



*Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche*

“Evaluación de los efectos de la variación
climática en tejidos duros de predadores
de alto nivel trófico del ecosistema
marino patagónico”

Biól. Federico Martín Heredia

Directora: Dra. María Florencia Grandi

Codirector: Dr. Enrique Alberto Crespo

2022

“Hay un libro abierto siempre para todos los ojos: la naturaleza.”

Jean Jacques Rousseau

INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	1
RESUMEN	3
ABSTRACT	5
ORGANIZACIÓN DE LA TESIS	7
CAPÍTULO I: <i>Introducción general</i>	8
VARIABILIDAD CLIMÁTICA.....	9
EL NIÑO-OSCILACIÓN DEL SUR (ENSO).....	11
EL MODO ANULAR DEL SUR (SAM)	18
EFECTOS DEL ENSO Y SAM EN LA TRAMA TRÓFICA	23
PREDADORES DE ALTO NIVEL TRÓFICO	25
OBJETIVO GENERAL.....	29
OBJETIVO ESPECÍFICOS.....	29
HIPÓTESIS DE TRABAJO	30
PREDICCIONES.....	30
ÁREA DE ESTUDIO	30
CAPÍTULO II: <i>Materiales y métodos</i>	32
PRINCIPIOS DE LAS RECONSTRUCCIONES CLIMÁTICAS.....	33
DESARROLLO ONTOGÉNICO DE DIENTES Y VÉRTEBRAS	35
PREPARACIÓN DE LAS MUESTRAS	39
LOBO MARINO COMÚN, <i>Otaria flavescens</i>	39
DELFIN OSCURO, <i>Lagenorhynchus obscurus</i>	41
RAYA HOCICUDA DE COLA CORTA, <i>Zearaja brevicaudata</i>	43
DETERMINACIÓN DE EDAD, FOTOGRAFÍAS Y MEDICIÓN DE BANDAS DE CRECIMIENTO.....	45
FECHADO Y COFECHADO DE LA MUESTRA	49
ESTANDARIZACIÓN Y CONSTRUCCIÓN DE CRONOLOGÍAS	52
ASOCIACIÓN ENTRE LAS CRONOLOGÍAS Y LOS ÍNDICES CLIMÁTICOS	58
CAPÍTULO III: <i>Resultados y discusión</i>	61
LOBO MARINO COMÚN, <i>Otaria flavescens</i>	62

GENERALIDADES DE LA ESPECIE.....	62
RESULTADOS	63
DISCUSIÓN.....	68
DELFIN OSCURO, <i>Lagenorhynchus obscurus</i>	73
GENERALIDADES DE LA ESPECIE.....	73
RESULTADOS	75
DISCUSIÓN.....	79
RAYA HOCICDA DE COLA CORTA, <i>Zearaja brevicaudata</i>	83
GENERALIDADES DE LA ESPECIE.....	83
RESULTADOS	85
DISCUSIÓN.....	89
CONSIDERACIONES FINALES	94
ANEXO	100
BIBLIOGRAFÍA.....	106

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecerle a todas aquellas instituciones y personas que contribuyeron con la realización de esta tesis:

En primer lugar, a mis directores Flor y Kike. Gracias por brindarme todos los recursos necesarios para poder realizar esta tesis. Especialmente, por permitirme trabajar con la lupa durante la pandemia. En lo personal, no puedo dejar de agradecerles por el acompañamiento y la preocupación que demostraron en todo momento por mi bienestar y el de mi familia.

A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por brindarme las becas necesarias para la realización del doctorado. Al Centro para el Estudio de Sistemas Marinos del Centro Nacional Patagónico (CESIMAR - CCT CENPAT - CONICET) por brindarme el lugar y los recursos necesarios para desarrollar mi trabajo.

A la Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche, por permitirme realizar mi carrera de doctorado. Asimismo, quiero agradecer al personal del Departamento de Postgrado por su asesoramiento a lo largo de todo este proceso.

A todas las organizaciones y proyectos otorgados al Dr. Enrique Crespo, los cuales permitieron el financiamiento de esta tesis: Amnéville Zoo France (2004–2020), Mohamed Bin Zayed Species Conservation Fund (2011–2014), YAQUPACHA, Heidelberg Zoo (2012), BBVA (BIOCON_08, 2009–2012), CONICET (PIP 0111/2016), y FONCyT (240/16).

Al gobierno de Argentina y a los organismos reguladores que facilitaron los permisos de muestreo y de investigación: Dirección de Fauna y Flora Silvestre, Subsecretaría de Recursos Naturales, Ministerio de Industria, Agricultura y

Ganadería, Subsecretaría de Conservación y Áreas Protegidas, Secretaría de Turismo y Administración de Parques Naturales.

A los miembros del jurado por sus valiosas contribuciones y observaciones realizadas en esta tesis.

A los doctores Gabriel Bernardello y Andrés Visintin por sus recomendaciones para la beca y su acompañamiento en la fase inicial de mi doctorado.

A la Dra. Ana María Srur por recibirme en el Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), CCT CONICET, Mendoza. Su instrucción y asesoramiento en las técnicas de cofechado ha sido fundamental para el desarrollo de este trabajo.

A la Dra. Natalia A. Dellabianca del Laboratorio de Ecología y Conservación de Vida Silvestre, CADIC-CONICET, Ushuaia. Gracias por haberme recibido de manera tan cálida y generosa en dos oportunidades. El trabajo, los consejos y las charlas compartidas, tienen un valor incalculable.

A todos los miembros del Laboratorio de Mamíferos Marinos del CESIMAR por el apoyo incondicional en todo momento. Gracias por contar con su ayuda a diario, y por dejarme compartir las campañas de campo con ustedes. A Vale, Vir, Kily, Néstor y Flor, quiero agradecerles por estar cerca y pendientes en todo momento de la salud de mi Mamá. No tengo manera de devolverles todo el cariño recibido.

A mis amigos de la infancia, Seba, Nico, Fede y Leo por estar siempre y en todo momento. Me hubiera gustado que estuvieran más cerca, para poder disfrutar de este momento con ustedes. Denis, Tomi, Mari, Nico, Coni, Vero, Marian y Vangi, gracias por recibirme en Córdoba y brindarme todo su cariño y amistad. Es un privilegio haber compartido y seguir compartiendo todo con ustedes. Mile y German, gracias por su amistad e invaluable ayuda durante estos últimos meses.

Por último, quiero agradecerles a los primeros. A mis abuelos, a mis tíos, a mis primos y fundamentalmente a mi Mamá y a mi Papá. No podría haber logrado nada de esto sin su ejemplo.

RESUMEN

Las anomalías climáticas de El Niño-Oscilación del Sur (ENSO) y el Modo Anular del Sur (SAM) dominan la variabilidad climática del hemisferio sur, y afectan de manera indirecta el crecimiento de los tejidos duros de los predadores de alto nivel trófico, a través de cambios en la abundancia, disponibilidad y composición de sus presas. Esto se ve reflejado en el depósito anual de dentina y hueso, que determina la formación de un par de bandas oscuras y claras (*i.e.*, bandas translucidas y opacas cuando se las visualiza con luz transmitida), denominadas bandas de crecimiento o *growth layer groups* (GLGs) en el caso de sus dientes, y anillos de crecimiento en el caso de sus vértebras. Por lo tanto, el objetivo principal de este trabajo fue estudiar los efectos del ENSO y el SAM, en tres predadores de alto nivel trófico del ecosistema marino patagónico: lobo marino común (*Otaria flavescens*), delfín oscuro (*Lagenorhynchus obscurus*) y raya hocicuda de cola corta (*Zearaja brevicaudata*), examinando la variabilidad en el ancho de las GLGs formadas en los dientes de ambos mamíferos, y en los anillos de crecimiento vertebrales de este pez. Para ello se analizaron los dientes de 97 lobos marinos comunes (60 hembras y 37 machos), 39 delfines oscuros y 115 vértebras de rayas hocicudas, correspondientes a diferentes individuos recolectados entre los 41°-48°S. Mediante la adaptación de técnicas dendrocronológicas, se construyeron diferentes cronologías de crecimiento para cada especie, utilizando funciones de tipo *spline* cúbico de diferente rigidez. Las cronologías de cada especie con los mejores estadísticos fueron relacionadas mediante modelos aditivos generalizados (GAM) con las series anuales que describen de los índices del SAM y del MEI (Índice Multivariado del ENSO), considerando posibles retrasos de tiempo en la respuesta biológica. Estas cronologías no mostraron asociaciones significativas con las series temporales del MEI, indicando que no se evidencian efectos del ENSO en el crecimiento interanual de estos tres predadores. En el caso del lobo marino común, la cronología de los machos no se asoció significativamente con la serie temporal del SAM. Sin embargo, la cronología de las hembras mostró una asociación

negativa y significativa con la serie del SAM retrasada un año, sugiriendo que el estado nutricional de las mismas podría verse condicionado por las anomalías generadas durante estos eventos. En el caso de los delfines oscuros, la cronología no mostró efectos significativos del SAM en su crecimiento, sugiriendo que la disponibilidad de alimento no se ve comprometida durante estos eventos. Por último, una de las cronologías de la raya hocicuda, mostró una asociación positiva y significativa con la con la serie del SAM retrasada un año, indicando que existe una interacción de efectos directos de la temperatura sobre su metabolismo. En un contexto de cambio climático creciente, los resultados de esta tesis amplían el conocimiento sobre efectos de las anomalías climáticas en el crecimiento de los predadores de alto nivel trófico del ecosistema marino patagónico, aportando conocimiento fundamental para su conservación.

ABSTRACT

El Niño-Southern Oscillation (ENSO) and the Southern Annular Mode (SAM) dominate the climate variability of the southern hemisphere. Both of these climate patterns indirectly affect the growth of hard tissues in high trophic level predators through changes in prey abundance, availability, and composition. This is in fact, reflected as annual variation in the dentin and bone deposition, which determines the formation of a pair of dark and light bands (*i.e.*, translucent and opaque layers with transmitted light), called growth layer groups (GLGs) in teeth, and growth rings in vertebrae. Therefore, the aim of this work was to study potential effects of ENSO and SAM on three high trophic level predators of Patagonia: the South American sea lion (*Otaria flavescens*), the dusky dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*), and the short tail yellownose skate (*Zearaja brevicaudata*), by examining interannual variability of GLGs and growth rings width. To this end, teeth and vertebrae of all predators were collected between 41°- 48°S, as follows: teeth of 97 South American sea lions (60 females and 37 males), teeth of 39 dusky dolphins, and 115 vertebrae of short tail yellownose skate. Samples were analysed, by adapting dendrochronological techniques, and different growth chronologies were built for each species using cubic splines functions with different rigidity. By using generalized additive models (GAM), the chronologies of each species with better statistics, were related to the annual series of SAM and MEI (Multivariate ENSO Index), considering possible time delays in the biological response. These chronologies did not show significant correlations with MEI time series, indicating that there is no evidence of ENSO effects on the interannual growth of these predators. In the case of the South American sea lion, the chronology of males was not significantly associated with the SAM time series. However, the chronology of females showed a negative and significant association with the SAM series lagged by one year, suggesting that their nutritional condition could be affected by SAM anomalies during these events. In the case of dusky dolphins, the chronology did not show significant effects of SAM on their growth, suggesting that food availability

is not compromised during these events. Finally, the short tail yellownose skate's chronology showed a positive and significant association with the SAM series lagged by one year, indicating that there is a direct interaction of temperature effects on its metabolism. In a scenario of increasing climate change, future studies of this type will broaden our knowledge, bringing new insights about how climate changes may affect marine higher trophic level predators, providing fundamental knowledge for its conservation.

ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

El contenido de esta tesis se encuentra organizado de la siguiente manera:

En primer lugar, el **Capítulo I** consta de una introducción general a los patrones climáticos del ENSO y del SAM, sus impactos ambientales en el mundo y en Sudamérica, así como los efectos que tienen sobre los organismos que ocupan los distintos niveles tróficos de los ecosistemas marinos (desde los niveles tróficos inferiores hacia los superiores). Seguido a esto, se plantean los **objetivos** (generales y específicos), la **hipótesis** de trabajo, las **predicciones** y una breve descripción del **área de estudio** seleccionada. A continuación, el **Capítulo II** presenta los principios de las reconstrucciones climáticas y su utilidad para las disciplinas de la eskeletocronología y esclerocronología. También se explican los procesos que intervienen en la formación de dientes y vértebras, así como el acondicionamiento que han recibido estas estructuras para poder ser fotografiadas y medidas. Además, se describen los procesos de fechado, cofechado y estandarización involucrados en la construcción de cronologías para cada una de las especies estudiadas. Finalmente, se menciona los análisis utilizados para buscar la asociación entre las cronologías de crecimiento y los índices climáticos. El **Capítulo III**, presenta una breve caracterización de las especies estudiadas, los **resultados** obtenidos y la **discusión** de estos. Por último, en las **Consideraciones finales** se integran y comparan los resultados de las tres especies, y se plantean recomendaciones para investigaciones futuras. Además, se proporciona un **Anexo** al final de la tesis en el que se incluyen dos figuras accesorias y la **Bibliografía** consultada para la escritura de este trabajo.

CAPÍTULO I

Introducción general



VARIABILIDAD CLIMÁTICA

El cambio climático es una de las mayores preocupaciones actuales a nivel global. A partir del siglo XVIII, la población humana se ha incrementado exponencialmente, y con ella, su consumo y desarrollo tecnológico. Desde entonces, las emisiones antropogénicas de gases de efecto invernadero a la atmósfera han superado los valores producidos durante los últimos 650.000 años (IPCC, 2007). Además, la temperatura superficial de la tierra y de los océanos ha aumentado más de 0,5 °C desde 1960 hasta la actualidad, y se espera que esta tendencia se intensifique aún más hacia finales de este siglo (IPCC, 2007; Jones et al., 1999; Widlansky et al., 2020). En este contexto, algunos pronósticos desalentadores señalan que la pérdida de la biodiversidad será extrema, comprometiendo al 20-30% de las especies que habitan actualmente el planeta (IPCC, 2007; Parmesan, 1996). De esta manera, la actividad humana es determinante para la dinámica del sistema climático, constituyendo uno de los principales forzantes del mismo (Leal Filho et al., 2019).

Sin embargo, la variabilidad climática no responde únicamente a los cambios originados por el hombre, sino que más bien es el resultado de la compleja interacción que existe entre los componentes del sistema climático (*i.e.*, atmósfera, hidrósfera, criósfera, litosfera y biosfera) (Bridgman & Oliver, 2014). Las variaciones climáticas relacionadas con la temperatura, los vientos, las lluvias y las corrientes oceánicas, tienen importantes efectos sobre los procesos ecológicos que determinan el desempeño biológico de las especies y su distribución (Stenseth et al., 2002, 2003). En este sentido, el clima opera sobre las poblaciones y las comunidades a través de mecanismos directos que inciden sobre el metabolismo o la reproducción de los individuos, y a través de mecanismos indirectos que estructuran las relaciones entre las distintas especies (Constable et al., 2014; McCarty, 2002; Stenseth et al., 2002; Walther et al., 2002). Por ejemplo, las fluctuaciones climáticas repercuten en el tamaño corporal de los individuos nacidos en un año determinado, incrementándolo o reduciéndolo por encima de los valores promedios (Forchhammer et al., 2001; Munding et al., 2022). En segundo lugar, las variaciones climáticas pueden

ocasionar la alteración de los ciclos vitales y las actividades estacionales de los organismos haciendo que estos nazcan, migren o se reproduzcan anticipadamente o de manera más tardía (Bates et al., 2022; Berg et al., 2021; Mundinger et al., 2022). También, pueden generar cambios en el rango de distribución de los organismos, e incluso dar lugar a invasiones biológicas que perjudican a las especies nativas del ecosistema receptor (Hulme, 2017; Thomas, 2010). Por último, el cambio climático actúa sobre las interacciones tróficas de las comunidades, alterando la abundancia o disponibilidad de presas requeridas por los organismos que ocupan los niveles superiores de la trama trófica (Castilla & Camus, 1992; Forcada et al., 2008).

En las últimas décadas, los ecólogos han priorizado el estudio de los patrones climáticos a gran escala por encima de las variables climáticas locales, debido a que explican los procesos ecológicos de manera más eficiente (Hallet et al., 2004; Stenseth et al., 2002, 2003). Estos patrones, son los encargados de ocasionar condiciones climáticas atípicas que se desvían de los valores normales del clima de una región determinada, e interactúan con las condiciones ambientales de sitios distantes a través de la atmósfera o del océano (*i.e.*, teleconexiones) (Bridgman & Oliver, 2014; Trenberth et al., 1998; Wallace & Gutzler, 1981). La Oscilación Decadal del Pacífico, la Oscilación Multidecadal del Atlántico, la Oscilación Ártica y la Oscilación del Atlántico Norte, son algunos ejemplos de los patrones climáticos a gran escala que generan cambios en la capa de hielo, las precipitaciones, la presión atmosférica y la temperatura de la atmósfera y del mar (Clement et al., 2015; Newman et al., 2016; Stenseth et al., 2003; Wang & Ikeda, 2000). Del mismo modo, existen fenómenos como El Niño acoplado a la Oscilación del Sur y del Modo anular del Sur, que gobiernan la variabilidad climática del hemisferio sur y producen importantes cambios en las condiciones océano-atmosféricas. A continuación, se desarrollarán los aspectos generales de estos dos patrones climáticos, brindando información más precisa sobre su dinámica, sus efectos en el ambiente y sus implicancias en las tramas tróficas de los ecosistemas marinos del hemisferio sur. Finalmente, se definirá el alcance de esta tesis y se plantearán los objetivos de la misma.

EL NIÑO-OSCILACIÓN DEL SUR (ENSO)

Normalmente, los vientos que soplan de manera regular en sentido este-oeste a lo largo del ecuador, son conocidos como vientos alisios. Estos vientos, producen el desplazamiento de aguas cálidas desde el Pacífico Oriental hacia el Pacífico Occidental, permitiendo que el agua fría y profunda que proviene de la Antártida, aflore en la costa oeste de Sudamérica (Fig. 1.1). Esta diferencia de temperaturas que se genera entre ambos extremos del Pacífico, permite el ascenso de aire cálido y húmedo en las proximidades de Australia. Esta masa de aire cálido, posteriormente se traslada hacia Sudamérica, perdiendo humedad, temperatura y altitud de manera paulatina. (*i.e.*, Circulación de Walker; Lau & Yang, 2003).

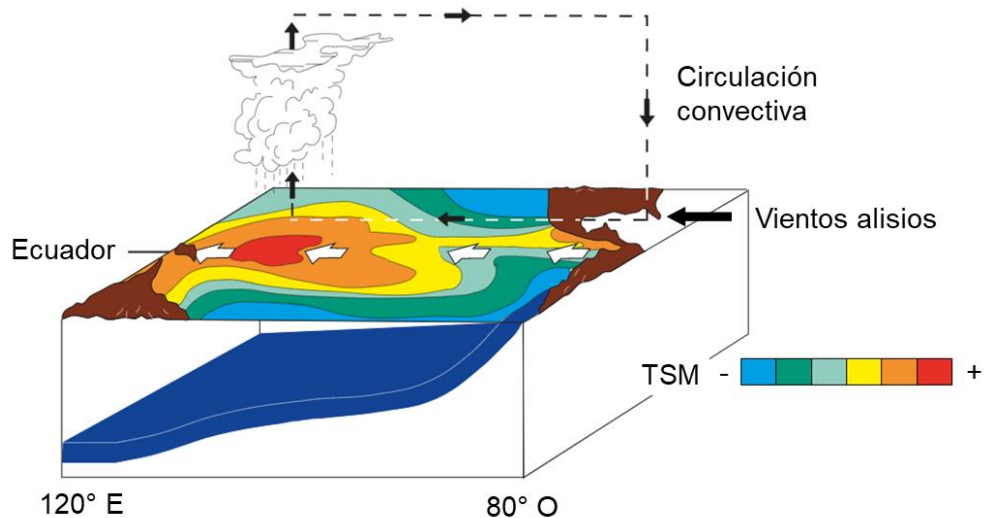


Figura 1.1. Condiciones oceano-atmosféricas normales del Pacífico. En color marrón, se indica la costa oeste de América (derecha) y la costa este de Australia (izquierda). La escala de colores (derecha) indica la temperatura superficial del mar (TSM) de las masas de agua fría (celestes y verdes) y cálida (amarillo, naranja y rojo). En color azul, se indica el agua fría rica en nutrientes que proviene de las profundidades. Por último, las flechas negras indican la circulación de los vientos, y las flechas blancas el desplazamiento de las aguas superficiales. Esquema adaptado de <https://www.pmel.noaa.gov/elnino/schematic-diagrams>.

Sin embargo, existen fluctuaciones recurrentes que aparecen cada 2-7 años y persisten durante un período de 6-18 meses, las cuales alteran la presión atmosférica y las condiciones oceánicas normales del Pacífico tropical (Barber & Chavez, 1983;

McPhaden et al., 2006; Penland et al., 2010). A este fenómeno se lo conoce como “El Niño” acoplado a la Oscilación del Sur (*i.e.*, ENSO de sus siglas en inglés), y se caracteriza por presentar fases negativas o de “La Niña”, y fases positivas o de “El Niño”. Generalmente, ambas fases del ENSO inician en los meses de mayo o junio, y se extienden hasta abril del año siguiente, desde 1950 (Trenberth, 1997). Durante las fases negativas, los vientos alisios que soplan a lo largo del ecuador se intensifican, la presión atmosférica se incrementa y las precipitaciones disminuyen en el este del Pacífico, mientras que en la costa oeste se producen las condiciones inversas (McPhaden et al., 2006; Penland et al., 2010; Philander, 1981). En cambio, durante las fases positivas del ENSO, los vientos alisios se debilitan, ocasionando la reducción de la presión atmosférica y mayores precipitaciones en el Pacífico oriental, mientras que en el oeste se verifica el patrón opuesto (Cai et al., 2020; McPhaden et al., 2006; Penland et al., 2010) (Fig. 1.2).

Asimismo, las fases positivas del ENSO se caracterizan por el desplazamiento anómalo de aguas cálidas hacia la región central del Pacífico, las cuales reducen el afloramiento de aguas profundas y frías en la costa oeste de Sudamérica (Barber & Chavez, 1983; Cane & Zebiak, 1985; Penland et al., 2010). Esto no sólo incrementa la temperatura superficial del mar en las costas de Chile y Perú, sino que además produce el hundimiento de la termoclina y la zona eufótica, condicionando el aporte de nutrientes a la superficie y la productividad primaria del ecosistema marino (Barber & Chavez, 1983; Cane & Zebiak, 1985; Penland et al., 2010) (Fig. 1.2). Contrariamente, la temperatura disminuye en las aguas superficiales del Pacífico occidental, mientras que la termoclina y la zona eufótica alcanzan una menor profundidad (Penland et al., 2010). Por otra parte, en las fases negativas del ENSO, los vientos alisios soplan con mayor intensidad. De esta manera, la termoclina es menos profunda y la surgencia de aguas profundas ricas en nutrientes mejora en el este, mientras que, en el oeste la termoclina alcanza una mayor profundidad y la surgencia de aguas profundas se ve limitada (McPhaden et al., 2006; Penland et al., 2010) (Fig. 1.2).

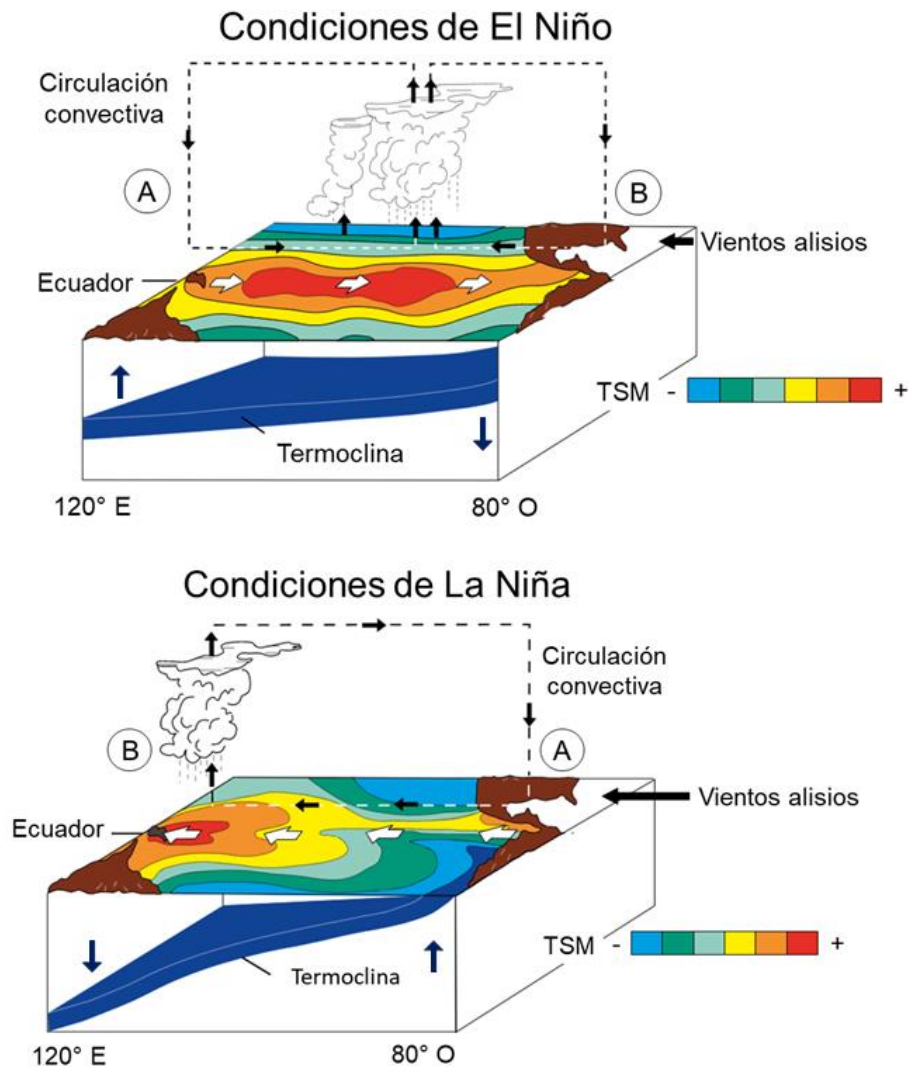


Figura 1.2. Condiciones oceano-atmosféricas correspondientes a las fases positivas (arriba) y negativas (abajo) del ENSO. En color marrón, se indica la costa oeste de América (derecha) y la costa este de Australia (izquierda). La escala de colores indica la temperatura superficial del mar (TSM) de las masas de agua fría (celestes y verdes) y cálida (amarillo, naranja y rojo). El color azul indica el agua fría rica en nutrientes que proviene de las profundidades. Las flechas indican la circulación de los vientos (negro), el desplazamiento de las aguas superficiales y profundas (blanco y azul respectivamente). Por último, los círculos con las letras A y B, indican los sitios de alta y baja presión respectivamente. Esquemas adaptados de <https://www.pmel.noaa.gov/elnino/schematic-diagrams>.

Además de los efectos del ENSO anteriormente descritos para la costa oeste de Sudamérica, existe un efecto importante de esta anomalía sobre las condiciones climáticas del resto del continente (Cai et al., 2020). Por ejemplo, los eventos de El

Niño están relacionados con anomalías negativas de presión en el este de las latitudes medias, y con anomalías positivas de presión en el este tropical de Sudamérica (Cai et al., 2020). Esto genera el ingreso de aire cálido en el sudeste de Sudamérica, por lo que las precipitaciones se incrementan drásticamente en el sur de Uruguay, Brasil y norte de Argentina (Díaz et al., 1998; Grimm et al., 2000; Grimm & Tedeschi, 2009; Kayano et al., 2013). También, estas fases influyen de manera positiva sobre las precipitaciones del este de la Patagonia durante el período de marzo-agosto, permitiendo que los vientos cargados de humedad ingresen al continente desde el este (Agosta et al., 2020).

Con respecto al sudoeste del Océano Atlántico, las fases positivas del ENSO generan que la temperatura superficial del mar disminuya sobre la plataforma continental, durante los meses posteriores a la ocurrencia de estos eventos (Lentini et al., 2001; Martínez Avellaneda, 2005). También, los eventos de El Niño podrían estar relacionados con el incremento de las descargas del Río de la Plata, generando masas de aguas más frías en la zona de la desembocadura, las cuales se trasladan posteriormente hacia el sur de Brasil (Campos et al., 1999). Por último, las fases positivas del ENSO generan que la Corriente de Brasil y la Corriente de Malvinas trasladen un mayor y menor volumen de agua respectivamente, ocasionando que la temperatura superficial del mar aumente cerca de los 40°S, en la zona de confluencia de estas corrientes (Assad et al., 2010).

De este modo, los eventos del ENSO tienen una profunda incidencia en el clima de Sudamérica. Sin embargo, sus efectos también pueden estar relacionados de manera remota con muchas de las anomalías climáticas que se presentan en otras regiones del planeta (Alexander et al., 2002; Díaz, 2001; Valiente, 1996). Por ejemplo, los eventos de El Niño generan un flujo anómalo de humedad que se extiende desde el Mar Arábigo y África tropical hasta el Sudoeste central de Asia, incrementando las precipitaciones en este último sector (Dimri, 2013; Mariotti, 2007). En el caso del sur de África, la circulación de Walker se ve debilitada por los eventos de El Niño, repercutiendo de forma negativa sobre las precipitaciones invernales, provocando condiciones más secas en algunos países (Dogar & Almazroui, 2022; Gore et al.,

2020; Mahlalela et al., 2018). En Europa, el efecto del ENSO ha sido bastante estudiado, y algunos autores concuerdan en que las fases positivas producen bajas temperaturas en el noreste de Europa, mayores precipitaciones entre los 40° - 45°N (Bartholy & Pongrácz, 2006; Brönnimann, 2007; Mariotti et al., 2005). Por otra parte, en el sudeste de los Estados Unidos, los eventos de El Niño generan mayores precipitaciones, y una reducción de la temperatura durante el mes de junio (Mourtzinis et al., 2016). En las últimas décadas, se ha producido una fuerte variación en torno a algunos de parámetros ambientales que describen este fenómeno, complejizando así la tarea de predecir con exactitud el comportamiento futuro de esta anomalía en un contexto de cambio climático creciente (Guilyardi et al., 2016; Vecchi & Wittenberg, 2010; Wang et al., 2016). Sin embargo, algunos autores sugieren que el aumento de la temperatura superficial del mar y la emisión de gases de efecto invernadero, podrían incrementar la estratificación de la columna de agua y debilitar la Circulación de Walker en el Pacífico Tropical (DiNezio et al., 2009; Vecchi et al., 2006). En este sentido, el debilitamiento de la circulación de Walker, reforzaría las anomalías de temperatura superficial del mar en el este del Pacífico y generaría mayores precipitaciones en este sector, exacerbando las condiciones del El Niño y aumentando la frecuencia con la que ocurren los eventos de La Niña. En consecuencia, la amplitud del ciclo del ENSO podría sufrir cambios en el futuro, como consecuencia del cambio climático y la emisión creciente de gases de efecto invernadero (Cai et al., 2015, 2018; Zhang et al., 2008).

Con el objetivo de definir y caracterizar a los eventos del ENSO, se han creado diferentes índices basados en las condiciones oceánicas y atmosféricas del Pacífico (Guevara Díaz, 2008; Hanley et al., 2003). En el caso de los índices térmicos oceánicos, la información se obtiene a partir de instrumental meteorológico, boyas marinas y monitoreo satelital de cuatro zonas distintas del océano (Guevara Díaz, 2008) (Fig. 1.3). Algunos índices se basan en las anomalías de la temperatura superficial del mar y su persistencia a lo largo del tiempo. Por ejemplo, el ONI (*i.e.*, Índice Oceánico El Niño), se calcula como el promedio móvil de la anomalía de la temperatura de la superficie del mar, con relación al período de referencia 1971-2000,

considerando tres meses sucesivos en la región Niño 3.4 (Barnston et al., 1997; Huang et al., 2017). Del mismo modo, el Índice Trans-Niño o TNI, se construye a partir de la diferencia entre los índices mensuales normalizados del Niño 1+2 y Niño 4 (*i.e.*, índices que al igual que el ONI se confeccionan a partir de las anomalías de temperatura superficial del mar en las regiones indicadas en la Fig. 1.3. Esta diferencia es posteriormente suavizada y normalizada, teniendo en cuenta el período de referencia 1950-1979 (Trenberth & Stepaniak, 2001). También, el Índice de la Oscilación del Sur o SOI, se define como la diferencia estandarizada de la presión atmosférica sobre el nivel del mar entre la estación Papeete en Tahití y la estación Darwin ubicada en Australia (Ropelewski & Jones, 1987).

Si bien estos son algunos de los índices que definen satisfactoriamente la intensidad, la duración y la recurrencia de estas anomalías desde 1870 hasta el presente, aún no existe un consenso acerca de cuál es el más apropiado para explicar la dinámica de este fenómeno. Sin embargo, existe un índice que provee una descripción integral de las condiciones oceánicas-atmosféricas, y permite comparar diferentes eventos del ENSO de manera más consistente desde 1950 hasta la actualidad (Guevara Díaz, 2008; Ho et al., 2012; Vera & Osman, 2018; Wolter & Timlin, 1998). En este sentido, la primera versión del MEI (*i.e.*, Índice Multivariado del ENSO), emplea el análisis de componentes principales de seis variables distintas: temperatura del aire, temperatura superficial del mar, presión atmosférica sobre el nivel del mar, nubosidad, componente zonal del viento y componente meridional del viento (Fig. 1.3). De este modo, el MEI es el primer componente de todas estas variables, y se calcula mensualmente para monitorear las condiciones del ENSO durante los dos meses precedentes (Wolter, 1987; Wolter & Timlin, 1998). Este índice, puede adoptar un rango de valores que va desde -3 hasta 3. Los valores negativos indican eventos de La Niña, mientras que los valores positivos indican eventos de El Niño. Cuando este índice supera los valores de 2 y -2, se considera la ocurrencia de eventos extremos de El Niño y La Niña respectivamente (Wolter & Timlin, 2011) (Fig. 1.4).

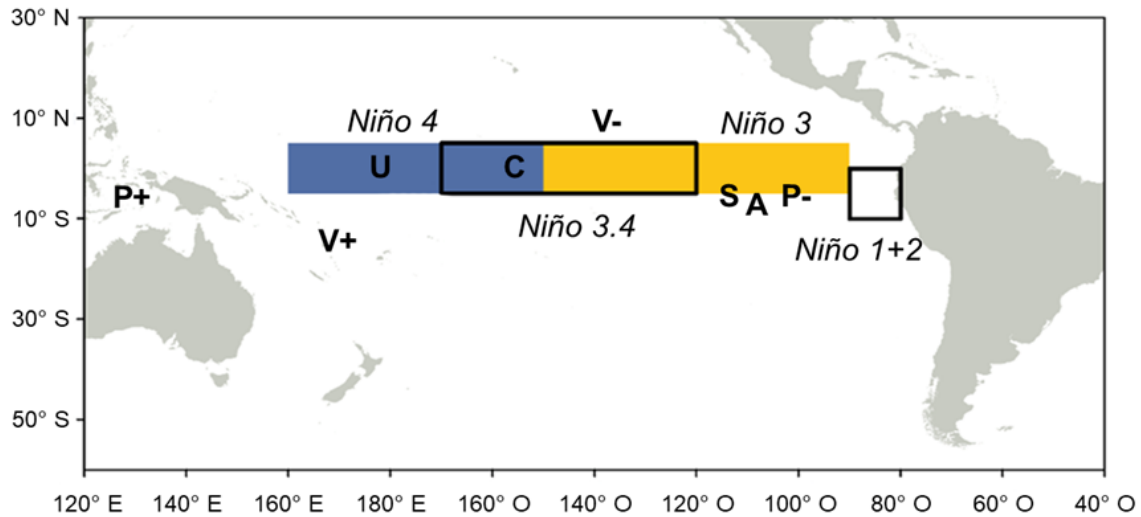


Figura 1.3. Mapa de la cuenca del Pacífico. Las cajas de color indican las regiones Niño (en cursiva). Además, se muestra la ubicación en donde se registran de las variables empleadas para la construcción del Índice Multivariado del ENSO (MEI). Las letras (en negrita) indican: P+ y P-: los dipolos de presión atmosférica sobre el nivel del mar, V+ y V-: las anomalías meridionales del viento, U: las anomalías zonales del viento del oeste, C: anomalías de nubosidad, A y S: los sitios promedio en donde se registran las anomalías de la temperatura del aire y de la superficie del mar respectivamente. Esquema adaptado de Wolter & Timlin (2011).

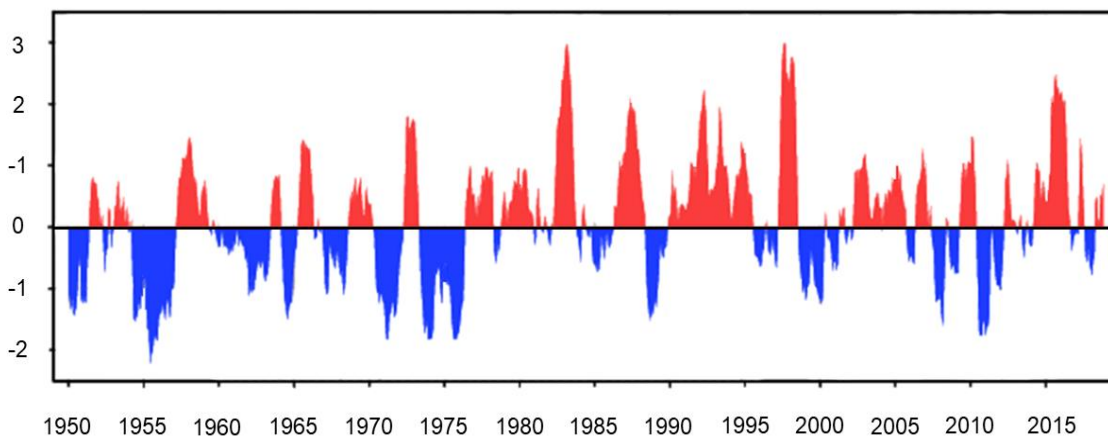


Figura 1.4. Serie temporal del Índice Multivariado del ENSO (MEI). Las fases positivas (El Niño) y negativas (La Niña) del ENSO se indican en rojo y azul respectivamente. Esquema adaptado de <https://www.psl.noaa.gov/enso/mei.old/>.

EL MODO ANULAR DEL SUR (SAM)

La Oscilación Antártica o Modo Anular del Sur (*i.e.*, o SAM de sus siglas en inglés), es el principal modo de variabilidad en la circulación atmosférica del hemisferio sur, en el cual el cinturón de vientos que rodea a la Antártida se desplaza entre este continente y las regiones extratropicales en dirección norte-sur (Abram et al., 2014; Barrucand, 2008; Fogt & Marshall, 2020). Este patrón climático oscila con una periodicidad promedio de 2 años, y al igual que el ENSO, presenta fases con polaridad negativa y positiva (Hendon et al., 2007). Durante las fases negativas, el cinturón de vientos del oeste se expande hacia el norte ocasionando anomalías atmosféricas de baja presión sobre el continente sudamericano, y anomalías de alta presión en la Antártida. En cambio, las fases positivas del SAM describen las condiciones contrarias, y los vientos del oeste se desplazan y se intensifican sobre el polo sur, causando anomalías de baja presión en la Antártida y anomalías de alta presión en las latitudes medias (Abram et al., 2014; Fogt & Marshall, 2020; Marshall, 2003) (Fig. 1.5).

En cuanto a la circulación oceánica, los vientos del oeste que predominan en la Antártida durante las fases positivas, generan una mayor surgencia de aguas profundas en sus costas. Esto provoca el descenso de la temperatura superficial del mar y un mayor aporte de nutrientes en la superficie, los cuales producen una mayor abundancia de fitoplancton entre los 55°S y 60°S (Lovendusky & Gruber, 2005). Además, las aguas superficiales de la Antártida se desplazan hacia el norte a través del transporte de Ekman, mientras que las aguas superficiales de la zona subtropical (*i.e.*, entre 35°S y 40°S) son impulsadas hacia el sur por los fuertes vientos que soplan del este. Finalmente, estas masas de agua convergen y se hunden entre los 45°S y los 50°S, limitando la luz necesaria para los procesos de fotosíntesis y ocasionando una menor abundancia de fitoplancton (Lovendusky & Gruber, 2005). Por otra parte, la zona subtropical muestra una menor concentración de clorofila que responde al aumento de la temperatura superficial del mar, al incremento de la estratificación en la columna de agua y a la reducida disponibilidad de macronutrientes en la superficie (Lovendusky & Gruber, 2005) (Fig. 1.6).

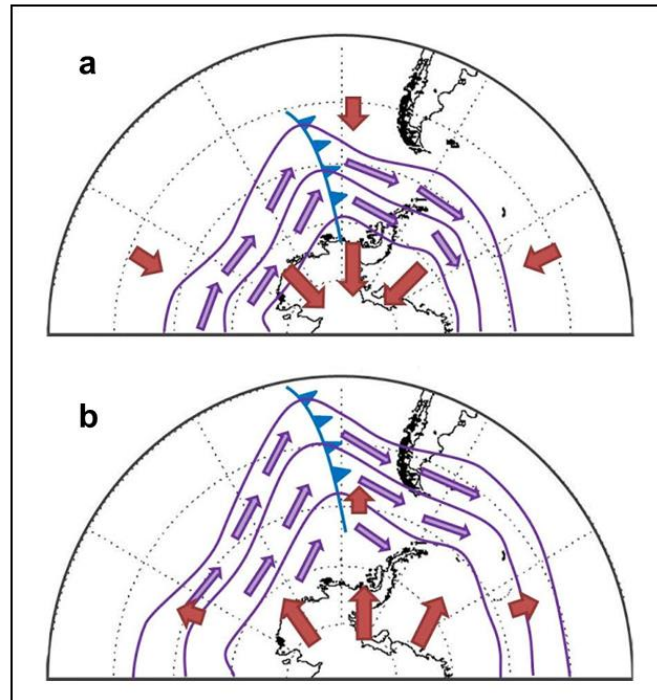


Figura 1.5. Esquema de las anomalías atmosféricas ocasionadas por el Modo Anular del Sur (SAM) en su fase positiva (a) y negativa (b). Las flechas indican: posición de los frentes fríos (azul), la circulación de vientos del oeste (violeta) y el desplazamiento estos vientos (rojo). Esquemas adaptados de <http://met-ba.blogspot.com/2015/09/30-9-2015-oscilacion-antartica-o-modo.html>

De esta manera, la anomalía del SAM tiene profundas implicancias en el norte del Continente Antártico, y durante sus fases positivas tanto la presión atmosférica como la temperatura tienden a incrementarse en las latitudes medias (Jones et al., 2019). Asimismo, las lluvias orográficas se incrementan en el oeste de la Antártida, mientras que, en el este y el centro las precipitaciones disminuyen (Fogt & Marshall, 2020; Hosking et al., 2013). Por otra parte, las fases positivas generan menor cantidad de frentes fríos y condiciones más secas en la región sur de Australia, mientras que en la costa este las precipitaciones tienden a aumentar especialmente en el verano (Fogt & Marshall, 2020; Hendon et al., 2007; Meneghini et al., 2007). También, las precipitaciones descienden drásticamente durante estos eventos en el oeste de Sudáfrica, debido a los cambios que se producen en la corriente en chorro subtropical (Fogt & Marshall, 2020; Pohl et al., 2009; Reason & Rouault, 2005). En Sudamérica, las fases positivas se asocian con anomalías anticiclónicas y menores precipitaciones

en el sureste del continente (Silvestri & Vera, 2003). Los frentes fríos provenientes del polo sur tienen dificultades para ingresar a Argentina, lo cual genera menores precipitaciones y mayores temperaturas en centro y sur del país durante la primavera y el verano, especialmente en la región patagónica (Stella, 2018). Además, estos efectos del SAM, pueden verse reforzados por la ocurrencia de fases negativas del ENSO, indicando que las dos anomalías están correlacionadas negativamente entre sí (Fogt & Marshall, 2020; Meredith et al., 2008; Silvestri & Vera, 2003). De hecho, esta correspondencia entre el SAM y el ENSO ha cobrado mayor importancia a partir de la década de los 80, especialmente durante las estaciones de primavera y verano (Vera & Osman, 2018).

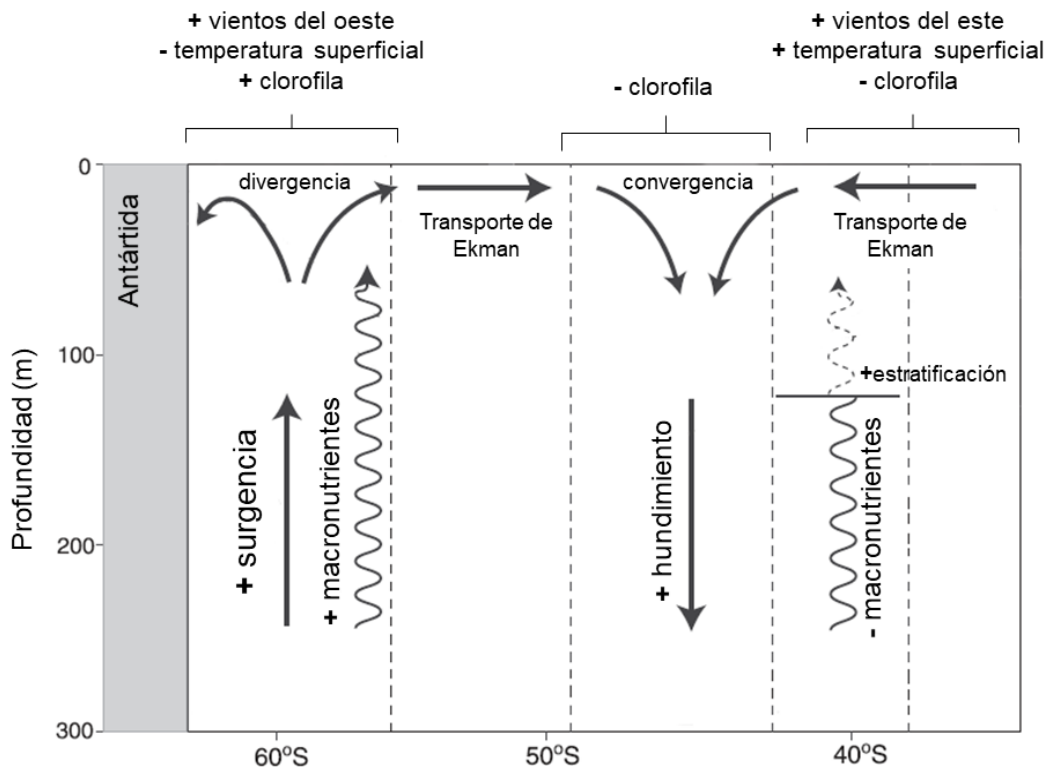


Figura 1.6. Dinámica y circulación del Océano Atlántico Sur durante una fase positiva del SAM. En el eje horizontal se indica la latitud y en el eje vertical la profundidad de la columna de agua. Esquema adaptado de Lovendusky & Gruber (2005).

Asimismo, las anomalías atmosféricas y oceánicas ocasionadas por las fases positivas del SAM (*i.e.*, especialmente durante el verano), se han intensificado progresivamente desde la segunda mitad del siglo XX (Fogt & Marshall, 2020). Esto responde a forzantes climáticos externos, como el debilitamiento de la capa de ozono y el incremento de gases de efecto invernadero. En este sentido, algunos estudios sugieren que el debilitamiento de la capa de ozono contribuye con el enfriamiento de la capa más baja de la estratósfera en la Antártida, desplazando el límite de la célula de Hadley hacia el polo (Fogt et al., 2017; Jones et al., 2016; Polvani et al., 2011). Por otro lado, el incremento de los gases de efecto invernadero, contribuye con el enfriamiento de la estratósfera y el calentamiento de la troposfera tropical, lo cual refuerza el gradiente térmico entre las latitudes altas y medias, e intensifica los vientos circumpolares provenientes del oeste (Arblaster et al., 2011; Cai et al., 2003; Fogt & Marshall, 2020).

En relación a otras anomalías climáticas, el estudio del SAM es relativamente reciente (Fogt & Marshall, 2020). Los primeros trabajos en los que se discuten los cambios ocasionados por este patrón climático corresponden a finales de los años 70 y principios de los 80 (Rogers & van Loon, 1982; Trenberth, 1979, 1981). Desde entonces, se han utilizado tres formas para estimar los efectos del SAM a través de la confección de diferentes índices (Fogt & Marshall, 2020). La primera de ellas utiliza datos grillados, y se basa en el cálculo de la componente principal de la presión sobre el nivel del mar o la altura geopotencial de la troposfera baja en la zona extratropical del hemisferio sur (Fogt & Bromwich, 2005; Mo, 2000). La segunda, también utiliza datos grillados, y calcula un índice mensual a partir de la diferencia de presiones zonales medias estandarizadas entre los 40°S y 65°S (Gong & Wang, 1999). Finalmente, el índice SAM de Marshall (2003) opera de manera similar al anterior, partiendo de valores normalizados de presión media sobre el nivel del mar, obtenidos en doce estaciones de muestreo diferentes (*i.e.*, seis estaciones próximas a los 40°S y seis estaciones cercanas a los 65°S). De esta manera, el índice SAM de Marshall (2003) se calcula como la diferencia de presiones zonales medias estandarizadas entre los 40°S y 65°S:

$$SAM = P^*_{40^{\circ}S} - P^*_{65^{\circ}S}$$

Cuando este índice adquiere valores positivos, el módulo anular del sur describe fases positivas, mientras que valores negativos de este índice indican la ocurrencia de fases negativas (Fig. 1.7).

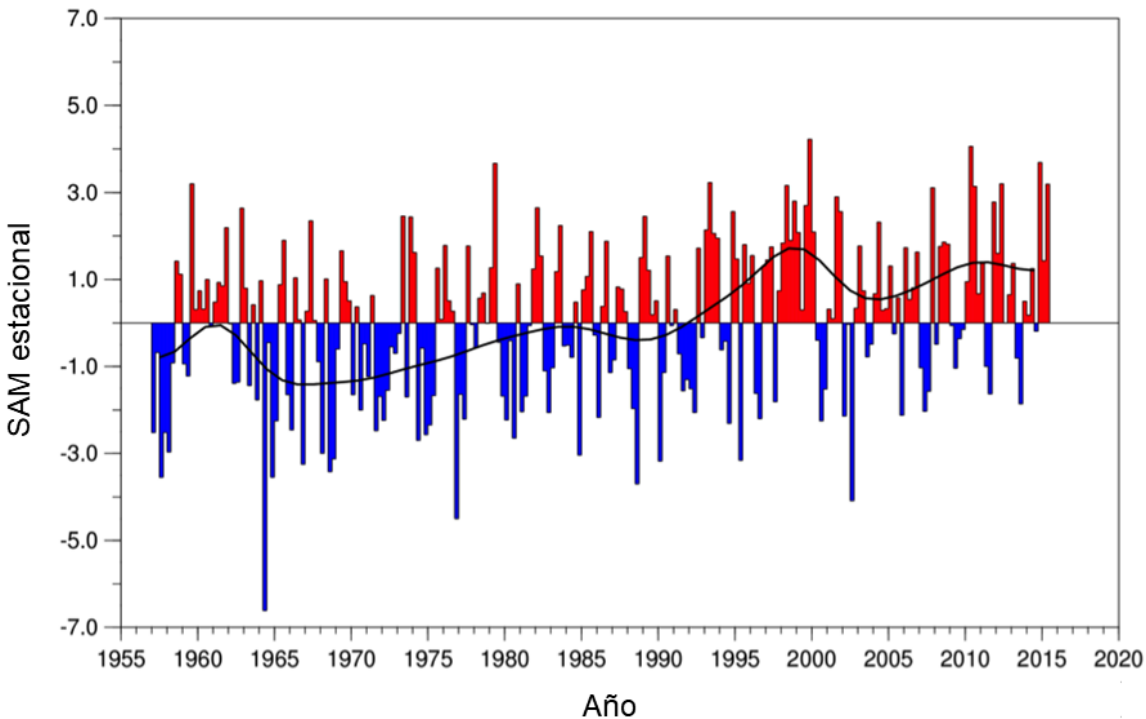


Figura 1.7. Serie temporal de los valores estacionales del índice SAM (Marshall, 2003). Las fases positivas y negativas del SAM se indican en rojo y azul respectivamente. La línea negra simboliza las variaciones decadales de esta anomalía. Esquema adaptado de Trenberth et al. (2007).

Estos índices, describen de manera apropiada la dinámica del SAM, y al mismo tiempo muestran un alto grado de correlación entre sí a partir del año 1979. Sin embargo, el índice SAM de Marshall (2003) provee algunas ventajas adicionales (Fogt & Marshall, 2020; Ho et al., 2012; Jones et al., 2009). En contraste con el análisis de datos grillados, la utilización de datos provenientes de las doce estaciones de muestreo, evita la sobrestimación de los efectos del SAM en las últimas décadas y durante los meses de invierno, siendo que los efectos más marcados de esta anomalía se producen durante el verano (Ho et al., 2012). Además, los datos obtenidos a partir de las estaciones de muestreo son representativos y explican una gran parte de la

variabilidad descrita por esta anomalía, brindando un extenso registro que va desde 1957 hasta la actualidad (Jones et al., 2009; Marshall, 2003).

EFFECTOS DEL ENSO Y SAM EN LA TRAMA TRÓFICA

Como se mencionó en el comienzo de este capítulo, esta sección resumirá algunos de los efectos principales de las anomalías climáticas del ENSO y el SAM, en los distintos niveles tróficos de los ecosistemas marinos del hemisferio sur. En principio, estos patrones climáticos tienen un rol determinante en la productividad primaria de los océanos, alterando la disponibilidad de nutrientes y el acceso a la radiación solar requeridas por las comunidades fitoplanctónicas (Avelina et al., 2020; Behrenfeld et al., 2001; Masotti et al., 2011; Turk et al., 2001). Asimismo, las anomalías climáticas que se producen durante estos eventos tienen importantes efectos sobre el ensamble de estas comunidades, ya que pueden favorecer las transiciones estacionales de las especies a lo largo del año (Greaves et al., 2020). Además, pueden alterar el comportamiento del fitoplancton, retrasando o prolongando los períodos de tiempo en los que estos organismos florecen (Racault et al., 2017; Soppa et al., 2016).

Del mismo modo, se han estudiado los efectos de estas anomalías a nivel de las comunidades zooplanctónicas del hemisferio sur (Criales-Hernández, 2009; Fernández-Álamo & Färber-Lorda, 2006). Por ejemplo, se han encontrado cambios en la abundancia, composición y distribución de las especies zooplanctónicas debido a los eventos del ENSO (Ayón et al., 2004, 2008; Carrasco & Santander, 1987; Dessier & Donguy, 1987). También, la acción conjunta de estos dos fenómenos climáticos tiene importantes efectos sobre el reclutamiento y la migración vertical de algunas especies claves en la trama trófica de Antártida (La et al., 2019; Saba et al., 2014; Steinberg et al., 2015). Particularmente, en el estuario de Bahía Blanca (Argentina), los eventos positivos del SAM contribuyen de manera indirecta con la intensidad de los vientos en la zona y en la turbidez del agua. Estos cambios ambientales vulneran

a las especies ciliadas del microzooplancton, y repercuten negativamente sobre su abundancia (López-Abbate et al., 2019).

Por otra parte, la ictiofauna y malacofauna también parece experimentar cambios importantes en la composición de especies durante los eventos del ENSO. En este sentido, algunas de las invasiones biológicas originadas durante los eventos de El Niño, podrían estar relacionadas a los fuertes cambios oceanográficos que se producen, desplazando a las especies por fuera de sus rangos de distribución (Paredes et al., 2004; Sielfeld et al., 2010). Asimismo, estos eventos tienen un impacto negativo en el comportamiento y la estructura poblacional de una de las especies costeras más importantes como la anchoveta peruana, en las costas de Chile y Perú (Bertrand et al., 2020; Ñiquen & Bouchon, 2004; Rojas et al., 2011). En el caso del SAM, las fases positivas podrían estar asociadas a la disminución de la condición corporal y largo promedio de algunos peces, debido a que sus presas se dispersan hacia nuevos sitios (Ainley et al., 2013). Sin embargo, estos eventos también podrían tener efectos positivos en algunas especies de peces, mejorando el reclutamiento de nuevos individuos (Castillo-Jordán et al., 2015).

A pesar de que no existen muchos antecedentes sobre los efectos de estos patrones climáticos en Patagonia, se ha encontrado una correspondencia positiva entre la temperatura superficial del mar en el norte y sur de la plataforma patagónica, y los eventos del El Niño que ocurrieron en los años previos, los cuales podrían haber aumentado el reclutamiento de calamares de distintas especies en este sector (Waluda et al., 1999, 2004). En cuanto a las fases negativas del SAM, hay antecedentes de que favorecería el incremento de huevos de anchoíta argentina (*Engraulis anchoíta*) entre los 39° S y 41° S, debido a que los mismos son transportados hacia aguas más frías y calmas por las corrientes marinas que se producen durante estos eventos (Aua & Martos, 2012).

PREDADORES DE ALTO NIVEL TRÓFICO

Los predadores de alto nivel trófico son aquellos organismos que se posicionan en los niveles más altos de las redes tróficas, y carecen (*i.e.*, parcial o totalmente) de predadores naturales (Sergio et al., 2014). En el caso particular de los ecosistemas marinos, esta definición incluye a las aves marinas, pinnípedos, cetáceos y algunos peces que presentan rangos de distribución muy amplios, ofician de mediadores en el traspaso de nutrientes entre distintos ecosistemas y utilizan el hábitat de diferencialmente según sus requerimientos biológicos (Block et al., 2011; Camphuysen et al., 2006; Rosenblatt et al., 2013).

De acuerdo a lo expuesto en la sección anterior, existe evidencia de que los cambios físico-ambientales producidos por el ENSO y el SAM, actúan sobre los organismos que ocupan los niveles basales e intermedios de las redes tróficas marinas de hemisferio sur, a distintas escalas de tiempo y espacio. Esto implica que ambos patrones actúan directa o indirectamente a nivel de los individuos (*i.e.*, metabolismo, en la fisiología y en la reproducción de los individuos) y a nivel de las poblaciones (*i.e.*, relaciones de competencia, distribución espacial de las presas, tasas de alimentación de los predadores) (Stenseth et al., 2004). Adicionalmente, existen mecanismos biológicos de regulación *top-down* y *bottom-up* que ocurren de manera simultánea en las redes tróficas. La importancia relativa de estos dos procesos, así como el efecto de otros mecanismos que los amplifiquen o atenúen, actúan de manera conjunta en el sistema. Por lo tanto, la variabilidad climática podría propagarse desde los niveles tróficos inferiores hacia los niveles superiores, siempre y cuando los mecanismos biológicos que amplifican los efectos del clima superen a aquellos procesos capaces de atenuarlos (Ainley et al., 2007; Constable et al., 2014; Learmonth et al., 2006; Simmonds & Isaac, 2007; Stenseth et al., 2002; White, 2008).

A continuación, se brindan algunos ejemplos sobre los efectos directos e indirectos del ENSO y el SAM en predadores marinos de todo el mundo, haciendo especial énfasis en aquellos que habitan el hemisferio sur. En primer lugar, la alimentación del piquero de patas azules (*Sula nebouxii*) de la costa de México, varía

durante los eventos del ENSO, debido a cambios en la abundancia de sus presas (Ancona et al., 2012). Por otro lado, el peso corporal y la mortalidad de los pingüinos de Galápagos (*Spheniscus mendiculus*) mostraron estar asociadas a las anomalías climáticas del ENSO durante la décadas del 70 y comienzos de los 80, llegando a reducir así el tamaño de la población al 77% (Boersma, 1998).

En el oeste de Australia, Surman & Nicholson (2009) estudiaron que el comportamiento y el éxito reproductivo de algunas aves pelágicas se altera durante los eventos de El Niño, debido a que la disponibilidad de alimento se reduce. En el caso de los pingüinos antárticos, los efectos del ENSO y el SAM son variables según la especie y la región que habitan. En general, las respuestas específicas a estas anomalías climáticas tienen que ver con cambios en la distribución geográfica y en las interacciones predador presa (Forcada & Trathan., 2009). Por ejemplo, el fracaso reproductivo de los pingüinos papúa (*Pygoscelis papua*) en el Mar de Scotia, estuvo relacionado con las anomalías de la temperatura superficial del mar y la capa de hielo ocasionadas por algunos eventos del El Niño. Del mismo modo, algunas poblaciones de pingüinos situadas al norte de este continente, han disminuido durante las últimas décadas, en respuesta a las anomalías negativas que se producen en el hielo marino durante las fases positivas del SAM (Emmerson & Southwell, 2011; Forcada & Trathan., 2009). Al reducirse la capa de hielo, probablemente disminuya la disponibilidad de alimento para estos predadores y aumente la competencia entre ellos (Barbraud & Weimerskirch, 2001; Forcada & Trathan., 2009). En cambio, los eventos positivos del SAM, mejoran la productividad primaria y la disponibilidad de alimento para los pingüinos reales (*Eudyptes schlegeli*) de la región oriental de la Antártida, los cuales aceleran la fecha de puesta en sus colonias (Hindell et al., 2011; Sarmiento et al., 2004).

Por otra parte, los eventos cálidos del ENSO posiblemente tienen algún efecto en la distribución espacial de hembras y machos en la población de tiburones blancos (*Carcharodon carcharias*) de Sudáfrica, ya que la temperatura superficial del mar aumenta en la costa de Gansbaai, produciendo un mayor avistamiento de hembras sexualmente inmaduras (*i.e.*, las cuales podrían invertir menos energía en los

procesos de termorregulación, y más energía en su crecimiento y maduración sexual), mientras que los machos son observados con menor frecuencia en esta zona (Towner et al., 2013). Asimismo, la abundancia de tiburones ballena (*Rhincodon typus*) en el oeste de Australia, aumenta en respuesta a las fases de La Niña y a la intensidad de vientos que soplan en la zona (Sleeman et al., 2009). Durante estos eventos, el flujo de aguas frías de la corriente de Ningaloo tiene una influencia positiva sobre el afloramiento de aguas profundas en las zonas costeras y por lo tanto, la productividad del ecosistema mejora y provee presas apropiadas para estos tiburones. Del mismo modo, los eventos de La Niña son los responsables de proveer corrientes de agua más frías y ricas en nutrientes en el este del Océano Pacífico Tropical, incrementando la abundancia de presas pelágicas para algunos predadores como tiburón martillo (*Sphyrna lewini*) en Ecuador (Arnés-Urgellés et al., 2021).

En el caso de los mamíferos marinos del hemisferio sur, también presentan un amplio espectro de respuestas a las anomalías climáticas del ENSO y el SAM. Por ejemplo, la mortalidad de crías de ballena franca austral (*Eubalaena australis*) en Península Valdés ha sido vinculada con la alimentación deficiente de las hembras preñadas en áreas sub-antárticas, durante los años en los que temperatura superficial del mar aumenta, la capa de hielo disminuye y la disponibilidad de kril es menor (Valenzuela et al., 2009). Este cambio en la disponibilidad de alimento podría estar relacionado a las anomalías climáticas ocasionadas por las fases positivas del ENSO, las cuales afectarían de manera retardada, el éxito reproductivo de la especie durante los años posteriores a estos eventos (Leaper et al., 2006; Seyboth et al., 2016). Además, la variabilidad ambiental asociada a los eventos de El Niño en la década de 1990, condujo a una menor disponibilidad de kril antártico en la región, y afectó de manera negativa el éxito reproductivo del lobo fino antártico (*Arctocephalus gazella*) (Forcada et al., 2008). Previamente, Boyd & Roberts (1993) habían determinado que el depósito anual de dentina producido en los dientes de estos pinnípedos, estaba relacionado con el desempeño reproductivo de la especie durante los eventos de El Niño (*i.e.*, períodos de 1967-1968 y 1987-1988).

Del mismo modo, el crecimiento anual de los dientes de los delfines piloto (*Globicephala melas*) de Australia y Nueva Zelanda, está asociado a los eventos del ENSO (Hamilton et al., 2019). Durante los eventos de La Niña y los años subsiguientes se registró un mayor depósito de dentina en estos individuos, indicando que su crecimiento fue mayor cuando las condiciones ambientales fueron más cálidas y la disponibilidad de alimento mejoró. Por otra parte, el depósito anormal de dentina en los dientes de delfines oscuros (*Lagenorhynchus obscurus*) de la costa peruana, probablemente estuvo asociado a la dieta deficitaria de anchoveta peruana que escaseó durante El Niño de 1983 (Manzanilla, 1989). En Tierra del Fuego (Argentina), también se hallaron bandas hipocalcificadas y bandas accesorias en los dientes de tonina overa (*Cephalorhynchus commersonii*). La presencia de estas anomalías dentarias se correlacionó negativamente con las fases negativas del SAM (Dellabianca et al., 2012).

Finalmente, el marco teórico hasta aquí propuesto, permite considerar a los predadores marinos de alto nivel trófico como los mejores centinelas de los ambientes acuáticos y costeros, ya que sus parámetros biológicos se modifican cuando ocurren cambios ambientales (Moore, 2008). En muchos casos, las anomalías climáticas inciden de manera indirecta sobre estos organismos, alterando la abundancia, disponibilidad y composición de presas que estos necesitan para cubrir sus demandas energéticas. Por lo tanto, las vitaminas y los minerales incorporados a través del alimento, podrían condicionar los procesos de mineralización y crecimiento de sus tejidos duros (Klevezal, 1996; Laws, 1962; Natanson, 1993; Selvig & Selvig, 1962), tal cual se refleja en los últimos ejemplos brindados en esta sección.

Tejidos como la dentina o el hueso, presentan una alta sensibilidad a los cambios en la dieta, y en consecuencia proveen un registro extenso de los cambios ambientales que se han producido a lo largo de la vida de los individuos. En el caso de los mamíferos marinos, el patrón de crecimiento anual de la dentina se define por la alternancia de un par de bandas oscuras y claras (*i.e.*, bandas translucidas y opacas cuando se las visualiza con luz transmitida), denominada bandas de crecimiento o *growth layer groups* (GLGs, Laws, 1962; Myrick et al., 1983). Por otro lado, el patrón

de crecimiento anual en las vértebras de los condriictios, se define por anillos de crecimiento. Estos anillos, también están conformados por un par de bandas oscuras y claras (*i.e.*, bandas translucidas y opacas cuando se las visualiza con luz transmitida), que se forman habitualmente durante verano e invierno respectivamente (Goldman, 2005).

En este contexto, el presente estudio se centra en los efectos del clima en los predadores de alto nivel trófico. A continuación, se plantean los objetivos, la hipótesis y las predicciones que se dependen del mismo.

OBJETIVO GENERAL

- Explorar y evaluar los efectos de las anomalías climáticas del ENSO y el SAM, en tres especies de predadores de alto nivel trófico del ecosistema marino patagónico (lobo marino común, delfín oscuro y raya hocicuda de cola corta), medidos a través de estructuras duras como dientes y vértebras según corresponda.

OBJETIVO ESPECÍFICOS

- Analizar la relación entre las anomalías climáticas y los cambios observados en el ancho de las bandas de crecimiento (GLGs) de dientes en lobo marino común (*Otaria flavescens*).

- Analizar la relación entre las anomalías climáticas y los cambios observados en el ancho de las bandas de crecimiento (GLGs) de dientes de delfín oscuro (*Lagenorhynchus obscurus*).

- Analizar la relación entre las anomalías climáticas y los cambios observados en el ancho de los anillos de crecimiento de vértebras de raya hocicuda de cola corta (*Zearaja brevicaudata*).

HIPÓTESIS DE TRABAJO

- El Niño-Oscilación del Sur (ENSO) y el Modo anular del sur (SAM), afectan indirectamente el crecimiento de los dientes de los mamíferos marinos y las vértebras de rayas, a través de cambios en la abundancia, disponibilidad y composición de sus presas. Esto se refleja como la variación en el depósito anual de dentina y cartílago, que determina el ancho de bandas (GLGs) y anillos de crecimiento respectivamente.

PREDICCIONES

- Habrá un retraso de tiempo en la respuesta biológica de cada uno de los tres predadores, debido a que las anomalías climáticas producidas por el ENSO y el SAM no se trasladan y repercuten de manera inmediata en la trama trófica.

- Las condiciones ambientales adversas que se generan durante las fases positivas del ENSO y el SAM, se verán reflejadas en el menor crecimiento de los tejidos duros. Contrariamente, las fases negativas de estos patrones climáticos estarán asociadas a un mayor crecimiento de los tejidos duros.

- Los tejidos duros correspondientes a organismos con dieta especialista (e.g., delfín oscuro), serán más sensibles a los cambios ambientales, en comparación con los tejidos duros de organismos con dieta generalista (e.g., lobo marino común y raya hocicuda de cola corta). Por lo tanto, existirá una correlación más marcada entre los dientes de los delfines oscuros y las anomalías climáticas analizadas.

ÁREA DE ESTUDIO

El ecosistema marino patagónico, es uno de los sitios más productivos del Atlántico sudoccidental (Acha et al., 2004; Alemany et al., 2009). El mismo reúne un gran número de predadores de alto nivel trófico, que incluyen albatros, petreles, pingüinos, lobos marinos entre otros (Falabella et al., 2009). Particularmente, el área de estudio coincide con la región “centro-norte” del ecosistema marino patagónico

(Falabella et al., 2009; Hempel & Sherman, 2003). La misma está delimitada entre la línea de costa y el talud continental, y latitudinalmente se ubica entre los 41°S y 48°S. Esta región abarca los golfos San Matías casi en su totalidad, San José, Nuevo y San Jorge (Fig. 1.8). La plataforma continental alcanza los 350 km de extensión, tiene pendientes suaves y escaso relieve. Además, recibe el aporte principal de las aguas subantárticas del extremo norte del Pasaje de Drake y de la corriente de Malvinas, las cuales proveen nutrientes en este sector (Guerrero & Piola, 1997).

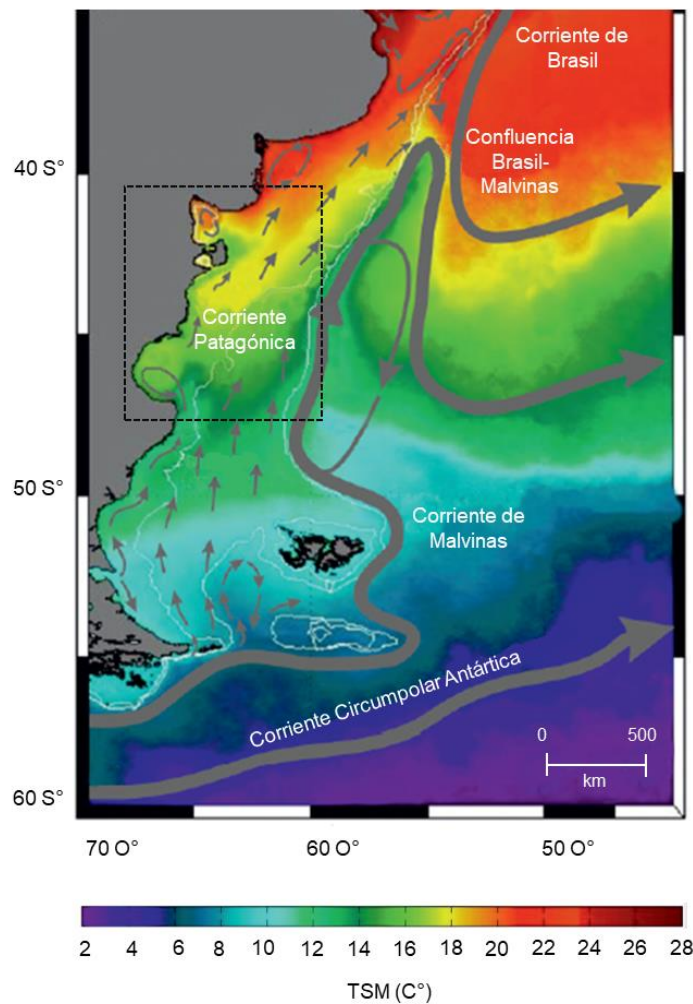


Figura 1.8. Mapa con las principales corrientes marinas del Mar Patagónico. La escala horizontal indica la temperatura superficial del mar (TSM), y el recuadro negro indica el área de estudio. Esquema adaptado de Allega et al. (2021).

CAPÍTULO II

Materiales y métodos



PRINCIPIOS DE LAS RECONSTRUCCIONES CLIMÁTICAS

Durante la primera mitad del siglo XX, investigadores como Andrew E. Douglass y Edmund Schulman observaron en los bosques de Arizona, que los troncos de pino ponderosa (*Pinus ponderosa*) presentaban una serie de anillos de crecimiento que variaban en cuanto a su tamaño. A partir de este hallazgo, los científicos comenzaron a preguntarse si estos patrones de crecimiento guardaban algún tipo de relación con la disponibilidad de agua del lugar, ya que la competencia intraespecífica, no parecía ser el factor limitante para el crecimiento de esta especie (Fritts, 1976). En consecuencia, el estudio sistemático de estos rodales y el desarrollo de técnicas estadísticas apropiadas para analizar el crecimiento de estos anillos, condujo a la creación de una nueva disciplina científica llamada “dendrocronología”. La dendrocronología (del griego *dendron* = árbol, *cronos* = tiempo y *logos* = estudio), es el área del conocimiento que se ocupa estudiar la edad de los árboles, datar sus anillos de crecimiento, interpretar y reconstruir los eventos que han influenciado su crecimiento (Fritts, 1976).

Durante las últimas décadas, el campo de conocimiento de la dendrocronología se ha ampliado cada vez más, permitiendo establecer una serie de principios básicos que son tenidos en cuenta a la hora de estudiar el crecimiento en árboles, así como los procesos ecológicos y climáticos que los gobiernan. En primer lugar, el principio del “uniformitarismo” sostiene que los procesos físicos y biológicos que han operado en el pasado, también actúan en el presente modelando el crecimiento de los anillos en los árboles (Fritts, 1976; Gutiérrez, 2009; Speer, 2010). En segundo lugar, el principio de la “amplitud ecológica” establece que las especies tendrán mayores restricciones ambientales en los extremos de su distribución, en comparación con el centro de la misma, debido a que existen factores limitantes que condicionan el crecimiento de los organismos (Fritts, 1976; Speer, 2010). En tercer lugar, el principio de la “sensibilidad” considera que el ancho de los anillos de crecimiento varía a lo largo del tiempo, debido a la existencia de factores limitantes (Fritts, 1976; Speer, 2010). De esta manera, el cuarto principio (*i.e.*, “factor limitante”) establece que existe un conjunto de factores que determinan el crecimiento en los anillos de los árboles

que comparten el mismo ambiente, pero solo uno es el más preponderante de este conjunto (*i.e.*, disponibilidad de agua, temperatura, etc., Fritts, 1976; Gutiérrez, 2009; Speer, 2010). El principio de la “datación cruzada” sostiene que los individuos influenciados por el mismo factor limitante, deben mostrar sincronía en sus patrones de crecimiento a lo largo de los años. Por lo tanto, los anillos de crecimiento de distintos individuos que se hayan formado durante un mismo año, deberían presentar tendencias de crecimiento similares (Fritts, 1976; Gutiérrez, 2009). El sexto principio de “repetición”, establece que las mediciones replicadas en un gran número de árboles que han compartido el mismo ambiente, permiten reconstruir el clima a través del promedio de los valores de crecimiento (Fritts, 1976; Speer, 2010). Finalmente, el principio de “autocorrelación” sostiene que el crecimiento de un año determinado no es independiente del crecimiento de años anteriores, debido a que los efectos del clima pasado pueden persistir en el presente (Fritts, 1976; Speer, 2010).

De manera análoga a la dendrocronología, la esqueletocronología y la esclerocronología consideran que los animales que coexisten en un mismo ambiente, comparten una historia climática común que dirige su crecimiento a lo largo de sus vidas (Klevezal, 1996; Oschman, 2006). En consecuencia, se ocupan del estudio de los procesos endógenos y exógenos que originan la acreción periódica de los tejidos duros, los cuales proveen un registro extenso de las condiciones ambientales del pasado (Castanet et al., 1977, Klevezal, 1996; Oschman, 2006; Panfili et al., 2002; Román Gonzales, 2021). Estos tejidos comprenden a los esqueletos de corales, conchas de moluscos, otolitos de peces, huesos de vertebrados, dientes de mamíferos, garras y cuernos de algunos mamíferos, etc. (Klevezal, 1996; Oschman, 2006). En este sentido, ambas disciplinas comparten los mismos principios con la dendrocronología, e incluso algunas de sus metodologías relacionadas al proceso de fechado y cofechado de las muestras, la estandarización de las series de crecimiento y la construcción de cronologías estándar. Esto ha permitido el análisis eficiente de las series de crecimiento en los tejidos duros de animales, así como la reconstrucción climática en múltiples ecosistemas a lo largo de planeta (Black et al., 2005; Briffa et al., 2004; Hamilton & Evans, 2018; Peharda et al., 2021; Schöne, 2003). Por lo tanto,

la adecuación de estas técnicas y su implementación en el contexto de este trabajo, serán desarrolladas en las siguientes secciones de este capítulo.

Sin embargo, antes de comprender las implicancias del clima en el ecosistema marino patagónico, resulta fundamental definir cuáles son los procesos de formación y mineralización involucrados en el crecimiento de dientes y vértebras, debido a que estos pueden representar factores de variabilidad que interfieren con las señales ambientales que se buscaron extraer. Tal cual se mencionó en el primer capítulo, las anomalías climáticas podrían alterar la abundancia, disponibilidad y composición de presas requeridas por los predadores de alto nivel trófico, limitando la incorporación de nutrientes y minerales necesarios para su crecimiento (Klevezal, 1996; Laws, 1962; Natanson, 1993; Selvig & Selvig, 1962)”.

DESARROLLO ONTOGÉNICO DE DIENTES Y VÉRTEBRAS

La gran mayoría de los mamíferos cuentan con dientes que les permiten desmenuzar el alimento en trozos más pequeños, capturar y sujetar a sus presas (Carranza et al., 2008). Los dientes se originan a partir de los tejidos de la dermis y la epidermis durante el desarrollo embrionario, permaneciendo bajo la piel en sus primeros estadios, e irrumpen en la cavidad bucal cuando alcanzan el desarrollo completo (Kardong, 1998). En general, los mamíferos cuentan con una dentición decidua y otra permanente a lo largo de su vida, por lo cual se los considera como organismos difiodontes (Carranza et al., 2008). A su vez, se los puede clasificar como homodontes o heterodontes según la forma y función de sus dientes. En el caso de los homodontes (*e.g.*, los delfines oscuros), todos los dientes adoptan una forma cónica similar. En cambio, los mamíferos heterodontes (*e.g.*, los lobos marinos comunes) presentan dientes anatómicamente distintos que se identifican como incisivos, caninos, premolares y molares, según su número, función y posición en la cavidad bucal (Carranza et al., 2008).

En cuanto a su anatomía, los dientes se dividen en tres partes: corona, raíz y cuello (Kardong, 1998; Lockyer et al., 2010). La corona constituye la porción del diente que sobresale de la encía, la cual puede presentar cúspides o relieves que permiten el contacto con el diente opuesto. Dentro de la corona se sitúa una cámara central llamada cavidad pulpar, la cual se estrecha hacia la raíz formando el foramen apical. La pulpa, es el tejido conjuntivo que rellena esta cavidad y contiene los vasos sanguíneos y nervios que entran en el diente a través del foramen (Kardong, 1998; Lockyer et al., 2010). Por otra parte, la raíz representa la porción inferior del diente y se sitúa por debajo de la encía, encajando en un alveolo del maxilar o la mandíbula ósea (Kardong, 1998; Lockyer et al., 2010). Por último, el cuello es la porción del diente que divide a la corona de la raíz, conformando la parte media del mismo (Fig. 2.1).

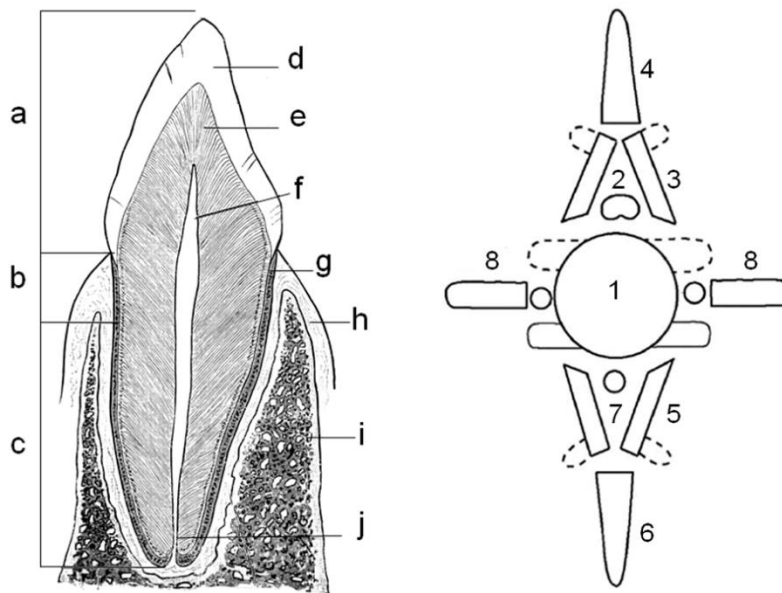


Figura 2.1. Esquema de diente (izquierda): a) corona, b) cuello, c) raíz, d) esmalte, e) dentina, f) cavidad pulpar, g) cemento, h) encía, i) hueso, j) foramen apical. Esquema de vértebra ideal (derecha): 1) centro vertebral, 2) canal neural, 3) arco neural, 4) espina neural, 5) arco hemal, 6) espina hemal, 7) canal hemal, 8) procesos transversos. Esquemas adaptados de Cunningham (1951) y Owen (1848).

A su vez, los dientes están formados por distintos tejidos: esmalte, dentina y cemento. El esmalte recubre la superficie de la corona y constituye la sustancia más dura del cuerpo, al estar conformada por un 95% de hidroxapatita (Carranza et al.,

2008). Por otra parte, la dentina forma el cuerpo del diente y se sitúa bajo el esmalte y el cemento. Los odontoblastos, son las células encargadas de secretar diariamente nuevo tejido desde la cavidad pulpar, incorporando nuevas capas de dentina hacia el interior del diente (Kardong, 1998; Klevezal, 1996). Por lo tanto, el crecimiento se produce conforme avanza la edad del organismo, mediante la aposición de nuevo tejido sobre las paredes de la cavidad pulpar, llegando a ocluir la casi por completo en aquellos organismos de avanzada edad (Kardong, 1998). La dentina está fundamentalmente compuesta por un 35% de colágeno y agua, y un 75% de hidroxiapatita, sumado a otras pequeñas cantidades de minerales como zinc, flúor, magnesio, etc. (Klevezal, 1996). Por último, el cemento se dispone principalmente sobre la raíz, aunque en algunas especies se extiende hasta la corona. En conjunto con el ligamento periodontal, su función es la de sujetar firmemente el diente al alveolo dentario (Lockyer et al., 2010). Las células llamadas cementocitos, elaboran capas estacionales de este tejido en forma de anillos concéntricos, que se depositan y generalmente no se reabsorben lo largo de toda la vida de los individuos (Kardong, 1998; Klevezal, 1996; Lockyer et al., 2010). Químicamente, el cemento está compuesto por 45-50% de hidroxiapatita y 50-55% de fibras de colágeno, mucopolisacáridos y agua (Klevezal, 1996) (Fig. 2.1).

Otra estructura a analizar es la vértebra. La columna vertebral consiste en una serie de estructuras óseas repetidas que brindan soporte esquelético al cuerpo, proveen cohesión entre el cráneo y los apéndices, y permiten la fijación de la musculatura (Berio et al., 2021; Kardong, 1998). Sin embargo, la función principal de la columna vertebral en los peces, es la de proporcionar los puntos necesarios para la fijación de la musculatura involucrada en la natación (Carranza et al., 2008). Por lo tanto, en su estructura se distinguen una región troncal anterior y una región caudal posterior, conformada por vértebras débilmente unidas entre sí que otorgan resistencia y flexibilidad al esqueleto de estos organismos (Carranza et al., 2008). Si bien las vértebras están formadas por tejido óseo en la gran mayoría de los vertebrados, en el caso de los peces condriictios (*i.e.*, tiburones, quimeras y rayas) se componen de cartílago mineralizado, en el cual la composición de carbonato de calcio

varía de acuerdo a las distintas especies (Dean & Summers, 2006; Kardong, 1998). Durante el desarrollo embrionario las vértebras se originan en el mesenquima, a partir de las células que surgen del esclerótomo y que posteriormente darán lugar a los anillos pericordales (Kardong, 1998). A partir de las células mesenquimáticas que rodean el tubo neural y la arteria caudal, se originará el cartílago hialino precursor de los arcos neurales y hemales, mientras que el mesénquima que rodea a la notocorda, dará origen a las células precursoras del centro vertebral (Criswell et al., 2017).

Los arcos neurales e interneurales tienen la función de proteger el tubo neural, mientras que los arcos hemales e interhemales encierran a los vasos sanguíneos (Kardong, 1998). En los condictios, estos arcos cartilaginosos, se encuentran recubiertos por un tejido llamado *tesserae*, el cual se compone de múltiples teselas que se disponen en forma de un mosaico continuo (Dean & Summers, 2006). Las teselas, se forman a partir de los procesos de calcificación prismática asociada al tejido pericondral, y de calcificación globular formado por la fusión de esférulas de hidroxapatita (Dean & Summers, 2006). De esta manera, las teselas confieren una gran rigidez a la vertebras, así como a la mayoría del endoesqueleto restante en donde persisten estas estructuras (Dean & Summers, 2006). Sin embargo, en la formación del centro vertebral de la mayoría de los elasmobranquios, interviene otro proceso de calcificación diferente a los mencionados anteriormente. El centro vertebral comienza a formarse a partir de la invasión y condricificación de las células del esclerótomo dentro de la vaina de la notocorda, las cuales comprimen el centro de la misma y le confieren a la vértebra su forma típica de “reloj de arena” (Criswell et al., 2017; Dean & Summers, 2006). Posteriormente y mediante procesos de diferenciación celular, las células de la vaina de la notocorda forman anillos concéntricos y fibrosos, altamente mineralizados por hidroxapatita (Criswell et al., 2017; Dean & Summers, 2006). Este proceso se conoce como “mineralización areolar”, y es lo que ha permitido realizar el proceso de determinación de edad en muchas especies de rayas y tiburones (Fig. 2.1).

PREPARACIÓN DE LAS MUESTRAS

A continuación, se detallará la conformación de la muestra para cada una de las especies estudiadas. En el caso de las dos especies de mamíferos marinos, las muestras se seleccionaron a partir de los individuos con fecha de muerte conocida, depositados en la Colección Osteológica de Mamíferos Marinos del CESIMAR (CONICET). Los mismos corresponden a ejemplares capturados incidentalmente por la flota pesquera, o que han varado muertos en las costas patagónicas. Por otra parte, las vértebras de rayas corresponden a individuos capturados por pesca incidental o dirigida con fines comerciales, depositadas en la Colección del Laboratorio de Mamíferos Marinos (LAMAMA).

LOBO MARINO COMÚN, *Otaria flavescens*

Se seleccionaron un total de 97 caninos superiores, correspondientes a 60 hembras y 37 machos sexualmente maduros (*i.e.*, hembras mayores a los 5 años y machos mayores a los 4 años de edad, Grandi et al., 2010), los cuales fueron recolectados durante el período 1990-2014 (Fig. 2.2). En esta especie, las hembras y los machos presentan caninos bien diferenciados entre sí (Fig. 2.3). Los caninos de las hembras son más pequeños que los de los machos, la cavidad pulpar tiende a rellenarse completamente cerca de los 16 años de edad y las GLGs correspondientes a los últimos años de vida se disponen muy próximas entre sí. Contrariamente, los machos presentan caninos de gran tamaño con un patrón de GLGs bien definido, en los cuales la cavidad pulpar permanece abierta a lo largo de toda su vida (Crespo et al., 1994). En consecuencia, se utilizaron técnicas diferentes para acondicionar los caninos de ambos sexos, de tal modo que el patrón de GLGs de cada diente se resaltara de manera eficiente y se pudiera determinar la edad (Crespo, 1988; Crespo et al., 1994; Loza et al., 2016).

En el caso de las hembras, se seleccionó 1 de los caninos superiores y se desgastó por ambos lados con una amoladora de banco hasta obtener una sección sagital delgada de unos pocos milímetros de espesor. Posteriormente, estas secciones se pulieron con papel de lija de distinto grano, empezando con aquellas más gruesas (400) y finalizando con las de grano más fino (1000), hasta alcanzar un espesor de 40-100 micras. Esto permitió que la luz transmitida del microscopio estereoscópico pasara mejor a través del diente, facilitando la lectura de las GLGs durante el proceso de determinación de edad.

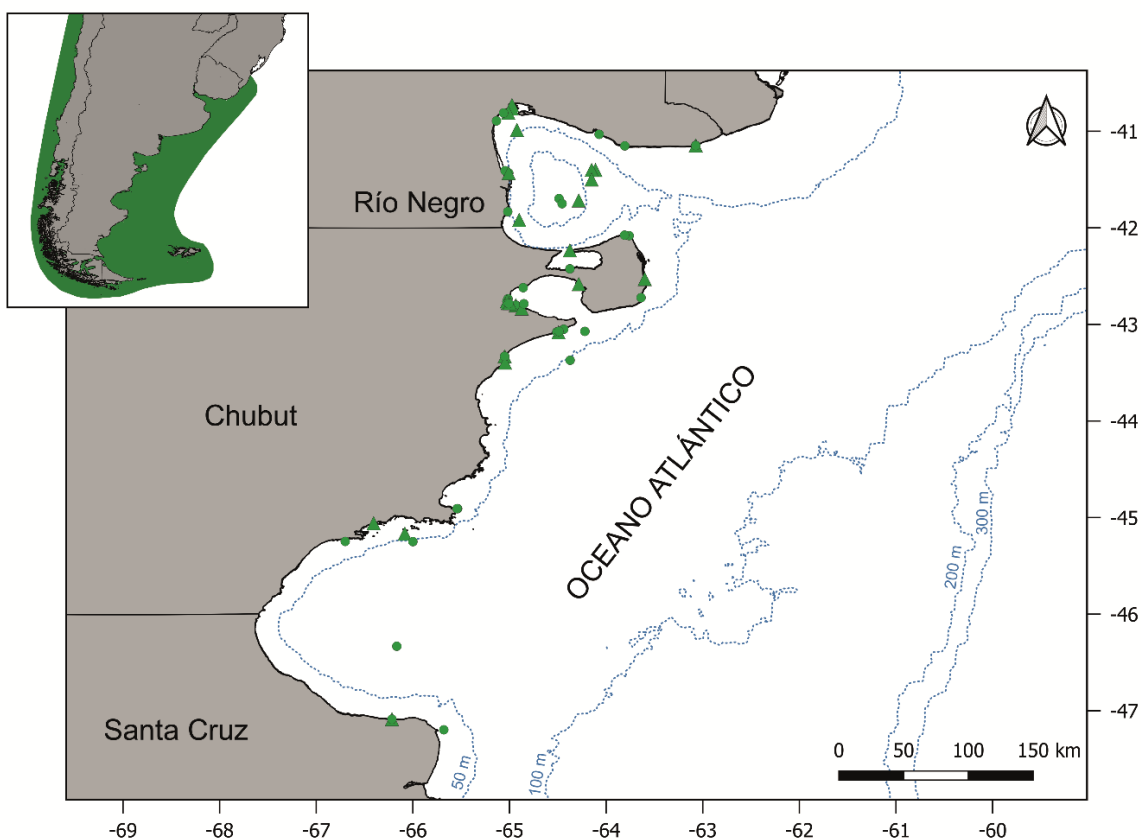


Figura 2.2. Distribución geográfica (sombreado verde en la imagen superior) del lobo marino común (*Otaria flavescens*) en Sudamérica (Cárdenas-Alayza et al., 2016) y distribución de la muestra (imagen inferior). Los círculos representan las posiciones de las hembras recolectadas, y los triángulos representan la posición de los machos (en color verde).

Por otro lado, en los machos se seleccionó un canino superior y se cortó sagitalmente a través de la cavidad pulpar con una sierra de mano, de modo tal que

se obtuvieron dos hemidientes. De cada macho, se eligió el mejor hemidiente (*i.e.*, aquel que tuviera la cavidad pulpar más centrada) y se pulió con papel de lija de distinto grano hasta dejar la superficie interna completamente lisa. Una vez pulidos, la superficie de la dentina se atacó con ácido nítrico al 5% por un período de 2-6 a horas dependiendo del tamaño del hemidiente y de la renovación de ácido utilizado. Luego, se enjuagaron en abundante agua corriente y se secaron a temperatura ambiente (Bow & Purday, 1966). Finalmente, la superficie de cada hemidiente se frotó con acetona, produciendo una deshidratación rápida y drástica que revela el patrón de crestas y valles alternados que adquieren las GLGs.



Figura 2.3. Caninos superiores de lobos marinos comunes, correspondientes al macho CNP-MAM100.394 (izquierda) y la hembra CNP-MAM100.827 (derecha). Ambos dientes pertenecen a individuos de 6 años.

DELFIN OSCURO, *Lagenorhynchus obscurus*

La muestra de 39 individuos recolectados entre 1975 y 2017, se compuso de 23 hembras, 12 machos y 4 individuos de sexo indeterminado (Fig. 2.4). Siguiendo la metodología descrita por Myrick et al. (1983) y Hohn et al. (1989), se extrajeron un par de dientes de cada ejemplar correspondientes a la porción media de la mandíbula inferior (Fig. 2.5). Dependiendo de su tamaño, los dientes se descalcificaron en ácido nítrico al 5% por un período aproximado de 1 a 6 horas, y luego se enjuagaron en abundante agua. Mediante la utilización de un micrótopo de congelación, cada diente

fue cortado longitudinalmente en una serie de secciones delgadas de 25 μm de espesor. Estas secciones fueron teñidas con hematoxilina de Mayer por un período de 20 o 30 minutos, y se inspeccionaron en un microscopio estereoscópico con el objetivo de elegir aquellas secciones que tuvieran la cavidad pulpar más centrada. Luego se enjuagaron en agua corriente y se deshidrataron en una serie de alcoholes (50%, 70%, 96% y 100%, carboxilol y xilol), montándolas finalmente en bálsamo de Canadá sobre portaobjetos.

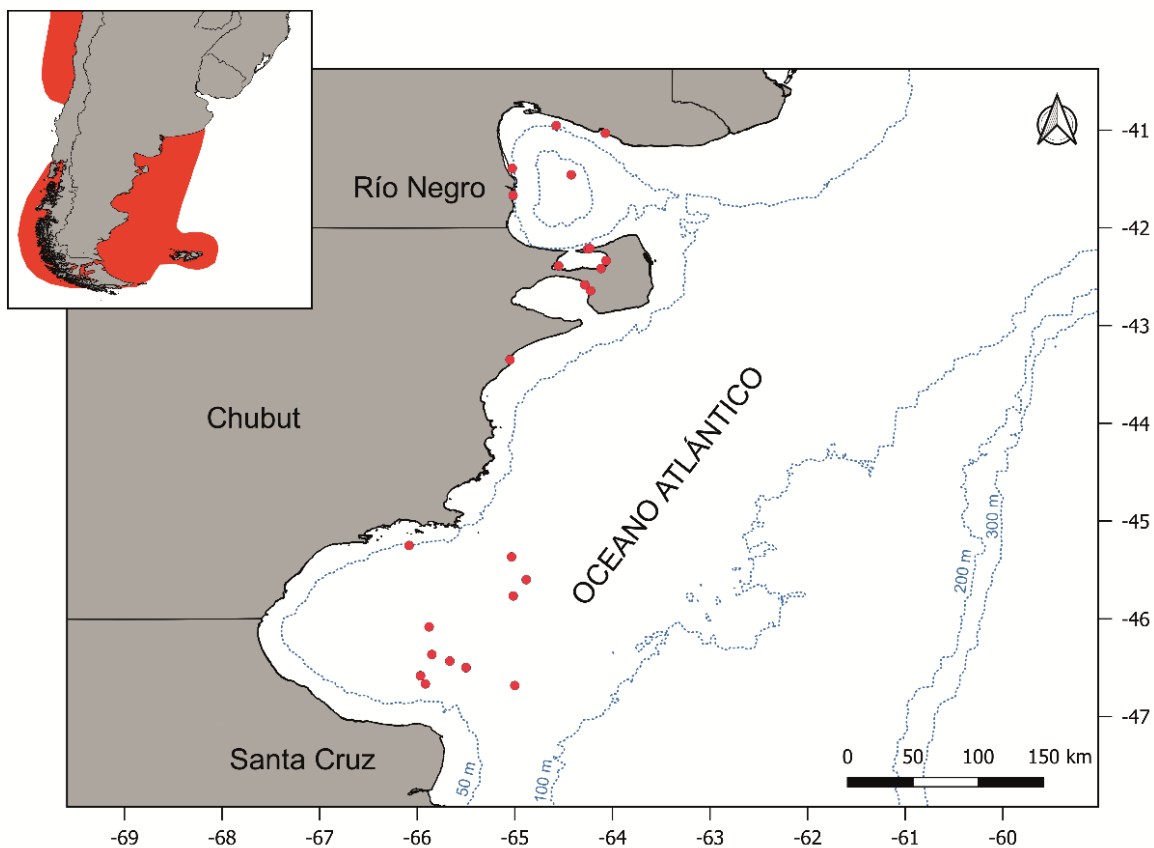


Figura 2.4. Distribución geográfica (sombreado rojo en la imagen superior) del delfín oscuro (*Lagenorhynchus obscurus*) en Sudamérica (Alafaro-Shiguieto et al., 2019) y distribución de la muestra (imagen inferior). Los círculos en rojo representan las posiciones de los individuos recolectados.



Figura 2.5. Dientes de delfín oscuro (*Lagenorhynchus obscurus*) correspondiente al ejemplar CNP-MAMM 100.595).

RAYA HOCICUDA DE COLA CORTA, *Zearaja brevicaudata*

Se analizaron un total de 115 individuos capturados entre 1997 y 2007, cuya edad superara los 6 años. Esto permitió cubrir la ventana de tiempo más amplia posible, proporcionando una cantidad adecuada de bandas por año. Respecto del total, 53 fueron hembras, 57 machos y 5 de sexo indeterminado (Fig. 2.6). De cada uno de ellos, se extrajo la región anterior de la columna, formada por las primeras veinte vértebras, para conservarlas congeladas hasta el momento de realizar los cortes histológicos. Durante el proceso posterior de descongelamiento, se limpió todo el tejido conectivo remanente y se separó una vértebra de cada individuo (Fig. 2.7). Estas estructuras se descalcificaron en ácido nítrico al 5% por 30 minutos- 4 horas, y luego se enjuagaron en agua corriente por 24 hs. Finalmente, las vértebras se cortaron en secciones sagitales de 40 μm mediante la utilización de un micrótopo de congelamiento, y las secciones fueron teñidas con hematoxilina de Mayer y montadas en bálsamo de Canadá sobre portaobjetos (Aversa et al., 2011; Crespo et al., 1994).

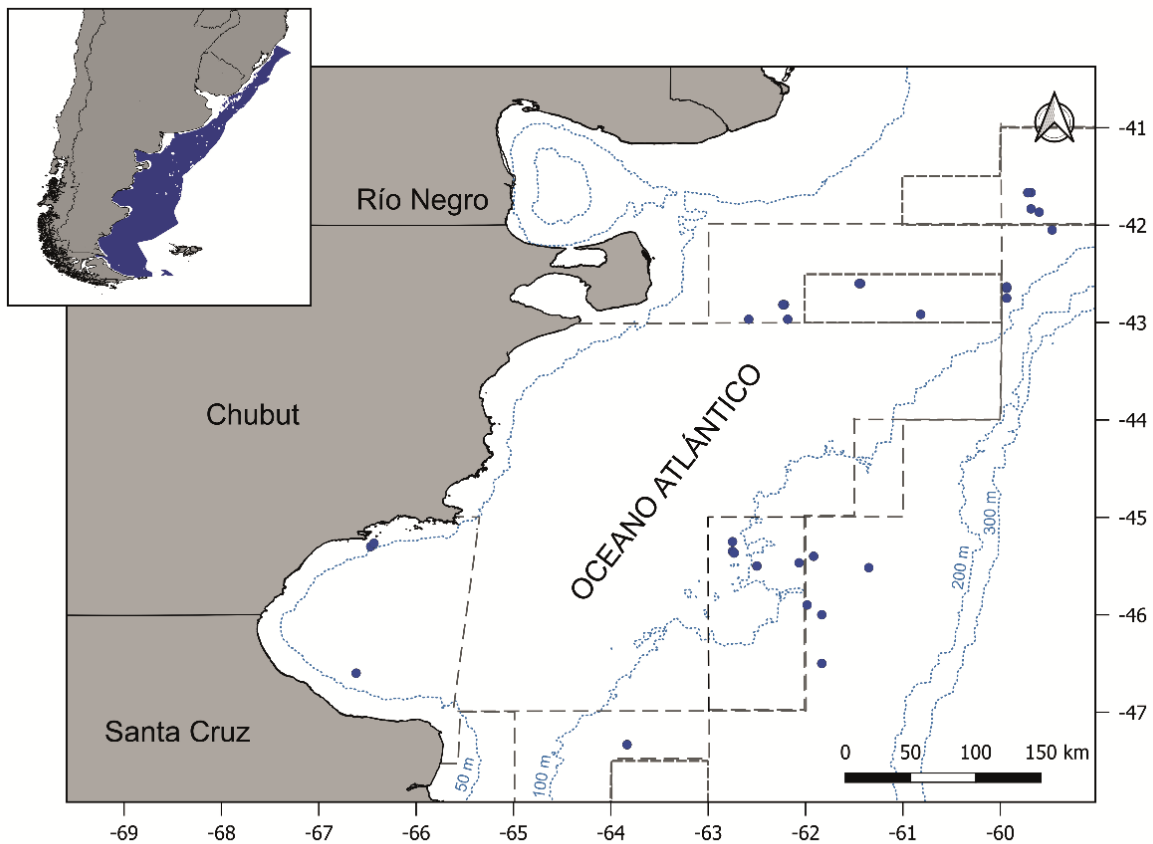


Figura 2.6. Distribución geográfica (sombreado azul en la imagen superior) de raya hocicuda de cola corta (*Zearaja brevicaudata*) en Sudamérica (Pollom et al., 2021) y distribución de la muestra (imagen inferior). Los círculos en azul representan las posiciones de los individuos capturados, y las líneas discontinuas en negro indican las distintas zonas de veda pesquera dispuestas durante los períodos de muestreo.

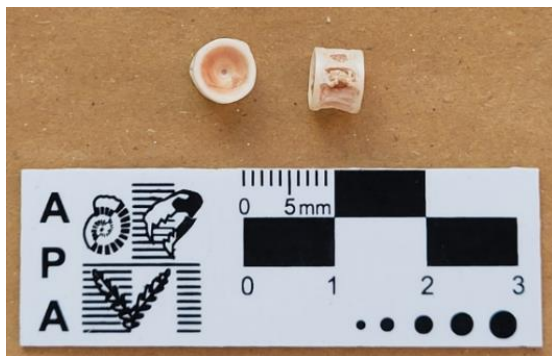


Figura 2.7. Vista frontal (izquierda) y lateral (derecha) de centros vertebrales de raya hocicuda de cola corta, correspondientes al individuo Rag fla 0967.

DETERMINACIÓN DE EDAD, FOTOGRAFÍAS Y MEDICIÓN DE BANDAS DE CRECIMIENTO

A partir de las muestras, se determinó la edad de los individuos para cada una de las especies, asumiendo que una GLG o anillo de crecimiento corresponde a un año de vida del organismo analizado (Aversa et al., 2011; Best, 1976; Crespo, 1988; Laws, 1962). Este proceso fue llevado a cabo en distintas sesiones de lectura por dos o más observadores, los cuales consensuaron la edad final de cada uno de ellos. Para la medición del ancho de las GLGs y anillos de crecimiento, se tomaron fotografías de los dientes y vertebras respectivamente. En el caso de los machos de lobo marino común, los hemidientes fueron fotografiados con una cámara Cannon Rebel acoplada a un soporte fijo, usando una lente de 18–55 mm. En cambio, las secciones delgadas correspondientes a las hembras de esta especie se fotografiaron mediante la utilización de una cámara Leica EC3 acoplada a un microscopio estereoscópico Leica MZ6. Debido al aumento utilizado para identificar las GLGs en cada muestra, de cada diente se tomaron múltiples fotografías de la raíz, cuello y corona, las cuales fueron luego integradas en un mosaico, antes de comenzar el proceso de medición. Para el caso de los dientes de delfín oscuro y vertebras de raya hocicuda de cola corta, las fotografías se tomaron de manera similar a la de las hembras de lobo marino común, utilizando mosaicos en caso de ser necesario.

Posteriormente, las imágenes de las estructuras duras de todas las especies fueron analizadas mediante el software Leica Application Suite V 3.4.0. Este programa permite trazar diferentes líneas transversales a las GLGs o anillos de crecimiento (desde el comienzo de una banda oscura hacia el final de la banda clara que la acompaña) considerando el aumento de la lupa con el cual se sacó la fotografía. De esta manera, el programa brinda de manera precisa el ancho de cada GLG o anillo, dejando asentado el valor de los mismos en la imagen analizada.

En el caso de los dientes de lobo marino común, tanto en hembras como en machos, las medidas fueron tomadas en la superficie de la porción cóncava del hemidiente, partiendo desde la línea neonatal hasta la cavidad pulpar. La línea

neonatal es la línea que se marca en el diente al momento del nacimiento del individuo, y separa la dentina prenatal formada durante el período de gestación de la dentina que se desarrollará durante la vida del animal. Por lo tanto, la primer GLG fue medida cerca del límite definido entre la dentina y el cemento, excluyendo a la dentina prenatal formada. Las mediciones posteriores se realizaron en dirección a la raíz del diente y de manera escalonada, debido a que el ancho de cada de GLG en los caninos varía a lo largo de su recorrido. En este sentido, las mediciones se realizaron en aquellos sectores del diente en donde el ancho de cada banda permanecía más estable (Figs. 2.8 y 2.9).

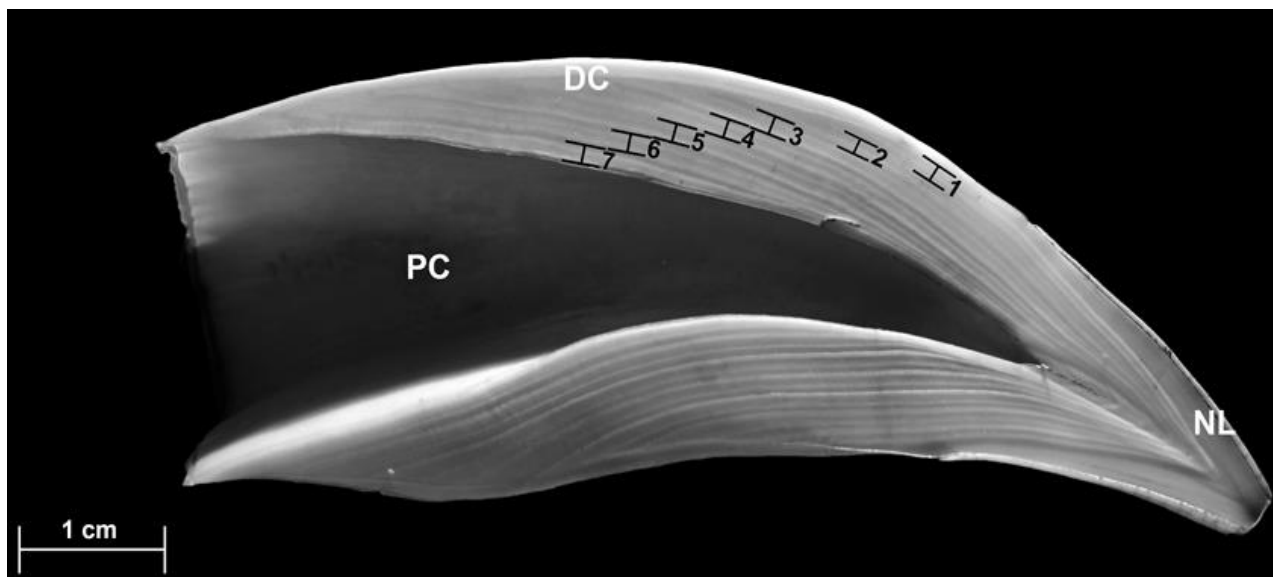


Figura 2.8. Hemidiente correspondiente a un macho de lobo marino común (CNP-MAM100.931). Las barras y los números marcados con negro en la dentina, demuestran el ancho de cada GLG y su correspondencia con el año de vida del individuo respectivamente. Se indica la cavidad pulpar (PC), la línea neonatal line (NL), y la interfase entre la dentina y el cemento (DC).

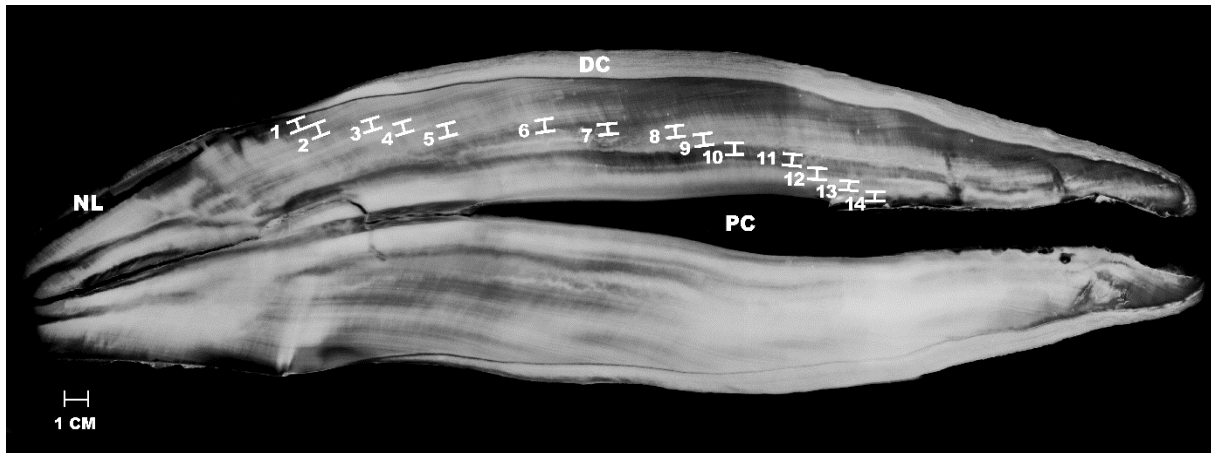


Figura 2.9. Sección delgada correspondiente a una hembra de lobo marino común (CNP-MAM100.129). Las barras y los números marcados con blanco en la dentina, demuestran el ancho de cada GLG y su correspondencia con el año de vida del individuo respectivamente. También se indican la cavidad pulpar (PC), la línea neonatal (NL), y la interfase entre la dentina y el cemento (DC).

Para los dientes de delfín oscuro, el proceso de medición fue similar al adoptado por Hamilton & Evans (2018) en delfines piloto (*Globicephala melas*). Para esto se trazó una línea recta y perpendicular a los límites de las GLGs, en aquella zona de la dentina en donde las bandas de crecimiento se dispusieran lo más paralelas posible entre sí. Siguiendo esta transecta, las mediciones fueron tomadas desde la línea neonatal hacia la cavidad pulpar, excluyendo a la dentina prenatal en este proceso tal como se realizó en lobos marinos comunes (Fig. 2.10). En el caso de que alguna de las últimas GLGs formadas cerca de la cavidad no fueran abarcadas en esta primera línea, se las incluyó en una nueva transecta paralela a la anterior y situada por debajo de la primera línea, con dirección a la raíz del diente.

Finalmente, las mediciones de los anillos de crecimiento correspondientes a las rayas hociudas se tomaron en el cuerpo calcáreo de aquellos brazos vertebrales que estuvieran más rectos, debido a que el patrón de anillos en esta estructura, se define mejor que en la zona de la intermedialia. Partiendo desde el foco de la vértebra, y en dirección al margen distal del cuerpo calcáreo, el ancho de cada anillo se midió siguiendo una transecta paralela al radio vertebral (Goldman, 2005) (Fig. 2.11). De manera análoga a los dientes de los mamíferos marinos, las vértebras comienzan a

formarse antes del nacimiento de los individuos, y por lo tanto el primer anillo de crecimiento se consideró a partir del cambio de ángulo que se observa en la pared externa del cuerpo calcáreo (Goldman, 2005).

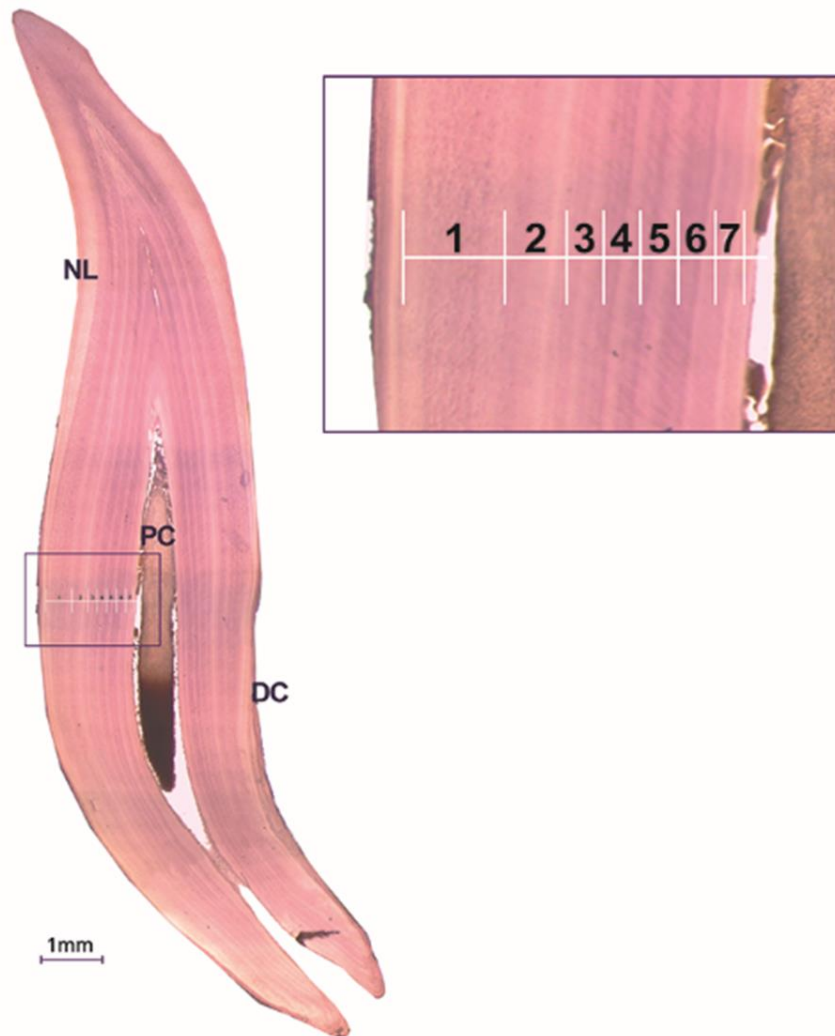


Figura 2.10. Sección delgada correspondiente a un ejemplar de delfín oscuro (CNP-MAM 100.583). Las barras y los números marcados con blanco en la dentina, demuestran el ancho de cada GLG y su correspondencia con el año de vida del individuo respectivamente. También se indican la cavidad pulpar (PC), la línea neonatal (NL), y la interfase entre la dentina y el cemento (DC).

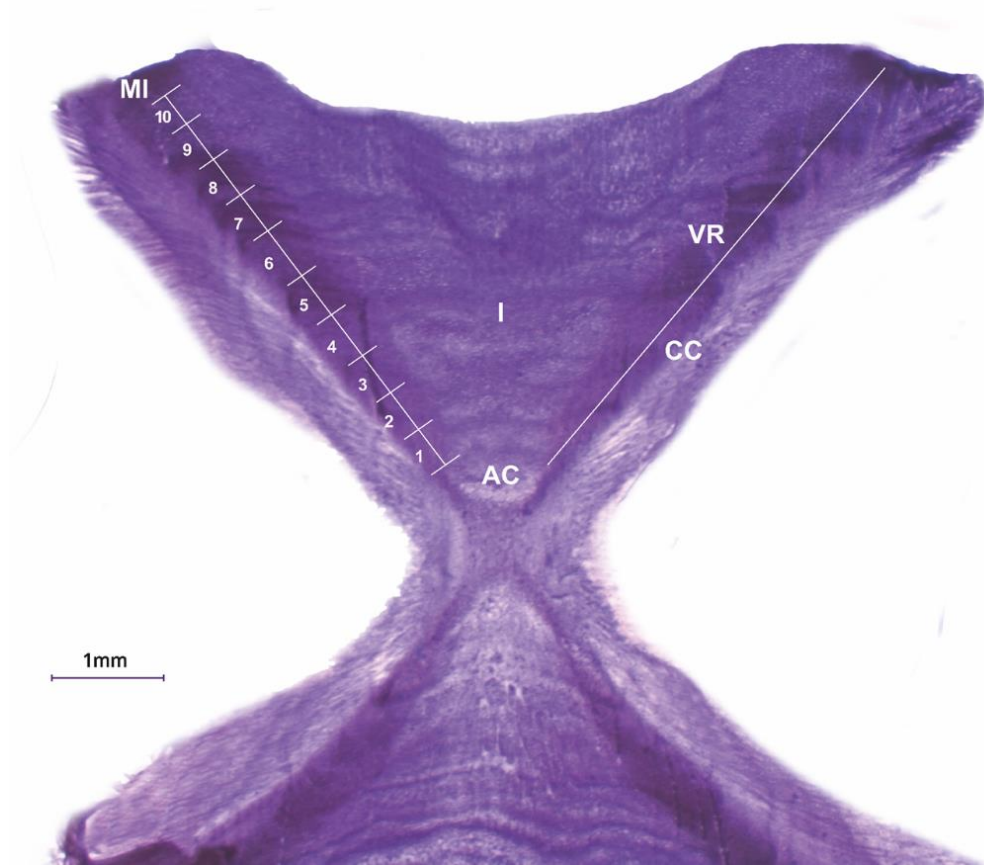


Figura 2.11. Preparado histológico de vértebra de raya hocicuda de cola corta (Rag fla 0974). Las barras y los números marcados con blanco en el cuerpo calcáreo (CC) del brazo vertebral seleccionado, demuestran el ancho de cada anillo de crecimiento y su correspondencia con el año de vida del individuo respectivamente. También se indican el radio vertebral (VR), intermedialia (I), el cambio de ángulo que delimita el comienzo del primer anillo de crecimiento (AC) y el incremento marginal de una banda en formación (MI).

FECHADO Y COFECHADO DE LA MUESTRA

El proceso de fechado consiste en establecer correspondencias entre cada banda de crecimiento y el año calendario en el cual se formó (Fritts, 1976; Stokes & Smiley, 1968). En este sentido, el proceso de fechado comienza relacionando el último año de vida de cada individuo, con la última banda de crecimiento completamente formada en el diente o vertebra analizada. A partir de esta banda y de manera inversa, se cuentan las bandas restantes y se les asigna su respectivo año calendario de

formación. En el caso de los lobos marinos comunes, se estimó que la fecha más probable de formación de la última GLG (aquella más próxima a la cavidad pulpar) corresponde al mes de enero del año previo a la muerte de los individuos. Esto se debe a que el pico máximo de nacimientos se registra entre los días 10 y 25 de dicho mes (Campagna, 1985). Por otro lado, los nacimientos de delfín oscuro se registran a lo largo de todas las estaciones del año, pero la temporada principal de cría se registra durante el verano, por lo que probablemente las últimas GLGs formadas en los dientes de estos individuos, correspondan al mes de diciembre previo a la fecha de deceso (Degradi et al., 2008; Würsig & Würsig, 2010). Por último, la raya hocicuda de cola corta no presenta una marcada estacionalidad reproductiva, por lo que la correspondencia entre el último anillo de crecimiento y el período del año en el cual se formó, no resulta tan precisa como en el caso de las otras dos especies. Al igual que en otras rayas de ambientes templados, las bandas que se forman durante el verano y el invierno, presentan un aspecto más opaco y translucido respectivamente, cuando se las observa con luz transmitida (Aversa et al., 2011; Goldman, 2005; Licandeo et al., 2006). Sin embargo, las hembras de rayas hocicudas de la Argentina presentan de 4 a 7 temporadas reproductivas entre los 34° y 48°S, por lo cual resulta muy complejo establecer un momento del año en el cual el último anillo de crecimiento se forma (Colonello & Cortés, 2014). Por lo tanto, los últimos anillos de crecimiento completamente formados se asociaron con el año anterior a la fecha de muerte de los ejemplares de esta especie.

Además del proceso de fechado de cada una de las muestras, se implementó un segundo paso de verificación y asignación de un año calendario específico a cada banda de crecimiento. En este sentido, el proceso de fechamiento es una práctica habitualmente utilizada por la dendrocronología y la esclerocronología, en la cual se verifica el grado de sincronía que existe entre los individuos que han crecido bajo las mismas condiciones ambientales (Black et al., 2005; Douglas, 1941; Fritts, 1976; Hanson et al., 2009). De esta manera, las series de crecimiento de todos los individuos deberían exhibir un patrón de variación común que responde a los factores climáticos que han definido su crecimiento. En consecuencia, este procedimiento también

permite detectar y corregir cualquier error que se haya cometido en el proceso de determinación de edad y medición de las bandas de crecimiento, a partir del análisis del crecimiento conjunto de los individuos de cada una de las especies.

A diferencia de los árboles, los mamíferos marinos y las rayas no son organismos tan longevos, por lo que las series de crecimiento que proveen sus tejidos duros no son lo suficientemente largas como para utilizar las técnicas de cofechado convencionalmente usadas (Black et al., 2016; Grissino-Mayer, 2001). Por lo tanto, fue necesario desarrollar un método de cofechado que se adecuara a las series de crecimiento de no más de 25 años y permitiera resaltar la señal climática común a todas ellas. En primer lugar, se comenzó con la selección de dos individuos de edades similares, cuya fecha de muerte haya sido más reciente que la de sus conespecíficos. Al mismo tiempo, el patrón de bandas de crecimiento exhibido en sus tejidos duros debía estar bien definido, asegurando que no se cometieran errores durante el proceso de medición o fechado.

De este modo, las series seleccionadas tuvieron un alto grado de solapamiento entre sí, facilitando el cálculo del coeficiente de correlación de Pearson. Si el valor de este coeficiente fue igual o mayor a 0,7 ($r \geq 0,7$), entonces se promediaron las series de crecimiento de ambos individuos, dando origen a una nueva serie temporal. Esta nueva serie llamada “serie maestra”, resulta más flexible para la incorporación progresiva de aquellas series de crecimiento más antiguas, las cuales se fueron correlacionando y promediando conforme el valor de correlación fuera igual o más alto que el establecido. En aquellos casos en los que la correlación entre la serie de crecimiento analizada y la serie maestra resultó menor a 0,7, se revisó la serie de crecimiento en búsqueda de posibles errores tales como la incorrecta identificación de bandas o medición de las mismas. Si los errores encontrados y corregidos, mejoraron la correlación con la serie maestra por encima del valor acordado, entonces se procedió con el promedio de la serie de crecimiento y la serie maestra.

ESTANDARIZACIÓN Y CONSTRUCCIÓN DE CRONOLOGÍAS

El crecimiento anual de las bandas y anillos de los tejidos duros, no sólo está influenciado por factores exógenos como los cambios estacionales, sino que también responde a factores endógenos propios de cada especie (Goldman, 2005; Klevezal, 1996; Matta et al., 2017). Como se mencionó anteriormente, el crecimiento de los tejidos duros es un proxy del crecimiento somático de los organismos, por lo tanto, la variación en el ancho de las bandas o anillos de crecimiento también está condicionada por la edad (Aversa et al., 2011; Grandi et al., 2010; Hohn, 1980). Generalmente el ancho de las GLGs y anillos de crecimiento correspondientes a los primeros años de vida, resulta mayor que el de las últimas bandas formadas, por lo que el crecimiento de las bandas disminuye progresivamente con la edad de los organismos (Goldman, 2005; Hohn, 1980; Klevezal, 1996).

Además, existen variaciones intraespecíficas en el patrón de crecimiento de hembras y machos, las cuales están ligadas a ciertos procesos fisiológicos propios de cada sexo. Por ejemplo, las hembras de algunos mamíferos marinos pueden presentar un incremento gradual de sus bandas claras conforme aumenta la edad, mientras que los machos no exhiben este patrón (Gaskin & Blair, 1977; Hohn, 1980). Asimismo, la presencia de líneas altamente contrastantes en la dentina, puede estar relacionada con eventos de parto y comienzos de la lactancia en el caso de las hembras (Klevezal & Myric, 1984). En el caso de algunas especies de rayas, también existen diferencias estacionales en los picos de crecimiento de los anillos vertebrales de hembras y machos, formándose estos más lentamente en las primeras (Davis et al., 2007; Gburski et al., 2007; Natanson et al., 2007).

De esta manera, la confección de una cronología cruda a partir de los promedios anuales de crecimiento en dientes y vertebras no resultaría conveniente, debido a que los valores podrían verse sesgados por aquellas bandas que hayan presentado un mayor crecimiento (Fritts, 1976). Por lo tanto, las cronologías basadas en los patrones de crecimiento de los tejidos duros, requieren realzar la señal ambiental común de toda la población, dejando de lado factores de variabilidad individual como la edad, el

sexo y la condición fisiológica (Cook et al., 1990; Fritts, 1976). En este sentido, es necesario estandarizar el ancho de las bandas de crecimiento antes de construir una cronología, reduciendo la heterocedasticidad de los datos, eliminando las tendencias propias del crecimiento y otorgando igual peso a todas mediciones que van a ser promediadas (Cook et al., 1990; Fritts, 1976). El proceso de estandarización pretende reducir la heterocedasticidad de los datos, de tal modo que todas las series individuales exhiban un mayor grado de similitud en sus propiedades estadísticas. De este modo las medias de las series estandarizadas se aproximan a un valor de 1, las diferencias en las desviaciones estándar son menores que las de los anchos de GLGs o anillos de crecimiento y se elimina la mayor parte de la autocorrelación temporal. En consecuencia, se define a las series estandarizadas como aquellas series de crecimiento individual a la cuales se les ha realizado un proceso de destendenciado (Fritts, 1976).

Para su construcción, se confeccionan índices adimensionales de crecimiento (*i.e.*, growth index G_t), los cuales se calculan a partir del cociente entre el ancho de una banda observado para el año t (R_t) y el valor del ancho esperado para esa banda en el año t (G_t) que hubiese ocurrido de no mediar influencias exógenas, tales como las climáticas o de disturbios (Fritts, 1976; Hamilton & Evans, 2018; Schöne, 2003). Si el valor del índice de crecimiento fuese menor a 1, entonces el crecimiento de esa banda resulta menor al esperado. Contrariamente, si el valor del índice fuera mayor a 1, esa banda mostrará un crecimiento mayor al esperado (Fritts, 1976; Hamilton & Evans, 2018; Schöne, 2003):

$$\text{Índice de crecimiento } (GI) = R_t / G_t$$

Para el cálculo de los valores de G_t se han propuesto una serie de modelos determinísticos y estocásticos, los cuales proveen ciertas ventajas a la hora de utilizarlos, dependiendo de las características que presenten las series de crecimiento con las cuales se trabaja (Cook et al., 1990). Algunos de los modelos determinísticos

empleados habitualmente por la dendrocronología en esta instancia, son los modelos lineales, las curvas exponenciales negativas, las curvas hiperbólicas y la función de “Hugershoff” (Fritts, 1963; Fritts et al., 1969; Warren, 1980). Sin embargo, estos modelos pueden resultar un tanto simplistas y restrictivos a la hora de analizar ciertas series de crecimiento que describen patrones de crecimiento más complejos, ocasionando que ciertas regiones de las series estandarizadas aún conserven algún grado de variabilidad indeseada (Cook et al., 1990).

A tal efecto, los modelos estocásticos se adecuan mejor a las series de crecimiento, y la utilización de suavizado exponencial o *low-pass filters* resultan más convenientes para los procesos de destendenciado (Cook et al., 1990). Particularmente los filtros digitales tipo *spline* cúbicos proveen un ajuste más flexible de las series, ya que operan sobre los datos como un promedio móvil ponderado, logrando remover las tendencias de crecimiento relacionadas con la edad, al mismo tiempo que se destaca la señal climática (Cook & Peters, 1981) (Fig. 2.12). Por este motivo, un gran número de trabajos abocados a creación de cronologías y basado en el análisis de los tejidos duros, han priorizado esta metodología en pos de obtener series estandarizadas que sean fácilmente comparables entre sí (Black et al., 2005; Hamilton & Evans, 2018; Hamilton et al., 2019; Helama et al., 2006; Rountrey et al., 2014). En concordancia con estos trabajos, se decidió aplicar la misma metodología de destendenciado para las series de crecimiento de los tres predadores de alto nivel trófico abordados en este estudio, empleando funciones de tipo *spline* cúbico, con distintas flexibilidades para cada uno de ellos.

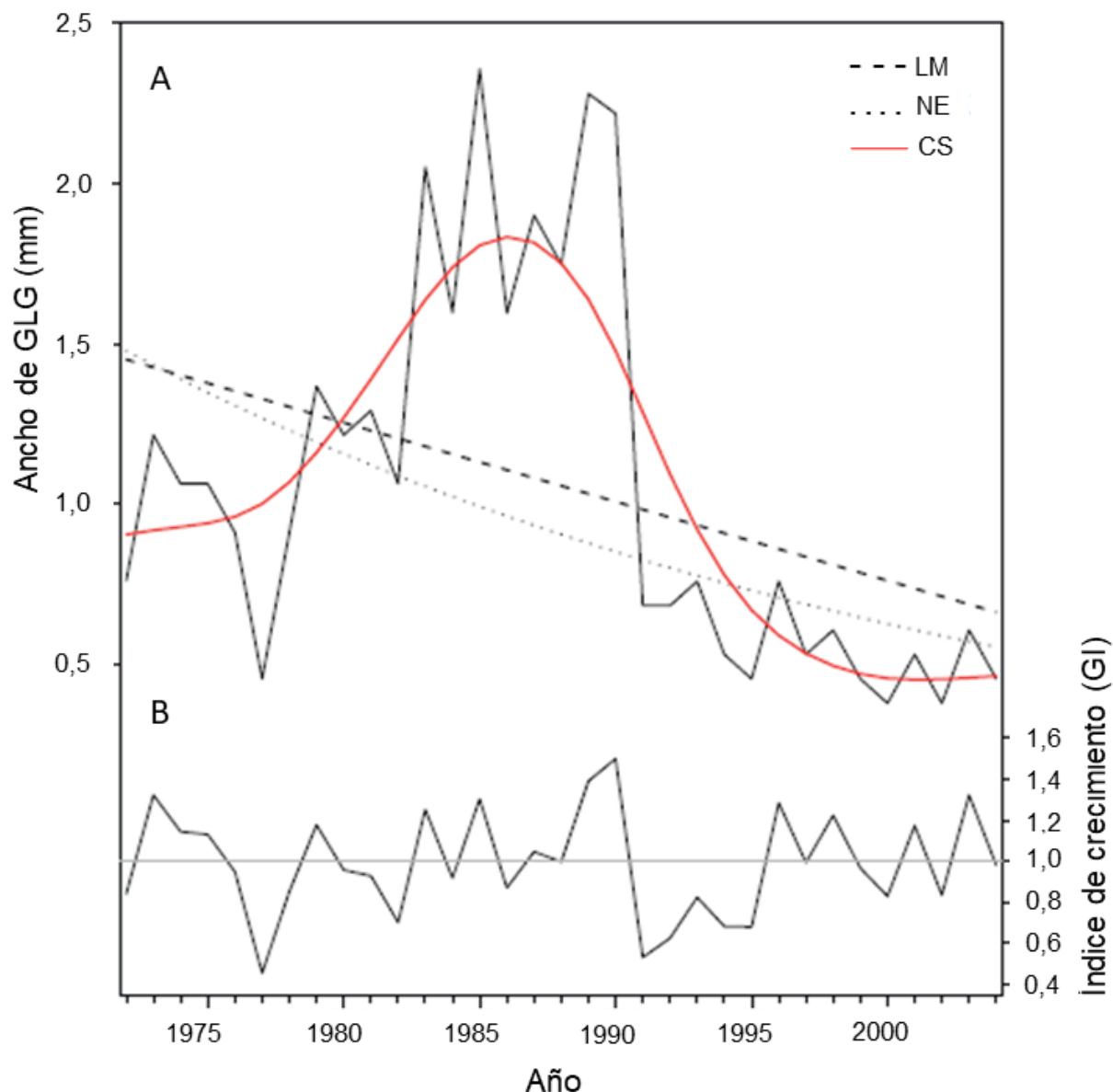


Figura 2.12. (A) Distintas funciones de destendenciado ajustadas a una serie temporal de anchos de GLGs (línea continua negra). Modelo lineal (LM), Curva exponencial negativa (NE) y *spline* cúbico de suavizado (CS). (B) Índice de crecimiento calculado para la misma serie temporal, usando un *spline* cúbico de suavizado con una flexibilidad del 67% c años, donde c es el largo de la serie temporal. La línea horizontal gris representa el valor medio de la serie (1). Extraído y modificado de Hamilton et al. (2018).

Para ello, se utilizó el paquete *dplR* (Bunn, 2008) diseñado para el programa estadístico R (R Development Core Team, 2020), el cual permite a los usuarios realizar un amplio espectro de análisis dendrocronológicos, los cuales se han aplicado también al estudio de dientes en mamíferos marinos (Hamilton & Evans, 2018;

Hamilton et al., 2019). Dicho paquete provee funciones de este tipo, así como otros métodos clásicos de destendenciado, como curvas exponenciales negativas o líneas horizontales, y permite remover la autocorrelación de cada serie de crecimiento mediante modelos autorregresivos (Bunn, 2008). En el contexto de este trabajo, se utilizaron tres funciones tipo *spline* cúbico de suavizado para cada especie, con frecuencias de corte del 67%, ~50% y ~30% respecto del largo promedio de las series de crecimiento (c) de cada una de ellas. En el caso particular del lobo marino común, se aplicó esta metodología en hembras y machos por separado, debido a que existen diferencias en los hábitos de vida y alimentación entre ambos sexos (este aspecto se desarrollará más detenidamente en el tercer capítulo de esta tesis), las cuales podrían impactar diferencialmente en sus series de crecimiento. Para las dos especies restantes (delfines y rayas), ambos sexos fueron considerados juntos debido a que no presentan diferencias en cuanto a su alimentación (García de la Rosa, 1998; Koen Alonso et al., 1998, 2001).

Esto permitió calcular los valores G_t de cada una de las bandas, y por lo tanto obtener las series estandarizadas para cada individuo de las distintas especies consideradas. Posteriormente, se construyeron un total de 12 cronologías estándar (tres para hembras de lobo marino común, tres para machos de lobo marino común, tres para delfín oscuro y tres para raya hocicuda de cola corta) a partir del promedio de todas las series estandarizadas, obtenidas a través de la misma función de destendenciado. De este modo y como se ha mencionado a lo largo de esta sección, las cronologías estándar logran maximizar la señal climática compartida por un conjunto de individuos influenciados por el mismo ambiente, reduciendo o eliminando la variabilidad endógena de cada uno de ellos; resumiendo y representando su crecimiento en una única serie de valores promedio.

Finalmente se calcularon los estadísticos $R\text{-bar}$ (\bar{r}) y la señal de la población expresada (*i.e.*, EPS, de sus siglas en inglés) para cada una de las cronologías. El estadístico \bar{r} es el coeficiente de correlación promedio entre todas series estandarizadas que fueron incluidas en la cronología, y por lo tanto, indica la señal compartida por todas ellas (Briffa, 1999). Si bien el \bar{r} podría adoptar valores que varían

entre -1 y 1, se espera que cada cronología exhiba valores de $\bar{r} > 0$ debido a que los procesos de cofechado y reinspección de las mediciones realizados previamente, tienden a maximizar las correlaciones entre las series individuales. Si esto no sucediera y los valores de $\bar{r} < 0$, entonces no existiría un forzante climático común para todos los individuos considerados. Si el valor de \bar{r} fuera 1, entonces el acople entre todas las series individuales sería perfecto, mientras que un valor de $\bar{r} = 0$ mostraría que no existe ningún grado de asociación entre las series individuales.

Por lado, el EPS es un estadístico que varía entre 0 y 1 e indica que tan bien una cronología estándar de la muestra representa a una cronología “ideal” de la población biológica (Wigley et al., 1984). Si el valor de $\text{EPS} = 0$, entonces la cronología de la muestra no representa de ninguna manera a la cronología “ideal” de la población biológica. En cambio, el valor de $\text{EPS} = 1$, indica que la cronología confeccionada para la muestra es idéntica a la de la población biológica. El EPS se calcula mediante la siguiente expresión:

$$\text{EPS}(t) = t * \bar{r} / t * \bar{r} + (1 - t * \bar{r})$$

en la cual t representa a el número de series individuales involucradas para su cálculo y \bar{r} al R-bar.

A pesar de que la dendrocronología no ha podido responder de manera inequívoca cual es el valor de EPS crítico para una cronología, se ha sugerido que los valores superiores a 0,85 son considerados confiables (Briffa, 1999). Esto tiene sentido para organismos sésiles y muy longevos como los árboles (*i.e.*, series de crecimiento que en muchos casos superan los 100 años de vida), los cuales monitorean el mismo ambiente a lo largo de toda su vida. Contrariamente, los predadores de alto nivel trófico considerados en este trabajo, son capaces de desplazarse grandes distancias en función de sus requerimientos biológicos, llegando a vivir alrededor de 20 años. Por lo tanto, es esperable que las series de crecimiento de las especies arbóreas tengan valores de \bar{r} mayores que las series de crecimiento de los predadores de alto nivel trófico del ecosistema marino patagónico. En consecuencia y con relación a la fórmula antes presentada, los valores de EPS para

las cronologías aquí confeccionadas posiblemente adopten valores más bajos que los pretendidos por la dendrocronología, ya que este valor varía en función del número de series de crecimiento analizadas y del valor de \bar{r} (Fig. A1 del ANEXO). De esta manera, los valores de \bar{r} y EPS obtenidos para las cronologías de este trabajo, serán comparados con los valores obtenidos en otros trabajos similares, en los cuales se analizan el crecimiento de otros mamíferos marinos y peces (Black et al., 2008; Hamilton & Evans, 2018; Hamilton et al., 2019; Rountrey et al., 2014).

ASOCIACIÓN ENTRE LAS CRONOLOGÍAS Y LOS ÍNDICES CLIMÁTICOS

Para evaluar los posibles efectos del ENSO y el SAM sobre el crecimiento de los predadores estudiados, se utilizaron las series climáticas del MEI, del SAM y las cronologías de cada especie que presentaron los valores de EPS y \bar{r} más altos. Las series anuales del SAM se obtuvieron de <https://legacy.bas.ac.uk/met/gjma/sam.html> (acceso el 17 de julio de 2020), mientras que los valores bimensuales del ENSO se obtuvieron de <https://www.psl.noaa.gov/enso/mei.old/>. En el caso del ENSO, es difícil estimar su comportamiento anual dado que el inicio de su ciclo puede diferir ligeramente a lo largo de los años. Sin embargo y de manera general, las fases positivas y negativas del ENSO, comienzan en mayo o junio, y finalizan en abril del año siguiente desde 1950 (Trenberth, 1997). Por lo tanto, los valores anuales de este índice se calcularon como el promedio de todos los valores bimensuales comprendidos entre mayo-junio del año previo, hasta abril-mayo del año considerado (Fig. 2.13).

Posiblemente las anomalías climáticas producidas por el ENSO y el SAM no impacten en la zona de estudio de la misma manera, debido a que estos patrones climáticos se originan en sitios diferentes. En el caso del ENSO, las anomalías oceánicas primero se producen en la cuenca del Pacífico, y luego se trasladan hacia el Atlántico a través de la corriente Circumpolar Antártica. Por lo tanto, la intensidad con la que se generan estos eventos y la distancia que deben recorrer las anomalías para alcanzar los diferentes sectores del Atlántico, determinan la escala de tiempo implicada en este proceso (*i.e.*, meses o años, Meredith et al., 2008). Contrariamente,

los cambios oceano-atmósfericos producidos por los eventos del SAM, involucran a las latitudes medias desde el momento en que estos se originan (Lovendusky & Gruber, 2005). Por lo tanto, sería esperable que los cambios ambientales generados por el SAM se manifiesten antes que los efectos del ENSO en el ecosistema marino patagónico.

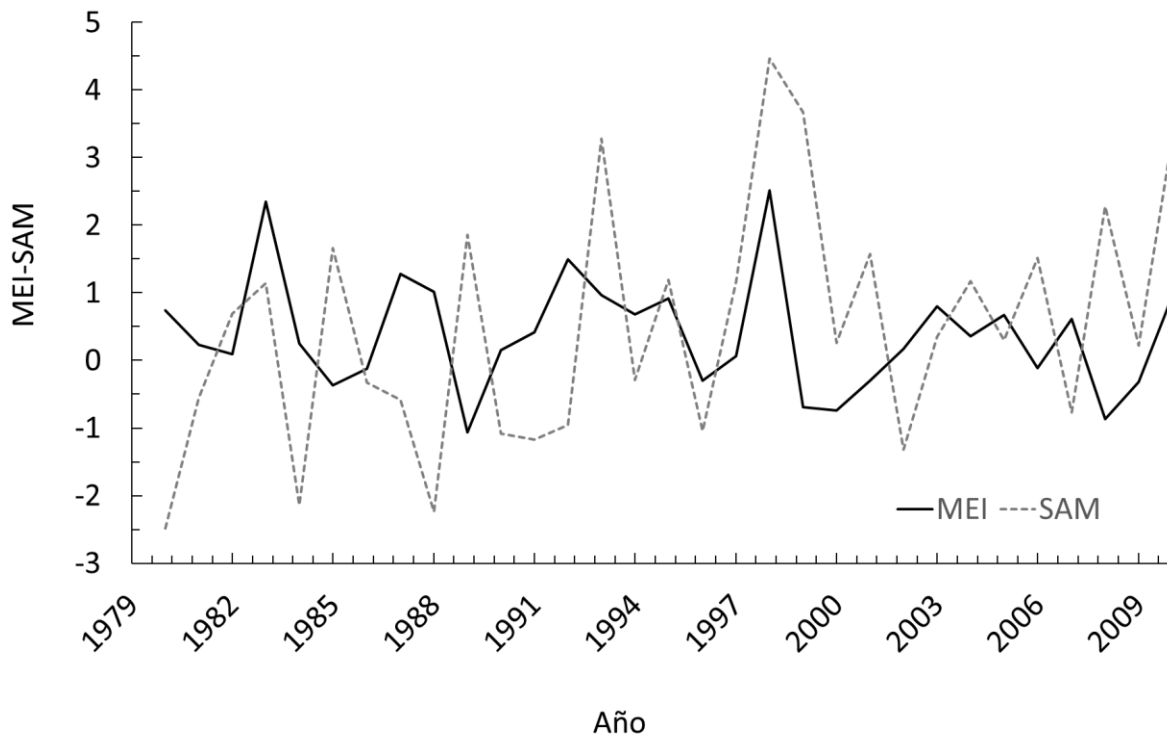


Figura 2.13. Series temporales de los índices anuales del MEI (línea continua) y SAM (línea punteada), en el período de 1980-2010. Las fases positivas de ambos patrones climáticos están representadas por los valores positivos, y las fases negativas por los valores negativos.

A su vez y como se mencionó en el primer capítulo de esta tesis, las alteraciones climáticas podrían repercutir primero en los niveles tróficos inferiores y luego propagarse hacia los niveles tróficos superiores. En este sentido, existe un antecedente que plantea los efectos diferidos del ENSO, en el reclutamiento de calamares del sur y norte de la Patagonia (*i.e.*, 2 y 5 años respectivamente) (Waluda et al. 1999). Esto podría tener algún tipo de implicancia indirecta sobre el crecimiento de los predadores analizados, y por lo tanto motivó la selección de retrasos de tiempo de 1 a 6 años para los índices MEI. En contraposición, no existen antecedentes que

mencionen los efectos diferidos del SAM en las principales presas del ecosistema marino patagónico. Sin embargo, trabajos realizados en Australia y Nueva Zelanda indican que ciertos patrones climáticos podrían alterar la disponibilidad de presas requeridas por algunos cetáceos y pinnípedos, y luego afectar el crecimiento de sus dientes durante los años posteriores (*i.e.*, 1 o 2 años después) (Hamilton et al., 2019; Knox et al., 2014; Wittmann et al., 2016.). Por este motivo, se decidió evaluar retrasos de tiempo de hasta 2 años para las series climática del SAM.

Por último, se inspeccionaron gráficamente las relaciones existentes entre los G/I de cada especie (*i.e.*, correspondientes a las cronologías con los valores de \bar{r} y EPS más altos) y los índices climáticos del SAM y MEI con el objetivo de seleccionar el modelo estadístico más apropiado para el análisis de los datos (Fig. A2 del ANEXO). Debido a que algunas de las relaciones observadas entre las series climáticas y las cronologías podrían no ser monotónicas, se decidió utilizar una serie modelos aditivos generalizados con una distribución gaussiana del error y una función de enlace identidad (GAM; Wood, 2006). Estos modelos incluyeron a las diferentes series climáticas, sus respectivos retrasos de tiempo y la acción conjunta de ambos índices como variables explicativas, y a los índices de crecimiento (G/I) de cada especie como variable de respuesta.

CAPÍTULO III

Resultados y discusión



LOBO MARINO COMÚN, *Otaria flavescens*

GENERALIDADES DE LA ESPECIE

El lobo marino común es uno de los pinnípedos más comunes de la costa sudamericana. Esta especie nerítica, se distribuye de manera más o menos continua desde el Norte de Perú hasta el Sur de Brasil, y se encuentra en aguas de la plataforma continental y el talud (Crespo et al., 2012; Rosas et al., 1994). Actualmente, su estado de conservación se encuentra categorizado como “preocupación menor” (Cárdenas-Alayza et al., 2016).

En cuanto a su morfología, el lobo marino común presenta un marcado dimorfismo sexual, con hembras adultas que alcanzan 1,5-2 m de largo y pesan hasta 170 kg. Por otro lado, los machos adultos alcanzan 2,6 m de largo y pesan entre 300-350 kg (Cárdenas-Alayza et al., 2016) (Fig. 3.1). A su vez, esta especie poligínica se caracteriza por formar grupos con un macho dominante y 4-10 hembras adultas. En este sentido, el tipo de sustrato que presenta la colonia, los condicionamientos climáticos que actúan sobre la termorregulación de las hembras y la capacidad que estas tienen para evitar el acoso intraespecífico, son factores determinantes para el número de hembras que conforman estos grupos (Campagna 1985; Campagna & Le Boeuf, 1988; Franco-Trecu et al., 2015).

Por otra parte, las hembras y los machos llegan a vivir 22 y 19 años respectivamente (Grandi et al., 2010, 2016). Sin embargo, las hembras alcanzan la madurez sexual a partir de los 4-5 años, mientras que los machos lo hacen a los 4-7 años (sin embargo, a partir de los 9-11 años pueden defender un territorio o mantener un harén, Grandi et al., 2010, 2012). En general, la temporada reproductiva inicia con el arribo de los individuos de ambos sexos a las colonias, a mediados de diciembre. Sin embargo, el comienzo de la temporada reproductiva puede variar ligeramente, según la ubicación y la latitud (Campagna, 1985; Soto, 1999). Particularmente, el ecosistema marino patagónico alberga ~88% de la población total de Argentina, la cual se estima que supera los 200.000 individuos

(Romero et al., 2019). Asimismo, las tasas de crecimiento poblacional presentan un aumento positivo del 5,6%, 6,0%, 7,1% y 8,8% en el norte, centro, sur de la Patagonia y Archipiélago Fueguino, respectivamente (Dans et al., 2004; Grandi et al., 2015; Milano et al., 2020; Reyes, 2004; Romero et al., 2019).



Figura 3.1. Macho (izquierda) y hembra (derecha) de lobo marino común (*Otaria flavescens*). Fotografía: Dr. Cristian Durante.

En base a sus hábitos alimenticios, se considera que el lobo marino común es una especie generalista y oportunista. En el litoral patagónico las hembras, permanecen en las zonas costeras y se alimentan de un amplio espectro de presas bentónicas y demersal-pelágicas, tales como el pulpo rojo (*Octopus tehuelchus*) o la raneya (*Raneya brasiliensis*) (Jarma et al., 2019; Koen Alonso et al., 2000). En cambio, los machos se alimentan mar adentro, y su dieta incluye presas demersal-pelágicas como la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*) y el calamar patagónico (*Loligo gahi*) (Koen Alonso et al., 2000).

RESULTADOS

Las series individuales de crecimiento fueron consideradas en su totalidad para el desarrollo de las cronologías estándar de ambos sexos, debido a que presentaron

un alto grado de correlación entre ellas. Sin embargo, el 40% y el 32% de las series individuales de hembras y machos respectivamente, fueron reexaminadas, producto de la baja correlación inicial que mantuvieron con las series maestras ($r < 0,7$). Básicamente, los errores cometidos durante el proceso de determinación de edad, estuvieron relacionados con la identificación errónea de GLGs en los dientes de ambos sexos. En este sentido, algunas bandas de crecimiento incompletas situadas cerca la cavidad pulpar, fueron interpretadas como verdaderas GLGs, al igual que sucedió con ciertas bandas de crecimiento accesorias. En consecuencia, las series que presentaron estos errores fueron revisadas y reajustadas, considerando -1 GLG para el primer caso, y -2 o -1 GLGs para el segundo.

Por otro lado, las series individuales de crecimiento correspondientes a las hembras mostraron una edad promedio (c) de 12,43 años y abarcaron un período de 42 años (1970-2012), mientras que la longitud total de las cronologías estándar fue de 39 años (1972-2011) (Fig. 3.2a). La cronología calculada a partir del *spline* cúbico de 67% c años exhibió los mejores valores de EPS y de \bar{r} (Tabla 3.1), y además mostró estar asociada negativamente con los eventos del SAM retrasados 1 año (Fig. 3.3). A partir los modelos GAM, se determinó que existe una relación lineal y negativa entre en los valores de G/I de esta cronología y los valores del índice SAM retrasados un año ($p = 0,04$) (Tabla 3.2 y Fig. 3.4). Sin embargo, no se observó un efecto significativo del índice del MEI y sus respectivos retrasos de tiempo sobre los valores de G/I de esta cronología (Tabla 3.2). Tampoco se observó un efecto conjunto de los índices del SAM y MEI sobre el índice de crecimiento (Tabla 3.2).

En cambio, las series individuales de los machos mostraron una edad promedio (c) de 8,54 años y abarcaron un período de 26 años (1981-2007), mientras que la longitud total de las cronologías estándar fue de 23 años (1983-2006) (Fig. 3.2b). En este caso, la cronología obtenida a partir de *spline* cúbico de 4 años fue la que mostró los mejores valores de EPS y de \bar{r} (Tabla 3.1). No obstante, los valores de G/I de esta cronología no se asociaron significativamente a las variables climáticas analizadas (Tabla 3.2).

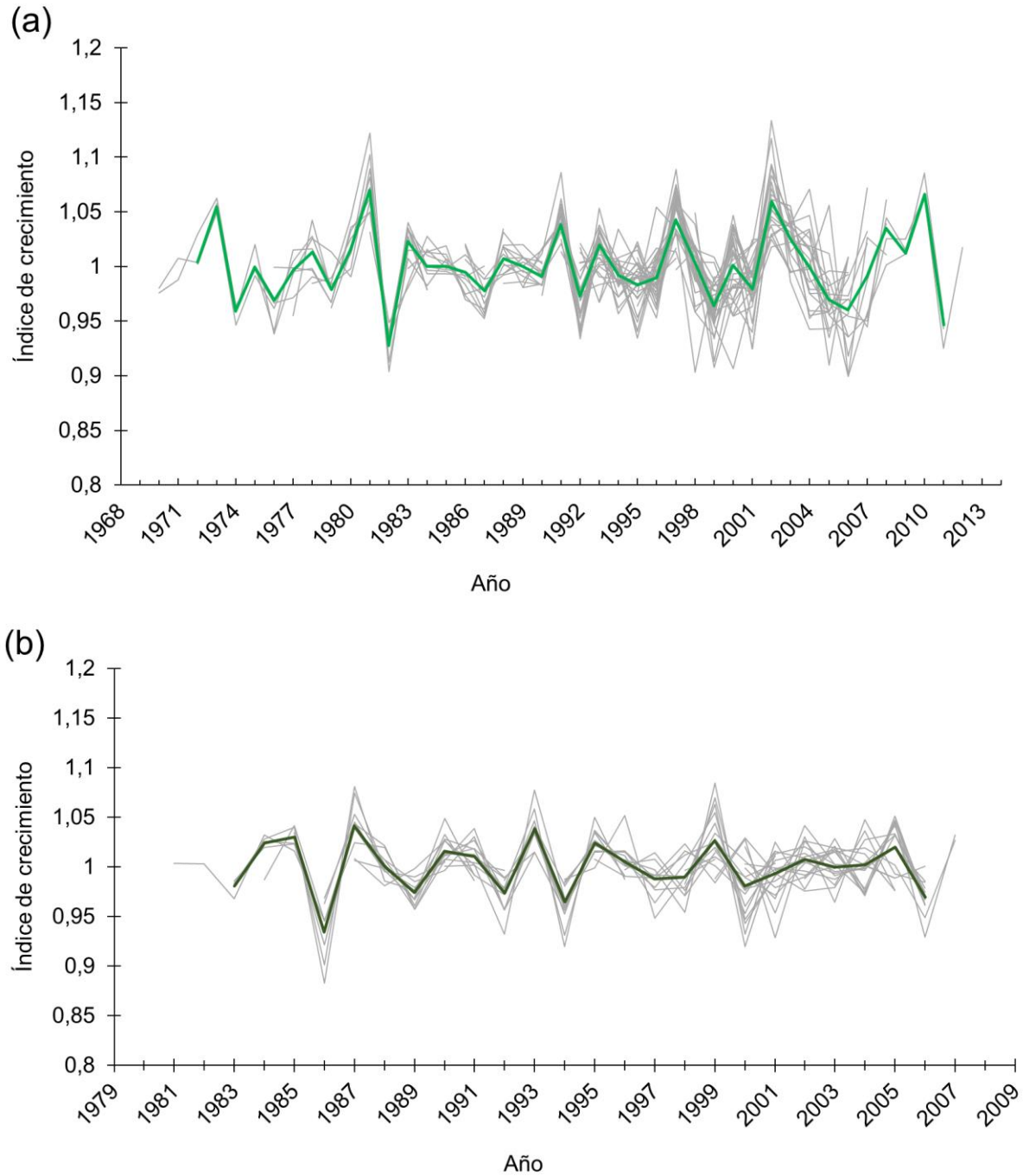


Figura 3.2. Series estandarizadas de crecimiento para cada individuo (gris) de lobo marino común, y cronologías estándar (hembras en verde claro y machos en verde oscuro). Las cronologías para hembras y machos fueron obtenidas mediante la aplicación de **(a)** *spline* de 67% *c* años ($n = 60$ individuos) y **(b)** *spline* de 4 años ($n = 37$ individuos) respectivamente.

	Cronología	EPS	\bar{r}
Hembras	67% c años	0,832	0,244
	6 años	0,810	0,220
	4 años	0,793	0,213
Machos	67% c años	0,761	0,252
	4 años	0,783	0,303
	3 años	0,699	0,224

Tabla 3.1. Comparación de los estadísticos R-bar (\bar{r}) y la señal poblacional expresada (EPS), entre todas las cronologías de las hembras y los machos de lobo marino común.

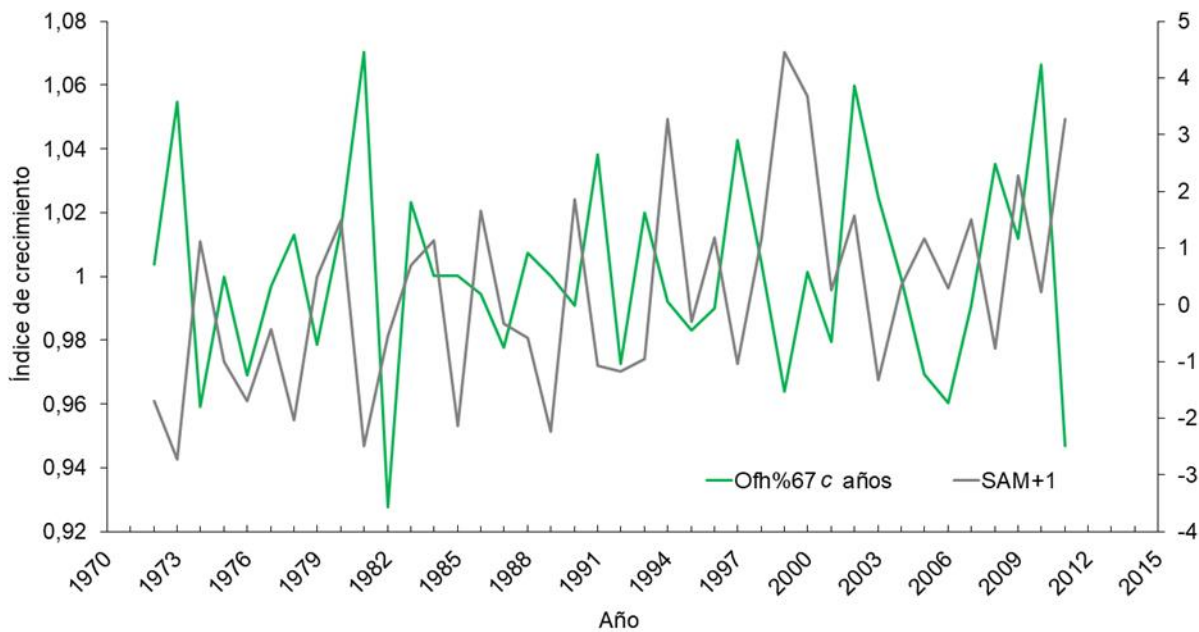


Figura 3.3. Cronología estándar de las hembras de lobo marino común, obtenida a partir de la aplicación de *splines* de 67% c años (línea verde) vs serie de tiempo del SAM retrasada 1 año (gris).

Modelo	Hembras			Machos		
	GL	Dev (%)	AIC	GL	Dev (%)	AIC
1. GI~ MEI	3,19	9,82	-160,74	3,45	5,58	-102,27
2. GI~ MEI+1	3	3,39	-158,38	3	8,01	-103,81
3. GI~ MEI+2	3	3,71	-158,51	3	1,04	-102,05
4. GI~ MEI+3	3,69	6,55	-158,33	5,04	14	-102,06
5. GI~ MEI+4	3	0,15	-157,06	4,02	16,2	-104
6. GI~ MEI+5	3	1,3	-157,52	3	0,03	-101,81
7. GI~ MEI+6	3	0,02	-157,00	3	3,59	-102,68
8. GI~ SAM	3	0,06	-157,02	3,39	4,42	-102,11
9. GI~ SAM+1	3	11,1	-161,71	3	1,86	-102,25
10. GI~ SAM+2	6,81	25,8	-158,32	3,71	15,8	-104,5
11. GI~ SAM+MEI	4,18	9,82	-158,77	5,61	21,8	-102,47
12. GI~ (SAM+1)+(MEI+1)	6,09	21,4	-160,45	4,62	18,1	-103,34
13- GI~ (SAM+2)+(MEI+2)	4,51	14,3	-160,16	4,61	15,3	-102,56

Tabla 3.2. Salidas de los modelos aditivos generalizados (GAM) utilizados para probar las asociaciones entre las cronologías de lobo marino común y los índices climáticos. GL: grados de libertad, Dev (%): porcentaje de devianza, AIC: criterio de información de Akaike, *GI*: índice de crecimiento de las cronologías, MEI: índice multivariado del ENSO y sus retrasos de tiempo (MEI+1, MEI+2, MEI+3, MEI+4, MEI+5 y MEI+6), SAM: índice del módulo anular del sur y sus retrasos de tiempo (SAM+1, SAM+2). El modelo en negrita, indica que la variable explicativa SAM+1 fue significativa para los valores *GI* de las hembras ($p = 0,04$).

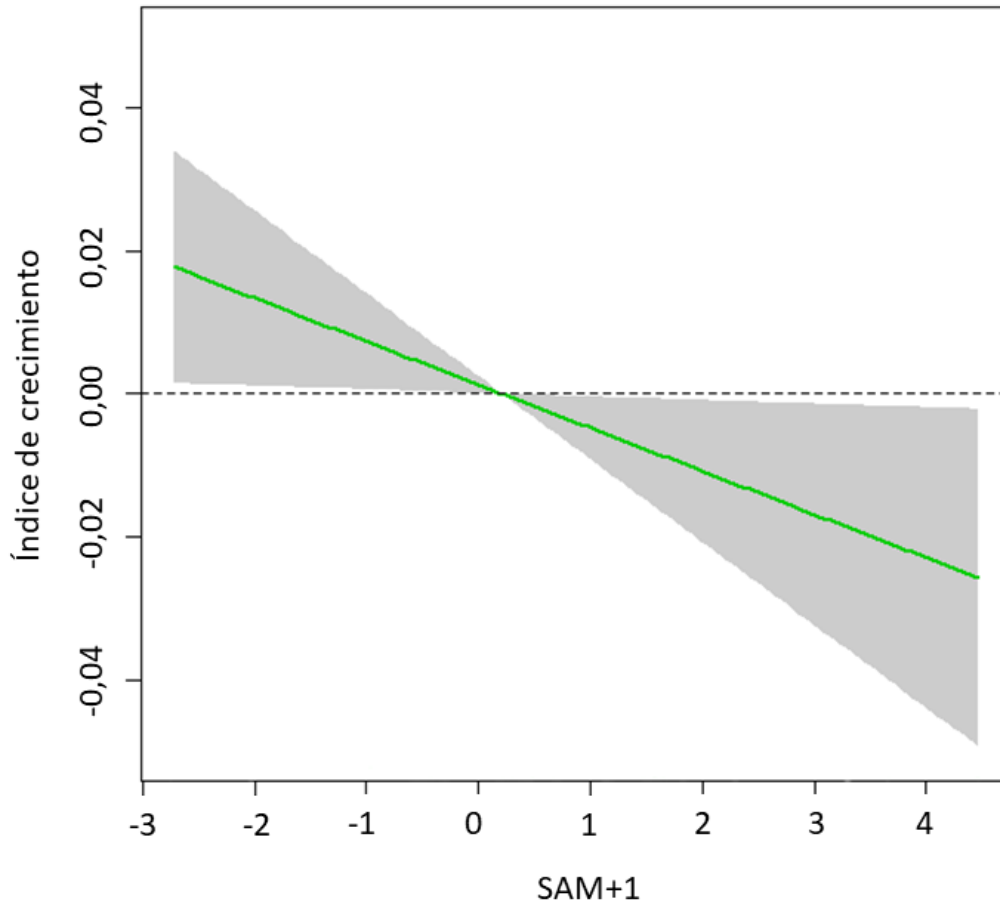


Figura 3.4. Resultado del modelo aditivo generalizado (GAM), para los valores de *GI* obtenidos a partir de la cronología de las hembras de lobo marino común (*spline* cúbico de 67% *c*) en relación con los valores del índice climático del SAM retrasado un año (SAM+1). El sombreado gris indica el intervalo de confianza del 95%.

DISCUSIÓN

El presente trabajo cumple con los objetivos y la metodología propuesta, encontrando una asociación negativa entre los eventos positivos del SAM retrasados un año y los índices de crecimiento obtenidos para las hembras de esta especie. En cambio, no se ha podido determinar que los eventos del SAM o del ENSO dirijan el crecimiento de los machos.

Respecto del proceso de medición de GLGs, el mayor porcentaje de series de crecimiento revisadas correspondió a las hembras de esta especie. Esto se debió a que los dientes de las hembras presentan una mayor proporción de bandas accesorias que dificultan los procesos de determinación de edad y medición de las GLGs. En este sentido, las bandas accesorias generalmente responden a cambios en el metabolismo general, tales como la ovulación, la preñez, el parto y la lactancia (Klevezal, 1996; Klevezal & Myrick, 1984; Mansfield, 1991). Contrariamente, las GLGs presentes en los dientes de los machos se disponen más separadas entre sí, y la presencia de bandas accesorias no es tan frecuente. Sin embargo, el proceso de cofechado permitió identificar los errores cometidos, facilitando la corrección e inclusión progresiva de las series individuales de crecimiento en sus respectivas series maestras. Por lo tanto, el cofechado de la muestra permitió prolongar el registro de las series maestras y resaltar la señal climática compartida por todos los individuos.

En cuanto al proceso de destendenciado, se aplicaron *splines* cúbicos de distinta flexibilidad para hembras y para machos, atendiendo al largo promedio de las series individuales en cada caso. Particularmente, la cronología de las hembras obtenida a partir del *splines* de 67% *c* años, mostró los valores más altos de EPS y \bar{r} (Tabla 3.1). De manera similar, la cronología de los machos confeccionada a partir del *spline* de 4 años también mostró los mejores valores para estos parámetros (Tabla 3.1). En este sentido, las funciones de destendenciado utilizadas para el lobo marino común, lograron resaltar la variabilidad climática interanual y excluir la variabilidad de crecimiento propia de cada individuo (Cook et al., 1990).

Si bien no existen trabajos previos en los que se analice el crecimiento dental de pinnípedos utilizando estas técnicas, la aplicación de *splines* cúbicos en las series de GLGs de delfines piloto (*Globicephala melas*) y cachalotes (*Physeter macrocephalus*) de Australia y Nueva Zelanda, también han brindado resultados satisfactorios (Hamilton & Evans, 2018; Hamilton et al., 2019). Sin embargo, los valores de EPS y \bar{r} obtenidos para las cronologías del lobo marino común, son superiores a los de estos trabajos. Esto podría deberse a las diferencias que existen,

en el proceso de medición de las GLGs, en la dieta de las especies involucradas, o al conjunto de ambos factores. En el caso del lobo marino común, las mediciones de las GLGs se realizaron de manera escalonada con dirección a la raíz del diente, mientras que, en cachalotes y delfines piloto las GLGs se midieron a lo largo de una polilínea adaptada a la curvatura de los dientes o transectas perpendiculares a los límites de GLGs. En cuanto a las diferencias en la dieta, el lobo marino común tiene un espectro más amplio de presas que incluyen peces, calamares y crustáceos, mientras que los delfines piloto y los cachalotes se alimentan principalmente de cefalópodos (Koen Alonso et al., 2000; Olson, 2009; Whitehead, 2009).

Mas allá de las diferencias metodológicas con estos trabajos, se ha logrado confeccionar por primera vez una cronología que permite estudiar los efectos de los patrones climáticos en el crecimiento de este predador para la Patagonia. Sin embargo, los efectos del ENSO sobre las poblaciones de lobo marino común del Océano Pacífico, son bien conocidos. Por ejemplo, se ha visto que la mortalidad de individuos aumenta drásticamente durante los eventos positivos del ENSO. Esto se debe a que las hembras, juveniles y crías, experimentan un gran estrés físico y desnutrición durante las fases de El Niño (Edwards, 2018; Oliveira, 2011; Oliveira et al., 2012). Como se mencionó en el Capítulo I, los cambios ambientales causados por el ENSO, también están conectados con el clima del Atlántico Sur (Meredith et al., 2008; Stenseth et al., 2003; Trathan et al., 2003; White & Peterson, 1996). Por lo tanto, los eventos extremos de El Niño producen fuertes descargas de agua dulce, anomalías en los vientos del norte y en la surgencia de aguas ricas en nutrientes, los cuales alteran la productividad primaria en el norte de los 45°S de la plataforma continental Argentina (Bertrand et al., 2020; Machado et al., 2013). Además, los eventos SAM negativos han reforzado significativamente estos cambios ambientales en las últimas décadas, a excepción del período 2015-2016, en el cual un evento SAM excepcionalmente positivo, alteró la influencia de El Niño en este sector (Vera & Osman, 2018). Asimismo, la magnitud del acople entre ambos patrones climáticos difiere a lo largo de las estaciones del año, y sus efectos no son iguales en los ambientes costeros o en aguas profundas (Allega et al., 2021). En

este sentido, la resolución que brinda el acoplamiento anual entre ambos patrones climáticos posiblemente enmascare los cambios estacionales que se producen durante esta interacción, y por lo tanto no se vean reflejados en crecimiento anual de las GLGs correspondientes a las hembras y machos analizadas.

Sin embargo, los resultados obtenidos para el lobo marino común de Patagonia no indican efectos significativos de las anomalías climáticas del ENSO sobre el ancho interanual de las GLGs. Posiblemente, los eventos extremos de este fenómeno tales como los de 1972–1973, 1982–1983, y 1997–1998 (Bertrand et al., 2020) podrían haber influenciado el crecimiento de sus tejidos duros, mientras que los eventos de intensidad moderada o incluso las fases de La Niña, no tendrían efecto alguno sobre estas poblaciones. Esto último, podría deberse al impacto atenuado que tienen las condiciones ambientales del ENSO sobre la trama trófica. Otra explicación posible, sería que la estrategia de alimentación generalista y oportunista que presentan los lobos marinos comunes, podría brindarles algún tipo de ventaja adaptativa frente a las condiciones ambientales adversas generadas por este fenómeno.

Como se mencionó anteriormente, los eventos positivos del SAM debilitan los vientos del oeste que soplan en la zona subtropical (*i.e.*, entre 35°S y 40°S), generando anomalías en el transporte de Ekman. Esto implica un aumento de la temperatura superficial del mar, mayor estratificación de la columna de agua y menor concentración de clorofila, sobre todo en las zonas costeras y durante los meses de verano (Allega et al., 2021, Lovenduski & Gruber, 2005; Meredith et al., 2008; Rivas, 2010). En este contexto, es razonable suponer que las fases positivas del SAM generan cambios ambientales que, tras ser potenciados y/o atenuados a por los organismos que ocupan los distintos niveles de la trama trófica, podrían impactar negativamente sobre los niveles tróficos superiores del ecosistema marino patagónico. De hecho, los resultados demuestran una asociación significativa y negativa, entre las cronologías de las hembras de esta especie y la serie temporal que describe el índice SAM retrasado un año (Fig. 3.4).

Además, es probable que el aumento de la estratificación en la columna de agua y la temperatura superficial de mar durante las fases positivas del SAM, generen un menor aporte de nutrientes hacia la superficie, afectando así a los organismos que ocupan los primeros niveles tróficos. De este modo, los cambios producidos en el ambiente podrían propagarse desde los niveles inferiores hacia los superiores, comprometiendo la abundancia y disponibilidad de presas para predadores como el lobo marino común. Sin embargo, esta cascada de efectos adversos podría demorarse en alcanzar los niveles tróficos superiores y repercutir en el estado nutricional de las hembras, por lo cual se evidencia un menor desarrollo de la dentina durante los años posteriores a los eventos positivos del SAM. Asimismo, el efecto diferido que se observa en la respuesta de las hembras podría estar relacionado con la manifestación tardía de las anomalías del SAM en la zona de estudio, debido al tiempo requerido para que los cambios ambientales se trasladen hacia la zona de estudio.

En este sentido, las hembras serían más vulnerables a las anomalías climáticas en comparación con los machos, ya que estas presentan hábitos de vida más costeros y están limitadas al cuidado de sus crías durante el periodo reproductivo y fuera de él (Cappozzo et al., 1991; Crespo, 1988; Reyes et al., 1999). Sus viajes de alimentación tienen una duración aproximada de 3 días y recorren una distancia de hasta 100 km desde las loberías (Baylis et al., 2017; Campagna et al., 2001; Rodríguez et al., 2013; Thompson et al., 1998; Werner & Campagna, 1995). A su vez, realizan buceos poco profundos a menos de 60 m de profundidad, alimentándose de presas pelágicas y bentónicas (Jarma et al., 2019; Koen Alonso et al., 2000). En cambio, los machos se alimentan de un espectro más reducido de presas, realizando viajes de alimentación más prolongados de entre 4-9 días, en los cuales pueden alcanzar el límite entre la plataforma continental y el talúd (Koen Alonso et al., 2000).

De esta manera, ambos sexos se alimentan en distintos sitios y presentan marcadas diferencias en su dieta, utilizando los recursos de acuerdo a sus necesidades. Sin embargo, las hembras tendrían una respuesta menos flexible que

la de los machos, cuando las condiciones climáticas son desfavorables durante las fases positivas del SAM. Las restricciones alimenticias que poseen las hembras en relación al cuidado de sus crías, podrían afectar de manera negativa su condición fisiológica y nutricional. De hecho, los dientes de las hembras exhiben una respuesta diferida con respecto a las fases positivas del SAM, la cual responde a interacciones tróficas, cambios oceánicos y condiciones locales que resultan poco claras. En contraposición, sería posible que los machos pudieran sobrellevar los efectos adversos del clima aumentando el esfuerzo de forrajeo e incluso dispersarse mayores distancias en busca de presas que cumplan sus requerimientos nutricionales y energéticos. Asimismo, podría suceder que los cambios en la ocurrencia o la magnitud de las floraciones de fitoplancton no afecten a sus presas.

En conclusión, estos resultados representan una aproximación novedosa al estudio de las anomalías climáticas y los pinnípedos. En este contexto, futuros trabajos de este tipo permitirán ampliar el conocimiento sobre los efectos del clima en los ecosistemas marinos y preservar a estas especies que los componen.

DELFIN OSCURO, *Lagenorhynchus obscurus*

GENERALIDADES DE LA ESPECIE

El delfín oscuro es una de las 6 especies que componen el género *Lagenorhynchus* (Vollmer et al., 2019). Actualmente, su estado de conservación se encuentra categorizado como “preocupación menor” (Alafaro-Shiguieto et al., 2019). Su distribución en el hemisferio sur es discontinua, ocupando la región central y sur de América del Sur (Fig. 2.4), suroeste de África y Nueva Zelanda (Alafaro-Shiguieto et al., 2019). Estas poblaciones se encuentran separadas, y generalmente habitan las aguas templadas-frías de la plataforma y las zonas costeras (*i.e.*, zonas con temperaturas comprendidas entre los 10 y 18 C° que no exceden los 200 m de profundidad), aunque también se los puede encontrar en zonas distantes a la costa

cuyas profundidades alcanzan los 1500 m (Alafaro-Shiguieto et al., 2019; Würsig et al., 2007).

En cuanto a su morfología, los individuos de esta especie presentan una coloración negra-azulada en el dorso, la cual contrasta con el color blanco de su vientre y con los parches grises que se disponen sobre el pecho y los costados. Además, poseen una aleta dorsal falcada de dos tonos con un borde anterior oscuro, un hocico corto, labios oscuros y un parche en el ojo (Van Waerebeek & Würsig, 2009, Fig 3.5). En comparación con otros delfines, su tamaño es pequeño o mediano. El máximo tamaño reportado para dos individuos de Perú, indica que las hembras y los machos pueden alcanzar 2,05 m y 2,10 m de longitud respectivamente, llegando a pesar entre 40-80 kg (Jefferson et al., 1993; Van Waerebeek, 1993).

Asimismo, se estima que la longevidad de los delfines oscuros es de 35 años (Pearson et al., 2018). Las hembras, alcanzan la madurez sexual entre los 4-5 años, mientras que los machos lo hacen 7-8 años (Cipriano, 1992; Dans, 1993; Van Waerebeek & Würsig, 2009). Para Argentina, se estima que el tamaño poblacional es de al menos unos 20.000 individuos, de los cuales el 67% habita las aguas patagónicas (Alafaro-Shiguieto et al., 2019; Pedraza et al., 2005).

En la plataforma Patagónica, los delfines oscuros se alimentan de especies pelágicas muy abundantes y que forman grandes parches. En el norte y el centro de esta región, sus presas principales son la anchoíta (*Engraulis anchoita*), la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*), el pampanito (*Stromateus brasiliensis*) y los calamares (*Illex argentinus* y *Loligo spp*), aunque algunas presas bentónicas también complementan su dieta (Degrati et al., 2008; Koen Alonso et al., 1998; Loizaga De Castro et al., 2016; Romero et al., 2012).



Figura 3.5. Ejemplar de delfín oscuro (*Lagenorhynchus obscurus*). Foto extraída de www.lamama.com.ar.

RESULTADOS

Todas las series individuales de crecimiento fueron incluidas para el desarrollo de las cronologías estándar. Sin embargo, el 25% de las series requirieron ser examinadas nuevamente después del proceso de cofechado, debido a la baja correlación inicial que mantuvieron con la serie maestra ($r < 0,7$). Los errores detectados estuvieron relacionados con la incorrecta identificación de las GLGs y determinación de la edad durante el proceso de fechado. Principalmente, esto se evidenció en aquellos individuos de edad avanzada, ya que las GLGs correspondientes a los últimos años de vida, se empaquetan muy próximas entre sí cerca de la cavidad pulpar dificultando su identificación. Por lo tanto, estos errores fueron revisados y corregidos, mejorando notablemente el valor de correlación entre cada serie individual y la serie maestra por encima de 0,7.

Por otro lado, las series de crecimiento individual mostraron una edad promedio (c) de 7,95 años, abarcando un período de 46 años (1970-2016), mientras que la longitud total de las cronologías fue de 28 años (1981-2009) (Fig. 3.6). La cronología calculada a partir del *spline* cúbico de 4 años mostró los mejores valores de EPS y \bar{r} (Tabla 3.3), aunque no presentó asociación alguna con las series temporales del MEI y el SAM (Fig. 3.7). Asimismo, los modelos GAM confirmaron que no existe una relación significativa entre las variables climáticas analizadas y los valores de G obtenidos para esta cronología (Tabla 3.4).

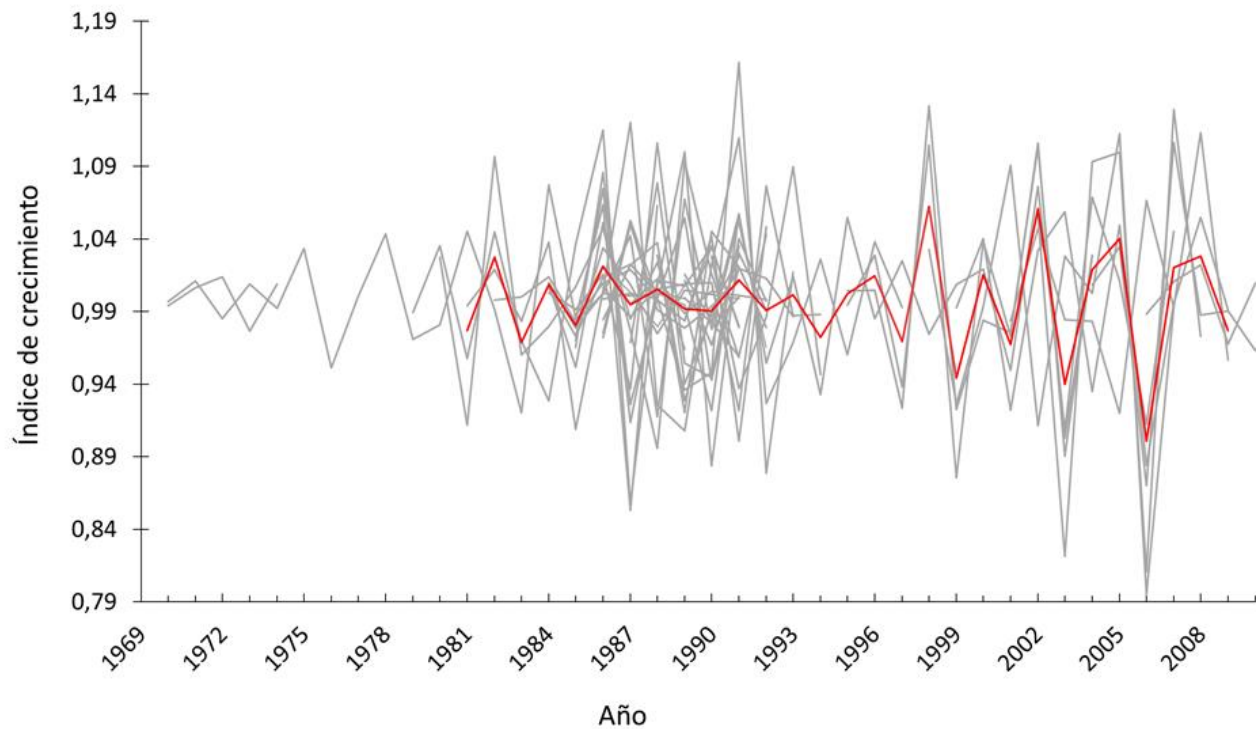


Figura 3.6. Series estandarizadas de crecimiento para cada individuo de delfín oscuro (gris), y cronología estándar (rojo) obtenida mediante la aplicación del *spline* de 4 año ($n = 39$ individuos).

Cronología	EPS	\bar{r}
67% c años	0,348	0,089
4 años	0,466	0,15
3 años	0,319	0,089

Tabla 3.3. Comparación de los estadísticos R-bar (\bar{r}) y la señal poblacional expresada (EPS), entre las 3 cronologías de delfín oscuro.

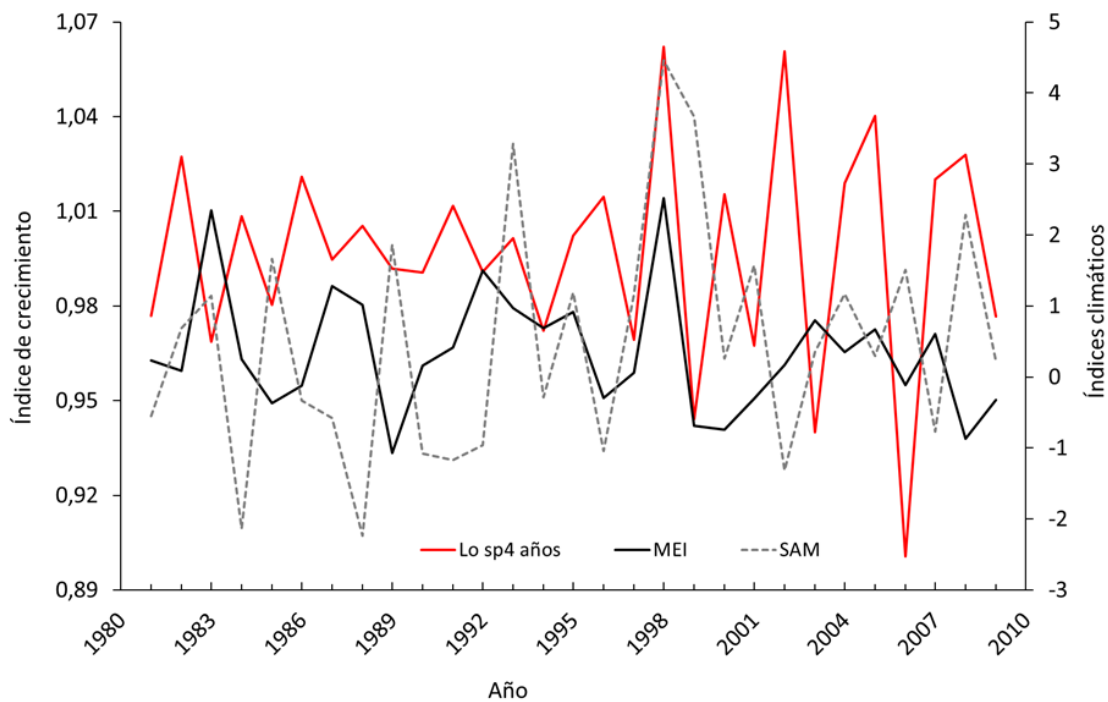


Figura 3.7. Cronología estándar de delfín oscuro obtenida a partir de la aplicación de la *spline* 4 años (rojo) vs serie de tiempo del SAM (gris interlineado) y del MEI (negro).

Modelo	GL	Dev (%)	AIC
1. GI~ MEI	3	2,6	-107,91
2. GI~ MEI+1	3	1,89	-107,70
3. GI~ MEI+2	3	0,77	-107,37
4. GI~ MEI+3	3	0	-107,14
5. GI~ MEI+4	3	5	-108,63
6. GI~ MEI+5	3,41	4,17	-107,56
7. GI~ MEI+6	3	0,07	-107,16
8. GI~ SAM	4,15	14,4	-109,37
9. GI~ SAM+1	3	5,38	-108,75
10. GI~ SAM+2	3,88	12,2	-109,16
11. GI~ SAM+MEI	4,69	11,5	-107,32
12. GI~ (SAM+1)+(MEI+1)	5,03	13,8	-107,42
13- GI~ (SAM+2)+(MEI+2)	4,7	13,5	-107,94

Tabla 3.4. Salidas de los modelos aditivos generalizados (GAM) utilizados para probar las asociaciones entre la cronología de delfín oscuro y los índices climáticos. GL: grados de libertad, Dev (%): porcentaje de devianza, AIC: criterio de información de Akaike, *GI*: índice de crecimiento de las cronologías, MEI: índice multivariado del ENSO y sus retrasos de tiempo (MEI+1, MEI+2, MEI+3, MEI+4, MEI+5 y MEI+6), SAM: índice del módulo anular del sur y sus retrasos de tiempo (SAM+1, SAM+2). Ninguno de los modelos muestra un efecto significativo de las variables climáticas analizadas y los índices de crecimiento *GI*.

DISCUSIÓN

El análisis de las GLGs en los dientes del delfín oscuro de la Patagonia, permitió desarrollar una cronología que integra un período de 28 años. Sin embargo, el crecimiento de los delfines no parece estar explicado por los fenómenos climáticos del ENSO o del SAM.

Respecto de los tres predadores de alto nivel trófico analizados en este trabajo, el delfín oscuro fue quien presentó el menor porcentaje de series revisadas tras haberse realizado el proceso de cofechado. El contraste natural que tienen las GLGs en estos dientes, sumado al que proporciona la tinción de las secciones delgadas, posibilitó que el proceso de determinación de edad fuera relativamente sencillo. Sin embargo, las GLGs correspondientes a los últimos años de vida, se disponen muy próximas entre sí cerca de la cavidad pulpar. En consecuencia, los errores cometidos tuvieron que ver con la asignación de +1 GLG o -1 GLG, en caso de haber sobrestimado o subestimado la edad respectivamente.

El proceso de destendenciado mediante *splines* cúbicos de distinta flexibilidad, permitió integrar el crecimiento de la dentina de los delfines oscuros en tres cronologías diferentes. Esta metodología, fue previamente utilizada para las cronologías de Australia y Nueva Zelanda, basadas en el análisis de dientes de delfín piloto (Hamilton et al., 2018). En comparación con dicho trabajo, los valores de \bar{r} obtenidos para las cronologías de delfín oscuro fueron superiores (valores de $\bar{r} > 0,038$, Tabla 3.2). Sin embargo, los valores de EPS obtenidos para sus cronologías fueron inferiores a los obtenidos por Hamilton & Evans (2018) (valores de EPS $< 0,415$), a excepción de la cronología confeccionada con el *spline* cúbico de 4 años, la cual mostró un valor superior (EPS = 0,466) (Tabla 3.2). Por lo tanto, los valores bajos de EPS obtenidos en este trabajo, podrían estar reflejando que las cronologías estándar confeccionadas representan parcialmente los efectos del clima en la población biológica de Patagonia, o incluso que el número de delfines oscuros incluidos en la muestra fue reducido. Particularmente, esto se evidencia a partir de la década de los 90, en la cual el número de GLGs que representa a cada

año calendario es menor que en el período anterior. Asimismo, la sincronidad de las series individuales durante este período de tiempo es más alta en comparación a los años anteriores, por lo cual los valores de G son más variables alrededor de 1. En este sentido, la inclusión de nuevos individuos permitiría mejorar los parámetros de estas cronologías, y al mismo tiempo, caracterizar la variabilidad climática del ecosistema marino patagónico de manera más eficiente, sobre todo en el último período de la cronología.

A pesar de que la cronología estándar confeccionada con el *spline* de 4 años mostró los mejores valores \bar{r} y EPS, no se evidenció una relación significativa con el índice que representa las anomalías climáticas del ENSO. Sin embargo, los efectos de estas anomalías han sido descriptos para algunos cetáceos de la cuenca del Pacífico y de otras partes del mundo (Leaper et al., 2006; Seyboth et al., 2016, Tershy et al., 1991). Por ejemplo, los delfines oscuros de la costa de Perú mostraron un crecimiento anómalo en sus GLGs durante el evento de El Niño de 1983, posiblemente vinculado con la baja disponibilidad de alimento que tuvieron durante ese año (Manzanilla, 1989). Como se mencionó en el Capítulo I, los cambios océano-atmosféricos del ENSO se originan primero en la cuenca del Pacífico y luego se trasladan a otras regiones del planeta. Por lo tanto, es posible que la magnitud de estos eventos sea más fuerte en el Pacífico en comparación con los del ecosistema marino patagónico, afectando a las presas de los delfines oscuros en el primer caso y no en el segundo.

Sin embargo, los resultados obtenidos para los delfines oscuros del ecosistema marino patagónico indicarían que las variaciones oceanográficas que se han descripto para el norte de los 45° S sobre la plataforma continental argentina (*i.e.*, fuertes descargas de agua dulce, anomalías en los vientos del norte y en la surgencia de aguas ricas en nutrientes), no afectarían su crecimiento durante los eventos extremos de El Niño (Bertrand et al., 2020; Machado et al., 2013). Esto podría deberse a que las cronologías confeccionadas para esta especie representan la variabilidad interanual en su crecimiento y no analizan los efectos particulares de un evento de El Niño de extrema magnitud. En este sentido, es

posible que este tipo de eventos incida sobre el crecimiento dental de los delfines, mientras que los eventos de baja o mediana magnitud no produzcan alteración alguna en este parámetro. De esta forma, es posible que las anomalías climáticas de menor intensidad sean atenuadas por las interacciones que se producen en los niveles tróficos intermedios, impidiendo su propagación hacia los niveles tróficos superiores.

En cuanto a los eventos climáticos del SAM, se ha demostrado que las toninas overas de Tierra del Fuego (*i.e.*, especie de Delphinidae como el delfín oscuro), exhiben anomalías dentales durante los eventos de polaridad negativa. De este modo, los dientes de estos cetáceos presentaron una mayor proporción de bandas hipolcacificadas y accesorias que no se correspondían con el patrón típico de crecimiento anual (Dellabianca et al., 2012). Sin embargo, los cambios ambientales producidos durante estas fases no parecen coincidir con las anomalías de temperatura superficial del mar registradas en la zona de estudio, sugiriendo que podrían existir otros factores climáticos locales que intervienen en el depósito de dentina de sus dientes (Dellabianca et al., 2012).

Contrariamente, las cronologías estándar de los delfines oscuros no mostraron una clara correspondencia entre las anomalías climáticas que se generan en el ecosistema patagónico durante los eventos del SAM, y el depósito anual de su dentina. Si bien estos resultados no son directamente comparables con los obtenidos por Dellabianca et al. (2012), podría suceder algo similar, en el sentido de que las anomalías climáticas del SAM podrían actuar a través de la modulación local de algún factor climático específico, como la temperatura superficial del mar, la estratificación de la columna de agua o la concentración de clorofila (Allega et al., 2021; Lovenduski & Gruber, 2005; Meredith et al., 2008). De esta manera, el depósito anual de dentina podría estar explicado por la variabilidad climática local, y no por los patrones climáticos de gran escala.

Asimismo, las anomalías climáticas del SAM podrían tener alguna injerencia en los parámetros vitales de sus presas (*e.g.*, anchoíta). Durante los eventos

negativos del SAM, los vientos del nordeste producidos en el sur de la plataforma bonaerense permiten que los huevos y larvas de anchoíta encuentren refugio en las aguas someras de la costa (Aquad & Martos, 2012). Contrariamente, las fases positivas del SAM (*i.e.*, mayor temperatura superficial del mar y el incremento de las corrientes costeras) implicarían un perjuicio para esta especie en cuanto al reclutamiento de juveniles. Sin embargo, estos mismos eventos podrían incidir favorablemente sobre otros parámetros como la tasa de crecimiento de los primeros estadios de vida, la condición de las hembras y su fecundidad relativa, debido al aumento de la temperatura superficial del mar (Brown et al., 2014; Do Souto et al., 2019; Leonarduzzi et al., 2010; Stevenson & Campana, 1992). Esto, no solo indicaría que la anchoíta es una especie sensible a los eventos del SAM, sino que su respuesta a las anomalías climáticas resulta del balance entre los efectos positivos y negativos que se pudieran generar al nivel de sus distintos parámetros poblacionales

No obstante, los efectos de las anomalías climáticas del SAM sobre el stock patagónico de anchoíta aún se desconocen. Incluso, este stock se diferencia del bonaerense en cuanto a su estructura poblacional, su edad de madurez sexual, su longevidad y pico reproductivo (Giussi et al., 2022; Hansen, 1994, 2004; Pájaro et al., 2011). Además, se caracteriza por presentar una gran variabilidad interanual en su abundancia (*i.e.*, del orden del millón de toneladas) y una baja presión pesquera en comparación con el stock bonaerense (Giussi et al., 2022; Orlando et al., 2022).

A pesar de esto, la abundancia de anchoíta no parece ser una limitante para la alimentación del delfín oscuro en la Patagonia. De hecho, los estudios de dieta realizados para este predador, demuestran que los individuos del ecosistema marino patagónico se alimentan de anchoíta durante todo el año sin mostrar diferencias estacionales (Koen Alonzo et al., 1998; Loizaga de Castro et al., 2016; Romero et al., 2012). Esto concuerda con los resultados obtenidos para la dieta del lobo marino de dos pelos (*Arctocephalus australis*), el cual también basa su alimentación en el consumo de anchoíta, y no ha sufrido modificaciones en su dieta durante las últimas décadas (Vales et al., 2020). Por lo tanto, la capacidad

adaptativa de este recurso pelágico a los cambios ambientales, la baja presión pesquera que tiene en el ecosistema marino patagónico y la estabilidad que ha mantenido a lo largo del tiempo, podrían ser las claves para entender porque el depósito de dentina en este predador no se asocia a las anomalías climáticas consideradas en este trabajo.

A pesar de ello, este trabajo supone una primera aproximación a los efectos del cambio climático sobre los predadores de alto nivel trófico, y sienta las bases para estudios futuros que busquen determinar cuáles son los efectos del clima sobre el crecimiento de los delfínidos. En un contexto de cambio climático que se acelera, será necesario ampliar el conocimiento sobre estos aspectos, permitiendo trazar estrategias que permitan preservar a estas especies.

RAYA HOCICUDA DE COLA CORTA, *Zearaja brevicaudata*

GENERALIDADES DE LA ESPECIE

La raya hocicuda de cola corta es una de las cinco especies más abundantes de rayas hocicudas que habita el Océano Atlántico Sudoccidental, distribuyéndose desde el sur de Brasil hasta el Canal de Beagle (Gabbanelli et al., 2018; García de la Rosa, 1998; Pollom et al., 2021) (Fig. 2.6). Actualmente, el estado de conservación de esta especie se encuentra categorizado como “vulnerable” (Pollom et al., 2021). Este condricio perteneciente a la familia Rajidae, habita aguas que abarcan desde los 25 hasta los 350 m de profundidad (*i.e.*, siendo más abundante en el rango de los 50-150 m), con salinidades comprendidas entre 33,53‰ y 34,33‰ y temperaturas que van desde 4 a 14 °C y (Gabbanelli et al., 2018; Garcia de la Rosa, 1998).

El patrón de coloración típico de estos individuos se caracteriza por el grisáceo de la región dorsal, por la presencia de un ocelo en cada aleta pectoral y en algunas ocasiones, por círculos pálidos y borrosos que se distribuyen por la superficie de todo el disco (Fig. 3.8). En cambio, la región ventral es de color blanco,

y en algunos casos, presentan manchas grisáceas (Gabbanelli et al., 2018). En su cola, posee de 3-5 hileras de espinas que permiten identificar a esta especie, y separarla taxonómicamente de las otras rayas hocicudas que habitan el Océano Atlántico Sudoccidental (Díaz de Astarloa et al., 2008; Gabbanelli et al., 2018)

En el ecosistema marino patagónico, las hembras de esta especie presentan tallas aproximadas de 1,40 m de largo y 0,92 m de ancho, una tasa de crecimiento más baja que la de los machos y alcanzan la madurez sexual a la edad aproximada de 7,4 años (Aversa et al., 2011). Por otra parte, los machos presentan un tamaño aproximado de 1,06 m de largo y 0,73 m de ancho, una tasa de crecimiento mayor a la de las hembras, y alcanzan la madurez sexual cerca de los 6,4 años (Aversa et al., 2011). La reproducción de esta especie es ovípara, y deposita huevos encerrados en ovotecas cuadriláteras con filamentos de sujeción en los vértices (Mariotti, 2006).

En cuanto a la dieta, hembras y machos se alimentan de un amplio espectro de presas. Por lo tanto, esta raya es considerada como un predador demersal-bentónico y generalista, el cual varía su dieta a lo largo de su desarrollo ontogenético (Buren, 2004; García de la Rosa, 1998; Herrera, 2012; Koen Alonso et al., 2001; Mariotti, 2006). Durante los primeros estadios de crecimiento, las rayas pequeñas (< 35cm) se alimentan de presas bentónicas, principalmente de crustáceos (Koen Alonso et al., 2001). Por encima de este tamaño (35-85 cm) la incorporación de presas demersal-bentónicas y demersal-pelágicas cobra más importancia, por lo tanto, la dieta de crustáceos se reemplaza por moluscos, peces y calamares (Koen Alonso et al., 2001). Por encima de los 85 cm, la raya hocicuda de cola corta se alimenta principalmente de merluza (*Merluccius hubbsi*) y de calamar (*Illex argentinus*), por lo que su dieta se vuelve demersal-pelágica (Koen Alonso et al., 2001)

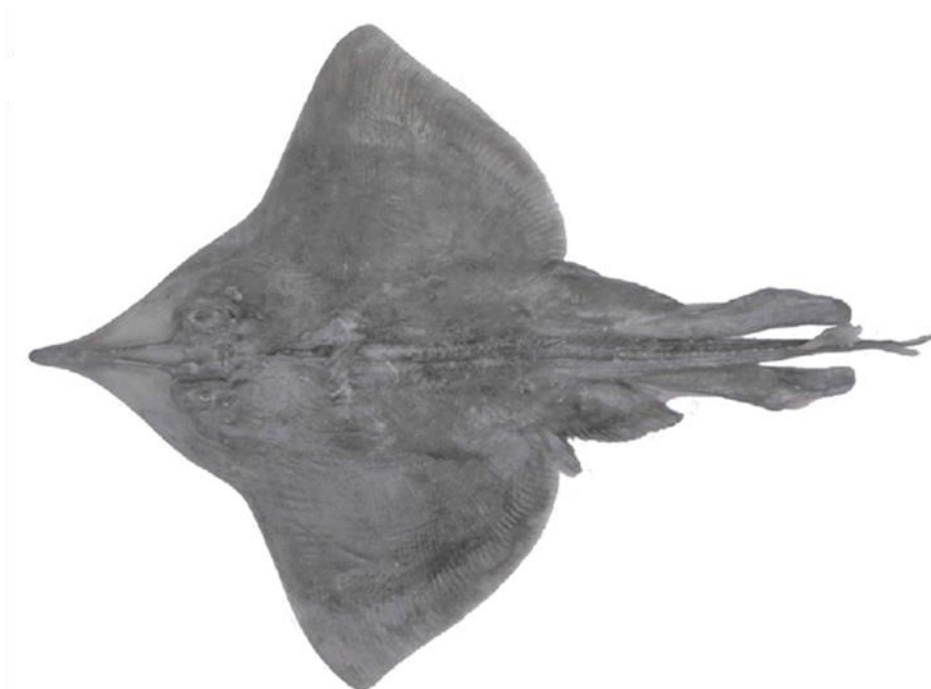


Figura 3.8. Vista dorsal de un ejemplar macho de raya hocicuda de cola corta (*Zearaja brevicaudata*). Foto extraída y modificada de Gabbanelli et al. (2018).

RESULTADOS

Todas las series individuales de crecimiento fueron incluidas para el desarrollo de las cronologías estándar. Sin embargo, el 39% de estas series fueron examinadas nuevamente después del proceso de cofechado, debido a la baja correlación inicial que mantuvieron con la serie maestra ($r < 0,7$). Principalmente, los errores detectados estuvieron relacionados con la incorrecta identificación de los anillos de crecimiento y determinación de la edad durante el proceso de fechado de cada vértebra. Por lo tanto, estos errores fueron corregidos, mejorando notablemente el valor de correlación entre cada serie individual revisada y la serie maestra por encima de 0,7.

Por otro lado, las series de crecimiento individuales mostraron una edad promedio (c) de 11,78 años, abarcando un período de 30 años (1976-2006), mientras que la longitud total de las cronologías fue de 24 años (1982-2006) (Fig.

3.9). Específicamente, la cronología estándar calculada a partir del *spline* cúbico de 67% c años, mostró el mejor valor de EPS y valor de \bar{r} (Tabla 3.5), y además presentó una asociación positiva los con eventos SAM retrasados 1 año (Fig. 3.10). Asimismo, la utilización de los modelos GAM permitió determinar que existe una relación lineal y positiva entre los valores de G_I de esta cronología y los valores del índice SAM retrasado un año ($p = 0,05$) (Tabla 3.6 y Fig. 3.11). Sin embargo, no se observó un efecto significativo del índice del MEI y sus respectivos retrasos de tiempo, sobre los valores de G_I de este predador (Tabla 3.6). Del mismo modo, tampoco se encontró un efecto conjunto de los índices del SAM y MEI sobre los valores de G_I (Tabla 3.6).

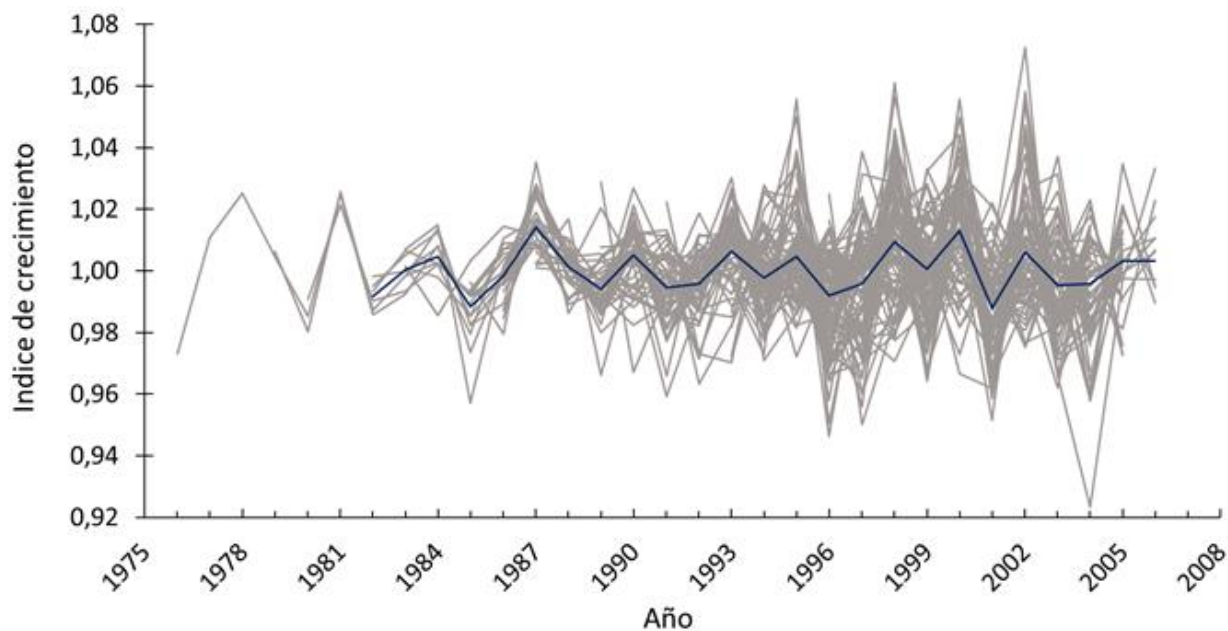


Figura 3.9. Series estandarizadas de crecimiento para cara individuo (gris) y cronología estándar (azul) obtenida mediante la aplicación del *spline* de 67% c años en raya hocicuda de cola corta ($n = 115$ individuos).

Cronología	EPS	\bar{r}
67% c años	0,860	0,143
6 años	0,829	0,125
4 años	0,784	0,110

Tabla 3.5. Comparación de los estadísticos R-bar (\bar{r}) y la señal poblacional expresada (EPS), entre las 3 cronologías de raya hociuda de cola corta.

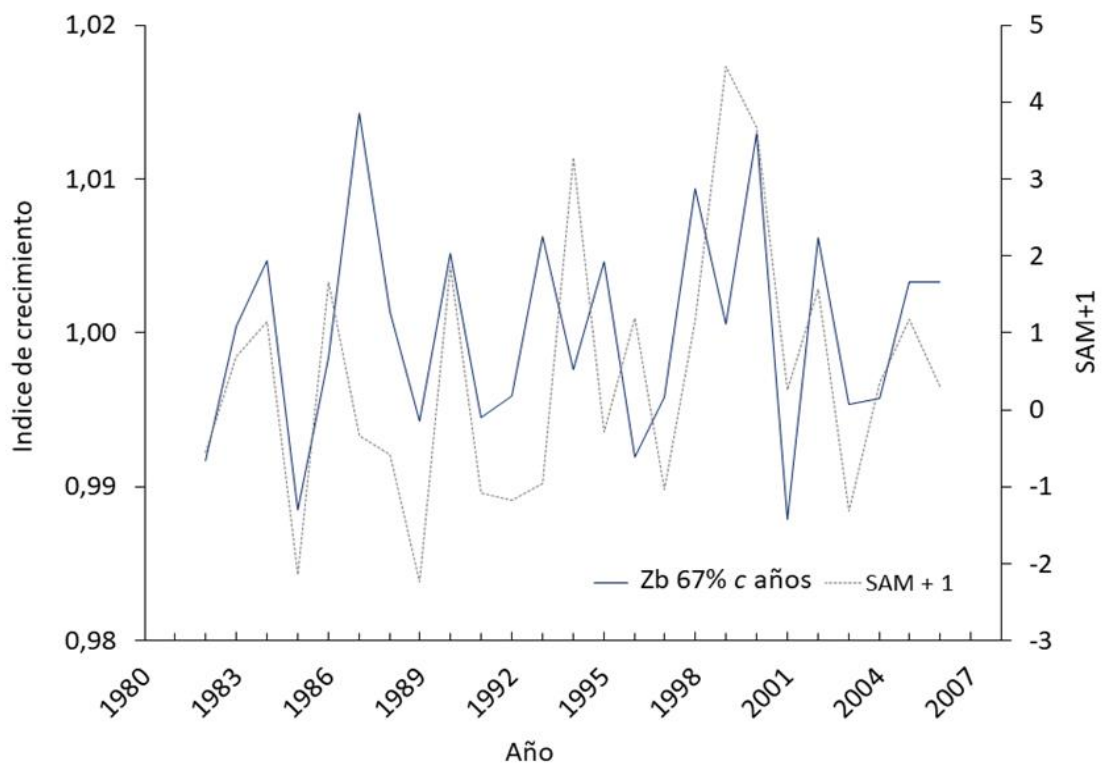


Figura 3.10. Cronología estándar de raya hociuda de cola corta obtenida a partir de la aplicación de la *spline* 67% c años (azul) vs serie de tiempo SAM retrasada 1 año (gris).

Modelo	GL	Dev (%)	AIC
1. GI~ MEI	3	11	-173,70
2. GI~ MEI+1	3,20	1,94	-171,88
3. GI~ MEI+2	3	0,05	-171,80
4. GI~ MEI+3	3,63	7,78	-172,56
5. GI~ MEI+4	3,80	12,6	-173,56
6. GI~ MEI+5	3	0,05	-171,80
7. GI~ MEI+6	3	0,05	-171,80
8. GI~ SAM	4,02	14	-173,50
9. GI~ SAM+1	3	16	-176,14
10. GI~ SAM+2	3	1,71	-172,22
11. GI~ SAM+MEI	4,49	16	-173,17
12. GI~ (SAM+1)+(MEI+1)	4	16,3	-174,22
13- GI~ (SAM+2)+(MEI+2)	4	1,79	-170,24

Tabla 3.6. Salidas de los modelos aditivos generalizados (GAM) utilizados para probar las asociaciones entre la cronología de raya hocicuda de cola corta y los índices climáticos. GL: grados de libertad, Dev (%): porcentaje de devianza, AIC: criterio de información de Akaike, *GI*: índices de crecimiento de las cronologías, MEI: índice multivariado del ENSO y sus retrasos de tiempo (MEI+1, MEI+2, MEI+3, MEI+4, MEI+5 y MEI+6), SAM: índice del módulo anular del sur y sus retrasos de tiempo (SAM+1, SAM+2). El modelo en negrita, indica que la variable explicativa SAM+1 fue significativa para los valores *GI* de esta especie ($p = 0,05$).

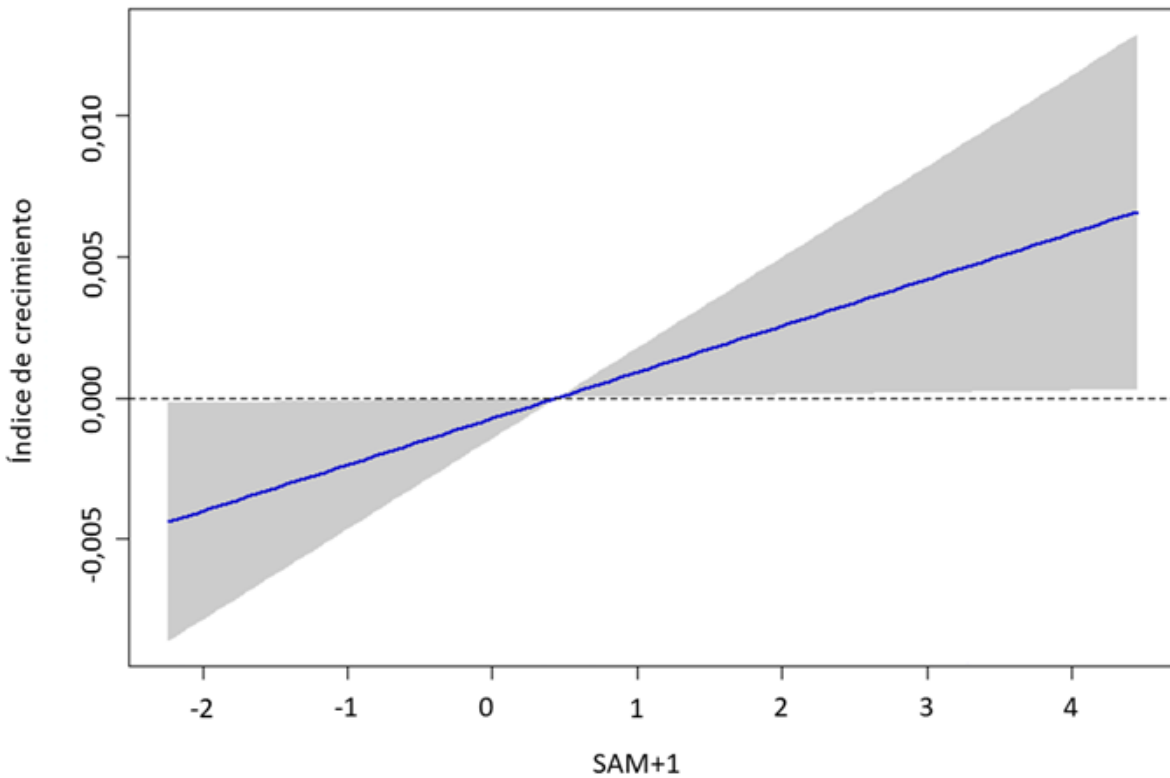


Figura 3.11. Resultado del modelo aditivo generalizado (GAM), para los valores de G_I obtenidos a partir de la cronología de la raya horticuda de cola corta (*spline* cúbico de 67% c) en relación con los valores del SAM retrasados un año (SAM+1). El sombreado gris indica el intervalo de confianza del 95%.

DISCUSIÓN

El presente trabajo cumple con los objetivos y la metodología propuesta, encontrando una relación positiva entre los eventos positivos del SAM y el crecimiento de esta especie. Contrariamente, los fenómenos climáticos del ENSO no parecen tener un efecto sobre este parámetro. Respecto del porcentaje de series revisadas, los errores cometidos tuvieron que ver con la asignación de +1 GLG o -1 GLG, en caso de haber sobrestimado o subestimado la edad respectivamente, debido a que se malinterpretó el grado de desarrollo del último anillo de crecimiento.

La utilización de funciones de tipo *spline* cúbico permitió construir cronologías a partir de las muestras analizadas, dejando de lado la variabilidad propia de cada

individuo y realizando la variabilidad conjunta de todos ellos. Trabajos anteriores, han utilizado esta misma metodología para las series de crecimiento en otolitos de peces del hemisferio norte, logrando relacionar satisfactoriamente su crecimiento con la ocurrencia de anomalías climáticas como el ENSO o la Oscilación del Pacífico Norte (Black et al., 2005, 2008, 2013; Matta et al., 2010; Rountrey et al., 2014). Particularmente, la cronología confeccionada a partir de la función de tipo *spline* cúbico con frecuencia de corte del 67% *c* años mostró un valor de EPS superior a 0,85 y un \bar{r} mayor a 0,110 (Tabla 3.3). Esto sugiere que las cronologías confeccionadas a partir de los procedimientos dendrocronológicos hasta aquí explicados, logran representar eficientemente el crecimiento sincrónico de peces a partir del análisis individual de sus tejidos duros, en coincidencia con las cronologías obtenidas a partir de otolitos en otras dos especies de peces de Australia y Estados Unidos (Black et al., 2008; Rountrey et al., 2014).

A pesar de que la cronología estándar confeccionada con esta función mostró los mejores valores \bar{r} y EPS, no se evidenció una relación significativa con el índice que representa a los eventos del ENSO (Tabla 3.3). En otros ecosistemas marinos del mundo altamente productivos, el ENSO puede tener implicancias relevantes para la distribución y alimentación de condriictios (Beale et al., 2019; González-Andrés et al., 2021; Jones et al., 2002; Navia et al., 2016; Osgood et al., 2021; Wilson et al., 2001). Sin embargo, en el caso de la raya hocicuda de cola corta, los resultados indican que las variaciones oceanográficas que han sido descritas anteriormente, y que se originan en un sector de la plataforma continental argentina a causa de los eventos extremos de El Niño (*i.e.*, al norte de los 45° S), no afectarían el crecimiento de esta especie (Bertrand et al., 2020; Machado et al., 2013).

Esto podría deberse a que las cronologías confeccionadas en este trabajo solo representan la variabilidad interanual en el crecimiento y no analizan puntualmente los eventos de extrema magnitud. Tal vez estos eventos sean determinantes para el crecimiento de la especie en el ecosistema marino patagónico, mientras que los eventos de El Niño de baja o mediana magnitud podrían no serlo, debido a que sus efectos podrían ser atenuados por los eslabones

intermedios de la cadena trófica. Asimismo, podría ocurrir que no se observen los efectos de estas anomalías en el crecimiento de las rayas, debido a que sus estrategias de vida y alimentación le permiten sobrellevar los efectos adversos del clima, ya sea aumentando el esfuerzo de forrajeo, dispersándose mayores distancias en busca de alimento o incluyendo un amplio espectro de presas que cumplan con sus requerimientos nutricionales y energéticos (Koen Alonso et al., 2001).

Por otra parte, y como se mencionó anteriormente, durante las fases positivas del SAM se produce una reducción del aporte de macronutrientes en la superficie y de la concentración de clorofila, además de un aumento de la estratificación de la columna de agua y de la temperatura superficial del mar en la zona de estudio (Allega et al., 2021; Lovenduski & Gruber, 2005; Meredith et al., 2008). Este aumento de la temperatura superficial del mar en las zonas costeras del ecosistema marino patagónico, se debería al desplazamiento de aguas cálidas de origen subtropical hacia la plataforma continental y al debilitamiento de los vientos en estas zonas (Rivas, 2010). Esto no solo afectaría negativamente a la productividad primaria del ecosistema marino patagónico, sino que también implicaría una reducción del tamaño corporal de los predadores ectotermos (como los condriictios), como respuesta a la mayor demanda de oxígeno requerida para el funcionamiento de su metabolismo aeróbico (Forster et al., 2012; Soppa et al., 2016).

Sin embargo, algunos estudios han comprobado que un aumento extremo de la temperatura del mar puede representar un factor de estrés para una especie de raya demersal del Pacífico Norte, comprometiendo la capacidad aeróbica de los individuos y los procesos de mineralización que dan rigidez a su esqueleto (Di Santo, 2015, 2016, 2019). Si bien el crecimiento vertebral no se vería afectado por el aumento temperatura, el ancho corporal de los individuos aumenta y la condición corporal disminuye como respuesta a esta variación del ambiente (Di Santo, 2019). Esto mismo podría explicar la correspondencia positiva que existe entre la cronología de raya hocicuda de cola corta y el índice SAM, indicando que esta especie presenta una respuesta adaptativa a las condiciones ambientales adversas

del ecosistema marino patagónico durante las fases positivas del SAM, por lo tanto, los individuos presentarán un mayor crecimiento asociado a estas condiciones.

Por ejemplo, cambios epigenéticos (*i.e.*, expresión diferencial de genes influenciados por el ambiente) o adaptaciones de las poblaciones a las condiciones ambientales locales, han sido mencionados como mecanismos de resistencia que las rayas exhiben durante condiciones climáticas desfavorables (Di Santo, 2016; Lighten et al., 2016; O'Connell et al., 2019). En cuanto al efecto diferido de un año que se observa en el crecimiento de esta especie, posiblemente esté asociado a la manifestación tardía de las anomalías del SAM en la zona de estudio. En otras palabras, el aumento de la temperatura superficial del mar en el ecosistema marino patagónico podría evidenciarse durante el año posterior a los eventos positivos del SAM, afectando así el crecimiento de la raya hocicuda a través de una vía directa, pero con un retraso de tiempo.

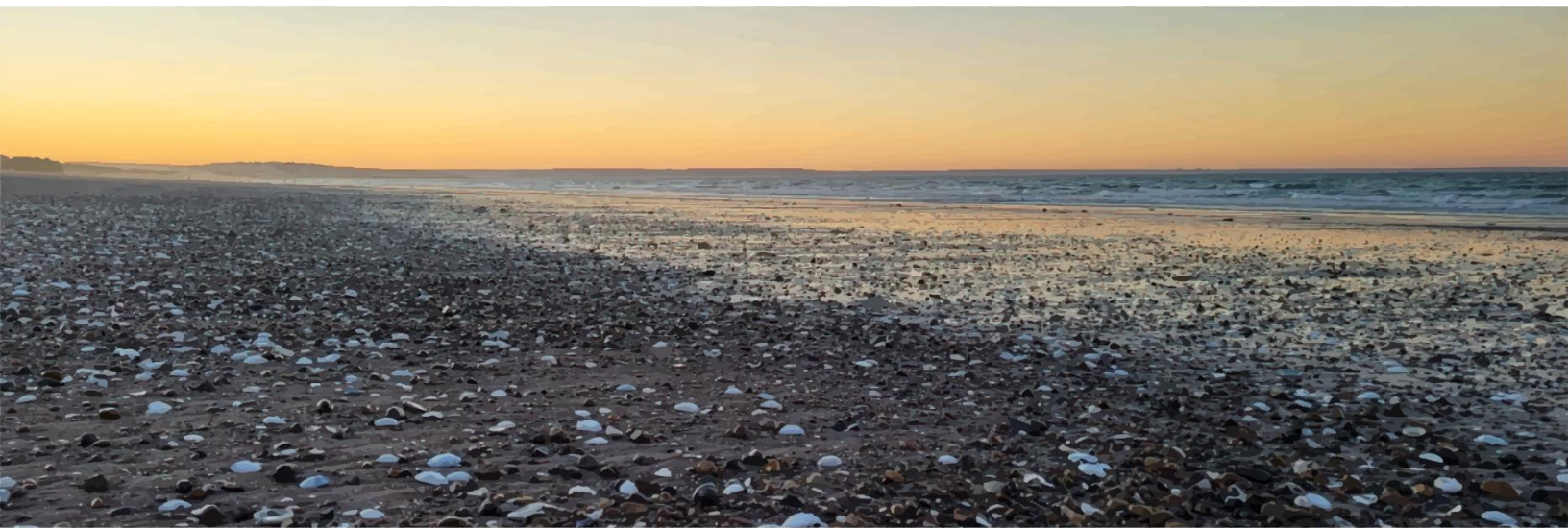
A pesar de que el metabolismo aeróbico de los condriictios disminuye con las temperaturas extremas, también se ha descrito que existe un rango de temperatura óptimo en el cual cada especie puede desempeñar sus funciones biológicas de manera eficiente y obtener un mejor rendimiento energético (Di Santo, 2016; Lefevre et al., 2021; Lindmark et al., 2022; Pereira Santos et al., 2021). En este sentido, otra explicación posible para los resultados obtenidos, sería que el aumento de la temperatura superficial del mar producido durante las fases positivas del SAM se encuentra dentro los límites tolerables por esta especie, mejorando en consecuencia su actividad metabólica. Esto se vería reflejado en una mayor eficiencia para la búsqueda, captura y digestión de las presas, así como la asimilación y fijación de nutrientes necesarios para su crecimiento (Bernal et al., 2012; Lefevre et al., 2021; Volkoff & Rønnestad, 2020). Sin embargo, los efectos positivos del SAM se manifiestan un año más tarde en el crecimiento vertebral, por lo que el efecto directo de la temperatura sobre el metabolismo de este condriictio no sería el único factor que interviene en este parámetro (Fig. 3.9). Por lo tanto, el aumento en el crecimiento de la raya hocicuda de cola corta durante las fases positivas del SAM, podrían deberse a la interacción entre los efectos directos de la

temperatura sobre su metabolismo, y al mismo tiempo, a los efectos indirectos del clima en la trama trófica que aún se desconocen.

Además de los efectos del clima en el crecimiento de esta especie, la pesca incidental y dirigida es otro factor importante a tener en cuenta. Particularmente, la pesca dirigida de esta raya se intensificó entre 1999 y 2008 debido a su valor comercial (Colonello et al., 2002; Massa et al., 2004, 2011; Waessle, 2009). En este sentido, la captura de individuos sexualmente inmaduros, cuya talla estuviera comprendida entre los 70-80 cm de largo, podría haber ocasionado cambios en la estructura poblacional de esta especie (e.g. reducción del tamaño medio y la edad de madurez sexual de los individuos), alterando en última instancia su crecimiento y reproducción (Aversa et al., 2011; Oddone et al., 2005; Silveira, 2009). Asimismo, la pesca extensiva de sus principales presas, como por ejemplo la merluza, podría tener un impacto negativo sobre la disponibilidad de alimento para la raya hocicuda, retrasando la transición de la dieta carcinófaga hacia la dieta mixta de peces y crustáceos, a pesar de que el propio descarte pesquero supone una fuente alternativa de alimento para este predador (Buren, 2004; Herrera, 2012).

En conclusión, la interacción que existe entre los requerimientos metabólicos de estas rayas, la intensidad de los cambios ambientales, la capacidad de respuesta a los mismos y la disponibilidad de alimento, son los factores que modelan el crecimiento de la raya hocicuda de cola corta en el ecosistema marino patagónico. La confección de cronologías a partir del crecimiento vertebral de estas rayas, no solo provee un extenso registro de los cambios ambientales ocurridos en la zona durante los últimos años, sino que también permite conocer como ha sido el crecimiento de estos individuos en un amplio contexto ecológico. De esta manera, esta tesis sienta las bases para estudios futuros que permitan profundizar y conocer dinámica de esta especie en profundidad, así como mejorar la sustentabilidad del sistema.

CONSIDERACIONES FINALES



Consideraciones finales

La presente tesis contribuye sustancialmente al conocimiento de los efectos los patrones climáticos del hemisferio sur sobre el crecimiento de los predadores de alto nivel trófico del ecosistema marino Patagónico. El hecho de haber seleccionado tres predadores con hábitos tróficos y estrategias de vida diferentes, no solo permitió poner a prueba las hipótesis planteadas, sino que también permitió conocer los efectos que tienen las anomalías climáticas sobre ellos, sugiriendo los mecanismos intrínsecos del ecosistema que podrían estar atenuando y/o potenciado su respuesta. Además, es el primer trabajo en desarrollar cronologías de predadores marinos que integran un período de tiempo de más 25 años para este ecosistema, aportando nuevos interrogantes y proporcionando las bases de futuras investigaciones que pretendan analizar los cambios que se han producido en el crecimiento de estos predadores a lo largo del tiempo. Asimismo, proporciona nuevas herramientas metodológicas que podrían complementar y mejorar la utilización de otras cronologías que puedan ser elaboradas a partir del crecimiento de los tejidos duros (*e.g.*, cronologías isotópicas que demuestran los cambios ocurridos en la alimentación de algunos organismos marinos como los moluscos bivalvos o los mamíferos marinos).

Retomando concretamente las implicancias de las anomalías climáticas del SAM sobre el crecimiento de los predadores analizados, se encontraron efectos opuestos y una respuesta diferida de 1 año en las hembras de lobo marino común y en las rayas hocicudas de cola corta. Esto sugiere que podría haber un retraso en la aparición de las condiciones climáticas del SAM en el ecosistema marino patagónico, a pesar de que la génesis de este patrón climático ocurre en la cuenca del Atlántico. Esto concuerda con resultados previos, que demuestran que las anomalías de la temperatura superficial de mar presentes en la zona de estudio están conectadas con los procesos del SAM (Allega et al., 2021). Sin embargo, esa conexión parece interrumpirse durante ciertos períodos de tiempo o incluso modificarse, dependiendo de la zona en donde estas condiciones se presenten. En este sentido, los efectos del SAM parecen variar en el tiempo y en el espacio, y por lo tanto sería interesante analizar a futuro si las cronologías aquí confeccionadas

Consideraciones finales

logran captar esa variabilidad climática durante intervalos de tiempo más cortos, abarcando distintos subconjuntos de años.

Por otro lado, cabe mencionar que las dos especies con hábitos de alimentación generalista coinciden en el retraso de la respuesta biológica, a pesar de que su crecimiento se asocia a los eventos del SAM de manera completamente opuesta. En principio esto podría deberse a que las vías de modulación del clima sobre el crecimiento de ambas especies son diferentes, siendo estas directas en el caso de la raya hocicuda de cola corta e indirectas en el caso de las hembras de lobo marino común. En el primer caso, es esperable que un aumento de la temperatura superficial vinculada a los eventos del SAM sea determinante para el metabolismo de este predador ectotermo. Si el aumento de la temperatura está dado dentro los rangos tolerables por la especie, seguramente implique una mejora metabólica que repercuta en sus estrategias de forrajeo, optimizando su alimentación y por ende su crecimiento. Sin embargo, también sería posible que el aumento del tamaño de los individuos indique una respuesta al estrés producido por el incremento de la temperatura superficial del mar por fuera de su rango tolerable, resultando en una menor condición corporal.

En cambio, es difícil pensar en mecanismos de modulación directa en organismos endotermos como las hembras de lobo marino común. En este caso, sí es posible que su crecimiento sea indirectamente regulado por los efectos del clima sobre la trama trófica. Hipotéticamente, las condiciones climáticas adversas del SAM implicarían cambios en la productividad primaria del ecosistema marino patagónico, en la tasa de encuentro entre los predadores y las presas, y en la distribución del alimento en el océano (*i.e.*, procesos de enriquecimiento, concentración y retención, Stenseth et al., 2004). Particularmente, los cambios en la distribución del alimento podrían ocasionar que los consumidores deban invertir más energía en la búsqueda de sus presas e incluso deban dispersarse hacia nuevos sitios de alimentación.

Consideraciones finales

Esto representaría un importante condicionamiento para las hembras, sobre todo en los meses de verano, cuando su condición física se ve afectada por el nacimiento, el amamantamiento y el cuidado de sus crías. Este último punto supone una limitante adicional, ya que los viajes de alimentación que las hembras realizan están restringidos en distancia y duración, debido a que deben garantizar la supervivencia de sus cachorros. Posiblemente, esto explicaría por que el crecimiento se reduce en las hembras de esta especie durante los eventos positivos del SAM, y no así en los machos de esta especie, los cuales podrían sobrellevar los efectos adversos del clima aumentando el esfuerzo o de forrajeo o dispersándose hacia nuevos sitios de alimentación.

Por otra parte, los delfines oscuros no presentaron cambios en su crecimiento durante los eventos del SAM. Esto se contradice con la hipótesis inicial que planteaba que las especies con dieta especialista serían más sensibles a los patrones climáticos analizados, con relación a las especies de dieta generalista. Históricamente, los trabajos basados en los contenidos estomacales del delfín oscuro han determinado que su dieta se restringe a un número acotado de presas pelágicas (*i.e.*, principalmente anchoíta, merluza y calamares), y por lo tanto se lo consider como un predador especialista. Sin embargo, y con el advenimiento de nuevas técnicas isotópicas que permiten estudiar la ecología trófica de estos animales, se ha encontrado que su alimentación abarca un espectro más amplio de presas pelágicas que generalmente no se encuentran representadas en los contenidos de sus estómagos (Loizaga De Castro et al., 2016).

En este sentido y si bien el delfín oscuro posee un nicho trófico relativamente acotado, los individuos podrían ser generalistas a la hora de alimentarse de las distintas presas pelágicas que se encuentran en el ecosistema marino patagónico, incluso cuando las condiciones ambientales del SAM fueran malas y afectaran la disponibilidad de alguna de ellas. Esto podría conferirle algún tipo de ventaja adaptativa con relación a las otras dos especies analizadas, que a pesar de ser consideradas como generalistas, cuentan con individuos especializados en recursos tróficos diferentes (*i.e.*, hembras y machos en el caso del lobo marino

común, o individuos con distinto estadio ontogenético en el caso de las rayas) (Riverón et al., 2021).

Alternativamente, también sería posible que no se evidencien cambios en la disponibilidad de sus presas, pero que esto sí ocurra para las presas de las otras dos especies estudiadas. Como se mencionó en la discusión del delfín oscuro, podrían existir efectos contrapuestos del SAM sobre algunos de los parámetros biológicos de sus presas (e.g., la anchoíta), los cuales podrían compensarse entre sí, garantizando la disponibilidad de alimento para este predador. Aún si el resultado de estos efectos climáticos no fuera compensatorio para las poblaciones presa, podrían existir estrategias por parte del predador que le permitan conseguir el alimento necesario para garantizar su crecimiento. Algunas de estas podrían ser un mayor esfuerzo de forrajeo, la obtención de otras presas energéticamente rentables o incluso desplegar otras estrategias de alimentación como los buceos prolongados (Degradi et al., 2012).

Por último y en referencia al ENSO, no se encontró una asociación entre sus eventos y el crecimiento de las tres especies analizadas. Esto podría deberse a que la magnitud de los cambios ambientales que se producen durante los eventos del ENSO en el Pacífico, se atenúe a medida que estos se trasladan hacia la cuenca del Atlántico. Además, estos cambios también podrían estar atenuados por los organismos que conforman los niveles tróficos inferiores e intermedios y por las relaciones tróficas que los vinculan. Asimismo, no se encontraron efectos acoplados entre los procesos del ENSO y el SAM, a pesar de que existe una interacción antagónica entre ambos patrones climáticos. Sin embargo, también se ha detectado que existen acoples excepcionales entre las fases positivas de ambos patrones (e.g., período 2015-2016), potenciándose entre sí y generando anomalías climáticas de importantes magnitudes. Además, el acople entre ambos patrones climáticos difiere a lo largo de las estaciones del año, y varía de acuerdo a la escala espacial con la cual se trabaja (Agosta et al., 2020; Vera & Osman, 2018).

Consideraciones finales

En este sentido, la resolución que brinda el acoplamiento anual de ambos patrones climáticos, posiblemente enmascare los cambios estacionales que se producen durante esta interacción, y por lo tanto no se vean reflejados en el crecimiento anual de estos predadores. A pesar de que las cronologías no brindan una resolución estacional de estos cambios y tampoco abarcan el período 2015-2016, sería conveniente realizar investigaciones futuras en las que se comparen los efectos puntuales del ENSO y el SAM durante períodos de tiempo o años particulares, en los cuales se observen distintos niveles de acople entre los patrones climáticos analizados.

Finalmente, y considerando los resultados de esta tesis, se recomienda desarrollar nuevas líneas de investigación que permitan comprender de manera integral, cuáles son los efectos del clima en el ecosistema marino patagónico, focalizándose principalmente en aquellos procesos que dirigen la dinámica poblacional de las especies que sostienen a la trama trófica.

ANEXO



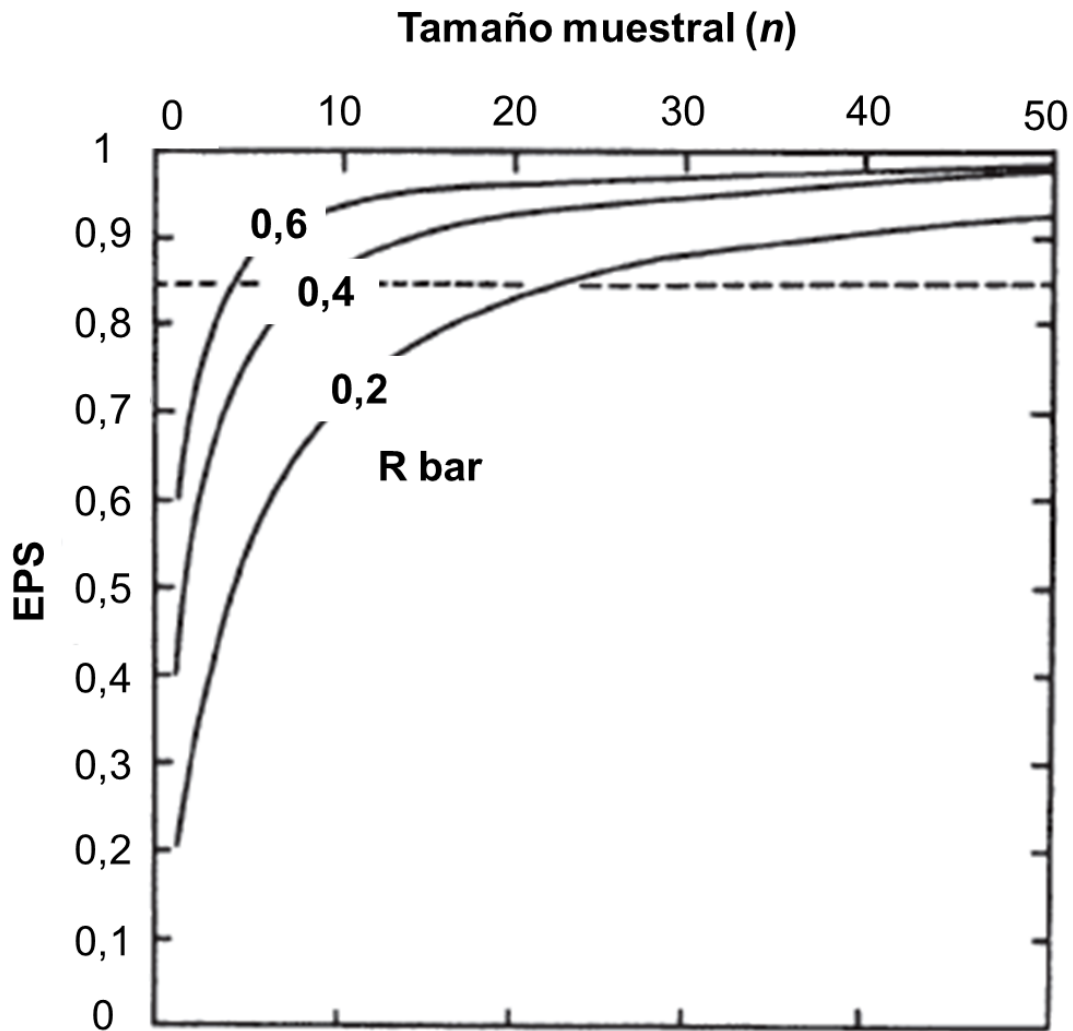
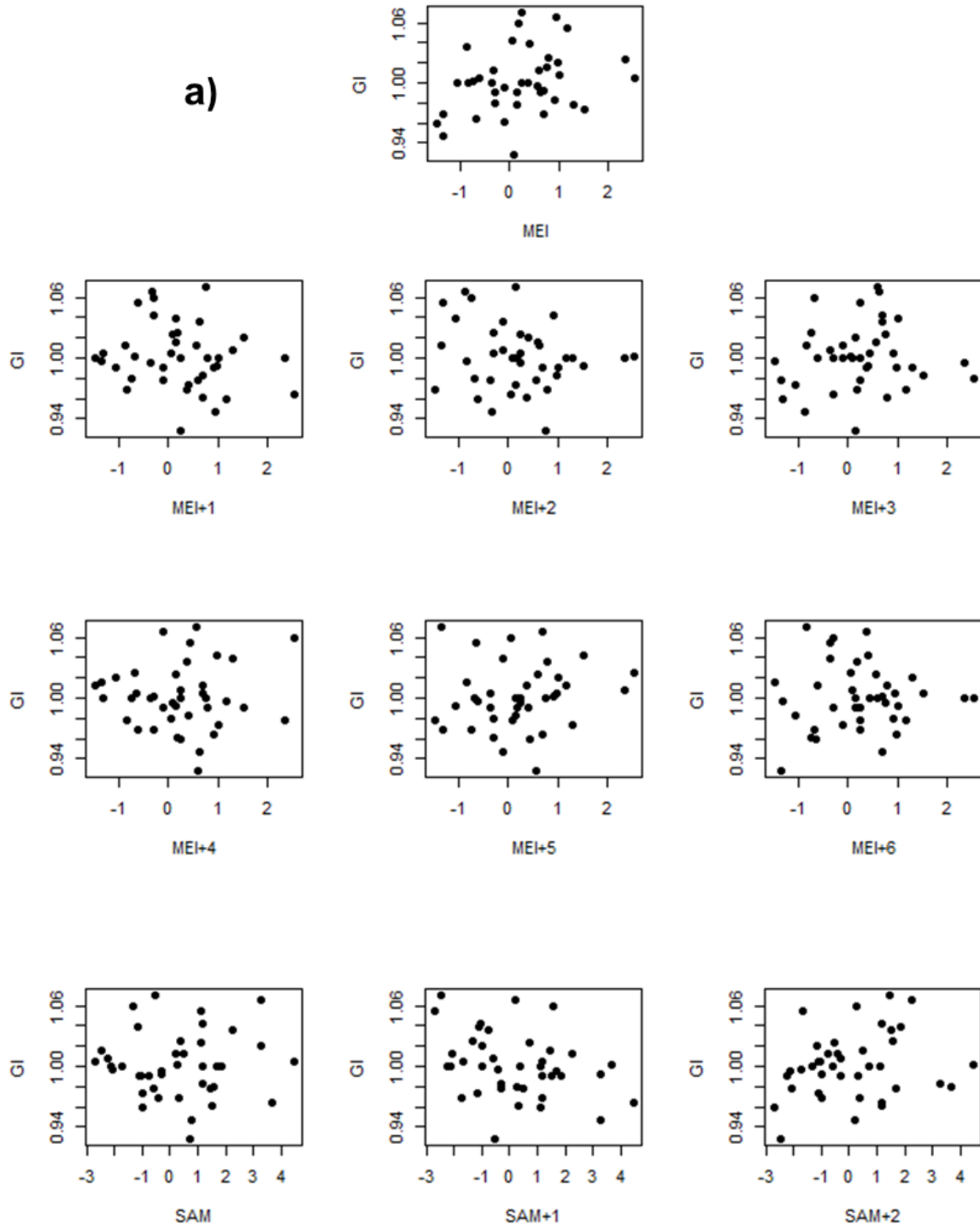
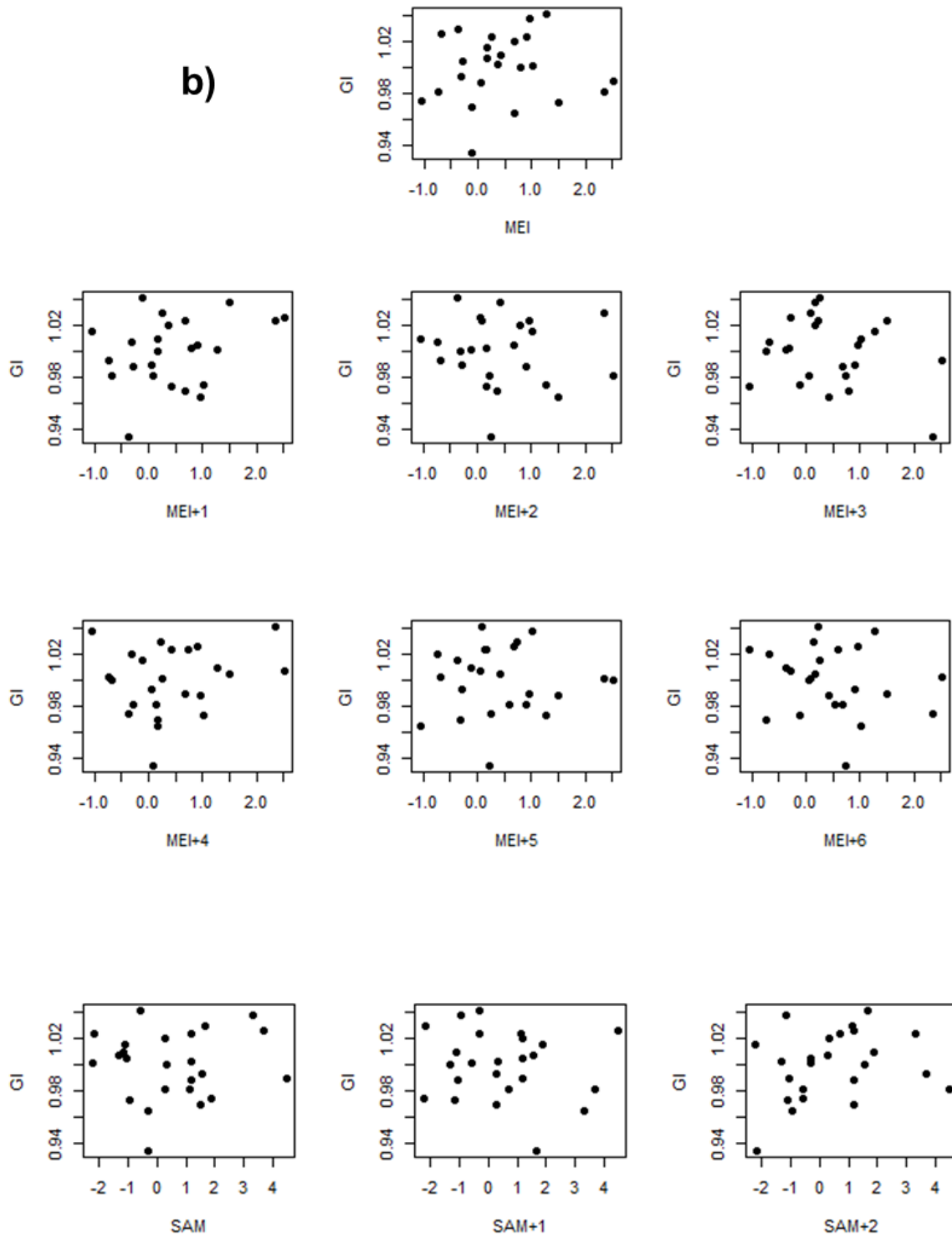


Figura A1. Señal expresada de la población (EPS) en función del tamaño muestral (n), para 3 valores de \bar{R} diferente (0,2; 0,4 y 0,6). Si un número pequeño de series individuales (n) presenta un alto grado de correlación promedio entre sí (\bar{R}), entonces la señal expresada por la población será alta (EPS). Contrariamente, un número elevado de series individuales con una baja correlación promedio entre sí, resulta en valores bajos de EPS. Esquema extraído y modificado de Briffa (1999).

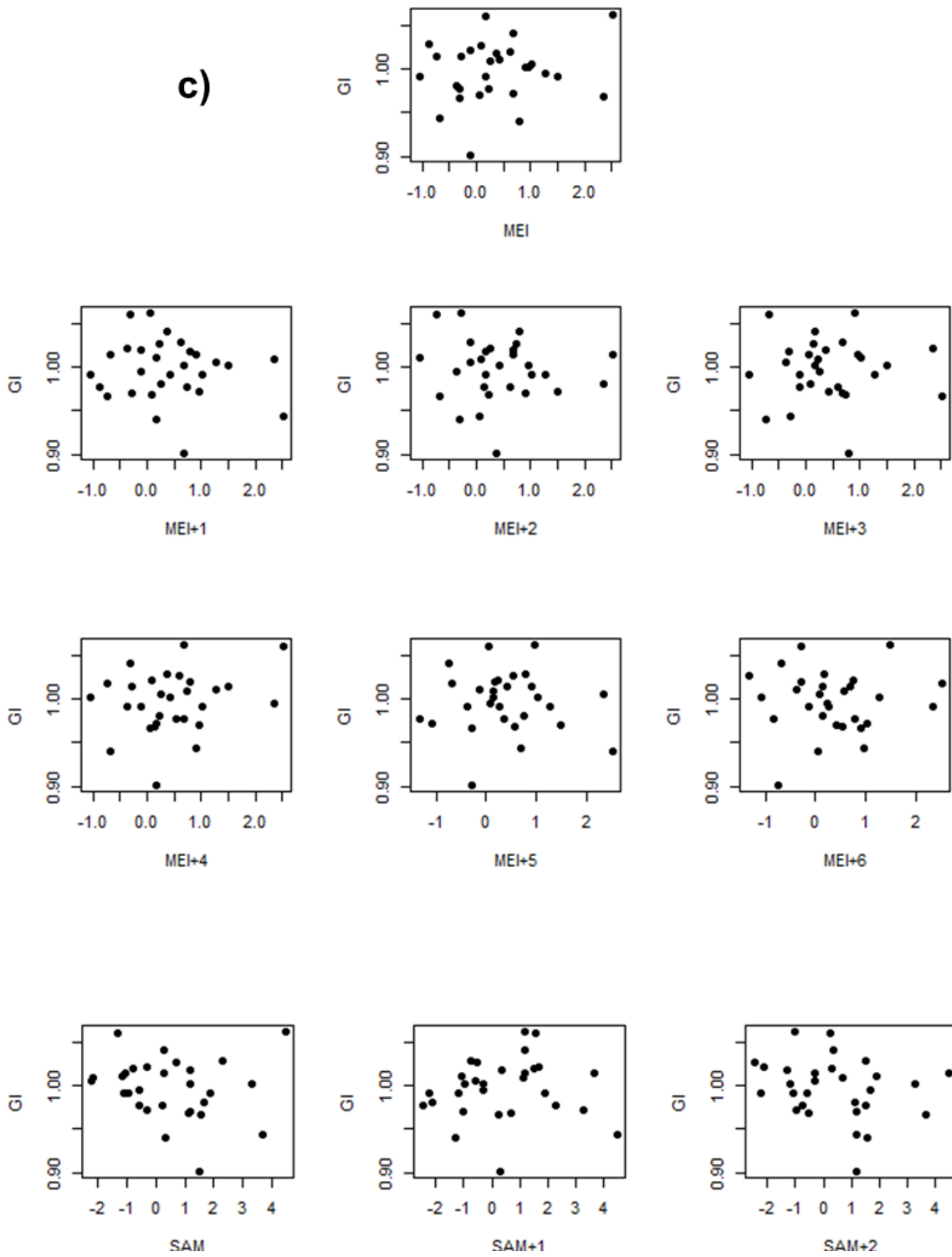
a)



b)



c)



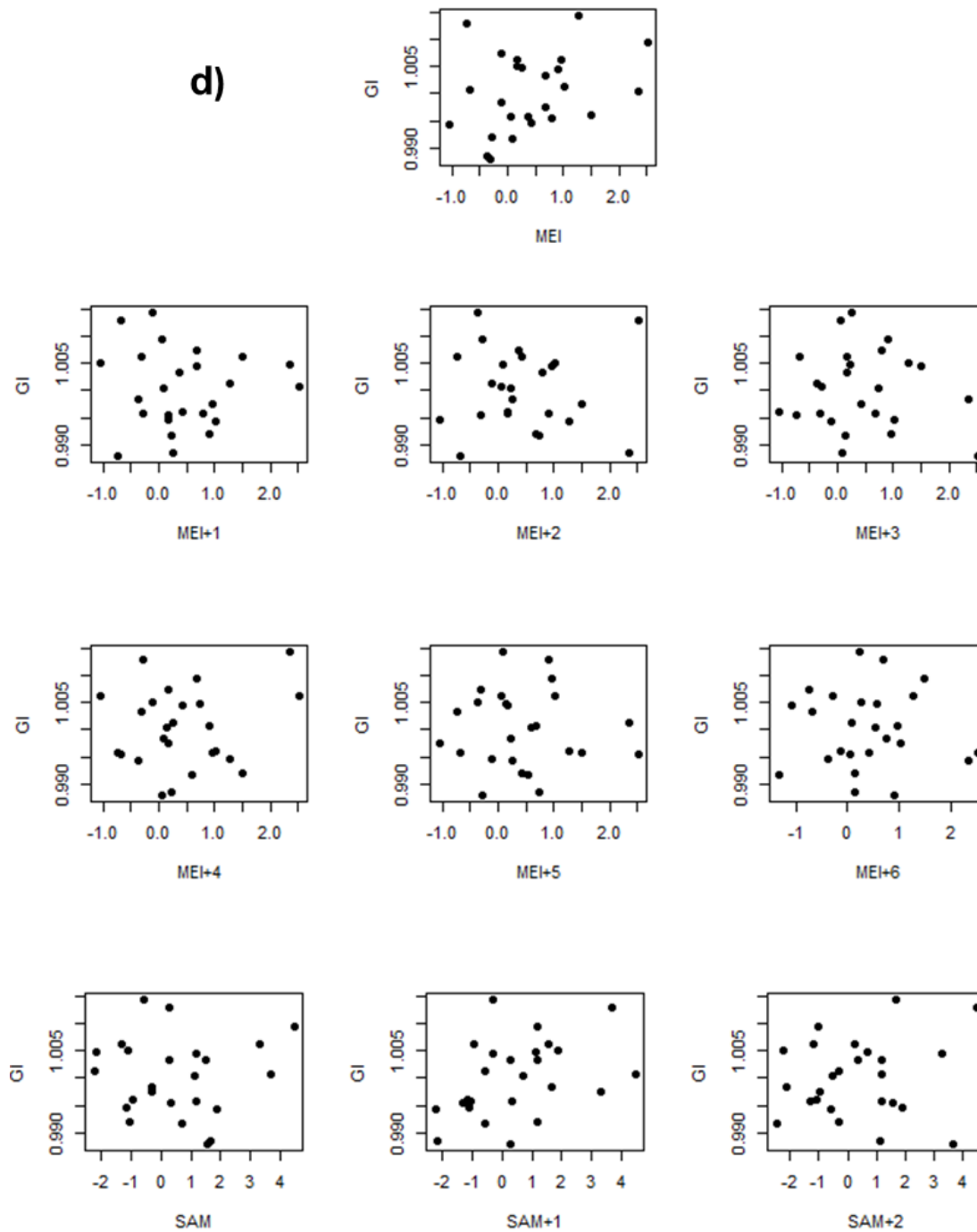


Figura A2. Gráficos de dispersión entre las cronologías y los índices climáticos (SAM y MEI), considerando los diferentes retrasos de tiempo en la respuesta biológica (retrasos de 1 a 2 años: SAM+1, SAM+2, y retrasos de 1 a 6 años: MEI+1, MEI+2, MEI+3, MEI+4, MEI+5 y MEI+6 respectivamente). Cronologías de **a)** hembras de lobo marino común, **b)** machos de lobo marino común, **c)** delfín oscuro, **d)** raya hocicuda de cola corta, Las cronologías utilizadas corresponden a aquellas con los mejores valores de EPS y \bar{r} .

BIBLIOGRAFÍA

- Abram, N. J., Mulvaney, R., Vimeux, F., Phipps, S. J., Turner, J., & England, M. H. (2014). Evolution of the Southern Annular Mode during the past millennium. *Nature Climate Change*, 4(7), 564-569.
- Acha, E. M., Mianzan, H. W., Guerrero, R. A., Favero, M., & Bava, J. (2004). Marine fronts at the continental shelves of austral South America: physical and ecological processes. *Journal of Marine systems*, 44(1-2), 83-105.
- Agosta, E. A., Hurtado, S. I., & Martin, P. B. (2020). “Easterlies” induced precipitation in eastern Patagonia: Seasonal influences of ENSO's flavours and SAM. *International Journal of Climatology*, 40(13), 5464-5484.
- Ainley, D., Ballard, G., Ackley, S., Blight, L. K., Eastman, J. T., Emslie, S. D., ... & Woehler, E. (2007). Paradigm lost, or is top-down forcing no longer significant in the Antarctic marine ecosystem? *Antarctic Science*, 19(3), 283-290.
- Ainley, D. G., Nur, N., Eastman, J. T., Ballard, G., Parkinson, C. L., Evans, C. W., & DeVries, A. L. (2013). Decadal trends in abundance, size and condition of Antarctic toothfish in McMurdo Sound, Antarctica, 1972–2010. *Fish and Fisheries*, 14(3), 343-363.
- Alafaro-Shigueto, J., Crespo, E., Elwen, S., Lundquist, D. & Mangel, J. (2019). *Lagenorhynchus obscurus* (errata version published in 2020). The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T11146A175604493. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T11146A175604493.en>.
Accedido el 20 de junio de 2022.
- Alemany, D., Acha, E. M., & Iribarne, O. (2009). The relationship between marine fronts and fish diversity in the Patagonian Shelf Large Marine Ecosystem. *Journal of Biogeography*, 36(11), 2111-2124.

Bibliografía

- Alexander, M. A., Bladé, I., Newman, M., Lanzante, J. R., Lau, N. C., & Scott, J. D. (2002). The atmospheric bridge: The influence of ENSO teleconnections on air–sea interaction over the global oceans. *Journal of climate*, 15(16), 2205-2231.
- Allegra, L., Pisoni, J. P., Cozzolino, E., Maenza, R. A., & Piccolo, M. C. (2021). The variability of sea surface temperature in the Patagonian Shelf Argentina, from 35 years of satellite information. *International Journal of Remote Sensing*, 42(16), 6090-6106.
- Ancona, S., Calixto-Albarrán, I., & Drummond, H. (2012). Effect of El Niño on the diet of a specialist seabird, *Sula nebulosa*, in the warm eastern tropical Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 462, 261-271.
- Arblaster, J. M., Meehl, G. A., & Karoly, D. J. (2011). Future climate change in the Southern Hemisphere: Competing effects of ozone and greenhouse gases. *Geophysical Research Letters*, 38(2).
- Arnés-Urgellés, C., Salinas-de-León, P., Rastoin-Laplane, E., Vaca-Pita, L., Suárez-Moncada, J., & Páez-Rosas, D. (2021). The Effects of Climatic Variability on the Feeding Ecology of the Scalloped Hammerhead Shark (*Sphyrna lewini*) in the Tropical Eastern Pacific. *Frontiers in Marine Science*, 1829.
- Assad, L. P. F., Torres Jr, A. R., Candella, R. N., & Mascarenhas Jr, A. S. (2010). Brazil-Malvinas Confluence upper ocean temperature anomalies induced by an ENSO wind forcing. *Ciencias marinas*, 36(3), 267-284.
- Auad, G., & Martos, P. (2012). Climate variability of the northern Argentinean shelf circulation: impact on *Engraulis anchoita*. *The International Journal of Ocean and Climate Systems*, 3(1), 17-43.
- Avelina, R., da Cunha, L. C., Farias, C. D. O., Hamacher, C., Kerr, R., & Mata, M. M. (2020). Contrasting dissolved organic carbon concentrations in the Bransfield Strait, northern Antarctic Peninsula: insights into ENSO and SAM effects. *Journal of Marine Systems*, 212, 103457.

Bibliografía

- Aversa, M. I., Dans, S. L., Garcia, N. A., & Crespo, E. A. (2011). Growth models fitted to *Dipturus chilensis* length-at-age data support a two-phase growth. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(1), 33-49.
- Ayón, P., Purca, S., & Guevara-Carrasco, R. (2004). Zooplankton volume trends off Peru between 1964 and 2001. *ICES Journal of Marine Science*, 61(4), 478-484.
- Ayón, P., Criales-Hernandez, M. I., Schwamborn, R., & Hirche, H. J. (2008). Zooplankton research off Peru: a review. *Progress in Oceanography*, 79(2-4), 238-255.
- Bamston, A. G., Chelliah, M., & Goldenberg, S. B. (1997). Documentation of a highly ENSO-related SST region in the equatorial Pacific: Research note. *Atmosphere-ocean*, 35(3), 367-383.
- Barber, R. T., & Chavez, F. P. (1983). Biological consequences of El Niño. *Science*, 222(4629), 1203-1210.
- Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2001). Emperor penguins and climate change. *Nature*, 411(6834), 183-186.
- Barrucand, M. G. (2008). Extremos de temperaturas en Argentina: cambios observados en la variabilidad espacio-temporal y su relación con otras características del sistema climático. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Bartholy, J., & Pongrácz, R. (2006). Regional effects of ENSO in central/eastern Europe. *Advances in Geosciences*, 6, 133-137.
- Bates, J. M., Fidino, M., Nowak-Boyd, L., Strausberger, B. M., Schmidt, K. A., & Whelan, C. J. (2022). Climate change affects bird nesting phenology: Comparing contemporary field and historical museum nesting records. *Journal of Animal Ecology*, 0, 1–10.
- Baylis, A. M., Orben, R. A., Costa, D. P., Tierney, M., Brickle, P., & Staniland, I. J. (2017). Habitat use and spatial fidelity of male South American sea lions during the nonbreeding period. *Ecology and evolution*, 7(11), 3992-4002.

Bibliografía

- Beale, C. S., Stewart, J. D., Setyawan, E., Sianipar, A. B., & Erdmann, M. V. (2019). Population dynamics of oceanic manta rays (*Mobula birostris*) in the Raja Ampat Archipelago, West Papua, Indonesia, and the impacts of the El Niño–Southern Oscillation on their movement ecology. *Diversity and Distributions*, 25(9), 1472-1487.
- Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., McClain, C. R., Feldman, G. C., Los, S. O., Tucker, C. J., ... & Pollack, N. H. (2001). Biospheric primary production during an ENSO transition. *Science*, 291(5513), 2594-2597.
- Berg, J. E., Reimer, J., Smolko, P., Bohm, H., Hebblewhite, M., & Merrill, E. H. (2021). Mothers' Movements: Shifts in Calving Area Selection by Partially Migratory Elk. *The Journal of Wildlife Management*, 85(7), 1476-1489.
- Berio, F., Bayle, Y., Riley, C., Larouche, O., & Cloutier, R. (2022). Phenotypic regionalization of the vertebral column in the thorny skate *Amblyraja radiata*: Stability and variation. *Journal of Anatomy*, 240(2), 253-267.
- Bernal, D., Carlson, J. K., Goldman, K. J., & Lowe, C. G. (2012). Energetics, metabolism, and endothermy in sharks and rays. *Biology of sharks and their relatives*, 211, 211- 237.
- Bertrand, A., Lengaigne, M., Takahashi, K., Avadi, A., Poulain, F., & Harrod, C. (2020). El Niño Southern Oscillation (ENSO) effects on fisheries and aquaculture. *Food & Agriculture Org.*
- Best, P. B. (1976). Tetracycline marking and rate of growth layer formation in teeth of a dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*). *South African Journal of Science*, 72(7), 216-218.
- Black, B. A., Boehlert, G. W., & Yoklavich, M. M. (2005). Using tree-ring crossdating techniques to validate annual growth increments in long-lived fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(10), 2277-2284.

Bibliografía

- Black, B. A., Boehlert, G. W., & Yoklavich, M. M. (2008). Establishing climate–growth relationships for yelloweye rockfish (*Sebastes ruberrimus*) in the northeast Pacific using a dendrochronological approach. *Fisheries Oceanography*, 17(5), 368-379.
- Black, B. A., Matta, M. E., Helser, T. E., & Wilderbuer, T. K. (2013). Otolith biochronologies as multidecadal indicators of body size anomalies in yellowfin sole (*Limanda aspera*). *Fisheries Oceanography*, 22(6), 523-532.
- Black, B. A., Griffin, D., van der Sleen, P., Wanamaker Jr, A. D., Speer, J. H., Frank, D. C., ... & Gillanders, B. M. (2016). The value of crossdating to retain high-frequency variability, climate signals, and extreme events in environmental proxies. *Global Change Biology*, 22(7), 2582-2595.
- Block, B. A., Jonsen, I. D., Jorgensen, S. J., Winship, A. J., Shaffer, S. A., Bograd, S. J., ... & Costa, D. P. (2011). Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature*, 475(7354), 86-90.
- Boersma, P. D. (1998). Population trends of the Galápagos penguin: impacts of El Niño and La Niña. *The Condor*, 100(2), 245-253.
- Bow, J. M., & Purday, C. (1966). A method of preparing sperm whale teeth for age determination. *Nature*, 210(5034), 437-438.
- Boyd, I. L., & Roberts, J. P. (1993). Tooth growth in male Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*) from South Georgia: an indicator of long-term growth history. *Journal of Zoology*, 229(2), 177-190.
- Bridgman, H. A., & Oliver, J. E. (2014). En *The global climate system: patterns, processes, and teleconnections* (pp. 1-24). Cambridge University Press.
- Briffa, K. R. (1999). Interpreting high-resolution proxy climate data—the example of dendroclimatology. En *Analysis of climate variability* (pp. 77-94). Springer.
- Briffa, K. R., Osborn, T. J., & Schweingruber, F. H. (2004). Large-scale temperature inferences from tree rings: a review. *Global and planetary change*, 40(1-2), 11-26.

Bibliografía

- Brönnimann, S., Xoplaki, E., Casty, C., Pauling, A., & Luterbacher, J. J. C. D. (2007). ENSO influence on Europe during the last centuries. *Climate Dynamics*, 28(2), 181-197.
- Brown, D. R., Leonarduzzi, E., & Buratti, C. C. (2014). Edad y crecimiento diario de juveniles de *Engraulis anchoita* provenientes del Golfo San Matías (41° S-64°W). *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 24, 87-98.
- Bunn, A. G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26(2), 115-124.
- Buren, A. D. (2004). Dieta de la raya picuda, *Dipturus chilensis*, en aguas del norte y centro de Patagonia durante el período 2000- 2001. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn.
- Cai, W., Whetton, P. H., & Karoly, D. J. (2003). The response of the Antarctic Oscillation to increasing and stabilized atmospheric CO₂. *Journal of Climate*, 16(10), 1525-1538.
- Cai, W., Santoso, A., Wang, G., Yeh, S. W., An, S. I., Cobb, K. M., ... & Wu, L. (2015). ENSO and greenhouse warming. *Nature Climate Change*, 5(9), 849-859.
- Cai, W., Wang, G., Dewitte, B., Wu, L., Santoso, A., Takahashi, K., ... & McPhaden, M. J. (2018). Increased variability of eastern Pacific El Niño under greenhouse warming. *Nature*, 564(7735), 201-206.
- Cai, W., McPhaden, M. J., Grimm, A. M., Rodrigues, R. R., Taschetto, A. S., Garreaud, R. D., ... & Vera, C. (2020). Climate impacts of the El Niño–Southern Oscillation on South America. *Nature Reviews Earth & Environment*, 1(4), 215-231.
- Campagna, C. (1985). The breeding cycle of the southern sea lion, *Otaria byronia*. *Marine Mammal Science*, 1(3), 210-218.
- Campagna, C., & Le Boeuf, B. J. (1988). Reproductive behaviour of southern sea lions. *Behaviour*, 104(3-4), 233-261.

Bibliografía

- Campagna, C., Werner, R., Karesh, W., Marín, M. R., Koontz, F., Cook, R., & Koontz, C. (2001). Movements and location at sea of South American sea lions (*Otaria flavescens*). *Journal of Zoology*, 255(2), 205-220.
- Camphuysen, C. J. (2006). Top predators in marine ecosystems: their role in monitoring and management. Cambridge University Press.
- Campos, E. J., Lentini, C. A., Miller, J. L., & Piola, A. R. (1999). Interannual variability of the sea surface temperature in the South Brazil Bight. *Geophysical Research Letters*, 26(14), 2061-2064.
- Cane, M. A., & Zebiak, S. E. (1985). A theory for El Niño and the Southern Oscillation. *Science*, 228(4703), 1085-1087.
- Cappozzo, H. L., Campagna, C., & Monserrat, J. (1991). Sexual dimorphism in newborn southern sea lions. *Marine Mammal Science*, 7(4), 385-394.
- Cárdenas-Alayza, S., Crespo, E. & Oliveira, L. (2016). *Otaria byronia*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: eT41665A61948292. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20161.RLTS.T41665A61948292>. Accedido el 15 de octubre de 2022.
- Carranza, M., Celaya G., Carezzano, F., Bistoni, M.A & Herrera, J.A.D. (2008). *Morfología de los animales: visión funcional y adaptativa*. Sima Editora.
- Carrasco, S., & Santander, H. (1987). The El Niño event and its influence on the zooplankton off Peru. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 92(C13), 14405-14410.
- Castanet, J., Meunier, F.J., & Ricqlès, A. (1977). L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissu osseux chez les vertébrés poikilothermes: données, comparatives et essai de synthèse. *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 111(2), 183-202.

Bibliografía

- Castilla, J. C., & Camus, P. A. (1992). The Humboldt-El Niño scenario: coastal benthic resources and anthropogenic influences, with particular reference to the 1982/83 ENSO. *South African Journal of Marine Science*, 12(1), 703-712.
- Castillo-Jordán, C., Klaer, N. L., Tuck, G. N., Frusher, S. D., Cubillos, L. A., Tracey, S. R., & Salinger, M. J. (2015). Coincident recruitment patterns of Southern Hemisphere fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73(2), 270-278.
- Cipriano, F. W. (1992). Behavior and occurrence patterns, feeding ecology, and life history of dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*) off Kaikoura, New Zealand. University of Arizona, Arizona.
- Clement, A., Bellomo, K., Murphy, L. N., Cane, M. A., Mauritsen, T., Rädcl, G., & Stevens, B. (2015). The Atlantic Multidecadal Oscillation without a role for ocean circulation. *Science*, 350(6258), 320-324.
- Colonello, J. H., & Cortés, F. (2014). Parámetros reproductivos de la raya *Dipturus chilensis* en el atlántico sudoccidental (34°S-48°S). Informe Técnico Oficial INIDEP 92.
- Colonello, J. H., Massa, A. M., & Lucifora, L. O. (2002). Composición de la captura de rayas del buque palangrero "Sureste 501" en el norte del Mar Argentino. Informe Técnico Interno INIDEP 107
- Constable, A. J., Melbourne-Thomas, J., Corney, S. P., Arrigo, K. R., Barbraud, C., Barnes, D. K., ... & Ziegler, P. (2014). Climate change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. *Global change biology*, 20(10), 3004-3025.
- Cook, E. R., & Peters, K. (1981). The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bulletin*, 41, 45-53.

Bibliografía

- Cook, E. R., Briffa, K., Shiyatov, S., Mazepa, V., & Jones, P. (1990). Data analysis. En *Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences* (pp. 97–162). Kluwer Academic.
- Crespo, E. (1988). Dinámica poblacional del lobo marino del sur *Otaria flavescens* (Shaw, 1800), en el norte del litoral patagónico. Universidad Nacional de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Crespo, E., Schiavini, A., Pérez Macri, G., Reyes, L., & Dans, S. (1994). Estudios sobre determinación de edad en mamíferos marinos del Atlántico Sudoccidental. *Anales IV Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur*, 31–55.
- Crespo, E. A., Oliva, D., Dans, S., & Sepúlveda, M. (2012). Estado de situación del lobo marino común en su área de distribución. Editorial Universidad de Valparaíso, Valparaíso.
- Criales-Hernández, M. I. (2009). Spatio-temporal variability of zooplankton community structure and trophic processes off central Peru. Bremen University, Bremen.
- Criswell, K. E., Coates, M. I., & Gillis, J. A. (2017). Embryonic development of the axial column in the little skate, *Leucoraja erinacea*. *Journal of Morphology*, 278(3), 300-320.
- Cunningham, D. J. (1951). *Cunningham's textbook of anatomy*. New York: Oxford University Press.
- Dans, S. (1993). Análisis preliminar de la biología reproductiva de algunas especies de mamíferos marinos en el litoral norpatagónico. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn.
- Dans, S. L., Crespo, E. A., Pedraza, S. N., & Alonso, M. K. (2004). Recovery of the South American sea lion (*Otaria flavescens*) population in northern Patagonia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(9), 1681-1690.

Bibliografía

- Davis, C. D., Cailliet, G. M., & Ebert, D. A. (2007). Age and growth of the roughtail skate *Bathyraja trachura* (Gilbert 1892) from the eastern North Pacific. In *Biology of Skates* (pp. 219-230). Springer, Dordrecht.
- Dean, M. N., & Summers, A. P. (2006). Mineralized cartilage in the skeleton of chondrichthyan fishes. *Zoology*, 109(2), 164-168.
- Degradi, M., Dans, S. L., Pedraza, S. N., Crespo, E. A., & Garaffo, G. V. (2008). Diurnal behavior of dusky dolphins, *Lagenorhynchus obscurus*, in Golfo Nuevo, Argentina. *Journal of Mammalogy*, 89(5), 1241-1247.
- Degradi, M., Dans, S. L., Garaffo, G. V., & Crespo, E. A. (2012). Diving for food: a switch of foraging strategy of dusky dolphins in Argentina. *Journal of Ethology*, 30, 361-367.
- Dellabianca, N. A., Hohn, A. A., Goodall, R. N. P., Pousa, J. L., MacLeod, C. D., & Lima, M. (2012). Influence of climate oscillations on dentinal deposition in teeth of Commerson's dolphin. *Global Change Biology*, 18(8), 2477-2486.
- Dessier, A., & Donguy, J. R. (1987). Response to El Niño signals of the epiplanktonic copepod populations in the eastern tropical Pacific. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 92(C13), 14393-14403.
- Di Santo, V. (2015). Ocean acidification exacerbates the impacts of global warming on embryonic little skate, *Leucoraja erinacea* (Mitchill). *Journal of experimental marine biology and ecology*, 463, 72-78.
- Di Santo, V. (2016). Intraspecific variation in physiological performance of a benthic elasmobranch challenged by ocean acidification and warming. *Journal of Experimental Biology*, 219(11), 1725-1733.
- Di Santo, V. (2019). Ocean acidification and warming affect skeletal mineralization in a marine fish. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1894), 20182187.

Bibliografía

- Díaz, A. F., Studzinski, C. D., & Mechoso, C. R. (1998). Relationships between precipitation anomalies in Uruguay and southern Brazil and sea surface temperature in the Pacific and Atlantic Oceans. *Journal of Climate*, 11(2), 251-271.
- Díaz, H. F., Hoerling, M. P., & Eischeid, J. K. (2001). ENSO variability, teleconnections and climate change. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*, 21(15), 1845-1862.
- Díaz de Astarloa, J. D., Mabragana, E., Hanner, R., & Figueroa, D. E. (2008). Morphological and molecular evidence for a new species of longnose skate (Rajiformes: Rajidae: *Dipturus*) from Argentinean waters based on DNA barcoding. *Zootaxa*, (1921), 35-46.
- Dimri, A. P. (2013). Relationship between ENSO phases with Northwest India winter precipitation. *International journal of climatology*, 33(8), 1917-1923.
- DiNezio, P. N., Clement, A. C., Vecchi, G. A., Soden, B. J., Kirtman, B. P., & Lee, S. K. (2009). Climate response of the equatorial Pacific to global warming. *Journal of Climate*, 22(18), 4873-4892.
- Do Souto, M., Brown, D. R., Segura, V., Negri, R., Temperoni, B., Cepeda, G., ... & Diaz, M. V. (2019). Putting the pieces together: Recent growth, nutritional condition, and mortality of *Engraulis anchoita* larvae in the Southwest Atlantic. *Fisheries Oceanography*, 28(5), 597-611.
- Dogar, M. M. A., & Almazroui, M. (2022). Revisiting the strong and weak ENSO teleconnection impacts using a high-resolution atmospheric model. *Atmospheric Environment*, 270, 118866.
- Douglass, A. E. (1941). Crossdating in dendrochronology. *Journal of Forestry*, 39(10), 825.
- Edwards, M. R. (2018). Peruvian pinnipeds as archivists of ENSO effects. Nova Southeastern University, Davie.

Bibliografía

- Emmerson, L., & Southwell, C. (2011). Adélie penguin survival: age structure, temporal variability and environmental influences. *Oecologia*, 167(4), 951-965.
- Falabella V., Campagna C., Croxall J. (2009). Atlas del mar patagónico. Especies y espacios. Wildlife Conservation Society y BirdLife International.
- Fernández-Álamo, M. A., & Färber-Lorda, J. (2006). Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 318-359.
- Fogt, R. L., & Bromwich, D. H. (2006). Decadal variability of the ENSO teleconnection to the high-latitude South Pacific governed by coupling with the southern annular mode. *Journal of Climate*, 19(6), 979-997.
- Fogt, R. L., Goergens, C. A., Jones, J. M., Schneider, D. P., Nicolas, J. P., Bromwich, D. H., & Dusselier, H. E. (2017). A twentieth century perspective on summer Antarctic pressure change and variability and contributions from tropical SSTs and ozone depletion. *Geophysical Research Letters*, 44(19), 9918-9927.
- Fogt, R. L., & Marshall, G. J. (2020). The Southern Annular Mode: variability, trends, and climate impacts across the Southern Hemisphere. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 11(4), e652.
- Forcada, J., & Trathan, P. N. (2009). Penguin responses to climate change in the Southern Ocean. *Global Change Biology*, 15(7), 1618-1630.
- Forcada, J., Trathan, P. N., & Murphy, E. J. (2008). Life history buffering in Antarctic mammals and birds against changing patterns of climate and environmental variation. *Global Change Biology*, 14(11), 2473-2488.
- Forchhammer, M. C., Clutton-Brock, T. H., Lindström, J., & Albon, S. D. (2001). Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology*, 70(5), 721-729.

Bibliografía

- Forster, J., Hirst, A. G., & Atkinson, D. (2012). Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(47), 19310-19314.
- Franco-Trecu, V., Costa-Urrutia, P., Schramm, Y., Tassino, B., & Inchausti, P. (2015). Tide line versus internal pools: mating system and breeding success of South American sea lion males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(12), 1985-1996.
- Fritts, H. C. (1963). Computer programs for tree-ring research. *Tree-Ring Bulletin*, 25(3-4), 2-7.
- Fritts, H. C. (1976). *Tree rings and climate*. Academic Press.
- Fritts, H. C., Mosimann, J.E., & Bottorff, C.P. (1969). A revised computer program for standardizing tree-ring series. *Tree-Ring Bulletin*, 29(1-2), 15-20.
- Gabbanelli, V., de Astarloa, J. M. D., González-Castro, M., Vázquez, D. M., & Mabrugaña, E. (2018). Almost a century of oblivion: Integrative taxonomy allows the resurrection of the longnose skate *Zearaja brevicaudata* (Marini, 1933) (Rajiformes; Rajidae). *Comptes Rendus Biologies*, 341(9-10), 454-470.
- García De La Rosa, S. B. (1998). Estudios de las interrelaciones tróficas de dos elasmobranquios de la plataforma continental del Mar Argentino, en relación con las variaciones espacio-temporales y ambientales. *Squalus acanthias* (Squalidae) y *Raja flavirostris* (Rajidae). Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata.
- Gaskin, D. E., & Blair, B. A. (1977). Age determination of harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (L.), in the western North Atlantic. *Canadian Journal of Zoology*, 55(1), 18-30.
- Gburski, C. M., Gaichas, S. K., & Kimura, D. K. (2007). Age and growth of big skate (*Raja binoculata*) and longnose skate (*R. rhina*) in the Gulf of Alaska. En *Biology of Skates* (pp. 231-243). Springer.

Bibliografía

- Giussi, A. R., Prosdocimi, L., Carozza, C. R., & Navarro, G. S. (2020). Estado de los recursos pesqueros bajo administración exclusiva de la República Argentina. Informe de Asesoramiento y Transferencia INIDEP 012-22.
- Goldman, K. J. (2005). Age and growth of elasmobranch fishes. En Management Techniques for Elasmobranch Fisheries (pp. 76- 102). FAO Fisheries Technical Paper.
- Gong, D., & Wang, S. (1999). Definition of Antarctic oscillation index. Geophysical research letters, 26(4), 459-462.
- González-Andrés, C., Sánchez-Lizaso, J. L., Cortés, J., & Pennino, M. G. (2021). Predictive habitat suitability models to aid the conservation of elasmobranchs in Isla del Coco National Park (Costa Rica). Journal of Marine Systems, 224, 103643.
- Gore, M., Abiodun, B. J., & Kucharski, F. (2020). Understanding the influence of ENSO patterns on drought over southern Africa using SPEEDY. Climate Dynamics, 54(1), 307-327.
- Grandi, M. F., Dans, S. L., García, N. A., & Crespo, E. A. (2010). Growth and age at sexual maturity of South American sea lions. Mammalian biology, 75(5), 427-436.
- Grandi, M.F., Dans, S.L., Crespo, E.A. and García, N.A. (2012). Sexual maturity and corporal growth of the South American sea lion, *Otaria flavescens*, in Patagonia. Estado de situación del lobo marino común en su área de distribución. Editorial Universidad de Valparaíso, Valparaíso.
- Grandi, M. F., Dans, S. L., & Crespo, E. A. (2015). The recovery process of a population is not always the same: The case of *Otaria flavescens*. Marine Biology Research, 11(3), 225-235.
- Grandi, M. F., Dans, S. L., & Crespo, E. A. (2016). Improvement in survivorship: the key for population recovery?. Zoological Studies, 55.
- Greaves, B. L., Davidson, A. T., Fraser, A. D., McKinlay, J. P., Martin, A., McMinn, A., & Wright, S. W. (2020). The Southern Annular Mode (SAM) influences

Bibliografía

phytoplankton communities in the seasonal ice zone of the Southern Ocean. *Biogeosciences*, 17(14), 3815-3835.

- Grimm, A. M., & Tedeschi, R. G. (2009). ENSO and extreme rainfall events in South America. *Journal of Climate*, 22(7), 1589-1609.

- Grimm, A. M., Barros, V. R., & Doyle, M. E. (2000). Climate variability in southern South America associated with El Niño and La Niña events. *Journal of climate*, 13(1), 35-58.

- Grissino-Mayer, H.D. (2001). Evaluating crossdating accuracy: A manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research*, 57(2), 205-221.

- Guerrero, R. A., Piola, A. R. (1997). Masas de agua en la plataforma continental. *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros*, Libro 1.

- Guevara Díaz, J. M. (2008). El ABC de los índices usados en la identificación y definición cuantitativa de El Niño-Oscilación del Sur (ENSO). *Terra*, 24(35), 85-140.

- Guilyardi, E., Capotondi, A., Lengaigne, M., Thual, S., & Wittenberg, A. T. (2020). ENSO modeling: History, progress, and challenges. En *El Niño Southern Oscillation in a changing climate* (pp. 199-226). John Wiley & Sons.

- Gutiérrez Merino, E. (2009). La dendrocronología: métodos y aplicaciones. *Arqueología náutica mediterránea*, 309-322.

- Hallett, T. B., Coulson, T., Pilkington, J. G., Clutton-Brock, T. H., Pemberton, J. M., & Grenfell, B. T. (2004). Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature*, 430(6995), 71-75.

- Hamilton, V., & Evans, K. (2018). Establishing growth chronologies from marine mammal teeth: A method applicable across species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 505, 24-34.

- Hamilton, V., Evans, K., Raymond, B., Betty, E., & Hindell, M. A. (2019). Spatial variability in responses to environmental conditions in Southern Hemisphere long-finned pilot whales. *Marine Ecology Progress Series*, 629, 207-218.

Bibliografía

- Hanley, D. E., Bourassa, M. A., O'Brien, J. J., Smith, S. R., & Spade, E. R. (2003). A quantitative evaluation of ENSO indices. *Journal of Climate*, 16(8), 1249-1258.
- Hansen, J. E. (1994). Diferencias entre parámetros vitales de las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoíta argentina. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 9, 11-14.
- Hansen, J. E. (2004). Anchoíta (*Engraulis anchoita*). *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros*, 4, 101-115.
- Hanson, N. N., Wurster, C. M., Bird, M. I., Reid, K., & Boyd, I. L. (2009). Intrinsic and extrinsic forcing in life histories: patterns of growth and stable isotopes in male Antarctic fur seal teeth. *Marine Ecology Progress Series*, 388, 263-272.
- Helama, S., Schöne, B. R., Black, B. A., & Dunca, E. (2006). Constructing long-term proxy series for aquatic environments with absolute dating control using a sclerochronological approach: introduction and advanced applications. *Marine and Freshwater Research*, 57(6), 591-599.
- Hempel, G., & Sherman, K. (2003). *Large marine ecosystems of the world: trends in exploitation, protection, and research*. Elsevier.
- Hendon, H. H., Thompson, D. W., & Wheeler, M. C. (2007). Australian rainfall and surface temperature variations associated with the Southern Hemisphere annular mode. *Journal of Climate*, 20(11), 2452-2467.
- Herrera, V. (2012). Dieta de la Raya Picuda, *Dipturus chilensis*, en aguas de la Patagonia Argentina durante el período 2011 y su comparación con períodos anteriores. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Hindell, M. A., Bradshaw, C. J., Brook, B. W., Fordham, D. A., Kerry, K., Hull, C., & McMahon, C. R. (2012). Long-term breeding phenology shift in royal penguins. *Ecology and Evolution*, 2(7), 1563-1571.
- Ho, M., Kiem, A. S., & Verdon-Kidd, D. C. (2012). The Southern Annular Mode: a comparison of indices. *Hydrology and Earth System Sciences*, 16(3), 967-982.

Bibliografía

- Hohn, A.A. (1980). Analysis of growth layers in the teeth of *Tursiops truncatus* using light microscopy, microradiography and SEM. En Age determination of toothed whales and sirenians (pp.155-160). International Whaling Commission Special Issue 3.
- Hohn, A. A., Scott, M. D., Wells, R. S., Sweeney, J. C., & Irvine, A. B. (1989). Growth layers in teeth from known-age, free-ranging bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science*, 5(4), 315-342.
- Hosking, J. S., Orr, A., Marshall, G. J., Turner, J., & Phillips, T. (2013). The influence of the Amundsen–Bellingshausen Seas low on the climate of West Antarctica and its representation in coupled climate model simulations. *Journal of Climate*, 26(17), 6633-6648.
- Huang, B., Thorne, P. W., Banzon, V. F., Boyer, T., Chepurin, G., Lawrimore, J. H., ... & Zhang, H. M. (2017). Extended reconstructed sea surface temperature, version 5 (ERSSTv5): upgrades, validations, and intercomparisons. *Journal of Climate*, 30(20), 8179-8205.
- Hulme, P. E. (2017). Climate change and biological invasions: evidence, expectations, and response options. *Biological Reviews*, 92(3), 1297-1313.
- IPCC. (2007). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- Jarma, D., Romero, M. A., García, N. A., Svendsen, G., González, R., Dans, S. L., & Crespo, E. A. (2019). Small-scale variation in the diet of the South American Sea lion (*Otaria flavescens*) in northern Patagonia (Argentina). *Regional Studies in Marine Science*, 28, 100592.
- Jefferson, T. A., Leatherwood, S., & Webber, M. A. (1993). *Marine mammals of the world*. Food and Agriculture Organization of the United Nations.

Bibliografía

- Jones, J. M., Fogt, R. L., Widmann, M., Marshall, G. J., Jones, P. D., & Visbeck, M. (2009). Historical SAM variability. Part I: Century-length seasonal reconstructions. *Journal of Climate*, 22(20), 5319-5345.
- Jones, J. M., Gille, S. T., Goosse, H., Abram, N. J., Canziani, P. O., Charman, D. J., ... & Vance, T. R. (2016). Assessing recent trends in high-latitude Southern Hemisphere surface climate. *Nature Climate Change*, 6(10), 917-926.
- Jones, K. M. M., Fitzgerald, D. G., & Sale, P. F. (2002). Comparative ecology of marine fish communities. *Handbook of Fish Biology and Fisheries: Fish Biology*, 1, 341-358.
- Jones, M. E., Bromwich, D. H., Nicolas, J. P., Carrasco, J., Plavcová, E., Zou, X., & Wang, S. H. (2019). Sixty years of widespread warming in the southern middle and high latitudes (1957–2016). *Journal of Climate*, 32(20), 6875-6898.
- Jones, P. D., New, M., Parker, D. E., Martin, S., & Rigor, I. G. (1999). Surface air temperature and its changes over the past 150 years. *Reviews of Geophysics*, 37(2), 173-199.
- Kardong, K. (1998). *Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución*. McGraw Hill.
- Kayano, M. T., Andreoli, R. V., & Ferreira de Souza, R. A. (2013). Relations between ENSO and the South Atlantic SST modes and their effects on the South American rainfall. *International Journal of Climatology*, 33(8), 2008-2023.
- Klevezal, G. A. (1996). *Recording structures of mammals: Determination of age and reconstruction of life history*. A. A. Balkema Publishers.
- Klevezal, G. A., & Myrick Jr, A. C. (1984). Marks in tooth dentine of female dolphins (Genus *Stenella*) as indicators of parturition. *Journal of Mammalogy*, 65(1), 103-110.
- Knox, T. C., Stuart-Williams, H., Warneke, R. M., Hoskins, A. J., & Arnould, J. P. (2014). Analysis of growth and stable isotopes in teeth of male Australian fur seals

Bibliografía

reveals interannual variability in prey resources. *Marine Mammal Science*, 30(2), 763-781.

- Koen Alonso, M., Crespo, E. A., García, N. A., Pedraza, S. N., & Coscarella, M. A. (1998). Diet of dusky dolphins, *Lagenorhynchus obscurus*, in waters off Patagonia, Argentina. *Fishery Bulletin*, 96(2), 366-374.

- Koen Alonso, M., Crespo, E. A., Pedraza, S. N., Garcia, N. A., & Coscarella, M. A. (2000). Food habits of the South American sea lion, *Otaria flavescens*, off Patagonia, Argentina. *Fishery Bulletin*, 98, 250–263.

- Koen Alonso, M. , Crespo, E. A., García, N. A., Pedraza, S. N., Mariotti, P. A., Vera, B. B., & Mora, N. J. (2001). Food habits of *Dipturus chilensis* (Pisces: Rajidae) off Patagonia, Argentina. *ICES Journal of Marine Science*, 58(1), 288-297.

- La, H. S., Park, K., Wåhlin, A., Arrigo, K. R., Kim, D. S., Yang, E. J., ... & Ha, H. K. (2019). Zooplankton and micronekton respond to climate fluctuations in the Amundsen Sea polynya, Antarctica. *Scientific reports*, 9(1), 1-7.

- Lau, K. M., & Yang, S. (2003). Walker circulation. *Encyclopedia of atmospheric sciences*, 2505, 2510.

- Laws, R. M. (1962). Age determination of Pinnipedia with special reference to growth layers in the teeth. *Z. Saugetierkunde*, 27, 129-146.

- Leal Filho, W., Barbir, J., & Preziosi, R. (2019). *Handbook of climate change and biodiversity*. Springer.

- Leaper, R., Cooke, J., Trathan, P., Reid, K., Rowntree, V., & Payne, R. (2006). Global climate drives southern right whale (*Eubalaena australis*) population dynamics. *Biology Letters*, 2(2), 289-292.

- Learmonth, J. A., MacLeod, C. D., Santos, M. B., Pierce, G. J., Crick, H. Q. P., & Robinson, R. A. (2006). Potential effects of climate change on marine mammals. *Oceanography and Marine Biology*, 44, 431.

Bibliografía

- Lefevre, S., Wang, T., & McKenzie, D. J. (2021). The role of mechanistic physiology in investigating impacts of global warming on fishes. *Journal of Experimental Biology*, 224(1), jeb238840.
- Lentini, C. A. D., Podestá, G. G., Campos, E. J. D., & Olson, D. B. (2001). Sea surface temperature anomalies on the Western South Atlantic from 1982 to 1994. *Continental Shelf Research*, 21(1), 89-112.
- Leonarduzzi, E., Brown, D. R., & Sánchez, R. P. (2010). Seasonal variations in the growth of anchovy larvae (*Engraulis anchoita*) on the Argentine coastal shelf. *Scientia Marina*, 74(2), 267-274.
- Licandeo, R. R., Lamilla, J. G., Rubilar, P. G., & Vega, R. M. (2006). Age, growth, and sexual maturity of the yellownose skate *Dipturus chilensis* in the south-eastern Pacific. *Journal of Fish Biology*, 68(2), 488-506.
- Lighten, J., Incarnato, D., Ward, B. J., van Oosterhout, C., Bradbury, I., Hanson, M., & Bentzen, P. (2016). Adaptive phenotypic response to climate enabled by epigenetics in a K-strategy species, the fish *Leucoraja ocellata* (Rajidae). *Royal Society Open Science*, 3(10), 160299.
- Lindmark, M., Ohlberger, J., & Gårdmark, A. (2022). Optimum growth temperature declines with body size within fish species. *Global Change Biology*, 28(7), 2259-2271.
- Lockyer, C., Mackey, B., Read, F., Härkönen, T., & Hasselmeier, I. (2010). Age determination methods in harbour seals (*Phoca vitulina*) with a review of methods applicable to carnivores. *NAMMCO Scientific Publications*, 8, 245-263.
- Loizaga de Castro, R., Saporiti, F., Vales, D. G., García, N. A., Cardona, L., & Crespo, E. A. (2016). Feeding ecology of dusky dolphins *Lagenorhynchus obscurus*: evidence from stable isotopes. *Journal of Mammalogy*, 97(1), 310-320.
- López-Abbate, M. C., Molinero, J. C., Perillo, G. M., de Cao, M. S. B., Pettigrosso, R. E., Guinder, V. A., ... & Hoffmeyer, M. S. (2019). Long-term changes on estuarine

Bibliografía

ciliates linked with modifications on wind patterns and water turbidity. *Marine environmental research*, 144, 46-55.

- Lovenduski, N. S., & Gruber, N. (2005). Impact of the Southern Annular Mode on Southern Ocean circulation and biology. *Geophysical Research Letters*, 32(11).

- Loza, C. M., Soibelzon, L. H., Tarnawski, B. A., del Corro, M. E., Negrete, J., & Ciancio, M. (2016). Determinación de edades en Otariidae y Phocidae (Carnivora) sobre piezas dentarias, técnicas alternativas. *Revista del Museo de la Plata*, 1(1), 39-56.

- Machado, I., Barreiro, M., & Calliari, D. (2013). Variability of chlorophyll-a in the Southwestern Atlantic from satellite images: Seasonal cycle and ENSO influences. *Continental Shelf Research*, 53, 102-109.

- Mahlalela, P. T., Blamey, R. C., & Reason, C. J. C. (2019). Mechanisms behind early winter rainfall variability in the southwestern Cape, South Africa. *Climate Dynamics*, 53(1), 21-39.

- Mansfield, A. W. (1991). Accuracy of age determination in the grey seal *Halichoerus grypus* of eastern Canada. *Marine Mammal Science*, 7(1), 44-49.

- Manzanilla, S. R. (1989). The 1982–1983 El Niño event recorded in dentinal growth layers in teeth of Peruvian dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*). *Canadian Journal of Zoology*, 67(9), 2120-2125.

- Mariotti, A. (2007). How ENSO impacts precipitation in southwest central Asia. *Geophysical research letters*, 34(16).

- Mariotti, A., Ballabrera-Poy, J., & Zeng, N. (2005). Tropical influence on Euro-Asian autumn rainfall variability. *Climate Dynamics*, 24(5), 511-521.

- Mariotti, P.A. (2006). Algunos aspectos de la biología y ecología de la Raya picuda (*Raja flavirostris* Philippi, 1892) en el litoral patagónico. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn.

Bibliografía

- Marshall, G. J. (2003). Trends in the Southern Annular Mode from observations and reanalyses. *Journal of climate*, 16(24), 4134-4143.
- Martínez Avellaneda, N. (2005). Ciclo anual y variabilidad de baja frecuencia de la temperatura superficial del mar en el Océano Atlántico Sudoccidental. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Masotti, I., Moulin, C., Alvain, S., Bopp, L., Tagliabue, A., & Antoine, D. (2011). Large-scale shifts in phytoplankton groups in the Equatorial Pacific during ENSO cycles. *Biogeosciences*, 8(3), 539-550.
- Massa, A. M., Lucifora, L. O., Hozbor, N. M., Sánchez, R., & Bezzi, S. (2004). Condrictios de la región costera bonaerense y uruguaya. *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros*, 4, 85-100.
- Massa, A. M., Hozbor, N. M. & Patrucco, M. (2011). Denominación común de la raya *Dipturus chilensis*. Informe de Asesoramiento y Transferencia INIDEP 79.
- Matta, M. E., Black, B. A., & Wilderbuer, T. K. (2010). Climate-driven synchrony in otolith growth-increment chronologies for three Bering Sea flatfish species. *Marine Ecology Progress Series*, 413, 137-145.
- Matta, M. E., Tribuzio, C. A., Ebert, D. A., Goldman, K. J., & Gburski, C. M. (2017). Age and growth of elasmobranchs and applications to fisheries management and conservation in the Northeast Pacific Ocean. En *Advances in Marine Biology* (pp. 179-220). Academic Press.
- McCarty, J. P. (2001). Ecological consequences of recent climate change. *Conservation biology*, 15(2), 320-331.
- McPhaden, M. J., Zebiak, S. E., & Glantz, M. H. (2006). ENSO as an integrating concept in earth science. *Science*, 314(5806), 1740-1745.
- Meneghini, B., Simmonds, I., & Smith, I. N. (2007). Association between Australian rainfall and the Southern Annular Mode. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*, 27(1), 109-121.

Bibliografia

- Meredith, M. P., Murphy, E. J., Hawker, E. J., King, J. C., & Wallace, M. I. (2008). On the interannual variability of ocean temperatures around South Georgia, Southern Ocean: Forcing by El Niño/Southern Oscillation and the southern annular mode. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(18-19), 2007-2022.
- Milano, V. N., Grandi, M. F., Schiavini, A., & Crespo, E. (2020). Sea lions (*Otaria flavescens*) from the end of the world: insights of a recovery. *Polar Biology*, 43(6), 695-706.
- Mo, K. C. (2000). Relationships between low-frequency variability in the Southern Hemisphere and sea surface temperature anomalies. *Journal of Climate*, 13(20), 3599-3610.
- Moore, S. E. (2008). Marine mammals as ecosystem sentinels. *Journal of Mammalogy*, 89(3), 534-540.
- Mourtzinis, S., Ortiz, B. V., & Damianidis, D. (2016). Climate change and ENSO effects on Southeastern US climate patterns and maize yield. *Scientific reports*, 6(1), 1-7.
- Munding, C., Fleischer, T., Scheuerlein, A., & Kerth, G. (2022). Global warming leads to larger bats with a faster life history pace in the long-lived Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Communications biology*, 5(1), 1-8.
- Myrick, A. C., Hohn, A. A., Sloan, P. A., Kimura, M. & Stanley, D. D. (1983). Estimating age of spotted and spinner dolphins (*Stenella attenuata* and *Stenella longirostris*) from teeth. National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Memorandum NMFS 30. U.S. Department of Commerce.
- Natanson, L. J. (1993). Effect of temperature on band deposition in the little skate, *Raja erinacea*. *Copeia*, 199-206.

Bibliografía

- Natanson, L. J., Sulikowski, J. A., Kneebone, J. R., & Tsang, P. C. (2007). Age and growth estimates for the smooth skate, *Malacoraja senta*, in the Gulf of Maine. En *Biology of Skates* (pp. 187-202). Springer.
- Navia, A. F., Mejía-Falla, P. A., & Hleap, J. S. (2016). Zoogeography of elasmobranchs in the Colombian Pacific Ocean and Caribbean Sea. *Neotropical Ichthyology*, 14.
- Newman, M., Alexander, M. A., Ault, T. R., Cobb, K. M., Deser, C., Di Lorenzo, E., ... & Smith, C. A. (2016). The Pacific decadal oscillation, revisited. *Journal of Climate*, 29(12), 4399-4427.
- Ñiquen, M., & Bouchon, M. (2004). Impact of El Niño events on pelagic fisheries in Peruvian waters. *Deep sea research part II: topical studies in oceanography*, 51(6-9), 563-574.
- O'Connell, K. A., Di Santo, V., Maldonado, J., Molina, E., & Fujita, M. K. (2019). A tale of two skates: comparative phylogeography of North American skate species with implications for conservation. *Copeia*, 107(2), 297-304.
- Oddone, M. C., Paesch, L., & Norbis, W. (2005). Size at first sexual maturity of two species of rajoid skates, genera *Atlantoraja* and *Dipturus* (Pisces, Elasmobranchii, Rajidae), from the south-western Atlantic Ocean. *Journal of Applied Ichthyology*, 21(1), 70-72.
- Oliveira, L. R. (2011). Vulnerability of South American pinnipeds under El Niño southern oscillation events. En *Global warming impacts- case studies on the economy, human health, and on urban and natural environments* (pp. 237–252). InTech.
- Oliveira, L. R., Fraga, L. D., & Majluf, P. (2012). Effective population size for South American sea lions along the Peruvian coast: the survivors of the strongest El Niño event in history. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92(8), 1835.

Bibliografía

- Olson, P. A. (2009). Pilot whales: *Globicephala melas* and *G. macrorhynchus*. En Encyclopedia of marine mammals (pp. 847–852). Academic Press.
- Orlando, P., Buratti, C. C., Garciarena, A. D., & Buratti, G. E. (2022). Evaluación del efectivo patagónico de anchoíta (*Engraulis anchoita*) y recomendación de captura biológicamente aceptable durante el año 2022. Informe técnico oficial INIDEP 51.
- Oschmann, W. (2009). Sclerochronology. International Journal of Earth Sciences, 98(1), 1-2.
- Osgood, G. J., White, E. R., & Baum, J. K. (2021). Effects of climate-change-driven gradual and acute temperature changes on shark and ray species. Journal of Animal Ecology, 90(11), 2547-2559.
- Owen R. (1848). On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton. Richard & John E. Taylor.
- Pájaro, M., Leonarduzzi, E., Hansen, J. E., & Macchi, G. J. (2011). Análisis del potencial reproductivo de dos poblaciones de *Engraulis anchoita* en el Mar Argentino. Ciencias marinas, 37(4B), 603-618.
- Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H., & Wrigh, P. J. (2002). Manual of fish sclerochronology. Ifremer-IRD coedition.
- Paredes, C., Cardoso, F., & Tarazona, J. (2004). Distribución temporal de moluscos y crustáceos tropicales en la Provincia Peruana y su relación con los eventos El Niño. Revista Peruana de Biología, 11(2), 213-218.
- Parmesan, C. (1996). Climate and species' range. Nature, 382(6594), 765-766.
- Pearson, H. C. (2019). Dusky dolphins of continental shelves and deep canyons. En ethology and behavioral ecology of odontocetes (pp. 387-411). Springer.
- Pedraza, S. N., Schiavini, A. C. M., & Crespo E. A. (2005). Estimación de abundancia de delfines oscuros y comunes. Informe final proyectos de

Bibliografía

investigación. Memoria científico-técnica. Estudio de amenazas para la conservación de mamíferos marinos de Patagonia. Proyecto BBVA, BIOCON 2004.

- Peharda, M., Schöne, B. R., Black, B. A., & Corrège, T. (2021). Advances of sclerochronology research in the last decade. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 570, 110371.

- Penland, C., Sun, D. Z., Capotondi, A., & Vimont, D. J. (2010). A brief introduction to El Niño and La Niña. Washington DC American Geophysical Union Geophysical Monograph Series, 189, 53-64.

- Pereira Santos, C., Sampaio, E., Pereira, B. P., Pegado, M. R., Borges, F. O., Wheeler, C. R., ... & Rosa, R. (2021). Elasmobranch responses to experimental warming, acidification, and oxygen loss- a meta-analysis. *Frontiers in Marine Science*, 8, 735377.

- Philander, S. G. H. (1981). The response of equatorial oceans to a relaxation of the trade winds. *Journal of Physical Oceanography*, 11(2), 176-189.

- Pohl, B., Fauchereau, N., Reason, C. J. C., & Rouault, M. (2010). Relationships between the Antarctic Oscillation, the Madden–Julian oscillation, and ENSO, and consequences for rainfall analysis. *Journal of Climate*, 23(2), 238-254.

- Pollom, R., Charvet, P., Chiamonte, G. E., Cuevas, J. M., Derrick, D. & Paesch, L. (2021). *Dipturus brevicaudatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021:e.T144161826A144161921.<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021.RLTS.T144161826A144161921.en>. Accedido el 15 de septiembre de 2022.

- Polvani, L. M., Previdi, M., & Deser, C. (2011). Large cancellation, due to ozone recovery, of future Southern Hemisphere atmospheric circulation trends. *Geophysical Research Letters*, 38(4).

- R Development Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Bibliografía

- Racault, M. F., Sathyendranath, S., Menon, N., & Platt, T. (2017). Phenological responses to ENSO in the global oceans. *Integrative Study of the Mean Sea Level and Its Components*, 281-297.
- Reason, C. J. C., & Rouault, M. (2005). Links between the Antarctic Oscillation and winter rainfall over western South Africa. *Geophysical research letters*, 32(7).
- Reyes, L. M. (2004). Estado actual y tendencia de la población de lobos marinos de un pelo del centro de Patagonia. XIX Jornadas Argentinas de Mastozoología, Puerto Madryn.
- Reyes, L. M., Crespo, E. A., & Szapkievich, V. (1999). Distribution and population size of the southern sea lion (*Otaria flavescens*) in central and southern Chubut, Patagonia, Argentina. *Marine Mammal Science*, 15(2), 478-493.
- Rivas, A. L. (2010). Spatial and temporal variability of satellite-derived sea surface temperature in the southwestern Atlantic Ocean. *Continental Shelf Research*, 30(7), 752-760.
- Riverón, S., Raoult, V., Baylis, A. M., Jones, K. A., Slip, D. J., & Harcourt, R. G. (2021). Pelagic and benthic ecosystems drive differences in population and individual specializations in marine predators. *Oecologia*, 196(3), 891-904.
- Rodríguez, D. H., Dassis, M., de Leon, A. P., Barreiro, C., Farenga, M., Bastida, R. O., & Davis, R. W. (2013). Foraging strategies of southern sea lion females in the La Plata River Estuary (Argentina–Uruguay). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 88, 120-130.
- Rogers, J. C., & Van Loon, H. (1982). Spatial variability of sea level pressure and 500 mb height anomalies over the Southern Hemisphere. *Monthly Weather Review*, 110(10), 1375-1392.
- Rojas, P. M., Landaeta, M. F., & Herrera, R. U. (2011). Eggs and larvae of anchoveta *Engraulis ringens* off northern Chile during the 1997-1998 El Niño event. *Revista de biología marina y oceanografía*, 46(3), 405-419.

Bibliografía

- Román González, A. (2021). Sclerochronology in the Southern Ocean. *Polar Biology*, 44(8), 1485-1515.
- Romero, M. A., Dans, S. L., García, N., Svendsen, G. M., González, R., & Crespo, E. A. (2012). Feeding habits of two sympatric dolphin species off North Patagonia, Argentina. *Marine Mammal Science*, 28(2), 364-377.
- Romero, M. A., Grandi, M. F., Túnez, J. I., Gribaudo, C. A., Reyes, L. M., Dassis, ... & Negrete, J. (2019). *Otaria flavescens*. En SAYDS–SAREM Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina.
- Ropelewski, C. F., & Jones, P. D. (1987). An extension of the Tahiti-Darwin southern oscillation index. *Monthly weather review*, 115(9), 2161-2165.
- Rosas, F. C., Pinedo, M. C., Marmontel, M., & Haimovici, M. (1994). Seasonal movements of the South American sea lion (*Otaria flavescens*, Shaw) off the Rio Grande do Sul coast, Brazil. *Mammalia*, 58, 51-59.
- Rosenblatt, A. E., Heithaus, M. R., Mather, M. E., Matich, P., Nifong, J. C., Ripple, W. J., & Silliman, B. R. (2013). The roles of large top predators in coastal ecosystems: new insights from long-term ecological research. *Oceanography*, 26(3), 156-167.
- Rountrey, A. N., Coulson, P. G., Meeuwig, J. J., & Meekan, M. (2014). Water temperature and fish growth: otoliths predict growth patterns of a marine fish in a changing climate. *Global change biology*, 20(8), 2450-2458.
- Saba, G. K., Fraser, W. R., Saba, V. S., Iannuzzi, R. A., Coleman, K. E., Doney, S. C., ... & Schofield, O. M. (2014). Winter and spring controls on the summer food web of the coastal West Antarctic Peninsula. *Nature communications*, 5(1), 1-8.
- Sarmiento, J. L., Gruber, N., Brzezinski, M. A., & Dunne, J. P. (2004). High-latitude controls of thermocline nutrients and low latitude biological productivity. *Nature*, 427(6969), 56-60.

Bibliografía

- Schöne, B. R. (2003). A 'clam-ring' master-chronology constructed from a short-lived bivalve mollusc from the northern Gulf of California, USA. *The Holocene*, 13(1), 39-49.
- Selvig, K. A., & Selvig, S. K. (1962). Mineral content of human and seal cementum. *Journal of Dental Research*, 41(3), 624–632.
- Sergio, F., Schmitz, O. J., Krebs, C. J., Holt, R. D., Heithaus, M. R., Wirsing, A. J., ... & Korpimäki, E. (2014). Towards a cohesive, holistic view of top predation: a definition, synthesis and perspective. *Oikos*, 123(10), 1234-1243.
- Seyboth, E., Groch, K. R., Dalla Rosa, L., Reid, K., Flores, P. A., & Secchi, E. R. (2016). Southern right whale (*Eubalaena australis*) reproductive success is influenced by krill (*Euphausia superba*) density and climate. *Scientific reports*, 6(1), 1-8.
- Sielfeld, W., Laudien, J., Vargas, M., & Villegas, M. (2010). El Niño induced changes of the coastal fish fauna off northern Chile and implications for ichthyogeography (Cambios de la fauna íctica del norte de Chile inducidos por El Niño y sus implicancias en la ictiogeografía). *Revista de biología marina y oceanografía*, 45(S1), 705-722.
- Silveira, S. (2009). Estructura de la población de la raya *Dipturus chilensis* capturada por la flota comercial dirigida a la pesca de merluza (*Merluccius hubbsi*). Universidad de la República, Montevideo.
- Silvestri, G. E., & Vera, C. S. (2003). Antarctic Oscillation signal on precipitation anomalies over southeastern South America. *Geophysical Research Letters*, 30, 2115.
- Simmonds, M. P., & Isaac, S. J. (2007). The impacts of climate change on marine mammals: early signs of significant problems. *Oryx*, 41(1), 19-26.
- Sleeman, J. C., Meekan, M. G., Fitzpatrick, B. J., Steinberg, C. R., Ancel, R., & Bradshaw, C. J. (2010). Oceanographic and atmospheric phenomena influence the

abundance of whale sharks at Ningaloo Reef, Western Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 382(2), 77-81.

- Soppa, M. A., Völker, C., & Bracher, A. (2016). Diatom phenology in the southern ocean: mean patterns, trends and the role of climate oscillations. *Remote Sensing*, 8(5), 420.

- Soto, K.H. (1999). Efectos de El Niño 1997–1998 sobre el ciclo reproductivo del lobo marino chusco *Otaria byronia* en las islas Ballestas, Pisco, Perú. Universidad Nacional Agraria, La Molina.

- Speer, J. H. (2010). *Fundamentals of tree-ring research*. University of Arizona Press.

- Steinberg, D. K., Ruck, K. E., Gleiber, M. R., Garzio, L. M., Cope, J. S., Bernard, K. S., ... & Ross, R. M. (2015). Long-term (1993–2013) changes in macrozooplankton off the Western Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 101, 54-70.

- Stella, J. L. (2018). Patrones mensuales de precipitación y temperatura media asociados a la Oscilación Antártica (AAO) o Modo Anular del Sur (SAM) sobre el territorio argentino. 2.

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

- Stenseth, N. C., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K. S., ... & Adlandsvik, B. (2003). Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1529), 2087-2096.

- Stevenson, & D.K., Campana, S.E., (1992). Otolith Microstructure Examination and Analysis Long-term otolith growth chronologies in relation to cod stock dynamics and

climate in the Northeast Atlantic View project. Otolith Microstructure Examination and Analysis 117.

- Stenseth, N. C., Ottersen, G., Hurrell, J. W., & Belgrano, A. (Eds.). (2004). Marine ecosystems and climate variation: the North Atlantic-a comparative perspective. Oxford University Press.

- Stokes, M.A., & Smiley, T.L., (1968). An Introduction to Tree-Ring Dating. The University of Arizona Press.

- Surman, C. A., & Nicholson, L. W. (2009). The good, the bad and the ugly: ENSO-driven oceanographic variability and its influence on seabird diet and reproductive performance at the Houtman Abrolhos, Eastern Indian Ocean. *Marine Ornithology*, 37, 129-138.

- Tershy, B. R., Breese, D., & Alvarez-Borrego, S. (1991). Increase in cetacean and seabird numbers in the Canal de Ballenas during an El Niño-Southern Oscillation event. *Marine Ecology Progress Series*, 69, 299-302.

- Thomas, C. D. (2010). Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions*, 16(3), 488-495.

- Thompson, D., Duck, C. D., McConnell, B. J., & Garrett, J. (1998). Foraging behaviour and diet of lactating female southern sea lions (*Otaria flavescens*) in the Falkland Islands. *Journal of Zoology*, 246(2), 135-146.

- Towner, A. V., Underhill, L. G., Jewell, O. J., & Smale, M. J. (2013). Environmental influences on the abundance and sexual composition of white sharks *Carcharodon carcharias* in Gansbaai, South Africa. *PloS one*, 8(8), e71197.

- Trathan, P. N., Brierley, A. S., Brandon, M. A., Bone, D. G., Goss, C., Grant, S. A., ... & Watkins, J. L. (2003). Oceanographic variability and changes in Antarctic krill (*Euphausia superba*) abundance at South Georgia. *Fisheries oceanography*, 12(6), 569-583.

Bibliografía

- Trenberth, K. E. (1979). Interannual variability of the 500 mb zonal mean flow in the Southern Hemisphere. *Monthly Weather Review*, 107(11), 1515-1524.
- Trenberth, K. E. (1981). Interannual variability of the Southern Hemisphere 500 mb flow: Regional characteristics. *Monthly Weather Review*, 109(1), 127-136.
- Trenberth, K. E. (1997). The definition of El Niño. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 78(12), 2771-2778.
- Trenberth, K. E., Branstator, G. W., Karoly, D., Kumar, A., Lau, N. C., & Ropelewski, C. (1998). Progress during TOGA in understanding and modeling global teleconnections associated with tropical sea surface temperatures. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 103(C7), 14291-14324.
- Trenberth, K. E., & Stepaniak, D. P. (2001). A new index of El Niño related to decadal variability. *Exchanges*, 25.
- Trenberth, K. E., Jones, P. D., Ambenje, P., Bojariu, R., Easterling, D., Tank, A. K., ... & Zhai, P. (2007). Observations: surface and atmospheric climate change. In *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press.
- Turk, D., McPhaden, M. J., Busalacchi, A. J., & Lewis, M. R. (2001). Remotely sensed biological production in the equatorial Pacific. *Science*, 293(5529), 471-474.
- Valenzuela, L. O., Sironi, M., Rowntree, V. J., & Seger, J. (2009). Isotopic and genetic evidence for culturally inherited site fidelity to feeding grounds in southern right whales (*Eubalaena australis*). *Molecular Ecology*, 18(5), 782-791.
- Vales, D. G., Cardona, L., Loizaga, R., García, N. A., & Crespo, E. A. (2020). Long-term stability in the trophic ecology of a pelagic forager living in a changing marine ecosystem. *Frontiers in Marine Science*, 7, 87.
- Valiente, Ò. M. (1996). Guía bibliográfica de teleconexiones del fenómeno ENSO (El Niño-Oscilación del Sur). *Revista de geografía*, 1, 125-143.
- Van Waerebeek, K., & Würsig, B. (2009). Dusky dolphin: *Lagenorhynchus obscurus*. En *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 335-338). Academic Press.

Bibliografía

- Van Waerebeek, K. (1993). Geographic variation and sexual dimorphism in the skull of the dusky dolphin, *Lagenorhynchus obscurus* (Gray, 1828). *Fishery Bulletin*, 91, 754-774.
- Vecchi, G. A., Soden, B. J., Wittenberg, A. T., Held, I. M., Leetmaa, A., & Harrison, M. J. (2006). Weakening of tropical Pacific atmospheric circulation due to anthropogenic forcing. *Nature*, 441(7089), 73-76.
- Vecchi, G. A., & Wittenberg, A. T. (2010). El Niño and our future climate: where do we stand?. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 1(2), 260-270.
- Vera, C. S., & Osman, M. (2018). Activity of the Southern Annular Mode during 2015–2016 El Niño event and its impact on Southern Hemisphere climate anomalies. *International Journal of Climatology*, 38, e1288-e1295.
- Volkoff, H., & Rønnestad, I. (2020). Effects of temperature on feeding and digestive processes in fish. *Temperature*, 7(4), 307-320.
- Vollmer, N. L., Ashe, E., Brownell Jr, R. L., Cipriano, F., Mead, J. G., Reeves, R. R., ... & Williams, R. (2019). Taxonomic revision of the dolphin genus *Lagenorhynchus*. *Marine Mammal Science*, 35(3), 957-1057.
- Waessle, J.A. (2009). Análisis de las capturas de *Dipturus chilensis* en la ZCPAU en mareas realizadas por el B/P SURESTE 501 con observadores a bordo. Período 2004-2008. Informe de investigación INIDEP 15.
- Wallace, J. M., & Gutzler, D. S. (1981). Teleconnections in the geopotential height field during the Northern Hemisphere winter. *Monthly weather review*, 109(4), 784-812.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., ... & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389-395.
- Waluda, C. M., Trathan, P. N., & Rodhouse, P. G. (1999). Influence of oceanographic variability on recruitment in the *Illex argentinus* (Cephalopoda:

Ommastrephidae) fishery in the South Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 183, 159-167.

- Waluda, C. M., Trathan, P. N., & Rodhouse, P. G. (2004). Synchronicity in southern hemisphere squid stocks and the influence of the Southern Oscillation and Trans Polar Index. *Fisheries Oceanography*, 13(4), 255-266.

- Wang, C., Deser, C., Yu, J. Y., DiNezio, P., & Clement, A. (2017). El Niño and southern oscillation (ENSO): a review. *Coral reefs of the eastern tropical Pacific*, 85-106.

- Wang, J., & Ikeda, M. (2000). Arctic oscillation and Arctic sea-ice oscillation. *Geophysical Research Letters*, 27(9), 1287-1290.

- Warren, W. G. (1980). On removing the growth trend from dendrochronological data. *Tree-Ring Bulletin*, 40, 35-44.

- Werner, R., & Campagna, C. (1995). Diving behaviour of lactating southern sea lions (*Otaria flavescens*) in Patagonia. *Canadian Journal of Zoology*, 73(11), 1975-1982.

- White, T. (2008). The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews*, 83(3), 227-248.

- White, W. B., & Peterson, R. G. (1996). An Antarctic circumpolar wave in surface pressure, wind, temperature and sea-ice extent. *Nature*, 380(6576), 699-702.

- Whitehead, H. (2009). Sperm whale: *Physeter macrocephalus*. En *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 1091–1096). Academic Press.

- Widlansky, M. J., Long, X., & Schloesser, F. (2020). Increase in sea level variability with ocean warming associated with the nonlinear thermal expansion of seawater. *Communications Earth & Environment*, 1(1), 1-12.

- Wigley, T. M., Briffa, K. R., & Jones, P. D. (1984). On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 23(2), 201-213.

Bibliografia

- Wilson, S. G., Taylor, J. G., & Pearce, A. F. (2001). The seasonal aggregation of whale sharks at Ningaloo Reef, Western Australia: currents, migrations and the El Niño/Southern Oscillation. *Environmental Biology of Fishes*, 61(1), 1-11.
- Wittmann, T. A., Izzo, C., Doubleday, Z. A., McKenzie, J., Delean, S., & Gillanders, B. M. (2016). Reconstructing climate–growth relations from the teeth of a marine mammal. *Marine Biology*, 163(4), 1-11.
- Wolter, K. (1987). The Southern Oscillation in surface circulation and climate over the tropical Atlantic, Eastern Pacific, and Indian Oceans as captured by cluster analysis. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 26(4), 540-558.
- Wolter, K., & Timlin, M. S. (1998). Measuring the strength of ENSO events: How does 1997/98 rank?. *Weather*, 53(9), 315-324.
- Wolter, K., & Timlin, M. S. (2011). El Niño/Southern Oscillation behaviour since 1871 as diagnosed in an extended multivariate ENSO index (MEI. ext). *International Journal of Climatology*, 31(7), 1074-1087.
- Wood, S. N. (2006). *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. Chapman and Hall: CRC Press, Boca Raton, FL.
- Würsig, B., & Würsig, M. (2009). *The dusky dolphin: master acrobat off different shores*. Academic Press.
- Würsig, B., Duprey, N., & Weir, J. (2007). Dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*) in New Zealand waters. Present knowledge and research goals. *DOC Research and Development Series*, 270, 1-28.
- Zhang, Q., Guan, Y., & Yang, H. (2008). ENSO amplitude change in observation and coupled models. *Advances in Atmospheric Sciences*, 25(3), 361-366.

TRABAJO DE RESPALDO

De acuerdo con lo establecido en el reglamento de la Carrera de Doctorado de la Universidad Nacional del Comahue, se presenta el siguiente trabajo de respaldo a la Tesis Doctoral:

- Heredia, F. M., Sosa Drouville, A., Srur, A. M., Crespo, E. A., & Grandi, M. F. (2021). Climate anomalies influence tooth growth patterns of South American sea lion. *Marine Mammal Science*, 1–15. <https://doi.org/10.1111/mms.12850>

Climate anomalies influence tooth growth patterns of South American sea lions

Federico M. Heredia¹  | Ailin Sosa Drouville¹  | Ana M. Srur² | Enrique A. Crespo^{1,3} | M. Florencia Grandi¹ 

¹Laboratorio de Mamíferos Marinos, Centro Para el Estudio de Sistemas Marinos (CESIMAR), CONICET, Puerto Madryn, Chubut, Argentina

²Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), CCT CONICET, Mendoza, Argentina

³Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn, Chubut, Argentina

Correspondence

Federico M. Heredia, Bv. Alnte Brown 2915, Puerto Madryn 9120, Chubut, Argentina.
Email: fheredia@cenpat-conicet.gov.ar

Abstract

El Niño-Southern Oscillation (ENSO) and Southern Annular Mode (SAM) indirectly affect tooth growth of marine mammals, through changes in prey abundance, availability, and composition. This is reflected as variation in the dentine deposition, which determines the formation of annual layers, called growth layer groups (GLGs). The aim of this work was to study potential effects of ENSO and SAM on South American sea lion (*Otaria byronia*) of Patagonia, by examining interannual variability of GLG width. Adapting dendrochronological techniques, we analyzed 97 individuals (60 females and 37 males) and built six chronologies (three for each sex) by using cubic splines with different rigidity. Chronologies were correlated with MEI (Multivariate ENSO Index) and SAM index time series, considering lags in the biological response. The chronologies of females spanned 39 years and only two of these chronologies showed negative correlation with 1 year lagged SAM events. The chronologies of males spanned 23 years, but none showed significant correlation with these indexes. Our results did not indicate any ENSO effects on this species, while positive SAM events could reduce the abundance or availability of South American sea lion's prey, affecting the nutritional status of females and generating thinner GLGs during the next year.

KEYWORDS

chronologies, ENSO, growth layer group, SAM, South American sea lion

1 | INTRODUCTION

Many of the ecological processes of marine ecosystems are influenced by climate and environmental factors. Changes in sea surface temperature, wind condition, sea front formation, and the extension and seasonality of ice, may directly affect the composition and phenology of primary producers, as well as primary productivity (Constable et al., 2014; Racault et al., 2017; Soppa et al., 2016). These shifts in basal trophic levels may spread throughout the food web, indirectly affecting the survival, growth, reproductive success, and distribution of species that occupy intermediate and upper trophic levels (Díaz & Ortlieb, 1993; Learmonth et al., 2006; Paredes et al., 2004; Rojas et al., 2011; Waluda et al., 1999). Marine mammals, particularly species that occupy upper trophic levels, have shown sensitivity to climate changes, making them some of the best sentinels of the oceanic and coastal environments (Constable et al., 2014; Moore, 2008; Sergio et al., 2014). For example, Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella*) populations of Antarctica, showed a reduction of their fitness and pup production during climate anomalies, due to changes in prey availability (Forcada et al., 2005, 2008).

Moreover, some marine mammals have presented anomalous tooth growth variation and hypocalcified dentine layers during these events or in subsequent years, as a consequence of changes in prey abundance, availability, and composition (Boyd & Roberts, 1993; Dellabianca et al., 2012; Manzanilla, 1989). In this sense, climate anomalies could alter the structure or the annual growth pattern of teeth, as well as physiological changes occurring in birth, at sexual maturity, or during pregnancy (Hohn et al., 1989; Perrin & Myrick, 1980). In marine mammals, the annual growth pattern of dentine, is defined by the alternation of a pair of dark and light layers (translucent and opaque layers with transmitted light) called a growth layer group (GLG; Laws, 1962; Myrick et al., 1983). Particularly, dentine presents high sensitivity to changes in the diet, and the mineralization process of GLGs depends on the contribution of vitamins and minerals ingested with food (Klevezal, 1996; Laws, 1962; Selvig & Selvig, 1962). Consequently, nutritional deficit can lead to narrow GLGs deposition, while good nutritional condition can lead to wider GLGs formation (Boyd & Roberts, 1993; Hanson et al., 2009; Klevezal, 1996; Knox et al., 2014; Wittmann et al., 2016). In this context, the growth variation of GLGs can be used to investigate the relationships between climate anomalies and dietary changes of marine mammals, providing ecological information for decades.

El Niño-Southern Oscillation (ENSO) and Southern Annular Mode (SAM), dominate climate variability in the Southern Ocean (Stenseth et al., 2002, 2003). ENSO positive phases called “El Niño” have strong influence on the Pacific basin, weakening the trade winds along the equator and increasing the atmospheric pressure in the western Pacific, which causes a decrease in atmospheric pressure in the eastern Pacific. Likewise, oceanographic conditions present anomalously high sea surface temperatures, deep surface mixed layer, and deep thermocline along the eastern Pacific coast (Barber & Chavez, 1983; McPhaden et al., 2006). On the other hand, SAM positive phases are characterized by the movement of the westerly winds towards the pole, causing low-pressure anomalies over Antarctica and high-pressure anomalies over the mid-latitudes. Also, these events are associated with cold sea surface temperature and increased upwelling in Antarctica, whereas opposite conditions occur over the mid-latitudes (Abram et al., 2014; Lovenduski & Gruber, 2005; Marshall, 2003). Moreover, ENSO and SAM anomalies can be negatively correlated during spring and early summer, generating circulation anomalies at the extratropical and polar regions, as well as influencing the rainfall regime in southeastern South America (Vera & Osman, 2018).

Previous studies have shown the effects of these climate anomalies on growth, feeding, and reproduction of many pinnipeds of South America, including the South American sea lion (*Otaria byronia*¹; Boyd & Roberts, 1993; Forcada et al., 2008; Hanson et al., 2009; Oliveira, 2011; Oliveira et al., 2012). The South American sea lion is one of the most common pinnipeds distributed along the South American coast from northern Peru to southern Brazil (Crespo et al., 2012; Rosas et al., 1994). It presents strong sexual dimorphism, with adult females that reach 1.5–2 m long and weigh up to 170 kg and adult males that reach 2.6 m in length and weigh 300–350 kg (Cárdenas-Alayza et al., 2016). Females take a wide spectrum of prey and usually remain in coastal waters, while males have a more restricted diet and move farther offshore, suggesting that these feeding habits are related to different use of habitat, feeding strategies, and food resources (Koen Alonso et al., 2000). In this sense, South American sea lions are

generalist feeders that are capable of varying dietary habits in response to changes in prey abundance and availability (Muñoz et al., 2013; Sepúlveda et al., 2015).

Particularly, the population size in the Argentine Sea is estimated to be over 200,000 individuals (Romero et al., 2019). The stocks of Patagonia encompass ~88% of the population, and their growth rates increase positively (5.6%, 6.0%, 7.1%, and 8.8% in northern, central, southern Patagonia, and Fuegian Archipelago, respectively; Dans et al., 2004; Grandi et al., 2015; Milano et al., 2020; Reyes, 2004; Romero et al., 2019). Although these stocks have been widely studied, it is important to understand how climate anomalies affect sea lion populations to inform management and conservation efforts. In this sense, the aim of this work was to study potential effects of ENSO and SAM on South American sea lions of Patagonia, by examining the interannual variability in the GLG width of their teeth. Finally, we expect that during positive phases of ENSO and SAM, narrower GLGs will be observed in the dentine as a response to environmental changes that negatively impact on the predator's diet. On the other hand, environmental changes will not affect South American sea lion diet during negative phases of these anomalies, and consequently wider GLGs will be observed.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Sampling and tooth preparation

Upper canines were sampled from 97 South American sea lions (60 females and 37 males) stranded or incidentally caught by fisheries in the Patagonian coast (40°S–48°S), during 1990–2014 (Figure 1). These samples are stored at the Marine Mammal Collection of the CESIMAR (CONICET), Argentina. Sexually mature individuals were selected (i.e., females older than 6 years and males older than 4 years; Grandi et al., 2010) to avoid bias from sexually immature individuals. Body growth trend of pinnipeds decreases with age, except for a spurt of growth during adolescence (McLaren & Smith, 1985). In this sense, mature individuals represent the complete growth trend during different life stages, while juveniles have not reached their final growth, so can lead to underestimating body growth trend. The teeth of females are smaller than those of males, the pulp cavity fills up after ~16 years, and the latest GLGs are tightly arranged close to the pulp cavity. Also, females' teeth present a higher number of accessory layers, which usually complicate identification of the growth pattern. On the other hand, teeth of males are bigger, the pulp cavity remains open during their lifetime, and the GLG contrast is better than that for females' teeth (Crespo et al., 1994). Consequently, the preparation of female tooth sections and male half teeth was convenient for age determination of the individuals, allowing the identification of GLGs patterns in the dentine (Crespo, 1988; Crespo et al., 1994; Loza et al., 2016).

The upper canines of females were ground sagittally on both sides, obtaining central thin sections of 40–100 μm . Later, the tooth sections of females were polished with sandpaper (400–1,000 of increasingly finer grain), improving the identification of GLGs with transmitted light. On the other hand, the half teeth of males were prepared so that the upper canines were sagittally sectioned through the center of the pulp cavity using a handsaw. The best half tooth of each male was polished and etched in 5% nitric acid. Each male half tooth was washed with water to remove the acid, and dried at room temperature (Bow & Purday, 1966). Finally, the surface was rubbed with acetone, highlighting a sequence of ridges corresponding to the GLGs pattern.

2.2 | Digital images and GLG width measurement

Female tooth sections and male half teeth were examined under a stereo microscope Leica MZ6 allowing the identification of the GLGs and age determination of the individuals (Figures 2 and 3). This process was conducted by two different observers in different reading sessions. The final age assignment for each individual was granted

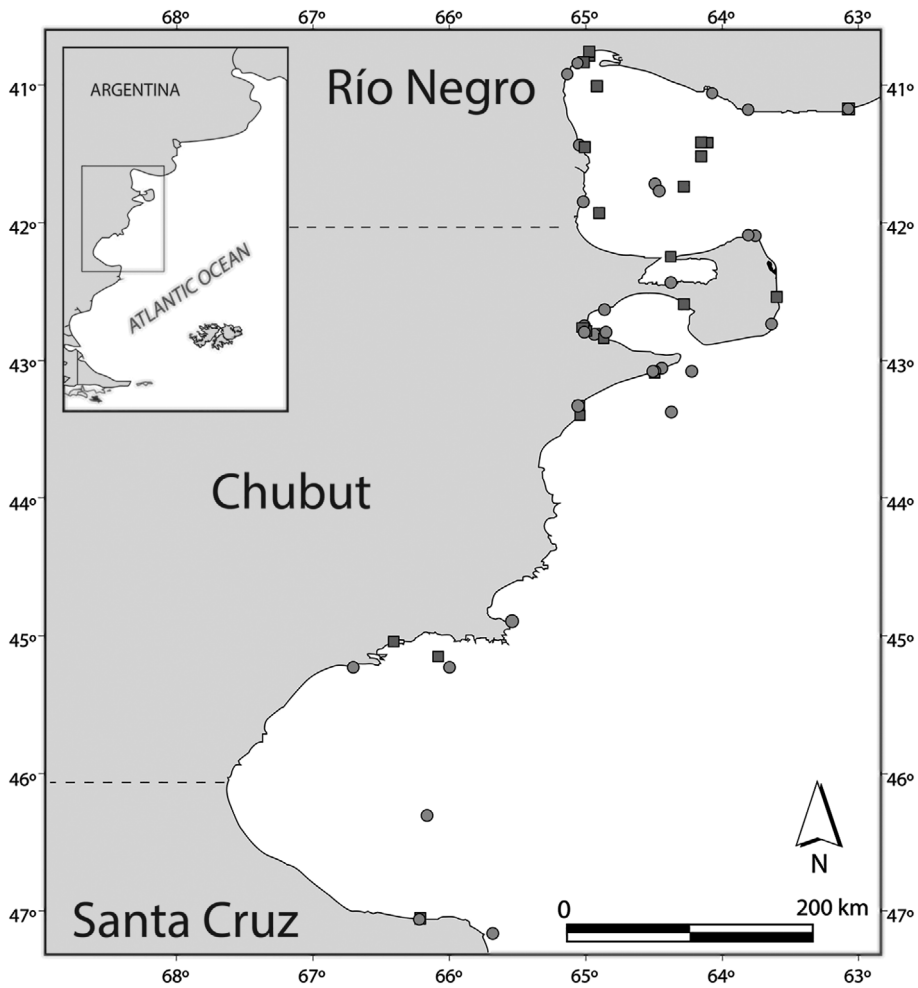


FIGURE 1 Map of the Patagonian marine ecosystem showing the location of South American sea lions, *Otaria byronia*, stranded or incidentally caught by various fisheries. Dots represent South American sea lion females and squares represent males.

accordingly to the consensus between both reading sessions. Female tooth sections were photographed in root, neck, and crown with a digital camera Leica EC3 integrated to the stereo microscope. An image mosaic was constructed by mounting all the photograph sections of each female tooth section. Male half teeth were photographed with a Cannon Rebel camera attached to a stand, using 18–55 mm lens.

From all the photographs, GLG width was measured in the dentine by using Leica Application Suite V3.4.0 software. This software allowed observers to plot different points on the edge of each GLG and extend a perpendicular line between them taking into account the scale of photograph. Consequently, this plotted line represents an accurate measurement of the GLG width. All measurements were taken on the external face of the tooth, from the neonatal line to the pulp cavity (i.e., the neonatal line is laid at the moment of birth). The first GLG was measured near the edge between the dentine and the cementum, while subsequent GLGs measurements were made towards the tooth root in a staggered way (Figures 2 and 3). As GLG width varies throughout its entire path, the measurements were taken in the most stable width area (i.e., that area in which successive measurements remained relatively

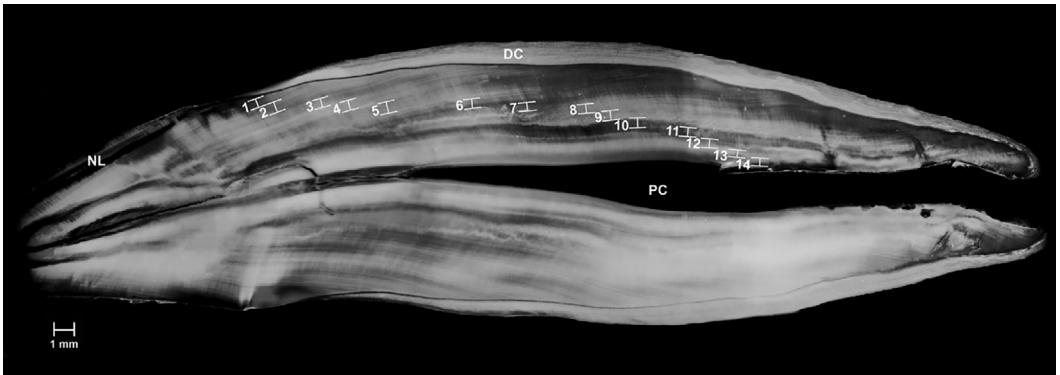


FIGURE 2 An example tooth thin section of a South American sea lion female (ID CNPMAM100.129). The white numbers in the dentine show the different GLGs identified, according to their growth pattern. The pulp cavity (PC), neonatal line (NL), and dentine-cementum interface (DC) are indicated.

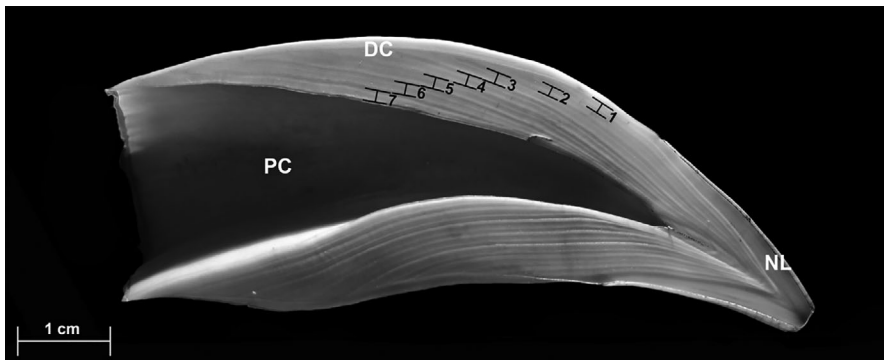


FIGURE 3 An example half tooth of a South American sea lion male (ID CNPMAM100.931). The black numbers in the dentine show the different GLGs identified, according to their growth pattern. The pulp cavity (PC), neonatal line (NL), and dentine-cementum interface (DC) are indicated.

similar). Those GLGs located near the pulp cavity that presented a tight growth pattern, were considered for the age determination, but excluded in the measurement process in order to avoid erroneous width values.

2.3 | Dating and crossdating techniques

The dating process established correspondences between each GLG and the calendar year of formation. Therefore, the year of death of each individual is recorded to obtain accurate chronology of formation. Based on back-counting from year of death, we assigned a calendar year to each GLG, starting at the last GLG formed close to the pulp cavity. It was established that the formation date of the innermost GLG corresponds to January prior to the year of death. Between January 10 and 25, South American sea lion register the maximum peak of births (Campagna, 1985), so it was assumed January as the most probable date of GLG formation.

In addition to this dating process, a second verification step was required to validate the assignment of the calendar year to each GLG. In this sense, crossdating among samples is a common technique used in dendrochronology (tree-ring dating), and has been more recently adopted in sclerochronology (calcified structures of aquatic organisms

dating; Black et al., 2005; Hamilton & Evans, 2018; Schöne, 2003). Crossdating consists of verifying the same growing pattern in different individuals that share a common environment (Douglass, 1941). That means that different teeth with GLGs formed in the same calendar year, should exhibit synchrony in their width values among time series. This process began by determining the correlation between a pair of time series that overlapped at least half of the years of the average age. If the Pearson coefficient was below 0.7 ($r < 0.7$), photographs were reexamined to fix possible errors, which could be due to erroneous width measurements or to missing/adding GLGs. Following reevaluation, the correlation value between both chronologies was improved, and a new averaged series was created. This new series called the “master series,” allowed the progressive incorporation of individual time series to the analysis, verifying significant correlation values above 0.7, otherwise the individual time series was discarded.

2.4 | Detrending individual and chronologies

As well as crossdating, dendrochronology and sclerochronology provide methodological and statistical tools conducive to the analysis of the climatic signal present in growth time series. In particular, detrending highlights the common environmental signal of the population, controlling for unwanted noise related to individual age, body size, or physiological condition (Cook et al., 1990; Fritts, 1976). In this way, the use of dimensionless growth index (GI) accomplishes this, and enables the building of a composite chronology in which individual time series contributes with equal weight. The GI at year t is defined as the ratio between the GLG width in year t (R_t) and the expected GLG width value at year t (G_t) (Fritts, 1976; Hamilton & Evans, 2018; Schöne, 2003). If $GI = 1$ then R_t and G_t are equal, and exogenous influences as climate anomalies have not occurred:

$$\text{Growth Index (GI)} = R_t / G_t$$

Multiple growth models were described for G_t estimation (Fritts, 1976). The `dplR` package (Bunn, 2008) in R (R Core Team, 2019) allows the standardization of GLG width time series into GI time series, using different models like negative exponential curve, horizontal line, or cubic smoothing splines. However, observable growth patterns in marine mammal teeth do not follow a linear trend, but rather show increasing and decreasing values over time. In this sense, cubic smoothing splines are the most convenient for GLG time series, because they fit more flexibly to them. They also consider autocorrelation in the data and remove different amounts of variance depending on the spline rigidity (Hamilton & Evans, 2018; Hamilton et al., 2019). In this sense, three different cubic smoothing splines of 67%, 50%, and 30% frequency cutoff of the time series length (n) were applied in both sexes. Finally, females were standardized with cubic smoothing splines of ~8, 6, and 4 years, while males were standardized with cubic smoothing splines of ~5, 4, and 3 years, respectively.

After detrending individual series with cubic splines, six standard chronologies were obtained, averaging all individual GI for the same years, and summarizing these values into unique growth value per year. Then, standard chronologies were truncated to keep those years with more than four GLGs, and \bar{r} and the expressed population signal (EPS) statistics were calculated for each one, considering a minimum correlation overlap of five years. \bar{r} shows the common signal between the individual series included in the chronologies, while EPS indicates how well one standard chronology of the sample, represents the hypothetical perfect chronology (Briffa, 1999; Wigley et al., 1984).

2.5 | Correlation between GLGs with ENSO and SAM indices

MEI (multivariate ENSO index) is defined as the first seasonally varying principal component of six atmosphere and ocean variable fields in the tropical Pacific basin (Wolter & Timlin, 1993), and the SAM index is based on the zonal pressure difference between the latitudes of 40°S and 65°S (Marshall, 2003). Annual SAM values were obtained

from <https://legacy.bas.ac.uk/met/gjma/sam.html> (accessed July 17, 2020) and bimonthly values for ENSO were obtained from <https://www.psl.noaa.gov/enso/mei.old/>. On average, positive and negative phases of the ENSO start in May or June and end in the following April since 1950 (Trenberth, 1997), so annual values of MEI were obtained averaging bimonthly values from May–June of the previous year to April–May of the considered year.

Because growth variations in predators are unlikely to be immediate, time lags may reflect the deferred effects of environmental changes in the availability and abundance of prey. Coinciding with preliminary studies based on climate anomalies effects on other pinniped species (Knox et al., 2014; Wittmann et al., 2016) and South American sea lion prey in Patagonia (Waluda et al., 1999), lags in the biological response from 1 to 6 years, and from 1 to 2 years were chosen for ENSO and SAM events, respectively. Finally, standard chronologies were correlated with MEI and SAM index time series using Pearson's correlation coefficient and considering these time lags.

3 | RESULTS

Tooth preparation techniques effectively highlighted dentine GLGs, allowing their identification and measurement. Out of the total teeth examined, female ages ranged from 6 to 23 years and those of male from 4 to 13 years. Forty percent of female time series and 32% of male time series were reexamined after crossdating because of poor correlation with their averaged time series ($r < 0.7$). Poor correlations in both sexes were due to misidentification of and incorrect age determination. In some cases, many GLGs were misidentified as incomplete near the pulp cavity, resulting in adjustment of +1 GLG. On the other hand, some accessory layers were misidentified as true GLGs resulting in adjustment of -2 or -1 GLGs.

Among females the individual time series showed an average age of 12.43 years, spanning 42 years (1970–2012). The total length of the chronologies of females was 39 years (1972–2011) (Figure 4a). Those calculated by cubic splines of $67\%n$ years and 6 years, showed better EPS values and \bar{r} values and also presented negative correlation with 1 year lagged SAM events (Table 1 and Figure 5). Nevertheless, these series did not show any correlation with MEI or lagged MEI time series (Table 1). On the other hand, time series of males showed an average of 8.54 years, spanning 26 years (1981–2007). Moreover, the chronologies of males spanned 23 years (1983–2006; Figure 4b). That chronology obtained with a spline of 4 years showed the best values of EPS and (Table 1). However, none of males' chronologies showed a significant correlation with MEI, SAM, or lagged time series of these climate modes (Table 1).

4 | DISCUSSION

The need for reinspection of the series was higher in females than males. This was likely because female tooth sections presented some accessory layers that respond to changes in the general metabolism such as ovulation, pregnancy, parturition, and lactation (Klevezal, 1996; Klevezal & Myrick, 1984; Mansfield, 1991). On the other hand, male GLGs were more separated from each other, and the presence of accessory layers is not so frequent. Thus, age determination was more difficult for females, misinterpreting accessory layers as annual GLGs. However, the visual crossdating process assisted in the detection of these errors, allowing the correction and progressive incorporation of all individual time series into their respective master series, enhancing the common climatic signal, and stretching the average series to previous years.

The detrending process consisted of the application of three smoothing cubic splines with different flexibilities for females and males. Females showed the best EPS and \bar{r} values, with splines of $67\%n$ years and 6 years, while male chronologies presented better statistics for the $67\%n$ year spline. In this sense, these splines effectively highlighted the climatic signal of all individuals, retaining the interannual variability and leaving aside noise-related variance (Cook et al., 1990). Previous studies have also implemented cubic splines in the analysis of GLGs time series in the

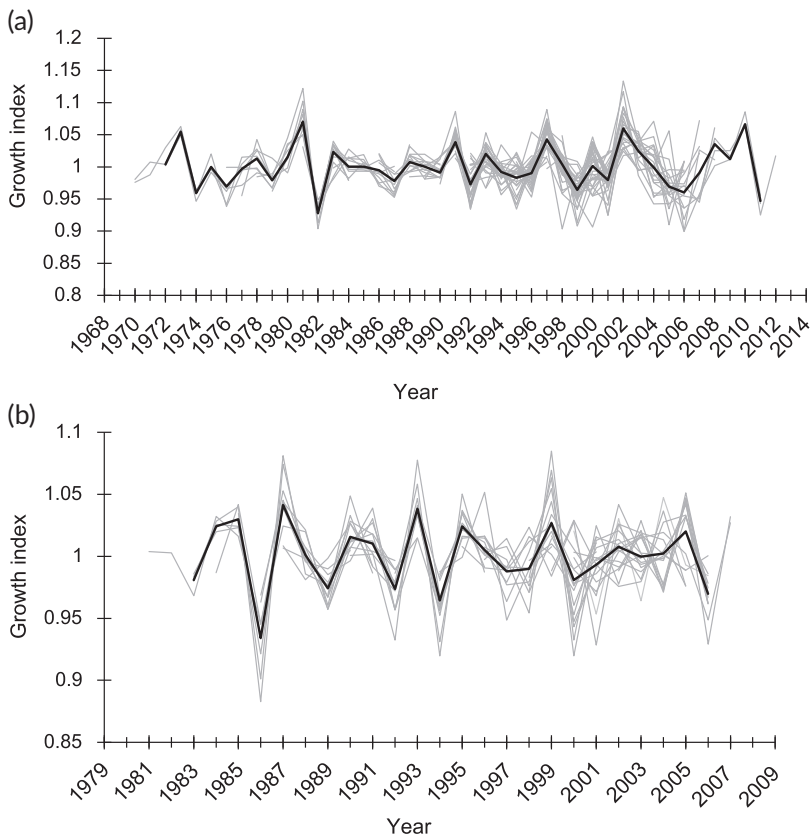


FIGURE 4 Individual growth index time series (gray) and standard chronologies (black) obtained by the application of (a) spline of 67% n years in South American sea lion females ($n = 60$) and (b) spline of 4 years in South American sea lion males ($n = 37$).

long-finned pilot whale (*Globicephala melas*) and sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in Australia and New Zealand obtaining satisfactory results (Hamilton & Evans, 2018; Hamilton et al., 2019). However, the EPS and \bar{r} values obtained in our study were higher than those reported in previous studies, showing that the common environmental signal has been well represented by the chronologies obtained for South American sea lion of Patagonia. This might be explained by differences in GLGs measurement process, the diet of the species, or both. In the present work GLG measurements were made toward the tooth root in a staggered way, while in these previous studies GLGs were measured along a polyline that followed the tooth curvature or using transects perpendicular to the GLG boundaries. In terms of diet, South American sea lions feed on fish, squid, and crustaceans, whereas long-finned pilot whale and sperm whales feed primarily on cephalopods (Koen Alonso et al., 2000; Olson, 2009; Whitehead, 2009).

With regard to ENSO, South American sea lion populations from the Pacific ecosystem suffered significant population decline as a result of physical stress and starvation on females, juveniles, and pups during positive phases (Edwards, 2018; Oliveira, 2011; Oliveira et al., 2012). Along the southeastern coast of South America strong fresh-water discharges, northerly wind anomalies, and upwelling during extreme El Niño events, generate an increase in the primary productivity along the continental shelf north of 45°S (Bertrand et al., 2020; Machado et al., 2013). In this sense, physical variations caused by ENSO are connected with weather in the rest of Southern Ocean, including the Southern Atlantic basin (Meredith et al., 2008; Stenseth et al., 2003; Trathan et al., 2003; White & Peterson, 1996). Furthermore, negative SAM events have significantly reinforced these environmental shifts before 1980s, except in 2015–2016, when an exceptionally positive SAM altered El Niño influence in the southeastern

TABLE 1 Comparison of the common signal shared by the standardized series (\bar{r}) and the expressed population signal (EPS), between the chronologies of South American sea lion females and males. The Pearson's correlation values between each chronology and climate indexes (SAM and MEI) are provided, considering different time lags in the biological response (lags from 1 to 2 years: SAM+1, SAM+2, and lags from 1 to 6 years: MEI+1, MEI+2, MEI+3, MEI+4, MEI+5, and MEI+6 respectively). Statistically significant differences are indicated with * ($p < .05$).

Chronologies	EPS	\bar{r}	SAM	SAM+1	SAM+2	MEI	MEI+1	MEI+2	MEI+3	MEI+4	MEI+5	MEI+6
Females												
67% _n years	0.832	0.244	0.02	-0.33*	0.24	0.30	-0.18	-0.19	0.09	0.04	0.11	0.01
6 years	0.810	0.220	0.06	-0.32*	0.29	0.29	-0.16	-0.16	0.13	0.01	0.10	0.01
4 years	0.793	0.213	0.09	-0.28	0.30	0.28	-0.14	-0.11	0.14	-0.04	0.03	0.02
Males												
67% _n years	0.761	0.252	-0.06	-0.16	0.23	0.06	0.31	-0.16	-0.26	0.23	0.04	-0.19
4 years	0.783	0.303	0.05	-0.14	0.24	0.06	0.28	-0.10	-0.23	0.18	0.02	-0.19
3 years	0.699	0.224	0.14	-0.17	0.26	0.06	0.25	-0.08	-0.20	0.15	0.02	-0.19

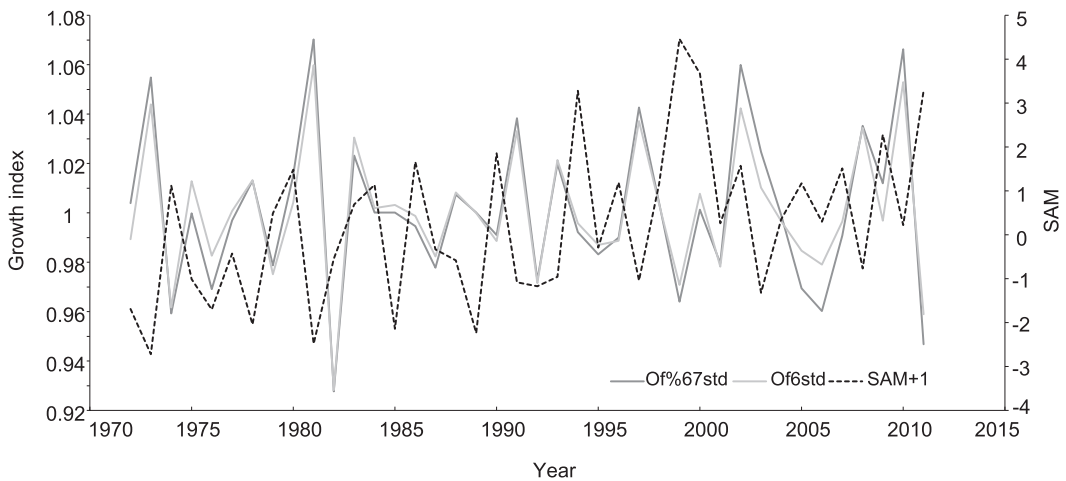


FIGURE 5 tooth master series of South American sea lion females (67% n years spline and 6 years spline) vs the SAM+1 time series. Both master series showed significant negative correlation with this climate anomaly.

South America (Vera & Osman, 2018). However, our results did not indicate any ENSO effects on interannual variability of the width GLGs. Possibly, strong and positive events such as 1972–1973, 1982–1983, and 1997–1998 (Bertrand et al., 2020) could influence South American sea lion growth in Patagonia, while moderate events or even ENSO negative phases, have not influenced these populations. The latter could be due to a weak impact of environmental conditions on the food web during these events, which was mitigated by feeding strategies of South American sea lions. It appears that South American sea lions are opportunistic and generalist feeders (Koen Alonso et al., 2000) that can modify their diet or select a broader prey spectrum during moderate climate conditions generated by ENSO.

On the other hand, positive SAM events weaken the westerly winds in the Subtropical Zone (i.e., between 35°S and 45°S), generating Ekman transport anomalies. This involves an increase of sea surface temperature and stratification, a reduction of macronutrient supply in the sea surface, and lower chlorophyll concentration, particularly in the austral summer (Lovenduski & Gruber, 2005; Meredith et al., 2008). Moreover, the lower intensity of the winds generates the increase of sea surface temperature over the shelf, especially in coastal zones (Rivas, 2010). In this context, it is reasonable to suppose that positive phases of SAM generate environmental shifts in the Patagonian marine ecosystem, causing negative effects on high trophic level predators.

Our results showed significant negative correlation between the chronologies of South American sea lion females and SAM index lagged by 1 year. Probably warm sea surface temperature and high stratification anomalies given by positive SAM events in the Patagonian marine ecosystem, generate a lower supply of nutrients that spreads throughout the food webs from basal to higher trophic levels, reducing the abundance or availability of prey for South American sea lions. However, this cascade of negative effects could be delayed until it reaches high trophic levels, affecting the nutritional status of females, which is reflected in thinner GLGs during the next year. Females seem to be more susceptible to these environmental changes than males. Females have coastal living habits, limited by nursing pups during the breeding and nonbreeding periods (Cappozzo et al., 1991; Crespo, 1988; Reyes et al., 1999). Their foraging trips last ~3 days, at a maximum distance of 100 km away from the rookeries (Baylis et al., 2017; Campagna et al., 2001; Rodríguez et al., 2013; Thompson et al., 1998; Werner & Campagna, 1995). They perform shallow dives <60 m, mainly feeding on benthic and demersal-pelagic species like red octopus (*Octopus tehuelchus*) or raneya (*Raneya brasiliensis*) (Jarma et al., 2019; Koen Alonso et al., 2000). On the other hand, South American sea lion males make longer foraging trips of 4–9 days, moving closer to the continental shelf edge (Campagna et al., 2001). Their main prey are demersal-pelagic species like Argentine hake (*Merluccius hubbsi*) and

Patagonian squid (*Loligo gahi*) and, they show a narrow-spectrum diet compared to females (Koen Alonso et al., 2000). Both sexes have different feeding behavior and home ranges, and use the resources according to different requirements. However, in SAM positive phases females would present a less flexible response to climate changes compared to males. The feeding constraints of females, linked to the nursing of their pups and limited to coastal foraging sites, could negatively affect their physiological and nutritional condition. In fact, females' teeth showed this pattern and also evidenced a delayed biological response to this climate anomaly, which responds to unclear interactions between food webs, oceanic changes, and local conditions of the Patagonian marine ecosystem in subsequent years.

In conclusion, this work represents a new approach to the study of climate anomalies in marine mammals of the Patagonian marine ecosystem. The adaptation of dendrochronological techniques for the analysis of short time series, also provides an innovative tool for climatological studies based on marine mammal hard tissues. In a scenario of increasing climate change, future studies of this type will broaden our knowledge, bringing new insights about climate effects on marine ecosystems, and helping to the conservation of these species.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was supported by FONCYT (ANPCyT 2110, 33934, 11679), Amnéville Zoo France (2004–2020), the Mohamed Bin Zayed Species Conservation Fund (2011–2014), YAQUPACHA, Heidelberg Zoo (2012), BBVA (BIOCON_08, 2009–2012), and CONICET (PIP 0111/2016), all projects granted to E.A.C. We wish to express our gratitude to the members and colleagues at the Laboratorio de Mamíferos Marinos (LAMAMA) of Centro para el Estudio de Sistemas Marinos (CESIMAR), and Laboratorio de Dendrocronología e Historia Ambiental of Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA) for the logistic support. We want to thank all the people and public entities who participated in fieldwork, dissections, and reporting the presence of carcasses. Also, we thank Vivon Crawford who kindly reviewed the English grammar of the manuscript. At the time this paper was written, F.M.H. was supported by a Ph.D. fellowship from Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica (FONCYT).

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Ailin Sosa Drouville: Investigation; methodology; visualization; writing-review & editing. **Ana Srur:** Conceptualization; formal analysis; methodology; supervision; validation; visualization; writing-review & editing. **Enrique Crespo:** Conceptualization; data curation; funding acquisition; project administration; resources; supervision; validation; visualization; writing-review & editing. **M. Florencia Grandi:** Conceptualization; data curation; funding acquisition; methodology; project administration; resources; supervision; visualization; writing-review & editing.

ORCID

Federico M. Heredia  <https://orcid.org/0000-0001-7989-5641>

Ailin Sosa Drouville  <https://orcid.org/0000-0002-0268-3779>

M. Florencia Grandi  <https://orcid.org/0000-0002-1418-4205>

ENDNOTE

¹ The authors consider *Otaria flavescens* (Shaw 1800) as the legal and valid species name for the South American sea lion in Argentina, following most South American marine mammalogists and several works (Cabrera, 1940; Crespo, 1988; Lucero et al., 2019; Rice, 1998; Rodríguez & Bastida, 1993; Vaz-Ferreira, 1984).

REFERENCES

Abram, N. J., Mulvaney, R., Vimeux, F., Phipps, S. J., Turner, J., & England, M. H. (2014). Evolution of the Southern Annular Mode during the past millennium. *Nature Climate Change*, 4(7), 564–569. <http://doi.org/10.1038/nclimate2235>

- Barber, R. T., & F. P. Chavez. (1983). Biological consequences of El Niño. *Science*, 222(4629), 1203–1210. <http://doi.org/10.1126/science.222.4629.1203>
- Baylis, A. M., Orben, R. A., Costa, D. P., Tierney, M., Brickle, P., & Staniland, I. J. (2017). Habitat use and spatial fidelity of male South American sea lions during the nonbreeding period. *Ecology and Evolution*, 7(11), 3992–4002. <http://doi.org/10.1002/ece3.2972>
- Bertrand, A., Lengaigne, M., Takahashi, K., Avadí, A., Poulain, F., & Harrod, C. (2020). El Niño Southern Oscillation (ENSO) effects on fisheries and aquaculture. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*, (660). <https://doi.org/10.4060/ca8348en>
- Black, B. A., Boehlert, G. W., & Yoklavich, M. M. (2005). Using tree-ring crossdating techniques to validate annual growth increments in long-lived fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(10), 2277–2284. <http://doi.org/10.1139/f05-142>
- Bow, J. M., & Purday, C. (1966). A method of preparing sperm whale teeth for age determination. *Nature*, 210(5034), 437–438. <http://doi.org/10.1038/210437a0>
- Boyd, I., & Roberts, J. (1993). Tooth growth in male Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*) from South Georgia: an indicator of long-term growth history. *Journal of Zoology*, 229(2), 177–190. <http://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1993.tb02630.x>
- Briffa, K. R. (1999). Interpreting high-resolution proxy climate data—the example of dendroclimatology. In H. von Storch & A. Navarra (Eds.), *Analysis of climate variability* (pp. 77–94). Springer.
- Bunn, A. G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26(2), 115–124. <http://doi.org/10.1016/j.dendro.2008.01.002>
- Cabrera, A. (1940). Notas sobre carnívoros sudamericanos [Notes on South American carnivores]. *Notas del Museo de La Plata (Zoología)*, 5(29), 1–22.
- Campagna, C. (1985). The breeding cycle of the southern sea lion, *Otaria byronia*. *Marine Mammal Science*, 1(3), 210–218. <http://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1985.tb00010.x>
- Campagna, C., Werner, R., Karesh, W., Marín, M. R., Koontz, F., Cook, R., & Koontz, C. (2001). Movements and location at sea of South American sea lions (*Otaria flavescens*). *Journal of Zoology*, 255(2), 205–220. <http://doi.org/10.1017/S0952836901001285>
- Cappozzo, H. L., Campagna, C., & Monserrat, J. (1991). Sexual dimorphism in newborn southern sea lions. *Marine Mammal Science*, 7(4), 385–394. <http://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1991.tb00113.x>
- Cárdenas-Alayza, S., Crespo, E., & Oliveira, L. (2016). *Otaria byronia*. IUCN Red List of Threatened Species 2016, e.T41665A61948292. <http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41665A61948292.en>
- Constable, A. J., Melbourne Thomas, J., Corney, S. P., Arrigo, K. R., Barbraud, C., Barnes, D. K., Bindoff, N. L., Boyd, P. W., Brandt, A., Costa, D. P., Davidson, A. T., Ducklow, H. W., Emmerson, L., Fukuchi, M., Gutt, J., Hindell, M. A., Hofmann, E. E., Hosie, G. W., Iida, T., ... Ziegler, P. (2014). Climate change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. *Global Change Biology*, 20(10), 3004–3025. <http://doi.org/10.1111/gcb.12623>
- Cook, E., Briffa, K., Shiyatov, S., Mazepa, V., & Jones, P. (1990). Data analysis. In E. R. Cook & L. A. Kairiukstis (Eds.), *Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences* (pp. 97–162). Kluwer Academic.
- Crespo, E. (1988). *Dinámica poblacional del lobo marino del sur Otaria flavescens (Shaw, 1800), en el norte del litoral patagónico* [Population dynamics of the southern sea lion *Otaria flavescens* (Shaw, 1800), in the northern Patagonian coast] [Doctoral dissertation]. Universidad Nacional de Buenos Aires.
- Crespo, E., Oliva, D., Dans, S., & Sepúlveda, M. (2012). *Estado de situación del lobo marino común en su área de distribución* [Status of the common sea lion in its area of distribution]. Universidad de Valparaíso, Valparaíso, Chile.
- Crespo, E., Schiavini, A., Pérez Macri, G., Reyes, L., & Dans, S. (1994). Estudios sobre determinación de edad en mamíferos marinos del Atlántico Sudoccidental [Age determination studies in marine mammals of the Southwest Atlantic]. *Anales IV Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur*, 31–55.
- Dans, S. L., Crespo, E. A., Pedraza, S. N., & Alonso, M. K. (2004). Recovery of the South American sea lion (*Otaria flavescens*) population in northern Patagonia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(9), 1681–1690. <http://doi.org/10.1139/f04-105>
- Dellabianca, N. A., Hohn, A. A., Goodall, R. N. P., Pousa, J. L., Macleod, C. D., & Lima, M. (2012). Influence of climate oscillations on dentinal deposition in teeth of Commerson's dolphin. *Global Change Biology*, 18(8), 2477–2486. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02707.x>
- Díaz, A., & Ortlieb, L. (1993). El fenómeno “El Niño” y los moluscos de la costa peruana [The “El Niño” phenomenon and the mollusks of the Peruvian coast]. *Bulletin de l'Institut français d'études andines*, 22(1), 159–177.
- Douglass, A. E. (1941). Crossdating in dendrochronology. *Journal of Forestry*, 39(10), 825–831.
- Edwards, M. R. (2018). *Peruvian pinnipeds as archivists of ENSO effects* [Master's thesis]. Nova Southeastern University.

- Forcada, J., Trathan, P., Reid, K., & Murphy, E. (2005). The effects of global climate variability in pup production of Antarctic fur seals. *Ecology*, 86(9), 2408–2417. <http://doi.org/10.1890/04-1153>
- Forcada, J., Trathan, P. N., & Murphy, E. J. (2008). Life history buffering in Antarctic mammals and birds against changing patterns of climate and environmental variation. *Global Change Biology*, 14(11), 2473–2488. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01678.x>
- Fritts, H. (1976). *Tree rings and climate*. Academic Press.
- Grandi, M. F., Dans, S. L., & Crespo, E. A. (2015). The recovery process of a population is not always the same: The case of *Otaria flavescens*. *Marine Biology Research*, 11(3), 225–235. <http://doi.org/10.1080/17451000.2014.932912>
- Grandi, M. F., Dans, S. L., García, N. M., & Crespo, E. A. (2010). Growth and age at sexual maturity of South American sea lions. *Mammalian Biology*, 75(5), 427–436. <http://doi.org/10.1016/j.mambio.2009.09.007>
- Hamilton, V., & K. Evans. (2018). Establishing growth chronologies from marine mammal teeth: A method applicable across species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 505, 24–34. <http://doi.org/10.1016/j.jembe.2018.04.006>
- Hamilton, V., K. Evans, B. Raymond, E. Betty, & M. A. Hindell. (2019). Spatial variability in responses to environmental conditions in Southern Hemisphere long-finned pilot whales. *Marine Ecology Progress Series*, 629, 207–218. <http://doi.org/10.3354/meps13109>
- Hanson, N. N., Wurster, C. M., Bird, M. I., Reid, K., & Boyd, I. L. (2009). Intrinsic and extrinsic forcing in life histories: patterns of growth and stable isotopes in male Antarctic fur seal teeth. *Marine Ecology Progress Series*, 388, 263–272. <http://doi.org/10.3354/meps08158>
- Hohn, A. A., Scott, M. D., Wells, R. S., Sweeney, J. C., & Irvine, A. B. (1989). Growth layers in teeth from known age, free ranging bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science*, 5(4), 315–342. <http://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1989.tb00346.x>
- Jarma, D., Romero, M. A., García, N. A., Svendsen, G., González, R., Dans, S. L., & Crespo, E. A. (2019). Small-scale variation in the diet of the South American Sea lion (*Otaria flavescens*) in northern Patagonia (Argentina). *Regional Studies in Marine Science*, 28, 100592. <http://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100592>
- Klevezal, G. (1996). *Recording structures of mammals: Determination of age and reconstruction of life history*. A. A. Balkema Publishers.
- Klevezal, G., & Myrick, A., Jr. (1984). Marks in tooth dentine of female dolphins (Genus *Stenella*) as indicators of parturition. *Journal of Mammalogy*, 65(1), 103–110. <http://doi.org/10.2307/1381206>
- Knox, T. C., Stuart Williams, H., Warneke, R. M., Hoskins, A. J., & Arnould, J. P. (2014). Analysis of growth and stable isotopes in teeth of male Australian fur seals reveals interannual variability in prey resources. *Marine Mammal Science*, 30(2), 763–781. <http://doi.org/10.1111/mms.12078>
- Koen Alonso, M., Crespo, E. A., Pedraza, S. N., Garcia, N. A., & Coscarella, M. A. (2000). Food habits of the South American sea lion, *Otaria flavescens*, off Patagonia, Argentina. *Fishery Bulletin*, 98, 250–263.
- Laws, R. M. (1962). Age determination of Pinnipedia with special reference to growth layers in the teeth. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 27, 129–146.
- Learmonth, J. A., Macleod, C. D., Santos, M. B., Pierce, G. J., Crick, H., & Robinson, R. (2006). Potential effects of climate change on marine mammals. *Oceanography and Marine Biology*, 44, 431. <http://doi.org/10.1201/9781420006391.ch8>
- Lovenduski, N. S., & Gruber, N. (2005). Impact of the Southern Annular Mode on Southern Ocean circulation and biology. *Geophysical Research Letters*, 32(11), L11603. <http://doi.org/10.1029/2005GL022727>
- Loza, C. M., Soibelzon, L. H., Tarnawski, B. A., Del Corro, M., Negrete, J., & Ciancio, M. (2016). Determinación de edades en Otariidae y Phocidae (Carnivora) sobre piezas dentarias, técnicas alternativas [Determination of ages in Otariidae and Phocidae (Carnivora) on teeth, alternative techniques]. *Revista del Museo de La Plata*, 1(1), 39–56. <http://doi.org/10.24215/25456377e005>
- Lucero, S., Rodríguez, S. M., Teta, P., Cassini, G. & D'Elia, G. (2019). Solving a long-standing nomenclatorial controversy: Designation of a neotype for the southern sea lion *Otaria flavescens* (Shaw, 1800). *Zootaxa*, 4555(2), 296–300. <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4555.2.13>
- Machado, I., Barreiro, M., & Calliari, D. (2013). Variability of chlorophyll-a in the Southwestern Atlantic from satellite images: Seasonal cycle and ENSO influences. *Continental Shelf Research*, 53, 102–109. <http://doi.org/10.1016/j.csr.2012.11.014>
- Mansfield, A. (1991). Accuracy of age determination in the grey seal *Halichoerus grypus* of eastern Canada. *Marine Mammal Science*, 7(1), 4–49. <http://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1991.tb00549.x>
- Manzanilla, S. R. (1989). The 1982–1983 El Niño event recorded in dentinal growth layers in teeth of Peruvian dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*). *Canadian Journal of Zoology*, 67(9), 2120–2125. <http://doi.org/10.1139/z89-301>
- Marshall, G. J. (2003). Trends in the Southern Annular Mode from observations and reanalyses. *Journal of Climate*, 16(24), 4134–4143. [http://doi.org/10.1175/1520-0442\(2003\)016%3C4134:TITSAM%3E2.0.CO;2](http://doi.org/10.1175/1520-0442(2003)016%3C4134:TITSAM%3E2.0.CO;2)
- McLaren, I. A., & Smith, T. G. (1985). Population ecology of seals: retrospective and prospective views. *Marine Mammal Science*, 1(1), 54–83. <http://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1985.tb00531.x>
- McPhaden, M. J., Zebiak, S. E., & Glantz, M. H. (2006). ENSO as an integrating concept in earth science. *Science*, 314(5806), 1740–1745. <http://doi.org/10.1126/science.1132588>

- Meredith, M. P., Murphy, E. J., Hawker, E. J., King, J. C., & Wallace, M. I. (2008). On the interannual variability of ocean temperatures around South Georgia, Southern Ocean: Forcing by El Niño/Southern Oscillation and the southern annular mode. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(18–19), 2007–2022. <http://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.05.020>
- Milano, V. N., Grandi, M. F., Schiavini, A. C., & Crespo, E. A. (2020). Sea lions (*Otaria flavescens*) from the end of the world: Insights of a recovery. *Polar Biology*, 43(6), 695–706. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02672-9>
- Moore, S. E. (2008). Marine mammals as ecosystem sentinels. *Journal of Mammalogy*, 89(3), 534–540. <http://doi.org/10.1644/07-MAMM-S-312R1.1>
- Muñoz, L., Pavez, G., Quiñones, R. A., Oliva, D., Santos, M., & Sepúlveda, M. (2013). Diet plasticity of the South American sea lion in Chile: stable isotope evidence. *Revista de biología marina y oceanografía*, 48(3), 613–622. <http://doi.org/10.4067/S0718-19572013000300017>
- Myrick, A. C., Hohn, A. A., Sloan, P. A., Kimura, M., & Stanley, D. D. (1983). *Estimating age of spotted and spinner dolphins (Stenella attenuata and Stenella longirostris) from teeth*. (National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Memorandum NMFS 30). U.S. Department of Commerce.
- Oliveira, L. D. (2011). Vulnerability of South American pinnipeds under El Niño southern oscillation events. In S. Casalegno (Ed.), *Global warming impacts—case studies on the economy, human health, and on urban and natural environments* (pp. 237–252). InTech.
- Oliveira, L. R., Fraga, L. D., & Majluf, P. (2012). Effective population size for South American sea lions along the Peruvian coast: the survivors of the strongest El Niño event in history. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92(8), 1835.
- Olson, P. A. (2009). Pilot whales: *Globicephala melas* and *G. macrorhynchus*. In W. F. Perrin, B. Würsig, & J. G. M. Thewissen (Eds.), *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 847–852). Academic Press.
- Paredes, C., Cardoso, F., & Tarazona, J. (2004). Distribución temporal de moluscos y crustáceos tropicales en la Provincia Peruana y su relación con los eventos El Niño [Temporal distribution of tropical mollusks and crustaceans in the Peruvian Province and its relationship with El Niño events]. *Revista peruana de biología*, 11(2), 213–218. <http://doi.org/10.15381/rpb.v11i2.2459>
- Perrin, W., Myrick, A., Jr. (1980). Age determination of toothed whales and sirenians. *Reports of the International Whaling Commission*, 390(3), 1–51.
- R Core Team. (2019). *R: a language and environment for statistical computing* [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing.
- Racault, M.-F., Sathyendranath, S., Menon, N., & Platt, T. (2017). Phenological responses to ENSO in the global oceans. *Surveys in Geophysics*, 38(1), 277–293. <http://doi.org/10.1007/s10712-016-9391-1>
- Reyes, L. (2004). Estado actual y tendencia de la población de lobos marinos de un pelo del centro de Patagonia [Current status and trend of the population of southern sea lions in central Patagonia]. XIX Jornadas Argentinas de Mastozoología.
- Reyes, L. M., E. A. Crespo, & V. Szapkievich. (1999). Distribution and population size of the southern sea lion (*Otaria flavescens*) in central and southern Chubut, Patagonia, Argentina. *Marine Mammal Science*, 15(2), 478–493. <http://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1999.tb00814.x>
- Rice, D. W. (1998). *Marine mammals of the world*. Special Publication No. 4. Society for Marine Mammalogy.
- Rivas, A. L. (2010). Spatial and temporal variability of satellite-derived sea surface temperature in the southwestern Atlantic Ocean. *Continental Shelf Research*, 30(7), 752–760. <http://doi.org/10.1016/j.csr.2010.01.009>
- Rodríguez, D. H., & Bastida, R. O. (1993). The southern sea lion, *Otaria byronia* or *Otaria flavescens*? *Marine Mammal Science*, 9(4), 372–381. <http://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1993.tb00470.x>
- Rodríguez, D. H., Dassis, M., De Leon, A. P., Barreiro, C., Farenga, M., Bastida, R. O., & Davis, R. W. (2013). Foraging strategies of southern sea lion females in the La Plata River Estuary (Argentina–Uruguay). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 88, 120–130. <http://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.07.012>
- Rojas, P. M., Landaeta, M. F., & Herrera, R. U. (2011). Eggs and larvae of anchoveta *Engraulis ringens* off northern Chile during the 1997–1998 El Niño event. *Revista de biología marina y oceanografía*, 46(3), 405–419. <http://doi.org/10.4067/S0718-19572011000300010>
- Romero, M. A., Grandi, M. F., Túnez, J. I., Gribaudo, C. A., Reyes, L. M., Dassis, M., Paso Viola, N. & Negrete, J. (2019). *Otaria flavescens*. In SáyDS–SAREM (Eds.), *Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina* [2019 categorization of the mammals of Argentina according to their risk of extinction. Red List of mammals of Argentina]. <http://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/otaria-flavescens>
- Rosas, F. C., Pinedo, M. C., Marmontel, M., & Haimovici, M. (1994). Seasonal movements of the South American sea lion (*Otaria flavescens*, Shaw) off the Rio Grande do Sul coast, Brazil. *Mammalia*, 58(1), 51–60. <http://doi.org/10.1515/mamm.1994.58.1.51>

- Schöne, B. R. (2003). A 'clam-ring' master-chronology constructed from a short-lived bivalve mollusc from the northern Gulf of California, USA. *The Holocene*, 13(1), 39–49. <https://doi.org/10.1191/0959683603h1593rp>
- Selvig, K. A., & Selvig, S. K. (1962). Mineral content of human and seal cementum. *Journal of Dental Research*, 41(3), 624–632. <http://doi.org/10.1177/00220345620410031501>
- Sepúlveda, M., Newsome, S. D., Pavez, G., Oliva, D., Costa, D. P., & Hückstädt, L. A. (2015). Using satellite tracking and isotopic information to characterize the impact of South American sea lions on salmonid aquaculture in southern Chile. *PLoS ONE*, 10(8), e0134926. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0134926>
- Sergio, F., Schmitz, O. J., Krebs, C. J., Holt, R. D., Heithaus, M. R., Wirsing, A. J., Ripple, W. J., Ritchie, E., Ainley, D., & Oro, D. (2014). Towards a cohesive, holistic view of top predation: a definition, synthesis and perspective. *Oikos*, 123(10), 1234–1243. <http://doi.org/10.1111/oik.01468>
- Soppa, M. A., Völker, C., & Bracher, A. (2016). Diatom phenology in the southern ocean: mean patterns, trends and the role of climate oscillations. *Remote Sensing*, 8(5), 420. <http://doi.org/10.3390/rs8050420>
- Stenseth, N. C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Chan, K.-S., & Lima, M. (2002). Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 297(5585), 1292–1296. <http://doi.org/10.1126/science.1071281>
- Stenseth, N. C., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K.-S., Yoccoz, N. G., & Ådlandsvik, B. (2003). Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1529), 2087–2096. <http://doi.org/10.1098/rspb.2003.2415>
- Thompson, D., Duck, C., McConnell, B., & Garrett, J. (1998). Foraging behaviour and diet of lactating female southern sea lions (*Otaria flavescens*) in the Falkland Islands. *Journal of Zoology*, 246, 135–146. <http://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1998.tb00142.x>
- Trathan, P., Brierley, A., Brandon, M., Bone, D., Goss, C., Grant, S., Murphy, E., & Watkins, J. (2003). Oceanographic variability and changes in Antarctic krill (*Euphausia superba*) abundance at South Georgia. *Fisheries Oceanography*, 12(6), 569–583. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2003.00268.x>
- Trenberth, K. E. (1997). The definition of El Niño. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 78(12), 2771–2778. [http://doi.org/10.1175/1520-0477\(1997\)078%3C2771:TDOENO%3E2.0.CO;2](http://doi.org/10.1175/1520-0477(1997)078%3C2771:TDOENO%3E2.0.CO;2)
- Vaz-Ferreira, R. (1984). Sobre el nombre científico del león marino sudamericano (Pinnipedia: Otariidae) [On the scientific name of the South American sea lion (Pinnipedia: Otariidae)]. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 2, 22–26.
- Vera, C. S., & Osman, M. (2018). Activity of the Southern Annular Mode during 2015–2016 El Niño event and its impact on Southern Hemisphere climate anomalies. *International Journal of Climatology*, 38, e1288–e1295. <http://doi.org/10.1002/joc.5419>
- Waluda, C. M., Trathan, P. N., & Rodhouse, P. (1999). Influence of oceanographic variability on recruitment in the *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) fishery in the South Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 183, 159–167. <http://doi.org/10.3354/meps183159>
- Werner, R., & Campagna, C. (1995). Diving behaviour of lactating southern sea lions (*Otaria flavescens*) in Patagonia. *Canadian Journal of Zoology*, 73(11), 1975–1982. <http://doi.org/10.1139/z95-232>
- White, W. B., & Peterson, R. G. (1996). An Antarctic circumpolar wave in surface pressure, wind, temperature and sea-ice extent. *Nature*, 380(6576), 699–702. <http://doi.org/10.1038/380699a0>
- Whitehead, H. (2009). Sperm whale: *Physeter macrocephalus*. In W. F. Perrin, B. Würsig, & J. G. M. Thewissen (Eds.), *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 1091–1096). Academic Press.
- Wigley, T. M., Briffa, K. R., & Jones, P. D. (1984). On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Climate and Applied Meteorology*, 23(2), 201–213. [http://doi.org/10.1175/1520-0450\(1984\)023%3C0201:OTAVOC%3E2.0.CO;2](http://doi.org/10.1175/1520-0450(1984)023%3C0201:OTAVOC%3E2.0.CO;2)
- Wittmann, T. A., Izzo, C., Doubleday, Z. A., McKenzie, J., Delean, S., & Gillanders, B. M. (2016). Reconstructing climate-growth relations from the teeth of a marine mammal. *Marine Biology*, 163(4), 71. <http://doi.org/10.1007/s00227-016-2846-6>
- Wolter, K., & Timlin, M. S. (1993). *Monitoring ENSO in COADS with a seasonally adjusted Principal Component Index*. In Proceedings of the 17th Climate Diagnostic Workshop (pp. 52–57). Norman, OK.

How to cite this article: Heredia, F. M., Sosa Drouville, A., Srur, A. M., Crespo, E. A., & Grandi, M. F. (2022). Climate anomalies influence tooth growth patterns of South American sea lions. *Marine Mammal Science*, 38(1), 175–189. <https://doi.org/10.1111/mms.12850>