



Tesina para optar por el grado de Licenciatura de Ciencias Biológicas - Orientación Ecología

EFFECTO DEL FENÓMENO DE 'EL NIÑO' SOBRE UN GREMIO DE MACROINVERTEBRADOS FILTRADORES EN LA PLAYA DE BARRA DEL CHUY, URUGUAY

Juan Andrés Licandro

Orientador: Dr. Omar Defeo

Co-Orientadora: Dra. Eleonora Celentano

Laboratorio de Ciencias del Mar (UNDECIMAR)

Facultad de Ciencias

Universidad de la República

Tribunal:

Dr. Omar Defeo

Dra. Eleonora Celentano

Dr. Diego Lercari

Dr. Leonardo Ortega

Marzo, 2021

Montevideo, Uruguay

Agradecimientos

Quiero agradecer a mis tutores, Omar Defeo y Eleonora Celentano, que supieron recibirme en UNDECIMAR y en el equipo, con calidez y entusiasmo. Estuvieron conmigo durante todo el proceso, apoyándome con sugerencias, críticas y palabras de apoyo siempre que fue necesario. Ambas son personas muy especiales para mí, sembraron en mí un insondable entusiasmo y curiosidad por la hermosa ciencia que es la ecología. Estoy profundamente agradecido con ellos por guiarme a desarrollarme como investigador, y por la experiencia adquirida en este capítulo de mi vida, que ahora llega a su fin.

Al equipo de UNDECIMAR, Diego Lercari, Gabriela Jorge-Romero, Luis Orlando, Ignacio Gianelli, Sofía Bausero y Anita de Álava, grandes científicos y hermosas personas: gracias por las charlas en los pasillos, los almuerzos compartidos y por los recuerdos y enseñanzas en salidas de campo y en el día a día, siempre con disposición a darme una mano de forma incondicional. ¡No hubiese sido lo mismo sin ustedes!

Gracias a los integrantes del tribunal, Leonardo Ortega (quien, a su vez, me dejó valiosas enseñanzas en el análisis de las bases de datos de vientos, y fue, junto a Eleo, quien enseñó a utilizar la base de datos de IRI), y Diego Lercari, por el tiempo y la buena disposición a la hora de evaluar mi trabajo. A ellos dos, un fuerte abrazo.

Gracias a Gastón Martínez en el CURE, por arrimar aquellas muestras relictas de 2015, información indispensable para el desarrollo de esta tesina, y a Alberto Piola y Juan Borús por la información compartida acerca del caudal del Río de la Plata. Sus contribuciones fueron claves para el desarrollo de los análisis físicos de esta tesina, y aportaron gran consistencia a resultados y observaciones.

Gracias a mis amigos y compañeros de viaje en Fcien, que compartieron conmigo momentos de todo tipo y colores, juntos nos motivamos a crecer como personas y/o como profesionales, compartiendo charlas, cervezas y momentos inolvidables. Fue un placer compartir este capítulo de la vida con ustedes, y les estoy para siempre agradecidos por ser gente tan genial. A mis hermanos elegidos en la vida, Fercho, Jota, Charli y Lapro cómplices de hace décadas, que supieron estar a través de todas mis idas y venidas, soportándome y apoyándome siempre. Nada en la vida sería lo mismo sin ustedes, y esto no es diferente. Supieron alentarme, reprocharme y encaminarme en todo momento, y fueron las principales víctimas de mis abandonos sociales. ¡Esto es en gran parte gracias a ustedes!

Gracias a Fernando Milnitsky, quien a través de sus clases me transmitió la pasión que me impulsó a llegar donde estoy.

Gracias a Ine, que comparte conmigo la emoción de este momento, y que me ha apoyado incondicionalmente en este último empujón.

Gracias a todas las personas que estuvieron y que hoy no están, que de alguna forma me ayudaron a llegar donde hoy estoy. Llevo sus enseñanzas impresas en la memoria, y les voy a estar siempre agradecido.

Por último, a toda mi familia. Ellos me vieron reír, sangrar y derramar lágrimas por este trabajo, y saben más que nadie lo mucho que esto significa para mí. Especialmente a mis padres y mis hermanos: no existen palabras en la lengua española que puedan abarcar lo mucho que aprecio el apoyo que me han dado en este proceso y a lo largo de mi desarrollo profesional y humano, ni que puedan expresar el nivel de gratitud que siento. Gracias a todos ustedes.

Contenido

Resumen.....	1
1. Introducción	2
1.1. El cambio climático y el fenómeno de “El Niño”	2
1.2. Eventos extremos de “El Niño”	4
1.3. Las playas arenosas	5
1.4. Macrofauna en playas arenosas	6
1.5. La playa disipativa de Barra del Chuy y su gremio de filtradores	7
1.6. Antecedentes y problema de investigación	9
2. Objetivos e hipótesis	10
2.1. Hipótesis principal	10
2.2. Objetivo general	10
2.3. Objetivos específicos.....	11
2.4. Preguntas de investigación	11
3. Materiales y métodos	11
3.1. Zona de muestreo	11
3.2. Estimación de las variables ambientales	12
3.3. Muestreo biológico.....	14
3.4. Análisis de datos.....	14
3.5. Procesamiento de datos	15
4. Resultados	16
4.1. Variables ambientales.....	16
4.1.1. SST.....	16
4.1.2. Caudal, precipitaciones y salinidad.....	17
4.1.3. Intensidad y frecuencia de vientos	19
4.1.4. Disponibilidad de habitat	21
4.2. Análisis biológicos	22
4.2.1. Gremio de suspensívoros de Barra del Chuy	22
4.2.2. <i>Mesodesma mactroides</i>	24
4.2.3. <i>Donax hanleyanus</i>	27
4.2.4. <i>Emerita brasiliensis</i>	28
5. Discusión.....	29
5.1. Análisis físico	29
5.2. Análisis biológico.....	34
6. Conclusiones	39
7. Perspectivas.....	40
8. Bibliografía	41

Índice de Figuras

Figura 1: Composición del gremio de filtradores en la playa Barra del Chuy (BC)	8
Figura 2: Zona de muestreo sobre la playa de BC	12
Figura 3: Anomalías anuales de SSTA, velocidad de vientos de componente Sur y anomalía de caudal del RdIP	16
Figura 4: Precipitaciones diarias promedio para la cuenca del Río de la Plata y BC	18
Figura 5: Anomalía de salinidad para la playa de BC.....	19
Figura 6: Anomalía de velocidad de vientos meridionales en BC durante el año 2016	19
Figura 7: Anomalía de vientos zonales promedio en el mes de abril sobre la playa de BC	20
Figura 8: Rosa de vientos de abril de los años 2015 y 2016 sobre la playa de BC	21
Figura 9: Anomalía del ancho de swash en la playa de BC	22
Figura 10: Media móvil centrada abundancia relativa y abundancia estacional normalizada de la abundancia anual del gremio de filtradores en BC	23
Figura 11: Media móvil centrada de la abundancia de cada especie del gremio de filtradores de BC	24
Figura 12: Abundancia del gremio de filtradores y de las especies que lo componen: antes, durante y después del EN 2015/16.....	25
Figura 13: Medias móviles centradas de la abundancia de los componentes poblacionales de las tres especies que integran el gremio de filtradores de BC	26
Figura 14: Abundancia para los componentes poblacionales de cada especie antes, durante y después del fenómeno de EN 2015/16.....	27

Índice de tablas

Tabla 1: Categorías de tallas utilizadas durante el procesamiento de las muestras biológicas.....	14
Tabla 2: Resultados del ANOVA para las estimaciones de abundancia del gremio de filtradores de BC	23

Resumen

En el período 2015 - 2016 tuvo lugar uno de los tres eventos extremos de “El Niño” (EN) de mayor intensidad registrados en los últimos 40 años (EN 2015/16). En este trabajo se evalúa el efecto de dicho evento extremo en el gremio de organismos filtradores compuesto por el crustáceo *Emerita brasiliensis* (conocido popularmente como tatucito), y los moluscos bivalvos *Donax hanleyanus* y *Mesodesma mactroides* (también conocidos como berberecho y almeja amarilla, respectivamente), en el ecosistema de playa arenosa de Barra del Chuy, Rocha, Uruguay. A tales efectos, se evaluaron variaciones ambientales antes, durante y después de la ocurrencia del evento, y se relacionaron con las fluctuaciones en abundancia de las especies que componen este gremio. Para esto, se empleó información de abundancia de dichas especies y sus diferentes categorías de tallas correspondientes a diez años de muestreos biológicos, e información ambiental obtenida de bases de datos satelitales libres. EN 2015/16 puede definirse como una perturbación de pulso que se caracterizó por aumentos de temperatura e intensas precipitaciones que generaron efectos ambientales en cascada y diezmaron la abundancia del gremio de filtradores de Barra del Chuy. No obstante, este evento estuvo englobado dentro de una perturbación de presión (cambio climático) caracterizada por un aumento sistemático en la temperatura superficial del agua de mar previo al efecto de EN, que también ha influido en la abundancia de las tres especies en el largo plazo, en forma consistente con la hipótesis de orígenes biogeográficos. Futuros esfuerzos de investigación deberían dirigirse a evaluar el efecto conjunto de perturbaciones de pulso (e.g., EN) y de presión (cambio climático) mediante el uso de herramientas que permitan atribuir causalidad a las fluctuaciones observadas en la abundancia del gremio de filtradores en BC.

1. Introducción

1.1. El cambio climático y el fenómeno de “El Niño”

El cambio climático (CC) representa una fuente de presión constante a largo plazo sobre la evolución en la dinámica de ecosistemas alrededor del mundo. Las crecientes presiones ambientales sobre las cuales se destaca el CC, tienen diversas consecuencias sobre los ecosistemas marinos. El aumento de la concentración de dióxido de carbono atmosférico repercute, entre otros aspectos, en el calentamiento de los océanos (Doney et al., 2011). Dicho fenómeno tiene consecuencias directas e indirectas sobre las dinámicas físicas, químicas y biológicas que rigen el funcionamiento de los ecosistemas marinos (e.g. Bakun, 1990; Houghton-Guldberg & Bruno, 2010). Las tendencias actuales de cambio ambiental, como acidificación del medio marino, disminución del oxígeno disuelto en el agua e incrementos en la temperatura superficial del mar (SST por sus siglas en inglés), afectan la sobrevivencia de un gran número de especies a nivel global (Houghton et al., 1996; Cane et al., 1997; Thomas et al., 2004; Laffoley & Baxter, 2018).

Diversos procesos climáticos tienen efectos en el funcionamiento de los ecosistemas marinos a diferentes escalas de espacio y tiempo, y sus mecánicas normales pueden verse alteradas por los efectos del CC. Entre estos procesos, se destacan los cambios en fenómenos de variabilidad climática interanual, principalmente el fenómeno de El Niño Oscilación del Sur (ENSO por sus siglas en inglés), un evento de carácter oscilatorio y cíclico que ocurre cada 3 - 5 años y acopla procesos físico - químicos oceánicos y atmosféricos (Bjerknes, 1969; Gergis & Fowler, 2009). El origen del nombre del fenómeno de “El Niño” (denominado EN de ahora en más) se remonta a las pesquerías peruanas del Siglo XX, las cuales usaban este nombre para hacer referencia al calentamiento anual de las aguas del océano Pacífico en las costas de Perú a fines de cada año. La otra componente, la Oscilación Sur, hace referencia a la oscilación interanual de presión superficial a escala global que rige la variación de los vientos en el Pacífico Sur. Bjerknes (1969) sugirió una fuerte correlación entre estos dos eventos, ideando la denominación de ENSO, un complejo sistema que acopla procesos físicos propios de la atmósfera y de los océanos. Cada ciclo ENSO está compuesto por una fase cálida, EN, y una fase fría, conocida como La Niña, y cada una tiene consecuencias distintas en diversas variables ambientales y consecuentemente en la salud de los

ecosistemas locales (McPhaden et al., 2006). En particular, las consecuencias climáticas directas e indirectas de EN afectan el funcionamiento de diversos ecosistemas, tanto oceánicos como terrestres (Walther et al., 2002).

Algunos de los efectos que ocurren como consecuencia del fenómeno de ENSO son el aumento de la SST, cambios en los regímenes de precipitaciones y eventualmente en la frecuencia e intensidad de episodios de tormentas y vientos hacia la costa (e.g. Stocker et al., 2013; Sydeman et al., 2014; Fischer & Knutti, 2016 y referencias incluidas en éstos). El fenómeno de ENSO tiene consecuencias directas sobre la costa oeste de América del Sur (Océano Pacífico), entre las cuales destacan cambios significativos en los regímenes de precipitaciones y convección (Cai et al., 2020). Dada la estrecha relación existente entre la SST y la convección atmosférica, toda esta zona experimenta precipitaciones anómalas por encima de los 5 mm diarios (Cai et al., 2014). A su vez, en ecosistemas marinos, EN se ha asociado con disminuciones tanto en la productividad primaria como en la biomasa, debido al aumento de espesor de la capa mixta en la termoclina oceánica (e.g. Barber & Chavez, 1983).

Los impactos de los eventos de ENSO se extienden más allá de los experimentados por los ecosistemas y las economías directamente expuestas a dichos eventos sobre las costas del Pacífico. Se han registrado comportamientos atmosféricos remotos como respuestas estadísticamente significativas a la ocurrencia de ENSO, conocidas como teleconexiones (Giannini et al., 2001; Cazes-Boezio et al., 2003; Yeh et al., 2018). EN genera consecuencias directas sobre las zonas vecinas al Océano Pacífico, y a su vez indirectas por medio de estas teleconexiones en el resto del planeta en un gran número de variables (Díaz et al., 2001; Yeh et al., 2018). En la costa atlántica de América del Sur, este fenómeno tiene diversos efectos indirectos en la SST, en la frecuencia, dirección e intensidad de vientos, y en el régimen de precipitaciones. Estos patrones de SST a su vez están determinados por la influencia de vientos y corrientes sobre las diferentes masas de agua (Wang & Picaut, 2004). Por otro lado, la SST está fuertemente relacionada con los patrones de distribución de precipitaciones en el Pacífico tropical (Dias et al., 2019). Particularmente, en Uruguay, algunas de las teleconexiones más importantes con EN resultan en anomalías positivas de precipitaciones durante primavera y verano del año de formación del fenómeno, y en un

aumento en la frecuencia e intensidad de vientos de componente Noroeste (Barros et al., 2002). Como consecuencia, se han registrado aumentos en la descarga de cuerpos de agua dulce del país como el Río de la Plata (RdIP), aumentos en SST y productividad primaria (Caviedes, 1998; Grimm et al., 2000; Barreiro, 2010; Machado et al., 2013).

1.2. Eventos extremos de “El Niño”

En las últimas décadas se registraron eventos de EN con diferencias significativas de otros eventos de su mismo tipo, en cuanto a la evolución y desarrollo del fenómeno, y anomalías de temperatura y precipitaciones mayores con respecto a otros eventos moderados de EN (Santoso et al., 2017; Wang et al., 2019). Por tales razones, se han categorizado los diferentes eventos para facilitar su estudio, predicción y modelado, lo cual resultó en la identificación de eventos de particularmente elevada intensidad, denominados eventos extremos, o “súper ENs”, de tipo “Strong Basin-Wide” (SBW) (Wang et al., 2019). En 1982/83, 1997/98 y 2015/16 se registraron tres eventos extremos de EN. Estos fenómenos se caracterizan fundamentalmente por una reorganización masiva de la convección atmosférica. Las grandes masas de agua cálida se esparcen hasta eventualmente cubrir la totalidad del Pacífico ecuatorial, debilitando los gradientes de SST de la costa oeste de América del Sur y del Ecuador (Bjerknes, 1969; Cazes-Boezio et al., 2003; Müller & Roeckner, 2008; Wang et al., 2017). A su vez, se caracterizan por anomalías de temperatura superiores a 2.5°C, y una tendencia a presentar ráfagas de vientos Oeste sobre el Océano Pacífico que contribuyen al desarrollo de estos fenómenos. Durante los eventos extremos, estas fluctuaciones en variables ambientales frecuentemente alcanzan niveles que amenazan los sistemas social-ecológicos a escala global y dentro del Uruguay (Wilkinson et al., 1999; Barreiro et al., 2019).

El CC tiende a aumentar significativamente la frecuencia e intensidad de eventos definidos como “extremos”, episodios capaces de alterar patrones climáticos a escala global (Timmermann et al., 1999; Cai et al., 2014). El desarrollo de estos pulsos ambientales, así como el aumento en su frecuencia e intensidad a largo plazo, podría afectar severamente a los ecosistemas, especialmente aquellos con mayor sensibilidad a la variabilidad ambiental como los ecosistemas de playas

arenosas (McLachlan & Defeo, 2018).

1.3. Las playas arenosas

Las playas arenosas son ecosistemas de interface entre la tierra y el mar que cubren más del 70% de las costas abiertas del mundo (McLachlan & Defeo, 2018). Estos ecosistemas brindan diversos servicios que aportan beneficios económicos a la sociedad, tales como el turismo (Houston, 2008), por lo que es crucial entender de qué forma las variables físicas y ambientales y/o antropogénicas afectan su funcionamiento y en consecuencia a las especies que los habitan (Schlacher et al., 2007).

La morfodinámica de las playas arenosas está caracterizada por distintivos regímenes de oleaje, transporte de arena y mareas, oscilando entre dos extremos de un gradiente que va desde playas disipativas (arena de grano fino, pendiente suave, olas de barrido amplio y lenta filtración de agua a través del sedimento) a playas reflectivas (grano grueso, pendiente pronunciada, swash angosto y rápida filtración de agua en el sedimento) (Short, 1999; Finkl & Walker, 2005; McLachlan et al., 2018). Las playas arenosas son ecosistemas dinámicos que abarcan unas pocas decenas de metros de ancho en el eje duna-mar y presentan una alta variabilidad en sus condiciones físicas, que a su vez genera condiciones severas para la biota (Brown et al., 2008). Esta variabilidad puede ocurrir en el corto plazo (horas) como resultado de efectos sinópticos de las condiciones meteorológicas y suele presentarse en forma de cambios en el nivel del mar, en la frecuencia, intensidad y velocidad de vientos, y en temperatura (Short, 1999; McLachlan & Defeo, 2018). Estas variaciones ambientales han sido asociadas con cambios en la morfodinámica de las playas arenosas (Ortega et al., 2013).

A su vez, se han registrado efectos de mediano plazo (estacionales) u oscilatorios de largo plazo producidos por procesos relacionados con el ENSO, la Oscilación Multidecadal del Atlántico (AMO por sus siglas en inglés) y la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO por sus siglas en inglés), además de la influencia concurrente de las corrientes oceánicas (McLachlan & Defeo, 2018). Adicionalmente, se ha demostrado que oscilaciones ambientales relacionadas con el ENSO afectan la magnitud de la descarga de agua dulce proveniente de canales y ríos que desembocan en el

océano, con diversos efectos a nivel ecosistémico (Lercari & Defeo, 2015; Jorge-Romero et al., 2019), a su vez desencadenando una serie de consecuencias en cascada que afectan diversos componentes de los ecosistemas arenosos costeros (Barboza et al., 2012; Ortega et al., 2013; Team et al., 2014; McLachlan & Defeo, 2018). El CC podría agravar ciertos procesos físicos de los ecosistemas arenosos, como el incremento de la erosión y la pérdida de hábitat, entre otros impactos a nivel ecosistémico (Brown et al., 2008; Ortega et al., 2013; McLachlan & Defeo, 2018). Los efectos del clima son visibles en playas arenosas, tanto a nivel de fauna como en el hábitat en que reside (Defeo et al., 2009; Schoeman et al., 2014). Estos ecosistemas y sus habitantes se ven amenazados por el actual aumento del nivel del mar y de la SST mencionados anteriormente, los cuales interactúan con la actividad humana (Lercari & Defeo, 1999) para incrementar su tasa de deterioro (McLachlan & Defeo, 2018). En este contexto, el fenómeno de EN se presenta como un forzante climático de gran intensidad que desestabiliza la sensible interfaz físico – química de estos ecosistemas. Esto posiciona a dichos fenómenos como un interesante caso de estudio del impacto del clima sobre las comunidades biológicas de playas arenosas (Riascos et al., 2009; Carstensen et al., 2010; Revell et al., 2011; Ortega et al., 2012).

1.4. Macrofauna en playas arenosas

En playas arenosas, la macrofauna (organismos de tamaños superiores a 0,5 mm (Schwinghamer, 1981)), se ve representada por organismos de diversos phyla, fundamentalmente por moluscos, crustáceos y poliquetos (Defeo & McLachlan, 2005). La riqueza, abundancia y distribución de la macrofauna en estos ecosistemas están regidas fundamentalmente por la dinámica de olas, swash, mareas, pendiente de playa y tamaño de grano. Las playas disipativas muestran mejores condiciones para el establecimiento de comunidades biológicas más ricas y poblaciones más abundantes que las playas reflectivas (Defeo & McLachlan, 2005, 2013; Barboza & Defeo, 2015). En dichas comunidades, los gremios de especies filtradoras conforman generalmente entre un 97-98% de la biomasa total (McLachlan, 1977; Heymans & McLachlan, 1996; Lercari et al., 2018). Estas especies son de gran importancia trófica, ya que funcionan como nexo en el transporte

energético entre organismos que componen la base de la cadena trófica y niveles tróficos superiores compuestos por depredadores y filtradores bentónicos (McLachlan & Defeo, 2018). Estos gremios son sensibles a las condiciones del ambiente en el que habitan (Arntz et al., 1987; Barboza et al., 2012). En este contexto, el CC y la variabilidad climática afectan a la macrofauna de playas arenosas en general y a los gremios mencionados en particular (Schoeman et al., 2014). En especial, el aumento de la SST y otras variables ambientales relacionadas (e.g., precipitaciones, dirección e intensidad de vientos) influyen en la abundancia y composición relativa de estos gremios, dado que tienen consecuencias severas sobre la sobrevivencia de las especies que los componen (Riascos et al., 2009; Carstensen et al., 2010; Ortega et al., 2012, 2016). En el contexto del aumento de frecuencia e intensidad de eventos de variabilidad ambiental como EN y el CC, las comunidades de las playas arenosas del Uruguay podrían experimentar cambios en su diversidad como consecuencia de alteraciones a largo plazo en las condiciones ambientales.

1.5. La playa disipativa de Barra del Chuy y su gremio de filtradores

La playa de Barra del Chuy (referida de ahora en más como BC) posee características propias de una playa disipativa (Ortega et al., 2013). Tiene una extensión de 22 km, con arena de grano fino, pendiente suave y amplia zona de swash (Lercari et al., 2010). Estas condiciones la convierten en la playa con mayor diversidad y abundancia de macroinvertebrados en Uruguay (Lercari & Defeo, 2015). BC es habitada por un gremio de filtradores suspensívoros que se alimentan de materia orgánica particulada en suspensión, zooplancton y/o fitoplancton. Dicho gremio está compuesto por tres especies de importancia ecológica: la almeja amarilla *Mesodesma mactroides*, el tatucito *Emerita brasiliensis* y el berberecho *Donax hanleyanus* (Fig. 1).

M. mactroides es un molusco bivalvo de origen antártico frecuentemente asociado con aguas frías. El género invadió las costas de América del Sur a fines del Plioceno o principios del Pleistoceno, impulsado por un enfriamiento de los océanos a finales del Terciario (Uribe et al., 2012). Esta especie de vida corta (<4 años) habita la zona intermareal de playas arenosas disipativas desde Río de Janeiro hasta el Golfo de San Matías, y es objeto de explotación de pequeña escala o pesca artesanal en BC (Ortega et al., 2016). Por otro lado, *D. hanleyanus* y *E. brasiliensis* son especies

de origen tropical, asociadas frecuentemente con patrones biogeográficos de latitudes templado-cálidas (Defeo & de Álava, 1995; Celentano & Defeo, 2016; McLachlan & Defeo, 2018). El berberecho se distribuye a lo largo de la costa Atlántica desde el Estado de Espírito Santo (Brasil) hasta la provincia de Buenos Aires (Argentina) (Defeo & de Álava, 1995), mientras que el tatucito se distribuye desde las costas de Venezuela a Uruguay (Celentano & Defeo, 2016). Ambas especies son de vida corta, con la primera alcanzando hasta 3 años de edad (Defeo & de Álava, 1995) y la segunda hasta 2 años, rara vez superando los 3 años de vida (Lercari & Defeo, 1999; Veloso & Cardoso, 1999 y referencias incluidas en este). Las tres especies habitan preferentemente playas disipativas con alta energía de oleaje.



Figura 1: Especies que componen el gremio de filtradores en la playa BC. A) *Mesodesma mactroides*, B) *Donax hanleyanus*, C) *Emerita brasiliensis*.

Las especies mencionadas anteriormente dominan la biomasa de la playa disipativa de BC y debido a su forma de alimentación, constituyen un eslabón fundamental de conexión entre el fitoplancton y el carbono orgánico en suspensión con el resto de la cadena trófica de la comunidad local (Lercari et al., 2010). *M. mactroides* ha sido históricamente -a excepción de años en los que se detectaron mortandades masivas- la especie que aporta el mayor porcentaje de la biomasa de este gremio en BC (Lercari et al., 2018). Debido a su diferente origen filogeográfico, estas especies presentan respuestas diferenciales a la variabilidad ambiental (McLachlan & Defeo, 2018). Carstensen et al. (2010) estudiaron cómo dos especies de moluscos que habitan playas arenosas del Océano Pacífico de América del Sur, *Mesodesma donacium* y *Donax obesulus* (especies congénéricas a las del gremio de filtradores de BC) respondieron ante el evento de EN 1982/83: *M. donacium* (especie de origen antártico) retrajo su borde posterior o de retroceso (“trailing edge”) hacia latitudes más altas, exhibiendo menor habilidad para recuperar el rango de distribución original en el tiempo,

mientras que *D. obesulus* extendió temporalmente su borde de avance (“leading edge”) hacia latitudes más altas (en dirección al polo). Tanto la variabilidad ambiental como el CC podrían afectar mecanismos ecosistémicos similares en el largo plazo, modificando la estructura, composición y funcionamiento de los ecosistemas de playas arenosas como el de BC.

1.6. Antecedentes y problema de investigación

Estudios anteriores han demostrado que las variaciones de SST, junto con cambios en la direccionalidad e intensidad de vientos, han provocado efectos ecosistémicos en cascada, con consecuencias directas e indirectas sobre las especies de macrofauna que habitan BC (revisión en McLachlan & Defeo, 2018). Ortega et al. (2013) observaron una fuerte correlación positiva entre las anomalías de SST y velocidad de vientos hacia la costa, que impulsaron cambios en la morfología de BC. En dicha playa, el aumento de estas anomalías, fundamentalmente la intensificación de vientos de componente Sur y Sureste, acentuó sus características disipativas, además de sugerir una importante sensibilidad a forzantes ambientales (Ortega et al., 2013). *M. mactroides* ha mostrado ser sensiblemente afectada por el aumento sistemático de la SST y las consecuencias que esta fluctuación conlleva, considerándose entonces como la causa más relevante de su declive poblacional en BC (e.g: Ortega et al., 2016; Manta et al., 2017). Aumentos de SST se asociaron con la ocurrencia de mortandades masivas y disminución en abundancia y peso medio individual de *M. mactroides*, así como con un aumento en anomalías corporales, lo cual podría funcionar como un indicador de la disminución de la calidad del hábitat (Ortega et al., 2016). Por otro lado, las especies simpátricas de la almeja amarilla, *D. hanleyanus* y *E. brasiliensis*, podrían haberse visto favorecidas por dicha variabilidad ambiental. Dado que ambas especies son competidoras subordinadas de *M. mactroides* (Defeo, 2003), la disminución de la abundancia de dicha especie y los efectos potencialmente favorables del aumento de la SST tanto para *E. brasiliensis* (Celentano & Defeo, 2016; Lercari et al., 2018) como para *D. hanleyanus* (Lercari et al., 2018) podrían haber promovido un aumento en su abundancia. Sin embargo, no se han realizado estudios a largo plazo dirigidos a evaluar tendencias en la abundancia de los componentes de este gremio en simultáneo.

En diciembre de 2014, durante todo el año 2015 y principios de 2016, tomó lugar un “súper EN” del tipo SBW (Wang et al., 2019) (al que se referirá de aquí en más como EN 2015/16), el cual presentó el mayor aumento en SST registrado hasta la fecha (Barnard et al., 2017). En abril de 2016, el fenómeno se manifestó con mayor intensidad en Uruguay, incluyendo las mayores precipitaciones registradas para el país en décadas. Dados los sensibles patrones de fluctuación de abundancia de las especies pertenecientes al gremio de filtradores en BC (Lercari et al., 2018), el aumento sostenido de SST y de vientos hacia la costa (Ortega et al., 2016); y el impacto diferencial que EN pudiera ocasionar sobre la playa de BC, resulta necesario evaluar el impacto relativo de EN 2015/16 en el gremio de filtradores antes mencionado en dicha playa.

2. Objetivos e hipótesis

2.1. Hipótesis principal

Las especies de invertebrados de playas arenosas son extremadamente sensibles a los cambios térmicos. En tal sentido, tanto el calentamiento oceánico a largo plazo debido al CC, como los efectos impuestos por la variabilidad climática (EN), podrían tener un importante efecto en la estructura de la macrofauna de playas arenosas en general, y en el gremio de suspensívoros en particular. En este contexto, la hipótesis central de este trabajo afirma que el evento de EN 2015/16 tuvo un efecto diferencial sobre las poblaciones del gremio de filtradores de BC, resultando en un aumento poblacional de *D. hanleyanus* y *E. brasiliensis* (afinidad tropical) y una disminución de *M. mactroides* (origen de aguas frías); y que estas tendencias están relacionadas con el aumento de la SST y la fluctuación de otras variables asociadas a dicho evento (e.g., vientos, precipitaciones, grandes descargas de agua dulce proveniente del RdIP).

2.2 Objetivo general

Evaluar las tendencias poblacionales de *M. mactroides*, *D. hanleyanus* y *E. brasiliensis* en la playa BC frente a los cambios ambientales resultantes de la ocurrencia del fenómeno extremo de EN 2015/16.

2.3. Objetivos específicos

Analizar las tendencias de las variables ambientales, en especial SST, vientos, precipitaciones, caudal del RdIP, disponibilidad de hábitat y salinidad, antes y después de EN 2015/16.

Analizar la fluctuación de las poblaciones de *M. mactroides*, *E. brasiliensis* y *D. hanleyanus* antes, durante y después de EN 2015/16.

Discutir las posibles implicancias de los cambios en las variables ambientales sobre la dinámica de la abundancia del gremio de filtradores de BC.

2.4. Preguntas de investigación

¿Cuál fue el efecto del fenómeno extremo de EN 2015/16 las variables del ambiente en que habita el gremio de suspensívoros? ¿Cómo cambió la abundancia y la composición relativa de las poblaciones del gremio de filtradores compuesto por *M. mactroides*, *D. hanleyanus* y *E. brasiliensis* que habitan en BC en el largo plazo?

3. Materiales y métodos

3.1. Zona de muestreo

El estudio se llevó a cabo en BC (33°45'S, 53°27'W), una playa micromareal, oceánica y de carácter disipativo que se extiende por 22 km a lo largo de la costa de Rocha, en Uruguay (Fig. 2). Posee grano fino bien seleccionado, una pendiente suave, una amplia zona de swash y fuerte acción de olas (Ortega et al., 2013).

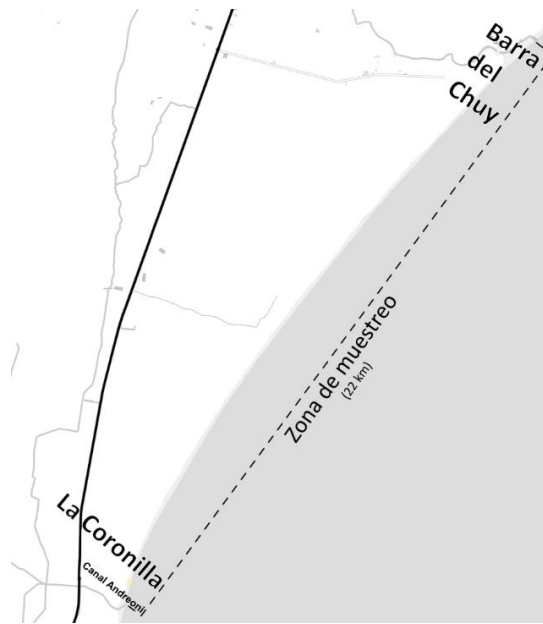


Figura 2: Extensión de la zona de muestreo sobre la playa de BC (línea negra punteada). En cada kilómetro se extrajeron muestras biológicas y realizaron medidas físicas, totalizando 23 transectos a lo largo

Para llevar a cabo el estudio, se empleó una base de datos del Laboratorio de Ciencias del Mar (UNDECIMAR) que incluye parámetros ambientales y biológicos de las tres especies que componen el gremio de filtradores de BC a lo largo de los 22 km de su extensión. Esta base de datos se mantiene actualizada por medio de muestreos estacionales que comprenden dos componentes: uno físico y otro biológico.

3.2. Estimación de las variables ambientales

La primera parte del estudio se basó en el análisis de las condiciones físicas y químicas del mar registradas en cada transecto, 23 en total, separados 1 km entre sí. A tales fines, se registró la temperatura, y salinidad del agua, y se midió el ancho de la zona de swash (m) tras determinar sus límites luego del colapso de la ola en la playa, por su avance sobre la pendiente de la playa (límite superior) y el retroceso hacia el mar (límite inferior). A su vez, se midió el ancho total de la playa, considerando la distancia desde la base de la duna hasta el nivel inferior de swash (Defeo & McLachlan, 2005).

La SST para el período analizado se extrajo del conjunto de datos “NOAA NCEP EMC CMB GLOBAL Reyn SmithOlv2 monthly SST” (Reynolds et al. 1996) considerando un promedio de una gradilla de celdas de 4 x 3 en la plataforma Atlántica y a la región oceánica adyacente (Océano Atlántico Sur), por medio del lenguaje de programación Ingrid utilizado por dicha base de datos (Ortega et al., 2016). A su vez, se obtuvieron datos de velocidad de vientos zonales y meridionales -vientos que fluyen a lo largo de líneas latitudinales y meridionales respectivamente- para un punto fijo de coordenadas pertenecientes a las zonas cercanas a BC, utilizando el conjunto de datos “NOAA NCEP-NCAR CDAS-1 MONTHLY Intrinsic PressureLevel” (Kalnay et al., 1996), siguiendo el procedimiento utilizado en Ortega et al. (2013). Adicionalmente, se obtuvo información de precipitaciones sobre la cuenca del RdIP (17,5°S; 55°W - 35°S; 60°W) y sobre la costa de BC, utilizando datos extraídos de “NOAA NCEP CPC Merged Analysis monthly latest ver1 prcp est”, un conjunto de datos compuesto por promedios de precipitaciones estimados a partir de cinco estimativos satelitales, datos de reanálisis y 'GAUGE DATA' (Kalnay et al., 1996). Se utilizaron datos de precipitaciones sobre el RdIP para complementar datos a base mensual y diaria del caudal del RdIP, que fueron obtenidos de Borús et al. (2017) y Alberto Piola (comunicación personal).

Todas las series de datos ambientales se extrajeron en la ventana temporal comprendida entre los años 1980 y 2018, con el fin de abarcar un período de tiempo que permitiese mayor confianza estadística a la hora de procesar la información. Se obtuvieron datos en base diaria, y cuando esta información no estaba disponible, se recurrió a promedios mensuales. Cuando las bases de datos presentaron ausencia de un dato, se estimó su valor por medio del cálculo de media móvil centrada con los dos datos más cercanos en el tiempo al dato faltante (uno antes y uno después). Dicho procedimiento fue necesario únicamente en dos ocasiones para la salinidad *in situ* en dos trimestres separados en el tiempo en los que no fue posible realizar muestreos. Con el fin de facilitar la visualización de los datos, algunas de estas variables se estudiaron haciendo uso de desvíos de la media histórica para la ventana de tiempo estudiada, calculando las anomalías de dichas variables y/o analizándolas mediante su normalización.

3.3. Muestreo biológico

El análisis biológico de largo plazo realizado por UNDECIMAR está basado en un diseño de muestreo sistemático que se mantuvo en todo el período de estudio. El mismo consiste en el trazado de 23 transectos perpendiculares a la línea de costa, separados 1 km entre sí, con unidades de muestreo obtenidas cada 4 m desde la base de la duna hacia el mar, hasta que dos unidades de muestreo exhiban ausencia de individuos. Cada unidad de muestreo fueron extraídas con un cilindro de 27 cm de diámetro y 40 cm de profundidad, y el material fue tamizado por un tamiz de 0,5 mm de luz de malla. Los individuos colectados fueron fijados en alcohol 70%, y en el laboratorio se midieron con calibre digital con una precisión de 0,01 mm y se clasificaron según su tamaño en los diferentes componentes poblacionales para cada especie, según estudios anteriores (Defeo & de Álava, 1995; Celentano & Defeo, 2016).

Tabla 1: Categorías de tallas utilizadas durante el procesamiento de las muestras biológicas para determinar los componentes poblacionales de cada una de las especies del gremio de filtradores en BC.

Especie	Reclutas	Juveniles	Adultos
<i>M. mactroides</i>	<10 mm	10 - 43 mm	> 43 mm
<i>D. hanleyanus</i>	<5 mm	5 - 10 mm	> 10 mm
<i>E. brasiliensis</i>	<3 mm	3 - 8 mm	> 8 mm

3.4. Análisis de datos

Las muestras recolectadas en terreno fueron analizadas para estimar la abundancia de individuos por transecto lineal (IST, por sus siglas en inglés, en ind·m⁻¹), un estimador comúnmente utilizado en estudios de comunidades y poblaciones biológicas en playas arenosas (Brazeiro & Defeo, 1996). Este estimador se estimó por medio del promedio de la densidad de ind·m⁻¹ cuadrado en cada estación de muestreo *i* de todas las muestras *m* obtenidas pertenecientes al transecto *q*, y multiplicando por el correspondiente ancho del área estudiada *w* (en metros).

$$IST = \frac{\sum_{i=1}^m q_i}{n} \cdot w$$

Con los datos obtenidos se analizaron las fluctuaciones de abundancia a nivel de gremio y para cada especie. A su vez, se utilizaron medias móviles centradas para suavizar la variabilidad estacional de la abundancia exhibida por las especies analizadas. Estas fluctuaciones fueron estimadas a partir del cálculo de la media móvil centrada de la abundancia de cada grupo estudiado para tres muestreos consecutivos. Cuando fue necesario, se realizaron transformaciones logarítmicas y en otros casos los datos fueron normalizados para facilitar su visualización. En los casos en los que no se efectuaron muestreos estacionales, se estimaron los datos de abundancia de las especies promediando los dos datos más cercanos en el tiempo al muestreo faltante. Este procedimiento fue aplicado para cuatro estaciones no consecutivas (otoño de 2011, verano e invierno de 2014 y otoño de 2015), ocasiones en las que no fue posible realizar muestreos.

3.5. Procesamiento de datos

Con el fin de validar estadísticamente el impacto del EN 2015/16 sobre el gremio de filtradores de BC, se estudió la diferencia en las medias antes, durante y después de la ocurrencia del fenómeno en la abundancia total del gremio, la abundancia individual de cada especie y la abundancia de los componentes poblacionales (Tabla 1) por medio de un análisis de varianza (ANOVA). Los tres períodos se delimitaron utilizando como criterio el momento en el que el ONI (Índice Oceánico de El Niño por sus siglas en inglés) medido por la NOAA registró SSTA positivas. Bajo este principio, las fechas escogidas para delimitar el principio y el final de EN 2015/16 fueron 15/11/2014 y 15/4/2016. Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza para cada una de las muestras se estudiaron por medio de los test de Shapiro-Wilk y el test de Levene, respectivamente. Cuando fue necesario, se emplearon transformaciones de los datos con el fin de ajustar las muestras a estos supuestos. Dados los casos en los que no se encontraron transformaciones adecuadas para satisfacer alguno de los supuestos, se escogió como mayor prioridad la transformación que lograra satisfacer el criterio de homogeneidad de varianzas; en segundo lugar, se escogió la transformación necesaria para cumplir con normalidad con el p-valor más cercano posible a satisfacer el supuesto de homogeneidad de varianzas. Estas decisiones se tomaron dado que en ocasiones este análisis puede ser robusto a desviaciones de estos supuestos (Underwood, 1997). Todos los análisis

incluidos en esta sección fueron llevados a cabo utilizando el software libre “Rstudio” e “InfoStat”.

4. Resultados

4.1. Variables ambientales

4.1.1. SST

La SST mostró una tendencia de aumento sostenido en el período analizado sobre BC (Fig. 3A). Durante el mismo, a mediados de la década de los 90, se detectó un cambio de régimen que implicó el pasaje de una etapa fría a una cálida en las anomalías de SST (ver Ortega et al., 2013 por detalles). Este aumento sostenido en las SST se vio acompañado por un aumento en la frecuencia e intensidad de vientos de componente Sur, variable que presentó un cambio de régimen rezagado con respecto al observado en SST (Figs. 3A & B), pasando de un período de menor frecuencia e intensidad de vientos Sur, a uno de mayor frecuencia e intensidad.

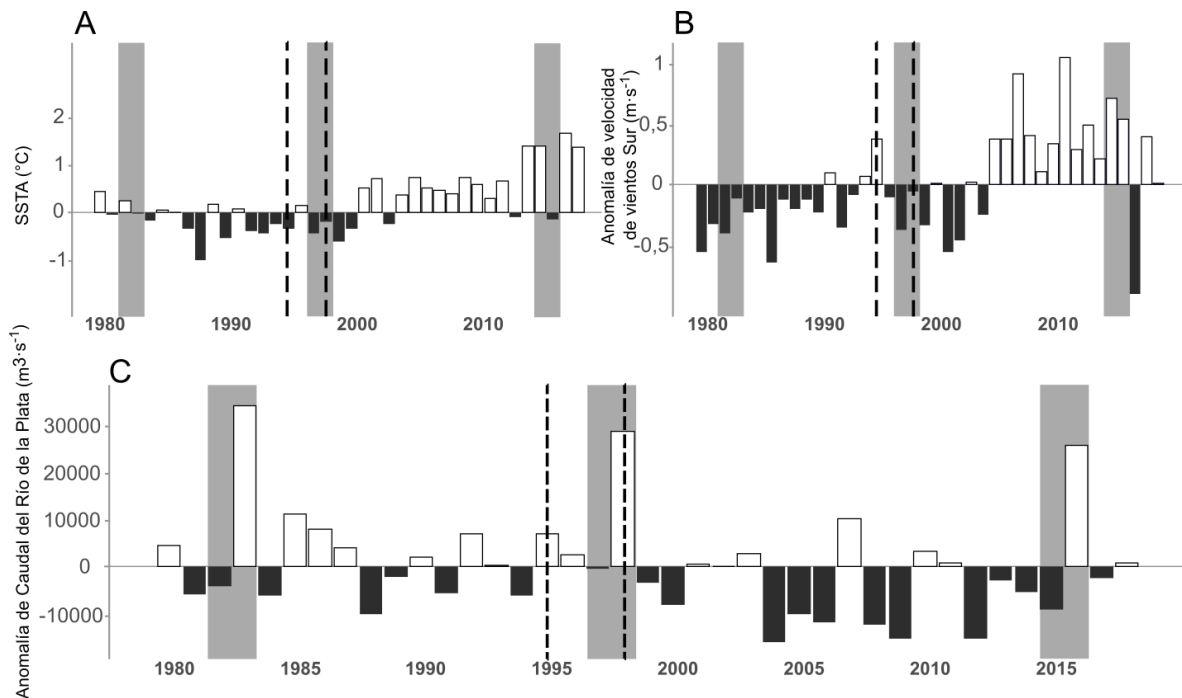


Figura 3: Anomalías anuales de A) SSTA en °C, B) velocidad de vientos de componente Sur (media, denotada como “ μ ” de ahora en más $\mu = 6,57 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$) y C) anomalía de caudal del RdLP en el mes de abril ($\mu = 26472 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) desde el año 1980 al 2018 (A y B en la playa de BC). Las barras grises denotan períodos en los que ocurrió un “super EN” y las líneas punteadas el cambio de régimen frío a cálido de acuerdo a Ortega et al. (2013).

Durante EN 2015/16 no se reflejó de forma marcada el aumento en SST en BC, ya que durante el transcurso del año 2015 se observaron SST similares a las del año 2014. En 2016 se registraron valores negativos de SSTA, interrumpiendo temporalmente las tendencias de SST creciente desde la ocurrencia del cambio de régimen en la década de los 90 (Fig. 3A). En los años posteriores a la culminación de EN 2015/16, la SST reanudó su tendencia creciente observada antes de ocurrir dicho fenómeno, alcanzando su máximo en el año 2017.

4.1.2. Caudal, precipitaciones y salinidad

Las medidas de caudal del RdIP presentaron una gran variabilidad en el período analizado. Sin embargo, durante los eventos extremos de EN comprendidos en esta ventana temporal, las anomalías de caudal fueron consistentemente más elevadas que otros años (Fig. 3C). En el transcurso de EN 2015/16, particularmente en 2016, se registraron valores de caudal superiores a $60000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ durante el verano. Las estaciones con anomalías de caudal más elevadas en el 2016 fueron invierno y otoño, con anomalías superiores a $30000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Estas anomalías se mantuvieron elevadas desde finales de 2015 hasta abril de 2016, mes en el cual EN 2015/16 se manifestó como uno de los períodos más intensos de precipitaciones registrado en Uruguay en los últimos 40 años. Las medidas de caudal del RdIP registradas durante abril del 2016 son comparables con los caudales registrados en eventos extremos de EN anteriores (Fig. 3C). Estos eventos extremos, sin embargo, mostraron valores de precipitación inferiores a los registrados en el año 2016, tanto sobre el RdIP como sobre BC (Fig. 4), exhibiendo una tendencia creciente del volumen de precipitaciones con cada “súper EN”. Dichas precipitaciones impactaron ambas zonas en magnitudes similares en el mismo período. A pesar de estas observaciones, las anomalías de precipitación promedio del año 2016 fueron similares a las de años anteriores en los que no hubo eventos de EN. Esto acentúa la característica de pulso ambiental puntual en las anomalías de precipitación estudiada en este caso.

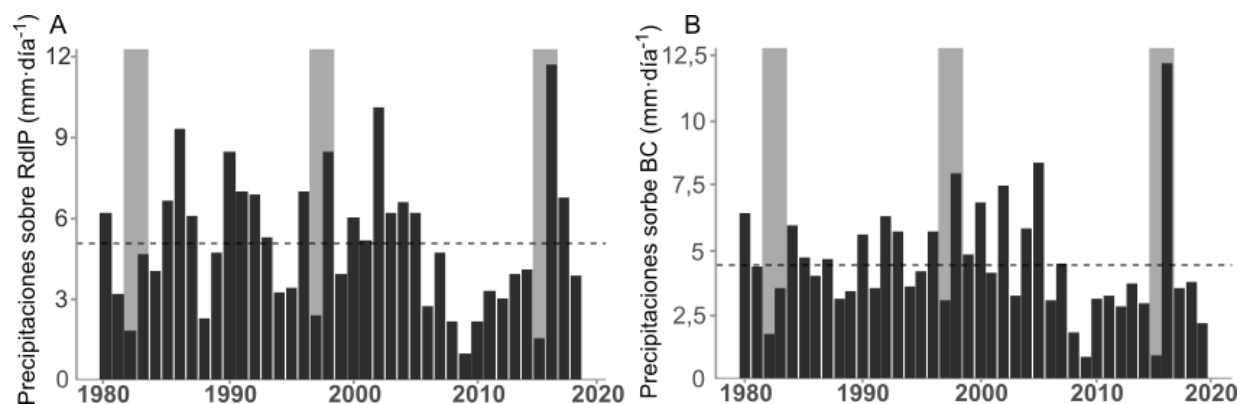


Figura 4: Promedio mensual de las precipitaciones diarias en abril de cada año para A) la cuenca del Río de la Plata (RdlP) y B) la playa de Barra del Chuy (BC) entre el año 1980 y el 2018. La línea punteada horizontal denota el promedio de precipitaciones para el mes de abril de los años analizados en este período de tiempo, y las barras grises denotan períodos en los que ocurrió un “súper EN”.

Debido a la ocurrencia de EN 2015/16, el abril del 2016 fue el más lluvioso en décadas. Se registró un promedio de 12,07 mm de lluvia por día sobre BC, y 11,57 mm por día sobre la cuenca del RdlP (Figs. 4A & B). Estos valores duplican las medias históricas de precipitaciones de abril en los últimos 38 años, y son consistentes con la evolución descrita de EN, cuyas teleconexiones con el Uruguay resultan en anomalías positivas de precipitación durante el verano y hasta el mes de junio en las etapas finales del fenómeno (Cazes-Boezio et al., 2003). Las elevadas precipitaciones se correspondieron con la menor salinidad registrada en BC en esta serie de tiempo. A su vez, en mayo de ese año (el primer muestreo después de las lluvias registradas en abril del 2016), se observaron los valores mínimos de salinidad (Fig. 5). Éstos oscilaron entre 6,2 cerca de la desembocadura del Canal Andreoni (Fig. 2) y 13 para la localidad de BC, promediando 11,5 para la totalidad de la playa, en contraste con lo observado en el muestreo anterior realizado en verano, que arrojó salinidades cercanas a la media histórica para la playa (22,6), reforzando la naturaleza de pulso ambiental causado por EN 2015/16.

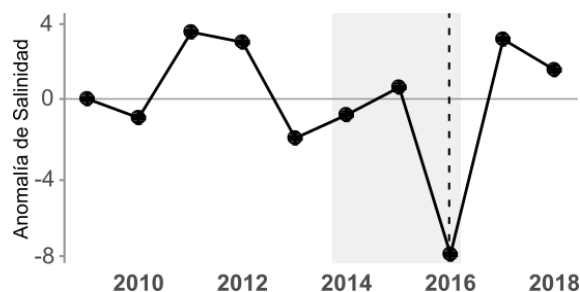


Figura 5: Anomalía de salinidad (promedio anual) para la playa de BC entre los años 2009 y 2018 ($\mu=25,9$). El sombreado gris representa los años afectados por EN 2015/16, y la línea punteada indica el mes de abril 2016.

4.1.3. Intensidad y frecuencia de vientos

Durante EN 2015/16, se registró una dominancia de vientos meridionales de componente Sur en el mes de abril 2016. Históricamente, los eventos de EN muestran anomalías negativas de vientos meridionales; sin embargo, las anomalías de intensidad de vientos de componente Sur fueron positivas tanto en 2015 como en 2016 (Fig. 3B).

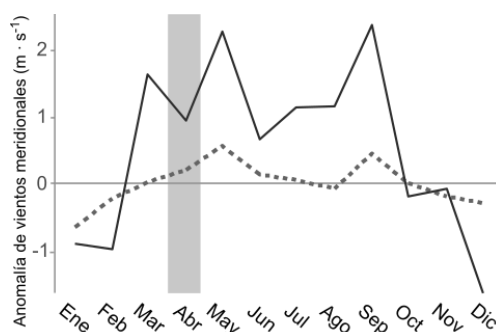


Figura 6: Anomalía de velocidad de vientos meridionales sobre las costas de BC durante el año 2016. La línea sólida representa los promedios mensuales registrados durante el año 2016, y la línea punteada representa la media histórica mensual de las anomalías de vientos meridionales calculada para el periodo 1980 – 2018.

Los meses de enero y febrero de 2016 presentaron anomalías negativas en intensidad y frecuencia de vientos meridionales, y a partir de marzo inclusive se observó un cambio más temprano de lo históricamente observado hacia anomalías de vientos de componente norte hasta el mes de octubre. En años sin ENSO, en promedio, las anomalías negativas de viento se extendieron hasta abril (Fig. 6, línea punteada), mientras que en el transcurso del año 2016 la predominancia de vientos de componente Sur superó la media histórica y comenzó a registrarse en marzo (un mes antes con

respecto al promedio). De tal modo, antes de abril caracterizado por las intensas precipitaciones manifestadas por EN 2015/16, ocurrió un cambio en la dirección e intensidad de vientos meridionales desde componente Norte al componente Sur. A consecuencia, durante la manifestación del pulso de dicho evento, BC se vio dominada por vientos meridionales de componente Sur (Fig. 6).

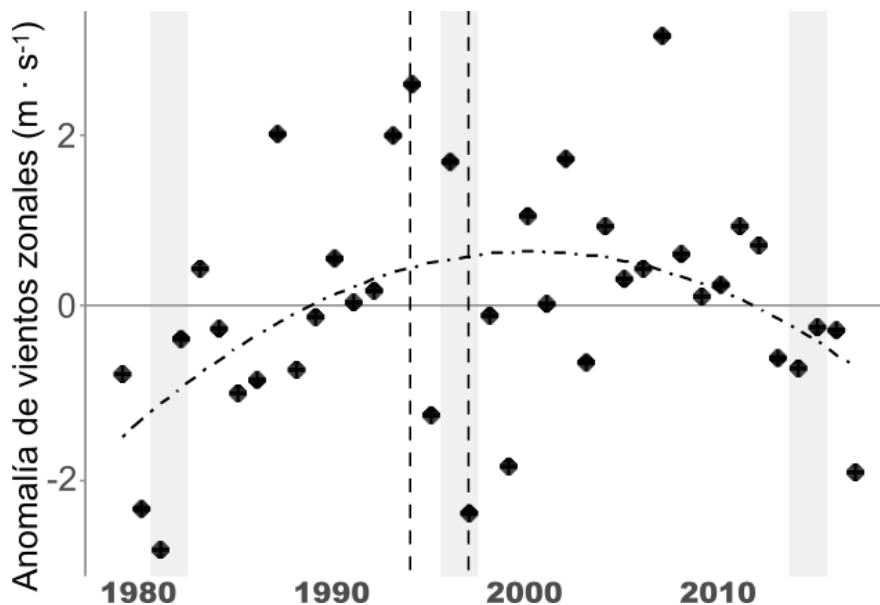


Figura 7: Variación temporal de la anomalía de vientos zonales promedio en el mes de abril, entre 1980 y 2018. Se muestra el modelo polinómico de segundo grado ajustado de forma significativa (línea de guiones y puntos). La ocurrencia de fenómenos extremos de EN está marcada como periodos de tiempo en gris. La línea negra punteada vertical representa el cambio de régimen propuesto por Ortega et al. (2013).

Las fluctuaciones de vientos zonales atribuibles a la ocurrencia de un EN extremo, por otro lado, fueron menos claras, si bien fue posible observar una oscilación interdecadal en las anomalías de viento zonal, específicamente en abril (Fig. 7). De acuerdo a esta oscilación, los periodos de mayores anomalías negativas de velocidad y frecuencia de vientos zonales coincidieron con los tres eventos extremos EN, observándose una pendiente creciente desde 1980 al 1995, un decrecimiento durante el evento extremo de EN 1997/98, una nueva pendiente ascendente hasta mediados de la década del 2000 y una nueva declinación hacia el EN 2015/16 (Fig. 7). La tendencia de largo plazo se ajustó a un modelo polinómico de segundo grado (Fig. 7), en contraposición a la

explicada anteriormente entre la ocurrencia de EN extremos y los aumentos en frecuencia e intensidad de vientos zonales de componente Este sobre BC. Durante el EN 2015/16, y puntualmente en abril del año de 2016, se registró una alta frecuencia de vientos de componente Suroeste de alta intensidad (Fig. 8). Al comparar los regímenes de vientos durante EN 2015/16 se observó que, mientras que en el año 2015 predominaron vientos de componente Este, el año 2016 también registró una elevada frecuencia de vientos de componente Suroeste (hacia el Nordeste) (Figs. 6, 7 y 8) de alta intensidad con respecto al año anterior. Estos vientos desplazan las masas de agua superficial hacia el Noroeste y hacia la playa de BC por la influencia de las fuerzas de Coriolis, y el transporte de Ekman en el hemisferio sur. A su vez, hubo un notorio aumento en la frecuencia e intensidad de vientos de componente Noreste entre 2015 y 2016 y en la velocidad de vientos, aunque éstos no predominaron en abril, mes en el que se registró viento neto de componente Suroeste.

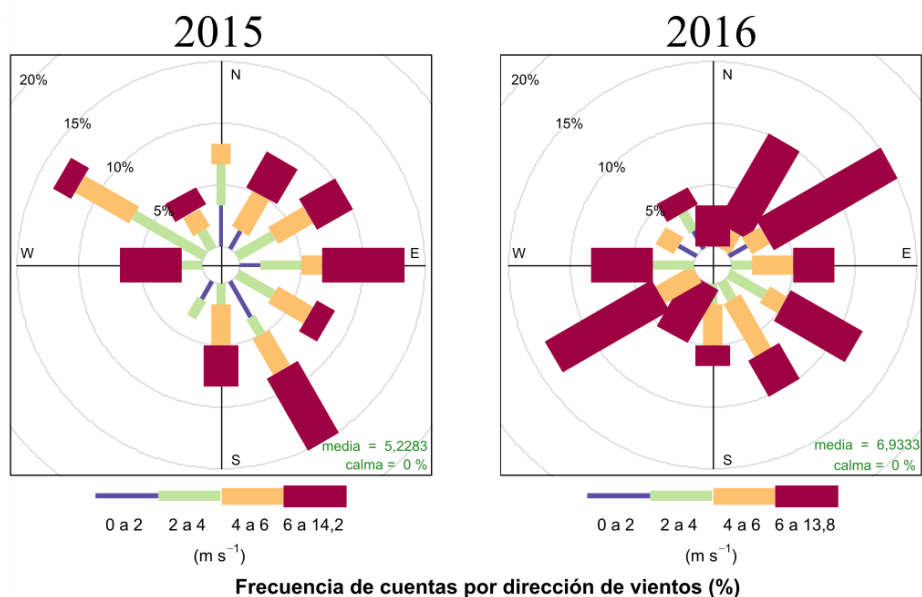


Figura 8: Rosa de vientos de abril de los años 2015 y 2016 sobre la playa de BC, utilizando datos diarios de velocidad y dirección de vientos.

4.1.4. Disponibilidad de habitat

La disponibilidad del hábitat para el gremio de filtradores, evaluada en este trabajo por medio del ancho de la zona de swash (Fig. 9), no presentó variaciones significativas asociadas a la ocurrencia

del fenómeno extremo de EN 2015/16. Si bien el ancho de playa presentó anomalías negativas durante el período de acción del evento, dichas anomalías son comparables con aquellas que ocurrieron en períodos de tiempo sin influencia de ENSO.

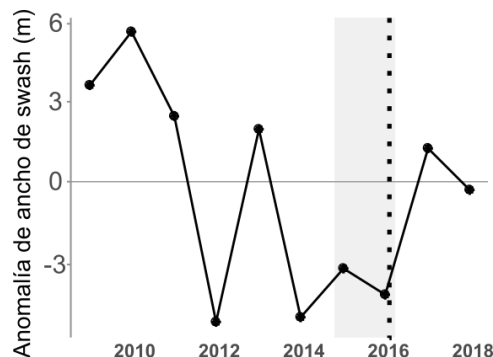


Figura 9: Anomalía del ancho de swash (m) en la playa de BC desde el año 2009 al año 2018 ($\mu=19,7$ m). La barra de color gris representa el período de influencia de EN 2015/16, y la línea negra punteada indica el mes abril de 2016.

4.2. Análisis biológicos

4.2.1. Gremio de suspensívoros de Barra del Chuy

Previo al comienzo de EN 2015/16, el gremio había cuadruplicado la abundancia promedio observada al principio de la ventana temporal estudiada en este trabajo (año 2009, Fig. 10A), y era dominado por la almeja amarilla, mientras que las otras dos especies se encontraban presentes en menores proporciones (Fig. 10B). Sin embargo, este patrón cambió durante el fenómeno EN 2015/16 debido a cambios significativos en la abundancia de las especies que lo componen, invirtiéndose la composición relativa del gremio (Tabla 2, Fig. 10). Al comienzo del fenómeno, la abundancia total del gremio fue máxima. Sin embargo, con el transcurso del evento extremo, disminuyó hasta alcanzar un valor mínimo histórico de poco más de $1000 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-1}$ (Fig. 10A). La naturaleza de esta disminución en abundancia fue gradual al comienzo del EN 2015/16; sin embargo, tras abril del 2016 las tres especies mostraron cifras significativamente menores de abundancia (Fig. 10C). Este período de bajas abundancia se prolongó durante el resto del año 2016, y no fue sino hacia fines de 2017 que el gremio de filtradores retomó cifras de abundancia media similares a las registradas en 2012.

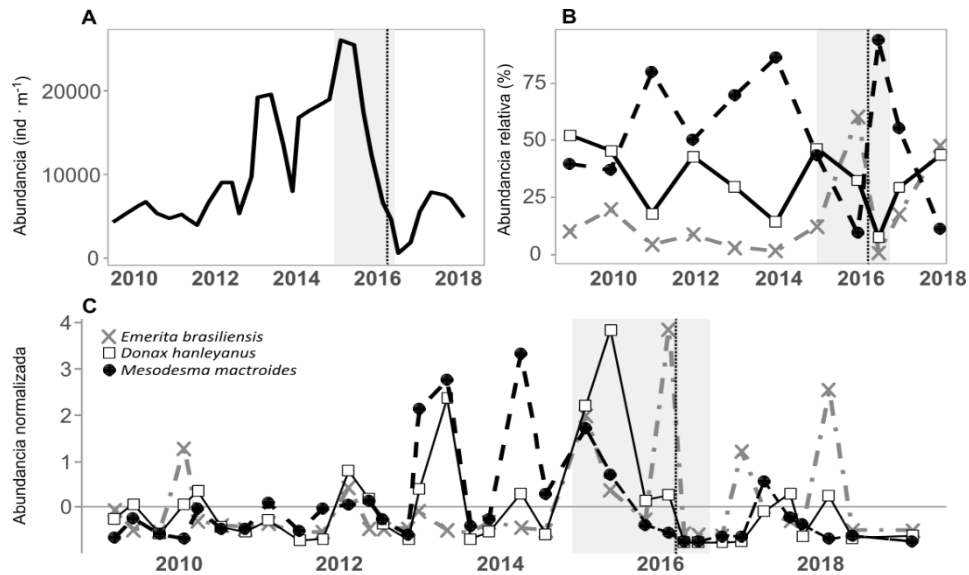


Figura 10: A) Media móvil centrada (MMC) de la abundancia total anual (ind·m⁻¹) del gremio de filtradores en BC, B) abundancia relativa y C) abundancia estacional normalizada de cada especie del gremio de filtradores en BC, en el período de tiempo comprendido entre 2009 y 2018.

Tabla 2: Resultados del ANOVA para las estimaciones de abundancia (ind·m⁻¹) del gremio de suspensívoros de BC total y por especie y sus componentes poblacionales. Se especifica la transformación utilizada para lograr el cumplimiento de los supuestos del ANOVA y el resultado de las comparaciones posteriores con la prueba de Tukey. Nivel de significancia: 0,05.

Grupo de análisis	Transformación	P valor		Prueba post-hoc Tukey
Gremio	raíz cúbica	0,00163	**	Antes = Después < Durante
<i>M. mactroides</i>	raíz cúbica	0,01877	**	Antes = Durante > Después
Reclutas <i>M. mactroides</i>	raíz cuarta	0,05567	#	Antes = Durante > Después
Juveniles <i>M. mactroides</i>	raíz cúbica	0,13013		Antes = Durante = Después
Adultos <i>M. mactroides</i>	raíz cúbica	0,02431	*	Antes = Durante > Después = Antes
<i>D. hanleyanus</i>	raíz cúbica	0,00015	***	Antes = Después < Durante
Reclutas <i>D. hanleyanus</i>	raíz cúbica	0,00175	**	Antes = Después < Durante
Juveniles <i>D. hanleyanus</i>	raíz cúbica	0,20115		Después < Antes < Durante
Adultos <i>D. hanleyanus</i>	raíz cúbica	0,01572	*	Antes = Después < Durante
<i>E. brasiliensis</i>	raíz cúbica	0,00433	**	Antes = Después < Durante
Reclutas <i>E. brasiliensis</i>	raíz cuarta	0,00654	**	Después = Antes < Durante = Después
Juveniles <i>E. brasiliensis</i>	raíz cuarta	0,00576	**	Antes = Durante = Después
Adultos <i>E. brasiliensis</i>	raíz cúbica	0,00009	***	Antes = Después < Durante

Notación de significancia de ANOVA (Pvalor): *** si $P < 0.001$ / ** si $P < 0.01$ / * si $P < 0.05$ / # si $0.05 < P < 0.1$.

Las tres especies respondieron de forma diferente y significativa a los efectos de EN 2015/16 (Tabla 2, Fig. 11). Durante el comienzo del período de estudio, *M. mactroides* dominó la composición relativa del gremio en forma sostenida (Fig. 10B). Tras el comienzo de EN 2015/16 en 2015, la representación de esta especie disminuyó respecto a los últimos valores previos al fenómeno, mientras que las mayores abundancias de *D. hanleyanus* y *E. brasiliensis* aumentaron su contribución relativa al gremio, mostrando sus valores más elevados desde el año 2010 (Figs. 10B y 11). Siguiendo con esta tendencia, hasta abril del 2016 el gremio estuvo dominado por el tatucito, mientras que las otras dos especies del gremio tuvieron menor representación, siendo *M. mactroides* la especie menos abundante.

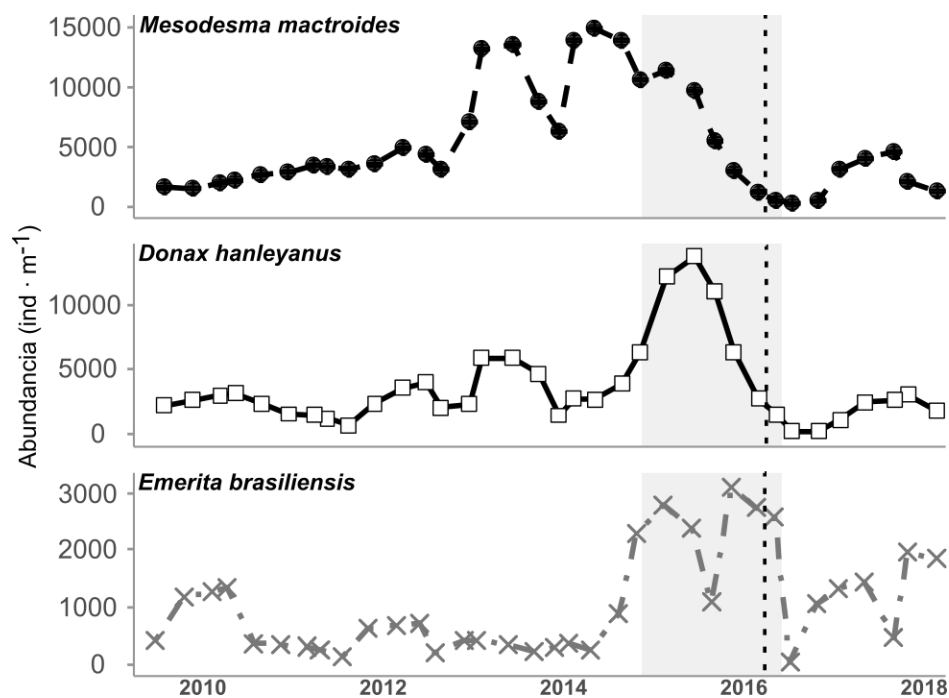


Figura 11: Abundancia ($\text{ind} \cdot \text{m}^{-1}$) anual promedio (media móvil centrada de tres estaciones) de cada especie componente el gremio de filtradores de la playa BC en el período comprendido entre 2009 y 2018. El período de tiempo resaltado en gris representa el período de influencia del fenómeno de EN 2015/16.

4.2.2. *Mesodesma mactroides*

La abundancia de almeja amarilla *Mesodesma mactroides* aumentó hasta el comienzo de EN 2015/16 (Figs. 11 y 12), y presentó valores máximos en el año 2014 ($24000 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-1}$) debido a un notorio reclutamiento (Fig. 13). Sin embargo, en el verano de 2015, tras el comienzo del EN

2015/16, esta especie registró la mitad de la abundancia observada en el verano del año 2014 (Fig. 10A). A su vez, la abundancia de reclutas durante el período de reclutamiento fue relativamente menor que la registrada durante el año anterior. Durante el resto del año 2015, la abundancia de *M. mactroides* disminuyó. En el verano anterior al pulso ambiental de EN 2015/16 (abril 2016), la abundancia de esta especie fue la menor desde el verano del 2010 (un verano afectado por un evento de EN), y la proporción de reclutas fue la mínima registrada hasta entonces (Fig. 13). Transcurrido abril del año 2016, la población experimentó un descenso significativo en su abundancia, alcanzando valores mínimos históricos, con no más de 60 ind·m⁻¹ durante las estaciones siguientes. Este escenario de mínima abundancia después de EN 2015/16 se correspondió temporalmente con las grandes precipitaciones registradas durante el año 2016. Los análisis post-hoc no mostraron diferencias significativas en la abundancia de *M. mactroides* antes y durante el evento, pero si existió una diferencia entre estos dos períodos con respecto a aquel después de transcurrido el evento extremo (Tabla 2, Fig. 12).

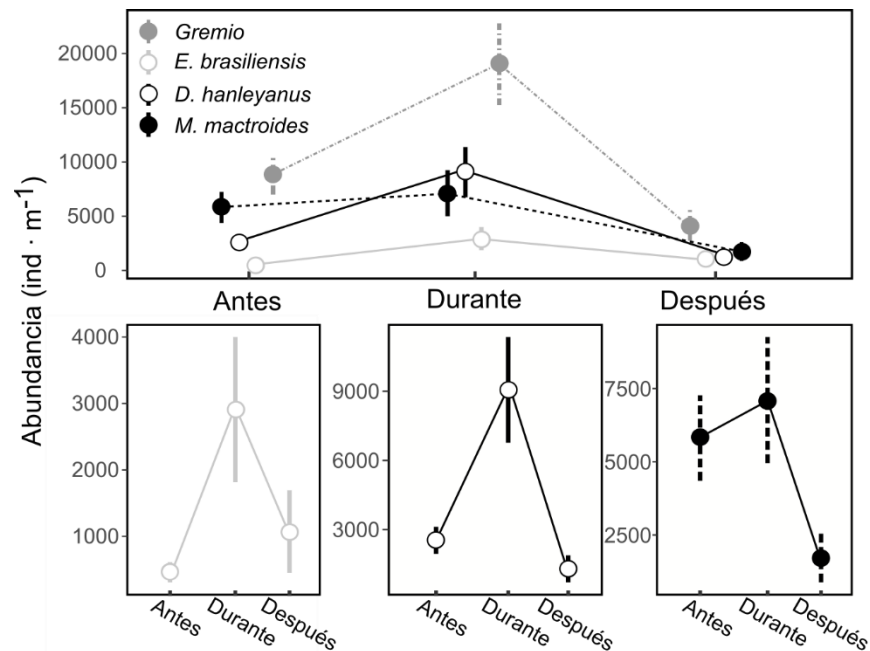


Figura 12: Variaciones de abundancia (ind·m⁻¹: media ± error estándar) del gremio de filtradores en total (círculos llenos grises), y de cada especie en particular: antes, durante y después del EN 2015/16. Los puntos representan la media y las barras el error estándar.

Una vez finalizado EN 2015/16, la población de la almeja amarilla exhibió una abundancia significativamente más baja (Tabla 2, Fig. 14) que la registrada durante el evento extremo, y una baja proporción de reclutas (Fig. 13). En verano de 2017 el reclutamiento de la almeja amarilla fue reducido en comparación a años previos a la ocurrencia del EN 2015/16 (Fig. 13), y la población experimentó un pulso de reclutamiento tardío hacia mediados de mayo. El verano del año 2018 exhibió ausencia total de reclutamiento de *M. mactroides* en la playa de BC, el cual se retrasó hasta mediados de otoño del mismo año, y fue considerablemente menos abundante que el ocurrido en el año 2017.

Si bien en este período después de EN 2015/16 se registró mayor proporción de adultos y juveniles en la población de *M. mactroides* (patrón opuesto a lo exhibido por esta especie antes de abril 2016: Fig. 13), los análisis post-hoc del ANOVA no mostraron diferencias significativas en la abundancia de juveniles antes, durante y después del evento extremo. En cuanto a los adultos, durante EN 2015/16 la abundancia fue significativamente más elevada que la obtenida antes del evento extremo. Después del mismo, la abundancia de almeja amarilla fue significativamente menor que la registrada durante el transcurso del EN 2015/16 y con medias similares a las registradas antes de su ocurrencia (Tabla 2, Fig. 14).

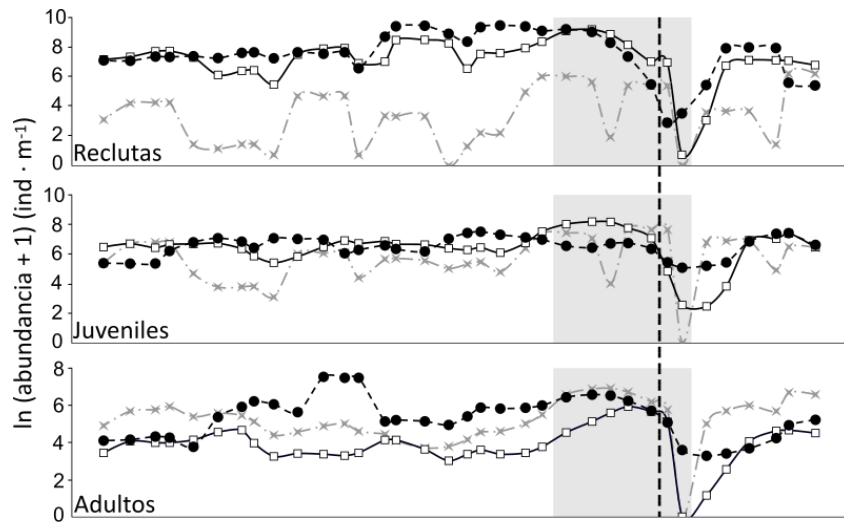


Figura 13: Medias móviles centradas (transformadas logarítmicamente) de la abundancia ($\text{ind} \cdot \text{m}^{-1}$) de los componentes poblacionales de las tres especies que integran el gremio de filtradores suspensivores de la playa de BC. Los círculos y la línea punteada negra representa a *M. mactroides*, la línea negra sólida con cuadrados blancos representa a *D. hanleyanus*, y la línea discontinua con cruces grises representa a *E. brasiliensis*.

4.2.3. *Donax hanleyanus*

Donax hanleyanus fue la segunda especie más abundante en la playa BC hasta el año 2015 (Fig. 10A y C), período en el cual las medias móviles centradas de la abundancia de esta especie rara vez superaron los 5000 ind·m⁻¹ (Fig. 11). Con el comienzo del año 2015 y como consecuencia de EN 2015/16, la abundancia de *D. hanleyanus* incrementó significativamente debido a notorios pulsos de reclutamiento (los máximos para esta especie en el período de tiempo estudiado) y a un aumento significativo en el número de juveniles y adultos en verano de 2015 (Tabla 2, Figs. 12 y 13), alcanzando su máximo de abundancia histórico en otoño del mismo año, con cerca de 18000 ind·m⁻¹ (Fig. 11).

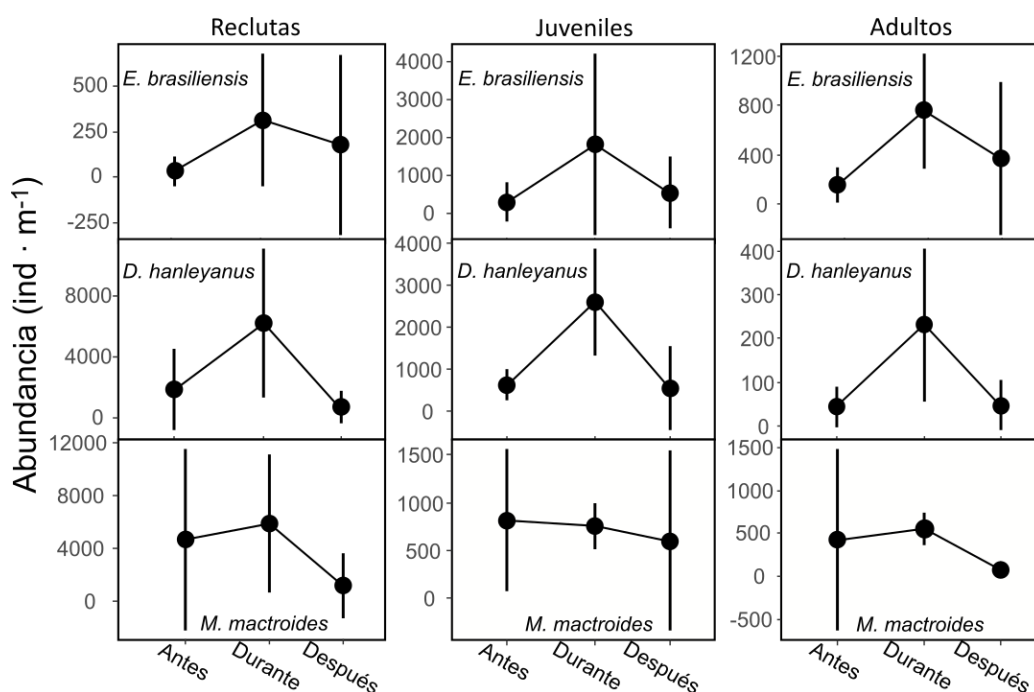


Figura 14: Abundancia (ind·m⁻¹: media ± error estándar) para los componentes poblacionales de cada especie antes, durante y después del fenómeno de EN 2015/16.

El pulso de precipitaciones ocurrido en abril de 2016 tuvo consecuencias negativas en la abundancia de *D. hanleyanus*, la cual mermó significativamente luego de la ocurrencia de éste (Tabla 2, Fig. 12). Después de EN 2015/16, todos los componentes poblacionales de *D. hanleyanus* disminuyeron significativamente con respecto a los valores registrados durante el evento extremo.

En los meses restantes del año 2016, la abundancia promedio en otoño, invierno y primavera del berberecho no superó los 20 ind·m⁻¹. Adicionalmente, durante este período, dicha especie se vio representada únicamente por juveniles y reclutas (Fig. 12). En el año 2017, la población experimentó un reclutamiento tardío en otoño, comparable con reclutamientos anteriores, y registró representación de adultos. Hacia el año 2018, *D. hanleyanus* fue la especie con mayor aporte relativo a la abundancia del gremio, junto a *E. brasiliensis* (Fig. 10A).

Según los resultados del análisis post-hoc del ANOVA, la abundancia de reclutas y adultos de berberecho no exhibió diferencias significativas en comparación con los valores promedio antes de EN 2015/16, mientras que la abundancia de juveniles luego del evento extremo fue significativamente menor a la registrada antes de la ocurrencia del mismo (Tabla 2, Fig. 14).

4.2.4. *Emerita brasiliensis*

Emerita brasiliensis representó la menor proporción dentro del gremio de filtradores antes de EN 2015/16 (Fig. 11), siendo la especie con la menor abundancia relativa del gremio hasta el año 2016 (Fig. 10B). Su población hasta entonces se vio compuesta mayormente por individuos adultos y juveniles, mientras que los reclutas se encontraron en proporciones mínimas (Fig. 13).

En 2015, con el comienzo del EN 2015/16, la abundancia de esta especie aumentó de forma significativa (Tabla 2, Fig. 12), alcanzando el máximo en verano del 2016 (promedio de 7606 ind·m⁻¹) en la serie temporal (Fig. 11). Este cambio fue especialmente notorio en cuanto a la proporción de reclutas, la cual alcanzó su máximo hasta esa fecha dentro del período analizado en verano del año 2015 (Fig. 13). El crecimiento experimentado tras el inicio de EN 2015/16 fue significativo en todos sus componentes poblacionales, y llevó a la especie a dominar el gremio de filtradores en términos de abundancia relativa por primera vez en el período de tiempo analizado (Fig. 10B). Tras abril de ese año, el tatucito estuvo ausente en la playa BC por el resto del año 2016, siendo registrado nuevamente en verano de 2017. La abundancia del tatucito en el período posterior a EN 2015/16 mostró una marcada variabilidad y no presentó diferencias significativas con respecto a antes del evento extremo (Tabla 2, Fig. 12). Sin embargo, para finales de 2018 la especie dominó el gremio de filtradores, debido a su máximo pulso de reclutamiento en el período

analizado, incluso superando el ocurrido en 2015 (Figs. 13 y 10C).

5. Discusión

Este estudio evidenció del impacto del fenómeno de EN 2015/16 sobre la abundancia del gremio de filtradores de la playa de BC, tanto a nivel general como en cada especie en forma diferencial. A su vez, resaltó la importancia de: 1) la SST como factor potencialmente clave en las variaciones de la abundancia de las tres especies que componen el gremio de filtradores, incluso antes de la ocurrencia de EN 2015/16, cuyos aumentos al largo plazo podrían derivar en la eventual tropicalización de la playa de BC (Schoeman et al., 2014) y 2) los pulsos ambientales generados como consecuencia de eventos extremos de EN, que provocarían la disminución en la abundancia del gremio y a la vez se relacionarían con el aumento en frecuencia e intensidad de este tipo de fenómenos debido al CC (Cai et al., 2014).

5.1. Análisis físico

Considerando los resultados de este trabajo, y con la finalidad de facilitar la discusión del EN 2015/16, se puede plantear una división del impacto del fenómeno en dos etapas: el impacto de la primera está vinculado fundamentalmente a las anomalías positivas de SST durante el año 2015 y hasta marzo 2016 inclusive (EN 2015/16). La segunda etapa se caracterizó por un período de anomalías positivas de precipitaciones puntualmente abundantes ocurridas en abril 2016.

La respuesta del gremio de filtradores frente a la primera etapa de EN 2015/16 fue dirigida fundamentalmente por las altas SSTA registradas durante 2014 (antes del comienzo del fenómeno) y durante EN 2015/16. Éstas jugarían un papel importante en los cambios en abundancia relativa de las tres especies analizadas. Asimismo, la SST media registrada durante la ocurrencia de EN 2015/16 fue la más elevada en el período de tiempo estudiado, y las fluctuaciones en esta variable influirían en las fluctuaciones de abundancia de este gremio de filtradores. El resto de las variables físicas registraron valores comparables durante todo el periodo. Sin embargo, la carencia de un análisis estadístico más sofisticado que confirme esta relación entre estos dos mecanismos no

permite llegar a una conclusión robusta al respecto. Este escenario reforzaría lo observado en estudios previos, en los cuales se destaca la SST entre los factores determinantes en la distribución y abundancia de las especies que componen el gremio de filtradores de BC (Celentano & Defeo, 2016; Ortega et al., 2012, 2016), además de casos en otros ecosistemas de playas arenosas disipativas similares (Arntz et al., 1987; Cartensen, et al., 2010). La frecuencia e intensidad de vientos sobre la costa (vientos de componente Sureste) pueden haber tenido un rol importante en la primera etapa de EN 2015/16. Sin embargo, discernir la influencia relativa de cada variable sobre las fluctuaciones en abundancia de cada especie requiere de mayor análisis.

Hacia finales del evento extremo comenzó la segunda etapa de EN 2015/16, caracterizada por las mayores precipitaciones registradas en el área de estudio (abril 2016). A través del aumento de flujo de escorrentía, estas precipitaciones generaron salinidades bajas (Figs. 4 y 5). Esto ocurrió después del reclutamiento de verano y estaría asociado con la disminución de la abundancia del gremio de filtradores de BC (Figs. 10, 11 y 13). Estas precipitaciones son consistentes con veranos de EN anteriores, durante los cuales se evidenció una significativa anomalía positiva en las precipitaciones en la zona norte y oeste del Uruguay, sobre el Río Uruguay (Grimm et al., 2000). Según Pisciotano et al. (1994), en Uruguay, durante los eventos de EN en verano, las precipitaciones tienden a aumentar más allá de la media climatológica, desde el mes de noviembre al mes de enero del año siguiente, y de nuevo entre marzo y julio. Esto es parcialmente acorde con lo observado en este trabajo, ya que las anomalías de precipitaciones positivas se mantuvieron altas entre diciembre 2015 y fines del verano de 2016, pero las precipitaciones se extendieron sin interrupción más allá de febrero y alcanzaron su pico máximo en abril de 2016. Este comportamiento se diferencia de otros eventos extremos de EN no sólo por su duración y magnitud, sino también por su extensión geográfica sobre Uruguay (Paek et al., 2017), ya que las anomalías de precipitación se observaron incluso sobre BC en medidas muy similares a las registradas sobre el Río Uruguay en la cuenca del RdIP.

Las precipitaciones medias mensuales registradas en abril de 2016 fueron las más elevadas en los últimos 40 años en la playa de BC y, de esta manera, habrían impactado al gremio de filtradores en diversas maneras. Intensas precipitaciones afectan significativamente las dinámicas de flujo de

agua subsuperficial por medio de la dilución y profundización de plumas salinas que favorecen la formación de gradientes de salinidad, resultando en menores salinidades a profundidades mayores a 40 cm (Geng & Boufadel, 2017). Esto podría afectar la abundancia de los integrantes del gremio de filtradores debido a la limitación en su capacidad de enterramiento, una de las principales medidas de adaptación en el comportamiento de las especies en playas arenosas frente a condiciones adversas (Brown, 1996; McLachlan & Defeo, 2018).

Las precipitaciones registradas como consecuencia de EN 2015/16 incrementaron los aportes de agua dulce a la playa de BC tanto por escorrentía como por una mayor descarga de ríos como el RdIP y otros más cercanos a la playa de BC (Caviedes, 1998), como el canal Andreoni. Entre enero y abril de cada evento de EN, el frente estuarino del RdIP suele desplazarse hacia latitudes más bajas sobre la costa (Piola et al., 2000; Simionato et al., 2001). En ocasiones, la pluma de agua dulce proveniente de la descarga del RdIP se extiende más allá de BC, hasta la isla de Florianópolis en Brasil (Guerrero et al., 2014; Piola et al., 2000). Se podría inferir que, en el caso de EN 2015/16, dadas las grandes medidas de caudal registradas a principios de 2016, la pluma de agua dulce se extendería más allá de BC. La extensión de dicha pluma durante los eventos extremos de EN anteriores se ha relacionado con la variabilidad climática estacional y la frecuencia e intensidad de vientos, pero no se encontró una relación positiva con el volumen del caudal del RdIP. Esto se debería a que la alta prevalencia de vientos de componente Norte durante la ocurrencia de estos eventos no favorece la extensión de dicha pluma hacia el Norte, y por lo contrario concentra el agua dulce en la desembocadura y eventualmente es descargada hacia el Sur (Piola, 2002). Sin embargo, en el EN 2015/16 se registró una predominancia de anomalías de vientos de componente Suroeste durante el período de grandes precipitaciones registrado en abril 2016 (Figs. 3B, 5, 6, 7 & 8), por lo que la inferencia inicial de que la descarga del RdIP podría estar influyendo en el ecosistema de BC, recupera validez. La descarga del RdIP influye la composición y distribución de las diferentes masas de agua en la plataforma continental adyacente a BC, así como la abundancia de diversas especies de fitoplancton y peces (Piola et al., 2004). La suma de estas diversas forzantes caracteriza a la excepción observada durante este evento extremo como una potencial amenaza para BC y otros ecosistemas de playas arenosas afectados por el RdIP, ya sea

por medio del empobrecimiento en la calidad y disponibilidad de nutrientes y fitoplancton, como por la mayor influencia de aguas de baja salinidad (ver Fig. 5). Esta hipótesis podría ser posible teniendo en cuenta el cambio de régimen registrado por Ortega et al. (2013) y que es reforzado por este trabajo (Fig. 3B) en la frecuencia e intensidad de vientos Sur, y el aumento en frecuencia e intensidad de eventos extremos de EN a largo plazo (Cai et al., 2014).

Muchos factores podrían explicar los valores bajos de salinidad en 2016, y la descarga del RdIP es sólo una de las posibilidades. Adicionalmente, el mismo mecanismo de vientos a lo largo de la costa favorables para la protrusión de la pluma del RdIP, también podría estar facilitando la acumulación de agua proveniente del Canal Andreoni sobre la costa de BC (Geyer, 1997; Méndez & Anciaux, 1991). Este Canal afecta la distribución y abundancia de especies que habitan el ecosistema de BC, y los ecosistemas marinos adyacentes (Defeo & de Álava, 1995; Lercari & Defeo, 1999; Jorge-Romero et al., 2019), por lo que un aumento de la descarga de dicho canal podría haber jugado un papel determinante en las bajas abundancias registradas en la segunda etapa de EN 2015/16. Sin embargo, no existen medidas del caudal del Canal Andreoni para evaluar su impacto relativo en comparación con la descarga del RdIP. Herramientas que involucren el uso de imágenes satelitales en base diaria o mensual ubicando la pluma de agua dulce proveniente de la descarga del RdIP y el gradiente de salinidad durante el EN 2015/16, serían útiles para abordar esta disyuntiva.

Las bajas salinidades han sido asociadas a cambios en la abundancia, distribución y supervivencia de bivalvos y crustáceos filtradores en playas arenosas (Defeo & de Álava, 1995; Lercari & Defeo, 1999; Sauco et al., 2013; Carvalho et al., 2015; Risoli et al., 2020). Dado que las especies de macroinvertebrados filtradores de la playa de BC están sometidas a una marcada variabilidad ambiental (Brown et al., 2008), las mismas desarrollaron adaptaciones para aumentar su supervivencia frente a perturbaciones como las observadas en este estudio. Trabajos anteriores demostraron que algunas especies de macroinvertebrados de playas arenosas podrían sobrevivir en condiciones de baja salinidad debido a plasticidad en su comportamiento (Brown, 1996). Si bien dicho mecanismo podría jugar un papel clave en la supervivencia del gremio de filtradores de BC (Lercari & Defeo, 1999; Carvalho et al., 2015), no se han efectuado estudios que evalúen la

tolerancia relativa de estas especies frente a pulsos prolongados (e.g., meses) de baja salinidad, y la forma en la que estos pulsos afecten dichos mecanismos de plasticidad. Para adultos de *M. mactroides*, resultados de diseños experimentales en entornos controlados sugieren que la exposición a salinidades inferiores a 10 por períodos prolongados suele traducirse en un aumento significativo en la mortalidad, y salinidades inferiores a 4 con frecuencia provocan la mortalidad del 100% de los individuos, mientras que las tallas inferiores son más resistentes (Sauco et al., 2013; Carvalho et al., 2015). Sin embargo, la bibliografía disponible sobre la tolerancia de salinidad de las otras dos especies del gremio de filtradores es limitada. Estudios para *Emerita talpodia*, una especie congénica de *E. brasiliensis*, sugieren que el rango de tolerancia de salinidad de estas especies es relativamente estrecho, debido a que esta especie posee una supervivencia de entre 20-57% de los individuos cuando la salinidad se encuentra entre 21–33, mientras que la supervivencia de zoeas es menor a un día cuando la salinidad es inferior a 15 (Stirts & Turner, 1981). Adicionalmente, los ecosistemas estuarinos se caracterizan por un amplio rango de salinidad, baja biodiversidad y abundancia, debido a la hostilidad que dicha variabilidad representa para el mantenimiento de una comunidad biológica diversa (Lercari & Defeo, 1999).

El evento EN 2015/16 registró la salinidad más baja dentro del período de tiempo estudiado. Considerando que las especies del gremio de filtradores de BC no estarían adaptadas a condiciones prolongadas de baja salinidad, los bajos valores registrados en BC son potencialmente importantes a la hora de explicar las disminuciones en la abundancia del gremio tras la finalización de EN 2015/16. Esta baja salinidad habría sido facilitada por la frecuencia e intensidad de vientos de componente Suroeste durante el año 2016 (Fig. 8). Dado que la circulación del agua en el RdLP está dictada mayormente por la frecuencia, intensidad y dirección de los vientos (Simionato et al., 2011), estas anomalías de vientos Suroeste implican mayor transporte de agua hacia el Este del país, a lo largo de la costa. En BC, estos vientos favorecen la acumulación de agua dulce sobre la costa (Geyer, 1997).

Durante EN 2015/16 se registraron anomalías negativas en el ancho de swash (Fig. 9). Esta variable en BC fluctúa con la frecuencia e intensidad de vientos sobre la costa (Ortega et al., 2013). Playas disipativas con mayor ancho de swash presentan mayor abundancia y biodiversidad

(McLachlan & Dorvlo, 2005). Los resultados arrojados por este estudio refuerzan la relación conocida del ancho de swash con la frecuencia, intensidad y dirección del régimen de vientos. Sin embargo, durante los años 2015 y 2016 no se observaron cambios drásticos en el ancho de swash que permitan asociarlo con la ocurrencia de EN 2015/16, ni con disminuciones en la abundancia de las tres especies que componen el gremio de filtradores de BC. Sin embargo, el efecto de esta variable no pudo descartarse. Para dilucidar su efecto sobre la abundancia del gremio de filtradores en BC, futuros estudios podrían incluir estimaciones del ancho de la zona de swash, obtenibles por medio de imágenes de Landsat, ya que estudios recientes han logrado estimaciones consistentes de medidas de área de playa (Orlando et al., 2019).

EN 2015/16 como mecanismo de variabilidad climática tuvo marcada influencia en las variables físicas, aunque debido a las relaciones existentes entre ellas y sus posibles efectos en cascada, resulta difícil atribuir una sola variable a la disminución en la abundancia de las tres especies. Este estudio sugiere que la suma de cambios ambientales resultó en un pulso ambiental que provocó la disminución de la abundancia del gremio de filtradores después de abril de 2016.

5.2. Análisis biológico

Antes de la ocurrencia del fenómeno de EN 2015/16, la abundancia total del gremio de filtradores de BC mostró una marcada variabilidad ambiental, y una tendencia de crecimiento (Fig. 10A), dirigida fundamentalmente por los aumentos en abundancia de *M. mactroides*. Debido a ello, y al aumento en abundancia de las especies de aguas templadas, el ANOVA registró un aumento significativo en la abundancia del gremio en comparación a la registrada previamente (Tabla 2, Fig. 12). Este comportamiento difiere con lo observado para eventos "súper EN" anteriores en la macrofauna de playas arenosas del Océano Pacífico, donde la abundancia disminuyó (Tarazona et al., 1983; Arntz et al., 1987; Riascos, 2002).

Hacia el final del evento extremo (abril 2016), la abundancia del gremio de filtradores se redujo significativamente, alcanzando cifras históricamente bajas (Tabla 2, Figs. 10A, 10C y 12). En términos generales, la abundancia del gremio de filtradores de BC no presentó diferencias

significativas entre las registradas antes y después de la ocurrencia del EN 2015/16 (Tabla 2). Esto podría deberse la suma de dos factores: 1) antes de la ocurrencia del fenómeno, *M. mactroides* se encontraba en su mayor pico de abundancia mientras que las abundancias de *D. hanleyanus* y *E. brasiliensis* fueron bajas, y 2) en el escenario posterior a EN 2015/16, la baja abundancia de *M. mactroides* es compensada por una mayor abundancia de las otras dos especies, lo cual resulta en diferencias no significativas en las abundancias globales del gremio entre estos dos períodos de tiempo.

Se observó una recuperación parcial del gremio tras el EN 2015/16 como resultado de la recuperación de las dos especies de origen tropical, mientras que *M. mactroides* aún no recuperó su abundancia observada antes del evento extremo. Durante la primera etapa de EN 2015/16 (aumento de SST), la composición del gremio de filtradores experimentó una inversión en su abundancia relativa, pasando de ser dominado por *M. mactroides* a ser dominado por las especies de origen tropical (Fig. 10B). Las fluctuaciones de abundancia experimentadas por el gremio de filtradores de BC antes, durante y después de EN 2015/16 satisfacen el escenario previsto por la hipótesis de orígenes biogeográficos, reiterando la importancia de la SST como la explicación más consistente para las fluctuaciones en la abundancia de la macrofauna de playas arenosas en el contexto del CC (Tarazona et al., 1983; Arntz et al., 1987; Riascos, 2002; Cartensen et al., 2010; Celentano & Defeo, 2016). Estos cambios vinculados a una variable física han sido estudiados para evidenciar los efectos del CC sobre poblaciones de animales en de todo el mundo (Parmesan & Yohe, 2003), lo cual abre paso a nuevas hipótesis acerca del potencial efecto del CC sobre el ecosistema de BC.

El aumento sistemático de SST como consecuencia del CC impulsó cambios en componentes poblacionales de estas tres especies. La magnitud, extensión en el tiempo y la cantidad de pulsos de reclutamiento ocurridos dentro de un año varió de acuerdo al contexto climático y ambiental (Fig. 10C). *M. mactroides* tuvo reclutamientos más exitosos y marcados durante años fríos, mientras que durante periodos de SSTA positivas, las especies tropicales *D. hanleyanus* y *E. brasiliensis* aumentaron significativamente su abundancia promedio (Fig. 12), principalmente debido a notorios pulsos de reclutamiento en los veranos cálidos de 2015 y 2016 (Fig. 13) Sin

embargo, se ha observado que algunas especies de macroinvertebrados costeros podrían ver sus reclutamientos disminuidos debido a los aumentos en temperatura (Shanks et al., 2020). Si bien la población de la almeja amarilla no exhibió cambios estadísticamente significativos en esta etapa con respecto al estado previo al fenómeno, esta especie podría incluso haber reducido su abundancia (Fig. 11) debido al incremento de SST (ver también Ortega et al., 2016). Esto se evidenció especialmente en la proporción de reclutas de la almeja amarilla, los cuales disminuyeron paulatinamente hasta alcanzar un mínimo en el verano de 2016 previo a la segunda etapa de EN 2015/16 (i.e., precipitaciones intensas). La especie mantuvo estas bajas proporciones de reclutas durante el resto del año 2016. Aunque la fauna de playas arenosas esté adaptada a aumentos de temperatura a través del enterramiento, cuando los aumentos en SST causados por variabilidad climática se suman a los efectos del CC, las consecuencias pueden ser severas (Brown & McLachlan, 2002). En estos casos, el enterramiento no es suficiente para mitigar los efectos de las altas temperaturas. En este contexto, los resultados de este trabajo sugieren que el estrés térmico resultante del EN 2015/16 podría haber tenido un efecto negativo en el reclutamiento de *M. mactroides*. Este efecto habría sido amortiguado por altos reclutamientos experimentados por la especie en años fríos previos al comienzo de EN 2015/16, específicamente en el año 2013 (Fig. 3A), con el máximo reclutamiento para esta especie en el período de tiempo estudiado (Figs. 10C y 13).

Los resultados obtenidos proveen una oportunidad única para observar la respuesta a largo plazo que podría desarrollar el gremio de filtradores de BC frente a los efectos del CC. Considerando el escenario planteado por las tendencias actuales de aumento de las SST en BC, es probable que la estructura del gremio de filtradores experimente cambios hacia una composición similar a la observada en este trabajo. La corriente cálida del Brasil se extiende anualmente en dirección al sur como consecuencia del CC (Yang et al., 2016; Ortega et al., 2016). Este escenario presenta diferentes desafíos para las especies que componen el gremio de filtradores de BC. A medida que esta perturbación de presión aumenta y es reforzada por perturbaciones de pulso como EN 2015/16, el rango de distribución de las tres especies podría cambiar. Dicho mecanismo podría potencialmente limitar el rango de distribución de *M. mactroides* hacia latitudes más frías, mientras

que las otras dos especies de origen cálido ocuparían nichos liberados por el desplazamiento de esta especie. Esto ha sido observado en gremios de filtradores similares a los de BC (Cartensen et al., 2010) como resultado de los efectos del CC (Parmesan & Yohe, 2003; Poloczanska et al., 2014; Parmesan et al., 2005). Si bien BC se encuentra en el centro del rango de distribución de la almeja amarilla, la sumatoria de diversos factores podría poner en peligro a la población en el largo plazo. La presión constante del CC (Fig. 3 A y B, Ortega et al., 2016), el aumento en frecuencia e intensidad de eventos extremos de ENSO (Cai et al., 2014), las mortandades masivas (Fiori & Cazzaniga, 1999), el desplazamiento hacia el sur de la corriente del Brasil, y la baja resiliencia de esta especie frente a perturbaciones de pulso (Guillotreau et al., 2017), podrían extirpar localmente a *M. mactroides* de BC a largo plazo. Sin embargo, la información al respecto acerca del borde de retroceso de esta especie en Brasil es escasa, y por lo tanto es difícil afirmar la ocurrencia de dicho fenómeno. Adicionalmente, a medida que el rango de distribución de la almeja amarilla se contrae hacia el sur, el rango de distribución de *D. hanleyanus* y *E. brasiliensis* se expandiría en la misma dirección (Schoeman et al., 2014). En el contexto del calentamiento diferencial de las aguas cercanas a BC dirigido por una interacción desbalanceada entre la corriente tropical de Brasil y la corriente fría de Malvinas (Vergés et al., 2014), es posible que dicho escenario evolucione hacia la tropicalización del gremio de filtradores de BC a medida que las características del mismo se acercan gradualmente a las de un ecosistema tropical, quedando dominado por *D. hanleyanus* y *E. brasiliensis*. Esto podría derivar en cambios permanentes en la estructura del ecosistema, además de alterar los servicios provistos por el mismo (Defeo et al., 2009).

Durante la segunda etapa de EN 2015/16, el impacto fue más intenso sobre reclutas y juveniles que en adultos de las tres especies. Los bivalvos *M. mactroides* y *D. hanleyanus* sobrevivieron a las precipitaciones de abril de 2016 y estuvieron presentes en la playa durante el resto del año, pero mostraron abundancias relativas bajas o nulas de reclutas (Fig. 12), resultando en la pérdida de un ciclo de reclutamiento. Esto podría tener consecuencias negativas en la salud a corto y mediano plazo del ecosistema de BC, ya que la disminución o falta de reclutamiento en especies con ciclos de vida que en excepciones superan los dos años, podría disminuir su abundancia (Hunt & Scheibling, 1997), aumentando la vulnerabilidad de las especies a la explotación u otros

forzantes que puedan afectar la porción adulta de estas poblaciones y eventualmente desestabilizar el ecosistema de BC. Por otro lado, tras la finalización del evento en el año 2016, la abundancia de adultos y juveniles disminuyó gradualmente, demostrando tener mayor resistencia que los reclutas frente a los pulsos ambientales de abril (Fig. 12C).

E. brasiliensis no se registró en la playa de BC por el resto del año 2016, por lo que debido a la falta de un reclutamiento exitoso, la proporción relativa de nuevos adultos en 2017 se redujo en comparación con las especies de moluscos en años anteriores. La recuperación del ecosistema a partir de este punto podría explicarse por reclutamientos dentro de BC y/o por subsidio de individuos provenientes de poblaciones de playas vecinas. Dado que las tres especies de BC poseen ciclos de vida complejos con una fase larval de dispersión planctónica (Fiori & Defeo, 2006; Herrmann et al., 2010; Celentano & Defeo, 2010), los resultados indican la posibilidad de que tras la ocurrencia de EN 2015/16 las poblaciones vecinas hayan subsidiado a las poblaciones de BC, facilitando así la recuperación del ecosistema.

Se ha sugerido que, en ecosistemas de playas arenosas, la representación de varias categorías de tallas de una especie suele ser un carácter distintivo de poblaciones fuente, mientras que las poblaciones sumidero suelen estar dominadas por una o pocas categorías de tallas y pulsos de reclutamiento esporádicos (Caddy & Defeo, 2003; McLachlan & Defeo, 2018). En el caso de *M. mactroides* en BC (una población con características de fuente), la abundancia de adultos en 2018 no alcanzó valores similares a los registrados antes del evento extremo. Esto puede atribuirse a la baja resiliencia de esta especie frente a perturbaciones (Fiori & Cazzaniga, 1999; Guillotreau et al., 2017), como EN 2015/16. Esta tendencia es análoga a la observada en *D. hanleyanus*, cuyo componente de adultos se recuperó rápidamente hacia los años posteriores a EN 2015/16, alcanzando valores de abundancia similares a los registrados antes del evento. En el mismo sentido, *E. brasiliensis* volvió a registrarse en el verano del año 2017 con una estructuración relativa de componentes poblacionales similar a la registrada antes del año 2014 (Fig. 12 y Fig.13A). Este comportamiento podría indicar, además de efectos locales, la existencia de un subsidio desde playas de Brasil que habría contribuido a la recuperación de la especie en BC, aunque dicha playa ha sido recurrentemente categorizada como fuente y por tanto es factible su capacidad de

recuperación local frente a perturbaciones (Celentano et al., 2010).

Estas observaciones indican que el crustáceo *E. brasiliensis* fue la especie más afectada a corto plazo (inmediatamente después del evento), mientras que las otras dos especies exhibieron mayor sobrevivencia frente al EN 2015/16, a pesar de que se vieron más afectadas al mediano plazo. En efecto, *E. brasiliensis* recuperó sus niveles poblacionales en un año, mientras que hasta 2018 la almeja aún no alcanzó valores comparables a los registrados antes de la ocurrencia de EN 2015/16 (Fig. 11). Esta diferencia en la respuesta del tatucito frente al EN 2015/16 en comparación a la lenta recuperación de *M. mactroides* en el contexto del cambio climático, refuerza el escenario anteriormente planteado de la eventual exclusión de la almeja amarilla del ecosistema de BC en el largo plazo, facilitada por una rápida recuperación y el consecuente uso más efectivo de los recursos disponibles en el ecosistema por parte de las especies de origen tropical *E. brasiliensis* y *D. hanleyanus*.

6. Conclusiones

En este trabajo se detectó el impacto del fenómeno de EN 2015/16 en diversas variables ambientales y en el gremio de filtradores de BC, pudiéndose extraer las siguientes conclusiones:

- 1) Se produjo un aumento sistemático y de largo plazo en las anomalías de SST (cambio climático), entre de las cuales se vieron comprendidas fluctuaciones relacionadas con la ocurrencia de eventos de variabilidad climática, tales como EN 2015/16. La tendencia creciente en la SST se vio acompañada por un aumento en frecuencia e intensidad de vientos de componente Sur, y por una oscilación en la frecuencia e intensidad de vientos zonales. EN 2015/16 impulsó un aumento en la SST y en el volumen de precipitaciones, las cuales incrementaron el caudal del RdIP y disminuyeron la salinidad in situ en la playa de BC a los valores más bajos registrados en el período de estudio. La baja salinidad, favorecida inicialmente por vientos de componente Sur y Suroeste, se mantuvo durante un periodo prolongado, lo cual habría afectado a las tres especies del gremio.
- 2) El evento de EN 2015/16 tuvo un impacto significativo en la abundancia del gremio de filtradores de BC, en las especies que lo componen en forma individual y en sus componentes

poblacionales. Si bien la abundancia total del gremio aumentó en la primera etapa de ocurrencia del evento, las intensas precipitaciones y vientos hacia la costa (que facilitaron la penetración de la pluma de agua dulce) en la segunda etapa de dicho evento habrían sido factores explicativos claves en la marcada disminución de la abundancia de las tres especies del gremio. El análisis discriminado por especie mostró que su abundancia fluctuó en forma disímil de acuerdo a la hipótesis de orígenes biogeográficos, favoreciendo su aumento en las especies de origen cálido *D. hanleyanus* y *E. brasiliensis* y desfavoreciendo a *M. mactroides* en períodos de elevados valores de SST.

3) Tras la finalización de EN 2015/16 en 2016, *E. brasiliensis* fue la especie más afectada a corto plazo, con valores de abundancia mínimos o nulos durante el resto del año 2016. No obstante, su abundancia se recuperó rápidamente en el año 2017. *D. hanleyanus* fue la especie menos afectada a mediano y largo plazo, retomando abundancias normales en el siguiente pulso de reclutamiento en el año 2017. Por su parte, *M. mactroides* fue la más perjudicada a largo plazo, ya que aún no ha recuperado su abundancia a los valores exhibidos antes del evento extremo.

7. Perspectivas

En este trabajo, se estableció una línea de base para desarrollar estudios a diversas escalas acerca de la naturaleza de la influencia de diversas variables ambientales sobre cada especie componente del gremio de filtradores, y el ecosistema de BC. El desarrollo continuo de estudios sobre las interacciones entre estas especies y su entorno podría ayudar a predecir posibles efectos a largo y mediano plazo en diferentes niveles tróficos, tanto para el ecosistema de BC como para otros ecosistemas análogos. Futuros estudios podrían enfocarse en reforzar este trabajo a la hora de establecer una relación estadística entre las variables físicas y las biológicas, e introducir otras variables no contempladas por este estudio. Por ejemplo, el uso de análisis multivariados, incluyendo modelos generalizados aditivos mixtos, podría ser una opción a la hora de estudiar las relaciones no lineales existentes entre estos dos componentes en la dinámica de EN 2015/16 y aportar explicaciones estadísticamente robustas acerca de las fluctuaciones en la abundancia de las especies que integran el gremio de filtradores de BC durante EN 2015/16.

Futuros trabajos, incluyendo estimaciones de productividad primaria, disponibilidad y calidad de nutrientes en el agua y estudios sobre el volumen y extensión de la descarga del Canal Andreoni, y ancho de swash en relación a las variables físicas y biológicas estudiadas en esta tesina, serían útiles a los efectos de discernir el impacto relativo de la descarga del mismo y del RdIP.

Por último, si bien este tipo análisis es de gran utilidad a la hora de demostrar consecuencias de eventos extremos de “EN” sobre BC, no logra explicar los mecanismos subyacentes a las fluctuaciones poblacionales. Futuros trabajos y experimentos en mesoescala y microescala podrían aportar causalidad acerca de los cambios en la distribución de las especies, y la forma en la que su abundancia, biomasa y distribución se relacionan con las variables físicas.

8. Bibliografía

Arntz, W.E., Brey, T., Tarazona, J., & Robles, A. (1987). Changes in the structure of a shallow sandy-beach community in Peru during an El Niño event. *South African Journal of Marine Science*, 5, 645-658.

Bakun, A. (1990). Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science*, 247, 198-201.

Barber, R. T., & Chavez, F. P. (1983). Biological consequences of EN. *Science*, 222, 1203-1210.

Barboza, F. R., & Defeo, O. (2015). Global diversity patterns in sandy beach macrofauna: a biogeographic analysis. *Scientific Reports*, 5, 14515.

Barboza, F.R., Gómez, J., Lercari, D., & Defeo, O. (2012). Disentangling Diversity Patterns in Sandy Beaches along Environmental Gradients. *PLoS ONE*, 7, e40468.

Barnard, P.L., Hoover, D., Hubbard, D.M., Snyder, A., Ludka, B.C., Allan, J., ... & Serafin, K.A. (2017). Extreme oceanographic forcing and coastal response due to the 2015–2016 EN. *Nature Communications*, 8, 14365.

Barreiro, M. (2010). Influence of ENSO and the South Atlantic Ocean on climate predictability over Southeastern South America. *Climate Dynamics*, 35, 1493-1508.

Barreiro, M., Arizmendi, F., & Trinchin, R. (2019). Variabilidad observada del clima en Uruguay. Informe técnico Plan Nacional de Adaptación Costera y el Plan Nacional de Adaptación en Ciudades, Convenio MVOTMA-Facultad de Ciencias, PNUD URU/18/002 y AECID-ARAUCLIMA 2016, 52 pp

Barros, V. R., Grimm, A. M., & Doyle, M. E. (2002). Relationship between Temperature and Circulation in Southeastern South America and its Influence from El Niño and La Niña Events. *Journal of the Meteorological Society of Japan. Ser. II*, 80, 21-32.

Bjerknes J (1969) Atmospheric teleconnections from the equatorial Pacific. *Monthly Weather Review* 97, 163–172.

- Borús, J., Uriburu Quirno, M. & Calvo, D. (2017). Evaluación de caudales mensuales descargados por los grandes ríos del sistema del Plata al estuario del Río de la Plata. *Alerta Hidrológico - Instituto Nacional del Agua y el Ambiente*, Ezeiza, Argentina.
- Brazeiro, A., Defeo, O. (1996). Macroinfauna zonation in microtidal sandy beaches: is it possible to identify patterns in such variable environments? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 42, 523-536.
- Brown, A. C. (1996). Behavioural plasticity as a key factor in the survival and evolution of the macrofauna on exposed sandy beaches. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69, 469-474.
- Brown, A. C., & McLachlan, A. (2002). Sandy shore ecosystems and the threats facing them: some predictions for the year 2025. *Environmental Conservation*, 29, 62-77.
- Brown, A. C., Nordstorm, K., McLachlan, A., Jackson, N. L., & Sherman, D. J. (2008). Sandy shores of the near future. In *Aquatic Ecosystems: Trends and Global Prospects*. Cambridge University Press, New York, 263-280.
- Caddy, J. F. & Defeo, O. (2003). Enhancing or restoring the productivity of natural populations of shellfish and other marine invertebrate resources. *FAO Fisheries Technical Paper 448*, FAO, Roma.
- Cai, W., Borlace, S., Lengaigne, M., Van Rensch, P., Collins, M., Vecchi, G., Timmerman, A., Santos, A., McPhaden, M.J., Wu, L., England, M.H., Guilyardi, E. & Jin, F. F. (2014). Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. *Nature Climate Change*, 4, 111-116.
- Cai, W., McPhaden, M. J., Grimm, A. M., Rodrigues, R. R., Taschetto, A. S., Garreaud, R. D., ... & Ng, B. (2020). Climate impacts of the El Niño–Southern Oscillation on South America. *Nature Reviews Earth & Environment*, 1, 215-231.
- Cane, M.A., Clement, A.C., Kaplan, A., Kushnir, Y., Pozdnyakov, D., Seager, R., Sebiak, S.E. & Murtugudde, R. (1997). Twentieth-century sea surface temperature trends. *Science*, 275, 957-960.
- Carstensen, D., Riascos, J. M., Heilmayer, O., Arntz, W. E., & Laudien, J. (2010). Recurrent, thermally-induced shifts in species distribution range in the Humboldt current upwelling system. *Marine Environmental Research*, 70, 293-299.
- Carvalho, Y. B. M., Romano, L. A., & Poersch, L. H. D. S. (2015). Effect of low salinity on the yellow clam *Mesodesma mactroides*. *Brazilian Journal of Biology*, 75, 8-12.
- Caviedes, C. (1998). Influencia de ENOS sobre las variaciones interanuales de ciertos ríos en América del Sur. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines*, 27, 627-641.
- Cazes-Boezio, Gabriel, Andrew W. Robertson, and Carlos R. Mechoso. (2003) Seasonal dependence of ENSO teleconnections over South America and relationships with precipitation in Uruguay. *Journal of Climate* 16, 1159-1176.
- Celentano, E., Gutiérrez, N. L., & Defeo, O. (2010). Effects of morphodynamic and estuarine gradients on the demography and distribution of a sandy beach mole crab: implications for source–sink habitat dynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 398, 193-205.
- Celentano, E., & Defeo, O. (2016). Effects of climate on the mole crab *Emerita brasiliensis* on a dissipative beach in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series*, 552, 211-222.

- Defeo, O. (2003). Marine invertebrate fisheries in sandy beaches: an overview. *Journal of Coastal Research*, *SI 35*, 56-65.
- Defeo, O., & de Alava, A. (1995). Effects of human activities on long-term trends in sandy beach populations: the wedge clam *Donax hanleyanus* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series*, *123*, 73-82.
- Defeo, O., & McLachlan, A. (2005). Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series*, *295*, 1-20.
- Defeo, O., & McLachlan, A. (2013). Global patterns in sandy beach macrofauna: Species richness, abundance, biomass and body size. *Geomorphology*, *199*, 106-114.
- Defeo, O., McLachlan, A., Schoeman, D.S., Schlacher, T.A., Dugan, J., Jones, A., Lastra, M. & Scapini, F. (2009). Threats to sandy beach ecosystems: a review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *81*, 1-12.
- Dias, D. F., Subramanian, A., Zanna, L., & Miller, A. J. (2019). Remote and local influences in forecasting Pacific SST: a linear inverse model and a multimodel ensemble study. *Climate Dynamics*, *52*, 3183-3201.
- Diaz, H. F., Hoerling, M. P., & Eischeid, J. K. (2001). ENSO variability, teleconnections and climate change. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*, *21*, 1845-1862.
- Doney, S. C., Ruckelshaus, M., Duffy, J. E., Barry, J. P., Chan, F., English, C. A., Galindo, H.M., ... & Polovina, J. (2011). Climate change impacts on marine ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, *4*, 11-37.
- Finkl, C.W., & Walker, H.J. (2005). Beach nourishment. En: Schwartz, M.L. (Ed), *Encyclopedia of Coastal Science*, 147-161. Springer, Dordrecht.
- Fiori, S. M., & Cazzaniga, N. J. (1999). Mass mortality of the yellow clam, *Mesodesma mactroides* (Bivalvia: Mactracea) in Monte Hermoso beach, Argentina. *Biological Conservation*, *89*, 305-309.
- Fiori, S., & Defeo, O. (2006). Biogeographic patterns in life-history traits of the yellow clam, *Mesodesma mactroides*, in sandy beaches of South America. *Journal of Coastal Research*, *22*, 872-880.
- Fischer, E.M., & Knutti, R. (2016). Observed heavy precipitation increase confirms theory and early models. *Nature Climate Change*, *6*, 986-991.
- Geng, X., & Bouffadel, M. C. (2017). The influence of evaporation and rainfall on supratidal groundwater dynamics and salinity structure in a sandy beach. *Water Resources Research*, *53*, 6218-6238.
- Gergis, J. L., & Fowler, A. M. (2009). A history of ENSO events since AD 1525: implications for future climate change. *Climatic Change*, *92*, 343-387.
- Geyer, W. R. (1997). Influence of wind on dynamics and flushing of shallow estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *44*, 713-722.
- Giannini, A., Chiang, J. C., Cane, M. A., Kushnir, Y., & Seager, R. (2001). The ENSO teleconnection to the tropical Atlantic Ocean: Contributions of the remote and local SSTs to rainfall variability in the tropical Americas. *Journal of Climate*, *14*, 4530-4544.
- Grimm, A. M., Barros, V. R., & Doyle, M. E. (2000). Climate variability in southern South America associated with

EN and La Niña events. *Journal of Climate*, 13, 35-58.

Guerrero, R. A., Piola, A. R., Fenco, H., Matano, R. P., Combes, V., Chao, Y., ... & Strub, P. T. (2014). The salinity signature of the cross-shelf exchanges in the Southwestern Atlantic Ocean: Satellite observations. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 119, 7794-7810.

Guillotreau, P., Allison, E. H., Bundy, A., Cooley, S. R., Defeo, O., Le Bihan, V., ... & Seki, T. (2017). A comparative appraisal of the resilience of marine social-ecological systems to mass mortalities of bivalves. *Ecology and Society*, 22, 1-21.

Herrmann, M., Carstensen, D., Fischer, S., Laudien, J., Penchaszadeh, P. E., & Arntz, W. E. (2009). Population structure, growth, and production of the wedge clam *Donax hanleyanus* (Bivalvia: Donacidae) from Northern Argentinean beaches. *Journal of Shellfish Research*, 28, 511-526.

Heymans, J.J., & McLachlan, A. (1996). Carbon budget and network analysis of a high-energy beach/surf-zone ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 43, 485-505.

Hoegh-Guldberg, O., & Bruno, J.F. (2010). The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science*, 328, 1523-1528.

Houghton, J. T., Filho, M. L. G., Callander, B. A., Harris, N., Kattenburg, A., & Maskell, K. (1996). *Climate Change 1995: The Science of Climate Change: Contribution of Working Group I to the Second Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.

Houston, J. R. (2008). The economic value of beaches: a 2008 update. *Shore and Beach*, 76, 22-26.

Hunt, H. L., & Scheibling, R. E. (1997). Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 155, 269-301.

Jorge-Romero, G., Lercari, D., Ortega, L., & Defeo, O. (2019). Long-term ecological footprints of a man-made freshwater discharge onto a sandy beach ecosystem. *Ecological Indicators*, 96, 412-420.

Kalnay, E.M.; Kanamitsu, R.; Kistler, W.; Collins, D.; Deaven, L.; Gandin, M.; ... & Dennis, J. (1996). The NCEP/NCAR 40-Year Reanalysis Project. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 77, 437-471.

Laffoley, D., & Baxter, J. M. (2018). Ocean connections. An introduction to rising risks from a warming, changing ocean. Gland, Switzerland: IUCN. vi+38 pp.

Lercari, D., Bergamino, L., & Defeo, O. (2010). Trophic models in sandy beaches with contrasting morphodynamics: comparing ecosystem structure and biomass flow. *Ecological Modelling*, 221, 2751-2759.

Lercari, D., & Defeo, O. (1999). Effects of freshwater discharge in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 49, 457-468.

Lercari, D., & Defeo, O. (2015). Large-scale dynamics of sandy beach ecosystems in transitional waters of the Southwestern Atlantic Ocean: species turnover, stability and spatial synchrony. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 154, 184-193.

Lercari, D., Defeo, O., Ortega, L., Orlando, L., Gianelli, I., & Celentano, E. (2018). Long-term structural and functional changes driven by climate variability and fishery regimes in a sandy beach ecosystem. *Ecological Modelling*, 368, 41-51.

- Manta, G., Barreiro, M., Ortega, L., & Defeo, O. (2017). The effect of climate variability on the abundance of the sandy beach clam (*Mesodesma mactroides*) in the Southwestern Atlantic. *Journal of Coastal Research*, 33, 531-536.
- Machado, I., Barreiro, M., & Calliari, D. (2013). Variability of chlorophyll-a in the Southwestern Atlantic from satellite images: Seasonal cycle and ENSO influences. *Continental Shelf Research*, 53, 102-109.
- McLachlan, A. (1977). Composition, distribution, abundance and biomass of the macrofauna and meiofauna of four sandy beaches. *African Zoology*, 12, 279-306.
- McLachlan, A., & Defeo, O. (2018). The ecology of sandy shores. *Academic Press*.
- McLachlan A, Dorvlo A (2005) Global patterns in sandy beach macrobenthic communities. *Journal of Coastal Research*, 21, 674-687.
- McLachlan, A., Defeo, O., & Short, A. D. (2018). Characterizing sandy beaches into major types and states: Implications for ecologists and managers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 215, 152-160.
- McPhaden, M.J., Zebiak, S.E., & Glantz, M.H. (2006). ENSO as an integrating concept in earth science. *Science*, 314, 1740-1745.
- Méndez, S., & Anciaux, F. (1991). Efectos en las características del agua costera provocados por la descarga del Canal Andreoni en la playa de La Coronilla (Rocha, Uruguay). *Frente Marítimo*, 8, 101-107.
- Müller, W. A., & Roeckner, E. J. C. D. (2008). ENSO teleconnections in projections of future climate in ECHAM5/MPI-OM. *Climate dynamics*, 31, 533-549.
- Orlando, L., Ortega, L., & Defeo, O. (2019). Multi-decadal variability in sandy beach area and the role of climate forcing. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 218, 197-203.
- Ortega, L., Castilla, J.C., Espino, M., Yamashiro, C., & Defeo, O. (2012). Effects of fishing, market price, and climate on two South American clam species. *Marine Ecology Progress Series*, 469, 71-85.
- Ortega, L., Celentano, E., Finkl, C., & Defeo, O. (2013). Effects of climate variability on the morphodynamics of Uruguayan sandy beaches. *Journal of Coastal Research*, 29, 747-755.
- Ortega, L., Celentano, E., Delgado, E., & Defeo, O. (2016). Climate change influences on abundance, individual size and body abnormalities in a sandy beach clam. *Marine Ecology Progress Series*, 545, 203-213.
- Paek, H., Yu, J. Y., & Qian, C. (2017). Why were the 2015/2016 and 1997/1998 extreme ENs different? *Geophysical Research Letters*, 44, 1848-1856.
- Parnesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37-42.
- Parnesan, C., Gaines, S., Gonzalez, L., Kaufman, D. M., Kingsolver, J., Townsend Peterson, A., & Sagarin, R. (2005). Empirical perspectives on species borders: from traditional biogeography to global change. *Oikos*, 108, 58-75.
- Piola, A. R., Campos, E. J., Möller Jr, O. O., Charo, M., & Martinez, C. (2000). Subtropical shelf front off eastern South America. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 105, 6565-6578.

Piola, A. R. (2002). El impacto del Plata sobre la plataforma continental. En: Taller EN: sus impactos en el Plata y en la Región Pampeana. *Com. Inv. Cient. de la prov. de Buenos Aires, Asociación Bonaerense de Científicos, Fac. de Cs. Naturales y Museo de la Plata, La Plata, Argentina*, 19-22.

Piola, A. R., Moller Jr, O. O., & Palma, E. D. (2004). El impacto del Plata sobre el Océano Atlántico. *Ciencia Hoy*, 14, 28-37.

Pisciottano, G., Díaz, A., Cazess, G., & Mechoso, C. R. (1994). El niño-southern oscillation impact on rainfall in Uruguay. *Journal of Climate*, 7, 1286-1302.

Poloczanska, E.S., O. Hoegh-Guldberg, W. Cheung, H. O. Pörtner, and M. Burrows (2014). Cross-chapter box on observed global responses of marine biogeography, abundance, and phenology to climate change. En: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. *Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. & L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, pp. 123-127.

Revell, D.L., Dugan, J.E., & Hubbard, D.M. (2011). Physical and ecological responses of sandy beaches to the 1997–98 EN. *Journal of Coastal Research*, 27, 718-730.

Reynolds, R. W., Rayner, N. A., Smith, T. M., Stokes, D. C., & Wang, W. (2002). An improved in situ and satellite SST analysis for climate. *Journal of Climate*, 15, 1609-1625.

Riascos, J. M. (2002). Cambios en el macrobentos de playa arenosa durante EN 1997-98 en la Bahía de Málaga, Pacífico colombiano. *Ciencias Marinas*, 28, 13-25.

Riascos, J.M., Carstensen, D., Laudien, J., Arntz, W.E., Oliva, M. E., Güntner, A., & Heilmayer, O. (2009). Thriving and declining: climate variability shaping life-history and population persistence of *Mesodesma donacium* in the Humboldt Upwelling System. *Marine Ecology Progress Series*, 385, 151-163.

Risoli, M. C., Baldoni, A., Giménez, J., & Lomovasky, B. J. (2020). Age and growth variability of the yellow clam (*Mesodesma mactroides*) in two populations from Argentina: implications under climate change. *Canadian Journal of Zoology*, 98, 481-494.

Santoso, A., Mcphaden, M. J., & Cai, W. (2017). The defining characteristics of ENSO extremes and the strong 2015/2016 EN. *Reviews of Geophysics*, 55, 1079-1129.

Sauco, S., Gomez, J., Barboza, F. R., Lercari, D., & Defeo, O. (2013). Modified whole effluent toxicity test to assess and decouple wastewater effects from environmental gradients. *PloS ONE*, 8, e66285.

Schlacher, T. A., Dugan, J., Schoeman, D. S., Lastra, M., Jones, A., Scapini, F., ... & Defeo, O. (2007). Sandy beaches at the brink. *Diversity and Distributions*, 13, 556-560.

Schoeman, D.S., Schlacher, T.A., & Defeo, O. (2014). Climate-change impacts on sandy-beach biota: crossing a line in the sand. *Global Change Biology*, 20, 2383-2392.

Schwinghamer, P. (1981). Characteristic size distributions of integral benthic communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38, 1255-1263.

- Shanks, A. L., Rasmuson, L. K., Valley, J. R., Jarvis, M. A., Salant, C., Sutherland, D. A., ... & Emlet, R. B. (2020). Marine heat waves, climate change, and failed spawning by coastal invertebrates. *Limnology and Oceanography*, 65, 627-636.
- Short, A. D. (1999). *Handbook of beach and shoreface morphodynamics*. John Wiley and Sons, Chichester.
- Simionato, C. G., Moreira, D., Re, M., & Fossati, M. (2011). Estudio de la dinámica hidro-sedimentológica del Río de la Plata: observación y modelación numérica de los sedimentos finos. *Frente Marítimo*, 22, 265-304.
- Stirts, H. M., & Turner, R. L. (1981). Effects of salinity on survival and molting of larval *Emerita talpoida* (Say)(Crustacea: Anomura). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 69, 125-127.
- Stocker, T.F., Quin, D., Plattner, G.K., Tignor, M.B., Allen, S.K., Boschung, J.... & Midgley, P.M. (2013). Climate Change 2013: The Physical Science Basis. *Contribution of Working Group I to the fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, pp 1535.
- Sydeman, W.J., García-Reyes, M., Schoeman, D.S., Rykaczewski, R.R., Thompson, S.A., Black, B.A., & Bograd, S.J. (2014). Climate change and wind intensification in coastal upwelling ecosystems. *Science*, 345, 77-80.
- Tarazona, J., Arntz, W. E., Canahuire, E., Ayala, Z., & Robles, A. (1983). Modificaciones producidas durante "EN" en la infauna bentónica de áreas someras del ecosistema de afloramiento peruano. *Boletín Extraordinario El Niño y su Impacto*, 55-63.
- Team, C.W., Pachauri, R.K., & Meyer, L.A. (2014). Climate Change 2014: synthesis report. *Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the intergovernmental panel on Climate Change*. IPCC, Geneva, Switzerland, 151.
- Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., & Williams S.E. (2004). *Extinction risk from climate change*. *Nature*, 427, 145-148.
- Tourinho, J. L., Márquez, A., Celentano, E., Meerhoff, E., & Defeo, O. (2021). Life history and demographic evolution: Comparative population genetics in sandy beach crustaceans. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 251, 107189.
- Timmermann, A., Oberhuber, J., Bacher, A., Esch, M., Latif, M., & Roeckner, E. (1999). Increased EN frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature*, 398, 694-697.
- Underwood, A. J.(1997). *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press.
- Uribe, R.A., Oliva, M.E., Aguilar, S., Yamashiro, C., & Riascos, J. M. (2012). Latitudinal variation in the reproductive cycle of two bivalves with contrasting biogeographical origin along the Humboldt Current Upwelling Ecosystem. *Scientia Marina*, 76, 713-720.
- Veloso, V., Cardoso, R.S. (1999). Population biology of the mole crab *Emerita brasiliensis* (Decapoda: Hippidae) at Fora Beach, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 19, 147-153.
- Vergés, A., Steinberg, P. D., Hay, M. E., Poore, A. G., Campbell, A. H., Ballesteros, E., ... & Figueira, W. (2014). The tropicalization of temperate marine ecosystems: climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 20140846.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. &

- Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389-395.
- Wang, C., & Picaut, J. (2004). Understanding ENSO physics—A review. En: *Earth's Climate: The Ocean–Atmosphere Interaction. Geophysical Monograph Series*, 147, 21-48.
- Wang, C., Deser, C., Yu, J. Y., DiNezio, P., & Clement, A. (2017). EN and southern oscillation (ENSO): a review. En: *Coral reefs of the eastern tropical Pacific*, Springer, Dordrecht, pp. 85-106.
- Wang, B., Luo, X., Yang, Y. M., Sun, W., Cane, M. A., Cai, W., ... & Liu, J. (2019). Historical change of El Niño properties sheds light on future changes of extreme El Niño. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116, 22512-22517.
- Wilkinson, C., Lindén, O., Cesar, H., Hodgson, G., Rubens, J., & Strong, A. E. (1999). Ecological and socioeconomic impacts of 1998 coral mortality in the Indian Ocean: An ENSO impact and a warning of future change? *Ambio*, 28, 188-196.
- Yang, H., Lohmann, G., Wei, W., Dima, M., Ionita, M., & Liu, J. (2016). Intensification and poleward shift of subtropical western boundary currents in a warming climate. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 121, 4928-4945.
- Yeh, S. W., Cai, W., Min, S. K., McPhaden, M. J., Dommenges, D., Dewitte, B., ... & Kug, J. S. (2018). ENSO atmospheric teleconnections and their response to greenhouse gas forcing. *Reviews of Geophysics*, 56, 185-206.