

Características poblacionales y ciclo de vida de *Diplodon chilensis* (d'Orbigny, 1835) (Hyriidae, Bivalvia) en el lago Gutiérrez (Patagonia, Argentina)

LILIANA SEMENAS  & NORMA BRUGNI

Centro Regional Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Río Negro, ARGENTINA

RESUMEN. *Diplodon chilensis* (Hyriidae, Bivalvia) es uno de los moluscos más representativos de la fauna de invertebrados de las aguas dulces de la región patagónica. Presenta sexos separados, marsupio en las hemibranchias internas y un estadio larval, el gloquidio, parásito de peces. El objetivo de este estudio es analizar características ambientales, poblacionales y del ciclo de vida que permitan ampliar el conocimiento sobre este bivalvo en el lago Gutiérrez, ambiente oligotrófico de la Patagonia andina. Los muestreos de *Diplodon chilensis* se efectuaron desde abril de 1993 hasta abril de 1995 a 10 m y a 15 m de profundidad; los del pez *Galaxias maculatus* se realizaron desde marzo de 1994 hasta abril de 1995 entre 0 m y 40 m de profundidad. Todos los individuos fueron mantenidos vivos hasta su procesamiento. En *Diplodon chilensis* se registraron peso, longitud y ancho de la valva, sexo, abundancia de espermatozoides y número de hembras ingravidas y grávidas; en *Galaxias maculatus* se registraron longitud, presencia de peces infectados y número y localización de gloquidios. La relación longitud–peso en *Diplodon chilensis* se ajustó a un modelo potencial, la distribución de sexos mostró una relación 1:1 y el peso y el ancho de las valvas no tuvo diferencias entre sexos. Las diferencias que se observaron en la distribución de frecuencias de tallas a 10 m y 15 m no pueden adjudicarse a ninguno de los factores estudiados. La presencia de los estadios de maduración en ambos sexos tuvo diferencias significativas a lo largo del año; la puesta abarcó la primavera y el verano, con máximos porcentajes de hembras de grado 3 generalmente en diciembre. Existió una clara relación entre la maduración gonadal de machos, la presencia de hembras de grado 3 y el aumento de la temperatura del agua. En *Galaxias maculatus*, la gloquidiosis no se relacionó con el aumento de la talla y la infestación ocurrió entre la primavera y el otoño, con valores máximos en verano, coincidiendo con el mayor porcentaje de hembras de grado 3.

ABSTRACT. *Population characteristics and life cycle of Diplodon chilensis* (d'Orbigny, 1835) (Hyriidae, Bivalvia) in Gutiérrez lake (Patagonia, Argentina): *Diplodon chilensis* (Hyriidae, Bivalvia) is one of the most common members of the Patagonian fauna of freshwater invertebrates. It is characterized by separate sexes, marsupium in the internal hemibranchs, and glochidium as a larval stage, which parasitizes fishes. The aim of this study is to evaluate the life cycle and environmental and population parameters of this species in lake Gutiérrez, an oligotrophic lake of the Andean Patagonia, in order to amplify the knowledge about this bivalve. Sampling of *Diplodon chilensis* took place from April 1993 to April 1995 at a depth of 10 m and 15 m; sampling of the fish *Galaxias maculatus* was carried out from March 1994 to April 1995 at a depth of 0 m to 40 m. All the individuals were kept alive until processing. Weight, length and width of valve, sex, abundance of spermatozoids and number of ingavid and gravid females were recorded in *Diplodon chilensis*; length, presence of infected fish and number and location of glochidia were recorded in *Galaxias maculatus*. Length–weight relationship in *Diplodon chilensis* fitted a potential model, the distribution of sexes showed a 1:1 relationship, and weight and width of valves did not have differences between sexes. Differences in the size frequency distribution at 10 m and 15 m could not be attributed to any of the studied factors. The presence of maturity stages in both sexes along the year was different; hatching happened during the spring–summer months with the highest percentages of grade 3 females generally in December. There was a clear relationship among maturity of males, presence of grade 3 females and the increase of water temperature. Glochidiosis in *Galaxias maculatus* was not related with the increment of length; infection was between spring and autumn, and the maximum values of infection and grade 3 female percentages were in summer.

 Centro Regional Bariloche, Univ. Nac. del Comahue; Avda. Quintral 1250; 8400 Bariloche, ARGENTINA. lsemenas@crub.uncoma.edu.ar

Recibido: 9 noviembre 2001; Revisado: 15 febrero 2002
Aceptado: 20 febrero 2002

INTRODUCCIÓN

Las especies del género *Diplodon* Spix, 1827 se distribuyen en América austral (Parodiz 1968), encontrándose *Diplodon chilensis* (d'Orbigny, 1835) a ambos lados de la cordillera de los Andes (Castellanos 1959; Bonetto 1961; Parodiz & Bonetto 1963; Parodiz 1977; Castellanos & Landoni 1995). Esta especie se cita para Argentina desde la provincia de Mendoza hasta la laguna La Balsa (43°45'S; 71°48'O), en la provincia de Chubut (Castellanos 1959; Bonetto 1973; Semenas et al. 1994). Su ciclo de vida presenta un estadio larval, el gloquidio, que parasita temporalmente branquias, aletas y tegumento de diferentes especies de peces autóctonos e introducidos (Ortubay et al. 1994; Semenas et al. 1994; Viozzi & Brugni 2001).

En Chile, los estudios de esta especie han tratado principalmente sus tácticas reproductivas (Peredo & Parada 1986; Parada 1987; Lara & Parada 1988; Parada et al. 1989a, 1990) y, recientemente, su potencial uso como biocontrol (Soto & Mena 1999). En Argentina se han centrado mayoritariamente en taxonomía y distribución geográfica (Castellanos 1959; Bonetto 1961, 1973; Parodiz & Bonetto 1963), permitiendo establecer la variabilidad conculológica existente entre los especímenes, lo que indicaría que otros caracteres (como, por ejemplo, la morfología del gloquidio y del marsupio) podrían ser utilizados para la diferenciación de las especies (Bonetto 1951, 1961, 1973; Bonetto et al. 1986).

Considerando la escasez de estudios que relacionen características ambientales, poblacionales y del ciclo de vida de *Diplodon chilensis*, el objetivo de este trabajo es analizar esa relación en larvas y en adultos en el lago Gutiérrez, a los efectos de ampliar el conocimiento de esta especie teniendo en cuenta su papel como reciclador de materia orgánica en ecosistemas acuáticos.

MÉTODOS

Área de estudio

Los muestreos se realizaron en Bahía del Guardaparque, ubicada en el lago Gutiérrez (Parque Nacional Nahuel Huapi; 41°10'S; 71°24'O). Este lago forma parte de una amplia red hidrográfica de vertiente atlántica, consti-

tuida por numerosos lagos de origen glaciario. Tiene una superficie de 16.4 km², una profundidad promedio de 79.7 m y está ubicado a 750 m.s.n.m. La zona eufótica se extiende hasta los 24.7 m, la transparencia llega a los 10.5 m y la termoclina de verano se ubica a 40 m (Quirós 1988a, 1988b). Sus aguas son una solución diluida dominada por calcio, bicarbonato y sílice disuelto, lo que indica dominancia de procesos de meteorización sobre una litología de sílice y carbonatos. La relación nitrógeno-fósforo es de 3 a 1, siendo el crecimiento fitoplanctónico regulado por el nitrógeno (Pedrozo et al. 1993). El perfil del lago, en la zona de estudio, presenta un declive suave hasta los 7 m, donde se registra la presencia de *Isöetes savatieri* Franch. y *Nitella* sp. C. Agardh. Luego, hay un desnivel abrupto de 1 m, al pie del cual se acumula gran cantidad de material alóctono, continuando una planicie de pendiente suave sin vegetación. Las especies de peces presentes en el lago son las autóctonas *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842), *Galaxias platei* Steindachner, 1898 y *Diplomystes viedmensis* Mc Donagh 1931, y las introducidas *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1815) y *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758). Las macrófitas son escasas y el lago está rodeado por montañas con bosques de ciprés, coihue y radial. La región se caracteriza climáticamente por poseer una estación estival seca, con temperatura promedio anual de entre 6 y 8 °C y un gradiente de precipitación decreciente desde el oeste hacia el este.

Muestras de sustrato y de agua

Las muestras de sustrato fueron obtenidas en abril de 1995 con un "corer" de 250 cm³ enterrado a 10 cm de profundidad. Se aplicó el método de muestras compuestas (Bertoldi de Pomar 1976), extrayéndose a 10 y 15 m de profundidad, respectivamente, cinco y ocho muestras para el análisis granulométrico, y cuatro y seis muestras para el análisis de materia orgánica. El análisis granulométrico se realizó por sifonado de las muestras utilizando tamices Newark (6, 10, 18, 35 y 60). Las fracciones separadas fueron secadas en estufa a 110 °C durante 24 h y pesadas a la décima de gramo, llevándose los pesos a porcentaje total. Cada fracción se caracterizó según la clasificación de Wentworth (1932), agrupándose las mismas según Shepard (Lara & Parada 1988).

El cálculo de materia orgánica se realizó a partir de alícuotas de las muestras de cada profundidad. Las mismas fueron calcinadas en mufla a 500 °C por 12 h, calculándose la diferencia entre el peso inicial y el final, para llevar todo a porcentaje total.

Se tomaron muestras de agua con botellas van Dorn en abril de 1995, para medir pH, conductividad y oxígeno disuelto. Se realizaron análisis de calcio (titulación con EDTA, punto final con Eriocromo Blue Black R), de magnesio (titulación con EDTA, punto final con Eriocromo Black T) y de fosfato reactivo soluble (reducción del complejo fosfomolibdico con ácido ascórbico) en el Laboratorio de Aguas del Centro Regional Bariloche.

Muestras de Diplodon chilensis

Los muestreos fueron realizados en abril, junio, agosto, octubre y diciembre de 1993, en febrero, mayo, octubre y diciembre de 1994, y en abril de 1995. En cada uno de ellos se extrajeron, al menos, 60 individuos de *Diplodon chilensis* a 10 m y 90 individuos a 15 m, registrándose la temperatura a ambas profundidades. Las muestras fueron obtenidas por buceo autónomo, utilizando una red de arrastre (malla: 5 mm) y recorriendo una distancia de 20 m a cada profundidad. Los individuos se mantuvieron vivos en condiciones controladas de temperatura (6 °C) hasta su procesamiento.

Se tomaron los siguientes datos: peso a la décima de gramo (de valvas secas y sin carne), longitud a la centésima de mm (distancia máxima entre el margen anterior y posterior de la valva), ancho (distancia máxima entre ambas valvas) y sexo (por aplastamiento de gónada). Los machos se clasificaron, en función de la abundancia de espermatozoides, en estadio I (escasa), II (mediana) y III (abundante). Las hembras se clasificaron en ingravidas (grado 1) y grávidas (grado 2 y grado 3). Se consideraron hembras grado 1 a aquellas que no tenían desarrollo del marsupio o que tenían el marsupio vacío, grado 2 a las que presentaban desarrollo del marsupio con embriones sin valvas y grado 3 a aquellas que tenían desarrollo del marsupio con embriones con valvas (Jones et al. 1986; Parada 1987). Adicionalmente, se consideró la talla de primera reproducción como la talla mínima de hembras con embriones en distinto grado de desarrollo (Parada et al. 1990).

Se calculó el promedio, la desviación estándar y el rango para las medidas del ancho, la longitud y el peso de las valvas. Se realizó una regresión entre la longitud y el peso para los individuos extraídos a 10 y 15 m, y se estimó con una Prueba de *F* la homogeneidad entre los coeficientes de regresión obtenidos en ambas profundidades (Steel & Torrie 1993). Con la Prueba de Chi-cuadrado se compararon la distribución de frecuencias de tallas entre profundidades, la relación de sexos, el ancho, la longitud y el peso de las valvas entre sexos para cada profundidad y entre profundidades para cada sexo, y los porcentajes de hembras grado 3 y de machos estadio III entre profundidades. Se usó una Prueba de Kruskal-Wallis para comparar los estadios de maduración de machos y de hembras a lo largo de los meses entre profundidades, y se realizó una correlación por rangos de Spearman entre la temperatura y la presencia de hembras grávidas y el estadio III de machos en ambas profundidades (Conover 1980).

Muestras de Galaxias maculatus

Los individuos de *Galaxias maculatus* fueron capturados con nasas cebadas o con redes manuales en marzo, abril, julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre y diciembre de 1994, y en enero, febrero, marzo y abril de 1995. En los muestreos se extrajeron entre 34 y 70 individuos entre 0 y 40 m de profundidad. Éstos se mantuvieron vivos en condiciones controladas de temperatura (6 °C) hasta su procesamiento por necropsia.

Se tomaron los siguientes datos: longitud total a la décima de mm, cantidad de peces parasitados, y número y localización de gloquidios por pez. Se calculó la prevalencia y la intensidad media (Bush et al. 1997) de gloquidios en *Galaxias maculatus*, y se realizó una correlación por rangos de Spearman entre la longitud de los peces y la prevalencia (Conover 1980).

La relación entre las hembras grado 3 de *Diplodon chilensis* y la gloquidiosis en *Galaxias maculatus* solo pudo estudiarse para el período 1994-1995 en el cual se dispuso simultáneamente de ambos datos. Para estimarla se consideraron en forma conjunta los individuos de *Diplodon chilensis* de ambas profundidades.

RESULTADOS

Características del ambiente

El análisis granulométrico del sedimento a ambas profundidades permitió la obtención de seis fracciones que se reagruparon en las categorías I (guijarros, guijones, bloques y gránulos), II (arena muy gruesa, gruesa y mediana) y III (arena fina, arena muy fina, limo y arcilla). La fracción II fue la más abundante, con un 58.68% (a 10 m) y un 50.68% (a 15 m), mientras que la fracción I fue la menos representada, con un 3.74% (10 m) y un 4.66% (15 m). Los porcentajes de materia orgánica fueron de 4.33 a 10 m y 3.28 a 15 m de profundidad.

La temperatura del agua tuvo fluctuaciones similares a ambas profundidades. Las mayores diferencias se registraron durante la primavera y el verano. Las temperaturas mínima y máxima fueron de 7 °C y 15 °C a 10 m, y de 6.5 °C y 13 °C a 15 m. Las características químicas fueron semejantes a ambas profundidades, excepto para el magnesio (Tabla 1).

Características de *Diplodon chilensis*

Se obtuvieron 775 individuos a 10 m y 1067 a 15 m de profundidad. Los datos de ancho, longitud y peso de las valvas se indican en la Tabla 2. La longitud y el peso ajustaron a un modelo potencial en ambas profundidades,

Tabla 2. Ancho, longitud y peso promedio (\pm DE, con rango entre paréntesis) de las valvas de *Diplodon chilensis*, a 10 y 15 m de profundidad, en Bahía del Guardaparque, Lago Gutiérrez, Parque Nacional Nahuel Huapi.

Table 2. Mean (\pm SD, with range in brackets) width, length and weight of valves of *Diplodon chilensis* at 10 m and 15 m depths in Bahía del Guardaparque, Gutiérrez Lake, Nahuel Huapi National Park.

	Profundidad (m)	
	10	15
<i>n</i>	775	1067
Ancho (mm)	10.05 \pm 5.97 (1.72–98.78)	8.21 \pm 3.90 (0.25–19.66)
Longitud (mm)	34.46 \pm 16.70 (3.89–69.75)	29.02 \pm 15.90 (2.93–69.61)
Peso (g)	1.96 \pm 1.80 (0.1–9.1)	1.33 \pm 1.59 (0.1–8.6)

Tabla 1. Características físicas y químicas del agua en Bahía del Guardaparque, Lago Gutiérrez, Parque Nacional Nahuel Huapi.

Table 1. Physical and chemical characteristics of water at Bahía del Guardaparque, Gutiérrez Lake, Nahuel Huapi National Park.

	Profundidad (m)	
	10	15
pH	6.91	6.75
Conductividad (μ S/cm)	60	64.6
Oxígeno disuelto (mg/L)	10.5	10.5
Calcio (meq/L)	0.37	0.44
Fosfato reactivo soluble (mg/L)	< 3	< 3
Magnesio (meq/L)	0.13	0.06

con un R^2 de 0.9417 a 10 m ($y = 29.238 x^{0.4456}$) y un R^2 de 0.9712 a 15 m ($y = 31.505 x^{0.39}$), sin diferencias significativas entre ambos ($F = 0.014$; g.l. = 1, 1837; $P > 0.05$). La distribución de frecuencias de tallas (longitud) en ambas profundidades (Figura 1) presentó diferencias significativas ($\chi^2 = 78.34$, g.l. = 6, $P < 0.05$), mostrando un mayor porcentaje de individuos en los intervalos 10–20 y 40–50 mm a 10 m de profundidad y en los intervalos 10–20 y 20–30 mm a los 15 m.

Los machos se diferenciaron a partir de los 16.51 mm, representando un 36.66% a 10 m de profundidad y un 27.77% a 15 m. Las hembras se diferenciaron a partir de los 20.05 mm, re-

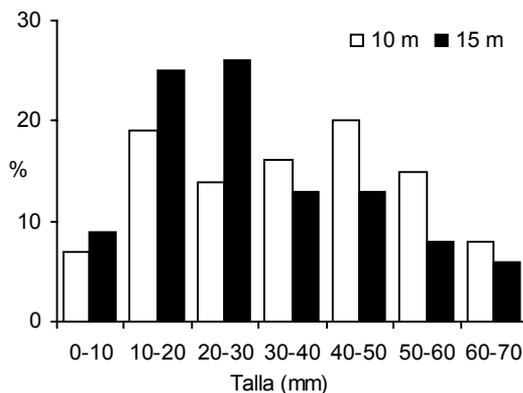


Figura 1. Distribución de frecuencias de la talla de *Diplodon chilensis* a 10 y 15 m de profundidad, en Bahía del Guardaparque, Lago Gutiérrez, Parque Nacional Nahuel Huapi.

Figure 1. Frequency distribution of *Diplodon chilensis* sizes at 10 and 15 m depths in Bahía del Guardaparque, Gutiérrez Lake, Nahuel Huapi National Park.

Tabla 3. Resultados de las Pruebas de Chi-cuadrado comparando el ancho, el peso y la longitud de las valvas de *Diplodon chilensis* entre sexos, a 10 y 15 m de profundidad, en Bahía del Guardaparque, Lago Gutiérrez, Parque Nacional Nahuel Huapi. *: $P < 0.05$, ns: no significativo.

Table 3. Results of Chi-square tests comparing width, weight and length of valves of *Diplodon chilensis* between sexes at 10 m and 15 m depths in Bahía del Guardaparque, Gutiérrez Lake, Nahuel Huapi National Park. *: $P < 0.05$, ns: not significant.

	χ^2	g.l.	
Ancho			
10 m	3.32	5	ns
15 m	8.72	5	ns
Peso			
10 m	3.58	4	ns
15 m	6.34	4	ns
Longitud			
10 m	4.69	9	ns
15 m	25.65	9	*

Tabla 4. Resultados de las Pruebas de Chi-cuadrado comparando el ancho, el peso y la longitud de las valvas de ambos sexos de *Diplodon chilensis* entre profundidades (10 y 15 m), en Bahía del Guardaparque, Lago Gutiérrez, Parque Nacional Nahuel Huapi. *: $P < 0.05$, ns: no significativo.

Table 4. Results of Chi-square tests comparing width, weight and length of valves of both sexes of *Diplodon chilensis* between depths (10 and 15 m) in Bahía del Guardaparque, Gutiérrez Lake, Nahuel Huapi National Park. *: $P < 0.05$, ns: not significant.

	χ^2	g.l.	
Ancho			
machos	50.07	5	*
hembras	21.04	5	*
Peso			
machos	13.48	4	*
hembras	7.03	3	ns
Longitud			
machos	25.98	9	*
hembras	42.46	9	*

presentando un 31.87% a 10 m y un 29.55% a 15 m. La relación macho-hembra en la población fue de 1.15:1 (285 machos y 248 hembras) a 10 m y 0.94:1 (297 machos y 315 hembras) a 15 m, no difiriendo significativamente de la relación 1:1 en ambos casos ($\chi^2 = 2.57$, g.l. = 1, $P > 0.05$ a 10 m; $\chi^2 = 0.53$, g.l. = 1, $P > 0.05$ a 15 m). Los individuos hermafroditas se registraron a partir de los 25.88 mm, representando un 0.26% a 10 m y un 0.47% a 15 m. Los individuos de tamaños menores no pudieron diferenciarse con la técnica utilizada y se los consideró indeterminados, representando un 31.22% a 10 m y un 42.21% a 15 m de profundidad.

El ancho y el peso de las valvas no presentaron diferencias significativas entre machos y hembras a ninguna de las dos profundidades, mientras que la longitud solo las presentó a los 15 m (Tabla 3). Cuando se compararon el ancho, la longitud y el peso de las valvas entre profundidades para cada sexo, los dos primeros presentaron diferencias significativas, mientras que el peso solamente las presentó para los machos (Tabla 4). En las hembras, el marsupio es simétrico en ambas hemibranchias internas y ocupa un tercio de su superficie, ubicándose en la zona ventral y anterior. La talla de primera reproducción es de 20.05 mm a 10 m de profundidad y de 24.26 mm a 15 m.

A las dos profundidades, tanto los estadios de maduración de machos ($KW = 46.65$, g.l. = 9, $P < 0.05$ a 10 m; $KW = 67.6$, g.l. = 9, $P < 0.05$ a 15 m) como los de hembras ($KW = 29.8$, g.l. = 9, $P < 0.05$ a 10 m; $KW = 47.04$, g.l. = 9, $P < 0.05$ a 15 m) presentaron diferencias significativas a lo largo del período de muestreo. En ambos sexos, los dos primeros estadios estuvieron presentes durante todo el año, mostrando un patrón similar (Figuras 2 y 3). El estadio III de machos también estuvo presente todo el año y sus porcentajes no presentaron diferencias significativas entre profundidades ($\chi^2 = 25.05$, g.l. = 9, $P > 0.05$). Sus máximos se registraron cuando las temperaturas fluctuaron entre 7 y 9 °C, en agosto de 1993 y octubre de 1994, respectivamente (Figura 4), aunque a 10 m también se registraron altos valores en febrero de 1994. Sin embargo, la correlación con esta variable no fue significativa ($r_s = -0.073$, $n = 10$, $P > 0.05$ a 10 m; $r_s = -0.460$, $n = 10$, $P > 0.05$ a 15 m). Considerando el período comprendido entre abril de 1993 y febrero de 1994, las hembras grado 3 no se registraron a fines de otoño ni durante todo el invierno. Sus porcentajes no presentaron diferencias significativas entre profundidades ($\chi^2 = 8.54$, g.l. = 6, $P > 0.05$). Sus máximos se registraron a 12 °C a 10 m y a 13 °C a 15 m (Figura 4). La correlación entre la presencia de hembras grávidas (grado 2 + grado 3)

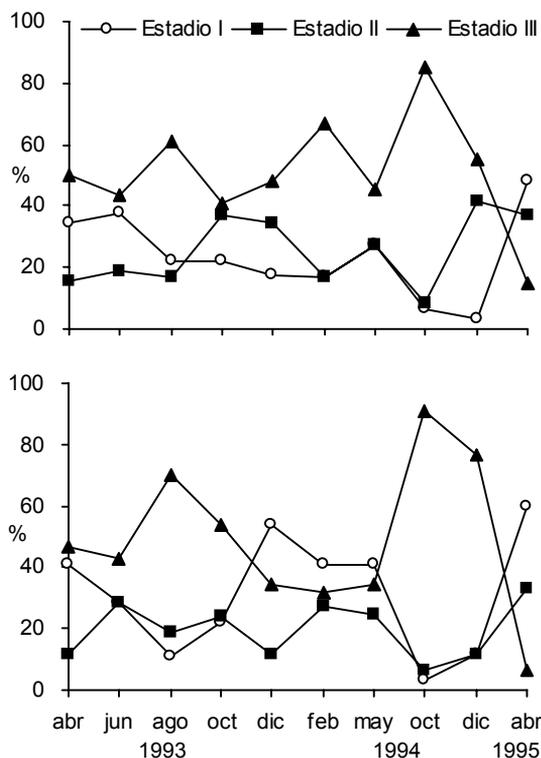


Figura 2. Porcentaje de los distintos estadios de maduración de machos de *Diplodon chilensis* a lo largo del período de muestreo, a 10 m (arriba) y a 15 m de profundidad (abajo) en Bahía del Guardaparque, Lago Gutiérrez, Parque Nacional Nahuel Huapi.

Figure 2. Percentage of maturity stages of *Diplodon chilensis* males during the sampling period at 10 m (above) and 15 m (below) depths in Bahía del Guardaparque, Gutiérrez Lake, Nahuel Huapi National Park.

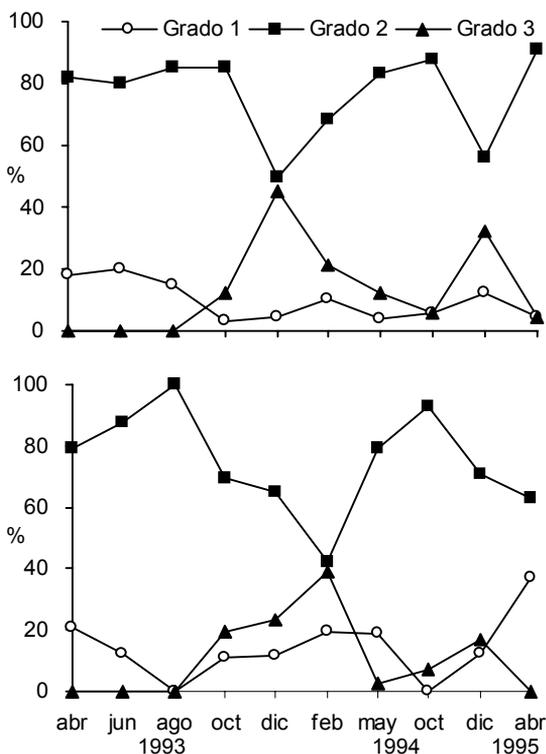


Figura 3. Porcentaje de los distintos grados de maduración de hembras de *Diplodon chilensis* a lo largo del período de muestreo, a 10 m (arriba) y a 15 m de profundidad (abajo) en Bahía del Guardaparque, Lago Gutiérrez, Parque Nacional Nahuel Huapi.

Figure 3. Percentage of maturity grades of *Diplodon chilensis* females during the sampling period at 10 m (above) and 15 m (below) depths in Bahía del Guardaparque, Gutiérrez Lake, Nahuel Huapi National Park.

y la temperatura fue significativa en ambas profundidades ($r_s = 0.181$, $n = 225$, $P < 0.01$ a 10 m; $r_s = 0.231$, $n = 255$, $P < 0.01$ a 15 m). En general, los máximos porcentajes de estadio III de machos precedieron a los máximos de grado 3 de hembras (Figura 4), fenómeno más evidente a 15 m de profundidad. La puesta se extendió entre octubre y mayo a ambas profundidades, presentando variaciones como en la temporada 1994-1995. Sin embargo, la diferencia en la cantidad y frecuencia de muestreos impiden realizar mayores precisiones.

Características de la gloquidiosis en *Galaxias maculatus*

Se obtuvieron 728 individuos de *Galaxias maculatus* cuyas longitudes fluctuaron entre 32.6 y 63.0 mm, con un promedio de 44.47 mm.

Los gloquidios se localizaron en la boca, en la pared interna del opérculo, en la pared del esófago, en las branquias y en las aletas, acumulando estas dos últimas localizaciones el 23% y el 72% de los gloquidios, respectivamente. La máxima prevalencia de *Diplodon chilensis* en *Galaxias maculatus* se registró en el mes de diciembre, con un valor de 46.7% (Figura 5), siendo el promedio de 8.8% (64 peces parasitados). A fines de invierno y principios de primavera no se registraron gloquidios y no hubo covariación significativa entre la prevalencia y la longitud de los peces ($r_s = 0.492$, $n = 10$, $P > 0.05$). La intensidad promedio fue de 1.7 (106 gloquidios recuperados). Se observó que el máximo de la prevalencia y el mayor porcentaje de hembras de grado 3 se produjeron en diciembre de 1994 (Figura 5).

DISCUSIÓN

Los valores de longitud, ancho y peso de los individuos estudiados se encuentran dentro de los rangos hallados para estas variables en diferentes localidades chilenas (Parada et al. 1989b). Varias poblaciones de moluscos tienen una relación longitud–peso que ajusta a un modelo potencial (Parada et al. 1989b; Bottini 1993; Morriconi & Calvo 1993). Este modelo, que es típico del crecimiento alométrico, también se ajusta a *Diplodon chilensis* en el lago Gutiérrez. En diferentes poblaciones de este bivalvo, Parada et al. (1989b) encontraron que, aunque el crecimiento sigue un patrón alométrico, hay considerables variaciones en el valor de la pendiente. En el lago Gutiérrez, las pendientes a ambas profundidades no presentaron diferencias significativas, lo que indica que la variación longitud–peso es similar en ambos casos.

En poblaciones de lagos chilenos no se ha encontrado diferencia en el peso de las valvas entre ambos sexos (Parada 1987), al igual que en los individuos del lago Gutiérrez, los cuales, además, tampoco difieren en el ancho de las valvas. Esto indicaría que no existen diferencias detectables, con el método utilizado, en los requerimientos metabólicos (uso del calcio) y en las condiciones morfológicas de la valva (desarrollo del marsupio) de las hembras con respecto a la de los machos. Cuando la comparación del ancho, la longitud y el peso de las valvas se realizó para cada sexo entre las distintas profundidades, se encontró diferencias significativas para las dos primeras pero no para el peso de las valvas de las hembras. El peso de las valvas sería más estable no solo dentro de los individuos de una misma profundidad sino entre profundidades, mientras que el ancho y la longitud son más estables solamente en la misma profundidad. Esto estaría de acuerdo con la frecuente variabilidad intraespecífica que presentan distintas poblaciones de bivalvos al habitar bajo condiciones ambientales diferentes (Lara & Parada 1991; Bauer 1992; Parada & Peredo 1994), aunque no todos los parámetros presentan el mismo grado de variabilidad, como se observa en el lago Gutiérrez.

En el lago Gutiérrez, la relación de sexos es 1:1 y la presencia de individuos hermafroditas es escasa, al igual que lo registrado en pobla-

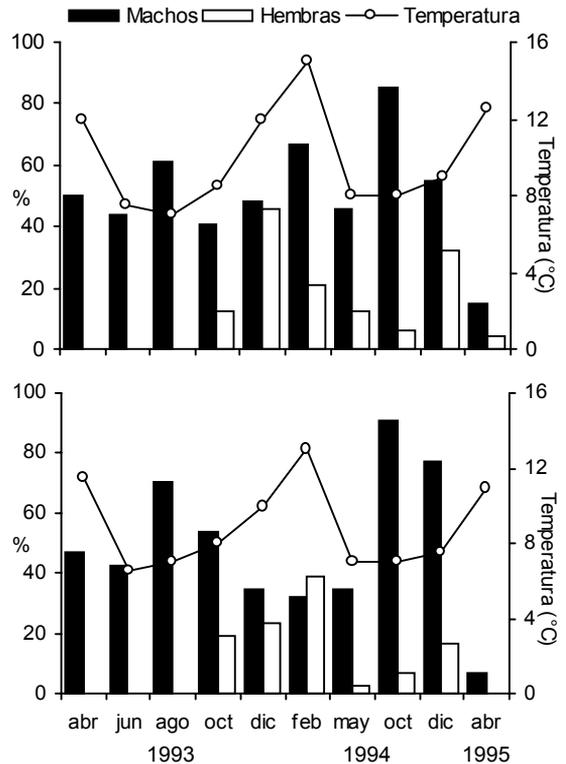


Figura 4. Relación entre la temperatura del agua (líneas), el porcentaje de hembras de grado 3 (barras blancas) y de machos de estadio III (barras negras) de *Diplodon chilensis* a lo largo del período de muestreo, a 10 m (arriba) y a 15 m de profundidad (abajo) en Bahía del Guardaparque, Lago Gutiérrez, Parque Nacional Nahuel Huapi.

Figure 4. Relationship among water temperature (lines), percentage of *Diplodon chilensis* grade 3 females (white bars) and of *Diplodon chilensis* stage III males (black bars) during the sampling period at 10 m (above) and 15 m (below) depths in Bahía del Guardaparque, Gutiérrez Lake, Nahuel Huapi National Park.

ciones de otros unionídeos (Bauer 1987; Parada 1987; Parada et al. 1990). Las tallas de diferenciación sexual de machos (16.5 mm) son menores que las de las hembras (20.05 mm). Sin embargo, la talla de primera reproducción en las hembras es menor que la registrada en poblaciones chilenas (22 mm). Estas tallas podrían ser aún inferiores, considerando que en nuestro caso no se realizaron análisis histológicos. Estas diferencias entre los valores de la talla de primera reproducción con poblaciones chilenas ubicadas entre los 38°13'S y los 39°43'S (Parada 1987; Parada et al. 1990; Parada & Peredo 1994) y los correspondientes al lago Gutiérrez (41°10'S) son un ejemplo po-

tencial del efecto que la latitud y las variaciones concomitantes de temperatura ejercen sobre las poblaciones. Otro ejemplo es el de *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758), que se distribuye en ambientes dulceacuícolas del Hemisferio Norte, y que presenta diferencias en las características reproductivas y de crecimiento cuando sus poblaciones están ubicadas en diferentes latitudes (Bauer 1992).

En especies del género *Diplodon* en Chile y de *Hyridella* Swainson en Australia, las gónadas están activas todo el año y hay períodos de máxima abundancia de espermatozoides y máximos porcentajes de hembras grávidas (Jones et al. 1986; Peredo & Parada 1986; Parada et al. 1990). En el lago Gutiérrez, a ambas profundidades, los distintos estadios de maduración presentan diferencias significativas entre meses. En bivalvos de agua dulce la puesta está relacionada con el aumento, la disminución o la superación de un nivel crítico de temperatura (Sastry 1979; Jones et al. 1986; Peredo & Parada 1986). Los estadios III de los machos estuvieron presentes todo el año, con máximos en primavera. Sin embargo, su presencia no mostró asociación significativa con la temperatura, a diferencia de lo que ocurrió con la de hembras grávidas. Esto implica que la regulación térmica estaría más asociada con el desarrollo gonadal de las hembras que con el de los machos. Estas hembras estuvieron presentes todo el año, al igual que lo que ocurre en distintas poblaciones chilenas de esta especie de bivalvo (Parada 1987). Sin embargo, las hembras de grado 3 solo se presentaron en parte del año, cuando se produce un sensible aumento de la temperatura (entre octubre y diciembre), registrándose sus máximos porcentajes entre 12 y 13 °C para el primer año de muestreo, situación similar a la encontrada para esta misma especie en el lago Villarrica (Parada 1987). Esto implicaría una limitación de la actividad reproductiva por las bajas temperaturas, determinando un único período de puesta, entre la primavera y el verano, siendo esta última estación la de máxima actividad. Jones et al. (1986) también han descrito esta estrategia para *Hyridella australis* (Linnaeus, 1758). Los ciclos reproductivos pueden presentar diferencias en distintas poblaciones de una misma especie en hábitats y en latitudes diferentes (Sastry 1979; Parada et al. 1990; Parada & Peredo 1994), como ocurre en *Diplodon chilensis* en diferentes cuerpos de

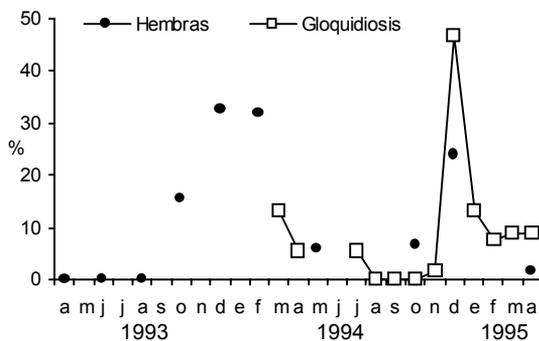


Figura 5. Relación entre el porcentaje de hembras de grado 3 de *Diplodon chilensis* y la prevalencia de gloquidiosis en *Galaxias maculatus* a lo largo del período de muestreo en Bahía del Guardaparque, Lago Gutiérrez, Parque Nacional Nahuel Huapi.

Figure 5. Relationship between the percentage of *Diplodon chilensis* grade 3 females and the prevalence of glochidiosis in *Galaxias maculatus* during the sampling period in Bahía del Guardaparque, Gutiérrez Lake, Nahuel Huapi National Park.

agua chilenos (Parada 1987). Este bivalvo tiene un ciclo de reproducción estacional que se desarrolla entre los 7 y los 13 °C, temperaturas en las cuales se produjeron los máximos de machos de estadio III y hembras de grado 3, respectivamente. Esta diferencia en las temperaturas reproductivas provoca que esta especie tenga un prolongado período de puesta, típico de unionáceos de climas templados (Jones et al. 1986), y una asincronía en la producción de embriones, considerando la ocurrencia de distintos estadios de desarrollo en las hembras examinadas en el mismo mes.

La gloquidiosis en peces por especies del género *Hyridella* ha sido citada para Nueva Zelanda (Blair 1984), y por especies del género *Diplodon* para Chile (Bravo 1981, 1990) y para Argentina (Parodiz & Bonetto 1963). En Patagonia, *Diplodon chilensis* parasita a peces de familias autóctonas (como Galaxiidae, Diplomystidae, Atherinidae y Percichthyidae) e introducidas (como Salmonidae), entre los 38°55'S (Lago Aluminé, Neuquén) y los 44°15'S (Laguna Tres, Chubut). Las branquias y las aletas son su localización preferida (Ortubay et al. 1994; Semenas et al. 1994; Viozzi & Brugni 2001), de manera similar a lo encontrado en este trabajo.

La falta de asociación encontrada entre la prevalencia de la infestación por gloquidios y la longitud en *Galaxias maculatus* en el lago Gutiérrez podría deberse a las migraciones ontogenéticas y reproductivas que realiza este hospedador en el curso de su vida desde zonas limnéticas a litorales (Cussac et al. 1992). La presencia a ambas profundidades de hembras de grado 3 en proporciones semejantes expondría a estos peces a las mismas probabilidades de ser infectados durante sus migraciones en un área muy amplia. El ciclo de maduración de *Diplodon chilensis* y la infestación en *Galaxias maculatus* muestran sincronización: en invierno no hay hembras de grado 3 ni peces infectados y en diciembre se produce el máximo porcentaje de hembras de grado 3 y la máxima prevalencia. El período de infestación en los peces hospedadores se prolonga más allá de la presencia de hembras de grado 3; esto podría deberse a los tiempos necesarios para el crecimiento de los gloquidios de la última etapa de infestación y/o a la prolongación de ésta provocado por la disminución de las temperaturas. En el lago Escondido, aunque no se analizó la población de *Diplodon chilensis*, se describieron características similares en el hospedador, como ausencia de infestación en invierno, máxima prevalencia en verano y presencia de gloquidiosis durante períodos prolongados (Viozzi & Brugni 2001). Los valores de prevalencia obtenidos en *Galaxias maculatus* del lago Gutiérrez son inferiores a los registrados para este mismo hospedador en el lago Escondido. En este último ambiente, donde cohabita con *Percichthys trucha* (Cuvier & Valenciennes, 1840), los valores de infestación, tanto respecto de la prevalencia como de la intensidad media, son significativamente mayores en esta última especie, lo que la convertiría en el hospedador más adecuado (Viozzi & Brugni 2001). La ausencia de *Percichthys trucha* en el lago Gutiérrez y los bajos valores de infestación registrados en *Galaxias maculatus* indican que *Galaxias platei*, otra especie autóctona típicamente bentónica, cumpliría también el papel de hospedadora de este molusco.

En el lago Gutiérrez, la distribución de tallas en los bivalvos es significativamente diferente entre las distintas profundidades, abundando los ejemplares pequeños a mayor profundidad. Muchas especies de bivalvos presentan distribución diferencial de tallas (Bonetto 1973;

Lara & Parada 1988; Bottini 1993), adjudicándose tradicionalmente esto a diversos factores que pueden actuar o no en forma conjunta: granulometría del sustrato, presencia de materia orgánica en descomposición, características fisicoquímicas del agua, carácter lótico o léntico del ambiente, comportamiento de los peces hospedadores, presencia de predadores y de otras especies de bivalvos (Brönmark & Malmqvist 1982; Bauer et al. 1991; Anders & Wiese 1993; Parada & Peredo 1994).

Si bien el tipo de sustrato afecta el reclutamiento y la movilidad en bivalvos, determinando la distribución final de las poblaciones (Brönmark & Malmqvist 1982; Lara & Parada 1988), los estudios de granulometría en el lago Gutiérrez indican que el sustrato utilizado es arenoso a ambas profundidades, por lo tanto no sería una causa de distribución diferencial. La materia orgánica asociada al fondo también es un factor limitante, especialmente en cuerpos de agua poco profundos donde su oxidación produciría compuestos tóxicos letales que impiden la presencia de bivalvos. Un ejemplo de esta situación son las distintas especies del género *Diplodon* del Río Paraná, que se distribuyen hasta los 15 m de profundidad (Bonetto et al. 1973). La cantidad de materia orgánica encontrada en el lago Gutiérrez es escasa y existen datos de lagos con características similares en la región (Bianchi et al. 1999) que muestran que ésta no varía con la profundidad. Las poblaciones de *Diplodon chilensis* de distintos ambientes chilenos habitan en general lugares con amplios rangos de las variables físico-químicas del agua (Parada et al. 1990; Parada & Peredo 1994). Los valores obtenidos en este trabajo son similares a ambas profundidades, con tenores de calcio semejantes para las exigencias conocidas en unionáceos (Bauer et al. 1991). La escasa disponibilidad de este ión caracteriza a muchos cuerpos de agua oligotróficos en los cuales viven poblaciones de estos bivalvos con un crecimiento lento y que alcanzan gran longevidad (Parada et al. 1989b). El comportamiento de los peces hospedadores que funcionan como dispersores del gloquidio también puede generar diferencias, como se ha encontrado en los géneros *Unio* Retzius y *Anodonta* Lamarck en el Hemisferio Norte (Brönmark & Malmqvist 1982; Parada 1987; Anders & Wiese 1993). Los datos obtenidos en relación con la gloquidiosis en el lago Gutiérrez indican que las migracio-

nes ontogenéticas y reproductivas del pez hospedador, *Galaxias maculatus*, favorecen igualmente la distribución de los gloquidios entre la zona limnética y litoral, y dado que la infestación afecta a todo el rango de sus longitudes, esto determinaría además que el reclutamiento sea semejante en ambas profundidades. De este modo, este factor tampoco sería la causa de la distribución diferencial de tallas. Mustélidos como *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758) predan sobre bivalvos de los géneros *Anodonta* y *Unio* en algunos ambientes del Hemisferio Norte (Brönmark & Malmqvist 1982). En la región de estudio existen registros de predación de un mustélido, *Lontra provocax* Thomas, sobre bancos de *Diplodon chilensis* (Chehébar 1988). Sin embargo, su presencia no ha sido registrada en este lago (Porro & Chehébar 1995) y tampoco existen datos precisos sobre la presión de predación que podrían ejercer. El cangrejo *Aegla abtao* (Schmitt, 1942) y el huala *Podiceps major* (Boddaert) han sido citados como predadores de este bivalvo en ambientes chilenos (Parada et al. 1990; Lara & Moreno 1995), pero en Argentina se carece de información. Finalmente, en especies del género *Anodonta* la distribución es afectada por la segregación de nichos tróficos (Brönmark & Malmqvist 1982). Sin embargo, la ausencia de otras especies de bivalvos de tallas similares en el lago Gutiérrez no genera competencia en este caso.

Ninguno de los factores analizados en este trabajo permiten explicar la distribución diferencial de tallas de *Diplodon chilensis* a distintas profundidades. En poblaciones chilenas, el crecimiento de los individuos es más lento en ambientes lénticos que en lóticos (Parada & Peredo 1994). En el lago Gutiérrez debe existir una diferencia en las características del ambiente a mayor profundidad, probablemente relacionada con la disponibilidad de fitoplancton y con el régimen de circulación de agua, que provocaría esta diferencia en el crecimiento a 10 y 15 m de profundidad.

Si bien las características de *Diplodon chilensis* encontradas en este estudio se asemejan a las de poblaciones chilenas, hay variaciones intraespecíficas relacionadas principalmente, en el caso de los adultos, con factores ambientales como la temperatura y la profundidad, que tienen relevancia al afectar tanto parámetros reproductivos (talla de primera reproduc-

ción) como poblacionales (distribución de tallas y ancho de las valvas). Adicionalmente, los estudios sobre larvas permiten profundizar el conocimiento sobre la estrategia de vida de este bivalvo, dado que la dispersión de sus poblaciones es favorecida por la presencia de un hospedador que, con independencia de su tamaño, transporta los estadios larvales y, por ende, distribuye a la especie con sus migraciones tanto en la zona limnética como en la litoral.

AGRADECIMIENTOS

A J. C. Mazzola por su asistencia técnica durante los muestreos. A la Delegación Técnica del Parque Nacional Nahuel Huapi por haber otorgado el permiso para la extracción de las muestras. Proyecto realizado con un Subsidio UNC B007/94 otorgado a LS.

BIBLIOGRAFÍA

- ANDERS, K & V WIESE. 1993. Glochidia of the freshwater mussel, *Anodonta anatina*, affecting the anadromous European smelt (*Osmerus eperlanus*) from the Eider estuary, Germany. *J. Fish Biol.* **42**:411-419.
- BAUER, G. 1987. Reproductive strategy of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*. *J. Anim. Ecol.* **56**:691-704.
- BAUER, G. 1992. Variation in the life span and size of a freshwater pearl mussel. *J. Anim. Ecol.* **61**:425-436.
- BAUER, G; S HOCHWALD & W SILKENAT. 1991. Spatial distribution of freshwater mussels: the role of host fish and metabolic rate. *Freshwater Biol.* **26**:377-386.
- BERTOLDI DE POMAR, H. 1976. Métodos de preparación de sedimentos clásticos para su estudio microscópico. I. Tratamientos previos. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Lit.* **7**:1-55.
- BIANCHI, M; J MASSAFERRO; G ROMAN ROSS; A AMOS & A LAMI. 1999. Late Pleistocene and early Holocene ecological response of Lake El Trébol (Patagonia, Argentina) to environmental changes. *J. Paleolimnol.* **22**:137-148.
- BLAIR, D. 1984. A checklist and bibliography of parasites of New Zealand freshwater fish. *Mauri Ora.* **11**:5-50.
- BONETTO, A. 1951. *Acerca de las formas larvales de Mutelidae Ortmann*. Jornadas Ícticas, Dirección de Ganadería, Santa Fe, Argentina. 8 pp.
- BONETTO, A. 1961. *Investigaciones acerca de las formas larvales en el género Diplodon y su aplicación a los estudios sistemáticos*. Dirección de Recursos Naturales, Ministerio de Agricultura y Ganadería, Santa Fe, Argentina. 48 pp.
- BONETTO, A. 1973. Náyades de la Patagonia. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Lit.* **4**:177-185.

- BONETTO, A; D DI PERSIA & A ROLDÁN. 1973. Distribución de almejas en algunas cuencas lénticas del Paraná Medio. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Lit.* 4:105-127.
- BONETTO, AA; M TASSARA & A RUMI. 1986. *Australis* n. subgen de *Diplodon* Spix (Unionacea) y posibles relaciones con Hyriidae australianas. *Bol. Soc. Biol. Concepción, Chile* 57:55-61.
- BOTTINI, C. 1993. *Composición y distribución de la asociación de moluscos bentónicos de la laguna Patagua*. Tesis de Licenciatura. Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue. San Carlos de Bariloche, Argentina. 58 pp.
- BRAVO, S. 1981. *Detección e identificación de los parásitos que afectan al pejerrey chileno (Basilichthys australis)*. Tesis de Grado. Escuela de Ciencias del Mar, Facultad de Recursos Naturales, Universidad Católica de Valparaíso. Chile. 147 pp.
- BRAVO, S. 1990. *Registro de parásitos detectados en salmónidos de cultivo en la X Región*. Publicaciones Pfizer. Chile. 9 pp.
- BRÖNMARK, C & B MALMQVIST. 1982. Resource partitioning between unionid mussels in a Swedish lake outlet. *Holarctic Ecol.* 5:389-395.
- BUSH, A; K LAFFERTY; M LOTZ & A SHOSTAK. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *J. Parasitol.* 83:575-583.
- CASTELLANOS, ZA DE. 1959. Las especies del género *Diplodon* en Argentina. Pp. 85-94 en: *Actas I Congreso Sudamericano de Zoología*. La Plata, Argentina.
- CASTELLANOS, ZA DE & N LANDONI. 1995. Mollusca pelecipoda y gasteropoda. Pp. 759-801 en: E Lopretto & G Tell (eds). *Ecosistemas de aguas continentales. Métodos para su estudio*. Ediciones Sur. La Plata, Argentina.
- CHEHÉBAR, C. 1988. *Transferencia de conocimientos para la identificación con signos de actividad y hábitats del huillín Lutra provocax*. Programa de Intercambio Técnico, FAO. Santiago, Chile. 30 pp.
- CONOVER, WJ. 1980. *Practical nonparametric statistics*. John Wiley & Sons. New York, EEUU. 493 pp.
- CUSSAC, V; P CERVellini & M BATTINI. 1992. Intra-lacustrine movements of *Galaxias maculatus* (Galaxiidae) and *Odontestes microlepidotus* (Atherinidae) during their early life history. *Environ. Biol. Fish.* 35:141-148.
- JONES, H; R SIMPSON & C HUMPHREY. 1986. The reproductive cycles and glochidia of freshwater mussels (Bivalvia: Hyriidae) of the Masleay River, Northern New South Wales, Australia. *Malacologia* 27:185-202.
- LARA, G & C MORENO. 1995. Efectos de la depredación de *Aegla abtao* (Crustacea, Aegliidae) sobre la distribución espacial y abundancia de *Diplodon chilensis* (Hyriidae) en el lago Panguipulli, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 68:123-129.
- LARA, G & E PARADA. 1988. Distribución espacial y densidad de *Diplodon chilensis chilensis* (Gray, 1828) en el Lago Villarica (39°18'S. 72°05'W.). *Bol. Soc. Biol. Concepción, Chile* 59:105-114.
- LARA, G & E PARADA. 1991. Seasonal changes in the condition index of *Diplodon chilensis chilensis* (Gray, 1828) in sandy and muddy substrata. Villarica lake. Chile (39°18'S. 72°05'W.). *Bol. Soc. Biol. Concepción, Chile* 62: 99-106.
- MORRICONI, E & J CALVO. 1993. Influencia ambiental sobre el crecimiento alométrico de la valva en *Nacella (Patinigera) deaurata* (Gmelin, 1791) del canal Beagle, Argentina. *Malacologia* 35:135-140.
- ORTUBAY, S; L SEMENAS; C ÚBEDA; A QUAGIOTTO & G VIOZZI. 1994. *Catálogo de peces dulceacuicolas de la Patagonia argentina y sus parásitos metazoos*. Dirección de Pesca, Provincia de Río Negro, Argentina. 110 pp.
- PARADA, E. 1987. *Estrategias del ciclo vital de Diplodon chilensis chilensis (Gray, 1828) (Bivalvia: Hyriidae)*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile. Valdivia, Chile. 175 pp.
- PARADA, E & S PEREDO. 1994. Un enfoque ecológico evolutivo de las estrategias de historia de vida de los Híridos chilenos (Mollusca, Bivalvia). *Bol. Soc. Biol. Concepción, Chile* 65:71-80.
- PARADA, E; S PEREDO & C GALLARDO. 1990. Tácticas reproductivas y dinámica poblacional de *Diplodon chilensis* (Gray, 1828) (Bivalvia: Hyriidae). *Rev. Chil. Hist. Nat.* 63:23-35.
- PARADA, E; S PEREDO; G LARA & F ANTONIN. 1989a. Contribución al conocimiento de los Hyriidae chilenos. *Bol. Soc. Biol. Concepción, Chile* 60:173-182.
- PARADA, E; S PEREDO; G LARA & I VALDEBENITO. 1989b. Growth, age and life span of the freshwater mussel *Diplodon chilensis*. *Arch. Hydrobiol.* 115:563-573.
- PARODIZ, JJ. 1968. Annotated catalogue of the genus *Diplodon* (Unionacea - Hyriidae). *Sterkiana* 30:1-22.
- PARODIZ, JJ. 1977. Mollusca. Pp. 320-329 en: SH Hurlbert (ed.). *Biota acuática de Sudamérica austral*. San Diego State University. San Diego, EEUU. 342 pp.
- PARODIZ JJ & AA BONETTO. 1963. Taxonomy and zoogeographic relationships of the South American naiades (Bivalvia: Unionacea and Mutelacea). *Malacologia* 1:179-213.
- PEDROZO, F; S CHILLRUD; P TEMPORETTI & M DÍAZ. 1993. Chemical composition and nutrient limitation in rivers and lakes of Northern Patagonian Andes (39°5'-42°S., 71°W.) (Rep. Arg.). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25:207-214.
- PEREDO, S & E PARADA. 1986. Reproductive cycle in the freshwater mussel *Diplodon chilensis chilensis* (Mollusca: Bivalvia). *Veliger* 28:418-425.
- PORRO, G & C CHEHÉBAR. 1995. *Monitoreo de la distribución del huillín (Lutra provocax) en el Parque Nacional Nahuel Huapi. Bariloche, Argentina*. Delegación Técnica Regional Patagonia, Bariloche. 19 pp.
- QUIRÓS, R. 1988a. *Mapas batimétricos y parámetros morfométricos en lagos patagónicos del Neuquén, Río Negro y Chubut*. Informe Técnico, INIDEP. Mar del Plata, Argentina. 48 pp.
- QUIRÓS, R. 1988b. Relationships between air temperature, depth, nutrients and chlorophyll in 103 Argentinian lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23:647-658.

- SASTRY, AN. 1979. Pelecypoda. Pp. 113–265 en: C Giese & J Pearse (eds). *Reproduction of marine invertebrates*. Vol. 5. Academic Press. 369 pp.
- SEMENAS, L; S ORTUBAY & C ÚBEDA. 1994. Presencia de gloquidios de *Diplodon chilensis* Haas 1931 (Mollusca, Pelecipoda) en peces dulceacuícolas patagónicos. *Bol. Chil. Parasit.* 49:85–86.
- STEEL, R & J TORRIE. 1993. *Bioestadística: principios y procedimientos*. Interamericana. Ciudad de México. 622 pp.
- SOTO, D & G MENA. 1999. Filter feeding by the freshwater mussel, *Diplodon chilensis*, as a biocontrol of salmon farming eutrophication. *Aquaculture* 171:65–81.
- VIOZZI, G & N BRUGNI. 2001. Relación parasitaria y nuevos registros de gloquidios de *Diplodon chilensis* (Unionacea-Hyriidae) en peces de la Patagonia argentina. *Neotropica* 47:3–12.
- WENTWORTH, C. 1932. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *J. Geol.* 30: 377–392.