Modelo dinámico de crecimiento de la biomasa para *Mytilus chilensis* en sistemas de cultivo en líneas

Dynamic biomass growth model for *Mytilus chilensis* in longline culture systems

José Marambio¹, Sergio Maturana¹ y Bernardita Campos²

¹Facultad de Ingeniería Civil Industrial, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 306, Correo 22, Santiago, Chile. jmaramb1@uc.cl

²Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales, Universidad de Valparaíso, Casilla 5080, Reñaca, Viña del Mar, Chile

Abstract. - A dynamic biomass growth model for the mussel *Mytilus chilensis* in longline culture systems in proposed. This model determines the biomass by estimating the average weight and the number of mussels per meter of seeded rope, using real data. The average weight is estimated using the von Bertalanffy model modified to incorporate the availability of food in the environment and the reproductive cycle given by the Meat Yield Index, which is the quotient between the meat weight and the total weight. Therefore, the average weight is determined by the availability of food and the biological growth of the species. The model assumes that the number of mussel individuals per meter in the rope is the result of both the species intraspecific competition among *M. chilensis* individuals and the interspecific competition with individuals of the mytilid *Aulacomya atra* for the available space in the same seeded rope. The growth rate, the occupied surface and the presence percentage of *M. chilensis* and *A. atra* were used to model the competition for the available space. The study was performed at the Rilán basin in the Chiloé Island, southern Chile, during an 18-month period. The results obtained were an R² adjusted = 0.98, 0.93, and 0.94 for the variation in size, lineal density and biomass, respectively, which indicate that the proposed dynamic model can be used to predict the biomass over time.

Key words: Biomass, aquaculture, mussel culture

Resumen.- Este estudio propone un modelo de crecimiento dinámico de la biomasa para el bivalvo *Mytilus chilensis*, en sistemas de cultivos en línea. El modelo propuesto determina la biomasa a través del peso medio total y el número de choritos por metro lineal en la cuerda de engorda, calibrado usando datos reales. El peso medio se determina a través del modelo de von Bertalanffy modificado que incorpora la disponibilidad de alimento del ambiente y el ciclo reproductivo a través del Índice de Rendimiento Productivo, el que corresponde al cociente entre el peso en carne y el peso total. Por lo anterior, el peso medio está determinado por la disponibilidad de alimento y el crecimiento biológico de la especie. El modelo supone que el número de individuos de choritos por metro en la cuerda es el resultado tanto de la competencia intraespecífica entre individuos de *M. chilensis* como de la interespecífica con individuos del mitílido *Aulacomya atra* por el espacio disponible en la misma cuerda. Para modelar la competencia por el espacio disponible en la misma cuerda. Para modelar la competencia de presencia de *M. chilensis* y de *A. atra*. El estudio se realizó en la cuenca de Rilán, isla de Chiloé, sur de Chile, por un periodo de 18 meses. Se obtuvo un R² ajustado = 0,98, 0,93, y 0,94 para la variación del tamaño, de la densidad lineal y la biomasa, respectivamente, lo que indica que el modelo propuesto puede ser utilizado para predecir la biomasa en el tiempo.

Palabras clave: Biomasa, acuicultura, cultivo de chorito

Introducción

Mytilus chilensis (Hupé, 1854), conocido como chorito o quilmahue, es un bivalvo Mytilidae, que se distribuye en Chile, desde Arica al Cabo de Hornos (Lancellotti & Vásquez 2000), habitando en sustratos duros desde el intermareal hasta los 25 m de profundidad (Brattström & Johanssen 1983). Constituye la segunda industria de producción acuícola chilena más importante a nivel nacional después de la salmonicultura, con una producción que alcanzó 175.000 ton durante 2008 (SERNAPESCA 2010).

Los estudios de modelamiento para estimación de la biomasa de *Mytilus* se iniciaron con los modelos de balance de energía (Bayne & Newell 1983, Bayne *et al.* 1989), posteriormente fueron modificados incorporando

el almacenamiento de energía, diferenciando el destino de ésta en concha y gónada (Van Haren & Kooijman 1993). No obstante, ambos tipos de modelos no pueden ser utilizados en ambiente natural debido a las múltiples variables que deben ser incorporadas y controladas, lo que impide que sean aplicados a la industria.

Entre las complejidades que implica estimar la biomasa en ambiente natural se incluye medir la capacidad de carga de los sistemas. Investigaciones acerca de la capacidad de carga en los cultivos de bivalvos han determinado la disminución de la tasa de crecimiento y la tasa de supervivencia en áreas con una alta abundancia de bivalvos (McKindsey et al. 2006, Grant et al. 2007, Duarte et al. 2003, 2008, Stigebrandt 2011). Carver & Mallet (1990) han definido la capacidad de carga como 'la máxima cantidad de producción que puede ser mantenida en un ecosistema en particular sin que origine efectos negativos en la tasa de crecimiento'. En este sentido, la capacidad de carga determina el crecimiento de M. chilensis en el tiempo, ya que el alimento es proporcionado por el medio ambiente y su producción se realiza en sectores protegidos; ambos aspectos generan disponibilidad de alimento que debe ser compartido entre los individuos de M. chilensis y con otros organismos suspensívoros que ocupan el mismo hábitat donde se ubica el cultivo.

Por lo anterior, el propósito del presente estudio fue validar un modelo dinámico, construido a partir de un número reducido de variables dependientes con alto contenido de información y baja variabilidad, que permitiera predecir la biomasa en ambiente natural. Adicionalmente, las dos variables independientes del modelo de biomasa, peso medio y densidad, se construyeron a partir de principios biológicos y de la competencia por el espacio disponible, respectivamente.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en la cuenca de Rilán, isla de Chiloé (42°31'57,8"S-73°37'57,9"O) entre abril 2009 y septiembre 2010. El modelo plantea que la biomasa de *Mytilus chilensis* en ambiente natural está determinada por la siguiente expresión:

$$B_t = \rho_t \cdot w_t \cdot l \tag{1}$$

donde: B_t = Biomasa de *M. chilensis* en el tiempo t (g), ρ_t = Número de individuos de *M. chilensis* por metro lineal, en la cuerda de engorda, en el tiempo t (individuos m⁻¹),

 w_t = Peso medio de *M. chilensis* en el tiempo t (g individuos⁻¹), l = Largo total de la cuerda de engorda en la línea (m).

MODELO DEL PESO MEDIO

El peso medio w_t es el resultado de la suma del peso de la carne (sin biso) y del peso de la concha, y se define por la relación:

$$w_t = w_c + w_e \tag{2}$$

donde: w_c es el peso de la carne (g), y w_e es el peso de la concha (g). El peso de la carne, que se modifica estacionalmente dependiendo de la disponibilidad de alimento y de la variación de la temperatura del agua, se puede expresar a través del Índice de Rendimiento Productivo (IRP), el cual es utilizado en la industria mitilícola para determinar las condiciones óptimas de cosecha y se define como el cociente entre el peso de la carne y el peso total, como se muestra en la siguiente expresión:

$$\theta_{t} = \frac{w_{c,t}}{w_{c,t} + w_{e,t}}$$
(3)

donde: $\theta_t =$ Índice de Rendimiento Productivo en el periodo t; $w_{e,t} =$ Peso de la carne en el periodo t (g); $w_{e,t} =$ Peso de la concha en el periodo t (g)

El IRP también está determinado por el ciclo reproductivo, ya que en época de desove se genera una pérdida del peso en carne. Por lo tanto, aún en condiciones óptimas de materia orgánica particulada (MOP) y temperatura para el crecimiento, el valor de θ disminuye. Lo anterior, no implica hacer ajustes al valor de θ por este efecto ya que lo incorpora, y por ende no cambia las relaciones anteriores. En particular, este comportamiento permite determinar cuándo ocurre el desove, es decir, con un aumento de la MOP y disminución de θ .

Este índice de relación de pesos fluctúa entre 0,1 y 0,4, siendo 0,2 el valor más esperado. Los valores mayores se obtienen en primavera y verano cuando la disponibilidad de alimento es elevada y los valores menores se detectan en otoño e invierno cuando hay menor cantidad de alimento. Conocido el valor de θ en ambiente natural, es posible obtener el peso de la carne en función del peso de concha; para tal efecto se despeja el valor del peso de la carne a partir de la ecuación 3, obteniéndose la siguiente expresión:

$$w_{c,t} = \frac{\theta_t}{1 - \theta_t} \cdot w_{e,t}$$
(4)

El crecimiento de la concha está determinado por el modelo de crecimiento biológico de von Bertalanffy modificado por las fluctuaciones de disponibilidad de alimento; un modelo semejante en base a condiciones del tipo de subtrato fue propuesto por Meliá *et al.* (2003) para la almeja *Tapes philippinarum*. La variación instantánea del largo (L) de la concha está descrita como:

$$\frac{\partial L}{\partial t} = \beta \cdot \psi_t \cdot (L_{\infty} - L_{t-1}) \qquad (5)$$

Con:

$$\psi_{t} = \begin{cases} \text{Si} (\theta_{t} - \theta_{\min}) \ge 0 \text{ Entonces } \psi_{t} = \theta_{t} - \theta_{\min} \\\\ \text{Si} (\theta_{t} - \theta_{\min}) < 0 \text{ Entonces } \psi_{t} = 0 \end{cases}$$

donde: L_{∞} es la talla media asintótica, L_{t-1} es la talla en el periodo t-1, θ_t es el IRP en el periodo t, θ_{min} es el IRP mínimo bajo el cual no se logra crecimiento de la concha, Ψ_t es una variable que toma el valor cero en caso que el valor IRP esté bajo un mínimo que no permita crecimiento y β es una constante.

La incorporación de la expresión (5) permite superar las siguientes restricciones que presenta el modelo original de von Bertalanffy: a) La suposición implícita de una disponibilidad constante de alimento, que en el caso de la acuicultura en estudio no es válido porque la disponibilidad de alimento varía a lo largo del año, b) El valor de L_{∞} que depende de la capacidad de carga de la cuenca y por consiguiente es propio de cada cuenca e incluso de cada sector dentro del sistema.

El peso de la concha está determinado por una relación alométrica del tipo:

$$w_{e} = \varepsilon \cdot L_{E}^{\eta} \tag{6}$$

donde: w_e es el peso de la concha (g), L_E es la talla de la concha en mm, y $\epsilon = 0,13$ y $\eta = 2,7$ (R²ajustado = 0,97; P < 0,01). Reemplazando la ecuación 6 en 5 se tiene el peso en carne en función solo de la talla, corregido por un factor que depende del tiempo.

$$w_{c,t} = \frac{\theta_t}{1 - \theta_t} \cdot \varepsilon \cdot L_E^{\eta}$$
(7)

La ecuación 5 permite estimar el crecimiento en talla de los individuos, de un periodo a otro, de forma tal que el tamaño total de los choritos de un periodo se determina sumando los incrementos esperados periodo a periodo a partir de la talla inicial. Una vez obtenido el tamaño total, se determina el peso de la concha usando la ecuación (6), y el peso de la carne usando la ecuación (7). Finalmente, la suma del peso de la concha y el peso de la carne determinan el peso medio total.

MODELO DE LA DENSIDAD

El modelo de la densidad mide la variación en el tiempo del número de individuos de *Mytilus chilensis* en la cuerda. Para determinar la forma funcional de esta expresión se consideró como hipótesis central, la competencia por el espacio disponible entre los individuos de *M. chilensis* (Camacho *et al.* 2000). Adicionalmente, se incorporó al modelo la presencia en las cuerdas de engorda de la cholga *Aulacomya atra* (Molina, 1782), y por consiguiente, ocurrirá la competencia por el espacio disponible entre los individuos de *M. chilensis* y de *A. atra*.

Las semillas de *Aulacomya atra* normalmente son captadas junto con las de *Mytilus chilensis* y al no poder ser eliminadas durante el proceso de tamizado antes de realizar la siembra en las cuerdas, son sembradas juntas. Esto resulta en una especie no deseada en las cuerdas, desplazando a los individuos de *M. chilensis*. En un año, el tamaño de *M. chilensis* puede triplicarse, mientras que el de *A. atra* aumenta hasta 6 veces en iguales condiciones. Por lo anterior, se consideró necesario incorporar este efecto en la determinación del grado de desprendimiento del chorito en las cuerdas de engorda. La expresión matemática de la curva de desprendimiento está definida a través de la siguiente expresión:

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = -\delta \cdot \rho_{t} \cdot \kappa_{t} \left(\mathbf{P}_{\text{chorito}} * \Delta \tau_{\text{chorito}} + \mathbf{P}_{\text{cholga}} * \lambda \right) = -\delta \cdot \rho_{t} \cdot \kappa_{t} \cdot r_{t}$$

$$(8)$$

donde: $\Delta \tau_{chorito}$, $\Delta \tau_{cholga}$ corresponden a las tasas de crecimiento en longitud de *M. chilensis* y *A. atra,* respectivamente; P_{chorito} y P_{cholga} corresponden a los porcentajes de presencia (número de individuos) de estas dos especies en la cuerda, respectivamente. Estos porcentajes no suman 100% por cuanto existen algas y otras especies que se adhieren a la cuerda, lo cual si bien es marginal, ha sido contabilizado en el presente estudio. El valor de K_t corresponde al área asociada al tamaño del chorito en el periodo t, la variable λ corresponde a la relación de tamaño entre *M. chilensis* y *A. atra,* y la constante δ es un factor de conversión.

Dado que la tasa de crecimiento r_t , definida en la ecuación (8), no es constante sino decreciente en el tiempo, la solución de la ecuación (8) se realiza en forma discreta y dinámica una vez obtenidas las variables que determinan el valor de la densidad. El modelo planteado incorpora el crecimiento de la talla obtenido de las mediciones de terreno (observado) y no los obtenidos teóricamente de la ecuación (5) (estimado). Dado que el crecimiento de la talla es decreciente y tiende a una talla máxima propia del sistema, la densidad incorpora implícitamente la capacidad de carga del sistema. Los valores de crecimiento observados $\Delta \tau_{chorito}$, $\Delta \tau_{cholga}$ se calculan en forma logarítmica (Ln (L_f/L_i)/(t_f-t_i)).

Para calibrar el modelo, se comienza con la densidad inicial y se descuenta periodo a periodo en función de la tasa ponderada estimada; si bien la tasa de crecimiento del chorito en los primeros periodos es mayor, ésta se ve disminuida cuando se le aplica el factor de K_t que cuantifica el área a ocupar en la cuerda, factor que es significativamente menor en tallas pequeñas en relación a las tallas grandes.

Para determinar el valor de K_t se utilizó la propuesta de Kitazawa *et al.* (2008) para *Mytilus galloprovincialis*, que indica que la expresión del área ocupada por los individuos de esta especie, en función de la talla, para L \geq 10 mm es S_L = 0,1587 L². A partir de esta expresión se determina el valor de K_t, definido como el cociente entre el área de la talla del periodo y la talla máxima (L_∞), de forma tal que K_t es adimensional y creciente hasta el valor máximo de '1'.

La biomasa corresponde a la multiplicación del peso medio total y la densidad lineal generándose, de esta forma, el peso medio en kg m^{-1} , el cual es multiplicado por la longitud de una línea de cultivo.

El proceso de cultivo se inicia extrayendo la semilla desde los colectores de captación que han permanecido

sumergidos en el agua por algunos meses, en las líneas. La semilla recolectada es tamizada, separada por tamaño y sembrada en un soquete de algodón en cuyo centro se encuentra una cuerda de engorda, confeccionada con redes en desuso. El propósito del soquete es presionar la semilla de *M. chilensis* contra la cuerda para que se adhiera a ésta última; con el tiempo, el soquete se degrada por el agua de mar y la erosión causada por las corrientes marinas y a los 3 a 4 meses se encuentran los choritos adheridos a la cuerda.

La obtención de las muestras se inició a partir del tercer o cuarto mes de realizada la siembra. Los primeros meses no fueron considerados en la determinación del valor de ρ para eliminar el factor antes descrito. El proceso de siembra aplicado en el centro de cultivo está totalmente mecanizado lo que asegura una siembra homogénea. El número de semillas sembradas por unidad de largo es programado en la máquina sembradora lo que permite conocer la densidad inicial sembrada, valor que es validado posteriormente a través de la cantidad de semilla total utilizada en la siembra y el número de metros sembrados, proceso de control de insumo usado normalmente en la industria.

MUESTREO Y MEDICIONES

El centro de cultivo de Rilán está constituido por 4 cuadrantes, cubriendo un área de 3 hectáreas cada uno. Cada cuadrante está conformado por 30 líneas doble continuo ('longline') (Fishing Partners 2005), paralelas y separadas 10 m entre sí. Cada línea doble continuo consiste en dos cabos suspendidos, de 100 m de longitud (línea madre), amarradas a boyas equidistantes cada 3-5 m aproximadamente, en cuyos extremos se ubican anclajes de fijación mediante un fondeo de concreto. A lo largo de estas líneas y totalmente sumergida, se instala una cuerda continua ('sinfin'), llena con semilla, que se dispone en posición vertical hasta alcanzar los 8 m de longitud y retorna hacia la superficie donde se amarra paralela a la línea, que permanece sumergida, por un tramo horizontal de 40-50 cm, para nuevamente disponerse verticalmente por otros 8 m y así sucesivamente hasta cubrir toda la longitud de la línea doble continuo. Diferentes tipos de cuerdas originan diferentes tipos de adherencia y por consiguiente modifican la densidad lineal, de allí que se utilizara un solo tipo de material en las cuerdas. La capacidad de carga del centro de cultivo estuvo fija ya que la capacidad de producción está definida por el concesionario de la cuenca.

Para el muestreo se utilizó una línea de cultivo por cuadrante. De cada cuerda continua se tomaron mensualmente 5 muestras al azar, de 10 cm de largo cada una, obteniéndose las siguientes variables: (1) número de individuos de *M. chilensis* y *A. atra*, (2) longitud de *M. chilensis* y *A. atra*, (3) porcentaje de presencia de ambas especies en la cuerda. Además, mensualmente se registró la temperatura, salinidad y la materia orgánica particulada (MOP).

Para determinar el Índice de Rendimiento Productivo (IRP) se determinó el peso de la carne de M. chilensis cocido, para lo cual se realizó el lavado de los ejemplares de chorito, retirándose todo el material adherido a la concha, incluido el biso. Posteriormente se realizó la cocción/enfriado de los individuos, con un cocedor de vapor continuo automático, marca Patkol modelo PK-CSC0250, a temperaturas entre 96 y 100°C, durante 25 min. El producto cocido se ingresó a un estanque con agua circulante y hielo y se mantuvo por el tiempo suficiente hasta alcanzar los 15°C. Finalizado el proceso de enfriado se separó la carne de la concha y se procedió a pesarlas por separado, lo que permitió calcular el valor del IRP (θ). Las mediciones de peso se realizaron en una balanza de precisión de calibración interna, marca KERN modelo ABT, con precisión 0,01 mg. La medición de la longitud de la concha de M. chilensis y A. atra se realizó con un pie de metro digital INSIZE modelo 1161-150, de precisión 0,01 mm.

Una vez conocido los valores de IRP y la longitud de la concha, la ecuación (5) fue aplicada en forma independiente a cada uno de los 4 cuadrantes en estudio y a nivel mensual, determinándose en forma dinámica los valores de β y L_{∞} de cada cuadrante.

La determinación de la densidad lineal se realizó a partir del número de individuos contabilizados mensualmente en cada muestra, obteniéndose el número de individuos de *M. chilensis* por metro lineal (ρ) de cuerda por mes, a partir del tercer o cuarto mes. La ecuación (8) fue aplicada en forma independiente a cada uno de los cuatro cuadrantes en estudio y a nivel mensual, obteniéndose en forma dinámica el valor de δ de cada cuadrante.

La biomasa observada mensual se determinó como el peso de la concha y de la carne cocida de todos los individuos de *M. chilensis* muestreados en cada mes lo que permitió obtener el peso por metro lineal (B/L).

RESULTADOS

ÍNDICE DE RENDIMIENTO PRODUCTIVO (IRP)

Los valores de temperatura fueron cíclicos durante el año alcanzándose las temperaturas más bajas en el periodo abril-septiembre, cuyo promedio fue de 11°C, contrastando con los meses del periodo septiembre-marzo cuando el promedio fue de 15°C (Fig. 1). La salinidad en el periodo permaneció prácticamente constante en 32 ups. La MOP registró sus mayores valores entre septiembre y marzo de cada año, observándose una tendencia de disminución interanual, ya que la media entre enero y octubre 2009 y 2010 fue de 1,08 y 0,73 mg L⁻¹, respectivamente. La MOP, en septiembre 2009 fue de 0,16 mg L⁻¹ y en septiembre 2010 fue de 0,08 mg L⁻¹, disminuyendo en un 50%, reflejada en el IRP; es así que para septiembre 2009 y 2010, el valor del IRP fue de 21% y 17%, respectivamente (Fig. 1).



Figura 1. Variación mensual del Índice de Rendimiento Productivo (%), temperatura (°C) y materia orgánica particulada (MOP) (mg L⁻¹) en: a) 2009 y b) 2010, en Rilán, Chile / Monthly variation of the Meat Yield Index (%), temperature (°C) and particulate organic matter (MOP) (mg L⁻¹) in: a) 2009 and b) 2010, at Rilán, Chile

Se observó una relación positiva entre el IRP y la materia orgánica particulada. En invierno hubo una baja importante en la disponibilidad de alimento acompañado por una baja gradual del IRP manteniéndose por sobre un 15%; en primavera-verano, la recuperación del IRP ocurrió en forma acelerada alcanzado valores máximos de hasta 35%. Se decidió finalmente trabajar con el IRP y no con el MOP y temperatura, para reducir el grado de variabilidad en las estimaciones de los modelos planteados. Por lo anterior, el valor de θ_t para cada unos de los meses fue una variable independiente. Noviembre 2009 fue el único mes en que se observó la relación negativa entre la materia orgánica particulada y el IRP: mientras la materia orgánica particulada aumentó el IRP disminuyó.

CRECIMIENTO DE LA CONCHA

La variación en el tiempo del crecimiento, expresado en incrementos de la talla observada contra incrementos de la talla estimada muestra que el crecimiento estimado siguió la tendencia media del crecimiento observado de la concha. En todos los cuadrantes, el mayor crecimiento se obtuvo en el inicio de la primavera (octubre), cuando el tamaño de los individuos fue más pequeño y la disponibilidad de alimento aumentó. La curva de crecimiento estimado mostró una tendencia similar a la de la curva de crecimiento observado. No obstante, en octubre y noviembre 2009 se observó, para los cuadrantes 1 y 2, una concordancia entre el crecimiento observado y el estimado, mientras que en los cuadrantes 3 y 4, el valor estimado se anticipó en un mes al observado. La única variable de la ecuación (5) que explica este desfase de anticipo en un mes para los cuadrantes 3 y 4, es el valor del IRP. Por último, en los últimos periodos, los valores entre el crecimiento observado y estimado fueron prácticamente iguales (Fig. 2).

Los resultados anteriores permitieron obtener un R² ajustado por cuadrante, del orden del 64-86% (Tabla 1), con un ajuste medio del 75%, indicando que el modelo planteado presenta un buen ajuste con una alta variabilidad del crecimiento con un comportamiento aleatorio alrededor de la media entregada por el modelo.



Figura 2. Variación temporal en el crecimiento observado y estimado de *Mytilus chilensis*, por cuadrante, en Rilán, Chile / Temporal variation in observed and estimated growth of *Mytilus chilensis* per quadrant at Rilán, Chile

Tabla 1. Parámetros de los modelos de crecimiento de la concha de Mytilus chilensis por cuadrante en Rilán, Chile / Parameters of the shell growth models of Mytilus chilensis per quadrant at Rilán, Chile

Cuadrante	Periodo	Meses	L ₀ (mm)	L_{∞} (mm)	B (mes ⁻¹)	R ² ajustado	AIC
1	May 2009 - Sep 2010	16,4	19,40	51,0	0,89	0,86	3,63
2	May 2009 - Ago 2010	15,2	17,10	47,0	0,89	0,83	2,98
3	Abr 2009 - Sep 2010	16,0	23,70	46,0	1,12	0,69	3,43

 L_0 = Talla inicial, L_∞ = Talla asintótica, β = constante, R^2 ajustado = Coeficiente de Determinación Ajustado, AIC = Criterio de Información de Akaike

Tabla 2. Ajuste de los modelos de predicción de la talla observada de *Mytilus chilensis* para periodos de uno y dos meses en Rilán, Chile / Prediction models fitting for the observed size of *Mytilus chilensis* for one and two-month periods at Rilán, Chile

	1 me	S	2 meses		
Cuadrante	R ² ajustado	AIC	R ² ajusta	do AIC	
1	0,98	3,48	0,94	4,11	
2	0,99	4,21	0,98	4,30	
3	0,98	3,14	0,97	4,27	
4	0,98	3,01	0,96	4,28	
Promedio	0,98		0,96		

 R^2 ajustado = Coeficiente de Determinación Ajustado AIC = Criterio de Información de Akaike

El coeficiente β osciló entre 0,89 y 1,12, factor necesario para ajustar el valor estimado al valor observado y que a mayor valor implica que más rápido se acerca al valor de talla asintótica, y L_s tiende a una valor medio en el sistema de 47 mm, siendo solo modificado por el resultado del cuadrante 1, donde se alcanzó una longitud máxima de 51 mm.

Con respecto de la estimación de talla total de choritos, en general, para todos los cuadrantes, la curva estimada sigue la curva observada, con excepción del cuadrante 2, en que la curva estimada se ubicó sobre la curva observada en los primeros meses hasta tender al valor observado en los últimos periodos (Fig. 3), la calidad del ajuste entre el valor estimado y el observado alcanzó un R² ajustado de 98%. Una segunda estimación fue realizada entre el valor estimado y el observado; el valor estimado fue calculado para una periodicidad de dos meses y comparado con el valor observado, es decir incorporando mayor dificultad en predecir el valor observado, en este caso el R² ajustado disminuyó a un 96% (Tabla 2).

MODELO DE DENSIDAD

La variación temporal de la densidad estimada de Mytilus chilensis fue decreciente, con tasas cada vez menores, siguiendo el valor medio de la curva de densidad observada (Fig. 4). La Tabla 3 muestra las densidades iniciales y finales observadas por cuadrante, y el grado de ajuste asociado a una especificación del tipo logarítmica entre la densidad observada y la estimada, determinándose que la calidad de los ajustes en cada uno de los cuadrantes fue significativamente alta y estable, con un R² ajustado promedio del 93%. Para el modelo de densidad, la única variable de ajuste correspondió a la constante δ cuyo valor varió entre 0,92 y 1,10, lo cual se interpreta como el factor de amplificación o reducción que requiere la curva estimada para alcanzar a la curva observada, siendo la variación del orden del 10% respecto al valor observado, ya sea por una subestimación o sobreestimación. Las densidades iniciales de M. chilensis variaron entre 1068 y 1583 individuos m⁻¹ (Tabla 3).

El porcentaje de ocupación de *Aulacomya atra* en las cuerdas osciló entre 15% y 26%, excepto en el cuadrante 2 donde se observó la línea con mayor densidad inicial de siembra de *M. chilensis* y donde el porcentaje de *A. atra* se mantuvo constante, cercano al 5% (Fig. 5). En general, a mayor densidad sembrada se obtuvo una mayor densidad final. No obstante, a mayor densidad sembrada mayor fue el porcentaje de pérdida de *M. chilensis*. Igualmente, a mayor densidad sembrada de *M. chilensis* menor fue la densidad final de *A. atra* (Tabla 4).

BIOMASA

La biomasa estimada y la observada fueron mayores en los cuadrantes 1 y 2 (Tabla 5). El valor observado y estimado de biomasa, comparado periodo a periodo,



Figura 3. Talla observada y estimada de Mytilus chilensis por cuadrante, en Rilán, Chile / Observed and estimated size of Mytilus chilensis per quadrant, at Rilán, Chile



Figura 4. Variación temporal en la densidad observada y estimada (individuos m^{-1}) de *Mytilus chilensis*, por cuadrante, en Rilán, Chile / Temporal variation in the observed and estimated density (individuals m^{-1}) of *Mytilus chilensis* per quadrant at Rilán, Chile

Cuadrante	δ (%)	(Inicial observada	ρ _t (individuos m ⁻¹) Final observada	Final estimada	R ² ajustado	AIC
1 2 3	1,10 1,05 0,98	1068 1583 1131	667 890 703	686 932 732	0,93 0,93 0,95	-2,78 -1,83 -3,36
4	0,92	1410	815	771	0,92	-2,37

Tabla 3. Parámetros de los modelos de densidad observada y estimada de *Mytilus chilensis*, por cuadrante, en Rilán, Chile / Parameters of the observed and estimated density models of *Mytilus chilensis* per quadrant at Rilán, Chile

 δ = Parámetro de ajuste, R²ajustado = Coeficiente de Determinación Ajustado, AIC = Criterio de Información de Akaike, ρ_t = densidad de siembra a *t*.

Tabla 4. Densidad y rendimiento de <i>Mytilus chilensis</i> y densidad de <i>Aulacomya atra</i> , por cuadrante, en R	ilán,
Chile / Density and yield of Mytilus chilensis and density of Aulacomya atra per quadrant at Rilán, Chile	

Densidades y Rendimiento	C ₁	Cuad C_2	rante C ₃	C ₄
Densidad inicial de <i>M. chilensis</i> (ejemplares m ⁻¹) Densidad final de <i>M. chilensis</i> (ejemplares m ⁻¹) Densidad por pérdida de <i>M. chilensis</i> (ejemplares m ⁻¹) Rendimiento de <i>M. chilensis</i> (densidad por pérdidas/densidad inicial)	1068 667 401 0,375	1583 890 693 0,438	1131 703 428 0,378	1411 815 596 0,422
Densidad final de <i>A. atra</i> (ejemplares m^{-1})	174	40	136	121

Cuadrante	Meses	Inicial observada	B _t (Kg m ⁻¹) Final observada	Final estimada	R ² ajustado	AIC
1	16,4	7,1	45,4	46,5	0,96	4,81
2	15,2	7,9	46,9	50,1	0,92	5,64
3	16,0	12,9	37,7	37,4	0,98	3,27
4	16,1	14,6	42,6	38,5	0,93	5,18

Tabla 5. Biomasa observada y estimada de Mytilus chilensis, por cuadrante, en Rilán, Chile / Actual and estimated biomass of Mytilus chilensis per quadrant at Rilán, Chile

R² ajustado = Coeficiente de Determinación Ajustado, AIC = Criterio de Información de Akaike



Figura 5. Porcentaje (%) mensual de *Aulacomya atra* en las cuerdas de cultivo, por cuadrante (C1, C2, C3 y C4), en Rilán, Chile / Monthly percentage (%) of *Aulacomya atra* in the longline ropes, per quadrant (C1, C2, C3 and C4), at Rilán, Chile

alcanzó un grado de R² ajustado promedio del 94%. Las variaciones de estos parámetros tuvieron una tendencia de crecimiento positivo más allá del periodo de término, lo cual también fue observado para los cuadrantes 1 y 2; esto se visualizó observando la tendencia a partir del mes 9 en adelante (Fig. 6). Esta tendencia contrasta con la observada en los cuadrantes 3 y 4, donde la biomasa, desde el mes 9, se conservó casi constante, predominando el crecimiento de la talla, de manera consistente con el valor β .

DISCUSIÓN

ÍNDICE DE RENDIMIENTO PRODUCTIVO (IRP)

En el presente estudio el Índice de Rendimiento Productivo se utilizó como un indicador de las condiciones favorables de crecimiento de *Mytilus chilensis*, a través de la disponibilidad de alimento y estuvo correlacionado positivamente con la materia orgánica particulada (MOP). Este resultado es coincidente con un estudio reciente realizado en *Mytilus galloprovincialis* (Karayücel *et al.* 2010), en el que se analizan las variables de temperatura, salinidad, clorofila-a, seston, materia orgánica particulada y materia inorgánica disuelta.

La dependencia del IRP y la materia orgánica particulada muestra una relación asimétrica, en el sentido que, frente a una disminución fuerte de la materia orgánica particulada en los meses de invierno, el IRP disminuye en forma moderada tendiendo a un mínimo, mientras que frente a condiciones de aumento de ella, el IRP aumenta rápidamente. Según esto, *M. chilensis*, en condiciones de baja disponibilidad de alimento, posiblemente podría activar algún mecanismo de supervivencia reduciendo al mínimo el metabolismo, mientras que se produce un aumento importante de la tasa de alimentación en presencia de un bajo IRP y una alta disponibilidad de alimento.



Figura 6. Variación temporal de la biomasa observada y estimada (kg línea⁻¹) de Mytilus chilensis, por cuadrante, en Rilán, Chile / Temporal variation of observed and estimated biomass (kg longline⁻¹) of Mytilus chilensis per quadrant at Rilán, Chile

Otra característica importante entre la dependencia del IRP y la materia orgánica particulada es que el IRP también captura la tendencia en la disponibilidad de alimento de mediano plazo. Es así como entre 2009 y 2010, el promedio de la materia orgánica particulada disminuye al igual que el promedio del IRP. En este estudio se pudo constatar que el IRP no depende de la talla. Un estudio reciente de Lauzon-Guay et al. (2005) en Mytilus edulis, determinó que no se observa un efecto del tamaño del individuo sobre el IRP. Este resultado es aparentemente contrario a la mayoría de los estudios alométricos que relacionan positivamente el tamaño con la producción de gónadas. En este sentido, Rodhouse et al. (1984) establecen que para tallas grandes de Mytilus, cerca del 90% de la reserva de energía se destina a la producción de gametos y se podría esperar que el IRP dependa también de la talla. No obstante, el efecto combinado de una menor tasa de alimentación y una mayor producción de gametos en las tallas grandes podrían originar esta independencia del IRP con la talla, el que claramente justifica, por otro lado, la menor tasa de crecimiento de la concha en las tallas más grandes, ya que la energía se destina al desarrollo de gónada.

En el periodo de estudio, abril 2009-septiembre 2010; se muestreó un solo mes en que la MOP no se relacionó positivamente con θ , lo que sería consecuencia de un desove. En noviembre 2009, la MOP aumentó de 0,28 a 0,36 y el valor de θ se redujo de 0,35 a 0,27. La situación anterior aconteció en presencia de θ alto, cercano al 30% y en presencia de un aumento de la MOP y de una temperatura de 14,3°C.

Un estudio realizado por Oyarzún et al. (2011) en relación al ciclo gonádico de M. chilensis en Chaihuin (costa sur de la comuna de Corral) y bahía Yal (costa interior de Chiloé), señala diferencias en el ciclo reproductivo y en la época de desove de choritos obtenidos en las dos localidades. En Chaihuin, los desoves ocurrieron a fines de octubre 2007 y marzo 2008 y en la bahía Yal hubo cuatro desoves, de marzo a junio 2008, cuando la temperatura del agua disminuyó. Estos autores concluyen que el desove ocurre coincidentemente con un alza en las concentraciones de alimento, de manera similar a lo reportado por otros estudios realizados en otras especies de mitílidos (Thorarinsdóttir & Gunnarsson 2003). Lo anterior permite esperar desoves durante noviembre, coincidente con el requisito de aumentos en la materia orgánica particulada que se muestra en este estudio.

En definitiva, el IRP al no depender de la talla, depende del ciclo reproductivo y da cuenta de las condiciones favorables de crecimiento en términos de la materia orgánica particulada y de la temperatura. En particular, dado que el objetivo de este estudio fue determinar la biomasa, el IRP es un indicador adecuado, ya que es el peso total en carne lo importante.

CRECIMIENTO DE LA CONCHA

Las mayores tasas de crecimiento se obtuvieron cuando la talla fue menor y las condiciones de disponibilidad de alimento fueron altas (primavera y verano) y las menores tasas de crecimiento se obtuvieron cuando los individuos de *Mytilus chilensis* alcanzaron los mayores tamaños. Estos resultados son similares a los encontrados en recientes estudios relativos al crecimiento de *Mytilus* spp. (Lauzon-Guay *et al.* 2005, Lemaire *et al.* 2006, Lök *et al.* 2007, Karaÿucel *et al.* 2010).

Los resultados del modelo de crecimiento obtenidos en este estudio permiten predecir este comportamiento en un R² ajustado del 78%. La variabilidad no explicada por el modelo responde a un conjunto de variables no incorporadas como: la variabilidad de crecimiento en función de la profundidad (Babarro *et al.* 2003), las corrientes marinas que inciden en el flujo de alimento a lo largo de las líneas de cultivo (Duarte *et al.* 2008, Strohmeier *et al.* 2008), la variabilidad en la disponibilidad de alimento, que se modifica día a día en el ambiente natural y que, en el presente estudio, ha sido incorporado a través de muestreos mensuales, etc.

La determinación de la talla total por periodo utilizando el modelo modificado de von Bertalanffy (VB) permitió alcanzar un R² ajustado cercano al 98%. El resultado es similar a otros estudios como el de Babarro *et al.* (2003) que utilizó el modelo VB original en base a un ajuste de serie de tiempo R² del orden del 99%, aunque dicho estudio no incorpora variables explicativas como la disponibilidad de alimento. Además, Gangnery *et al.* (2004) presentan un modelo de crecimiento dinámico en *M. galloprovincialis*, en el cual el ajuste alcanza un 95%, aunque se obtuvo una correlación negativa entre el crecimiento del peso total y la MOP.

La mejora en la calidad del ajuste de la variación de la talla total en todos los tipos de modelos aplicados se debe a que, en los últimos periodos del estudio, el crecimiento fue marginal frente a la talla total, por lo cual, la calidad de un modelo debería medirse en función del modelo de crecimiento en vez del modelo de variación de la talla total. A partir de los resultados se puede concluir que el modelo propuesto es robusto por cuanto los parámetros que determinan el peso medio correspondiente a β y L_{∞} alcanzan los valores de 0,89-1,12 mes⁻¹ y 51-47 mm respectivamente, con un rango de variabilidad que no supera el 10%.

El origen de la semilla (de bancos naturales *versus* de colectores) también ha sido asociado al crecimiento (Babarro *et al.* 2003); en ese estudio, la distribución de talla al momento de la cosecha fue mayor en la semilla proveniente de colectores. En el presente estudio, toda la semilla se obtuvo de colectores de una misma localidad.

Los resultados alométricos entre peso y largo de la concha son semejantes a los obtenidos en otros estudios sobre la misma especie (Navarro & Winter 1982) y en *Mytilus galloprovincialis* (Lachance-Bernard *et al.* 2010), todos con ajustes por sobre el 97%.

DENSIDAD

Los factores que determinan la densidad tienen varios orígenes, empezando por el tipo de cuerdas usadas, ya sea por su forma, grado de adherencia y material, las cuales inciden en el cálculo de la densidad, tema que ha estado en estudio para determinar los mejores tipos de colectores y cuerdas de cultivos (Lekang *et al.* 2003), de allí que en este estudio se usó un mismo tipo de cuerdas.

Por otro lado, la variación temporal en la densidad de semilla ha sido relacionada con el desprendimiento, producido por las corrientes marinas, la calidad de la semilla y el substrato, entre otros factores y, con la competencia por el espacio disponible en las cuerdas de engorda de las líneas de cultivo. El desprendimiento estaría fuertemente determinado por las corrientes marinas que afectan el desmenuzamiento de la manga de algodón que contiene inicialmente a la semilla de M. chilensis, así fuertes corrientes originarían una erosión más acelerada, impidiendo la adherencia de los choritos a la cuerda y por ende, generando un mayor desprendimiento en relación a corrientes de menor velocidad. El desprendimiento también puede tener un origen biológico asociado al substrato; Brenner & Buck (2010) analizaron 10 tipos de substratos y la fijación de los bisos de M. edulis, en este estudio se muestra que colectores hechos de vellón logran un alto nivel de captura de larvas, no obstante estos individuos se desprendieron en el tiempo con el aumento de tamaño. Igualmente señalan que el tipo de cuerda debe ser desarrollada para cada etapa del ciclo de vida, semilla o juveniles avanzados, concluyendo que los bisos de M.

edulis, con un adecuado substrato, pueden soportar condiciones muy fuertes producto del entrelazamiento de los bisos y la cuerda. De allí que el efecto combinado de bisos-substrato (grado de entrelazamiento ó fijación), peso asociado a la talla y las corrientes marinas pueden constituir una dinámica importante en la determinación de la densidad en la fase de engorda, la cual puede ser eliminada si el entrelazamiento es fuerte. En el presente estudio no se analizó esta dinámica y en base de los resultados observados de la densidad no se aprecia la existencia de una disminución de ésta al aumentar la talla, producto de un mayor peso; sin embargo, se observó una tendencia a un valor constante de densidad de individuos en los últimos periodos.

El presente estudio abordó las mediciones de la densidad de *M. chilensis* a partir del tercer y cuarto mes desde el inicio de la siembra. Los resultados obtenidos a partir de variables asociadas a la competencia de espacio disponible como lo son: el crecimiento de la talla, participación porcentual y el espacio ocupado por *M. chilensis* y *A. atra*, entregaron un buen ajuste del modelo propuesto con un \mathbb{R}^2 ajustado del 93%. En particular, el valor de δ tuvo valores en el rango de 1,10-0,92, con una variabilidad del 10%. Este parámetro se asocia al grado de sub o sobre estimación del modelo.

Los resultados de densidad son consistentes con la hipótesis de competencia por el espacio disponible, dentro del rango estudiado (1068-1583 individuos m⁻¹), ya que cuando hay mayor densidad de siembra de *M. chilensis* se obtiene siempre una mayor densidad final y un porcentaje mayor de pérdida de individuos (menor espacio). En general, para las líneas de los cuadrantes 1, 3 y 4 se observó que *A. atra* aumentó su participación desplazando a *M. chilensis*; este comportamiento se modifica cuando la densidad inicial de *M. chilensis* es alta (observada en la línea del cuadrante 2) en la cual *A. atra* conservó su participación relativamente constante, con una tendencia a disminuir.

Dentro del rango de densidad lineal estudiado no se generaron niveles, es decir capas de choritos creciendo unos sobre otros, causando la muerte de los individuos de las capas inferiores. En estudios de *Mytilus* spp. provenientes de colectores situados en bancos naturales (Lachance-Bernard *et al.* 2010), en que no estaba controlada la densidad, se alcanzaron niveles iniciales de 1,5 capas, cuya variación en un periodo de 25 meses tendió a 1,3 capas, con una clara tendencia a una disminución, concluyéndose en dicho estudio que la densidad estaría determinada por la carencia de espacio. De nuestros resultados se puede inferir que la variación de la densidad en el tiempo estuvo determinada por la competencia por el espacio disponible, dentro del rango de densidad de siembra utilizado.

BIOMASA

Los resultados muestran que el modelo propuesto es capaz de reproducir el crecimiento de la biomasa en ambiente natural. De hecho, el modelo calibrado permitió estimar la biomasa con un R² ajustado del 94%. En este caso, la biomasa no es más que el producto de las variables de densidad por el peso medio. Ambas variables parecen ser independientes en términos de los patrones que determinan su variación en el tiempo; en el caso del peso, está dado por la disponibilidad de alimento y crecimiento biológico, y en el caso de la densidad, por la competencia del espacio disponible. No obstante, tanto el peso como la densidad tienen como única variable independiente común el crecimiento de la concha; así, a mayor tasa de crecimiento de la concha mayor peso total (si el peso en carne se mantiene constante) y menor densidad lineal.

Para la estimación de la biomasa en ambiente natural se han desarrollado modelos alternativos utilizando ecuaciones diferenciales; entre ellos se puede destacar el modelo dinámico de la población (Gangnery et al. 2004), para Mytilus galloprovincialis en Francia, con un ajuste cercano al 95%. No obstante, el modelo establece una relación negativa entre el crecimiento total de M. galloprovincialis con la MOP, situación que se podría haber originado al no descomponerse el peso total en carne y concha, tema que es parte fundamental en el modelo en estudio. Igualmente, para ambiente natural se han propuestos modelos tridimensionales ($B = k N^{\beta} L^{1-\beta}$, donde N = número de niveles y L = talla) que permiten relacionar la biomasa con la densidad (Lachance-Bernard et al. 2010), con un grado de ajuste cercano al 65%; en este caso se debe destacar que la talla no determina el peso total sino sólo el peso de la concha, ya que el peso en carne está determinado por la disponibilidad de alimento cuya variabilidad es estacional y por el ciclo reproductivo.

Los valores de biomasa más altos se alcanzaron en los cuadrantes 1 y 2 (Tabla 5), lo que contradice el hecho que se hayan iniciado con la biomasa más baja, prácticamente en un mismo lugar y en un mismo periodo. En el caso de los valores de biomasa obtenidos en el cuadrante 2, la justificación está basada por el efecto de densidad, ya que se inició y finalizó con la densidad más alta con una talla final semejante a las alcanzadas en los cuadrantes 3 y 4, respectivamente. En el caso del cuadrante 1, la justificación está basada por el efecto de peso medio, ya que se finalizó con la talla mayor aunque con la menor densidad, siendo su efecto neto un aumento de la biomasa en relación a los cuadrantes 3 y 4, respectivamente, constituyéndose en el caso más representativo.

En conclusión, el modelo propuesto permite determinar la biomasa. Entre las características más relevante destaca la necesidad de construir estos modelos separando las componentes peso medio y densidad. En la industria de cultivo de Mytilus chilensis es importante determinar cuál es la densidad más conveniente de cultivo ya que no necesariamente se obtiene un menor tamaño medio dentro de un rango determinado, aunque sí puede ocurrir pérdida mayor de individuos, tal como se muestra en los resultados de este estudio. Igualmente, utilizar indicadores con alto contenido de información como el IRP permite obtener modelos más simples en la determinación del peso medio y por ende de la biomasa con un alto nivel de ajuste. Una limitante importante para la industria es que este modelo no aborda el tema de la distribución de tallas, lo que es relevante al momento de la cosecha.

AGRADECIMIENTOS

A la Dirección de Postgrado de la Pontificia Universidad Católica de Chile, al Programa MECESUP al Proyecto Fondecyt 1110367 que contribuyeron a financiar el presente trabajo y en especial a tres revisores anónimos por las sugerencias que permitieron mejorar sustantivamente este trabajo.

LITERATURA CITADA

- **Babarro J, U Labarta & M Fernández-Reiriz. 2003**. Growth patterns in biomass and size structure of *Mytilus galloprovincialis* cultivated in the Ría de Arousa (northwest Spain). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 83: 151-158.
- Bayne BL & RC Newell. 1983. Physiological energetic of marine molluscs. En: Saleuddin ASM & KM Wilbur (eds) The Mollusca 4, Physiology, part 1: 407-515. Academic Press, New York.
- Bayne BL, AJS Hawkins, E Navarro & IP Iglesias. 1989. Effects of seston concentration on feeding, digestion and growth in the mussel *Mytilus edulis*. Marine Ecology Progress Series 55: 47-54.

- Brenner M & BH Buck. 2010. Attachment properties of blue mussel (*Mytilus edulis* L.) byssus threads on culture-based artificial collector substrates. Aquaculture Engineering 42: 128-139.
- Brattström H & A Johanssen. 1983. Ecological and regional zoogeography of the marine benthic fauna of Chile. Sarsia 68: 289-339.
- **Camacho A, U Labarta & E Navarro. 2000**. Energy balance of mussel *Mytilus galloprovincialis*: the effect of length and age. Marine Ecology Progress Series 199: 149-158.
- Carver C & A Mallet. 1990. Estimating carrying capacity of a coastal inlet for mussel culture. Aquaculture 88: 39-53.
- Duarte P, R Meneses, AJS Hawkins, M Zhu, J Fang & J Grant. 2003. Mathematical modelling to assess the carrying capacity for multi-species culture within coastal waters. Ecological Modelling 168: 109-143.
- **Duarte P, U Labarta & M Fernández-Reiriz. 2008**. Modeling local food depletion effects in mussel raft of Galician Rias. Aquaculture 274: 300-312.
- Fishing Partners. 2005. Estado de situación y perspectivas de la industria del chorito. Fishing Partners Ltda. [en línea] <www.fishingpartners.cl/publicaciones/200507151158550>
- Gangnery A, C Bacher & D Buestel. 2004. Application of population dynamics model to the Mediterranean mussel, *Mytilus galloprovincialis*, reared in Thau Lagoon (France). Aquaculture 229: 289-313.
- Grant J, K Curran, T Guyondet, G Tita, C Bacher, V Koutitonsky & M Dowd. 2007. A box model of carrying capacity for suspended mussel aquaculture in Lagune de la Grande-Entrée, Iles-de-la-Madeleine, Québec. Ecological Modelling 200: 193-206.
- Karayücel S, MY Çelik, I Karayücel & G Erik. 2010. Growth and production of raft cultivated Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819) in Sinop, Black sea. Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 10: 9-17.
- Kitazawa D, S Tabeta, T Kato & P Ruardij. 2008. A comparative study of the biomass-based and individual-based models of blue mussels. Ecological Modelling 215: 93-104.
- Lachance-Bernard M, G Daigle, J Himmelman & M Fréchette. 2010. Biomass-density relationships and selfthinning of blue mussels (*Mytilus* spp.) reared on selfregulated longlines. Aquaculture 308: 34-43.
- Lancellotti DA & JA Vásquez. 2000. Zoogeografía de macroinvertebrados bentónicos de la costa de Chile: Contribución para la conservación marina. Revista Chilena de Historia Natural 73: 99-129.
- Lauzon-Guay J, D Hamilton & MA Barbeau. 2005. Effect of mussel density and size on the morphology of blue

mussels (*Mytilus edulis*) grown in suspended culture in Prince Edward Island, Canada. Aquaculture 249: 265-274.

- Lekang O-I, TK Stevik & AM Bomo. 2003. Evaluation of different combined collectors used in longlines for blue mussel farming. Aquacultural Engineering 27: 89-104.
- Lemaire N, J Pellerin, M Fournier, L Girault, E Tamigneaux, S Cartier & E Pelletier. 2006. Seasonal variations on physiological parameters in the blue mussel *Mytilus* spp. from farm sites of eastern Quebec. Aquaculture 261: 729-751.
- Lök A, S Acarli, S Serdar, A Köse & H Yildiz. 2007. Growth and mortality of Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* Lam. 1819 in relation to size on longline in Mersin Bay, Izmir (Turkey, Aegean Sea). Aquaculture Research 38: 819-826.
- M^cKindsey CW, H Thetmeyer, T Landry & W Silvert. 2006. Review of recent carrying capacity models for bivalve culture and recommendations for research and management. Aquaculture 261: 451-462.
- Meliá P, D Nizzoli, M Bartoli, M Naldi, M Gatto & P Viaroli. 2003. Assessing the potential impact of clam rearing in dystrophic lagoons: an integrated oxygen balance. Chemistry and Ecology 19: 129-146.
- Navarro J & J Winter. 1982. Ingestion rate, assimilation efficiency and energy balance in *Mytilus chilensis* in relation to body size and different algal concentrations. Marine Biology 67: 255-266.
- Oyarzún P, J Toro, R Jaramillo, R Guiñez, C Briones & M Astorga. 2011. Ciclo gonadal del chorito *Mytilus chilensis* (Bivalvia: Mytilidae) en dos localidades en el sur de Chile. Latin American Journal of Aquatic Research 39(3): 512-525.
- Rodhouse PG, CM Roden, GM Burnell, MP Hensey, T M^cMahon, B Ottway & TH Ryan. 1984. Food resource, gametogenesis and growth of *Mytilus edulis* on the shore and in suspended culture: Killary Harbour, Ireland. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 64: 513-529.
- **SERNAPESCA. 2010**. Anuario estadístico de pesca 2009. 136 pp. Servicio Nacional de Pesca, Valparaíso.
- Stigebrandt A. 2011. Carrying capacity: general principles of model construction. Aquaculture Research 42: 41-50.
- Strohmeier T, A Duinker, O Strand & J Aure. 2008. Temporal and spatial variation in food availability and meat ratio in a longline mussel farm (*Mytilus edulis*). Aquaculture 276: 83-90.
- **Thorarinsdóttir G & K Gunnarsson. 2003**. Reproductive cycles of *Mytilus edulis* L. on the west and east coasts of Iceland. Polar Research 22(2): 217-223.
- Van Haren RJF & SALM Kooijman. 1993. Application of a dynamic energy budget model to *Mytilus edulis* (L). Netherlands Journal of Sea Research 31: 119-133.

Recibido el 29 de agosto de 2011 y aceptado el 24 de enero de 2012