

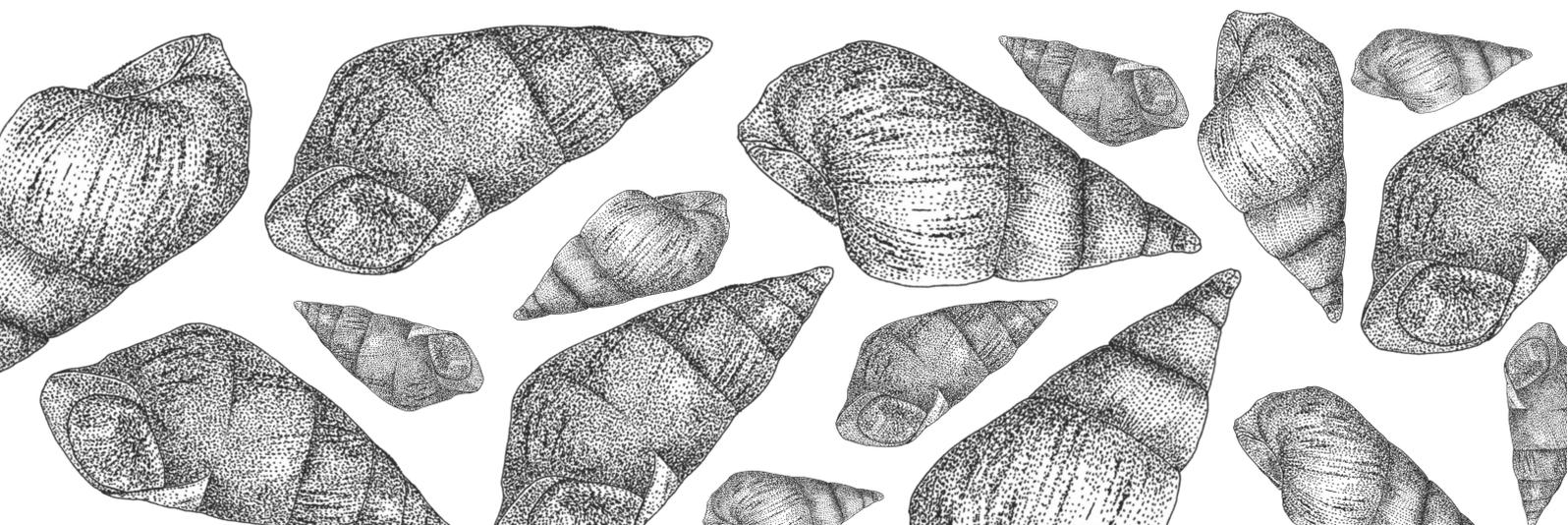
UNIVERSIDAD NACIONAL DEL COMAHUE
ESCUELA SUPERIOR DE CIENCIAS MARINAS
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA MARINA

"Estudio comparativo de diferentes poblaciones locales del caracol *Heleobia australis* (d'Orbigny 1835) en el extremo austral de su distribución, la Bahía de San Antonio (Golfo San Matías, Argentina)"

QUINTAS RUFINO, ELEONORA

DIRECTORA: DRA. MARÍA SOLEDAD AVACA
CO-DIRECTORA: DRA. MARÍA ANDREA ROCHE

2022



**“ESTUDIO COMPARATIVO DE DIFERENTES POBLACIONES
LOCALES DEL CARACOL *HELEOBIA AUSTRALIS* (D’ORBIGNY 1835)
EN EL EXTREMO AUSTRAL DE SU DISTRIBUCIÓN, LA BAHÍA DE
SAN ANTONIO (GOLFO SAN MATÍAS, ARGENTINA)”**

Quintas Rufino, Eleonora

Directora: **Dra. María Soledad Avaca**

Co-directora: **Dra. María Andrea Roche**

Licenciatura en Biología Marina

Escuela Superior de Ciencias Marinas

Universidad Nacional del Comahue

2022



A mamá y papá

A mis hermanos, Facu y Juan

*“Vivir los deseos y agotarlos
es el destino de toda existencia”*

L.M

AGRADECIMIENTOS

Llego a mi meta e inevitablemente hago un viaje por todo lo recorrido durante estos años de formación. En la universidad no solo aprendemos sobre la carrera que elegimos, sino que crecemos también como personas. Por momentos no fue fácil, pero estoy feliz de cada momento u obstáculo que se me presentó, porque estoy segura, de eso aprendí un montón. Conocí personas hermosas y viví momentos inolvidables. San Antonio fue el lugar que logró convertirse en mi hogar durante largos años, y donde hoy cumplo uno de mis sueños. Y como el camino es mejor compartido, quiero agradecer a todas las personas que se cruzaron en él y dejaron un poquito de cada uno en mí.

A mis directoras, **Dra. Soledad Avaca** y **Dra. Andrea Roche**, por compartirme sus conocimientos y acompañarme en el proceso final de esta carrera que tanto me enamoró. Gracias por enseñarme, corregirme y así formarme. Porque además de ser mis directoras fueron compañeras de trabajo. **Sole**, gracias por todo lo compartido; las charlas en la oficina, por tirarme siempre para adelante y festejar mis logros y avances. Por enseñarme que nadie nace sabiendo y alentarme cada vez que tiraba la toalla. **Andre**, por ser además de mi tutora, la persona quien confió en mí desde mis primeros pasos por la uni. Gracias por prestarme tu oído cuando hubieron momentos difíciles, el aguante desde siempre y todo lo compartido que para mí, es súper valioso.

A **todos los profes** con quienes cursé y me enseñaron tanto. Todo su aporte está plasmado en parte de la formación que me llevo hoy. A todos, ¡gracias!

A la **comunidad entera de la ESCiMar**, porque son parte del proceso de todos los estudiantes que pasamos por acá.

A los integrantes del proyecto Proyecto UNCo -04/P001 “Análisis de la comunidad de moluscos bentónicos en relación a diferentes factores de estrés en una bahía costera patagónica” del cual obtuve una parte de mis datos, y quienes participaron en muestreos o procesado de muestras durante el periodo del proyecto: **Luna, Luss, Astrid, Juli C, Nico, Andre, Sole, Mati, Lore, Pauli F, Maite N, Fausto.**

Al **Consejo Interuniversitario Nacional (CIN)**, por otorgarme la beca de estímulo a las vocaciones científicas, a través de la cual comencé el presente trabajo.

A los jurados **Dra. Maite Narvarte** y **Dra. Paula Zaidman**, por sus valiosas correcciones y sugerencias en este trabajo, así como también su predisposición para cualquier duda. ¡Gracias Maite y Pau!.

A **Eri Oherens** por su hermosa ilustración a mano; a **Luss** por la ilustración digital de la especie.

A **Lore** y su hermosa familia, quienes se convirtieron en mi familia en San Antonio y estuvieron siempre que los necesité.

A la familia **Agnoli-Hidalgo**, con quienes compartí momentos inolvidables durante los primeros años. Especialmente a **Myriam**, que se fue antes de tiempo de este plano, y a quien nunca voy a olvidar.

A **Bruno**, por bancarse inevitablemente nuestras previas de finales con Luna, procesos durante la tesis, y por compartir comidas y charlas. También a **Sandra N**, por abrirme las puertas de su casa y hacerme sentir una más.

A todos **mis compañeros** con los que cursé o compartí momentos en los pasillos (y fuera) de la universidad. Agradezco haberlos conocido.

A **Giuli Burgueño** por su paciencia y predisposición de siempre para ayudarme en lo que necesite durante todo este proceso. A **Sai**, porque a pesar de su reciente aparición en mi camino, me escuchó y me ayudó en los momentos de crisis universitarios.

A los amigos que hice desde el principio, a los que se sumaron a lo largo del camino y a los que me llevo para siempre de esta etapa, dentro y fuera de la carrera: **Eve, Emi, Mancu, Popi, Lupi, Vicen, Maio, Max, Luqui, Nico, Lelu, Maca, Dani**. Gracias por compartir estos años, por los mates, las comidas y lo que cada uno me brindó desde la amistad. Mención especial a **Astrid**, que me acompañó en todo el largo proceso final. Gracias amiga por las charlas y debates eternos.

A **Car** y **Pris**. Con las que compartí y crecí tanto. Gracias por el apoyo y la incondicionalidad. Todo lo compartido durante estos años, forjaron la amistad que existe hoy.

A **Agus B** por el hermoso compartir de todos estos años. Por las extensas charlas, las comidas (nuestro fuerte), por estar y enseñarme muchas cosas que van más allá de lo académico.

Luna, Luss. Las que llevaron conmigo la carrera y un millón de cosas más. Las de siempre: mis confidentes. A ustedes les agradezco la ayuda, la compañía, las anécdotas y viajes, las risas y las crisis emocionales. Luss, con la que comparto el no hacer nada, y a la vez hacer de todo. La complicidad. Luna, la que está desde el día 1 de la universidad. Mi roomie durante un par de años, donde lo vivido es muchísimo. La persona a la que recurro cuando algo sale bien y cuando no tan bien. No podría poner en palabras, todo lo que ya saben. Gracias a ambas por bancarme tanto, apoyarme y sobretodo, creer en mí.

A **Piero**, mi abuelo del corazón. Por estar siempre presente a pesar de la distancia.

A **mi familia**, por hacer el aguante a pesar de la distancia y alegrarse por cada pasito avanzado.

A **mi abuela**; yo sé, cuan orgullosa está de mí y de la persona que soy hoy.

A **mis hermanos**, Facu y Juan. Gracias por la unión, por estar siempre, por cada llamada, cada visita que tanto me reconfortaron. Por su invaluable apoyo y por compartir la vida conmigo. Su compañía fue y es indispensable. Me tocaron los más compañeros, los mejores.

Para el final deje a los seres que hicieron una parte de la persona que soy hoy. **Má, Pá:** ¡GRACIAS! Sin el apoyo de ustedes no hubiese podido llegar hasta donde estoy hoy. Son ustedes quienes me alentaron a cumplir mis sueños, confiaron en mi aun cuando ni yo podía hacerlo. Por enseñarme a no bajar los brazos, por entenderme, escucharme e impartirme los valores que me caracterizan. Gracias por mostrarme lo orgullosos que están de mí. Por ser mi puerto. Son el motor que necesite todos estos años para culminar una etapa. A ellos, mis padres, que les debo mis logros. ¡Los amo!

A **mí**. Por no abandonarme ni abandonar mis sueños. Por seguir y apostar a lo que quería. Por haber llegado al final de este viaje, donde se observa el horizonte y comienza un nuevo camino.

¡GRACIAS!

Eli.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN	3
2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	7
3. MATERIALES Y MÉTODOS	8
3.1. Área de estudio.....	8
3.2. Muestreos en el campo.....	10
3.3. Procesamiento de muestras en laboratorio.....	12
3.3.1. Características poblacionales.....	12
3.3.2. Patrón de distribución a lo largo de un gradiente vertical.....	13
3.3.3. Procesamiento de muestras de sedimento.....	14
3.4. Análisis de datos.....	14
3.4.1. Características poblacionales.....	14
3.4.2. Variación morfológica de la concha.....	15
3.4.3. Caracterización de los hábitats.....	15
3.4.4. Relaciones entre las características ambientales y poblacionales de <i>H. australis</i>	16
3.4.5. Patrón de distribución a lo largo de un gradiente vertical en una población.....	16
4. RESULTADOS	17
4.1. Características poblacionales.....	17
4.2. Variación morfométrica de la concha en individuos adultos.....	21
4.2.1. Caracterización morfométrica de la concha con análisis univariados.....	21
4.2.2. Variación morfológica de la concha: aproximación multivariada.....	24
4.3. Caracterización de los hábitats respecto de sus características ambientales.....	25

4.4. Relaciones entre las características ambientales y poblacionales de <i>H. australis</i>	30
4.5. Patrón de distribución a lo largo de un gradiente vertical.....	31
4.6. Momentos de puesta de huevos.....	34
4.6.1. Descripción de las cápsulas y masas de huevos.....	34
4.6.2. Momentos de puesta.....	36
5. DISCUSIÓN.....	37
6. CONCLUSIÓN... ..	45
7. BIBLIOGRAFÍA.....	47

RESUMEN

El caracol *Heleobia australis* (Cochliopidae) es una especie dominante en los ensamblajes de moluscos en el sector intermareal de la Bahía de San Antonio (BSA) (Golfo San Matías, Patagonia). El objetivo general de esta tesina fue comparar las características poblacionales y la forma de la concha de *H. australis* en diferentes sitios de la BSA. Se plantea la hipótesis que las características poblacionales se relacionan con las variables físicas de cada sitio de estudio, tales como la desecación, la velocidad de corriente y el tamaño de grano. Además, se plantea que los caracoles juveniles y adultos presentan diferente distribución a lo largo de un gradiente vertical en una población local. El trabajo se desarrolló en dos canales de la BSA, uno aledaño a la ciudad de San Antonio Oeste y otro distante a 18 km y con bajo impacto antrópico (canal San Antonio y canal Escondido, respectivamente). Se realizaron muestreos estacionales durante el período febrero 2018 - marzo 2019 en tres sitios de cada canal, y durante noviembre 2020- julio 2021 en un sitio seleccionado del canal San Antonio. Las poblaciones de *H. australis* mostraron diferencias en su densidad, estructura de tallas y pesos, tamaño de los individuos, relaciones morfogravimétricas y forma de la concha. En el canal San Antonio, se encontraron las poblaciones más densas y los individuos de mayor talla. La forma de la concha de los individuos del canal Escondido fue más globosa y con aperturas más amplias que los individuos del otro canal. *H. australis* estuvo presente en sitios protegidos, donde la desecación fue mayor y el sedimento estuvo caracterizado por arena muy fina. Los resultados de este trabajo aportan conocimiento básico acerca de una especie común en el sistema de estudio como un primer paso para entender los procesos ecológicos que operan en el área.

Palabras clave: *Heleobia australis*, intermareal, densidad, estructura de tallas, Bahía San Antonio

ABSTRACT

The snail *Heleobia australis* (Cochliopidae) is a dominant species in molluscs assemblages in the intertidal of San Antonio Bay (BSA) (Golfo San Matías, Patagonia). The aim of this study was to compare population characteristics and the shell shape of *H. australis* among different sites in the BSA. We hypothesized that population characteristics were related to the physical variables of each study site, including desiccation, current velocity, and grain size. Also, that juveniles and adults showed differences in their distribution along the vertical gradient in a local population. This study was carried out in two channels of the BSA, one located near San Antonio Oeste (SAO) city (San Antonio channel) and the other distant more than 18 km from SAO city and with low human impact (Escondido channel). Seasonal samplings at three sites in each channel were performed during February 2018 - March 2019, and in a selected San Antonio channel's site from November to July in 2020-2021. Populations of *H. australis* showed differences in density, length and weight frequencies distributions, body size, morphogravimetric relationships and shell shape. The highest density and the larger individuals were found in the San Antonio channel. Individuals from Escondido channel showed a more globose shell with a larger aperture than individuals from San Antonio channel. *H. australis* was present in protected sites, where desiccation was greater and the sediment was characterized as very fine sand. The results of this study provide basic knowledge about a common species in the study system as a first step in understanding the ecological processes that operate in this area.

Key words: *Heleobia australis*, intertidal, density, size structure, San Antonio Bay

1. INTRODUCCIÓN

Una población es un conjunto de organismos de la misma especie que comparten un mismo espacio en un determinado tiempo (Brey 2001). Los atributos poblacionales, como la abundancia o la distribución de tallas y pesos, están determinados por las características y procesos de los individuos que las integran, e influidos por factores específicos del hábitat. En particular, los caracoles marinos muestran una gran variedad de estrategias de vida. La estrategia de vida de una especie incluye diferentes aspectos como su modo reproductivo, su tolerancia al estrés, su habilidad competitiva y su capacidad colonizadora (Stearns 1992). Así, hay especies de caracoles que muestran un comportamiento oportunista, con crecimiento rápido y de bajo tamaño, con larvas planctónicas y que forman poblaciones con altas abundancias; mientras que hay otras de crecimiento lento, gran tamaño, desarrollo directo y baja abundancia (Etter 2007). Comprender la relación entre los atributos poblacionales, las características de la historia de vida de las especies y las condiciones ambientales es uno de los desafíos de la ecología.

Los ambientes intermareales son sistemas dinámicos en donde existe un gradiente de estrés físico debido a la exposición y desecación diferencial entre las diferentes zonas (Kaiser et al. 2005, Bertness et al. 2006). Estos gradientes interactúan y generan condiciones ambientales específicas para los organismos que allí habitan, fenómeno conocido como zonación. Por ejemplo, los individuos que habitan la zona alta del intermareal quedan expuestos en cada marea mientras que los que viven en los niveles bajos sólo en las mareas extraordinarias lo que, si los individuos no se desplazan verticalmente en cada ciclo de marea, podría reducir su tiempo de forrajeo (Etter 2007). La acción del oleaje es otro factor importante en la zona intermareal, siendo baja en bahías y canales de marea y alta en ambientes más expuestos a la acción del viento (Kaiser et al. 2011). La acción hidrodinámica

de las olas puede afectar directamente a los caracoles, desprendiéndolos de la zona intermareal y depositándolos en el submareal somero, donde son típicamente consumidos por predadores; además, el oleaje puede tener efectos indirectos sobre éstos, como la alteración de la cantidad de alimento disponible para el forrajeo y la intensidad del estrés fisiológico (Rolán-Álvarez et al. 1997, Etter 2007).

En respuesta a estas variaciones ambientales, los caracoles que habitan la zona intermareal frecuentemente muestran variaciones morfológicas, fisiológicas y en su historia de vida (Johannesson y Johannesson 1996). A nivel intrapoblacional, es común encontrar a juveniles y adultos ocupando diferentes microhábitats como consecuencia, por ejemplo, de la alta competencia intraespecífica que muestran algunas especies, mientras que a nivel interpoblacional, el grado de diferenciación dependerá en gran medida de la capacidad de dispersión de las especies (Janson 1987, Rolán-Alvarez et al. 2015, Le Pennec et al. 2017, Galindo et al. 2019). Las especies con mayor potencial de dispersión, muestran en general menor grado de diferenciación entre poblaciones en respuesta a las características particulares del hábitat (i.e. con larvas planctónicas que viven en la columna de agua durante su desarrollo) mientras que las especies con menor potencial de dispersión, frecuentemente muestran variaciones en respuesta a presiones de selección locales (especies con desarrollo directo o larvas planctónicas de vida corta) (Etter 2007).

El caracol *Heleobia australis* (d'Orbigny 1835) (**Figura 1**) es una especie de pequeño tamaño perteneciente a la familia Cochliopidae (Cazzaniga 2011, Simone y Vita de Oliveira 2021) aunque por muchos años se la incluyó en la familia Hydrobiidae (De Francesco e Isla 2003). Su distribución geográfica comprende desde Río de Janeiro (Brasil, 22°S) hasta San Antonio Oeste, Patagonia Argentina (40° S) (Gaillard y Castellanos 1976) siendo típica del sector intermareal en ambientes protegidos de la acción directa del mar, como bahías,

estuarios y lagunas costeras, y dominante en varios ambientes acuáticos degradados (Echeverría et al. 2010). En el Estuario de Bahía Blanca, esta especie puede vivir hasta 30 meses (~2,5 años, Carcedo y Fiori 2012), mientras que para otros puntos de su distribución la duración del ciclo de vida se desconoce. De acuerdo a sus hábitos alimenticios, esta especie es detritívora y se alimenta también de sus propias heces (Echeverría et al. 2010). Las hembras depositan cápsulas de huevos sobre conchas de coespecíficos, valvas y otros sustratos (Neves et al. 2010). Las cápsulas son esféricas y se depositan en grupos de hasta 15 cápsulas formando masas de huevos. A partir de cada cápsula emerge una larva velíger, que posee opérculo y pie desarrollados, y un velo cubierto de cilios, simple y bilobulado (Kohn et al. 1987). Esta larva tiene desarrollo bentopelágico, y la duración del estadio larval aunque se desconoce con exactitud, sería de unos pocos días (Neves et al. 2010).

Diferentes poblaciones de *H. australis* han sido estudiadas a lo largo de su distribución. En Argentina, los estudios se han desarrollado en el Estuario de Bahía Blanca y en la Laguna costera de Mar Chiquita mientras que en Brasil en Laguna Imboassica y en la Bahía de Guanabara (De Francesco e Isla 2003, 2004, Figueiredo-Barros et al. 2006, Carcedo y Fiori 2011, 2012, Neves et al. 2013). Los trabajos previos reportan variaciones en las tallas, de grado de infestación parasitaria y de distribución entre los diferentes ambientes estudiados, que incluyen planicies de marea, lagunas costeras y ambientes rocosos (De Francesco e Isla 2004, Figueiredo-Barros et al. 2006, Carcedo y Fiori 2012). Entre los factores abióticos relacionados con esta variabilidad se han mencionado la temperatura del agua de mar, la disponibilidad de oxígeno, la exposición al oleaje, el tipo de sustrato y la salinidad (De Francesco e Isla 2004, Carcedo y Fiori 2011, 2012) y también, la interacción con otras especies, como el parasitismo por tremátodes (Alda et al. 2010, Alda y Martorelli 2014). En relación al impacto antrópico, se conoce que la especie puede mostrar el fenómeno de



imposex (i.e. superposición de características masculinas en hembras por acción de tribultiestaño o sus derivados) (Neves et al. 2013). Asimismo, se ha observado que los individuos adultos de *H. australis* pueden escapar de un área y colonizar distintos parches luego de un impacto local por lo que podría formar metapoblaciones (Echeverría et al. 2010).



Figura 1. Foto de *Heleobia australis*.

La Bahía de San Antonio (BSA, 40° 46 S, 64° 54 W; Río Negro, Argentina) representa el sitio más austral de distribución de *H. australis*. La BSA es un sistema costero en el que actúan múltiples factores de estrés, algunos de origen antrópico como el enriquecimiento con nutrientes, la pesca, la introducción de especies exóticas, la contaminación por hidrocarburos y por metales pesados (Iribarne et al. 2004, Commendatore y Esteves 2007, Vázquez et al.

2007, Pereyra et al. 2015); y otros no relacionados con las actividades humanas como la exposición, acción del oleaje, salinidad y radiación (Daleo e Iribarne 2009, Gastaldi et al. 2016). En este ambiente, *H. australis* es una especie dominante en términos de abundancia y biomasa en los ensambles de moluscos intermareales (Avaca et al. 2019, Coronel et al. 2019). Sin embargo, hasta el momento no se cuenta con estudios sobre su biología y/o dinámica poblacional en el área.

2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de este trabajo es comparar las características poblacionales y la forma de la concha de *Heleobia australis* en diferentes sitios de la Bahía de San Antonio. Para esto, se estudiarán poblaciones localizadas en dos canales de la BSA que presentan similar geomorfología y diferente cercanía a áreas urbanizadas. Los objetivos particulares son:

1. Caracterizar cada población local desde el punto de vista demográfico (densidad, distribución de frecuencias de tallas y pesos)
2. Describir la variación morfológica de la concha de individuos adultos entre poblaciones locales mediante un análisis de morfometría clásica
3. Caracterizar los hábitats respecto de sus características ambientales (temperatura, salinidad, pH, granulometría, velocidad de corriente y desecación)
4. Establecer potenciales relaciones entre las características ambientales y poblacionales de la especie
5. Estudiar el patrón de distribución a lo largo de un gradiente vertical de adultos y juveniles de *H. australis* en una población local
6. Identificar los momentos de puesta de huevos de la especie



Para el estudio de las diferentes poblaciones de *H. australis*, se plantea la hipótesis que las características poblacionales se relacionan con las variables físicas de cada sitio de estudio, incluyendo desecación, velocidad de corriente y tamaño de grano. De acuerdo al marco teórico, se espera que en los sitios con mayor velocidad de corriente y/o desecación, la densidad y el tamaño de los individuos de *H. australis* sea menor que en sitios con menor velocidad de corriente y/o desecación; y que la densidad sea mayor en los sitios donde el sedimento presente menor tamaño de grano.

A nivel poblacional, se pondrá a prueba la hipótesis que los caracoles juveniles y adultos presentan diferente distribución a lo largo del gradiente vertical dado que ambos podrían mostrar diferente tolerancia a los factores ambientales. En la zona intermareal baja se espera encontrar mayores densidades de individuos juveniles que en la zona media y alta, por ser un área menos expuesta a condiciones de desecación y radiación, entre otros factores.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Área de estudio

La Bahía de San Antonio es un ambiente protegido de la acción directa del mar, localizado al Noroeste del Golfo San Matías (Patagonia), con una superficie de aproximadamente 80 km², sometida a un régimen de mareas semidiurnas de hasta 9 m de amplitud. Presenta planicies y canales de mareas, cordones, espigas, playas y médanos (Escofet et al. 1977, Carbone 2011). El fondo somero de la bahía es de tipo arenoso, mezclado con guijarros y canto rodado, mientras la zona intermareal se caracteriza por la presencia de planicies de marea en su parte baja y marismas dominadas por *Spartina alterniflora* y *Sarcocornia perennis* en la parte más alta (Daleo et al. 2006, Isacch et al. 2006). La parte baja del intermareal, queda expuesta durante la marea baja hasta 6 horas (Gastaldi et al. 2020). La

BSA es un sistema hipersalino debido a las escasas precipitaciones (menos de 250 mm al año) y elevadas tasas de evaporación (típicas del Golfo San Matías en general, Piola y Scasso 1988). La temperatura media atmosférica es de 15,1° C pero se registran temperaturas extremadamente bajas en julio (hasta -7,7°C) y altas en febrero (hasta 41,1°C). Los vientos predominantes son del sector noroeste y aunque la media de intensidad ronda los 18 km/h, los vientos de más 25 km/h son frecuentes principalmente en primavera-verano (SMN webpage, Genchi et al. 2010). La BSA es una reserva de usos múltiples fuertemente afectada por el impacto antrópico de la ciudad aledaña de San Antonio Oeste (Teichberg et al. 2010). La ciudad de San Antonio Oeste (29284 habitantes, Censo 2010) ha sido descrita como un sistema que permanece en un estado inicial de eutrofización, es decir que, por sus características hidrodinámicas, es un sistema que se encuentra en constante recambio, evitando que se genere un sitio anóxico (típico de la eutrofización avanzada) a pesar de tener suficiente disponibilidad de alimento para consumo de los organismos herbívoros. El exceso de nutrientes, principalmente de nitrógeno, proviene de la descarga de aguas residuales domésticas que ingresa a la bahía a través de las cámaras sépticas (Martinetto et al. 2010) y de los desechos generados por la planta procesadora de pescado que opera en la ciudad (Carbone et al. 2015).

Para el presente estudio se seleccionaron dos canales de marea que presentan similar geomorfología y diferente cercanía a la ciudad de San Antonio Oeste: el Canal San Antonio Oeste (SAO) y Canal Escondido. En cada canal se seleccionaron tres sitios (**Figura 2**).

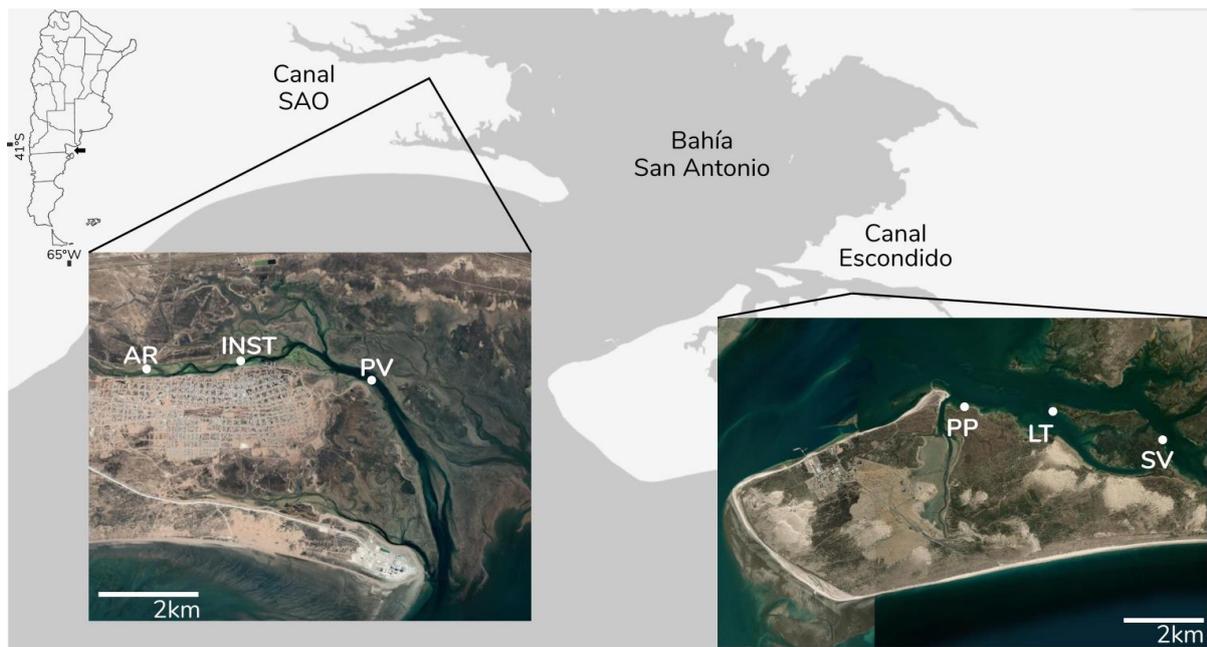


Figura 2. Mapa del sitio de estudio. Bahía de San Antonio. Los puntos blancos indican los sitios de muestreo. Izquierda: Canal SAO; Arboleda (AR), Instituto (INST), Punta Verde (PV). Derecha: Canal Escondido; Saco Viejo (SV), Las Tejas (LT), Punta Perdices (PP).

3.2 Muestreos en el campo

Los ejemplares de *Heleobia australis* utilizados en este trabajo se colectaron utilizando diferentes metodologías dependiendo del objetivo planteado. Para caracterizar las poblaciones de *H. australis* desde el punto de vista demográfico, y para estudiar la variación morfológica de la concha en cada población se utilizaron muestras colectadas durante 2018-2019 (Objetivos 1 y 2) en el marco del Proyecto UNCo -04/P001 “Análisis de la comunidad de moluscos bentónicos en relación a diferentes factores de estrés en una bahía costera patagónica”. Estos muestreos se realizaron estacionalmente entre febrero de 2018 y marzo de 2019 en seis sitios de la BSA. En cada fecha de muestreo, se utilizaron ocho unidades muestrales cuadradas (50 x 50 cm) dispuestas a lo largo de una transecta de 100 m ubicada en el mesolitoral inferior de la zona intermareal. Las muestras fueron conservadas en freezer

hasta el momento de su procesamiento. En el laboratorio, la muestra se tamizó y se separaron los individuos de *H. australis* del resto de las especies presentes. Los individuos fueron conservados en alcohol 70 para su posterior estudio.

La caracterización ambiental de los sitios de estudio (Objetivo 3) se realizó utilizando datos de muestreos realizados en 2018-2019. En cada fecha de muestreo (2018-2019), se registró *in situ* la temperatura de agua de mar con un termómetro digital. En laboratorio, se midieron pH y salinidad utilizando sondas de mesada Atlas Scientific (103P y EC-10 respectivamente). La desecación y velocidad de corriente en cada sitio de estudio fueron evaluadas *in situ* y en cada fecha de muestreo durante 2018-2019 utilizando los métodos de pérdida de peso y disolución de yesos (Bertness et al. 2006, Thompson y Glenn 1994; respectivamente). Para la caracterización granulométrica del sedimento, se tomaron muestras de sedimento por única vez en primavera utilizando *corer* y extrayendo los primeros 5 cm de profundidad.

Para el estudio del patrón de distribución a lo largo de un gradiente vertical de adultos y juveniles de *H. australis* en una población local, y para identificar los momentos de puesta de huevos de la especie (Objetivos 5 y 6) se seleccionó el sitio Arboleda localizado en el canal SAO (**Figura 3**). Se utilizaron muestras colectadas estacionalmente durante 2020- 2021. En cada fecha de muestreo, se utilizó un *corer* para extraer los primeros 5 cm de sedimento en distintos puntos del mesolitoral durante la marea baja (niveles: alto, medio y bajo; modificado a partir de Escofet et al. 1977, Verga et al. 2020) (UM; 10 cm diámetro; n=3 por nivel). Esta metodología es similar a la utilizada en otros estudios sobre la misma especie y con objetivos similares a los aquí planteados (De Francesco e Isla 2003, 2004, Carcedo y Fiori 2012).

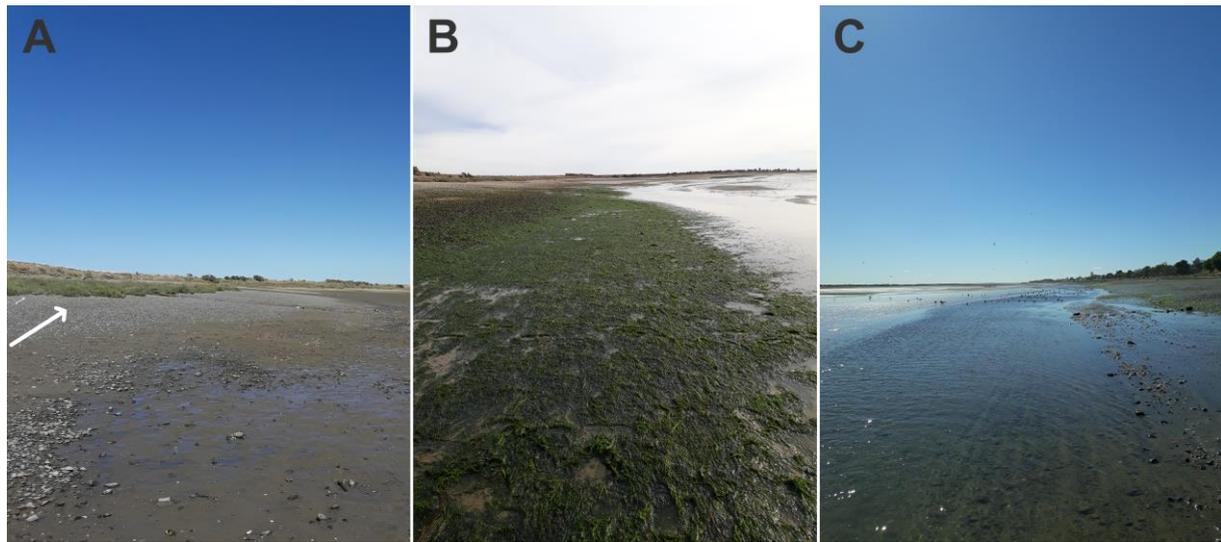


Figura 3. Gradiente vertical en el sitio Arboleda. Niveles: **A)** alto (indicado por la flecha), **B)** medio, **C)** bajo.

3.3 Procesamiento de muestras en laboratorio:

3.3.1 Características poblacionales

Para el estudio de la variación morfológica de la concha, se fotografiaron con cámara digital al menos 110 individuos por sitio y estación manteniendo una distancia focal constante. A partir de las fotografías, se midió el largo total (LT, mm) desde el ápex hasta el margen anterior de la abertura, el ancho total (AT, mm) considerando el punto más externo del vértice en el perfil izquierdo del cuerpo hasta el punto medio del labio exterior, el largo de apertura (LA, mm) y el ancho de apertura (AA, mm), utilizando el programa de procesamiento de imágenes ImageJ (**Figura 4**). Además, se registró el peso total (PT, mg) de cada individuo. Para ello, los individuos se dejaron secar durante 24 horas a temperatura ambiente y luego se pesaron en una balanza analítica (Ohaus® AR3130 serie Adventurer, precisión 0,001 g).

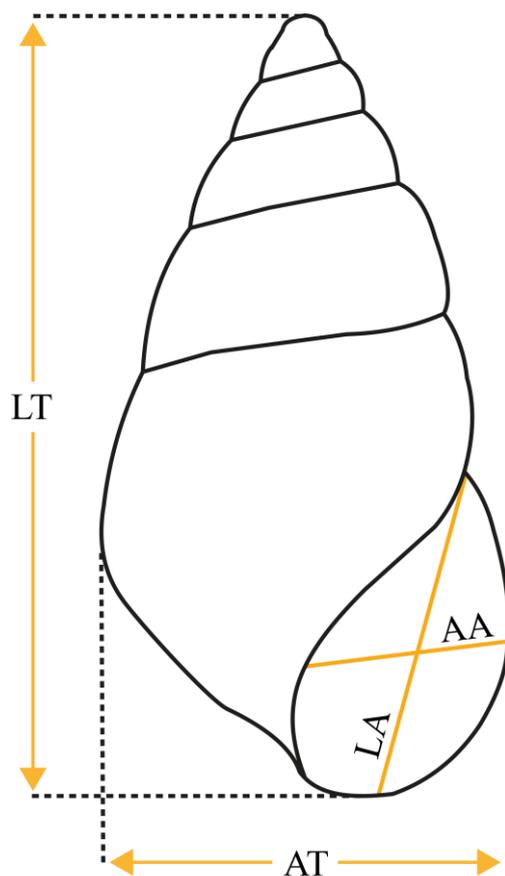


Figura 4. Medidas tomadas para los ejemplares de *Heleobia australis*. LT: largo total, AT: ancho total, LA: largo de apertura, AA: ancho de apertura.

3.3.2 Patrón de distribución a lo largo de un gradiente vertical

En Arboleda, al menos 25 individuos por UM (N= 75 por nivel) fueron medidos en largo total (LT, mm) utilizando una lupa binocular (Nikon, 2,5X). Asimismo, se registró en cada individuo la presencia de cápsulas (o masas de huevos), el estadio de las mismas (eclosionado o en desarrollo; Neves et al. 2010) y su número.

3.3.3 Procesamiento de muestras de sedimento

Las muestras de sedimento se mantuvieron congeladas hasta el momento de su procesamiento en el laboratorio. Para analizar el sedimento, las muestras se descongelaron a temperatura ambiente para luego secarlas en la estufa a 60°C entre 48-72 h. Las muestras fueron tratadas de la siguiente manera:

Primero, con las manos, se separaron los elementos de cada muestra hasta desagregar los grumos. Luego se registró el peso total de cada muestra en una balanza digital. Para el análisis granulométrico, se utilizó la totalidad de la muestra. Posteriormente, se separaron los granos por tamaños, colocando la muestra en un tamizador Zonitest durante 5 min. Los tamices fueron de 62, 125, 250, 500, 1000, 2000 y 4000 μm . Por último, cada fracción tamizada fue pesada en una balanza analítica. Para el análisis granulométrico se utilizó el paquete estadístico Gradistat versión 9.1 (desarrollado por Simon Blott, 2008), que permitió obtener diferentes parámetros para cada muestra analizada (grupo textural, tamaño medio de las partículas y grado de selección, entre otros). Para caracterizar el tamaño medio de las partículas, se utilizó la media geométrica estimada a partir del método de Folk y Ward (1957).

3.4 Análisis de datos

3.4.1 Características poblacionales

Las características poblacionales se estudiaron sólo en los sitios en los que se obtuvieron individuos durante todo el período de muestreo. Para caracterizar cada población se calcularon distribuciones de frecuencias de tallas (largo total), de pesos y la densidad promedio (número de individuos. m^{-2}). Las distribuciones de frecuencias de tallas y de pesos fueron comparadas entre sitios y estaciones utilizando el test Kolmogorov-Smirnov. La densidad y las características individuales (LT y PT) fueron comparadas entre sitios y

estaciones utilizando la prueba no paramétrica de Scheirer Ray Hare. Cuando se encontraron diferencias significativas entre los factores, se utilizó la comparación *a posteriori* de Dunn.

También se estudió la relación entre el LT y PT para cada una de las poblaciones con análisis de covarianza (ANCOVA), utilizando el largo como covariable. Previo al análisis, se corroboró la homogeneidad de varianzas mediante el test de Bartlett.

3.4.2 Variación morfológica de la concha

Con el objetivo de estudiar la variación en la forma de la concha de individuos adultos entre poblaciones, se calcularon tres índices morfométricos: ancho relativo de la concha ($ARC = AT / LT$), largo relativo de la apertura ($LRA = LA / LT$) y expansión relativa de la apertura ($ERA = AA / LT$) (Estebenet y Martín 2003). Para representar las tendencias de la variación morfológica de la concha, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) y para evaluar las diferencias entre poblaciones, se utilizó un análisis multivariado de la varianza (MANOVA) y la prueba de Hotelling para realizar comparaciones *a posteriori* entre poblaciones.

3.4.3 Caracterización de los hábitats

La velocidad de corriente ($g.h^{-1}$) fue comparada entre sitios y estaciones mediante ANOVA de dos vías mientras que la desecación ($g.h^{-1}$) se comparó entre canales y estaciones mediante el test no paramétrico Scheirer Ray Hare. También se comparó el tamaño medio de grano entre todos los sitios de estudio mediante ANOVA de una vía. Respecto a temperatura superficial del agua, salinidad y pH sólo se contó con registros puntuales en las fechas de muestreo, por ello no se realizaron pruebas estadísticas para evaluar diferencias entre los sitios.

3.4.4 Relaciones entre características ambientales y poblacionales de *H. australis*

Con el objetivo de establecer posibles relaciones entre las características ambientales y poblacionales observadas, se estudió la asociación entre las variables ambientales que mostraron diferencias estadísticas entre los sitios (desección y velocidad de corriente) y la densidad en las diferentes poblaciones de *H. australis* (Arboleda, Instituto, Las Tejas y Saco Viejo) mediante un análisis de correlación de Pearson.

3.4.5 Patrón de distribución a lo largo de un gradiente vertical en una población

Para estudiar la distribución de los individuos (adultos y juveniles) a lo largo del gradiente vertical, se construyeron histogramas de frecuencias con el número total de individuos obtenidos en cada uno de los niveles y estaciones. Los individuos menores a 3,5 mm de LT fueron considerados juveniles (Carcedo y Fiori 2011). Las distribuciones de frecuencias de tallas obtenidas fueron comparadas utilizando la prueba Kolmogorov-Smirnov. La densidad de individuos en los distintos niveles y estaciones se analizó con ANOVA de dos vías, y cuando se evaluaron diferencias entre dos grupos se realizó una prueba t-Student. También se comparó el número de individuos con masas de huevos en los diferentes niveles y estaciones mediante la prueba Scheirer Ray Hare.

Todos los análisis estadísticos y los gráficos, exceptuando las comparaciones de distribuciones de frecuencias de talla, se realizaron utilizando el software libre R (R Core Team 2021).

4. RESULTADOS

El caracol *Heleobia australis* estuvo presente en cinco de los seis sitios estudiados con marcadas diferencias en relación a la densidad en cada uno de ellos. En total se colectaron, 35.323 individuos en Arboleda, 5.035 en Instituto, 7.888 en Saco Viejo, 13 en Punta Perdices, 91 en Las Tejas y no se registraron individuos en Punta Verde. En Punta Perdices, sólo se encontraron individuos en verano, mientras que en Las Tejas durante invierno y verano. En el resto de los sitios, se encontraron individuos durante todas las estaciones del año.

4.1 Características poblacionales

Las poblaciones de *H. australis* mostraron diferencias en sus distribuciones de talla (DFT), de pesos (DFP) y en la densidad. Las DFT fueron en todos los casos unimodales (**Figura 5**). Los rangos de talla para las diferentes poblaciones fueron: 4,06 - 8,82 mm en Arboleda, 4,05 - 9,23 mm en Instituto y 3,30 - 9,42 mm en Saco Viejo. Las DFT de Saco Viejo fueron diferentes a las de Instituto y Arboleda en todas las estaciones del año excepto otoño (Saco Viejo-Instituto, $p > 0.05$) mientras que las de Instituto y Arboleda fueron diferentes en primavera y otoño, y similares durante verano e invierno. Las DFT de Saco Viejo, se mostraron sesgadas a la izquierda en todas las estaciones menos en otoño donde fue parecida a las del resto de los sitios. Además, este fue el único sitio donde se encontraron juveniles (individuos identificados por otros autores, como menores a 3,5 mm).

Los rangos de peso encontrados para las tres poblaciones fueron: Arboleda, 10 – 53 mg; Instituto, 9 – 55 mg; Saco Viejo, 4 – 48 mg. Las distribuciones de peso (DFP) también fueron aproximadamente unimodales (**Figura 6**) y diferentes entre sitios y estaciones del año, excepto en primavera, para las poblaciones de Arboleda e Instituto (Kolmogorov-Smirnov; $p > 0,10$). Las DFP de Saco Viejo, en todas las estaciones estuvieron sesgadas hacia la izquierda.

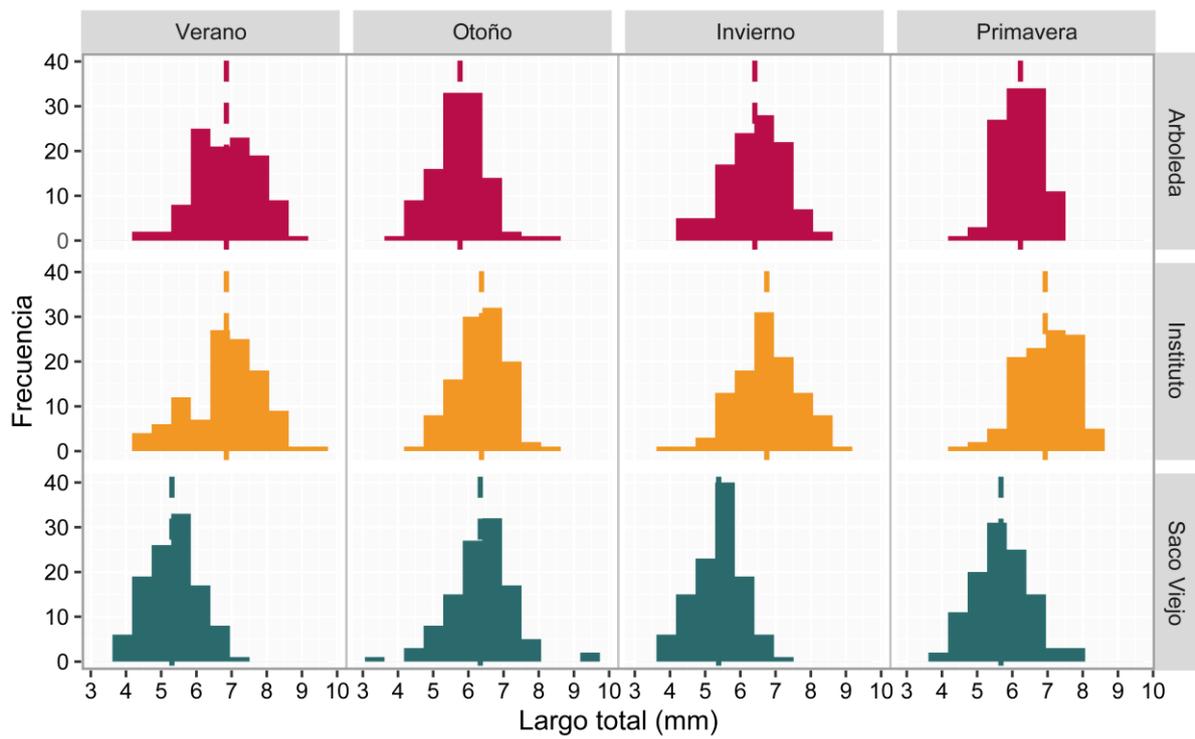


Figura 5. Distribuciones de frecuencia de tallas en las poblaciones de *H. australis*. La línea punteada en cada distribución denota la media de cada grupo.

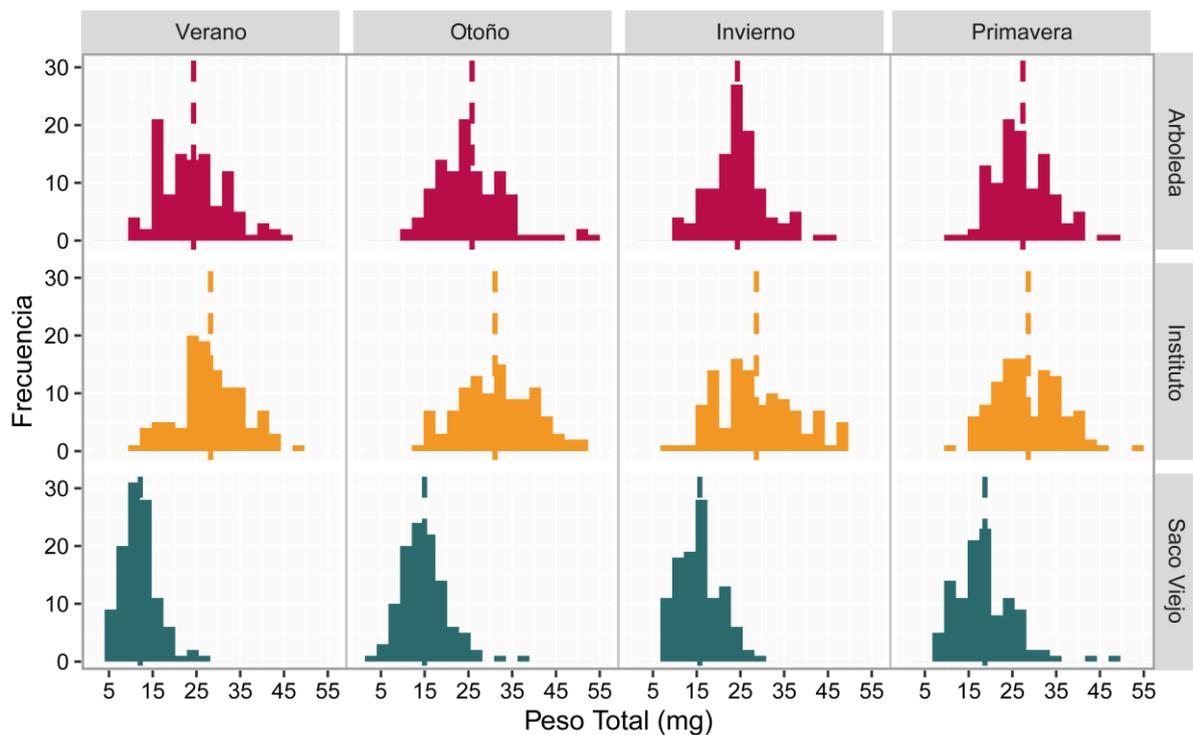


Figura 6. Distribución de frecuencia de pesos en las poblaciones de *H. australis*. La línea punteada en cada distribución denota la media de cada grupo.

La densidad de *H. australis* varió entre poblaciones y estaciones del año (Scheirer Ray Hare; Sitio $p= 0,01$; Estación, $p= 0,03$), no siendo significativa la interacción entre ambos factores (Scheirer Ray Hare; $p= 0,33$). Las mayores densidades se encontraron en la población de Arboleda (media \pm ES; $4.415,37 \pm 690,43 \text{ ind.m}^{-2}$), seguida por los otros dos sitios que no mostraron diferencias entre ellas (media \pm ES; Instituto: $629,37 \pm 200,82 \text{ ind.m}^{-2}$; Saco Viejo: $986 \pm 219,84 \text{ ind.m}^{-2}$) (Dunn Test; $p= 0,13$). Si bien en todos los sitios las densidades fueron muy variables, Arboleda presentó la menor variación (Coeficiente de variación; Arboleda: 88%; Instituto: 181% y Saco Viejo: 126%). Las mayores y menores densidades se encontraron en verano e invierno, respectivamente, para todos los sitios (Dunn Test; $p= 0,026$) (**Figura 7**).

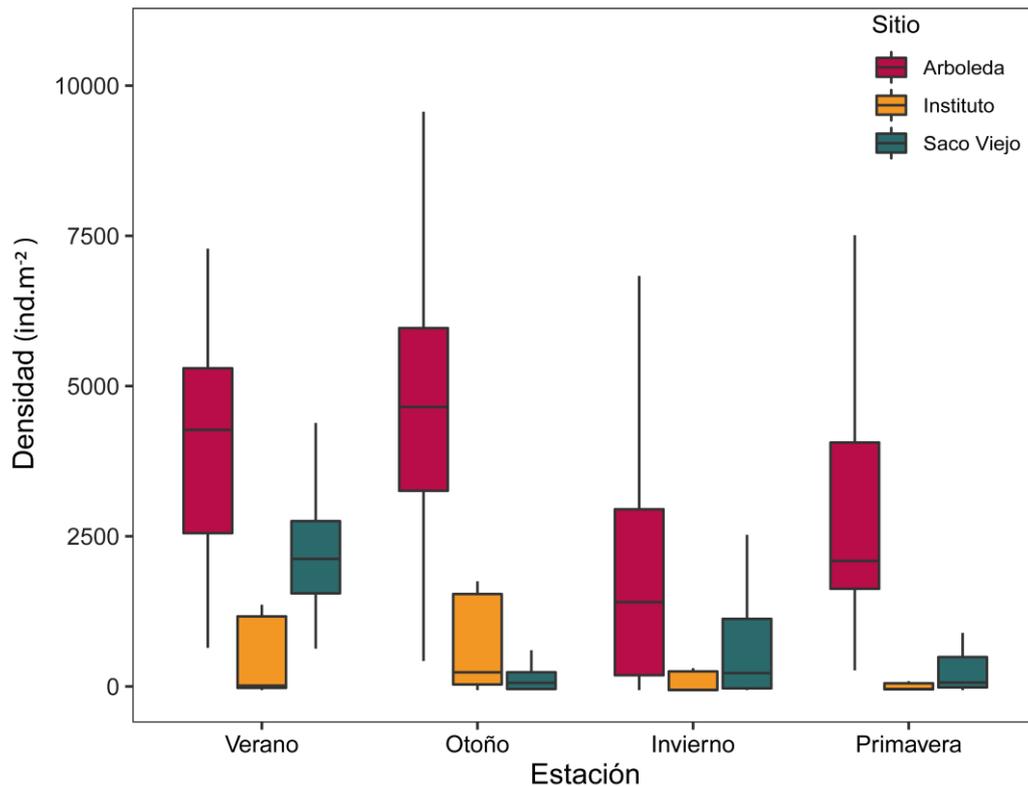


Figura 7. Densidad de *H. australis* en las poblaciones estudiadas. El gráfico de cajas muestra la mediana (línea negra), la mínima y máxima (bigotes), primer y tercer cuartil (bordes de la caja).

A nivel individual, en los tamaños (LT y PT) del caracol, se encontró interacción entre sitios y estaciones del año (Scheirer Ray Hare; LT: $p=0,001$, PT: $p=0,004$). Los individuos de Instituto presentaron las mayores tallas mientras que los de Saco Viejo las menores, excepto en otoño donde las tallas fueron similares en todos los sitios (media \pm DE, Arboleda: $6,31 \pm 0,86$ mm; Instituto: $6,72 \pm 0,88$ mm; Saco Viejo: $5,67 \pm 0,87$ mm). Respecto al peso, los individuos de Arboleda e Instituto tuvieron mayores pesos que los de Saco Viejo (Dunn Test; $p < 0,01$). Las poblaciones de Arboleda y Saco Viejo registraron los mayores pesos durante la primavera mientras que en Instituto los mayores pesos fueron registrados en otoño (media \pm DE, Arboleda: $25,47 \pm 7,36$ mg; Instituto: $29,14 \pm 8,29$ mg y Saco Viejo: $15,38 \pm 5,87$ mg).

4.2 Variación morfométrica de la concha en individuos adultos

Los adultos de las poblaciones Arboleda, Instituto, Saco Viejo y Las Tejas fueron analizados en sus relaciones morfométricas uni y multivariadas. Los sitios Punta Perdices y Punta Verde fueron excluidos por ser sitios de baja y nula abundancia según se describió en secciones previas de este trabajo.

4.2.1 Caracterización morfométrica de la concha con análisis univariados

Para las cuatro poblaciones, el análisis de regresión simple entre el logaritmo del peso y el logaritmo del largo presentó un buen ajuste y fue altamente significativo ($p < 0,01$). El ANCOVA arrojó como resultado diferencias entre las pendientes de los sitios (ANCOVA, $\beta_{ARB} \neq \beta_{SV} \neq \beta_{LT}$, $\beta_{INST} \neq \beta_{LT}$). Las pendientes de Arboleda e Instituto y, de Instituto y Saco Viejo, no mostraron diferencias entre ellas (**Tabla 1**). En las Tejas, se observó el mayor incremento en peso por unidad de largo total (Las Tejas > Saco Viejo > Instituto > Arboleda) (**Figura 8A**).

Asimismo, las rectas de regresión para las relaciones entre el logaritmo del largo total (LT)-y el logaritmo del ancho total (AT), y entre el logaritmo del largo de apertura (LA)-y el logaritmo del ancho de apertura (AA) fueron altamente significativas en todas las poblaciones estudiadas ($p < 0,01$) (**Figura 8B y C**). Para la relación log LT- log AT, el ANCOVA mostró diferentes relaciones entre las poblaciones. La comparación de pendientes entre poblaciones fue diferente en todos los casos, excepto para Saco Viejo y Las Tejas ($\beta_{SV} = \beta_{LT}$). Para estas poblaciones (SV-LT) las rectas obtenidas fueron paralelas y coincidentes (**Tabla 1**), con un incremento en AT por unidad de LT mayor en Las Tejas que en Saco Viejo ($\beta_{LT} = 0,86$, $\beta_{SV} = 0,84$). La pendiente de Arboleda fue menor que la de los otros sitios. Para la relación log LA- log AA, el ANCOVA no encontró diferencias entre las rectas obtenidas en las distintas



poblaciones (rectas paralelas y coincidentes), con excepción de Saco Viejo que mostró una pendiente diferente y mayor al resto de las poblaciones.

Tabla 1. Resultados de análisis de ANCOVA entre las variables largo total (LT, covariable) y peso total, largo total (LT, covariable) y ancho total (AT) y largo de apertura (LA, covariable) y ancho de apertura (AA) para las poblaciones en las que no se encontraron diferencias significativas entre sus pendientes. Los valores significativos se denotan con doble asterisco (**). AR: Arboleda, INST: Instituto, LT: Las Tejas, y SV: Saco Viejo.

Variable	Igualdad de pendientes	Pendiente ponderada	Nulidad de Pendiente	Igualdad de medias ajustadas	Medias Ajustadas
PT					
	$F_{1,877} = 2,81$ $p = 0,09$	1,58	$F_{1,878} = 981,20$ $p < 0,001^{**}$	$F_{1,878} = 6,57$ $p = 0,01^{**}$	AR: 1,40 INST: 1,42
	$F_{1,877} = 1,87$ $p = 0,17$	1,75	$F_{1,878} = 1074,31$ $p < 0,001^{**}$	$F_{1,878} = 405,48$ $p < 0,001^{**}$	INST: 1,38 SV: 1,22
AT					
	$F_{1,527} = 0,10$ $p = 0,74$	0,84	$F_{1,528} = 1800,63$ $p < 0,001^{**}$	$F_{1,528} = 17,99$ $p < 0,001^{**}$	SV: 0,433 LT: 0,449
AA					
	$F_{2,966} = 1,68$ $p = 0,18$	0,89	$F_{1,967} = 4411,77$ $p < 0,001^{**}$	$F_{2,968} = 0,47$ $p = 0,61$	AR: 0,228 INST: 0,226 LT: 0,227

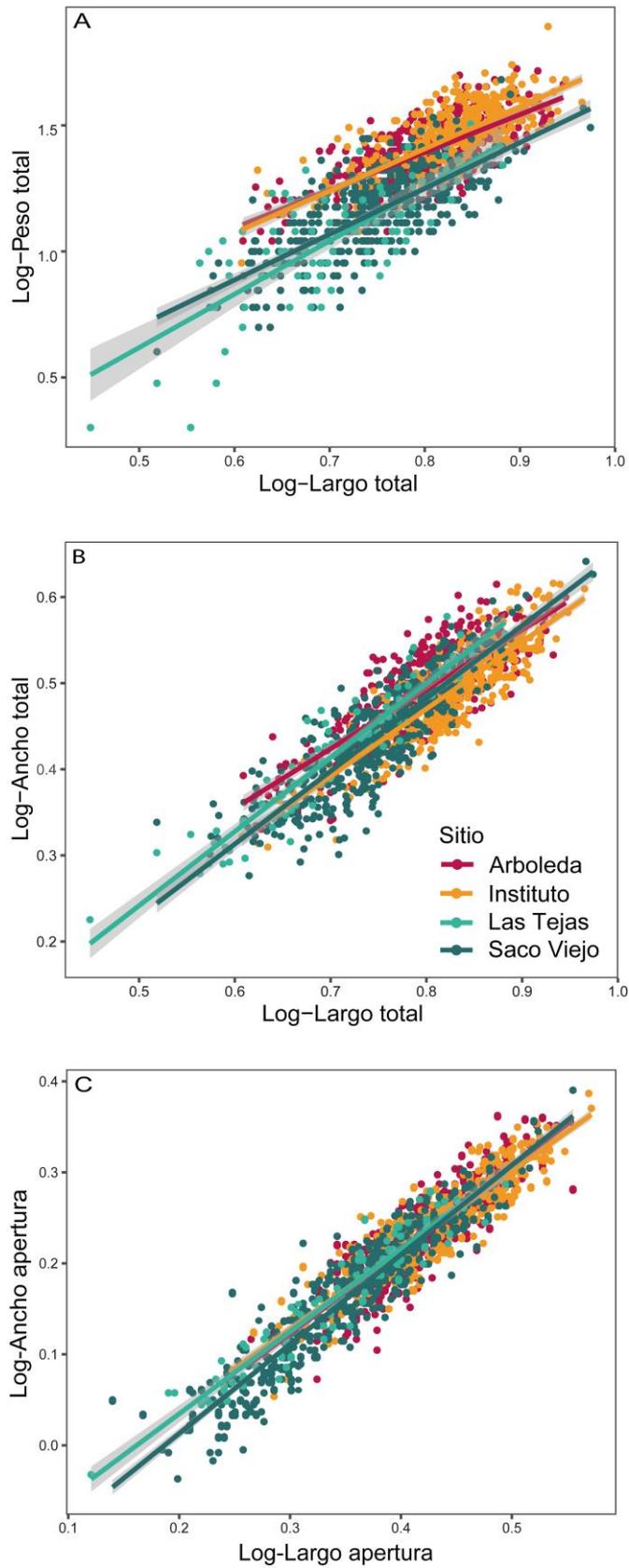


Figura 8. Relaciones entre las variables **A)** Largo total y peso total, **B)** Largo total y ancho total, **C)** Largo de apertura y ancho de apertura de *H. australis* en cuatro de los sitios de estudio del periodo 2018-2019: Arboleda, Instituto, Saco Viejo y Las Tejas.

4.2.2 Variación morfológica de la concha: aproximación multivariada

Los resultados obtenidos con ACP y MANOVA indican diferencias en la morfología de la concha entre las poblaciones estudiadas. La primera componente del ACP (CP 1) representó el 53,4% de la varianza entre las poblaciones, mientras que la segunda componente (CP 2) el 35,4%. La CP 1 estuvo correlacionada positivamente con el LT, AT, LA y AA; mientras que la CP 2, estuvo correlacionada positivamente con los índices morfométricos ancho relativo de la concha (ARC), largo relativo de la apertura (LRA) y expansión relativa de la apertura (ERA). El gráfico biplot permitió caracterizar las poblaciones de acuerdo a las variables originales (**Figura 9**). Los individuos de las poblaciones Instituto y Arboleda presentan mayor LT, AT, LA y AA que los individuos de Saco Viejo y Las Tejas. Por el contrario, los individuos de Saco Viejo y Las Tejas presentaron valores mayores en los índices ARC, ERA y LRA. Así, los individuos de canal Escondido se relacionan con un tamaño menor, una forma más globosa y una apertura más amplia en largo y en ancho que los de canal San Antonio. En concordancia con estos resultados, el MANOVA arrojó diferencias significativas sobre el mismo conjunto de variables morfométricas analizadas en las poblaciones estudiadas (MANOVA, Hotteling-Lawley = 0,57; $F_{3,21}=37,69$; $p < 0,001$). La prueba *post hoc* de Hotelling con corrección Bonferroni arrojó diferencias significativas para las comparaciones entre pares ($p < 0,05$).

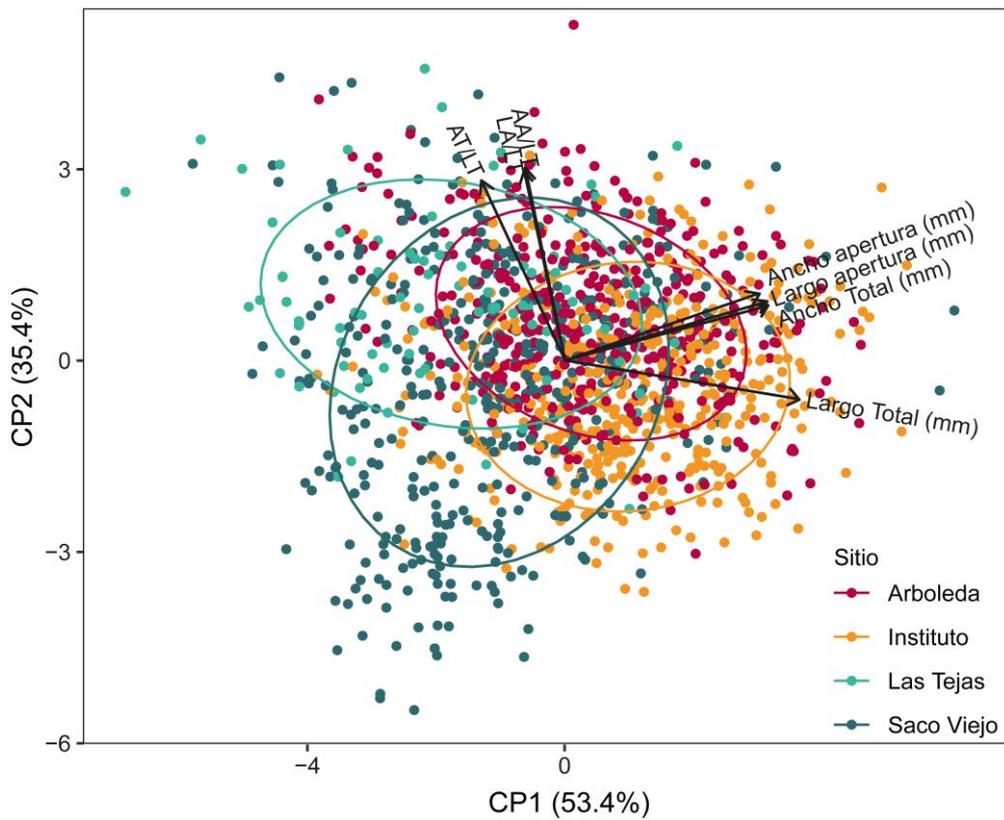


Figura 9. Análisis de componentes principales (ACP) realizado a partir de los datos morfométricos de los individuos de *H. australis* en las poblaciones: Arboleda, Instituto, Las Tejas y Saco Viejo. Las flechas indican la contribución de cada una de las variables analizadas a los componentes principales. Las elipses representan el nivel de confianza (95%) del centroide de cada grupo.

4.3 Caracterización de los hábitats respecto de sus características ambientales

La información obtenida a partir de las mediciones puntuales en los sitios de estudio se presenta en la Tabla 2. Si bien la información no es completa para todos los sitios y estaciones del año se pueden describir algunas tendencias. Las temperaturas del agua de mar fueron mayores durante las estaciones verano-otoño en todos los sitios estudiados. La máxima temperatura se registró en el sitio Arboleda y fue 25,2 °C. Las salinidades variaron entre

29,37 y 38,4 ppm y fueron similares entre los sitios (**Tabla 2**), con una salinidad promedio mayor en Arboleda ($34,82 \pm 4,79$). Los valores de pH fueron similares entre los sitios y estaciones, alcanzando el mayor y menor valor en Instituto (primavera y verano, respectivamente).

La desecación fue diferente entre los canales y estaciones del año y no se encontró interacción entre los factores (Scheirer Ray Hare, Canal $p < 0,01$; Estación $p < 0,01$; Estación*Canal $p = 0,22$). La desecación fue mayor en Canal SAO y verano que en canal Escondido y el resto de las estaciones del año (Dunn Test; $p < 0,05$; media \pm DE, SAO, $0,042 \pm 0,020$; Escondido, $0,010 \pm 0,004 \text{ g.h}^{-1}$). Respecto a la velocidad de corriente, se encontró interacción entre sitios y estaciones del año (ANOVA de dos vías; $F_{15,263} = 6,75$, $p < 0,05$). Las mayores velocidades de corriente se registraron en Punta Verde (PV) y Punta Perdices (PP), durante primavera y verano (Tukey *a posteriori*; $p < 0,05$; media \pm DE, PV: $0,38 \pm 0,13$, PP: $0,37 \pm 0,12$) (**Figura 10**).

El tamaño medio de grano fue similar para todos los sitios, excepto Punta Verde (ANOVA de una vía; $F_{5,18} = 6,79$, $p = 0,0025$, Tukey *a posteriori*; $p < 0,05$). El análisis granulométrico del material en todos los sitios (menos en Punta Verde) indica que estuvo constituido por grava arenosa y arena. La arena en general estuvo caracterizada como muy fina y presentó baja a muy baja selección (**Tabla 3**). En Punta Verde, el sedimento fue de tipo gravoso, constituido por un 72,4% de grava y un 27,3% de arena, presentando una pobre a muy pobre selección (**Figura 11**).

Tabla 2. Temperatura, salinidad y pH del agua de mar para todos los sitios muestreados, según estaciones del año. Los valores marcados con *, representan datos de muestreos posteriores a los de este trabajo. ND: no disponible. V: verano; O: otoño; I: invierno; P: primavera. AR: Arboleda, INST: Instituto, PV: Punta Verde, PP: Punta Perdices, LT: Las Tejas, y SV: Saco Viejo.

Variable	Estación	Sitio					
		AR	INST	PV	SV	LT	PP
Temperatura	V	25,2	24,3	22,9	19	19,7	19,7
	O	14,7	14,2	15,4	11,5	11,4	10,7
	I	ND	5,4	ND	11,2	9,5	8,4
	P	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Salinidad	V	ND	32,49*	ND	37	32,8	32,7
	O	36,7	32,44	32,85	35,41	31,65	31,37
	I	29,37	30,69	31,67	ND	30,77*	ND
	P	38,4	34,44	31,21	ND	37,78	38,15
pH	V	ND	7,88*	ND	ND	8,15*	ND
	O	8,17	8,31	8,1	8,1	8,1	8,2
	I	8,2	8	8	ND	8,25*	ND
	P	8,3	8,5	8,3	ND	8,33*	ND

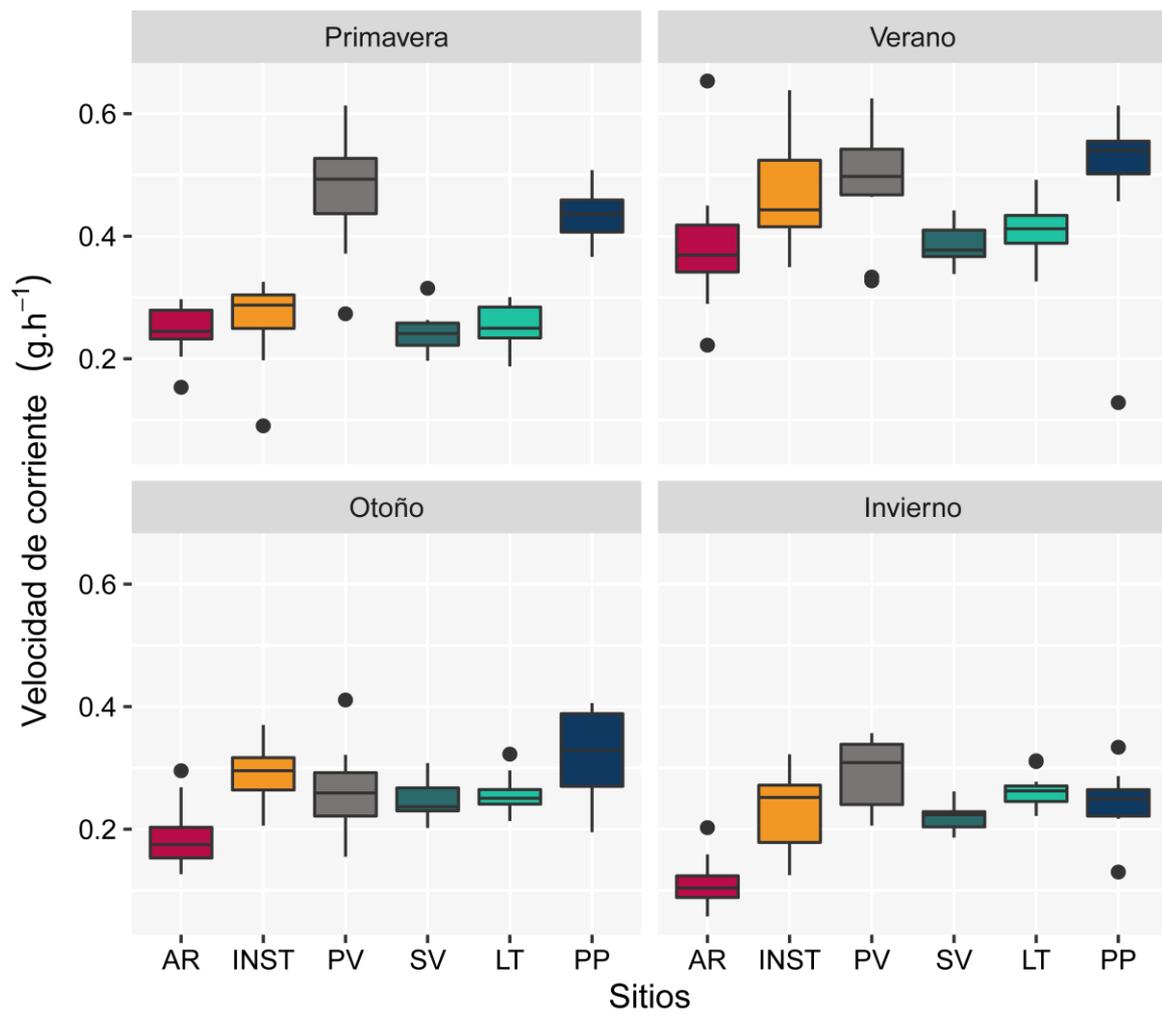


Figura 10. Variación estacional en velocidad de corriente ($\text{g}\cdot\text{h}^{-1}$). AR: Arboleda; INST: Instituto; PV: Punta Verde; SV: Saco Viejo; LT: Las Tejas; PP: Punta Perdices.

Tabla 3. Clasificación granulométrica del sedimento en los diferentes sitios de estudio. Media geom: Media geométrica. AR: Arboleda, INST: Instituto, PV: Punta Verde, PP: Punta Perdices, LT: Las Tejas, y SV: Saco Viejo.

Sitio	Corer 1	Corer 2	Corer 3	Corer 4
AR				
Media geom.	292,0	1334,6	3321,3	720,9
Selección	Baja	Muy baja	Muy baja	Baja
Tipo de muestra	Unimodal	Bimodal	Unimodal	Bimodal
INST				
Media geom.	2155,7	1215,6	535,3	1129,3
Selección	Muy baja	Muy baja	Baja	Baja
Tipo de muestra	Bimodal	Trimodal	Trimodal	Trimodal
PV				
Media geom.	4383,7	6719,7	4308,3	4425,1
Selección	Muy baja	Baja	Muy baja	Muy baja
Tipo de muestra	Unimodal	Unimodal	Unimodal	Unimodal
PP				
Media geom.	2285,8	798,6	3374,7	717,1
Selección	Muy baja	Muy baja	Muy baja	Muy baja
Tipo de muestra	Bimodal	Bimodal	Unimodal	Bimodal
LT				
Media geom.	246,0	181,6	237,0	2447,6
Selección	Moderada	Moderada	Moderada	Muy baja
Tipo de muestra	Unimodal	Unimodal	Unimodal	Bimodal
SV				
Media geom.	3349,1	256,6	1681,7	2186,0
Selección	Muy baja	Moderada	Muy baja	Muy baja
Tipo de muestra	Unimodal	Unimodal	Bimodal	Bimodal

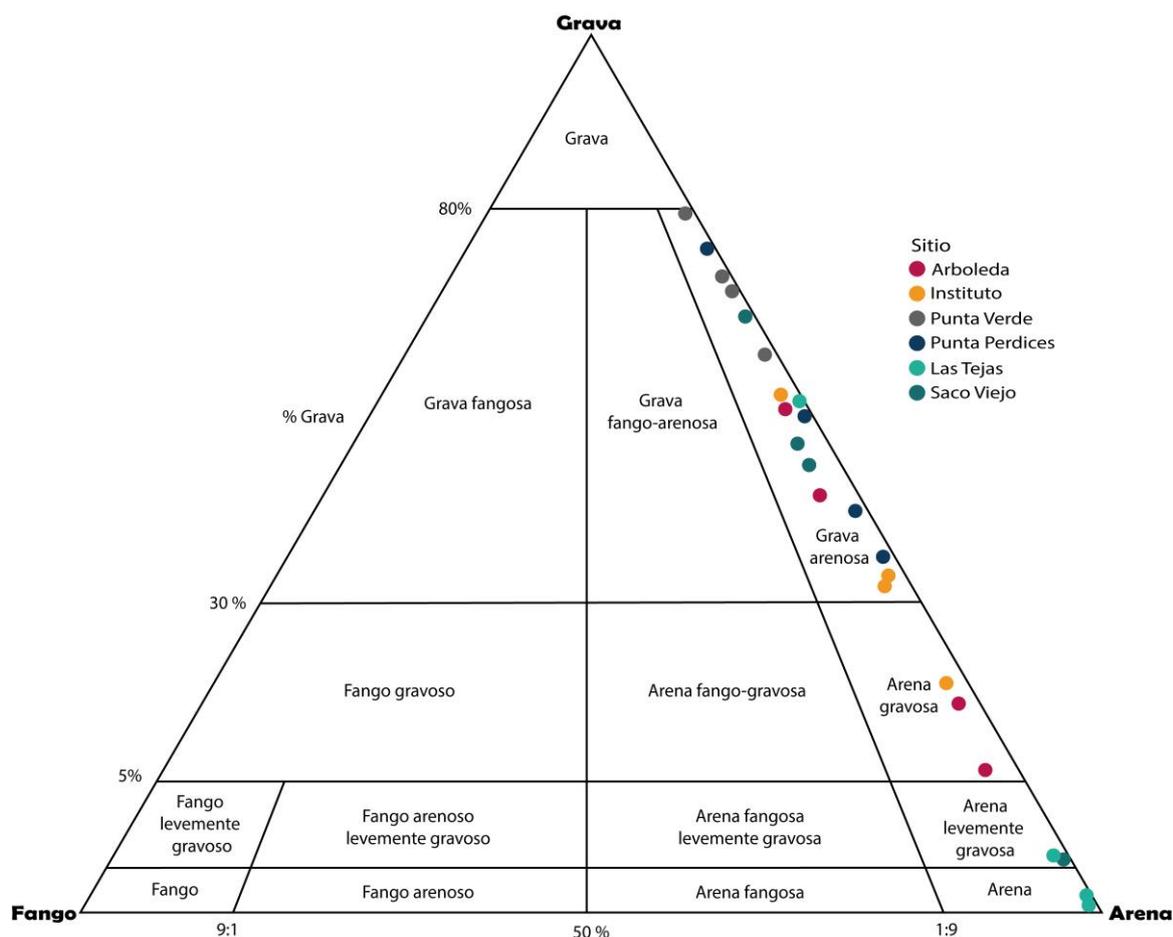


Figura 11. Diagrama de clasificación granulométrica de las muestras de sedimento de los seis sitios muestreados. Los distintos colores diferencian las muestras de los sitios. Nótese en el diagrama, la ubicación de las muestras del sitio Punta Verde, predominante en el tipo de grano “Grava”.

4.4 Relaciones entre las características ambientales y poblacionales de *H. australis*

La densidad estuvo correlacionada positivamente con la desecación, y no mostró asociación con la velocidad de corriente (Correlación de Pearson; desecación, $r = 0,40$ $p < 0,01$; velocidad de corriente, $r = -0,03$ $p = 0,71$) (**Figura 12**). Los sitios con mayor desecación, estuvieron ubicados en el canal SAO, el cual presentó mayor densidad promedio

(1681,75 ind.m⁻²) que canal Escondido (333,16 ind.m⁻²). Las relaciones entre el resto de las características ambientales y los parámetros poblacionales no fueron evaluadas ya que las mismas no mostraron diferencias entre sitios, tal como sucedió con el tamaño medio de grano.

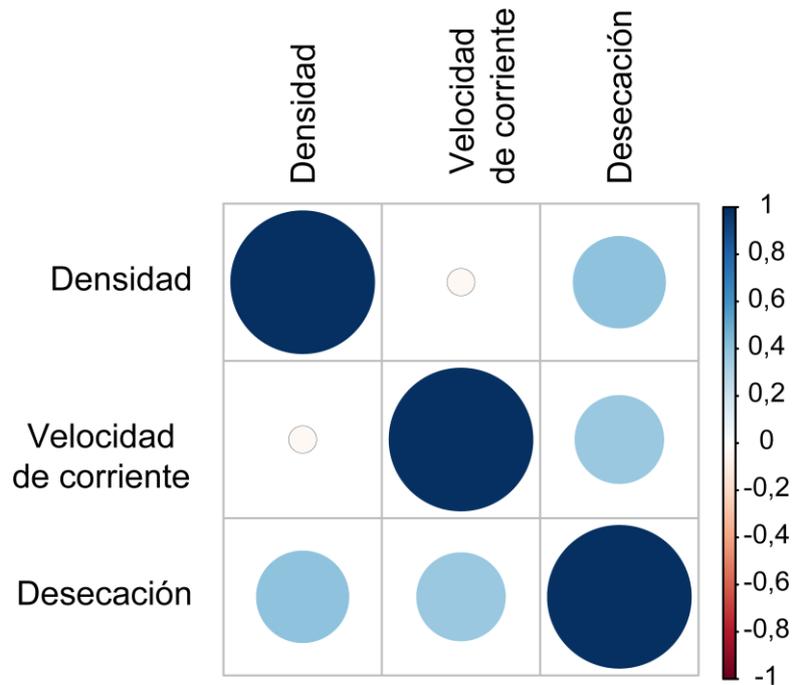


Figura 12. Representación gráfica de la matriz de correlación entre las variables ambientales desecación y velocidad de corriente, y la densidad de *H. australis*. El gradiente de colores indica la intensidad de correlación; el tamaño de los círculos se asocia al valor absoluto de la correlación.

4.5 Patrón de distribución a largo de un gradiente vertical

Se registró la presencia de *H. australis* en los tres niveles del gradiente vertical con diferencias a lo largo de las estaciones del año (N= 1980). En total se colectaron, 380 individuos en el nivel alto, 483 en el medio y 1117 en el bajo.

Los individuos adultos (mayores a 3,5 mm) se registraron durante todo el período de estudio mientras que los juveniles sólo en invierno y primavera. Respecto a los juveniles, estuvieron presentes en invierno en el nivel bajo mientras que en primavera en todos los niveles del gradiente. La mayor densidad de juveniles ocurrió en el nivel alto en primavera (37%, N= 71). Respecto a los adultos, se encontraron diferencias en las DFT entre los niveles medio y bajo para todas las estaciones estudiadas (Kolmogorov-Smirnov; $p < 0,001$) (**Figura 13**). En primavera, además, se encontraron diferencias en las DFT entre el nivel bajo y alto, pero no así entre los niveles medio y alto (rango de tallas; alto: 3.52-7.68 mm; medio, 3.52-7.92 mm y bajo: 3.80-6.65 mm).

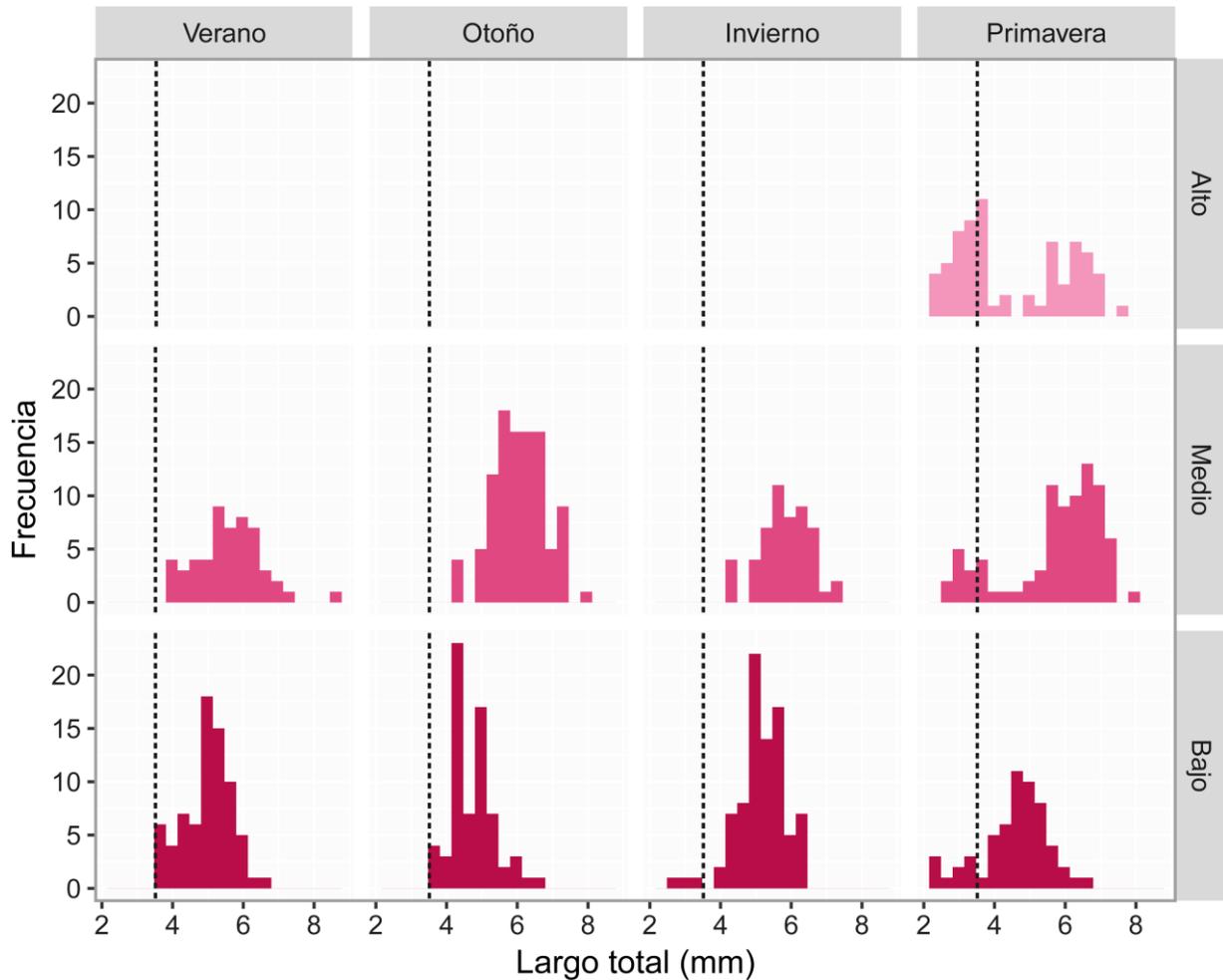


Figura 13. Distribución de frecuencia de tallas de individuos adultos y juveniles a lo largo de un gradiente vertical en la población Arboleda. Las líneas punteadas indican la talla a los cual los individuos se consideraron adultos (largo total $> 3,5\text{mm}$).

La densidad total de individuos no difirió entre niveles durante todas las estaciones del año. En particular, para los niveles medio y bajo los factores nivel y estación, así como su interacción, no presentaron diferencias significativas a lo largo de todo el período de estudio (ANOVA de dos vías; Estación, $p= 0,63$; Nivel, $p= 0,12$; Estación*Nivel $p= 0,60$). En primavera, cuando también se encontraron individuos en el nivel alto, la densidad tampoco mostró diferencias entre los diferentes niveles (nivel medio-bajo *versus* alto, Prueba t, $p =$

0,08). La densidad promedio de *H. australis* fue de 9.327,67 ind.m⁻² considerando todos los niveles y estaciones del año.

4.6 Momentos de puesta de huevos

4.6.1 Descripción de las cápsulas y masas de huevos

Las cápsulas de *H. australis* presentaron una superficie lisa, forma esférica y un diámetro de $128,45 \pm 17,12 \mu\text{m}$, (media \pm DE; N=35). Del total de cápsulas observadas (N=2197), sólo ocho se encontraron en estadio de desarrollo en invierno (N=85), mientras que el resto de las cápsulas se hallaron eclosionadas (**Figura 14**). Las cápsulas en desarrollo presentaron contenido de color amarronado a amarillento; sin embargo, no se observó la presencia de estadios larvales. Las cápsulas eclosionadas presentaron una coloración amarronada y la característica distintiva fue la presencia de una hendidura en la región media de la cápsula, que indicaría el sitio por el cual la larva abandonó la misma. También se observó, en algunos individuos, una marca circular sobre la concha que indicaría el desprendimiento reciente de cápsulas.

En la mayoría de los casos, las cápsulas se encontraron reunidas en grupos integrados por entre 10 y 30 cápsulas. Las cápsulas se encontraron distribuidas por toda la concha, tanto en el ápice y en las vueltas de la espira, como en la última vuelta. Todas las cápsulas observadas se encontraron sobre individuos vivos de *H. australis* (N=719).

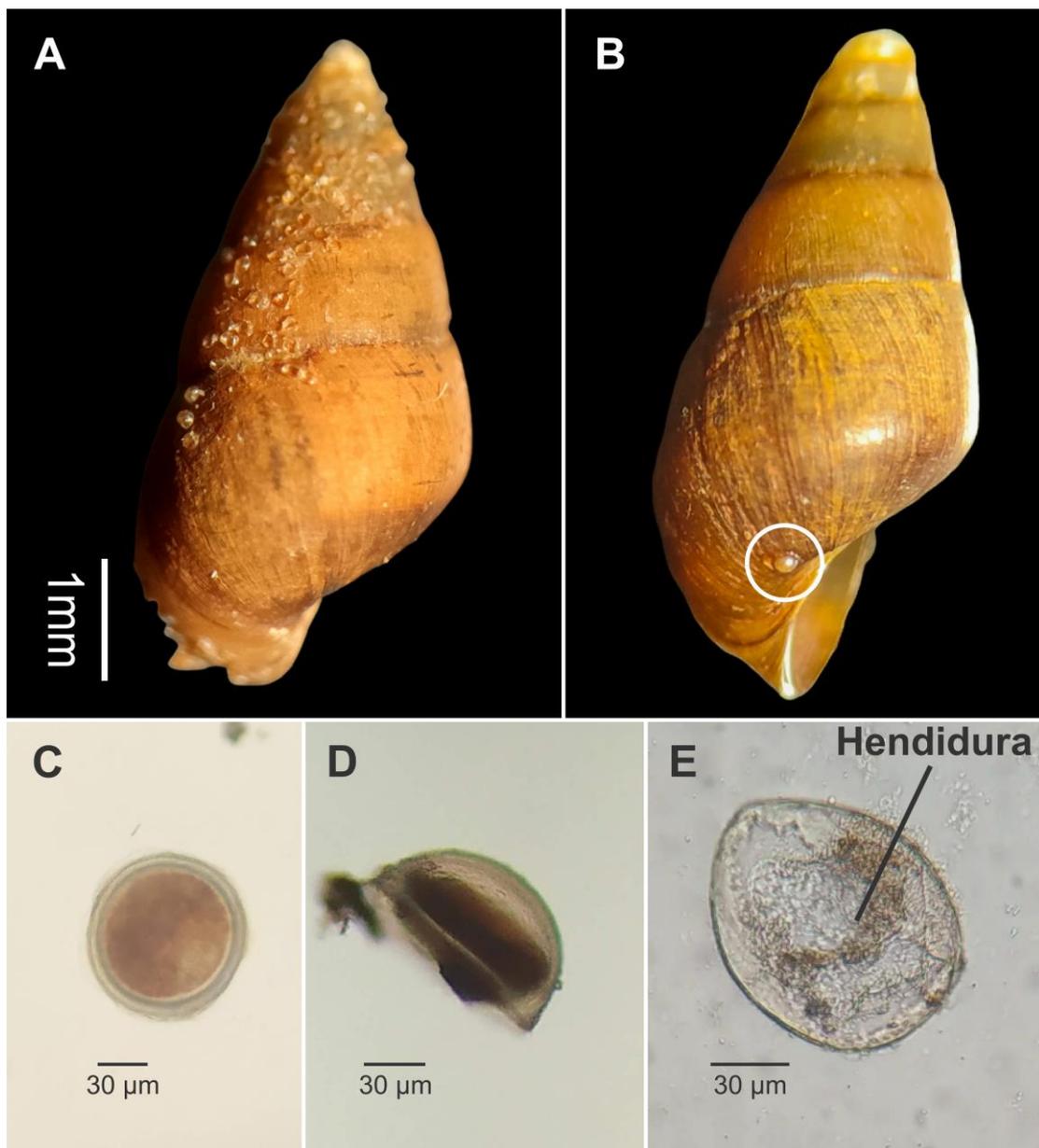


Figura 14. Cápsulas y masas de huevos de *H. australis*. **A)** ejemplar portando masas de huevos eclosionadas; las cápsulas se disponen en distintas zonas de la concha, **B)** cápsula en desarrollo en la zona de la apertura de la concha, **C)** cápsula en desarrollo, vista ventral, **D)** cápsula en desarrollo, vista lateral, **E)** detalle de cápsula eclosionada, mostrando la hendidura, zona a través de la cual la larva abandonaría la cápsula.

Aumento 20X.

4.6.2 Momentos de puesta

Se encontraron individuos portando cápsulas a lo largo de todo el período de estudio, con diferencias entre estaciones y niveles del gradiente vertical (**Figura 15**). La comparación del número de individuos portando masas de huevos entre niveles y estaciones, mostró una interacción significativa entre ambos factores (ANOVA de dos vías; $p= 0,005$). En primavera, se registró el mayor número de individuos con cápsulas en todos los niveles estudiados. Asimismo, la mayor proporción de individuos con masas de huevos se encontró en el nivel bajo respecto al nivel medio. El nivel alto presentó una proporción de individuos con masas de huevos similar al nivel bajo y distinto del nivel medio (primavera).

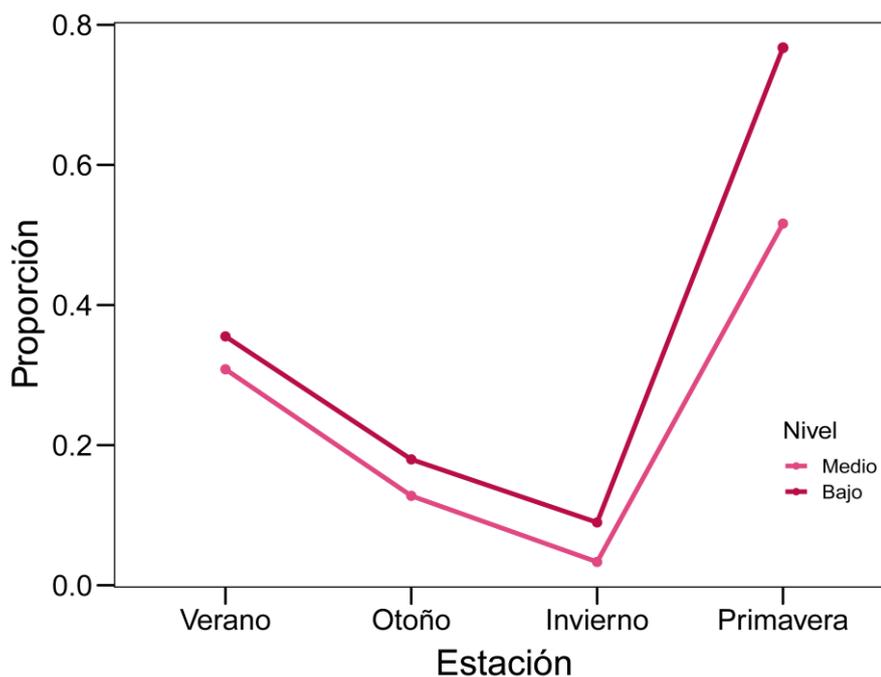


Figura 15. Proporción de individuos de *H. australis* con masas de huevos a lo largo del gradiente vertical en la población de Arboleda en los niveles Medio y Bajo.

5. DISCUSIÓN

Se encontraron poblaciones bien establecidas de *Heleobia australis* en tres de los seis sitios estudiados en la Bahía de San Antonio. Estas poblaciones presentaron características particulares en los distintos aspectos investigados tales como largo total, distribuciones de frecuencias de tallas, densidades y morfología de la concha. La población más densa se encontró en la zona más interna del canal San Antonio (Arboleda) y los individuos de mayor tamaño (largo y peso total) se localizaron en el sitio adyacente al de mayor densidad (Instituto), ambos sitios localizados en un canal con alto impacto antrópico, sedimento fino y protegido del oleaje. Al contrario de lo que se predijo, la densidad se correlacionó positivamente con la desecación. En la población de Arboleda, además, se encontró que juveniles y adultos ocupan las mismas zonas a lo largo de un gradiente vertical sugiriendo así requerimientos ecológicos similares en ambos estadios. Estos resultados apoyan estudios previos que señalan la alta tolerancia de *H. australis* a niveles medios de contaminación por nutrientes, a la vez que describen por primera vez la distribución de la especie a lo largo de un gradiente vertical. A continuación, se atenderán detalladamente los diferentes puntos de los hallazgos principales mencionados.

La mayor densidad de *H. australis* se encontró en el sector interno del canal San Antonio mientras que las densidades fueron similares para el resto de las poblaciones estudiadas. Las densidades alcanzadas en Arboleda fueron mayores a las reportadas para la especie en el Estuario de Bahía Blanca y en la Laguna de Mar Chiquita y menores a las informadas para Laguna Imboassica, Brasil (De Francesco e Isla 2003, Figueiredo-Barros et al. 2006, Carcedo y Fiori 2011). Además, para esta población se observó una tendencia creciente en la densidad entre ambos períodos de estudio (media: 4415,37 ind.m⁻² período 2018-2019; 9327,67 ind.m⁻² período 2020-2021). Al igual que en otros trabajos, se observó



una gran variabilidad en la densidad a lo largo del período de estudio, por ejemplo, la densidad varió de 19.784 a 6.408 ind.m⁻² entre verano e invierno en la población de Saco Viejo. Esta variación podría relacionarse con el desplazamiento de los individuos desde sitios aledaños en busca de alimento, o escapando de condiciones adversas, tal como ha sido señalado por otros autores (Echeverría et al. 2010). Por ejemplo, en poblaciones de *Hydrobia ulvae* (Banderín 1777) en el Estuario de Mondego (Portugal), se observó que los individuos se trasladan durante la primavera desde zonas de menor a mayor abundancia de alimento, coincidiendo estas zonas con áreas altamente eutrofizadas (Cardoso et al. 2002). En este trabajo, además de identificarse tres poblaciones bien establecidas de *H. australis*, también se registró la presencia esporádica de la especie en algunos sitios. Tal es el caso de Las Tejas, en el que se encontraron 364 ind.m⁻² durante todo el período de estudio, con una densidad máxima en verano (184 ind.m⁻²) y mínima en invierno (4,5 ind.m⁻²). En este caso, es probable que los organismos encontrados durante verano provengan de sitios cercanos de mayor densidad como Saco Viejo. Por otro lado, la población de Arboleda que mostró las mayores densidades de individuos, fue la que registró la menor variación, lo que podría relacionarse con condiciones favorables y relativamente estables (como la protección frente al oleaje) para la especie en este sitio de la Bahía de San Antonio. En otras poblaciones de *H. australis* cambios en las densidades a lo largo del año de las poblaciones, se han relacionado con descensos en el contenido de materia orgánica del sedimento ya que la especie tiene hábitos detritívoros (Neves 2010). Así, la relación entre cantidad de materia orgánica y la densidad de *H. australis* en los diferentes sitios de la BSA constituye un aspecto a investigar en trabajos futuros.

Las poblaciones de *H. australis* estudiadas mostraron diferencias en las tallas medias, siendo mayores en Instituto (6,72 mm) y menores en Saco Viejo (5,67 mm). Es interesante



notar que a densidades similares los individuos de Instituto fueron más largos y pesados que los individuos de Saco Viejo, lo que sugiere que las condiciones en Instituto, probablemente la disponibilidad de alimento, posibilitarían alcanzar un mayor tamaño corporal. Las tallas máximas encontradas para *H. australis* en este trabajo (9,42 mm) fueron superiores a las reportadas en otros puntos de su distribución (Laguna Imboassica: 6,5 mm; Estuario de Bahía Blanca: 7,39 mm; Laguna Mar Chiquita: 7,75 mm; De Francesco e Isla 2004, Figueiredo-Barros et al. 2006, Carcedo y Fiori 2012). Las distribuciones de talla encontradas fueron unimodales en todas las poblaciones mientras que en otros estudios se reportan distribuciones de tallas tanto unimodales (De Francesco e Isla 2004) como polimodales (Carcedo y Fiori 2012). Las diferencias en las distribuciones de tallas entre poblaciones y entre estudios podrían estar influenciadas por numerosos factores incluyendo variaciones en la tasa de crecimiento, fallas en el reclutamiento y la interacción con distintas variables físicas del ambiente y/o con otras especies (Urban 2000). El crecimiento individual de *H. australis* en otras poblaciones fue descrito como estacional, con las mayores tasas de crecimiento en verano (De Francesco e Isla 2004, Carcedo y Fiori 2012). En este trabajo, se registraron relaciones largo-peso particulares en cada población y se detectó que las tallas durante otoño fueron similares en todos los sitios. Así, aunque no se exploraron los patrones de crecimiento individual, estos resultados sugieren que podrían existir diferencias entre las poblaciones en su modelo de crecimiento, y que el crecimiento tendría un componente estacional en coincidencia con lo descrito para la especie en otros puntos de su distribución.

Las diferencias en tamaño de los individuos entre poblaciones también estuvieron acompañadas de diferencias en la forma de la concha. Estas diferencias se evidenciaron a nivel de canal, con conchas más globosas y aperturas mayores en el canal Escondido. Así, si bien los individuos pertenecientes a los sitios del canal SAO (Arboleda e Instituto)

presentaron mayores tamaños que los encontrados para los sitios, de canal Escondido (Saco Viejo y Las Tejas), el tamaño de su apertura fue menor. La forma y tamaño de la concha de los caracoles se han relacionado con diferentes características ambientales, como exposición al oleaje y desecación (Janson y Sundberg 1983, Grahame y Mill 1989, Conde-Padín et al. 2007); estrés antrópico, (Bigatti y Carranza 2007, Primost et al. 2015); y parasitismo (Levri et al. 2005, Alda et al. 2010). El tamaño de la apertura, en particular, puede mostrar relación con la intensidad de predación, con aperturas angostas en sitios con alta intensidad de predación y aperturas más amplias en sitios con baja intensidad de predación (Etter 2007). En ciertas especies de caracoles, una forma más globosa se ha relacionado con ambientes relativamente prístinos o con bajos niveles de contaminación por compuestos de tributil-estaño, como por ejemplo en *Buccinastrum deforme* (PP King 1832) (Primost et al. 2015). En particular, para *H. australis*, no se han reportado previamente variaciones en la forma de la concha, pero sí se han registrado variaciones en su tamaño debido en parte a la infestación por parásitos, como así también a una combinación de factores bióticos y abióticos (Alda et al. 2010). En este trabajo, si bien las causas de las variaciones no se exploraron, todas parecen verosímiles y se sientan las bases para poder continuar con un estudio a futuro y poder explicar a que se deben estas variaciones de la concha.

En la población de Arboleda, el caracol *H. australis* ocupó principalmente la zona baja y media del intermareal. La presencia de individuos en el nivel alto sólo se registró en primavera, y estos compartieron la misma distribución de tallas que los individuos del nivel medio, sugiriendo una expansión del área ocupada por los individuos presentes en el nivel medio durante esta estación del año. Diferentes factores podrían explicar la baja densidad de *H. australis* en el nivel alto, uno de ellos podría ser la interacción con otras especies también presentes en el área como el cangrejo *Neohelice granulata* (Dana 1851). En este sentido,

Alvarez et al. (2013) describen una interacción negativa entre ambas especies dada la bioturbación causada por los cangrejos que desplaza a los caracoles hacia los niveles más bajos del intermareal. De acuerdo a estos autores, la bioturbación sobre el sedimento podría limitar la zona de forrajeo o bien producir cambios físico-químicos en el sedimento perjudicando a *H. australis*. Sin embargo, la presencia de *H. australis* en primavera en el nivel alto presenta el interrogante de la posibilidad o no de tal interacción en este sitio de estudio. De acuerdo a los resultados de este trabajo, las zonas baja y media del intermareal parecen representar ambientes más favorables para la especie a lo largo de todo del año. Si bien no se encontraron reclutas (individuos identificados por otros autores menores a 2,5 mm), sí se encontraron individuos juveniles que estuvieron presentes en invierno en la zona baja, y en primavera en las tres zonas estudiadas. Estudios que comparan la distribución de *H. australis* en diferentes ambientes intermareales como planicies de marea, marismas con *Spartina* y restingas, pero no en diferentes zonas a lo largo de un gradiente, señalan que diferentes clases de edad de esta especie ocupan distintos microambientes, siendo las planicies de marea el lugar con menor densidad de individuos y a su vez el menos propicio para la colonización de individuos juveniles (Carcedo y Fiori 2011). Sin embargo, la población en la cual se estudió la distribución vertical de *H. australis* se establece en una planicie de marea y mostró, no solo la mayor densidad de individuos en comparación con otros sitios de la BSA sino también la presencia de juveniles. Este resultado sugiere que este sitio, a diferencia de otras planicies de marea estudiadas tiene características particulares que lo hacen un lugar favorable para la especie, una de ellas podría ser la elevada concentración de materia orgánica típica del canal San Antonio (Gastaldi et al. 2021).

En este trabajo, se detectó la presencia de cápsulas y masas de huevos de *H. australis* en la población de Arboleda. Las cápsulas se encontraron principalmente eclosionadas, y



compartieron las características ya descritas para la especie por Neves et al. 2010: estuvieron reunidas en grupo, depositadas en distintas regiones de la concha de coespecíficos vivos y presentaron un diámetro de 130 μm aproximadamente. Cabe mencionar que, a pesar del abundante material observado, el registro de cápsulas en estado de desarrollo fue muy bajo, lo que podría corresponderse con un periodo de desarrollo corto tal como se menciona para la especie (Neves et al. 2010). El conocimiento sobre el desarrollo embrionario y la biología reproductiva de *H. australis* y de cocliópodos en general, es escaso por lo que poco se sabe sobre estos aspectos, incluyendo la duración de cada estadio.

La presencia de juveniles en primavera coincidió con la presencia de cápsulas eclosionadas. Así, el periodo de reclutamiento de la especie en la BSA comenzaría en invierno y podría extenderse hasta primavera, por lo que sería diferente a lo reportado en el Estuario de Bahía Blanca y Laguna Mar Chiquita donde ocurre en verano, y similar a Laguna Imboassica donde ocurre entre mayo y julio (De Francesco e Isla 2004, Figueiredo-Barros et al. 2006, Carcedo y Fiori 2012). Los factores que podrían explicar estas variaciones estarían relacionados con las características de los ambientes en los que se desarrollan las diferentes poblaciones, como la salinidad, la temperatura del agua y la acción del oleaje. El Estuario de Bahía Blanca y la Laguna Mar Chiquita son ambientes conectados al mar en los cuales existe un aporte de agua dulce proveniente de arroyos y canales artificiales, en el caso de Mar Chiquita y de unos pocos ríos en el Estuario de Bahía Blanca (Reta et al. 2001, Alda et al. 2010). Asimismo, Laguna Imboassica ubicada en el extremo norte de distribución de la especie, es un sitio que se encuentra separado del mar por un banco de arena, donde cada cierto periodo de tiempo se provoca una ruptura del mismo, causando cambios drásticos en la salinidad (Sánchez-Botero et al. 2016). Por otro lado, la BSA además de representar el extremo austral de distribución de *H. australis*, constituye un ambiente con características



particulares en el que no existe aporte de agua dulce, y en donde las fluctuaciones de salinidad son menores respecto de los otros sitios donde se ha estudiado esta especie (Piola y Scasso 1988).

Los sitios estudiados mostraron una granulometría similar, con excepción de Punta Verde, y diferencias en la velocidad de corriente. En los sitios con mayor velocidad de corriente, como los extremos de los canales, y/o con granulometría gravosa *H. australis* estuvo ausente (Punta Verde) o su presencia fue esporádica (Punta Perdices). A nivel de canal, el canal SAO presentó la mayor desecación. Los resultados obtenidos indican una asociación positiva entre la tasa de desecación y la densidad de *H. australis*. Sin embargo, es difícil establecer una relación entre ambas variables ya que las poblaciones del canal San Antonio muestran diferencias entre sí. En general, la desecación es una variable relacionada con el tiempo de exposición, el estrés térmico, el tiempo de forrajeo y el riesgo de predación para los individuos por lo cual sería interesante estudiar estas variables en un futuro a nivel de sitio para poder establecer relaciones con la densidad encontrada en cada uno de ellos. Respecto a otras características ambientales, como la temperatura del agua, ésta no ha sido señalada como un factor relacionado con la densidad de la especie, mientras que se conoce que tolera amplios rangos de salinidad (De Francesco e Isla 2003, Martínez et al. 2020). Los canales SAO y Escondido muestran diferencias en pH (Becherucci et al. 2021), y en este trabajo se encontraron diferencias de densidad entre las poblaciones de ambos canales; sin embargo, no es posible establecer una relación entre ambas variables ya que no se contó con un registro completo de pH a lo largo del periodo de estudio. De acuerdo a los resultados obtenidos, *H. australis* habita en sitios con tamaño de grano muy fino con altos porcentajes de arena, mientras que no se encuentra presente en sitios donde predomina el sedimento gravoso, como Punta Verde. Resulta interesante notar que aún en sitios con similar granulometría las

densidades de caracoles pueden ser marcadamente diferentes, ejemplo de ello fueron las poblaciones Saco Viejo y Arboleda. Así, la granulometría del sedimento sería una condición ambiental importante para el establecimiento de las poblaciones, pero no un determinante de su densidad. En este sentido, Punta Perdices que se encuentra en la parte más externa de canal Escondido, a pesar de compartir la misma granulometría con otros sitios donde se encontraron poblaciones estables de *H. australis*, representaría un ambiente poco protegido de la acción del oleaje y podría relacionarse con la ausencia de la especie en este lugar.

Diversos estudios realizados en el canal San Antonio dan cuenta de diferentes efectos de la descarga de nutrientes sobre las especies que lo habitan, incluyendo florecimiento de algas oportunistas, cambios en la trayectoria de la sucesión de la comunidad algal y alta abundancia de consumidores primarios, entre otros (Martinetto et al. 2010, Fricke et al. 2016, Becherucci et al. 2021). En este trabajo, se encontró que *H. australis* presentó densidades 4,5 veces mayores en el sector interno del canal aledaño a la ciudad de San Antonio que en el mismo sector del canal Escondido. Además, en el sector medio del canal San Antonio *H. australis* alcanzó densidades similares a la del sector interno del canal Escondido mientras que para ese canal y sector no se registró una población bien establecida. Esto coincide con lo reportado en otros trabajos donde se describe que sitios eutrofizados son favorables para el establecimiento de *H. australis*, y que en esos sitios la especie puede alcanzar altas densidades. A lo largo de su rango de su distribución, *H. australis* se ha detectado en áreas eutrofizadas, y se ha encontrado que sus densidades aumentan con el incremento de la biomasa de macroalgas (Laguna Mar Chiquita: Martínez et al. 2020, Montevideo: Villar et al. 2015, Bahía de Guanabara, Brasil: Neves et al. 2013). Resulta interesante, remarcar que en inmediaciones de Saco Viejo los asentamientos humanos están en crecimiento y por lo tanto

la densidad de *H. australis* en este sitio puede resultar importante información de base para el monitoreo de los efectos del aporte de nutrientes en el sitio.

6. CONCLUSIÓN

Los resultados obtenidos en este trabajo permiten concluir que *H. australis* forma poblaciones con características particulares en los diferentes sitios de la BSA. Las poblaciones del canal San Antonio fueron más densas y/o con individuos de mayor tamaño y diferente forma de la concha que las poblaciones del canal Escondido. Asimismo, la densidad de las poblaciones del canal SAO pudo correlacionarse positivamente con la desecación. Además, las poblaciones del canal Escondido que presentaron densidades menores, exhibieron individuos con una morfología de concha globosa, relacionándose positivamente con niveles de desecación más bajos que los del canal SAO. De esta manera, y en coincidencia con la hipótesis planteada, se encontró una relación entre al menos una de las variables ambientales estudiadas y ciertos atributos poblacionales, como la densidad. Sin embargo, no se puede atribuir estrictamente las variables poblacionales a las características ambientales mencionadas ya que éstas podrían estar interactuando con otros factores no explorados en el presente trabajo. En otros sitios de estudio, estas variaciones son adjudicadas al contenido de materia orgánica en el sedimento, la predación y niveles elevados de nutrientes, entre otros. El impacto antrópico conocido en el ambiente de estudio, podría ser una de los factores más relevantes que contribuya a la variación observada. Por esto, *H. australis* podría utilizarse como especie indicadora de la salud del ecosistema, dado que los sitios de mayor densidad de estos caracoles, son aquellos que han sido reportados en la bibliografía, tanto en la BSA como en otros puntos de su distribución, como áreas eutrofizadas y con elevada concentración de nutrientes. Sería importante entonces realizar

estudios dirigidos a establecer relaciones entre tales parámetros ambientales y la biología de *H. australis*.

Asimismo, se concluye que juveniles y adultos ocupan las mismas zonas a lo largo de un gradiente vertical en una población con alta densidad de individuos, refutando de esta manera la segunda hipótesis planteada. Dado el amplio rango de distribución geográfica y la variedad de ambientes que habita la especie, sería interesante conocer la generalidad, o no de este patrón, para lo cual sería necesario realizar estudios en diferentes poblaciones de la especie.

7. BIBLIOGRAFÍA

Alda P, Bonel N, Cazzaniga NJ, Martorelli SR (2010) Effects of parasitism and environment on shell size of the South American intertidal mud snail *Heleobia australis* (Gastropoda). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87 (2):305-310.

Alda P, Martorelli S (2014) Larval trematodes infecting the South-American intertidal mud snail *Heleobia australis* (Rissooidea: Cochliopidae). *Acta Parasitologica* 59 (1): 50-67.

Alvarez MF, Esquiú KS, Addino M, Alberti J, Iribarne O, Botto F (2013) Cascading top-down effects on estuarine intertidal meiofaunal and algal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 440: 216-224.

Avaca MS, Storero LP, Roche A, Cetra N, Maggioni M, Cetra N y Narvarte M (2019) Caracterización de los ensambles de moluscos bentónicos en distintos sitios de la Bahía de San Antonio. Informe Técnico 26/19. 19 p. Centro de Investigación Aplicada y Transferencia Tecnológica en Recursos Marinos Almirante Storni (CIMAS).

Becherucci ME, Pereyra P, Narvarte M, Fanjul E, Iribarne O, Martinetto P (2021) Tidal action and macroalgal photosynthetic activity prevent coastal acidification in an eutrophic system within a semi-desert region. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 256: 107374.

Bertness MD, Crain CM, Silliman BR, Bazterrica MC, Reyna MV, et al. (2006) The community structure of western Atlantic Patagonian rocky shores. *Ecological Monographs* 76 (3): 439-460.

Brey T (2001) Population dynamics in benthic invertebrates. A virtual handbook, <http://www.awi-bremerhaven.de/Benthic/Ecosystem/FoodWeb/Handbook/main.html>. Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research, Germany.

Bigatti G, Carranza A (2007) Phenotypic variability associated with the occurrence of imposex in *Odontocymbiola magellanica* from Golfo Nuevo, Patagonia. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 87 (3): 755-759.

Carbone ME, Melo WD, Piccolo MC (2015) Procesos ambientales que afectan la bahía San Antonio y su área de adyacencia (Prov. de Rio Negro). Huellas (18): 132-144.

Carcedo MC, Fiori SM (2011) Patrones de distribución y abundancia de *Heleobia australis* (Caenogastropoda: Cochliopidae) en el estuario de Bahía Blanca, Argentina. En: Cazzaniga NJ (ed) El Género *Heleobia* (Caenogastropoda: Cochliopidae) en América del Sur. Amici Molluscarum (Núm. Esp.), pp 33- 35.

Carcedo MC, Fiori SM (2012) Long-term study of the life cycle and growth of *Heleobia australis* (Caenogastropoda, Cochliopidae) in the Bahía Blanca estuary, Argentina. Ciencias Marinas 38 (4): 589-597.

Cardoso PG, Lillebø AI, Pardal MA, Ferreira SM, Marques J (2002) The effect of different primary producers on *Hydrobia ulvae* population dynamics: a case study in a temperate intertidal estuary. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 277 (2): 173-195.

Cazzaniga NJ (2011) El género *Heleobia* (Caenogastropoda: Cochliopidae) en América del Sur. Amici Molluscarum 48: 11-48.

Commendatore MG, Esteves JL (2007) An assessment of oil pollution in the coastal zone of Patagonia, Argentina. Environmental management 40 (5): 814-821.

Conde-Padín P, Grahame JW, Rolán-Alvarez E (2007) Detecting shape differences in species of the *Littorina saxatilis* complex by morphometric analysis. *Journal of Molluscan Studies* 73 (2): 147-154.

Coronel J, Roche A, Maggioni M, Cetra N y Avaca MS (2016) Comunidad de epibiontes asociados a *Tegula patagonica* (Gastropoda: Trochidae). 2CAM, 2° Congreso Argentino de Malacología, 10-12 agosto 2016, Mendoza Pag. 50.

Daleo P, Escapa M, Alberti J, Iribarne O (2006) Negative effects of an autogenic ecosystem engineer: interactions between coralline turf and an ephemeral green alga. *Marine Ecology Progress Series* 315: 67-73.

Daleo P, Iribarne O (2009) Beyond competition: the stress-gradient hypothesis tested in plant-herbivore interactions. *Ecology* 90 (9): 2368-2374.

De Francesco CG, Isla FI (2003) Distribution and abundance of hydrobiid snails in a mixed estuary and a coastal lagoon, Argentina. *Estuaries* 26 (3): 790-797.

De Francesco CG, Isla FI (2004) The life cycle and growth of *Heleobia australis* (D'Orbigny, 1835) and *H. conexa* (Gaillard, 1974) (Gastropoda: Rissooidea) in Mar Chiquita coastal lagoon (Argentina). *Journal of Molluscan Studies* 70 (2): 173-178.

Echeverría CA, Neves RA, Pessoa LA, Paiva PC (2010) Spatial and temporal distribution of the gastropod *Heleobia australis* in an eutrophic estuarine system suggests a metapopulation dynamics. *Natural Science* 2 (8): 860.

Escofet AM, Orensanz JM, Olivier SR, Scarabino V (1977) Biocenología bentónica del Golfo San Matías (Río Negro, Argentina): Metodologías, experiencias y resultados del

estudio ecológico de un gran espacio geográfico en América Latina. Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 5 (1): 59-82.

Estebenet AL, Martín PR (2003) Shell interpopulation variation and its origin in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) from Southern Pampas, Argentina. Journal of Molluscan Studies 69 (4): 301-310.

Etter R (2007) Snails. En: Mark W. Denny y Steven D. Gaines (eds) Encyclopedia of tidepools and rocky shores. University of California, pp 530-537.

Figueiredo-Barros MP, Leal JJ, Esteves F de A, Rocha A de M, Bozelli RL (2006) Life cycle, secondary production and nutrient stock in *Heleobia australis* (d'Orbigny 1835) (Gastropoda: Hydrobiidae) in a tropical coastal lagoon. Estuarine, Coastal and Shelf Science 69 (1-2): 87-95.

Folk RL, Ward WC (1957) Brazos River bar: a study in the significance of grain size parameters. Journal of Sediment Petrology 27: 3-26.

Fricke A, Kopprio GA, Alemany D, Gastaldi M, Narvarte M, et al. (2016) Changes in coastal benthic algae succession trajectories and assemblages under contrasting nutrient and grazer loads. Estuaries and Coasts 39 (2): 462-477.

Gaillard C, De Castellanos ZA (1976) Mollusca Gasteropoda Hydrobiidae. En: Ringuelet RA (ed) Fauna de agua dulce de la República Argentina. Fundación para la Educación, la Ciencia y la Cultura (FECIC), Buenos Aires, 15: 1-40.

Galindo J, CACHEDA D, Caballero A, Rolán-Alvarez E (2019) Untangling the contribution of genetic and environmental effects to shell differentiation across an environmental cline in a marine snail. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 513: 27-34.

Gastaldi M, Firstater FN, Daleo P, Narvarte MA (2016) Abundance of the sponge *Hymeniacidon* cf. *perlevis* in a stressful environment of Patagonia: relationships with *Ulva lactuca* and physical variables. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 96 (2): 465-772.

Gastaldi M, Firstater FN, Romero MA, Pereyra PJ, Narvarte MA (2020) Seasonality dictates changes in the ecological interactions among spatial dominants. *Marine Biology* 167 (12): 1-14.

Gastaldi M, Burgueño G, Saad JF, Storero L, Narvarte MA, et al. (2021) Variables físico-químicos del agua de mar de la Bahía de San Antonio registradas en el marco del Proyecto PICT N° 2017-2383: reporte de los datos obtenidos. Centro de Investigación Aplicada y Transferencia Tecnológica en Recursos Marinos “Almirante Storni”; p. 21.

Genchi SA, Carbone ME, Piccolo MC, Perillo GME (2010) Déficit hídrico en San Antonio Oeste, Argentina. *Revista de Climatología* 10: 29-43.

Grahame J, Mill PJ (1989) Shell shape variation in *Littorina saxatilis* and *L. arcana*: a case of character displacement?. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 69 (4): 837-855.

Iribarne O, Isacch JP, Escapa M, Alberti J, Botto F, et al. (2004) Efectos ecológicos de nutrientes derivados de la actividad del hombre en la Bahía de San Antonio. *IBMP-Series III*: 71-72.

Isacch JP, Costa CSB, Rodríguez-Gallego L, Conde D, Escapa M, et al. (2006)

Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the south-west Atlantic coast. *Journal of Biogeography* 33 (5): 888-900.

Janson K, Sundberg P (1983) Multivariate morphometric analysis of two varieties of *Littorina saxatilis* from the Swedish west coast. *Marine Biology* 74 (1): 49-53.

Johannesson K, Johannesson B y Rolán-Alvarez E (1993) Morphological differentiation and genetic cohesiveness over a microenvironmental gradient in the marine snail *Littorina saxatilis*. *Evolution* 47 (6): 1770-1787.

Johannesson, B y Johannesson K (1996) Population differences in behaviour and morphology in the snail *Littorina saxatilis*: phenotypic plasticity or genetic differentiation?. *Journal of Zoology* 240 (3:), 475-493.

Kaiser MJ, Attrill MJ, Jennings S, Thomas DN, Barnes DK, et al. (2005) Marine ecology: processes, systems, and impacts. 1st edn. Oxford University Press.

Kohn AJ, Palmer AR, Shimek RL (1987) Phylum Mollusca, Class Gastropoda, Subclass Prosobranchia. En: Strathmann MF (ed) *Reproduction and development of marine invertebrates of the Northern Pacific Coast: Data and methods for the study of eggs, embryos, and larvae*. University of Washington Press, Washington, pp 220- 267.

Le Pennec G, Butlin, RK, Jonsson PR, Larsson AI, Lindborg J, et al. (2017) Adaptation to dislodgement risk on wave-swept rocky shores in the snail *Littorina saxatilis*. *PloS one* 12 (10): e0186901.

Levri EP, Dillard J, Martin T (2005) Trematode infection correlates with shell shape and defence morphology in a freshwater snail. *Parasitology* 130 (6): 699-708.

Martinetto P, Daleo P, Escapa M, Alberti J, Isacch JP, et al. (2010) High abundance and diversity of consumers associated with eutrophic areas in a semi-desert macrotidal coastal ecosystem in Patagonia, Argentina. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 88 (3): 357-364.

Martinez LE, Bazterrica MC, Hidalgo FJ (2020) Influence of complexity and habitat heterogeneity on macrofaunal assemblages provided by an invasive ecosystem engineer in Mar Chiquita coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 246: 107038.

Neves RA, Valentin JL, Figueiredo GM (2010) Morphological description of the gastropod *Heleobia australis* (Hydrobiidae) from egg to hatching. *Brazilian Journal of Oceanography* 58 (3): 247-250.

Neves RA, Valentin JL, Figueiredo GM (2013) First record of imposex in *Heleobia australis* (Caenogastropoda: Cochliopidae). *Journal of Molluscan Studies* 79 (1): 82-85.

Pereyra PJ, Narvarte M, Tatián M, González R (2015) The simultaneous introduction of the tunicate *Styela clava* (Herdman, 1881) and the macroalga *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, 1873, in northern Patagonia. *BioInvasions Record* 4 (3): 179-184.

Piola AR, Scasso ML (1988) Circulación en el Golfo san Matías. *Geoacta* 15 (1): 33-51

Primost MA, Bigatti G, Marquez F (2015) Shell shape as indicator of pollution in marine gastropods affected by imposex. *Marine and Freshwater Research* 67 (12): 1948-1954.

R Core Team (2022) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Reta R, Martos P, Perillo GME, Piccolo MC, Ferrante A (2001) Características hidrográficas del estuario de la laguna Mar Chiquita. Reserva de biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas. En: Iribarne O (ed) Reserva de biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas. Martín, Mar del Plata Argentina, 31-52.

Rolán-Alvarez E, Austin CJ, Boulding EG (2015) The contribution of the genus *Littorina* to the field of evolutionary ecology. *Oceanography and Marine Biology* 53: 157-214.

Sánchez-Botero JI, Garcez DS, Leitão RP, Trivério-Cardoso V, Hollanda-Carvalho P, Pellegrini-Caramaschi É (2016) Aberturas del cordón de arena de la laguna costera imboassica (Estado de Rio de Janeiro, Brazil) no alteran la abundancia de los peces comerciales. *Boletim do Instituto de Pesca* 42(3): 662-673.

Servicio Meteorológico Nacional de Argentina <https://www.smn.gov.ar/>.

Simone LRL, Vita de Oliveira G (2021) A new species of the micro snail genus *Heleobia* (Caenogastropoda, Cochliopidae) from Bahia, Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 61

Stearns SC (1992) The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, UK.

Teichberg M, Fox SE, Olsen YS, Valiela I, Martinetto P, et al. (2010) Eutrophication and macroalgal blooms in temperate and tropical coastal waters: nutrient enrichment experiments with *Ulva spp.* *Global Change Biology* 16 (9): 2624-2637.

Thompson TL, Glenn EP (1994) Plaster standards to measure water motion. *Limnology and Oceanography* 39 (7): 1768-1779.

Urban HJ (2000) Métodos y conceptos de la ecología de poblaciones con énfasis en la dinámica poblacional de invertebrados y peces marinos. Universidad del Valle, Calí. Colombia.

Vázquez NN, Gil MA, Esteves JL, Narvarte MA (2007) Monitoring heavy metal pollution in San Antonio Bay, Río Negro, Argentina. Bulletin of environmental contamination and toxicology 72 (2): 121-125.

Verga RN, Tolosano JA, Cazzaniga NJ, Gil DG (2020) Assessment of seawater quality and bacteriological pollution of rocky shores in the central coast of San Jorge Gulf (Patagonia, Argentina). Marine Pollution Bulletin, 150: 110749.

Villar S, Kandravicius N, Martinez S, Muniz P (2015) Single cell gel electrophoresis as a tool to assess genetic damage in *Heleobia cf. australis* (Mollusca: Gastropoda) as sentinel for industrial and domestic pollution in Montevideo bay (Uruguay). Brazilian Journal of Oceanography 63: 347-354.