, frecuencia de alelos nulos ( $Fn$ ) valor de  $p$  asociado a la prueba de EHW. Códigos de localidades: Miramar (MIR), Las Conchillas (LCO), Punta San Román (PSR), Fracasso (FRA), La Tapera (LTA), Puerto Madryn (PMA) y Playa Elola (PEL).

Localidad	Locus	$N$	$Na$	$Nae$	$Pa$	$Ho$	$He$	$F_{IS}$	$Fn$	EHW
MIR	Aete58	38	3	2.06	0	0.45	0.51	0.13	0.03	0.614
	Aete38	40	5	2.15	0	0.60	0.53	-0.12	0.00	0.850
	Aete06	39	16	8.18	0	0.82	0.88	0.07	0.05	0.029*
	Aete53	40	7	2.02	0	0.38	0.50	0.26	0.10	0.097
	Aete22	37	11	6.90	0	0.86	0.86	-0.01	0.01	0.716
	Aete34	32	18	11.51	2	0.78	0.91	0.14	0.06	0.212
	Aete11	40	15	10.36	1	0.75	0.90	0.17	0.08	0.048*
	Aete35	40	17	8.10	0	0.83	0.88	0.06	0.02	0.248
	Aete39	40	24	15.61	1	0.90	0.94	0.04	0.02	0.049*
LCO	Aete58	32	6	3.32	1	0.59	0.70	0.15	0.06	0.147
	Aete38	32	5	2.48	0	0.69	0.60	-0.15	0.00	0.131
	Aete06	32	16	11.70	0	0.91	0.91	0.01	0.00	0.107
	Aete53	32	6	1.57	1	0.34	0.36	0.06	0.00	0.401
	Aete22	31	10	7.91	1	0.81	0.87	0.08	0.04	0.299
	Aete34	32	18	11.25	2	0.81	0.91	0.11	0.05	0.061
	Aete11	32	16	6.94	0	0.75	0.86	0.12	0.07	0.008*
	Aete35	32	18	6.08	2	0.81	0.84	0.03	0.04	0.733
	Aete39	32	19	13.13	0	0.91	0.92	0.02	0.00	0.646
PSR	Aete58	32	4	2.65	0	0.59	0.62	0.05	0.00	0.658
	Aete38	32	4	2.83	0	0.81	0.65	-0.26	0.00	0.034*
	Aete06	32	15	10.09	1	0.91	0.90	-0.01	0.01	0.181
	Aete53	32	6	1.72	0	0.38	0.42	0.10	0.00	0.062
	Aete22	31	9	6.52	0	0.77	0.85	0.09	0.04	0.051
	Aete34	29	14	8.81	0	0.79	0.89	0.11	0.03	0.171
	Aete11	30	15	9.14	0	0.73	0.89	0.18	0.08	0.000**
	Aete35	29	16	6.25	1	0.62	0.84	0.26	0.13	0.029*
	Aete39	31	18	14.56	0	0.84	0.93	0.10	0.06	0.039*
FRA	Aete58	36	5	3.01	1	0.69	0.67	-0.04	0.00	0.223
	Aete38	35	4	2.05	0	0.63	0.51	-0.23	0.00	0.405
	Aete06	36	19	11.84	1	0.86	0.92	0.06	0.03	0.000**
	Aete53	36	8	2.14	1	0.42	0.53	0.22	0.08	0.025*
	Aete22	36	14	7.74	0	0.94	0.87	-0.08	0.00	0.174
	Aete34	35	18	11.72	0	0.89	0.91	0.03	0.00	0.095
	Aete11	36	17	11.03	1	0.81	0.91	0.11	0.07	0.166
	Aete35	36	18	6.61	2	0.81	0.85	0.05	0.03	0.465
	Aete39	35	22	11.84	0	0.89	0.92	0.03	0.00	0.302
LTA	Aete58	23	6	3.59	1	0.74	0.72	-0.02	0.00	0.724
	Aete38	28	4	2.22	1	0.64	0.55	-0.17	0.00	0.307
	Aete06	27	15	8.24	1	0.89	0.88	-0.01	0.00	0.016*
	Aete53	28	5	2.10	0	0.46	0.52	0.11	0.08	0.093
	Aete22	28	11	7.16	0	0.68	0.86	0.21	0.10	0.040*
	Aete34	23	14	8.60	1	0.35	0.88	0.61	0.28	0.000**
	Aete11	28	14	9.50	1	0.82	0.89	0.08	0.04	0.119
	Aete35	28	13	4.64	0	0.79	0.78	0.00	0.02	0.181
	Aete39	28	19	11.70	0	1.00	0.91	-0.09	0.00	0.933

**Tabla 1.2** Continuación.

Localidad	Locus	<i>N</i>	<i>Na</i>	<i>Nae</i>	<i>Pa</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>F<sub>IS</sub></i>	<i>Fn</i>	<i>EHW</i>
<b>PMA</b>	Aete58	26	6	3.19	0	0.65	0.69	0.05	0.00	0.683
	Aete38	28	4	2.30	0	0.46	0.57	0.18	0.05	0.473
	Aete06	28	17	10.59	0	0.82	0.91	0.09	0.05	0.459
	Aete53	28	5	1.97	0	0.54	0.49	-0.09	0.00	0.770
	Aete22	28	11	7.65	1	0.93	0.87	-0.07	0.00	0.993
	Aete34	28	13	9.33	0	0.82	0.89	0.08	0.04	0.013*
	Aete11	28	12	5.56	0	0.64	0.82	0.22	0.10	0.003**
	Aete35	28	12	6.13	0	0.86	0.84	-0.02	0.00	0.622
	Aete39	28	21	15.84	1	0.89	0.94	0.05	0.03	0.296
<b>PEL</b>	Aete58	35	6	3.46	0	0.63	0.71	0.12	0.04	0.335
	Aete38	35	3	2.11	0	0.60	0.53	-0.14	0.00	0.336
	Aete06	35	14	9.04	0	0.66	0.89	0.26	0.12	0.002**
	Aete53	34	5	1.62	0	0.35	0.38	0.08	0.03	0.740
	Aete22	34	12	7.34	0	0.82	0.86	0.05	0.01	0.183
	Aete34	34	14	8.32	0	0.76	0.88	0.13	0.04	0.024*
	Aete11	34	10	6.55	0	0.62	0.85	0.27	0.12	0.000**
	Aete35	35	15	6.57	0	0.80	0.85	0.06	0.02	0.008*
	Aete39	35	22	15.31	1	0.89	0.93	0.05	0.03	0.007*

\*Valores significativos a un  $\alpha=0.05$ . \*\*Valores significativos luego de la corrección del valor de significancia según el procedimiento FDR ( $\alpha=0.0047$ ).

#### 1.4.1 Diversidad genética

Las estimaciones de diversidad genética mostraron que todos los loci fueron polimórficos, con valores promedio de 11.22 a 13.89 alelos por locus y 6.42 a 7.43 alelos efectivos por locus (Tabla 1.3). Con respecto a los alelos privados, los análisis presentaron valores medios de 0.11 a 0.78 alelos privados por locus. Los niveles de heterocigosidad variaron muy poco entre las localidades, con valores de heterocigosidad observada promedio de 0.68 a 0.77 y heterocigosidad esperada promedio de 0.76 a 0.79. Por su parte, los valores del índice *F<sub>IS</sub>* de Wright se encontraron entre 0.02 y 0.10. Los índices de diversidad genética se encuentran desglosados por locus y localidad en la Tabla 1.2.

**Tabla 1.3** Diversidad genética promedio por sitio. Se muestra la media aritmética entre los 9 loci dentro de cada localidad de los índices de diversidad genética. Tamaño de muestra ( $N$ ), número de alelos ( $Na$ ), número de alelos efectivos ( $Nae$ ), número de alelos privados ( $Pa$ ), heterocigosidad observada ( $Ho$ ) y esperada ( $He$ ), coeficiente  $F_{IS}$  de Wright ( $F_{IS}$ ), frecuencia de alelos nulos ( $Fn$ ). Códigos de localidades: Miramar (MIR), Las Conchillas (LCO), Punta San Román (PSR), Fracasso (FRA), La Tapera (LTA), Puerto Madryn (PMA) y Playa Elola (PEL).

Localidad	$N$	$Na$	$Nae$	$Pa$	$Ho$	$He$	$F_{IS}$	$Fn$
MIR	38.44	12.89	7.43	0.44	0.71	0.77	0.08	0.04
LCO	31.89	12.67	7.15	0.78	0.74	0.77	0.05	0.03
PSR	30.89	11.22	6.95	0.22	0.72	0.78	0.07	0.04
FRA	35.67	13.89	7.55	0.67	0.77	0.79	0.02	0.02
LTA	26.78	11.22	6.42	0.56	0.71	0.78	0.08	0.06
PMA	27.78	11.22	6.95	0.22	0.74	0.78	0.05	0.03
PEL	34.56	11.22	6.7	0.11	0.68	0.76	0.1	0.05

#### 1.4.2 Demografía histórica y reciente

El análisis de la demografía histórica mostró que los tamaños efectivos poblacionales actuales son significativamente mayores que los ancestrales. Las estimaciones puntuales de los valores de  $\vartheta$  estuvieron en el rango de 18.22 a 36.56, mientras que los valores ancestrales  $\vartheta_{anc}$  oscilaron de 0.08 a 3.27 (Tabla 1.4). El parámetro compuesto  $N_{razon}=\vartheta/\vartheta_{anc}$  varió de 8.63 a 238.70, cuyo intervalo de confianza del 95% excluyó al valor de 1. Esos resultados indicaron una expansión poblacional histórica en todas las localidades estudiadas. Las estimaciones de  $D$  variaron de 0.11 a 0.24, los cuales representan alrededor de 3000-6000 años desde el inicio de las expansiones para MIR, LCO, PSR, FRA, PMA y PEL; 18000 años para LTA (Tabla 1.4).

Los valores de la razón  $M$  mostraron valores entre 0.77 y 0.93. Esos valores indicaron la inexistencia de cuellos de botella genéticos recientes en los sitios estudiados dado que en ningún caso fueron inferiores a los valores críticos (Tabla 1.4). Asimismo, en el análisis realizado en el programa BOTTLENECK no se detectó el exceso de heterocigosidad significativo, esperado luego de la ocurrencia un cuello de botella genético (prueba de Wilcoxon, Tabla 1.4).

**Tabla 1.4** Demografía histórica y reciente en cada sitio. Valores de los parámetros estimados en MIGRAINE: parámetro de tamaño poblacional actual ( $\vartheta$ ) y ancestral ( $\vartheta_{anc}$ ), razón  $N_{razón} = \vartheta/\vartheta_{anc}$ , parámetro  $D$ , intervalos de confianza para cada parámetro (IC) y el valor de tiempo transformado a miles de años. Promedio de la razón  $M$  y el valor crítico para tres valores de tamaño efectivo poblacional ancestral ( $M_{C-500}$ ,  $M_{C-1000}$  y  $M_{C-5000}$ ). Valor de  $p$  asociado a la prueba de Wilcoxon ( $p-W_{TPM}$ ) del análisis BOTTLENECK. Códigos de localidades: Miramar (MIR), Las Conchillas (LCO), Punta San Román (PSR), Fracasso (FRA), La Tapera (LTA), Puerto Madryn (PMA) y Playa Elola (PEL).

	MIR	LCO	PSR	FRA	LTA	PMA	PEL
<b>Migraine</b>							
$\vartheta$	36.56	28.22	22.1	71.53	19.11	18.55	18.22
IC ( $\vartheta$ )	(17.37-78.57)	(13.73-84.02)	(11.59-54.56)	(24.58-96.93)	(11.05-69.86)	(10.23-76)	(10.43-33.19)
$\vartheta_{anc}$	2.99	3.27	2.157	3.409	0.08	2.79	1.958
IC ( $\vartheta_{anc}$ )	(0.001-6.40)	(0.001-8.24)	(0.001-6.91)	(0.001-6.81)	(0.011-6.66)	(NA-7.641)	(NA-5.951)
$N_{razón}$	12.22	8.63	10.25	20.98	238.7	6.649	9.306
IC ( $N$ )	(4.16-44495)	(2.29-31536)	(2.22-35458)	(5.583-50999)	(2.50-3499)	(2.015-26726)	(2.443-25199)
$D$	0.027	0.041	0.066	0.0115	0.245	0.0722	0.0789
IC ( $D$ )	(NA-0.09)	(0.005-1.44)	(0.01-1.55)	(0.0102-0.33)	(0.01-1.52)	(0.00321-2.485)	(0.00813-1.658)
Miles de años	3.9	4.6	5.8	3.3	18.7	5.4	5.8
<b>M-PVAL</b>							
$M$	0.894	0.819	0.826	0.847	0.772	0.814	0.929
$M_{C-500}$	0.770	0.771	0.771	0.769	0.768	0.770	0.772
$M_{C-1000}$	0.737	0.735	0.733	0.736	0.733	0.735	0.738
$M_{C-5000}$	0.685	0.675	0.675	0.684	0.665	0.667	0.680
<b>Bottleneck</b>							
$p-W_{TPM}$	0.79	0.79	0.29	0.85	0.90	0.79	0.29

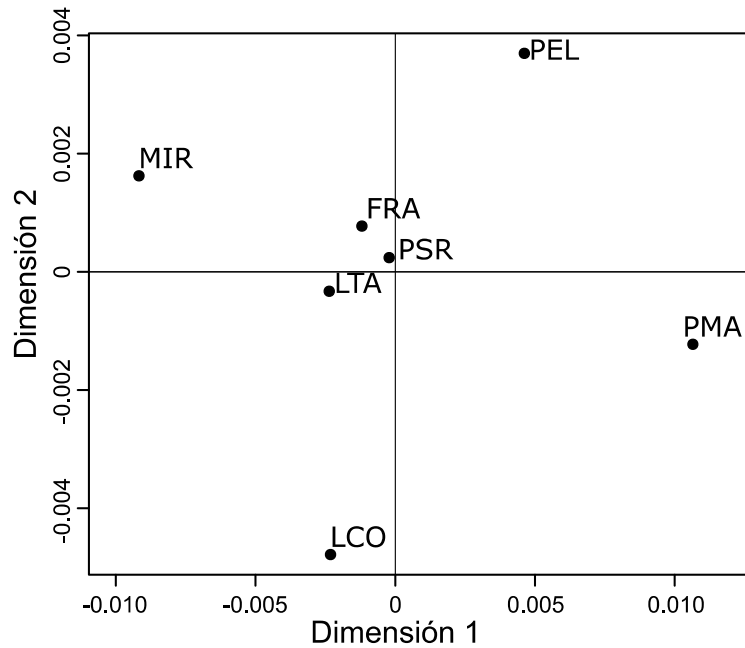
### 1.4.3 Diferenciación genética y estructura poblacional

La diferenciación genética entre localidades fue baja, con índice de fijación  $F_{ST}$  que varió entre -0.001 a 0.020 (media = 0.004) (Tabla 1.5). Los mayores valores de  $F_{ST}$  fueron encontrados entre las localidades del morfotipo *madrynsis* con respecto al morfotipo *tehuelchus*. El gráfico del escalamiento multidimensional de las distancias genéticas indicó mayores distancias sobre el eje 1 entre PEL y PMA comparado con las localidades restantes (Figura 1.3). Asimismo, ese mismo eje diferenció a MIR en su extremo más negativo. Por otro lado, el eje 2 mostró diferencias entre LCO y las muestras del GSJ (PSR, FRA y LTA). La prueba de Mantel de aislamiento por distancia reveló que no existe una asociación significativa entre distancias genéticas y geográficas tanto considerando todas las localidades ( $R_{XY}=0.490$ ,  $R^2=0.240$ ,  $p=0.052$ ), como tampoco cuando se realizó únicamente entre los sitios del morfotipo *tehuelchus* ( $R_{XY}=0.461$ ,  $R^2=0.213$ ,  $p=0.063$ ).

**Tabla 1.5** Valores de  $F_{ST}$ . Se indican las comparaciones entre pares de localidades (debajo de la diagonal) y el nivel de significancia (arriba de la diagonal). Los valores negativos de diferenciación son interpretados como cero. Códigos de localidades: Miramar (MIR), Las Conchillas (LCO), Punta San Román (PSR), Fracasso (FRA), La Tapera (LTA), Puerto Madryn (PMA) y Playa Elola (PEL).

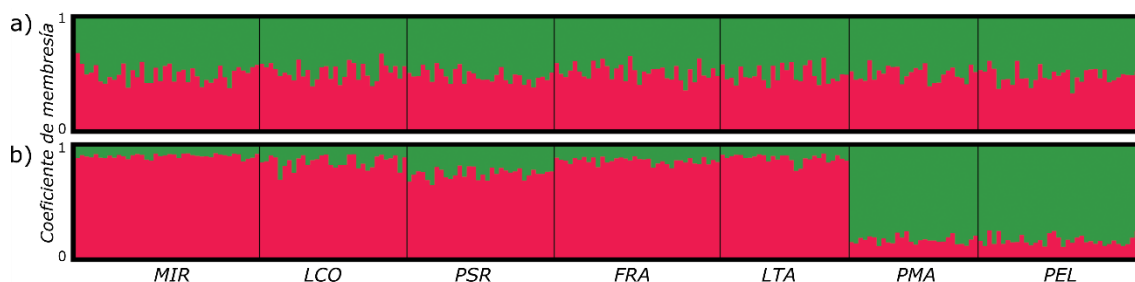
Localidad	MIR	LCO	PSR	FRA	LTA	PMA	PEL
MIR	-	0.0347*	0.2527	0.1543	0.0163**	0.0000**	0.0000**
LCO	<b>0.006</b>	-	0.0986	0.0296*	0.1500	0.0005**	0.0000**
PSR	0.002	-0.002	-	0.5136	0.0335*	0.0091**	0.0003**
FRA	-0.001	<b>0.005</b>	-0.001	-	0.0834	0.0255**	0.0038**
LTA	<u>0.009</u>	-0.002	<b>0.002</b>	0.001	-	0.0001**	0.0001**
PMA	<u>0.020</u>	<u>0.011</u>	<u>0.007</u>	<u>0.009</u>	<u>0.014</u>	-	0.3596
PEL	<u>0.012</u>	<u>0.011</u>	<u>0.003</u>	<u>0.006</u>	<u>0.006</u>	0.000	-

\*Comparaciones significativas al  $\alpha=0.05$  ( $F_{ST}$  en negrita). \*\*Comparaciones significativas luego de la corrección FDR ( $p_{crit}=0.0262$ ) ( $F_{ST}$  subrayado).



**Figura 1.3** Análisis de escalamiento multidimensional. Se evidencian los principales patrones de distancia genética entre las localidades. Se indican las primeras dos dimensiones del análisis. Códigos de localidades: Miramar (MIR), Las Conchillas (LCO), Punta San Román (PSR), Fracasso (FRA), La Tapera (LTA), Puerto Madryn (PMA) y Playa Elola (PEL).

El análisis en STRUCTURE realizado con el modelo general distinguió dos grupos genéticos (máximo  $\Delta K=5.41$ ,  $K=2$ ). El coeficiente de membresía de cada grupo genético presenta valores entre 0.48 a 0.52 para todas las localidades indicando que ambos clúster estuvieron igualmente distribuidos en ambas localidades (Figura 1.4a). Cuando se incluyó información referente al sitio de muestreo (modelo LOCPRIOR), el análisis también mostró dos grupos genéticos (máximo  $\Delta K=50.23$ ,  $K=2$ ), pero cada uno se asoció con distintas localidades indicando la existencia de diferenciación genética sutil (Figura 1.4b). En este caso, el primer clúster se asoció con las localidades del morfotipo *tehuelchus* (MIR, LCO, PSR, FRA y LTA), mientras que el segundo estuvo formado por las localidades restantes del morfotipo *madrynensis* (PMA y PEL) (Figura 1.4b). Los coeficientes de membresía usando el modelo LOCPRIOR fue de 0.74 a 0.90 para el primer clúster (MIR, LCO, PSR, FRA y LTA) y 0.87 a 0.88 para el segundo (PMA y PEL).



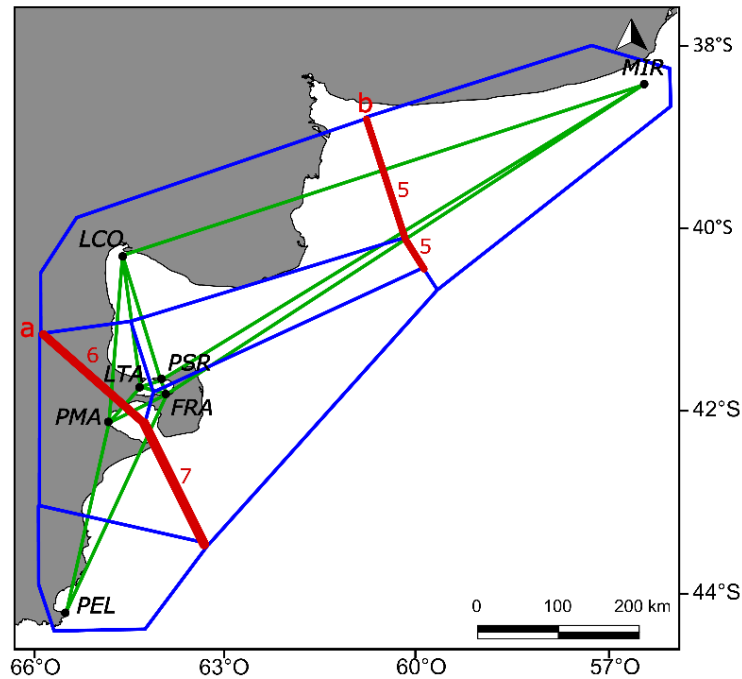
**Figura 1.4** Agrupamiento genético obtenido de STRUCTURE. a) Representación gráfica del análisis de asignación para un valor de  $K=2$  usando el modelo general y b) usando el modelo LOCPRIOR. Las barras verticales representan cada individuo y cada color representa el coeficiente de membresía de cada grupo genético en cada individuo. Códigos de localidades: Miramar (MIR), Las Conchillas (LCO), Punta San Román (PSR), Fracasso (FRA), La Tapera (LTA), Puerto Madryn (PMA) y Playa Elola (PEL).

El Análisis de la Varianza Molecular (AMOVA) mostró una baja diferenciación genética, con menos del 1% de la varianza entre los grupos predefinidos *a priori*, considerando tanto el análisis “global” como entre “Morfortipos”. Dicho análisis, indicó que el escenario que maximizó la varianza entre grupos mientras minimizaba la varianza dentro de los grupos fue en el agrupamiento por *Morfotipo* (*tehuelchus-madrynensis*). En este análisis se vio que la mayor parte de la varianza genética (98.86%) se encontró dentro de cada uno de los morfotipos, mientras que el 0.84% de la varianza total explicada entre los morfotipos ( $p=0.0004$ , Tabla 1.6)

**Tabla 1.6** Análisis de la Varianza Molecular, AMOVA. Se indican los resultados para los dos escenarios de agrupamiento *a priori*: *Global*, con cada localidad como un grupo independiente; y *Morfotipo* con las localidades agrupadas según su morfotipo. Asimismo, se indica la fuente de variación, la suma de cuadrados (SSQ), Varianza (Var), el porcentaje de la varianza explicada (%Var), el estadístico F (F) y el valor de p asociado (p).

Grupo	Fuente de variación	SSQ	Var	%Var	F	p
<b>Global</b>	Entre localidades	30.767	0.025	0.69	FST=0.007	0.0000
	Dentro de las localidades	1572.428	3.545	99.31	-	-
<b>Morfotipo</b>	Entre grupos	9.691	0.030	0.84	FCT=0.008	0.0004
	Entre localidades dentro del grupo	21.076	0.011	0.29	FSC=0.003	0.0208
	Dentro de las localidades	1572.428	3.545	98.86	FST=0.011	0.0000

El análisis BARRIER detectó las mayores discontinuidades genéticas por una barrera primaria entre las localidades de cada morfotipo, mientras que una barrera secundaria separó MIR de las localidades restantes (Figura 1.5). La barrera principal fue soportada por seis a siete loci mientras que la secundaria fue soportada en menor medida, por cinco loci. Cuando se consideraron tres o más barreras, las mismas estuvieron pobremente soportadas por los datos, con menos del 50% de los loci.



**Figura 1.5** Discontinuidades genéticas detectadas en BARRIER. Las líneas azules representan el diagrama de Voronoi, las verdes la triangulación de Delaunay y las rojas representan las discontinuidades genéticas primaria (a) y secundaria (b). El grosor de la barrera es proporcional al número de loci que dan soporte a la misma, indicado con los números rojos. Solo se muestran los segmentos soportados por más de un 50% de los loci. Códigos de localidades: Miramar (MIR), Las Conchillas (LCO), Punta San Román (PSR), Fracasso (FRA), La Tapera (LTA), Puerto Madryn (PMA) y Playa Elola (PEL).

Por su parte, los modelos de flujo genético que fueron puestos a prueba en MIGRATE-N y que mejor explicaron los datos observados fueron el modelo 4 (migración solo hacia el norte) y el modelo 2 (migración bidireccional). Sin embargo, los resultados obtenidos no fueron suficientes para distinguir con precisión entre los modelos 2 y 4, dado que las réplicas entre modelos estuvieron intercalados (Tabla 1.7). Comparativamente, el modelo 3 (migración solo hacia el sur) mostró consistentemente un menor soporte comparado a los modelos 2 y 4. Así mismo, el análisis rechazó al modelo 1 (una sola población panmíctica) como una estructura poblacional que explique los datos observados. Por último, el modelo con menor soporte fue el modelo 5 (dos poblaciones sin migración), el cual mostró el menor ranking en cuanto al ajuste del modelo a los datos (Tabla 1.7).

**Tabla 1.7** Modelos de flujo genético puestos a prueba en MIGRATE-N. Se muestran a las tres réplicas de cada uno de los siguientes modelos: 1) panmixia, 2) migración bidireccional, 3) migración hacia el sur, 4) migración hacia el norte, 5) dos poblaciones sin migración. Se indican el Factor de Bayes según la aproximación de Bezier y el ranking según dicho valor. Las corridas fueron ordenadas en orden descendiente según los valores de la aproximación de Bezier.

Modelo	Bezier	Ranking
4.c Migración hacia el Norte	-1269854.6	1
2.b Migración bidireccional	-1274543.4	2
2.a Migración bidireccional	-1276413.2	3
4.b Migración hacia el Norte	-1280451.3	4
4.a Migración hacia el Norte	-1282636.8	5
2.c Migración bidireccional	-1282721.2	6
3.a Migración hacia el Sur	-1288892.8	7
3.c Migración hacia el Sur	-1293567.1	8
3.b Migración hacia el Sur	-1295198.0	9
1.c Panmixia	-1734277.1	10
1.b Panmixia	-1741770.9	11
1.a Panmixia	-1745449.8	12
5.b Sin migración	-4247747.1	13
5.c Sin migración	-4746755.9	14
5.a Sin migración	-5383708.6	15

## 1.5 Discusión

La información aportada en este capítulo resalta la necesidad de considerar distintas escalas espaciales y temporales al momento de estudiar la diversidad genética y la conectividad de organismos marinos, tal cual es señalado por Dalongeville *et al.* (2018). Así, la señal de expansión poblacional detectada podría comprenderse a la luz de los procesos históricos asociados a las oscilaciones en el nivel del mar y posterior colonización de hábitats por parte de la vieira tehuelche. Por otro lado, los patrones demográficos y genéticos podrían ser explicados considerando la complejidad oceanográfica costera del norte de la Patagonia.

La diversidad genética de la vieira tehuelche se encontró dentro del rango reportado para otras especies de pectínidos en poblaciones naturales (es decir, sin considerar estudios sobre cultivos que suelen presentar una reducción de la diversidad genética), en los que se han encontrado entre 6 y 18 alelos por locus y una heterocigosidad media de 0.4 a 0.8 (e.g., Kenchington *et al.*, 2006; Gaffney *et al.*, 2010; Petersen *et al.*, 2010; Silva y Gardner, 2016). Asimismo, la heterocigosidad observada es unas cinco veces más alta que en un estudio previamente reportado para la especie, pero realizado utilizando alozimas (Real *et al.*, 2004,  $H_o \sim 0.15$ ). Dicha diferencia es

consistente con el patrón general de una mayor diversidad genética de los microsatélites con respecto a las alozimas (Estoup *et al.*, 1998).

La mayoría de los loci no mostraron grandes desviaciones del EHW, con la excepción de Aete11, el cual presentó un déficit de heterocigosidad en algunas de las localidades estudiadas (tres localidades luego de la corrección FDR, Tabla 1.2). Las desviaciones del EHW pueden ser explicadas por factores biológicos (como una alta endogamia o reproducción que no es al azar), por problemas durante el proceso de muestreo (efecto Wahlund), o por problemas asociados con la técnica de PCR (alelos nulos) (Selkoe y Toonen, 2006). En el caso de los factores de origen biológico, como la endogamia, es esperable que sean reflejados por muchos (o la mayoría) de los loci en lugar de restringirse a solo uno. En este sentido, más allá de que la especie posee un hermafroditismo simultáneo que podría llevar a la endogamia (Lasta y Calvo, 1978; Narvarte y Pascual, 2003), los bajos valores generales de  $F_{IS}$  indican la ausencia de auto-fecundación. Esto concuerda con lo señalado previamente para la especie utilizando alozimas (Real *et al.*, 2004). El efecto Wahlund, el cual se da cuando dos grupos genéticamente distintos son colectados y puestos en conjunto como una misma unidad de muestreo, podría generar desviaciones del EHW (Wahlund, 1928). Sin embargo, al igual que en el caso anterior, este efecto debería manifestarse en múltiples loci (Selkoe y Toonen, 2006). Finalmente, la existencia de alelos nulos (que no son amplificados durante el proceso de PCR debido a mutaciones) es una explicación más razonable para las desviaciones del EHW observadas en pocos loci. En este sentido, Aete11 presentó estimaciones de alelos nulos de moderados a altos en las localidades con mayores desviaciones del EHW (Tabla 1.2), lo que sugiere que podrían ser la causa. Los alelos nulos son comúnmente encontrados en especies de moluscos bivalvos (Selkoe y Toonen, 2006) y han sido particularmente reportados en especies de pectínidos (Kenchington *et al.*, 2006; Silva y Gardner, 2015; Domínguez Contreras *et al.*, 2017). Mientras que la presencia de alelos nulos pueden producir incrementos en las estimaciones de  $F_{ST}$ , dicho problema se manifiesta en poblaciones en las que existe un elevado nivel de diferenciación poblacional (Carlsson, 2008), lo cual no es el caso del presente estudio.

Los análisis de la demografía histórica evidenciaron una expansión poblacional que se inició alrededor de 5000 años atrás. Durante el último máximo glacial (20000 años atrás, Lambeck y Chappell, 2001), la mayoría de la plataforma continental Argentina se encontraba expuesta debido a un descenso del nivel del mar de aproximadamente -120m (Ponce *et al.*, 2011); ver ubicación de la línea de costa durante ese período en la Figura 1.1a. Por ello, la señal genética de expansión poblacional podría ser el resultado de un proceso de colonización de nuevas áreas inundadas en las zonas costeras luego del último máximo glacial, lo cual se dio entre 9000 y 12000 años atrás (Ponce *et al.*, 2011). El momento estimado para la expansión poblacional coincide con la estabilización del nivel del mar a los valores actuales, unos 6500 años atrás (Dolby *et al.*, 2020). En el sudoeste del Océano Atlántico, una señal genética similar de expansión poblacional post-glaciación fue detectada para otras especies con un ciclo de vida similar, como es el caso de especies de mejillín (Trovant *et al.*, 2013, 2015), un nemertino parásito (Alfaya *et al.*, 2012) y varias especies de lapas (de Aranzamendi *et al.*, 2011; González Wevar *et al.*, 2012, 2016; Nuñez *et al.*, 2015). Cabe destacar que las estimaciones realizadas para la vieira tehuelche presentan cierto grado de incertidumbre debido a que dependen de los supuestos de tiempo generacional y tasa de mutación. Sin embargo, la congruencia con la historia geológica y los datos empíricos para otras especies señalan que existe congruencia entre el orden de magnitud de las estimaciones y los procesos geológicos históricos. En conjunto, la información sugiere que la expansión poblacional de la vieira tehuelche podría ser el resultado de procesos demográficos posteriores al último máximo glacial. Comprender dichos procesos a esta escala temporal es relevante para interpretar los patrones de la estructura genética en la actualidad.

Por su parte, la diversidad genética puede verse disminuida por efecto de la sobrepesca, especialmente debido a la deriva génica durante un cuello de botella demográfico (Pinsky y Palumbi, 2014). En el caso de la vieira tehuelche, la sobrepesca ha tenido consecuencias a nivel demográfico, llevando incluso al colapso de algunos bancos en el GSM (Orensanz *et al.*, 2007, 2016). En este trabajo se estudiaron sitios con distinto grado de actividad pesquera. Sin embargo, la diversidad genética similar observada en todos los sitios pone en evidencia que la misma no fue afectada por los

eventos pasados de sobrepesca, al menos los que son posibles de evidenciar con los métodos y marcadores utilizados en este trabajo. Si bien distintos enfoques analíticos indicaron la ausencia de impactos genéticos por sobrepesca (Tabla 1.4), podrían considerarse marcadores más variables (como SNP) para tener una visión más integral del efecto de la sobrepesca sobre la diversidad genética de la vieira tehuelche.

Si bien la diferenciación genética fue sutil, se pudo detectar una discontinuidad entre las localidades de cada morfotipo. En este sentido, el frente de Valdés (Acha *et al.*, 2004) podría actuar como limitante de la dispersión de larvas y el flujo genético entre los dos grupos dado que el frente se forma en coincidencia con el período reproductivo de la vieira tehuelche. El estudio de flujo genético mostró cierto grado de conectividad mientras que descartó los escenarios extremos de grupos completamente aislados o una única población (Tabla 1.7). Sin embargo, el bajo número de marcadores utilizados restringió una mejor estimación de la magnitud y direccionalidad del flujo genético. Una restricción parcial en la dispersión de larvas junto con un flujo asimétrico hacia el norte fue detectado utilizando modelos numéricos (Alfaya *et al.*, 2020), en congruencia con las corrientes en dirección al noreste que predominan en la región costera de la plataforma continental (Matano *et al.*, 2010; Tonini *et al.*, 2022). El límite entre ambos grupos coincide con la zona de transición entre las provincias biogeográficas Argentina y Magallánica, en las que cada morfotipo se distribuye. Se ha propuesto que la diferencia morfológica entre morfotipos podría deberse puramente a plasticidad fenotípica ya que previamente no se había detectado diferenciación genética a nivel de especies (Real *et al.*, 2004; Trovant *et al.*, 2019). Los nuevos indicios de diferenciación genética a nivel poblacional, aunque sutil, podrían estar indicando la existencia de dos ecotipos, aunque es necesario evaluar si existe una naturaleza adaptativa en la diferenciación morfométrica. Dadas las incertidumbres referidas a la magnitud del flujo genético entre las dos regiones, próximos esfuerzos deben ser realizados en el desarrollo de modelos oceanográficos-biológicos (Tonini *et al.*, 2013, 2022) cubriendo una región más amplia de modo de elucidar los patrones finos de conectividad biológica.

Entre las localidades del grupo genético norteño (*tehuelchus*) se detectó una discontinuidad genética muy sutil en la localidad MIR, soportada por la mitad de los

loci (Figura 1.5). Si bien esas diferencias podrían explicarse mediante el aislamiento por distancia, los análisis realizados mostraron que la distancia geográfica es un mal predictor de la diferenciación genética de la vieira tehuelche. Por otro lado, deben considerarse posibles variaciones temporales de la composición genética dado que las muestras de MIR fueron colectadas una década antes que las restantes (Tabla 1.1). Ese tipo de variaciones temporales han sido detectados en invertebrados marinos, los cuales son influenciados por la estocasticidad de los procesos costeros que gobiernan la dispersión larvaria, el éxito reproductivo diferencial de algunas cohortes (*lotería del éxito reproductivo*, sensu Hedgecock y Pudovkin, 2011) o una combinación de estos factores (Calderón *et al.*, 2012; Pascual *et al.*, 2016; Handal *et al.*, 2020; Quintero Galvis *et al.*, 2020). Sin embargo las muestras de este trabajo no son adecuadas para poner a prueba esas hipótesis, para lo que se debería contar con un diseño de muestreo *ad hoc* direccionados a entender el efecto relativo del aislamiento por distancia y la estabilidad temporal de la estructura genética. En este sentido, es importante destacar la dificultad logística y técnica que implicaría la localización y colecta de nuevos individuos en esa región. Por ello, a pesar de las limitaciones de las muestras, las mismas son muy relevantes para tener una primera visión de la estructura genética y comprender el bajo nivel de diferenciación genética existente en la especie, particularmente en el morfotipo *tehuelchus*.

No se detectó aislamiento por distancia, el cual es un patrón que se da cuando existe un mayor flujo genético entre localidades cercanas respecto a las lejanas. Esto fue visto considerando todas las localidades, así como en el análisis circunscripto a las localidades del morfotipo *tehuelchus*. Si bien ha sido detectado en otras especies de pectínidos (Kenchington *et al.*, 2006; Silva y Gardner, 2016), ese patrón no se ve reflejado en la estructura genética de la vieira tehuelche. En su lugar, la complejidad oceanográfica y la etapa larval prolongada (21 días) podrían jugar un rol preponderante (Gaffney *et al.*, 2010). Adicionalmente, las señales de aislamiento por distancia se minimizan por efecto de expansiones poblacionales, tal como la ocurrida luego del último máximo glacial (Wang *et al.*, 2016).

Las piezas de información aportadas evidencian baja diferenciación genética entre las localidades correspondientes a la región con actividad pesquera (GSM y GSJ).

Si bien se detectaron algunas comparaciones significativas en esa zona (e.g., LTA-PSR y FRA-LCO), las mismas no resultaron significativas luego de la corrección de la significancia mediante el método FDR (Tabla 1.5). Esto se da en contraste con los resultados detectados por medio de alozimas (Real *et al.*, 2004). Los cambios en el patrón de estructura genética observado en distintos momentos pueden implicar, como se mencionó para MIR, una variación temporal en la estructura genética. Sin embargo, es necesario considerar que las alozimas son marcadores genéticos que pueden estar bajo el efecto de la selección natural. Por eso, los patrones genéticos detectados por alozimas podrían en realidad estar reflejando distintas presiones de selección en ambos golfos (Riginos *et al.*, 2002). Ese motivo limita la comparación directa entre los resultados obtenidos mediante microsatélites y alozimas.

La falta de diferenciación genética de la vieira tehuelche detectada en este trabajo podría estar mediada por el flujo genético en la metapoblación, pero también por una falta de equilibrio migración-deriva dado por un elevado tamaño poblacional en combinación con una expansión poblacional (Whitlock y McCauley, 1999; Kenchington *et al.*, 2006).

En organismos sésiles, el flujo genético en la metapoblación está restringido al flujo larval, capaz de homogenizar las frecuencias alélicas de las localidades estudiadas. Desde una perspectiva demográfica, la existencia de un frente permanente que corre de norte a sur en el GSJ (Figura 1.1b) y la naturaleza retentiva al este del frente han explicado la resiliencia de los bancos de vieira en el dominio Este del golfo (Amoroso *et al.*, 2011b). En forma contrapuesta, el dominio Oeste presenta un flujo advectivo hacia el GSM, suficiente para transportar larvas desde el dominio oeste hacia el norte del GSM (Amoroso y Gagliardini, 2010; Amoroso *et al.*, 2011b). Dicho mecanismo hidrológico de dispersión larval explica la baja diferenciación genética entre ambos golfos dada por el flujo de larvas, que se da en un sentido asimétrico desde el GSJ hacia el GSM (Amoroso *et al.*, 2011).

Por otra parte, la baja diferenciación genética no excluye necesariamente la posibilidad de que exista estructuración y aislamiento demográfico con relevancia a nivel biológico (Kenchington *et al.*, 2006; Gaffney *et al.*, 2010). Esto se da en

poblaciones con alto tamaño efectivo poblacional, en donde la deriva genética se ve disminuida y ello puede incrementar el tiempo necesario para alcanzar el equilibrio de migración-deriva (Whitlock y McCauley, 1999). Asimismo, este efecto puede acentuarse en casos de expansiones poblacionales recientes (Whitlock y McCauley, 1999; Kenchington *et al.*, 2006). A modo ilustrativo, si se considera el caso extremo en que dos poblaciones hipotéticas se han visto recientemente aisladas, sus frecuencias alélicas serán similares y los índices de diferenciación bajos no reflejarían su aislamiento; así, un índice de diferenciación bajo no necesariamente implica la existencia de flujo genético y de larvas (Whitlock y McCauley, 1999). Este tipo de patrón, con poblaciones demográficamente estructuradas pero homogéneas genéticamente ha sido frecuentemente detectado en invertebrados marinos (Reichow y Smith, 2001; Kenchington *et al.*, 2006; Gaffney *et al.*, 2010; Handal *et al.*, 2020).

En este contexto, la baja diferenciación entre localidades del GSJ no necesariamente impide la existencia de estructuración con relevancia biológica. La presencia del frente del GSJ ha evidenciado ser un factor determinante al momento de favorecer la retención de larvas en el dominio Este, lo cual se vio reflejado en las mayores abundancias históricas de los bancos de vieira, así como la recurrencia de reclutamientos exitosos (Amoroso y Gagliardini, 2010; Amoroso *et al.*, 2011b; Amoroso, 2012; Soria *et al.*, 2016, 2017).

Dadas las limitaciones en la cantidad y resolución de los marcadores utilizados en el presente trabajo, no es posible una discriminación entre ambas alternativas para caracterizar la dinámica de fuente-sumidero a la escala operativa de la pesquería. Por ello, sería interesante complementar estos resultados con datos genómicos (e.g., marcadores SNP), mucho más sensibles y potentes para detectar los patrones de conectividad genética fina. Ello se vería fuertemente apoyado por estudios que incorporen el modelado oceanográfico para definir las zonas de retención larvaria y los procesos subyacentes a la conectividad (Selkoe *et al.*, 2016).

## **1.6 Conclusiones**

En el presente capítulo se abordaron aspectos de la estructura genética de la vieira tehuelche a una mega escala, haciendo énfasis en el GSJ, para aportar

información que permita comprender si las diferencias espaciales en el reclutamiento de la vieira se corresponden con estructuración a nivel genético. Los resultados indican que los niveles de diferenciación dependen de la escala de análisis a la que se observen los datos. Por un lado, desde una perspectiva de la demografía histórica, la señal de expansión poblacional (alrededor de 5000 años atrás) podría relacionarse con la historia geológica de la región. A una escala temporal actual, los procesos de sobrepesca en algunos de los sitios estudiados no han dejado señales de cuellos de botella genéticos, al menos detectables con los métodos empleados. Diferenciación genética sutil fue evidenciada entre dos grupos genéticos representados por los morfotipos *tehuelchus* y *madrynensis*, en concordancia con la existencia del principal frente oceanográfico de la región (frente de Valdés), en el límite de las dos provincias biogeográficas de la región. Por otro lado, la baja diferenciación genética a la escala en la que opera la pesquería del GSM y el GSJ indica que los bancos explotados poseen flujo genético entre ellos. Sin embargo, la baja diferenciación no impide la existencia de estructura a nivel demográfico previamente reportada en otros trabajos sobre la especie.

## **Capítulo 2\*: Patrones de diferenciación morfométrica como evidencia de plasticidad fenotípica de la vieira tehuelche**

\*La información contenida en el capítulo fue publicada en Getino Mamet *et al.* (2022).

### **2.1 Introducción**

A partir de la información de los patrones genéticos de la vieira tehuelche, presentados en el capítulo precedente, se abren nuevos interrogantes acerca de si existen otras características de la historia de vida que pongan en evidencia la estructuración en las poblaciones. En este sentido, la estructura poblacional puede ser estudiada mediante el análisis de características plásticas que pueden presentar cierto grado de adaptación al entorno en relación a la heterogeneidad ambiental (Orensanz *et al.*, 2016; Serb, 2016). La variabilidad que pueden presentar ciertos caracteres (como morfología, fisiología, comportamiento, u otros sensibles al ambiente) a partir de un mismo genotipo y en respuesta a distintas condiciones ecológicas o ambientales es conocida como plasticidad fenotípica (Schlichting y Pigliucci, 1998; Nicolaus y Edelaar, 2018; Sommer, 2020). Estas respuestas flexibles pueden ser relevantes para contrarrestar los efectos de la heterogeneidad ambiental, especialmente en organismos sésiles o sedentarios (en el sentido en que no pueden escapar de las condiciones cambiantes del ecosistema) (Nicolaus y Edelaar, 2018). En particular, la forma de la valva de los moluscos marinos ha sido reconocida por tener respuestas flexibles según las condiciones del entorno en que se encuentren (Minchin, 2003; Peyer *et al.*, 2010; Urdy *et al.*, 2010; Melatunan *et al.*, 2013; Márquez *et al.*, 2017a).

En el caso de las especies de moluscos bivalvos que revisten interés comercial, el estudio de la variación morfométrica de las valvas permite conocer e identificar stocks fenotípicos (Cadrin, 2020). Los stocks fenotípicos (*sensu* Booke, 1981) son grupos de organismos que comparten características similares (e.g., crecimiento, tasas reproductivas, de mortalidad, morfometría), las cuales se expresan en forma diferencial en función del tipo de ambiente en el que viven los organismos (Booke, 1981; Begg *et al.*, 1999; Cadrin *et al.*, 2014; Cadrin, 2020). Por ello, las variaciones morfométricas de la valva han sido utilizadas para reconocer la diferenciación de stocks en especies espacialmente estructuradas (Palmer *et al.*, 2004; Márquez *et al.*,

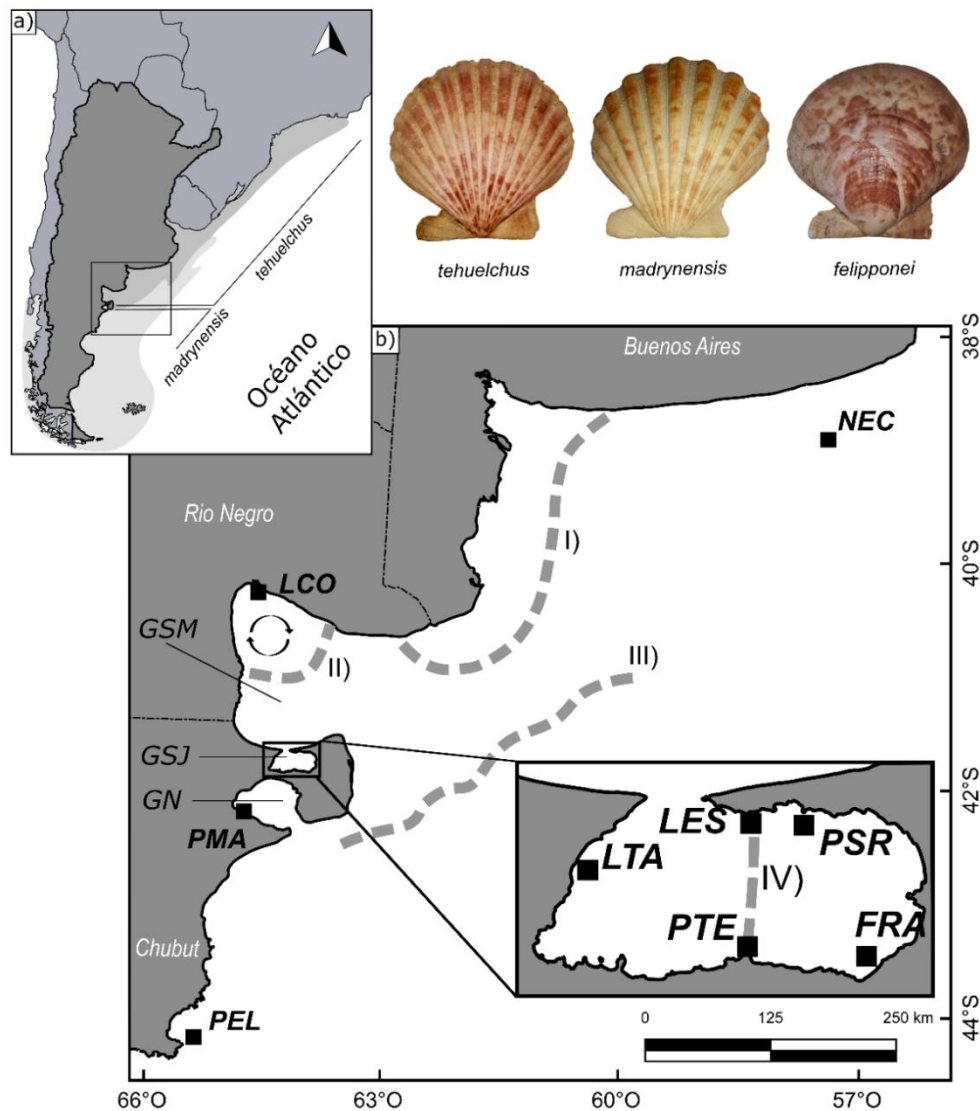
2010b, 2017b; Rufino *et al.*, 2013; Cadrin, 2020; Trivellini *et al.*, 2021), y que puede ayudar a comprender las condiciones que gobiernan las historias de vida locales.

La variabilidad ambiental y los hábitos de vida están entre los principales factores que definen la morfología de los bivalvos (Stanley, 1970; Minchin, 2003; Serb, 2016; Tremblay y Guderley, 2016). Una de las características más remarcables de los pectínidos es la capacidad de nadar, la cual define los principales patrones de variación morfométrica (Stanley, 1970, 1988; Tremblay y Guderley, 2016). En este sentido, la vieira tehuelche forma parte de un ecomorfotipo que posee características de hábito de vida con fijación al substrato mediante filamentos bisales, pero que conserva cierta capacidad de natación (ecomorfotipo *B* en Minchin, 2003; *Chlamydoide* en Serb, 2016). Este ecomorfotipo se caracteriza, además por presentar valvas biconvexas, con la valva izquierda que puede tener un mayor arqueado que la derecha y un grado variable de asimetría valvar, principalmente en las aurículas (Minchin, 2003).

La vieira tehuelche presenta variabilidad geográfica en las características que definen al ecomorfotipo (como son la asimetría de las aurículas, la capacidad de secreción de biso, o la forma del disco de las valvas). Esta variabilidad está presente en un área donde existe flujo genético (esto es el GSJ y GSM), lo que indicaría que la morfología depende de las condiciones locales en donde se desarrollan los individuos (Orensanz, 1986; Ciocco *et al.*, 2006b).

La especie presenta tres morfotipos: *tehuelchus*, *madrynensis* y una variante poco común *felipponei* (Figura 2.1). La caracterización y diferenciación de estos morfotipos fue realizada con base en el número y aspecto de las costillas. Así el morfotipo *tehuelchus* presenta entre 14 y 19 costillas, el *madrynensis* entre 11 y 14, aunque más pronunciadas, y el morfotipo *felipponei* no presenta costillas (Castellanos, 1971). La variabilidad ambiental podría ser la causa de la diferenciación entre los primeros dos morfotipos dado que se encuentran geográficamente separados en una distribución que coincide con las provincias biogeográficas Argentina y Magallánica, respectivamente (Figura 2.1a) (Castellanos, 1971; Trovant *et al.*, 2019). Las diferencias entre los morfotipos *tehuelchus* y *madrynensis* podrían estar relacionadas con la existencia de cierto grado de diferenciación genética a nivel poblacional (Capítulo 1),

aún cuando se ha confirmado que todos los morfotipos pertenecen a la misma especie (Real *et al.*, 2004; Trovant *et al.*, 2019).



**Figura 2.1** Área de estudio, ilustrando la valva de los morfotipos *tehuelchus*, *madrynsis* y *felipponei*. a) Distribución de la vieira tehuelche. La región sombreada sobre el Océano Atlántico representa las provincias biogeográficas Argentina (al norte, gris oscuro) y Magallánica (al sur, gris claro). b) Golfos norpatagónicos y las localidades de muestreo: Necochea (NEC), Las Conchillas (LCO), La Esfinge (LES), Punta San Román (PSR), Fracasso (FRA), Punta Tehuelches (PTE), La Tapera (LTA), Puerto Madryn (PMA) y Playa Elola (PEL). Las líneas de guiones (gris) indican la localización de los principales frentes marinos: I) sistema frontal permanente de El Rincón; II) frente térmico del GSM y el giro ciclónico asociado; III) frente de mareas de península Valdés; y IV) frente del GSJ.

Por otra parte, la vieira tehuelche presenta variación morfométrica durante su ontogenia, la cual ha sido asociada a un crecimiento alométrico (Ciocco, 1992a; Márquez *et al.*, 2010a). En la mayoría de los pectínidos el crecimiento alométrico es caracterizado por una menor proporción alto/largo en adultos, lo cual está relacionado

con la capacidad de nadar que tienen estas especies (Stanley, 1970, 1972, 1988; Gould, 1971). Sin estar ajenos a este patrón, los juveniles de vieira tehuelche presentan valvas más circulares que los adultos, en los que se observa un disco valvar más elíptico y aurículas más reducidas (Ciocco, 1992a; Márquez *et al.*, 2010a).

La tasa de crecimiento de la vieira tehuelche varía entre sitios al interior del GSJ. Esta variabilidad estaría dada por las condiciones ambientales y demográficas locales y pone en evidencia la plasticidad ecofenotípica de la vieira (Ciocco, 1992b). Asimismo, la existencia otros rasgos morfológicos de la vieira tehuelche que pueden variar espacialmente, como la relación alto/largo (Orensanz, 1986; Ciocco, 1992a) o el número de costillas (Real *et al.*, 2004), señala la existencia de plasticidad ecofenotípica en la especie.

## **2.2 Objetivo**

La diversidad de presiones existentes, ecológica (predación) y ambiental (corriente, frentes marinos), hace de los golfos norpatagónicos una región interesante para comprender el modo en que la morfología de la vieira tehuelche responde a la heterogeneidad ambiental. Por ello, el objetivo de este capítulo fue describir la variación de la forma de las valvas de la vieira tehuelche a lo largo del Mar Argentino, con énfasis en la región en la que ocurre la pesca artesanal del recurso. Para ello, se evaluó la variación en la forma de las valvas dentro y entre los morfotipos *tehuelchus* y *madrynsis* mediante la utilización de técnicas de morfometría geométrica basadas en landmarks (Adams *et al.*, 2004).

## **2.3 Métodos**

### *2.3.1 Área de estudio y toma de muestras*

Se colectaron 307 valvas de vieiras provenientes de nueve localidades: Necochea (NEC), Las Conchillas (LCO), La Esfinge (LES), Punta San Román (PSR), Fracasso (FRA), Punta Tehuelches (PTE), La Tapera (LTA), Puerto Madryn (PMA) y Playa Elola (PEL), (Figura 2.1b, Tabla 2.1). En el laboratorio, la valva derecha de cada ejemplar fue digitalizada usando un scanner EPSON Perfection V370 Photo, con una resolución de

600 PPP. La digitalización fue realizada sobre la cara interna de la valva para asegurar la co-planaridad de la ubicación del sitio donde se ubicaron los landmarks.

**Tabla 2.1** Sitios de muestreo. Se indica el código para las localidades, el morfotipo, coordenadas geográficas, el tamaño de la muestra, el promedio del alto de valva (desvío estándar entre paréntesis) y año de colecta.

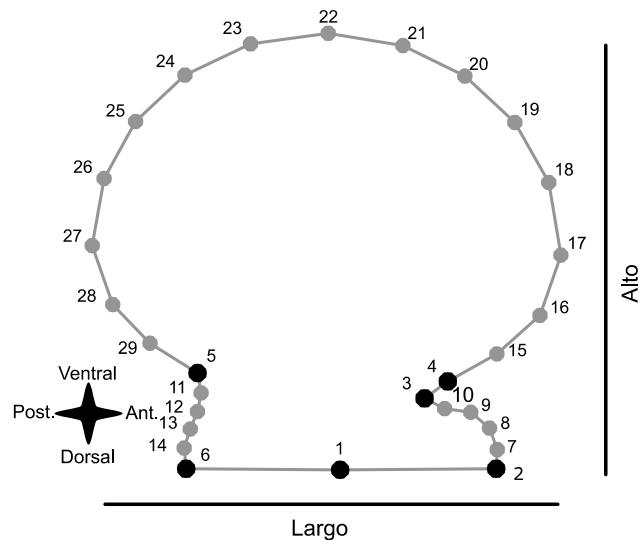
Sitio	Código	Morfotipo	Latitud	Longitud	N	Alto (mm)	Año
Necochea	NEC	<i>tehuelchus</i>	39°30'S	59°30'W	54	71.8 (7.8)	2002
Las Conchillas	LCO	<i>tehuelchus</i>	40°53'S	64°45'W	51	72.4 (4.5)	2017
La Esfinge	LES	<i>tehuelchus</i>	42°15'S	64°17'W	30	71.7 (3.4)	2012
P. San Román	PSR	<i>tehuelchus</i>	42°15'S	64°13'W	33	63.3 (7.6)	2012
Fracasso	FRA	<i>tehuelchus</i>	42°24'S	64°08'W	24	77.6 (5.4)	2012
P. Tehuelches	PTE	<i>tehuelchus</i>	42°24'S	64°19'W	24	68.3 (4.6)	2012
La Tapera	LTA	<i>tehuelchus</i>	42°18'S	64°32'W	26	66.7 (4.5)	2012
Puerto Madryn	PMA	<i>madrynsis</i>	42°46'S	65°00'W	37	42.0 (9.1)	2017
Playa Elola	PEL	<i>madrynsis</i>	44°50'S	65°43'W	28	53.3 (4.9)	2016

El análisis de la forma de la valva fue realizado utilizando técnicas de morfometría geométrica basado en landmarks (2D), en los que se preserva información de la forma durante los análisis multivariados y así los resultados pueden visualizarse gráficamente (Adams *et al.*, 2004). El contorno de cada una de las valvas fue capturado utilizando seis landmarks (LM) y 23 semi-landmarks (S-LM) (Figura 2.2). Las coordenadas de los landmarks fueron digitalizadas utilizando el programa tpsDig2<sup>2</sup> v2.17.

La diferencia entre los dos tipos de marcadores usados radica en que los landmarks son estructuras fijas que definen formas biológicas discretas, mientras que los semi-landmarks son un tipo especial de landmark que presentan déficit en una de las coordenadas y se utilizan para transformar en discreta la variación continua sobre contornos. Para homologar los semi-landmarks se utilizó un algoritmo matemático (*sliding* iterativo) (Gunz *et al.*, 2005) usando el programa tpsRelw<sup>2</sup> v.1.53. Luego de ese proceso, se realizó un Análisis Generalizado de Procrustes, en el que se minimizaron las diferencias en las configuraciones de landmarks debidas a la rotación, translación y escala y se preservó únicamente la información pura de forma (Rohlf y Slice, 1990). Adicionalmente, se obtuvo el tamaño de *centroide* (CS, por sus siglas en inglés *centroid size*), definido como la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado entre cada landmark y el *centroide* que ellos definen (Zelditch *et al.*, 2004). Las coordenadas

<sup>2</sup> Serie TPS, disponible en <https://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>

del *centroide* se calculan promediando las coordenadas x e y de todos los landmarks (Klingenberg, 2016). El CS fue utilizado como variable de tamaño en los análisis subsiguientes.



**Figura 2.2** Landmarks y semi-landmarks usados en el análisis morfológico. Posición de los seis landmarks (puntos negros) y 23 semi-landmarks (puntos grises). Definición: LM1, la base del ligamento; LM2, límite de la aurícula anterior; LM3 límite posterior de la escotadura bisal; LM4 límite anterior de la escotadura bisal; LM5, límite entre el disco de la valva y la aurícula posterior; LM6, límite de la aurícula posterior; SLM 7-10, equidistantes entre los LM 2 y 3; SLM 11-14, equidistantes entre LM 5 y 6; y SML 15-29, equidistantes entre LM 4 y 5 sobre el disco de la valva. Se indican las dimensiones básicas y orientación de la valva (anterior, Ant; posterior, Post.).

### 2.3.2 Análisis estadísticos

Se realizó un análisis de regresión multivariada en MorphoJ v1.06b para capturar los cambios en la forma de los individuos asociados a su tamaño (Klingenberg, 2011) y así descartar esa fuente de variación del análisis espacial. Luego, los análisis subsiguientes fueron hechos utilizando la variación residual de la regresión obtenida previamente (Zelditch *et al.*, 2004). El uso de este tipo de variables (los residuales) es útil para prevenir la malinterpretación de diferencias entre localidades si es que las mismas están correlacionadas con el tamaño de los individuos (Outomuro y Johansson, 2017). La regresión multivariada, agrupada por localidades, fue realizada utilizando el CS como estimador del tamaño (variable independiente) y las coordenadas de Procrustes como variables de forma (variables dependientes). La significancia de la regresión fue puesta a prueba con un test de permutación ( $10^5$  rondas). Las diferencias

en la media del CS en cada sitio fueron puestas a prueba utilizando la prueba de Kruskal-Wallis en Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2020).

Se realizó un análisis de componentes principales sobre la matriz de varianza-covarianza en MorphoJ para conocer la magnitud y dirección de la variación de la forma en el área de muestreo (Zelditch *et al.*, 2004). Luego, se realizó un análisis de variables canónicas en MorphoJ para elucidar la variación morfométrica que maximiza la discriminación entre localidades. Se generó una tabla de asignaciones a partir del análisis de variables canónicas utilizando una validación cruzada; dichos cálculos fueron realizados utilizando los residuales de la regresión como variables y las localidades como grupos en el software Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2020). En la validación cruzada, cada individuo es excluido del análisis y luego asignado a un grupo (localidad en este caso) utilizando una función calculada a partir de los individuos restantes (Kovarovic *et al.*, 2011). De ese modo, se evitan los sesgos que podrían producirse al clasificar un individuo utilizando una función que fue calculada a partir de muestras que incluyen al individuo en cuestión (Viscosi y Cardini, 2011).

La diferenciación entre los morfotipos *tehuelchus* y *madrynsis* se evaluó mediante un análisis de función discriminante en MorphoJ; las diferencias en forma fueron testeadas por un una prueba de  $T^2$  de Hotelling asociado a permutaciones ( $10^5$  rondas). Se realizó una validación cruzada para chequear la precisión de la función discriminante al asignar individuos a cada grupo. Asimismo, para confirmar los resultados del análisis de función discriminante se realizó una prueba de  $F_g$  de Goodall (Goodall, 1991) con *bootstrap* (2500 *bootstraps*) en el programa TwoGroups8 (Sheets, 2014). Dicha prueba evalúa la diferencia en la forma media de dos grupos de muestras en relación con la variación entre muestras. Dado que la  $F_g$  de Goodall asume una distribución isotrópica de los landmarks, la utilización de *bootstraps* es más adecuada para evitar sesgos en los resultados en caso de que dicho supuesto no se cumpla.

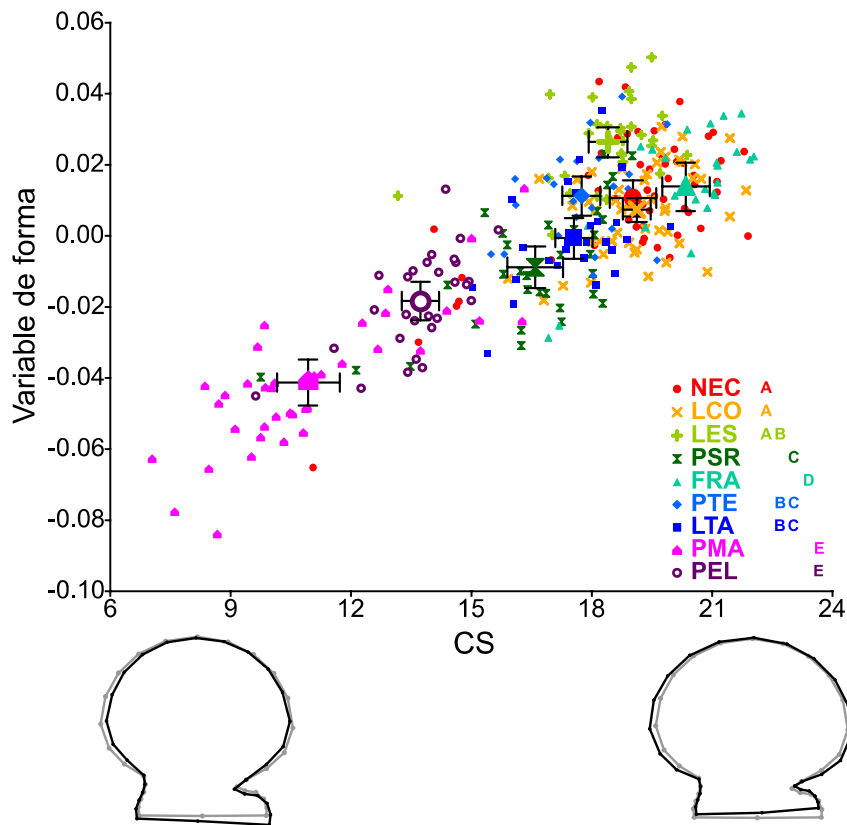
Las diferencias de la forma entre sitios fueron estudiadas en forma conjunta mediante un análisis de agrupamientos jerárquicos (dendrograma). Para ello se utilizó un agrupamiento apareado no ponderado con media aritmética (UPGMA, de sus siglas en inglés *unweighted pair-group with arithmetic mean*) sobre las distancias de

Mahalanobis en el programa InfoStat. Para identificar el número de grupos se acopló el UPGMA a una extensión de un método de comparaciones múltiples basado en análisis de agrupamientos (UPGMA-MDGC) (Valdano y Di Rienzo, 2007).

Se realizó un ANOVA de Procrustes en MorphoJ para poner a prueba la significancia de las diferencias de la forma media de las valvas considerando el *morfotipo* y la *localidad*. Dada la naturaleza jerárquica del muestreo, con las *localidades* perteneciendo a distintos *morfotipos*, el valor de  $F$  para el efecto principal *morfotipo* fue calculado en forma manual utilizando *localidad* como efecto aleatorio, según lo explicado por Viscosi y Cardini (2011). Por ello, los cuadrados medios [CM: suma de cuadrados (SC) dividido por los grados de libertad (gl)] del efecto *morfotipo* se dividió por los cuadrados medios del efecto *localidad* para obtener el valor de  $F$  para el efecto *morfotipo*. La significancia para el valor de  $F$  generado fue obtenida de valores tabulados ([http://davidmlane.com/hyperstat/F\\_table.html](http://davidmlane.com/hyperstat/F_table.html)). Para completar los resultados, se calculó el porcentaje de la suma de cuadrados explicada por cada efecto según Viscosi y Cardini (2011).

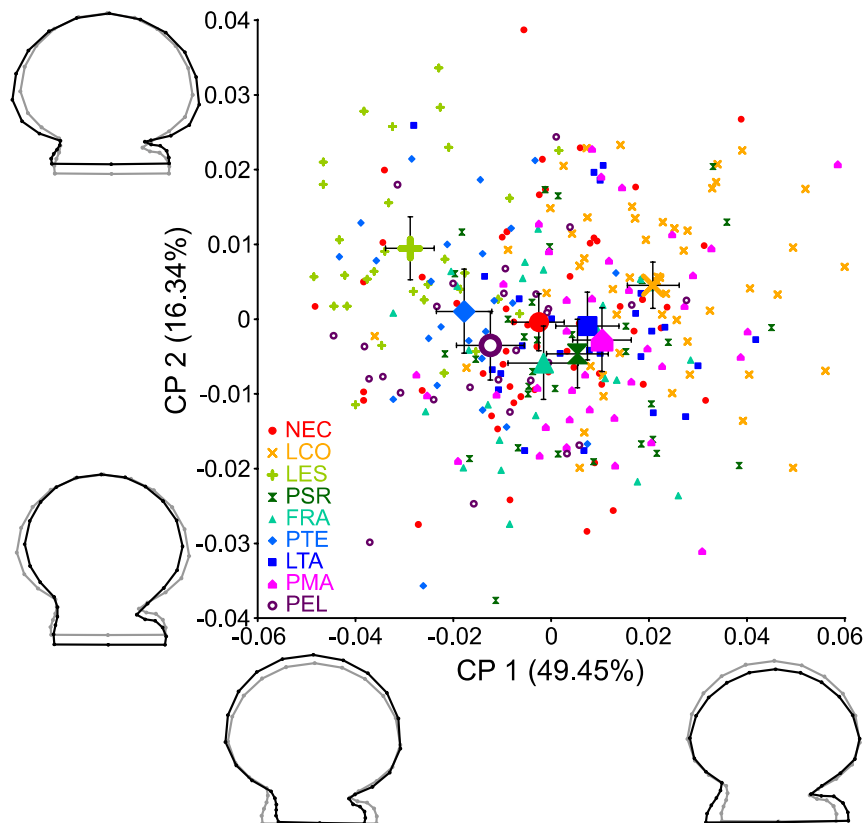
## 2.4 Resultados

La forma de la valva y el CS presentaron una relación alométrica significativa (regresión multivariada,  $P < 0.0001$ ) que explicó el 11.1% de la variación total. El componente alométrico de la forma fue explicado principalmente por la circularidad de la valva y la simetría de las aurículas. La valva de los individuos de mayor tamaño presentaron discos más elípticos (elongados en relación al alto) y aurículas más cortas. En el extremo opuesto, las valvas de menor tamaño presentaron un disco más circular y aurículas más grandes (Figura 2.3). El CS de las muestras de los distintos sitios presentaron diferencias significativas (prueba de Kruskal-Wallis,  $H = 203.48$ ,  $P < 0.0001$ ). Los individuos más pequeños pertenecieron al morfotipo *madryensis* provenientes de las localidades de PMA y PEL, mientras que los mayores fueron los pertenecientes al morfotipo *tehuelchus* (Figura 2.3).



**Figura 2.3** Relación alométrica entre la forma y el tamaño. Los diagramas debajo del gráfico indican el cambio de forma predicho (negro) a partir de la forma consenso (gris), con un incremento de un factor de escala  $\pm 10$  en el tamaño de centroide (CS). El símbolo expandido representa la media para cada localidad y los bigotes son el intervalo de confianza del 95% para la media. Códigos de localidades: Necochea (NEC), Las Conchillas (LCO), La Esfinge (LES), Punta San Román (PSR), Fracasso (FRA), Punta Tehuelches (PTE), La Tapera (LTA), Puerto Madryn (PMA) y Playa Elola (PEL). Las letras al lado de cada código indican los resultados de las comparaciones pareadas de la prueba de Kruskal-Wallis, donde letras distintas indican diferencias significativas.

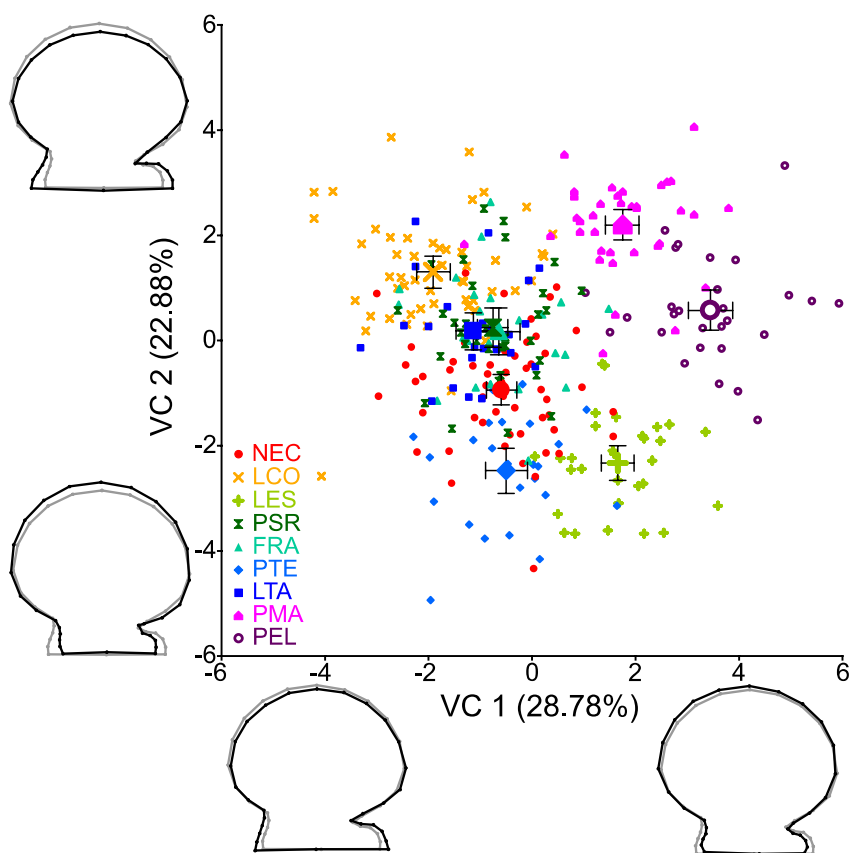
En el análisis de componentes principales, los dos primeros componentes acumularon el 65.79% de la variación de la valva. El primer componente principal (CP1, 49.45%) se relacionó con la altura de valva y simetría de las aurículas (Figura 2.4). El extremo positivo del eje mostró valvas con una menor altura y aurículas expandidas. Por otro lado, el segundo componente principal (CP2, 16.34%) se asoció con la elongación del disco de la valva en un sentido antero-posterior y con la altura de las aurículas. Los valores positivos del eje mostraron valvas con un disco elongado y aurículas simétricamente reducidas (Figura 2.4).



**Figura 2.4** Análisis de componentes principales de la variación de la forma en el área de estudio. Se indica la dispersión de las muestras sobre los componentes principales 1 y 2 (CP1 y CP2), indicando entre paréntesis el porcentaje de variación por cada uno de ellos. Los diagramas debajo del gráfico indican el cambio de forma predicho (negro) a partir de la forma consenso (gris), indicando tanto la dirección positiva como negativa de cada eje, con un factor de escala de  $\pm 0.1$ . El símbolo expandido representa la media para cada localidad y los bigotes son el intervalo de confianza del 95% para la media. Códigos de localidades: Necochea (NEC), Las Conchillas (LCO), La Esfinge (LES), Punta San Román (PSR), Fracasso (FRA), Punta Tehuelches (PTE), La Tapera (LTA), Puerto Madryn (PMA) y Playa Elola (PEL).

La variación que maximizó la separación entre localidades se resume en el análisis de variables canónicas, en el que las variables canónicas 1 y 2 (VC1 y VC2, respectivamente) acumularon el 51.66% de la variación (Figura 2.5). La forma que diferenció el extremo positivo de la VC1 fue un disco de valva más alto y circular, con aurículas reducidas. Las vieiras de PEL fueron las más diferenciadas, con valores positivos sobre la VC1. Asimismo, las vieiras de PMA y LES se localizaron sobre los valores positivos del eje, pero separados entre sí sobre la VC2. Por otro lado, la forma de valva asociada con los valores positivos de la VC2 presentó una menor altura en relación al largo, lo cual resulta en un disco de valva elípticamente elongado en el sentido anteroposterior y aurículas simétricamente expandidas (Figura 2.5). En el extremo opuesto, los valores negativos de la VC2 presentaron una morfología

caracterizada por una valva más alta y circular que el consenso y aurículas asimétricamente reducidas. Las vieiras de LCO y PMA se ubicaron sobre el extremo positivo de la VC2 mientras que PTE y LES se ubicaron sobre el extremo negativo (Figura 2.5). Otras localidades como PSR, FRA y LTA se ubicaron sobre valores cercanos a cero en ambas variables canónicas, mientras que NEC estuvo sutilmente desplazada hacia los valores negativos de la VC2. Los porcentajes de asignación correcta fueron elevados en todos los sitios, variando entre 82.3% (LCO) y 94.6% (PMA) (Tabla 2.2).



**Figura 2.5** Análisis de variables canónicas. Variación de la forma de la valva a lo largo de las dos primeras variables canónicas. Los símbolos expandidos indican la media de cada localidad y los bigotes son el intervalo de confianza del 95% para cada media. Los diagramas muestran la deformación explicada por cada variable canónica con un factor de escala de  $\pm 10$ . El color gris indica la forma consenso mientras que el negro indica la deformación sobre cada variable canónica. Códigos de localidades: Necochea (NEC), Las Conchillas (LCO), La Esfinge (LES), Punta San Román (PSR), Fracasso (FRA), Punta Tehuelches (PTE), La Tapera (LTA), Puerto Madryn (PMA) y Playa Elola (PEL).

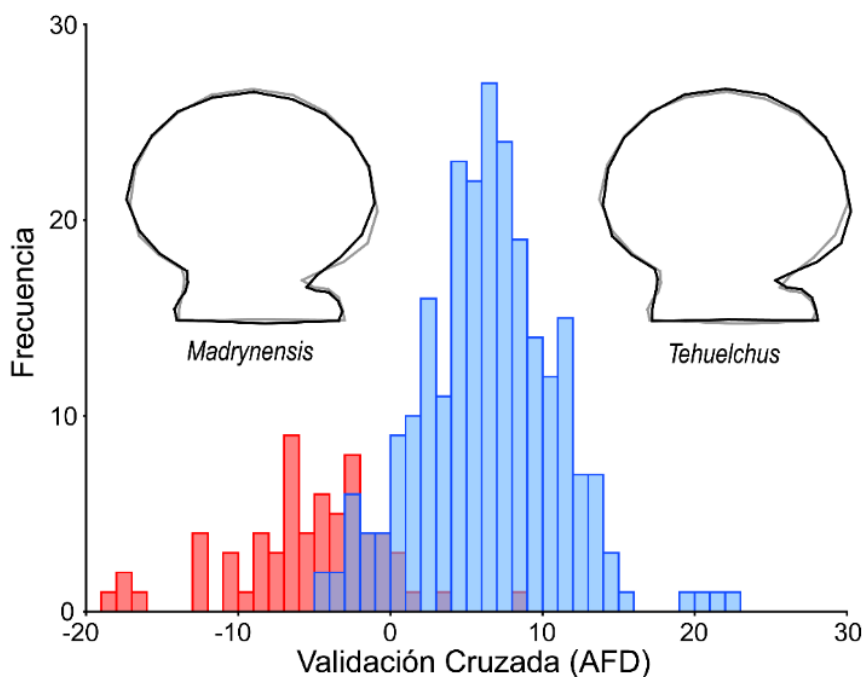
**Tabla 2.2** Tabla de asignación por localidad resultante de la validación cruzada. Las filas indican el grupo de origen (localidad) mientras que las columnas indican el grupo en el que los individuos fueron asignados.

Localidad	NEC	LCO	LES	PSR	FRA	PTE	LAT	PMA	PEL	Total	Correcto
NEC	46	3	2	1	1	0	1	0	0	54	85.2%
LCO	0	42	0	2	4	1	1	1	0	51	82.3%
LES	0	0	26	0	2	1	0	0	1	30	86.7%
PSR	0	0	0	31	0	0	2	0	0	33	93.9%
FRA	1	0	0	2	20	0	1	0	0	24	83.3%
PTE	0	0	1	0	0	20	3	0	0	24	83.3%
LAT	0	1	0	1	0	0	24	0	0	26	92.3%
PMA	0	1	0	0	0	0	0	35	1	37	94.6%
PEL	0	0	1	0	0	0	0	1	26	28	92.9%
<b>Total</b>	<b>47</b>	<b>47</b>	<b>30</b>	<b>37</b>	<b>27</b>	<b>22</b>	<b>32</b>	<b>37</b>	<b>28</b>	<b>307</b>	<b>87.9%</b>

La forma de la valvas de los morfotipos *tehuelchus* y *madrynsis* se diferenciaron significativamente en el análisis de función discriminante ( $T^2$  de Hotelling = 681.09;  $P < 0.0001$ ). La deformación que explicó dichas diferencias (Figura 2.6) fue similar a la explicada por la primera variable canónica (VC 1). El morfotipo *tehuelchus* presentó una valva más elongada y aurículas asimétricas; por el contrario, *madrynsis* presentó una valva más circular, con aurículas simétricas y reducidas (Figura 2.6). La validación cruzada asignó correctamente un 92.6% y 90.8% de los individuos de los morfotipos *tehuelchus* y *madrynsis*, respectivamente (Tabla 2.3). El valor del  $F_g$  de Goodall indicó diferencias significativas entre la forma media de cada morfotipo ( $F_g = 3.92$ ;  $P = 0.0096$ ).

**Tabla 2.3** Tabla de asignación por morfotipo resultante de la validación cruzada. Las filas indican el grupo verdadero de origen (morfotipo) mientras que las columnas indican el grupo en el que los individuos fueron asignados.

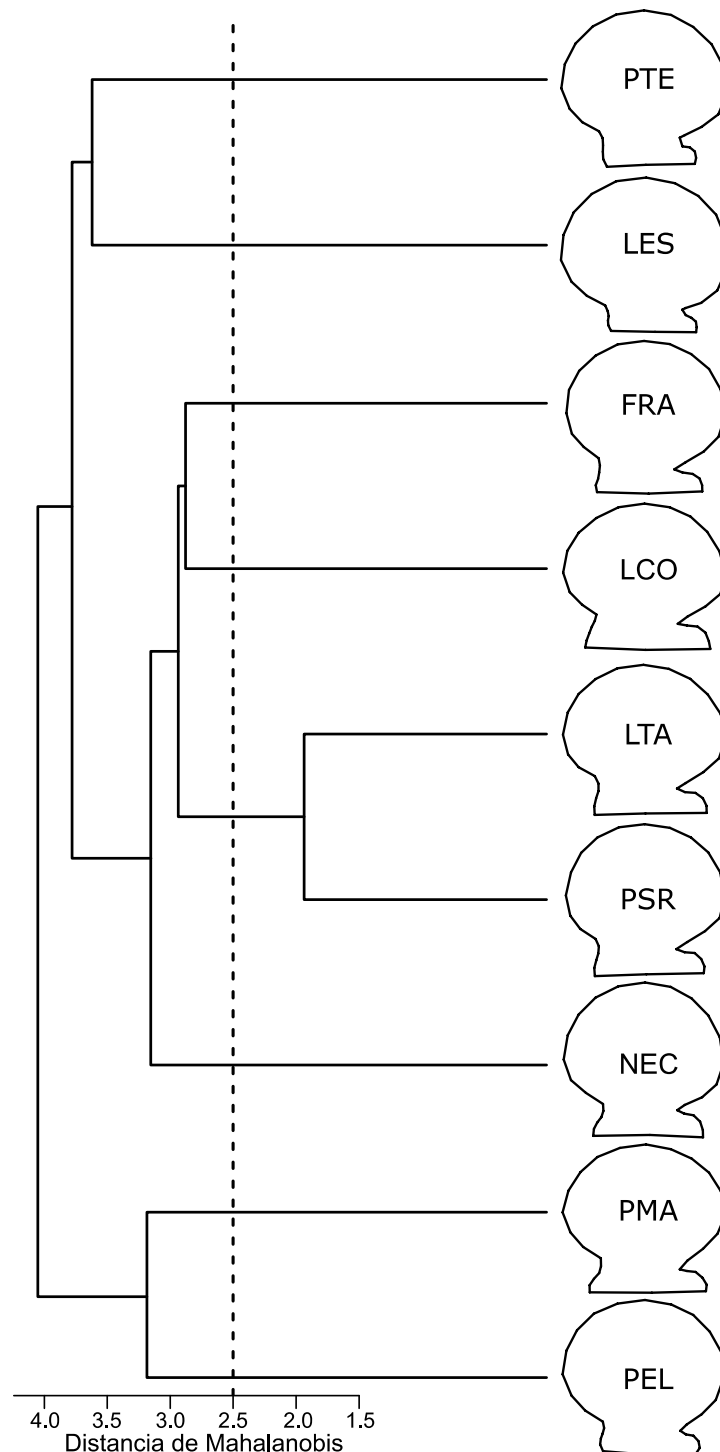
Morfotipo	<i>tehuelchus</i>	<i>madrynsis</i>	Total	Correcto
<i>tehuelchus</i>	224	18	242	92.6%
<i>madrynsis</i>	6	59	65	90.8%
<b>Total</b>	<b>230</b>	<b>77</b>	<b>307</b>	<b>92.2%</b>



**Figura 2.6** Análisis de función discriminante entre morfotipos. Se indica la frecuencia de asignación de los morfotipos *tehuelchus* (azul) y *madrynsis* (rojo). Los diagramas muestran la deformación explicada por cada morfotipo (negro) con respecto a la forma consenso (gris) con un factor de escala de  $\pm 5$  para mejorar la visualización.

El dendrograma UPGMA-MDGC entre localidades mostró el patrón de diferenciación dentro y entre morfotipos (Figura 2.7). El grupo más divergente estuvo compuesto por PEL y PMA, pertenecientes al morfotipo *madrynsis*. Dentro del morfotipo *tehuelchus*, se detectó un grupo conformado por PTE y LES, diferenciado del resto de las localidades. Las localidades restantes formaron un grupo interno en el que NEC se diferenció de LCO, PSR, LTA y FRA. A excepción del par formado por PSR y LTA, que careció de diferencias significativas, las restantes localidades presentaron una morfología estadísticamente distinta.

El ANOVA de Procrustes (Tabla 2.4) indicó que tanto el *morfotipo* como la *localidad* tuvieron efectos significativos (*morfotipo*:  $F = 6.91$ ,  $P < 0.0001$ ; *localidad*:  $F = 14.20$ ,  $P < 0.0001$ ). La mayor variación fue explicada a nivel *individual* (58.38%), mientras que *localidad* y *morfotipo* explicaron una proporción similar (22.33% y 19.29%, respectivamente).



**Figura 2.7** Dendrograma UPGMA-MDGC basado en las distancias de Mahalanobis entre localidades. Las ramas del árbol indican los patrones de similitud entre localidades. La línea de guiones vertical indica el valor de corte para grupos estadísticamente distintos identificados por la prueba MDGC ( $P=0.05$ ). Los diagramas indican la forma promedio de cada sitio, acentuada con un factor de escala de tres para mejorar la visualización. Códigos de localidades: Necochea (NEC), Las Conchillas (LCO), La Esfinge (LES), Punta San Román (PSR), Fracasso (FRA), Punta Tehuelches (PTE), La Tapera (LTA), Puerto Madryn (PMA) y Playa Elola (PEL).

**Tabla 2.4.** ANOVA de Procrustes jerárquico. Suma de cuadrados (SC), porcentaje explicado de la suma de cuadrados (SC%), cuadrados medios (CM), grados de libertad (gl), valor de *F* y *P*.

Efecto	SC%	SC	CM	gl	<i>F</i>	<i>P</i>
<b>Morfotipo</b>	19.29%	0.084595	0.001567	54	6.91	<0.0001
<b>Localidad</b>	22.33%	0.097915	0.000227	432	14.20	<0.0001
<b>Individual</b>	58.38%	0.256016	0.000016	16038		

## 2.5 Discusión

La vieira tehuelche presenta un polifenismo en el cual la variabilidad en la forma de la valva estaría modulada por la heterogeneidad ambiental (término que incluye aspectos tanto ecológicos como físicos). La variabilidad principal de la forma de la valva fue detectada entre localidades pertenecientes a los morfotipos *tehuelchus* y *madrynensis*. El morfotipo *madrynensis* presenta una valva más alta y circular, con aurículas más reducidas que las vieiras del morfotipo *tehuelchus*. Asimismo, se detectaron diferencias significativas al interior del morfotipo *madrynensis* entre las localidades PMA y PEL. Los resultados complementan la caracterización de los morfotipos, que se encuentra definida únicamente sobre la base del número, tamaño y profundidad de costillas (Castellanos, 1971; Real *et al.*, 2004). El límite geográfico entre los dos morfotipos coincide con la zona de transición entre las provincias Biogeográficas Argentina y Magallánica (Balech y Ehrlich, 2008; Cousseau *et al.*, 2020). Mientras que el morfotipo *tehuelchus* puede ser encontrado en las aguas templado-cálidas de la provincia Biogeográfica Argentina, *madrynensis* se distribuye en las aguas templado-frías de la provincia Biogeográfica Magallánica (Real *et al.*, 2004; Trovant *et al.*, 2019). La presencia del sistema frontal de península Valdés en dicha región (Pisoni *et al.*, 2015b) podría actuar como una barrera física que restringe la dispersión larval (Alfaya *et al.*, 2020; Tonini *et al.*, 2022), promoviendo cierto grado de estructura genética a nivel poblacional en la vieira tehuelche (Capítulo 1). El potencial aislamiento producido por dicha barrera podría ser suficiente como para generar también diferenciación poblacional a nivel morfométrico.

Los resultados de este capítulo, en conjunto con la diferenciación genética poblacional observada entre los sitios de cada provincia biogeográfica indicaría la presencia de dos ecotipos (existencia de adaptación genotípica a distintos ambientes, *sensu* Clemens y Schreck, 2021). Sin embargo, alternativamente el patrón de

diferenciación morfométrica podría deberse también a plasticidad fenotípica, en un escenario en el que la diferenciación genética observada sería neutra (producto de la deriva genética y no de la selección natural) entre dos poblaciones con flujo genético restringido (Nicolaus y Edelaar, 2018). Es decir, que la diferenciación morfométrica podría no tener una base genética adaptativa. Por ello se deben realizar nuevos estudios direccionados a comprender si las diferencias observadas (morfométricas y genéticas) poseen una base adaptativa. Una situación similar fue detectada para la vieira mano de león, *Nodipecten subnodosus*, en aguas del Océano Pacífico y el golfo de California, separados por la península de Baja California. Esa especie presenta diferencias genéticas (Petersen *et al.*, 2010) y ecofenotípicas (Purce, 2007) entre ambas costas de la península de Baja California. La base adaptativa de esa diferenciación pudo ser corroborada mediante un experimento de cultivo y trasplante de individuos a ambos lado de la península. De ese modo se pudo evidenciar que las diferencias ecofenotípicas poseen una base genética-adaptativa que responde a los diferentes niveles de estrés ambiental (Koch *et al.*, 2015). Este tipo de experimentos acompañados de un monitoreo detallado de las condiciones ambientales representa una futura línea de investigación para estudiar las adaptaciones de ambos morfotipos.

Por otro lado, se encontró variabilidad morfométrica entre las localidades del morfotipo *tehuelchus*. La simetría de las aurículas y la circularidad de la valva explican gran parte de la variación. La circularidad de la valva ha sido referida como proporción alto/largo, en un enfoque de morfometría tradicional (Gould, 1971; Orensanz, 1986; Ciocco, 1992a). Ambos caracteres continuos se relacionan con la capacidad de natación de las vieiras (Gould, 1971; Stanley, 1972, 1988). Mientras que un disco de valva elongado elípticamente en el sentido anteroposterior (menor proporción alto/largo, Figura 2.2) es más adecuado para balancear las fuerzas de empuje y arrastre durante el nado haciéndolo más eficiente, un disco de valva más circular (mayor proporción alto/largo) tiene un efecto opuesto y ha sido asociado con hábitos más sedentarios (Gould, 1971). Por su parte, una aurícula anterior alargada es una característica que podría evitar que los organismos sean volteados cuando se encuentran fijos al substrato por medio del biso, actuando como un punto de apoyo (Stanley, 1970, 1972, 1988).

En ese marco teórico, las características de valva elongada y aurículas simétricas que presentan las vieiras de LCO en el GSM sugieren que esa morfología es en respuesta a un comportamiento de natación más activo que las vieiras del GSJ. Esos indicios están en consonancia con lo descrito por Orensanz (1986), quien encontró una menor proporción alto/largo en el GSM que en el GSJ. Esa variación fue atribuida a una mayor presión de predación en el GSM, en donde una mayor capacidad natatoria podría resultar en una mejor respuesta de escape. Dicha explicación requiere de futuros estudios que incluyan análisis de diversidad en las comunidades bentónicas de ambas regiones. Por su parte, la presencia de formas más sedentarias en el GSJ fueron atribuidas a que ese golfo presenta localidades con distinto grado de exposición a eventos de arribazón, lo que podría actuar como presión de selección (Orensanz, 1986). Sin embargo, en este trabajo se vio que existe gran variabilidad morfométrica al interior del GSJ. Por ejemplo, LES y PSR están ubicados en la costa norte del GSJ (la cual tiene la mayor exposición al fenómeno de arribazón; Soria *et al.* 2022), pero presentan patrones morfológicos diferentes. Por ello, la interpretación de la información generada en este trabajo en términos de exposición al fenómeno de arribazón es compleja y deben estudiarse las condiciones ecológicas y físicas de cada banco en particular para entender el modo en que las arribazones son capaces de afectar la morfología valvar. Por otro lado, el hecho de que la morfometría detectada en este trabajo para el GSM sea similar a la de las cohortes de 1974-1975 (Orensanz, 1986) sugiere que el patrón es estable en el tiempo. Sin embargo, más localidades (incluyendo distintos sitios al interior del GSM) y distintas cohortes deben ser estudiadas para poner a prueba la estabilidad temporal de los patrones fenotípicos observados (Cadrin, 2020).

Las localidades LES y PTE constituyeron un grupo separado dentro del GSJ, con morfología típica de fenotipos sedentarios (i.e., disco circular y aurículas asimétricas) y en coincidencia espacial con la ubicación del frente del GSJ (Figura 2.1b). Diferencias de forma en esos sitios fueron también detectadas para la almeja rayada, *Ameghinomya antiqua* (Márquez *et al.*, 2010b). La geomorfología costera en conjunto con el régimen de mareas (Tonini y Palma, 2017) producen fuertes corrientes de marea en LES y PTE (Picallo, 1980; Tonini y Palma, 2009) aunque son más débiles en

otros sitios cercanos que responden al estrés del viento (Moreira *et al.*, 2009). En el GSJ se observó que hay una relación directa entre la proporción de individuos fijados mediante biso y la intensidad de la corriente, con un 65% de individuos fijos con corriente de 6-8 cm/s, que asciende a un 90% a 11-13 cm/s (Ciocco *et al.*, 1983, 2006b). Por eso, la morfología de LES y PTE podría estar reflejando el efecto de las corrientes de marea sobre la forma de la valva, en donde la presencia de asimetría en las aurículas sería útil para prevenir el volteo de la valva cuando los individuos están fijos al substrato.

Los diferentes patrones de variación de la forma detectados en el GSM y el GSJ indicarían la existencia de plasticidad fenotípica en la especie. La presencia de variabilidad ecofenotípica en la vieira tehuelche ha sido previamente reconocida. Por ejemplo, un experimento de trasplante de individuos entre distintos bancos del GSJ indicó que el efecto del ambiente representa el principal forzante al momento de determinar la tasa de crecimiento de la especie y no el sitio en el cual los organismos habían reclutado (Ciocco, 1992b). A partir de esos descubrimientos, Ciocco (1992b) propuso que en el GSJ se comparte un único stock genético, lo que se vio apoyado por distintos estudios genético más recientes (Real *et al.*, 2004; Trovant *et al.*, 2019, Capítulo 1). La falta de diferenciación genética y el escenario de un pool larval común en el GSM y el GSJ señalan que la variación morfométrica de la vieira tehuelche en esos golfos podría ser el resultado de su plasticidad fenotípica, en respuesta a las condiciones ambientales locales en las que cada cohorte se desarrolla.

Alternativamente, la remoción diferencial de ciertos fenotipos podría ser responsable de algunas de las diferencias morfométricas observadas. Por ejemplo, en los sitios que poseen una elevada corriente, es posible que la misma actúe removiendo a los organismos menos aptos para permanecer en esos sitios (i.e., formas más nadadoras). De este modo, los muestreos de los organismos adultos reflejarían la morfología remanente, en este caso, más sedentarias. Dicha selección podría ocurrir durante toda la etapa bentónica. Sin embargo, en caso de que la morfología observada refleje procesos de selección, los sitios en los que no existe la presión de selección deberían reflejar una mayor diversidad de formas. Si bien los muestreos de este trabajo son acotados, los mismos no reflejan una mayor diversidad morfométrica en

sitios poco correntosos (e.g., FRA) en relación a los muy correntosos (e.g., LES o PTE). En todo caso, la diversidad morfométrica en relación a las distintas condiciones ambientales abre nuevas líneas de interrogantes que podrán ser abordadas con diseños experimentales *ad hoc*.

Por otro lado, desde el punto de vista de la actividad pesquera, la marisquería del GSJ se maneja como un único stock bajo un esquema de cupo pesquero total permitido (Cinti *et al.*, 2011; Orensanz y Seijo, 2013; Soria *et al.*, 2016). Sin embargo, el reclutamiento es espacial y temporalmente variable. Por eso, durante la Mesa Técnica en que se discuten los resultados del relevamiento del recurso, los pescadores a menudo han propuesto un esquema de pesca espacialmente estructurado, en los que el esfuerzo sea focalizado en determinados sectores según las condiciones de cada año (e.g., Mesa Técnica Relevamiento 2012, 2015, 2017; Fiorda y Parma, 2015; Soria *et al.*, 2017). Esas propuestas se han basado, por ejemplo, en focalizar el esfuerzo en zonas poco profundas que tienen altos riesgos de mortalidad debido al efecto de tormentas, o bien en evitar la pesca en determinados bancos con la intención de protegerlos como reservorio reproductivo para años subsiguientes. Por diversos motivos (e.g., logística, financiamiento, recursos humanos), en la actualidad no existe capacidad de control *in situ* que permita un manejo espacialmente estructurado con cierres en zonas específicas. Sin embargo, la variabilidad fenotípica detectada y la capacidad de identificar las vieiras de los diferentes bancos (Tabla 2.2) podría representar un primer paso para ser utilizada durante los pasos iniciales del proceso comercial en caso de implementarse un esquema de manejo espacialmente estructurado que requiera la identificación del banco de origen de la captura (Shepard *et al.*, 2010; Ibáñez, 2014, 2015).

## **2.6 Conclusiones**

En el presente capítulo se abordaron aspectos de la variación morfométrica de la vieira tehuelche en el Mar Argentino. Se pudo visualizar un patrón de variación alométrica a lo largo de la historia de vida de la especie que coincide con los cambios previamente reportados para pectínidos en general y para la especie en particular. Las mayores diferencias fueron detectadas entre los ejemplares de los morfotipos

*tehuelchus* y *madrynensis*, con lo que se complementa la caracterización de los mismos. A partir de la integración de estos resultados con la información genética presentada en el Capítulo 1, se pudo conocer que existe variación de la forma de la valva en la zona en la que opera la pesquería (GSM y GSJ), donde existe diferenciación genética entre sitios. Esto indicaría la presencia de plasticidad fenotípica en los caracteres morfométricos de la vieira tehuelche. La presencia de distintas condiciones ecológicas y oceanográficas podría explicar la variación entre localidades, donde el patrón de diferenciación y las características de las valvas son estables en el tiempo. Así, se vio que una morfología más nadadora podría estar favorecida por presión de predación en el GSM. Por su parte, los sitios con mucha corriente presentarían morfologías más sedentarias y con características propias de fijación mediante biso. La información generada en este capítulo presenta nuevos interrogantes acerca del modo en que la variabilidad ambiental determina las características fenotípicas de la especie.

## Capítulo 3: Procesos de la oceanografía costera relevantes para la dinámica de la vieira tehuelche: estudios mediante series temporales de viento y temperatura del agua

### 3.1 Introducción

El ciclo reproductivo de los moluscos pectínidos se encuentra regulado por factores intrínsecos (genéticos, hormonales) y/o extrínsecos (condiciones ambientales, densa dependencia). Gran parte de las variaciones intra-específicas de la actividad reproductiva, ya sea espaciales o temporales, están asociadas a condiciones ambientales como la temperatura, disponibilidad de alimento, fotoperiodo y profundidad (Joll y Caputi, 1995; Román *et al.*, 2001; Barber y Blake, 2016). Entre esas, la temperatura tiene un rol preponderante regulando primariamente la actividad reproductiva e influenciando la dinámica poblacional de los pectínidos (Dickie, 1955; Román *et al.*, 2001; Shephard *et al.*, 2010; Barber y Blake, 2016). En particular, la temperatura condiciona la actividad reproductiva mediante dos vías complementarias: a) modulando el desarrollo y la maduración de las gónadas; y b) induciendo a la liberación de las gametas al medioambiente (desove) cuando se dan cambios de temperatura que actúan como estímulo ambiental.

La sincronía entre el desove y condiciones ambientales favorables (i.e., temperatura y/o disponibilidad de alimento) podría incrementar la supervivencia de las larvas. Ese acople es de particular importancia en zonas templadas, donde las condiciones óptimas para el éxito reproductivo ocurren durante un período de tiempo acotado (Bonardelli *et al.*, 1996). Esto ha sido descrito en términos de la hipótesis de *match-mismatch*, donde se propone que el éxito del reclutamiento estará vinculado a que los eventos de desove ocurran en momentos cuyas condiciones ambientales sean favorables para el desarrollo de las larvas (Cushing, 1990).

Para el caso de la vieira tehuelche, los estudios realizados han permitido entender algunas de las vías en que la temperatura regula la dinámica poblacional. Por ejemplo, se ha descrito que la temperatura puede cumplir un rol a una macro escala dado que los eventos de reclutamiento exitoso en todo el golfo suelen ocurrir durante años con anomalías cálidas (Amoroso, 2012; Soria *et al.*, 2016). Esa regulación estaría

dada, indirectamente, por una mayor cantidad de alimento durante años cálidos, que redundaría en un mayor potencial reproductivo del stock y mayor disponibilidad de alimento para las larvas (Amoroso, 2012). Asimismo, la mayor temperatura podría redundar en una mayor tasa de crecimiento de las larvas, disminuyendo las distancias de advección y/o mortalidad por depredación (Dickie, 1955; Lough, 1975; Beaumont y Barnes, 1992; Cragg, 2016).

La fluctuación de la abundancia poblacional ha sido puesta de manifiesto por los relevamientos del stock, realizados cuasi-anualmente y que representan la principal herramienta del manejo de la pesquería (Orensanz y Seijo, 2013; Soria *et al.*, 2017). Los mismos se realizan conjuntamente por el personal científico del CESIMAR-CENPAT, pescadores artesanales y Secretaría de Pesca de Chubut. En cada relevamiento se identifica la ubicación y extensión de los bancos, así como la biomasa y estructura de tallas (Soria *et al.*, 2017). Los resultados se discuten en una mesa técnica que involucra a todas las partes y, sobre esa base, la Secretaría de Pesca establece la cuota de captura, considerando la abundancia y proporción de talla no comercial (< 60 mm) del stock. La realización del relevamiento anual (2001-2017) representa una de las principales fuentes de información para comprender qué variables ambientales tienen un rol preponderante modulando la dinámica poblacional de la vieira.

Por otra parte, los cambios abruptos de la temperatura cumplen un rol como desencadenantes del desove, de relevancia para la sincronía del desove entre individuos en un mismo banco. La sincronía del desove al interior de cada banco cumple un rol crucial en especies que poseen fecundación externa ya que de ese modo se maximiza la tasa de encuentro entre gametas, y por ello la de fecundación (Román *et al.*, 2001; Barber y Blake, 2016). Asimismo, los eventos que generen desoves sincrónicos entre distintos bancos podrían contribuir a una mayor disponibilidad de larvas a una mayor escala. En laboratorio, se ha visto que la vieira tehuelche puede ser inducida al desove mediante alternancias de temperatura ( $\Delta T \sim 12^\circ\text{C}$ ) de corto plazo (30 minutos) (Narvarte, 2001; Narvarte y Pascual, 2003). En la naturaleza se han asociado eventos de desove con variaciones de temperatura menores, del orden de unos pocos grados (Amoroso, 2012; Soria *et al.*, 2016). Por ello, es relevante conocer los factores que pueden inducir cambios en la temperatura, tal como el efecto de la

circulación de aire en capas bajas de la atmósfera (viento) sobre la circulación del mar a nivel costero.

En zonas costeras, entre los forzantes más relevantes para los movimientos de masas de agua se encuentran el viento, las olas y la marea (Lentz y Fewings, 2012). En el GSJ se ha propuesto que el viento es uno de los principales forzantes que poseen capacidad de generar cambios de temperatura en el fondo mediante movimientos de surgencia o hundimiento de masas de agua según la orientación del viento con respecto a la costa (Soria *et al.*, 2015; Hernández Moresino *et al.*, 2019, 2022). En particular, el viento que sopla en dirección perpendicular a la costa juega un rol preponderante al gobernar los movimientos de agua horizontales (en la misma dirección que el viento) y los consecuentes movimientos verticales que generan hundimiento o surgencia de masas de agua (Dellatorre *et al.*, 2012; Lentz y Fewings, 2012; Pisoni *et al.*, 2015a). Los movimientos de masas de agua inducidos por el viento podrían jugar un papel relevante en las variaciones de la temperatura de fondo en el GSJ, en donde el viento explica aproximadamente el 70% de la variabilidad en la corriente de fondo (Moreira *et al.*, 2011).

Los procesos de surgencia y hundimientos de las masas de agua por efecto del viento suelen darse en escalas temporales de pocas horas (Dellatorre *et al.*, 2012; Soria *et al.*, 2015). Eso pone en evidencia que el modo en que se calculan las anomalías (es decir, respecto a qué valor de referencia son calculadas) es relevante para lograr comprender los distintos procesos que originan las variaciones de la temperatura del fondo a distintas escalas temporales. Por otro lado, la carencia de registro de viento *in situ* sostenidos en el tiempo hasta el momento ha impedido el estudio del acople entre el viento y los movimientos de masas de agua que estos inducen. Por eso en este capítulo se exploran las distintas escalas de variación térmica así como el modo en que el viento actúa como forzante ambiental mediante el análisis de datos colectados *in situ*.

### **3.2 Objetivo**

En este capítulo se investigan los procesos oceanográficos que influyen sobre la variación de la temperatura del fondo del mar a distintas escalas y su relación con las

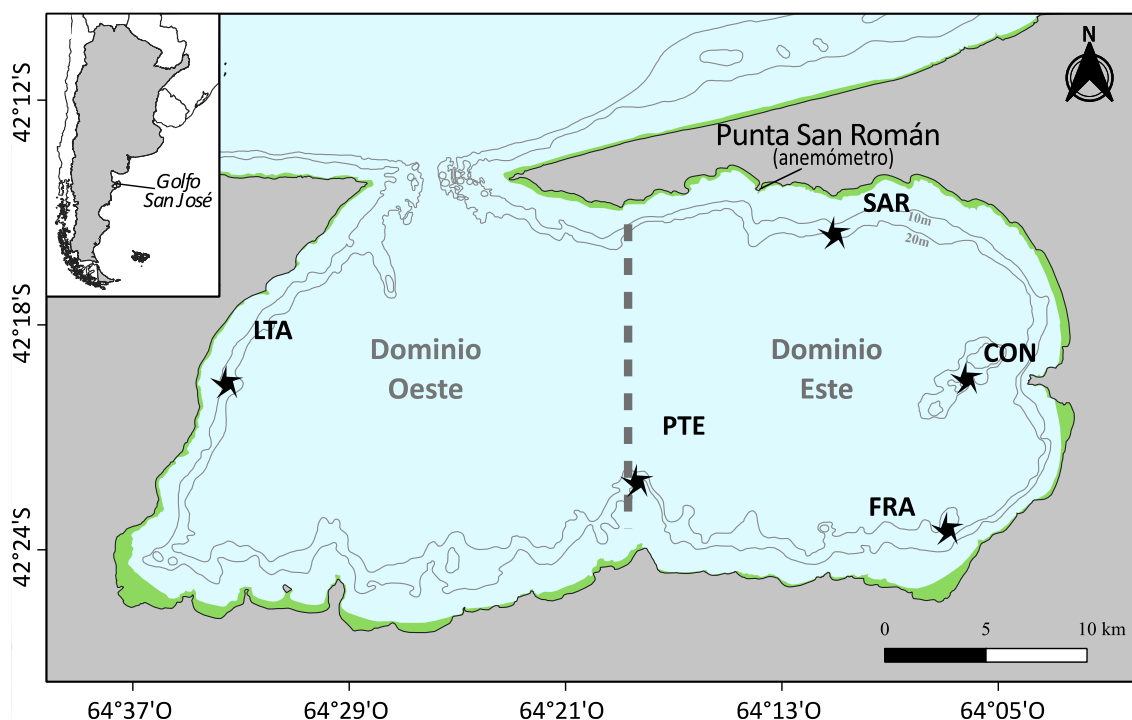
fluctuaciones poblacionales de la vieira tehuelche. Asimismo, se busca comprender el modo en que el viento actúa como forzante atmosférico sobre los movimientos de masas de agua y su consecuente impacto sobre la temperatura de fondo en el GSJ. De este modo, se busca identificar y caracterizar procesos de la oceanografía costera que condicionan la dinámica reproductiva de la vieira tehuelche. En ese contexto se plantean los siguientes objetivos particulares:

- Caracterizar climatológicamente la circulación de aire en capas bajas de la atmósfera (viento) en el GSJ.
- Caracterizar la variabilidad de la temperatura del agua de fondo en el GSJ a distintas escalas temporales.
- Analizar el acople entre el viento y las variaciones de la temperatura de fondo en relación a los procesos costeros de movimientos de masas de agua.
- Analizar las fluctuaciones poblacionales de la vieira tehuelche en el GSJ durante las últimas dos décadas.

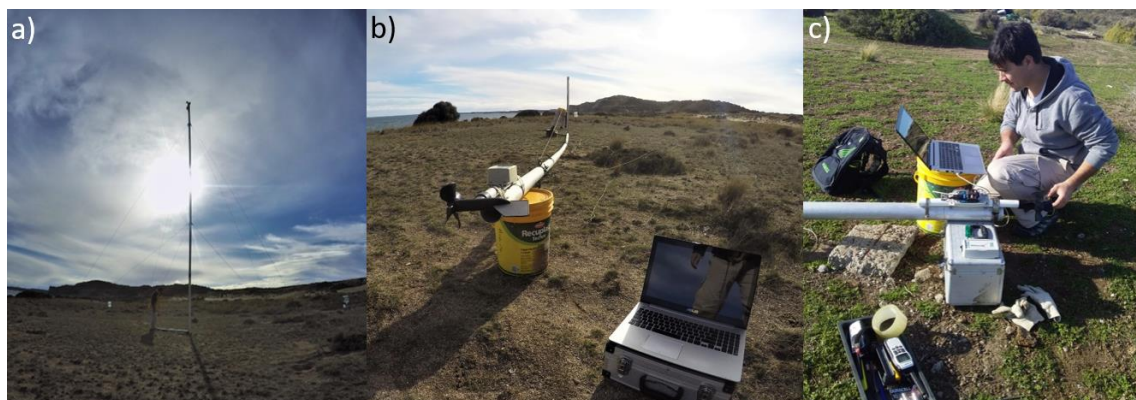
### **3.3 Métodos**

#### *3.3.1 Análisis climatológico del viento*

La intensidad (m/s) y dirección (grados) del viento fueron registrados cada una hora en la localidad de San Román (Figura 3.1) utilizando un anemómetro WindLog™ marca RainWise Inc. El anemómetro fue instalado en un mástil de 10 m de altura (Figura 3.2). En forma bimestral se visitó el sitio para dar mantenimiento a la estación y realizar la descarga de los datos almacenados en la unidad. La serie de datos se extiende desde el 25 de septiembre de 2013 hasta el 13 de julio de 2020 y fue discontinuada en el contexto de la Pandemia SARS-CoV-2. Se realizó el análisis de la climatología anual y mensual utilizando gráficos de rosa de los vientos en el programa Grapher11.



**Figura 3.1** Sitios de colecta de los datos ambientales en el golfo San José. Ubicación del anemómetro en Punta San Román, donde se registran los datos de intensidad y dirección del viento. Las estrellas indican la ubicación de los termistores donde se colectaron datos de temperatura de fondo. Sarmiento (SAR, 22 m de profundidad), Punta Conos (CON, 18 m), Fracasso (FRA, 12 m), Punta Tehuelches (PTE, 10 m) y La Tapera (LTA, 10 m). La línea punteada indica la posición aproximada del frente del GSJ, el cual separa al golfo en los dominios este y oeste. La zona verde representa el intermareal, mientras que las líneas grises son las isobatas de 10 y 20 m de profundidad.



**Figura 3.2** Trabajos de campo durante la colecta de datos de viento. a) El mástil montado con el anemómetro registrando a 10 m de altura. b) Vista del descenso del mástil con el anemómetro, previo a la descarga de datos. c) proceso de descarga de datos y reemplazo de baterías del equipo.

### 3.3.2 Análisis de la temperatura del fondo en el golfo San José

Datos horarios de temperatura de fondo fueron tomados en el GSJ, en cinco sitios entre 10 y 22 m de profundidad en marea baja. Los instrumentos se colocaron en

Baliza Sarmiento (SAR, 22 m), Punta Conos (CON, 18 m), Fracasso (FRA, 12 m), Punta Tehuelches (PTE, 10 m) y La Tapera (LTA, 10 m) (Figura 3.1). Estas series de datos de temperatura son una continuación de los registros iniciados en 2004, los cuales han sido mantenidos hasta la actualidad. Para el registro de la temperatura se utilizan termistores HOBO TidbiT, los cuales son reemplazados en forma periódica para la descarga de datos. De esta forma, se cuenta con un registro histórico de 17 años y medio de datos, desde octubre de 2004 a febrero de 2022, momento en que se realizó el último recambio de instrumentos.

Para analizar los patrones de variación interanual de la temperatura del fondo se estimó una media climatológica para cada sitio contemplando la totalidad de los datos, siguiendo el mismo método que Amoroso (2012). Para ello se ajustó una función sinusoidal a cada serie de datos:

$$T = T_m + A \cos(\omega(x - \phi))$$

donde  $T$  es la temperatura estimada,  $T_m$  es la temperatura media,  $A$  es la amplitud de onda,  $\omega$  es la frecuencia,  $x$  es el día del año y  $\phi$  la fase. Los parámetros de la función fueron ajustados por mínimos cuadrados usando una rutina de R para ajustar la temperatura al día Juliano contado arbitrariamente a partir del 1 de enero de cada año. Los residuales del modelo (diferencia entre la observación y el modelo estimado) representaron las anomalías de temperatura, las que fueron promediadas mensualmente para facilitar su interpretación.

Para conocer las variaciones térmicas que se producen en el corto plazo (en la escala temporal de horas a días) se calculó un promedio móvil de 15 días (promediando los datos de los 7 días previos y 7 días posteriores a cada registro). La ventana temporal utilizada para calcular dicho promedio fue seleccionada luego de ensayar distintas opciones (i.e., 7, 15, 30, 60 días) de modo de evitar un sobreajuste de los datos. Las variaciones térmicas de corto plazo (VTCP) fueron definidas como la diferencia entre la temperatura en un momento dado y el promedio móvil para ese momento. Dado que la finalidad de estudiar las VTCP fue comprender la relación con el viento, se reportan únicamente los datos del período de tiempo en que se cuenta con información del viento *in situ* (2013-2020).

Para analizar el efecto del viento actuando como forzante atmosférico sobre la temperatura del fondo se utilizó la VTCP y las componentes meridional (norte-sur) y zonal (este-oeste) del viento:

$$V = I \cos D \frac{\pi}{180} \quad U = I \sen D \frac{\pi}{180}$$

donde  $V$  y  $U$  son las componentes meridional y zonal respectivamente,  $I$  es la intensidad del viento en m/s y  $D$  es la dirección del viento.

Esas direcciones son coincidentes con sentidos perpendicular o paralelo a la costa según la ubicación de cada sitio. Para el estudio de la componente meridional, únicamente se consideraron los registros de viento en los que la dirección fue de los cuadrantes norte ( $316^\circ - 45^\circ$ ) y sur ( $136^\circ - 225^\circ$ ), mientras que para el estudio de la componente zonal se consideraron los registros con viento del este ( $46^\circ - 135^\circ$ ) y oeste ( $226^\circ - 315^\circ$ ). Por otro lado, se consideraron los registros entre noviembre y febrero, en los que existe una mayor estratificación térmica de la columna de agua (ANEXO I).

Para entender el acople entre el viento y la temperatura del fondo se realizó un ajuste de un modelo de regresión lineal entre la VTCP en cada sitio y cada componente de viento. Asimismo, se realizó un análisis de correlación cruzada para conocer si existe desfase entre el cambio de temperatura en un momento dado y el viento en horas previas.

### 3.3.3 Fluctuaciones de la abundancia poblacional de vieira tehuelche

Para estudiar las fluctuaciones en la abundancia poblacional de la vieira tehuelche se utilizó la información procedente de los relevamientos anuales del recurso, los cuales fueron implementados a partir del año 2001. El relevamiento se realiza por el personal científico del CENPAT en colaboración con los pescadores artesanales y la Secretaría de Pesca de Chubut. Brevemente, la metodología general del relevamiento consiste en conteos visuales de vieiras sobre transectas de 1 m de ancho perpendiculares a la línea de costa, entre los 25 y 5 m de profundidad. El diseño de muestreo varía interanualmente y es decidido en función del conocimiento *a priori* de la abundancia y distribución del stock. Es decir, que en los sitios en que los

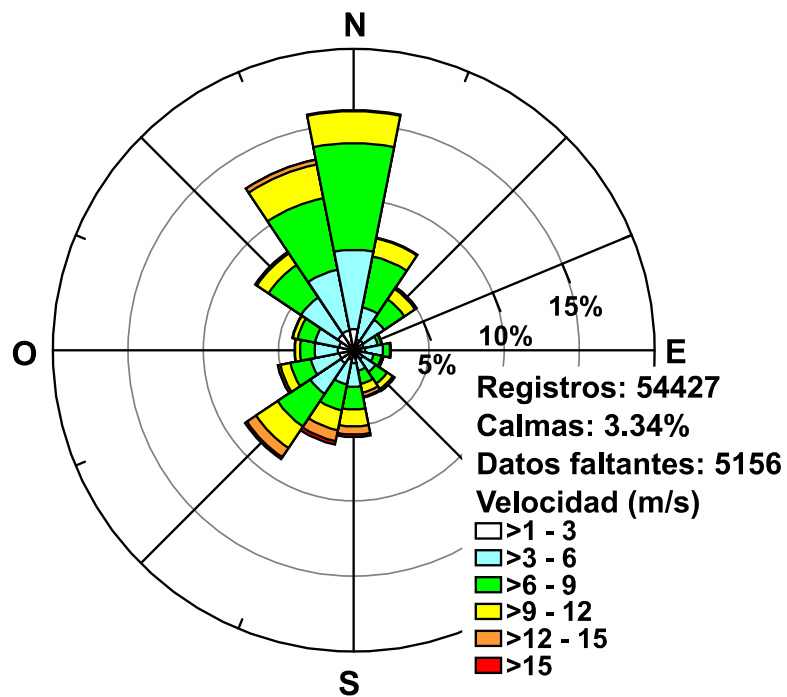
pescadores tenían información de que no había recurso, no se evaluaban. Más detalles relacionados al método de muestreo y las estimaciones pueden encontrarse en (Parma *et al.*, 2008; Amoroso *et al.*, 2010, 2011b; Soria *et al.*, 2017). En esta sección se realiza una revisión de los relevamientos en los que existe información disponible.

### **3.4 Resultados**

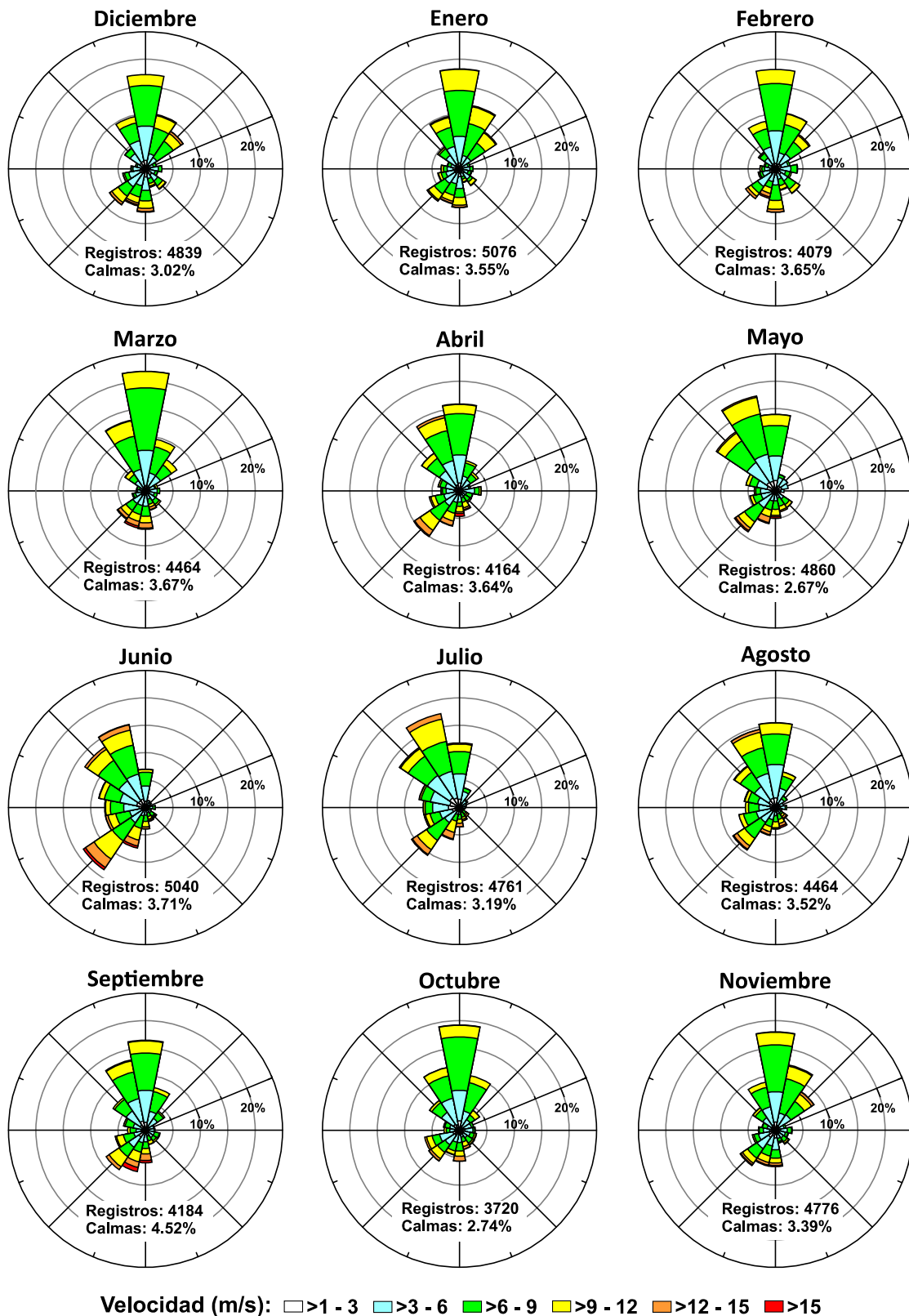
#### *3.4.1 Análisis climatológico del viento*

El análisis climatológico anual y mensual de la circulación del aire en capas bajas de la atmósfera mostró un patrón claro de viento predominante del sector norte y del sur en menor medida. La velocidad promedio del viento fue de 6.2 m/s. La velocidad promedio mensual osciló entre 5.9 m/s en diciembre y 6.7 m/s en junio. La dirección dominante fue del sector norte (32.3%) seguida por vientos del sur (18.5%) (Figura 3.3). Los registros de viento con intensidad menor a 1 m/s, considerados como *calmas*, representaron el 3.34% de los registros (Figura 3.3). El viento de intensidad moderada (6 a 12 m/s) estuvo presente en forma predominante desde el sector norte, y en menor medida desde el sur. Por su parte, el viento de mayor intensidad (>12 m/s) presentó una clara predominancia desde el sector sur y sur-oeste.

La climatología mensual mostró una estacionalidad en el patrón observado. Los cambios estacionales estuvieron determinados por una marcada rotación hacia el sector oeste durante los meses de mayo, junio y julio, seguido por agosto en una menor medida. Ya sea considerando la climatología anual o mensual, los vientos menos frecuentes fueron los provenientes del sector este, seguidos por el oeste (Figura 3.4).



**Figura 3.3** Rosa de los vientos en el golfo San José. Frecuencia (%) de vientos según su intensidad y dirección para el período entre el 25 de septiembre de 2013 y el 13 julio 2020 en San Román. Se indica el número total de registros, el porcentaje de calmas (definidas como viento de intensidad < 1 m/s) y el número de datos faltantes.



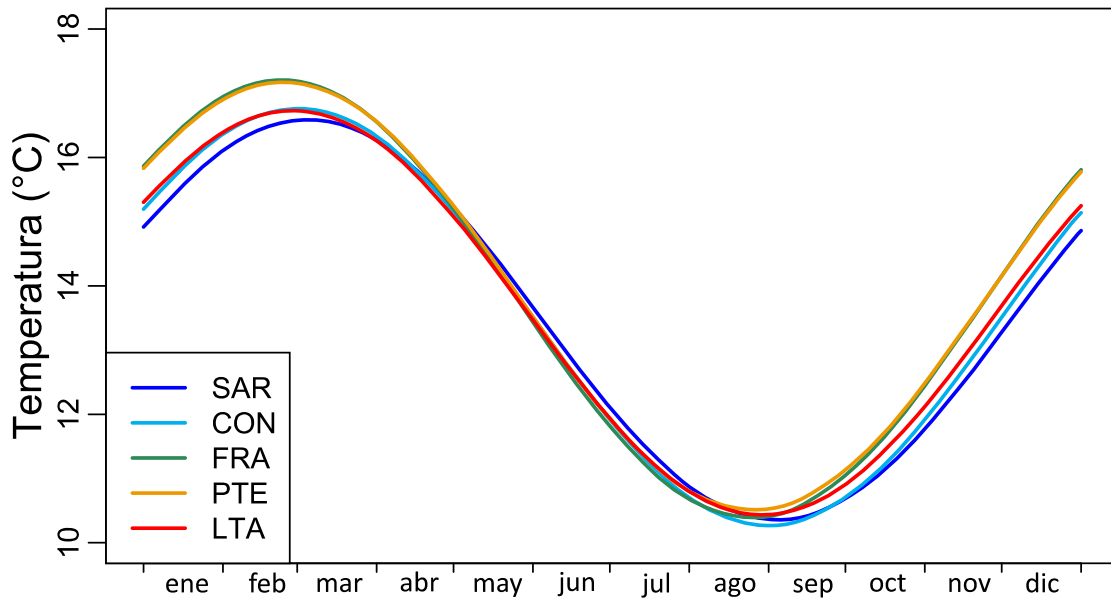
**Figura 3.4** Climatología mensual del viento en el golfo San José. Frecuencia (%) de vientos según su intensidad y dirección para el período entre el 25 de septiembre de 2013 y el 13 julio 2020 en San Román. Se indica el número total de registros para cada mes, el porcentaje de calmas (definidas como viento de intensidad < 1 m/s) y el número de datos faltantes.

### 3.4.2 Análisis de la temperatura del fondo en el golfo San José

Los parámetros estimados para el modelo sinusoidal ajustado a cada serie de datos de temperatura se resumen en la Tabla 3.1 y se visualizan en la Figura 3.5. El parámetro de temperatura media ( $T_m$ ) ajustado por el modelo para cada serie de datos presentó valores entre 13.47°C (SAR) y 13.84°C (PTE). Asimismo, la amplitud ( $A$ ) varió entre 3.12°C (SAR) y 3.41°C (FRA). De este modo, la temperatura máxima estimada ( $T_{max}$ ) se dio en FRA y PTE (17.21°C y 17.17°C respectivamente), mientras que la temperatura máxima más baja se dio en SRO y CON (16.59°C y 16.77°C respectivamente) (Figura 3.5 y 3.6). Por su parte, LTA presentó valores intermedios de temperatura máxima (16.66°C). La temperatura mínima estimada ( $T_{min}$ ) más alta estuvo en PTE (10.51°C), con SAR, FRA y LTA presentando valores similares (10.35°C a 10.39°C) y los valores más bajos en CON (10.27°C). Finalmente, el parámetro de fase de la onda ( $\emptyset$ ), indicativo de la fecha en que se da el máximo de temperatura, fue de ~55 días en FRA y PTE, y 64.5 días en SAR, mientras que CON y LTA presentaron valores intermedios (Tabla 3.1). Estos valores indican que en promedio la temperatura máxima se alcanza aproximadamente entre el 24 de febrero y el 5 de marzo (Figura 3.5).

**Tabla 3.1** Parámetros de onda del modelo ajustado a la temperatura. Se indican los parámetros ajustados de temperatura media ( $T_m$ ), amplitud de la onda en grados centígrados ( $A$ ), así como la máxima ( $T_{max}$ ) y mínima ( $T_{min}$ ) en grados centígrados resultantes de la  $T_m$  y  $A$ , así como el parámetro de la fase en días ( $\emptyset$ ). Códigos de localidades: Baliza Sarmiento (SAR), Punta Conos (CON), Fracasso (FRA), Punta Tehuelches (PTE) y La Tapera (LTA).

Parámetro	SAR	CON	FRA	PTE	LTA
$T_m$	13.47	13.52	13.80	13.84	13.51
$A$	3.12	3.25	3.41	3.33	3.15
$T_{max}$	16.59	16.77	17.21	17.17	16.66
$T_{min}$	10.35	10.27	10.39	10.51	10.36
$\emptyset$	64.53	60.89	54.63	55.26	58.86

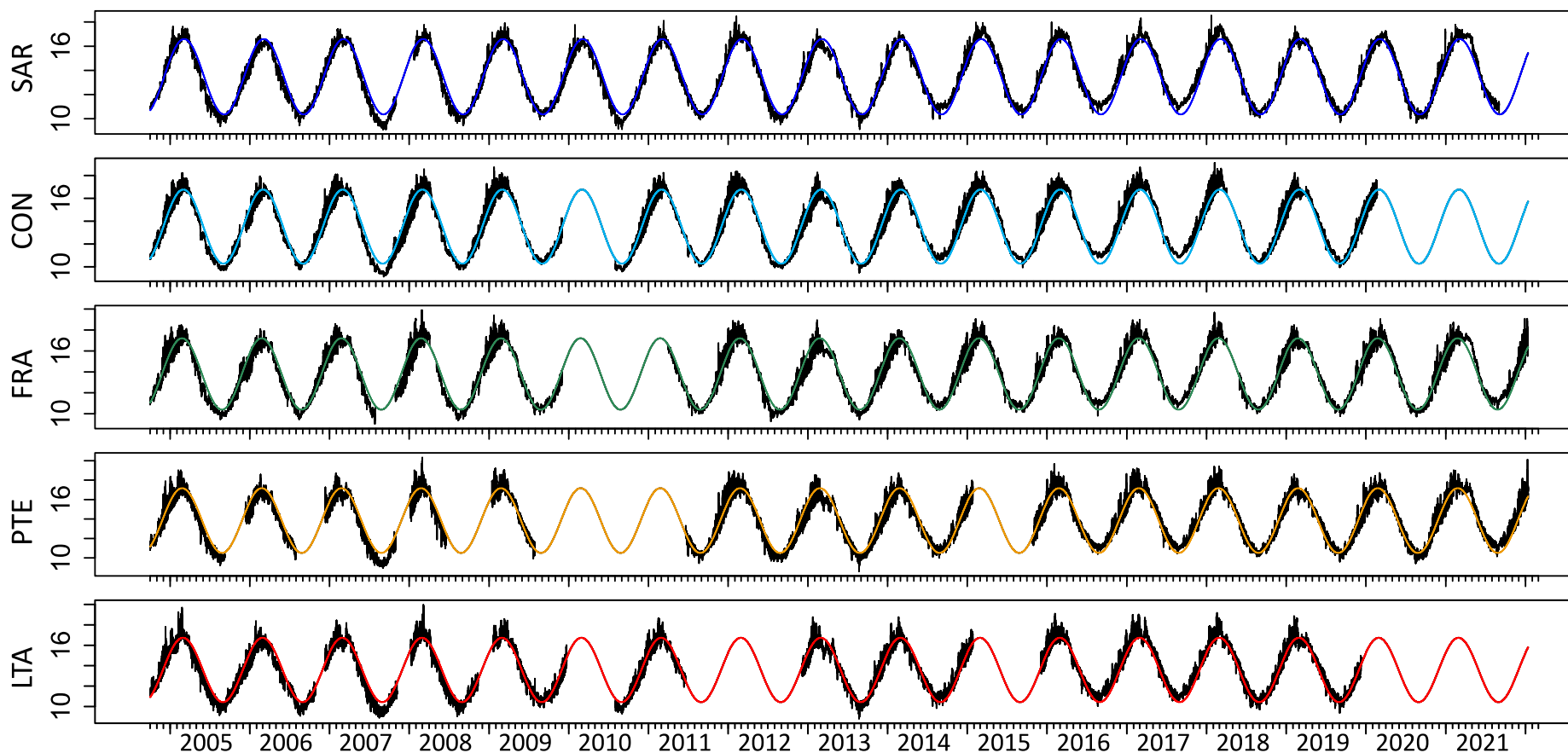


**Figura 3.5** Ajuste de la función sinusoidal de la temperatura anual de fondo en el golfo San José. Se muestran las curvas de las funciones ajustadas a la serie de datos anuales de temperatura de fondo en cada uno de los sitios. Códigos de localidades: Baliza Sarmiento (SAR), Punta Conos (CON), Fracasso (FRA), Punta Tehuelches (PTE) y La Tapera (LTA).

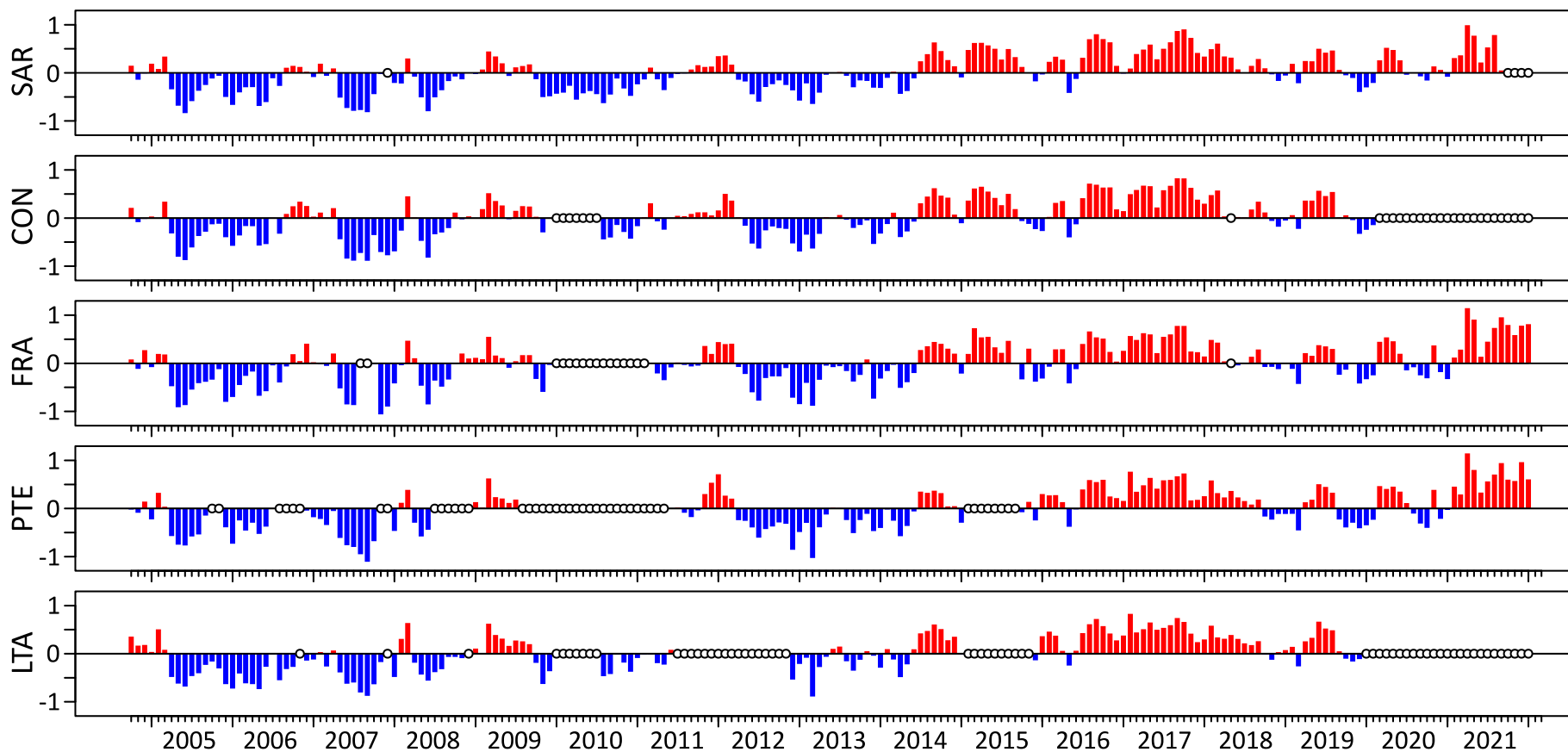
Las anomalías térmicas anuales de cada sitio, calculadas con respecto a la media histórica (2004-2022), mostraron una tendencia similar entre los distintos sitios. Estos valores de anomalía mensual indicaron un patrón en el que existen períodos consistentemente fríos que contrastan con otros predominantemente cálidos (Figura 3.7, Tabla 3.2). En particular, los períodos principales con anomalías frías pudieron observarse desde otoño de 2005 a primavera del 2007, primavera del 2009 al otoño de 2011 y desde el otoño de 2012 al otoño del 2014. Asimismo, se vieron años parcialmente fríos durante otoño-invierno de 2008, primavera del 2019, verano de 2020, invierno-primavera 2020. Por su parte, los períodos cálidos pudieron detectarse desde el invierno de 2014 a invierno de 2015, desde invierno de 2016 a invierno de 2018 y desde verano de 2021 en adelante. Cabe destacar que la magnitud de las anomalías de 2021 fueron las mayores del período de estudio. Asimismo, momentos puntuales de anomalías cálidas pueden detectarse en la primavera de 2004, el verano de 2005, verano a invierno de 2009, primavera de 2011, verano de 2012, verano de 2016, otoño-invierno de 2019 y otoño de 2020.

**Tabla 3.2** Anomalías de temperatura en el golfo San José por estación. Se muestra la tendencia principal en los cinco sitios del GSJ por estación y por año, indicando si se trata de anomalías principalmente cálidas, frías o poco definida en los casos en que no se visualiza un patrón claro en todo el golfo.

Año	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
2004	Sin dato	Sin dato	Sin dato	Poco definida
2005	Cálida	Fría	Fría	Fría
2006	Fría	Fría	Fría	Poco definida
2007	Poco definida	Fría	Fría	Fría
2008	Poco definida	Fría	Fría	Poco definida
2009	Cálida	Cálida	Cálida	Fría
2010	Fría	Fría	Fría	Fría
2011	Fría	Fría	Poco definida	Cálida
2012	Cálida	Fría	Fría	Fría
2013	Fría	Fría	Fría	Fría
2014	Fría	Fría	Cálida	Cálida
2015	Cálida	Cálida	Cálida	Poco definida
2016	Cálida	Poco definida	Cálida	Cálida
2017	Cálida	Cálida	Cálida	Cálida
2018	Cálida	Cálida	Cálida	Poco definida
2019	Poco definida	Cálida	Cálida	Fría
2020	Fría	Cálida	Fría	Fría
2021	Cálida	Cálida	Cálida	Cálida
2022	Cálida	Sin dato	Sin dato	Sin dato



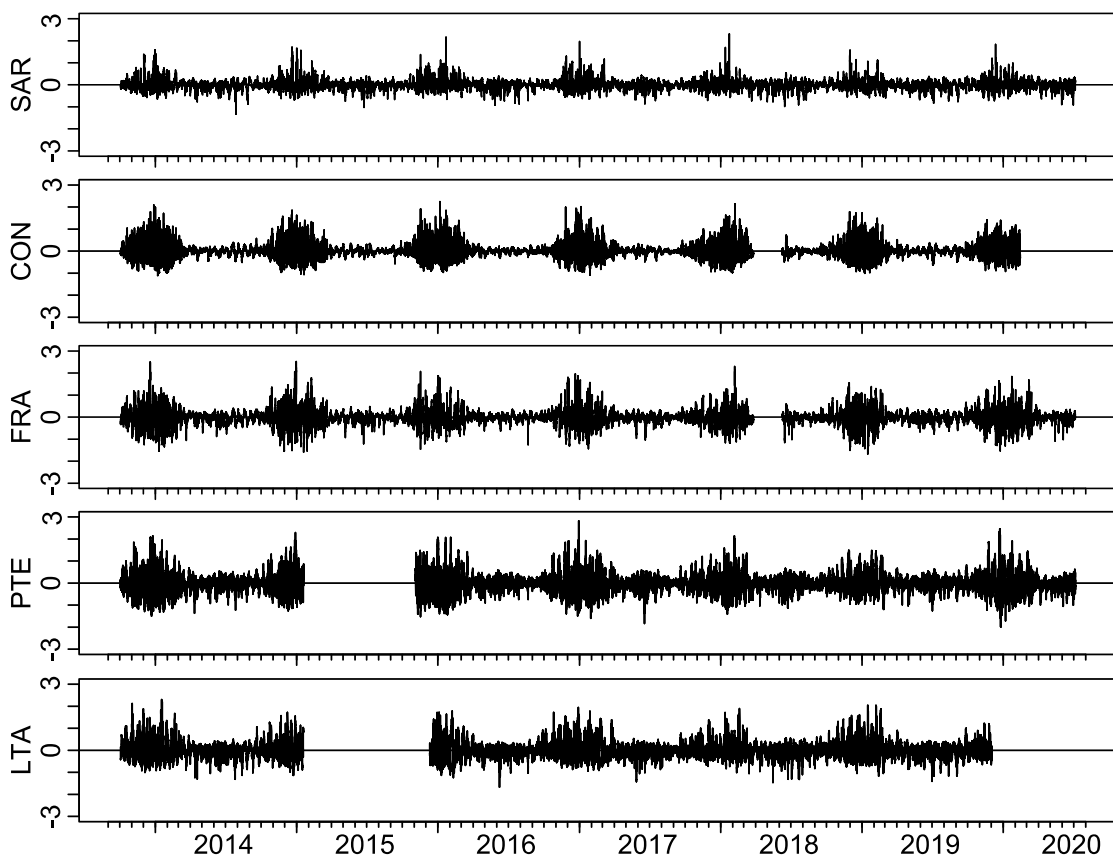
**Figura 3.6** Temperatura del fondo del mar y función sinusoidal ajustada a cada serie de datos. Se muestran los registros horarios de temperatura del fondo del mar, tomados entre octubre de 2004 y febrero de 2022. La línea coloreada representa el modelo climatológico ajustado para cada serie de datos, utilizando los mismos colores que en la Figura 3.5. Códigos de localidades: Baliza Sarmiento (SAR), Punta Conos (CON), Fracasso (FRA), Punta Tehuelches (PTE) y La Tapera (LTA).



**Figura 3.7** Promedios mensuales de las anomalías de temperatura de fondo en el golfo San José. Se muestran las anomalías de temperatura, calculadas como la diferencia entre la temperatura observada y el modelo ajustado a las series de datos en cada sitio. Los valores de anomalía por hora fueron promediados dentro de cada mes para facilitar la interpretación. En azul se muestran las negativas (frías) mientras que en rojo se muestran las anomalías positivas (cálidas). Los círculos blancos sobre el eje horizontal indican datos faltantes. Códigos de localidades: Baliza Sarmiento (SAR), Punta Conos (CON), Fracasso (FRA), Punta Tehuelches (PTE) y La Tapera (LTA).

Por su parte, las VTCP calculadas con respecto a un promedio móvil sobre 15 días permitieron analizar la variación experimentada en el fondo del mar en una escala temporal acotada (Figura 3.8). Los sitios que menor variación presentaron anualmente fueron CON (3.36°C) y SAR (3.64°C), mientras que los máximos estuvieron en PTE (4.66°C) y FRA (4.20°C); LTA ocupó el valor intermedio (3.97°C) (Figura 3.8, Tabla 3.3).

La amplitud diaria de la VTCP (diferencia entre máximo y mínimo valor) fue mayor durante los meses de primavera y verano, con máximas variaciones durante diciembre y enero, seguidas por noviembre y febrero (Tabla 3.3, Figura 3.8). Por otra parte, en otoño e invierno, las variaciones térmicas en el fondo del mar fueron de menor magnitud. Por su parte, se vio que las localidades con mayor amplitud diaria de las VTCP fueron FRA y PTE, seguido por CON y LTA, mientras que SAR presentó la menor variación.



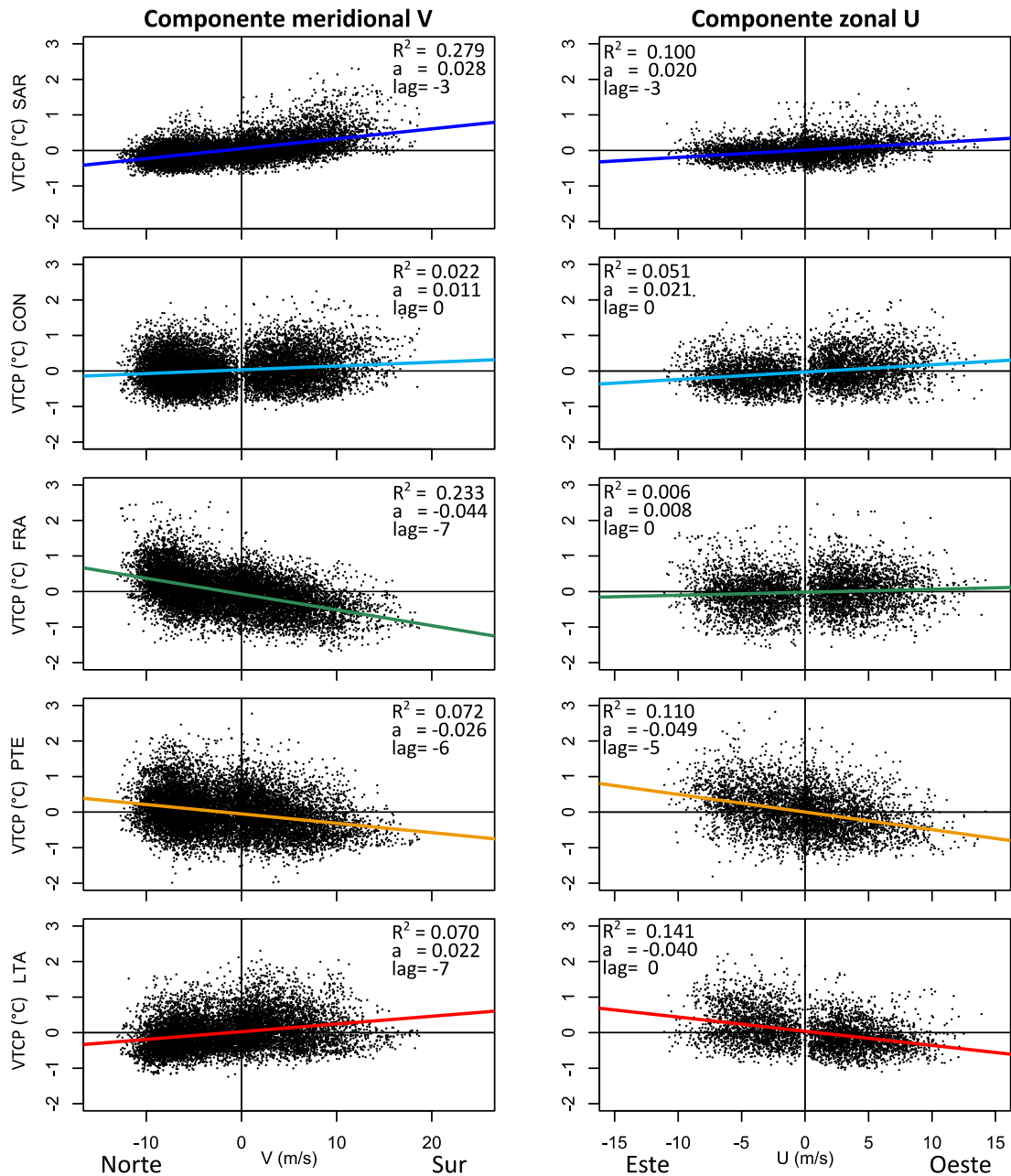
**Figura 3.8** Variación térmica de corto plazo en el golfo San José. Se muestran las VTCP, calculadas como la diferencia entre la temperatura registrada y el promedio de 15 días centrados en el momento de cada registro. En la figura se indica solo el período en que se cuenta con datos de viento. Códigos de localidades: Baliza Sarmiento (SAR), Punta Conos (CON), Fracasso (FRA), Punta Tehuelches (PTE) y La Tapera (LTA).

**Tabla 3.3** Máxima variación térmica de corto plazo diaria en cada mes. Se indica, mensualmente, la máxima variación absoluta de las VTCP (°C) en 24 h en cada uno de los 5 sitios. Códigos de localidades: Baliza Sarmiento (SAR), Punta Conos (CON), Fracasso (FRA), Punta Tehuelches (PTE) y La Tapera (LTA).

	SAR	CON	FRA	PTE	LTA
<b>Enero</b>	2.51	2.71	2.57	2.71	2.80
<b>Febrero</b>	1.34	2.84	2.72	2.66	2.70
<b>Marzo</b>	1.40	1.70	2.43	1.81	1.65
<b>Abril</b>	0.81	0.59	0.65	1.25	1.23
<b>Mayo</b>	1.13	0.39	0.96	0.98	1.57
<b>Junio</b>	1.18	0.52	1.18	1.91	1.77
<b>Julio</b>	0.99	0.45	0.88	1.39	1.40
<b>Agosto</b>	0.78	0.44	1.08	0.98	1.30
<b>Septiembre</b>	0.76	0.60	0.81	1.04	1.09
<b>Octubre</b>	0.55	1.39	1.55	1.73	2.11
<b>Noviembre</b>	1.51	2.68	3.53	2.91	2.27
<b>Diciembre</b>	1.98	2.67	3.60	3.43	2.71

El análisis de los cambios de temperatura en función del viento indicó que existe una relación entre ambas variables. Las regresiones lineales entre las VTCP y la velocidad del viento (componentes meridional y zonal) indicaron que existen relaciones significativas en todos los sitios estudiados ( $P < 0.001$ ). El signo de la pendiente de la regresión fue indicativo del cambio producido por la dirección del viento: en SAR, CON y LTA el viento sur se asoció con variaciones térmicas positivas. En tanto, en FRA y PTE el viento sur implicó variaciones negativas. Por su parte, el viento soplando desde el oeste se asoció con variaciones térmicas positivas en SAR, CON y FRA, mientras que en PTE y LTA con variaciones negativas (Figura 3.9).

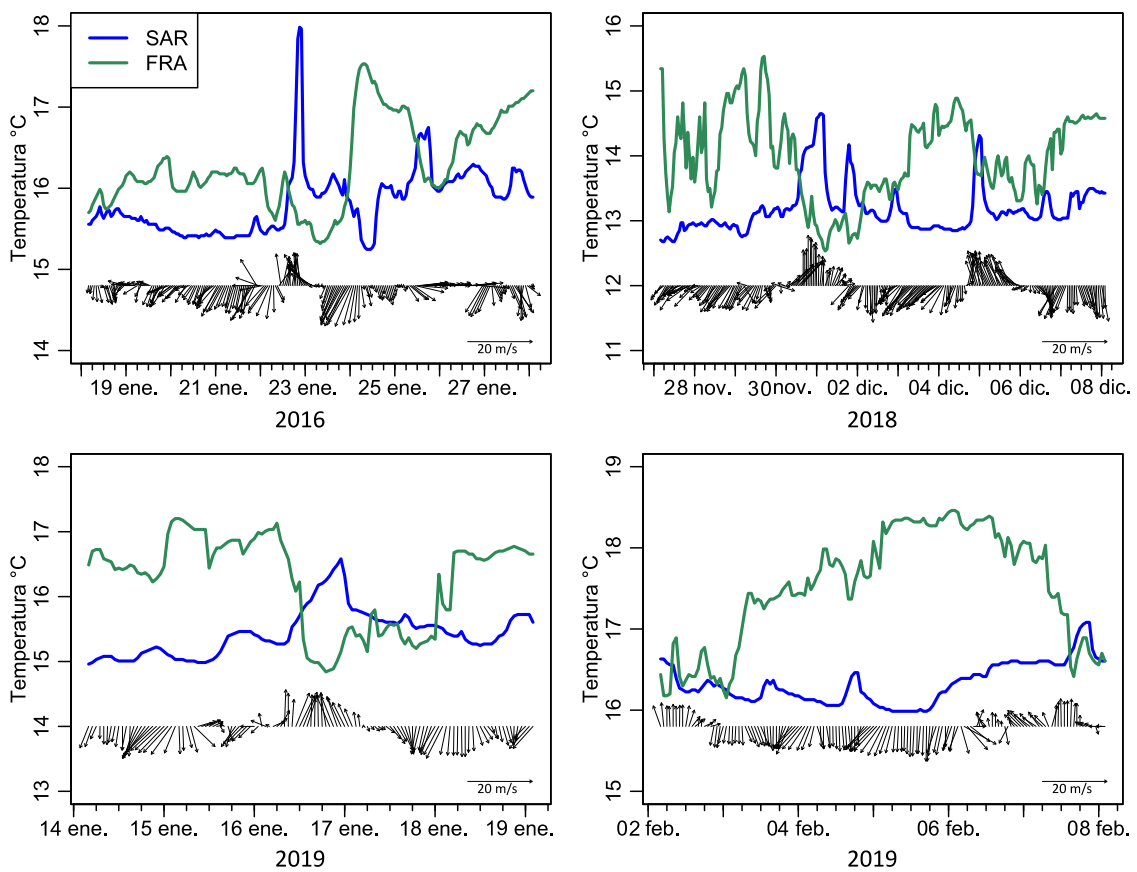
El análisis de correlación cruzada indicó la existencia de desfase entre la temperatura del fondo y el viento en horas previas en algunos sitios, siendo de distinta magnitud según el sitio y la componente, con la excepción de CON. En SAR ambas componentes presentaron una mayor correlación entre la VTCP en un momento dado y el viento 3 horas antes. Por su parte, en FRA, el efecto de la componente meridional fue mayor cuando se consideró el viento 7 horas antes, mientras que la componente zonal no mostró desfase. En el caso de PTE, las componentes meridional y zonal presentaron desfases de 6 y 5 horas respectivamente, mientras que en LTA solo hubo desfase de 7 horas en la componente meridional.



**Figura 3.9** Variación térmica de corto plazo en función del viento. Se muestran las VTCP entre los meses de noviembre a febrero, periodo en el que existe estratificación de la columna de agua, en función de la velocidad del viento para las componentes meridional (norte-sur, izquierda) y zonal (este-oeste, derecha) del viento en los cinco sitios de muestreo. Se utilizaron los desfases temporales (lag) identificados en el análisis de correlación cruzada. Se indica el ajuste de la regresión ( $R^2$ ), la pendiente de la recta (a), y el desfase temporal (lag). Códigos de localidades: Baliza Sarmiento (SAR), Punta Conos (CON), Fracasso (FRA), Punta Tehuelches (PTE) y La Tapera (LTA).

En la Figura 3.10 se representan diferentes situaciones que ejemplifican el efecto del viento, según la duración, dirección e intensidad, como forzante físico sobre los cambios de temperatura en el fondo del mar en dos sitios opuestos del GSJ. Mientras que el viento moderado no generó variaciones claras de la temperatura del agua, al

incrementarse la intensidad del viento del sur, se observaron eventos de aumento de la temperatura en SAR (azul) y de disminución en FRA (verde). Por el contrario, cuando se presentó viento sostenido desde el sector norte, se vieron descensos de la temperatura en SAR e incrementos en FRA. La situación se mantuvo mientras las condiciones del viento desde el mismo sector e intensidad persistieron, pero se produjo el retorno a las condiciones térmicas previas una vez que la intensidad del viento se relajó (Figura 3.10). Si bien la temperatura en FRA suele ser mayor que en SAR, con diferencias de hasta cerca de dos grados de temperatura con vientos del cuadrante norte, cuando el viento se invierte y sopla desde el sector sur las temperaturas convergen y hasta llegan a ser mayores en SAR.



**Figura 3.10** Proceso de acople entre temperatura de fondo y viento en el golfo San José. Registro horario de temperatura de fondo en Sarmiento (línea azul) y Fracasso (línea verde) en cuatro períodos de tiempo arbitrarios que ejemplifican el efecto del viento sobre los cambios de temperatura en el fondo del mar. Las flechas negras indican registros horarios de magnitud y dirección del viento.

### 3.4.3 Fluctuaciones de la abundancia poblacional de vieira tehuelche

La información se recabó a partir de los distintos relevamientos del recurso realizados hasta a fecha a partir del 2001 y hasta el 2017, último relevamiento realizado (Ciocco *et al.*, 2001, 2002, 2003, 2004, 2005, 2006a; Parma *et al.*, 2007, 2008; Amoroso *et al.*, 2010, 2011a; Amoroso, 2012; Fiorda y Parma, 2012, 2015; Fiorda *et al.*, 2012; Soria *et al.*, 2017). La serie de relevamientos fueron realizados con cierto grado de periodicidad anual, aunque los años 2009, 2014 y 2016 no fue realizado.

Como se menciona en la Introducción general, el relevamiento del recurso fue comenzado luego del colapso del recurso durante 1996-1998, luego de lo que se detectaron niveles poblacionales de aproximadamente ~100 t (Ciocco *et al.*, 1996, 1997). A partir de la implementación del relevamiento en 2001, la información reveló un ciclo de expansión del stock, desde 2001 a 2007; otro de retracción, entre 2008 y 2013; y finalmente uno de recuperación incipiente entre 2015 y 2017.

Expansión 2001-2007: El relevamiento realizado en 2001 no mostró un incremento notable en la biomasa total de vieiras con respecto al estado del stock luego del período de cierre, aunque la elevada proporción de individuos de talla sub-legal dio las primeras señales de recuperación (Ciocco *et al.*, 2001). De las 129 t estimadas<sup>3</sup> en 2001, se observó que la gran mayoría de las transectas correspondía de individuos de tallas de entre 45 y 55 mm de alto de valva, que se habrían asentado el año anterior. Por ello, el ciclo de expansión poblacional estuvo marcado en un inicio por un evento de reclutamiento exitoso acontecido en el año 2000. Posteriormente, los niveles poblacionales siguieron incrementándose (Tabla 3.4), con eventos de reclutamiento que se evidenciaron por la biomasa de tallas sub-legales elevadas (Figura 3.12), aunque en proporciones menores a las detectadas en 2001. Asimismo, entre 2002 y 2004 los eventos de reclutamiento fueron muy localizados en unas pocas transectas (Amoroso, 2012). Durante el relevamiento realizado en 2005 se vio nuevamente un predominio de vieiras de tamaño sub-legal que se habría asentado durante 2004 en la mayoría de los sitios muestreados, alcanzando un 67% del total de

---

<sup>3</sup> La biomasa corresponde a las estimaciones con respecto al área explorada en cada relevamiento, la cual varió según el año. En la Figura 3.11a-b se visualiza la extensión de la zona evaluada (diseño de muestreo) en cada relevamiento.

las 3105 t estimadas (Ciocco *et al.*, 2005). La fuerza de dicho reclutamiento fue suficiente como para sostener el incremento poblacional por dos años más, alcanzando un máximo de biomasa de 5218 t en 2007 (Parma *et al.*, 2007), pero sin evidencias de nuevos eventos de reclutamiento.

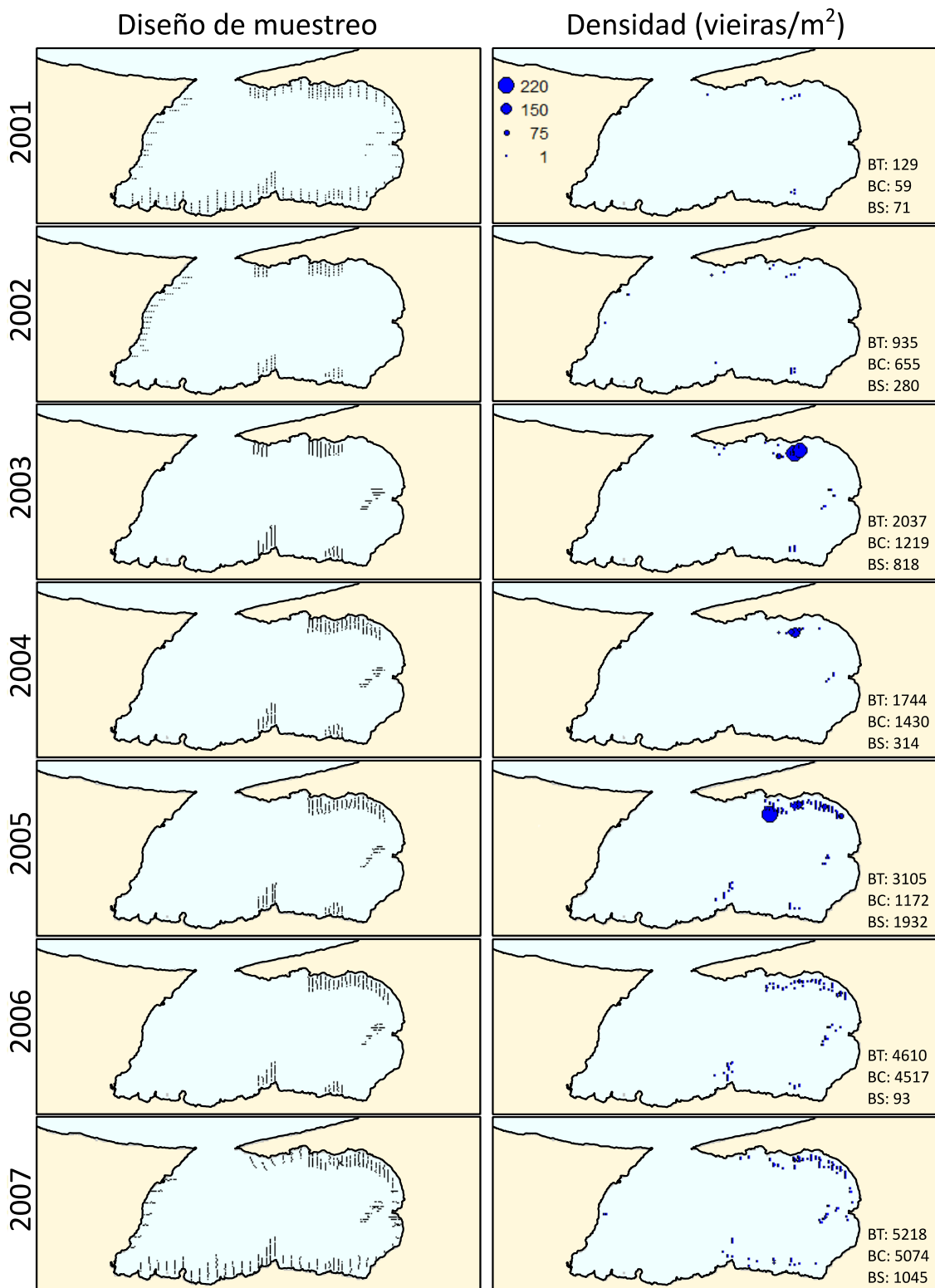
Retracción 2008-2013: En el relevamiento realizado en 2008 se detectó el primer signo de decaimiento poblacional, esperable luego de dos años consecutivos sin evidencias de eventos de reclutamiento exitoso. Durante 2008 no solo se vio una disminución poblacional a 3513 t, sino que el ~95% correspondía a tallas comerciales, por lo que el reclutamiento fue virtualmente nulo. El relevamiento no fue realizado durante 2009, pero el llevado a cabo en 2010 presentó la misma tendencia de disminución poblacional (Amoroso *et al.*, 2010). Sin embargo, se detectó la presencia de tallas consistentes con vieiras de una clase de edad que habrían asentado en 2008. La posibilidad de un reclutamiento en 2008 también fue soportada por el tamaño de las capturas durante 2009 que eran ligeramente superior a los 60 mm (Amoroso, 2012). A pesar de la imposibilidad de evaluar el vigor del evento de reclutamiento ocurrido en 2008, la magnitud del mismo no fue suficiente para revertir la tendencia de disminución de la biomasa, que se continuó durante los dos relevamientos siguientes, con una biomasa total de 2145 t y 759 t en 2011 y 2012, respectivamente (Amoroso *et al.*, 2011a; Fiorda y Parma, 2012). El relevamiento realizado en 2013 presentó un escenario crítico para la pesquería, con valores de biomasa similares a los observados durante el colapso de 1996-1998: solo 139 t fueron registradas (Fiorda *et al.*, 2013). Previo a la conclusión del relevamiento en 2013 (junio), la Secretaría de Pesca había otorgado un cupo inicial precautorio de 63 t. A la vista de los resultados del relevamiento, en forma consensuada con los pescadores artesanales, la Secretaría de Pesca decidió cerrar la pesquería para preservar el remanente del stock y contribuir a su recuperación. Dicho cierre se sostuvo durante todo el 2014: sin una resolución que explicita el cierre de la pesquería, no se otorgaron cupos de pesca durante ese año.

Recuperación 2015-2017: La información contenida en el relevamiento que se realizó entre noviembre de 2014 y mayo de 2015, el cual abarcó la mayor parte del GSJ, se detectó un nivel de abundancia poblacional de 885 t, de las cuales 191 t fueron

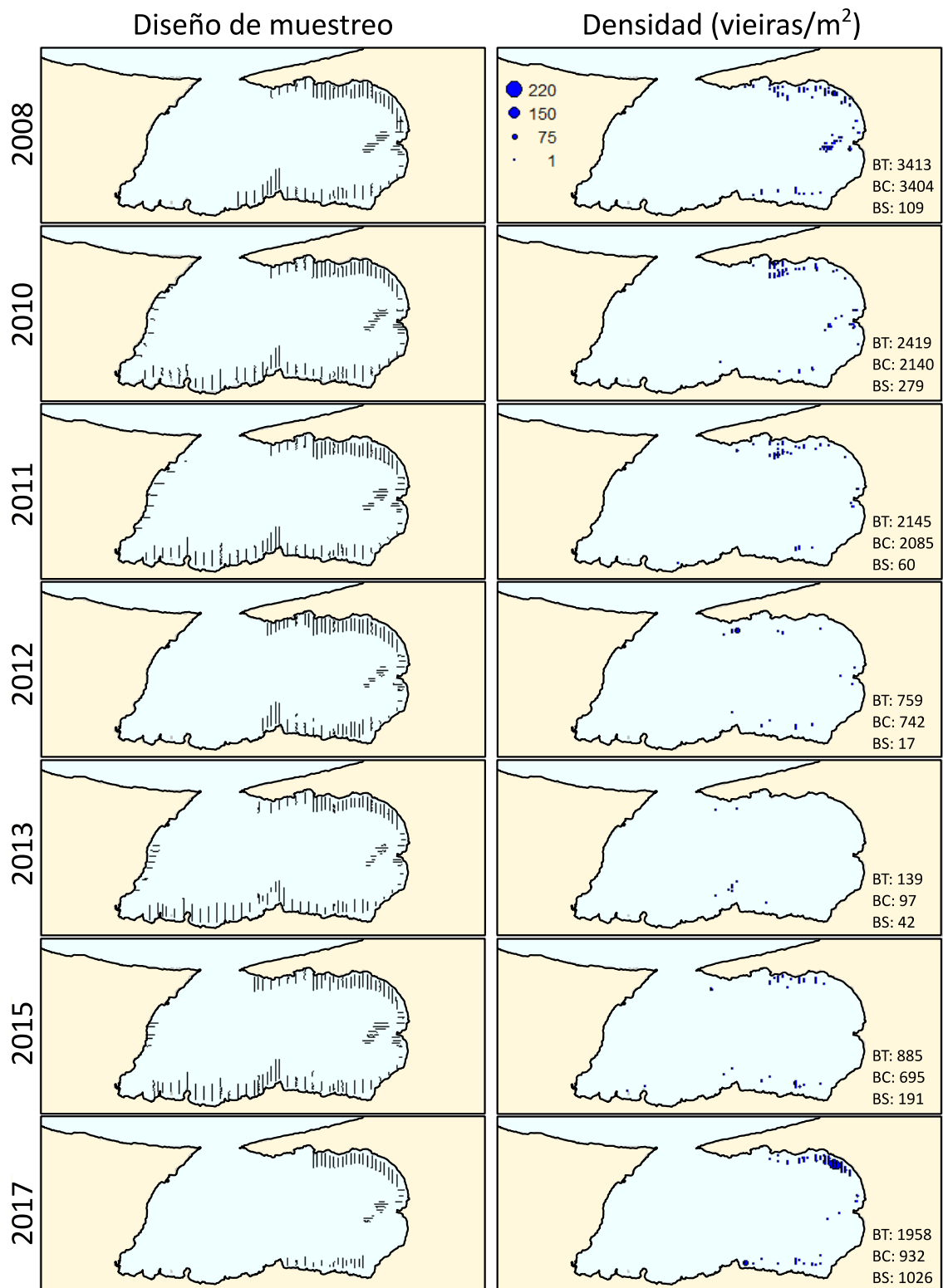
de talla sub-legal (Fiorda y Parma, 2015). El análisis de las clases de edad indicó que se habrían producido reclutamientos débiles y acotados en el espacio durante 2013 y 2014. El proceso de crecimiento poblacional se sostuvo hasta llegar a 1958 t en 2017 (Soria *et al.*, 2017). El hecho de que más del 50% de la biomasa estimada en 2017 haya correspondido a tallas de tamaño sub-legal fue indicativo de un reclutamiento en 2016 más vigoroso que los ocurridos en 2013 y 2014. Asimismo, la presencia de un banco de semillas (vieira juvenil de alto de valva < 35 mm) en playa Villarino (costa sur) en 2017 indicó que se produjo reclutamiento en la zona sur del golfo en 2017. Sin alcanzar los máximos niveles poblacionales de 2007, entre 2014 y 2017 se pudo vislumbrar un proceso de incremento poblacional sostenido. La interrupción de los relevamientos por parte de la Secretaría de Pesca por el máximo período de tiempo desde la implementación en 2001 imposibilitó continuar el seguimiento de la abundancia poblacional en años subsiguientes.

**Tabla 3.4** Biomasa de vieira tehuelche en el golfo San José. Se indican las estimaciones de biomasa total, comercial (> 60 mm) y sub-legal (< 60 mm) expresadas en toneladas, obtenidas mediante los relevamientos realizados en cada año. Los datos de las campañas 2001-2006 fueron recalculados por Amoroso (2012) utilizando la metodología de interpolación actual.

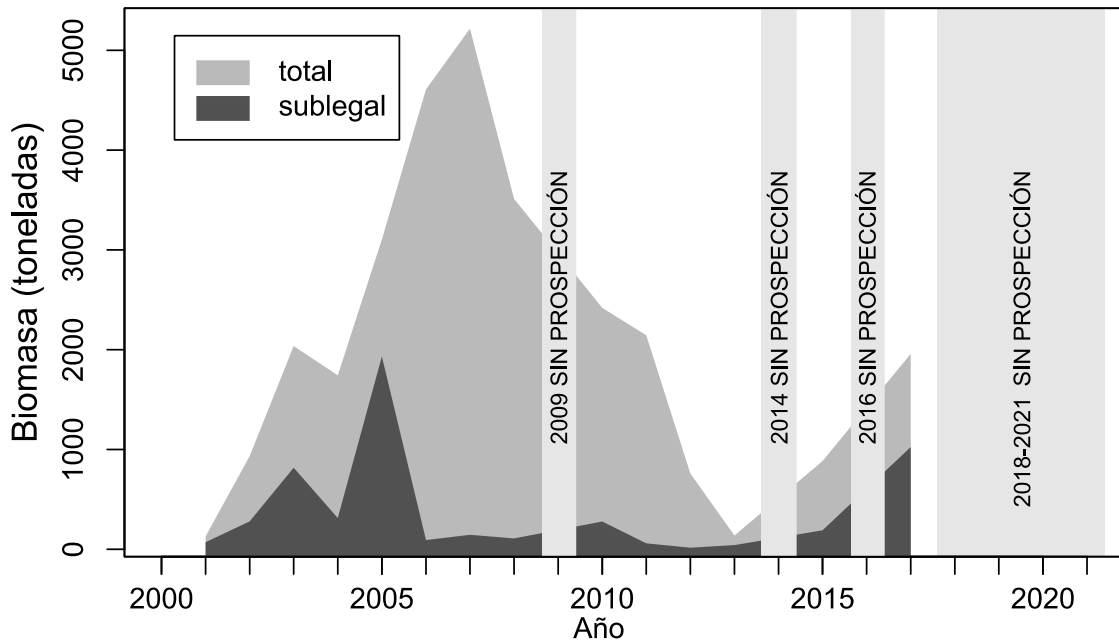
Año	Total	Comercial	Sub-legal
2001	129	59	71
2002	935	655	280
2003	2037	1219	818
2004	1744	1430	314
2005	3105	1172	1932
2006	4610	4517	93
2007	5218	5074	145
2008	3513	3404	109
2009	----- Sin Prospección -----		
2010	2419	2140	279
2011	2145	2085	60
2012	759	742	17
2013	139	97	42
2014	----- Sin Prospección -----		
2015	885	695	191
2016	----- Sin Prospección -----		
2017	1958	932	1026
2018-actualidad	----- Sin Prospección -----		



**Figura 3.11a** Abundancia y distribución del stock de vieiras en el golfo San José a partir del relevamiento anual del recurso. Se indica el diseño de muestreo utilizado en cada año (columna izquierda) y la densidad de organismos detectada (columna derecha). Asimismo, para cada año se indica la biomasa total (BT), biomasa comercial (BC) y la biomasa sub-legal (BS). Fuente: modificado de Soria *et al.* (2017). Años 2001-2007.



**Figura 3.11b** Abundancia y distribución del stock de vieiras en el golfo San José a partir del relevamiento anual del recurso. Se indica el diseño de muestreo utilizado en cada año (columna izquierda) y la densidad de organismos detectada (columna derecha). Asimismo, para cada año se indica la biomasa total (BT), biomasa comercial (BC) y la biomasa sub-legal (BS). Fuente: modificado de Soria *et al.* (2017). Años 2008, 2010-2013, 2015 y 2017.



**Figura 3.12** Biomasa de vieira en el GSJ desde el inicio de las prospecciones. Se indica la biomasa total y sub legal (< 60 mm) de vieira estimada a partir de los relevamientos anuales del recurso. Los datos de las campañas 2001-2006 fueron recalculados por Amoroso (2012) utilizando la metodología de interpolación actual.

### 3.5 Discusión

La información analizada permitió comprender aspectos de los forzantes físicos que están presentes en el GSJ y que son relevantes para la dinámica poblacional de la vieira tehuelche. Los datos de temperatura y de viento representan las series de registros continuos tomados *in situ* en el GSJ más largas hasta la fecha. La prolongación en el tiempo de los datos de temperatura de fondo en el golfo permitió el estudio de los cambios en la abundancia de las poblaciones y los eventos de reclutamiento exitoso considerando las anomalías de temperatura a una escala temporal climatológica. Asimismo, la disponibilidad de estas series históricas de datos de viento y temperatura de fondo permitió comprender el acople entre variables. A continuación se discuten los resultados referentes a esos tres ejes principales.

El viento es una de las variables ambientales que puede cumplir un rol en la dispersión larval y movimientos de masas de agua (Zacharin, 1995; Amoroso *et al.*, 2011b; Amoroso, 2012; Dellatorre *et al.*, 2012; Soria *et al.*, 2015). El estudio climatológico en el GSJ mostró que el viento predominante fue del norte y en menor proporción del sur (Figura 3.3) con una rotación hacia el oeste durante el invierno. Así,

el régimen de viento del GSJ conserva atributos de la circulación del aire en el GSM, gobernada por el anticiclón del océano Atlántico. Por lo tanto, el patrón de viento en el GSJ contrasta con la circulación de la región Patagónica en general, en donde existe una predominancia de viento del sector oeste (Coronato *et al.*, 2017; Montes *et al.*, 2017; Crespi-Abril *et al.*, 2018; Gassó y Torres, 2019).

El vigor en el reclutamiento de clases anuales en otras especies de pectínidos ha sido explicado, en parte, por las anomalías cálidas de temperatura del agua del mar (Dickie, 1955; Shepard *et al.*, 2010; Cragg, 2016). Asimismo, en la vieira tehuelche los eventos de reclutamientos exitosos fueron también asociados con anomalías térmicas cálidas (Amoroso, 2012; Soria *et al.*, 2016). Sin embargo, en ocasiones es necesario contar con un registro prolongado de las variables de interés (temperatura en este caso) para lograr describir la climatología en un modo robusto. Por eso, el seguimiento continuo de las variables ambientales a largo plazo es relevante para comprender la dinámica poblacional de los recursos bentónicos que dependen de dichas variables. En este trabajo se logró ampliar la base de datos *in situ* existente a casi 18 años de datos, lo que permite interpretar los períodos de incremento y decrecimiento de las abundancias poblacionales en consideración de la variabilidad histórica de la temperatura.

En el GSJ, las poblaciones de vieira tehuelche han experimentado procesos de expansión/retracción y los períodos de recuperación fueron determinados por pulsos de reclutamiento exitosos cada aproximadamente cinco años (Orensanz *et al.*, 2007; Amoroso *et al.*, 2011b; Soria *et al.*, 2016). Por ejemplo, luego del colapso de los bancos de vieira tehuelche ocurrido entre 1996 y 1998 producto de la sobrepesca y la debilidad en la regulación de la presión de pesca (ver Introducción general para más detalles de la historia pesquera, Figura II; Orensanz *et al.* 2007), la recuperación del stock estuvo marcada por el reclutamiento de una cohorte exitosa en 2000 y otra particularmente fuerte en 2004. Ese asentamiento, junto a un pulso de reclutamiento en 2008, dieron sustento a la actividad pesquera durante los años subsiguientes (Amoroso, 2012; Soria *et al.*, 2016, 2017). Si bien no se cuenta con datos *in situ* durante el período inicial en el que se dieron los reclutamientos de 2001 y 2004 que marcaron la recuperación de 2001 a 2007, Amoroso (2012) presentó información

(datos remotos) que indica un período inicial de anomalías cálidas durante 1998-2000 y 2003-2004. Así, los reclutamientos que dieron inicio a la recuperación del stock se dieron conjuntamente con anomalías consistentemente cálidas de temperatura del mar.

Posteriormente, las sucesivas fallas (o debilidad) de los reclutamientos llevaron a un continuo descenso en la abundancia del stock hacia 2013 (Figura 3.12) (Parma *et al.*, 2007, 2008; Amoroso *et al.*, 2010, 2011a; Fiorda y Parma, 2012; Fiorda *et al.*, 2013). Ello culminó con un cierre de la pesquería en 2013 y 2014 para preservar el potencial reproductivo del stock remanente. Los análisis de la temperatura realizados en este trabajo evidenciaron que el período de disminución poblacional y fallas sucesivas del reclutamiento se dio en un contexto en el que las anomalías de temperatura fueron consistentemente frías (Figura 3.7, Tabla 3.2). Por ello, la ausencia de reclutamientos exitosos puede ser explicada por condiciones de años fríos y perjudiciales para la reproducción, aunque la elevada presión de pesca contribuyó a la disminución poblacional. Esto coincide con el descenso poblacional ocurrido entre 1991 y 1996 que culminó con el colapso pesquero, el cual fue un período dominado por anomalías frías (Amoroso, 2012), aunque el principal motivo de ese colapso fue la sobreexplotación del recurso (Orensanz *et al.*, 2007).

Luego, los registros de temperatura señalan el inicio de un ciclo de anomalías consistentemente cálidas entre 2014 y 2018 (Figura 3.7, Tabla 3.2). Durante esos años existieron reclutamientos débiles y acotados en el espacio en 2013, 2014 y 2015 mientras que en 2016 habría ocurrido un reclutamiento algo más fuerte (Fiorda y Parma, 2015; Soria *et al.*, 2017). Esos eventos de reclutamiento, aun siendo débiles, llevaron a una lenta mejoría de los niveles poblacionales (139 t en 2013, 885 t en 2015 y 1958 t en 2017; Figura 3.12) durante el período de años consistentemente cálidos (Fiorda y Parma, 2015; Soria *et al.*, 2017).

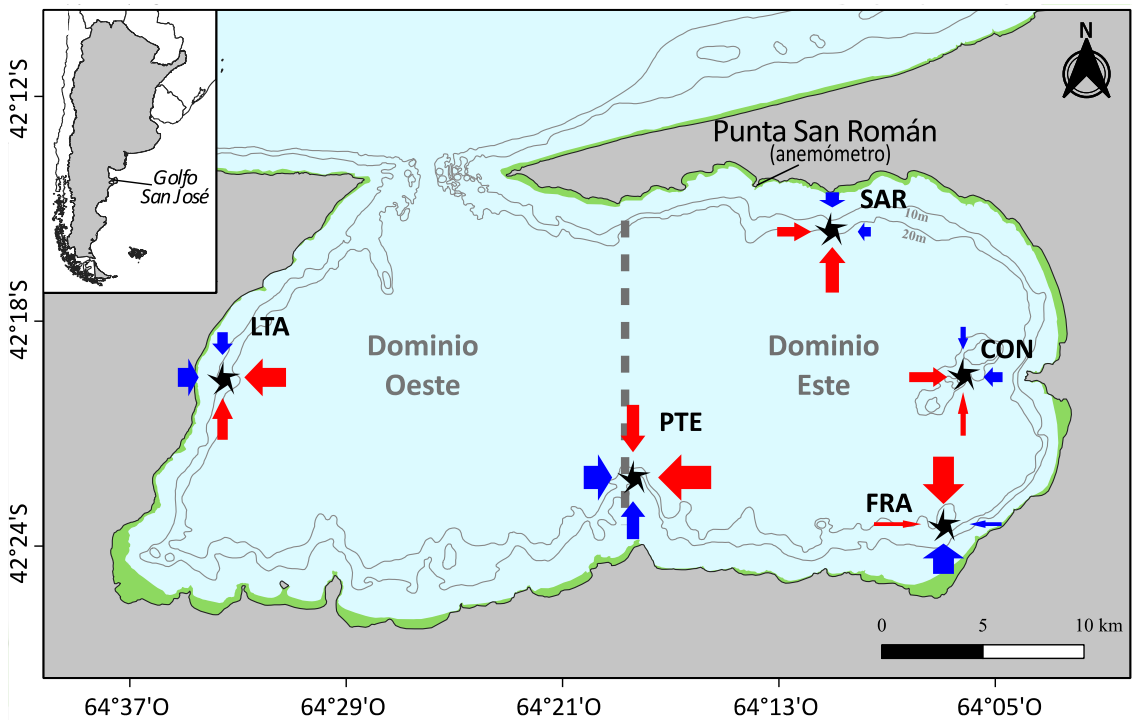
Lamentablemente, la interrupción de los relevamientos a partir del 2017 (Figura 3.12) no permitió monitorear el stock durante los años subsiguientes. Sin embargo, la detección de un banco de vieira con una moda cercana a los 60 mm de alto de valva en Punta Conos en diciembre de 2021 (Trobbiani *et al.*, 2022) indica que podría haber

habido reclutamiento en 2020. Asimismo, reportes de pescadores artesanales mencionan una gran cantidad de semillas en Playa Bengoa en el inicio del 2022 (Fernando Ponce, comunicación personal). Esos años coinciden nuevamente con anomalías cálidas entre marzo y junio de 2020, seguido por un período marcadamente cálido durante 2021 (Figuras 3.6 y 3.7). En conjunto, las piezas de información señalan que la recuperación incipiente del recurso podría haber sido favorecida por el período de “bonanza” ambiental dada por temperaturas cálidas en todo el golfo. En este sentido, los desembarques reportados de vieira tehuelche acompañaron el incremento poblacional entre 2015 y 2018 (Introducción general, Figura II). El descenso en los desembarques que se evidencia durante 2019 y 2020 (último dato disponible) podría ser interpretado en el contexto de que la Secretaría de Pesca ha autorizado únicamente cuotas de pesca precautorias ante el desconocimiento de la abundancia del stock. En este sentido se resalta la necesidad de realizar las evaluaciones del stock anualmente para conocer el estado del recurso y definir cuotas anuales de pesca que tengan correlato con la abundancia y estructura de tallas del recurso.

Las anomalías cálidas por si solas no son suficientes para explicar eventos de reclutamiento exitosos de la vieira tehuelche dado que se han detectado fallas del reclutamiento cuando las condiciones eran propicias (Amoroso 2012). Sin embargo, cuando se evalúan las series temporales prolongadas, se puede ver que existe cierta coherencia temporal entre los períodos de disminución poblacional durante años consistentemente fríos, mientras la recuperación del stock ha ocurrido durante años cálidos.

Por otro lado, en el corto plazo (escala de horas a días), pueden ocurrir inversiones drásticas de la temperatura que son relevantes para la dinámica de la vieira. En la Patagonia, y en particular en el GSJ, el viento es considerado como uno de los principales forzantes sobre esos procesos de la oceanografía costera (Moreira et al., 2009; Dellatorre et al., 2012; Hernández Moresino et al., 2019, 2022). En este sentido, se pudo describir el acople entre las VTCP y el viento, donde la componente del viento perpendicular a la costa suele generar cambios térmicos más importantes que la componente paralela (Figuras 3.9 y 3.13). En particular, se vio que el viento soplando desde el mar generó variaciones positivas, mientras que el viento que sopla

desde la costa produce un proceso inverso. Por eso, cuando el viento sopla desde el norte puede generar enfriamientos en la costa norte del GSJ (SAR) y calentamiento en el sur (FRA y PTE); por su parte el viento del oeste induce enfriamiento en la costa oeste del golfo (LTA) y calentamiento en el este (CON). Estos procesos son consistentes con fenómenos de surgencia y hundimiento de masas de agua de fondo o superficie que generan enfriamiento o calentamiento respectivamente según la costa que se analice (Lentz y Fewings, 2012).



**Figura 3.13** Variaciones de la temperatura de fondo inducidas por el viento. Se indican los sitios de muestreo y el efecto del viento soplando en la dirección de cada flecha. Las flechas rojas indican procesos de calentamiento y las azules enfriamiento. El ancho de la flecha es proporcional a la pendiente de la regresión lineal ajustada (Figura 3.9), mientras que el largo de la flecha es proporcional a la máxima anomalía producto del viento soplando de cada cuadrante. Códigos de localidades: Baliza Sarmiento (SAR), Punta Conos (CON), Fracasso (FRA), Punta Tehuelches (PTE) y La Tapera (LTA).

El mecanismo físico que produce los movimientos de masas de agua radica en la tensión que genera el viento sobre la superficie del mar, que induce un movimiento horizontal en superficie en el mismo sentido que el avance del viento. En cercanías de la costa, ese movimiento genera desplazamientos verticales: si el viento es hacia la costa, se produce una acumulación de agua que genera su hundimiento mientras que un viento desde la costa produce un efecto inverso. Como resultado, en cercanías a la costa se produce un mecanismo de contracorriente, con un movimiento de agua de

fondo en dirección inversa a la del viento (Dellatorre *et al.*, 2012; Lentz y Fewings, 2012; Soria *et al.*, 2015).

Por su parte, se vio que la magnitud de la VTCP fue mayor durante el período estival (Figura 3.8). Ello se explica por la estratificación de la columna de agua durante ese período en conjunto con los procesos de mezcla vertical que se dan en la costa por acción del viento (Lentz y Fewings, 2012). Contrariamente, a fines del verano la columna de agua se homogeniza, por lo que las variaciones de temperatura son mucho menores (Figuras 3.6 y 3.8). Cabe destacar que el mecanismo físico que genera hundimiento y surgencia está presente durante todo el año, aun cuando los procesos de mezcla son evidenciados únicamente durante la temporada estival.

Las variaciones térmicas del agua son relevantes para la dinámica de la vieira tehuelche por su acción como desencadenantes de desoves. En el GSJ, el desove de la vieira ocurre luego del primer año de vida y está determinado principalmente por cambios bruscos de la temperatura del agua (Narvarte, 2001; Narvarte y Pascual, 2003; Soria *et al.*, 2016). Además, el desove está condicionado por el grado de madurez de la gónada: mediante inducciones en laboratorio con shock térmico se vio que el porcentaje de respuesta fue bajo (15-30%) cuando la inducción se realizó sobre individuos colectados a inicios (agosto) o finales (abril) de la temporada reproductiva (Narvarte, 2001). Contrariamente, los organismos son más proclives a responder con desoves positivos ante las variaciones de temperatura durante los meses en que la gónada se encuentra madura y el índice gonadal es más elevado, a fines de la primavera y principio del verano. Durante ese momento los cambios de temperatura inducidos por el viento son más notorios debido al avance de las estaciones cálidas.

Las variaciones térmicas de corto plazo durante la temporada estival pueden alcanzar una magnitud de 2-3°C en unas pocas horas (Tabla 3.3, Figura 3.10). Esos valores coinciden con la diferencia de temperatura entre el fondo y superficie (~2°C) en el dominio este durante la temporada con estratificación (Amoroso *et al.*, 2011b), lo que da soporte a la hipótesis de que los VTCP se producen por movimientos de agua de superficie y fondo. Por su parte, el hecho de que las máximas VTCP positivas suelen ser de mayor magnitud que las negativas (~1°C de diferencia, Figura 3.9) indica que el

hundimiento de agua superficial genera una variación más intensa que la surgencia. Por eso, los procesos de hundimientos de masas de agua podrían ser de mayor relevancia al momento de desencadenar los desoves, tal como ocurre con *Placopecten magellanicus* (Bonardelli *et al.*, 1996). Asimismo, los mayores incrementos de temperatura por hundimiento de masas de agua en combinación con la prevalencia del viento norte podría explicar las mayores temperaturas máximas observadas durante el verano en FRA/PTE respecto a SAR/CON, pero que durante el invierno son similares (Figura 3.5, Tabla 3.1). De este modo, las diferencias de temperatura entre el norte y sur del dominio este del GSJ podría estar dada por el efecto del viento y no tanto de la profundidad (SAR y CON son los sitios más profundos).

Un aspecto remarcable de los resultados obtenidos es que la variación de temperatura en LTA mostró un patrón similar al observado en el resto del golfo. En ese sitio se esperaba detectar un rango de variación menor por estar LTA en el dominio oeste, donde Amoroso *et al.* (2011b) no registraron estratificación de la columna de agua durante todo el año. Sin embargo, las mediciones de estratificación en el dominio oeste habían sido realizadas en zonas alejadas de la costa, que podrían tener un comportamiento distinto al de la zona costera. En este trabajo, las mediciones de estratificación de la columna de agua se realizaron en sitios costeros durante la temporada estival en ambos dominios del GSJ, los cuales evidenciaron una estratificación similar en los dos sitios estudiados (ANEXO 1). Por ello, se hipotetiza que los procesos de surgencia y hundimiento de masas de agua que se manifestaron en el dominio oeste en el presente trabajo estarían afectados por la baja profundidad y proximidad a la costa, la cual podría tener un comportamiento distinto a la falta de estratificación observada por Amoroso *et al.* (2011b) en las zonas alejadas de la costa. Sería interesante realizar perfiles de variación vertical de la temperatura del agua en función de la distancia a la costa para comprender los procesos que afectan la variación térmica en zonas costeras del dominio oeste del GSJ.

Otro sitio en el que se encontró una relación entre el viento y la temperatura de fondo que no era esperable fue en PTE, donde el viento zonal generó cambios más intensos (mayor pendiente de la regresión) que el viento meridional. A partir de la ubicación en la costa sur del GSJ se esperaba que PTE presentara un patrón similar a

FRA, donde el viento meridional fue el que más contribuyó a las VTCP. Los resultados detectados en PTE podrían explicarse por su ubicación sobre el frente del GSJ, entre el dominio este y el oeste, que poseen masas de agua más cálidas y frías en cada dominio, respectivamente (Amoroso y Gagliardini, 2010; Amoroso *et al.*, 2011b). Por ello, se especula que el viento zonal, paralelo a la costa del golfo en ese sitio, podría contribuir con movimientos de agua proveniente de cada dominio. Mientras que el viento del oeste acarrearía agua fría del dominio homónimo, el viento del este llevaría agua más cálida (Figura 3.13).

### **3.6 Conclusiones**

En el presente capítulo se analizó la variabilidad del viento y la temperatura del fondo del mar a distintas escalas temporales utilizando series temporales prolongadas, de 6.8 años para los datos de viento y casi 18 para los datos de temperatura. El estudio climatológico del viento en el GSJ mostró que existe una predominancia de viento del sector norte evidenciando un patrón distintivo del GSJ que contrasta con la circulación típica desde el oeste en la región Patagónica. Conocer el patrón del viento en el GSJ es relevante para estudios ecológicos que son dependientes del viento y de los procesos oceanográficos costeros que el viento define. En conjunto, cuando se evalúan las series temporales prolongadas de temperatura del fondo, las piezas de información señalan que existe coherencia temporal entre los períodos de disminución poblacional durante años consistentemente fríos, mientras la recuperación del stock ha ocurrido durante años cálidos. Las anomalías de temperatura cálida o fría ocurren en forma consistente al interior del GSJ, por lo que la variación interanual de la temperatura modula la dinámica poblacional a una macro escala. Por otro lado, se pudo describir la elevada frecuencia de las variaciones drásticas de la temperatura, las cuales son determinadas en gran medida por efecto del viento. Particularmente se vio que el viento soplando perpendicularmente a la costa y desde el mar es capaz de generar hundimientos de masas de agua que redundan en incrementos de la temperatura; por su parte, el viento desde la costa genera un efecto opuesto. La alta frecuencia de las variaciones térmicas producto del viento podría explicar la ocurrencia de desoves parciales durante toda la temporada reproductiva detectados en el GSJ, así como la general falta de sincronía entre sitios.

## **Capítulo 4: Condición reproductiva de la vieira tehuelche en el golfo San José en relación a las condiciones ambientales**

### **4.1 Introducción**

La condición reproductiva del stock desovante es uno de los principales factores que operan durante la reproducción y que son capaces de afectar el reclutamiento de una nueva cohorte (Claereboudt y Himmelman, 1996; Shephard *et al.*, 2010). En este sentido, una buena condición reproductiva redundaría en una mayor cantidad y viabilidad de larvas (Cragg, 2016). La temperatura del mar, la disponibilidad de alimento o la densidad de individuos en el banco son las principales variables que pueden afectar la condición durante el periodo reproductivo (Sastry, 1963, 1966; MacDonald y Thompson, 1985, 1988; Orensanz, 1986; Barber y Blake, 2016). Por ello, el potencial reproductivo, que representa la capacidad de una población de producir una descendencia viable (Trippel, 1999), puede verse determinado por las condiciones oceanográficas y del entorno en el que se encuentran los organismos.

La temperatura del mar condiciona la reproducción (Sastry, 1963, 1966; Román *et al.*, 2001; Barber y Blake, 2016), modulando varios aspectos ecofisiológicos de los organismos, como la tasa metabólica basal (MacDonald *et al.*, 2016) o la tasa de consumo de alimentos (MacDonald y Thompson, 1986; Laing, 2000). Asimismo, indirectamente puede condicionar las fluctuaciones de la abundancia de fitoplancton, que es la fuente de alimento principal de las vieiras (MacDonald *et al.*, 2016). En líneas generales, se ha documentado que en años cálidos se dieron mejoras en el reclutamiento de nuevas cohortes en distintas especies de pectínidos (ver Capítulo 3). Sin embargo, también se ha encontrado una relación directa entre incrementos térmicos y colapsos poblacionales (Jonasson *et al.*, 2007), por lo que los efectos asociados a variaciones de la temperatura no pueden ser generalizados y dependen de las características de cada meta-población.

A una macro-escala, dentro de una meta-población, la reproducción de las vieiras suele estar determinada por ciclos estacionales de las variables ambientales (especialmente en zonas templadas) y las distintas fases del ciclo reproductivo ocurren en forma simultánea entre localidades cercanas. Sin embargo, pueden existir

diferencias espaciales e interanuales en el momento en que ocurren las distintas etapas del desarrollo, así como en la cantidad y calidad de las gametas producidas (MacDonald y Thompson, 1985; Barber y Blake, 2016). Estas diferencias estarán dadas principalmente por la variabilidad ambiental a la que se encuentran expuestos los distintos bancos. Por ejemplo, si bien existen condicionantes ambientales que modulan la disponibilidad de alimento a una macro escala (e.g., oscilaciones atmosféricas, anomalías de temperatura), la dinámica fitoplanctónica suele ser altamente variable afectando consecuentemente a la disponibilidad de alimento en los bancos. Por otro lado, los mecanismos que desencadenan los eventos de desove pueden variar en una meso-escala (Capítulo 3) contribuyendo a la variabilidad de los pulsos de desove en distintos bancos. Por ello, las condiciones locales son las que finalmente definen el momento en que ocurren las distintas etapas de la reproducción en los pectínidos.

Las reservas energéticas acumuladas en los ovocitos durante la gametogénesis son utilizadas durante la embriogénesis inicial de la larva, por lo que su cantidad y calidad determinan la viabilidad de las larvas durante los primeros estadios (Claerebout y Himmelman, 1996; Cragg, 2016). Esas reservas consisten principalmente de proteínas, lípidos y carbohidratos, en porcentajes variables que dependen de cada especie. De estos, los lípidos suelen ser los más utilizados durante la fase inicial del desarrollo larval (Lu *et al.*, 1999), siendo especialmente relevantes los ácidos grasos poli-insaturados de 20 carbonos (Soudant *et al.*, 1998). Dichas reservas son relevantes hasta el desarrollo de la larva veliger (Figura I, introducción general), etapa en la que las larvas comienzan a alimentarse de fitoplancton y pasan a tener hábitos planctotróficos (Cragg, 2016).

La temporada reproductiva de la vieira tehuelche se extiende desde fines del invierno hasta concluido el verano (Lasta y Calvo, 1978; Orensanz, 1986; Soria *et al.*, 2016). En el GSJ, desde el inicio de la primavera y hasta fines del verano se encuentran individuos con gónadas en estadios de madurez y desove. La especie presenta desoves parciales durante la temporada reproductiva, aunque en general se dan dos picos de desove: uno a fines de primavera y otro a fin del verano (Christiansen y Olivier, 1971; Amoroso, 2012; Soria *et al.*, 2016). Si bien existe asentamiento larval en forma

continúa durante el verano, la norma general para el GSJ es que exista un único pico de asentamiento a mediados del verano, sin evidencia de un segundo pico de asentamiento (Ruzzante y Zaixso, 1985; Orensanz, 1986; Amoroso, 2012; Soria *et al.*, 2016).

En esta especie, el crecimiento y la maduración del tejido gonádico se dan a expensas de la alimentación. Esa afirmación se sustenta, por un lado, en que se ha observado un periodo de crecimiento acelerado del músculo en otoño, seguido posteriormente de un incremento en el tejido gonádico durante la primavera y fines del verano (Orensanz, 1986; Soria *et al.*, 2016). Ello sugiere que la energía es derivada, secuencialmente, primero al crecimiento muscular y posteriormente a la reproducción (Lasta y Calvo, 1978). Asimismo, se ha observado acumulación de reservas simultáneamente en gónadas y otros tejidos blandos (De Vido de Mattio, 1984). Por ello se ha propuesto que la vieira tehuelche no basa el desarrollo gonádico en la acumulación de reservas en otros tejidos (e.g., glándula digestiva, músculo aductor) tal como ocurre en otras especies de pectínidos (Barber y Blake, 2016). De este modo, los procesos de crecimiento y maduración gonadal se encuentran condicionados por la disponibilidad de alimento (Amoroso, 2012).

Por otra parte, el estudio a largo plazo de distintos bancos de vieira tehuelche en el GSJ puso en evidencia que existen marcadas variaciones interanuales de la condición reproductiva (índice gonadal), tanto entre temporadas reproductivas como entre sitios para un mismo año (Amoroso, 2012). Esas diferencias fueron reflejadas por el momento en que se dio el máximo de madurez y por la sincronía (y falta de ella) del desove, pero también por la magnitud del índice gonadal, evidenciando el efecto modulador de las condiciones locales sobre la reproducción. En este contexto, resulta de interés conocer si las variaciones (espaciales y temporales) de la condición reproductiva se corresponden con distintos niveles de reservas acumuladas en la gónada (reflejando las reservas en los ovocitos), de modo que pudiesen afectar la viabilidad inicial de las larvas (Claereboudt y Himmelman, 1996; Cragg, 2016). Por ello, el estudio de la composición bioquímica de los reproductores podría aportar información para comprender de un modo integral el nivel de reservas acumuladas en relación con factores ambientales.

## 4.2 Objetivo

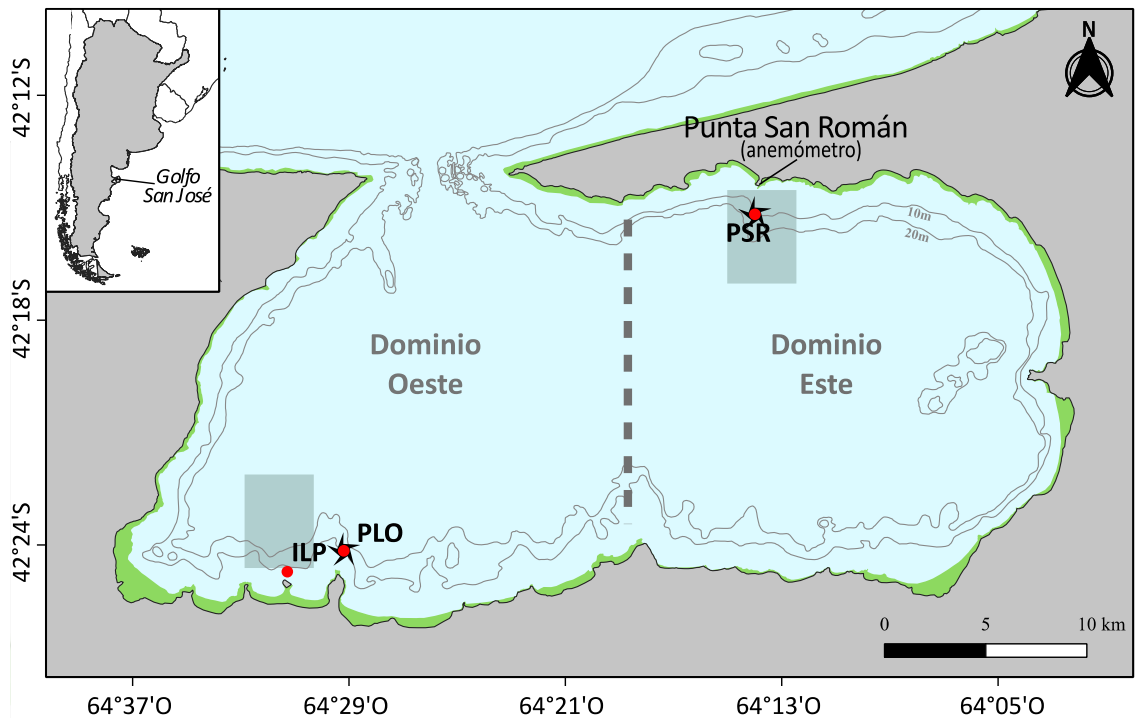
El objetivo general de este capítulo es comparar las variaciones de la condición reproductiva de la vieira tehuelche en dos sitios del golfo San José que poseen características oceanográficas contrastantes. En este contexto se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- Estudiar la variación interanual de la condición reproductiva de la vieira tehuelche en dos sitios con oceanografía contrastante.
- Caracterizar la composición bioquímica de la gónada femenina mediante el análisis de composición proximal y de ácidos grasos.
- Describir las condiciones de la columna de agua en el fondo y superficie mediante mediciones *in situ* de clorofila, nutrientes disueltos, temperatura del fondo y viento.

## 4.3 Métodos

### 4.3.1 Área de estudio y toma de muestras

Para la concreción de los objetivos se realizaron muestreos mensuales, según las condiciones del tiempo, en dos sitios del GSJ durante dos temporadas reproductivas: 2017/2018 y 2018/2019 (Figura 4.1). Por un lado, en la costa norte y dentro del dominio este se colectaron muestras en San Román (PSR) a una profundidad de 8 m con marea baja. Por otra parte, se tomaron muestras en Punta Logaritmo (PLO), en el sudoeste del golfo, a una profundidad de 10 m durante marea baja. A comienzos de la segunda temporada reproductiva (septiembre y octubre de 2018), la abundancia de vieiras en el banco de PLO se redujo considerablemente, imposibilitando continuar con el muestreo. Por ese motivo, a partir de diciembre de 2018, los muestreos fueron continuados en un sitio cercano (3 km) en Isla de los Pájaros (ILP), a 6 m de profundidad, el cual presentaba abundancias suficientes para continuar las colectas. A pesar de ese cambio de localidad, las muestras de ambos sitios fueron trabajadas en forma conjunta dada la cercanía entre los sitios y que los procesos oceanográficos descritos en el Capítulo 3 son equivalentes.



**Figura 4.1** Sitios de muestreo en el golfo San José. Se indican los sitios de colecta de vieiras (círculos rojos) en Punta San Román (PSR), Punta Logaritmo (PLO) e Isla de los Pájaros (ILP), la ubicación de los termistores (estrellas) donde se midió la temperatura de fondo, así como la del anemómetro en PSR, donde se colectaron los datos de viento. Los recuadros sombreados en gris indican el área de la que se obtuvo el dato de clorofila a partir de imágenes MODIS-AQUA. La línea punteada indica la posición aproximada del frente del golfo San José, el cual separa al golfo en los dominios este y oeste. Las áreas verdes indican la zona intermareal.

En cada muestreo se recolectaron 50 vieiras adultas en forma manual mediante buceo autónomo (Figura 4.2). Los organismos fueron acondicionados en conservadoras sin agua, con hielo, capas de gomaespuma húmeda y algas para evitar la deshidratación y/o los desoves espontáneos durante el transporte debido al estrés (térmico y mecánico). Los ejemplares fueron conservados vivos de ese modo hasta su posterior procesamiento en el laboratorio durante el día siguiente. La densidad de vieiras en ambos sitios al inicio y al final de la temporada de muestreo fue evaluada mediante muestras de 10 cuadros de 1 m<sup>2</sup> tomados al azar.



**Figura 4.2** Trabajos durante las colectas de vieira realizados mediante buceo autónomo. Muestreo de vieiras y estimación de densidad utilizando un cuadro de 1 m<sup>2</sup>. Sitio de buceo: San Román. Buzos: Leandro N. Getino Mamet y Facundo Irigoyen.

#### 4.3.2 Condición reproductiva de la vieira tehuelche

Para estudiar la variación de la condición reproductiva a lo largo de la temporada reproductiva se estimaron índices gonadales y musculares. Para ello, de cada individuo se midió el alto y largo de las valvas y se obtuvo el peso total, de las partes blandas, del músculo y de la gónada. A partir de esos datos se calculó del índice de masa estandarizada de gónada (MEG) para cada fecha de muestreo y sitio de colecta. La MEG representa el peso de la gónada (porción masculina y femenina) de un individuo dado, estandarizado para un alto de valva determinado. Para esa estandarización se utilizó un alto de valva de 70 mm, similar al tamaño promedio de las valvas colectadas, siendo el mismo que el usado en otros estudios sobre la vieira tehuelche (De Vido de Mattio, 1984; Amoroso, 2012; Soria *et al.*, 2016). Si bien otros estudios han utilizado el Índice Gonadal (IG, proporción de peso de la gónada respecto al peso de las partes blandas), Amoroso (2012) demostró que el índice MEG es más adecuado para estudios reproductivos, por lo que se utiliza dicho método. El índice se calculó mediante la siguiente fórmula (Bonardelli y Himmelman, 1995; Mendo *et al.*, 2016):

$$MEG = 70^b \frac{P_G}{Av^b}$$

donde  $P_G$  es el peso de la gónada de un individuo dado y  $Av$  la altura de su valva. El coeficiente  $b$  fue obtenido a partir de la pendiente del ajuste de una regresión lineal entre el logaritmo del  $Av$  y el logaritmo del  $P_G$  para cada fecha de muestreo (es decir, para cada sitio-mes-año). Por su parte, se calculó la masa estandarizada de músculo (MEM) utilizando la misma metodología descrita para la gónada.

Se estimó la existencia de diferencias significativas entre meses consecutivos mediante la prueba de Welch, la cual no asume igualdad de varianzas entre los grupos a comparar (Welch, 1947, 1951).

#### *4.3.3 Composición bioquímica de la gónada femenina*

##### *4.3.3.1 Composición proximal*

La composición proximal de las gónadas se determinó mediante mediciones del contenido de los tres compuestos orgánicos principales: lípidos, carbohidratos y proteínas sobre la porción femenina de la gónada. Asimismo, se determinó el porcentaje de compuestos inorgánicos (cenizas). Para ello se analizaron tres muestras de gónada en cada estación de muestreo (combinación sitio-mes-año). Las gónadas fueron conservadas a -20°C en viales individuales. Posteriormente, estas fueron deshidratadas en frío mediante liofilización durante 24 horas hasta obtener un peso constante. Finalmente, el tejido deshidratado fue molido en mortero de porcelana para su homogeneización y se conservaron en envase hermético con silicagel al abrigo de la luz hasta su procesamiento.

El contenido de lípidos, carbohidratos y proteínas de cada muestra fue cuantificado utilizando métodos espectrofotométricos. Las determinaciones se realizaron por triplicado en cada muestra, requiriéndose aproximadamente 10 mg de masa seca por cada réplica. Los análisis fueron realizados por el Laboratorio de Química de Organismos Marinos (LabQuiOM), perteneciente al Instituto Patagónico del Mar (IPaM) de la Sede Puerto Madryn de la UNPSJB. A continuación, se describen brevemente los métodos de cada determinación.

*Lípidos.* El contenido de lípidos totales fue cuantificado mediante el método colorimétrico descrito por Zöllner y Kirsch (1962). El mismo se basa en la propiedad que poseen los lípidos de formar un complejo coloreado al reaccionar con una solución de ácido fosfórico y fenol Vainillina. La masa seca de cada réplica fue digerida con ácido sulfúrico concentrado, a 100°C. Luego, a una alícuota se le agregó la solución de ácido fosfórico y fenol Vainillina. Se registró la absorbancia a una longitud de onda 530 nm.

*Carbohidratos.* El contenido de carbohidratos fue determinado siguiendo el método de Dubois *et al.* (1956). En el mismo, se sometió a las muestras a digestión ácida con ácido tricloroacético, para precipitar las proteínas; el extracto fue clarificado por centrifugación. Posteriormente, a una alícuota del sobrenadante luego de la centrifugación se incorporó una solución de fenol y ácido sulfúrico. Finalmente, se registró la absorbancia a una longitud de onda 490 nm.

*Proteínas.* El contenido de proteínas fue determinado utilizando el método de Lowry *et al.* (1951). El mismo se basa en la reacción de reducción de la solución de proteínas tratada con  $\text{Cu}^{2+}$  por parte del reactivo de Folin-Ciocalteu, la cual produce azul de Molibdeno a pH alcalino. Las muestras fueron sometidas a digestión con NaOH 1N a temperatura ambiente. Una alícuota fue tratada con reactivo cúprico-tartárico y luego se le agregó el reactivo de Folin-Ciocalteu. Se registró la absorbancia a una longitud de onda 570 nm.

*Cenizas.* El porcentaje de ceniza (compuestos inorgánicos) en la muestra fue determinado siguiendo el protocolo AOAC (1995). Para obtener dicho valor se pesó una muestra de al menos 200 mg, se la incineró en Muffla por 6 horas a 550 °C y se calculó el porcentaje de ceniza como la proporción del peso incinerado respecto al peso seco sin incinerar.

Los resultados fueron expresados como porcentaje del componente referido al peso húmedo de la muestra. Luego, se calculó el valor absoluto de cada compuesto en un individuo estándar de 70 mm de alto de valva para cada estación de muestreo:

$$\%Ph \text{ MEG } \%Gf$$

donde *%Ph* es el porcentaje de cada componente respecto del peso húmedo de la muestra, MEG es la masa estandarizada de gónada y *%Gf* es la proporción de gónada femenina en el individuo.

#### 4.3.3.2 Perfil de ácidos grasos

Los ácidos grasos (FAME, de sus siglas en inglés *fatty acid methyl esters*) fueron extraídos mediante el método de transmetilación de (Lepage y Roy, 1986). El trabajo de cuantificación de FAME fue realizado en el Laboratorio Centralizado de Química

Orgánica y Cromatografía y (LACQOC) perteneciente al Centro Nacional Patagónico, CCT CONICET-CENPAT. Los FAME fueron separados y cuantificados utilizando un cromatógrafo gaseoso (*Thermo Scientific*, modelo FOCUS) equipado con un detector de espectrometría de masa (*Thermo Scientific*, modelo ISQ) e inyector automático (*Thermo Scientific*, modelo Triplus AS). Los picos de cada ácido graso en el cromatograma fueron identificados mediante una comparación de su tiempo de retención con un estándar de 37 FAME conocidos (Supelco Inc.). Los resultados se presentan como el promedio y desvío estándar de porcentaje del total de lípidos presentes en la muestra así como la concentración de cada compuesto en µg de FAME por g de tejido seco. Los ácidos grasos detectados fueron clasificados según el número de insaturaciones (número de doble enlaces covalentes C-C en la cadena hidrocarbonada): saturados, sin dobles enlaces (SAFA, de sus siglas en inglés *saturated fatty acid*); mono-insaturados, con solo un doble enlace (MUFA, de sus siglas en inglés *monounsaturated fatty acid*); poli-insaturados, con dos o tres doble enlaces (PUFA, de sus siglas en inglés *polyunsaturated fatty acid*); y altamente poli-insaturados, con cuatro o más doble enlaces (HUFA, de sus siglas en inglés *highly-polyunsaturated fatty acid*). En todos los casos se preserva el acrónimo en inglés dado que es la nomenclatura más ampliamente utilizada en la bibliografía.

Cabe aclarar que si bien se analizaron las dos temporadas de muestreo, las muestras provenientes del segundo período (2018/2019) recién pudieron ser analizadas con posterioridad a la Pandemia SARS-CoV-2, en julio del 2021. Lamentablemente, durante esa demora se produjo degradación de los ácidos grasos principales, por lo que solo se presentan datos de la temporada 2017/2018.

#### 4.3.4 Parámetros ambientales

Datos discretos: simultáneamente a los muestreos biológicos, se colectaron muestras de agua de mar para realizar determinaciones de clorofila y macronutrientes disueltos (silicato, nitrato, fosfato y amonio). Para ello se colectaron una muestra sub-superficial (0.5 m debajo de la superficie) y otra de fondo. En particular, las muestras del fondo fueron tomadas manualmente mediante buceo autónomo desde la capa de agua inmediatamente superior al fondo y en forma cuidadosa de modo de evitar la re-suspensión de sedimento y contaminación de la muestra. Cada muestra constó de 5 L,

la cual fue fraccionada para las distintas determinaciones y conservadas en oscuridad y refrigeradas durante el transporte hasta las instalaciones del CENPAT.

La concentración de clorofila se determinó a partir de muestras de 1 L de agua de mar. Se realizaron dos mediciones: por un lado se determinó la clorofila "Total" utilizando una muestra tal cual se colectó; por otro lado se pre-filtró una alícuota utilizando un tamiz de apertura de malla de 109  $\mu\text{m}$  (valor diagonal) para eliminar restos de macroalgas y cadenas de fitoplancton de gran tamaño y medir así solo la concentración de clorofila referente al fitoplancton que puede ser ingerido por la vieira tehuelche (Vernet de Hall, 1977). Las muestras de agua fueron luego filtradas en papel de filtro de microfibra de vidrio marca Munktel de 47 mm de diámetro y 0.7  $\mu\text{m}$  de tamaño de poro; conservado a  $-20^{\circ}\text{C}$  luego del filtrado.

La extracción de clorofila-a se realizó utilizando acetona 90%, según el método de Strickland y Parsons (1972). El método consiste en la ruptura de las membranas celulares, extracción y disolución de la clorofila-a utilizando acetona, para luego medir la absorbancia de la clorofila a 676 nm. La lectura de la absorbancia en fluorómetro (Turner Designs). La concentración de clorofila se expresó en  $\text{mg}/\text{m}^3$ .

En forma complementaria, se obtuvieron datos de concentración de clorofila a partir de imágenes satelitales. Para ello se utilizaron los productos disponibles en <https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni>. En particular, se obtuvieron los productos del sensor MODIS-AQUA para los valores de concentración de clorofila con una resolución de 4 Km de tamaño de pixel, promediados cada 8 días. Se utilizó el pixel cercano a cada sitio de muestreo (Figura 4.1).

Los macronutrientes disueltos fueron medidos a partir de dos muestras de 250 mL, congeladas inmediatamente al arribo a las instalaciones del CENPAT. Las determinaciones de nitrato más nitrito ( $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NO}_2^-$ ), fosfato ( $\text{PO}_4^{3-}$ ), silicato ( $\text{Si}(\text{OH})_4$ ) y amonio ( $\text{NH}_4$ ) fueron realizadas por el Laboratorio de Oceanografía Química y Contaminación de Aguas (LOQyCA) del CESIMAR. A excepción de la medición de amonio, las mediciones se realizaron utilizando un autoanalizador Skalar San Plus (Skalar Analytical®). Una breve descripción de los métodos se brinda a continuación:

*Nitrato + Nitrito:* Se realizó una reducción de la muestra (pH *buffer* a 8.2) con columna de cadmio, con una posterior diazotación con sulfanilamida y copulación con dicloruro de N-(1-naftil) etilendiamina. La absorbancia del complejo formado fue medida a 540 nm (Skalar Analytical®, 2005a).

*Fosfato:* Se produjo la formación de un complejo antimoniofosfo-molibdato por reacción de la muestra con heptamolibdato de amonio y potasio y antimonio (III) óxido tartrato (en medio ácido). Posteriormente, el complejo fue reducido con ácido ascórbico y su absorbancia fue medida a 880 nm (Skalar Analytical®, 2005b).

*Silicato:* Se realizó una reacción de la muestra (acidificada) con heptamolibdato de amonio y forma ácido molibdicosilícico, que posteriormente fue reducido con ácido ascórbico. La absorbancia del compuesto formado fue medida a 810 nm (Skalar Analytical®, 2005c).

*Amonio:* Se determinó manualmente con espectrofotómetro HP 8452A. La muestra fue tratada con hipoclorito de sodio y fenol (en medio alcalino de citrato de sodio y presencia de nitroprusiato de sodio como catalizador) formándose un complejo de azul de indofenol cuya absorbancia fue medida a 640 nm (Strickland y Parsons, 1972).

Datos de temperatura y viento: Los datos de temperatura fueron registrados en PSR y PLO a intervalos de una hora utilizando termistores HOBO TidbiT unidos a fondeos; los termistores se reemplazaban en forma periódica para la descarga de datos. Se ajustó una función sinusoidal para cada año de datos según los métodos descritos en el Capítulo 3. El ajuste fue realizado para cada temporada de muestreo. A diferencia del análisis realizado en el Capítulo 3, en donde el día Juliano se comenzó a contar en el día 1 de enero de cada año, en esta sección se realizó a partir del 1 de septiembre, hasta el 31 de agosto del año siguiente. Cabe aclarar que si bien el parámetro de fase de onda fue ajustado a partir del 1 de septiembre de cada año, el valor ajustado fue corregido (se le restaron los 121 días entre el 1 de septiembre y el 1 de enero siguiente) para que sea comparable con las estimaciones realizadas en el Capítulo 3. Por otra parte, se calcularon las variaciones térmicas de corto plazo (VTCP) del mismo modo que lo descrito en el Capítulo 3.

Por su parte se utilizaron los registros de viento descritos en el Capítulo 3, para el mismo período de tiempo en que se cuenta con datos de temperatura de fondo en PSR y PLO. Se caracterizó el viento y temperatura durante meses consecutivos identificados con la presencia de eventos de desove (caída en el índice MEG).

## **4.4 Resultados**

### *4.4.1 Condición reproductiva de la vieira tehuelche*

La densidad de individuos en los bancos fue baja, de  $\sim 2$  vieiras/m<sup>2</sup>. En particular, en PSR fue de 2.7 vieiras/m<sup>2</sup> en la temporada 2017/2018 y 2 vieiras/m<sup>2</sup> en la temporada 2018/2019. Por su parte, en PLO fue de 2 vieiras/m<sup>2</sup> en la temporada 2017/2018 y 0.4 vieiras/m<sup>2</sup> a inicio de la temporada 2018/2019; ILP presentó valores de 0.8 vieiras/m<sup>2</sup>.

La talla de los ejemplares colectados fue similar en ambos sitios, con un promedio de 70.43 mm de alto de valva. En particular, en PSR presentaron una media de 68.66 mm en la temporada 2017/2018 y 71.74 durante la temporada 2018/2019. En PLO, presentaron un valor medio de 68.56 en la temporada 2017/2018 y 71.24 durante la temporada 2018/2019.

Los índices de condición permitieron visualizar los cambios durante el ciclo reproductivo en ambos sitios de muestreo. El índice de masa estandarizada de gónada MEG presento un pico en ambos sitios entre noviembre y diciembre en los momentos en los que pudo detectarse (2017 en SRO y 2018 en SRO y PLO). Sin embargo, no se dio en el mismo momento sino que varió en función del sitio y temporada de muestreo (Figura 4.3). La imposibilidad de acceder a PLO (por cuestiones climáticas) en noviembre de 2017 no permitió conocer el momento en que se dio el pico de madurez ni la intensidad del mismo en ese año. Por su parte, el índice de masa estandarizada muscular MEM presentó un descenso a medida que avanzó la temporada reproductiva. Luego del mismo, se observó una leve recuperación, para finalmente mostrar una recuperación hacia los meses de otoño.

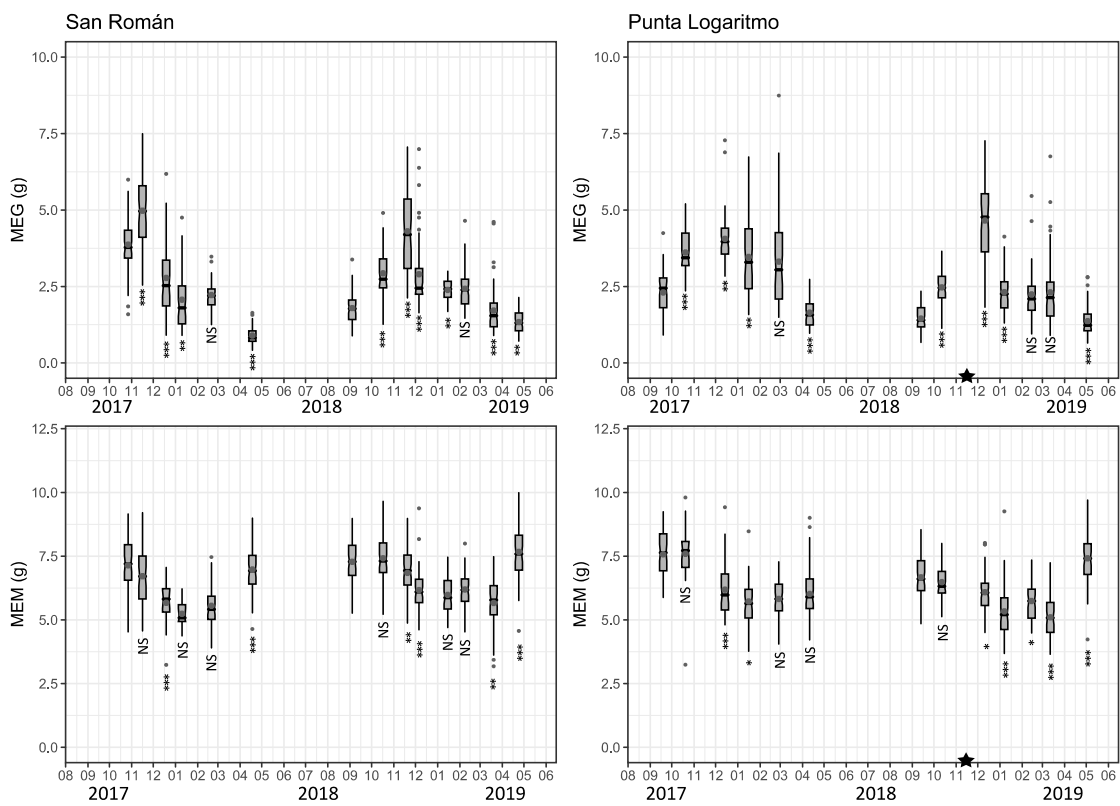
Temporada 2017/2018: el índice de MEG de PSR presentó un incremento entre octubre y noviembre de 2017, con una marcada caída en diciembre, evidenciando un

primer pulso de desove ocurrido entre el 16 de noviembre y el 19 de diciembre de 2017. Durante enero se observa una leve disminución del índice, y una reducción de la dispersión de los datos durante febrero, pero sin diferencias significativas en el valor medio. Finalmente, entre febrero y abril de 2018 se observa una caída final en el índice de MEG. El índice muscular MEM fue similar entre los dos primeros meses de muestreo, y evidenció una caída en el mes de diciembre. Los valores se mantuvieron bajos durante el verano, mostrando una recuperación hacia el fin de la temporada, en abril (Figura 4.3).

Por su parte, durante la misma temporada, en PLO se observó un incremento en el índice MEG entre septiembre y octubre, con valores similares en diciembre (aunque con diferencias significativas entre esos meses), pero sin una caída abrupta del índice MEG. Como se mencionó, no se pudieron realizar mediciones durante noviembre, presumiblemente momento en el que se dio el pico de madurez. Con valores levemente inferiores a diciembre, el índice fue igual en los meses de enero y febrero, mostrando un incremento de la dispersión de los datos. Finalmente, entre febrero y abril de 2018 se observa la caída final del índice MEG. Paralelamente, el índice MEM no presentó diferencias entre septiembre y octubre, con una reducción en diciembre. Luego, durante el resto de la temporada reproductiva los valores permanecieron similares.

Temporada 2018/2019: En PSR se observó un incremento sostenido del índice MEG entre septiembre y noviembre de 2018. Entre noviembre y diciembre de 2018 se vio un marcado descenso en el índice, lo que indica la presencia de un pico de desove entre el 20 de noviembre y el 6 de diciembre de 2018. En los meses de enero y febrero se vieron valores similares, en valores inferiores a diciembre. Finalmente, entre febrero y marzo se observa una disminución en el índice MEG, y una leve caída con disminución de la dispersión de los datos en abril. El índice muscular MEM mostró valores similares previos al evento de desove, con una leve caída entre noviembre y diciembre. Luego, los valores se mantuvieron relativamente constantes, con un incremento hacia el fin de temporada, en abril.

Por su parte en PLO se observó un incremento en el índice gonadal que se continuó hasta diciembre. Entre diciembre y enero se vio una marcada disminución del índice MEG, evidenciando un evento de desove ocurrido entre el 11 de diciembre de 2018 y el 7 de enero de 2019. Luego, el valor medio del índice fue similar en enero, febrero y marzo, pero con un incremento en la dispersión de los datos en marzo. Finalmente, a principio de mayo, último muestreo, se ve una disminución significativa del índice y la dispersión de los datos. El índice muscular fue semejante durante los meses previos al desove, con una leve disminución luego del mismo. Hacia el fin de la temporada reproductiva se observa un notorio incremento en el índice MEM.



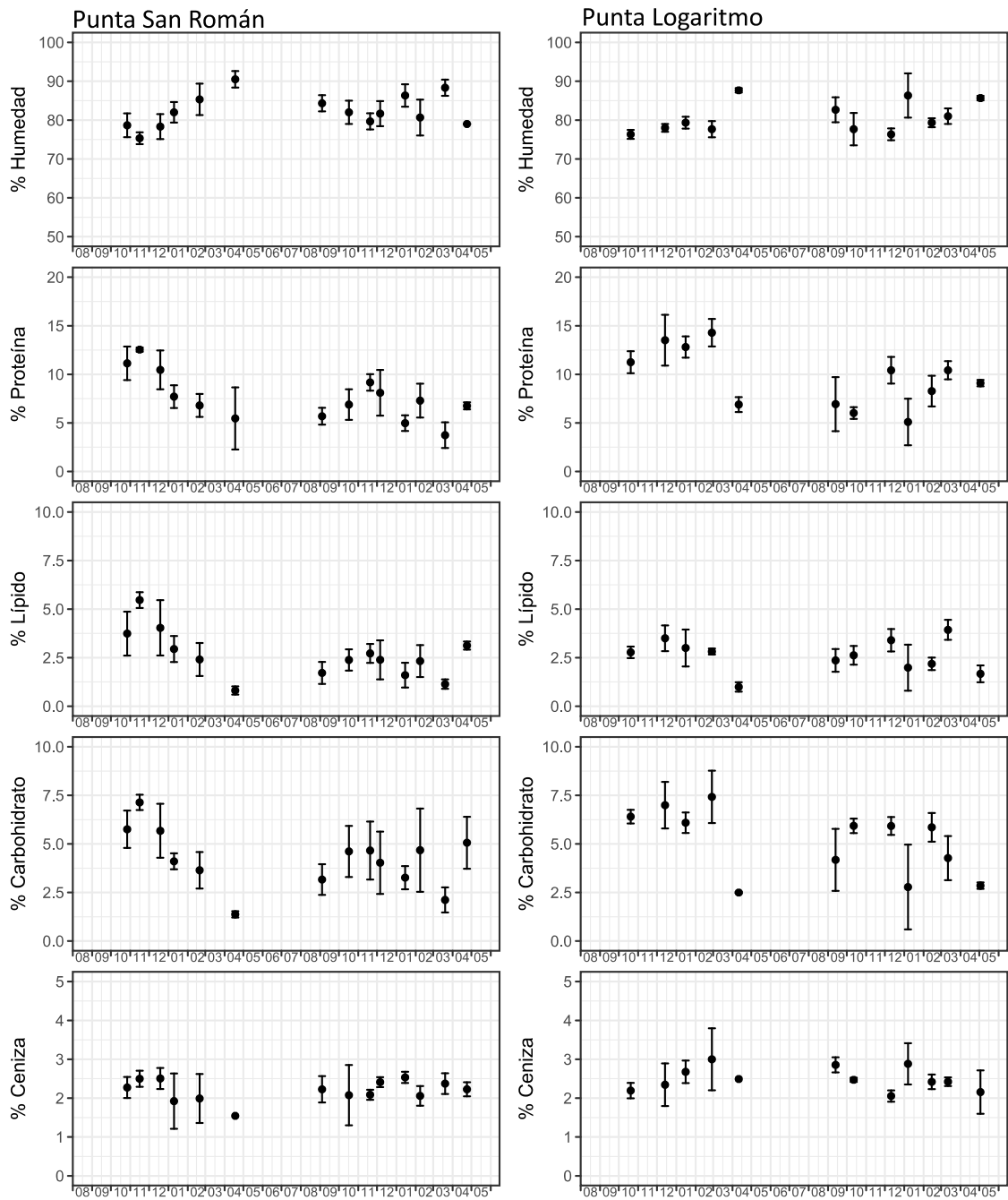
**Figura 4.3** Condición de la vieira tehuelche durante el período de estudio. En el gráfico se muestran los índices de masa de gónada (MEG) y músculo (MEM), los cuales representan el peso en gramos de gónada y músculo, relativo a un organismo de 70 mm de alto de valva. Los diagramas de caja engloban los datos pertenecientes al segundo y tercer cuartil, mientras que las líneas verticales indican el primer y cuarto cuartil. La línea horizontal en el interior representa la mediana, y el punto sólido el valor de la media. Los círculos fuera de cada diagrama indican los datos atípicos. Se indica la significancia de las diferencias entre un mes y el mes anterior (T-Welch): NS  $P > 0.05$ , \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ . La estrella ubicada en el eje horizontal entre noviembre y diciembre de 2018 indica el cambio de sitio de muestreo desde PLO a ILP.

#### 4.4.2 Composición proximal y contenido de ácidos grasos

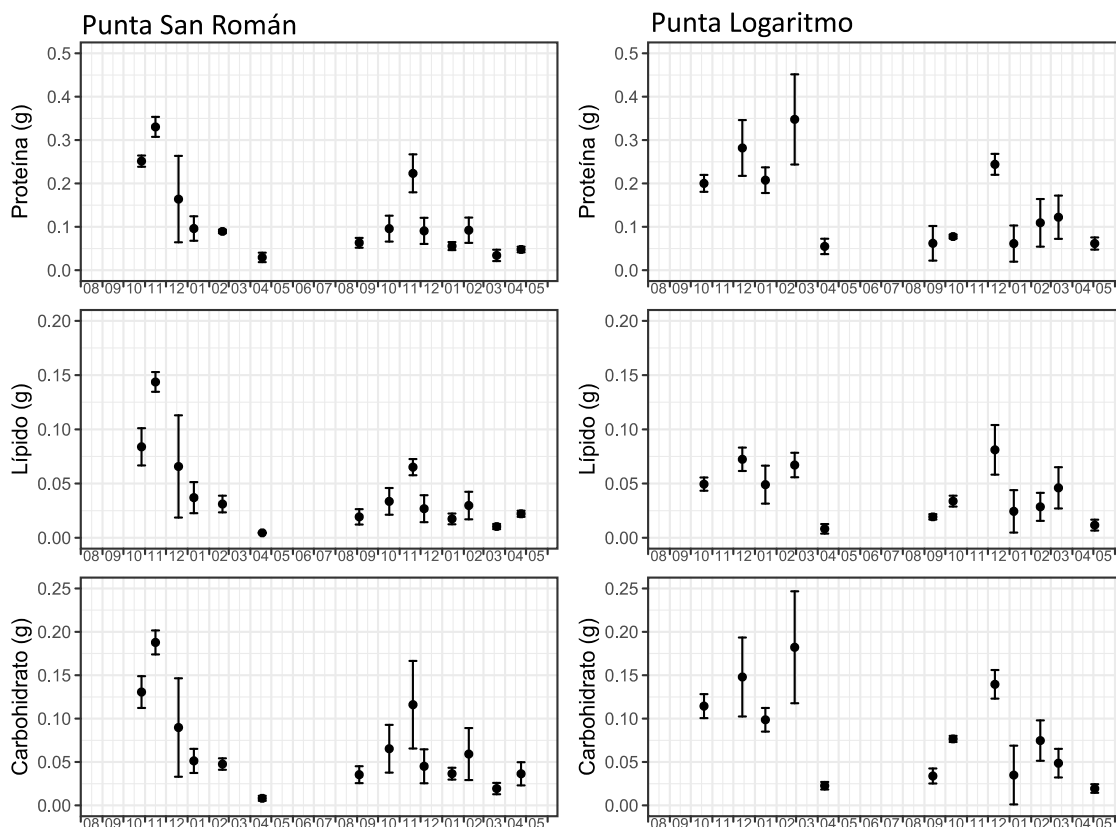
##### 4.4.2.1 Composición proximal

Temporada 2017/2018: En PSR, los valores de humedad relativa fueron bajos al principio de la temporada muestreada, alcanzando el mínimo de 75.33% en noviembre de 2017 (Figura 4.4), e incrementándose en forma sostenida hacia el final de la temporada, alcanzando un 90.50% en abril. Los máximos porcentajes de proteínas, lípidos y carbohidratos se detectaron en noviembre, con valores de 12.54%, 5.47% y 7.14%, respectivamente. Los mínimos valores se detectaron hacia el fin de la temporada, en abril, con un 5.46% de proteínas, 0.81% de lípidos y 1.37% de carbohidratos. Finalmente, el porcentaje de ceniza presentó un valor máximo de 2.50% en diciembre y un mínimo de 1.54% en abril. Las reservas absolutas durante el mes de noviembre fueron de 0.33 g, 0.14 g y 0.18 g para el contenido de proteínas, lípidos y carbohidratos, respectivamente (Figura 4.5).

Por su parte, en PLO, el porcentaje de humedad se mantuvo en valores de ~78% durante los primeros cuatro meses de muestreo. Al final de la temporada, presentó un marcado incremento, con valores de 87.66% en abril (Figura 4.4). Los máximos se detectaron en diciembre para los lípidos con un contenido de 3.50 %, mientras que fueron en febrero para proteína y carbohidrato, con porcentajes de 14.28 % y 7.42% para cada uno respectivamente. Los mínimos valores se detectaron en abril, con un 6.88% de proteínas, 0.99% de lípidos y 2.49% de carbohidratos. Finalmente, el porcentaje de ceniza presentó valores máximos de 2.99% en febrero y mínimo de 2.19% en octubre. Las reservas absolutas de proteínas y carbohidratos durante febrero fueron de 0.34 g y 0.18 g respectivamente, mientras que el contenido absoluto de lípidos en diciembre fue de 0.07 g (Figura 4.5).



**Figura 4.4** Composición proximal de la porción femenina de la gónada de veira tehuelche. Se muestra el promedio y desvío estándar de los análisis bioquímicos de composición proximal de la gónada femenina de la veira tehuelche expresada como porcentajes del peso húmedo.



**Figura 4.5** Contenido absoluto de reservas en la porción femenina de la gónada de vieira tehuelche. Se muestra el promedio y desvío estándar de los análisis bioquímicos de composición proximal de la gónada femenina de la vieira tehuelche expresada en valores absolutos para un individuo estándar de 70 mm de alto de valva.

Temporada 2018/2019: Durante la segunda temporada muestreada, en PSR, los valores de humedad relativa descendieron durante la primavera, alcanzando el mínimo de 79.66% en noviembre de 2018 (Figura 4.4) e incrementándose en enero y marzo. Los máximos porcentajes de proteínas, lípidos y carbohidratos se detectaron en noviembre, con valores 9.16%, 2.72% y 4.66%, respectivamente. Luego de un descenso, presentaron un segundo pico en febrero, aunque de menor intensidad (Figura 4.4). Los mínimos valores se detectaron en marzo, con un 3.73% de proteína, 1.14% de lípido y 2.11% de carbohidrato. Finalmente, el porcentaje de ceniza presentó un valor máximo de 2.53% en enero y un mínimo de 2.05% en febrero. Las reservas absolutas durante el mes de noviembre fueron de 0.22 g, 0.06 g y 0.11 g para el contenido de proteína, lípido y carbohidrato, respectivamente (Figura 4.5).

En PLO, los valores de humedad relativa presentaron un descenso hasta el mes de diciembre (76.33%) y un pico en enero de 86.33%; luego presentaron una disminución en febrero, a partir de lo que se observa un incremento paulatino hasta el

final de la temporada (Figura 4.4). El contenido porcentual de proteínas y lípidos presentó un primer pico en diciembre (10.41% y 3.40% para proteínas y lípidos respectivamente) y un segundo pico en marzo (10.42% y 3.93% para proteínas y lípidos respectivamente). Por su parte, el porcentaje de carbohidratos presentó valores máximos de 5.90% en octubre y diciembre, seguido por un descenso y un nuevo incremento de 5.85% en febrero. El porcentaje de ceniza osciló en valores de ~2.50%, con mínimo en diciembre y máximos en septiembre y enero. Las reservas absolutas durante el mes de diciembre fueron de 0.24 g, 0.08 g y 0.14 g para el contenido de proteína, lípido y carbohidrato, respectivamente (Figura 4.5).

#### 4.4.2.2 Perfil de ácidos grasos

En ambos sitios, el mayor porcentaje de FAMEs detectados correspondió a la categoría de HUFAs (59.21% a 61.05% en PSR y 56.52% a 61.53% en PLO), seguida por SAFAs (20.15% a 22.03% en PSR y 21.09% a 26.48% en PLO), MUFAs (13.39% a 14.39% en PSR y 12.82% a 15.21% en PLO) y por último PUFAs (4.15% a 5.36% en PSR y 3.76% a 5.10% en PLO). Por su parte, la concentración total de FAME en PSR varió entre 16026  $\mu\text{g/g}$  y 26298  $\mu\text{g/g}$  de peso seco, mientras que en PLO fue de 8723  $\mu\text{g/g}$  a 15330  $\mu\text{g/g}$  de peso seco (Tablas 4.1 y 4.2).

El FAME más representado fue el ácido docosahexaenoico (C22:6 $\omega$ -3, DHA en adelante), presente en porcentajes de 34.31% a 38.34% (6134 a 9784  $\mu\text{g/g}$  de peso seco) para PSR y 32.7% a 39.88% (2862 a 6170  $\mu\text{g/g}$  de peso seco) en PLO. Por su parte, el segundo FAME más representado fue el ácido eicosapentaenoico (C20:5 $\omega$ -3, EPA en adelante), con porcentajes de 19.62% a 25.92% (3223  $\mu\text{g/g}$  a 6295  $\mu\text{g/g}$  de peso seco) para PSR y 17.85% a 23.14% (1574  $\mu\text{g/g}$  a 3441  $\mu\text{g/g}$  de peso seco) para PLO (Tablas 4.1 y 4.2).

**Tabla 4.1** Perfil de ácidos grasos en Punta San Román. Se indica el perfil de ácidos grasos y la concentración de los ácidos grasos detectados en Punta San Román. Para cada ácido graso se indica el valor porcentual respecto al total  $\pm$  el desvío estándar. La fila inmediatamente debajo indica la concentración expresada como  $\mu\text{g/g}$  de peso seco. Se indica también el porcentaje y concentración de la sumatoria de los ácidos grasos saturados ( $\Sigma\text{SAFA}$ ), mono-insaturado ( $\Sigma\text{MUFA}$ ), poli-insaturados ( $\Sigma\text{PUFA}$ ), altamente poli-insaturados ( $\Sigma\text{HUFA}$ ), la concentración total y la relación *DHA/EPA*.

<b>Punta San Román</b>						
	<b>2017-10-27</b>	<b>2017-11-16</b>	<b>2017-12-19</b>	<b>2018-01-10</b>	<b>2018-02-20</b>	<b>2018-04-18</b>
C14:0	4.01 $\pm$ 0.36 973.3	3.55 $\pm$ 0.03 935.0	3.55 $\pm$ 0.17 568.3	3.72 $\pm$ 0.2 810.3	3.62 $\pm$ 0.14 645.7	3.42 $\pm$ 0.04 547.5
C15:0	0.93 $\pm$ 0.24 221.7	1.05 $\pm$ 0.06 277.7	0.87 $\pm$ 0.05 144.3	1.03 $\pm$ 0.11 225.7	0.94 $\pm$ 0.02 168.7	0.87 $\pm$ 0.06 139.5
C16:0	9.48 $\pm$ 1.17 2308.3	8.52 $\pm$ 0.12 2239.0	9.33 $\pm$ 1.02 1467.7	8.8 $\pm$ 0.21 1904.7	8.58 $\pm$ 0.20 1531.0	8.41 $\pm$ 0.30 1346.5
C17:0	1.75 $\pm$ 0.51 417.0	2.03 $\pm$ 0.07 536.3	2.02 $\pm$ 0.19 336.7	2 $\pm$ 0.10 431.0	1.95 $\pm$ 0.05 347.0	2.04 $\pm$ 0.02 325.5
C18:0	4.71 $\pm$ 0.12 1138.3	4.6 $\pm$ 0.10 1207.3	5.78 $\pm$ 0.84 904.3	4.88 $\pm$ 0.23 1052.3	4.91 $\pm$ 0.15 874.3	5.05 $\pm$ 0.09 808.0
C20:0	0.18 $\pm$ 0.02 43.7	0.2 $\pm$ 0.01 51.7	0.25 $\pm$ 0.04 38.7	0.24 $\pm$ 0.01 52.7	0.23 $\pm$ 0.03 40.3	0.26 $\pm$ 0.01 40.5
C22:0	0.07 $\pm$ 0.02 17.3	0.1 $\pm$ 0.02 27.0	0.11 $\pm$ 0.02 17.7	0.14 $\pm$ 0.02 30.3	0.11 $\pm$ 0.01 20.0	0.13 $\pm$ 0.06 21.0
C24:0	0.05 $\pm$ 0.03 12.3	0.09 $\pm$ 0.00 24.3	0.13 $\pm$ 0.03 20.3	0.11 $\pm$ 0.01 23.3	0.11 $\pm$ 0.01 19.0	0.13 $\pm$ 0.03 21.5
<b><math>\Sigma\text{SAFA}</math></b>	<b>21.2 <math>\pm</math> 0.64</b> <b>5132.0</b>	<b>20.15 <math>\pm</math> 0.08</b> <b>5298.3</b>	<b>22.03 <math>\pm</math> 1.85</b> <b>3498.0</b>	<b>20.92 <math>\pm</math> 0.31</b> <b>4530.3</b>	<b>20.44 <math>\pm</math> 0.33</b> <b>3646.0</b>	<b>20.29 <math>\pm</math> 0.47</b> <b>3250.0</b>
C14:1 $\omega$ -5	0.04 $\pm$ 0 10.0	0.05 $\pm$ 0.03 12.7	0.06 $\pm$ 0.01 10.3	0.05 $\pm$ 0.03 10.7	0.04 $\pm$ 0.01 6.3	0.05 $\pm$ 0.01 8.0
C15:1 $\omega$ -5	0.04 $\pm$ 0.03 10.0	0.08 $\pm$ 0.01 21.7	0.03 $\pm$ 0.01 5.3	0.08 $\pm$ 0.01 18.0	0.07 $\pm$ 0.01 12.0	0.03 $\pm$ 0.03 4.5
C16:1 $\omega$ -7c	7.67 $\pm$ 0.35 1846.3	7.39 $\pm$ 0.48 1940.0	6.19 $\pm$ 1.03 1051.7	7.31 $\pm$ 0.43 1593.0	7.48 $\pm$ 0.13 1334.7	7.31 $\pm$ 0.54 1170.0
C17:1 $\omega$ -7	0.28 $\pm$ 0.17 65.7	0.34 $\pm$ 0.06 87.3	0.23 $\pm$ 0.03 39.3	0.37 $\pm$ 0.05 78.3	0.28 $\pm$ 0.03 50.3	0.28 $\pm$ 0.01 44.0
C18:1 $\omega$ -9c	3.49 $\pm$ 0.19 842.0	3.66 $\pm$ 0.16 959.5	4.5 $\pm$ 0.08 726.7	3.65 $\pm$ 0.05 790.7	3.86 $\pm$ 0.08 688.3	4.45 $\pm$ 0.22 711.6
C20:1 $\omega$ -9c	2.02 $\pm$ 0.51 482.0	2.31 $\pm$ 0.04 608.3	2.51 $\pm$ 0.26 398.3	2.44 $\pm$ 0.12 532.0	2.57 $\pm$ 0.27 459.3	2.32 $\pm$ 0.05 371.0
C24:1 $\omega$ -9c	0.06 $\pm$ 0.05 13.0	0.1 $\pm$ 0.01 25.7	0.14 $\pm$ 0.03 22.0	0.14 $\pm$ 0.03 30.0	0.1 $\pm$ 0.02 17.3	0.17 $\pm$ 0.04 27.0
<b><math>\Sigma\text{MUFA}</math></b>	<b>13.59 <math>\pm</math> 1</b> <b>3269.0</b>	<b>13.93 <math>\pm</math> 0.57</b> <b>3655.2</b>	<b>13.66 <math>\pm</math> 0.72</b> <b>2253.7</b>	<b>14.04 <math>\pm</math> 0.56</b> <b>3052.7</b>	<b>14.39 <math>\pm</math> 0.28</b> <b>2568.3</b>	<b>14.6 <math>\pm</math> 0.73</b> <b>2336.1</b>
C18:2 $\omega$ -6c	2.5 $\pm$ 0.06 603.7	2.85 $\pm$ 0.16 748.3	3.34 $\pm$ 0.36 560.7	2.93 $\pm$ 0.03 634.7	3.31 $\pm$ 0.12 589.3	3.3 $\pm$ 0.09 527.5
C20:2 $\omega$ -6c	0.94 $\pm$ 0.26 222.7	1.31 $\pm$ 0.06 344.3	0.98 $\pm$ 0.28 171.3	1.26 $\pm$ 0.05 272.7	1.4 $\pm$ 0.2 250.0	1.01 $\pm$ 0.09 161.0
C18:3 $\omega$ -6	0.18 $\pm$ 0.1 43.0	0.17 $\pm$ 0.04 43.7	0.42 $\pm$ 0.1 64.0	0.28 $\pm$ 0.15 58.0	0.24 $\pm$ 0.03 42.7	0.34 $\pm$ 0.03 54.5
C20:3 $\omega$ -6	0.53 $\pm$ 0.22 127.0	0.57 $\pm$ 0.13 151.3	0.35 $\pm$ 0.02 57.0	0.4 $\pm$ 0.03 87.3	0.41 $\pm$ 0.02 72.0	0.36 $\pm$ 0.05 56.5
<b><math>\Sigma\text{PUFA}</math></b>	<b>4.15 <math>\pm</math> 0.49</b> <b>996.3</b>	<b>4.90 <math>\pm</math> 0.12</b> <b>1287.6</b>	<b>5.08 <math>\pm</math> 0.55</b> <b>853.0</b>	<b>4.86 <math>\pm</math> 0.14</b> <b>1052.7</b>	<b>5.36 <math>\pm</math> 0.27</b> <b>954.0</b>	<b>5.00 <math>\pm</math> 0.08</b> <b>799.5</b>

**Tabla 4.1** Continuación.

	<b>2017-10-27</b>	<b>2017-11-16</b>	<b>2017-12-19</b>	<b>2018-01-10</b>	<b>2018-02-20</b>	<b>2018-04-18</b>
C20:4 $\omega$ -6	0.82 $\pm$ 0.38 203.7	0.59 $\pm$ 0.06 157.3	1.84 $\pm$ 1.33 266.7	1.01 $\pm$ 0.67 219.3	1.52 $\pm$ 0.2 270.0	1.71 $\pm$ 0.63 275.5
C20:5 $\omega$ -3 (EPA)	25.92 $\pm$ 2.64 6295.3	23.23 $\pm$ 0.55 6115.0	19.62 $\pm$ 1.16 3243.7	23.49 $\pm$ 0.33 5082.7	22.4 $\pm$ 0.15 3996.0	20.09 $\pm$ 1.12 3223.5
C22:6 $\omega$ -3 (DHA)	34.31 $\pm$ 2.24 8258.0	37.19 $\pm$ 0.92 9784.3	37.75 $\pm$ 1.1 6134.3	35.68 $\pm$ 0.42 7714.3	35.89 $\pm$ 0.15 6401.3	38.34 $\pm$ 0.62 6141.5
<b><math>\Sigma</math>HUFA</b>	<b>61.05 <math>\pm</math> 0.78</b> <b>14757.0</b>	<b>61.02 <math>\pm</math> 0.53</b> <b>16056.7</b>	<b>59.21 <math>\pm</math> 0.61</b> <b>9644.7</b>	<b>60.18 <math>\pm</math> 0.68</b> <b>13016.3</b>	<b>59.82 <math>\pm</math> 0.14</b> <b>10667.3</b>	<b>60.13 <math>\pm</math> 1.13</b> <b>9640.5</b>
Total	24155 $\pm$ 2228	26298 $\pm$ 3085	16250 $\pm$ 7921	21652 $\pm$ 3933	17835 $\pm$ 703	16026 $\pm$ 602
DHA/EPA	1.34 $\pm$ 0.21	1.6 $\pm$ 0.08	1.93 $\pm$ 0.1	1.52 $\pm$ 0.03	1.6 $\pm$ 0.02	1.91 $\pm$ 0.14

**Tabla 4.2** Perfil de ácidos grasos en Punta Logaritmo. Se indica el perfil de ácidos grasos y la concentración de los ácidos grasos detectados en Punta Logaritmo. Para cada ácido graso se indica el valor porcentual respecto al total  $\pm$  el desvío estándar. La fila inmediatamente debajo indica la concentración expresada como  $\mu$ g/g de peso seco. Se indica también el porcentaje y concentración de la sumatoria de los ácidos grasos saturados ( $\Sigma$ SAFA), mono-insaturado ( $\Sigma$ MUFA), poli-insaturados ( $\Sigma$ PUFA), altamente poli-insaturados ( $\Sigma$ HUFA), la concentración total y la relación DHA/EPA.

<b>Punta Logaritmo</b>					
	<b>2017-10-20</b>	<b>2017-12-14</b>	<b>2018-01-16</b>	<b>2018-02-27</b>	<b>2018-04-11</b>
C14:0	4.02 $\pm$ 0.38 616.0	3.58 $\pm$ 0.16 503.7	3.78 $\pm$ 0.19 520.0	4.06 $\pm$ 0.23 604.3	3.88 $\pm$ 0.28 336.0
C15:0	0.96 $\pm$ 0.03 147.0	0.72 $\pm$ 0.05 101.0	0.89 $\pm$ 0.09 122.0	0.93 $\pm$ 0.06 138.3	1.02 $\pm$ 0.03 88.3
C16:0	9.01 $\pm$ 0.10 1381.0	8.86 $\pm$ 0.14 1250.3	9.53 $\pm$ 0.24 1310.7	8.99 $\pm$ 0.14 1336.7	11.02 $\pm$ 0.89 951.7
C17:0	1.93 $\pm$ 0.02 296.0	2.38 $\pm$ 0.38 335.7	2.32 $\pm$ 0.08 318.7	1.61 $\pm$ 0.09 239.3	2.17 $\pm$ 0.08 189.0
C18:0	4.69 $\pm$ 0.14 718.0	5.62 $\pm$ 0.35 794.0	6.11 $\pm$ 0.13 841.7	5.14 $\pm$ 0.06 765.0	7.61 $\pm$ 0.75 655.7
C20:0	0.23 $\pm$ 0.02 34.3	0.23 $\pm$ 0.03 33.0	0.39 $\pm$ 0.04 53.0	0.42 $\pm$ 0.08 63.0	0.37 $\pm$ 0.02 31.7
C22:0	0.11 $\pm$ 0.00 17.0	0.1 $\pm$ 0.01 14.7	0.17 $\pm$ 0.02 23.7	0.3 $\pm$ 0.05 45.0	0.26 $\pm$ 0.03 22.3
C24:0	0.14 $\pm$ 0.01 21.7	0.13 $\pm$ 0.01 17.7	0.15 $\pm$ 0.02 21.7	0.13 $\pm$ 0.01 19.0	0.15 $\pm$ 0.00 13.3
<b><math>\Sigma</math>SAFA</b>	<b>21.09 <math>\pm</math> 0.44</b> <b>3231.0</b>	<b>21.62 <math>\pm</math> 0.7</b> <b>3050.0</b>	<b>23.34 <math>\pm</math> 0.52</b> <b>3211.3</b>	<b>21.59 <math>\pm</math> 0.49</b> <b>3210.7</b>	<b>26.48 <math>\pm</math> 1.95</b> <b>2288.0</b>
C14:1 $\omega$ -5	0.04 $\pm$ 0.02 6.0	0.08 $\pm$ 0.01 11.3	0.04 $\pm$ 0.01 5.0	0.04 $\pm$ 0.02 5.7	0.02 $\pm$ 0.01 1.3
C15:1 $\omega$ -5	0.08 $\pm$ 0.02 12.7	0.03 $\pm$ 0.02 5.0	0.03 $\pm$ 0.01 4.0	0.03 $\pm$ 0.01 5.0	0.01 $\pm$ 0 1.0
C16:1 $\omega$ -7c	6.67 $\pm$ 0.31 1020.3	6.96 $\pm$ 0.27 983.3	7.12 $\pm$ 0.28 979.3	7.4 $\pm$ 0.09 1100.3	4.55 $\pm$ 0.16 396.7
C17:1 $\omega$ -7	0.22 $\pm$ 0.02 33.7	0.23 $\pm$ 0.01 32.0	0.25 $\pm$ 0.01 34.7	0.32 $\pm$ 0.01 47.7	0.2 $\pm$ 0.08 18.3
C18:1 $\omega$ -9c	3.33 $\pm$ 0.12 508.7	4.3 $\pm$ 0.13 606.8	4.79 $\pm$ 0.15 658.7	4.08 $\pm$ 0.19 606.3	4.59 $\pm$ 0.36 403.5
C20:1 $\omega$ -9c	2.3 $\pm$ 0.13 353.3	2.24 $\pm$ 0.9 309.7	2.76 $\pm$ 0.15 379.3	2.56 $\pm$ 0.15 381.0	3.75 $\pm$ 0.58 320.0
C24:1 $\omega$ -9c	0.18 $\pm$ 0.02 27.3	0.13 $\pm$ 0.02 18.7	0.22 $\pm$ 0.05 31.3	0.22 $\pm$ 0.03 31.7	0.09 $\pm$ 0.01 7.3

**Tabla 4.2** Continuación.

	<b>2017-10-20</b>	<b>2017-12-14</b>	<b>2018-01-16</b>	<b>2018-02-27</b>	<b>2018-04-11</b>
<b>ΣMUFA</b>	<b>12.82 ±0.27</b>	<b>13.97 ±0.6</b>	<b>15.21 ±0.55</b>	<b>14.65 ±0.14</b>	<b>13.2 ±0.59</b>
	<b>1962.1</b>	<b>1966.8</b>	<b>2092.4</b>	<b>2177.6</b>	<b>1148.2</b>
C18:2ω-6c	2.74 ±0.2 419.3	3.17 ±0.14 447.3	2.92 ±0.11 401.3	3.06 ±0.24 455.7	2.1 ±0.36 186.7
C20:2ω-6c	0.86 ±0.47 131.0	1.35 ±0.08 190.3	1.15 ±0.07 157.7	0.88 ±0.06 131.0	0.45 ±0.03 39.7
C18:3ω-6	0.32 ±0.02 49.7	0.28 ±0.12 40.7	0.48 ±0.04 66.7	0.49 ±0.07 72.7	0.71 ±0.13 61.0
C20:3ω-6	0.63 ±0.51 99.0	0.3 ±0.02 42.0	0.38 ±0.08 51.3	0.5 ±0.02 74.0	0.5 ±0.06 42.7
<b>ΣPUFA</b>	<b>4.56 ±0.14</b>	<b>5.1 ±0.1</b>	<b>4.93 ±0.11</b>	<b>4.93 ±0.24</b>	<b>3.76 ±0.28</b>
	<b>699.0</b>	<b>720.3</b>	<b>677.0</b>	<b>733.3</b>	<b>330.0</b>
C20:4ω-6 (ARA)	0.49 ±0.03 75.3	1.58 ±0.18 224.3	1.92 ±0.95 257.3	1.66 ±0.96 246.0	5.89 ±0.6 519.3
C20:5ω-3 (EPA)	21.31 ±1.04 3255.7	17.85 ±0.65 2522.0	19.41 ±0.65 2672.0	23.14 ±0.8 3441.0	17.96 ±0.89 1574.7
C22:6ω-3 (DHA)	39.73 ±1.59 6107.0	39.88 ±1.04 5618.3	35.19 ±0.54 4836.0	34.03 ±0.66 5061.7	32.70 ±2.06 2862.3
<b>ΣHUFA</b>	<b>61.53 ±0.67</b>	<b>59.31 ±1.11</b>	<b>56.52 ±0.88</b>	<b>58.83 ±0.33</b>	<b>56.55 ±2.2</b>
	<b>9438.0</b>	<b>8364.7</b>	<b>7765.3</b>	<b>8748.7</b>	<b>4956.3</b>
Total	15330 ±1644	14101 ±2228	13745 ±3085	14873 ±1387	8723 ±7921
DHA/EPA	1.87 ±0.16	2.24 ±0.1	1.81 ±0.07	1.47 ±0.07	1.82 ±0.16

#### 4.4.3 Parámetros ambientales

##### 4.4.3.1 Concentración de clorofila en el agua de mar

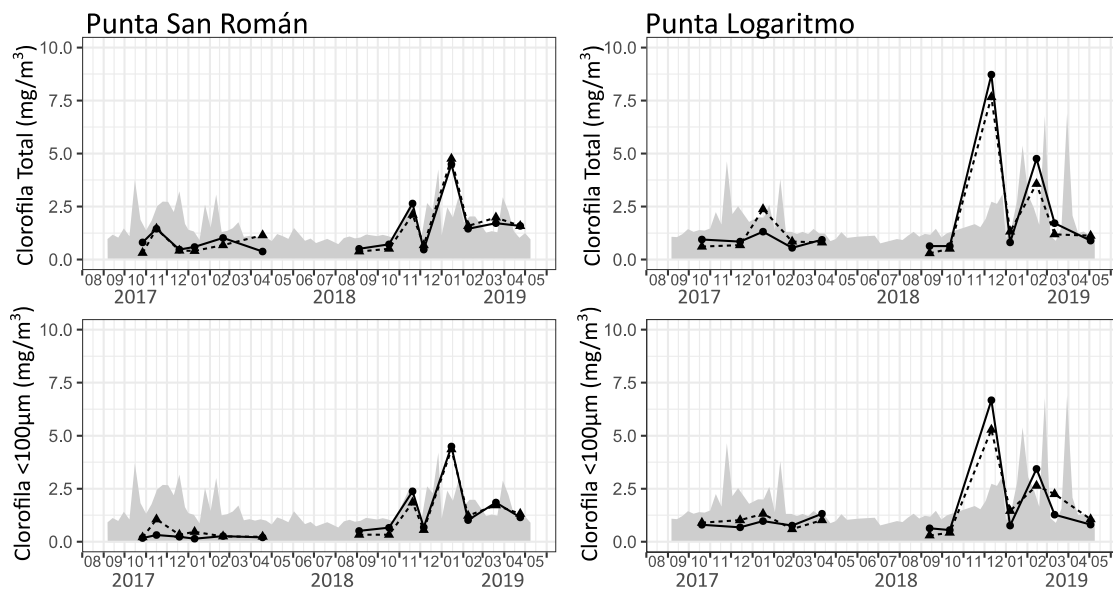
La variación de la concentración de clorofila en ambos sitios presentó un patrón en el cual la concentración de clorofila *in situ* fue superior durante la temporada 2018/2019 que durante 2017/2018. Dicho patrón fue reflejado también por los datos provenientes del sensor MODIS-AQUA, aunque con diferencias interanuales mucho más sutiles. Entre sitios, se pudo ver que las principales diferencias estuvieron marcadas por variaciones en el momento en que se dio el máximo de clorofila, tanto con datos *in situ* (más notorio) como con datos de MODIS-AQUA. Asimismo, para cada sitio/año se ve que la coherencia entre los datos de temperatura y satelitales es solo en algunos meses particulares, mientras que la generalidad es una falta de correlación entre los valores.

Temporada 2017/2018: La concentración de clorofila total en PSR mostró un máximo de 1.45 mg/m<sup>3</sup> en noviembre de 2017, y un leve incremento en febrero de 2018 (Figura 4.6). Durante toda la temporada reproductiva, el promedio de la concentración de clorofila total en el fondo fue de 0.79 mg/m<sup>3</sup>. La clorofila de fondo y

superficie mostraron una tendencia similar, mientras que en el agua pre-filtrada de fondo no se visualizó la mayor concentración en noviembre. Los datos obtenidos del sensor MODIS-AQUA muestran un máximo de concentración a principio de octubre, otro en noviembre-diciembre, una disminución en enero y un incremento final en principios de febrero (Figura 4.6).

En PLO los datos *in situ* muestran un único máximo de  $1.32 \text{ mg/m}^3$  durante enero de 2018, el cual solo se visualiza en los datos de clorofila total, y principalmente en superficie. Durante toda la temporada reproductiva, el promedio de la concentración de clorofila total en el fondo fue de  $0.92 \text{ mg/m}^3$ . Durante ese período, los datos obtenidos a partir del sensor MODIS-AQUA muestran un primer pico de concentración de clorofila de durante noviembre de 2017 y un segundo incremento a principio de febrero.

Durante el período invernal, entre ambas temporadas reproductivas de la vieira tehuelche, los datos del sensor MODIS-AQUA indican que la concentración de clorofila se mantuvo en valores constantemente bajos tanto en PSR como en PLO.



**Figura 4.6** Concentración de clorofila en agua de mar en el golfo San José. Se muestra la concentración de clorofila durante el período de muestreo obtenida de mediciones *in situ* para la muestra de agua sin filtrar (clorofila total) y en agua filtrada con tamiz de  $109 \mu\text{m}$  (clorofila  $<100 \mu\text{m}$ ). La línea punteada indica la concentración en agua de superficie, mientras que la línea sólida es la concentración en agua de fondo. El área sombreada representa la concentración de clorofila superficial obtenida mediante imágenes satelitales (MODIS-AQUA).

Temporada 2018/2019: La concentración de clorofila total en PSR mostró un primer pico de 2.64 mg/m<sup>3</sup> en noviembre de 2018 y un segundo pico más pronunciado de 4.49 mg/m<sup>3</sup> en enero de 2019. Durante toda la temporada reproductiva, el promedio de la concentración de clorofila total en el fondo fue de 1.70 mg/m<sup>3</sup>. La clorofila de fondo y superficie mostraron una tendencia similar, tanto en los datos de clorofila total como en los de agua pre-filtrada. Los datos obtenidos del sensor MODIS-AQUA muestran un primer pico en noviembre de 2018, y una caída e incremento a fines de diciembre de 2018. Durante principios de abril de 2019 se observa un nuevo incremento en la concentración de clorofila (Figura 4.6).

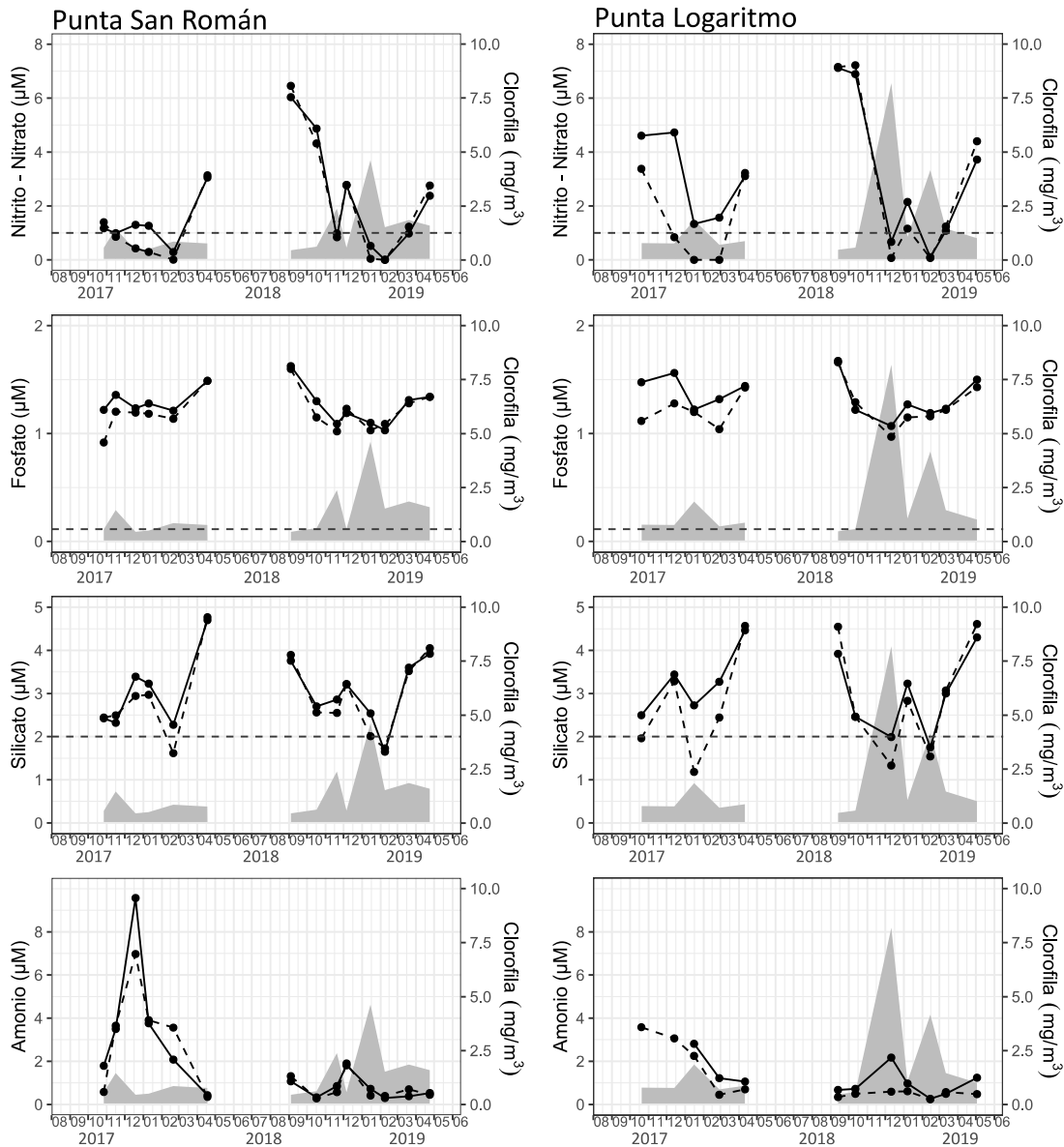
Por su parte, en PLO se observó un primer máximo de 8.72 mg/m<sup>3</sup> en diciembre de 2018, un marcado descenso en enero de 2019 y un segundo pico de 4.75 mg/m<sup>3</sup> en febrero de 2019. Estos picos fueron evidenciados por todos los segmentos evaluados. Durante toda la temporada reproductiva, el promedio de la concentración de clorofila total en el fondo fue de 2.59 mg/m<sup>3</sup>. Los datos obtenidos del sensor MODIS mostraron que la concentración de clorofila osciló en los meses de muestreo, con un primer pico a fines de diciembre de 2018, y ciclos de descenso e incremento dentro del mes en enero, febrero y marzo de 2019.

#### 4.4.3.2 Concentración de nutrientes en el agua de mar

Temporada 2017/2018: Los valores de nutrientes en PSR mostraron variaciones a lo largo de la temporada. La concentración de nitrito + nitrato presentó un máximo en abril de 2018, con el mínimo en febrero del mismo año (Figura 4.7). Los otros meses presentaron valores intermedios. El mismo patrón fue presentado por la concentración de fosfato y la de silicato; en el caso de la concentración de silicato se observa un incremento entre diciembre de 2017 y enero de 2018. Por su parte, los datos de la concentración de amonio durante la primera temporada presentaron valores muy elevados, presumiblemente producto de contaminación de dichas muestras, por lo que no se muestran dichos resultados.

Por otro lado, en PLO, se observaron valores elevados de concentración de nitrito + nitrato durante los primeros octubre y diciembre, con un marcado descenso en el comienzo del 2018; se ve un nuevo incremento en abril de 2018 (Figura 4.7). La

concentración de fosfato mostró una tendencia similar al nitrito + nitrato. Por su parte, la concentración de silicato fue inferior en octubre, mostrando un incremento en diciembre y la misma disminución que muestran los otros nutrientes en los meses de enero y febrero, seguido de recuperación en abril.



**Figura 4.7** Concentración de nutrientes en agua de mar en el golfo San José. Se indica la concentración de nitrito + nitrato, fosfato, silicato y amonio en agua de mar. Con línea punteada se indican los valores obtenidos en agua de superficie mientras que con línea continua se indican los valores en agua de fondo. La línea punteada horizontal en los datos de nitrito + nitrato, fosfato y silicato indica la concentración umbral en la que los mismos son limitantes para la proliferación del fitoplancton (Justić *et al.*, 1995). El polígono gris representa la concentración de clorofila (eje secundario); para simplificar la visualización se muestra un promedio de las concentraciones de fondo y superficie.

Temporada 2018/2019: En PSR, los valores de concentración de nitrito + nitrato, fosfato, silicato y amonio mostraron una tendencia similar a lo largo de los meses muestreados. Las concentraciones fueron elevadas en septiembre y octubre, mostrando una clara disminución en noviembre (Figura 4.7). Los valores se incrementaron levemente en diciembre y volvieron a disminuir durante enero y febrero. Finalmente se observó un nuevo incremento entre marzo y abril. El único macronutriente que no mostró un incremento en los meses de marzo y abril fue el amonio, que presentó valores bajos similares a enero y febrero.

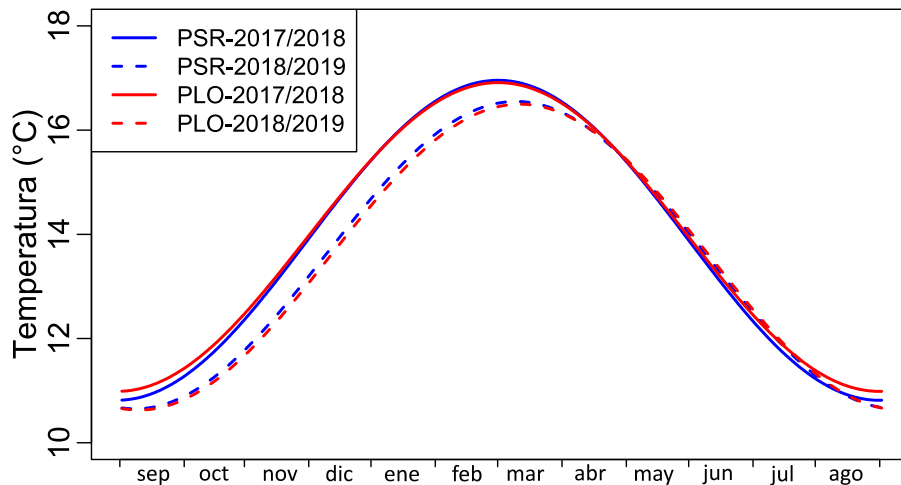
En PLO la concentración nitrito + nitrato, fosfato y silicato también mostraron tendencias similares a lo largo de la temporada de muestreo. La concentración fue alta al principio de la temporada, en septiembre y octubre (Figura 4.7). En diciembre se observó una marcada disminución, recuperación en enero, y una nueva disminución en febrero. Durante marzo los valores comenzaron a recuperarse, tendencia que se continuó en inicios de mayo, última estación de muestreo. El amonio por su parte presentó valores mínimos al inicio de la temporada, un incremento en diciembre con una nueva disminución en los meses subsiguientes.

#### 4.4.3.3 *Temperatura de fondo y viento*

La temperatura de fondo en PSR y PLO fue mayor en 2017/2018 que durante 2018/2019 (Figura 4.8). El parámetro de temperatura media ( $T_m$ ) ajustado por el modelo para cada serie de datos presentó valores más altos en 2017/2018 (13.89°C y 13.95°C para PSR y PLO respectivamente) que en 2018/2019 (13.60°C y 13.56°C para PSR y PLO). Asimismo, en las dos temporadas estudiadas, el parámetro de la amplitud ( $A$ ) varió entre 3.07°C y 2.95°C para PSR, mientras que presentó valores de 2.96°C y 2.93°C en PLO. De este modo, la temperatura máxima estimada ( $T_{max}$ ) fue mayor en 2017/2018 (16.96°C y 16.91°C para PSR y PLO) que en 2018/2019 (16.55°C y 16.50°C para PSR y PLO). Del mismo modo, la temperatura mínima estimada ( $T_{min}$ ) fue mayor en 2017/2018 (10.82°C y 10.99°C para PSR y PLO) que en 2018/2019 (10.65°C y 10.63°C para PSR y PLO). Finalmente, el parámetro de fase de la onda ( $\phi$ ), indicativo de la fecha en que se da el máximo de temperatura, fue de ~60 días en 2017/2018, y ~70 días en 2018/2019 (Tabla 4.3, Figura 4.8).

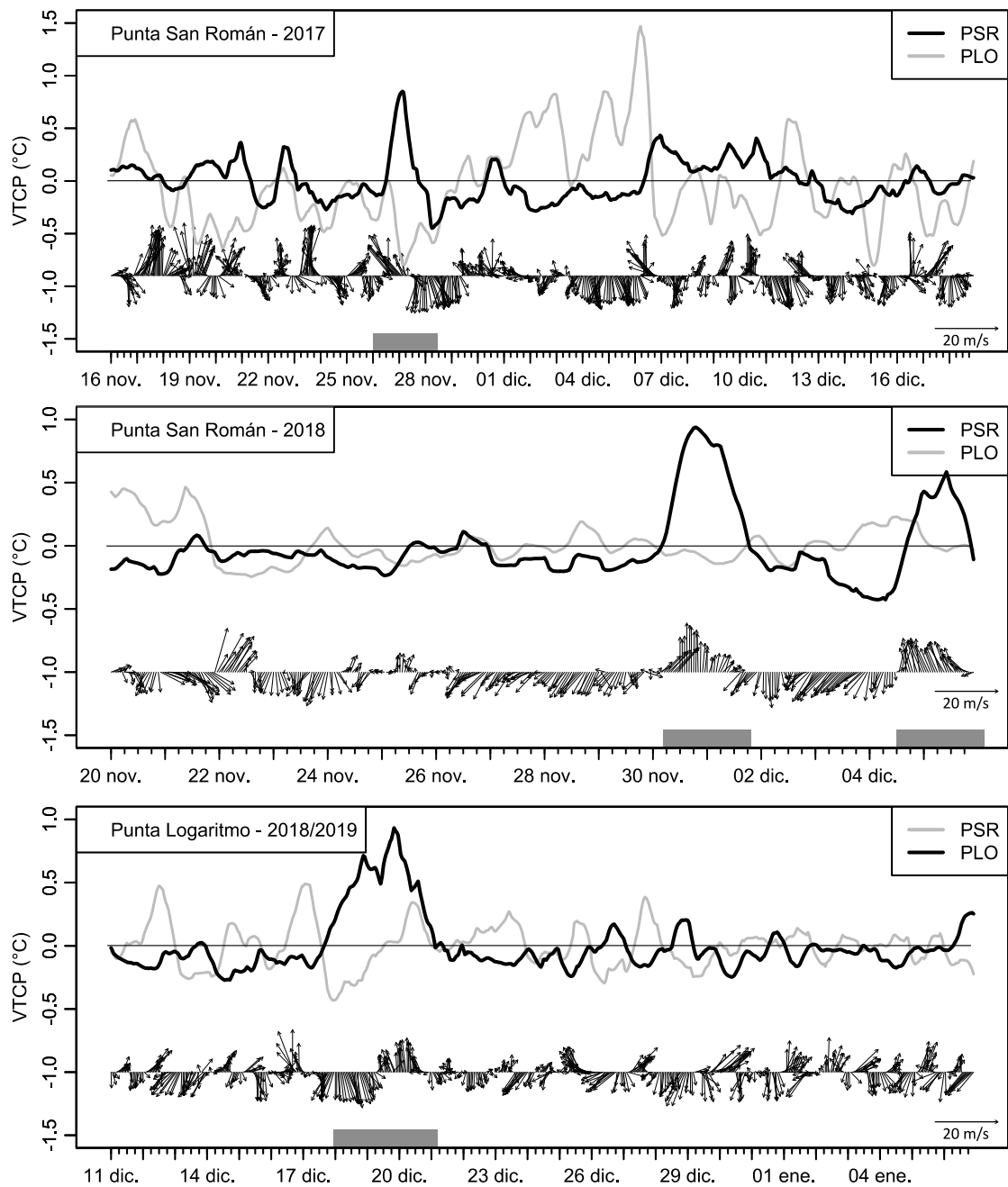
**Tabla 4.3** Parámetros de onda del modelo ajustado a la temperatura en cada temporada de muestreo. Se indican los parámetros ajustados de temperatura media ( $T_m$ ), amplitud de la onda en grados centígrados ( $A$ ), así como la máxima ( $T_{max}$ ) y mínima ( $T_{min}$ ) en grados centígrados resultantes de la  $T_m$  y  $A$ , así como el parámetro de la fase en días ( $\emptyset$ ). Códigos de localidades: Punta San Román (PSR) y Punta Logaritmo (PLO).

Parámetro	PSR 2017/2018	PSR 2018/2019	PLO 2017/2018	PLO 2018/2019
$T_m$	13.89	13.60	13.95	13.56
$A$	3.07	2.95	2.96	2.93
$T_{max}$	16.96	16.55	16.91	16.50
$T_{min}$	10.82	10.65	10.99	10.63
$\emptyset$	60.71	69.31	60.79	71.20



**Figura 4.8** Ajuste de la función sinusoidal de la temperatura anual de fondo en el golfo San José. El período para cada año fue desde el 1 de septiembre al 31 de agosto del año siguiente. Se muestran las curvas de las funciones ajustadas a la serie de datos anuales de temperatura de fondo en cada uno de los sitios. Códigos de localidades: Punta San Román (PSR) y Punta Logaritmo (PLO).

Los cambios bruscos de la temperatura de fondo entre los momentos de muestreo consecutivos en los que se detectó un pulso de desove (Figura 4.3) presentaron una asociación con el viento (Figura 4.9). El pulso de desove en PSR en 2017 ocurrió entre el 16 de noviembre y el 19 de diciembre. Durante ese período, el momento en que se vio mayor VTCP fue entre el 27 y 29 de noviembre, con una variación total absoluta de  $\sim 1.5^{\circ}\text{C}$ . Con anterioridad a ese momento, los cambios de temperatura fueron inferiores a  $0.5^{\circ}\text{C}$ , con cierto grado de estabilidad. Los mayores cambios en la temperatura de fondo (27-29 de noviembre) ocurrieron por un incremento en la temperatura durante un evento de viento sur-sureste intenso, seguido por un descenso que se asoció con una rotación del viento hacia el sector norte.



**Figura 4.9** Variación del viento y de la temperatura del fondo durante los pulsos de desoves de la vieira tehuelche. Se muestran las VTCP y el viento durante el momento en que se detectaron desoves conspicuos en Punta San Román y en Punta Logaritmo. La línea sólida indica las VTCP en el sitio en que ocurrió el desove, mientras que la gris indica la VTCP en el otro sitio estudiado. La barra horizontal gris muestra los momentos en los que podrían haberse producido los eventos de desove. Las fechas de inicio y fin de cada gráfico fueron definidas por los días en que se realizaron los muestreos consecutivos, por lo que el número de días en cada gráfico difiere.

Por su parte, el pulso de desove en PSR en 2018 ocurrió entre el 20 de noviembre y el 06 de diciembre de 2018 (Figura 4.3). Entre esas fechas, la temperatura del fondo del mar se mantuvo estable hasta el día 30 de noviembre, cuando el viento

desde el sector sur indujo un incremento notorio de la temperatura del fondo, de  $\sim 1.0^{\circ}\text{C}$ . Luego, la temperatura descendió con la relajación del viento sur y la posterior rotación al sector norte. El mismo patrón se repitió entre el 4 y el 5 de diciembre, el día previo al muestreo. En este caso, es interesante destacar que la temperatura en PLO durante dicho período permaneció estable y sin VTCP pronunciadas.

Finalmente, en PLO se detectó un evento de desove entre el 11 de diciembre de 2018 y el 07 de enero de 2019. Durante esas fechas, la temperatura del fondo del mar fue estable hasta los días 18 a 20 de diciembre de 2018, cuando ocurrieron las mayores VTCP de  $\sim 1.0^{\circ}\text{C}$ . Esas variaciones estuvieron dadas primero por la presencia de viento sostenido desde el sector norte que se asoció con el proceso de calentamiento, y una rotación posterior al sector sur, que generó el enfriamiento. Luego, la temperatura continuó siendo estable. En esas mismas fechas, PSR presentó cierto grado de variación térmica entre el 17 y el 20 de diciembre, aunque de menor intensidad que en PLO.

## 4.5 Discusión

En el presente capítulo se estudiaron las variaciones en la condición reproductiva de la vieira tehuelche en dos sitios del golfo San José cuyas características oceanográficas son contrastantes. Las diferencias espaciales e interanuales observadas en la condición reproductiva y la composición bioquímica de la porción femenina de gónada se suman a estudios previos que sugieren que son las condiciones locales las que gobiernan la historia de vida de la vieira tehuelche a una meso-escala (Ciocco, 1985, 1991, 1992b; Orensanz, 1986; Amoroso, 2012; Soria *et al.*, 2016). Ello se pone de manifiesto en la variabilidad que presenta el ciclo reproductivo de las vieiras en los distintos bancos, siendo la temperatura, viento y la geomorfología del GSJ las variables con un rol preponderante.

### 4.5.1 Condiciones en los bancos estudiados

Las mediciones de temperatura en PSR y PLO mostraron consistencia con lo observado para todo el GSJ en el Capítulo 3, donde se vio que la temporada 2017/2018 tuvo una naturaleza más cálida que 2018/2019 (Figura 4.7). Cabe destacar que si bien

2018/2019 fue la temporada más fría de las dos estudiadas, cuando se la pone en consideración de la serie histórica de datos se ve que las anomalías durante 2018/2019 fueron poco definidas y solo levemente frías, lejos de las marcadas anomalías frías observadas durante el ciclo de 2005 a 2007 (Capítulo 3, Tabla 3.2 y Figura 3.7). Asimismo, al comparar las dos temporadas estudiadas en PSR y PLO, se ve que en ambos sitios el máximo de temperatura estimado ocurrió en forma más tardía en 2018/2019 que en 2017/2018 (Figura 4.7). Las series de temperatura colectadas en este capítulo se suman y complementan la serie histórica descrita en el Capítulo 3.

En el GSJ, la dinámica del fitoplancton está dominada por los ciclos estacionales de temperatura e intensidad lumínica (Hernández Moresino *et al.*, 2022). En general, las mediciones *in situ* de concentración de clorofila en el GSJ durante primavera-verano se encuentran entre 0.5 y 3 mg/m<sup>3</sup> (De Vido de Mattio, 1984; Ciocco, 1985, 1991; Esteves *et al.*, 1986; Orensanz, 1986; D'Agostino *et al.*, 2018, 2019; Hernández Moresino *et al.*, 2022), con máximos excepcionales de hasta 8-10 mg/m<sup>3</sup> medidos en 1976 (Charpy y Charpy-Roubaud, 1980; Orensanz, 1986). En este contexto, los análisis de las muestras de agua obtenidas *in situ* en este trabajo mostraron que el pico de productividad en cada año fue de distinta magnitud, siendo la segunda temporada con valores marcadamente mayores que la primera. Las mediciones obtenidas en la temporada 2017/2018 son acordes a las reportadas en otros trabajos para la misma época (e.g., De Vido de Mattio, 1984; Ciocco, 1985, 1991; Esteves *et al.*, 1986; Orensanz, 1986; D'Agostino *et al.*, 2018, 2019; Hernández Moresino *et al.*, 2022), mientras que las de 2018/2019 se encuentran entre los máximos históricos reportados por Charpy y Charpy-Roubaud (1980) para el GSJ. Las variaciones de la concentración de clorofila total y menor a 100 µm mostraron tendencias y magnitud similares (Figura 4.5), lo que indica que la concentración de clorofila total reflejó la abundancia de fitoplancton de tamaño que puede ser ingerido por la vieira tehuelche (i.e., < 100 µm; Vernet de Hall, 1977).

Asimismo, los datos obtenidos a partir de imágenes satelitales también mostraron una mayor concentración de clorofila durante 2018/2019, aunque solo ligeramente superior al 2017/2018, particularmente en PLO. Durante la segunda temporada los datos colectados *in situ* presentaron una concentración de clorofila

mucho más elevada que los datos satelitales. Las diferencias detectadas entre datos colectados *in situ* y satelitales pueden comprenderse por las distintas propiedades de cada método de detección (Paparazzo *et al.*, 2017; Hernández Moresino *et al.*, 2022). Por ejemplo, los datos de MODIS-AQUA corresponden a productos del portal <https://giovanni.gsfc.nasa.gov/Giovanni>, en donde el dato representa un promedio de 8 días para un pixel de 4 km; ello puede llevar a que el máximo existente en un momento/sitio puntual se vea disminuido por descensos en otros días y/o sitios. Por su parte, también podrían estar asociadas al intervalo de muestreo utilizado para los datos *in situ* ya que el fitoplancton tiene una dinámica muy variable; y por lo tanto los muestreos mensuales podrían no ser lo suficientemente frecuente para detectar los ciclos de abundancia del fitoplancton (Charpy y Charpy-Roubaud, 1980; Pineda *et al.*, 2009).

Por su parte, la concentración de nutrientes fluctuó en forma inversa a la concentración de clorofila, indicando que los mismos fueron consumidos por la comunidad fitoplanctónica. La concentración de nitrógeno disuelto (nitrito + nitrato), silicato y fosfato son limitantes para la proliferación del fitoplancton cuando se encuentran por debajo de los umbrales de 1  $\mu\text{M}$ , 2  $\mu\text{M}$  y 0.1  $\mu\text{M}$  para cada nutriente respectivamente (Justić *et al.*, 1995). Durante los picos de productividad, principalmente durante la temporada 2018/2019, los valores de nitrito + nitrato estuvieron debajo del umbral de 1  $\mu\text{M}$  durante los máximos de clorofila detectados (Figura 4.6), indicando que dicho nutriente fue el limitante. Por su parte, la concentración de silicato estuvo por debajo del umbral de 2  $\mu\text{M}$  solamente en algunos muestreos particulares, mientras que el fosfato no alcanzó nunca el umbral de 0.1  $\mu\text{M}$ . Ello indica que el principal nutriente que modula la concentración de clorofila el GSJ es el nitrógeno disuelto, en concordancia con lo encontrado recientemente en el mismo golfo (Hernández Moresino *et al.*, 2022).

Por otro lado, estudios previos han puesto en evidencia un efecto compensatorio de altas densidades de organismos sobre la tasa de crecimiento y la condición reproductiva de la vieira tehuelche, efecto que ocurre a una meso escala, dentro de cada banco (Orensanz, 1986; Amoroso, 2012). La denso-dependencia comenzaría a operar por encima de 1000 g/m<sup>2</sup> de biomasa de vieira, produciéndose una modulación

negativa sobre el peso de la gónada (Orensanz, 1986; Amoroso, 2012). En este sentido, la densidad de los bancos muestreados en este trabajo fue cercana a las 2 vieiras/m<sup>2</sup>, lo cual corresponde a ~80-100 g/m<sup>2</sup>. Dichos valores están muy por debajo del umbral en el que opera la denso-dependencia sobre la condición reproductiva. Por ello, los resultados se interpretan en un contexto en el que la densidad de individuos no afectó la condición reproductiva de la vieira tehuelche en los bancos estudiados.

#### 4.5.2 Condición reproductiva de la vieira tehuelche

La condición reproductiva de la vieira tehuelche estimada mediante el índice MEG (*sensu* Bonardelli y Himmelman, 1995) mostró fluctuaciones entre sitios y entre años en el momento del pico de madurez. Por un lado, en PSR se vio que las dos temporadas reproductivas alcanzaron el pico de madurez durante el mes de noviembre, presentando valores más elevados durante 2017/2018. Contrariamente, PLO presentó el máximo valor en diciembre durante la segunda temporada. La imposibilidad de acceder a PLO durante noviembre de 2017 no permitió conocer el máximo del índice MEG para ese año. Sin embargo, es remarcable que los valores de MEG en PLO desde octubre de 2017 hasta marzo de 2018 fueron más elevados que los observados en PLO para esos meses en la temporada 2018/2019. Ello sugiere que, en caso de haber existido un pico de madurez en noviembre de 2017 y un evento de desove no detectado, el mismo no habría sido un desove masivo. Esto se fundamenta en que de haber habido un desove masivo se hubiese esperado una inferior MEG luego del desove, durante diciembre-enero (tal como se observó luego de los otros tres eventos de desove detectados).

La variabilidad interanual y espacial tanto en el momento del pico de madurez como en la magnitud del mismo ha sido evidenciada para la vieira tehuelche utilizando la MEG (Amoroso, 2012). Las piezas de información generadas por Amoroso (2012) sugieren que condiciones de anomalías cálidas de temperatura son favorables para que se produzcan reclutamientos exitosos. Ello a su vez se ve apoyado por los ciclos de retracción-recuperación poblacional durante períodos consistentemente fríos y cálidos respectivamente (Capítulo 3). Aquí, estudiando la condición reproductiva se pudo ver que el potencial reproductivo también fue mayor durante períodos con anomalías cálidas en PSR.

La dinámica poblacional de otras especies de pectínidos ha mostrado una estrecha relación con la temperatura del mar, en donde los reclutamientos exitosos suelen atribuirse a períodos cálidos y de bonanza para la actividad reproductiva (Dickie, 1955; Shephard *et al.*, 2010). Por ejemplo, un período de crecimiento poblacional de *Pecten maximus* estuvo gobernado por reclutamientos fuertes durante años con anomalías cálidas de temperatura (Shephard *et al.*, 2010). En particular, se detectó un índice gonadal más elevado durante los años cálidos, por lo que los reclutamientos exitosos fueron atribuidos a un incremento del potencial reproductivo en esa especie. Una situación similar fue detectada para *Placopecten magellanicus*, en la que se observó un mayor crecimiento de la gónada en coincidencia con temperaturas más elevadas (MacDonald y Thompson, 1985, 1988). Estas estrategias podrían evidenciar adaptaciones a ambientes altamente variables, en la que los organismos tienen la capacidad de incrementar la energía destinada a la reproducción cuando las condiciones son adecuadas (MacDonald y Thompson, 1985; Shephard *et al.*, 2010).

#### 4.5.3 Composición bioquímica de la gónada femenina

La gametogénesis es un proceso fisiológico altamente demandante desde el punto de vista energético. En líneas generales, los pectínidos resuelven estas demandas energéticas mediante dos estrategias: a) la energía es acumulada en tejidos somáticos (e.g., músculo aductor, glándula digestiva) durante períodos de alta disponibilidad de recursos alimenticios para ser reutilizados luego, durante la reproducción (Román *et al.*, 2001; Barber y Blake, 2016); o b) la energía es obtenida directamente del alimento disponible en el ambiente (e.g., *Argopecten ventricosus*, Luna González *et al.* 2000; *Nodipecten subnodosus*, Palacios *et al.* 2005). Usualmente, la disponibilidad de alimento determina el tipo de estrategia a utilizar y puede presentarse una combinación entre ambas (Shafee, 1981; Pazos *et al.*, 1997). En el caso de la vieira tehuelche, la información disponible indica que se utiliza la energía proveniente de la alimentación para el desarrollo gonadal y no reservas acumuladas en otros tejidos (De Vido de Mattio, 1984; Orensanz, 1986). Sin embargo, con base en la relación inversa entre el contenido de ácidos grasos en los tejidos blandos y de la gónada durante la temporada reproductiva, también se ha sugerido que podría existir

cierto grado de transferencia desde otros tejidos hacia la gónada (Pollero *et al.*, 1979). En este trabajo, se pudo observar que el índice muscular MEM tuvo un descenso durante la temporada reproductiva, pero que el mismo fue más intenso luego del evento de desove principal (Figura 4.3). El descenso del índice MEM luego del desove podría ser indicativo de la existencia de cierto grado de movilización de reservas, las cuales serían utilizadas luego del primer desove y podrían contribuir a la recuperación de la gónada antes del segundo desove.

Por otra parte, la composición bioquímica de la vieira tehuelche fue analizada previamente (1981-1982) en Punta San Román y Juan de la Piedra (De Vido de Mattio, 1984), sitios cercanos a PSR y PLO, respectivamente. Los tejidos analizados en ese trabajo fueron el músculo aductor, por un lado, y el resto de los tejidos blandos por el otro, por lo que esos resultados no son directamente comparables con el enfoque de este capítulo, centrado en las reservas de la gónada femenina. Sin embargo, las reservas energéticas de los tejidos blandos (sin considerar el músculo) estudiados en 1981-1982 mostraron un incremento durante la temporada reproductiva, el que fue atribuido a las reservas acumuladas en la gónada (De Vido de Mattio, 1984). En este capítulo, se vio el mismo proceso de acumulación de reservas durante la maduración gonadal, en donde el porcentaje de proteínas fue el más elevado, seguido por los carbohidratos y finalmente, los lípidos.

Los lípidos, en particular, son un buen indicador de la calidad ovocitaria en invertebrados marinos (de la Barra *et al.*, 2014). En el caso de la vieira, la composición lipídica de la gónada fue estudiada a lo largo de un año, mostrando dos picos, a fin de primavera y fines del verano, en valores de 2.5% a 3%, (Pollero *et al.*, 1979) acordes a los detectados en el presente trabajo. El contenido lipídico, particularmente de ácidos grasos de cadena larga y altamente insaturados, son altamente relevantes durante la reproducción (Luo *et al.*, 2015; Barber y Blake, 2016). De entre estos, los ácidos grasos altamente insaturados de la familia de  $\omega$ -3, principalmente DHA y EPA, cumplen un rol como reserva energética (EPA), y estructural (DHA) durante el desarrollo temprano de las larvas (Soudant *et al.*, 1998). A su vez, esos compuestos son considerados como esenciales, principalmente porque los pectínidos tienen escasa (sino nula) capacidad de sintetizarlos y son obtenidos de la dieta (Pollero *et al.*, 1979). En este sentido, las

determinaciones de ácidos grasos realizadas en este trabajo indicaron que DHA y EPA representaron ~55-60% de los ácidos grasos estudiados (30-35% de DHA y 20-25% de EPA), valores que están por encima del 15-20% detectado previamente (Pollero *et al.*, 1979). Debe tenerse en cuenta que los avances en las tecnologías de equipos de análisis de ácidos grasos hacen difícil comparar las magnitudes en las determinaciones realizadas con 40 años de diferencia. Sin embargo, es notable que DHA y EPA son los más abundantes en la gónada, lo que da cuenta de su relevancia para la reproducción.

El estudio de la composición bioquímica durante el ciclo reproductivo de la vieira tehuelche puso en evidencia que durante el año más cálido se incrementó la acumulación de reservas de proteínas, lípidos y carbohidratos en la gónada femenina, las que en última instancia reflejan las reservas acumuladas en los ovocitos. Trabajos previos han sugerido que una mejoría en el reclutamiento durante años cálidos podrían deberse a una mayor disponibilidad de alimento (Amoroso, 2012). Sin embargo, la cantidad de fitoplancton registrada durante 2017/2018 fue inferior a la registrada en la temporada siguiente, por lo que en este trabajo no se encontró una relación entre una mejor condición reproductiva y una mayor disponibilidad de alimento. Por su parte, la densidad de vieiras en los bancos estudiados fue muy baja, por lo que es posible que la disponibilidad de alimento no haya sido una limitante para el desarrollo gonadal en ninguna de las dos temporadas estudiadas.

Alternativamente, una mayor acumulación de reservas durante años cálidos podría deberse a un incremento en la tasa de alimentación y metabolismo (Laing, 2000; Shephard *et al.*, 2010). Si bien la relación entre tasa de alimentación y la temperatura en pectínidos depende de cada especie (MacDonald *et al.*, 2016), se han visto casos en los que los organismos son capaces de ingerir mayores raciones de alimento a mayor temperatura, lo que redundaría en mayor crecimiento somático y/o gonadal (MacDonald y Thompson, 1986; Sicard *et al.*, 1999; Laing, 2000). Asimismo, temperaturas más elevadas durante la gametogénesis se han asociado con una producción más temprana de gametas en algunas especies de bivalvos (Robinson, 1992). Ello podría dar cuenta de que las vieiras en PSR alcanzaron un mayor tamaño de gónada en 2017/2018 que en 2018/2019 para el mismo mes en que se produjo el pico de madurez (i.e., noviembre). Sin embargo, es importante mencionar que algunas

especies han mostrado también una relación inversa entre la temperatura y el desarrollo gonadal (Martínez y Pérez, 2003). Por ello, se deben realizar futuros esfuerzos para comprender el modo en que la temperatura afecta la fisiología reproductiva de la vieira tehuelche y comprender la relación entre las fluctuaciones poblacionales la temperatura.

Por otro lado, si bien en el GSJ la vieira tehuelche presenta dos pulsos principales de desove, la norma general es que exista un único período de asentamiento larval (Ruzzante y Zaixso, 1985; Orensanz, 1986; Amoroso, 2012; Soria *et al.*, 2016). En este trabajo pudo observarse que las reservas de proteínas, lípidos y carbohidratos netos fueron inferiores durante el segundo pico de desove. En su conjunto, ello lleva a que las reservas nutricionales absolutas acumuladas en la gónada femenina previas al segundo evento de desove sean cuantitativa y cualitativamente inferiores a las del primer evento (Figura 4.5). Esto se vio en todos los componentes analizados (proteínas, lípidos y carbohidratos, FAME), durante los tres momentos en los que se pudieron detectar los dos picos de desove. En su conjunto, la información existente indica que el aporte de gametas durante el segundo desove es marcadamente inferior al primero, con una calidad nutricional inferior, lo que en conjunto puede explicar la falta de un segundo pico de asentamiento larval. Sin embargo, también existen otros factores que pueden ser relevantes, como las fluctuaciones en la abundancia del alga *Ulva spp.*, que es el principal substrato de asentamiento de las larvas en el GSJ (Orensanz, 1986).

#### 4.5.4 Eventos de desoves

La sincronía de los desoves entre los distintos bancos de la metapoblación es otro aspecto de la reproducción que podría contribuir a incrementar la disponibilidad de larvas y reclutamientos exitosos (Amoroso, 2012). En este sentido, la general falta de sincronía entre distintos bancos del GSJ indica que las condiciones locales son las que gobiernan el momento del desove (Amoroso, 2012; Soria *et al.*, 2016). En el Capítulo 3 se describió el mecanismo en el cual el viento actúa como forzante atmosférico sobre los cambios de temperatura de fondo que son capaces de inducir el desove. Esos procesos ocurren en forma recurrente y a una escala temporal muy pequeña; asimismo, pueden tener efectos contrapuestos en las distintas costas del

golfo dadas por la geomorfología del GSJ. La frecuencia de las variaciones térmicas producto del viento podrían explicar la ocurrencia de desoves parciales durante toda la temporada reproductiva detectada en el GSJ (Christiansen y Olivier, 1971; Lasta y Calvo, 1978; Narvarte, 2001; Soria *et al.*, 2016).

Las series de temperatura de fondo registradas entre los meses en que ocurrieron los desoves incluyeron eventos precisos de inversiones térmicas (positivas) que habrían desencadenado el desove (Figura 4.8). Así, se puede observar que esos eventos ocurrieron en una escala de 24-48 horas y fueron el resultado de procesos de calentamiento seguidos de la disminución de la temperatura en el fondo, producto de la acción del viento. Ello concuerda con el desencadenante del desove de *Placopecten magellanicus* que es disparado por ascensos bruscos en la temperatura asociados a procesos de hundimiento de masas de aguas cálidas superficiales (Bonardelli *et al.*, 1996).

En este contexto, es interesante notar los estímulos térmicos que habrían inducido el desove durante la temporada 2018/2019, generando asincronía entre los sitios estudiados. En particular, se pudo ver que el ascenso brusco de temperatura (estímulo térmico) presente en PSR no tuvo un correlato en PLO, en donde la temperatura permaneció más estable. Contrariamente, durante el mes siguiente, el evento de calentamiento que habría desencadenado el desove en PLO estuvo presente (aunque con menor intensidad y marcado por un enfriamiento) en PSR, pero ello fue luego de ocurrido el desove en PSR. Por su parte, las variaciones térmicas en PSR que se detectaron entre noviembre y diciembre de 2017 ocurrieron en coincidencia con una serie de tormentas de viento sur. Esas tormentas fueron capaces de producir un arribazón de vieiras de gran magnitud en una zona ubicada a ~7.5 km del sitio de muestreo en PSR (Soria *et al.*, 2022). Por ello es posible especular que las variaciones térmicas en el fondo en conjunto con la transferencia de energía del oleaje hacia el lecho marino podrían haber tenido un efecto sinérgico al momento de inducir el desove en 2017. A partir de los mecanismos descritos en el Capítulo 3, en conjunto con lo evidenciado en el presente capítulo, se pudo comprender el modo en que la distinta exposición al viento que tienen las costas del GSJ explica la falta de sincronía de los desoves a una macro escala.

## 4.6 Conclusiones

El estudio de la condición reproductiva de la vieira tehuelche mediante el monitoreo de índices de condición y de la composición bioquímica en relación a las variables oceanográficas permitieron asociar una mejor condición reproductiva durante el año en que la temperatura fue más elevada, aunque ello no tuvo un correlato con la disponibilidad de alimento. En este sentido, las bajas densidades de los bancos estudiados posiblemente contribuyeron a que la disponibilidad de alimento no haya sido un factor limitante sobre el desarrollo gonadal, aunque sí podría serlo en situaciones de mayor densidad poblacional. Desde el punto de vista de las reservas nutricionales estudiadas mediante la composición bioquímica, se observó una mayor acumulación de reservas en la gónada durante años cálidos en los dos sitios estudiados. Esa mejora en la condición podría estar dada por un incremento del metabolismo y de la tasa de ingesta de alimento durante los años más cálidos. Por su parte, el estudio de la composición bioquímica puso en evidencia que las reservas acumuladas previas al primer evento de desove son superiores en cantidad y calidad a las del segundo evento, pudiendo explicar en parte la recurrente falta de un segundo asentamiento larval. Finalmente, se identificaron eventos de inversiones térmicas drásticas que pudieron haber inducido los desoves y generado la asincronía de los mismos entre los sitios estudiados. Esos fenómenos se producen principalmente en una escala de 24-48 horas, por un ciclo de incremento primero y enfriamiento posterior de la temperatura del fondo, inducido por el viento actuando como forzante.

## **Conclusiones generales**

La combinación de los estudios realizados a una mega escala puso en evidencia que son las condiciones locales las que gobiernan la historia de vida de la vieira tehuelche. Por un lado las diferencias genéticas que, si bien son sutiles, evidencian un proceso de diferenciación poblacional entre dos grupos que poseen características morfométricas claramente diferenciables. Estudios previos habían contribuido en gran medida a entender que los morfotipos pertenecen a una misma especie. En esta tesis se complementan esos estudios aportando datos que permiten comprender el grado de diferenciación morfométrica en relación a la estructura genética poblacional.

En la escala espacial a la que opera la pesquería, en los GSM y GSJ, se observa un escenario de baja diferenciación genética y en el que existiría un elevado flujo genético (y de larvas) entre los sitios estudiados. Por ello, la heterogeneidad espacial en el reclutamiento de la vieira tehuelche que se observa en forma recurrente al interior del GSJ respondería a las condiciones ambientales locales y no a un componente de diferenciación genética. En este contexto, la ausencia de diferenciación genética marcada no contradice el mecanismo de retención larval en el este del golfo San José, dado que es posible la existencia de estructura a nivel demográfico que no sea capturada por los marcadores genéticos.

La variación en la forma de la valva en la zona en la que opera la pesquería (GSM y GSJ) y donde la población tiene baja diferenciación genética podría ser indicativo del carácter plástico de la variabilidad fenotípica de la vieira tehuelche. Esta plasticidad podría relacionarse con las distintas condiciones ecológicas (e.g., predación) y físicas (e.g., corriente) existentes en cada sitio. En este sentido, además de aportar datos que permiten entender la variación poblacional de los caracteres morfológicos, la información generada también introduce nuevos interrogantes acerca del modo en que la variabilidad ambiental determina las características fenotípicas de la especie. Por ejemplo, resulta interesante estudiar si existe coherencia interanual en el patrón de diferenciación morfométrica observado. Por otro lado, conocer si la morfología correspondiente a sitios con una determinada condición ambiental (física y/o ecológica, por ejemplo mayor corriente) se desarrolla a lo largo de la ontogenia o bien

si los organismos menos aptos son diferencialmente removidos, constituyendo una posible presión de selección.

A una macro escala, las fluctuaciones de las abundancias poblacionales y el vigor del reclutamiento fueron estudiados a la luz de series temporales prolongadas de temperatura y viento en el GSJ. En este sentido, el patrón de circulación del viento desde el sector norte en el GSJ contrasta con el viento típico de la Patagonia, desde el cuadrante oeste. Por ello, la información presentada en esta tesis que documenta un patrón distintivo del viento en el GSJ es relevante para estudiar procesos ecológicos que dependen del viento (e.g., conectividad biológica, dispersión larvaria), así como los procesos oceanográficos costeros que el viento gobierna.

Las series de tiempo prolongadas dentro del GSJ reflejan períodos consistentemente cálidos y otros fríos, los cuales se presentan en todos los sitios estudiados. En conjunto, las piezas de información señalan que existe coherencia temporal entre los períodos de disminución poblacional durante años consistentemente fríos, mientras la recuperación del stock ha ocurrido durante años cálidos. Ello concuerda con la hipótesis de que los reclutamientos exitosos ocurren principalmente en años de anomalías cálidas, pero también pone en relevancia el proceso inverso, en el que la población disminuyó en forma continua durante años preponderantemente fríos. Ello puede ser útil para establecer estrategias conservativas de manejo cuando el seguimiento de la variable de temperatura indica la presencia de una sucesión de años fríos que son perjudiciales para la meta-población.

Por otro lado, el estudio conjunto del viento, las variaciones de temperatura en un corto plazo y el acople entre dichas variables permitió comprender los procesos de movimientos de masas de agua en las zonas costeras por efecto preponderante del viento. En particular, se vio que el viento soplando perpendicularmente a la costa tiene un rol preponderante induciendo los movimientos de las masas de agua: el viento soplando desde el mar genera hundimientos de masas de agua que redundan en incrementos de la temperatura; por su parte, el viento desde la costa genera un efecto opuesto. Ello a su vez explica que las distintas costas del golfo tengan comportamientos distintos, ya que el viento suele ser similar en todas las costas, pero

induce procesos de calentamiento y enfriamiento contrapuestos, según la zona del golfo. Asimismo, la elevada frecuencia de las variaciones térmicas producto del viento podría explicar la ocurrencia de desoves parciales durante toda la temporada reproductiva detectados en el GSJ, así como la general falta de sincronía entre sitios.

Finalmente, el estudio de la condición reproductiva de la vieira tehuelche mediante (índices de condición y composición bioquímica) en relación a las variables oceanográficas permitieron asociar una mejor condición reproductiva con una anomalía de temperatura positiva. Desde el punto de vista de las reservas nutricionales, se observó una mayor acumulación de reservas en la gónada durante años cálidos en los dos sitios estudiados. Ello permite suponer que los años cálidos tendrían un efecto modulador previo al desove, incrementando la condición nutricional de los ovocitos, que se utilizan por las larvas durante los primeros estadios embrionarios. Además, como se ha propuesto en forma previa, años cálidos son capaces de incrementar la supervivencia de las larvas.

Finalmente, a partir de los mecanismos de acople entre viento y temperatura, se pudieron asociar los eventos de desove con procesos puntuales de inversiones térmicas drásticas de temperatura. Esos fenómenos se producen principalmente en una escala de 24-48 horas, por un ciclo de incremento primero y enfriamiento posterior de la temperatura del fondo, inducido por el viento actuando como forzante. Estos procesos, evidenciados a partir de la combinación de información reproductiva y de parámetros ambientales, dan soporte a los mecanismos generales caracterizados mediante el estudio de series temporales prolongadas. Así, se entiende de un modo más robusto el efecto que ambas variables tienen sobre los eventos de desove de la especie.

## **Referencias bibliográficas**

- Acha, EM., Mianzan, HW., Guerrero, RA., Favero, M. y Bava, J. (2004). Marine fronts at the continental shelves of austral South America: Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems*, 44(1-2): 83-105.
- Adams, DC., Rohlf, FJ. y Slice, DE. (2004). Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, 71(1): 5-16.
- Alfaya, JEF., Bigatti, G. y Machordom, A. (2012). Mitochondrial and nuclear markers reveal a lack of genetic structure in the entocommensal nemertean *Malacobdella arrokeana* in the Patagonian gulfs. *Helgoland Marine Research*, 67(2): 407-412.
- Alfaya, JEF., Tonini, MH., Soria, G., Penchaszadeh, PE. y Bigatti, G. (2020). Nemertean larval dispersion across biogeographic provinces of Southwest Atlantic. *Zoological Science*, 37(5): 450-457.
- Ambrose, WG., Peterson, CH., Summerson, HC. y Lin, J. (1992). Experimental tests of factors affecting recruitment of bay scallops (*Argopecten irradians*) to spat collectors. *Aquaculture*, 108(1-2): 67-86.
- Amoroso, R., Parma, AM., de Garín, N. y Orensanz, JM. (2010). Relevamiento de bancos de vieira tehuelche en el golfo San José - SANJO/2010. CENPAT, Puerto Madryn.
- Amoroso, R., Parma, AM., de Garín, N. y Orensanz, JM. (2011a). Relevamiento de bancos de vieira tehuelche en el golfo San José - SANJO/2011. CENPAT, Puerto Madryn.
- Amoroso, RO. (2012). Dinámica poblacional de una metapoblación explotada y sus implicancias para el desarrollo de estrategias robustas de manejo: el caso de la vieira tehuelche (*Aequipecten tehuelchus*) del golfo San José (Chubut, Argentina). Universidad Nacional del Comahue.
- Amoroso, RO. y Gagliardini, DA. (2010). Inferring complex hydrographic processes using remote-sensed images: turbulent fluxes in the Patagonian gulfs and implications for scallop metapopulation dynamics. *Journal of Coastal Research*, 26(2): 320-332.
- Amoroso, RO., Parma, AM., Orensanz, JM. y Gagliardini, DA. (2011b). Zooming the microscope: Medium-resolution remote sensing as a framework for the assessment of a small-scale fishery. *ICES Journal of Marine Science*, 68(4): 696-706.
- Amos, W., Hoffman, JI., Frodsham, A., Zhang, L., Best, S. y Hill, AVS. (2007). Automated binning of microsatellite alleles: Problems and solutions. *Molecular Ecology Notes*, 7(1): 10-14.
- AOAC. (1995). Official methods of analysis. , 16th ed. Association of Official Agricultural Chemists (AOAC), Virginia: Arlington.

- Arnold, WS., Marelli, DC., Bray, CP. y Harrison, MM. (1998). Recruitment of bay scallops *Argopecten irradians* in Floridan Gulf of Mexico waters: Scales of coherence. *Marine Ecology Progress Series*, 170: 143-157.
- Balech, E. y Ehrlich, M. (2008). Esquema biogeográfico del Mar Argentino. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 19: 45-75.
- Barber, BJ. y Blake, NJ. (2016). Reproductive Physiology. En: Shumway S, Parson J (eds) *Scallops: Biology, ecology, aquaculture, and fisheries*, 3th ed. Elsevier, Amsterdam, pp 253-292.
- Beaumont, AR. y Barnes, DA. (1992). Aspects of veliger larval growth and byssus drifting of the spat of *Pecten maximus* and *Aequipecten (Chlamys) opercularis*. *ICES Journal of Marine Science*, 49(4): 417-423.
- Beerli, P. y Palczewski, M. (2010). Unified framework to evaluate panmixia and migration direction among multiple sampling locations. *Genetics*, 185(1): 313-326.
- Begg, GA., Friedland, KD. y Pearce, JB. (1999). Stock identification and its role in stock assessment and fisheries management: An overview. *Fisheries Research*, 43(1-3): 1-8.
- Benjamini, Y. y Hochberg, Y. (1995). Controlling the False Discovery Rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B (Methodological)*, 57(1): 289-300.
- Bonardelli, JC. y Himmelman, JH. (1995). Examination of assumptions critical to body component indices: Application to the giant scallop *Placopecten magellanicus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52(11): 2457-2469.
- Bonardelli, JC., Himmelman, JH. y Drinkwater, K. (1996). Relation of spawning of the giant scallop, *Placopecten magellanicus*, to temperature fluctuations during downwelling events. *Marine Biology* 124(4): 637-649.
- Booke, HE. (1981). The conundrum of the stock concept —are nature and nurture definable in fishery science? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38(12): 1479-1480.
- Cadrin, SX. (2020). Defining spatial structure for fishery stock assessment. *Fisheries Research*, 221: 105397.
- Cadrin, SX., Karr, LA. y Mariani, S. (2014). Stock identification methods: an overview. En: Cadrin SX, Karr LA, Mariani S (eds) *Stock Identification Methods: Applications in Fishery Science*, 2nd ed. Elsevier, Amsterdam, pp 1-6.
- Calderón, I., Pita, L., Brusciotti, S., Palacín, C. y Turon, X. (2012). Time and space: Genetic structure of the cohorts of the common sea urchin *Paracentrotus lividus* in Western Mediterranean. *Marine Biology*, 159(1): 187-197.
- Canales Aguirre, CB., Ferrada Fuentes, S., Galleguillos, R., Oyarzun, FX., Buratti, CC. y Hernández, CE. (2018). High genetic diversity and low-population differentiation

- in the Patagonian sprat (*Sprattus fuegensis*) based on mitochondrial DNA. *Mitochondrial DNA Part A: DNA Mapping, Sequencing, and Analysis*, 29(8): 1148-1155.
- Carlsson, J. (2008). Effects of microsatellite null alleles on assignment testing. *Journal of Heredity*, 99(6): 616-623.
- Carroll, JM., Furman, BT., Tettelbach, ST. y Peterson, BJ. (2012). Balancing the edge effects budget: bay scallop settlement and loss along a seagrass edge. *Ecology*, 93(7): 1637-1647.
- Castellanos, Z. (1971). Los Chlamys más comunes del Mar Argentino. *Neotrópica*, 17: 55-56.
- Ceballos, SG., Lessa, EP., Licandeo, R. y Fernández, DA. (2016). Genetic relationships between Atlantic and Pacific populations of the notothenioid fish *Eleginops maclovinus*: The footprints of Quaternary glaciations in Patagonia. *Heredity*, 116(4): 372-377.
- Cerrano, C., Puce, S., Chiantore, M., Bavestrello, G. y Cattaneo-Vietti, R. (2001). The influence of the epizoic hydroid *Hydractinia angusta* on the recruitment of the Antarctic scallop *Adamussium colbecki*. *Polar Biology*, 24(8): 577-581.
- Chapuis, MP. y Estoup, A. (2007). Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular Biology and Evolution*, 24(3): 621-631.
- Charpy, LJ. y Charpy-Roubaud, CJ. (1980). La production primaire des eaux du golfe San Jose. II. Populations phytoplanctoniques et composition du seston. *Hydrobiologia*, 75: 215-224.
- Christiansen, HE. y Olivier, SR. (1971). Sobre el hermafroditismo de *Chlamys tehuelcha* d'Orb. 1846 (Pelecypoda, Filibranchia, Pectinidae). *Anales de la Comision de Investigaciones Cientificas*, 191: 115-127.
- Cinti, A., Orensanz, JM. y Parma, AM. (2011). Plan de Manejo para la pesca comercial de mariscos mediante buceo en el golfo San José. Informe final, Puerto Madryn. Convenio de Trabajo Conjunto, Provincia del Chubut- CENPAT- CONICET, Tomo 2, folio 249 de 5 de abril de 2011, Escribanía General de Gobierno, Ley 3315, Chubut.
- Ciocco, NF. (1992a). Anatomía de la vieira Tehuelche *Chlamys tehuelcha* (d'Orb.). I. Valvas, ligamento y manto (Pelecypoda, Pectinidae). *Neotrópica*, 38: 21-34
- Ciocco, NF. (1985). Biología y ecología de *Chlamys tehuelchus* d'Orbigny en el golfo San José (Provincia del Chubut, República Argentina) (Pelecypoda, Pectinidae). Universidad Nacional de La Plata.
- Ciocco, NF. (1992b). Differences in individual growth rate among scallop (*Chlamys tehuelcha*, (d'Orb.) populations from the San José Gulf (Argentina): experiments with transplanted individuals. *Journal of Shellfish Research*, 11(1): 27-30.

- Ciocco, NF. (1991). Differences in individual growth rate among scallop (*Chlamys tehuelchus* (d'Orb.)) populations from the San Jose Gulf (Argentina). *Fisheries Research*, 12(1): 31-42.
- Ciocco, NF. y Aloia, D. (1991). La pesquería de la vieira tehuelche, *Chlamys tehuelcha* (d'Orb., 1846), del golfo San José (Argentina): abundancia de clases anuales. *Scientia Marina*, 55: 569-575.
- Ciocco, NF., Borzone, CA. y Ruzzante, DE. (1983). Observaciones sobre el comportamiento de fijación de *Chlamys tehuelchus* d'Orbigny en bancos naturales. *Memorias de la Asociación Latinoamericana de Acuicultura*, 5: 271-275.
- Ciocco, NF., De Garín, N., Díaz, MA., Ortiz, N., Ascorti, J., Cabrera, J., Rodríguez, J., Díaz, O., Real, L., Loto, L. y Bazterrica, MC. (2004). Relevamiento de bancos de moluscos bivalvos de interés marisquero en el golfo San José. Resultados de la campaña SANJO/04. CENPAT, Puerto Madryn.
- Ciocco, NF., De Garín, N., Díaz, MA., Vera, R., Mazzanti, R., Monsalve, MA., Herrera, G., Sollazo, S., Serdá, A., Díaz, D., Signorelli, C., López, J., Ascorti, J., Díaz, R., Bazterrica, MC., Escati, G. y Real, L. (2001). Relevamiento de bancos de moluscos bivalvos de interés marisquero en el golfo San José. Resultados de la campaña SANJO/01. CENPAT, Puerto Madryn.
- Ciocco, NF., De Garín, N., Díaz, MA., Vera, R., Novara, M., Serdá, A., Sollazo, S., Agüero Brunt, AF., de Francesco, L., Ascorti, J., Bregonzi Castillo, D., Real, L., Loto, L., Irigoyen, A. y Savoya, V. (2002). Relevamiento de bancos de moluscos bivalvos de interés marisquero en el golfo San José. Resultados de la campaña SANJO/02. CENPAT, Puerto Madryn.
- Ciocco, NF., De Garín, N., Díaz, MA., Vera, R., Ortiz, N., Ascorti, J., Loto, L. y Bazterrica, MC. (2003). Relevamiento de bancos de moluscos bivalvos de interés marisquero en el golfo San José. Resultados de la campaña SANJO/03. CENPAT, Puerto Madryn.
- Ciocco, NF., De Garín, N., Díaz, MA., Vera, R., Ortiz, N., Sollazo, S. y Loto, L. (2005). Relevamiento de bancos de moluscos bivalvos de interés marisquero en el golfo San José. Resultados de la campaña SANJO/05. CENPAT, Puerto Madryn.
- Ciocco, NF., De Garín, N., Díaz, MA., Vera, R., Robledo, J., Glembocki, N., Gracia Villalobos, L., Villanueva Gomila, L., Palacio, R., Pacotti, V., Ricciardo, M., Escati Peñaloza, G., Loto, L. y Rosas, C. (2006a). Relevamiento de bancos de moluscos bivalvos de interés marisquero en el golfo San José. Resultados de la campaña SANJO/06. CENPAT, Puerto Madryn.
- Ciocco, NF., Gosztonyi, AE., Galvan, DE., Monsalve, MA., Diaz, MA., Vera, R., Ibañez, J., Ascorti, J., Signorelli, JC. y Berón, JC. (1996). La vieira tehuelche del golfo San José: Primeros resultados de la campaña de relevamiento SANJO/95. Puerto Madryn, Chubut
- Ciocco, NF., Lasta, ML., Narvarte, MA., Bremec, C., Bogazzi, E., Valero, J. y Orensanz,

- JM. (2006b). Argentina. En: Shumway S, Parson J (eds) *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*, 2nd ed. Elsevier, Amsterdam, pp 1251-1292.
- Ciocco, NF. y Monsalve, MA. (1997). Captación de postlarvas de vieira tehuelche y mitílidos en colectores artificiales fondeados en el golfo San José en la temporada 1996/97. CENPAT, Puerto Madryn.
- Ciocco, NF., Monsalve, MA., Diaz, MA., Vera, R., Signorelli, JC. y Diaz, OE. (1997). La vieira tehuelche del golfo San José: primeros resultados de la campaña de relevamiento SANJO/96. CENPAT, Puerto Madryn.
- Claereboudt, MR. y Himmelman, JH. (1996). Recruitment, growth and production of giant scallops (*Placopecten magellanicus*) along an environmental gradient in baie des chaleurs, eastern Canada. *Marine Biology*, 124(4): 661-670.
- Clemens, BJ. y Schreck, CB. (2021). An assessment of terminology for intraspecific diversity in fishes, with a focus on “ecotypes” and “life histories”. *Ecology and Evolution*, 11(16): 10772-10793.
- Connell, JH. (1985). The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 93: 11-45.
- Cornuet, JM. y Luikart, G. (1996). Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*, 144(4): 2001-2014.
- Coronato, F., Pessacg, N. y Alvarez, M del P. (2017). The Climate of Península Valdés Within a Regional Frame. En: Bouza P, Bilmes A (eds) *Late Cenozoic of Península Valdés, Patagonia, Argentina*. Springer, Cham, pp 85-104.
- Costa Machado, R., da Silva Cortinhas, MC., Proietti, MC. y Haimovici, M. (2020). Genetic connectivity of black drum (*Pogonias courbina*) stocks in the southwestern Atlantic Ocean. *Environmental Biology of Fishes*, 103(8): 913-926.
- Cousseau, MB., Pequeño, G., Mabrugaña, E., Lucifora, LO., Martínez, P. y Giussi, A. (2020). The Magellanic Province and its fish fauna (South America): Several provinces or one? *Journal of Biogeography*, 47(1): 220-234.
- Cragg, SM. (2016). Biology and ecology of scallop larvae. En: Shumway SE, Parsons GJ (eds) *Scallops: Biology, Ecology, Aquaculture, and Fisheries.*, 3th ed. Elsevier, pp 31-83.
- Crespi Abril, AC., Soria, G., De Cian, A. y López Moreno, C. (2018). Roaring forties: An analysis of a decadal series of data of dust in Northern Patagonia. *Atmospheric Environment*, 177: 111-119.
- Crespo, EA., Schiavini, ACM., García, NA., Franco-Trecu, V., Goodall, RNP., Rodríguez, D., Stenghel Morgante, J. y de Oliveira, LR. (2015). Status, population trend and genetic structure of South American fur seals, *Arctocephalus australis*, in southwestern Atlantic waters. *Marine Mammal Science*, 31(3): 866-890.

- Cushing, DH. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: An update of the match/mismatch hypothesis. En: Blaxter JHS, Southward AJ (eds) *Advances in Marine Biology*. Academic Press, pp 249-293.
- D'Agostino, VC., Degradi, M., Santinelli, N., Sastre, V., Dans, SL. y Hoffmeyer, MS. (2018). The seasonal dynamics of plankton communities relative to the foraging of the southern right whale (*Eubalaena australis*) in northern Patagonian gulfs, Península Valdés, Argentina. *Continental Shelf Research*, 164(May): 45-57.
- D'Agostino, VC., Krock, B., Degradi, M., Sastre, V., Santinelli, N., Krohn, T. y Hoffmeyer, MS. (2019). Occurrence of toxigenic microalgal species and phycotoxin accumulation in mesozooplankton in northern Patagonian Gulfs, Argentina. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 38(10): 2209-2223.
- Dalongeville, A., Andrello, M., Mouillot, D., Lobreaux, S., Frida, MF., Belmaker, J., Rocklin, D. y Manel, S. (2018). Geographic isolation and larval dispersal shape seascape genetic patterns differently according to spatial scale. *Evolutionary Applications*, 11: 1437-1447.
- Dantas, GP., Maria, GC., Marasco, ACM., Castro, LT., Almeida, VS., Santos, FR., Oliveira, LR., Crespo, E., Frere, E., Milliones, A., González-Acuña, D., Morgante, JS. y Vianna, JA. (2018). Demographic history of the magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) on the Pacific and Atlantic coasts of South America. *Journal of Ornithology*, 159(3): 643-655.
- Dantas, GP de M., Meyer, D., Godinho, R., Ferrand, N. y Morgante, JS. (2012). Genetic variability in mitochondrial and nuclear genes of *Larus dominicanus* (Charadriiformes, Laridae) from the Brazilian coast. *Genetics and Molecular Biology*, 35(4): 874-885.
- de Aranzamendi, MC., Bastida, R. y Gardenal, CN. (2011). Different evolutionary histories in two sympatric limpets of the genus *Nacella* (Patellogastropoda) in the South-western Atlantic coast. *Marine Biology*, 158(11): 2405-2418.
- de la Barra, P., Giménez, J., Knack de Almeida, H. y Arrighetti, F. (2014). Vitellogenesis and changes in lipid and protein content of oocytes of *Trophon geversianus* (Neogastropoda: Muricidae) in Golfo San José (Chubut, Argentina). *Helgoland Marine Research*, 68(1): 179-185.
- De Vido de Mattio, N. (1984). Variación estacional de la composición bioquímica de la vieyra *Chlamys tehuelcha* (d'Orbigny) en el golfo San José. Centro Nacional Patagónico (CONICET), Puerto Madryn, Argentina
- Dellatorre, F., Pisoni, J., Baron, P. y Rivas, A. (2012). Tide and wind forced near-shore dynamics in Nuevo Gulf (Northern Patagonia, Argentina): potential implications for cross-shore transport. *Journal of Marine Systems*, 96-97: 82-89.
- Di Rienzo, J., Casanoves, F., Balzarini, M., Gonzalez, L., Tablada, M. y Robledo, C. (2020). InfoStat versión 2020.
- Dickie, L. (1955). Fluctuations in abundance of the giant scallop, *Placopecten*

*magellanicus* (Gmelin), in the Digby area of the Bay of Fundy. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 12(6): 797-857.

- Dolby, GA., Bedolla, AM., Bennett, SEK. y Jacobs, DK. (2020). Global physical controls on estuarine habitat distribution during sea level change: Consequences for genetic diversification through time. *Global and Planetary Change*, 187: 103128.
- Domínguez Contreras, JF., Munguía Vega, A., Getino Mamet, LN., Soria, G. y Parma, A. (2017). Characterisation of 30 microsatellite loci for the Tehuelche scallop, *Aequipecten tehuelchus* (d'Orbigny, 1842) and their use for estimating demographic parameters relevant to fisheries management. *Molluscan Research*, 38(3): 163-169.
- Dubois, M., Gilles, KA., Hamilton, JK., Rebers, PA. y Smith, F. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 28: 350-356.
- Earl, DA. y vonHoldt, BM. (2012). STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4(2): 359-361.
- Elías, I., Carozza, C., Di Giacomio, EE., Isla, MS., Orensanz, JM., Parma, AM., Pereiro, RC., Perier, MR., Perrotta, RG., Ré, ME. y Ruarte, C. (2009). Coastal fisheries of Argentina. En: Salas S, Chuenpagdee R, Charles A, Seijo JC (eds) Coastal Fisheries of Latin America and the Caribbean. Food and Agriculture Organization (FAO), Rome, pp 13-47.
- Esteves, JL., Solis, M., Cejas, J. y Vera, R. (1986). Golfo San José - Resultados de las campañas oceanográficas 1984/1985. CENPAT, Puerto Madryn.
- Estoup, A. y Angers, B. (1998). Microsatellites and minisatellites for molecular ecology: theoretical and empirical consideration. En: Carvalho GR (ed) Advances in Molecular Ecology. IOS Press, Amsterdam, pp 55-86.
- Estoup, A., Rousset, F., Michalakis, Y., Cornuet, JM., Adriaamanga, M. y Guyomard, R. (1998). Comparative analysis of microsatellite and allozyme markers: A case study investigating microgeographic differentiation in brown trout (*Salmo trutta*). *Molecular Ecology*, 7(3): 339-353.
- Evanno, G., Regnaut, S. y Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Molecular Ecology*, 14(8): 2611-2620.
- Excoffier, L. y Lischer, HEL. (2010). Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10(3): 564-567.
- FAO. (2022). Estadísticas de pesca y acuicultura. Food Agric. Organ. United Nations.
- Feijoo, M., Lessa, EP., de Castro, RL. y Crespo, EA. (2011). Mitochondrial and microsatellite assessment of population structure of South American sea lion

- (*Otaria flavescens*) in the Southwestern Atlantic Ocean. *Marine Biology*, 158(8): 1857-1867.
- Fiorda, P., Molinet, C., Díaz, M. y Parma, A. (2012). Experiencia piloto en el uso de tecnología de filmación submarina para la prospección de vieiras (*Aequipecten tehuelchus*) en el golfo San José. CENPAT, Puerto Madryn.
- Fiorda, P. y Parma, AM. (2015). Relevamiento de bancos de vieira tehuelche en el golfo San José. SANJO/2014-2015. CENPAT, Puerto Madryn.
- Fiorda, P. y Parma, AM. (2012). Relevamiento de bancos de vieira tehuelche en el golfo San José - SANJO/2012. CENPAT, Puerto Madryn.
- Fiorda, P., Trobbiani, G. y Parma, AM. (2013). Relevamiento de bancos de vieira tehuelche en el golfo San José - SANJO/2013. CENPAT, Puerto Madryn.
- Frumento, O., Soria, G. y Fiorda, P. (2015). Aspectos de la circulación del aire en capas bajas en los alrededores del golfo San José, Península Valdés. En: Congreso Argentino Meteorología. Mar del Plata.
- Gaffney, PM., Pascal, CM., Barnhart, J., Grant, WS. y Seeb, JE. (2010). Genetic homogeneity of weathervane scallops (*Patinopecten caurinus*) in the northeastern Pacific. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(11): 1827-1839.
- Garza, JC. y Williamson, EG. (2001). Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci. *Molecular Ecology*, 10(2): 305-318.
- Gassó, S. y Torres, O. (2019). Temporal characterization of dust activity in the Central Patagonia desert (years 1964–2017). *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 124: 3417-3434.
- Getino Mamet, LN., Soria, G. y Munguía Vega, A. (2021). Multiple-scale processes shape the population genetics of Tehuelche scallop, *Aequipecten tehuelchus*, in Northern Patagonia. *Fisheries Research*, 240: 105971.
- Getino Mamet, LN., Soria, G., Schejter, L. y Márquez, F. (2022). Shell shape as an indicator of phenotypic stocks of Tehuelche scallop in Northern Patagonia, Argentina. *Marine Biology Research*, 17(9-10): 892-903.
- Goldson, AJ., Hughes, RN. y Gliddon, CJ. (2001). Population genetic consequences of larval dispersal mode and hydrography: A case study with bryozoans. *Marine Biology*, 138(5): 1037-1042.
- González Wevar, CA., Hüne, M., Cañete, JI., Mansilla, A., Nakano, T., Poulin, E. (2012). Towards a model of postglacial biogeography in shallow marine species along the Patagonian Province: Lessons from the limpet *Nacella magellanica* (Gmelin, 1791). *BMC Evolutionary Biology*, 12(1): 139.
- González Wevar, CA., Rosenfeld, S., Segovia, NI., Hüne, M., Gérard, K., Ojeda, J., Mansilla, A., Brickle, P., Díaz, A. y Poulin, E. (2016). Genetics, gene flow, and glaciation: The case of the South American limpet *Nacella mytilina*. *PLoS ONE*,

11(9): 1-24.

- Goodall, C. (1991). Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 53(2): 285-321.
- Gould, S.J. (1971). Muscular mechanics and the ontogeny of swimming in scallops. *Palaeontology*, 14(1): 61-94.
- Gunz, P., Mitteroecker, P. y Bookstein, F.L. (2005). Semilandmarks in three dimensions. En: Slice DE (ed) *Modern morphometrics in physical anthropology*. Kluwer Academic/Plenum, New York, pp 73-98.
- Handal, W., Szostek, C., Hold, N., Andrello, M., Thiébaud, E., Harney, E., Lefebvre, G., Borcier, E., Jolivet, A., Nicolle, A., Boyé, A., Foucher, E., Boudry, P. y Charrier, G. (2020). New insights on the population genetic structure of the great scallop (*Pecten maximus*) in the English Channel, coupling microsatellite data and demogenetic simulations. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30(10): 1841-1853.
- Hedgecock, D. y Pudovkin, A.I. (2011). Sweepstakes reproductive success in highly fecund marine fish and shellfish: A review and commentary. *Bulletin of Marine Science*, 87(4): 971-1002.
- Hernández Moresino, R., Williams, G.N., Martelli, A. y Barbieri, E.S. (2022). Phytoplankton dynamics based on satellite inherent optical properties and oceanographic conditions in a patagonian gulf frontal system in relation to the adjacent continental shelf waters. *Marine Environmental Research*, 173(November 2021): 105516.
- Hernández Moresino, R.D., Crespi Abril, A.C., Soria, G., Sánchez, A., Isla, F. y Barón, P.J. (2019). Inferring bottom circulation based on sediment pattern distribution in the San José Gulf, Patagonia Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 89: 189-196.
- Hernández Moresino, R.D., Gomila, L.V., Di Mauro, R. y Barón, P.J. (2014). Structural differentiation of the mesozooplankton community in two hydrographic domains of a small basin: The frontal system of San José Gulf (Patagonia, Argentina) as a study case. *Journal of Plankton Research*, 36(2): 578-584.
- Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(22): 907-913.
- Hubisz, M.J., Falush, D., Stephens, M. y Pritchard, J.K. (2009). Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources*, 9(5): 1322-1332.
- Ibáñez, A.L. (2014). Fish scale shape variation by year and by geographic location, could scales be useful to trace fish? A case study on the Gulf of Mexico. *Fisheries Research*, 156: 34-38.
- Ibáñez, A.L. (2015). Fish traceability: Guessing the origin of fish from a seafood market

- using fish scale shape. *Fisheries Research*, 170: 82-88.
- Jakobsson, M. y Rosenberg, NA. (2007). CLUMPP: A cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics*, 23(14): 1801-1806.
- Joll, L. y Caputi, N. (1995). Environmental influences on recruitment of the saucer scallop (*Amusium balloti*) in Shark Bay, Western Australia. *ICES Marine Science Symposium*, 199: 47-53.
- Jonasson, JP., Thorarinsdottir, G., Eiriksson, H., Solmundsson, J. y Marteinsdottir, G. (2007). Collapse of the fishery for Iceland scallop (*Chlamys islandica*) in Breidafjordur, West Iceland. *ICES Journal of Marine Science*, 64(2): 298-308.
- Justić, D., Rabalais, NN., Turner, RE. y Dortch, Q. (1995). Changes in nutrient structure of river-dominated coastal waters: Stoichiometric nutrient balance and its consequences. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 40(3): 339-356.
- Kenchington, EL., Patwary, MU., Zouros, E. y Bird, CJ. (2006). Genetic differentiation in relation to marine landscape in a broadcast-spawning bivalve mollusc (*Placopecten magellanicus*). *Molecular Ecology*, 15(7): 1781-1796.
- Keough, MJ. y Downes, BJ. (1982). International association for ecology recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. *Oecologia*, 54(3): 348-352.
- Klingenberg, CP. (2016). Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution*, 226(3): 113-137.
- Klingenberg, CP. (2011). MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11(2): 353-357.
- Koch, V., Rengstorf, A., Taylor, M., Mazón-Suástegui, JM., Sinsel, F. y Wolff, M. (2015). Comparative growth and mortality of cultured Lion's Paw scallops (*Nodipecten subnodosus*) from Gulf of California and Pacific populations and their reciprocal transplants. *Aquaculture Research*, 46(1): 185-201.
- Kovarovic, K., Aiello, LC., Cardini, A. y Lockwood, CA. (2011). Discriminant function analyses in archaeology: Are classification rates too good to be true? *Journal of Archaeological Science*, 38: 3006-3018.
- Laing, I. (2000). Effect of temperature and ration on growth and condition of king scallop (*Pecten maximus*) spat. *Aquaculture*, 183(3-4): 325-334.
- Lambeck, K. y Chappell, J. (2001). Sea level change through the last glacial cycle. *Science*, 292(5517): 679-686.
- Lasta, ML. y Calvo, J. (1978). Ciclo reproductivo de la vieira (*Chlamys tehuelcha*) del golfo San José. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 35(5): 1-42.
- Lasta, ML. y Campodónico, S. (2003). Resultados de la prospección y la pesca sobre

concentraciones de Vieira tehuelche (*Aequipecten tehuelchus*) realizados por la flota vieirera. INIDEP, Mar del Plata.

Leblois, R., Pudlo, P., Néron, J., Bertaux, F., Reddy Beeravolu, C., Vitalis, R. y Rousset, F. (2014). Maximum-likelihood inference of population size contractions from microsatellite data. *Molecular Biology and Evolution*, 31(10): 2805-2823.

Lentz, SJ. y Fewings, MR. (2012). The wind- and wave-driven inner-shelf circulation. *Annual Review of Marine Science*, 4: 317-343.

Lepage, G. y Roy, CC. (1986). Direct transesterification of all classes of lipids in a one-step reaction. *Journal of Lipid Research*, 27: 114-120.

Levin, LA. (2006). Recent progress in understanding larval dispersal: New directions and digressions. *Integrative and Comparative Biology*, 46(3): 282-297.

Lough, RG. (1975). A reevaluation of the combined effects of temperature and salinity on survival and growth of bivalve larvae using response surface techniques. *Fishery Bulletin*, 73: 86-94.

Lowe, WH. y Allendorf, FW. (2010). What can genetics tell us about population connectivity? *Molecular Ecology*, 19(15): 3038-3051.

Lowry, OH., Rosebrough, NJ., Farr, L., Randall, RRJ., Lewis Farr, A. y Randall, RRJ. (1951). Protein measurement with the Folin Phenol reagent. *The Journal of Biological Chemistry*, 193(1): 265-275.

Lu, YT., Blake, NJ. y Torres, JJ. (1999). Biochemical utilization during embryogenesis and metamorphosis in the bay scallop, *Argopecten irradians concentricus* (Say). *Journal of Shellfish Research*, 18: 425-429.

Luna González, A., Cáceres Martínez, C., Zúñiga Pacheco, C., López López, S. y Ceballos Vázquez, BP. (2000). Reproductive cycle of *Argopecten ventricosus* (Sowerby 1842) (Bivalvia: Pectinidae) in the Rada del Puerto de Pichilingue, B.C.S., Mexico and its relation to temperature, salinity, and food. *Journal of Shellfish Research*, 19(1): 107-112.

Lundquist, CJ. y Botsford, LW. (2011). Estimating larval production of a broadcast spawner: The influence of density, aggregation, and the fertilization Allee effect. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68(1): 30-42.

Luo, L., Ai, L., Li, T., Xue, M., Wang, J., Li, W., XiufengWu. y Liang, X. (2015). The impact of dietary DHA/EPA ratio on spawning performance, egg and offspring quality in Siberian sturgeon (*Acipenser baeri*). *Aquaculture*, 437: 140-145.

MacDonald, BA., Monica Bricelj, V. y Shumway, SE. (2016). Physiology: energy acquisition and utilisation. En: Shumway SE, Parsons GJ (eds) *Scallops: biology, ecology, aquaculture and fisheries*, 3th ed. Elsevier, Amsterdam, pp 301-354.

MacDonald, BA. y Thompson, RJ. (1986). Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus* - III.

- Physiological ecology, the gametogenic cycle and scope for growth. *Marine Biology*, 93(1): 37-48.
- MacDonald, BA. y Thompson, RJ. (1988). Intraspecific variation in growth and reproduction in latitudinally differentiated populations of the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *Biological Bulletin*, 175(3): 361-371.
- MacDonald, BA. y Thompson, RJ. (1985). Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. II. Reproductive output and total production. *Marine Ecology Progress Series*, 25: 295-303.
- Manni, F., Guerard, E. y Heyer, E. (2004). Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Human Biology*, 76(2): 173-190.
- Márquez, F., Amoroso, R., Gowland Sainz, MF. y Van der Molen, S. (2010a). Shell morphology changes in the scallop *Aequipecten tehuelchus* during its life span: A geometric morphometric approach. *Aquatic Biology*, 11(2): 149-155.
- Márquez, F., Frizzera, AC. y Vázquez, N. (2017a). Environment-specific shell shape variation in the boring mytilid *Leiosolenus patagonicus*. *Marine Biology Research*, 13(2): 246-252.
- Márquez, F., Robledo, J., Peñaloza, GE. y Van der Molen, S. (2010b). Use of different geometric morphometrics tools for the discrimination of phenotypic stocks of the striped clam *Ameghinomya antiqua* (Veneridae) in north Patagonia, Argentina. *Fisheries Research*, 101(1-2): 127-131.
- Márquez, F., Trivellini, MM. y Van der Molen, S. (2017b). Use of shell shape variation as an assessment tool in the southernmost razor clam fishery. *Fisheries Research*, 186: 216-222.
- Martínez, G. y Pérez, H. (2003). Effect of different temperature regimes on reproductive conditioning in the scallop *Argopecten purpuratus*. *Aquaculture*, 228: 153-167.
- Matano, RP., Palma, ED. y Piola, AR. (2010). The influence of the Brazil and Malvinas Currents on the Southwestern Atlantic Shelf circulation. *Ocean Science*, 6(4): 983-995.
- Mazucco, ACA., Christofolletti, RA., Pineda, J., Starczak, VR. y Ciotti, AM. (2015). Temporal variation in intertidal community recruitment and its relationships to physical forcings, chlorophyll-a concentration and sea surface temperature. *Marine Biology*, 162(9): 1705-1725.
- Melatunan, S., Calosi, P., Rundle, SD., Widdicombe, S. y Moody, AJ. (2013). Effects of ocean acidification and elevated temperature on shell plasticity and its energetic basis in an intertidal gastropod. *Marine Ecology Progress Series*, 472: 155-168.
- Mendo, T. (2014). Influence of reproductive and post-settlement processes on

recruitment in scallops. PhD Thesis. University of Tasmania.

- Mendo, T., Lyle, JM., Moltschaniwskyj, NA. y Semmens, JM. (2015). Early post-settlement mortality of the scallop *Pecten fumatus* and the role of algal mats as a refuge from predation. *ICES Journal of Marine Science*, 72(8): 2322-2331.
- Mendo, T., Semmens, JM., Lyle, JM., Tracey, SR. y Moltschaniwskyj, N. (2016). Reproductive strategies and energy sources fuelling reproductive growth in a protracted spawner. *Marine Biology*, 163(1): 1-11.
- Minchin, D. (2003). Introductions: Some biological and ecological characteristics of scallops. *Aquatic Living Resources*, 16(6): 521-532.
- Montes, A., Rodríguez, SS. y Domínguez, CE. (2017). Geomorphology context and characterization of dunefields developed by the southern westerlies at drying Colhué Huapi shallow lake, Patagonia Argentina. *Aeolian research*, 28: 58-70.
- Moreira, D., Simionato, CG. y Dragani, W. (2011). Modeling ocean tides and their energetics in the north Patagonia Gulfs of Argentina. *Journal of Coastal Research*, 27(1): 87-102.
- Moreira, D., Simionato, CG., Dragani, WC., Nuandñez, MN. y Nuñez, M. (2009). Tidal and residual currents observations at the San Matías and San José gulfs, Northern Patagonia, Argentina. *Journal of Coastal Research*, 254: 957-968.
- Morsan, EM. (2009). Impact on biodiversity of scallop dredging in San Matías Gulf, northern Patagonia (Argentina). *Hydrobiologia*, 619(1): 167-180.
- Narvarte, MA. (2001). Biología reproductiva, historia de vida temprana y comportamiento en cultivo de la vieira tehuelche (*Aequipecten tehuelchus* D'Orb., 1846) (Bivalvia, Pectinidae). PhD Thesis. Universidad Nacional del Comahue.
- Narvarte, MA. y Kroeck, M. (2002). Intraespecific variation in the reproductive cycle of the Tehuelche scallop *Aequipecten tehuelchus* (Pelecypoda, Pectinidae), in the San Matías gulf, Patagonia, Argentina. *Journal of Shellfish Research*, 21(2): 571-576.
- Narvarte, MA. y Pascual, MS. (2003). Fertilization, larval rearing and post-larval growth of the Tehuelche scallop *Aequipecten tehuelchus* D'Orb., 1846. *Aquaculture*, 217(1-4): 259-274.
- Nicolaus, M. y Edelaar, P. (2018). Comparing the consequences of natural selection, adaptive phenotypic plasticity, and matching habitat choice for phenotype–environment matching, population genetic structure, and reproductive isolation in meta-populations. *Ecology and Evolution*, 8: 3815-3827.
- Nuñez, JD., Fernández Iriarte, PJ., Ocampo, EH., Iudica, C. y Cledón, M. (2015). Deep phylogeographic divergence among populations of limpet *Siphonaria lessoni* on the east and west coasts of South America. *Marine Biology*, 162(3): 595-605.
- Olivier, SR., Orensanz, JM., Capitoli, R. y Quesada Allue, LA. (1974). Estado actual de las

poblaciones de vieira, *Chlamys tehuelcha*, en las costas norte y sur del Golfo San José, Provincia del Chubut. CENPAT, Puerto Mardyn.

- Orensanz, JM. (1986). Size, environment, and density: The regulation of a scallop stock and its management implications. En: Jaimeson GS, Bourne N (eds) North Pacific Workshop on stock assessment and management of invertebrates. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, Ottawa, pp 195-227.
- Orensanz, JM., Cinti, A., Parma, AM., Burotto, L., Espinosa-Guerrero, S., Sosa-Cordero, E., Sepúlveda, C. y Toral-Granda, V. (2013). Part I Latin American rights-based fisheries targeting sedentary resources. 3 Catch sares, case 4. The San José Gulf scallop diving fishery (Argentina). En: Orensanz JM, Seijo JC (eds) Rights-based management in Latin American fisheries. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper 582, Rome, p 155.
- Orensanz, JM., Parma, AM., Ciocco, N. y Cinti, A. (2007). Achievements and setbacks in the commercial diving fishery of San José Gulf, Argentine Patagonia. En: McClanahan TR, Castilla JC (eds) Fisheries Management: Progress Towards Sustainability. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK, pp 68-87.
- Orensanz, JM., Parma, AM. y Smith, SJ. (2016). Dynamics, assessment, and management of exploited natural scallop populations. En: Shumway SE, Parsons GJ (eds) Scallops: biology, ecology, aquaculture, and fisheries, 3th ed. Elsevier, Amsterdam, pp 611-695.
- Orensanz, JM., Parma, AM., Turk, T. y Valero, J. (2006). Dynamics, assessment and management of exploited natural populations. En: Shumway SE, Parsons GJ (eds) Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture, 2nd ed. Elsevier B.V., Amsterdam, pp 765-868
- Orensanz, JM. y Seijo, JC. (2013). Rights-based management in Latin American fisheries. Food and Agriculture Organization (FAO), Rome.
- Outomuro, D. y Johansson, F. (2017). A potential pitfall in studies of biological shape: Does size matter? *Journal of Animal Ecology*, 86(6): 1447-1457.
- Palacios, E., Racotta, IS., Kraffe, E., Marty, Y., Moal, J. y Samain, JF. (2005). Lipid composition of the giant lion's-paw scallop (*Nodipecten subnodosus*) in relation to gametogenesis: I. Fatty acids. *Aquaculture*, 250(1-2): 270-282.
- Palma, ED., Matano, RP., Piola, AR. y Sitz, LE. (2004). A comparison of the circulation patterns over the Southwestern Atlantic Shelf driven by different wind stress climatologies. *Geophysical Research Letters*, 31(24): 1-5.
- Palmer, M., Pons, GX. y Linde, M. (2004). Discriminating between geographical groups of a Mediterranean commercial clam (*Chamelea gallina* (L.): Veneridae) by shape analysis. *Fisheries Research*, 67(1): 93-98.
- Paparazzo, FE., Williams, GN., Pisoni, JP., Solís, M., Esteves, JL. y Varela, DE. (2017). Linking phytoplankton nitrogen uptake, macronutrients and chlorophyll-a in SW Atlantic waters: The case of the Gulf of San Jorge, Argentina. *Journal of Marine*

*Systems*, 172: 43-50.

- Parma, AM., Amoroso, R., Loto, L., Quiroga, P., de Garín, N. y Orensanz, JM. (2008). Relevamiento de bancos de vieira tehuelche en el golfo San José - SANJO/2008. CENPAT, Puerto Madryn.
- Parma, AM., Amoroso, R., Orensanz, JM., de Garín, N., Rodriguez, A., Fiorda, P., Rodríguez, A. y Fiorda, P. (2007). Relevamiento de bancos de vieira tehuelche en el golfo San José. CENPAT, Puerto Madryn.
- Pascual, M., Palero, F., García-Merchán, VH., Macpherson, E., Robainas-Barcia, A., Mestres, F., Roda, T. y Abelló, P. (2016). Temporal and spatial genetic differentiation in the crab *Liocarcinus depurator* across the Atlantic-Mediterranean transition. *Scientific Reports*, 6: 29892.
- Pazos, AJ., Román, G., Acosta, CP., Sanchez, JL. y Abad, M. (1997). Lipid classes and fatty acid composition in the female gonad of *Pecten maximus* in relation to reproductive cycle and environmental variables. *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology*, 117(3): 393-402.
- Peakall, R. y Smouse, PE. (2012). GenALEX 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics*, 28(19): 2537-2539.
- Petersen, JL., Ibarra, AM. y May, B. (2010). Nuclear and mtDNA lineage diversity in wild and cultured Pacific lion-paw scallop, *Nodipecten subnodosus* (Baja California Peninsula, Mexico). *Marine Biology*, 157(12): 2751-2767.
- Peyer, SM., Hermanson, JC. y Lee, CE. (2010). Developmental plasticity of shell morphology of quagga mussels from shallow and deep-water habitats of the Great Lakes. *Journal of Experimental Biology*, 213(15): 2602-2609.
- Picallo, S. (1980). Sobre bancos de mariscos de explotación potencialmente rentable en el Golfo San José. Contribución N° 39. CENPAT, Puerto Madryn.
- Pineda, J., Reyns, NB. y Starczak, VR. (2009). Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Population Ecology*, 51(1): 17-32.
- Pinsky, ML. y Palumbi, SR. (2014). Meta-analysis reveals lower genetic diversity in overfished populations. *Molecular Ecology*, 23(1): 29-39.
- Piry, S., Luikart, G. y Cornuet, JM. (1999). BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective size using allele frequency data. *Journal of Heredity*, 90(4): 502-503.
- Pisoni, J., Dellatorre, F., Rivas, A. y Soria, R. (2015a). Propagación cross-shore de frentes térmicos de fondo asociados a la brisa: estimaciones de velocidad y alcance. En: IX Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Ushuaia, Argentina.
- Pisoni, JP. (2012). Los sistemas frontales y la circulación en las inmediaciones de los

Golfos Norpatagónicos. PhD Thesis. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires.

- Pisoni, JP., Rivas, AL. y Piola, AR. (2015b). On the variability of tidal fronts on a macrotidal continental shelf, Northern Patagonia, Argentina. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 119(1997): 61-68.
- Pollero, RJ., Ré, ME. y Brenner, RR. (1979). Seasonal changes of the lipids of the mollusc *Chlamys tehuelcha*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 64(A): 257-263.
- Pompanon, F., Bonin, A., Bellemain, E. y Taberlet, P. (2005). Genotyping errors: Causes, consequences and solutions. *Nature Reviews Genetics*, 6(11): 847-859.
- Ponce, JF., Rabassa, J., Coronato, A. y Borromei, AM. (2011). Paleogeographical evolution of the Atlantic coast of Pampa and Patagonia from the last glacial maximum to the Middle Holocene. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103(2): 363-379.
- Pottinger, RP., Curelovich, J., Morsan, E., Cranfield, HJ. y Mendo, J. (2006). MSC Assessment report. Patagonian scallop fishery assessed against the principles and criteria of the MSC. Organización Internacional Agropecuaria - OIA, Buenos Aires.
- Pritchard, JK., Stephens, M. y Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2): 945-959.
- Purce, DNS. (2007). Comparative ecophysiology of two geographically separated populations of the scallop *Nodipecten subnodosus*. Master's Thesis, Western Washington University.
- Quintero Galvis, JF., Bruning, P., Paleo López, R., Gomez, D., Sánchez, R. y Cárdenas, L. (2020). Temporal variation in the genetic diversity of a marine invertebrate with long larval phase, the muricid gastropod *Concholepas concholepas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 530-531: 151432.
- Real, LE., Julio, N., Gardenal, NC. y Ciocco, NF. (2004). Genetic variability of Tehuelche scallop, *Aequipecten tehuelchus*, populations from the Patagonian coasts. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84(1): 235-238.
- Reichow, D. y Smith, MJ. (2001). Microsatellites reveal high levels of gene flow among populations of the California squid *Loligo opalescens*. *Molecular Ecology*, 10(5): 1101-1109.
- Riginos, C., Sukhdeo, K. y Cunningham, CW. (2002). Evidence for selection at multiple allozyme loci across a mussel hybrid zone. *Molecular Biology and Evolution*, 19(3): 347-351.
- Rivas, A. y Beier, E. (1990). Temperature and salinity fields in the northparagonic gulfs. *Oceanologica acta*, 13(1): 15-20.
- Rivas, AL. y Pisoni, JP. (2010). Identification, characteristics and seasonal evolution of surface thermal fronts in the Argentinean Continental Shelf. *Journal of Marine*

- Systems*, 79(1-2): 134-143.
- Rivas, AL., Pisoni, JP. y Dellatorre, FG. (2016). Thermal response to the surface heat flux in a macrotidal coastal region (Nuevo Gulf, Argentina). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 176: 117-123.
- Robinson, A. (1992). Gonadal cycle of *Crassostrea gigas kumamoto* (Thunberg) in Yaquina Bay, Oregon and optimum conditions for broodstock oysters and larval culture. *Aquaculture*, 106: 89-97.
- Rohlf, FJ. y Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39(1): 40.
- Román, G., Martínez, G., García, O. y Freitas, L. (2001). Reproducción. En: Maeda Martínez AN (ed) Los Moluscos Pectínidos de Iberoamérica: Ciencia y acuicultura. Editorial Limusa, México, pp 27-60.
- Rosenberg, NA. (2004). DISTRUCT: A program for the graphical display of population structure. *Molecular Ecology Notes*, 4(1): 137-138.
- Rousset, F. (2008). GENEPOP'007: A complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources*, 8(1): 103-106.
- Rousset, F. (1997). Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-Statistics under isolation by distance. *Genetics*, 145: 1219-1228.
- Rufino, MM., Vasconcelos, P., Pereira, F., Fernández-Tajes, J., Darriba, S., Méndez, J. y Gaspar, MB. (2013). Geographical variation in shell shape of the pod razor shell *Ensis siliqua* (Bivalvia: Pharidae). *Helgoland Marine Research*, 67(1): 49-58.
- Ruzzante, D. y Zaixso, H. (1985). Settlement of *Chlamys tehuelchus* (D'Orb.) on artificial collectors. Seasonal changes in spat settlement. *Marine Ecology Progress Series*, 26: 195-197.
- Sastry, AN. (1966). Temperature effects in reproduction of the bay scallop, *Aequipecten Irradians* Lamarck. *The Biological Bulletin*, 130(1): 118-134.
- Sastry, AN. (1963). Reproduction of the bay scallop, *Aequipecten irradians* Lamarck. Influence of temperature on maturation and spawning. *The Biological Bulletin*, 125(1): 146-153.
- Sause, BL., Gwyther, D. y Burgess, D. (1987). Larval settlement, juvenile growth and the potential use of spatfall indices to predict recruitment of the scallop *Pecten alba* Tate in Port Phillip Bay, Victoria, Australia. *Fisheries Research*, 6(1): 81-92.
- Schejter, L. y Bremec, CS. (2007). Epibionts on *Flexopecten felipponei* (Dall, 1922), an uncommon scallop from Argentina. *American Malacological Bulletin*, 22(1-2): 75-82.
- Schlichting, CD. y Pigliucci, M. (1998). Phenotypic evolution: A reaction norm perspective. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.

- Selkoe, KA., D'Aloia, CC., Crandall, ED., Iacchei, M., Liggins, L., Puritz, JB., Von Der Heyden, S. y Toonen, RJ. (2016). A decade of seascape genetics: Contributions to basic and applied marine connectivity. *Marine Ecology Progress Series*, 554: 1-19.
- Selkoe, KA. y Toonen, RJ. (2006). Microsatellites for ecologists: A practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters*, 9(5): 615-629.
- Selkoe, KA., Watson, JR., White, C., Horin, TB., Iacchei, M., Mitarai, S., Siegel, DA., Gaines, SD. y Toonen, RJ. (2010). Taking the chaos out of genetic patchiness: seascape genetics reveals ecological and oceanographic drivers of genetic patterns in three temperate reef species. *Molecular Ecology*, 19: 3708-3726.
- Serb, JM. (2016). Reconciling morphological and molecular approaches in developing a phylogeny for the Pectinidae (Mollusca: Bivalvia). En: Shumway SE, Parsons GJ (eds) *Scallops: biology, ecology, aquaculture and fisheries*, 3th ed. Elsevier, Amsterdam, pp 1-30.
- Shafee, MS. (1981). Seasonal changes in the biochemical composition and calorific content of the black scallop *Chlamys varia* (L.) from Lanveoc, Bay of Brest. *Oceanologica acta*, 4(3): 331-341.
- Sheets, H. (2014). Integrated Morphometrics Package (IMP) 8.
- Shepard, KE., Patterson, WF. y De Vries, DA. (2010). Trends in Atlantic contribution to mixed-stock king mackerel landings in South Florida inferred from otolith shape analysis. *Marine and Coastal Fisheries*, 2(1): 195-204.
- Shephard, S., Beukers-Stewart, B., Hiddink, JG., Brand, AR. y Kaiser, MJ. (2010). Strengthening recruitment of exploited scallops *Pecten maximus* with ocean warming. *Marine Biology*, 157(1): 91-97.
- Shumway, S. y Parsons, GJ. (eds) (2016). *Scallops: Biology, ecology, aquaculture and fisheries*. , 3th ed. Elsevier, Amsterdam.
- Sicard, MT., Maeda Martinez, AN., Ormart, P., Reynoso Granados, T. y Carvalho, L. (1999). Optimum temperature for growth in the catarina scallop (*Argopecten ventricosus-circularis*, Sowerby II, 1842). *Journal of Shellfish Research*, 18(2): 385-392.
- Silva, CNS. y Gardner, JPA. (2016). Identifying environmental factors associated with the genetic structure of the New Zealand scallop: linking seascape genetics and ecophysiological tolerance. *ICES Journal of Marine Science*, 73(7): 1925-1934.
- Silva, CNS. y Gardner, JPA. (2015). Emerging patterns of genetic variation in the New Zealand endemic scallop *Pecten novaezelandiae*. *Molecular Ecology*, 24(21): 5379-5393.
- Silva, CNS., MacDonald, HS., Hadfield, MG., Cryer, M. y Gardner, JPA. (2019). Ocean currents predict fine-scale genetic structure and source-sink dynamics in a marine invertebrate coastal fishery. *ICES Journal of Marine Science*, 76(4): 1007-1018.

- Skalar Analytical®. (2005a). Skalar Methods – Analysis: Nitrate + Nitrite - Catnr. 461-031+DIAMOND issue 081505/MH/99235956.
- Skalar Analytical®. (2005b). Skalar Methods – Analysis: Phosphate - Catnr. 503-010w/r+DIAMOND issue 081505/MH/99235956.
- Skalar Analytical®. (2005c). Skalar Methods – Analysis: Silicate - Catnr. 563-051+DIAMOD issue 081505/MH/99235956.
- Sommer, RJ. (2020). Phenotypic plasticity: From theory and genetics to current and future challenges. *Genetics*, 215(1): 1-13.
- Soria, G., Fiorda, P., Parma, AM. y Getino Mamet, LN. (2017). Relevamiento de bancos de vieira tehuelche en el golfo San José - SANJO2017. CENPAT, Puerto Madryn.
- Soria, G., Frumento, O., Pisoni, JP., González Pisani, X., Dellatorre, FG., Hernández Moresino, R., Rivas, AL. y Parma, AM. (2015). Dispersión y retención de zooplankton en la costa norte del golfo San José, Chubut. En: IX Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Ushuaia, Argentina. Ushuaia.
- Soria, G., Getino Mamet, LN., Frumento, O., Pisoni, JP. y Parma, AM. (2022). Beach strandings of Tehuelche scallop, *Aequipecten tehuelchus*, in Patagonia: Multi-scale processes and management implications. *Marine Environmental Research*, 176(March): 105604.
- Soria, G., Munguía-Vega, A., Marinone, SG., Moreno-Báez, M., Martínez-Tovar, I. y Cudney-Bueno, R. (2012). Linking bio-oceanography and population genetics to assess larval connectivity. *Marine Ecology Progress Series*, 463: 159-175.
- Soria, G., Orensanz, JM., Morsán, EM., Parma, AM. y Amoroso, RO. (2016). Scallops biology, fisheries, and management in Argentina. En: Shumway SE, Parsons GJ (eds) Scallops: biology, ecology, aquaculture and fisheries, 3th ed. Elsevier, Amsterdam, pp 1019-1046.
- Soudant, P., Marty, Y., Moal, J., Masski, H. y Jean François Samain. (1998). Fatty acid composition of polar lipid classes during larval development of scallop *Pecten maximus* (L.). *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 121(3): 279-288.
- Spalding, MD., Fox, HE., Allen, GR., Davidson, N., Ferdaña, ZA., Finlayson, M., Halpern, BS., Jorge, MA., Lombana, A., Lourie, SA., Martin, KD., McManus, E., Molnar, J., Recchia, CA. y Robertson, J. (2007). Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57(7): 573-583.
- Stanley, SM. (1988). Adaptive morphology of the shell in bivalves and gastropods. En: Trueman ER, Clarke ER (eds) The Mollusca, Vol 11: Form and function. Academic Press Inc., San Diego, pp 105-141.
- Stanley, SM. (1972). Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve mollusks. *Journal of Paleontology*, 46(2): 165-212.

- Stanley, SM. (1970). Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca). , Vol. 125 ed. Geological Society of America.
- Staton, JL. y Rice, ME. (1999). Genetic differentiation despite teleplanic larval dispersal: Allozyme variation in sipunculans of the *Apionsoma misakianum* species-complex. *Bulletin of Marine Science*, 65(2): 467-480.
- Strickland, JDH. y Parsons, TR. (1972). Practical Handbook of Seawater Analysis, 2nd ed. Fishery Research Board of Canada, Ottawa.
- Techow, NMSM., O’Ryan, C., Phillips, RA., Gales, R., Marin, M., Patterson-Fraser, D., Quintana, F., Ritz, MS., Thompson, DR., Wanless, RM., Weimerskirch, H. y Ryan, PG. (2010). Speciation and phylogeography of giant petrels *Macronectes*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54(2): 472-487.
- Tonini, MH. y Palma, ED. (2017). Tidal dynamics on the North Patagonian Argentinean Gulfs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 189: 115-130.
- Tonini, MH. y Palma, ED. (2009). Circulación residual y vorticidad mareal en los Golfos Norpatagónicos. *Mecánica Computacional*, XXVIII: 2851-2867.
- Tonini, MH., Palma, ED. y Piola, AR. (2013). A numerical study of gyres, thermal fronts and seasonal circulation in austral semi-enclosed gulfs. *Continental Shelf Research*, 65: 97-110.
- Tonini, MH., Palma, ED. y Pisoni, JP. (2022). Modeling the seasonal circulation and connectivity in the North Patagonian. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 271(March): 107868.
- Tremblay, HE. y Guderley, I. (2016). Swimming in Scallops. En: Shumway SE, Parsons GJ (eds) Scallops: biology, ecology, aquaculture, and fisheries., 3th ed. Elsevier, Amsterdam, pp 535-566.
- Trippel, EA. (1999). Estimation of stock reproductive potential: history and challenges for canadian Atlantic gadoid stock assessments. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 25: 61-81.
- Trivellini, MM., Van der Molen, S., Filun, L. y Márquez, F. (2021). Can shell shape be used to find the origin of South American mussels? *Marine Biology Research*, 17(2): 215-222.
- Trobbiani, G., Getino Mamet, LN., Irigoyen, AJ. y Parma, AM. (2022). Nuevo método de video cuadrados para la prospección de recursos bentónicos y mapeo de hábitats: aplicación sobre bancos de vieiras (*Aequipecten tehuelchus*) en el golfo San José, Argentina. En: Jornadas Nacionales de Ciencias Del Mar. Comodoro Rivadavia. Comodoro Rivadavia.
- Trovant, B., Orensanz, JM., Ruzzante, DE., Stotz, W. y Basso, NG. (2015). Scorched mussels (BIVALVIA: MYTILIDAE: BRACHIDONTINAE) from the temperate coasts of South America: Phylogenetic relationships, trans-Pacific connections and the footprints of Quaternary glaciations. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82:

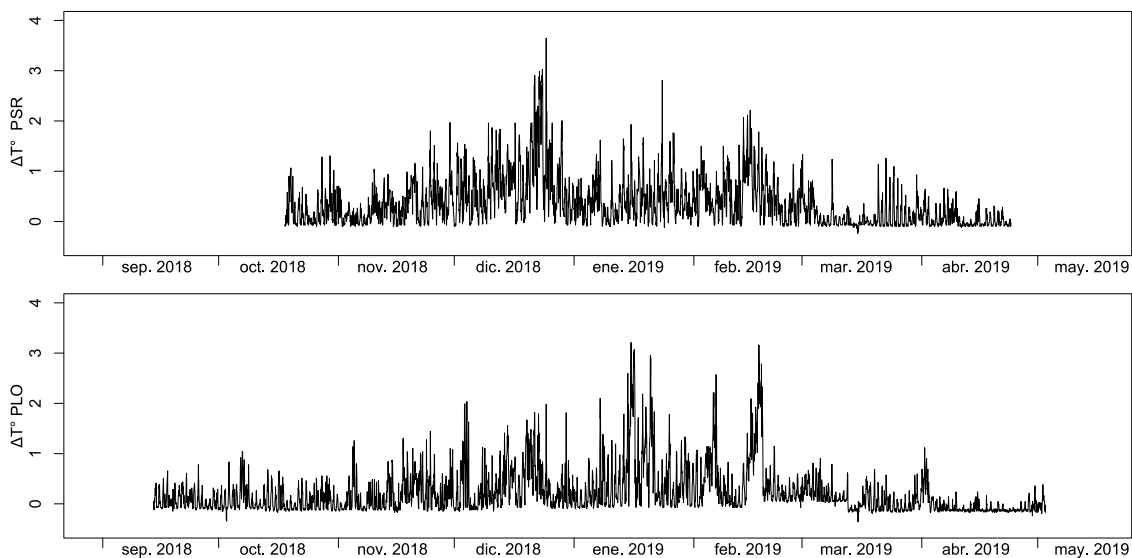
- Trovant, B., Real, LE., Parma, AM., Orensanz, JM. y Basso, NG. (2019). Evolutionary relationships of the Tehuelche scallop *Aequipecten tehuelchus* (Bivalvia: Pectinidae) from the south-western Atlantic Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99(2): 375-383.
- Trovant, B., Ruzzante, DE., Basso, NG. y Orensanz, JM. (2013). Distinctness, phylogenetic relations and biogeography of intertidal mussels (Brachidontes, Mytilidae) from the south-western Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(7): 1843-1855.
- Túnez, JI., Cappozzo, HL., Nardelli, M. y Cassini, MH. (2010). Population genetic structure and historical population dynamics of the South American sea lion, *Otaria flavescens*, in north-central Patagonia. *Genetica*, 138(8): 831-841.
- Underwood, AJ. (1979). The ecology of intertidal gastropods. En: Russell FS, Yonge M (eds) *Advances in Marine Biology* Academic Press, New York, pp 111-210.
- Urduy, S., Goudemand, N., Bucher, H. y Chirat, R. (2010). Growth-dependent phenotypic variation of molluscan shells: Implications for allometric data interpretation. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 314 B(4): 303-326.
- Valdano, S. y Di Rienzo, J. (2007). Discovering meaningful groups in hierarchical cluster analysis. An extension to the multivariate case of a multiple comparison method based on cluster analysis. *InterStat*, 4: 1-28 Disponible en: <http://interstat.statjournals.net/YEAR/2007/abstracts/0704002.php>
- Vernet de Hall, M. (1977). Alimentación de la Vieira Tehuelche (*Chlamys tehuelchus*). CENPAT, Puerto Madryn.
- Viscosi, V. y Cardini, A. (2011). Leaf morphology, taxonomy and geometric morphometrics: A simplified protocol for beginners. *PLoS ONE*, 6(10): e25630.
- Wang, W., Xu, B., Zhang, D. y Bai, W. (2016). Phylogeography of postglacial range expansion in *Juglans mandshurica* (Juglandaceae) reveals no evidence of bottleneck, loss of genetic diversity, or isolation by distance in the leading-edge populations. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 102: 255-264.
- Weir, BS. y Cockerham, CC. (1984). Estimating F -Statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38(6): 1358-1370.
- Welch, BL. (1947). The generalization of «Student's» problem when several different population variances are involved. *Biometrika*, 34: 28-35.
- Welch, BL. (1951). On the comparison of several mean values: an alternative approach. *Biometrika*, 38(3/4): 330-336.
- Whitaker, K. (2004). Non-random mating and population genetic subdivision of two broadcasting corals at Ningaloo Reef, Western Australia. *Marine Biology*, 144(3):

593-603.

- White, C., Selkoe, KA., Watson, J., Siegel, DA., Zacherl, DC. y Toonen, RJ. (2010). Ocean currents help explain population genetic structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1688): 1685-1694.
- Whitlock, MC. y McCauley, DE. (1999). Indirect measures of gene flow and migration:  $F_{ST} \neq 1/(4Nm + 1)$ . *Heredity*, 82(2): 117-125.
- Zacharin, WF. (1995). Growth, reproduction and recruitment of the doughboy scallop, *Mimachlamys asperrimus* (Lamarck) in the D'Entrecasteaux Channel, Tasmania, Australia. University of Tasmania.
- Zaixso, H., Ré, M. y Morsán, E. (2015). Moluscos costeros de interés económico actual o potencial. En: Zaixso HE, Boraso AL (eds) Recursos biológicos bentónicos: la Zona Costera Patagónica Argentina. Universitaria de la Patagonia - EDUPA, Comodoro Rivadavia, pp 119-299.
- Zaixso, HE. (1980). Captación de *Chlamys tehuelchus* (d'Orb.) sobre colectores: I Observaciones preliminares. CENPAT, Puerto Madryn.
- Zaixso, HE. y Espindola, JA. (1981). Captación de *Chlamys tehuelchus* sobre colectores. II Cantidad de material colecto. CENPAT, Puerto Madryn.
- Zelditch, M., Swiderski, D., Sheets, H. y Fink, W. (2004). Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier, Amsterdam.
- Zöllner, N. y Kirsch, K. (1962). Über die quantitative bestimmung von Lipoiden (Mikromethode) mittels der vielen natürlichen Lipoiden (allen bekannten Plasmalipoiden) gemeinsamen Sulfophosphovanilin-Reaktion. *Zeitschrift für die gesamte experimentelle Medizin*, 135: 545-561.

## **ANEXO I: Estratificación de la columna de agua en el golfo San José**

En el presente ANEXO se muestran los datos referidos a la estratificación de la columna de agua en dos sitios del golfo San José ubicados en cada dominio del golfo. Para ello, durante la segunda temporada de los muestreos biológicos en San Román (dominio este) y Punta Logaritmo (dominio oeste) (ver detalles en el Capítulo 4), acoplado al equipo de medición de temperatura de fondo, se colocó un segundo equipo que midió la temperatura sub-superficial. Se colocó una boya unida al fondeo en cada uno de los dos sitios, y el termistor fue ubicado 50 cm debajo de la boya. El registro de temperatura se llevó a cabo entre septiembre de 2018 y mayo de 2019 para el caso de Punta Logaritmo, y octubre 2018 a fin de abril de 2019 para el caso de San Román. Los instrumentos fueron retirados luego de finalizada la temporada de muestreo para evitar incidentes de enredos con ballenas durante el invierno. A partir de los datos obtenidos, se calculó la diferencia entre la temperatura de superficie y la temperatura de fondo con la finalidad de indicar la estratificación del agua presente durante el período de estudio (Figura A1).



**Figura A1** Estratificación de la columna de agua en el golfo San José. Se muestra la diferencia entre temperatura de superficie y temperatura de fondo en Punta San Román (PSR) y Punta Logaritmo (PLO).

Los resultados indicaron presencia de estratificación en la columna de agua tanto en el dominio este como en el oeste. En ambos casos comienza a evidenciarse un incremento de la estratificación a lo largo de la primavera y verano. La estratificación

máxima se visualiza entre los meses de noviembre y febrero. A mediados de marzo se ve que comienza a perder intensidad, llegando a un mínimo hacia fines de abril y comienzo de mayo. Este patrón es acorde a lo observado para el golfo Nuevo (Dellatorre *et al.*, 2012).