

Tesina para optar por el grado de Licenciado en Ciencias Biológicas

Opción: Oceanografía

**Variabilidad climática en el Atlántico Sudoccidental y su influencia en la
abundancia de *Mesodesma mactroides* en la playa de Barra del Chuy
(Uruguay)**

Alumno: Gastón Manta Domínguez

Tutor: Dr. Marcelo Barreiro. Departamento de Ciencias de la Atmósfera, Facultad de
Ciencias

Co-tutor: Dr. Leonardo Ortega. Laboratorio de Oceanografía, Dirección Nacional de
Recursos Acuáticos (DINARA)

Lugar de realización: Departamento de Ciencias de la Atmósfera, Facultad de
Ciencias

Tribunal:

Dr. Marcelo Barreiro

Dr. Leonardo Ortega

Dr. Omar Defeo

Junio de 2015

The first report, in 1902, of the administration of the International Council for the Study of the Sea, states:

“... it was seen from the beginning that the study of the physical conditions, of the chemical nature of the ocean waters, of the currents, etc., was of the greatest importance for the investigation of the problems connected with life, that on the other hand, the study of the floating organisms had particular worth for the solution of hydrographic problems, and consequently that a sharp line should never be drawn between these two main divisions...”

En Sverdrup, Johnson and Fleming (1942): *The oceans: their physics, chemistry, and general biology*.

Agradecimientos

A la ANII y PEDECIBA Geociencias por su financiación.

A la Universidad de la República y a Facultad de Ciencias.

A Marcelo, Leo y Omar por todas sus enseñanzas y las ganas de que aprenda.

A Marcelo, y a todo el Departamento de Ciencias de la Atmósfera, por darme un lugar, llenar un vacío en mi formación y por sobre todo, el gran pasar diario.

A UNDECIMAR, por la buena onda, la inclusión, el aprendizaje y la confianza de 27 años de trabajo, fomentando la cooperación y el trabajo interdisciplinario.

Al piso 10 Norte, Laboratorio de Recursos Pelágicos, y todos los que han contribuido a mi formación en Oceanografía desde el día en que ingresé a facultad.

A Ana Martínez por la idea del vínculo con *Asterionellopsis glacialis*.

A la familia, amigos, y por supuesto, a Anita, por estar siempre.

Índice

1. Resumen	1
2. Introducción	2
2.1. Principales factores de variabilidad poblacional: el ambiente, la pesca y las interacciones bióticas.....	2
2.2 La circulación en el Atlántico Sudoccidental	5
2.3. El caso de <i>Mesodesma mactroides</i>	7
2.4. <i>Mesodesma mactroides</i> en Uruguay.....	9
2.5. Planteamiento del problema.....	10
2.6. Hipótesis	10
2.7. Objetivo general.....	10
2.8. Objetivos específicos	10
3. Metodología	11
3.1. Área de estudio	11
3.2 Datos de <i>Mesodesma mactroides</i>	12
3.3. Datos ambientales	14
4. Resultados	17
4.1 Climatología y variabilidad en el ASO	17
4.2 Comparación entre reanálisis	24
4.3. Tendencia en TSM y EV	26
4.4. Relación entre abundancia y condiciones ambientales	28
4.5 Mecanismos de enfriamiento.....	37
4.6 Simulación de flujos larvales en la metapoblación	41
5. Discusión	42
5.1. TSM, EV y salinidad superficial.....	42
5.2. Mecanismos de enfriamiento.....	44
5.3. ENSO	45
5.4. Tendencia en TSM y EV	45
5.5. Simulación de flujos larvales en la metapoblación.	46
5.6. Posibles implicancias ecológicas provocadas por las condiciones ambientales.....	47
6. Conclusiones.....	49
7. Perspectivas.....	50
8. Bibliografía	51

1. Resumen

Las especies marinas suelen presentar grandes fluctuaciones en su abundancia poblacional. Desentrañar los efectos relativos de los factores que afectan a la dinámica de sus poblaciones ha sido considerado un objetivo central en biología marina y particularmente en la ciencia pesquera a la hora de tomar acciones de manejo. Este estudio se centra en la influencia de la circulación atmosférica y oceánica del Atlántico Sudoccidental (ASO) sobre la abundancia de la almeja amarilla *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy en diferentes escalas espacio-temporales a través de los reanálisis Simple Ocean Data Assimilation (SODA), Global Ocean Physics Reanalysis (CGLORS) y datos de temperatura superficial del mar de las series de Reynolds et al. (2002). Se utilizaron datos de abundancia anual comprendidos entre 1986 y 2008. Los resultados indican que la abundancia presenta correlación significativa con una configuración ciclónica de anomalías de esfuerzo de vientos en el ASO, anomalías regionales negativas de temperatura de superficie del mar (TSM) y positivas de salinidad sobre la plataforma uruguaya. A escala interanual se observa que la fase fría de El Niño-Oscilación Sur y un océano Atlántico ecuatorial cálido favorecen la abundancia de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy. La advección de aguas subantárticas por esfuerzo de vientos paralelos a la costa y corrientes geostróficas, así como flujos de calor en superficie hacia la atmósfera, se plantean como posibles mecanismos de enfriamiento de las aguas de plataforma. En todo el período de estudio existe una tendencia significativa al aumento de la TSM de al menos 1°C en Barra del Chuy. Se plantea que el beneficio ecológico en la abundancia dado por el enfriamiento y vientos on shore en Barra del Chuy podría estar dado por un beneficio fisiológico así como por el aumento y acumulación en la zona de swash de la diatomea *Asterionellopsis glacialis* como fuente de alimentación y que a su vez la población de Barra del Chuy podría estar recibiendo un flujo larval considerable desde Brasil.

2. Introducción

Las especies marinas suelen presentar grandes fluctuaciones en su abundancia poblacional. Desentrañar los efectos relativos de los factores que afectan a la dinámica de sus poblaciones ha sido considerado un objetivo central en biología marina y particularmente en la ciencia pesquera a la hora de tomar acciones de manejo (Rouyer et al. 2008). Pueden considerarse como principales factores de incidencia el efecto del ambiente, la pesca y las interacciones entre organismos (Defeo y McLachlan 2005; Perry et al. 2008). Estos factores adquieren distinta relevancia en diferentes escalas espacio-temporales y no son simplemente aditivos sino que interactúan entre ellos y presentan respuestas al cambio, no necesariamente lineales. Esto hace necesario contemplarlos en su conjunto a la hora de modelar la dinámica poblacional (Bjørnstad et al. 2001). Comprender y predecir la respuesta de las especies ante la sumatoria de estos forzantes es quizás el mayor desafío de la biología poblacional (Rouyer et al. 2008).

2.1. Principales factores de variabilidad poblacional: el ambiente, la pesca y las interacciones bióticas

El ambiente actúa directamente sobre los organismos afectando su fisiología, o indirectamente alterando, por ejemplo, la dispersión y la estructura de la comunidad (Hughes et al. 2000; McCarthy 2001). El efecto fisiológico es el principal determinante de la tolerancia de una especie al ambiente. Ante un cambio ambiental, los organismos responden inicialmente sobre la base de las adaptaciones fisiológicas y comportamentales moldeadas a través de su historia evolutiva (Somero 2012). Las nuevas condiciones pueden ser fisiológicamente tolerables, beneficiosas, o intolerables, y promover la migración y/o expansión/extinción local. Esto se transmite a nivel poblacional, y provoca cambios en la abundancia, distribución, fenología, entre otros (Parmesan 2006). El efecto del ambiente ha sido particularmente estudiado y postulado como el mayor factor de variabilidad poblacional, principalmente a través del éxito o el fracaso en el

reclutamiento en especies con etapas larvales planctónicas (Sissenwine 1984; Defeo y McLachlan 2005). Por último, a nivel comunitario y ecosistémico, puede desestabilizar procesos fuertemente acoplados como las relaciones mutualistas o las coincidencias temporales interespecíficas, así como generar cambios en relaciones tróficas. En un recurso en particular, esto puede verse reflejado como una contracción/expansión de su abundancia y/o distribución en un principio, sin una razón fácil de determinar (Doney et al. 2012)

Una herramienta ampliamente utilizada para cuantificar los efectos del ambiente sobre los organismos consiste en utilizar modelos bioclimáticos o de nicho ambiental, definidos a partir de la teoría del nicho (Hutchinson 1957) como el conjunto de condiciones ambientales en el que una especie puede vivir y crecer (Cheung et al. 2008). Este método ha sido utilizado para describir y predecir variaciones en la abundancia y distribución de las especies, a través de observaciones o predicciones en el cambio del clima asociado a sus condiciones óptimas para vivir y reproducirse (Pearson y Dawson 2003). Es validado a través de la correcta predicción de lo observado y presenta fortalezas que, en algunos casos, permiten su aplicación en el manejo de un recurso natural renovable (Cheung et al. 2009).

El estudio del clima ha avanzado mucho en las últimas décadas, entre otras cosas, gracias al desarrollo de la tecnología satelital (Reynolds et al 2002) y al acceso en forma libre a series históricas de datos a nivel global. A su vez, acceder a datos de abundancia o estimadores de abundancia, como por ejemplo datos pesqueros de captura por unidad de esfuerzo (CPUE) en un lugar y tiempo determinado, ya es suficiente para desarrollar estos modelos que suelen explicar y predecir tendencias de mediano y largo plazo, en general de forma acertada pero con resultados muy variables (Cheung et al. 2008). Estos modelos son utilizados para predecir fluctuaciones en la abundancia y/o distribución de stocks pesqueros asociados a los efectos provocados por oscilaciones climáticas como El Niño-Oscilación Sur (ENSO por su sigla en inglés), la Oscilación del Atlántico Norte (NAO por su sigla en inglés)

y su influencia sobre el océano, o la Oscilación Multidecadal del Atlántico (AMO por su sigla en inglés) (Lehodey 1997; Stenseth et al. 2002; Ortega et al. 2012), las cuales al día de hoy presentan cierto grado de predictibilidad a corto plazo. Sin embargo, sus predicciones tienen problemas para discernir entre nicho fundamental y nicho realizado, ya que no suelen considerar las interacciones bióticas, la historia evolutiva, el mecanismo de dispersión, el determinar si es fuente o sumidero de una metapoblación, y si está o no en equilibrio con el ambiente (Cheung et al. 2009; Guisan y Thuiller 2005). Estos modelos suelen ser más exitosos en el límite de distribución de la especie, donde la presencia o ausencia suele estar asociada a la expansión o contracción de sus condiciones climáticas óptimas (Myers 1998). Davis et al. (1998) señalan que lo ideal es tomarlos como modelo nulo al cual incorporar otros de los factores mencionados.

En un escenario de cambio climático, en el que se predice y observa un aumento sistemático de temperatura superficial del mar, cambios en la circulación, estratificación y acidificación de los océanos, e incremento de eventos climáticos extremos (IPCC 2007; IPCC 2013), es importante comprender la respuesta de las especies a estas perturbaciones, de modo de poder predecir su comportamiento y tomar acciones de manejo más certeras (Perry et al. 2005; Defeo et al. 2013). Para ello es necesario contar con series de tiempo de largo plazo de datos biológicos, las cuales suelen escasear (Ducklow et al. 2009). Como regla general, se predice una migración en la distribución de las especies de climas templados hacia mayores latitudes y/o profundidades (Perry et al. 2005).

En cuanto a la pesca, está fuertemente documentado su efecto sobre las poblaciones con y sin interés comercial, a través de la captura incidental debido a la baja selectividad del arte utilizado y/o a la destrucción del hábitat en la maniobra (Jackson et al. 2001). Esta actividad ha llevado incluso a la extinción de especies de gran porte que suelen resultar rentables aún en bajas densidades poblacionales (Pauly et al. 1998; Milessi et al. 2005), o a través de un efecto Allee antropogénico en el que la disminución en la CPUE provocada por la baja densidad poblacional es

económicamente compensada por el aumento en el precio del producto generado por su escasez (Defeo y Castilla 2012; Ortega et al. 2012). La pesca, y más aún la pesca excesiva, pueden conducir a cambios en la forma en que una población explotada responde a fluctuaciones ambientales y al cambio climático, en particular a través de los efectos demográficos que provocan al remover los individuos mayormente adultos, los cuales suelen tener mayor resistencia a cambios ambientales (Worm y Myers 2004; Planque et al. 2010).

Las interacciones bióticas cumplen un rol fundamental en la abundancia de una especie. Las relaciones de competencia, tanto intra como interespecíficas, son un fuerte moderador de la abundancia poblacional (Defeo et al. 1997; Brazeiro y Defeo 1999; Defeo y McLachlan 2005). Suele distinguirse, y eventualmente cuantificarse, entre la regulación por predación o “top down” y por disponibilidad de recurso o “bottom up” (Planque et al. 2008). La abundancia de predadores en el control descendente de pequeños peces pelágicos, presas de grandes predadores, o la de sustrato para asentarse en organismos bentónicos, son algunos ejemplos. En algunos casos, únicamente en base a estas relaciones se ha podido explicar gran parte de la fluctuación poblacional (Worm y Myers 2003). A su vez, la interacción con la pesca puede generar desequilibrios en estas interacciones bióticas (ej.: desequilibrio en cascadas tróficas o en el “loop” predador-presa) (Daskalov et al. 2007; Köster y Möllmann 2000), llegando incluso a puntos de no retorno, que junto con la variabilidad ambiental proponen un marco de difícil comprensión y dificultan la implementación de medidas de manejo (Defeo et al. 2013).

2.2 La circulación en el Atlántico Sudoccidental

La circulación oceánica de superficie y la atmosférica están fuertemente acopladas. La circulación atmosférica del Atlántico Sudoccidental está dominada por el anticiclón semipermanente del Atlántico Sur (Sverdrup et al. 1942; Peterson y Stramma 1991). En el borde oeste del océano, sobre los 38° S, se da la confluencia entre la corriente cálida y salina de Brasil proveniente del norte como una

ramificación de la Corriente Sud Ecuatorial, y la corriente fría menos salina de Malvinas proveniente del sur como una ramificación de la Corriente Circumpolar Antártica (Matano et al. 1993). Esta convergencia, llamada Convergencia Brasil-Malvinas (CBM), tiene asociada varios frentes definidos por una temperatura y salinidad específicas (Severov et al. 2012) de los cuales se generan inestabilidades oceánicas que dan lugar a remolinos o anillos oceánicos (“eddies”) y como consecuencia una región de alta energía, productividad primaria y gran variabilidad espacio-temporal (Machado et al. 2013).

La CBM presenta una marcada variabilidad estacional e interanual. En el invierno austral se desplaza hacia el Norte (37°S) mientras que en verano lo hace hacia el Sur (39°S). Como una continuación de la confluencia, sobre la plataforma se encuentra el Frente Subtropical de Plataforma (FSTP), cercano a los 32°S y hasta los 36°S con una orientación Norte-Sur, el cual divide Aguas Subantárticas de Plataforma con Aguas Subtropicales de Plataforma (Piola et al 2000). Hacia la costa y definidas por poseer salinidad menor a 33,2 se encuentran las Aguas Costeras que están fuertemente influenciadas por descargas de agua continental, presentando así una alta variabilidad en su composición de temperatura y salinidad (Guerrero y Piola 1997). Las descargas continentales, principalmente la del estuario del Río de la Plata (RdIP), juegan un papel determinante en la circulación de la región. Con un promedio de descarga $23.000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, diluye las aguas sobre la plataforma generando frentes y procesos de estratificación (Piola et al. 2000). La pluma de descarga del RdIP también presenta una variabilidad estacional e interanual. En invierno, debido a vientos predominantemente del suroeste, alcanza unos 350 km más en dirección NE que en verano, y en años ENSO cálido puede hacerlo aún más, producto del aumento del caudal del RdIP y de variaciones de la dirección de la componente del viento a lo largo de la costa uruguaya y del sur de Brasil (Piola 2002), influyendo en la estratificación y productividad primaria (Machado et al. 2013).

Durante la fase positiva de ENSO aumentan las precipitaciones en la cuenca del RdIP, principalmente durante primavera y verano, y la temperatura superficial del mar en la región, mientras durante la fase fría de ENSO, si bien presentan una tendencia a provocar las consecuencias opuestas, no necesariamente lo hacen con la misma intensidad (Barreiro 2009). El Atlántico ecuatorial puede modular la influencia de ENSO durante el verano en las precipitaciones del sudeste de América del Sur, de tal manera que cuando el Atlántico ecuatorial se encuentra cálido, la influencia de El Niño es más débil (Barreiro y Tippmann 2008). La combinación de las descargas de agua dulce, la confluencia de corrientes y diferentes fenómenos ocurriendo en diferentes escalas temporales, proponen un marco hidrográfico distintivo de gran variabilidad (Ortega y Martínez 2007; Machado et al. 2013) (Figs. 1 y 2).

2.3. El caso de *Mesodesma mactroides*

La almeja amarilla *Mesodesma mactroides* Reeve, 1854 (Bivalvia: Mesodesmatidae) de origen antártico (Von Ihering 1907), es uno de los bivalvos más comunes en la zona intermareal de playas arenosas de la costa atlántica de América del Sur, entre Brasil (23°S) y Argentina (41°S) (McLachlan et al. 1996; Fiori y Defeo 2006). Presenta un ciclo de vida con una larva planctónica de aproximadamente 1 mes y un adulto bentónico con un máximo de vida promedio de 3,5 años. De crecimiento rápido y alta fecundidad (5.300.000 huevos.hembra madura⁻¹), presenta una talla de primera madurez cercana a los 43 mm, que se corresponde con el año de vida (Defeo et al. 1992a). Los individuos menores al año de edad suelen representar alrededor del 83% de la población (Lima et al. 2000). En primavera-verano presenta la máxima tasa de crecimiento mientras que a fines de otoño e invierno el crecimiento es mínimo (Defeo et al. 1992a) y los individuos migran hacia la zona sublitoral para evitar la escasez de alimento y las temperaturas extremas (Defeo et al. 1986). La expectativa de vida y la talla media de los individuos aumenta con la latitud, mientras que la frecuencia de reproducción y velocidad de crecimiento se reducen (Fiori y Defeo 2006),

presentando un gradiente de estrategias r a estrategias K hacia mayores latitudes. Sin embargo, Silva (2008) a través del estudio de parte de la secuencia del gen mitocondrial para la Citocromo Oxidasa I, encontró una pequeña diferenciación poblacional a lo largo del rango de distribución en Brasil entre las almejas del Estado de San Pablo y las del Sur, reafirmando la idea de metapoblación sugerido en Fiori y Defeo (2006). Ésta estaría moldeada por las características ambientales, con una historia de grandes fluctuaciones poblacionales y un gran potencial de dispersión larval, pudiendo repoblar las playas luego de mortandades masivas desde lugares muy lejanos.

Los mecanismos de regulación poblacional en *M. mactroides* no escapan a los mencionados anteriormente. Si bien se consideraba a las playas arenosas como “desiertos ecológicos”, regulados únicamente por factores físicos (McLachlan 1983), varios trabajos han demostrado la relevancia de la competencia tanto inter como intraespecífica en la regulación poblacional de esta especie (Defeo et al. 1997; Lima et al. 2000). A modo de ejemplo, a altas densidades de adultos se da el fenómeno de sobrecompensación, competencia intra-específica en que el reclutamiento se ve disminuido por la alta densidad de adultos (Brazeiro y Defeo 1999).

Se han registrado mortandades masivas en el rango de distribución de esta especie en orden cronológico hacia altas latitudes, en Brasil en marzo de 1993, Uruguay en noviembre de 1994 y Argentina entre setiembre y noviembre de 1995, 2000 y 2002 (Fiori et al. 2004). Si bien aún se desconocen las causas, se postula para Brasil que pueden haberse debido a acumulación de toxinas producto de floraciones algales nocivas (Odebrecht et al. 1995a). Fiori et al. (2004) proponen que la mortandad masiva en Argentina en el extremo Sur de su distribución entre 2000 y 2002, de la cual la población no se ha recuperado, pudo haber sido provocada por un parásito de tipo coccidio no identificado, afectando principalmente a los individuos de mayor tamaño. López et al. (2008) plantean que la mortandad en el extremo Norte de su distribución en Argentina pudo deberse a una fuerte tormenta de dirección

sureste que provocó ondas capaces de remover organismos infralitorales y un aumento del nivel del mar que al retroceder generó cambios en la morfodinámica de la playa provocando un varamiento masivo. También se postula que pudieron estar asociadas a anomalías positivas de temperatura de superficie del mar (Ortega et al. 2012). La incapacidad de predecir estas mortandades genera incertidumbre acerca del comportamiento del recurso a largo plazo, dificultando la implementación de medidas de manejo (Defeo 2003).

2.4. *Mesodesma mactroides* en Uruguay

En Uruguay, la distribución principal de *M. mactroides* está limitada por dos descargas de agua dulce: el Arroyo Chuy al norte, y otra artificial al sur, el Canal Andreoni, ocupando un arco de playa de 22 km de extensión con características disipativas, definidas por una suave pendiente, arena fina y fuerte acción del oleaje (Defeo 1987, 1989). Es el segundo recurso malacológico del Uruguay. Se extrae artesanalmente con palas en la zona intermareal (Defeo 1989).

La pesquería es regulada a través de un sistema de co-manejo en el que pescadores, científicos y autoridades participan y toman decisiones de forma conjunta (Castilla y Defeo 2001), luego de haber sido fuertemente sobreexplotada en la década del 80 declarándose el cierre de la pesquería en abril de 1987. En 1990 la pesquería fue reabierta con la determinación de medidas operacionales de manejo, tales como cuotas de captura por estación, rotación de áreas, talla mínima legal y cuotas individuales de pesca (Defeo 1993). Entre 1990 y 1993, la CPUE se duplicó respecto a las cifras anteriores a la clausura. En noviembre de 1994, la ocurrencia de mortandades masivas (Méndez 1995) determinó la clausura de la pesquería, que fue reabierta en 2009, también bajo un esquema de co-manejo (Gianelli 2014).

En cuanto a los antecedentes de la influencia de variables ambientales sobre la especie en Barra del Chuy, se observó que las anomalías positivas anuales de temperatura superficial del mar en el área de estudio presentaron una correlación negativa con la abundancia anual (Ortega et al. 2012). A su vez, se ha registrado un aumento en la anomalía de velocidad de vientos, principalmente de componente Sur, así como anomalías positivas de temperatura superficial del mar en los últimos años en la región de la playa de Barra del Chuy, intensificando sus características disipativas (Ortega et al. 2013).

2.5. Planteamiento del problema

Si bien la pesquería está regulada hace ya varios años, los datos históricos de abundancia de *M. mactroides* en Barra del Chuy muestran grandes variaciones interanuales conjuntamente con una tendencia decreciente en el tiempo. Ortega (2012) sugiere profundizar en los estudios climáticos para lograr una mejor comprensión de la dinámica poblacional de esta especie. Por lo tanto, se plantean las siguientes hipótesis y objetivos:

2.6. Hipótesis

Las anomalías positivas de TSM, negativas de salinidad, e intensidad de esfuerzo de vientos, así como la fase cálida de ENSO afectan negativamente la abundancia de *M. mactroides* en la playa de Barra del Chuy.

2.7. Objetivo general

Evaluar el efecto de la circulación atmosférica y oceánica del Atlántico Sudoccidental en la abundancia de *M. mactroides* en diferentes escalas espaciales y temporales.

2.8. Objetivos específicos

-Analizar la variabilidad y tendencia de las variables ambientales durante el período de estudio.

- Evaluar el efecto de la TSM y salinidad en la abundancia de *M. mactroides*.
- Evaluar el efecto del esfuerzo de vientos en la abundancia de *M. mactroides*.
- Evaluar el efecto de ENSO sobre la abundancia de *M. mactroides*.

3. Metodología

3.1. Área de estudio

Barra del Chuy (33° 40'S, 53°29'W) se localiza sobre las costas del Océano Atlántico en su región Sudoccidental, en el departamento de Rocha, Uruguay (Fig. 1). Abarca 22 km ininterrumpidos de playa arenosa con características disipativas, definida por una pendiente suave (<4%), arena fina (0.23 mm) y fuerte acción del oleaje. Está limitada por dos descargas de agua dulce: el Canal Andreoni hacia el Sur y el Arroyo Chuy hacia el Norte (Lercari et al. 2002). Contiene la mayor diversidad de especies, densidad total y biomasa de todas las playas arenosas de Uruguay (Defeo et al. 1992b).

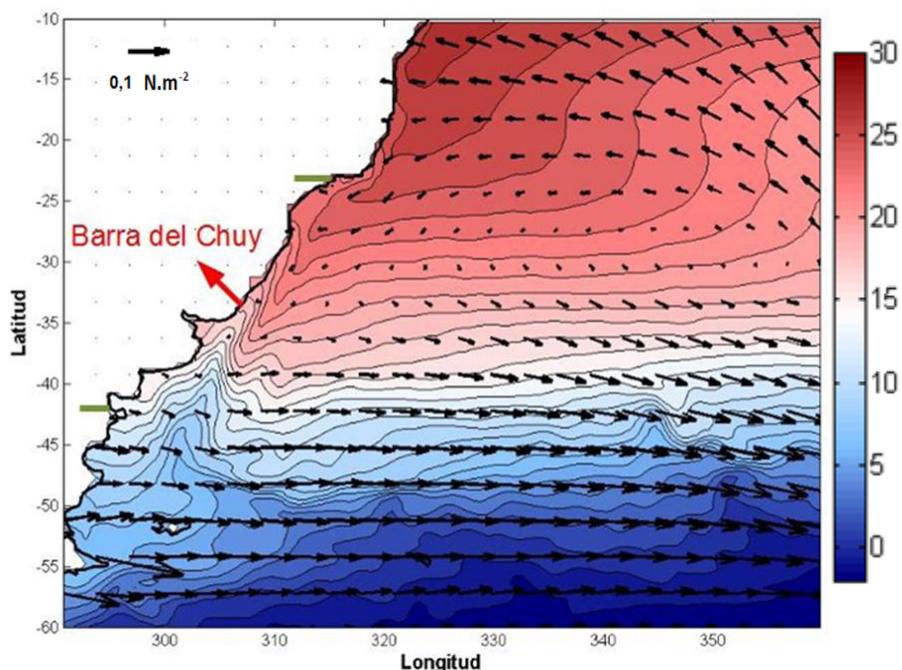


Figura 1. Temperatura media (°C) en sombra y esfuerzo de vientos medio (N.m⁻²) en flechas negras para el período 1986-2008. La flecha roja señala la ubicación de la playa de Barra del Chuy. En verde se indican los límites de distribución de *Mesodesma mactroides*.

3.2 Datos de *Mesodesma mactroides*

La población se ha muestreado al menos una vez al año desde 1982. Se realizan 22 transectos equidistantes, perpendiculares a la costa, separados por 1 km a lo largo de la playa de Barra del Chuy. Las unidades de muestreo (UM) se obtienen a intervalos de 4 m, desde la base de las dunas hasta la zona intermareal o del submareal somero donde se obtienen 2 UM sucesivas sin almejas. Las muestras se obtienen con un corer de 28,2 cm de diámetro y 40 cm de profundidad. Todos los individuos son contabilizados y medidos (Lima et al. 2000). Se calcula la abundancia media como ind.m^{-1} en base a Defeo (1996). En este trabajo se usan medias anuales de abundancia.

La serie de abundancia de *Mesodesma mactroides* presenta variabilidad interanual superpuesta a una tendencia negativa y significativa de $-248 \text{ ind.m}^{-1}.\text{año}^{-1}$ (Fig. 2). Al quitar de la serie los años con mayores capturas (63,8%) y esfuerzo pesquero (1982-1985), la serie oscila sin una tendencia significativa con una pendiente negativa ($-58 \text{ ind.m}^{-1}.\text{año}^{-1}$) (Fig. 2).

En este trabajo se consideró la serie a partir de 1986 a efectos de eliminar el efecto de mayor esfuerzo pesquero realizado desde 1982 hasta 1985. Esto permite centrar el estudio en el impacto de las variables ambientales en la abundancia.

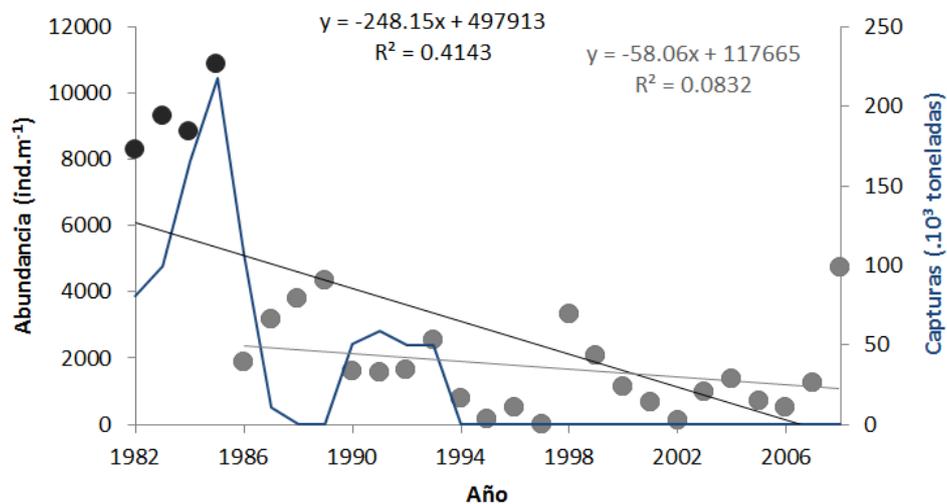


Figura 2. Abundancia anual (individuos.metro⁻¹) de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy entre 1986 y 2008 en gris y entre 1982 y 1986 en negro. La línea indica la tendencia

lineal con su ecuación de la recta y coeficiente de correlación correspondiente. En azul se muestra la serie de capturas ($\cdot 10^3$ toneladas) Los años en negro concentran el 63,8% de las capturas.

Los datos presentan una distribución sesgada positivamente (Figs. 3 y 4), donde los mayores valores de abundancia están más alejados de la media que los menores. Esto es característico de los invertebrados marinos con reproducción larval, capaces de tener grandes reclutamientos en años con condiciones favorables.

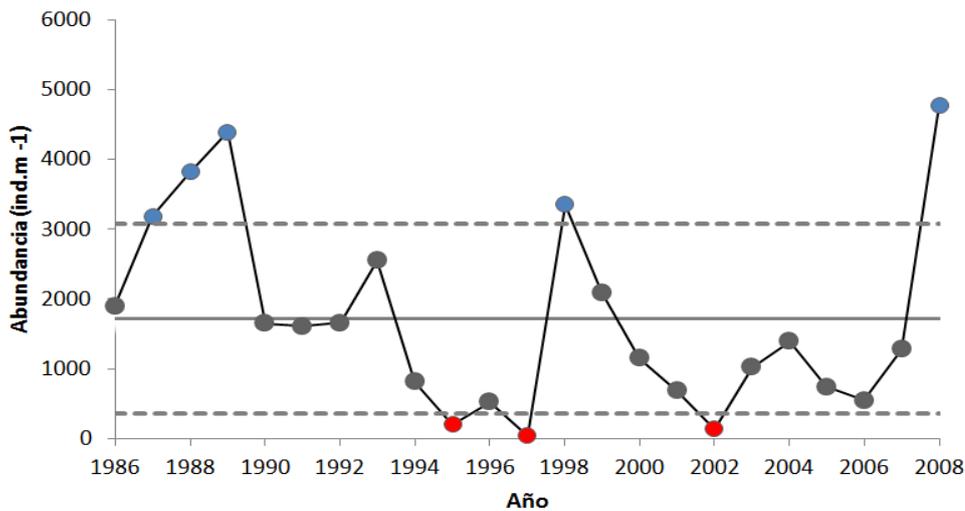


Figura 3. Serie de abundancia anual de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy. La línea gris indica la media y las punteadas la media \pm un desvío estándar. En azul se muestra los años pico de abundancia positivos, en rojo los negativos, y en negro los neutro utilizados en los composite.

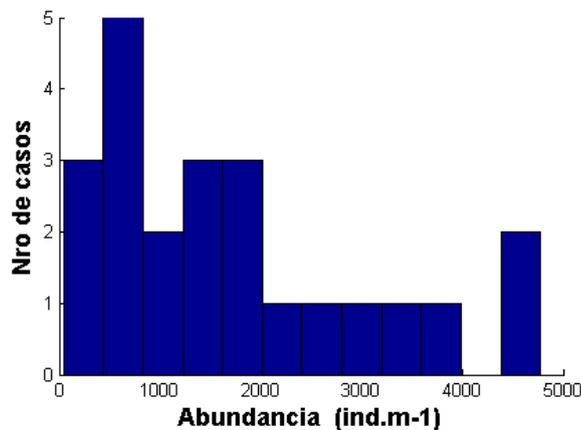


Figura 4. Histograma de abundancia anual de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy entre 1986 y 2008.

3.3. Datos ambientales

La base de datos ambientales proviene de reanálisis, los cuales consisten en asimilar datos observados en un modelo de circulación atmosférica u oceánica. Los reanálisis suelen cubrir varias décadas a nivel global y varios niveles verticales. Los productos de reanálisis se utilizan ampliamente en la investigación y los servicios climáticos, incluso para el seguimiento y la comparación de las condiciones climáticas actuales con los del pasado, la identificación de las causas de las variaciones del clima, la preparación de las predicciones climáticas y otras aplicaciones comerciales. La calidad del producto generado está estrechamente vinculada con la cantidad de datos observados asimilados. El hemisferio Sur y particularmente el ASO, no es la región con mayor cantidad de datos asimilados, por lo que se vuelve necesaria la comparación entre diferentes reanálisis.

En esta tesina se utilizaron los reanálisis Simple Ocean Data Assimilation (SODA 2.1.6) (Carton y Giese, 2008) (<http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.CARTON-GIESE/.SODA/>) y Global Ocean Physics Reanalysis (CGLORS) (<http://sextant.ifremer.fr/record/>). También se utilizaron datos de TSM de Reynolds (et al 2002) de resolución horizontal de $1^\circ \times 1^\circ$ y temporal mensual. (http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.IGOSS/.nmc/.Reyn_SmithOlv2/).

SODA posee una resolución horizontal de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ y 40 niveles verticales. Se usaron medias mensuales en el período 1978-2008. Los datos de temperatura asimilados en el modelo provienen de datos hidrográficos y sensoramiento remoto. Asimismo, los datos de salinidad observados provienen de datos hidrográficos y de World Ocean Atlas 2001 (Conkright et al 2002), siendo la cantidad de datos de salinidad asimilados un factor de 3-4 menor que los de temperatura.

CGLORS posee una resolución horizontal de $0,25^\circ \times 0,25^\circ$ y 50 niveles verticales. Los datos cubren el período 1978-2012, con resolución tanto diaria como mensual. Los datos de temperatura y salinidad asimilados provienen de perfiles de XBT, CTD, boyas Argo y boyas fijas. Los datos de esfuerzo de vientos provienen

de ERA-Interim. Se asimila también altura del nivel del mar proveniente del satélite AVISO. Tanto CGLORS como SODA poseen esfuerzo de vientos observados. A su vez, ambos reanálisis no representan aportes de agua continental lo cual diluye las aguas costeras.

Las variables ambientales utilizadas de los reanálisis fueron temperatura superficial del mar (TSM), salinidad superficial, esfuerzo de vientos (EV) con su componente zonal (τ_x) y meridional (τ_y) y altura del nivel del mar (ANM). De CGLORS también se utilizaron flujos de calor en superficie. En este estudio se consideró al Atlántico Sudoccidental como la región definida 10 y 60° S y 70° y 0° W, y se utilizaron datos para el mismo período que la abundancia de *Mesodesma mactroides* (1986-2008).

La influencia de los factores ambientales sobre la abundancia de *M.mactroides* se evaluó a diferentes escalas espaciales y temporales (estacional, anual y tendencia) a través de modelos de regresión lineal y correlación de Pearson. Para ello se utilizaron anomalías de las variables, utilizando la media del período de estudio (1986-2008) para calcularla. Para los análisis de regresión lineal de TSM se utilizó la abundancia estandarizada, restándole a la abundancia la media y dividiendo por el desvío estándar, de modo de tener media 0 y desvío estándar 1. Así, los datos tienden a presentar distribución normal y en los mapas de regresión un grado de anomalía de TSM se corresponde con x desvío estándar de la abundancia (1 desvío estándar = 1365 ind.m⁻¹).

El uso de la técnica de los composite permitió identificar la existencia de no-linealidades. Para los composite positivos (negativos) se utilizaron aquellos años cuyos valores fueron superiores (inferiores) a la media más (menos) un desvío estándar (ver Fig. 3).

Para analizar la variabilidad ambiental asociada a la abundancia con mayor resolución temporal, se realizó un análisis de autocorrelación de TSM mensual en

el punto más cercano a Barra del Chuy para estudiar la persistencia de la señal. En función del resultado, se estudió la variabilidad estacional, considerándose verano como la media de enero, febrero y marzo, otoño como la media de abril, mayo y junio, invierno como la media de julio, agosto y setiembre, y primavera como la media de octubre, noviembre y diciembre. De esta manera se realizaron regresiones y correlaciones lineales y composites entre la anomalía anual del promedio estacional y la abundancia anual, de modo que se comparó el mismo valor de abundancia con la anomalía de cada estación año a año.

La tendencia en TSM y EV se calculó como la regresión lineal de las anomalías con el tiempo y se multiplicó la pendiente por los 23 años del período de estudio.

Para estudiar posibles mecanismos de enfriamiento de la plataforma se rotaron τ_{ux} y τ_{uy} 45° en sentido antihorario de modo de dejarlos paralelos (positivo hacia el NE) y perpendiculares (positivo hacia el NO) a la costa, respectivamente.

La significancia estadística de los resultados se determinó con test de significancia de Student al 5% mientras que para los composite se determinó con test de diferencia de medias al 10%.

Por último, se realizaron simulaciones de dispersión larval con el software Ichthyop usando las salidas de un modelo de circulación del ASO de Rabellino (2015) para intentar hacer un primer análisis exploratorio entre posibles flujos de dispersión larval en la metapoblación.

Ichthyop (Lett et al. 2008) es un Modelo Basado en Individuos (IBM) diseñado para estudiar el efecto de los factores físicos y biológicos en la dinámica de los huevos y larvas de los peces. Simula el transporte lagrangiano de partículas utilizando campos oceanográficos (temperatura, salinidad, corrientes) producidos por modelos (por ej. ROMS). La corrida del modelo ROMS (Regional Ocean Modelling System) (Shchepetkin y McWilliams 2005) realizada por Rabellino (2015) tiene una grilla anidada que se extiende desde 64°W a 46°W y desde 26°S a los 42°S, con una

resolución horizontal de $1/12^\circ$ y 32 niveles en la vertical. Las condiciones de borde vienen del World Ocean Atlas 2009 (Levitus et al. 2013) y el forzante es el de COADS05 a excepción del forzante de salinidad para el cual se utilizó una base de datos observados.

Los análisis estadísticos se realizaron en el software MATLAB R2012a.

4. Resultados

4.1 Climatología y variabilidad en el ASO

La figura 5 muestra la media de TSM, EV, y salinidad superficial para el ASO. La circulación atmosférica de superficie está claramente dominada por el anticiclón semipermanente del Atlántico Sur, con su centro cercano a los 30° S y vientos hacia el oeste al Norte asociado a los vientos alisios y hacia el este al sur asociado a los vientos del oeste. Los valores de menor salinidad ocurren en plataforma y principalmente en el área de influencia del RdIP. La Zona Económica Exclusiva Uruguay (ZEEU) es una región de altos gradientes tanto en temperatura como salinidad. En Barra del Chuy, la media de TSM es de 18°C y la salinidad de 30 (Fig. 5). El modelo no representa aportes de agua continental lo cual diluye las aguas costeras por lo cual las variaciones de salinidad en el estuario no están bien representadas.

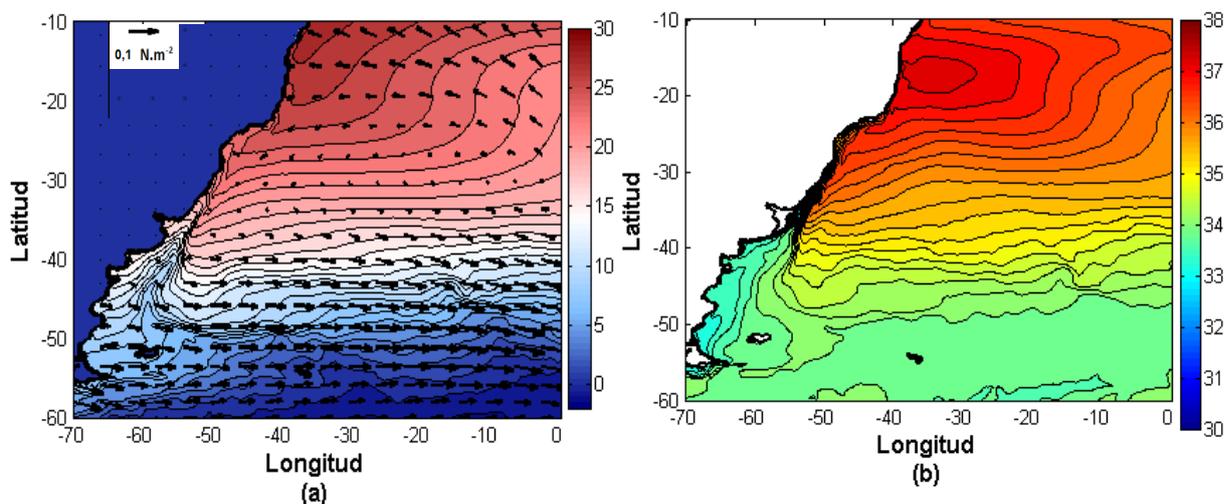


Figura 5. Media de a) temperatura de superficie del mar en sombra ($^\circ\text{C}$) y esfuerzo de vientos en flechas (N.m^{-2}) y b) Salinidad superficial para el Atlántico Sudoccidental en el período 1986-2008. Datos de CGLORS.

A escala interanual, la mayor variabilidad en TSM superficial se observa en la CBM y plataforma uruguaya con valores de 2 y 1,2°C respectivamente mientras que para la salinidad se observa el máximo de variabilidad asociado a la posición del frente de turbidez del RdIP con valor de 1 y la zona de influencia de la pluma de descarga en menor medida. Con respecto al EV, si bien el mayor desvío en el módulo se observa en altas latitudes asociado a los vientos del Oeste, se observa un máximo relativo en el desvío de EV zonales en la región cercana a Uruguay (Fig 6).

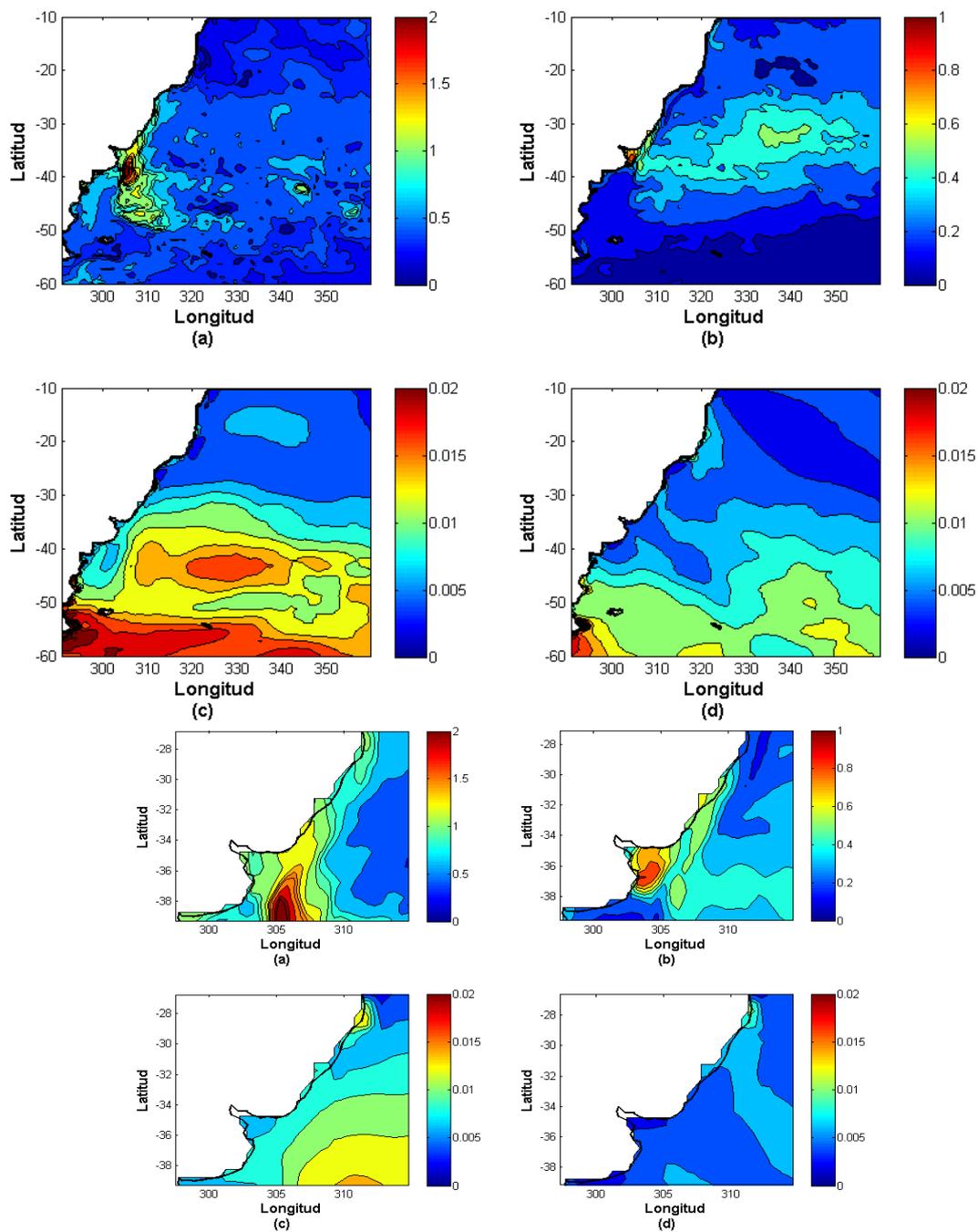


Figura 6. Desvío estándar de anomalía anual de TSM para el período 1986-2008 en el Atlántico

Sudoccidental de: a) Temperatura ($^{\circ}\text{C}$) b) Salinidad c) Taux ($\text{N}\cdot\text{m}^{-2}$) d) Tauy ($\text{N}\cdot\text{m}^{-2}$). Los paneles muestran un acercamiento a la ZEE uruguaya. Datos de SODA.

Los flujos de calor en superficie y altura del nivel del mar, presentan principalmente un comportamiento asociado a las corrientes de Malvinas y Brasil. La corriente de Malvinas fluye hacia el Norte más cercana al continente con ANM negativa con respecto al geode de referencia y absorción de calor cercano a $300 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ mientras que la corriente de Brasil lo contrario. Entre los 35 y 42°S co-ocurren y se observa una región de grandes gradientes. La variabilidad interanual en los flujos de calor en superficie asociado a dichas corrientes es cercana al 25% entre los 35 y 42°S mientras que para la ANM es máxima entre los 38° y 45° con hasta $0,12 \text{ m}$ asociado a la variabilidad interanual en la posición de la CBM. Por último, se observa un gradiente de diferencias en ANM de $0,15\text{m}$ y variabilidad interanual de $0,03\text{m}$ asociada al RdIP (Fig. 7).

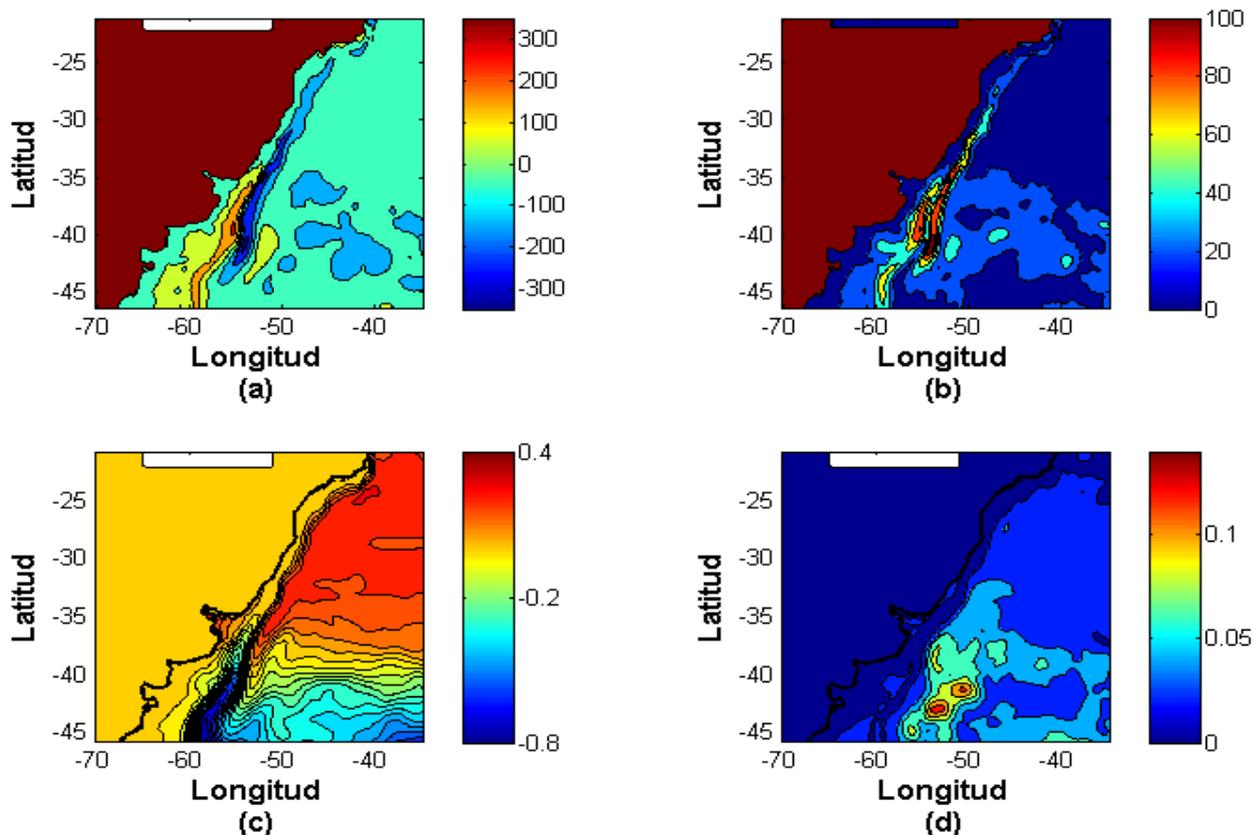


Figura 7. a) Media de Flujo de calor ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$), b) desvío interanual de flujo de calor ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$), c) media de altura del nivel del mar (m) y d) desvío interanual de altura del nivel del mar (m) para el período 1986-2008. Datos de CGLORS.

La figura 8 muestra la autocorrelación de la media mensual de TSM de la serie de Reynolds en el punto más cercano a Barra del Chuy (35°S, 53° W) para el período de estudio. Se observa que, la persistencia de la señal de forma significativa en dicha región del océano es de 3 meses (estacional).

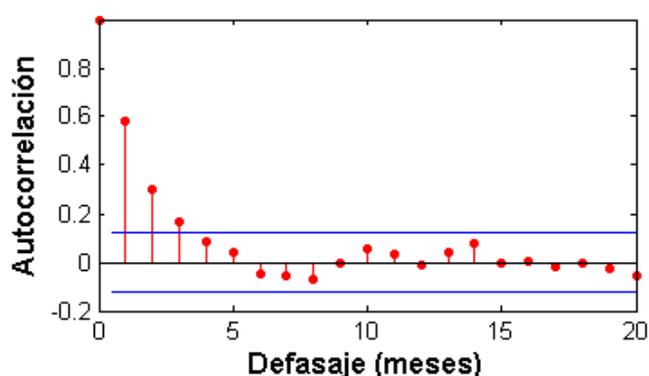


Figura 8. Autocorrelación de anomalía de TSM mensual en el período 1986-2008 para el punto más cercano a Barra del Chuy (33,5° S 53,5° W). Las barras azules encierran lo no significativo ($p < 0,05$). Datos de Reynolds.

A nivel estacional, la ZEEU presenta gran variabilidad, con diferencias de TSM de hasta 10°C entre invierno y verano en un mismo punto o entre plataforma y talud para una misma estación sobre el mismo eje de latitud, siendo invierno la estación que presenta los mayores gradientes. Los vientos también presentan una gran variabilidad estacional, predominantes del NE en primavera y verano y SO en otoño e invierno y con mayor intensidad (Fig. 9). La salinidad en plataforma está asociada a la dirección e intensidad del ciclo anual de la pluma de descarga del RdIP, la cual a su vez está estrechamente vinculada con los vientos y las precipitaciones, generando principalmente una disminución de 3 en la salinidad media de verano a invierno en la costa atlántica uruguaya. Fuera de plataforma, la variación estacional de salinidad es menor y está vinculada a la presencia de la corriente más salina de Brasil en verano o la de Malvinas más diluidas en invierno. En Barra del Chuy la TSM varía de una media de 23 °C en verano a 13° C en invierno. El mínimo de salinidad ocurre en invierno y el máximo ocurre en verano con 28 y 31, respectivamente (Fig. 10).

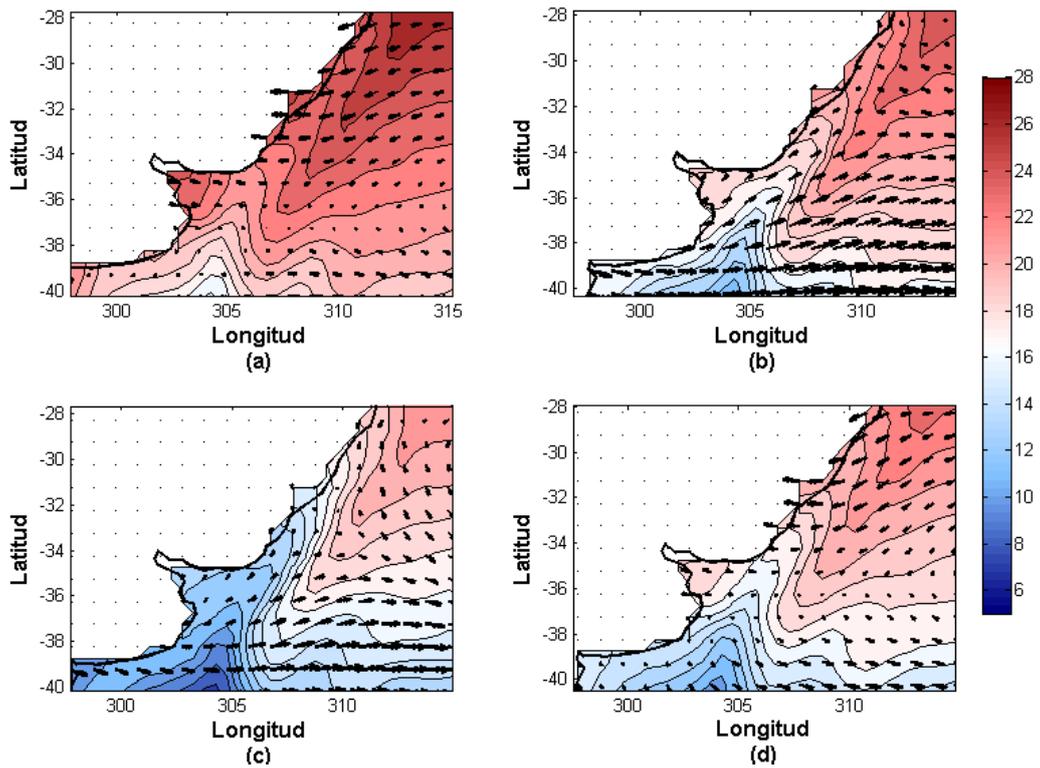


Figura 9. Media estacional de TSM y EV. a) verano b) otoño c) invierno d) primavera para el período 1986-2008. Datos de SODA.

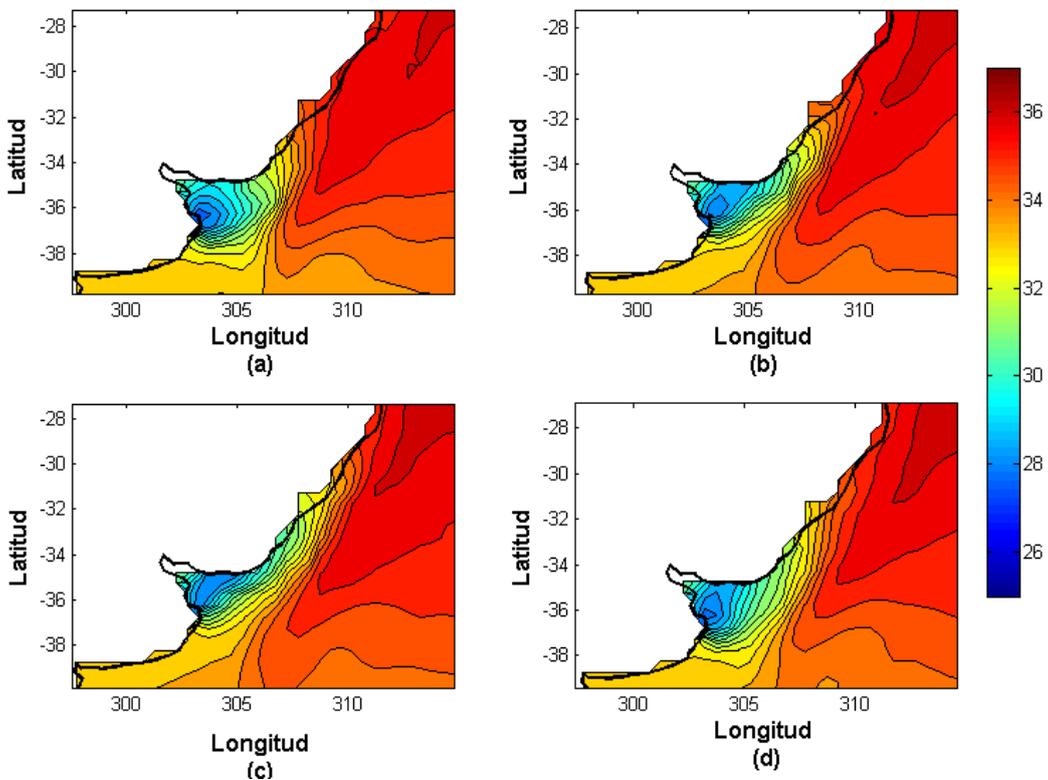


Figura 10. Media estacional de salinidad superficial a) verano b) otoño c) invierno d) primavera para el período 1986-2008. Datos de SODA.

En la plataforma uruguaya, la mayor variabilidad interanual en TSM ocurre en invierno y en menor medida en otoño (Fig. 11), mientras que para la salinidad superficial ocurre en verano (Fig. 12). En otoño, invierno y primavera se observa un máximo relativo en el sur de Brasil, asociado a los años de mayor descarga del RdIP, el cual suele ocurrir en eventos Niño. Con respecto al módulo de EV la mayor variabilidad interanual ocurre en otoño, tanto para vientos zonales (Fig. 13) como meridionales (Fig. 14). También se observan máximos relativos de vientos zonales en verano cercano a la costa.

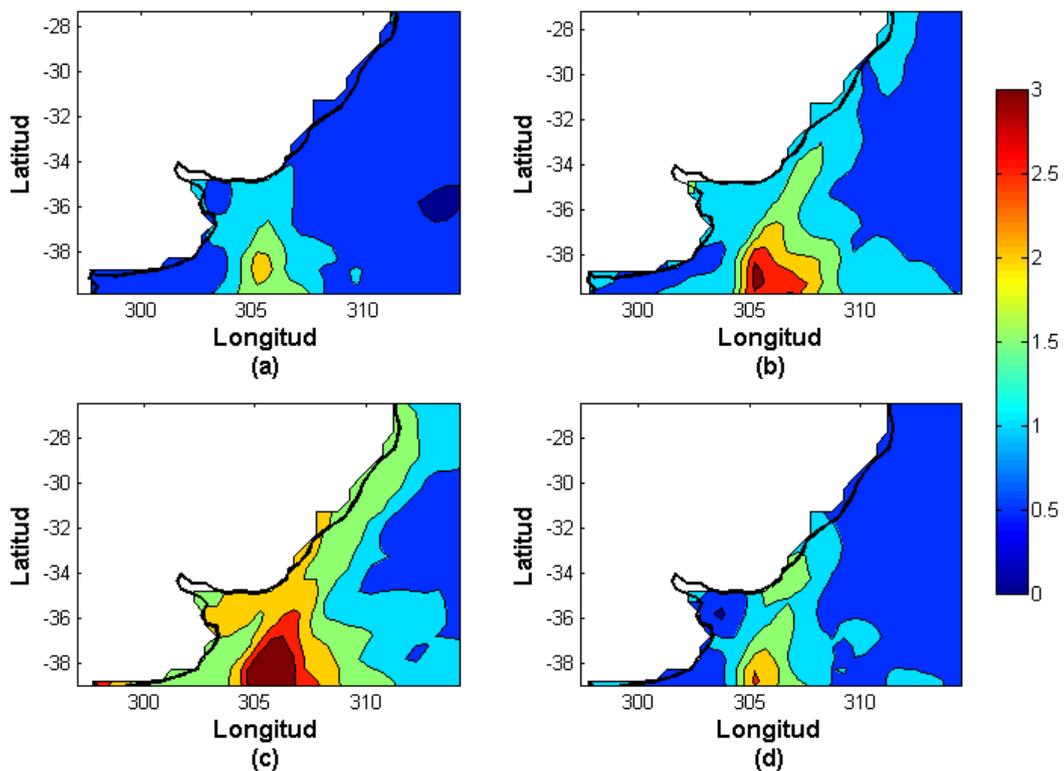


Figura 11. Desvío estándar interanual para la media de temperatura superficial del mar (°C) de a) verano b) otoño c) Invierno d) primavera para el período 1986-2008. Datos de SODA.

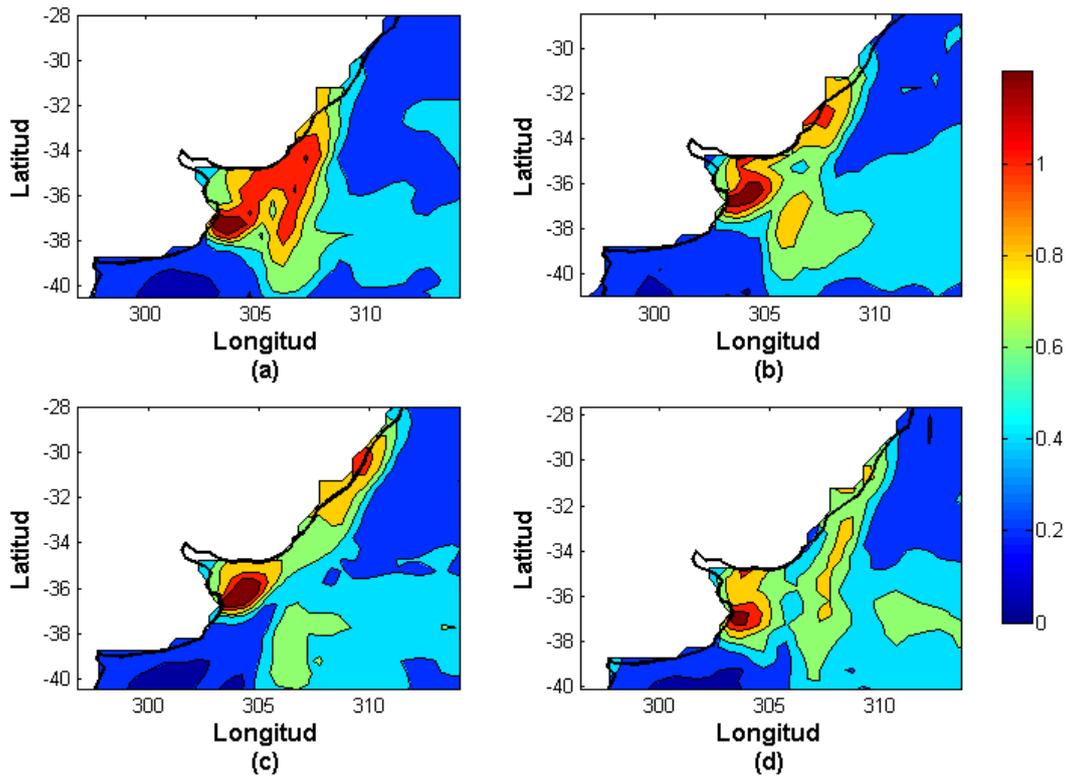


Figura 12. Desvío estándar interanual para la media de salinidad en a) verano b) otoño c) invierno d) primavera para el período 1986-2008. Datos de SODA.

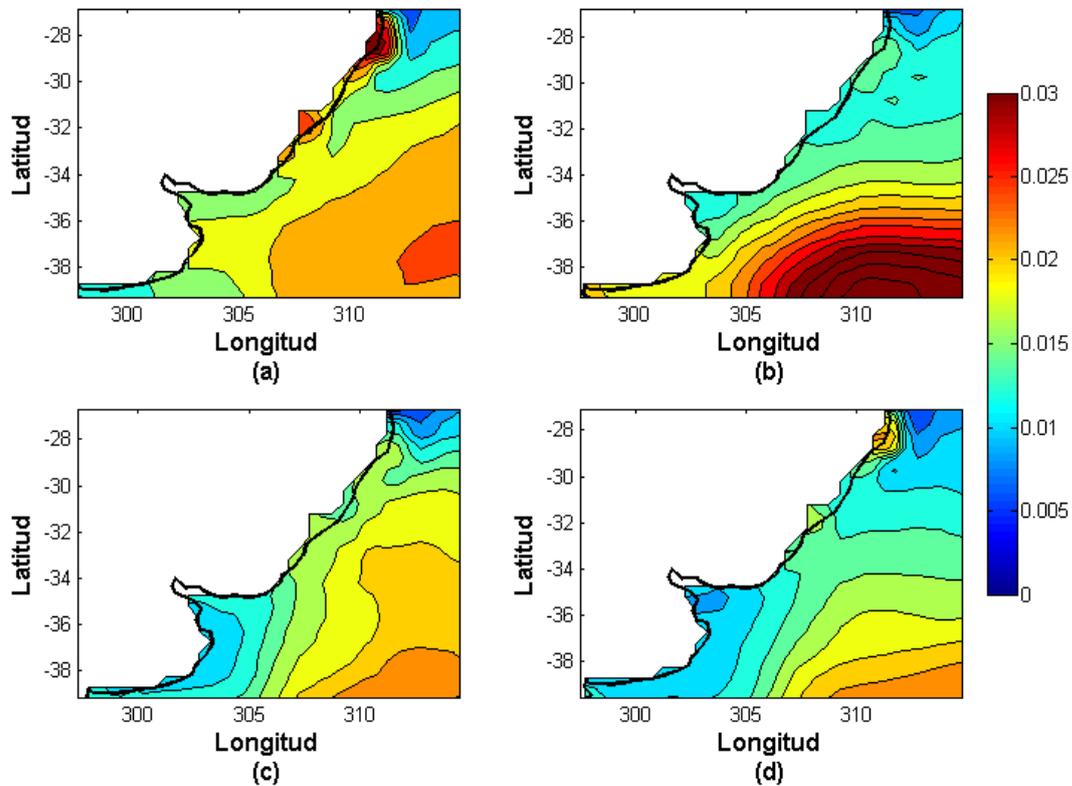


Figura 13. Desvío estándar interanual para la media de esfuerzo de vientos zonales ($Taux$) ($N.m^{-2}$) en a) verano b) otoño c) invierno d) primavera para el período 1986-2008. Datos de SODA.

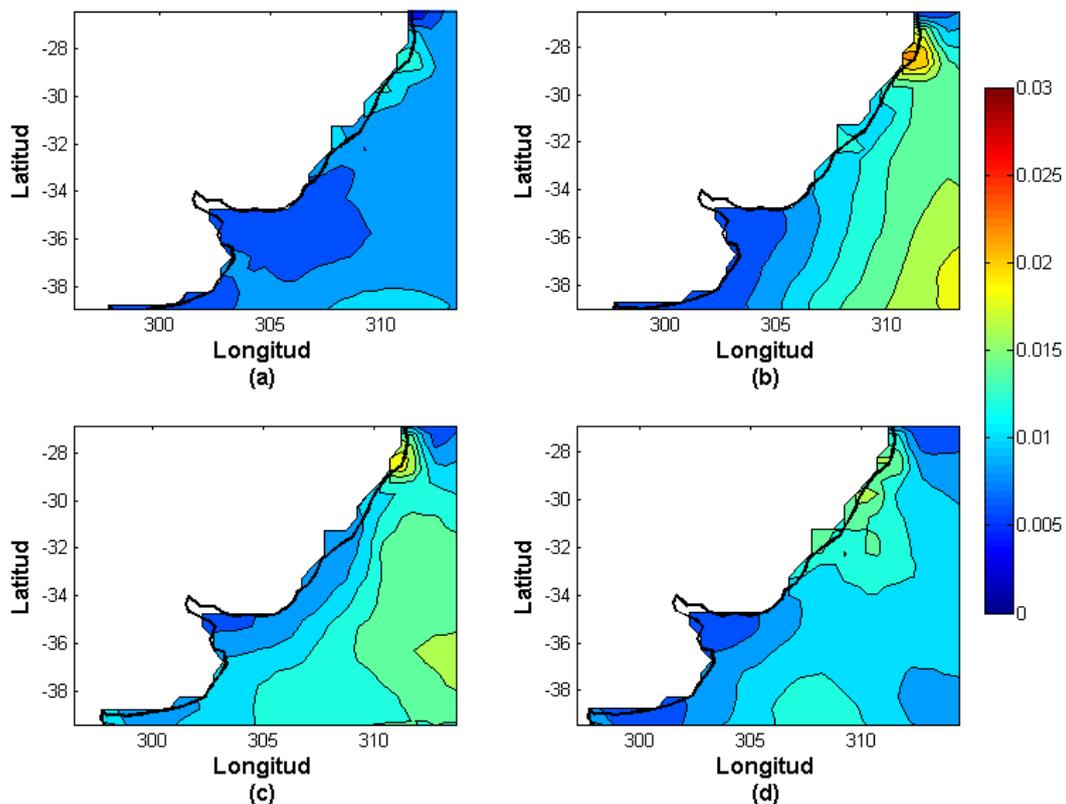


Figura 14. Desvío estándar interanual para la media de esfuerzo de vientos meridionales (Tau_y) ($N.m^{-2}$) en a) verano b) otoño c) invierno d) primavera para el período 1986-2008. Datos de SODA.

4.2 Comparación entre reanálisis

A los efectos de comparar la variabilidad de los campos de superficie de los reanálisis, se interpoló CGLORS en la grilla de SODA y se los correlacionó.

La correlación de la TSM entre los reanálisis es mayor a 0,8, en la mayoría de los puntos, particularmente al norte de $40^{\circ}S$ y sobre la plataforma. Las mayores diferencias se observan en la CBM y su zona de influencia, lo cual es esperable debido a la fuerte actividad dinámica de la región (Fig. 15a). En el caso de la salinidad la correlación es muy baja, probablemente debido a la poca información incluida en los reanálisis. Los valores mayores de correlación ocurren en la plataforma uruguaya y sur de Brasil, con valores cercanos a 0,7 (Fig. 15b) Con respecto al esfuerzo de vientos la correlación es muy alta, mayor a 0,9, debido a que ambos poseen datos observados (Fig. 15 c y d). Los diferentes métodos en la técnica de asimilación de datos así como la diferencia en la resolución espacial también pueden explicar estas diferencias. A los efectos de esta tesina se utilizaron

los reanálisis indistintamente a excepción de la salinidad en el cual se utilizó CGLORS por poseer mayor cantidad de datos observados.

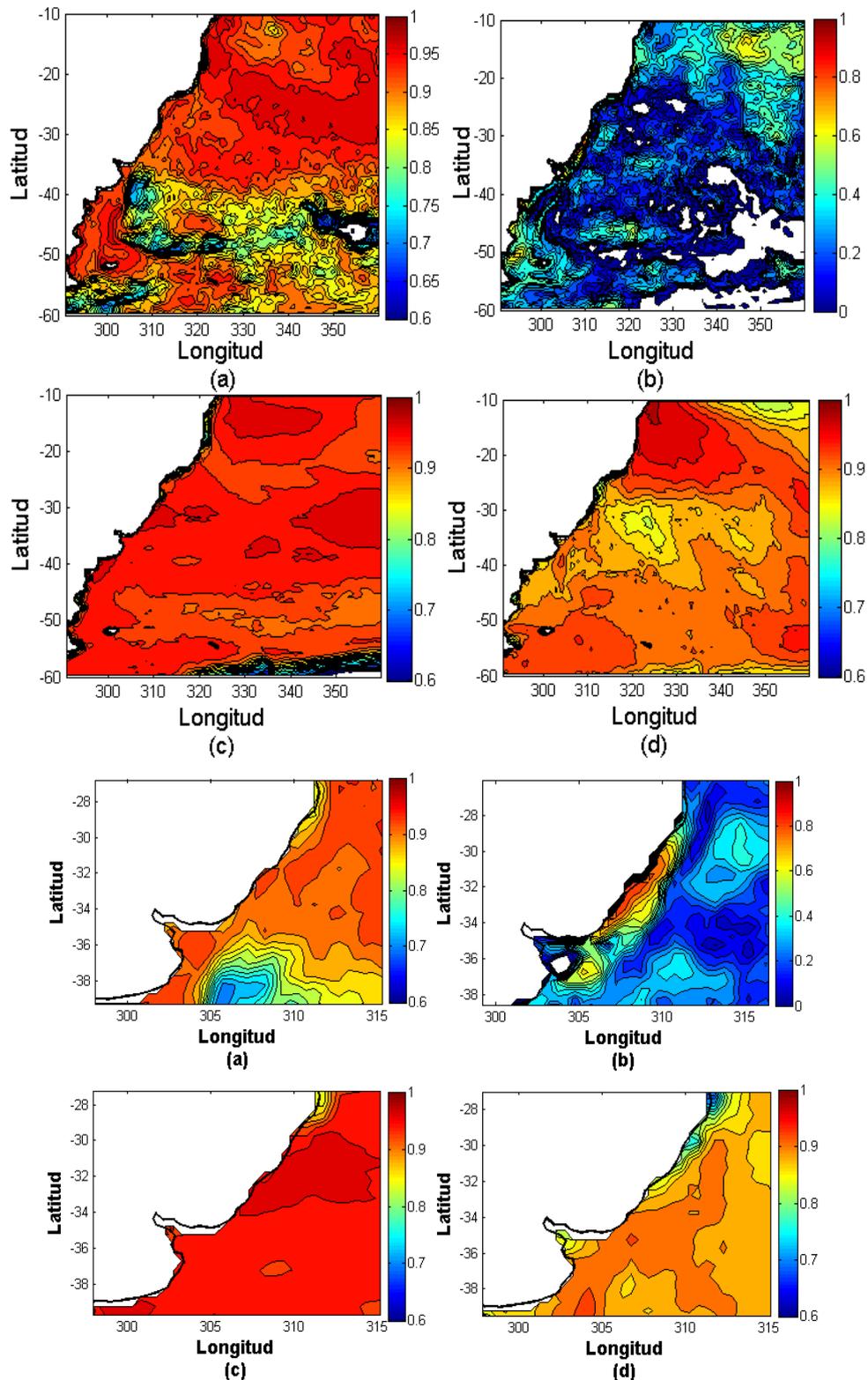


Figura 15. Regresión lineal punto a punto entre los reanálisis SODA y CGLORS (mensual, n=276) en el período 1986-2008 de a) temperatura, b) salinidad, c) tau_x, d) tau_y. Los paneles inferiores son un acercamiento a la ZEE.

4.3. Tendencia en TSM y EV

La tendencia en TSM y EV se calculó como la regresión lineal de las anomalías con el tiempo y se multiplicó la pendiente por los 23 años del período de estudio.

Tanto Reynolds, SODA como CGLORS presentan una tendencia significativa al calentamiento en la plataforma de Uruguay y Sur de Brasil, así como en la región de CBM. Sin embargo, difieren en los valores de la pendiente, CGLORS cerca de 1°C^{-1} en plataforma y CBM, Reynolds entre 2 y 1°C al alejarse del RdIP, mientras que SODA cerca de 2 y 4°C en plataforma y CBM durante todo el período de estudio, respectivamente (Fig. 16).

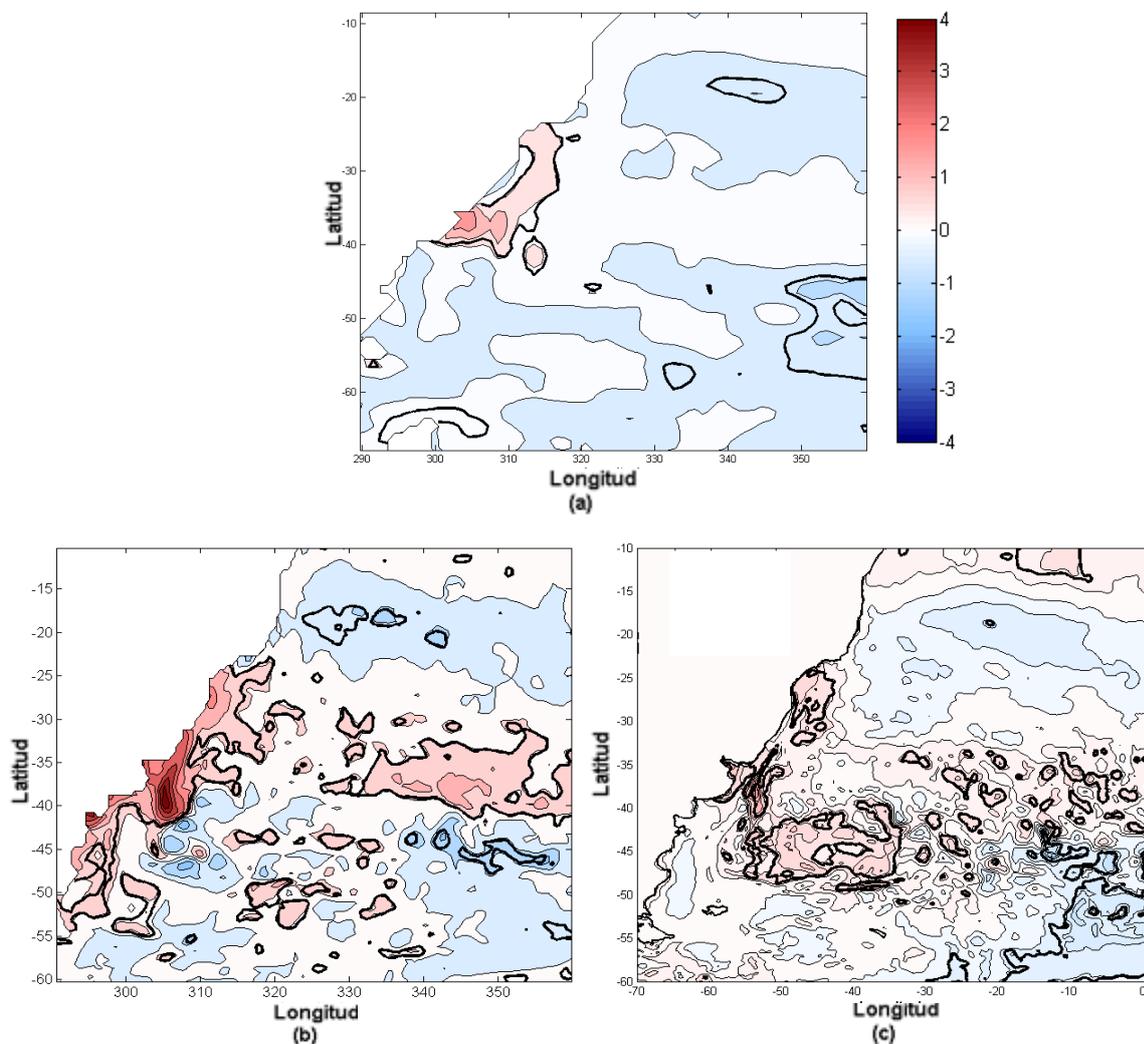


Figura 16. Pendiente de la regresión lineal de anomalía anual de TSM. 23 ($^{\circ}\text{C}\cdot\text{años}^{-1}$) en el tiempo entre 1986 y 2008. Datos de a) Reynolds b) SODA c) CGLORS. Los contornos en negrita encierran zonas significativas ($p < 0,05$).

La figura 17 muestra la tendencia lineal del esfuerzo de vientos en todo el período de estudio. Se observa que la mayor área significativa en el ocurre al norte de los 25°S, vinculada con un incremento en el módulo de los vientos alisios asociado quizás a la migración del anticiclón del Atlántico Sur hacia el sur durante el período de estudio, lo cual es parcialmente coincidente con la estructura de la correlación de anomalías anuales de EV en el tiempo. Cerca de Uruguay se observa significancia asociada a un incremento en el módulo de los vientos meridionales con componente sur entre los 35 y 39°S y con componente norte entre los 30 y 32°S. No se observa significancia para la componente zonal de los vientos en esta región (Fig. 17).

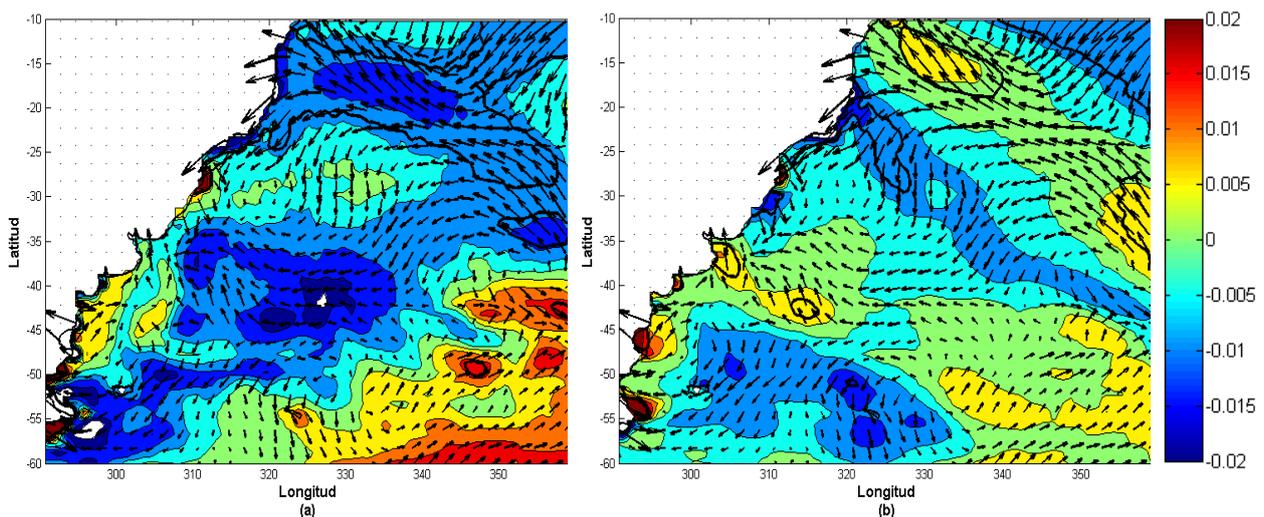


Figura 17. Pendiente de la regresión lineal de anomalía anual.23 de a) Taux b) Tauy ($\text{N.m}^{-2}.\text{años}^{-1}$) en el tiempo entre 1986 y 2008. Datos de SODA. Las flechas indican la estructura de la correlación del esfuerzo de vientos con el tiempo. Los contornos en negrita encierran zonas significativas ($p < 0,05$).

4.4. Relación entre abundancia y condiciones ambientales

La figura 18 muestra el mapa de regresión de anomalía anual de TSM (Reynolds) con abundancia de almeja en Barra del Chuy. Se observa correlación significativa en varias regiones del globo, destacándose la región del Pacífico ecuatorial oeste asociado a la zona del índice Niño 4 y el Atlántico ecuatorial con correlación negativa y positiva respectivamente, siendo estas las zonas de mayor valor absoluto de pendiente. Por otro lado, la región del ASO muestra correlación negativa significativa. De los composite es posible identificar cierta linealidad en las anomalías en la región ecuatorial, siendo la combinación de Pacífico frío (cálido) y Atlántico ecuatorial cálido (frío) años de picos de abundancia positiva (negativa), mientras que en el ASO si bien los años pico positivo fueron fríos, los picos negativos fueron más bien neutros (Fig. 19).

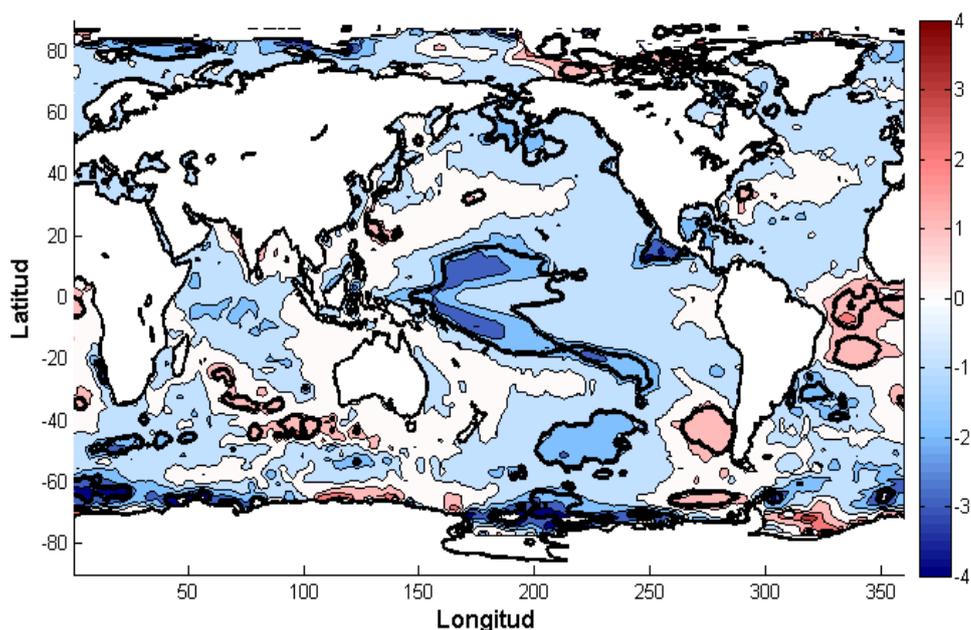


Figura 18. Pendiente de la regresión lineal entre abundancia anual estandarizada de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy y anomalía anual de TSM. La sombra indica el valor de la pendiente del ajuste lineal ($^{\circ}\text{C}^{-1}$). Los contornos en negrita encierran zonas de correlación significativas ($p < 0,05$). Datos de Reynolds.

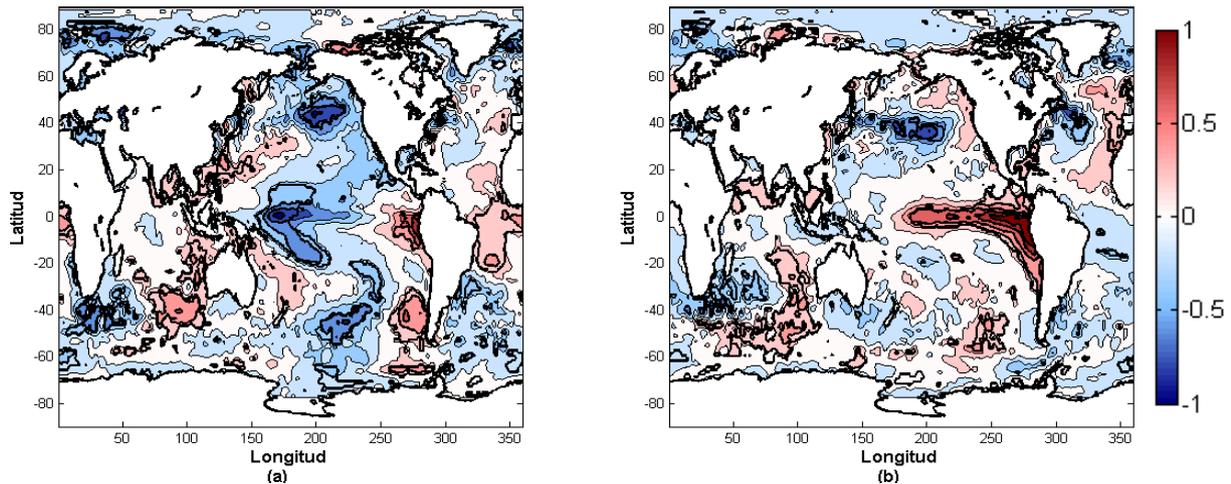


Figura 19. Composite de TSM ($^{\circ}\text{C}$) en los océanos del mundo para los años pico a) positivos b) negativos de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy. Los contornos en negrita encierran áreas marginalmente significativas ($p < 0,1$). Datos de Reynolds.

En los reanálisis, de los mapas de regresión y correlación de TSM y EV con la abundancia de *M. mactroides* se logra identificar una asociación de aumento de abundancia con un patrón de TSM caracterizado por anomalías negativas de TSM al sur de 20°S y positivas al Norte (también presente en Fig. 18), así como anomalías de EV con componente Sur entre los 20° y 40°S en el océano exterior, parte de un patrón con componente ciclónica (Fig. 20). Hacia la costa, ambos reanálisis presentan anomalías de EV con dirección E-SE no significativa (onshore). Con respecto a la TSM, ambos presentan correlación y pendiente negativa a lo largo de la plataforma de Uruguay y el Sur de Brasil con regiones significativas. Mientras que SODA muestra regiones significativas en el RdIP y la costa Atlántica uruguaya, CGLORS no lo hace. Las zonas de mayor valor de pendiente coinciden con zonas de correlación significativa y se ubican en el océano abierto al Norte y Sur de 20°S con -2 y 2 desvío estándar de abundancia. anomalía anual de $\text{TSM}^{-1}(\text{^{\circ}\text{C}})$ respectivamente, mientras que en la costa atlántica uruguaya la pendiente es cerca de 1 para ambos reanálisis (Fig. 20).

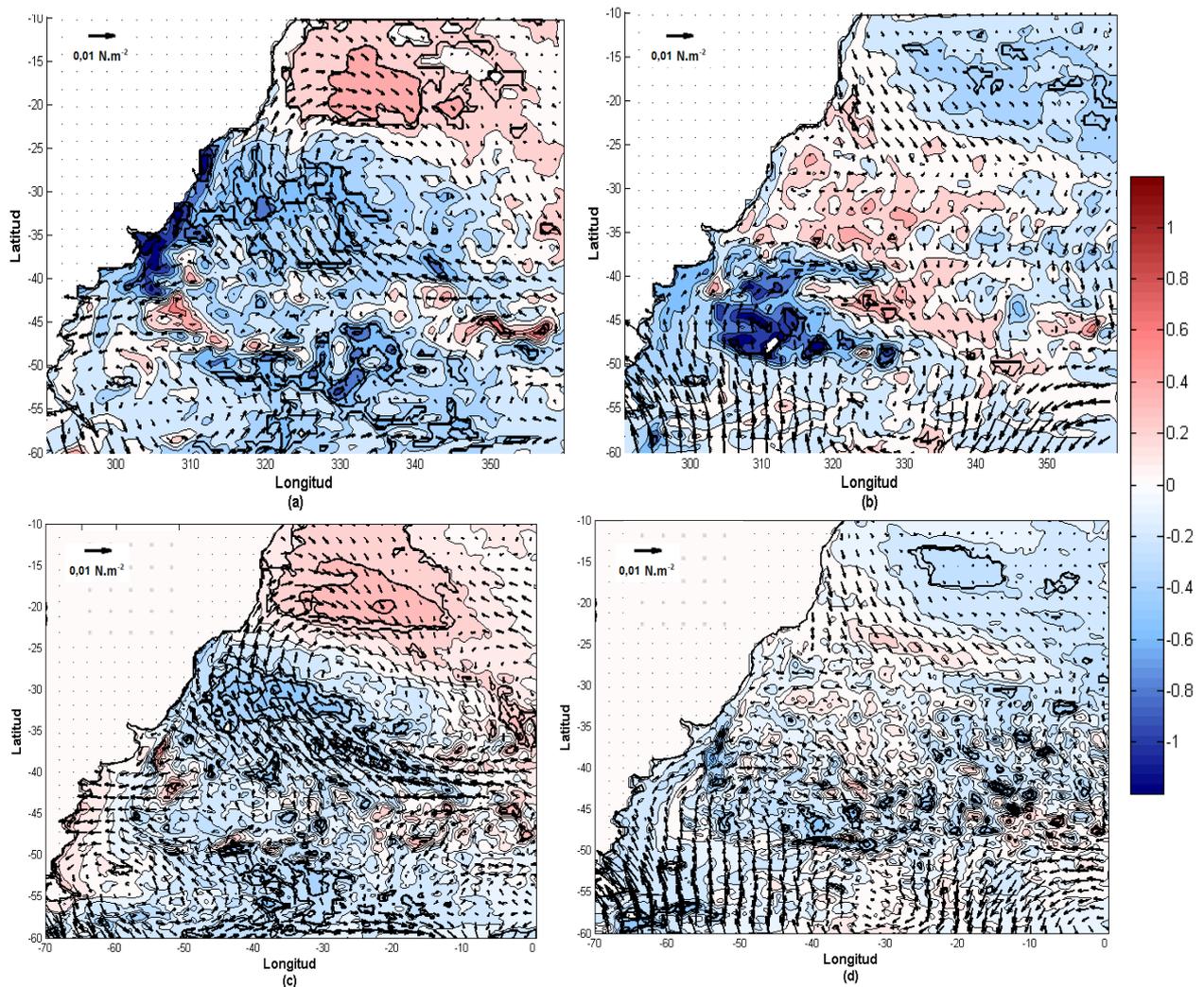


Figura 21. Composite en el ASO para los años picos a),c) positivos y b),d) negativos de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy. Las sombras indican anomalía de TSM (°C) y las flechas dirección e intensidad de anomalías de EV. Los contornos en negrita encierran zonas marginalmente significativas ($p < 0,1$). Datos de a),b) SODA y c),d) CGLORS.

Con respecto al vínculo de la salinidad con la abundancia, se observa correlación positiva y negativa al Norte y Sur de la desembocadura del RdIP respectivamente, significativas a lo largo de la plataforma (Fig. 22). De los composite se observa que si bien las anomalías presentan linealidad en el signo, los valores absolutos del composite negativos son mayores que en el positivo. En oposición a la TSM, la significancia se observa en los composite negativos con aguas diluídas a lo largo de la plataforma uruguaya y sur de Brasil (Fig. 23).

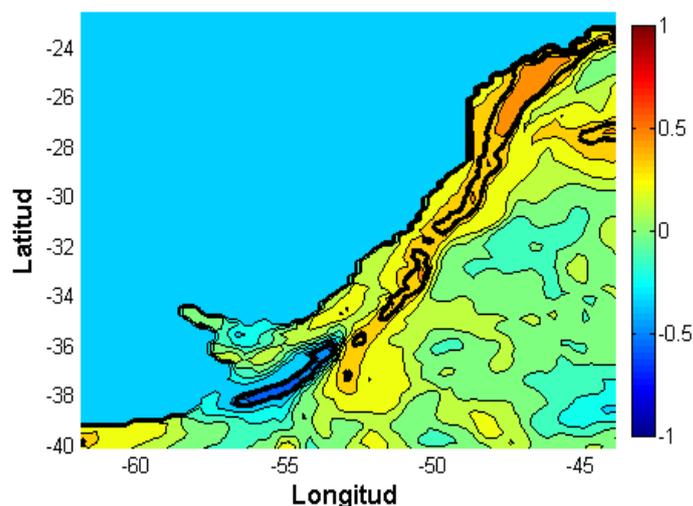


Figura 22. Coeficiente de correlación de Pearson para la regresión lineal entre la anomalía anual de salinidad superficial y la abundancia de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy. Los contornos en negrita encierran zonas significativas ($p < 0,05$). Datos de CGLORS.

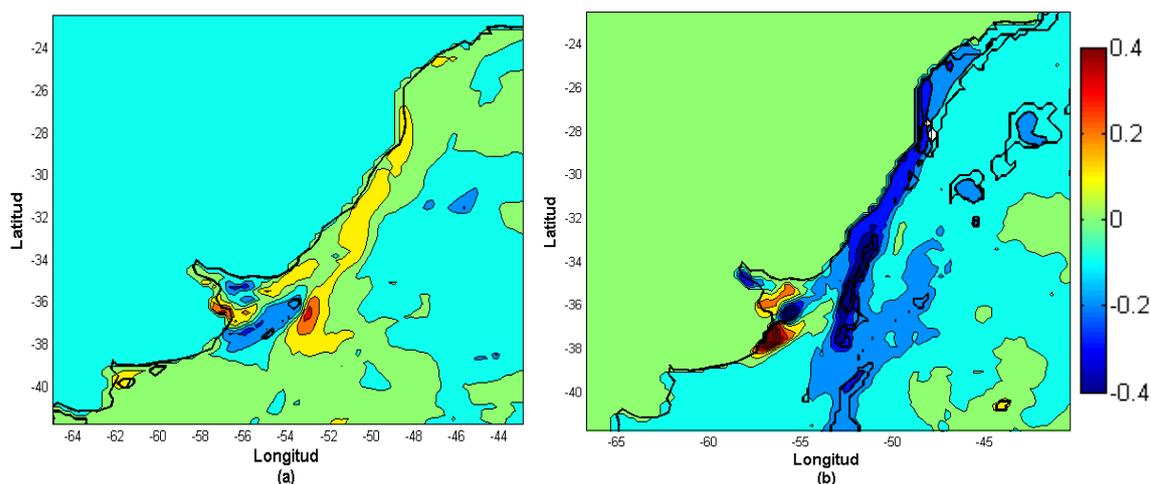


Figura 23. Composite de salinidad superficial para los años picos a) positivos b) negativos de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy. Datos de CGLORS. Los contornos en negrita encierran zonas marginalmente significativas ($p < 0,1$).

A nivel estacional, en la regresión lineal se observa una asociación de aumento de abundancia con anomalías de EV con componente E-SE en, invierno y primavera y S en otoño. Solamente invierno presenta significancia en el EV. De la TSM se observa en todas las estaciones alguna región cercana al área de estudio significativa con pendientes similares a la media anual (Figs. 24 y 20). Invierno es la estación en la que no se observa significancia contra la costa. Ningún composite presenta

significancia estadística en la TSM ni se observó linealidad en las anomalías del EV. El composite de picos de abundancia positivo muestra una estructura similar a la de correlación, siendo verano con media -2°C la estación con el valor más extremo de anomalía de TSM en Barra del Chuy (Fig. 25). El composite negativo presentó predominancias de anomalías de EV con componente NO en otoño, SE en verano y SO en invierno para los picos negativos. En la TSM verano, otoño y primavera fueron cálidos, cerca de 1°C de anomalía positiva de TSM contra la costa, no así invierno que presentó anomalía de -1°C contra la costa de Barra del Chuy (Fig. 26).

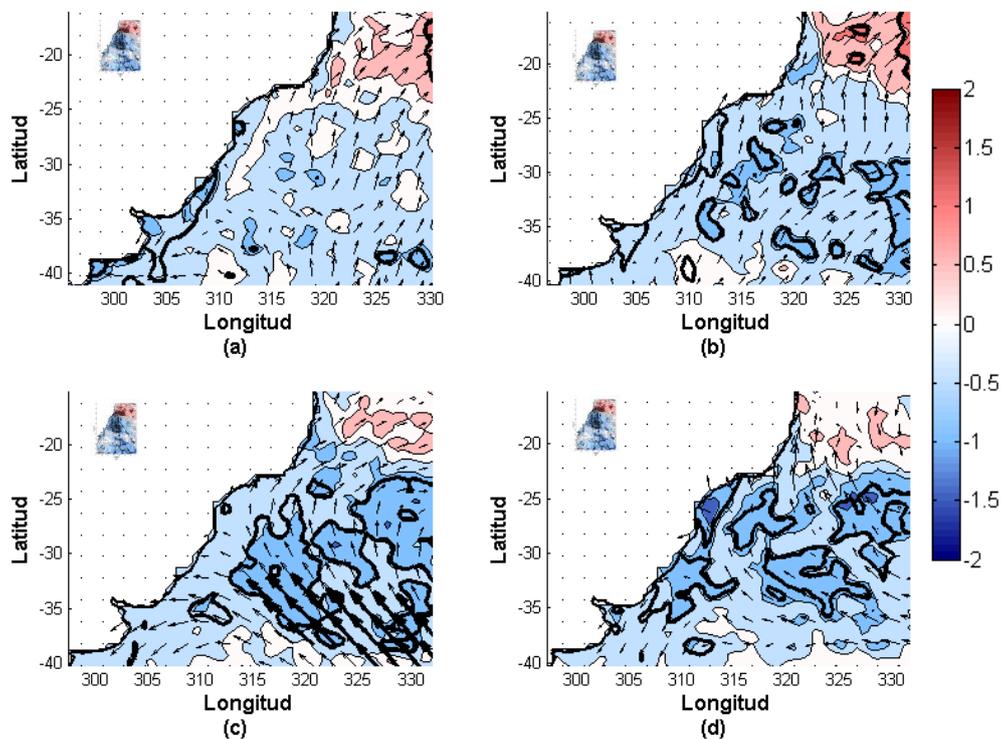


Figura 24. Regresión lineal entre abundancia anual estandarizada de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy y anomalía de temperatura superficial del mar y esfuerzo de vientos en a) verano b) otoño c) invierno d) primavera. La sombra indica el valor de la pendiente del ajuste lineal ($^{\circ}\text{C}^{-1}$). Las flechas la estructura de la correlación con EV. Los contornos en negrita encierran zonas significativas de TSM y las flechas negras de EV ($p < 0,05$).

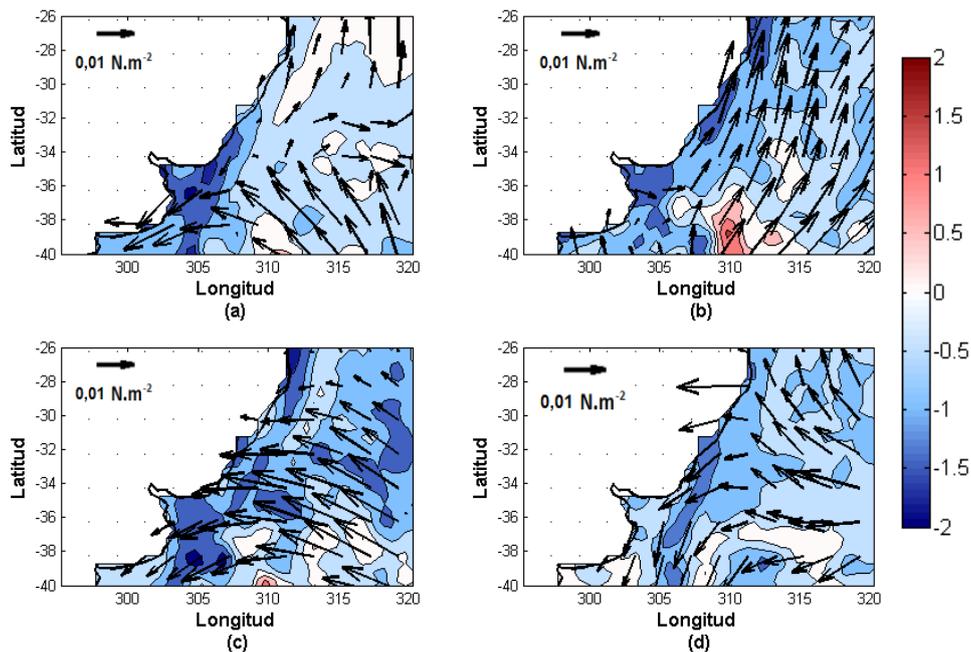


Figura 25. Composite de anomalía de temperatura de superficie del mar ($^{\circ}\text{C}$) y esfuerzo de vientos (N.m^{-2}) para años de picos positivos de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy en a) verano b) otoño c) invierno d) primavera. Datos de SODA.

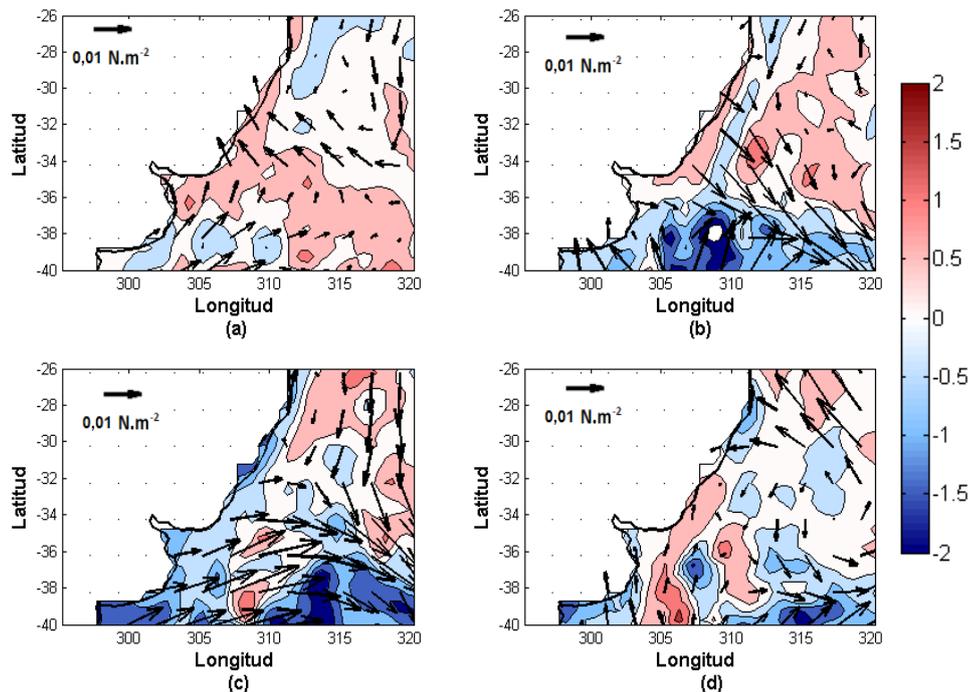


Figura 26. Composite de anomalía de temperatura de superficie del mar ($^{\circ}\text{C}$) y esfuerzo de vientos (N.m^{-2}) para años de picos negativos de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy en a) verano b) otoño c) invierno d) primavera. Datos de SODA.

Con respecto a la evolución estacional de salinidad, si bien se mantiene el patrón anual con correlación positiva y negativa sobre la plataforma al norte y sur de la desembocadura del RdIP respectivamente, contra la costa atlántica uruguaya se observa correlación con la abundancia negativa en verano y otoño y positiva en invierno y primavera, siendo invierno la única estación con significancia (Fig. 27). Esto se ve en los composite, principalmente el negativo, donde todas las estaciones presentan entre -0,4 y -0,8 de anomalía de salinidad contra la costa, a excepción de verano, que presenta entre 0 y 0,4. También se observa como en el composite de la media anual (Fig. 23) que el valor absoluto de salinidad en los composite negativo es mayor que el positivo (Figs. 28 y 29).

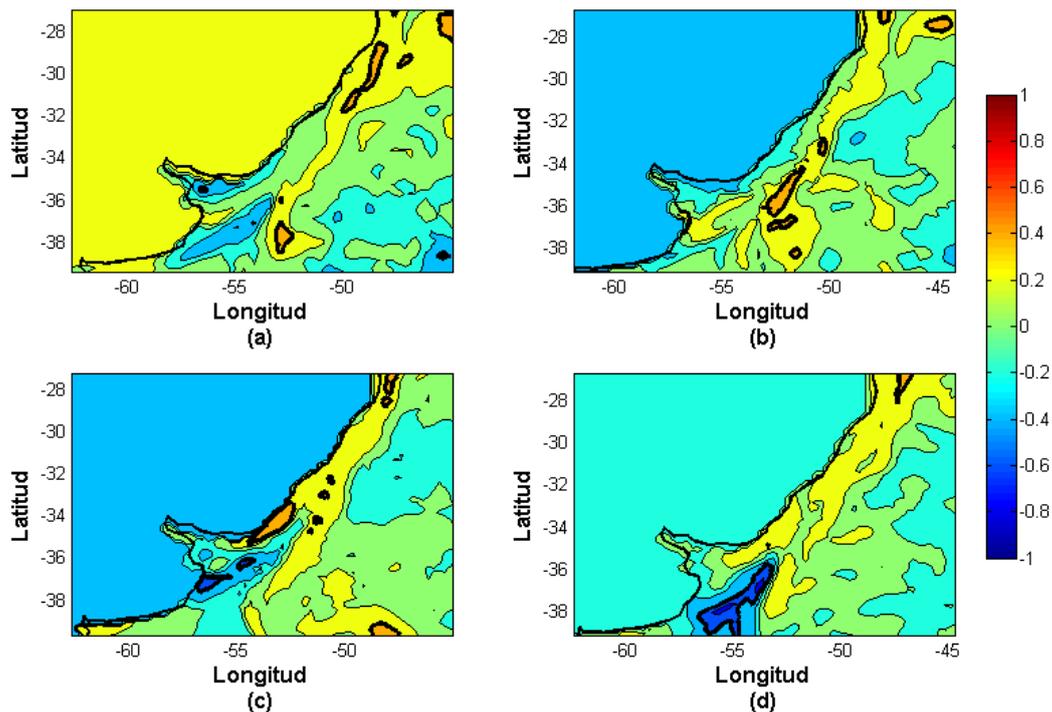


Figura 27. Coeficiente de correlación de Pearson de la regresión lineal entre abundancia anual de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy y anomalía de salinidad superficial en a) verano b) otoño c) invierno d) primavera. Los contornos en negrita encierran zonas de correlación significativa ($p < 0,05$) Datos de CGLORS.

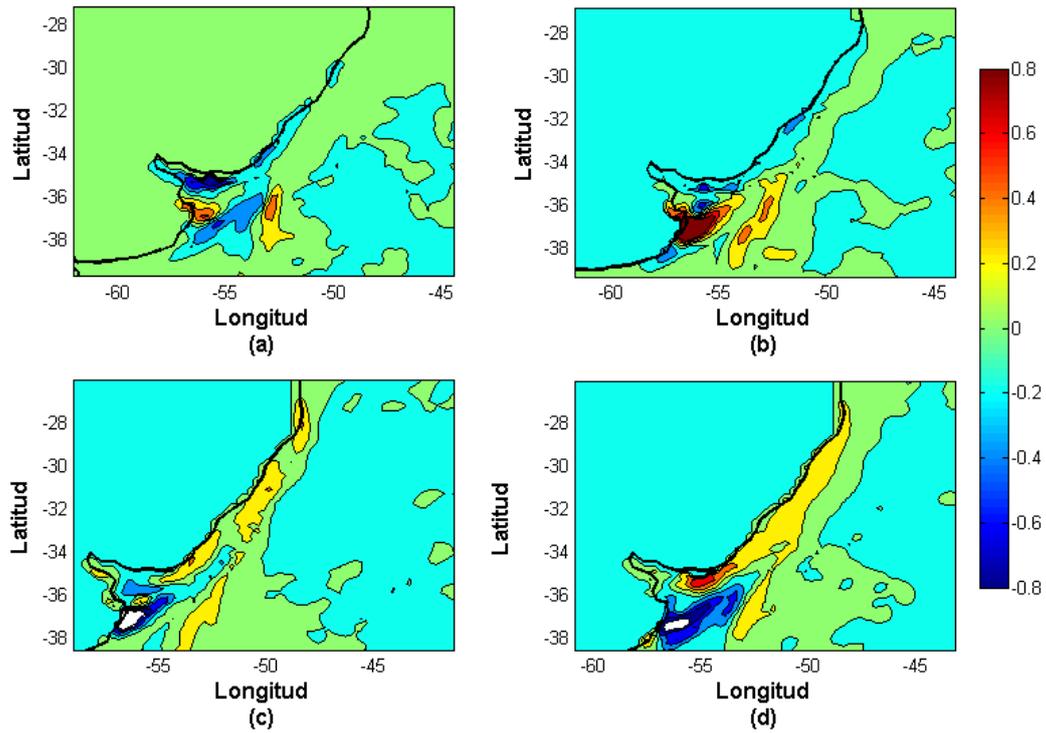


Figura 28. Composite de anomalía de salinidad para los años picos positivos de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy en a) verano b) otoño c) Invierno d) primavera. Datos de CGLORS.

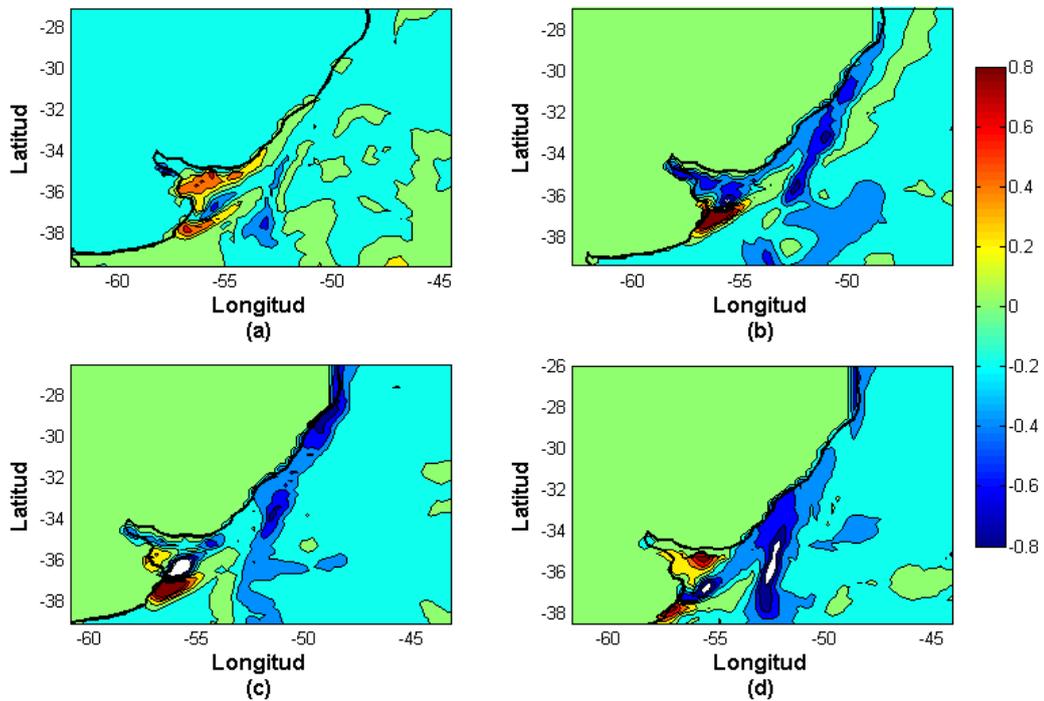


Figura 29. Composite de anomalía de salinidad para los años picos negativos de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy en a) verano b) otoño c) Invierno d) primavera. Datos de CGLORS.

4.5 Mecanismos de enfriamiento

Dada las preferencias ambientales encontradas para *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy, principalmente en relación a la TSM, se exploraron posibles mecanismos físicos responsables del enfriamiento en la región.

Para determinar la posible influencia del EV sobre la TSM se rotaron los vientos 45° en sentido anti horario de forma que queden con componente paralela y perpendicular a la costa. Un análisis de correlación muestra que el esfuerzo de vientos con componente SW y NW contribuye significativamente al enfriamiento de la plataforma argentina y uruguaya, con un máximo relativo de correlación entre anomalías de EV paralelos a la costa y TSM sobre la plataforma uruguaya (0,8). A su vez, se observa correlación positiva (negativa) significativa entre anomalías de ANM y EV paralelos (perpendiculares) a la costa (Figs. 30 y 31). Anomalías positivas y negativas de ANM contra el margen oriental de los continentes en el hemisferio sur están asociadas a corrientes geostróficas con dirección norte y sur, respectivamente. Sin embargo, SODA y CGLORS presentan grandes diferencias. El patrón de correlación entre TSM y vientos paralelos muestra diferencias, incluso con cambio de signo al sur del RdIP. Para la costa uruguaya ambos reanálisis indican que anomalías anuales de vientos con dirección SW generan enfriamiento y viceversa (Figs. 30 y 31).

En los composite de ANM, se observa linealidad en las anomalías, positivas (negativas) de ANM contra la costa y corrientes geostróficas en dirección norte (sur) para los años de picos positivos (negativos) de almeja en Barra del Chuy (Fig. 32).

Por último, se estudió la posibilidad de enfriamiento mediante pérdida de calor del océano hacia la atmósfera. La regresión entre anomalía anual de flujos de calor en superficie y TSM muestra correlación positiva significativa en plataforma al sur de Brasil y el RdIP, y presenta correlación significativa positiva y negativa en el océano abierto al sur de 35°S y norte de 30°S, respectivamente. El análisis de regresión lineal entre anomalía anual de flujo de calor en superficie y abundancia muestra

correlación negativa en una amplia región del ASO, tanto en continente como en el océano, con significancia a lo largo de la plataforma y talud de Sur de Brasil, con valores de hasta 0,8. De esta manera, se observa que la anomalía anual de flujo de calor en superficie con un adelanto de tres meses genera enfriamiento en la plataforma uruguaya y del sur de Brasil y aumento de abundancia de *M.mactroides* en Barra del Chuy (Fig. 33). En los composite se observa predominancia de anomalías de flujo de calor del océano hacia la atmósfera en los años de picos positivos de *M.mactroides* en Barra del Chuy. El máximo se ubica en la CBM con una media de 150 ($W.m^{-2}$), mientras que en la zona de Barra del Chuy es cercano a los 50 ($W.m^{-2}$). Solo se observa linealidad en las anomalías asociado a las corrientes de Brasil y Malvinas, ya que solo se observan anomalías positivas de flujo de calor en superficie en esa región en el composite de años picos negativos (Fig. 34).

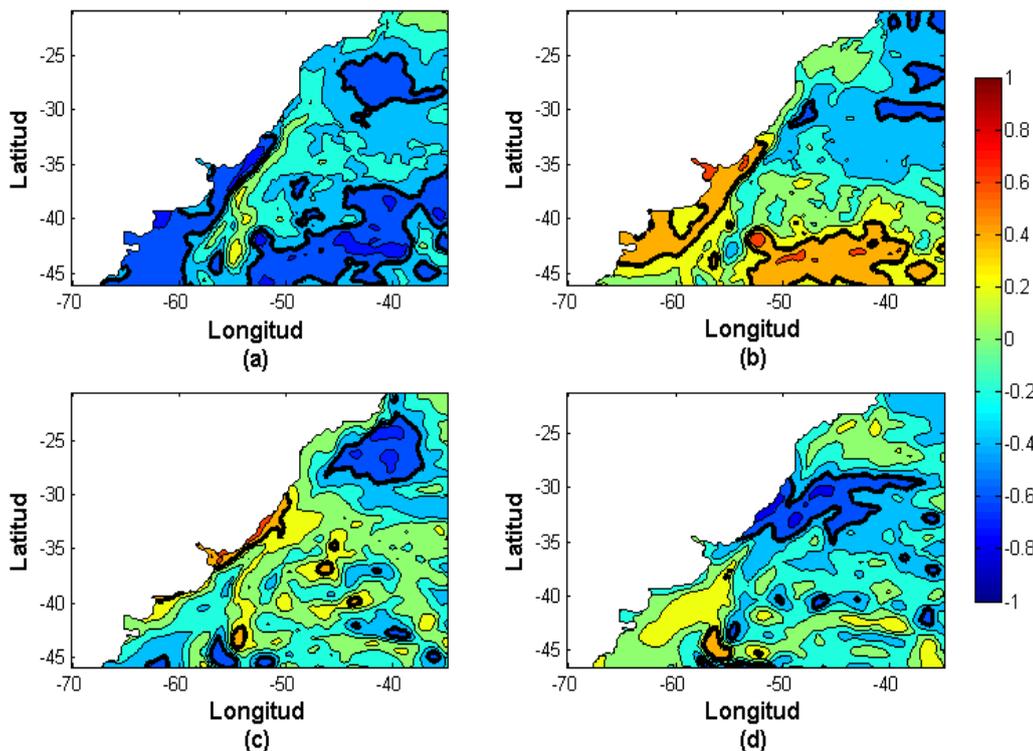


Figura 30. Coeficiente de correlación de Pearson de la regresión entre anomalía anual de: a) esfuerzo de vientos paralelo a la costa y temperatura superficial del mar b) esfuerzo de vientos perpendicular a la costa y temperatura superficial del mar c) esfuerzo de vientos paralelo a la costa y altura del nivel del mar d) esfuerzo de vientos perpendicular a la costa y altura del nivel del mar Los contornos en negrita encierran zonas de correlación significativa ($p < 0,05$). Datos de CGLORS.

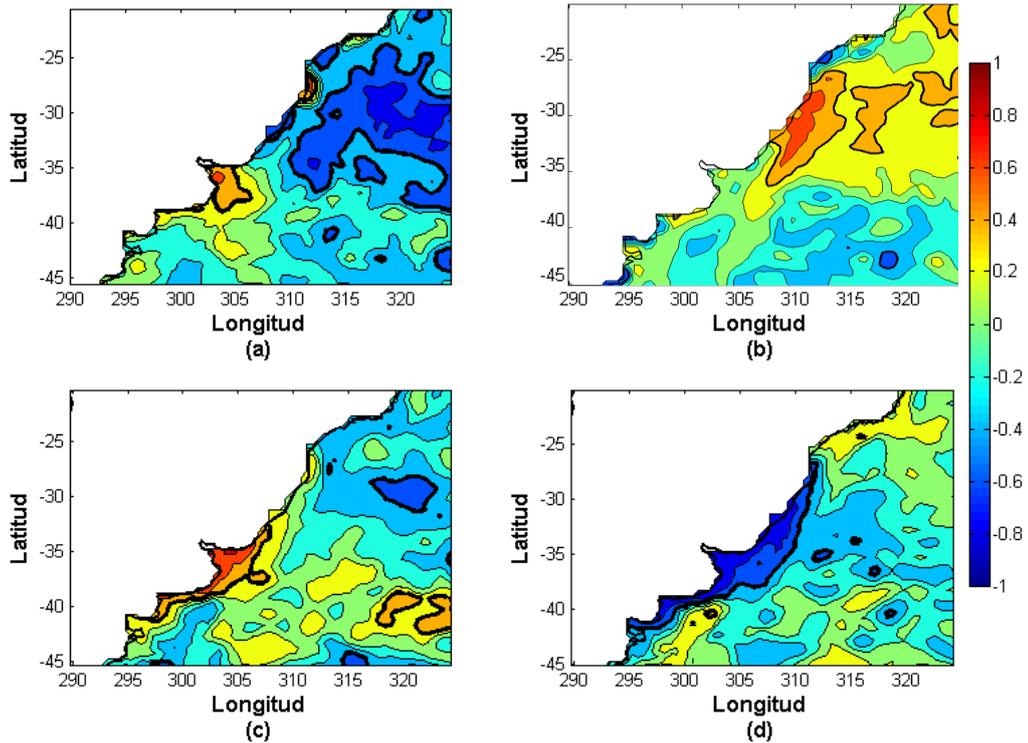


Figura 31. Coeficiente de correlación de Pearson de la regresión entre anomalía anual de: a) esfuerzo de vientos paralelo a la costa y temperatura superficial del mar b) esfuerzo de vientos perpendicular a la costa y temperatura superficial del mar c) esfuerzo de vientos paralelo a la costa y altura del nivel del mar d) esfuerzo de vientos perpendicular a la costa y altura del nivel del mar Los contornos en negrita encierran zonas de correlación significativa ($p < 0,05$). Datos de SODA.

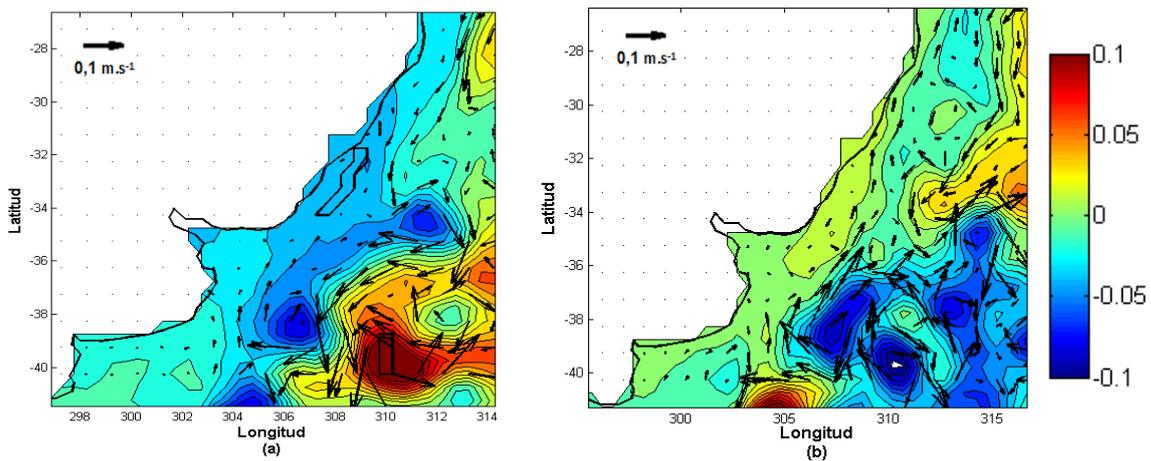


Figura 32. Composite de anomalía anual de altura del nivel del mar (sombra) (m), y corrientes geostróficas (flechas negras) ($m.s^{-1}$) para años picos a) positivos b) negativos de abundancia de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy. Los contornos en negrita encierran zonas marginalmente significativas ($p < 0,1$). Datos de SODA.

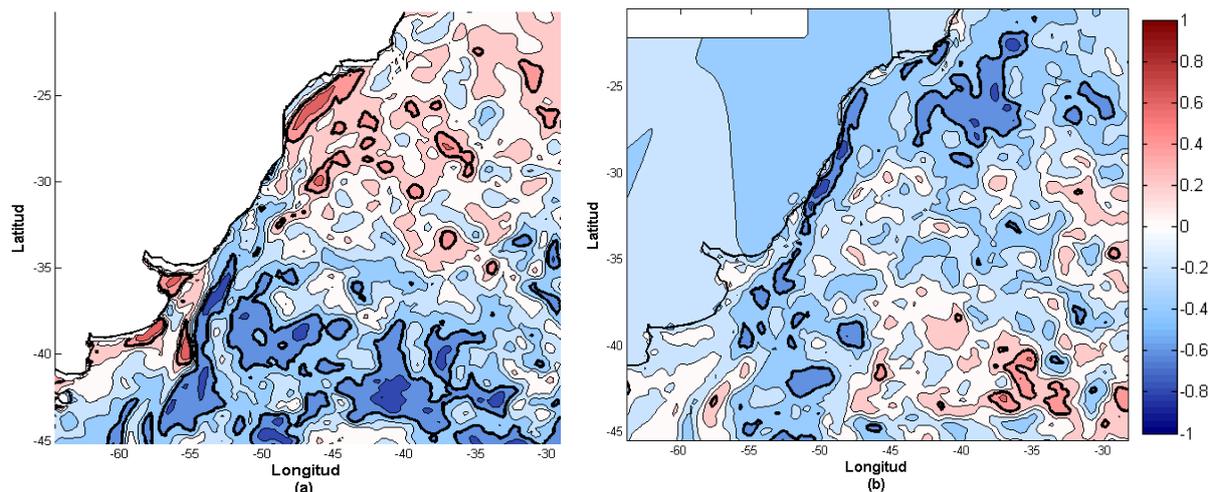


Figura 33. Coeficiente de correlación de Pearson de la regresión lineal entre a) anomalía anual de flujos de calor en superficie y anomalía de TSM b) anomalía anual de flujo de calor y abundancia de *M. mactroides* en Barra del Chuy. Los contornos en negrita encierran zonas de correlación significativa ($p < 0,05$). Datos de CGLORS.

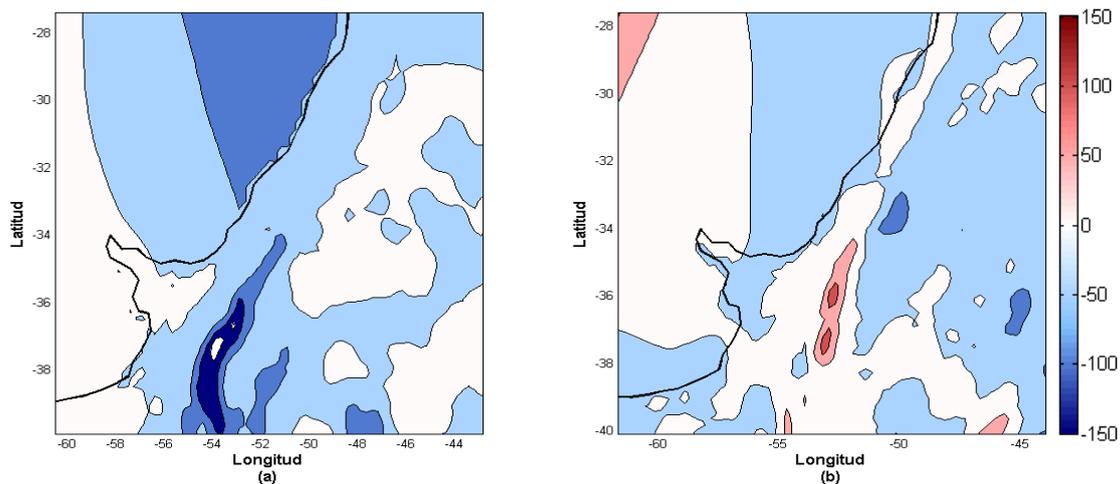


Figura 34. Composite de anomalía anual de flujo de calor en superficie ($W.m^{-2}$) para los años de picos a) positivos b) negativos de abundancia de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy.

4.6 Simulación de flujos larvales en la metapoblación

Bajo la hipótesis de la posible influencia de la población de *Mesodesma mactroides* del sur de Brasil en la de Barra del Chuy se realizó una simulación de liberación de larvas con el software Ichthyop corrido en un modelo de ROMS de Rabellino (2015). El punto de liberación fue el extremo norte de la playa de Cassino al sur de la Laguna de los Patos, a 250 km de Barra del Chuy, y se detuvo la simulación a los 30 días, período aproximado en el que las larvas se asientan. Los resultados indican que dado la dirección y velocidad de las corrientes en plataforma en esa región, Barra del Chuy podría recibir un flujo larval considerable de toda la población de *Mesodesma mactroides* desde la frontera hasta la Laguna de los Patos, siendo las larvas con trayectorias más superficiales las que tienen más probabilidad de hacer mayores recorridos, dado que en profundidad tienden a ser retenidas por el frente subtropical de plataforma (Fig. 35).

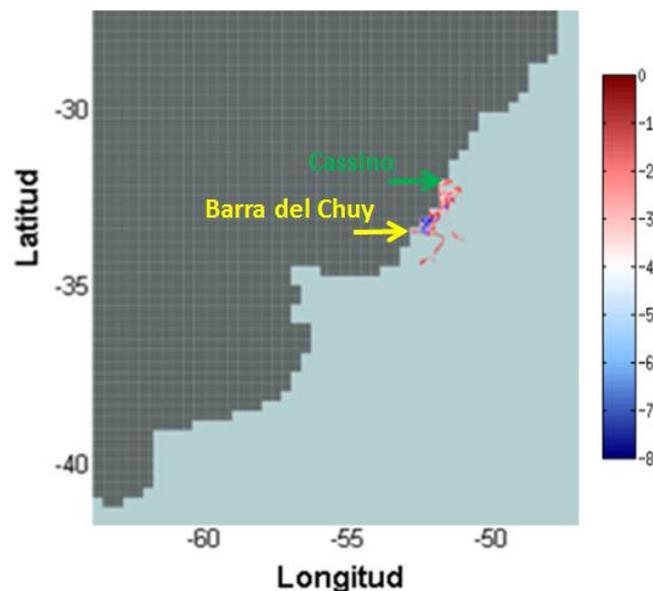


Figura 35. Posición de larvas 30 días luego de su liberación en superficie un 20 de Febrero en el extremo norte de la playa de Casino, Brasil ($32^{\circ} 15' S$, $52^{\circ} 10' W$), señalada en verde. En amarillo se señala la playa de Barra del Chuy ($33^{\circ} 40'S$, $53^{\circ}29'W$). El gradiente rojo-azul indica la profundidad a la que se ubican las larvas (m). Datos del software Ichthyop corrido en un modelo de ROMS de Rabellino (2015).

5. Discusión

En esta tesina se estudiaron grandes patrones de circulación regional oceánicos y atmosféricos relacionados con la abundancia de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy. Para ello se utilizaron datos de reanálisis oceánicos que si bien no reproducen fielmente los procesos costeros, posibilitaron la identificación de anomalías climáticas regionales asociadas con la abundancia de *M. mactroides*.

En el período 1982-1986 el esfuerzo pesquero fue el principal modulador de la abundancia (Ortega et al 2012), ya que en el inicio la pesquería generó una sobreexplotación sostenida en la población debido principalmente al acceso libre y falta de regulación (Defeo 2003). En una pesca sustentable debe estar en equilibrio la pesca y mortalidad natural con el reclutamiento de la población, de modo de no disminuir la abundancia del recurso generación tras generación (Seijo et al. 1998). A una tasa de extracción sustentable, las fluctuaciones ambientales cobran mayor relevancia como mecanismo de regulación poblacional. Para el período 1986-2008 los patrones de correlación de abundancia con las variables ambientales son mayores y explicarían al menos parcialmente los picos positivos de abundancia. Identificar las causas ambientales que disminuyen la abundancia parecería ser más difícil, ya que el esfuerzo pesquero y el evento de mortandad masiva coinciden con el período de menor abundancia.

5.1. TSM, EV y salinidad superficial

La abundancia anual de *Mesodesma mactroides* presentó correlación negativa significativa para todas las escalas temporales en la zona de Barra del Chuy con la TSM. Las zonas significativas de mayor pendiente del ajuste lineal fueron el Pacífico Ecuatorial Oeste y la zona de Barra del Chuy (negativa) y el Atlántico Ecuatorial (positiva), con valores cercanos a uno y dos desvíos estándar de abundancia por grado de anomalía de TSM en Barra del Chuy y Océano Ecuatorial respectivamente.

Parecería haber una influencia diferencial de las anomalías de TSM tanto estacional como interanual de modo que, años fríos aumentan la abundancia más de lo que disminuyen los cálidos, e inviernos y veranos fríos aumentan mientras que veranos cálidos pero no necesariamente inviernos cálidos disminuyen la abundancia de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy. Esto es consistente con las características de la especie, dado por su amplio rango de distribución en latitudes medias. Quizás las anomalías de TSM generen un marco de desempeño diferencial en las relaciones de competencia y disponibilidad de alimento.

Si bien la salinidad en la costa presenta una gran variabilidad cerca de la costa, principalmente debido a descargas de agua dulce, vientos y precipitaciones, la correlación significativa positiva y negativa al Norte y Sur del RdIP se puede interpretar como una preferencia en la posición de la pluma de descarga hacia el Sur y/o caudal por debajo de la media. A pesar de que esta especie tolera bajas salinidades, estas condiciones generarían menor estrés fisiológico favoreciendo su éxito reproductivo. La estación clave de mayor correlación positiva con anomalías de salinidad es el invierno, cuando el RdIP suele tener su mayor caudal (Piola et al. 2000).

Con respecto al esfuerzo de vientos, se observa una correlación de abundancia con una configuración de anomalías ciclónicas en el ASO, la cual suele vincularse con un enfriamiento en la región y un calentamiento al norte de 20°S (Barreiro et al. 2004). Notar que las anomalías no necesariamente tienen la dirección del esfuerzo de vientos. En Barra del Chuy, las anomalías son con componente E-SE (onshore). Estos vientos onshore favorecerían el mecanismo de advección aguas subantárticas de plataforma, estimulando el crecimiento de la comunidad así como la acumulación de esta en la zona de swash debido a la dirección hacia la costa. Cercano a la costa no se observan correlación significativa, probablemente debido a la gran variabilidad y procesos de pequeña escala que ocurren sobre esta, difícil de representar por los reanálisis. A través de los composite se observa linealidad de las anomalías en escala anual. Mientras que anomalía anual de esfuerzo de vientos con componente S-SE beneficia la abundancia de almeja, vientos con componente

N-NO la perjudican. A nivel estacional se observa las mayores zonas de significancia cerca de la costa en invierno con componente S-SE. Se recomienda estudiar la relación de vientos con la acumulación de plancton en la zona de swash, así como el vínculo con la mortandad por varamiento principalmente de reclutas, debido a la gran variación de la zona de swash con el cambio en la dirección de los vientos, característico de playas disipativas (Defeo 1987, 1989). Para eso serían necesarias mayor resolución temporal y mediciones in situ.

5.2. Mecanismos de enfriamiento

El enfriamiento de las aguas de plataforma de Uruguay y Sur de Brasil favorece el aumento de la abundancia de almeja en Barra del Chuy y posee una fuerte correlación con los flujos de calor en superficie hacia la atmósfera, los cuales a su vez están correlacionados con la configuración de anomalías de EV ciclónicas en el ASO.

Existe una competencia entre los mecanismos generados por el efecto del EV paralelos en la TSM de la plataforma. Mientras que vientos con componente sur pueden advechar aguas frías por arrastre, generan un transporte de Ekman hacia la costa, imposibilitando la surgencia costera y generando a su vez un gradiente de presión hacia la costa debido al aumento de la ANM, el cual genera corrientes geostroficas hacia el norte, advechando aguas frías. Esto no sucede en los márgenes orientales de los océanos en latitudes medias donde ambos mecanismos contribuyen al enfriamiento, ya que el viento paralelo con componente sur genera surgencia costera por transporte de Ekman. Tomzack (1998) plantea que tanto la duración del EV, así como la profundidad, juegan un papel determinante en los diferentes mecanismos. A modo de ejemplo, el transporte de Ekman tiende de perpendicular a la misma dirección del EV al disminuir la profundidad, de modo que la dirección del viento más favorable para la surgencia es paralela a la costa, en aguas profundas, pero se vuelve más y más perpendicular a la costa hacia menores profundidades. Esto es consistente con el EV de componente norte generando surgencia a nivel exclusivamente costero en Barra del Chuy.

5.3. ENSO

La abundancia de almeja está correlacionada negativa y significativamente con la TSM del Pacífico Ecuatorial. En los composite, se identifica la situación del Pacífico Ecuatorial de los años pico positivo (negativo) como Niña (Niño).

El Niño genera un calentamiento de las costas uruguayas y del sur de Brasil y un aumento en las precipitaciones en la cuenca del Río de la Plata (Barreiro y Tippmann 2008). Estas aumentan las descargas continentales reduciendo la salinidad en la costa. Ambos factores afectan negativamente la abundancia de *M.mactroides*. A su vez, la abundancia de almeja se vio correlacionada positivamente de forma significativa con la TSM en el Atlántico Ecuatorial. Esta combinación de Pacífico Ecuatorial cálido (frío) y Atlántico Ecuatorial frío (cálido) intensifica la señal del Niño (Niña) en nuestro país durante verano (Barreiro y Tippmann 2008).

Durante años Niña las anomalías son aproximadamente opuestas. Como perspectiva, se recomienda trabajar con medias anuales comenzando desde Junio para lograr un mejor acoplamiento temporal con el ENSO, ya que el pico de ENSO ocurre en Diciembre-Enero.

5.4. Tendencia en TSM y EV

Tanto Reynolds, SODA como CGLORS presentan una tendencia al calentamiento durante el período de estudio, consistente con lo reportado por la bibliografía (IPCC 2013) aunque con diferencias de hasta más de un 1°C para la costa atlántica uruguaya, siendo en promedio un calentamiento de 1,2°C en los 23 años considerados. El máximo se observa en SODA en la zona de la CBM, cerca de 4°C, asociado quizás a la migración hacia los polos de la celda de Hadley (Lu et al. 2007) y consecuente expansión del giro subtropical del ASO durante el período de estudio. Esta tendencia enmarca una situación desfavorable en la abundancia de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy, como plantea Ortega et al (2012), en conjunto con la destrucción de hábitat, falta de instituciones sólidas con mejores sistemas de gobernanza y regulaciones de gestión pesquera eficaces planteado por

Defeo et al (2013). Quizás el impacto del calentamiento sumado con el esfuerzo pesquero pueda verse reflejada más en el recurso, debido a que tanto la extracción como la tendencia en la TSM a través del beneficio de los estrategias r ejercen una presión de selección diferencial mayor hacia las almejas más grandes, disminuyendo en mayor proporción las almejas comerciales con respecto a las totales. Se recomienda corroborar tanto las tendencias de TSM como la de disminución de tallas máximas con mediciones in situ.

Con respecto a la tendencia en el esfuerzo de vientos durante el período de estudio, al sur de Uruguay se observa significancia asociada a un incremento en la anomalía anual de EV de componente Sur y al Norte de Uruguay de componente Norte. Es necesario profundizar en este aspecto dado la relevancia y la variabilidad en los vientos en nuestra región y particularmente en la costa.

5.5. Simulación de flujos larvales en la metapoblación.

El modelo utilizado en ROMS no reproduce procesos costeros, como deriva litoral o procesos turbulentos de pequeña escala, así como las condiciones de viento en la costa, probablemente vitales en la sobrevivencia y buen asentamiento de las larvas. Sin embargo, la simulación muestra la posibilidad de intercambios larvales entre playas por transporte de las corrientes. Las poblaciones del Sur de Brasil y Barra del Chuy parecerían tener una gran conexión, con un transporte larval neto en dirección Norte-Sur. Esto, sumado a las correlaciones significativas observadas en el Sur de Brasil entre las variables ambientales y la abundancia de *M. mactroides* en Barra del Chuy, sugiere profundizar en el estudio de la influencia de la población del sur de Brasil en la población de Barra del Chuy, la cuál podría ser receptora de un flujo larval considerable. Es necesario profundizar en el rol de las corrientes en la abundancia ya que estas deben de jugar un rol vital en el transporte de las larvas hacia lugares propicios para el asentamiento. Esto también podría ayudar en dar respuesta a varias preguntas relacionadas con las mortandades masivas en orden cronológico hacia el Sur (Odebrecht et al. 1995), así como flujos larvales entre la metapoblación.

5.6. Posibles implicancias ecológicas provocadas por las condiciones ambientales

Las estrategias de vida de los invertebrados marinos con fase larval planctónica y adulto bentónico están fuertemente ligadas a las fluctuaciones ambientales, siendo el éxito/fracaso del reclutamiento fuertemente dependiente de esto (Defeo 2003). Por lo tanto, existe un estrecho vínculo entre las anomalías de TSM y las relaciones de competencia entre el gremio de suspensívoros de Barra del Chuy constituido principalmente por *Mesodesma mactroides*, *Emerita brasiliensis* y *Donax hanleyanus*. Estos últimos, subordinados por espacio y alimento, se han visto favorecidos por la tendencia en las anomalías positivas de TSM (Defeo 2003). Para el caso de *Emerita brasiliensis*, se ha constatado una correlación positiva entre la TSM y los parámetros de crecimiento de las hembras (Defeo y Cardoso 2002) así como la abundancia principalmente de megalopas (Celentano 2014). A su vez, en la playa de Cassino, a 250 km de Barra del Chuy con orientación, morfodinámica y los mismos tres suspensívoros dominantes, Odebrecht (et al. 1995) observaron que el pasaje de frentes fríos asociado a vientos con componente S SE, favorecen la acumulación y crecimiento de la diatomea *Asterionellopsis glacialis* en la zona de swash, la cual es el principal alimento de dichos suspensívoros (Gianuca 1983). Incluso se observó un decremento en la abundancia de esta diatomea luego que durante El Niño 1997/98 un gran oleaje y fuertes precipitaciones depositaran limos finos en la zona de swash. Estos persistieron durante 14 meses y los bajos registros de abundancia durante 2 años (Odebrecht et al. 2003) De esta manera, mientras que los competidores subordinados se ven beneficiados por la extracción de almeja y aumento de TSM, el mecanismo por el que *Mesodesma mactroides* se vería beneficiada con anomalías negativas de TSM podría ser un beneficio fisiológico así mayor concentración de plancton como fuente de alimento, más abundante asociado a aguas frías y vientos onshore que lo acumulan en la zona de swash, así como el beneficio indirecto de la disminución en el éxito reproductivo de sus competidores. A su vez, los años de menor abundancia, si bien fueron en promedio cálidos en Barra del Chuy y con eventos Niño, estarían vinculados principalmente con la explotación entre 1990-1993 cuando la abundancia se encontraba en valores

muy bajos y el evento de mortandad masiva de 1994. Esto es consistente tanto con el análisis de los composites estacionales, donde los años pico de abundancia positivo están asociado a las estaciones frías mientras que con los negativos no necesariamente fueron cálidos. Por último, también es consistente con el amplio rango de distribución de la especie a lo largo de un amplio gradiente de temperatura con diferencias en la media anual de hasta 8 °C entre los extremos, así como el reclutamiento explosivo asociado a condiciones ambientales favorables en la reproducción larval en invertebrados marinos.

6. Conclusiones

-La abundancia de *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy está correlacionada significativamente con las siguientes condiciones ambientales:

- Anomalías negativas de TSM en la región y una configuración ciclónica de esfuerzo de vientos en el Atlántico Sudoccidental, generando anomalías con componente SE en Barra del Chuy.
- Anomalías positivas y negativas de salinidad al norte y sur del RdIP respectivamente, vinculadas a la dirección de la pluma de descarga hacia el sur.
- Anomalías negativas de TSM en el Pacífico Ecuatorial, vinculadas con eventos La Niña, y positivas en el Atlántico Ecuatorial.

- Invierno es la única estación donde se observa significancia tanto en TSM como EV, siguiendo los patrones de correlación anual, podría jugar un rol predictivo.

-Sería mayor el aumento de la abundancia dado por anomalías negativas de TSM que la disminución dada por anomalías positivas de TSM.

-La advección de aguas subantárticas por parte de EV paralelos a la costa o por parte de corrientes geostroficas hacia el norte provocadas por anomalías positivas de ANM contra la costa, así como anomalías negativas de flujos de calor en superficie, podrían ser mecanismos de enfriamiento de la plataforma.

- Mejor desempeño competitivo y mayor abundancia de plancton como alimento sería el mecanismo biológico del aumento de la abundancia vinculado con anomalías negativas de TSM y EV sobre la costa.

- Existe una tendencia significativa al aumento de la TSM de al menos 1 °C y una disminución en la abundancia de *Mesodesma mactroides* con una pendiente de -3,4% anual durante el período de estudio en Barra del Chuy.

- Barra del Chuy recibiría un flujo larval considerable de las poblaciones del sur de Brasil.

7. Perspectivas

-Continuar con el análisis incorporando nuevos datos de abundancia de almeja así como mayor resolución de los datos de abundancia tanto temporal (abundancia estacional) y distinguir entre abundancia por tallas, incorporando a su vez mediciones ambientales in situ.

-Profundizar en la hipótesis de relación de causalidad entre el enfriamiento y anomalías de EV onshore en Barra del Chuy generado anomalías ciclónicas de EV en el ASO y el posible vínculo con el incremento de la abundancia de *Asterionellopsis glacialis* y *Mesodesma mactroides* en Barra del Chuy.

-Ampliar el estudio a toda la metapoblación, haciendo incapié en el rol de la población del sur de Brasil en la de Barra del Chuy, incorporando estudios genéticos y simulaciones numéricas para estudiar flujos larvales en la metapoblación.

8. Bibliografía

- Banse, K. (1997). Patterns in the ocean: Ocean processes and marine population dynamics. *Continental Shelf Research*, 17(15), 1945-1946.
- Barreiro, M., Giannini, A., Chang, P., y Saravanan, R. (2004). On the role of the South Atlantic atmospheric circulation in tropical Atlantic variability. *Earth's Climate*, 143-156.
- Barreiro, M., y Tippmann, A. (2008). Atlantic modulation of El Niño influence on summertime rainfall over Southeastern South America. *Geophysical Research Letters*, 35, L16704.
- Barreiro, M. (2009). Influence of ENSO and the South Atlantic Ocean on climate predictability over Southeastern South America. *Climate Dynamics* 35, 1493–1508.
- Bjørnstad, O. N., y Grenfell, B. T. (2001). Noisy clockwork: time series analysis of population fluctuations in animals. *Science*, 293(5530), 638-643.
- Brazeiro, A., y Defeo, O. (1999). Effects of harvesting and density dependence on the demography of sandy beach populations: the yellow clam *Mesodesma mactroides* of Uruguay. *Marine Ecology Progress Series*, 182, 127-135.
- Carton, J. A., y Giese, B. S. (2008). A reanalysis of ocean climate using Simple Ocean Data Assimilation (SODA). *Monthly Weather Review*, 136(8).
- Castilla, J. C., y Defeo, O. (2001). Latin American benthic shellfisheries: emphasis on co-management and experimental practices. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 11(1), 1-30.
- Celentano E. (2014) Ecología poblacional del crustáceo *Emerita brasiliensis* (Decapoda, Hippidae) en la costa uruguaya: un análisis a múltiples escalas espaciales y temporales Tesis doctoral.
- Cheung, W.W.L., Lam, V.W.Y., y Pauly, D. (2008). Modelling Present and Climate-shifted Distribution of Marine Fishes and Invertebrates. *Fisheries Centre Research Report* 16(3). Fisheries Centre, University of British Columbia.
- Cheung, W. W., Lam, V. W., Sarmiento, J. L., Kearney, K., Watson, R., y Pauly, D. (2009). Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries*, 10(3), 235-251.

Conkright, M. E., Locarnini, R. A., Garcia, H. E., O'Brien, T. D., Boyer, T. P., Stephens, C., y Antonov, J. I. (2002). *World Ocean Atlas 2001: Objective analyses, data statistics, and figures: CD-ROM documentation*. US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Oceanographic Data Center, Ocean Climate Laboratory.

Daskalov, G. M., Grishin, A. N., Rodionov, S., y Mihneva, V. (2007). Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(25), 10518-10523.

Defeo, O. (1987) Consideraciones sobre la ordenación de una pesquería en pequeña escala. *Biología Pesquera (Chile)* 16, 47–62.

Defeo, O. (1989) Development and management of artisanal fishery for yellow clam *Mesodesma mactroides* in Uruguay. *Fishbyte* 7, 21-25.

Defeo, O., Ortiz, E., y Castilla, J. C. (1992a). Growth, mortality and recruitment of the yellow clam *Mesodesma mactroides* on Uruguayan beaches. *Marine Biology*, 114(3), 429-437.

Defeo, O., Jaramillo, E., y Lyonnet, A. (1992b). Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna on the Atlantic coast of Uruguay. *Journal of Coastal Research*, 830-839.

Defeo, O., Brazeiro, A., De Alava, A., y Riestra, G. (1997). Is sandy beach macrofauna only physically controlled? Role of substrate and competition in isopods. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 45(4), 453-462.

Defeo, O., y Cardoso, R. S. (2002). Macroecology of population dynamics and life history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* in Atlantic sandy beaches of South America. *Marine Ecology Progress Series*, 239, 169-179.

Defeo, O. (2003) Marine invertebrate fisheries in sandy beaches: an overview. *Journal of Coastal Research*, 35, 56–65.

Defeo, O., y 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., y Castilla, J. C. (2012). Governance and governability of coastal shellfisheries in Latin America and the Caribbean: multi-scale emerging models and effects of globalization and climate change. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 4(3), 344-350.

Defeo, O., Castrejón, M., Ortega, L., Kuhn, A. M., Gutiérrez, N. L., y Castilla, J. C. (2013). Impacts of Climate Variability on Latin American Small-scale Fisheries. *Ecology and Society*, 18(4), 30.

Dragani, W. C., Martin, P. B., Alonso, G., Codignotto, J. O., Prario, B. E., y Bacino, G. (2013). Wind wave climate change: Impacts on the littoral processes at the Northern Buenos Aires Province Coast, Argentina. *Climatic Change*, 121(4), 649-660.

Ducklow, H. W., Doney, S. C., y Steinberg, D. K. (2009). Contributions of long-term research and time-series observations to marine ecology and biogeochemistry. *Marine Science*, vol. 1.

Fiori, S., Vidal-Martinez, V. M., Sima-Alvarez, R., Rodriguez-Canul, R., Aguirre-Macedo, M. L., y Defeo, O. (2004). Field and laboratory observations of the mass mortality of the yellow clam, *Mesodesma mactroides*, in South America: The case of Isla del Jabali, Argentina. *Journal of Shellfish Research*, 23(2), 451-456

Gianelli, I. (2014). Impacto del co-manejo en la pesquería de la almeja amarilla en Uruguay, en base a indicadores bioeconómicos. Tesina de Licenciatura.

Gianuca, N. M. (1983). A preliminary account of the ecology of sandy beaches in southern Brazil. In *Sandy beaches as ecosystems*. Springer Netherlands, 413-419.

Global Ocean Physics Reanalysis (2013) CGLORS (1982-2012).
<http://sextant.ifremer.fr/record/c00652b4-88c5-4e0a-84a0-539cb0891f3d/>

Guerrero, R.A. y Piola, A.R. (1997). Masas de agua en la Plataforma Continental. En: Boschi, *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros*, (1) 107– 118.

Guisan, A., y Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*, 8(9), 993-1009.

Hughes, N. F., y Grand, T. C. (2000). Physiological ecology meets the ideal-free distribution: predicting the distribution of size-structured fish populations across temperature gradients. *Environmental Biology of Fishes*, 59(3), 285-298.

Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22, 415–457.

IPCC (2007). Climate change 2007-the physical science basis: Working group I contribution to the fourth assessment report of the IPCC (Vol. 4). Cambridge University Press.

IPCC (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 [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Jackson, J. B., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., ... y Warner, R. R. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293(5530), 629-637.

Kalnay, E., Kanamitsu, M., Kistler, R., Collins, W., Deaven, D., Gandin, L., ... y Joseph, D. (1996). The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project. *Bulletin of the American meteorological Society*, 77(3), 437-471.

Köster, F. W., y Möllmann, C. (2000). Trophodynamic control by clupeid predators on recruitment success in Baltic cod. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 57(2), 310-323.

Lehodey, P., Bertignac, M., Hampton, J., Lewis, A., y Picaut, J. (1997). El Niño Southern Oscillation and tuna in the western Pacific. *Nature*, 389(6652), 715-718.

Lercari, D., Defeo, O., y Celentano, E. (2002). Consequences of a freshwater canal discharge on the benthic community and its habitat on an exposed sandy beach. *Marine pollution bulletin*, 44(12), 1397-1404.

Lett, C., Verley, P., Mullon, C., Parada, C., Brochier, T., Penven, P., y Blanke, B. (2008). A Lagrangian tool for modelling ichthyoplankton dynamics. *Environmental Modelling y Software*, 23(9), 1210-1214.

Levitus, S., Antonov, J. I., Baranova, O. K., Boyer, T. P., Coleman, C. L., Garcia, H. E., ... y Zweng, M. M. (2013). The World Ocean Database. *Data Science Journal*, 12(0), WDS229-WDS234.

López, R. A., Penchaszadeh, P. E., y Marcomini, S. C. (2008). Storm-related strandings of mollusks on the northeast coast of Buenos Aires, Argentina. *Journal of Coastal Research*, 925-935.

Lu, J., Vecchi, G. A., y Reichler, T. (2007). Expansion of the Hadley cell under global warming. *Geophysical Research Letters*, 34(6).

Machado, I., Barreiro, M., y 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.

Mann, K. H. (1993). Physical oceanography, food chains, and fish stocks: a review. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 50(2), 105-119.

Matano, R. P., Schlax, M. G., y Chelton, D. B. (1993). Seasonal variability in the southwestern Atlantic. *Journal of Geophysical Research: Oceans (1978–2012)*, 98(C10), 18027-18035.

McCarty, J. P. (2001). Ecological consequences of recent climate change. *Conservation biology*, 15(2), 320-331.

McLachlan A (1983) Sandy beach ecology: a review. In: McLachlan A, Erasmus T (eds) Sandy beaches as ecosystems. W Junk, The Hague, 321–380.

McLachlan A, Dugan JE, Defeo O, Ansell AD, Hubbard DM, Jaramillo E, Penchaszadeh P (1996) Beach clam fisheries. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 34,163-232.

Méndez (1995) Bivalve mortality on southwest Atlantic shores. *Harmful Algae News* 10, 11–12.

Milessi, A. C., Arancibia, H., Neira, S., y Defeo, O. (2005). The mean trophic level of Uruguayan landings during the period 1990–2001. *Fisheries Research*, 74(1), 223-231.

Odebrecht C, Rörig L, Gracia VT, Abreu PC (1995a) Shellfish mortality and red tide event in southern Brazil. *Harmful Marine Algal Blooms*. Springer, New York 213-218.

Odebrecht, C., Segatto, A. Z., y Freitas, C. A. (1995b). Surf-zone Chlorophylla Variability at Cassino Beach, Southern Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 41(1), 81-90.

Odebrecht, C., Abreu, P. C., Fugita, C. C., y Bergesch, M. (2003). The impact of mud deposition on the long term variability of the surf-zone diatom *Asterionellopsis glacialis* (Castracane) round at Cassino beach, Brazil. *Journal of Coastal Research*, 486-491.

Ortega, L., y Martínez, A. (2007). Multiannual and seasonal variability of water masses and fronts over the Uruguayan shelf. *Journal of Coastal Research*, 618-629.

Ortega, L., Castilla, J. C., Espino, M., Yamashiro, C., y Defeo, O. (2012). Effects of fishing, market price, and climate on two South American clam species. *Marine Ecology Progress Series*, 469, 71.

Ortega, L., Celentano, E., Finkl, C., y Defeo, O. (2013). Effects of climate variability on the morphodynamics of Uruguayan sandy beaches. *Journal of Coastal Research*, 29(4), 747-755.

Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37, 637-669.

Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., y Torres, F. (1998). Fishing down marine food webs. *Science*, 279(5352), 860-863.

Pearson, R. G., y Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?. *Global ecology and biogeography*, 12(5), 361-371.

Perry, R. I., Cury, P., Brander, K., Jennings, S., Möllmann, C., y Planque, B. (2010). Sensitivity of marine systems to climate and fishing: concepts, issues and management responses. *Journal of Marine Systems*, 79(3), 427-435.

Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R., y Reynolds, J. D. (2005). Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, 308(5730), 1912-1915.

Peterson, R. G., y Stramma, L. (1991). Upper-level circulation in the South Atlantic Ocean. *Progress in Oceanography*, 26(1), 1-73.

Planque, B., Fromentin, J. M., Cury, P., Drinkwater, K. F., Jennings, S., Perry, R. I., y Kifani, S. (2010). How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate?. *Journal of Marine Systems*, 79(3), 403-417.

Rabellino, J. (2015) Tesis de Maestría. En realización.

Reynolds, R. W., Rayner, N. A., Smith, T. M., Stokes, D. C., y Wang, W. (2002). An improved in situ and satellite SST analysis for climate. *Journal of climate*, 15(13), 1609-1625.

Rouyer, T., Fromentin, J. M., Ménard, F., Cazelles, B., Briand, K., Pianet, R., ... y Stenseth, N. C. (2008). Complex interplays among population dynamics, environmental forcing, and exploitation in fisheries. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(14), 5420-5425.

Seijo, J. C., Defeo, O., y Salas, S. (1998). *Fisheries bioeconomics: theory, modelling and management* (No. 368). Food and Agriculture Org. 7-9.

Severov, D. N., Pshennikov, V., y Remeslo, A. V. (2012). Fronts and thermohaline structure of the Brazil–Malvinas Confluence System. *Advances in Space Research*, 49(9), 1373-1387.

Silva, F. B. D. (2008). Filogeografía comparada e história evolutiva da Planície Costeira Sul e Sudeste do Brasil. Tesis doctoral.

Sissenwine, M. P. (1984). *Why do fish populations vary?* Springer Berlin Heidelberg, 59-94.

Shchepetkin, A. F., y McWilliams, J. C. (2005). The regional oceanic modeling system (ROMS): a split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model. *Ocean Modelling*, 9(4), 347-404.

Stenseth, N. C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Chan, K. S., y Lima, M. (2002). Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 297(5585), 1292-1296.

Sverdrup, H. U., Johnson, M. W., y Fleming, R. H. (1942). *The oceans: their physics, chemistry, and general biology* (Vol. 7). New York: Prentice-Hall.

Thomczak, M., 1998. Shelf and Coastal Oceanography. Version 1.0. <http://www.incois.gov.in/Tutor/ShelfCoast/chapter06.html>

Von Ihering H (1907) Les mollusques fossils du tertiare et du crétacé supérieur de 101-102 l'Argentine. *Anales del Museo de Buenos Aires* 3,1–611

Worm, B. and Myers, R.A. (2004). Managing fisheries in a changing climate. *Nature*, 429,15.