

Informe final publicable de proyecto

Análisis comparativo de los patrones de gran escala de la conectividad larval de invertebrados de playas arenosas en la costa Atlántica de América del Sur

Código de proyecto ANII: FCE_3_2020_1_162359

21/11/2022

MEERHOFF DEL REY, Erika Inge (Responsable Técnico - Científico)

COMBES, Vincent (Investigador)

DEFEO GOROSPE, Omar (Investigador)

FRANCO, Bárbara (Investigador)

MATANO, Ricardo (Investigador)

PIOLA, Alberto (Investigador)

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA. FACULTAD DE CIENCIAS (Institución Proponente) \ \

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA. FACULTAD DE CIENCIAS

Resumen del proyecto

El objetivo de este proyecto fue comparar la conectividad larval del gremio de filtradores suspensívoros compuesto por tres especies de invertebrados dominantes en las comunidades bentónicas intermareales de playas arenosas de la costa Atlántica de Sudamérica, el tatucito *Emerita brasiliensis*, el berberecho *Donax hanleyanus* y la almeja amarilla *Mesodesma mactroides*, las dos primeras de origen subtropical y la última de aguas frías. La conectividad fue evaluada mediante modelación bio-oceanográfica, usando modelos individuo-basados (IBMs por sus siglas en inglés). Dichos modelos incluyeron información biológica acoplada a salidas de modelos hidrodinámicos 3-D del Sistema Regional de Modelación Oceánica (3.8 km de resolución). Variaciones interanuales en la conectividad larval se observaron para las tres especies, relacionadas a cambios interanuales en los vientos estacionales y patrones de circulación oceánicos asociados. Para los bivalvos la conectividad larval a través del estuario del Río de la Plata (RdLP) se observó únicamente durante un evento La Niña intenso, caracterizado por mínimas descargas del RdLP y vientos del noreste que promueven circulación superficial hacia el suroeste. En un escenario de cambio climático, el transporte a través del RdLP podría fortalecerse debido a un esperado aumento de frecuencia en los eventos La Niña extremos. Por otro lado, la mortalidad larval debido a agua cálida modificó los patrones de conectividad de la almeja, pero no afectó los patrones de conectividad del berberecho (el umbral de temperatura letal es superior al de la almeja). Para los bivalvos, no se observó transporte de larvas hacia el límite sur de distribución de las especies, corroborando un patrón de reclutamiento irregular típico de poblaciones sumidero situadas en el borde del rango de distribución de las metapoblaciones. Sin embargo, para el tatucito el área más al sur de distribución ocurre en la costa uruguaya, y recibió larvas únicamente durante un fuerte año La Niña.

Ciencias Naturales y Exactas / Ciencias de la Tierra y relacionadas con el Medio Ambiente / Oceanografía, Hidrología, Recursos Acuáticos / oceanografía biológica

Palabras clave: conectividad larval / invertebrados playas arenosas / cambio climático /

Introducción

La conectividad es el intercambio de individuos entre sub-poblaciones geográficamente separadas que forman una metapoblación y constituye un proceso clave en su dinámica y en la demografía de dichas metapoblaciones (Cowen et al. 2000). Para los organismos bentónicos con ciclos de vida complejos, la conectividad es posible por la liberación de una larva pelágica, el transporte de larvas por corrientes oceánicas en interacción con el comportamiento larval y el asentamiento y metamorfosis de larvas competentes a juvenil bentónico (Pineda et al. 2007). La dispersión larval tiene un rol crucial en la conectividad y su éxito tiene impacto ecológico. Factores como el comportamiento larval (Woodson y McManus 2007) y la oceanografía de mesoescala (Diehl et al. 2007) son responsables por una gran parte de la retención larval y/o auto-reclutamiento. La dispersión puede influir significativamente en las tasas de crecimiento poblacional, en el flujo génico entre poblaciones discretas y finalmente en la persistencia de las especies (Lowe y Allendorf 2010). Sin embargo, los patrones de conectividad entre poblaciones que habitan playas arenosas, vinculados a dispersión larval, son aún un campo de estudio por explorar, y los mecanismos que influyen la distribución larval y sus consecuencias en la dinámica metapoblacional no han sido evaluados (Defeo y McLachlan 2005).

Los invertebrados suspensívoros *Emerita brasiliensis*, *Mesodesma mactroides* y *Donax hanleyanus* dominan la biomasa de la comunidad macrobentónica intermareal de playas arenosas de Sudamérica (Defeo y McLachlan 2011). El crustáceo *E. brasiliensis* es de origen subtropical y se encuentra tanto en playas reflectivas como disipativas de la costa atlántica de América del Sur, desde Venezuela hasta Uruguay (Defeo et al. 1992). Presenta una fase larval planctónica, que se desarrolla en las zonas cercanas a la costa durante 2 a 3 meses, y una fase adulta bentónica (Otegui y Soares-Gomes 2007). Además, la duración de las estaciones reproductivas y de reclutamiento de *E. brasiliensis* en Uruguay presenta variabilidad interanual, siendo más extensas en años cálidos (Celentano y Defeo 2016). Los eventos La Niña, que en costas de Uruguay se caracterizan por mayor influencia de aguas tropicales oceánicas, presentan impactos positivos en la abundancia y crecimiento individual de esta especie (Celentano y Defeo 2016).

Los moluscos bivalvos son miembros conspicuos de las playas arenosas (McLachlan et al. 1996), conocidos por su reproducción tipo "broadcast spawners" y por su estructuración como metapoblaciones (Delgado y Defeo 2007). Las especies del género *Donax* son filtradores intermareales que dominan la biomasa de la comunidad macrofaunal en playas oceánicas expuestas en todo el mundo (Delgado y Defeo 2007). El berberecho *D. hanleyanus* (Philippi, 1845) ocurre

principalmente en el intermareal arenoso a lo largo de la costa Atlántica de Sudamérica, desde el trópico (17°S) Caravelas, Brasil (Cardoso y Veloso 2003) hasta regiones templadas (37°S) Punta Mogotes, Buenos Aires, Argentina (Penchaszadeh y Olivier 1975), y es capaz de habitar playas de todos los tipos morfodinámicos (Veloso et al. 1997). Los patrones de reclutamiento de los berberechos son altamente variables entre diferentes especies y en la misma especie en diferentes lugares o en diferentes años (Marcomini et al. 2002). Casos extremos de tal variabilidad ha llevado a su descripción como “poblaciones resurgentes” (Mikkelsen 1981). Esta variabilidad en el reclutamiento en parte refleja los periodos generalmente extendidos sobre los cuales el desove tiene lugar y en parte la importancia de las condiciones hidrográficas impredecibles que determinan los patrones de asentamiento (Marcomini et al. 2002).

La almeja amarilla *M. mactroides* (Reeve, 1854) es un bivalvo intermareal de aguas frías que domina la biomasa de la comunidad macrofaunal de playas arenosas disipativas a lo largo de la costa Atlántica de Sudamérica (Fiori y Defeo 2006). La especie se distribuye desde el estado de San Pablo, Brasil (24°S) hasta el sur de la Provincia de Buenos Aires, Argentina (41°S), incluyendo cientos de kilómetros de playas arenosas en Brasil, Uruguay y Argentina (McLachlan et al. 1996). Su distribución es interrumpida por el estuario del Río de la Plata debido a variaciones en la salinidad y turbidez (Fiori y Cazzaniga 1999). Sin embargo, la larva planctónica le permite a la almeja cruzar barreras zoogeográficas como el estuario (Fiori y Defeo 2006). Estresores de cambio climático, incluyendo el aumento sistemático en la temperatura superficial del mar, están afectando la demografía y la dinámica poblacional de la almeja amarilla (Ortega et al. 2016), y la presencia de un “hotspot” de calentamiento marino principal en la región (Gianelli et al. 2019) constituye una fuente de estrés adicional a esta especie amenazada en términos de conservación (Fiori y Cazzaniga, 1999). En relación a esto, desde mediados de los 90, *M. mactroides* ha experimentado mortandades en masa en todo su rango biogeográfico (Fiori y Cazzaniga 1999). Estas mortandades ocurrieron primero en 1993 en el sur de Brasil, y luego siguieron las isothermas hacia el sur, alcanzando Argentina en 2002 (Ortega et al. 2016). El calentamiento regional podría haber gatillado drásticos cambios de largo plazo en las comunidades de playas arenosas del Atlántico en donde mortandades en masa de *M. mactroides* promovieron un aumento de las especies favorecidas por el calentamiento, entre ellas *D. hanleyanus* (Ortega et al. 2012). Este cambio se ha observado en ecosistemas de playas arenosas de todo el rango biogeográfico (Defeo 2003, Herrmann et al. 2009).

Dado que las pautas de conservación de las metapoblaciones deberían ser implementadas a nivel regional en el océano Atlántico Sudoccidental, es importante considerar los patrones de conectividad de diferentes especies y cómo estos pueden variar interanualmente debido a cambios en las corrientes oceánicas y descargas del Río de la Plata. Además, teniendo en cuenta que el cambio climático influenciará la conectividad larval a través de cambios en la oceanografía física (Bashevkin et al. 2020), los patrones de conectividad larval deben recibir más atención en los planes de conservación y manejo futuros a gran escala (Andrello et al. 2014). A tales fines, los modelos acoplados biológicos-oceanográficos son herramientas ideales para estudiar la conectividad larval de especies marinas. En este sentido, durante este proyecto se usaron modelos biológicos-oceanográficos para estudiar y conocer los principales patrones de conectividad larval de las tres especies. Para evaluar y comparar los patrones de conectividad de los bivalvos, en el modelo se incluyó mortalidad larval por temperatura cálida del agua superficial. Se espera que para el berberecho, especie de origen subtropical, la temperatura cálida del agua no afecte significativamente los patrones de conectividad, pero que para la almeja amarilla, especie de aguas frías, la temperatura cálida del agua afecte significativamente los patrones de conectividad debido a la mortalidad de las larvas.

Metodología/diseño del estudio

La conectividad larval de los tres invertebrados de playas arenosas se estudió mediante un IBM desarrollado con datos biológicos para cada especie. La metodología usada para evaluar la conectividad de *E. brasiliensis* se detalla en Meerhoff et al. (2020); el modelo IBM desarrollado para evaluar la conectividad larval de la almeja amarilla se describe en Meerhoff et al. (2022).

Además, la conectividad larval de *D. hanleyanus* se estudió a través de un IBM espacialmente explícito de transporte larval acoplado a salidas de un modelo hidrodinámico 3-D del Sistema Regional de Modelación Oceánica (ROMS por sus siglas en inglés, Shchepetkin y McWilliams, 2005), de aproximadamente 3.8 km de resolución para el periodo 2000-2012 (Matano et al. 2014). El modelo hidrodinámico ya había sido validado con datos in-situ y aquellos derivados de satélite, y había sido usado extensivamente para análisis de circulación regional (Combes y Matano 2014, Matano et al. 2014). El modelo de circulación reproduce muy bien las corrientes en el área y ya se ha utilizado en estudios de dispersión de partículas (Franco et al. 2018). El IBM se implementó en el código Ichthyop (Lett et al. 2008) y la conectividad entre áreas se computó para larvas que exitosamente alcanzaron un área de reclutamiento, de acuerdo a los criterios y escenarios que se describen.

Época de desove y reclutamiento

Las características poblacionales de *D. hanleyanus* varían en su rango geográfico y morfodinámico. Los reclutas son más abundantes y ocurren sobre un periodo de tiempo más extenso en playas disipativas respecto a playas reflectivas (Delgado y Defeo 2007). Una estación de reclutamiento más corta ocurriría en las poblaciones de playas reflectivas (Celentano y Defeo 2006, Hermann et al. 2009) y también podrían ser el resultado de un ciclo reproductivo más corto (Delgado y Defeo 2007). En el sur de Brasil, *D. hanleyanus* tiene la capacidad de liberación parcial de gametos durante todos los meses del año, aumentando el periodo reproductivo (Gil y Tomé 2004), mientras que en la costa de Uruguay el desove está mayormente restringido desde setiembre a abril (Delgado and Defeo 2007). Por lo tanto, dos eventos de desove se simularon en este trabajo para evaluar el transporte larvar durante primavera y verano: uno en noviembre el otro en enero.

Duración del periodo larval en el plancton, comportamiento y mortalidad larval.

Se desconoce la longitud de duración de la larva de *D. hanleyanus* en el plancton. Sin embargo, para la especie *Donax denticulatus* dura tres semanas e incluso más (Wade 1968). Por lo tanto, diferentes tiempos de duración de la larva en el plancton (PLDs por la sigla en inglés) se usaron en las simulaciones para evaluar la conectividad larval (30 y 60 días). Las larvas de *D. hanleyanus* se consideraron partículas pasivas distribuidas en la capa superficial y hasta la picnoclina, dado que para la especie *Donax fossor* las larvas se encuentran cerca de la superficie o sobre la termoclina, independiente si hay surgencia o subsidencia en la costa (Ma et al. 2006).

A partir de información bibliográfica se corrigió el IBM por mortalidad larval dependiente de la salinidad y temperatura.

Mortalidad larval

El IBM también se implementó agregando mortalidad larval debido a temperatura del agua fría y cálida y debido a baja salinidad, de acuerdo a los escenarios descriptos.

No existe información respecto a la tolerancia termal para *D. hanleyanus*, pero Ansell (1983) propuso que las temperaturas de 29° a 40 °C probablemente representan el rango de adaptación máxima a valores letales superiores en el género. Adicionalmente, no hay récords de mortandades masivas de especies de *Donax* causadas por alta temperatura (Ansell 1983). Más aun, en el área de estudio la disminución en abundancia de la almeja amarilla *M. mactroides*, promovió el aumento en las especies favorecidas por calentamiento, incluyendo *D. hanleyanus* (Defeo 2003).

Dada la falta de estimaciones de tolerancia termal para *D. hanleyanus*, las temperaturas extremas registradas en los bordes de su rango de distribución fueron consideradas para evaluar la mortalidad larval. En Caravelas, su límite norte de distribución, la temperatura máxima media superficial del mar (SST 28.5°C) se observa en marzo (Castelao 2012). Por lo tanto, la mortalidad larval debido a agua cálida se consideró cuando la temperatura fuera superior a 30°C.

El límite de distribución sur de *D. hanleyanus* es Mar del Plata (Argentina), donde los valores medios mínimos de 10.5 ± 1.0 °C se registran en julio (invierno austral, Risoli et al. 2020). Por lo tanto, consideramos mortalidad larval debido a agua fría a 9°C.

La salinidad parece tener un efecto especie-específico en las tolerancias larvales (solo extrema baja salinidad (5 ± 1) causó altas tasas de mortalidad en crías de *Donax obesulus* en playas de Chile, Carstensen et al. 2010, mientras que salinidades debajo de 14.2 fueron letales para *Donax trunculus*, Reyes-Martínez et al. 2020). Por lo tanto, 100% de mortalidad larval se asumió a salinidades menores a 7 en el IBM, porque *D. hanleyanus* presenta una distribución similar a *Mesodema mactroides* cerca de la boca de ríos y arroyos (Defeo y de Álava 1995). Este umbral de salinidad se estableció dado que fue el umbral que establecimos para mortalidad larval de *Mesodesma mactroides* (Meerhoff et al. 2022).

Áreas de liberación y reclutamiento

Se eligieron nueve áreas adyacentes a las playas (áreas de liberación donde las larvas son liberadas en el modelo) como puntos de inicio para el transporte larval siguiendo la morfología de la costa en Brasil, Uruguay y Argentina. En dirección hacia el polo desde el noreste hacia el suroeste las áreas de liberación y reclutamiento fueron adyacentes a las siguientes playas oceánicas: Taquaras (1), Navegantes (2) y Cassino, en Brasil; Barra del Chuy (4), Arachania (5) y José Ignacio (6) en Uruguay; Santa Teresita (7), Villa Gesell (8) y Mar del Plata (9) en Argentina.

Análisis de datos

Para determinar la variabilidad interanual en la conectividad larval, se realizaron experimentos de transporte larval usando campos de corrientes del modelo hidrodinámico durante 2000-2012. En cada caso se liberaron 500.000 partículas al azar desde diferentes áreas de liberación costeras paralelas a las playas de interés. Con el objetivo de evaluar

diferencias entre simulaciones y para obtener la importancia relativa del mes de desove, duración del desarrollo planctónico y año sobre la conectividad larval, la magnitud de las fuentes de la varianza se estimó usando análisis de varianza de acuerdo a White et al. (2013).

Se compararon los patrones de conectividad de *D. hanleyanus* con los de *E. brasiliensis* y *M. mactroides*. Además, se compararon los patrones de macroescala de conectividad de las tres especies mediante construcción de matrices de conectividad, y se comparó su variabilidad interanual, así como los cambios en duración de los PLDs, diferentes meses de liberación y duración del periodo reproductivo afectan los patrones de conectividad. Todo esto se realizó con el objetivo generalizar la información de conectividad larval de invertebrados intermareales dominantes de las playas arenosas en la costa del océano Atlántico Sudoccidental.

Finalmente, para evaluar el impacto de la circulación de océano y la hidrografía en la conectividad larval, la variabilidad interanual en la descarga del RdIP y de las corrientes oceánicas superficiales fueron estudiados. Datos mensuales de descarga del RdIP se obtuvieron del Instituto Nacional del Agua, Argentina (<https://www.ina.gov.ar>), y mapas de corrientes medias estacionales superficiales se construyeron usando las velocidades del modelo hidrodinámico.

Resultados, análisis y discusión

Patrones de conectividad larval del tatucito *Emerita brasiliensis*

Los patrones de conectividad larval del tatucito mostraron marcadas variaciones interanuales, que estuvieron mayormente relacionadas con cambios interanuales en los vientos estacionales y los patrones de circulación oceánica asociados, particularmente durante años La Niña (Meerhoff et al. 2020)

El área más al sur donde esta especie ocurre (playa José Ignacio, ubicada en la costa de Uruguay) solo recibió larvas del área de liberación más cercana en eventos de liberación de noviembre y enero durante un fuerte evento La Niña, caracterizado por intensos vientos del noreste (Meerhoff et al. 2020).

Patrones de conectividad de la almeja amarilla *Mesodesma mactroides*

Para la almeja amarilla se observó conectividad larval desde el área de liberación Cassino (Brasil) hacia el área de reclutamiento Barra del Chuy (Uruguay), y entre las áreas Punta Rasa, Punta Médanos, Mar Azul y Monte Hermoso en Argentina (Fig. 2 en Meerhoff et al. 2022). También hubo transporte larval desde el área de liberación Barra del Chuy hacia el área de reclutamiento Punta Médanos (Fig. 3B en Meerhoff et al. 2022). No hubo transporte de larvas hacia Isla del Jabalí en el límite sur de la distribución de *M. mactroides* (Fig. 3 en Meerhoff et al. 2022) El transporte larval a través del estuario RdIP ocurrió solamente para larvas liberadas en noviembre 2010 y para 85 y 90 días de PLD (Fig. 3 en Meerhoff et al. 2022)

Efectos de la salinidad y temperatura en la conectividad larval de *Mesodesma mactroides*

La mortalidad larval debido a baja salinidad no disminuyó la probabilidad de conectividad de febrero (Figs. 3A and 5A en Meerhoff et al. 2022). Pero si afectó el transporte a través del RdIP en noviembre. No hubo transporte larval desde el área de liberación Barra del Chuy en Uruguay hacia Punta Médanos en Argentina, cuando la mortalidad larval debido a baja salinidad se consideró (Figs. 3B and 5B en Meerhoff et al. 2022).

Los efectos combinados de alta temperatura y baja salinidad redujeron drásticamente la conectividad, observándose solamente auto-reclutamiento en la mayoría de las áreas. La conectividad larval estuvo restringida solo a larvas liberadas en noviembre desde el área de liberación Cassino hacia el área de reclutamiento Barra del Chuy (Fig. 5D en Meerhoff et al. 2022) en 2004, y desde el área de liberación Barra del Chuy hacia el área de reclutamiento Cassino para 90 días PLD (no mostrado). Para larvas liberadas en febrero, hubo conectividad solo desde área de liberación Monte Hermoso hacia el área de reclutamiento Mar Azul (Fig. 5C).

Impactos de la circulación oceánica en la conectividad de la almeja amarilla

La circulación superficial media en el área de estudio estuvo caracterizada por un débil flujo costero hacia el suroeste durante la primavera austral y verano y un flujo hacia el noreste durante el otoño (Material suplementario, S3 en Meerhoff et al. 2022). Estos flujos no promovieron el transporte larval hacia el área 7, dado que estuvieron dirigidos hacia el noreste a lo largo de la costa Argentina (material suplementario, S3 en Meerhoff et al. 2022).

Variaciones interanuales en las corrientes superficiales, sin embargo, explicaron los principales patrones de conectividad observados. Por ejemplo, la conectividad larval a través del estuario RdIP fue observada solo para larvas liberadas en noviembre 2010, durante un evento La Niña intenso en el periodo de estudio (Fig. 6A en Meerhoff et al. 2022).

Este evento estuvo caracterizado por fuertes corrientes superficiales hacia el suroeste a lo largo de la costa norte del

RdIP durante el verano 2011 (Supplementary material, S4 en Meerhoff et al. 2022). La descarga del RdIP presentó substancial variabilidad interanual. Durante el fuerte evento La Niña en 2010, los valores de descarga fueron aproximadamente de 20,000 m³s⁻¹ en primavera (Fig. 6B en Meerhoff et al 2022).

Por lo tanto, menor descarga del RdIP y fuertes corrientes superficiales hacia el suroeste permitieron la conectividad larval a través del estuario para larvas liberadas en noviembre 2010. Así, una combinación de la fuerza y dirección (hacia el suroeste) de corrientes superficiales y viento (material suplementario S5 en Meerhoff et al 2022) durante el siguiente verano, junto con baja descarga del RdIP durante el fuerte evento La Niña, favoreció el transporte larval a través del estuario RdIP para 90 días de PLD. El impacto de baja descarga, asociado a sus efectos en los patrones de circulación, favoreció este transporte de larvas a través del RdIP. Sin embargo, cuando se consideró la mortalidad larval debido a baja salinidad, no hubo transporte de larvas a través del estuario.

Patrones de conectividad larval del berberecho *D. hanleyanus*

Los principales patrones de conectividad larval se observaron entre áreas de liberación y reclutamiento cercanas, sugiriendo también alto potencial para auto-reclutamiento. Las áreas fuente y sumidero de esta metapoblación se identificaron usando los patrones de conectividad del IBM y datos de distribución de abundancia de adultos. Las áreas fuente identificadas fueron Taquaras y Cassino en Brasil, Arachania en Uruguay y Santa Teresita en Argentina (Meerhoff et al. en preparación).

No se observó transporte de larvas hacia el límite sur de la distribución de esta especie, corroborando un patrón de reclutamiento irregular típico de poblaciones sumidero situadas en el borde del rango de distribución de la metapoblación. La mortalidad larval inducida por agua cálida no afectó los patrones de conectividad larval para esta especie subtropical. El transporte de larvas a través del estuario RdIP (desde Uruguay a playas de Argentina) ocurrió únicamente para larvas liberadas en enero de 2011, un fuerte evento La Niña (Meerhoff et al. en preparación).

Discusión

Simulamos la dispersión larval de *Mesodesma mactroides* y *Donax hanleyanus* a lo largo de la costa Atlántica de Sudamérica usando modelo acoplado ROMS/IBM, que consideró efectos de temperatura y salinidad en los patrones de conectividad de gran escala, y comparamos los patrones de conectividad larval de estos bivalvos con los patrones de conectividad larval del tatucito *Emerita brasiliensis* en la costa de Uruguay.

Para la almeja amarilla, el transporte larval a través del estuario RdIP ocurrió durante el evento La Niña más fuerte del periodo de estudio y solo para larvas liberadas en noviembre 2010. La mortalidad larval debido a agua cálida modificó los patrones de conectividad, mostrando tres principales fuentes de larvas: área 1 (Cassino), 2 (Barra del Chuy) y 6 (Monte Hermoso). El transporte larval a través del estuario RdIP estuvo restringido a larvas liberadas desde Barra del Chuy (área de liberación 2) hacia Punta Médanos (área de reclutamiento 4). Este transporte ocurrió durante primavera 2010, que fue un evento fuerte la Niña caracterizado por descargas del RdIP por debajo del promedio y vientos del noreste (Matano et al., 2014) que generaron un flujo costero que permitió el transporte larval observado. En la costa Atlántica de Uruguay, el mejor escenario para alta abundancia de almeja amarilla es caracterizado por aguas frías y saladas y anomalías del estrés de viento costero, de acuerdo con la ocurrencia de eventos La Niña (Manta et al. 2017).

Los resultados, mostraron importante variabilidad interanual en la conectividad larval, transporte hacia el suroeste a través del RdIP fue favorecido durante el fuerte evento La Niña a fines de 2010 (ver Fig. 4 Meerhoff et al. 2022). En un escenario de cambio climático, eventos La Niña más fuertes y más frecuentes se espera que ocurran (Cai et al. 2015) y por lo tanto, más frecuente transporte larval a través del estuario podría esperarse.

A través de las simulaciones también se pudo determinar que no existió transporte de larvas para el límite de distribución sur de la almeja amarilla (Isla del Jabalí, Argentina, Fiori y Defeo 2006) ni del berberecho para su límite de distribución sur (Mar del Plata, Argentina). En la plataforma argentina, simulaciones numéricas, observaciones de corrientes y a través de satélites indican un flujo medio sobre la plataforma hacia el noreste al sur de los 40°S (Ruiz Etcheverry et al., 2016; Lago et al., 2019). Consecuentemente, en el extremo sur de distribución de estas especies, el transporte hacia el suroeste de larvas no es promovido por la circulación media.

Cuando se incorporó mortalidad larval debido a temperatura cálida del agua en el modelo, los patrones de conectividad larval de la almeja amarilla se vieron afectados, pero no los patrones de conectividad larval del berberecho, especie subtropical con un umbral más alto de temperatura para la mortalidad larval. Por lo tanto, la sensibilidad al calentamiento

es crítico en metapoblaciones como las de la almeja amarilla, porque las condiciones locales variables pueden alterar la capacidad de estas especies de promover la recuperación de gran escala de disturbios de pulso (por ejemplo, La Niña) o presión (por ejemplo, el cambio climático) (Cowen et al., 2006; Treml et al., 2008). Los resultados sugieren que las poblaciones de almejas de la playa Cassino (Brasil), Barra del Chuy (Uruguay) y Monte Hermoso (Argentina) deberían ser protegidas para proveer larvas para otras áreas (Meerhoff et al. 2022). Por otro lado, *D. hanleyanus* es una especie subtropical que no ve afectada su conectividad por la presente variabilidad en la SST en la región (Meerhoff et al. en preparación). Esta especie se hizo dominante en muchas playas del Atlántico suroccidental luego de una drástica disminución poblacional de la almeja amarilla debido a efectos combinados de varios estresores, incluyendo pesca, urbanización (Marozzi y Dadon 2000) y el cambio climático que generó mortalidades en masa a través de todo el rango geográfico (Ortega et al. 2016).

El transporte de larvas de almeja y de berberecho a través del estuario RdIP, ocurrió únicamente durante un fuerte evento La Niña que se caracterizó por mínimas descargas del RdIP y fuertes corrientes superficiales dirigidas al suroeste a lo largo de la costa norte del RdIP (Meerhoff et al. 2022 y Meerhoff et al. en preparación). A su vez, durante este fuerte evento La Niña se pudo observar transporte de larvas de *E. brasiliensis* hacia el área más al sur (playa José Ignacio) de distribución de la especie en la costa de Uruguay (Meerhoff et al. 2020). La extrapolación de estos resultados a un escenario de cambio climático con más fuertes y frecuentes eventos La Niña, sugieren que transporte larval hacia esta playa será más probable.

Conclusiones y recomendaciones

Los años de intensos eventos La Niña mostraron ser determinantes en los patrones de conectividad larval de las tres especies de invertebrados de playas arenosas estudiadas. En un escenario de cambio climático, el transporte larval a través del estuario del RdIP (tanto de larvas de *Mesodesma mactroides* como de *Donax hanleyanus*) podría fortalecerse debido a un esperado aumento en frecuencia de eventos La Niña extremos. Sin embargo, los patrones de conectividad larval de la almeja amarilla se ven afectados debido a mortalidad larval por temperatura cálida del mar. Esto es de mayor importancia para la almeja amarilla en el Océano Atlántico Suroccidental, que abarca un "hotspot" de calentamiento marino que podría restringir más aun la conectividad larval entre las poblaciones. Esta especie de agua fría ha sufrido mortandades masivas dependientes de la temperatura a través de todo su rango geográfico (Ortega et al., 2016) y podría ser considerada una especie amenazada. El reducido éxito de dispersión debido a la temperatura cálida del mar y su efecto en la mortalidad de las larvas, podría disminuir más aun el reclutamiento con implicancias para los "stocks" de pesca (Bashevkin et al., 2020). Debido a que la almeja amarilla está sujeta a pesquerías de pequeña escala que son críticas para la supervivencia de comunidades locales (Gianelli et al., 2021), estos resultados tienen fuertes implicancias de manejo y conservación. Por otro lado, los patrones de conectividad larval del berberecho, no fueron afectados por la mortalidad larval debido a la temperatura cálida del agua. Las áreas fuente y sumidero para esta especie fueron obtenidas de los resultados del modelo y dado que *D. hanleyanus* es considerada un recurso potencialmente explotable (Risoli et al 2021) el manejo internacional de las pesquerías debería ser idealmente abordado.

Esta investigación refuerza la importancia de evaluar los patrones de conectividad para el manejo de metapoblaciones como las del berberecho y almeja amarilla, como ya ha sido sugerido para el manejo de otros recursos transfronterizos, como la langosta del Caribe (Kough et al. 2013). El diseño de redes de áreas marinas protegidas (AMPs) actualmente incorpora cambios en la conectividad larval debido a potenciales reducciones en la duración larval en el plancton asociada con el calentamiento del océano (Álvarez-Romero et al., 2017), y es un punto que debería ser considerado en el diseño de AMPs en Uruguay.

Referencias bibliográficas

- Andrello M, Mouillot D, et al. 2014. Additive effects of climate change on connectivity between marine protected areas and larval supply to fished areas. *Diversity and Distributions*, 1–12
- Álvarez-Romero JG, Munguía-Vega A, et al. 2017. Designing connected marine reserves in the face of global warming. *Glob Chang Biol* 24, 671–691
- Ansell AD. 1983. The biology of the genus *Donax*. In: sandy beaches as ecosystems. Ed McLachlan A & Erasmus T. Springer 730 pp
- Bashevkin SM, Dibble CD, et al. 2020. Larval dispersal in a changing ocean with an emphasis on upwelling regions. *Ecosphere* 11, e03015. 10.1002/ecs2.3015
- Cai W, Wang G, Santoso A, et al. 2015. Increased frequency of extreme La Niña events under greenhouse warming. *Nat Clim Change* 5, 132–137
- Cardoso RS, Veloso VG. 2003. Population dynamics and secondary production of the wedge clam *Donax hanleyanus* (Bivalvia: Donacidae) on a high-energy, subtropical beach of Brazil. *Mari Biol*, 142, 153–162
- Carstensen D, Laudien J, Sielfeld W, Oliva M, Arntz WE. 2010. Early larval development of *Donax obesulus*: response to El Niño temperature and salinity conditions. *J Shellfish Res*, 29, 361–368
- Castelao RM. 2012. Sea Surface Temperature and wind stress curl variability near a cape. *J Physical Oceanog* 42, 2073–2087
- Celentano E, Defeo O. 2016. Climate effects on the mole crab *Emerita brasiliensis* on a dissipative beach of Uruguay. *Mar Ecol Prog Ser* 552, 211–222
- Celentano E, Defeo O. 2006. Habitat harshness and morphodynamics: Life history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguayan sandy beaches. *Mar Biol* 149, 1453–1461
- Combes V, Matano RP. 2014. A two-way nested simulation of the oceanic circulation in the Southwestern Atlantic, *J Geophys Res Oceans* 119, 731–756.
- Cowen RK, Lwiza KMM, et al. 2000. Connectivity of marine populations: Open or closed? *Science* 287,857–859
- Cowen RK, Paris CB, et al. 2006. Scaling of connectivity in marine populations. *Science*,311, 522–527
- Defeo O, Jaramillo E, et al. 1992. Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna in the Atlantic coast of Uruguay. *J Coast Res* 8, 830–839.
- Defeo O, de Álava A. 1995. Effects of human activities on long term trends in sandy beach populations: the wedge clam *Donax hanleyanus* in Uruguay. *Mar Ecol Prog Ser* 123,73–82
- Defeo O. 2003. Marine invertebrate fisheries in sandy beaches: an overview. *J Coast Res* 35, 56–65.
- Defeo O, McLahan A. 2005. Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofaunal: a multi scale analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 295, 1–20
- Defeo O, McLachlan A. 2011. Coupling between macrofauna community structure and beach type: a deconstructive meta-analysis. *Mar Ecol Prog Ser* , 433, 29–41

- Delgado E, Defeo O. 2007. Tisular and population level responses to habitat harshness in sandy beaches: the reproductive strategy of *Donax hanleyanus*. *Mar Biol*, 152, 919–927
- Diehl JM, Toonen RJ, Botsford LW. 2007. Spatial variability of recruitment in the sand crab *Emerita analoga* throughout California in relation to wind-driven currents. *Mar Ecol Prog Ser* , 350, 1–17
- Fiori S, Cazzaniga N. 1999. Mass mortality of the yellow clam, *Mesodesma mactroides* (Bivalvia, Mesodesmatidae) in Monte Hermoso beach, Argentina. *Biological Conservation*, 89, 305–309
- Fiori S, Defeo O. 2006. Biogeographic patterns in life history traits of the yellow clam, *Mesodesma mactroides*, in sandy beaches of South America. *J Coast Res*, 22, 872–880.
- Franco BC, Palma ED, et al. 2018. Modeling the offshore export of subantarctic shelf waters from the Patagonian Shelf. *J Geoph Res: Oceans*, 123
- Gianelli I, Ortega L, et al. 2019. Evidence of ocean warming in Uruguay's fisheries landings: the mean temperature of the catch approach. *Mar Ecol Prog Ser*, 625, 115–125
- Gianelli I, Ortega L, et al. 2021. Harnessing scientific and local knowledge to face climate change in small-scale fisheries. *Glob Environ Change* 68, 102253
- Gil GM, Thomé JW. 2004. Description of the reproductive cycle of *Donax hanleyanus* (Bivalvia, Donacidae) in southern Brazil. *Iheringia, Sér Zool*, 94, 271-276
- Herrmann M, De Almeida Rocha C, et al. 2009. Testing the hábitat harshness hypothesis: reproductive biology of the wedge clam *Donax hanleyanus* (Bivalvia: Donacidae) on three Argentinean sandy beaches with contrasting morphodynamics. *J Molluscan Studies* 00, 1–15
- Kough AS, Paris CB, Butler MJ IV. 2013. Larval connectivity and the international management of fisheries. *PLoS ONE* 8: e64970
- Lago LS, Saraceno M, et al . 2019. On the wind contribution to the variability of ocean currents over wide continental shelves: a case study on the northern Argentine continental shelf. *J Geoph Res* 124, 7457–7472
- Lett C, Verley P, et al. 2008. A Lagrangian tool for modelling ichthyoplankton dynamics. *Environ Model Softw*. 23, 1210–1214.
- Lowe WH, Allendorf FW. 2010. What can genetics tell us about population connectivity? *Molecular Ecology* 19, 3038–3051
- Ma H, Grassle JP, Chant RJ. 2006. Vertical distribution of bivalve larvae along a cross-shelf transect during summer upwelling and downwelling. *Mar Biol* 149, 1123–1138
- Manta G, Barreiro M, et al. 2017. The effect of climate variability on the abundance of the sandy beach clam (*Mesodesma mactroides*) in the Southwestern Atlantic. *J Coast Res*, 33, 531–536
- Marcomini SC, Penchaszadeh P, et al. 2002. Beach morphodynamics and clam (*Donax hanleyanus*) densities in Buenos Aires, Argentina. *J Coast Res* 18, 601-611
- Marozzi AV, Dadon JR. 2000. Densidad, abundancia y crecimiento estival del berberecho (*Donax hanleyanus*) en tres localidades de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). In *Resúmenes IV Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar*, Puerto Madryn, Argentina.
- Matano RP, Combes V, et al. 2014. The salinity signature of the cross-shelf exchanges in the Southwestern Atlantic Ocean: Numerical simulations. *J Geoph Res Oceans* 119, 7949–7968.
- McLachlan A, Dugan J, et al. 1996. Beach clam fisheries. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 34, 163–232

- Meerhoff E, Defeo O, et al. 2020. Assessment of larval connectivity in a sandy beach mole crab through a coupled bio-oceanographic model. *Est Coast Shelf Sci*, 246, 107035
- Meerhoff E, Combes V, et al. 2022. Large-scale connectivity of the sandy beach clam *Mesodesma mactroides* along the Atlantic coast of South America, and climate change implications. *Mar Environment Res*, 105591
- Mikkelsen PS. 1981. A comparison of two Florida populations of the coquina clam, *Donax variabilis* Say, 1822 (Bivalvia Donacidae) I. Intertidal density, distribution and migration, *Veliger* 23, 230–239
- Ortega L, Castilla JC, et al. 2012. Effects of fishing, market price, and climate on two South American clam species. *Mar Ecol Prog Ser*, 469, 71–85
- Ortega L, Celentano E, et al. 2016. Climate change influences on abundance, individual size and body abnormalities in a sandy beach clam. *Mar Ecol Prog Ser*, 545, 203–213
- Otegui AC, Soares-Gomes A. 2007. Desenvolvimento “in vitro” de larvas e juvenis de *Emerita brasiliensis* Schmitt (Crustacea, Decapoda, Hippidae) sob diferentes condições de temperatura, salinidade e regime alimentar. *Rev Bras Zool* 24, 277–282
- Penchaszadeh PE, Olivier SR. 1975. Ecología de una población de “berberecho” (*Donax hanleyanus*) en Villa Gesell, Argentina. *Malacologia*, 15, 133–146.
- Pineda J, Hare JA, Sponaugle S. 2007. Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography*, 20, 22–39
- Reyes-Martínez MJ, Martínez-Pita I, et al. 2020. The impact of salinity changes associated with size on the wedge clam *Donax trunculus* Linnaeus, 1758 (Mollusca: Bivalvia): A laboratory assay. *Est Coast Shelf Sci* 241, 106838
- Risoli MC, Baldoni A, et al. 2020. Age and growth variability of the yellow clam (*Mesodesma mactroides*) in two populations from Argentina: implications under climate change. *Can J Zool* 98, 481–494
- Risoli MC, Defeo O, Lomovasky BK. 2021. Living on the edge: population parameters of the wedge clam *Donax hanleyanus* in the southernmost limit of its distribution range, southwestern Atlantic, Argentina. *Can J Zool* 99, 713–720
- Ruiz Etcheverry L A, Saraceno M, et al. 2016. Sea level anomaly on the Patagonian continental shelf: Trends, annual patterns and geostrophic flows, *J. Geophys. Res. Oceans*, 121, 2733– 2754
- Shchepetkin AF, McWilliams JC. 2005. The regional oceanic modeling system (ROMS): a split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model. *Ocean Modelling*, 9, 347–404
- Treml EA, Halpin PN, Urban DL et al. 2008. Modeling population connectivity by ocean currents, a graph-theoretic approach for marine conservation. *Landsc Ecol*, 23, 19–36
- Veloso VG, Cardoso RS, Fonseca DB. 1997. Spatio-temporal characterization of intertidal macrofauna at Prainha beach (Rio de Janeiro state). *Oecol Bras* 3, 213–225
- Wade BA. 1968. Studies on biology of the Western-Indian beach clam, *Donax denticulatus* Linne. 2 Life history, *Bull Mar Sci* 18, 876-901
- White JW, Rassweiler A, et al. 2013. Ecologists should not use statistical significance tests to interpret simulation model results. *Oikos* 123, 385–388
- Woodson CB, McManus MA. 2007. Foraging behavior can influence dispersal of marine organisms. *Limnol Oceanog*, 52,

Licenciamiento

Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 4.0 Internacional. (CC BY-NC-ND)