



Análisis esclerocronológico de
Glycymeris longior (Sowerby, 1832):
Edad, estructura poblacional y
evaluación de su potencial como
archivo ambiental del Golfo San
Matías (Mar Argentino)

Lucas Hernán Gimenez

Director: Dr. Enrique Mario Morsan
Co-diretora: Dra. María del Socorro Doldan

Licenciatura en Biología Marina
Escuela Superior de Ciencias Marinas
Universidad Nacional del Comahue
2017





**Análisis esclerocronológico de *Glycymeris longior*
(Sowerby, 1832): Edad, estructura poblacional y
evaluación de su potencial como archivo ambiental
del Golfo San Matías (Mar Argentino)**

Lucas Hernán Gimenez

Director: Dr. Enrique Mario Morsan

Co-directora: Dra. María del Socorro Doldan

Licenciatura en Biología Marina

Escuela Superior de Ciencias Marinas

Universidad Nacional del Comahue

2017

A mis padres, Susana y Antonio,

por creer en mí siempre.

Y a la vida,

por dejarme cumplir esta meta.

Agradecimientos

A mis directores, los doctores Enrique Morsan y María del Socorro Doldan. Gracias por introducirme en la investigación, guiarme con sus conocimientos, compartirme sus experiencias, ayudarme cuando entraba en dudas (que era bastante a menudo), tenerme paciencia respecto a mi ansiedad de querer avanzar y mis mañas a la hora de trabajar, y porque en todo momento tomaron en cuenta lo que tenía para decir. También quiero agradecer a las dos personas que están detrás de los títulos, Quique y Soco, con quienes compartí risas, charlas sobre la vida y muchos lindos momentos. Gracias por la confianza, el respeto y por abrirme las puertas de sus casas para compartir momentos con sus familias. Hicieron de este trabajo algo atrapante y muy agradable.

A la comunidad de la Escuela Superior de Ciencias Marinas, que me ayudó a entrar en este fascinante mundo que es la Biología Marina. Gracias a los profesores por la educación que me brindaron y por ser ejemplo de vocación y entusiasmo hacia las ciencias. De todos ustedes me llevo algún recuerdo o consejo. Quiero hacer una mención especial para la Cátedra de Histología y Embriología, que me ayudó a dar los primeros pasos en el mundo de la docencia: gracias Mari y Eri por todo el tiempo compartido con los ojos en el microscopio y la buena onda. También gracias a los directivos y el personal no docente, en especial a Marita que ha sido siempre de mucha ayuda —desde que empecé a bombardear con e-mails desde Mendoza cuando me iba a inscribir a la carrera hasta este último año. ¡Gracias a todos!

A la comunidad del Centro de Investigación Aplicada y Transferencia Tecnológica en Recursos Marinos “Almirante Storni” (CIMAS). Gracias a las personas que hacen del Laboratorio de Investigaciones en Ecología Bentónica (LIEB) y del Laboratorio de Histología y Patología dos lugares con un ámbito cálido y amigable para trabajar y sentirte bien y cómodo. Mis horas cortando valvas o contando y midiendo anillos fueron agradables gracias a la buena energía del equipo de trabajo. Quiero hacer una mención especial para la Dra. Paula Zaidman, que ha sido el tercer pilar en mi formación a lo largo de este trabajo: gracias Pauli por tu ayuda con el análisis de datos y por tus consejos y aportes siempre tan acertados. (También gracias por las charlas sobre series y spoilers que tenía con vos y Soco en la oficina).

Al Dr. Ricardo Villalba del Laboratorio de Dendrocronología del Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA) de Mendoza. Gracias Ricardo por tanta amabilidad, por recibirme y ayudarme con el uso de los programas de análisis de anillos y brindarme un poco de todo tu conocimiento acerca del crossdating y la construcción de cronologías. Tu aporte y ayuda fueron fundamentales.

A mis amigos y compañeros de San Antonio, con quienes crecí durante estos años. ¡Gracias a todos! Son muchos para nombrarlos, pero si me gustaría mencionar a Aye, Mai (y Pino), la Negra (y Lihuen), Agus, Astrid, Nair, Carito, Sai, Char, Juli, Bruzi, Córdoba, Panchito y Nico. Sin ustedes esto hubiera sido muy aburrido. Gracias por las tardes de playa, las comidas, los fogones, las charlas, los congresos y las interminables clases compartidas.

A mis amigas de siempre: Jime, Jeka, Ivi, Mar, Ashe, Juli y Gy. Gracias por esperarme en Mendoza con un abrazo cada vez que he vuelto, por tener siempre una palabra de apoyo, decirme cuándo me estaba equivocando, ser tan incondicionales conmigo, entenderme y entender la distancia y también por todos los audios interminables y las llamadas de emergencia.

A Sonia y Rubén, ejemplos de profesionales, buenas personas y amigos. Muchas gracias por aconsejarme, por recibirme en su casa con tanto cariño y por estar pendientes de mi crecimiento a lo largo de estos años.

A mi loca familia, los Gimenez. A mis hermanos Ru, Dani y Cri —que pensaron que no iba a durar dos meses en la Patagonia. Gracias por todo el apoyo, cada abrazo, cada palabra de aliento y todos los asados compartidos. A mis sobrinos Franco, Cata, Cristián, Beli, Guada y Santi. Gracias por cada abrazo, cada “¿cuándo vuelves, tío?”, cada sonrisa, cada video-llamada, cada “te quiero y te extraño, tío” y todo el cariño que me dan cuando vuelvo a verlos y cuando estoy lejos. A mi prima Gi, por ser como una hermana y estar siempre pendiente de cómo estoy y en qué ando. Gracias a todos por estar tan cerca a pesar de la distancia.

Por último he dejado a las dos personas más importantes, quienes han hecho que hoy sea la persona que soy: mis padres. Gracias por apoyarme en cada decisión que he tomado y creer en mí siempre —incluso cuando yo dejo de creer— por enseñarme a no bajar los brazos y brindarme el valor y el aliento para luchar por mis sueños. Sin ustedes esto jamás hubiera sido

posible. Gracias por escuchar cada detalle que tenía para contarles sobre la carrera, desde que descubrí qué eran los corales, hasta mi trabajo con los anillos de las almejas. El niño que era a los 6 años les agradece por ayudarlo a que se cumpla su sueño de ser Biólogo Marino. Gracias a vos papá por acompañarme hasta la Patagonia —a pesar de que ninguno la había pisado antes y no sabíamos en qué me estaba metiendo. Y gracias a vos mamá por venir hasta el mar a pesar de que te da miedo. Son ustedes quienes siempre me impulsan a ir por más y a ser mejor persona. Gracias por tanto amor. Los amo.

Lucas

Resumen

El interés respecto al rol del clima en la estructuración de los ecosistemas marinos se ha incrementado en las últimas décadas. La ausencia de series de datos históricas representa el principal obstáculo en estos estudios. Por eso, existe una búsqueda de alternativas que aporten estimaciones de la variabilidad ambiental. El estudio de los incrementos de crecimiento en moluscos bivalvos brinda información acerca de la biología y ecología de estos organismos, como así también del ambiente dentro del cual se han desarrollado. El presente trabajo de tesis se focaliza en la almeja *Glycymeris longior*. Los objetivos son: 1) determinar la periodicidad con la que se forman las bandas de crecimiento en las valvas de *G. longior*; 2) estudiar la estructura demográfica y la longevidad de la población de El Sótano (Golfo San Matías); 3) modelar la tasa de crecimiento individual a partir de los incrementos de crecimiento y construir un registro esclerocronológico para el Golfo San Matías; y 4) analizar el posible vínculo entre la cronología y la variabilidad de los factores ambientales que podrían influenciarla. Se demostró que las bandas de crecimiento de la especie se forman anualmente: alternando una banda translúcida durante los meses cálidos y una opaca en meses fríos. Se estimaron las edades de las almejas, que presentaron una edad media de 37,91 años y una moda de 37 años. La longevidad máxima observada fue de 69 años. El crecimiento ontogénico sincrónico entre los individuos permitió la aplicación de la técnica de *crossdating*. El análisis de la magnitud de los anchos de los incrementos permitió la identificación de años de referencia y una correcta asignación de fechas. La alineación de las series de datos individuales determinó una correlación de 0,67. La cronología maestra construida abarca el periodo entre 1952 y 2015 (64 años), con un periodo estadísticamente robusto entre 1990 y 2011. Se encontró una correlación positiva entre la cronología y la temperatura superficial del agua de mar promedio del

mes de mayo (entre 1985 y 2007). La longevidad de *G. longior*, la amplia distribución geográfica, el registro estacional en la formación de las bandas de crecimiento, el crecimiento sincrónico como respuesta a la señal ambiental, la presencia de un registro fósil extenso en el Holoceno, y la correlación encontrada entre la esclerocronología con la temperatura superficial del agua para el mes de mayo, demuestran que la especie tiene potencial para ser utilizada como estimador de la variabilidad ambiental en el Atlántico Sudoccidental.

Palabras clave: Esclerocronología, moluscos bivalvos, estructura poblacional, *Glycymeris longior*, variabilidad ambiental.

Abstract

The interest about the role climate plays on the structuration of marine ecosystems has increased in the last decades. The lack of historical data series represents the main obstacle in these studies. Hence, there is a search of alternatives that provide environmental variability estimations. The study of growth increments of bivalves is a reliable tool to obtain information about the biology and ecology of these organisms, and the environment where they have developed in. This thesis focuses on the clam *Glycymeris longior*. The aims of this study are: 1) to determine the periodicity of the formation of the growth increments in the shells of *G. longior*; 2) to study the demographic structure and longevity of El Sótano (San Matías Gulf) population; 3) to model the individual growth rate and to develop an esclerochronologic record for the San Matías Gulf; and 4) to analyse the possible links between the chronology and the environmental variability that might influence it. An annual periodicity was demonstrated for the formation of *G. longior* growth increments of the shell: a translucent band in the warm months and a dark one in the cold months. The age of the clams were estimated with a mean age of 37.91 years and a mode of 37 years. The maximum observed longevity was 69 years. The synchronic ontogenic growth among individuals allowed the application of *crossdating* technique. Analysing the magnitude of the width in the increments allowed the identification of signal years and the correct date assignation. The alignment of individual data series showed a correlation of 0.67. The master chronology spanned between 1952 and 2015 (64 years) with a robust statistic period between 1990 and 2011. A significant positive correlation was found between the chronology and the mean sea surface temperature of May (between 1985 and 2007). The longevity of *G. longior*, the geographic distribution of the species, and the seasonal formation of the growth increments, along with the synchronic growth among

individuals as a response to an environmental signal, the fossil record in the Holocene and the correlation found between the sclerochronology and the sea surface temperature in May, proves that this species could be used as proxy for the environmental variability for the South Atlantic Ocean.

Key words: Sclerochronology, bivalve mollusc, population structure, *Glycymeris longior*, environmental variability

Índice

| | |
|--|----|
| 1. INTRODUCCIÓN | 1 |
| 1.1. El estudio de las bandas de crecimiento en moluscos bivalvos | 2 |
| 1.2. La Esclerocronología como herramienta en el estudio de la variabilidad ambiental..... | 4 |
| 1.3. El caso de estudio: <i>Glycymeris longior</i> | 7 |
| 2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS | 11 |
| 2.1 Objetivo general..... | 11 |
| 2.2 Objetivos específicos | 11 |
| 2.3 Hipótesis y predicciones..... | 11 |
| 3. MATERIALES Y MÉTODOS | 12 |
| 3.1 Área de estudio | 12 |
| 3.2 Diseño de muestreo..... | 15 |
| 3.3 Tratamiento de las valvas – Obtención de secciones delgadas..... | 16 |
| 3.4 Determinación de la periodicidad de las bandas internas de crecimiento | 17 |
| 3.5 Estimación de la edad y estructura demográfica | 18 |
| 3.6 Construcción de la cronología a partir del crecimiento ontogénico | 19 |
| 3.6.1 Digitalización de los cortes | 19 |
| 3.6.2 <i>Crossdating</i> y medición de los anillos internos de crecimiento..... | 21 |

| | |
|---|-----------|
| 3.6.3 Estandarización y construcción de la cronología | 22 |
| 3.6.4 Verificación de la cronología | 24 |
| 3.7 Relación entre el crecimiento ontogénico y las variables ambientales | 25 |
| 4. RESULTADOS..... | 26 |
| 4.1 Datos del muestreo..... | 26 |
| 4.2 Descripción de la sección delgada de la valva de <i>Glycymeris longior</i> | 27 |
| 4.3 Periodicidad en la formación de las bandas de crecimiento internas | 30 |
| 4.4 Estructura demográfica y longevidad de la población de El Sótano..... | 31 |
| 4.5 Construcción de la esclerocronología a partir del crecimiento ontogénico | 33 |
| 4.5.1 <i>Crossdating</i> | 33 |
| 4.5.2 Cronología maestra para el sitio El Sótano | 35 |
| 4.6 Relación entre el crecimiento ontogénico y las variables ambientales | 39 |
| 5. DISCUSIÓN | 42 |
| 6. CONCLUSIONES..... | 48 |
| 7. BIBLIOGRAFÍA | 49 |
| ANEXOS | 58 |

1. INTRODUCCIÓN

El rol del clima en la estructuración de los ecosistemas marinos ha despertado un interés creciente en los últimos años. Este hecho ha llevado a una renovada atención en las relaciones existentes entre la variabilidad ambiental y la abundancia de las especies, y sobre cómo pueden aislarse los efectos climáticos de los impuestos por la acción humana (Strom 2003). Si bien ha habido un avance en entender los procesos climáticos y su interacción con la dinámica de las poblaciones de organismos marinos, la ausencia de series de datos históricos representa el obstáculo principal (Hays *et al.* 2005). Los registros de variables ambientales, tomadas a partir de instrumental *in situ* o remoto, son escasos o incompletos tanto espacial como temporalmente (Butler *et al.* 2009). Es necesario, entonces, buscar alternativas que aporten estimaciones del comportamiento de variables ambientales, su variabilidad interanual y tendencias de largo plazo.

En las estructuras esqueléticas de los organismos queda mucha información preservada como cambios estructurales, morfológicos o químicos. El término *esqueleto* ha sido definido, en un sentido amplio, como los tejidos duros que crecen por depositación o acreción del material que los conforma, constituyendo tanto endoesqueletos como exoesqueletos, y pudiendo estar mineralizados o no (Rhoads & Lutz 1980). Existe una extensa diversidad de estructuras duras en organismos marinos, como por ejemplo: espículas de poríferos, esqueletos de corales escleractinios, estatolitos de cefalópodos, dientes de mamíferos, otolitos, escamas o radios de las aletas de peces osteíctios, vertebras u espinas de peces cartilaginosos y conchillas de gasterópodos y bivalvos, entre otros. Analizando estas estructuras se pueden obtener datos acerca de la biología de los organismos e inferir las condiciones del ambiente en que se desarrollaron, tanto en muestras actuales como fósiles. Una premisa ecológica esencial subyace a este hecho: los organismos son

sensibles a las condiciones del entorno y experimentan niveles de respuesta a los cambios que ocurren en él (Richardson 2001). Una especie sobrevive, crece y se reproduce mientras esté dentro de su rango funcional. Dado que los organismos se desarrollan en ambientes cuyas características fluctúan, espacial y temporalmente, los patrones de crecimiento, supervivencia o éxito reproductivo pueden variar a lo largo del tiempo y de un gradiente ambiental.

1.1. El estudio de las bandas de crecimiento en moluscos bivalvos

Los moluscos bivalvos presentan una conchilla compuesta por dos valvas cuyo material es principalmente carbonato de calcio (80% está en forma cristalina y el resto en forma amorfa; Lowenstam & Weiner 1989). Este compuesto químico puede estar presente en diferentes formas minerales (calcita, aragonita y dolomita), su secreción se produce en el manto y está controlada mediante procesos fisiológicos (Carter 1980). Cuando la incorporación de material se produce porque el material nuevo recubre al previo aislándolo del ambiente externo el proceso se denomina *depositación*; y cuando se produce una yuxtaposición parcial entre el material nuevo y el antiguo se denomina *acreción* (Dillon & Clarck 1980). Estos dos procesos definen zonas en la geometría valvar: una *superficie de depositación* interna que está en contacto con el manto y una *superficie de acreción* externa que se corresponde con el borde exterior de la valva.

Cuando las variaciones en las características de un tejido esquelético son conspicuas y repetitivas se denominan *bandas o líneas de crecimiento*. En la superficie de acreción se forman *bandas externas* que son visibles externamente en la valva entera, y en la superficie de depositación se forman las *bandas internas* que son sólo visibles cuando se efectúan cortes para obtener

secciones de la valva. El *incremento de crecimiento*, se refiere al material depositado con una periodicidad anual el cual, en zonas templadas, suele presentar un patrón de variación que se corresponde con la estacionalidad en las condiciones ambientales (Richardson 2001).

El estudio de las bandas o líneas de crecimiento en moluscos bivalvos marinos ha sido enfocado desde diferentes perspectivas. Desde una visión pesquera, estas constituyen una herramienta sumamente importante para estudiar tanto *patrones demográficos* como tasas de crecimiento individual de una determinada especie. Ambos surgen como respuesta de las poblaciones a gradientes temporales o espaciales, a la calidad ambiental y al estrés ecológico (Rhoads & Lutz 1980). El estudio de patrones demográficos se basa en el cálculo de reclutamiento y supervivencia estimados a partir de distribuciones de frecuencias de tallas y edades obtenidas con el análisis de las estructuras de crecimiento. El crecimiento individual se basa en el modelado de la relación de la talla individual con la edad. Estos análisis son esenciales al momento de evaluar la productividad de los efectivos de especies que se encuentran explotadas por la actividad pesquera y proponer un manejo adecuado de los recursos (Richardson & Walker 1991, Kennish & Lutz 1995, Campana 2001).

Por otro lado, muchos bivalvos longevos han sido empleados para investigar la variabilidad oceanográfica del pasado cercano (décadas pasadas) y lejano (siglos pasados) a partir de sus *patrones ontogénicos* o historia de vida de un individuo (Black *et al.* 2009, Butler *et al.* 2009, Wanamaker *et al.* 2012, Schöne 2013). Son organismos de particular interés dado que, a causa de su reducida o nula movilidad, representarían potenciales registros continuos de las variables del ambiente en el que crecieron a lo largo de toda su ontogenia (Walliser *et al.* 2015).

Los cambios en el ambiente externo pueden ser registrados en las valvas cuando existe un nivel de respuesta frente a un factor ambiental que genera una alteración en los procesos fisiológicos, dando como resultado discontinuidades o variaciones del proceso de formación de las bandas de crecimiento internas y/o externas (Dillon & Clack 1980). De este modo, el patrón de crecimiento del individuo de una especie contiene, en la naturaleza de sus incrementos de crecimiento, las contingencias ambientales de su historia de vida de forma análoga a un calendario.

1.2. La Esclerocronología como herramienta en el estudio de la variabilidad ambiental

La *Esclerocronología* se define como “el estudio de las variaciones físicas o químicas en los tejidos duros de los organismos y el contexto temporal en el cual fueron formados” (Buddemier *et al.* 1974, Hudson *et al.* 1976, Jones *et al.* 2007). Es análoga a la *Dendrocronología* en la cual, a partir de los anillos de los árboles, se deducen rasgos en la historia de vida de los mismos, como así también se reconstruyen registros de variaciones ambientales y climáticas (Fritts 1976, Cook & Kairiukstis 1990). Ambas disciplinas se enfocan en patrones de crecimiento que reflejan incrementos con periodos de tiempo constantes (por ejemplo: anuales, mensuales, mareales, diarios o sub-diarios) determinados y/o influidos por variables ambientales que presentan una periodicidad (por ejemplo: temperatura, aportes de alimento, precipitaciones, etc.). Los estudios esclerocronológicos analizan la estructura física de los tejidos duros a partir de la medición de los anchos de los incrementos de crecimiento, es decir, una cuantificación del tamaño de la unidad que se repite anualmente. Estos pueden o no estar complementados con estudios geoquímicos de isótopos o elementos químicos, englobados en la sub-disciplina denominada *Escleroquímica*.

Al llevar a cabo un análisis de los incrementos de crecimiento, ya sea que el objetivo fuera determinar parámetros demográficos de una población, modelar el crecimiento individual o desarrollar un estudio esclerocronológico para construir una cronología y estimar parámetros ambientales, es necesario en primera instancia expresar estos incrementos como registros de una evolución ontogénica en función del tiempo. En otras palabras, es esencial determinar la periodicidad con la que los incrementos son formados (Campana 2001). En especies de aguas templado-frías, donde la variación de las condiciones ambientales tiene una marcada estacionalidad, el patrón más común consiste en dos bandas que corresponden a los periodos de invierno y verano (Rhoads & Lutz 1980).

Los métodos que pueden ser empleados para estudiar la periodicidad de las líneas de crecimiento son varios, entre ellos: análisis geoquímicos (por ejemplo: de isótopos estables de algún elemento químico que compone la valva), marcado y recaptura de individuos (por ejemplo: con fluorocromos), seguimiento de una cohorte en el tiempo, estudio mensual de los anillos del borde, o la comparación de dos poblaciones que hayan sido colectadas con una diferencia de tiempo conocida (Brocas *et al.* 2013).

Los moluscos bivalvos han sido reconocidos como archivos esclerocronológicos dado que presentan, como grupo, una distribución geográfica muy amplia, proveen un registro estacional de alta resolución (año a año) de las zonas templadas (Surge & Schöne 2005, Schöne & Gillikin 2013), presentan un registro fósil extenso (Gröcke & Gillikin 2008) y muchas especies presentan longevidades que superan los 50 años (Morsan 2000, Ocampo Reinaldo 2005).

El caso particular de la almeja *Arctica islandica* es destacable dado que constituye un archivo esclerocronológico clave debido en parte a su extensa longevidad (>500 años, Butler *et al.* 2013) y a que es una especie ampliamente distribuida en el Océano Atlántico Norte, siendo objeto de

estudio de numerosos trabajos (Butler *et al.* 2010). El estudio de Strom *et al.* (2005) con *Panopea abrupta* en el Océano Pacífico Norte (longevidad >140 años) es también demostrativo, ya que las temperaturas atmosféricas de esa zona costera fueron reconstruidas a partir del análisis de las variaciones en el crecimiento de la valva de la especie. Por su parte, los miembros del género de almejas *Glycymeris* también poseen considerable potencial como archivos ambientales marinos de alta resolución dada su amplia distribución y longevidad (Peharda *et al.* 2016). La almeja *G. glycymeris* en el Océano Atlántico Norte (longevidad ~200 años) ha sido la más estudiada del género y ha sido utilizada tanto para construir cronologías (Brocas *et al.* 2013) como en estudios que utilizan la combinación de múltiples archivos biológicos en conjunto para evaluar la variabilidad ambiental (Reynolds *et al.* 2013, Reynolds *et al.* 2017).

En la actualidad existen registros de cronologías construidas a partir de las líneas de crecimiento de moluscos bivalvos en distintas partes del mundo (Shöne 2003, Strom 2003, Reynolds *et al.* 2013, Walliser *et al.* 2015, Peharda *et al.* 2016, Román-González *et al.* 2016). En el Atlántico Sudoccidental pocos estudios han evaluado el potencial de especies de moluscos bivalvos como archivos esclerocronológicos. El caso de *Retrotapes exalbidus* (ex *Eurhomalea exalbida*) en el Canal de Beagle presenta un potencial debido a su longevidad mayor a 70 años (Lomovasky *et al.* 2002). Sobre esta misma especie, Yan *et al.* (2012) analizaron la periodicidad con la que se depositan las bandas de crecimiento, mediante el análisis de isótopos estables del oxígeno en la valva, y su relación con variables ambientales en una población cercana a las Islas Malvinas. Otro ejemplo es el análisis esclerocronológico y calibración, mediante isótopos estables, del bivalvo *Anomalocardia flexuosa* en relación a variables ambientales en el sistema de Lagunas del área subtropical costera al sur de Brasil (Colonese *et al.* 2017).

No obstante, en el caso particular del Mar Argentino, región que cuenta con especies de bivalvos longevas y de amplia distribución, no se registran estudios que hayan aplicado técnicas esclerocronológicas con el objetivo de construir cronologías y analizar su relación con series de datos temporales que abarquen el pasado cercano (décadas pasadas).

1.3. El caso de estudio: *Glycymeris longior*

El presente trabajo tiene como objeto de estudio a la almeja castañuela *Glycymeris longior*, que presenta la siguiente clasificación taxonómica:

Phylum: Mollusca

- Clase: Bivalvia (Linnaeus, 1758)
 - Subclase: Pteriomorpha (Beurlen, 1944)
 - Orden: Arcida (Stoliczka, 1871)
 - Superfamilia: Arcoidea (Lamarck, 1809)
 - Familia: Glycymerididae (Dall, 1908)
 - Género: *Glycymeris* (Da Costa, 1778)
 - Especie: *Glycymeris longior* (Sowerby, 1832)

En la actualidad la Familia Glycymerididae abarca 147 especies del género *Glycymeris* y otras 55 especies reunidas en el género *Tucetona* (www.marinespecies.org). Es una familia de distribución cosmopolita que tiene sus orígenes en el Cenozoico, habitando ambientes de aguas

templadas o cálidas. Desde una perspectiva evolutiva resulta una familia muy conservativa que desde su aparición ha retenido el mismo plan morfológico y anatómico sencillo (Thomas 1975).

La almeja *G. longior* se presenta en el Océano Atlántico Sur, con una distribución que abarca desde Espiritu Santo, Brasil (20° 19' S, 40° 20' O) hasta el Golfo San Matías, Argentina (GSM; 40° 50' a 42° 15' S, 63° 5' a 65° 10' O; Scarabino 1977, Figura 1). Dentro del GSM esta especie habita en fondos de arena, conchilla y grava, en profundidades que van desde los 6 hasta los 14 metros.

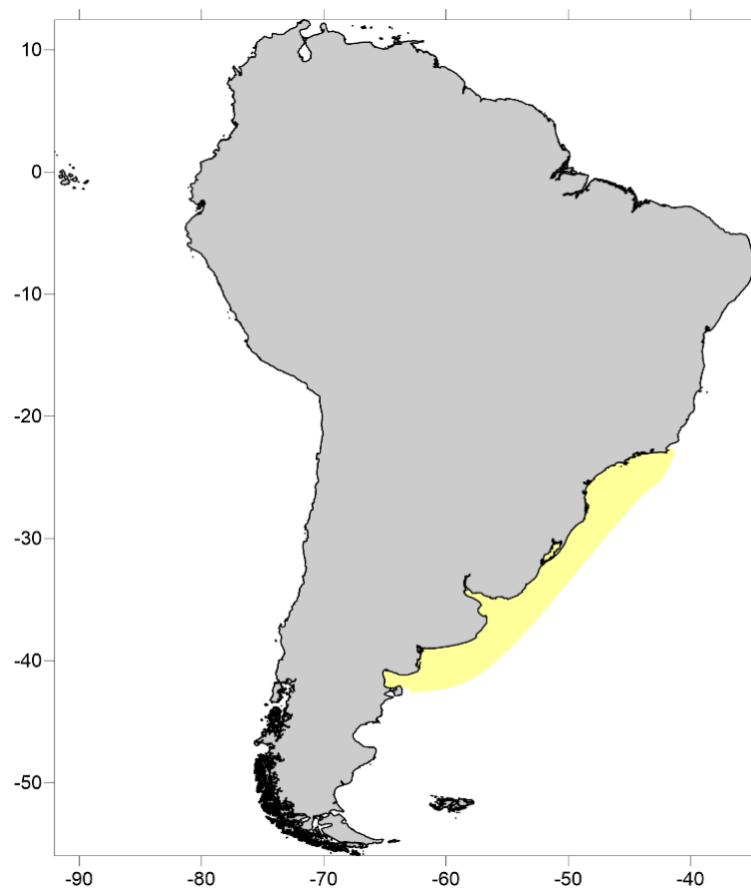


Figura 1. Distribución geográfica de *Glycymeris longior*.

Las valvas de la especie son sólidas y porcelanadas (Figura 2), constituidas en su mayoría por carbonato de calcio (Fainstein 2006). Tienen una morfología subcircular, bastante comprimidas

dorso-ventralmente, y han sido clasificadas como equivalvas y equilaterales. El umbo es prominente y prosogiro (Figura 2A). Los bordes del labro están crenulados, la charnela es taxodonta con dientes subtriangulares (nueve a cada lado) separados por un área ligamental estriada y oblicua (Figuras 2B y 2C). Las improntas de los músculos aductores son profundas, semiovais y desiguales, siendo mayor la del posterior (Figura 2B; Ageitos de Castellanos 1970, Farinati 1978).

La morfología de las partes blandas es conservativa para todo el género: presenta palpos cortos y oblicuos, un ligamento externo potente con un área ligamental en surcos estriados, filibranquias, músculos aductores subiguales, márgenes del manto no fusionados y un pie grande en forma de disco que les confiere algo de movilidad (Ageitos de Castellanos 1970, Thomas 1975).

Si bien la explotación de la especie dentro del GSM actualmente no está desarrollada, principalmente a causa del desconocimiento de la especie (tanto de su biología como su potencial mercado, palatabilidad, uso gastronómico, etc.), existen registros de otras especies del género que conforman pesquerías artesanales de pequeña escala (Batista *et al.* 1999, Beaver *et al.* 2017). En el GSM hay registros de poblaciones de *G. longior* en las zonas de El Sótano (ES) y Bahía San Antonio (BSA). No obstante, aspectos básicos de la biología (ciclo reproductivo, edad de primera madurez, crecimiento) y ecología (estructura demográfica, mortalidad y reclutamiento) no han sido estudiados en la población de ES.

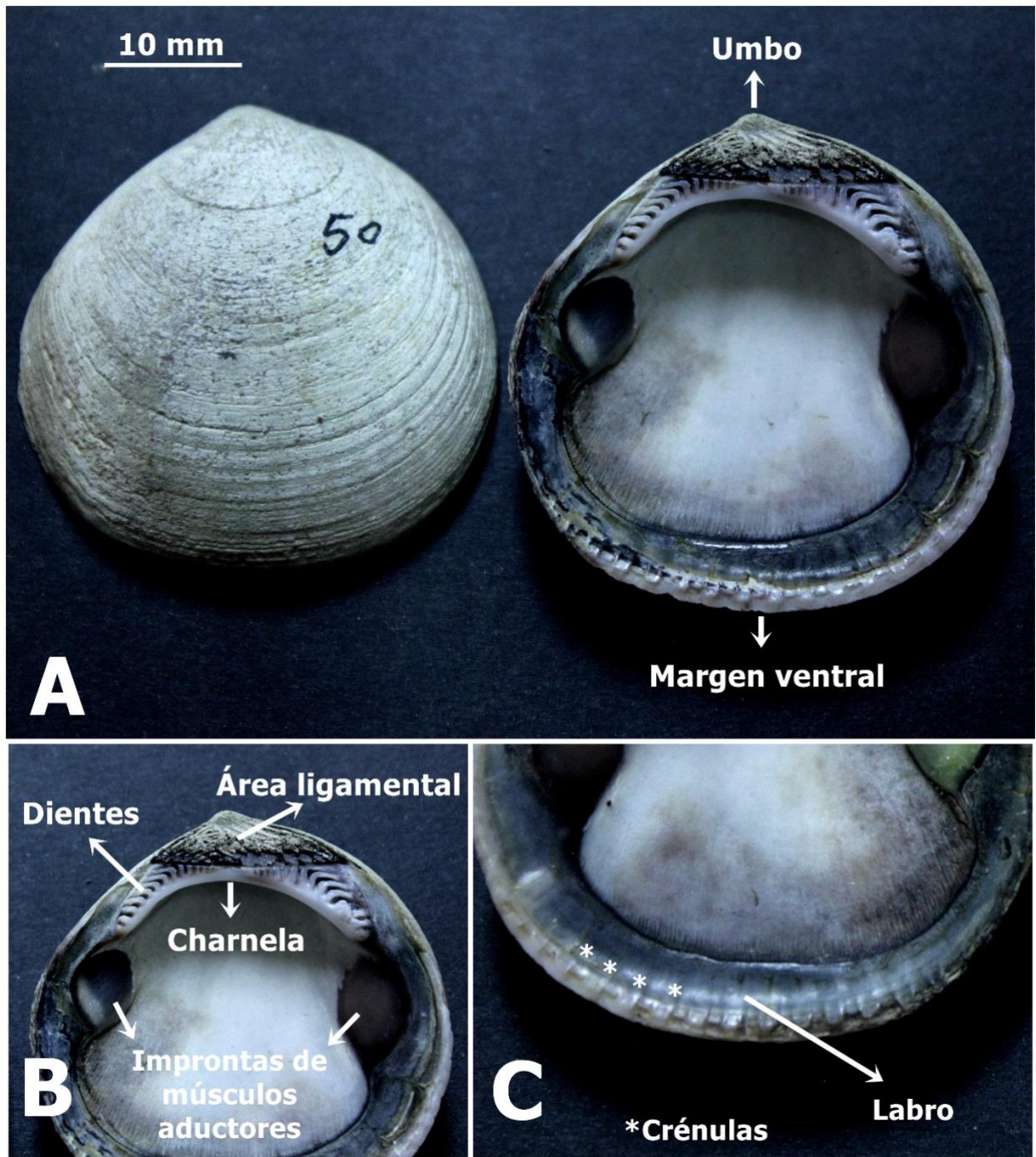


Figura 2. Morfología de las valvas de *Glycymeris longior*. A: Vista externa e interna de las valvas. B: Detalle de la charnela e improntas musculares. C: Detalle del labro y sus crénulas.

2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

2.1 Objetivo general

Estudiar la estructura demográfica y crecimiento individual de *Glycymeris longior* para evaluar su potencial como archivo ambiental para el Golfo San Matías (Mar Argentino).

2.2 Objetivos específicos

- Determinar la periodicidad con la que son formadas las bandas de crecimiento en la valva de *G. longior*.
- Estudiar la estructura demográfica y determinar la longevidad máxima en la población de El Sótano, Golfo San Matías.
- Modelar la tasa de crecimiento individual a partir de los incrementos anuales para construir un registro esclerocronológico del Golfo San Matías.
- Analizar el posible vínculo entre la cronología generada y la variabilidad de los factores ambientales que podrían influenciarla.

2.3 Hipótesis y predicciones

La hipótesis general de esta propuesta se focaliza en que las variaciones y cambios ambientales ocurridos en el pasado reciente pueden ser detectados mediante el estudio esclerocronológico de las valvas de *G. longior*. De dicha hipótesis se desprenden las siguientes predicciones:

- La depositación del carbonato de calcio en la valva de *G. longior* presenta variaciones conspicuas y repetitivas, relacionadas con el ciclo anual de temperatura.

- Existe una relación entre el ancho de los incrementos de crecimiento y las variables ambientales (por ejemplo: temperatura, precipitaciones, salinidad, disponibilidad de alimento), donde bandas anchas corresponderían a años con condiciones favorables para el crecimiento.
- La almeja *G. longior* es una especie con potencial para construir una cronología que permita relacionar su crecimiento ontogénico con la variabilidad ambiental de la costa noroeste del GSM.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Área de estudio

El Golfo San Matías es una cuenca semi-cerrada, con una superficie aproximada de 19.700 km² y ubicada al norte de la plataforma continental patagónica (40° 50' a 42° 15' S, 63° 5' a 65° 10' O; Figura 3A). Se caracteriza por ser un ambiente con aguas relativamente aisladas, separado de la plataforma continental por una apertura somera (Rivas & Beier 1990). Además no existen cursos de agua dulce que desemboquen en él.

La circulación general del golfo presenta un patrón particular: agua fría, proveniente de la Corriente Costera Patagónica, ingresa por la zona sur y luego de un periodo de permanencia de 300 días sale por el sector norte con un sentido nor-oeste (Gagliardini & Rivas 2004, Rivas & Beier 1990; Figura 3A). Dentro de la cuenca del golfo se generan giros ciclónicos, uno en la zona norte de 70 km de diámetro y otro en la zona sur de menor dimensión (Piola & Scasso 1988; Figura 3A). Por otro lado, durante los meses cálidos se forma un frente termohalino en dirección SO-NE (desde

los $41^{\circ} 50' S$ en la costa hasta los $41^{\circ} 25'$ en la boca del golfo, Figura 3A). Este frente divide al GSM en dos masas de agua con características diferentes: agua relativamente fría, similar a las aguas de la plataforma al sur, y agua cálida con mayor salinidad, productividad primaria y secundaria al norte (Piola & Scasso 1988). Durante los meses invernales este frente desaparece y la distribución de la temperatura superficial del mar es uniforme en toda la extensión del golfo (Gagliardini & Rivas 2004).

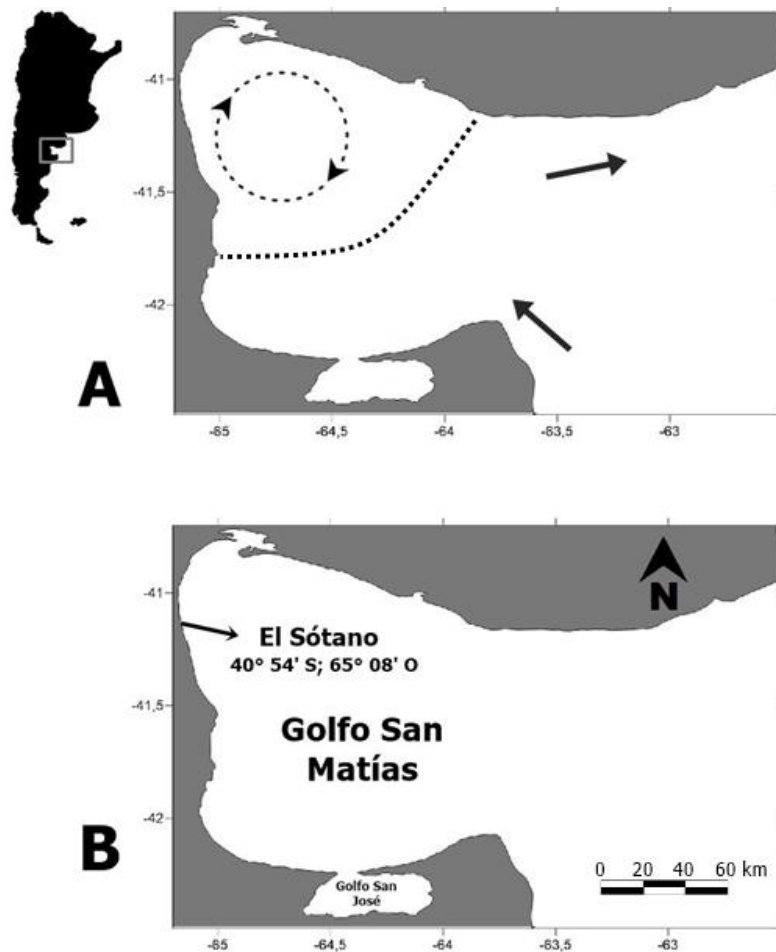


Figura 3. Área de estudio. A) Patrones oceanográficos del Golfo San Matías: las flechas indican las zonas por donde ingresa el agua desde la plataforma al golfo y por donde sale desde el golfo hacia la plataforma; el círculo con línea sólida representa el giro ciclónico y la línea de puntos marca el frente termohalino. B) Ubicación del sitio de muestreo.

Las almejas utilizadas en este trabajo fueron recolectadas en un banco ubicado sobre la costa noroeste del GSM en la zona denominada El Sótano (ES, 40° 54' S, 65° 08' O; Figura 3B). Esta zona tiene una circulación de agua restringida. La conjugación de este factor con la escasa pendiente en las zonas poco profundas, y la amplitud de mareas (7,3 m promedio; 9,2 m en mareas de sicigia) resultan en una gran amplitud térmica entre verano e invierno. La temperatura de fondo describe un ciclo anual con una temperatura máxima de 20°C (en febrero) y mínima de 9°C (en agosto), y un promedio anual de 13,8°C (Figura 4; Williams *et al.* 2014). El sedimento predominante es arenoso en áreas cercanas a la línea de costa, y gradualmente mezclado con fragmentos de valva, grava y limo hacia profundidades mayores. (Escofet *et al.* 1977, Morsan *et al.* 2010). La salinidad es ligeramente superior a 34 ‰ a lo largo de todo el año.

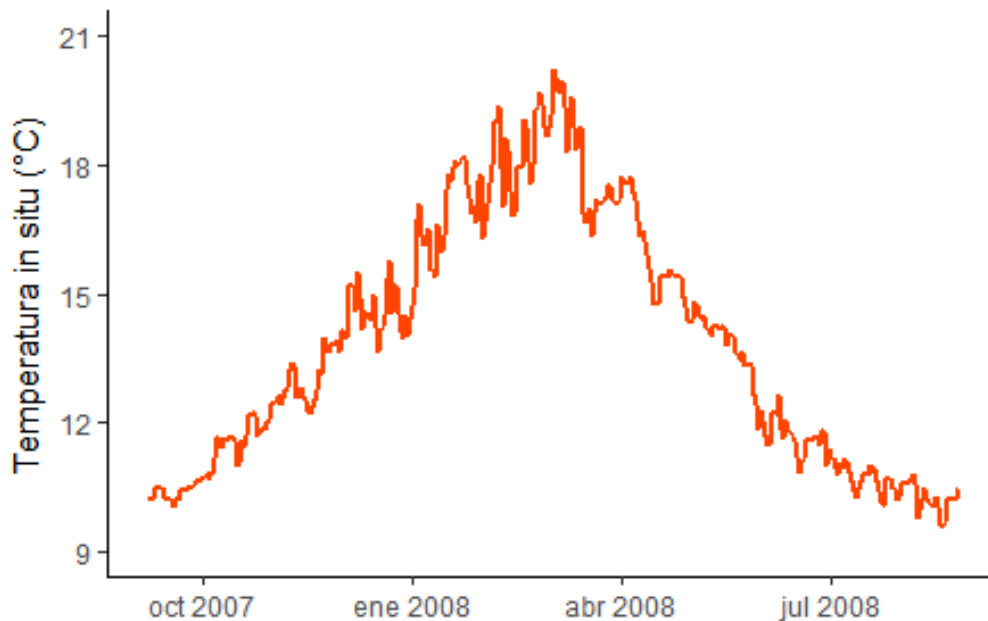


Figura 4. Temperaturas de fondo en la zona de El Sótano en los años 2007/2008 (Datos tomados de Williams *et al.* 2014).

3.2 Diseño de muestreo

El protocolo de muestreo consistió en la recolección mensual de individuos vivos de *Glycymeris longior* (n variable, entre 80-200 individuos) entre junio de 2015 y agosto de 2016. El muestreo se realizó mediante buceo autónomo, excavando en el sedimento, recolectando todos los ejemplares visibles. Los individuos fueron conservados vivos y trasladados al laboratorio del Centro de Investigación Aplicada y Transferencia Tecnológica en Recursos Marinos “Almirante Storni” (CIMAS). Es importante aclarar que en tres meses no fue posible realizar los muestreos por cuestiones de logística: septiembre y diciembre de 2015 y marzo de 2016.

En el laboratorio se seleccionaron al azar 30 individuos por muestra para este trabajo ($n_{\text{total}}=360$). La carne fue eliminada y las valvas fueron limpiadas de epibiontes y dejadas al aire libre para que se sequen. A cada individuo se le asignó una identificación según: *GlyX-Y*, donde *X* corresponde al número de muestreo (entre 1 y 12); e *Y* es el número de individuo de ese muestreo (entre 1-30). Para cada individuo se registraron las medidas morfométricas de alto (*At*) y largo (*Lt*), que fueron medidas con calibre digital con precisión de 0,01 mm (Figura 5).

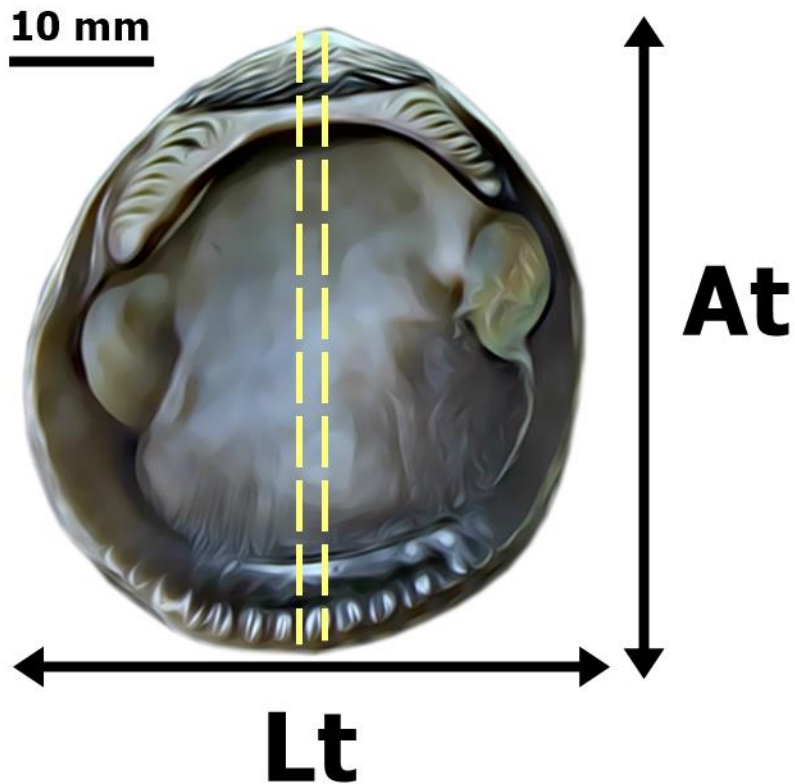


Figura 5. Esquema del interior de la valva de *Glycymeris longior*. Los segmentos indican las medidas morfométricas de *At* (alto total) y *Lt* (largo total). La línea de trazos amarilla muestra el eje de corte.

3.3 Tratamiento de las valvas – Obtención de secciones delgadas

De cada par de valvas se seleccionó la que presentaba menos daños, causados por la manipulación en el muestreo, para realizar secciones delgadas ($n_{\text{total}} = 360$). Las valvas fueron cortadas a lo largo del eje central de crecimiento desde el umbo hasta el margen ventral (Figura 5) con una máquina de corte de baja velocidad equipada con una hoja de borde diamantado (Struers Mintom®). Luego de un primer corte, la sección interna de la valva fue lijada y pulida utilizando papel de lija de grano de 500, 1000 y 4000 sucesivamente, sobre una plataforma giratoria de velocidad variable (Struers LaboPol-5®). La superficie pulida fue montada sobre un portaobjetos con pegamento de

cianocrilato. Una vez que el pegamento estuviera seco, se realizó un segundo corte para obtener una sección delgada de 1 mm de espesor. Esta sección fue desgastada y pulida con papel de grano medio (1000) hasta obtener el espesor deseado ($\leq 0,6$ mm), y fino (4000) hasta obtener el brillo y la textura ideales para su observación.

3.4 Determinación de la periodicidad de las bandas internas de crecimiento

La periodicidad de las bandas de crecimiento fue determinada mediante el análisis de la evolución en la coloración del borde del margen ventral y el tamaño promedio del ancho de la última banda translúcida a lo largo del año de muestreo. Las secciones delgadas de los 12 meses de muestreo ($n_{\text{mensual}}=30$) fueron observadas bajo microscopio con luz transmitida y se registró la coloración del margen de la valva: borde claro (o translúcido) o borde oscuro (u opaco, Figura 6). Se realizaron dos o tres observaciones independientes y distanciadas en el tiempo. Sólo se consideraron aquellos datos en los que hubo coincidencia en al menos dos observaciones. Se analizó la evolución mensual a lo largo del año de muestreo de las frecuencias relativas para ambas categorías.

Aquellas valvas cuyo margen presentó borde translúcido fueron fotografiadas. Sobre estas fotografías se midió el tamaño de la banda clara que estaba en formación. Con estas mediciones se calculó un tamaño promedio mensual y se analizó su evolución a lo largo del año de muestreo. Además se calculó el error medio en las mediciones para el observador, eligiendo bordes al azar y realizando 10 repeticiones de cada medición.

La relación entre estas mediciones con respecto a la temperatura del agua de mar de fondo se analizó visualmente a partir de datos medidos *in situ* en el periodo de 2016 y 2017 en la zona de El

Sótano. Los datos fueron tomados con una frecuencia de 30 minutos por un termobotón fondeado a una profundidad de entre 4 y 13 metros, según la altura de la columna de agua (datos provenientes del Programa de Monitoreo de Calidad Ambiental de Zonas de Producción de la Provincia de Río Negro).

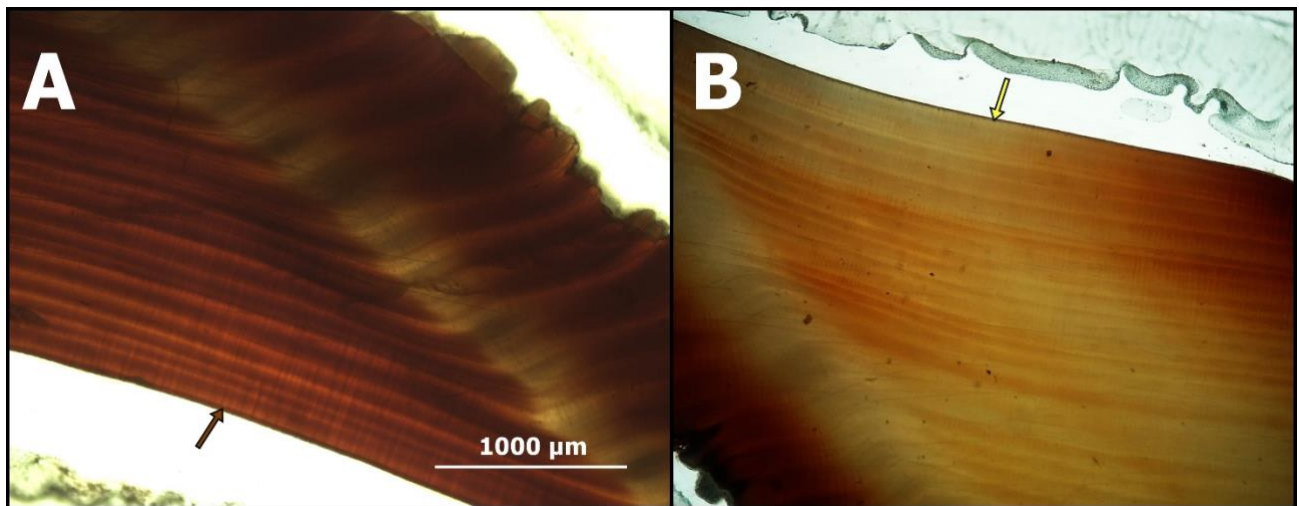


Figura 6. Tipos de borde en las secciones delgadas de *Glycymeris longior* vistos bajo microscopio óptico. A: Borde oscuro. B: Borde claro.

3.5 Estimación de la edad y estructura demográfica

La edad de cada individuo fue determinada mediante el método de lectura y recuento de las bandas internas. Las observaciones fueron realizadas bajo microscopio óptico con un aumento de 40x. Se realizaron de dos a tres observaciones independientes y sólo fueron tomadas en cuenta aquellas en las cuales hubo coincidencia en al menos dos oportunidades. Como los muestreos fueron realizados entre junio de 2015 y agosto de 2016, las edades estimadas de los últimos siete meses de muestreo

fueron corregidas restando un año para poder construir una estructura de edades para el sitio de muestreo.

La estructura demográfica de la población de El Sótano fue estudiada a partir de la distribución de frecuencias de tallas (DFT) y de frecuencia de edades (DFE). La DFT fue construida a partir de los altos (A_t) de las almejas (Figura 5), se calculó la talla promedio y se observó la moda. En la DFE construida se observó la moda y se calcularon la edad media y la longevidad máxima de la población.

3.6 Construcción de la cronología a partir del crecimiento ontogénico

3.6.1 Digitalización de los cortes

Las secciones delgadas que presentaron un patrón bien marcado de bandas de crecimiento fueron fotografiadas bajo microscopio óptico (Nikon Eclipse E200; Cámara Nikon TV Lens 0,55 x DS) a lo largo de una transecta siguiendo el eje principal de crecimiento. Con las fotos seriadas de cada preparado se realizó un fotomontaje mediante la función “Photomerge” del programa Adobe Photoshop®, que incluyó una imagen calibrada (Figura 7). Cada fotomontaje estaba compuesto por 40-50 fotografías individuales. Los incrementos anuales fueron marcados y enumerados.

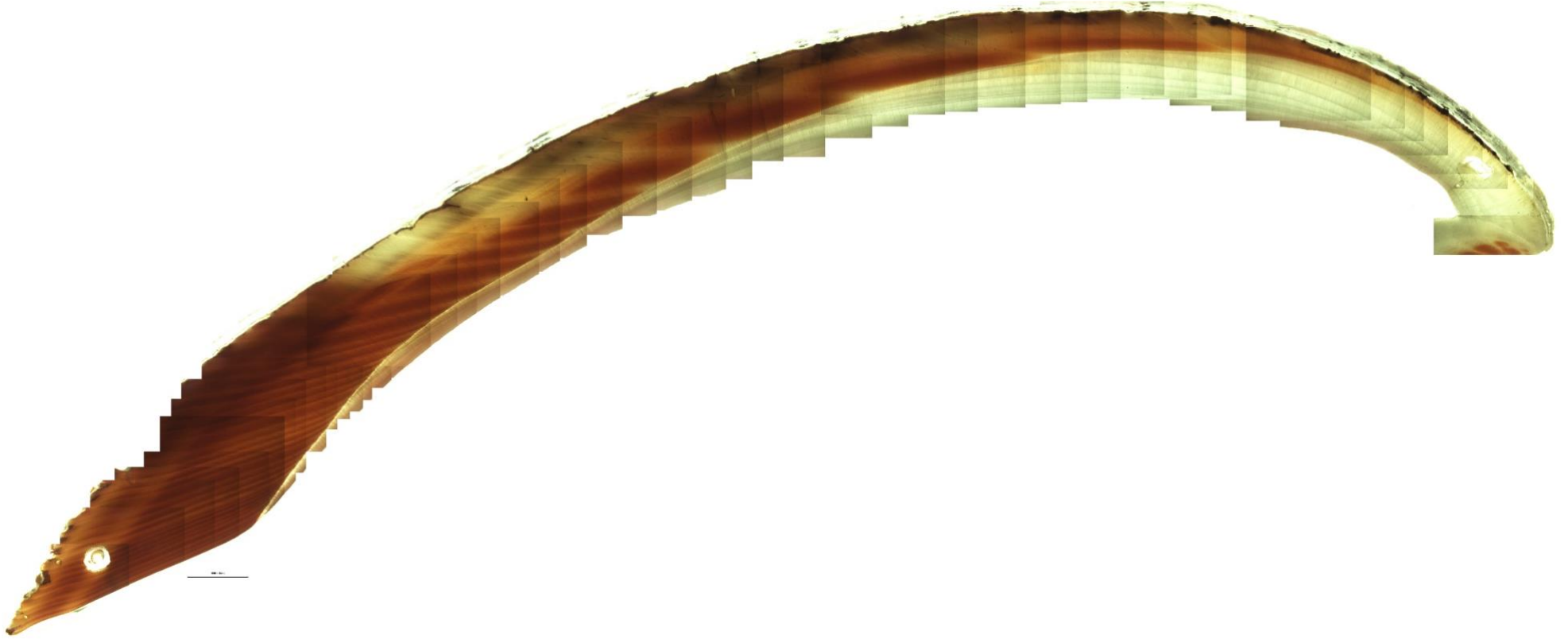


Figura 7. Fotomontaje del corte delgado de *Glycymeris longior*. La línea corresponde a 1000 μm .

3.6.2 Crossdating y medición de los anillos internos de crecimiento

Tanto en estudios dendrocronológicos como esclerocronológicos, las fechas asignadas a los anillos de crecimiento deben ser exactas. Si existe alguna duda en el fechado de los anillos la serie debe ser descartada. El *crossdating* es una técnica que consiste en hacer coincidir patrones de crecimiento de distintos individuos (Schweingruber *et al.* 1990). Fritts (1976) se refiere al *crossdating* como “quizás el procedimiento más crucial en el análisis de anillos de arboles”. Con este procedimiento se pretende asegurar que cada medición esté correctamente fechada, que ningún anillo haya sido agregado o eliminado como consecuencia de un error involuntario en la interpretación, y que cada anillo con características inusuales (como por ejemplo: anormalmente delgado o ancho) sea coherente en todas las secciones delgadas (Strom 2003).

En cada sección delgada, al último incremento de crecimiento completamente formado le fue asignado el año calendario previo al muestreo. A partir de ahí, cada incremento anterior fue fechado hacia atrás en el tiempo. Se realizó un *crossdating* visual con los fotomontajes de las secciones y se identificaron los años en donde el crecimiento fue significativamente mayor o menor (años anchos o delgados comparados con los incrementos de su entorno).

Las mediciones de los incrementos de crecimiento fueron realizadas utilizando el programa ImageJ (www.imagej.net), registrando el ancho a lo largo de la sección delgada. Las mediciones se realizaron procurando mantener la perpendicularidad entre las bandas de crecimiento. Se realizó un cálculo del error de la medición, eligiendo incrementos al azar, y realizando 10 repeticiones de cada medición. Se calculó el error medio asociado para el observador. Es importante remarcar que los primeros seis incrementos no fueron medidos dado que se buscó disminuir los errores en las mediciones y en dichos años no fue posible lograr una medición de manera perpendicular.

Para la verificación de que los años asignados a los incrementos de crecimiento fueran correctos se utilizó el programa COFECHA (Holmes 1983). Este programa analiza los patrones de las magnitudes de los anchos de los incrementos de crecimiento mediante un análisis de correlación entre varios individuos. Comparaciones sistemáticas son realizadas para todas aquellas posibles superposiciones dentro de una ventana temporal asignada. En este estudio se utilizaron periodos con una ventana temporal de 30 años de ancho, superpuestas cada 15 años. Para cada superposición se calcularon correlaciones. Altas correlaciones producidas a un desplazamiento constante entre diferentes series de datos, provenientes de varios individuos, son indicadores de una buena alineación temporal (Scourse *et al.* 2006).

3.6.3 Estandarización y construcción de la cronología

Previo a que las series de datos individuales puedan ser empleadas para construir una cronología promedio es necesario estandarizar los datos. Como el crecimiento individual de los moluscos bivalvos está controlado tanto por procesos fisiológicos como condiciones ambientales, a medida que un individuo crece, su tasa de crecimiento decrece resultando en incrementos cada vez más pequeños (Richardson 2001). El análisis esclerocronológico requiere la eliminación de esta tendencia ontogénica permitiendo comparar entre sí las tasas de crecimiento de un mismo individuo a lo largo de su vida (proceso llamado *detrending* en inglés). Esto se realiza mediante el ajuste de un modelo teórico de la tasa de crecimiento en relación a la edad a los datos.

Una vez seleccionados los individuos que formarían parte de la cronología final, con sus incrementos de crecimiento fechados y corregidos (n= 8), se procedió con la construcción de cronologías individuales a partir de los incrementos anuales de cada individuo. El modelo ajustado a los datos de crecimiento ontogénico fue una curva exponencial negativa modificada (Fritts 1976) según la fórmula:

$$y_t = ae^{-bt} + k \quad (\text{Fórmula 1})$$

donde y_t es el crecimiento esperado para el año t , e es la base del logaritmo natural y a , b y k son parámetros calculados para cada curva de crecimiento individual. Este procedimiento se realizó mediante el programa ARSTAN (Cook *et al.* 2007).

El *detrending* se realizó dividiendo los datos medidos de cada individuo por los predichos por el modelo individual. Los valores obtenidos constituyen los *índices de crecimiento* (GI, del inglés *growth index*; Fórmula 2) para cada año. Éstos fueron estandarizados como *índices estandarizados de crecimiento* (SGI, del inglés *standardized growth index*; Fórmula 2) al sustraerles la media de la serie de datos y dividirlos por el desvío estándar.

$$GI_i = \frac{X_i(\text{medido})}{X_i(\text{predicho})} \quad (\text{Fórmula 2})$$

$$SGI_i = \frac{GI - \overline{X_{1,2,\dots,n}}}{SD(X_{1,2,\dots,n})} \quad (\text{Fórmula 3})$$

Los SGI son una medida adimensional de cómo el crecimiento se desvía de la tendencia media del crecimiento predicho por el modelo. El cálculo de los SGI permite comparar entre organismos jóvenes y longevos, ya que se elimina la disminución absoluta del ancho de los incrementos que se da con la madurez y se conserva la varianza a lo largo de toda la serie de datos (Schöne 2003). Para

construir la cronología maestra para el sitio, los SGI fueron promediados usando una media robusta bponderada (Cook & Kairiukstis 2013). Se utiliza esta media, en vez de la media aritmética, debido a que elimina eficientemente a los *outliers* o anomalías, aumentando la señal común contenida en los datos, aceptando el supuesto que dichos outliers son resultado de perturbaciones no climáticas. El programa ARSTAN construye tres versiones de cronología: 1) la cronología *Estandar* que es una media de las cronologías individuales en la cual no se modela la autocorrelación de los datos; 2) la cronología *Residual* en la que se aplica un modelo autoregresivo para eliminar la autocorrelación y obtener los residuales del modelo aplicado; y 3) la cronología *Arstan*, a la cual se le reincorpora la autocorrelación modelada.

3.6.4 Verificación de la cronología

Para evaluar la calidad estadística de las cronologías construidas se emplearon métodos de correlación recomendados y descriptos por Cook & Kairiukstis (2013). La estabilidad fue evaluada con el estadístico *Rbar* y la señal común —expresada por los individuos que componen la cronología— fue cuantificada con el estadístico *EPS* (*Expressed population signal*). Este último expresa la señal como una fracción total de la varianza de la serie de datos, aceptándose que una cronología es estadísticamente significativa cuando su *EPS* es mayor a 0,85 (Wigley *et al.* 1984).

$$EPS = (n * Rbar) / (n * Rbar + (1 - Rbar)) \quad (\text{Fórmula 4})$$

donde, *n* es el número de series individuales y *Rbar* es la correlación media entre las series estandarizadas.

3.7 Relación entre el crecimiento ontogénico y las variables ambientales

Con el fin de buscar relaciones entre los patrones ambientales y el crecimiento de *Glycimeris longior* se realizaron correlaciones entre series temporales de datos o índices ambientales disponibles y la cronología Residual. Las variables ambientales usadas provinieron de distintas fuentes: 1) temperatura atmosférica promedio mensual y anual (datos provenientes del Servicio Meteorológico Nacional – SMN¹), 2) precipitaciones promedio mensuales y anuales (datos del SMN¹), 3) temperatura superficial del agua de mar promedio mensual y anual (datos satelitales provenientes de NOAA-NASA²) y 4) índices anuales del Niño–Niña Oscilación Sur (*Southern Oscillation Index* o SOI; base de datos de acceso libre de Bureau of Meteorology – Australian Government³).

Para definir la ventana temporal usada para cada variable ambiental se buscó que no hubiera años sin datos. Se determinó el periodo de tiempo entre 1986-2015 para las variables de precipitación y temperatura atmosférica, entre 1985-2007 para la temperatura superficial del agua de mar y 1952-2015 para los índices SOI.

Para evaluar la autocorrelación de todas las series de datos ambientales se aplicó un modelo de ARIMA, testeándose la autocorrelación hasta grado 4 para los promedios anuales y los promedios mes a mes. El modelo fue corrido mediante la librería *Stat* del programa R (R Core Team 2013). En casos donde el modelo de algún grado distinto a cero obtuvo el valor mínimo de

¹ Servicio meteorológico nacional: www.smn.gov.ar

² NOAA-NASA: www.nodc.noaa.gov

³ Bureau of Meteorology: <http://www.bom.gov.au/climate/current/soihtm1.shtml>

AIC, se obtuvieron los residuales del modelo para trabajar independientemente de la autocorrelación de los datos.

Se realizó un análisis de correlación entre los SGI de la cronología Residual y las series de datos ambientales, o sus residuales del modelo autorregresivo de acuerdo al caso, mediante el cálculo de coeficientes de Spearman tanto para los promedios mensuales como para el promedio anual de cada serie ambiental. Para poder realizar una comparación visual, entre las variables ambientales y la cronología, se realizó una transformación mediante estandarización en aquellas variables ambientales que mostraron una correlación significativa (Fórmula 5).

$$SX_i = \frac{Xi - \overline{X_{1,2,...n}}}{SD(X_{1,2,...n})} \quad (\text{Fórmula 5})$$

donde, SX_i es el índice estandarizado de la variable Xi .

4. RESULTADOS

4.1 Datos del muestreo

Un total de 1432 individuos de *Glycymeris longior* fueron colectados vivos en El Sótano durante un año. Los individuos de la submuestra (n= 360) presentaron un alto total promedio de 40,98 mm (DE= ± 2,3) y un largo total promedio de 39,41 mm (DE= ±2,37).

4.2 Descripción de la sección delgada de la valva de *Glycymeris longior*

Las valvas de *G. longior* presentan bandas de crecimiento externas, sin embargo éstas son poco nítidas (Figura 2). Las secciones delgadas de las valvas presentan tres regiones en donde se pueden observar las bandas de crecimiento internas y los incrementos anuales: la capa externa, la capa interna y la charnela (Figura 8).

La capa externa de la valva se encuentra en contacto con el periostraco y presenta dos subregiones: la porción externa y la interna, ambas exhiben bandas de crecimiento. La porción interna es la que presenta un patrón de bandas más nítido, el cual recorre todo el corte desde el margen ventral hasta el comienzo del umbo, y en ella se observa como las bandas e incrementos de crecimiento se van volviendo más delgados en ancho a medida que se recorre la ontogenia del individuo (Figuras 8 y 9).

El patrón de las bandas de crecimiento internas de *G. longior* aparece de a pares, alternando una banda clara (o translúcida) y una oscura (u opaca, Figura 9 A-F). La coloración es variable: en algunos individuos las secciones delgadas mostraron un patrón con bandas de color marrón intenso separadas por otras más claras o translúcidas (Figura 9A y B); mientras que en otros individuos el corte presentó una coloración de tonalidad blanca, siendo difícil observar el patrón de bandas. En estos casos, se observaron bandas blancas opacas intercaladas con regiones translúcidas, pero el límite entre ellas resultó difuso de establecer. En otros individuos, las bandas de crecimiento más recientes exhibieron un patrón nítido, mientras que las primeras no presentaron coloración.

La capa interna, por su parte, contacta con la cavidad paleal y presenta un patrón de bandas e incrementos que van desapareciendo a medida que se recorre el corte desde la región cercana a la

charnela hacia las porciones más recientes (Figura 9C y D). No obstante, en la región cercana al comienzo de la charnela se puede observar la totalidad de incrementos que han sido depositados. Por último, la charnela es una región en donde el patrón óptico es más difuso y en donde sólo se pueden observar las bandas e incrementos con claridad cuando existe una coloración marrón (Figura 9F). Sin embargo, el número de individuos que mostró un color marrón en dicha región fue de 20 (que representa un 5,5% del total de los cortes), el resto presentó una charnela blanca (Figura 9E).

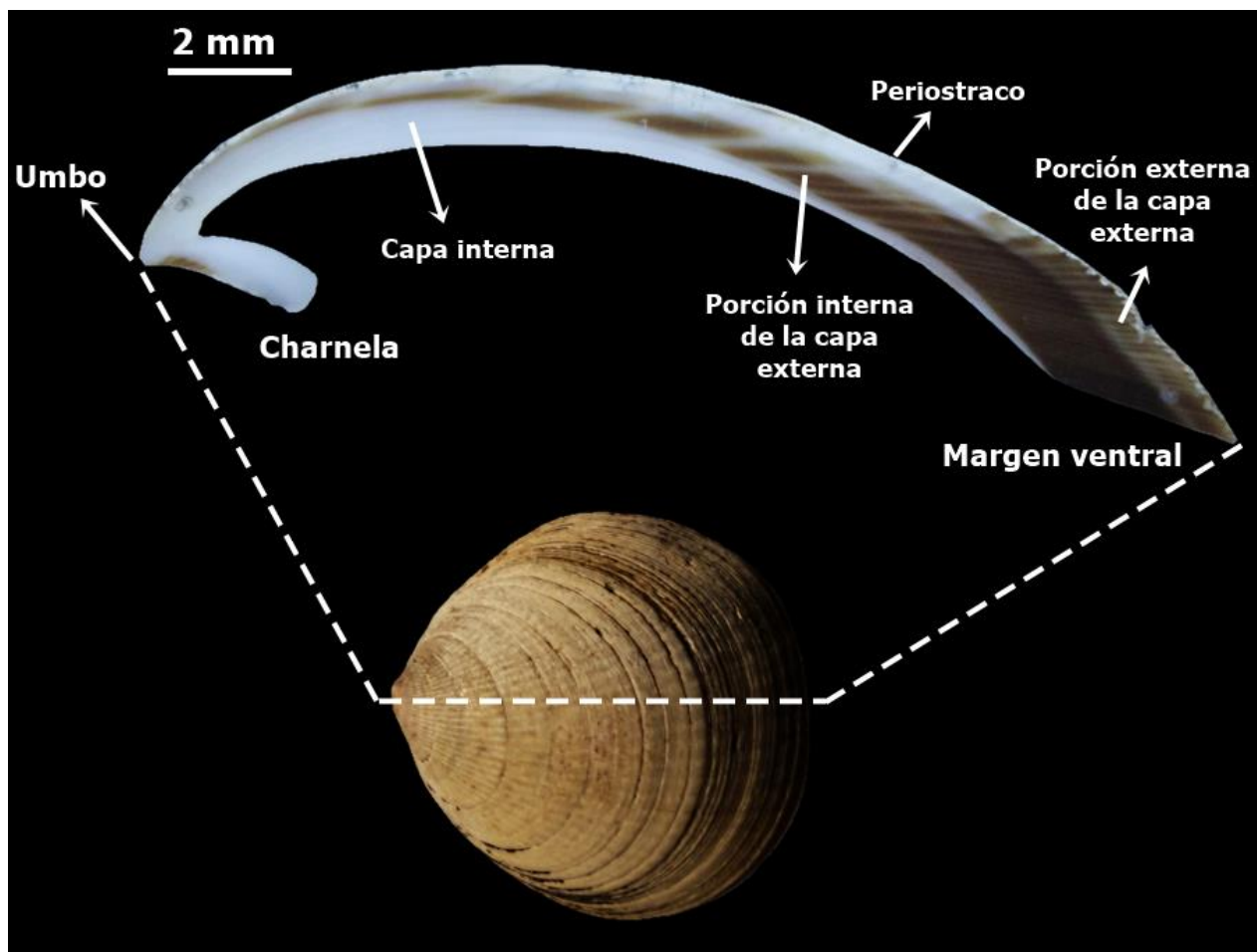


Figura 8. Corte delgado de la valva de *Glycymeris longior* y sus partes.

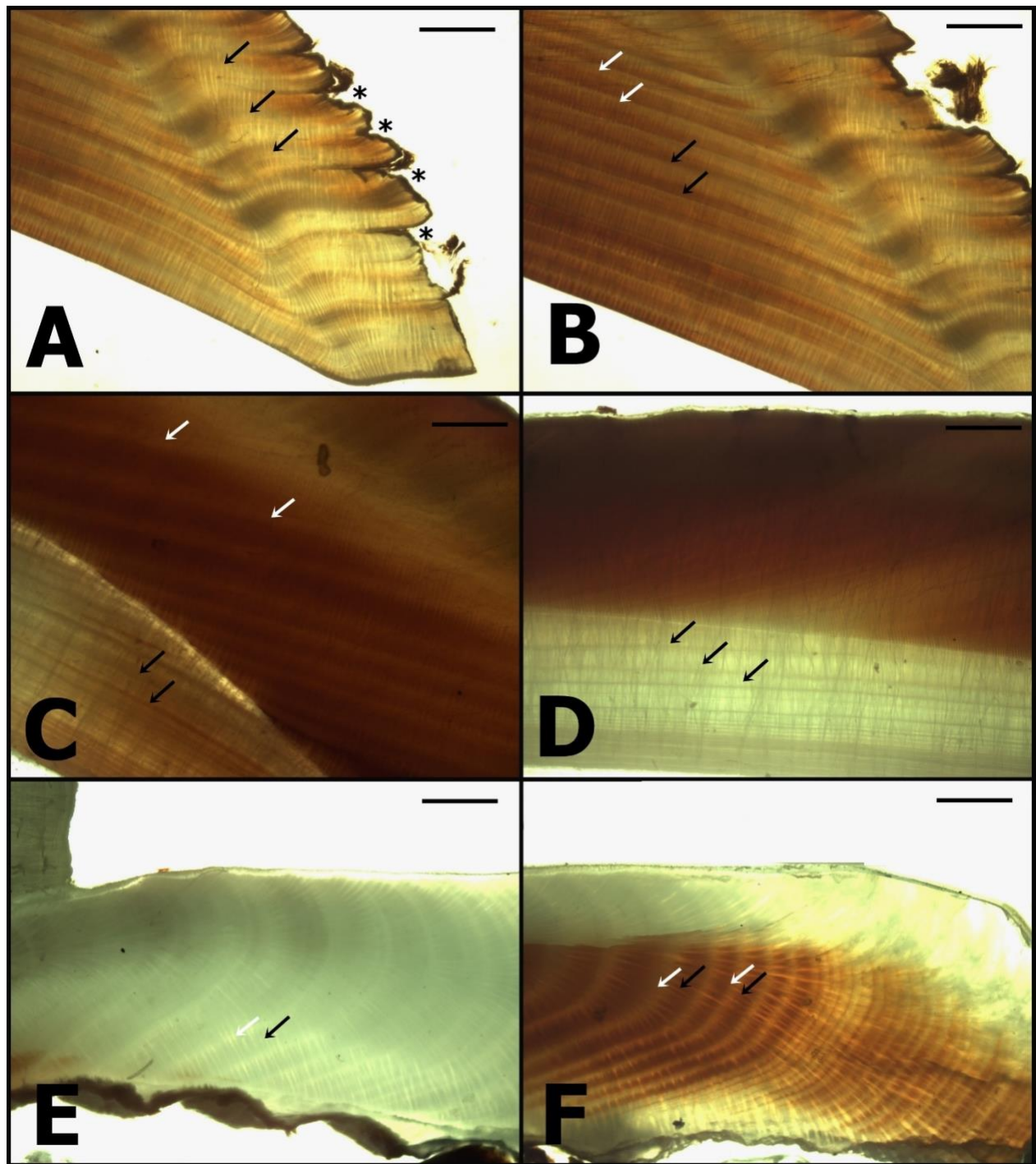


Figura 9. Detalle de los patrones de bandas de crecimiento de *Glycymeris longior* en distintas zonas de la sección delgada. Los asteriscos marcan bandas externas. Las flechas negras marcan bandas opacas y las flechas blancas marcan bandas translúcidas. A: Porción externa de la capa externa, margen de la valva. B: Porción interna de la capa externa. C: Arriba capa externa y abajo capa interna. D: Capa interna. E: Charnela sin coloración. F: Charnela con marcada coloración. Las líneas representan 500 μm .

4.3 Periodicidad en la formación de las bandas de crecimiento internas

El análisis mensual de la coloración del borde del margen ventral confirmó una periodicidad anual en la formación de las bandas de crecimiento. El número de individuos que presentaron borde claro o translúcido fue mayor en los meses de enero y noviembre, y fue menor en los meses de junio, julio y agosto (Figura 10). Respecto al tamaño promedio de la banda translúcida en formación a lo largo del año, éste mostró que esta banda es menor en los meses con temperaturas del agua que superan los 15°C (de noviembre a abril) y mayor en los meses cuyas temperaturas son menores a 15°C (mayo a agosto) (Figura 11). Según este patrón la banda clara o translúcida se forma en los meses de primavera y verano, y terminaría de formarse en los meses de invierno, dando lugar al inicio de la formación de la banda oscura u opaca. El error medio asociado a la medición de los bordes fue de $\pm 4,06 \mu\text{m}$.

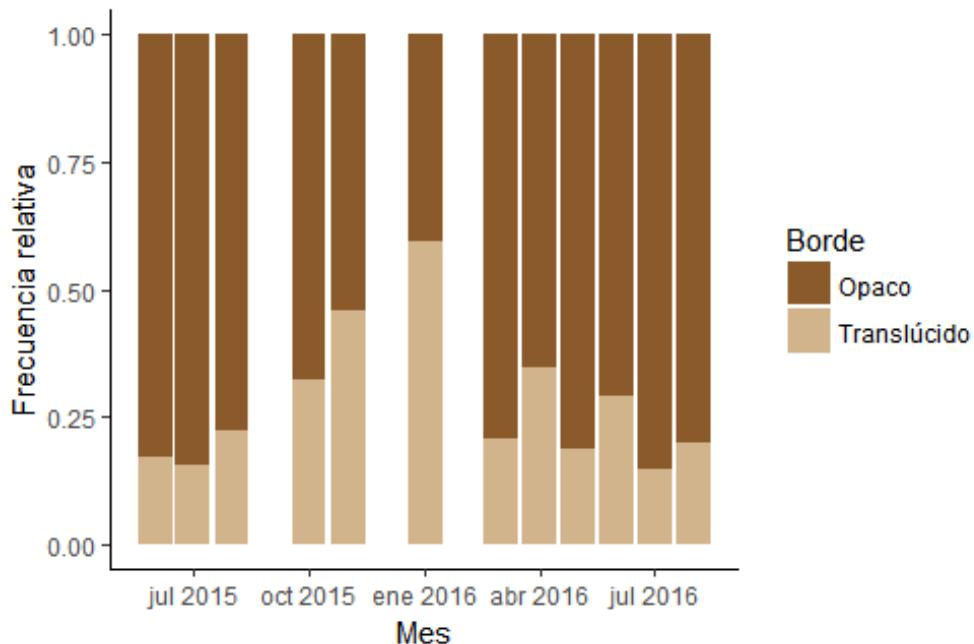


Figura 10. Porcentaje mensual de individuos según la característica del borde. El mes de enero de 2016 presentó mayor porcentaje individuos cuyo borde fue translúcido y los meses de junio, julio y agosto, tanto de 2015 como 2016, presentaron mayor porcentaje de individuos con borde opaco (n=316).

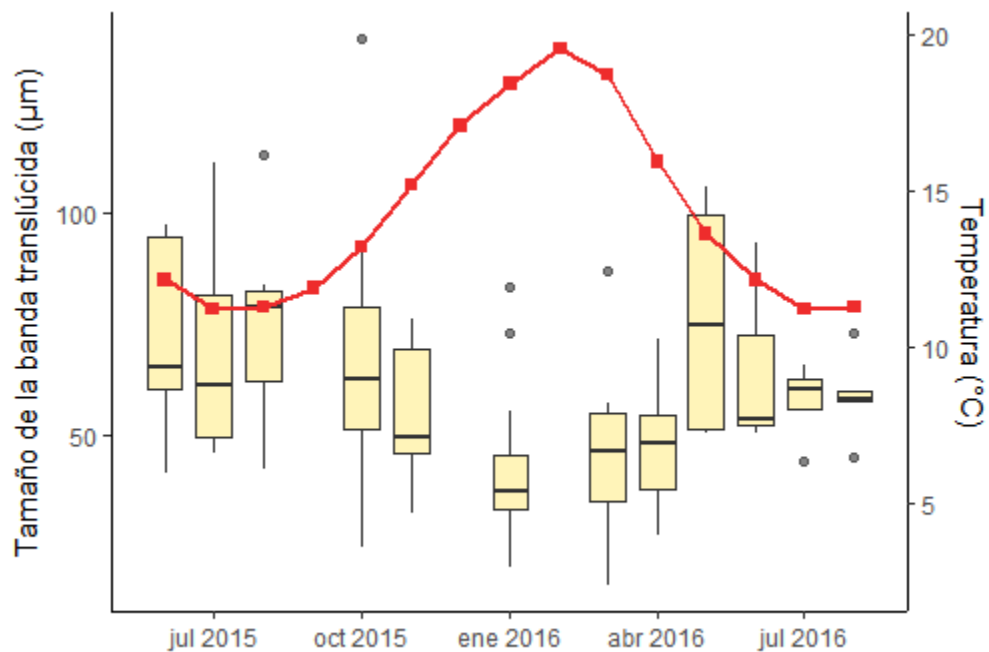


Figura 11. Variación mensual del tamaño promedio de la banda translúcida en formación de las valvas de *Glycymeris longior* y su relación con la temperatura promedio mensual de fondo de El Sótano, GSM. Los datos de las valvas corresponden a individuos colectados mensualmente desde junio 2015 hasta agosto de 2016. Los datos de las temperaturas corresponden al periodo 2016-2017.

4.4 Estructura demográfica y longevidad de la población de El Sótano

La distribución de frecuencias de tallas (DFT) de la población de *G. longior* de El Sótano, Golfo San Matías, muestra una distribución unimodal con tallas comprendidas entre los 30,46 mm y 46,38 mm y baja dispersión (varianza= 5,28 mm; Figura 12).

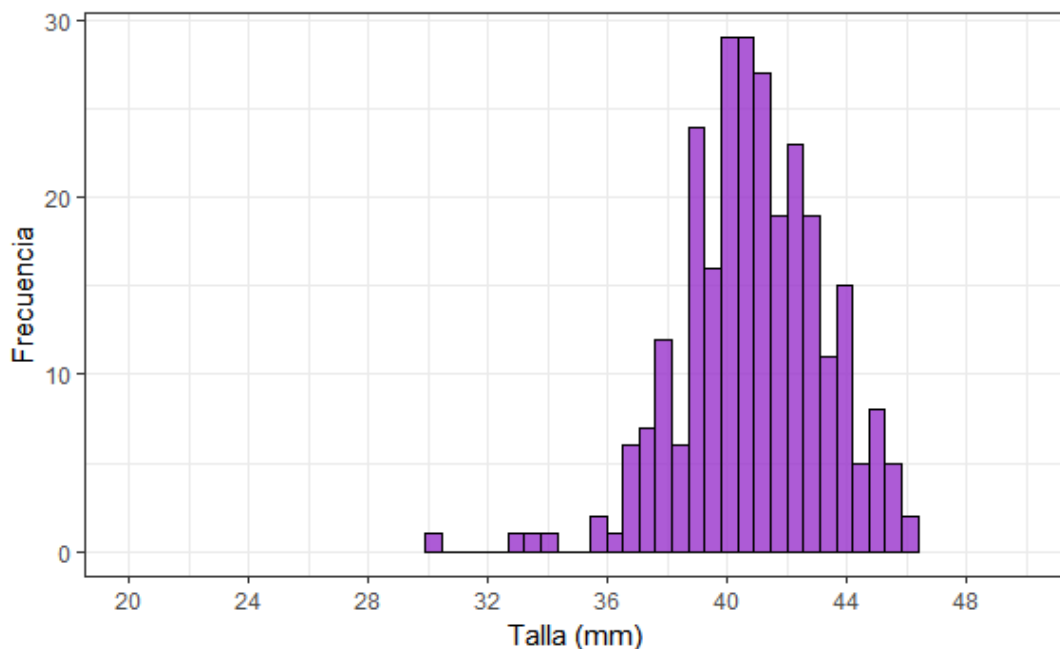


Figura 12. Distribución de frecuencias de tallas (*At*) de la población de *Glycymeris longior* de El Sótano (Golfo San Matías, n=360).

De las 360 secciones delgadas, en 270 (75%) fue posible contar las bandas de crecimiento y estimar la edad. Las edades estimadas, sin corregir según el mes de muestreo, presentaron una edad media de 37,91 años (DE= $\pm 3,32$). La longevidad máxima observada fue de 69 años (registrada en un individuo colectado en el mes de agosto de 2015) pero el 50% de la población presentó edades entre 36 y 38 años, con una moda de 37 años (Figura 13).

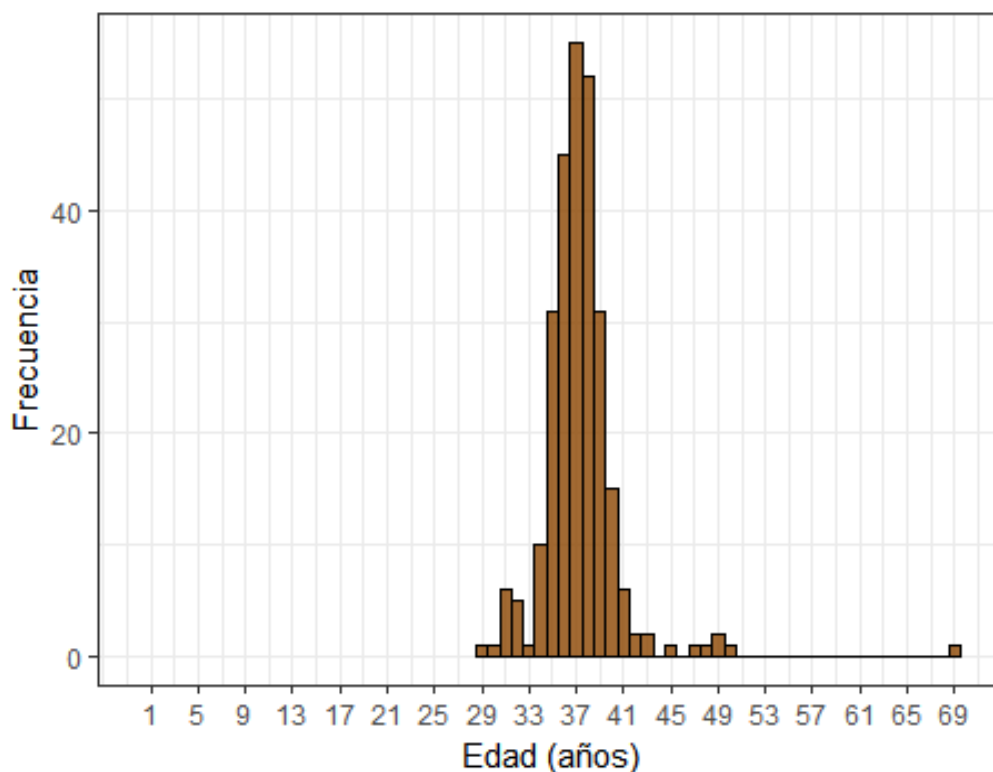


Figura 13. Estructura de edades, corregidas según el mes de muestreo, construida para la población de *Glycymeris longior* de El Sótano (Golfo San Matías, n=270).

4.5 Construcción de la esclerocronología a partir del crecimiento ontogénico

4.5.1 Crossdating

Unas 40 secciones delgadas fueron digitalizadas y sus incrementos anuales fueron marcados y fechados. Se seleccionaron las 20 secciones cuyos fotomontajes mostraron los incrementos de manera más clara a lo largo de toda la sección para realizar el *crossdating* visual y corregir la asignación de los años calendario.

La especie mostró una fuerte señal de crecimiento sincrónica que permitió el *crossdating* (Figura 14). Los años que presentaron incrementos anchos fueron: 1998, 1999, 2003, 2005, 2007 y 2014; mientras que los incrementos angostos fueron encontrados en los años: 2000, 2008 y 2013.

Estos años de referencia aparecieron en todos los individuos analizados. No se identificaron años faltantes.

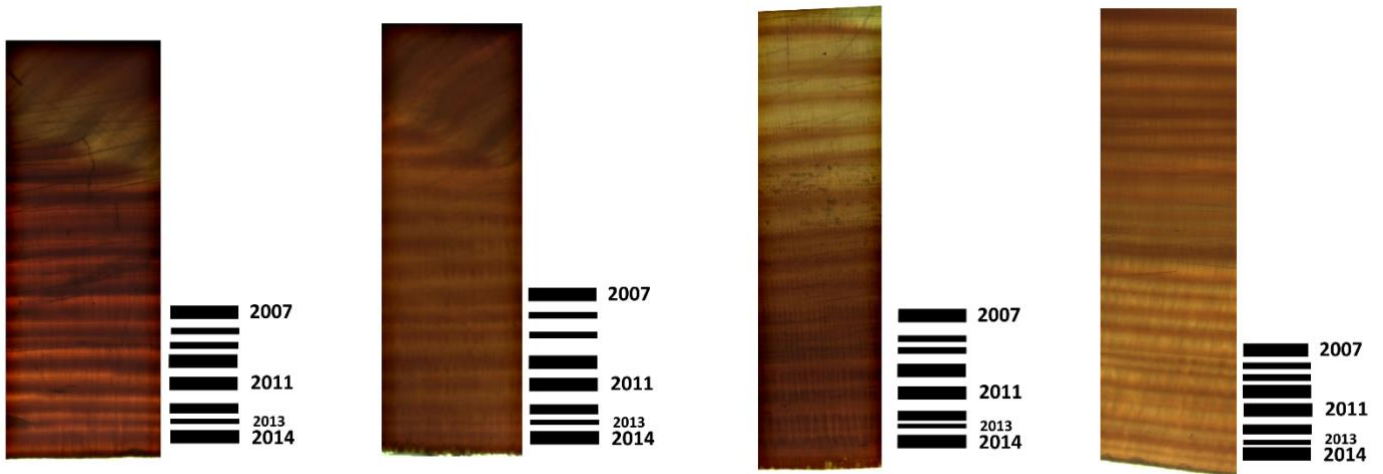


Figura 14. Secciones delgadas de distintos individuos de *Glycymeris longior* en donde se observa un patrón similar en el ancho de los incrementos.

Luego de procesar los datos con el programa COFECHA, se seleccionaron tres secciones delgadas (Gly1-26, Gly2-2 y Gly6-14) que presentaron una correlación media de 0,59 ($p < 0.01$) y donde la asignación de los años calendario fue inequívoca (el programa asigna el valor de 0,42 como el mínimo valor significativo para una ventana temporal de 30 años, comparando períodos de 15 años). Estos tres preparados constituyeron la serie de datos “maestra” preliminar utilizada para corregir el fechado del resto de los cortes. A partir de esta serie, se lograron corregir las fechas de cinco secciones delgadas adicionales (Gly3-9, Gly4-12, Gly4-5, Gly7-4 y Gly7-22), dando como resultado una correlación de 0,67 ($p < 0.01$) y una ausencia de error en la asignación de los años calendario. No se pudo corregir el fechado de todas las secciones seleccionadas porque el

programa asignó correcciones no coherentes biológicamente (por ejemplo: mover una serie de datos 10 años hacia atrás o 5 años hacia adelante).

4.5.2 Cronología maestra para el sitio El Sótano

El crecimiento ontogénico de *G. longior* muestra un patrón en donde la tasa de crecimiento disminuye a medida que el individuo crece, puesto de manifiesto por la disminución del ancho de los incrementos. Los datos fueron modelados mediante una función exponencial negativa modificada con la finalidad de eliminar la tendencia y permitir la comparación entre años (Figura 15). Los incrementos de los primeros años fueron más anchos (variaron entre 6000 y 2000 μm) que los años más longevos (variaron entre 60 y 30 μm). El error en las mediciones de los incrementos fue de $\pm 17,38 \mu\text{m}$ para los incrementos anchos y $\pm 4,06 \mu\text{m}$ para los delgados.

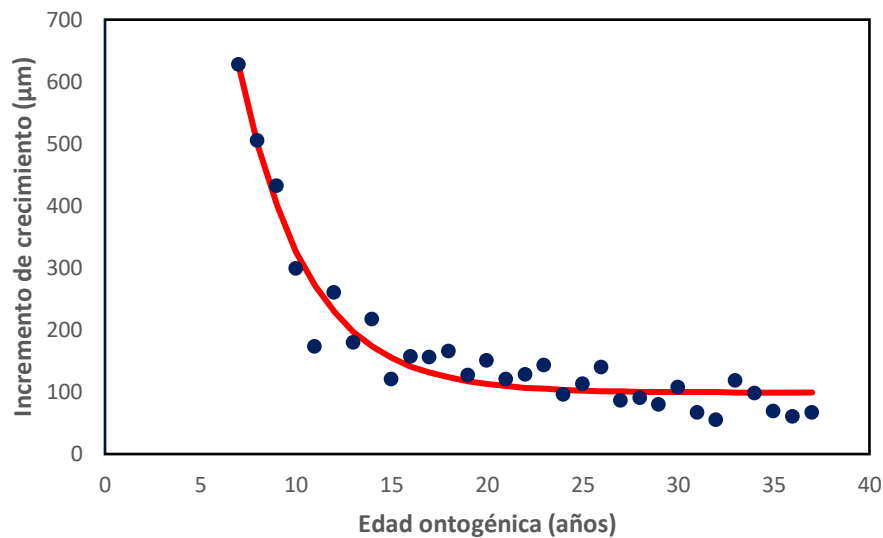


Figura 15. Crecimiento ontogénico de Gly1-26 junto con el modelo individual ajustado para eliminar la tendencia. En este ejemplo los parámetros estimados fueron: $a=3746,2$; $b = 0,28$ y $k =99,05$.

El crecimiento fue sincrónico entre los individuos de la población estudiada, donde los índices estandarizados de distintos individuos mostraron un patrón similar de anomalías a lo largo de los años (Figura 16). A partir de las series de datos de los incrementos de crecimiento de los ocho individuos, seleccionados en el *crossdating*, se lograron construir las cronologías maestras para el sitio El Sótano ($n_{\text{incrementos}} = 281$; Figura 17). Las cronologías maestras abarcan el periodo entre 1952 y 2015, con un total de 64 años. La longitud media de las series de datos individuales fue de 31 años y el rango de edades entre 36 y 69 (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen de los individuos de *Glycymeris longior* que componen las cronologías maestras para el sitio El Sótano (GSM).

| ID Valva | Edad (años) | Periodo abarcado | Talla (mm) |
|-----------------|--------------------|-------------------------|-------------------|
| Gly1-26 | 37 | 1984-2014 | 42,97 |
| Gly2-2 | 37 | 1984-2014 | 41,47 |
| Gly3-9 | 69 | 1952-2014 | 43,08 |
| Gly4-12 | 38 | 1983-2014 | 41,37 |
| Gly4-15 | 35 | 1986-2014 | 40,64 |
| Gly6-14 | 37 | 1985-2015 | 42,19 |
| Gly7-4 | 40 | 1982-2015 | 38,91 |
| Gly7-22 | 36 | 1986-2015 | 40,36 |

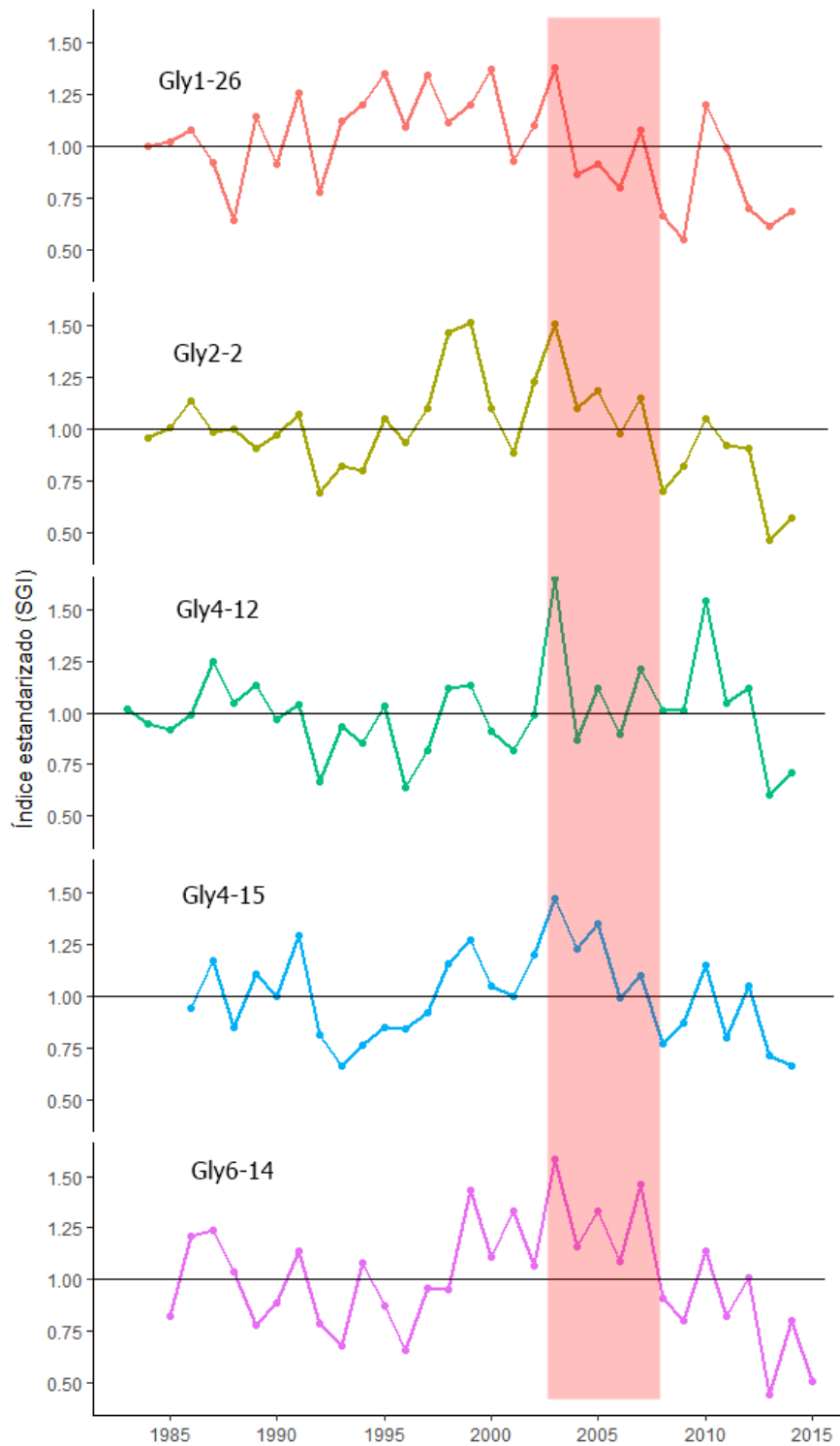


Figura 16. Índices estandarizados de cinco individuos de *Glycymeris longior* en donde se puede observar la sincronización en el crecimiento, más marcada en los años destacados con la franja roja.

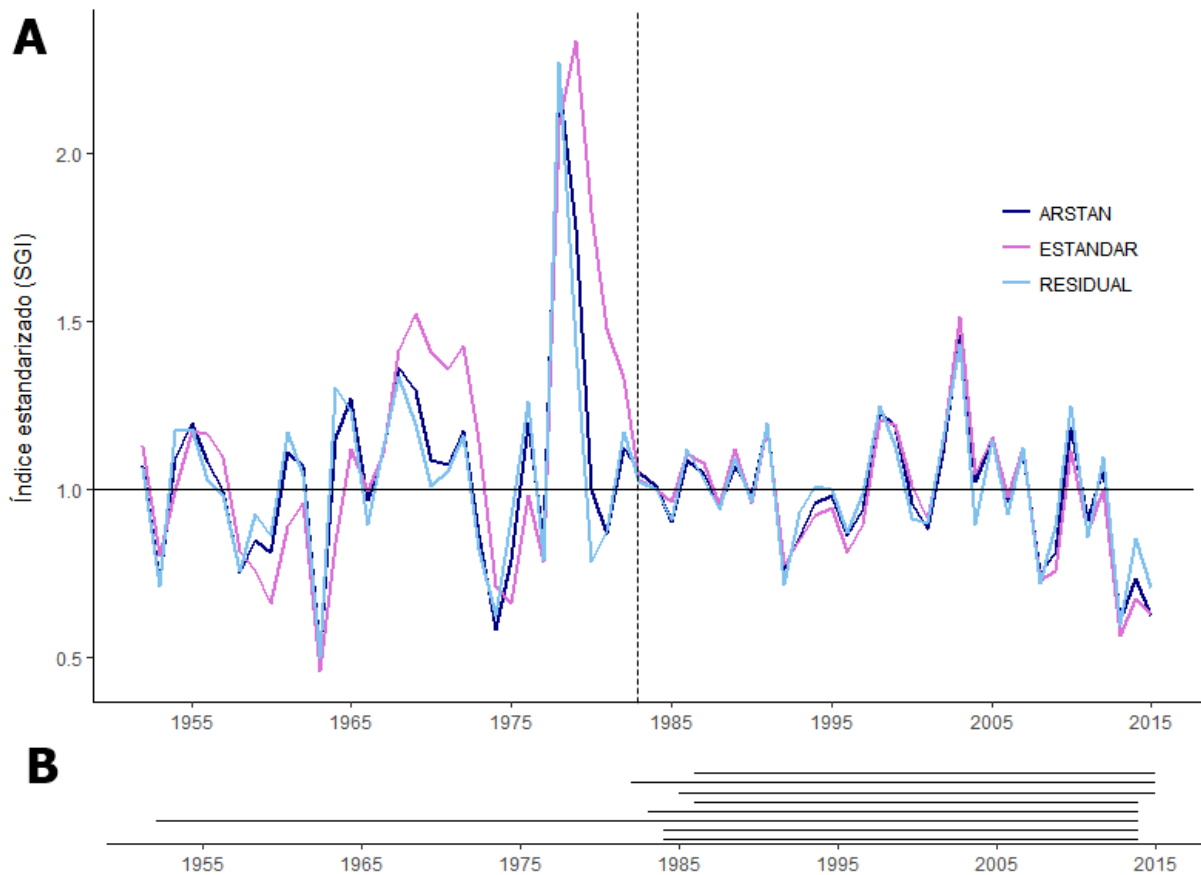


Figura 17. A: Cronologías maestras de *Glycymeris longior* para el sitio El Sótano, Golfo San Matías. Los valores varían en torno a 1. La línea de puntos marca el año 1983, a partir del cual la cronología pasa a estar formada por los índices de un único individuo. B: Periodos, en años, que abarca cada individuo que compone la cronología.

El estadístico *EPS* de la cronología Estándar construida, calculado para una ventana temporal de 6 años comparando cada 3, fue siempre mayor a 0,85 en el periodo entre 1990 y 2011 donde el número de réplicas de incrementos fue máximo (Figura 18A). La cronología Residual también presentó *EPS* mayores a 0,85 a excepción de 1996 en donde el mismo fue de 0,84 (Figura 18B). Entre los años 1952 y 1983 el *EPS* cae por debajo del 0,85 debido a que en ese periodo la cronología está compuesta únicamente por los SGI del individuo más longevo (Gly3-9).

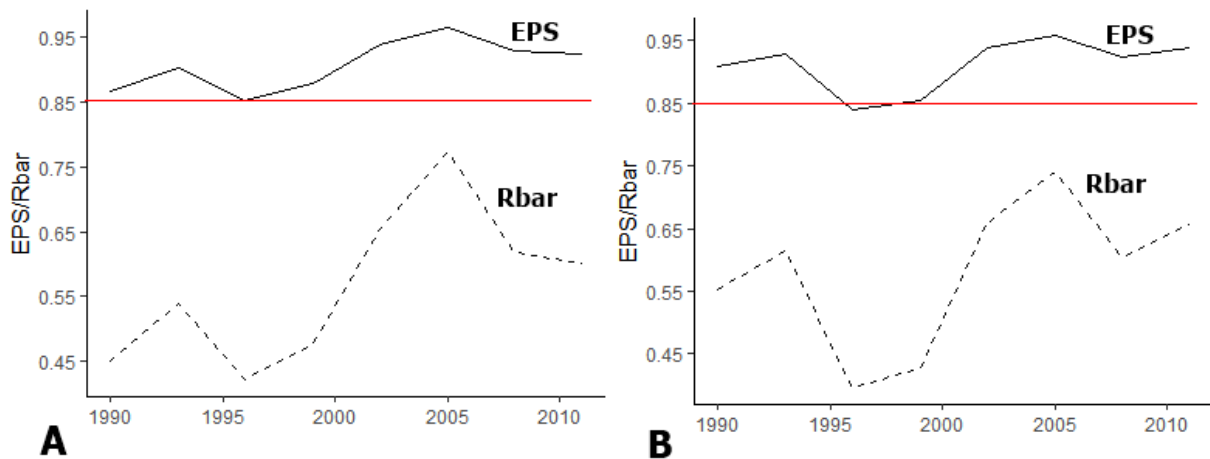


Figura 18. Valores de *EPS* y *RBar* calculados para una ventana temporal de 6 años, comparando cada 3. A: Cronología Estandar. B: Cronología Residual. La línea roja marca el límite de $EPS = 0,85$.

4.6 Relación entre el crecimiento ontogénico y las variables ambientales

Se encontró una correlación positiva significativa entre la temperatura superficial del agua de mar promedio del mes de mayo y la cronología Residual ($\rho=0,54$; $p= 0,01$; Figura 19). No se encontró ninguna correlación significativa entre la cronología residual y las variables de precipitación, temperatura atmosférica o índices del Niño-Niña ($p>0,05$), tanto para los promedios anuales como los promedios mensuales.

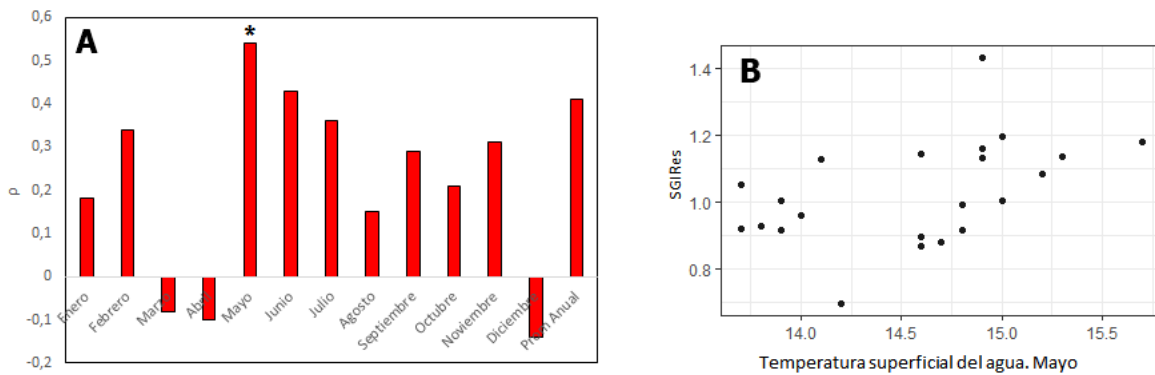


Figura 19. Comparación entre la cronología Residual y la temperatura superficial del agua de mar. A: Coeficientes de correlación de Spearman (ρ) entre la cronología y los promedios mensuales y anual para la temperatura superficial del agua (periodo de 1985-2007). Valores significativos están marcados con un asterisco (*). B: Diagrama de dispersión entre la cronología y la temperatura superficial del agua para mayo.

Respecto a la comparación visual entre la temperatura superficial del agua de mar y la cronología Residual, para el mes de mayo se observa una sincronía entre los años de temperaturas altas y periodos de alto crecimiento, y lo mismo sucede entre los años de temperaturas bajas y los periodos de bajo crecimiento (Figura 20B). Si bien se observa un patrón similar para el promedio anual, existen años en donde no hay sincronía: picos altos de temperatura coinciden con periodos bajos de crecimiento, o viceversa (Figura 20A).

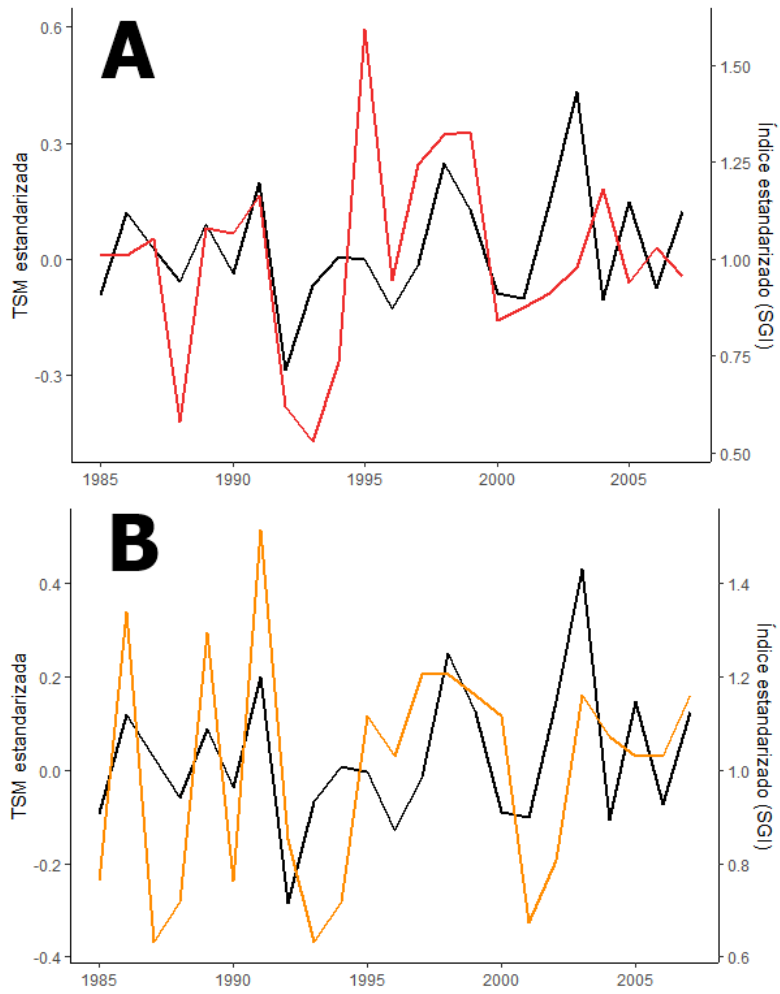


Figura 20. Comparación visual entre la cronología y la temperatura superficial del mar (TSM) estandarizada. A: Promedio anual. B: Mes de mayo. La temperatura estandarizada fue transformada dividiendo los valores por 4 para lograr una mejor visualización gráfica.

5. DISCUSIÓN

El conocimiento de las especies de moluscos explotadas por la actividad pesquera en el Golfo San Matías (GSM) es extenso (Narvarte & Morsan 2005). Sin embargo, no sucede lo mismo con aquellas especies cuyo potencial pesquero aún no ha sido explotado, como es el caso de *G. longior*. El presente estudio brinda información de base sobre la especie *G. longior* en cuanto a: 1) la periodicidad con la que forma las bandas de crecimiento, 2) la estructura de tallas y edades en la población ubicada en El Sótano (ES, costa noroeste) y 3) el potencial de la especie como registro esclerocronológico de la variabilidad ambiental.

Uno de los requisitos fundamentales a la hora de interpretar incrementos de crecimiento de cualquier especie es validar la periodicidad con la que éstos se forman (Campana 2001). Los análisis de las características cualitativas del borde del margen ventral y la medición del tamaño de la banda translúcida en formación, permitieron demostrar que las bandas de crecimiento de la especie se forman anualmente. El patrón observado en las secciones delgadas muestra bandas alternadas: una banda clara (o translúcida) y una oscura (u opaca). La evolución mes a mes a lo largo del año de muestreo mostró que *G. longior* forma la banda oscura en los meses con temperaturas menores a 15°C y la banda clara en los meses con temperaturas mayores a 15°C.

El patrón de formación anual coincide con otras especies del género. En la especie *G. bimaculata* del Mar Adriático, Bušelić *et al.* (2015) confirmaron la periodicidad anual en la formación de las bandas de crecimiento mediante dos enfoques: primero comparando entre individuos colectados con un periodo de tiempo conocido (4 años) analizando el número de bandas depositadas y luego aplicando un análisis de isótopos estables del oxígeno (Bušelić *et al.* 2015). La

almeja *G. glycymeris* en el Océano Atlántico Norte, de acuerdo a datos de isótopos estables del oxígeno, forma las bandas de crecimiento anualmente con un periodo de crecimiento más lento cuando las temperaturas del agua de mar están en su mínimo (diciembre a marzo; Berthou *et al.* 1986, Royer *et al.* 2013). Lo mismo ocurre con *G. nummaria* en el Mar Adriático, que presenta incrementos con dos bandas anuales y un periodo de crecimiento más lento entre febrero y junio analizado mediante la evolución del tamaño de la banda translúcida (Peharda *et al.* 2012).

Varias hipótesis han sido planteadas para explicar la periodicidad anual en la formación de las bandas de crecimiento. El estrés que ejerce la temperatura es la principal variable que afecta este proceso: por encima o debajo de ciertos rangos de temperaturas la bio-mineralización se ve afectada (Jones & Quitmyer 1996, Schöne *et al.* 2002). En segundo lugar, la formación de las bandas podría estar vinculada al ciclo reproductivo: en ciertas especies que no poseen tejido de reserva energética, el gasto energético que requiere la formación de gametas y el desove queda reflejado en las valvas (Richardson 2001). En tercer lugar, la formación de las bandas translúcidas y opacas puede ser un reflejo de la tasa metabólica del organismo: en ciertas especies de aguas someras la transparencia de la banda es causada por la alta tasa de consumo de oxígeno que se da en temperaturas altas (Cerrato 2000).

En el presente estudio se analizaron secciones delgadas de individuos con edades mayores a 30 años que son sexualmente maduros y presentan una actividad reproductiva durante todo el año, con dos pulsos de desove más significativos en mayo y noviembre (Orrego, comunicación personal). Con base en esto, no se esperaría que el proceso reproductivo represente una influencia importante en la formación de las bandas de crecimiento para la especie. Una forma alternativa o complementaria a los análisis realizados en este estudio, para estudiar la periodicidad en el patrón

de bandas, sería mediante el análisis de isótopos estables. La incorporación de dos isótopos de oxígeno en la valva varía con la temperatura del agua de mar, dando una relación predecible (Rye & Sommer 1980). Varias muestras de valva tomadas dentro de un patrón supuestamente anual debieran representar la variación de ambos isótopos.

Una vez confirmada la formación anual de las bandas e incrementos de crecimiento se pudo estimar las edades de la población de ES (Figura 15). La ausencia de individuos de tallas y edades menores no se debió a las características del muestreo, ya que los buzos removieron el sedimento para poder recolectarlos. Estos datos sugieren que la población de ES no ha tenido reclutamientos significativos en los últimos 30 años, o que el reclutamiento se ha producido en otros bancos no localizados. El fenómeno de reclutamientos exitosos sucesivos separados por muchos años con ausencia de los mismos, determinando una población representada por individuos co-etarios, cuenta con un antecedente en el GSM. La almeja purpura, *Amiantis purpurata*, presentó históricamente dos reclutamientos exitosos sucesivos en los años 1979 y 1980 (Morsan & Orensanz 2004). *Glycymeris longior* y *A. purpurata* comparten la misma distribución geográfica, las poblaciones dentro del GSM representan el límite sur para ambas especies (Scarabino 1977), y los individuos de las poblaciones, dentro del GSM, de ambas especies se reclutaron en los mismos años. La otra explicación planteada, a partir de los datos obtenidos, es la de una segregación espacial en las clases de edades. La misma se considera plausible dado que las poblaciones de moluscos sedentarios se estructuran como metapoblaciones (subconjunto de unidades poblacionales separadas espacialmente e interconectadas mediante la dispersión larvaria; Orensanz *et al.* 2016). En este caso, el banco de ES constituiría un banco con individuos longevos, producto del reclutamiento de principio de 1980, y existirían bancos en otros sitios del GSM y en la Bahía

San Antonio asentados más recientemente y compuestos por individuos jóvenes. No obstante, para poder analizar estas hipótesis es necesario realizar prospecciones bentónicas en distintos puntos del golfo, ampliando la capacidad de detección de bancos o parches los cuales, en esta especie, parecen tener una reducida extensión espacial. Estas explicaciones acerca de la ausencia de individuos de tallas y edades menores en ES cobran especial relevancia si se considera a *G. longior* como una alternativa de pesca. Si bien la especie no ha sido explotada por la actividad pesquera dentro del GSM, otras especies del género conforman pesquerías artesanales de pequeña escala (Batista *et al.* 1999, Beaver *et al.* 2017). La estimación de las edades de los individuos analizados en este estudio, junto con la estructura demográfica, podrían sentar las bases para una futura explotación pesquera con un manejo adecuado.

La longevidad máxima de 69 años coloca a *G. longior* junto a otros moluscos bivalvos longevos dentro del GSM como *Panopea abbreviata* (longevidad máxima de 86 años; Ocampo Reinaldo 2005, Zaidman 2013) y *Retrotapes exalbidus*, que si bien su longevidad máxima no ha sido estimada dentro del GSM, se tiene registro de que es una especie longeva en otras zonas del Mar Argentino (70 años en Canal de Beagle, Lomovasky *et al.* 2002). Sin embargo, en relación con otras especies del género, *G. longior* presenta una longevidad media. Dentro del género *Glycymeris* se encuentran especies con distintas longevidades: desde los 20 años en *G. nummaria*, 57 y 69 años para *G. bimaculata* y *G. pilosa* respectivamente y hasta 200 años en *G. glycymeris* — la más longeva del grupo (ver Peharda *et al.* 2012, Reynolds *et al.* 2013, Bušelic *et al.* 2015 y Peharda *et al.* 2016).

El crecimiento ontogénico de *G. longior* es sincrónico y permite realizar la técnica de *crossdating*. El análisis de la magnitud de los anchos de los incrementos permitió identificar años

de referencia para fechar las secciones delgadas de manera inequívoca. Las técnicas aplicadas para construir las cronologías maestras del presente estudio para el sitio ES determinaron una señal común estadísticamente robusta entre los individuos que la componen. La sincronía entre individuos de distintas cohortes sugiere que existe una señal ambiental y que alguna variable o una interacción entre dos o más variables estarían influyendo sobre el crecimiento. Sin embargo, estas relaciones entre el ambiente y los individuos son difíciles de interpretar debido a que son complejas, en especial en ambientes tan variables como lo son las costas someras (Epplé *et al.* 2006).

En este estudio se evaluó la relación entre la cronología maestra Residual de *G. longior* con distintas series de datos temporales de variables e índices ambientales. No se encontraron correlaciones significativas entre la cronología y la precipitación promedio mensual y la anual, la temperatura promedio mensual y la anual, y con los índices de la Oscilación Sur Niño-Niña. La explicación más simple para explicar esta falta de correlación es que estos factores no tienen influencia en el crecimiento. Es esperable que el régimen de precipitación no tenga una influencia notable en el crecimiento de *G. longior* dado que el sitio de estudio se caracteriza por un régimen hídrico bajo, típico de zonas áridas. En cuanto a los índices de la Oscilación Sur, probablemente las circulaciones oceanográficas locales que se dan dentro del GSM en la zona del ES ejercen una influencia mayor que aquellas que operan en una escala de mayor influencia. No obstante, otros trabajos han encontrado relaciones positivas entre las precipitaciones y la cronología maestra de la especie *G. pilosa* (Peharda *et al.* 2016), o entre índices ambientales de la Oscilación Nord-Atlántica y la cronología maestra de la especie *G. glycymeris* (Brocas *et al.* 2013). Esto conduce a considerar que la ausencia de correlación también puede deberse al contraste entre las dimensiones del área

de estudio y la escala a la cual están referidos los datos ambientales, sin contener información de contingencias locales.

Se encontró una relación positiva entre la cronología y el promedio de la temperatura superficial del agua de mar del mes de mayo para el periodo 1985- 2007. Es decir que para ese período, los incrementos anchos en la valva de *G. longior* coinciden con años donde temperaturas superficiales del agua de mar fueron altas en el mes de mayo, mientras que los incrementos angostos corresponden con años con temperaturas más bajas para ese mismo mes. Además de los efectos directos que podría ejercer la temperatura del agua sobre el crecimiento de *G. longior*, pueden existir efectos indirectos que esta variable ejercería a través de su influencia en los aportes de alimento dados por picos en la productividad primaria (Gosling 2003). Existen dos picos de productividad primaria dentro del GSM, estimados por valores de clorofila-a: uno en otoño y otro en primavera (Williams *et al.* 2013). En el presente trabajo no se evaluó la relación entre los nutrientes o clorofila-a y la cronología, pero estas variables podrían estar influyendo en los patrones encontrados, y a su vez estar influidos por la temperatura del agua.

El análisis esclerocronológico realizado demuestra que la especie tiene potencial para ser utilizada como estimador de la variabilidad ambiental. Si bien en este estudio se obtuvieron cronologías robustas, las mismas sólo representan una línea de base dada su naturaleza aditiva: nuevos individuos pueden ser incorporados. Este potencial puede ser explotado en estudios futuros que busquen explicar patrones y procesos ecológicos que se den dentro del GSM. Un potencial uso de estas cronologías sería inducir una relación entre las anomalías observables en las cronología y las épocas de reclutamiento exitoso de especies de moluscos de interés comercial como la almeja purpura *Amiantis purpurata* o la vieira tehuelche *Aequipecten tehuelchus*, o los cambios en la

abundancia de las especies explotadas por la pesquería industrial como la merluza común *Merluccius hubbsi* y el langostino *Pleoticus muelleri*.

La técnica de *crossdating* aplicada a las series de datos de la magnitud de los anchos en los incrementos de esta especie permitiría, a futuro, comparar los patrones encontrados en distintas poblaciones de esta especie, y otras especies, para evaluar la coherencia geográfica y la respuesta común al forzamiento ambiental, pudiendo realizar análisis a distintas escalas espaciales. También permitiría extender la cronología hacia atrás en el tiempo mediante la incorporación de ejemplares muertos, como por ejemplo aquellas muestras coleccionadas en museos, o valvas y *cluckers* (individuos muertos con sus valvas articuladas) encontrados en la playa. Existen además extensos depósitos fósiles del Cuaternario de esta especie en la Provincia de Buenos Aires —en el Puerto Belgrano de Mar del Plata— y en el Norte de la Patagonia —en San Antonio Oeste (Bayer & Gordillo 2013, Farinati 1978). Esta disponibilidad de registro fósil de fácil acceso, proporciona un potencial uso de técnicas esclerocronológicas que tengan como objetivo desarrollar cronologías que abarquen ventanas temporales más amplias (por ejemplo: el periodo Holoceno-Pleistoceno). A nivel mundial, en un escenario donde el cambio climático futuro influye en la formulación de políticas ambientales, los estudios del pasado climático, sus cambios y sus efectos en las poblaciones de los organismos son vitales debido a que permiten entender los procesos responsables de dichos cambios (Scourse *et al.* 2006, Gröcke & Gillikin 2008, Walliser *et al.* 2015).

6. CONCLUSIONES

El presente trabajo de tesis permite concluir los siguientes aspectos:

- *Glycymeris longior* forma bandas de crecimiento con una periodicidad anual.
- La población de *G. longior* de El Sótano, Golfo San Matías, posee una longevidad máxima estimada de 69 años, y una composición demográfica restringida a pocas clases anuales.
- El crecimiento de la especie es sincrónico entre individuos de una misma población, lo cual permitió construir la primer esclerocronología maestra para el sitio de estudio y el Mar Argentino en general.
- La cronología Residual construida se relaciona con la temperatura superficial del agua de mar para el mes de mayo.

La longevidad de *G. longior*, la amplia distribución geográfica, el registro estacional en la formación de las bandas de crecimiento, el crecimiento sincrónico como respuesta a la señal ambiental, la presencia de un registro fósil extenso en el Holoceno, y la correlación encontrada entre la esclerocronología con la temperatura superficial del agua para el mes de mayo, demuestran que la especie tiene potencial para ser utilizada como estimador de la variabilidad ambiental en el Atlántico Sudoccidental.

7. BIBLIOGRAFÍA

Ageitos de Castellanos ZJ (1967) Catálogo de moluscos marinos bonaerenses. Anales CIC 3 299 pp

Batista I, Vidal I, Lourenço HM, Sousa I, Nunes ML (1999) Tenderisation of the dog cockle (*Glycymeris glycymeris*) meat by polyphosphates. Eur Food Res Technol 210:31–33

Bayer MS, Gordillo S (2013) A New Pleistocene Species of *Glycymeris* (Bivalvia, Glycymerididae) from Northern Patagonia, Argentina. Ameghiniana 50:265–268

Beaver PE, Bucher DJ, Joannes-Boyau R (2017) Growth patterns of three bivalve species targeted by the Ocean Cockle Fishery, southern New South Wales: *Eucrassatella kingicola* (Lamarck, 1805); *Glycymeris grayana* (Dunker, 1857); and *Callista (Notocallista) kingii* (Gray, 1827). *Molluscan Research* 37:104–112

Berthou P, Blanchard M, Noel P, Vergnaud-Grazzini C (1986) The analysis of stable isotopes of the shell applied to the determination of the age of four bivalves of the “Normano-Breton” Gulf, Western Channel. *ICES K* 16:1–13

Black BA, Copenheaver CA, Frank DC, Stuckey MJ, Kormanyos RE (2009) Multi-proxy reconstructions of northeastern Pacific sea surface temperature data from trees and Pacific geoduck. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 278:40–47

Brocas WM, Reynolds DJ, Butler PG, Richardson CA, Scourse JD, et al. (2013) The dog cockle, *Glycymeris glycymeris* (L.), a new annually-resolved sclerochronological archive for the Irish Sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 373:133–140

Buddemeier RW, Maragos JE, Knutson DW (1974) Radiographic studies of reef coral exoskeletons: rates and patterns of coral growth. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 14:179–199

Bušelić I, Peharda M, Reynolds DJ, Butler PG, González AR, et al. (2015) *Glycymeris bimaculata* (Poli, 1795) — A new sclerochronological archive for the Mediterranean? *Journal of Sea Research* 95:139–148

Butler PG, Richardson CA, Scourse JD, Wanamaker AD, Shammon TM, Bennell JD (2010) Marine climate in the Irish Sea: analysis of a 489-year marine master chronology derived from growth increments in the shell of the clam *Arctica islandica*. *Quaternary Science Reviews* 29:1614–1632

Butler PG, Richardson CA, Scourse JD, Witbaard R, Schöne BR, et al. (2009) Accurate increment identification and the spatial extent of the common signal in five *Arctica islandica* chronologies from the Fladen Ground, northern North Sea. *Paleoceanography* 24

Butler PG, Wanamaker AD, Scourse JD, Richardson CA, Reynolds DJ (2013) Variability of marine climate on the North Icelandic Shelf in a 1357-year proxy archive based on growth increments in the bivalve *Arctica islandica*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 373:141–151

Campana SE (2001) Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of fish biology* 59:197–242

Carter JG (1980) Environmental and biological controls of bivalve shell mineralogy and microstructure. In: *Skeletal growth of aquatic organisms*. Plenum Press, NY: 69-114

Cerrato RM (2000) What fish biologists should know about bivalve shells. *Fisheries Research* 46:39–49

Colonese AC, Netto SA, Francisco AS, DeBlasis P, Villagran XS, et al. (2017) Shell sclerochronology and stable isotopes of the bivalve *Anomalocardia flexuosa* (Linnaeus, 1767) from southern Brazil: Implications for environmental and archaeological studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*

Cook ER, Kairiukstis LA (2013) *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences*. Springer Science & Business Media 394 pp

Cook ER, Krusic PJ, Holmes RH, Peters K (2007) Program ARSTAN version 41d. URL <http://www.ldeo.columbia.edu/tree-ring-laboratory/resources/software>

Dillon JF, Clark GR (1980) Growth-line analysis as a test for contemporaneity in populations. In: *Skeletal Growth in Aquatic Organisms*. Plenum Press, NY: 395–415

Epplé VM, Brey T, Witbaard R, Kuhnert H, Pätzold J (2006) Sclerochronological records of *Arctica islandica* from the inner German Bight. *The Holocene* 16:763–769

Escofet AM, Olivier SR, Orensanz JM, Scarabino Caravadossi VM (1978) Biocenología bentónica del Golfo de San Matías (Río Negro, Argentina): Metodología, experiencias y resultados del estudio ecológico de un gran espacio geográfico en América Latina. Informe n° DOC 0083

Fainstein C (2006) *Glycymeris longior* shells, an alternative gamma radiation reference detector. Brazilian Journal of Physics 36:90–92

Farinati E (1978) Microfauna de moluscos querandinenses (Holoceno), Ingeniero White, provincia de Buenos Aires. Revista de la Asociación Geológica Argentina 33:211–232

Fritts H (1976) Tree rings and climate. Academic, San Diego, California. 567 pp.

Gagliardini DA, Rivas AL (2004) Environmental characteristics of San Matías Gulf obtained from LANDSAT-TM and ETM+ data. Gayana (Concepción) 68:186–193

Gosling E (2008) Bivalve molluscs: biology, ecology and culture. John Wiley & Sons 443 pp

Gröcke DR, Gillikin DP (2008) Advances in mollusc sclerochronology and sclerochemistry: tools for understanding climate and environment. Geo-Mar Lett 28:265–268

Hays GC, Richardson AJ, Robinson C (2005) Climate change and marine plankton. Trends in Ecology & Evolution 20:337–344

Holmes RL (1983) Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. Tree-ring bulletin

Hudson JH, Shinn EA, Halley RB, Lidz B (1976) Sclerochronology: A tool for interpreting past environments. Geology 4:361–364

Jones D, Arnold B, Quitmyer I, Schöne BR (2008) 1st Internacional Sclerochronology Conference.

Jones DS, Quitmyer IR (1996) Marking time with bivalve shells: oxygen isotopes and season of annual increment formation. Palaios: 340–346

Kennish MJ, Lutz RA (1995) Assessment of the ocean quahog, *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767), in the New Jersey fishery. Journal of Shellfish Research 14:45–52

Lomovasky BJ, Brey T, Morriconi E, Calvo J (2002) Growth and production of the venerid bivalve *Eurhomalea exalbida* in the Beagle Channel, Tierra del Fuego. *Journal of Sea Research* 48:209–216

Lowenstam HA, Weiner S (1989) On biomineralization. Oxford University Press on Demand

Morsan EM (2000) Dinámica poblacional y explotación de la almeja púrpura, *Amiantis purpurata* L. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina. Tesis doctoral

Morsan E, Orensanz JM (Lobo) (2004) Age structure and growth in a unusual population of purple clam *Amiantis purpuratus* (Lammark, 1818) (Bivalvia, Veneridae) in Argentine Patagonia. *Journal of Shellfish Research*, 23(1), 73-80

Morsan E, Zaidman P, Ocampo-Reinaldo M, Ciocco N (2010) Population structure, distribution and harvesting of southern geoduck, *Panopea abbreviata*, in San Matías Gulf (Patagonia, Argentina). *Scientia Marina* 74:763–772

Narvarte M, Morsan EM (2005) Descripción de las principales especies de invertebrados sujetas a explotación pesquera artesanal en el Golfo San Matías y caracterización sinóptica del sistema pesquero rionegrino relacionado con esas pesquerías. Informe técnico

Ocampo Reinaldo M (2005) Crecimiento y estructura demográfica de *Panopea abbreviata* (Valenciennes, 1839) (Hiatellidae; Pelecypoda) en el Golfo San Matías (Río Negro - Chubut), Argentina. Universidad Nacional de Cordoba, Córdoba, Argentina. Tesis de grado

Orensanz J, Parma A, Smith S (2016) Dynamics, Assessment, and Management of Exploited Natural Scallop Populations. In: *Scallops: Biology, Ecology, Aquaculture, and Fisheries*. Elsevier

Peharda M, Black BA, Purroy A, Mihanović H (2016) The bivalve *Glycymeris pilosa* as a multidecadal environmental archive for the Adriatic and Mediterranean Seas. *Marine Environmental Research* 119:79–87

Peharda M, Crnčević M, Bušelić I, Richardson CA, Ezgeta-Balić D (2012) Growth And Longevity of *Glycymeris nummaria* (Linnaeus, 1758) from the Eastern Adriatic, Croatia. Journal of Shellfish Research 31:947–950

Piola AR, Scasso LM (1988) Intercambio neto de agua entre el mar y la atmósfera en el Golfo San Matías. Geoacta 15:13–31

Reynolds DJ, Butler PG, Williams SM, Scourse JD, Richardson CA, et al. (2013) A multiproxy reconstruction of Hebridean (NW Scotland) spring sea surface temperatures between AD 1805 and 2010. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 386:275–285

Reynolds DJ, Richardson CA, Scourse JD, Butler PG, Hollyman P, et al. (2017) Reconstructing North Atlantic marine climate variability using an absolutely-dated sclerochronological network. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 465:333–346

Rhoads DC, Lutz RA (1980) Skeletal Growth of Aquatic Organisms: Biological Records of Environmental Change. Plenum Press, New York

Richardson CA (2001) Molluscs as archives of environmental change. In: Oceanography and Marine Biology: an Annual Review 103–164

Richardson CA, Walker P (1991) The age structure of a population of the hard-shell clam, *Mercenaria mercenaria* from Southampton Water, England, derived from acetate peel replicas of shell sections. ICES Journal of Marine Science 48:229–236

Rivas AL, Beier EJ (1990) Temperature and salinity fields in the north patagonian gulfs. Oceanologica Acta 13:15–20

Román-González A, Scourse JD, Richardson CA, Peck LS, Bentley MJ, Butler PG (2017) A sclerochronological archive for Antarctic coastal waters based on the marine bivalve *Yoldia eightsi* (Jay, 1839) from the South Orkney Islands. The Holocene 27:271–281

Royer C, Thébault J, Chauvaud L, Olivier F (2013) Structural analysis and paleoenvironmental potential of dog cockle shells (*Glycymeris glycymeris*) in Brittany, northwest France. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 373:123–132

Rye DM, Sommer MA (1980) Reconstructing paleotemperature and paleosalinity regimes with oxygen isotopes. *Top Geobiol* 1:169–202

Scarabino V (1977) Moluscos del golfo San Matías (provincia de Río Negro, República Argentina): Inventario y claves para su identificación. *Sociedad malacológica del Uruguay*

Schöne BR (2003) A ‘clam-ring’ master-chronology constructed from a short-lived bivalve mollusc from the northern Gulf of California, USA. *The Holocene* 13:39–49

Schöne BR (2013) *Arctica islandica* (Bivalvia): A unique paleoenvironmental archive of the northern North Atlantic Ocean. *Global and Planetary Change* 111:199–225

Schöne BR, Fiebig J, Pfeiffer M, Gleß R, Hickson J, et al. (2005) Climate records from a bivalved Methuselah (*Arctica islandica*, Mollusca; Iceland). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 228:130–148

Schöne BR, Gillikin DP (2013) Unraveling environmental histories from skeletal diaries — Advances in sclerochronology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 373:1–5

Schöne BR, Goodwin DH, Flessa KW, Dettman DL (2002) Sclerochronology and Growth of the Bivalve Mollusks *Chione* (*Chionista*) *fluctifraga* and *C. (Chionista) cortezi* in the. *Veliger* 45:45–54

Schweingruber FH, Eckstein D, Serre-Bachet F, Bräker OU (1990) Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia* 8:9–38

Scourse J, Richardson C, Forsythe G, Harris I, Heinemeier J, et al. (2006) First cross-matched floating chronology from the marine fossil record: data from growth lines of the long-lived bivalve mollusc *Arctica islandica*. *The Holocene* 16:967–974

Strom A (2003) Climate and fisheries in the Pacific Northwest: historical perspectives from geoducks and early explorers. University of Washington. MSc Thesis

Strom A, Francis RC, Mantua NJ, Miles EL, Peterson DL (2005) Preserving low-frequency climate signals in growth records of geoduck clams (*Panopea abrupta*). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 228:167–178

Surge DM, Schöne BR (2015) Bivalve sclerochronology. *Encyclopedia of Scientific Dating Methods*:108–115

Team RC (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>

Thomas RDK (1975) Functional morphology, ecology, and evolutionary conservatism in the Glycymerididae (Bivalvia). *Palaeontology* 18(2):217–254

Walliser EO, Schöne BR, Tütken T, Zirkel J, Grimm KI, Pross J (2015) The bivalve *Glycymeris planicostalis* as a high-resolution paleoclimate archive for the Rupelian (Early Oligocene) of central Europe. *Climate of the Past* 11:653–668

Wanamaker ADJ, Butler PG, Scourse JD, Heinemeier J, Eiríksson J, et al. (2012) Surface changes in the North Atlantic meridional overturning circulation during the last millennium. *Nature Communications* 3

Wigley TML, Briffa KR, Jones PD (1984) On the Average Value of Correlated Time Series, with Applications in Dendroclimatology and Hydrometeorology. *J Climate Appl Meteor* 23:201–213

Williams GN, Dogliotti AI, Zaidman P, Solis M, Narvarte MA, Gonzalez RC, et al. (2013) Assessment of remotely-sensed sea-surface temperature and chlorophyll-a concentration in San Matías Gulf (Patagonia, Argentina). *Continental Shelf Research* 52:159–171

Williams GN, Zaidman PC, Glembocki NG, Narvarte MA, González RA, et al. (2014) Comparison between remotely-sensed sea-surface temperature (AVHRR) and in situ records in San Matías Gulf (Patagonia, Argentina). *Latin American Journal of Aquatic Research* 42

Yan L, Schöne BR, Arkhipkin A (2012) *Eurhomalea exalbida* (Bivalvia): A reliable recorder of climate in southern South America? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 350–352:91–100

Zaidman PC (2013) Dinámica de la metapoblación de almeja panopea *Panopea abbreviata* en los Golfos Norpatagónicos. Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue. Tesis doctoral

Anexo I

Información adicional de la población de *Glycymeris longior* de El Sótano

Durante los muestreos descritos en el apartado 3.2 fueron registradas —además de las variables vinculadas a las dimensiones de la valva: alto total (At) y el largo total (Lt) detalladas en el cuerpo de la tesis— las variables gravimétricas de peso total (Pt) y peso de valva seca ($Pval$). Las mismas se obtuvieron con balanza de precisión de 0,01 g. A partir del Pt se construyó una distribución de frecuencias de los pesos de las almejas estudiadas. Se estudiaron las relaciones alométricas entre la variable de alto total (At) y el largo total (Lt), como así también entre el At y el Pt . Estas variables fueron transformadas logarítmicamente (logaritmo natural) con fines de linealizarlas y se aplicó el método indirecto de regresión lineal:

$$\ln(Lt) = \ln a + b * \ln(At)$$

$$\ln(Pt) = \ln a + b * \ln(At)$$

Los pesos de las almejas presentaron un promedio de 31,44 g (DE= $\pm 5,10$) para el Pt y de 24,28 g (DE= $\pm 4,17$) para el $Pval$. Respecto al peso total, los mismos variaron entre 15,64 g y 48,92 g (Figura 1).

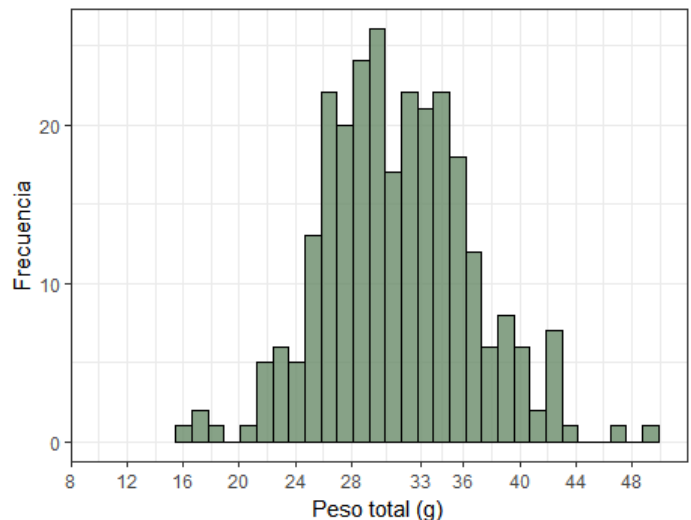


Figura 1. Distribución de frecuencia de pesos de la población estudiada (n=360).

Las relaciones alométricas de las valvas de *G. longior* para las variables largo (Lt) en función del alto (At), transformadas mediante la función de logaritmo natural, y para el peso total (Pt) en función del At (también transformadas) ajustaron a una función lineal ($R^2=0,65$ y $0,64$ respectivamente; Figura 2).

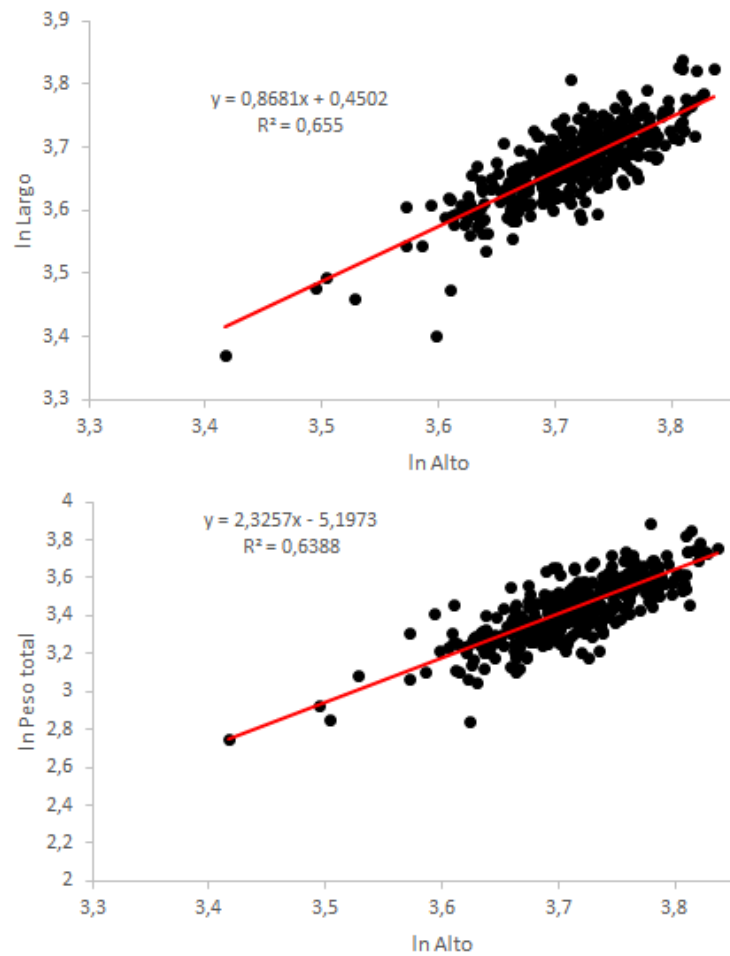


Figura 2. Relaciones morfométricas. A) Largo total en función del Alto total. B) Peso total en función del Alto total.

Anexo II

Metodología en otros estudios esclerocronológicos

Tabla 1. Comparación de las técnicas y tamaño de muestra usados en distintos estudios esclerocronológicos.

| Especie | Técnica | n | Sitio | Autores |
|------------------------------|---------------------|----------|--|----------------------------|
| <i>Panopea abrupta</i> | Corte delgado | 25 | Estrecho de Juan de Fuca (Pacífico Norte) | Strom 2003 |
| <i>Arctica islandica</i> | Corte delgado | 1 | Islandia (Atlántico Norte) | Schöne <i>et al.</i> 2005 |
| <i>A. islandica</i> | Impronta de acetato | 30 | Mar de Irlanda (Atlántico Norte) | Butler <i>et al.</i> 2010 |
| <i>Glycymeris glycymeris</i> | Impronta de acetato | 10 | Mar de Irlanda (Atlántico Norte) | Brocas <i>et al.</i> 2013 |
| <i>G. glycymeris</i> | Corte delgado | 27 | Noroeste de Francia (Atlántico Norte) | Royer <i>et al.</i> 2013 |
| <i>G. bimaculata</i> | Impronta de acetato | 9 | Mar Mediterráneo (Atlántico Norte) | Bušelíc <i>et al.</i> 2015 |
| <i>G. pilosa</i> | Impronta de acetato | 26 | Mar Adriático y Mediterráneo (Atlántico Norte) | Peharta <i>et al.</i> 2016 |
| <i>G. longior</i> | Corte delgado | 8 | Golfo San Matías (Atlántico Sur) | Este estudio |