



Universidad Nacional del Sur

Tesis de Doctor en Biología

DINÁMICA ESPACIAL Y TEMPORAL

DEL MICRO Y MESOZOOPLANCTON EN CALETA POTTER

(ISLA 25 DE MAYO-SHETLAND DEL SUR-ANTÁRTIDA)

Y SU RELACIÓN CON EL DERRETIMIENTO GLACIARIO

Maximiliano Darío Garcia

Bahía Blanca

Argentina

2015

A mis padres

PREFACIO

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo, en una primera instancia, a partir de las muestras biológicas y los datos fisicoquímicos obtenidos durante mi estadía como parte de la dotación de la Campaña Antártica de Invierno 2011 (CAI 2011), como Biólogo Invernante de la Dirección Nacional del Antártico – Instituto Antártico Argentino (DNA – IAA) en la Base Científica Antártica Jubany por el período de 12 meses, entre diciembre 2010 y diciembre de 2011. En una segunda instancia, la observación de las muestras biológicas y el análisis de los datos resultantes se desarrollaron en el ámbito del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia de la Universidad Nacional del Sur (Dto. BByF – UNS) y del Instituto Argentino de Oceanografía (IADO), dependiente del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET – CCT Bahía Blanca), durante el período comprendido entre el 01 de abril de 2013 y el 31 de marzo de 2015, bajo la dirección de la Doctora Mónica Hoffmeyer (IADO – CONICET) y la codirección de la Doctora Irene Schloss (DNA – IAA).

Febrero de 2015

Lic. Maximiliano Darío Garcia

Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia
UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis fue realizada gracias a la colaboración personal y profesional de muchas personas a las cuales quiero expresarle mi gratitud:

A mis directoras Mónica Hoffmeyer e Irene Schloss por guiarme en esta etapa profesional y ayudarme a plasmar el trabajo de muchos en una tesis doctoral. Muchas gracias Mónica por confiar en mí en todo momento y por enriquecer mi formación permitiéndome integrar tu grupo de trabajo. Gracias Irene por incorporarme a tu proyecto de investigación y por tus valiosos aportes a esta Tesis.

A Sonia Barría de Cao, Rosa Pettigrosso y Celeste López Abbate por ayudarme con la determinación del microzooplancton y contagiarme la pasión por estos bichitos.

También quiero agradecer a quienes tuve la oportunidad de conocer y me acompañaron durante mi experiencia en la Antártida:

Al personal del Instituto Antártico Argentino y demás instituciones con quienes compartí los meses de verano y primavera: Lili, Silvia, Martin, Edi, Dolo, Gaby, Edu, Chagas, Ona, Pato, Javi, Sofi, Mónica, Marta, Carla, Tami, Luciana, Romi, Eri, Lucre, Cosme, Ariel, Patrick, Donnata, Fran, Doris, Guille, Negro, Tato, Nico, Mariano, Gustavo, Hernán y a aquellos de quienes me olvido en este momento. Un agradecimiento especial al Nono Oscar Gonzales por compartir su experiencia antártica aconsejándome en todo momento.

Al personal del Ejército Argentino y todos aquellos con quienes integré la Dotación de la Campaña Antártica de Invierno (CAI 2011), nombrados en la foto al final de esta sección. Especialmente a los integrantes de la Sección Buceo y Navegación: Kipy, Skuby, Rulo y Facu, quienes me demostraron el valor del trabajo en equipo: “hop...uno”.

Además, quiero agradecer a mis compañeros del Instituto Argentino de Oceanografía, por acompañarme en el final de esta etapa, especialmente a los integrantes de la “Biblio” y el “Inframundo”. Gracias: Sofi, Lucia, Analia, Euge, Ana, Santi, Vane, Anabela, Germán, Noe, Gaby, Pitu, Javi, Cele, Ceci, Mati, Pame, Eleo, Fer, Facu, Georgi, Maju, Vale, Carla, Juli, Coti, Andre, Belén, Jose, Fede, Vani, Dani, Diana y Román.

También quiero agradecer de manera especial a mis amigos que me brindaron su compañía siempre, cuyo valor supera cualquier título: Cristian, José, Nico, Javier, Tony, Mauro, Ramón, Diego, Emi, Vale, Gise, Vane, Nico, Pili, Joaco, Ana y Enzo.

Finalmente le agradezco a mi familia, sin quienes no sería lo que soy: Alberto, Iris, Facundo, Ezequiel, Laura y Joaquín. A ellos va dedicada esta Tesis!!!



Dotación de la Campaña Antártica de Invierno 2011 (CAI 2011): Balochi, Balmaceda, Aquino, Richard, Chiquito, Búho, Marincho, Facu, Kipy, Rulo, Skuby, Cesar, Ale, Jonathan, Dani, Gómez, Gustavo, Gringo, Perico, Mauro, Machete, Doky, Winty, Puchú, Sebastián.

RESUMEN

Los sistemas glaciarios del sector oeste de la península Antártica responden al calentamiento global acelerando su retroceso y aumentando la producción de agua de derretimiento. En caleta Potter, isla 25 de Mayo, Antártida, durante el período diciembre de 2010-diciembre de 2011 se realizaron mediciones de parámetros fisicoquímicos de la columna de agua (temperatura, salinidad, turbidez, material particulado en suspensión y materia orgánica) y de variables biológicas (biomasa fitoplanctónica). Al mismo tiempo se muestreó la comunidad zooplanctónica con el fin de estudiar el impacto directo e indirecto del aporte de aguas proveniente del derretimiento glaciario y la influencia de las variables ambientales (condiciones de congelamiento marino y vientos) y biológicas (disponibilidad de alimento) sobre la dinámica espacial y temporal del micro y mesozooplankton. Las variables meteorológicas caracterizaron el 2011, como un año con un verano excepcionalmente cálido y un invierno con alto grado de congelamiento marino en escala espacial, relacionándose estas características con la influencia de los ciclos climáticos ENSO y SAM. Los resultados de esta tesis permiten identificar asociaciones temporales entre las variables bióticas y abióticas: Previamente al congelamiento marino, en verano, la CI-a se relacionó con las variables afectadas por el derretimiento glaciario y los vientos, asociándose con la estratificación de la columna de agua; en tanto, la baja abundancia de salpas/krill favoreció el dominio de copépodos como principal consumidor primario prevaleciendo la trama trófica microbiana sobre la herbívora. En este mismo período, pero ya durante otoño la CI-a <20 se asoció con especies del microzooplankton como *Codonellopsis balechi*, *Gyrodinium lachryma*, *Strombidium*, *Protoperidinium*, *Cymatocilis* y *Leegardiella* que pueden alimentarse de presas con un amplio rango de tamaños entre los que se encuentra el pico y nanofitoplancton. En esta asociación trófica también se registraron los copépodos *Calanoides acutus* y *Rhincalanus gigas* de alimentación mayormente herbívora. En la época invernal, el alto grado de congelamiento marino coincidió con una elevada abundancia de los copépodos *Oithona similis*, *Calanus propinquus* y *Ctenocalanus citer* y las larvas furcilia de krill, gracias a su capacidad de alimentación omnívora, se asoció a estos grupos mesozooplanctónicos con el alimento heterótrofo disponible bajo el hielo marino (principalmente tintínidos y dinoflagelados). En primavera, por efecto del derretimiento del hielo marino y los vientos, se registró una marcada asociación trófica conformada por fitoplancton, ciliados (*Leegardiella* spp., *Strombidium* spp. y *C. balechi*) y posibles consumidores como anfípodos, eufáusidos y larvas nauplii de copépodos. Teniendo en cuenta la escala espacial, el mayor aporte de agua de derretimiento glaciario en el estrato superficial del sitio interno de caleta Potter produce un desfase en las sucesiones planctónicas, que facilita el acoplamiento entre microzooplankton y fitoplancton, produciendo un fuerte control “top-down” y promoviendo una trama trófica microbiana multívora como principal vía de transporte de energía a los niveles superiores. De este modo, el sitio interno de la caleta Potter aparece como un escenario ideal para estudiar los efectos de la variabilidad climática sobre un ecosistema costero antártico.

ABSTRACT

The glacier systems in the Western Antarctic Peninsula respond to global warming accelerating its retreat and increasing production of melt water. In Potter Cove, King George Island, Antarctica, measurements of physicochemical variables in the water column (temperature, salinity, turbidity, suspended particulate matter and organic matter) and biological variables (phytoplankton biomass) were performed during the period December 2010-December 2011. The zooplankton community (micro and mesozooplankton size fractions) was sampled to study the direct and indirect impacts that generate the glacial melt waters. The influence of environmental (freezing sea conditions and wind) and biological variables (food availability) on the spatial and temporal dynamics of micro and mesozooplankton was also studied. The year 2011 was characterized by warm summer and winter showed a great spatial development of sea ice likely relating these features to the influence of ENSO and SAM cycles. The results of the present thesis identified the temporal associations between biotic and abiotic variables over one annual cycle. Prior to the freezing of the sea surface (in summer), the Chl-*a* content was associated with variables strongly affected by glacial melt and winds, as the associated with water column stratification; while the low abundance of salps / krill favored the dominance of copepods as the main primary consumers prevailing microbial over herbivorous food web. In this same period, but already during the autumn, the content of Chl-*a* <20 associated with species of microzooplankton as *Codonellopsis balechi*, *Gyrodinium lachryma*, *Strombidium*, *Protoperidinium*, *Cymatocilis* and *Leegardiella*, that can feed on prey of a wide range of sizes even pico and nanophytoplankton cells. This trophic association also included the copepods *Calanoides acutus* and *Rhincalanus gigas* which are mostly herbivorous. In the winter, the high degree of sea surface freezing coincided with a high abundance of small and large sized copepods, mainly *Oithona similis*, *Calanus propinquus* and *Ctenocalanus citer* as well as furcilia and other larval stages of krill. Thanks to their omnivorous feeding, these mesozooplankton groups were associated with the heterotrophic food available present under and into the sea ice which were mainly represented by tintinnids and dinoflagellates. In spring, the effect of melting sea ice and winds marked a clear trophic association formed by phytoplankton, ciliates (*Leegardiella* spp., *Strombidium* spp. and *C. balechi*) and potential consumers such as amphipods, euphausiids and copepods nauplii. Considering the spatial scale, the greatest contribution of glacial melt water in the surface layer of the inner site of Potter Cove produced a gap in the planktonic succession, which facilitated the coupling between microzooplankton and phytoplankton, producing a strong control "top-down" and promoting a microbial food web as the main means of transporting energy to the higher levels. Thus, the inner site of Potter Cove is an ideal scenario to study the effects of climate variability on an Antarctic coastal ecosystem.

ESTRUCTURA GENERAL DE LA TESIS

En la presente tesis se estudia la dinámica del zooplancton en un ambiente costero antártico, la caleta Potter, ubicada en la isla 25 de Mayo (islas Shetland del Sur). Los resultados presentados en la misma se obtuvieron a partir de datos ambientales y muestras colectados entre diciembre de 2010 y diciembre de 2011, durante la denominada Campaña Antártica de Invierno del año 2011 (CAI 2011) desarrollada en la Base Científica Argentina Jubany (actualmente denominada Carlini).

En el **capítulo I** se presenta una introducción general al tema de la tesis que servirá como fundamento para apoyar la exposición de las hipótesis planteadas y los objetivos mencionados en este mismo capítulo. A continuación se describe el área de estudio y se enuncia brevemente la metodología general, que ha de repetirse en la obtención de los datos para cada uno de los capítulos siguientes, principalmente en cuanto a la forma de la realización de los muestreos.

Los capítulos II, III y IV comienzan con una breve introducción al tema en particular, citando referencias de trabajos previos para el área de estudio y otras áreas antárticas. Se enuncian luego las metodologías empleadas (tanto en el trabajo de campo como en el laboratorio) y los resultados obtenidos sobre cada tema abordado. Cada capítulo finaliza con una discusión y conclusiones de los resultados más destacados.

En el **capítulo II** se presentan los resultados de las condiciones ambientales, que incluyen la información meteorológica y los parámetros fisicoquímicos de la columna de agua, así como la biomasa fitoplanctónica. Estos datos se analizan con el fin de detectar variaciones a escalas espaciales (entre los sitios de muestreo y entre las distintas profundidades estudiadas) y temporales (entre las diferentes fechas de muestreos y entre los períodos del año). Los mismos se contrastan con datos históricos para el área de estudio.

En el **capítulo III** se detallan los resultados cualitativos y cuantitativos (en términos de abundancia y biomasa) de los taxa más relevantes del zooplancton hallado en caleta Potter y se hace referencia a la variación espacial (para los mismos sitios y profundidades mencionados en el capítulo II) y temporal (para las fechas de muestreos y períodos del año también mencionados) de los grandes grupos del micro y mesozooplancton. Finalmente se discuten estos datos a la luz de estudios previos en la zona.

En el **capítulo IV** se estudian los resultados de los dos capítulos anteriores (II y III) utilizando diversas herramientas estadísticas con el fin de analizar la influencia de uno de los procesos más importantes en relación con la variabilidad climática, tal como lo es el ingreso del agua dulce, producto del derretimiento glaciar, sobre la dinámica espacial y temporal del micro y mesozooplancton. En este marco se analizan las variables climáticas y fisicoquímicas del ambiente y ciertos parámetros biológicos buscando relaciones tipo “top-down” y “bottom-up”.

En el **capítulo V** se realiza una síntesis, integrando los resultados más relevantes de los capítulos anteriores y se exponen las conclusiones finales de este trabajo de investigación.

ÍNDICE

Prefacio	i
Agradecimientos	ii
Resumen	iv
Estructura general de la Tesis	vi
Índice	vii
CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN Y METODOLOGÍA GENERAL	1
I.1 Introducción	1
I.1.1 Características del continente Antártico	1
I.1.2 El océano Antártico	2
I.1.2.a Corrientes y masas de agua que afectan al océano Antártico	2
I.1.2.b Zonación del océano Antártico	4
I.1.3 Zooplancton	6
I.1.3.a El zooplancton y su importancia en los ecosistemas marinos	6
I.1.3.b Componentes del zooplancton antártico y su distribución	7
I.1.3.c La trama trófica antártica	9
I.1.4 El cambio climático y sus efectos en el sector oeste de la península Antártica	11
I.1.5 Islas Shetland del Sur e isla 25 de Mayo	14
I.2 Hipótesis y objetivos	16
I.2.1 Hipótesis	16
I.2.2 Objetivos generales	16
I.2.3 Objetivos específicos	16
I.3 Área de estudio	17
I.4 Metodología general	19
CAPÍTULO II: CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE CALETA POTTER	24
II.1 Introducción: Antecedentes de estudios en isla 25 de Mayo y caleta Potter	24
II.1.1 Tendencias climáticas, derretimiento glaciario y congelamiento marino	24
II.1.2 Estratificación de la columna de agua, variables fisicoquímicas y biomasa fitoplanctónica	26
II.2 Materiales y métodos	27
II.2.1 Variables ambientales: Meteorología y cobertura de hielo marino	27
II.2.2 Variables fisicoquímicas de la columna de agua y biomasa fitoplanctónica	27
II.2.2.a Muestreos	27
II.2.2.b Laboratorio	28
II.2.3 Análisis de datos	29
II.3 Resultados	30
II.3.1 Variables ambientales: meteorología y cobertura de hielo marino	30
II.3.1.a Temperatura	30
II.3.1.b Humedad relativa y nubosidad	30
II.3.1.c Presión	31
II.3.1.d Vientos	32
II.3.1.e Congelamiento marino	35
II.3.2 Columna de agua: parámetros fisicoquímicos y biomasa fitoplanctónica	37
II.3.2.a Temperatura	37
II.3.2.b Turbidez	37
II.3.2.c Salinidad	38
II.3.2.d Conductividad y Densidad	38
II.3.2.e Material particulado en suspensión	39

II.3.2.f Materia orgánica	39
II.3.2.g Biomasa fitoplanctónica (Clorofila- <i>a</i>)	43
II.4 Discusión y conclusiones	46
II.4.1 Discusión	46
II.4.1.a Dinámica de las variables ambientales y relación de los ciclos climáticos con la cobertura de hielo marino	46
II.4.1.b El derretimiento glaciario y su influencia en la dinámica de las variables fisicoquímicas y la biomasa fitoplanctónica	49
II.4.2 Conclusiones del capítulo II	54
CAPÍTULO III: DINÁMICA ESPACIAL Y TEMPORAL DEL MICRO Y MESOZOOPLANCTON	55
III.1 Introducción	55
III.2 Materiales y métodos	57
III.2.1 Microzooplancton	57
III.2.1.a Muestreos	57
III.2.1.b Laboratorio	57
III.2.2 Mesozooplancton	59
III.2.2.a Muestreos	59
III.2.2.b Laboratorio	60
III.2.3 Análisis de datos	62
III.3 Resultados	62
III.3.1 Composición del microzooplancton en caleta Potter	62
III.3.1.a Tintínidos	63
III.3.1.b Dinoflagelados	63
III.3.1.c Ciliados aloricados	64
III.3.1.d Rotíferos	64
III.3.1.e Larvas	64
III.3.2 Variación espacial del microzooplancton	66
III.3.3 Variación temporal del microzooplancton	72
III.3.4 Composición del mesozooplancton en caleta Potter	80
III.3.4.a Copépodos	80
III.3.4.b Eufáusidos	81
III.3.4.c Meroplancton	81
III.3.4.d Otros grupos del mesozooplancton	81
III.3.5 Variación espacial del mesozooplancton	82
III.3.6 Variación temporal del mesozooplancton	89
III.3.7 Dinámica poblacional de <i>Oithona similis</i>	95
III.3.8 Dinámica poblacional de <i>Euphausia superba</i>	96
III.4 Discusión y conclusiones	99
III.4.1 Composición del microzooplancton	99
III.4.2 Dinámica espacio-temporal del microzooplancton	100
III.4.3 Composición del mesozooplancton	103
III.4.4 Dinámica espacio-temporal del mesozooplancton	107
III.4.5 Distribución y ciclo de vida de <i>Oithona similis</i>	111
III.4.6 Distribución y ciclo de vida de <i>Euphausia superba</i>	112
III.4.6 Conclusiones del capítulo III	115
CAPÍTULO IV: EFECTO DEL DERRETIMIENTO GLACIARIO SOBRE LA TRAMA TRÓFICA PLANCTÓNICA EN CALETA POTTER	118
IV.1 Introducción	118

IV.1.1 Dinámica del micro y mesozooplankton en relación al derretimiento glaciar y el congelamiento marino	118
IV.1.2 La trama trófica antártica y la influencia del cambio climático global en el acoplamiento-desacoplamiento de las asociaciones depredador-presa	119
IV.2 Materiales y métodos	122
IV.3 Resultados	125
IV.3.1 Correlaciones y Análisis de Componentes Principales	125
IV.3.2 Análisis de Redundancia	128
IV.3.3 Análisis de Regresión Lineal Múltiple e interacciones depredador-presa	132
IV.4 Discusión y conclusiones	139
IV.4.1 Influencia del derretimiento glaciar y el congelamiento marino en la dinámica del micro y mesozooplankton	139
IV.4.1.a Relaciones temporales entre las variables bióticas y abióticas	139
IV.4.1.b Asociaciones espaciales entre especies claves del micro y mesozooplankton, biomasa fitoplanctónica y variables abióticas	141
IV.4.2 Sucesión temporal y efecto de los controles “bottom-up/top-down” en la trama trófica planctónica	144
IV.4.3 Conclusiones del capítulo IV	151
CAPÍTULO V: SÍNTESIS Y CONCLUSIONES FINALES	154
BIBLIOGRAFÍA	159

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN Y METODOLOGÍA GENERAL

I.1 Introducción

I.1.1 Características del continente Antártico

La Antártida es el continente que comprende los territorios al sur del paralelo 60° S. En el océano, su límite está definido por la Convergencia Antártica. La superficie de la Antártida es de aproximadamente 14.000.000 km² y su diámetro de alrededor de 4500 km. Debido a que gran parte del mismo se encuentra cubierto por una gran capa de hielo, la Antártida tiene la elevación promedio más alta de todos los continentes del planeta, de alrededor de 2.000 metros sobre el nivel del mar. En el sector este de la Antártida, la capa de hielo es más gruesa, apoyándose en la roca madre ubicada mayoritariamente por encima del nivel del mar. Un ejemplo de esto es la región conocida como El Domo, donde la altitud es de más de 4000 m. En contraste, en el oeste, el grosor del hielo es inferior al de la zona oriental y gran parte de la roca subyacente está por debajo del nivel del mar. El casquete glaciar de la Antártida representa aproximadamente el 90 % de la Criósfera del planeta.

Sólo el 0,32 % de la superficie del continente y sus islas se encuentra libre de hielo. Estas áreas deben su existencia a factores específicos a escala local. Un ejemplo de esto son los picos de alta montaña que sobresalen por encima de las capas de hielo, denominados *nunataks*, donde los fuertes vientos impiden que la nieve y el hielo se acumulen en las laderas con mayor pendiente de estas montañas. En ciertas zonas, el manto glaciar supera ampliamente los límites del continente, formando extensas barreras de hielo permanente sobre las grandes bahías del océano Antártico. Las más importantes son la barrera de hielo de Ross, la barrera de Ronne, la barrera de Filchner y la barrera de hielo de Larsen. De esta última sólo persiste la porción más austral denominada "Larsen C", las secciones A y B de esta barrera colapsaron durante la década de 1990 y 2000, respectivamente, debido al incremento de la temperatura atmosférica a lo largo de toda la península Antártica.

La Antártida también se distingue por ser el continente que presenta la temperatura y humedad atmosférica promedio más bajas de la Tierra. A pesar de estar cubierta de nieve y hielo, la precipitación media anual es muy baja y el clima puede ser descrito como un "desierto polar". Además, el agujero de ozono sobre el Polo Sur, aunque actualmente en disminución, sigue afectando la biota antártica. Es importante también recalcar la existencia de importantes diferencias regionales de las condiciones climáticas en todo el continente.

I.1.2 El océano Antártico

El océano que rodea la Antártida y los grupos de islas asociadas se extiende desde el borde del continente (y sus plataformas de hielo) hasta el Frente Polar Antártico (FPA) o Convergencia Antártica (Gordon, 1967). El FPA separa el continente Antártico de los océanos Pacífico, Atlántico e Índico y representa un abrupto cambio en la temperatura y salinidad del agua, que se origina al producirse el encuentro de masas de agua antárticas con subantárticas, presentando un fuerte gradiente térmico entre las aguas frías del sur y las aguas más cálidas de latitudes medias, que varía desde -1.8 °C cerca de la Antártida a aproximadamente $3,5$ °C cerca del FPA. Este frente cubre una zona estrecha de unos 40 kilómetros de ancho y su posición es relativamente estable a lo largo del año, si bien la latitud en la que se encuentra varía, según la longitud, entre los 54° y 62° Sur. De acuerdo con esta forma de definir el océano Antártico, su área es de 31,8 millones de km^2 , lo que constituye casi el 9 % del área oceánica total de la Tierra.

I.1.2.a Corrientes y masas de agua que afectan al océano Antártico

Diversos tipos de corrientes marinas afectan al océano Antártico, se mencionarán algunas de las más importantes (Figura I.1):

La Corriente Circumpolar Antártica (CCA), también llamada Corriente de Deriva del Viento Oeste (CDO), es la corriente oceánica más importante del mundo, teniendo en cuenta que transporta unos 3 millones de km^3 de agua alrededor del continente cada año y su extensión aproximada es de 24.000 km (Olbers et al., 2004). Esta corriente surge debido a los fuertes y consistentes vientos predominantes del sector oeste que producen la circulación ciclónica del océano Antártico. La existencia de un gradiente de presión, que aumenta desde latitudes medias a altas en el hemisferio sur provoca vientos del oeste de gran velocidad, haciendo que las aguas superficiales circulen en el mismo sentido alrededor de la Antártida. Con este tipo de circulación la CCA forma una barrera hidrológica que separa la zona de la plataforma Antártica de las aguas más cálidas provenientes de los océanos Pacífico, Índico y Atlántico (Mc Clintock et al., 2008; Turner et al., 2009).

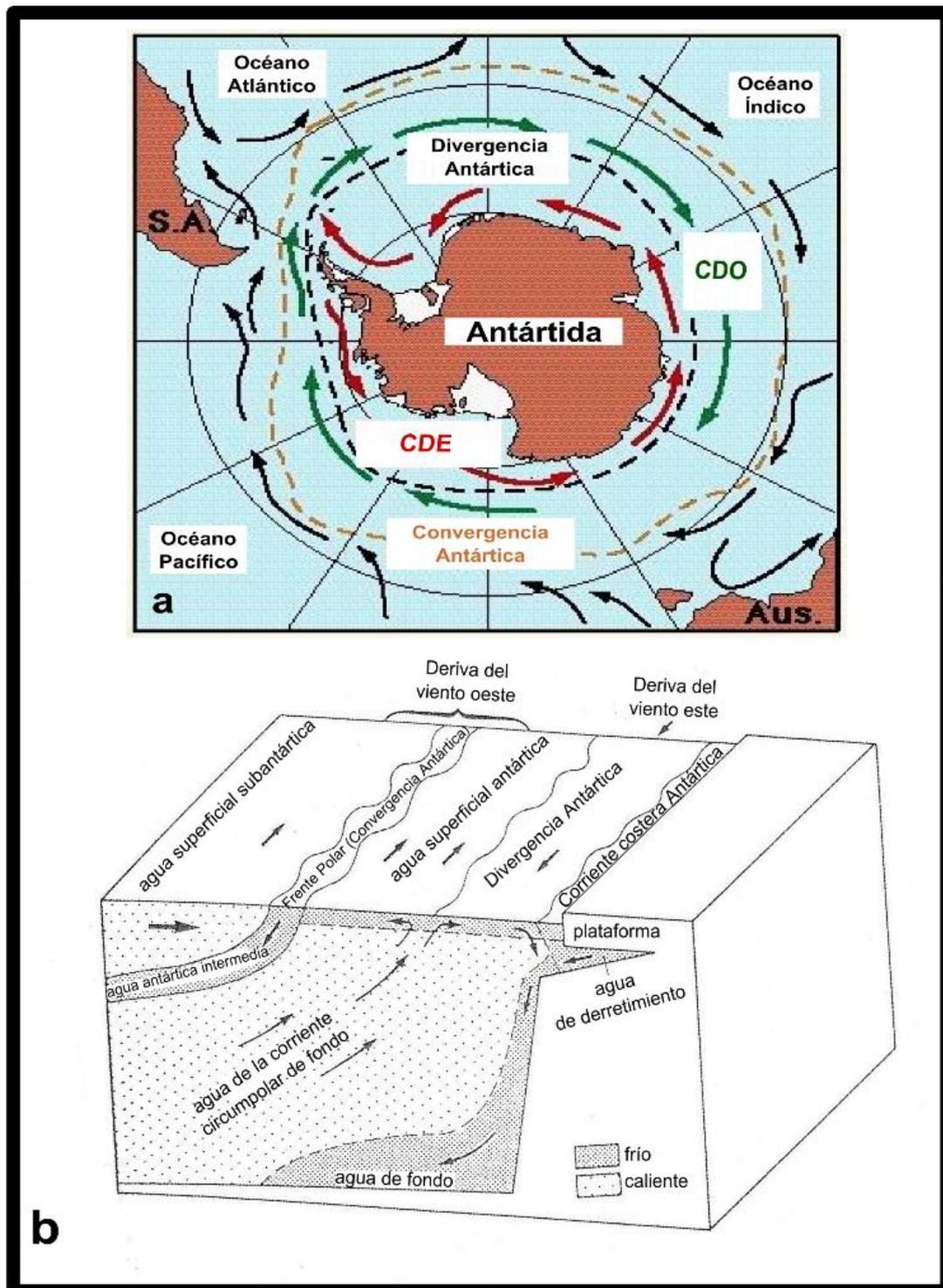


Figura I.1 Mapa (a) y esquema vertical (b) que describen los sistemas de corrientes y los componentes de las masas de aguas antárticas. CDO: Corriente de Divergencia de los vientos del Oeste, CDE: Corriente de Divergencia de los vientos del Este. Modificado de Hempel (1985).

Próxima a la costa de la Antártida se encuentra la llamada Divergencia Antártica, que es una zona caracterizada por una serie de surgencias y hundimientos de masas de agua (estos fenómenos pueden producirse como consecuencia de accidentes topográficos o del encuentro de dos corrientes). En esta zona frontal se produce el encuentro y posterior separación de agua de zonas profundas con

agua antártica producida por fusión de los hielos. Cuando esta masa de agua asciende a la superficie alcanza una baja temperatura y alta salinidad (debido a que la sal es expulsada durante el proceso de la formación de hielo marino) se hace más densa que el agua circundante, se hunde hacia el fondo del océano y se aleja del continente antártico hacia el noreste (Hellmer y Bersch, 1985; Tokarczyk, 1987). Como una gran cantidad de hielo marino es formado en los mares de Weddell y de Ross, éstas son las principales áreas de formación de aguas profundas. La fuerza de Coriolis introduce una componente hacia el sur en la Corriente de Deriva del Viento Este (CDE) y esto último ocasiona el hundimiento de agua en proximidades del continente y las surgencias de agua en la Divergencia Antártica (Gordon, 1988). La CDE, que fluye de este a oeste y en la cercanía del continente antártico se divide en una serie de giros que circulan en sentido horario y de sistemas locales de remolinos cerca del margen continental, tales como el giro del mar de Weddell (Miller, 1991).

I.1.2.b Zonación del océano Antártico

El océano Antártico puede dividirse en zonas concéntricas alrededor del continente, influenciadas por la CCA y delimitadas por frentes caracterizados por fuertes gradientes de temperatura y salinidad (Orsi et al., 1995). La región comprendida entre el Frente Polar Subantártico (FPS) y el Frente Polar Antártico (FPA) recibe el nombre de Zona Subantártica, caracterizada por una progresiva disminución de la temperatura del agua superficial hacia el sur. Las aguas Subantárticas y Antárticas se encuentran separadas por el ya nombrado FPA. Esta zona de convergencia se caracteriza por una intensa formación de remolinos y una alta productividad primaria. Las intensas floraciones fitoplanctónicas que pueden encontrarse en la plataforma submarina de esta zona podrían provenir de la fertilización local de hierro a partir de los sedimentos (Pollard et al., 2002).

Las aguas ubicadas al sur del FPA constituyen la denominada Zona Antártica (ZA) que presenta una considerable heterogeneidad espacial, motivo por el cual diversos autores han propuesto esquemas para subdividir esta zona en tres grandes hábitats pelágicos basados en características físicas y biológicas (Voronina et al., 1978; Hempel, 1985; Hopkins, 1987; Gordon, 1988; Longhurst, 1998; Arrigo et al., 2008). Existe un consenso general en cuanto a que la región se puede dividir en una zona de océano permanentemente abierto hacia el norte, una zona de hielo marino estacional en la que se produce el avance y retroceso anual del mismo y una zona de plataforma costera y continental. Se describirá aquí la zonificación presentada por Scott y Marchant (2005) con datos de sus respectivas comunidades pelágicas (Hopkins, 1987) (Figura I.2).

La Zona Costera y de Plataforma Continental es la más productiva del océano Antártico, ocupando sólo el 4 % de su superficie total. Es el área alrededor de la zona de hielo permanente adyacente al continente en el que la abundancia de krill (*Euphausia superba*) es relativamente baja y es reemplazado por *E. crystallorophias*. En esta zona la presencia de peces nototénidos pelágicos es proporcionalmente importante. También allí existe la Zona de Hielo Permanente en donde la cubierta de hielo proporciona una barrera entre los procesos atmosféricos y oceanográficos, mientras que el

agua de fusión de retirada del hielo marino modifica la concentración salina y la estratificación térmica del océano.

La Zona de Hielo Estacional que se extiende hasta cerca de los 62° S, es una zona con alta productividad primaria y ocupa aproximadamente el 42 % de la superficie total del océano Antártico. En esta zona se produce el avance y retroceso anual del hielo marino y es la más importante en términos de actividad biológica concentrada, la especie dominante del zooplancton es el krill (*E. superba*), muy explotada por aves y mamíferos marinos.

La Zona Oceánica Permanentemente Abierta está definida por el límite norte del hielo marino estacional, se encuentra permanentemente libre de hielo y, aunque es una zona rica en nutrientes, posee una productividad primaria baja. Esta zona está dominada por fitoplancton de pequeño tamaño, protozoos, copépodos herbívoros, salpas y algunas especies de eufáusidos.

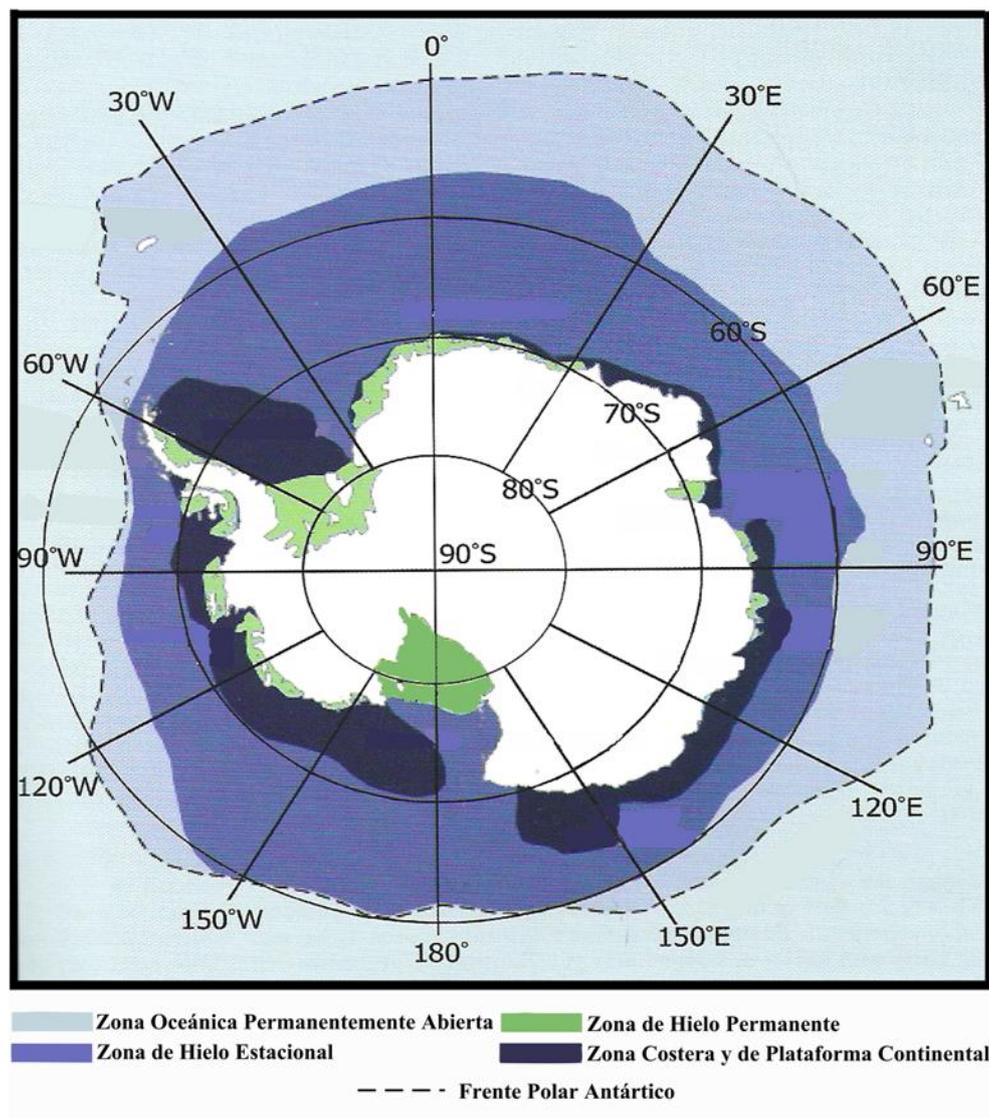


Figura I.2 Zonación del Océano Antártico. Modificado de Scott y Marchant (2005)

I.1.3 Zooplancton

Los primeros estudios acerca del zooplancton antártico se remontan al año 1870 y se refirieron principalmente a aspectos sistemáticos y relevamientos taxonómicos (véanse los trabajos de revisión de Everson, 1984; Smith y Schnack-Schiel, 1990; Schnack-Schiel y Mujica, 1994). A partir de mediados del siglo XX se comenzaron a realizar estudios cuantitativos relacionando las comunidades zooplanctónicas con las masas de agua del Atlántico Sur (Alder, 1995; Thompson et al., 2001; entre otros). Posteriormente, diversos programas de investigación se centraron en aspectos ecológicos del plancton y, mediante el uso de cruceros oceanográficos, se relevaron grandes zonas oceánicas del mar de la Flota (estrecho de Bransfield), el mar de Scotia, isla Elefante y pasaje de Drake, entre otras (Atkinson, et al., 1990; Siegel y Piatkowski, 1990). Estudios similares se efectuaron también en el mar de Weddell (Piatkowski, 1989) y cerca del estrecho McMurdo en el mar de Ross (Hopkins, 1987). Actualmente, producto de acuerdos de cooperación internacional y con motivo de ser declarada la Antártida como Territorio de Paz y Ciencia, son varios los proyectos que estudian los ecosistemas costeros antárticos y algunos de ellos hacen particular énfasis en temas de ecología planctónica.

De los componentes del zooplancton, en esta tesis se hará referencia a dos fracciones de tamaño: la microzooplanctónica (20-200 μm) y la mesozoplanctónica (0,2-20 mm) según la clasificación de Sieburth et al. (1978). A continuación se describen algunas características y la distribución de sus principales componentes.

I.1.3.a El zooplancton y su importancia en los ecosistemas marinos

El zooplancton ocupa una posición clave en la trama trófica pelágica, ya que forma parte de los consumidores primarios y sirve de alimento principalmente a aves, mamíferos y peces pelágicos (Hubold y Ekau, 1990; Swadling et al., 1997; Takahashi et al., 2010). De esta manera la energía producida por el fitoplancton a través de la fotosíntesis es transferida a los niveles tróficos superiores (Kiørboe, 1993; Lenz, 2000). Asimismo, los organismos zooplanctónicos compactan parte del material ingerido y lo eliminan en forma de pellets o paquetes fecales, los cuales pueden ser descompuestos por el bacterioplancton, durante su sedimentación hacia el fondo del mar, para finalmente contribuir a la nutrición de la comunidad bentónica (Beaumont et al., 2002) y a la secuestración de carbono atmosférico (Figura I.3).

En muchos ecosistemas marinos los copépodos son el grupo más abundante dentro de la comunidad mesozoplanctónica, presentando la mayor contribución a la producción secundaria y manteniendo una estrecha relación trófica con otros organismos de acuerdo a las condiciones físicas del medio ambiente (Kiørboe, 1993; Mauchline, 1998; Bradford-Grieve et al., 1999; Lenz, 2000). Este grupo se caracteriza por alimentarse principalmente de organismos fitoplanctónicos en ambientes eutróficos (trama trófica clásica), y también de pequeños organismos heterótrofos (microzooplancton) e inclusive de detrito principalmente en ambientes oligotróficos (trama trófica microbiana). Además,

este grupo es uno de los más importantes como fuente de alimento para muchas larvas y adultos de peces planctívoros así como también de otros organismos zooplanctónicos de mayor tamaño (macrozooplancton) (Mauchline, 1998; Lenz, 2000).

Actualmente es reconocido que los componentes de la fracción microzooplanctónica constituyen un nexo importante en la transferencia de materia y energía desde los niveles inferiores a los consumidores mayores (Azam et al., 1983; Laval-Peuto et al., 1986; Gifford, 1991). Por ejemplo, los ciliados constituyen un ítem sustancial en la dieta de pequeños crustáceos, quetognatos, organismos gelatinosos y larvas de peces (Laval-Peuto et al., 1986; Stoecker y Capuzzo, 1990; Gifford, 1991; Pierce y Turner, 1992; Froneman et al., 1996; Schmidt et al., 2003), al tiempo que poseen un amplio espectro trófico que incluye fitoplancton (Calbet, 2008) material orgánico disuelto y particulado, y componentes autótrofos y heterótrofos de las fracciones pico- (0.2-2 μm) (Posch et al., 1999), nano- (2-20 μm) (Sherr y Sherr, 1994) y de células incluso más grandes que su propio tamaño (Montagnes et al., 1988). Concomitantemente, el microzooplancton contribuye de manera significativa al reciclado de nutrientes mediante sus productos de excreción (Gast y Horstmann, 1983; Sherr y Sherr, 2002).

I.1.3.b Componentes del zooplancton antártico y su distribución

La distribución del plancton en los océanos es heterogénea y si bien estos organismos han sido considerados por mucho tiempo como derivantes pasivos, hoy es aceptado que su distribución espacial es el resultado de la interacción de diversos factores físicos, químicos y biológicos (picnoclinas, frentes, procesos reproductivos, etc.) (Folt y Burns, 1999). En el océano Antártico la presencia de los ya nombrados FSA y FPA, además de producir efectos fisiológicos como consecuencia de la convergencia de masas de agua de características fisicoquímicas dispares, también influye en la distribución de los organismos pelágicos actuando como barreras mecánicas al transporte horizontal (Voronina et al., 1978; Knox, 1994). A su vez, otros factores tales como el patrón de circulación del agua, la competencia, la depredación y la disponibilidad del alimento también pueden determinar la abundancia y la distribución del zooplancton (Miquel, 1991; Ichii et al., 1998; Atkinson et al., 1999; Ward et al., 2005).

Entre los organismos que conforman el mesozooplancton antártico, el krill (*E. superba*) es uno de los más estudiados (Marr, 1962; Brinton et al., 1987; Pakhomov et al., 1997 a y b; Siegel, 2005; Nicol, 2006; Atkinson et al., 2012; Gallotti, 2013; entre otros). *E. superba* es la especie de eufáusido más abundante en el océano Antártico (Hewitt y Demer, 2000), a menudo domina la biomasa del zooplancton y posee una distribución circumpolar influida por el FPA (Siegel, 2000). Sus mayores abundancias se encuentran al norte de la península Antártica (Siegel, 2005), relacionándose positivamente con la concentración de clorofila-*a* y la extensión de hielo marino del invierno previo (Loeb et al., 1997; Atkinson et al., 2004). Las áreas con mayor concentración de krill en el océano

Antártico sugieren la presencia de mecanismos que le permiten permanecer los 5-7 años de su ciclo de vida en esta zona, oponiéndose al arrastre por parte del gran sistema de la CCA (Baker, 1954). En relación con esto, la variable distribución y abundancia del krill y especies asociadas en el océano Antártico, sugieren la gran importancia que adquieren las características locales del hábitat dentro de estas zonas (Hill et al., 2006). Además, el krill se ubica en una posición central dentro de la red trófica marina antártica ya que actúa como enlace entre el fitoplancton y los depredadores de niveles tróficos superiores (por ejemplo, calamares, peces, pingüinos y otras aves marinas, focas, ballenas) (El-Sayed, 1985; Frazer et al., 2002).

Los copépodos suelen ser los organismos más abundantes del zooplancton en numerosas regiones del océano Antártico pudiendo dominar en términos de biomasa cuando *E. superba* presenta bajas abundancias (Hempel, 1985; Schnack-Schiel y Mujica, 1994; Voronina et al., 1994). Las especies más importantes en términos de abundancia incluyen al herbívoro *Calanoides acutus* y a las especies omnívoras *Metridia gerlachei*, *Calanus propinquus* y *Ctenocalanus* spp. Varios estudios han analizado los patrones de abundancia y distribución de copépodos en diferentes zonas del océano Antártico y han hecho hincapié en su papel fundamental en la trama trófica antártica, tanto como depredadores de fitoplancton y microzooplancton, como en rol de presa para el meso y macrozooplancton y los peces carnívoros (Hopkins, 1985; Conover y Huntley, 1991; Atkinson, 1998; Schnack-Schiel, 2001 a, b). A partir de la década de 1980, con el uso de redes de mallas entre 55 y 200 μm , se alcanzó una visión más realista del significado ecológico de copépodos de pequeña talla, tales como especies de los géneros *Oithona*, *Oncaea* y otros miembros de la familia Clausocalanidae (Foster, 1987; Atkinson, 1998; Atkinson y Sinclair, 2000; Dubischar et al., 2002), muy abundantes en ambientes costeros (Tanimura et al., 1986; Chiba et al., 2001; Pane et al., 2004).

Las salpas son tunicados pelágicos que, además de su reconocido rol como consumidoras de bacterias y otros organismos de pequeña talla (picoplancton y nanoplancton), son buenas competidoras con otros grupos zooplanctónicos a los que llegan a excluir gracias a la eficiencia en la obtención de alimento y a las altas tasas de crecimiento y reproducción que poseen (Nishikawa et al., 1995; Loeb et al., 1997; Esnal y Daponte, 1999; Daponte et al., 2001; Pakhomov et al., 2002; Fuentes, 2006; Ono y Moteki, 2013). Sin embargo, las salpas no constituyen el principal ítem en la dieta de los depredadores vertebrados antárticos. En contraste con el krill, ocupan las extensas regiones oceánicas provistas de las menores concentraciones de alimento y toleran mejor el agua más cálida. Por lo tanto la mayor parte de la CCA, con baja productividad, constituye el hábitat de las salpas, el cual es mucho más amplio que el del krill. Asimismo, este grupo micrófago parece estar menos adaptado que otros organismos zooplanctónicos a las floraciones fitoplanctónicas (Alldredge y Madin, 1982) así como a la presencia de grandes cantidades de sedimento en suspensión (Pakhomov et al., 2003), debido a interferencias a nivel de la red mucosa que utilizan para filtrar su alimento (Harbison et al., 1986).

Existen pocos estudios, en ambientes costeros antárticos, acerca de los restantes grupos mesozooplanctónicos tales como pterópodos (Hunt et al., 2008; Suprenand, 2013), ostrácodos

(Chavtur y Kruk, 2003), larvas de organismos bentónicos (meroplancton) (expedición “British Antarctic Survey”, 1997) y otros organismos del plancton gelatinoso (Pages et al., 1996; Pages y Schnack-Schiel, 1996).

La fracción microzooplanctónica abarca grupos taxonómicos muy diversos, principalmente heterótrofos, entre los que se encuentran protozoos de diversos grupos taxonómicos y pequeños metazoos (estadios larvales de cirripedios, copépodos, otros crustáceos, cnidarios, moluscos, equinodermos, etc). Los representantes de los ciliados (ciliados aloricados y tintínidos) se encuentran entre los grupos numéricamente dominantes dentro de los heterótrofos planctónicos del océano Antártico (Sorokin, 1999), representan entre el 54 y 64 % de la producción total del zooplancton (Sushin et al., 1986) y presentan picos de abundancia asociados a florecimientos de la haptophyta *Phaeocystis antarctica* (Davidson y Marchant, 1992). Como en otros océanos, las especies de ciliados aloricados son más abundantes que los tintínidos (Garrison y Gowing, 1993), hallándose en elevadas densidades en aguas asociadas al hielo marino antártico (Garrison, 1991; Petz et al., 1995).

Los dinoflagelados heterótrofos conforman uno de los mayores componentes de los protistas tanto en aguas costeras como oceánicas, donde juegan un importante rol en el flujo de carbono (Lessard, 1991; Sherr y Sherr, 1994). Aunque poseen pocos representantes en aguas antárticas, en comparación con los mares templados y tropicales, pueden encontrarse tanto formas tecadas como desnudas (Mc Minn y Scott, 2005). Según varios autores, la abundancia y distribución de los dinoflagelados en la Antártida suele estar influenciada por la variación estacional (Lessard y Rivkin, 1986; Bjørnsen y Kuparinen, 1991; McKenzie y Cox, 1991).

I.1.3.c La trama trófica antártica

Las tramas tróficas clásica y microbiana son una dicotomía útil para distinguir los diversos destinos de la producción primaria de carbono en los ecosistemas marinos (Calbet y Landry, 2004). La trama clásica supone que la producción de carbono es transferida de manera eficiente a través de grandes diatomeas a los niveles tróficos superiores tales como el mesozooplancton (Cushing, 1989). Pero, por otro lado, cada vez hay más evidencia de que la red trófica microbiana es una estructura casi permanente de diversos ambientes (Vargas y González, 2004), donde el microzooplancton puede actuar como un vínculo importante entre la producción bacteriana y el pastoreo del mesozooplancton (Painting et al., 1992), permitiendo la rápida regeneración de nutrientes (Irigoien et al., 2005) (Figura I.3). A su vez, el pastoreo del microzooplancton, puede afectar a las vías por las que la producción primaria circula a través de la red trófica pelágica (Vargas y González, 2004). Según Legendre y Rassoulzadegan (1995) la estructura del ecosistema pelágico define el tipo de flujo de carbono existente en un área determinada. En este sentido, la red trófica herbívora (dominada por meso y macrozooplancton) se caracteriza por producir heces con más altas concentraciones de carbono y tasas de sedimentación (Froneman et al., 2000), en comparación con la red trófica microbiana (Longhurst, 1991).

La visión tradicional del ecosistema marino antártico respondía a un modelo de red trófica clásica consistente de tres niveles tróficos: diatomeas, krill y consumidores de krill. Actualmente se sabe que esa cadena trófica sencilla, en algunas regiones costeras antárticas, es en realidad una trama mucho más compleja (Smetacek y Nicol, 2005). Esta visión más actualizada de la red trófica marina antártica incluye fitoflagelados (Moline et al., 2004) y acrecienta la importancia de organismos protozooplanctónicos (Ichinomiya et al., 2007) como consumidores de picoplancton (0,2-2 μm), nanoplancton (2-20 μm) y detritos (Calbet y Landry, 2004; Ducklow et al., 2006), formando así el principal nexo entre los productores primarios (fitoplancton) y sus consumidores (mesozooplancton, incluyendo el krill) y colaborando con las bacterias en la degradación de paquetes fecales (Poulsen e Iversen, 2008) (Figura I.3). Todo lo anterior refuerza la importancia de la red trófica microbiana en estos ecosistemas pelágicos (El-Sayed, 2005).

En lo que se refiere al ecosistema antártico, donde la mayoría de los estudios de tramas alimentarias se ha centrado en la abundancia, distribución y pastoreo de krill, copépodos y salpas (Quetin et al., 1996; Loeb et al., 1997; Dubischar y Bathmann, 1997; Pakhomov et al., 1997 a y b; Ross et al., 1998; Fuentes, 2006; Ross et al., 2008), el papel de los consumidores más pequeños (por ejemplo, protozoos) no está aún bien definido. Los factores ambientales que regulan la distribución, biomasa y composición del plancton en aguas antárticas presentan una gran variabilidad espacial y temporal, pudiendo variar significativamente aún dentro de escalas geográficas reducidas (Quetin et al., 1996; Hernández León et al., 1999). La influencia de estos procesos y otros factores físicos tales como vientos y cobertura de hielo marino en la dinámica del micro y mesozooplancton se encuentran poco estudiados en las regiones costeras antárticas.

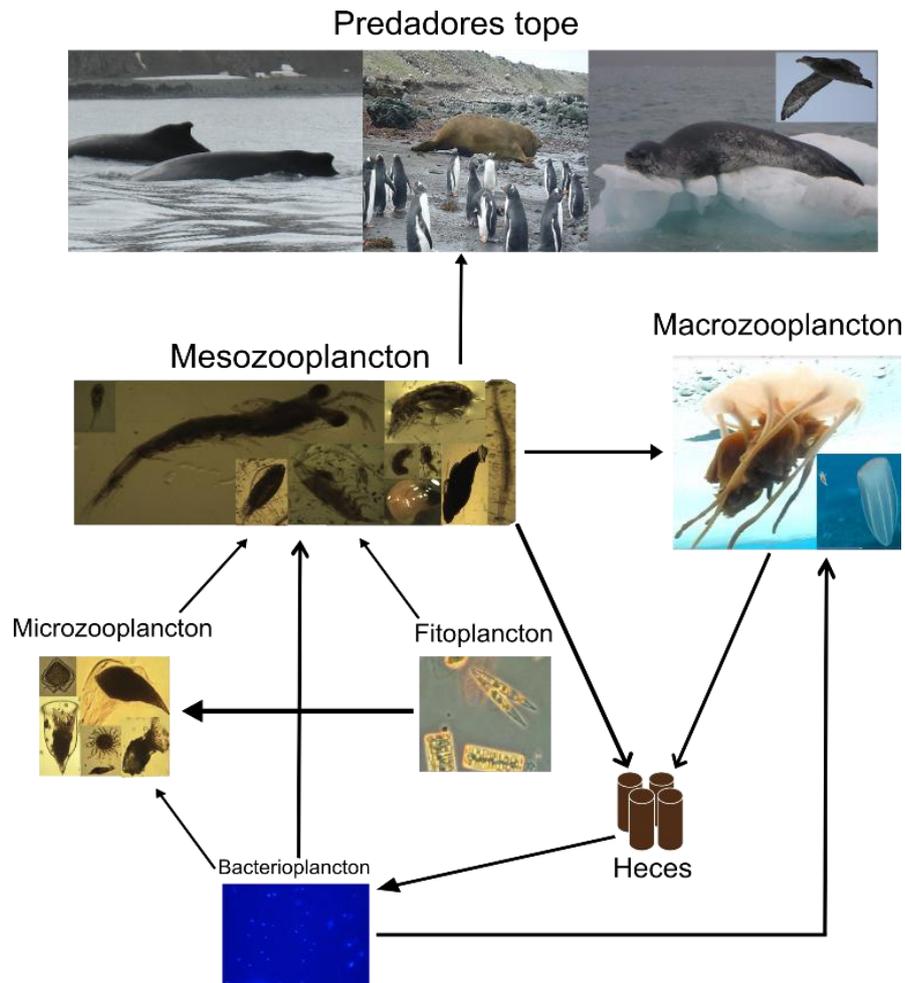


Figura I.3 Rol del micro y mesozooplancton en la red trófica pelágica antártica

I.1.4 El cambio climático y sus efectos en el sector oeste de la península Antártica

Según el informe 2007 del “Intergovernmental Panel on Climate Change” (IPCC 2007), los principales factores reguladores del clima son: la actividad solar, las variaciones en la órbita y en el ángulo de la tierra, el contenido de aerosoles y los patrones de circulación en la atmósfera, las corrientes oceánicas y los ciclos hidrológicos. Actualmente el cambio climático se manifiesta en el incremento de la temperatura y radiación global, cambios en la salinidad y disminución del pH de los océanos, cambios en la disponibilidad de nutrientes, corrientes oceánicas, vientos y precipitaciones. Además, el IPCC (2007) predice nuevos escenarios en las próximas décadas, evidenciándose un aumento del nivel del mar por derretimiento de las áreas cubiertas de hielo y nieve, el aumento de la temperatura superficial de los océanos de aproximadamente 0,037 °C y la disminución de las concentraciones de nutrientes inorgánicos en las aguas superficiales de los océanos, lo que afectará a la biomasa planctónica, implicando una reducción en la producción primaria. Asimismo, las precipitaciones aumentarán en zonas de altas latitudes, lo que afectará el aporte de nutrientes en ambientes costeros como así también la salinidad y turbidez, habrá cambios en los patrones de los

vientos y las corrientes oceánicas, acidificación de los océanos por aumento de CO₂, etc. Más actualmente, el informe del IPCC (2014) confirma muchas de esas predicciones y documenta en diversas regiones, que las cambiantes precipitaciones o el derretimiento de nieve y hielo están alterando los sistemas hidrológicos, lo que afecta a los recursos hídricos en términos de cantidad y calidad. Por otro lado, muchas especies terrestres, dulceacuícolas y marinas han modificado sus áreas de distribución geográfica, actividades estacionales, pautas migratorias, abundancias e interacciones con otras especies en respuesta al cambio climático en curso. Además, los impactos de los recientes fenómenos extremos conexos al clima, como olas de calor, sequías, inundaciones, ciclones e incendios forestales, ponen de relieve una importante vulnerabilidad y exposición de algunos ecosistemas y muchos sistemas humanos al actual cambio climático (IPCC, 2014).

La expresión del cambio climático global se encuentra magnificada en las regiones polares (IPCC, 2001). El cambio climático está causando el calentamiento del permafrost y el deshielo de los glaciares en las regiones de altas latitudes (IPCC, 2014). Particularmente, la península Antártica es una de las regiones de más rápido calentamiento de la Tierra con una tasa de aumento de temperatura atmosférica de $3,7 \pm 1,6$ ° C por siglo, (Vaughan et al., 2003; Mc Clintock et al., 2008; Turner et al., 2009).

En el sector oeste de la península Antártica datos de diversas fuentes han detectado un significativo aumento de la temperatura atmosférica. Turner et al. (2005) con datos de series de tiempo a partir de la década de 1950, informaron de un aumento de aproximadamente $0,6$ °C década⁻¹ y $2,5$ °C de aumento de temperatura en los últimos 50 años. También se observó un incremento de la temperatura del aire a partir de registros tomados por boyas y base de datos de imágenes satelitales (Steig et al., 2009). Mediante la información contenida en núcleos de hielo fue reconstruido, para el período de 1900 a 1999, un aumento medio de la temperatura de 1 °C siglo⁻¹ (Schneider y Steig, 2008), mientras que Thomas et al. (2009) detectaron un aumento local de $\sim 2,7$ °C desde la década de 1950 a partir de un núcleo de hielo tomado al sur del sector oeste de la península Antártica

Estas tendencias de calentamiento atmosférico parecen tener una gran influencia en el medio ambiente costero, evidenciándose un aumento en más de 1 °C de la temperatura superficial del agua en verano durante las últimas décadas (Meredith y King, 2005; Whitehouse et al., 2008; Schloss et al., 2012). Estos cambios también influyen en el momento de inicio y duración de la cubierta de hielo marino anual (Ducklow et al., 2007; Stammerjohn et al., 2008a; Schofield et al., 2010). Las tendencias atmosféricas y oceanográficas tienen un fuerte impacto en la erosión y los movimientos dinámicos de los glaciares y las plataformas de hielo (Turner et al., 2009; Pritchard et al., 2012). Gran parte del sector oeste de la península Antártica experimenta temperaturas locales del aire por encima del punto de congelación en el verano y en forma periódica durante la primavera y el otoño. Por lo tanto, estas regiones sufren períodos frecuentes de derretimiento, que afectan fuertemente el balance de masa de los mantos de hielo. Para la segunda mitad del siglo XX, se registró un aumento en el lapso de tiempo anual de estos períodos de derretimiento, con un incremento de número de días con

temperaturas positivas (Vaughan, 2006). Como consecuencia, hubo una transición desde un avance de los glaciares (62 % de todos los glaciares estudiados avanzaron en su extensión entre 1945 -1954) a un retroceso de los mismos (75 % de todos los glaciares investigados se retiraban desde 2000-2004). Durante las últimas décadas (desde 1953) se ha acelerado la tasa de retirada de 212 de los 244 glaciares de marea y de las plataformas de hielo marino observados alrededor del sector oeste de la península Antártica (Cook et al., 2005; Turner et al., 2009).

Además, el aumento presente de la temperatura del aire y los cambios en el patrón de precipitación dan lugar a cambios en las características y aumentos absolutos de la escorrentía glacial (Vaughan, 2006; Pritchard y Vaughan, 2007; Turner et al., 2009). En ambientes costeros, la escorrentía de agua dulce del deshielo de los glaciares tiene un impacto en la estabilidad de la columna de agua, ya que está provocando enfriamiento (freshening) y puede aumentar la estratificación (Schloss et al., 2002). Además, el aumento de la escorrentía de la materia en suspensión de grano fino derivado del derretimiento de un glaciar conduce a la formación de plumas de polvo de roca, aumentando la turbidez del agua y las tasas de sedimentación (Barnes y Kaiser, 2007; Hass et al., 2010; Schloss et al., 2012).

La región occidental marítima de la península Antártica se ha convertido en un área modelo para estudiar la respuesta de las masas de hielo de la Antártida y la biota costera al cambio climático (Smith et al., 2008; Clarke et al., 2009). La variabilidad climática (término más adecuado para el estudio del cambio climático a una escala temporal acotada) interanual es notable (Orr et al., 2008), impulsada principalmente por los patrones de variabilidad climática tales como el SAM (Southern Annular Mode en inglés) y el fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur (conocido por sus siglas en inglés como ENSO, El Niño Southern Oscillation). “El Niño” es el resultado de la interacción de las aguas superficiales del océano Pacífico, que presentan a la altura de los trópicos anomalías positivas de temperatura (Meredith et al., 2008; Stammerjohn et al., 2008b; Fogt et al., 2011; Schloss et al., 2012). El índice SAM es definido como la diferencia en la presión normalizada al nivel medio del mar, entre los 40 y los 70° S (Nan y Li, 2003) y explica alrededor del 35 % de la variabilidad total del clima del hemisferio sur (Marshall, 2007). La reciente tendencia al calentamiento se puede atribuir a un cambio hacia una fase positiva del índice SAM desde mediados de la década de 1960, dando como resultado un fortalecimiento observable de los vientos circumpolares del oeste (Marshall, 2003; Orr et al., 2008) que impulsan el agua profunda circumpolar más caliente hacia la plataforma occidental de la península Antártica. Por otra parte, ENSO conduce a períodos más fríos sobre las aguas antárticas, mientras que las condiciones conocidas como La Niña (de características opuestas a El Niño) causan el calentamiento del oeste de la península Antártica, incluyendo tanto un retraso en la formación como en la duración del hielo marino (Stammerjohn et al., 2008b). Esto es especialmente cierto cuando ENSO está en fase con SAM (Russell y McGregor, 2010; Fogt et al., 2011).

La variabilidad climática también influye en la estructura de las comunidades acuáticas a escala global, afectando la dinámica de las asociaciones planctónicas (Edwards y Richardson, 2004).

Es conocido que el incremento de las temperaturas globales afecta la biota en todos sus niveles de organización. A nivel específico, la variación de la temperatura influye sobre la fisiología y fenología de los organismos afectando, por ejemplo, la tasa de fijación de carbono en determinadas especies del fitoplancton (Hare et al., 2007), la tasa de alimentación de los protistas (Sommer y Legnfellner, 2008) y modificando el tamaño corporal de los organismos (Daufresne et al., 2009). También se observan cambios a nivel poblacional, viéndose afectada la distribución de las especies tanto en latitud como en altitud (Gitay et al., 2001; Beaugrand et al., 2002); a nivel de comunidades, los cambios en su composición, modifican la biodiversidad y alteran las interacciones entre los distintos niveles tróficos (Edwards y Richardson, 2004). También se pueden observar cambios en la estructura y funcionamiento a nivel ecosistémico, inducidos, por ejemplo, por cambios en la fenología de los productores primarios, lo que puede ocasionar situaciones de desacople trófico y alterar el ciclo del carbono de un sistema (Beaugrand et al., 2003; Edwards y Richardson, 2004).

No obstante, actualmente existe una discrepancia respecto de si el incremento de la temperatura atmosférica podría afectar a los diferentes niveles tróficos de manera desigual, lo que se traduciría en un desacople temporal entre los predadores y sus presas (Durant et al., 2007; Thackeray et al., 2010), o bien, si podría llevar a un fuerte acoplamiento entre herbívoros protistas y sus presas, alterando a su vez la transferencia de materia y energía hacia los niveles tróficos superiores (Aberle et al., 2012). Teniendo en cuenta esto, el calentamiento global podría reforzar en la comunidad pelágica el control top-down del microzooplancton sobre el fitoplancton (Rose y Caron, 2007) ya que el crecimiento de organismos unicelulares heterótrofos es mucho más dependiente de la temperatura que el de autótrofos (Aberle et al., 2012).

Como ya se mencionó, las variaciones ambientales influyen en la distribución del micro y mesozooplancton, lo cual, a su vez, puede producir importantes cambios en la trama trófica del ecosistema antártico. Por lo tanto, en regiones sobre las que los modelos climáticos predicen rápidos cambios ambientales (Smith et al., 1999; Bers et al., 2013) el monitoreo continuo de las asociaciones del fitoplancton, zooplancton y variables ambientales junto a la experimentación, adquieren una nueva dimensión e importancia y colaborarán en el entendimiento de los efectos del calentamiento global sobre el plancton costero antártico.

I.1.5 Islas Shetland del Sur e isla 25 de Mayo

El archipiélago de las islas Shetland del Sur se ubica en el límite norte de la zona de hielo estacional del océano Antártico y al oeste de la península Antártica (Figura I.4). Estas islas se encuentran separadas de dicha península por el mar de la Flota y reciben la influencia de las corrientes que allí circulan, afectando directamente a sus comunidades marinas (Schloss, 1997). Al oeste se conecta con el mar de Bellingshausen a través del pasaje que existe entre la isla Smith y también a través del estrecho de Gerlache, en tanto que al este se sitúa el mar de Weddell. (García et al., 2002).

Las aguas del mar de la Flota pueden ser definidas como transicionales (Tokarczyk, 1987), influenciadas en superficie (hasta los 50 m de profundidad) por las aguas superficiales del mar de Bellingshausen, mientras que aproximadamente a los 100 m de profundidad se detecta la presencia de aguas más frías originadas en el mar de Weddell (Clowes, 1934). Debido al efecto de costa de las islas, pueden producirse fenómenos de surgencia de estas aguas más profundas (Clowes, 1934).

La isla 25 de Mayo (Rey Jorge) es la de mayor tamaño del archipiélago de las islas Shetland del Sur y se ubica cercana a la zona de la cuenca central del mar de la Flota. Esta cuenca, con profundidades mayores a los 1000 m, limita al norte con el pasaje de Drake y al sur con la península Antártica (Zhou et al., 2002). Es importante destacar que en esta isla, tanto el hielo marino como el glaciar son muy sensibles a las variaciones climáticas, principalmente al aumento de temperatura del aire que se ha detectado en estas áreas de Antártida (Braun y Gossmann, 2002). En los últimos años se ha observado un notable retroceso de los glaciares presentes en la zona (Rückamp et al., 2011); en este proceso, la escorrentía desde el glaciar transporta altas cargas de material particulado que, conjuntamente con el incremento en el aporte de agua dulce, influye directamente en la dinámica de la columna de agua (Dierssen et al., 2002; Schloss et al., 2002) modificando la variedad y composición regional del fitoplancton (Schloss et al., 2012) y afectando, en consecuencia, al zooplancton costero (Fuentes y Hoffmeyer, 2005; Fuentes, 2006; Hoffmeyer y Fuentes, 2008).

De esta forma, las islas del sector oeste de la península Antártica ofrecen un escenario único para el estudio de los efectos del calentamiento global, debido a su alta sensibilidad, a sus respuestas en plazos relativamente cortos y también a su ubicación, ya que los procesos que allí ocurren afectan a otras regiones del globo (Thompson y Wallace, 2000). Si a la ya mencionada variabilidad climática sobre los factores anteriormente nombrados se le suman los efectos de las variaciones ambientales existente en el sector, el estudio de la ecología del micro y mesozooplancton toma un carácter de gran importancia para colaborar en el entendimiento de la dinámica de los sistemas costeros antárticos.

En la isla 25 de Mayo se encuentran establecidas bases de varios países (Argentina, Brasil, Chile, Uruguay, Perú, Estados Unidos, Polonia, Rusia, China y Corea). Entre estas se encuentra la Base Científica Argentina Jubany (actualmente denominada Carlini), la cual es administrada por la Dirección Nacional del Antártico (DNA) y cuenta con una dotación logística compuesta por integrantes del Ejército, Fuerza Aérea y Prefectura Naval Argentina. A pesar de que gran parte de estas estaciones permanecen activas todo el año, la mayoría de los estudios sobre plancton se han desarrollado durante los meses del verano antártico (Chojnacki y Weglenska, 1984; Wasik, 1998; Kittel et al., 2001; Walkusz et al., 2004; Garcia et al., 2015; entre otros) y muy pocos de ellos analizan un ciclo anual (Menshenina y Rakusa-Suszczewski, 1992; Elwers y Hams, 1998; Fuentes, 2006).

En la Base Científica Carlini desde el año 1991 y hasta el presente, gracias a la presencia de personal científico del Instituto Antártico Argentino (IAA) durante todo el año, se dispone de registros continuos de parámetros hidrológicos y biológicos, tales como por ejemplo material particulado y materia orgánica en suspensión, temperatura y salinidad del mar, abundancia, biomasa y composición

fitoplanctónica, etc. Esto ha sido posible en el marco de proyectos institucionales y de cooperación internacional (ECOS, CLICOPEN, IMCOAST, etc.) que buscan analizar el efecto del cambio climático en las comunidades costeras antárticas. Sin embargo hasta el presente, no existen estudios ecológicos que analicen conjuntamente la dinámica del micro y mesozooplancton en caleta Potter a lo largo de un período anual completo.

I.2 Hipótesis y objetivos

I.2.1 Hipótesis

- El viento y la cobertura de hielo marino son los elementos físicos principales que afectan la dinámica temporal y espacial del micro y mesozooplancton en el área de estudio.

- La variación espacial y temporal en las condiciones oceanográficas y biológicas (disponibilidad de alimento) entre el sector externo e interno de la caleta Potter y entre los estratos superficie y fondo de la columna de agua, debido mayormente a la influencia del derretimiento del glaciar Fourcade en uno de sus extremos, determinan diferencias en la composición y abundancia del micro y mesozooplancton.

- La presión de pastoreo ejercida por el zooplancton (micro y mesozooplancton) limita en ciertos períodos el crecimiento de la comunidad fitoplanctónica de caleta Potter (control “top down”). Asimismo, los cambios resultantes en la biomasa y composición del fitoplancton, conjuntamente con la influencia de factores ambientales (control “bottom up”) inciden sobre la composición de la comunidad zooplanctónica.

I.2.2 Objetivos generales

- Estudiar el impacto directo e indirecto del aporte de aguas proveniente del derretimiento glaciario y la influencia de las variables ambientales, condiciones de hielo marino y vientos sobre la dinámica espacial (vertical y horizontal) y temporal (durante diferentes períodos del año) del micro y mesozooplancton en caleta Potter.

I.2.3 Objetivos específicos

- Analizar la variación de las condiciones fisicoquímicas (salinidad, turbidez, temperatura, material particulado en suspensión y materia orgánica) y biológicas (biomasa fitoplanctónica) en la columna de agua para determinar gradientes espaciales y temporales en caleta Potter.

- Estudiar la influencia del derretimiento glaciario (salinidad, turbidez y temperatura) sobre los patrones de variación de la composición, abundancia y biomasa del micro y mesozooplankton en sitios cerca y lejos del glaciar Fourcade, a distintas profundidades y a lo largo de un año.

- Estudiar la influencia de las variables ambientales (temperatura atmosférica, vientos y variabilidad del congelamiento marino) sobre la dinámica temporal y espacial del micro y mesozooplankton en el área de estudio.

- Analizar los tipos de control “top-down/bottom-up” existentes en la comunidad planctónica del área de estudio, teniendo en cuenta las relaciones de biomasa del fitoplancton, micro y mesozooplankton.

- Relacionar y comparar los resultados obtenidos con estudios realizados en ambientes similares de la Antártida.

I.3 Área de estudio

Caleta Potter (62°14'S, 58°38'O) es un pequeño fiordo tributario de la bahía Guardia Nacional (Maxwell) y se encuentra ubicada en el sudeste de la isla 25 de Mayo. Esta isla es la de mayor tamaño del archipiélago de las islas Shetland del Sur que se localizan al noreste del mar de la Flota y de la península Antártica (Figura I.4). La caleta Potter posee un área aproximada de 7 Km² y entre ella y la bahía Guardia Nacional se produce un intercambio de aguas, generando un patrón ciclónico de corrientes. Las aguas provenientes de la bahía entran en la caleta por la costa norte y salen por la costa sur (Roese y Drabble, 1998). Este proceso se ve influenciado en gran medida por el efecto de las mareas y los vientos (Schloss, 1997). A su vez, la caleta recibe un ingreso de agua dulce, principalmente, a través de dos arroyos en la costa sur de la misma: uno denominado Potter, cerca de la zona interna de la caleta, y otro, llamado Matías, ubicado en las cercanías de la Base Carlini. Estos exhiben distintos orígenes: de agua proveniente de nieve y glaciar, y de nieve y lacustre respectivamente. Una elevación transversal del fondo (a una profundidad de 30 m) divide la caleta en dos áreas, una considerada la boca, externa, y la otra correspondiente a la parte interna. Hacia el exterior de dicha elevación, la profundidad oscila entre los 100 y 200 m y el fondo es predominantemente rocoso, mientras que en la región interna la profundidad media es de unos 30 m, aunque en algunos lugares supera los 50 m, siendo el fondo de sedimento más fino y fangoso.

En la margen oriental de la caleta se encuentra la Base Científica Argentina Carlini (ex Jubany, denominada así desde el año 2012 en honor al Dr. Alejandro Carlini, Figura I.5), esta base permanece activa durante todo el año y ofrece una plataforma única en términos de la investigación sistemática e interdisciplinaria para el estudio de las consecuencias del calentamiento global en las

zonas costeras antárticas. En esta base Argentina se han estado registrando datos de ecología acuática continuamente por más de 20 años y es donde se realizó gran parte de este trabajo.

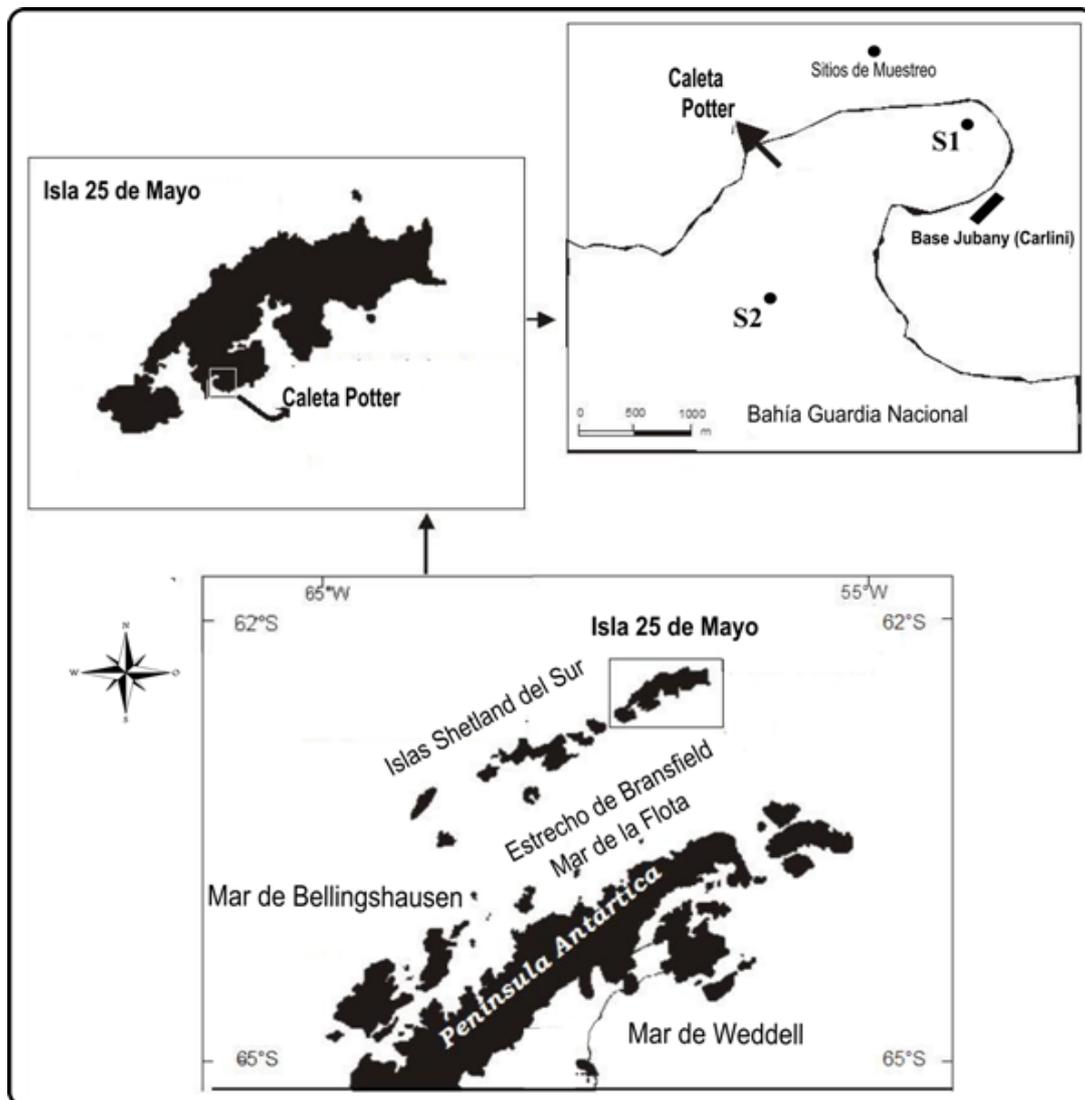


Figura I.4 Mapa del área de estudio caleta Potter- isla 25 de Mayo- islas Shetland del Sur mostrando la ubicación de los puntos de muestreo (Sitio 1 y Sitio 2)



Figura I.5 Vista aérea de la Base Científica Argentina Jubany (Carlini)

Con el fin de analizar la influencia del derretimiento glaciario en caleta Potter (Figura I.6.a), los muestreos del presente trabajo se realizaron a dos profundidades denominadas como Superficie y Fondo y en dos sitios con distinto grado de impacto por agua de derretimiento glaciario:

- Sitio 1 (S1): situado en la zona interna de la caleta, cerca del glaciar Fourcade y con un alto grado de exposición al ingreso de agua de derretimiento. Las muestras se tomaron a 5 y 20 metros de profundidad (denominadas Superficie y Fondo respectivamente) (Figura I.6.b).
- Sitio 2 (S2): situado en la zona externa de la caleta (boca de la misma) y en proximidad a la bahía Guardia Nacional. Las muestras se tomaron a 10 y 30 metros de profundidad (Superficie y Fondo respectivamente) (Figura I.6.c).

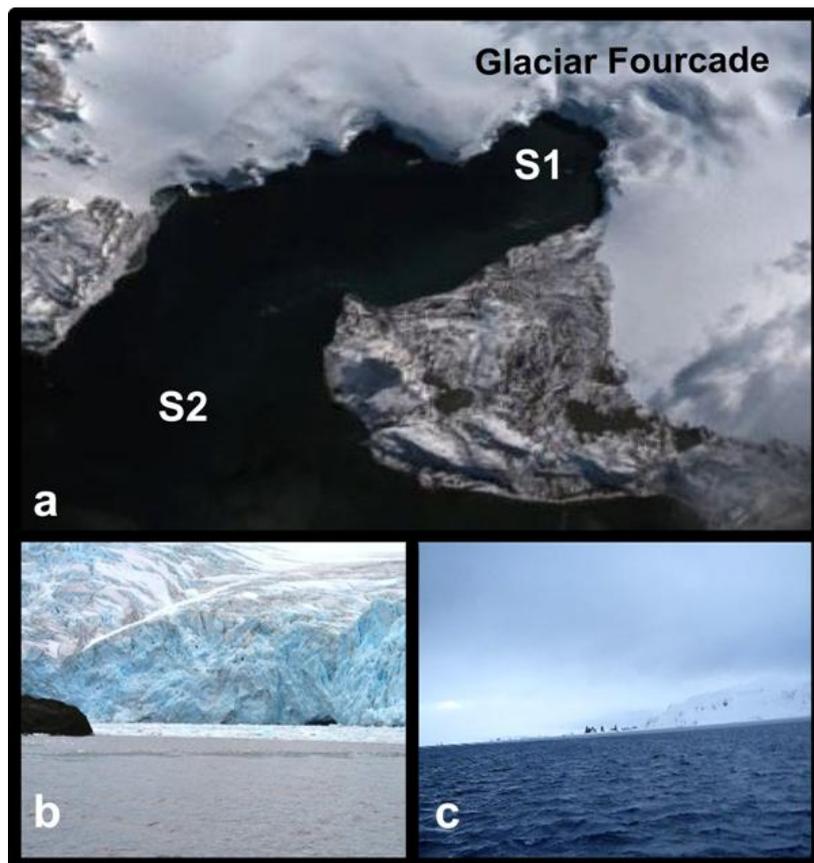


Figura I.6 Fotografía satelital de caleta Potter (a) detallando la ubicación de los sitios de muestreo: S1, Sitio 1 (b) y S2, Sitio 2 (c), cerca y lejos respectivamente del glaciar Fourcade

I.4 Metodología general

En esta Sección se presenta la metodología general de muestreo utilizada durante el trabajo de campo. En los posteriores capítulos se detalla cada metodología específica empleada tanto en el campo como en el laboratorio.

Los muestreos correspondientes a los capítulos II y III se realizaron entre diciembre 2010 y diciembre de 2011 durante la Campaña Antártica de Invierno 2011 (CAI 2011). Todas las mediciones

de variables fisicoquímicas y ambientales así como la extracción de muestras de plancton (Ver II.2 y III.2) se desarrollaron en condiciones de luz diurna (9 am-6 pm durante verano y 11 am-15 pm en invierno).

La periodicidad con la que se realizaron los muestreos fue dependiente de las condiciones climáticas. Como resultado de esto, se muestreó con una frecuencia mensual entre los meses de abril a noviembre y quincenal durante diciembre, enero, febrero y marzo. En la Tabla I.1 se detallan los sitios correspondientes, las características de las muestras tomadas y los tipos de datos registrados para las fechas de muestreo correspondientes.

Asimismo, las metodologías empleadas en los muestreos variaron según las características que presentaba la caleta Potter entre condiciones de mar navegable o mar congelado (Figura I.7.a y b; Tabla I.1). Cuando la caleta se encontró navegable (entre los meses de diciembre de 2010 - mayo de 2011 y noviembre - diciembre de 2011; Figura I.7.a) los muestreos se realizaron en botes de goma tipo Zodiac (Figura I.7.c), en tanto que cuando la caleta se encontró congelada (junio - octubre de 2011; Figura I.7.b) el traslado del personal, equipamiento y material científico se realizó con la ayuda de trineos llevados a pie (cuando el grosor del mar congelado era escaso) o con motos de nieve cuando el espesor del pack de hielo marino lo permitió (Figura I.7.d). Durante la etapa de congelamiento marino la toma de muestras se realizó a partir de orificios cavados en el hielo (Figuras 1.7.e), cosa que ocurrió con mayor frecuencia en el Sitio 1, ya que las condiciones de inestabilidad del hielo marino impidieron mayormente el acceso al Sitio 2. Esto último fue generalmente así, con excepción del mes de julio, cuando, a pesar del alto grado de congelamiento de la caleta, se pudo navegar y realizar la toma de muestras en el Sitio 2 (Figura 1.7.f).

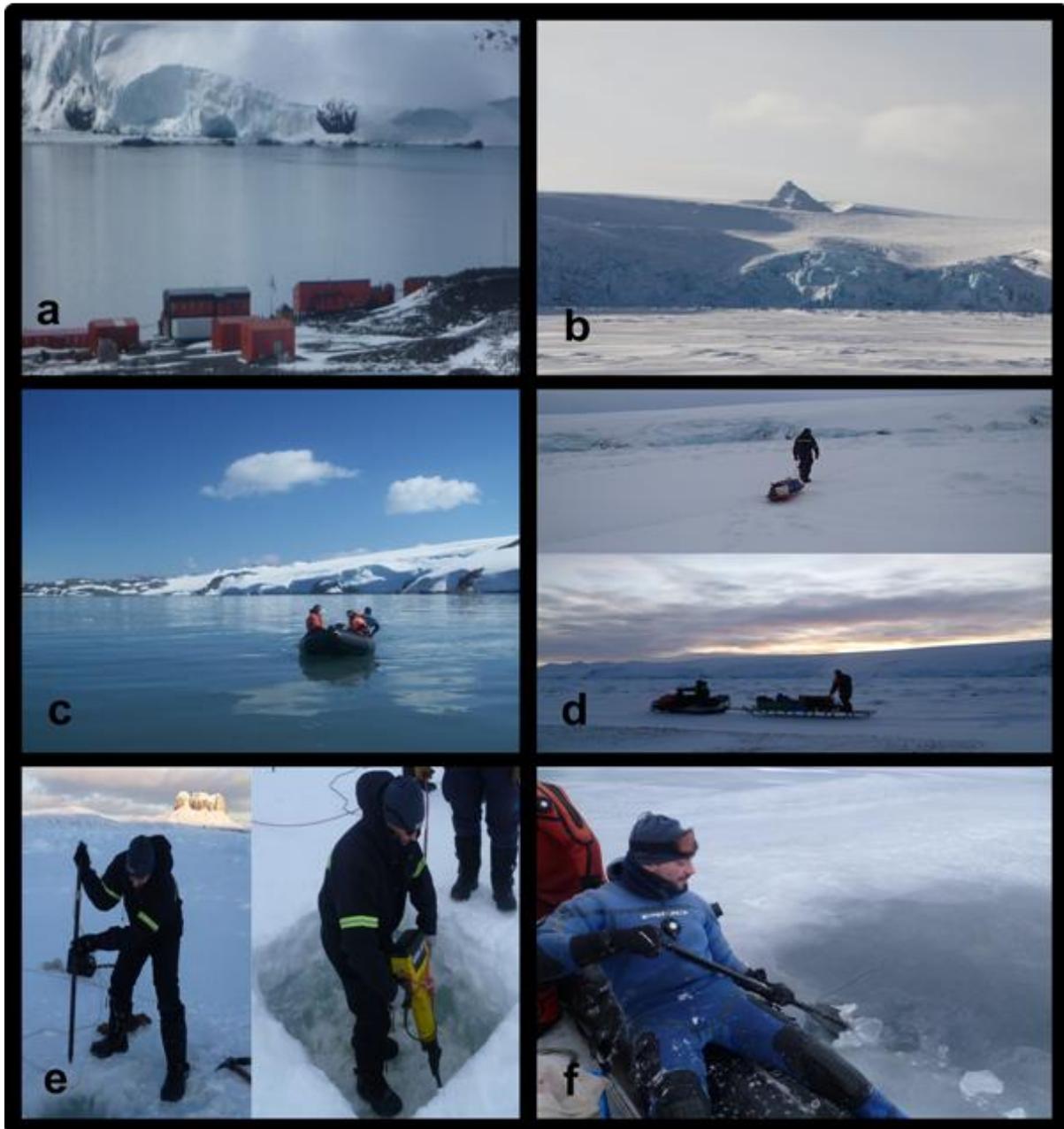


Figura I.7 Metodología de muestreo según el estado de la caleta Potter: mar navegable (a y c) y mar congelado (b, d, e y f). En la figura f la caleta se encontraba congelada en casi su totalidad pero se pudo navegar en el sector externo.

Tabla I.1 Muestras y datos registrados para la realización de esta tesis. Se detalla fecha, sitio, profundidades, condición climática y estado de la caleta y tipo de muestra.

Fecha	Sitios	Profundidad	Tiempo	CTD	Mesozooplankton	Microzooplankton	Cl-a	Cl-a <20	MPS/MO
22/12/2010	S1	Superficie y Fondo	Nublado. Ventoso. Frío.	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo (Superficie)	SI		SI
	S2	Superficie y Fondo	Caleta navegable	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo (Superficie)	SI		SI
4/1/2011	S1	Superficie y Fondo	Nublado. Ventoso. Frío.	SI	Red de 200 y 80 µm (Superficie)	cuali y cuantitativo	SI	SI (Superficie)	SI
	S2	Superficie y Fondo	Caleta navegable	SI	Red de 200 y 80 µm (Superficie)	cuali y cuantitativo	SI	SI (Superficie)	SI
8/1/2011	S1	Superficie y Fondo	Nublado. Ventoso.		Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo			
	S2	Superficie y Fondo	Caleta navegable		Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo			
15/1/2011	S1	Superficie y Fondo	Soleado. Sin viento.		Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo			
	S2	Superficie y Fondo	Caleta navegable		Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo			
20/1/2011	S1	Superficie y Fondo	Nublado. Sin viento.	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
	S2	Superficie y Fondo	Caleta navegable	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
31/1/2011	S1	Superficie y Fondo	Nublado. Sin Viento.	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI (Superficie)	SI
	S2	Superficie y Fondo	Caleta navegable	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI (Superficie)	SI
8/2/2011	S1	Superficie y Fondo	Nublado. Sin Viento.		Red de 200 y 80 µm				
	S2	Superficie y Fondo	Caleta navegable		Red de 200 y 80 µm				
20/2/2011	S1	Superficie y Fondo	Nublado. Ventoso.	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
	S2	Superficie y Fondo	Caleta navegable	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
5/3/2011	S1	Superficie y Fondo	Soleado. Poco viento.	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
	S2	Superficie y Fondo	Caleta navegable	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
18/3/2011	S1	Superficie y Fondo	Soleado. Sin viento.	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
	S2	Superficie y Fondo	Caleta navegable	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
6/4/2011	S1	Superficie y Fondo	Seminublado. Ventoso.	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
	S2	Superficie y Fondo	Caleta navegable	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
6/5/2011	S1	Superficie y Fondo	Seminublado. Sin viento.	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
	S2	Superficie y Fondo	Caleta navegable	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI

30/6/2011	S1	Superficie y Fondo	Seminublado. Poco viento. Caleta congelada	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
26/7/2011	S2	Superficie y Fondo	Seminublado. Poco viento. Caleta congelada	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
30/7/2011	S1	Superficie y Fondo	Soleado. Sin viento. Caleta congelada	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
22/8/2011	S1	Superficie y Fondo	Seminublado. Poco viento. Caleta congelada	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
14/9/2011	S1	Superficie y Fondo	Nublado. Mucho viento y nieve. Caleta congelada	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
5/10/2011	S1	Superficie y Fondo	Soleado. Sin viento. Caleta congelada	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
15/11/2011	S1	Superficie y Fondo	Soleado. Sin viento.	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
	S2	Superficie y Fondo	Caleta navegable	SI	Red de 200 y 80 µm	cuali y cuantitativo	SI	SI	SI
19/12/2011	S1	Superficie y Fondo	Seminublado. Poco viento.	SI			SI		SI
	S2	Superficie y Fondo	Caleta navegable	SI			SI		SI

CAPÍTULO II

CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE CALETA POTTER

II.1 Introducción: Antecedentes de estudios en isla 25 de Mayo y caleta Potter

Tal como se describió en la sección I.1, la isla 25 de Mayo forma parte del archipiélago de las islas Shetland del Sur, ubicado en la región occidental de la península Antártica. Esta zona se caracteriza por presentar grandes variaciones en las condiciones climáticas, tales como por ejemplo el aumento en la temperatura atmosférica detectado en las últimas décadas (Smith et al., 1996; Jacobs y Comiso 1997; Vaughan et al., 2003; Ferron et al., 2004; Kejna, 2008; Steig et al., 2009; Stastna, 2010). Uno de los efectos de este aumento de temperatura, llamado también “calentamiento global” es su efecto sobre los sistemas glaciarios de la región, que presentan un retroceso en su extensión y un incremento en la producción de agua de derretimiento (Domínguez y Eraso, 2007; Rückamp et al., 2011). Esto, además de contribuir al aumento del nivel del mar (Rignot et al., 2005; Cook et al., 2005) puede influir en la dinámica del hielo marino (Stammerjohn et al., 2008 a y b). Todos estos procesos, conjuntamente con el incremento en el aporte de materia particulada en suspensión de origen glaciario y terrígeno modifican la estructura de la columna de agua marina (Schloss et al., 2002; Schloss y Ferreyra, 2002).

En particular, en el área de estudio (caleta Potter, isla 25 de Mayo) desde hace algunos años se han registrado variaciones en diversas variables atmosféricas y parámetros fisicoquímicos de la columna de agua. A continuación se presentan algunos antecedentes al respecto en esta zona de estudio y en otras áreas antárticas.

II.1.1 Tendencias climáticas, derretimiento glaciario y congelamiento marino

Las variaciones en las condiciones climáticas en la península Antártica son producto de la relación entre la temperatura superficial del mar, el hielo marino y la atmósfera (Weatherly et al., 1991; King, 1994; van den Broeke, 2000; Meredith y King, 2005; Turner et al., 2005; Marsz, 2011; Kejna et al., 2013). Registros de series de tiempo indican que en la isla 25 de Mayo la temperatura atmosférica media anual ha aumentado notablemente. Por ejemplo, Ferron et al. (2004) documentan un aumento en promedio de 1,1 °C en un período de 49 años (1947-1995), mientras Kejna et al. (2013) observan notables variaciones en la temperatura del aire entre períodos fríos (1948-1950, -3,6 °C) y más cálidos (2001-2010, -2,0 °C). En caleta Potter las temperaturas medias anuales del aire aumentaron 0,66 °C en el periodo 1991 a 2009 (Schloss et al., 2012).

Aproximadamente un 93 % de la superficie de la isla 25 de Mayo está cubierta por glaciares (Knap et al., 1996). Uno de estos es el Glaciar Fourcade (Collins) que rodea más del 50 % de la costa

de la caleta Potter y cuyo retroceso y producción de agua de derretimiento ha sido adjudicado al rápido aumento de las temperaturas del aire en esta zona (Blindow et al., 2010; Rückamp et al., 2011). Entre los años 1956-1989, el escudo de hielo del glaciar Fourcade retrocedió un promedio de 400 m y un área de 360.000 m² (Park et al., 1998). Posteriormente, Braun et al. (2001) documentaron un retroceso drástico de este mismo glaciar, perdiendo cerca de 20 km² (aproximadamente 1,6 % de toda la zona cubierta de hielo de la isla). A partir de 2001, Domínguez y Eraso (2007) observaron la aparición de nuevos “moulins” y grietas, así como un aumento en la velocidad de retroceso y erosión glaciar. Por otro lado, mediciones realizadas durante primavera/verano desde 2002 a 2006 muestran un aumento significativo en el caudal específico de cinco arroyos glaciares cercanos a la estación uruguaya Artigas (al suroeste de la isla 25 de Mayo; Domínguez y Eraso, 2007). En este período, el mismo grupo de trabajo, observó una duplicación en el volumen diario de descarga glaciar, así como en el número de días anuales de descarga de agua de derretimiento (de 76 a 142 días en esos tres años; Domínguez y Eraso, 2007). Además de la documentada pérdida de agua por deshielo, recientemente Rückamp et al. (2011) registraron para un período de 11 años (desde 1997 hasta 2008/09) un retroceso considerable del glaciar Fourcade. La generación de agua de escorrentía así como el retroceso glaciar tienen efectos directos e indirectos tanto en organismos planctónicos (Schloss, 1997; Fuentes, 2006; entre otros) como bentónicos (Tatian et al., 2008; Husmann, 2012; entre otros) por la modificación de las características fisicoquímicas del medio, disponibilidad de alimento, etc.

En el sector este de la península Antártica se ha documentado una disminución de la temperatura superficial del mar (Rayner et al., 2003). Esto es así mayormente por la influencia de las aguas frías del mar de Weddell; sin embargo para el sector oeste la tendencia al decrecimiento del hielo marino del mar de Bellingshausen (Jacobs y Comiso, 1997) influye en valores de la temperatura superficial del mar por encima de cero principalmente en sectores costeros. Este es el caso de la isla 25 de Mayo donde se han registrado temperaturas de más de 1 °C (Keyna, 2008). En caleta Potter, en tanto, se ha registrado para el período 1991-2009 un aumento en las temperaturas medias anuales del mar de 0,32 °C por década (Schloss et al., 2012). Algunos autores relacionan la variabilidad en la temperatura del mar con los fenómenos ENSO y SAM (White et al., 1998; Schloss et al., 2012).

La isla 25 de Mayo se ubica dentro de los límites de la zona de formación de hielos que rodea la Antártida (Zwally et al., 2002; Marsz, 2011). La extensión de los hielos marinos antárticos en general y en la isla 25 de Mayo en particular presenta una gran variabilidad interanual (Zwally et al., 1983; Schloss et al., 2012). Diversos estudios se refieren a la importancia de la variabilidad climática en el avance y retroceso anual del hielo marino en la península Antártica occidental (Stammerjohn et al., 2008a; Schloss et al., 2012; Stammerjohn et al., 2012; Kejna et al., 2013) y cómo estos cambios regionales en la cobertura de hielo tienen importantes efectos directos e indirectos en varios niveles de la cadena trófica marina (Atkinson et al., 2008; Massom y Stammerjohn, 2010). Por otro lado, las masas de aire formadas sobre el océano y el hielo marino afectan las condiciones climáticas en la isla 25 de Mayo (Braun et al., 2001; Kejna et al., 2013).

El patrón dominante de circulación de aire en la isla 25 de Mayo se relaciona con la circulación atmosférica ciclónica, con formación de vientos desde el sector oeste circulando hacia el este (Kejna, 1993). La velocidad y dirección del viento y su relación con los movimientos de las masas de agua en caleta Potter fue estudiado por Klöser et al. (1994). Años más tarde Schloss et al. (1997) y Schloss et al. (1998) analizaron la importancia relativa de vientos y mareas en la desestabilización de la columna de agua en esta misma zona de estudio. Además, el viento sería uno de los factores desestabilizantes más importantes, influyendo en las concentraciones tanto de pigmentos fotosintéticos como de material particulado (Schloss et al., 2002, 2014), así como en la distribución de organismos zooplanctónicos (Fuentes, 2006).

Recientemente, Schloss et al. (2012), a partir de una serie temporal de datos desde 1991 a 2009, presentaron un análisis con el fin de determinar en qué medida la dinámica de las variables meteorológicas locales y los factores forzantes globales influyen en las características hidrográficas y biológicas en el ecosistema costero de caleta Potter e identificar posibles tendencias climáticas a largo plazo. Posteriormente, Bers et al. (2013) analizaron, con distintas herramientas estadísticas, el mismo conjunto de datos (ampliado hasta diciembre de 2010) relacionando los cambios bruscos de los parámetros investigados con los ciclos climáticos SAM y ENSO, para una mejor comprensión de las dinámicas relacionadas con el clima y buscando explicar algunas de las tendencias y patrones no lineales descritos anteriormente por Schloss et al. (2012). También Kejna et al. (2013) analizaron las tendencias de los cambios en las condiciones climáticas registradas en la isla 25 de Mayo en el período de 1948-2011.

II.1.2 Estratificación de la columna de agua, variables fisicoquímicas y biomasa fitoplanctónica

Los valores de la temperatura atmosférica en la isla 25 de Mayo se encuentran relacionados con los cambios en la temperatura superficial del mar y la concentración de hielo marino en la península Antártica (Kejna et al., 2013). El aumento de la temperatura ambiente conlleva una respuesta inmediata en la descarga glaciaria (su relación es directa) (Eraso y Domínguez, 2009), por lo que las cambiantes condiciones climáticas en esta zona son el desencadenante más probable del derretimiento glaciario (Park et al., 1998; Braun et al., 2001; Rückamp et al., 2011).

En caleta Potter el ingreso de agua producto del deshielo tiene un importante impacto local sobre la temperatura, salinidad y turbidez de la columna de agua causando por momentos la estratificación de la misma. El patrón temporal y espacial de estos tres parámetros fisicoquímicos así como del material particulado en suspensión y de la clorofila-*a* ha sido estudiado por Schloss et al. (1997) desde el año 1991 al año 1996, y en los años subsiguientes por Schloss et al. (2012) y Bers et al. (2013) quienes informaron sobre la existencia de cambios bruscos en la temperatura superficial y salinidad del mar y claros patrones en todas las variables estudiadas mayormente relacionados a los ciclos climáticos SAM y ENSO.

En la zona interna de la caleta se ha detectado una tendencia significativa de concentraciones crecientes de material particulado en suspensión en aguas poco profundas (de 0 a 10 m) en los meses de verano (Schloss et al., 1997; Schloss et al., 2002) producto del aporte de agua de derretimiento glaciario que también favorece la estratificación de la columna de agua (Schloss et al., 2012). Por otro lado, en el sector externo de la caleta (en cercanía de la bahía Guardia Nacional) las tasas de acumulación de sedimentos casi se triplicaron desde 1940 ($0,66 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 2006). Estos cambios también podrían estar vinculados al rápido retroceso de los glaciares en esta zona (Monien et al., 2011). Otros factores que favorecen la estratificación de la columna de agua en caleta Potter son los vientos (velocidad y dirección) y la dinámica del hielo marino (Klöser et al., 1994; Schloss, 1997).

Un aspecto varias veces documentado es la baja biomasa de fitoplancton existente en caleta Potter (Schloss, 1997; Fuentes, 2006) y en otras zonas de la isla 25 de Mayo (Rakusa-Suszczewski et al., 1993; Kang et al., 2002; Pilchmaier et al., 2004). Sin embargo en otras zonas costeras del oeste de la península Antártica se documentan mayores concentraciones de clorofila-*a* (Holm-Hansen et al., 1989; Bridigare et al., 1996). Según Schloss (1997) la dinámica de estos organismos autótrofos también puede estar influenciada por la estratificación del agua marina, pudiendo ser limitado su crecimiento por altas concentraciones de material particulado en suspensión.

II.2 Materiales y métodos

II.2.1 Variables ambientales: Meteorología y cobertura de hielo marino

Los datos meteorológicos (temperatura, humedad y presión atmosférica, nubosidad, velocidad y dirección del viento) fueron provistos por el Servicio Meteorológico Nacional (SMN) provenientes de la estación meteorológica Jubany ubicada en la Base Carlini. Esta estación es operada por personal de la Fuerza Aérea Argentina (FAA) se mantiene en funcionamiento durante todo el año y la información es obtenida diariamente mediante la lectura manual de los instrumentos, con una frecuencia de tres horas.

En relación con la cobertura de hielo marino, a partir del mes de junio se realizaron observaciones y se tomaron fotografías para documentar el alcance del congelamiento marino en caleta Potter. También se registró el espesor aproximado de la capa de hielo marino a través de fotografías de la profundidad de los orificios realizados para concretar los muestreos.

II.2.2 Variables fisicoquímicas de la columna de agua y biomasa fitoplanctónica

II.2.2.a Muestreos

La metodología general empleada en los muestreos, en cuanto a la logística de cada salida al campo, relacionado a la variación temporal fue descrita en la sección I.4. En cada uno de los sitios de

muestreo se realizaron mediciones de temperatura, salinidad, turbidez, conductividad y densidad de la columna de agua utilizando un CTD (SBE 19 plus V2). Con el fin de generar perfiles de estas variables que abarquen los estratos a estudiar de la columna de agua se procedió a sumergir el CTD desde la superficie hasta aproximadamente unos 30 metros de profundidad en ambos sitios de muestreo.

A su vez, en cada sitio de muestreo y profundidad (mencionados en la sección I.3) se utilizó una botella Niskin de 5 litros para la recolección de muestras de la columna de agua, que fueron mantenidas en recipientes oscuros, con el fin de analizar el material particulado en suspensión (MPS) y la concentración de pigmentos fotosintéticos. De estos pigmentos, se estudió la clorofila-*a* (Cl-*a*) que es parte mayoritaria de los pigmentos fotosintéticos de las algas y se utiliza como indicador de la biomasa fitoplanctónica.

II.2.2.b Laboratorio

En el laboratorio, inmediatamente después del momento de extracción de las muestras de agua, se procedió al procesamiento de las mismas con el fin de determinar la concentración de MPS y de pigmentos fotosintéticos.

El MPS, así como sus fracciones de materia orgánica (MO) e inorgánica (MI), se calcularon siguiendo la técnica gravimétrica de Banse et al. (1963) con las modificaciones según Ferreyra (1987). Para ello se filtró un volumen de agua conocido (entre 500 y 1000 ml) sobre filtros de fibra de vidrio de 25 mm de diámetro previamente muflados a 500 °C durante 5 horas y pesados. El filtro fue lavado luego con 10 ml de agua destilada, secado durante 24 horas a 60 °C en una estufa Memmert modelo 100-800 y pesado para conocer el peso total del material particulado en suspensión. A continuación los filtros fueron calcinados en una mufla Nabertherm modelo B 170 a una temperatura de 500 °C durante 5 horas, logrando la combustión total de la materia orgánica. Los filtros fueron pesados nuevamente, habiéndose obtenido así el peso seco de la MI y por diferencia, el peso de la MO.

La concentración de clorofila-*a* total (Cl-*a*) se determinó filtrando entre 500 y 1000 ml de agua a través de filtros de fibra de vidrio de 47 mm de diámetro y 0,7 µm de abertura de poro (Wathman GF/F). Estos fueron dejados en acetona al 90 % durante 16-18 horas, a 4 °C y en absoluta oscuridad. El extracto se centrifugó a 5000 rpm a 2 °C durante 30 minutos y el sobrenadante se leyó en un espectrofotómetro Pharmacia Biotech Ultrospec 3000 UV-Vis. La concentración de Cl-*a* fue calculada de acuerdo a Strickland y Parsons (1972) y se presenta con la corrección por la concentración de feopigmentos (obtenida como producto de degradación de la clorofila a partir del agregado de HCl 1N).

La observación de bajos valores (inclusive negativos) de Cl-*a* a partir de mediciones espectrofotométricas y utilizando acetona como solvente, reveló la importancia de realizar mediciones más precisas de este parámetro, principalmente para los meses en los cuales la caleta se encontró

congelada y se esperaban valores muy bajos de clorofila-*a*. Por lo tanto, se recurrió a la utilización del método de Holm-Hansen y Riemann (1978) para esto se filtraron 600 ml de agua a través de filtros de fibra de vidrio GF/F de 25 mm de diámetro, se utilizó metanol como solvente para la extracción de los pigmentos de los filtros. Éstos se dejaron incubar por 1 hora a 4 °C y se realizó la medición del sobrenadante en un espectrofluorómetro Shimadzu RF-1501, teniendo en cuenta también la corrección por la presencia de feopigmentos.

Con el fin de obtener una estimación de la biomasa fitoplanctónica correspondiente a la fracción menor de 20 micras ($Cl-a < 20 \mu m$) se procedió a realizar la metodología descrita en el párrafo anterior pero con muestras de agua (600 ml aproximadamente) previamente pasadas a través de un filtro con una malla de 20 micrones de diámetro de poro. Al estudiar la dinámica de la $Cl-a < 20 \mu m$ se buscó cuantificar la biomasa del fitoplancton menor y mayor de 20 μm , correspondiendo la primera fracción a una estimación de la biomasa del pico y nanofitoplancton y la segunda al microfitoplancton. Se realizó el cálculo de la biomasa de esta última fracción fitoplanctónica ($Cl-a > 20 \mu m = Cl-a - Cl-a < 20 \mu m$) utilizando los datos de $Cl-a$ obtenidos a partir de la técnica de Holm-Hansen y Riemann (1978) por ser mediciones comparables.

II.2.3 Análisis de datos

Con el objetivo de analizar los patrones de variación temporal y espacial de los datos ambientales, fisicoquímicos y $Cl-a$ se confeccionaron gráficos y tablas con los valores promedios y desvíos de los resultados obtenidos. En una primera instancia, las variables en cuestión fueron estudiadas gráficamente con el fin de detectar diferencias espaciales: entre los sitios (S1 y S2) y entre profundidades (Fondo y Superficie), y temporales: entre las fechas de muestreo (desde diciembre 2010 hasta diciembre 2011) y entre los períodos relacionados con el congelamiento marino (precongelamiento, congelamiento y postcongelamiento).

Posteriormente, y mediante el uso de distintos programas estadísticos, se procedió a analizar las relaciones entre las variables que se describen en este capítulo y el capítulo siguiente. Se buscará, a través de la utilización de análisis multivariados, describir la vinculación entre las variables ambientales y biológicas en caleta Potter para el período de muestreo (ver Capítulo IV).

II.3 Resultados

II.3.1 Variables ambientales: meteorología y cobertura de hielo marino

Se presentan los resultados para el período de estudio (diciembre de 2010-diciembre de 2011). Las Figuras II.1-II.4 muestran los valores promedios diarios (calculados a partir de ocho mediciones por día) de temperatura, humedad y presión atmosférica y velocidad del viento. En tanto, en la Figura II.5 y en la Tabla II.1 se registran los promedios y los valores máximos y mínimos mensuales para las mismas cuatro variables.

II.3.1.a Temperatura

La temperatura atmosférica promedio para el período estudiado fue de $-2,36\text{ }^{\circ}\text{C}$, siendo el día 20 de diciembre de 2011 el de mayor temperatura promedio ($4,98\text{ }^{\circ}\text{C}$) y el 23 de julio el de menor valor promedio ($-21,73\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Figura II.1). En cuanto a los datos promedio mensuales, se registraron los mayores valores de temperatura atmosférica en los meses de febrero y diciembre de 2011; y los menores valores promedio correspondieron a los meses de julio, junio y agosto (Figura II.5.a y Tabla II.1). Dentro de los rangos observados, en julio (el día 24) se detectó el menor valor de temperatura ($-22,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ a las 06 hrs) y en febrero el mayor ($7,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ el día 28 a las 12 hrs) (Figura II.5.a y Tabla II.1).

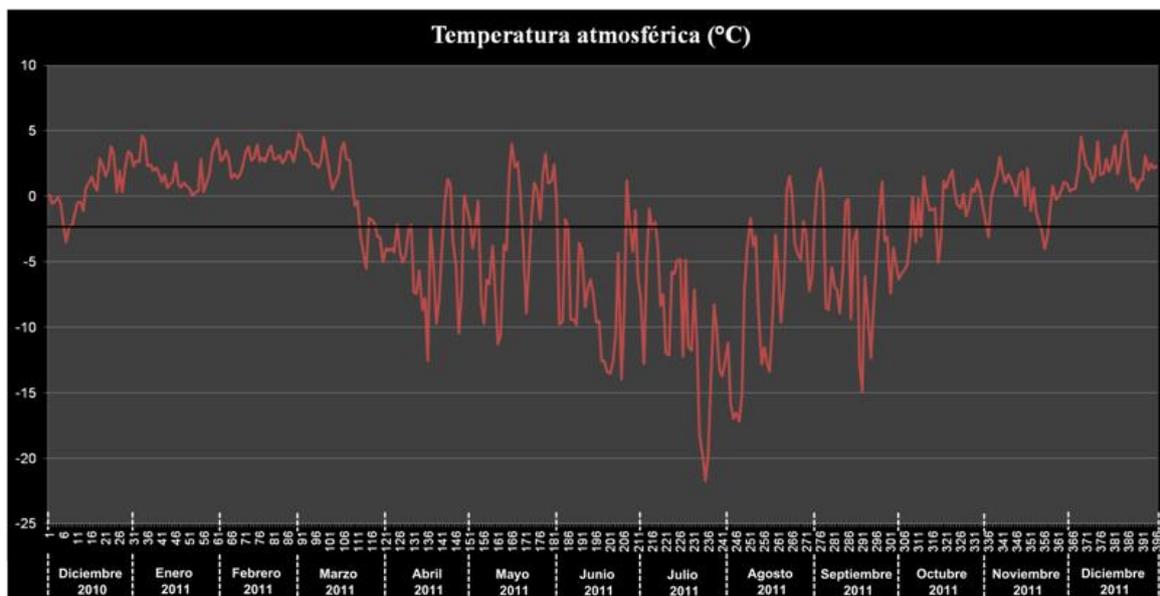


Figura II.1. Temperatura atmosférica promedio diaria ($^{\circ}\text{C}$). La línea amarilla en el eje de las X indica la temperatura promedio para todo el período de estudio.

II.3.1.b Humedad relativa y nubosidad

La humedad atmosférica promedio para el período estudiado fue de $87,58\%$, siendo el valor promedio diario máximo de $95,83\%$ (exceptuando los días de 100%) y el mínimo de $63,75\%$

correspondientes a los días 26 de diciembre y 19 de enero del 2011 respectivamente (Figura II.2). La menor humedad promedio mensual correspondió a enero y la mayor al mes de diciembre 2011 (Figura II.5.b y Tabla II.1). En los meses de diciembre de 2010, enero, febrero, mayo, octubre y diciembre de 2011 hubo por lo menos un día con valor de 100 % de humedad atmosférica (equivalente a precipitación en forma de lluvia), registrándose el menor valor en el mes de abril (34 % el día 9).

Los datos de nubosidad se expresaron como la extensión de cielo cubierto por nubes, registrando este valor como octavos de cielo cubierto u octas ($n/8$). De esta forma se entenderá como cielo despejado o con nubes dispersas $n=0$ a 4, nubosidad variable $n=5$ a 7 y cielo cubierto $n=8$. Los meses que registraron un mayor porcentaje de mediciones con cielo cubierto de nubes fueron abril y diciembre de 2010 (73,42 y 69,35 % respectivamente). En tanto que los meses de agosto y julio registraron los mayores porcentajes de mediciones de cielo despejado (21,77 y 21,54 % respectivamente).

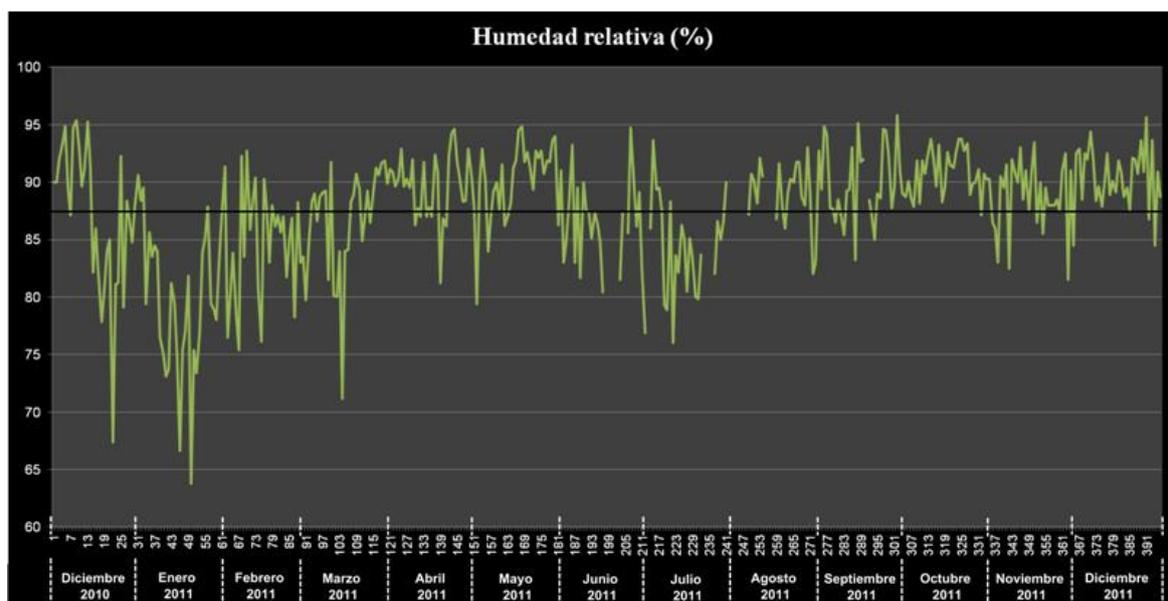


Figura II.2. Humedad atmosférica promedio diaria (%). La línea negra en el eje de las X indica la humedad porcentual promedio para todo el período de estudio.

II.3.1.c Presión

La presión atmosférica promedio para el período estudiado fue de 991,19 hPa (hectopascales), siendo la máxima de 1023,82 hPa y la mínima de 961,71 hPa correspondientes a los valores promedio de los días 8 de agosto y 3 de mayo respectivamente (Figura II.3). La mayor presión atmosférica promedio mensual se registró en los meses de agosto y julio y la menor en diciembre de 2010 (Figura II.5.c y Tabla II.1). En este último mes también se registró el valor mínimo de presión del período en estudio (958,20 hPa, el día 13 a las 06:00 hrs) en tanto que el mayor valor del rango se observó el día 8 de agosto con 1024,8 hPa.

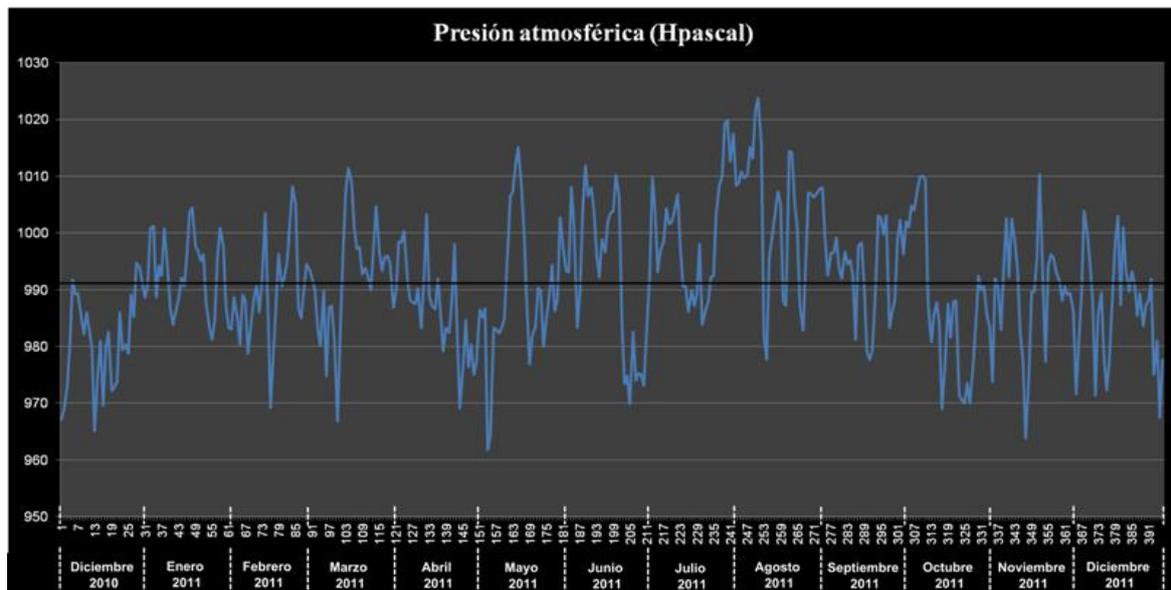


Figura II.3. Presión atmosférica promedio diaria (hPa). La línea negra en el eje de las X indica la presión promedio para todo el período de estudio.

II.3.1.d Vientos

En cuanto al viento, la velocidad promedio fue de $33,02 \text{ Km h}^{-1}$, siendo más frecuentes los vientos del sector oeste (el 33,98 % de los días del período de estudio soplaron vientos de esta dirección), aunque también fueron importantes los vientos del noreste en los meses de marzo, abril, junio y julio. En promedio, los vientos de mayor velocidad fueron los provenientes del noroeste ($38,52 \text{ Km h}^{-1}$) y oeste ($37,76 \text{ Km h}^{-1}$). El día con menor intensidad de viento fue el 18 de marzo con $4,75 \text{ Km h}^{-1}$ y el día más ventoso del período de estudio fue el 24 de septiembre con $72,87 \text{ Km h}^{-1}$ en promedio (Figura II.4). Se observaron los mayores valores promedio mensuales durante los meses de octubre y septiembre ($40,38$ y $39,27 \text{ Km h}^{-1}$ respectivamente) con vientos predominantes durante esos meses de los sectores oeste/suroeste, en tanto que el mes de menor intensidad de viento promedio fue diciembre de 2011 ($20,04 \text{ Km h}^{-1}$) donde predominaron los vientos del sector oeste (Figura II.5.d, Figura II.6 y Tabla II.1). Las ráfagas de mayor intensidad se registraron durante el mes de mayo, los días 17 y 15 (102 y 106 Km h^{-1} con dirección noroeste y oeste respectivamente) (Tabla II.1).

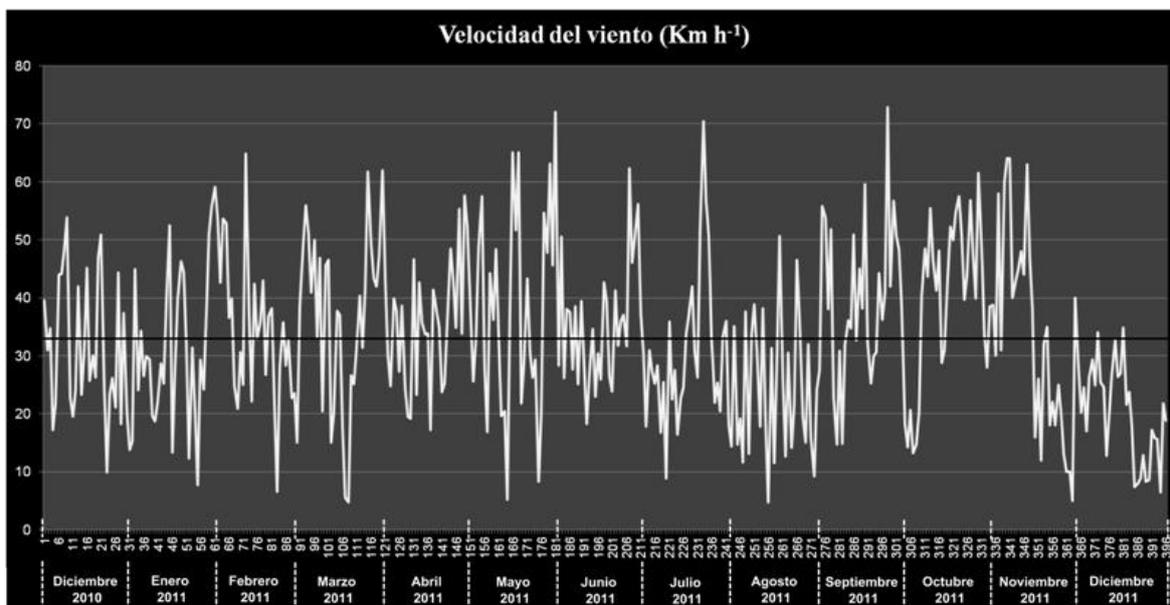


Figura II.4. Velocidad de viento promedio diaria (km h⁻¹). La línea negra en el eje de las X indica la velocidad de viento promedio para el período de estudio.

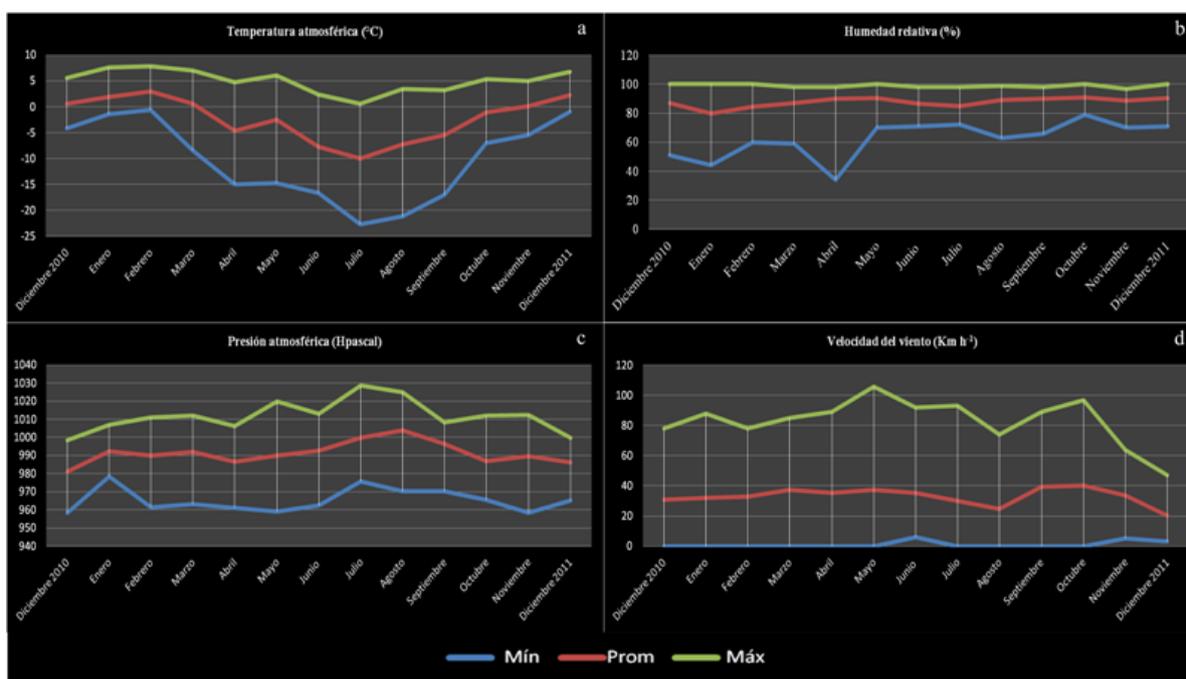


Figura II.5. Variables meteorológicas: Temperatura (a), humedad relativa (b), presión atmosférica (c) y velocidad del viento (d), presentadas en promedio (línea roja), máximos (línea verde) y mínimos (línea azul), para cada mes del período estudiado.

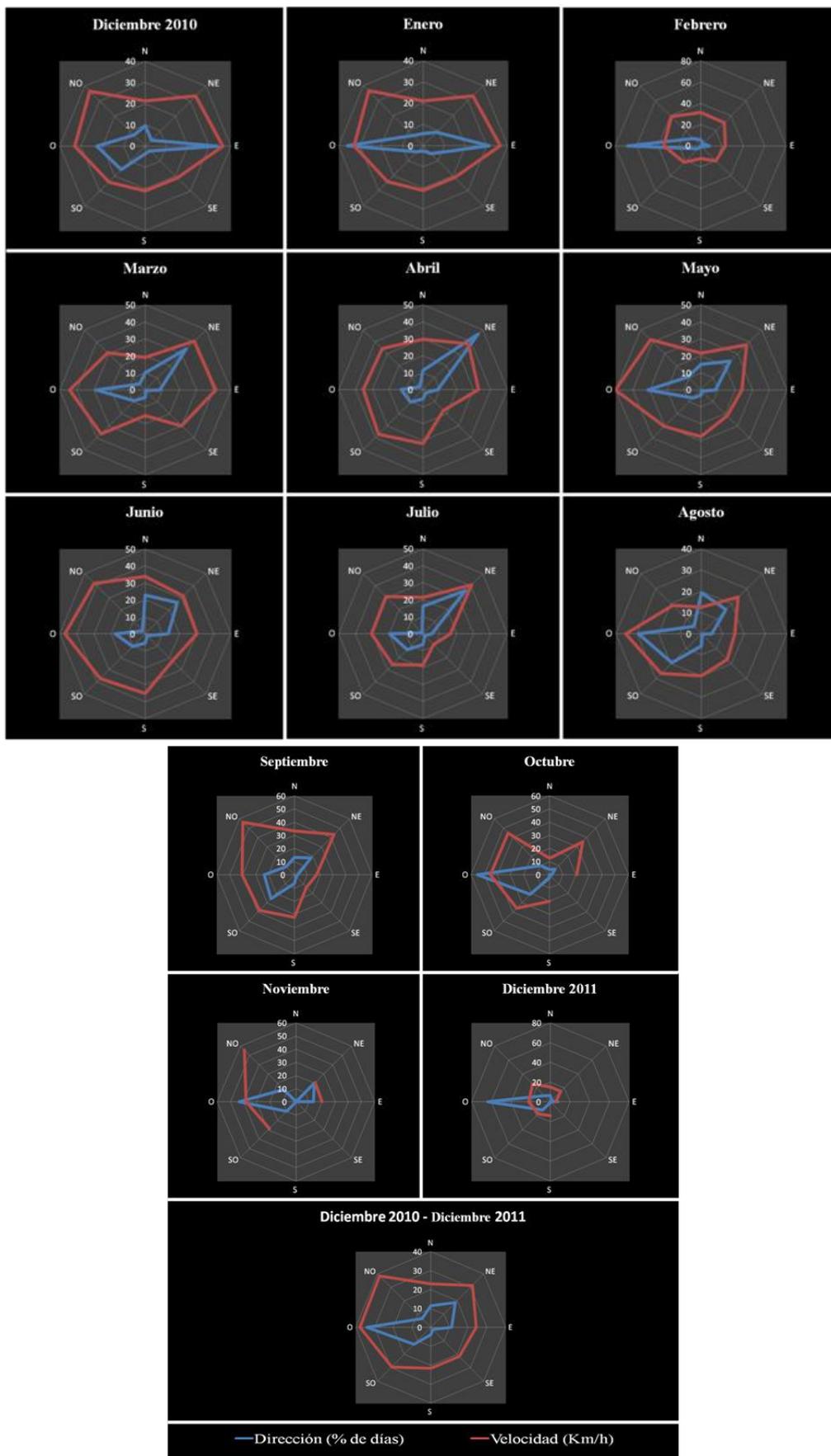


Figura II.6. Distribución de la dirección y velocidad del viento para cada mes y todo el período de estudio en caleta Potter. La línea azul indica dirección (porcentaje de días) y la línea roja la velocidad (km h^{-1}) del viento.

Tabla II.1 Variables meteorológicas presentadas en promedio mensuales \pm desvío estándar, entre paréntesis se muestra el rango (mínimo y máximo) para cada mes.

	Temperatura atmosférica (°C)	Humedad (%)	Presión (Hpascal)	Velocidad viento (Km h⁻¹)
Diciembre 2010	0,6 \pm 2,07 (-4,2-5,6)	87,24 \pm 8,55 (51-100)	981,16 \pm 8,41 (958,2-998,4)	31 \pm 16,47 (0-78)
Enero	1,86 \pm 1,65 (-1,4-7,6)	79,79 \pm 9,44 (44-100)	992,37 \pm 7,05 (978,4-1007)	32,15 \pm 17,62 (0-88)
Febrero	2,93 \pm 1,23 (-0,6-7,8)	84,46 \pm 7,79 (60-100)	989,78 \pm 9,33 (961,5-1011)	32,92 \pm 15,74 (0-78)
Marzo	0,53 \pm 3,19 (-8,5-7)	86,84 \pm 7 (59-98)	992,13 \pm 10,15 (963,1-1012)	37,44 \pm 19,41 (0-85)
Abril	-4,68 \pm 3,9 (-15-4,7)	89,87 \pm 5,48 (34-98)	986,7 \pm 8,47 (961,2-1006,3)	35,30 \pm 15,68 (0-89)
Mayo	-2,52 \pm 4,8 (-14,8-6)	90,40 \pm 5,13 (70-100)	989,82 \pm 12,69 (959-1019,7)	37,34 \pm 22,38 (0-106)
Junio	-7,69 \pm 4,56 (-16,6-2,4)	86,74 \pm 5,42 (71-98)	992,62 \pm 13,81 (962,3-1013)	35,44 \pm 15,20 (6-92)
Julio	-10,02 \pm 5,81 (-22,7-0,6)	84,96 \pm 4,87 (72-98)	999,67 \pm 10,81 (975,8-1028,6)	30,06 \pm 17,98 (0-93)
Agosto	-7,24 \pm 5,84 (-21,2-3,4)	89,17 \pm 4,79 (63-99)	1003,75 \pm 12,07 (970,2-1024,8)	24,77 \pm 16,07 (0-74)
Septiembre	-5,48 \pm 4,92 (-17-3,2)	90,22 \pm 4,92 (66-98)	996,24 \pm 8,46 (970,3-1008,4)	39,27 \pm 19,01 (0-89)
Octubre	-1,13 \pm 2,56 (-7-5,3)	90,85 \pm 4,09 (79-100)	986,96 \pm 12,96 (965,4-1012)	40,38 \pm 16,83 (0-97)
Noviembre	0,09 \pm 2,03 (-5,5-5)	88,63 \pm 5,38 (70-97)	989,52 \pm 10,10 (958,5-1012,2)	33,57 \pm 17,55 (5-64)
Diciembre 2011	2,27 \pm 1,60 (-1-6,8)	90,62 \pm 4,53 (71-100)	986,31 \pm 9,05 (965-999,8)	20,04 \pm 9,30 (3-47)

II.3.1.e Congelamiento marino

La figura II.7 muestra el área de la caleta Potter que sufrió congelamiento marino en distintas fechas durante el período estudiado. Las observaciones al respecto indican que el congelamiento del mar comenzó la primera semana de junio por efecto de la aproximación de “bandejones” de hielo marino (favorecido por el viento y la marea) y su posterior unión gracias a las bajas temperaturas y la nieve acumulada. Este congelamiento se hizo consistente primero en el sector interno de la caleta a finales de junio. La primera quincena de julio alcanzó el metro de espesor en las partes media e interna de la caleta y a finales de este mes superó el metro y medio en el sector interno. En agosto superó este espesor también en el sector medio y llegó a los 50 cm en la costa opuesta a la base y cerca de la boca de la caleta, observándose un completo congelamiento entre finales de agosto y principios de septiembre (situación que se reiteró los primeros días de octubre). Ya a mediados de septiembre

disminuyó el espesor del hielo marino en el sector externo y medio de la caleta. Los primeros días de octubre el congelamiento de la caleta se mantuvo en dimensiones espaciales pero siguió disminuyendo en espesor. A mediados de este mes continuó mermando la cobertura de hielo, sólo quedando congelado el sector interno. Luego a finales de octubre, desde el sector medio se comenzó a divisar la formación de bandejonos que a principios de noviembre el viento y la corriente fueron acumulando en la costa de la base hasta retirarse de la caleta. Finalmente por efecto de los fuertes vientos se fue rompiendo el congelamiento que quedaba en el sector interno.

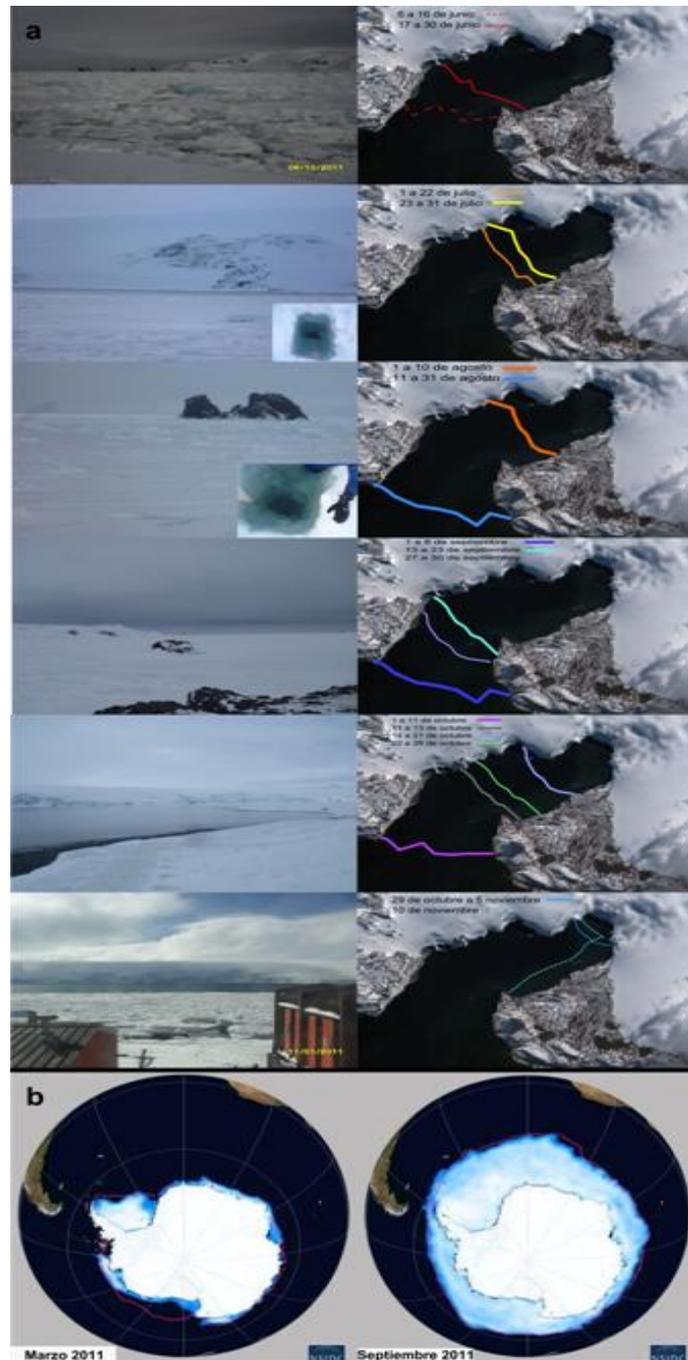


Figura II.7. Congelamiento marino. **a)** Mapas y fotografías mostrando el grado de congelamiento marino de la caleta Potter en distintas fechas del período estudiado. **b)** Imágenes satelitales mostrando el grado de congelamiento de la Antártida en marzo y septiembre de 2011, la línea púrpura marca borde de hielo marino promedio para 1981-2010, Fuente: National Snow & Ice Data Center.

II.3.2 Columna de agua: parámetros fisicoquímicos y biomasa fitoplanctónica

Las Tablas II.2 y II.3 presentan los valores promedio \pm desvío estándar de las variables fisicoquímicas de la columna de agua (temperatura, turbidez, salinidad, conductividad y densidad) y de Cl-a para cada sitio y profundidad en los períodos relacionados al congelamiento marino (precongelamiento, congelamiento y postcongelamiento) en los que se realizaron los muestreos. Con respecto a estas mismas variables, se destacan las diferencias encontradas entre sitios, profundidades, fechas y períodos de muestreo.

II.3.2.a Temperatura

La temperatura del mar presentó valores promedio mayores en el período de precongelamiento y en el muestreo del 20/02/2011 en comparación con los otros períodos y fechas de muestreo. Estos valores comenzaron a descender notoriamente en ambos sitios a partir del mes de abril (6/4/2011), registrándose una menor temperatura promedio durante el período de congelamiento de la caleta y en las fechas del 30/6/2011, 14/9/2011 y 5/10/2011. La temperatura del mar comenzó a ascender nuevamente en el período postcongelamiento a partir del muestreo del 15/11/2011 (Figura II.8, Figura II.9).

Teniendo en cuenta la escala espacial, el Sitio 1 presentó menores valores de temperatura promedio durante el período de precongelamiento, en comparación con el Sitio 2 (Tabla II.2). En ambos estratos de la columna de agua (Superficie y Fondo), las mismas fueron inferiores en el Sitio 1 para todas las fechas de muestreo, con excepción del 31/1/2011 y el 18/3/2011 cuando tanto en Superficie como en Fondo la temperatura fue menor en el Sitio 2. En ambos sitios, las muestras entre 20 y 30 metros de la columna de agua presentaron menores valores de temperatura que las aguas superficiales (entre 0 y 10 metros) en casi todas las fechas de muestreo, con excepción del 5/3/2011, el 6/5/2011 y el 30/6/2011 en el Sitio 1 y el 6/5/2011 para el Sitio 2 (Figura II.8).

Por otro lado, en los perfiles realizados a partir de los datos del CTD (Figura II.9) puede observarse que la estratificación térmica de la columna de agua (manifestada a través de menores valores de temperatura a mayor profundidad) se cumple para el Sitio 2 durante los períodos de pre y postcongelamiento y para el Sitio 1 únicamente en el período de postcongelamiento. En el Sitio 1 en el período previo al congelamiento los menores valores de temperatura se registraron por sobre los 5 metros. Para las fechas en las cuales la caleta Potter permaneció congelada, la columna de agua, en ambos sitios, se mostró relativamente homogénea en los valores de temperatura, siendo estos levemente superiores superficialmente.

II.3.2.b Turbidez

En líneas generales la turbidez siguió un patrón opuesto al descrito para las demás variables analizadas en este capítulo. Se observaron mayores valores promedio de este parámetro durante los

períodos de precongelamiento y postcongelamiento en comparación con los bajos niveles de turbidez registrados en los muestreos realizados durante el período de congelamiento de la caleta Potter (30/6/2011-5/10/2011). Las fechas en que se observaron los mayores valores de turbidez (mayor a 20 UNT) fueron el 31/1/2011, el 22/12/2011 en Superficie y el 5/3/2011 en Fondo, todos valores registrados en el Sitio 1 (Figura II.8, Figura II.9).

Se registraron notorias variaciones espaciales para esta variable, tanto entre sitios como entre estratos de la columna de agua. Los valores promedio registrados para el Sitio 1 fueron mayores que para el Sitio 2, tanto en el estrato Superficial como en el estrato Fondo de la columna de agua y durante todos los períodos analizados (Tabla II.2). En ambos sitios las muestras Superficiales presentaron mayores valores promedio de turbidez que las aguas del estrato Fondo. Este patrón de estratificación se observó claramente en los perfiles realizados a partir de los datos del CTD en el Sitio 1 durante los períodos de pre y postcongelamiento (Figura II.9) así como durante la mayoría de las fechas de muestreo, con excepción del 5/3/2011 para el Sitio 1 y el 6/5/2011 para el Sitio 2 en donde la turbidez fue mayor en el estrato del Fondo de la columna de agua (Figura II.8).

II.3.2.c Salinidad

La salinidad del agua de mar presentó bajos valores promedio durante el período de precongelamiento y, más específicamente, en el muestreo del 5/3/2011. Estos valores comenzaron a ascender notoriamente (principalmente en el Sitio 1) a partir del 18/3/2011, registrándose los mayores valores de salinidad durante el período de congelamiento y en las fechas del 30/7/2011, 22/8/2011 y 5/10/2011 (Figura II.8, Figura II.9).

Teniendo en cuenta los dos sitios muestreados: el Sitio 1 presentó una gran variabilidad en los valores de salinidad para el estrato Superficial y a lo largo de todo el año, con registros inferiores a 33 durante fechas correspondientes a los períodos de precongelamiento (5/3/2011 = 29,26; 31/1/2011 = 32,1; 20/2/2011 = 32,35 y 4/1/2011 = 32,84) y postcongelamiento (22/12/2010 = 31,38) y superiores a 35 cuando la caleta se encontró congelada (22/8/2011 = 35,26 y 30/7/2011 = 35,06). En cambio, en el Sitio 2 la salinidad promedio se mantuvo siempre entre los 33 y 35, variando levemente solo en los registros superficiales (Figura II.8 y Figura II.9). En ambos sitios, los valores promedio de salinidad fueron notoriamente menores en el estrato superficial durante el período de precongelamiento (Tabla II.2).

II.3.2.d Conductividad y Densidad

La variable salinidad se calcula a partir de la conductividad y la densidad se calcula a partir de la temperatura y la salinidad. En ambientes polares la densidad está condicionada por la salinidad más que por la temperatura. De esta manera, debido a que las variables conductividad y densidad se encuentran fuertemente relacionadas con las anteriormente nombradas no serán analizadas en detalle en esta tesis.

La Figura II.9 y la Tabla II.2 muestran que la densidad del agua de mar siguió el mismo patrón que la salinidad, registrándose los menores valores durante el período de precongelamiento en el Sitio 1 Superficie, y los mayores valores durante el período de congelamiento en ambos sitios en las muestras superficiales. La conductividad también presentó una clara variación temporal y espacial, siendo menores los valores registrados durante el congelamiento marino y mayores durante el precongelamiento en el Sitio 2 (Tabla II.2).

II.3.2.e Material particulado en suspensión

La concentración de MPS presentó una clara variación temporal, observada al comparar los valores medidos en los distintos períodos de muestreo. Los mayores valores promedio fueron registrados durante el período de precongelamiento en ambos sitios (Tabla II.2). A lo largo de casi todo el año de estudio y en ambas profundidades muestreadas las mayores concentraciones de MPS se registraron en el Sitio 1, con excepción de las fechas 15/11/2011 y 19/12/2011 en donde, si bien los valores no superaron los 15 mg ml^{-1} , fueron superiores en el Sitio 2 (Figura II.10). Estos mayores valores de MPS observados en el Sitio 1, se registraron tanto en Superficie ($23,8 \text{ mg ml}^{-1}$ el 20/2/2011 y 21 mg ml^{-1} el 5/3/2011) como en las muestras obtenidas del fondo de la columna de agua ($20,8 \text{ mg ml}^{-1}$ el 5/3/2011), en comparación con los valores registrados para el Sitio 2 que nunca sobrepasaron los 20 mg ml^{-1} (con un máximo de $18,4 \text{ mg ml}^{-1}$ el 21/1/2011 en Superficie) (Figura II.10). En ambos sitios no se registraron grandes diferencias entre los valores promedio de MPS en Superficie y Fondo (Tabla II.2), sin embargo en el Sitio 1 se observaron valores superficiales superiores en más de 8 mg ml^{-1} en los muestreos del 22/12/2010, 31/1/2011 y 20/2/2011 (Figura II.10).

II.3.2.f Materia orgánica

Los valores de materia orgánica (MO), registrados como parte del MPS, presentaron mayores valores promedio durante el período de congelamiento y en el muestreo del 4/1/2011 y menores valores durante el precongelamiento y el día 18/3/2011 (Tabla II.2, Figura II.10). La distribución espacial de la concentración de MO fue muy variable a lo largo del período estudiado, sin seguir un patrón marcado y sin hallarse diferencias notorias ni entre sitios ni entre las distintas profundidades muestreadas (Tabla II.2). El mayor valor registrado (5 mg ml^{-1}) correspondió a la muestra superficial del Sitio 2 tomada el 4/1/2011 y los menores valores fueron registrados el 18/3/2011 ($0,2$ y $0,4 \text{ mg ml}^{-1}$ para Superficie y Fondo respectivamente) para el Sitio 1. En tanto que para el Sitio 2 en Superficie el 18/3/2011 y el 26/7/2011 registraron mediciones de $0,6 \text{ mg ml}^{-1}$, valores superiores a los $0,2 \text{ mg ml}^{-1}$ del 22/12/2010 y 18/3/2011 para el mismo sitio a mayores profundidades (Figura II.10).

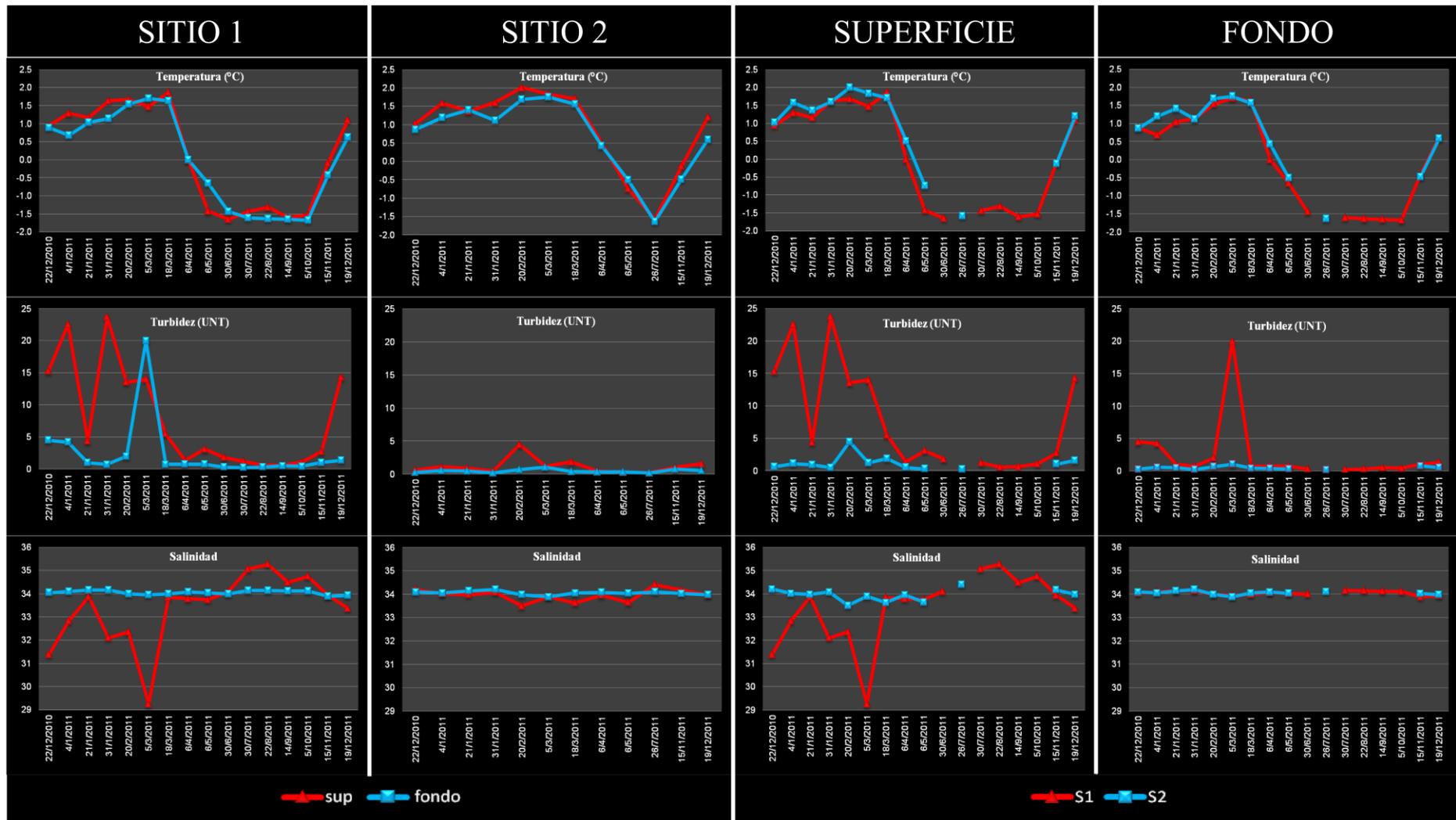


Figura II.8. Parámetros fisicoquímicos de la columna de agua (temperatura, turbidez y salinidad) comparando la variación espacial (sitios y profundidades) en las fechas de muestreo del periodo estudiado.

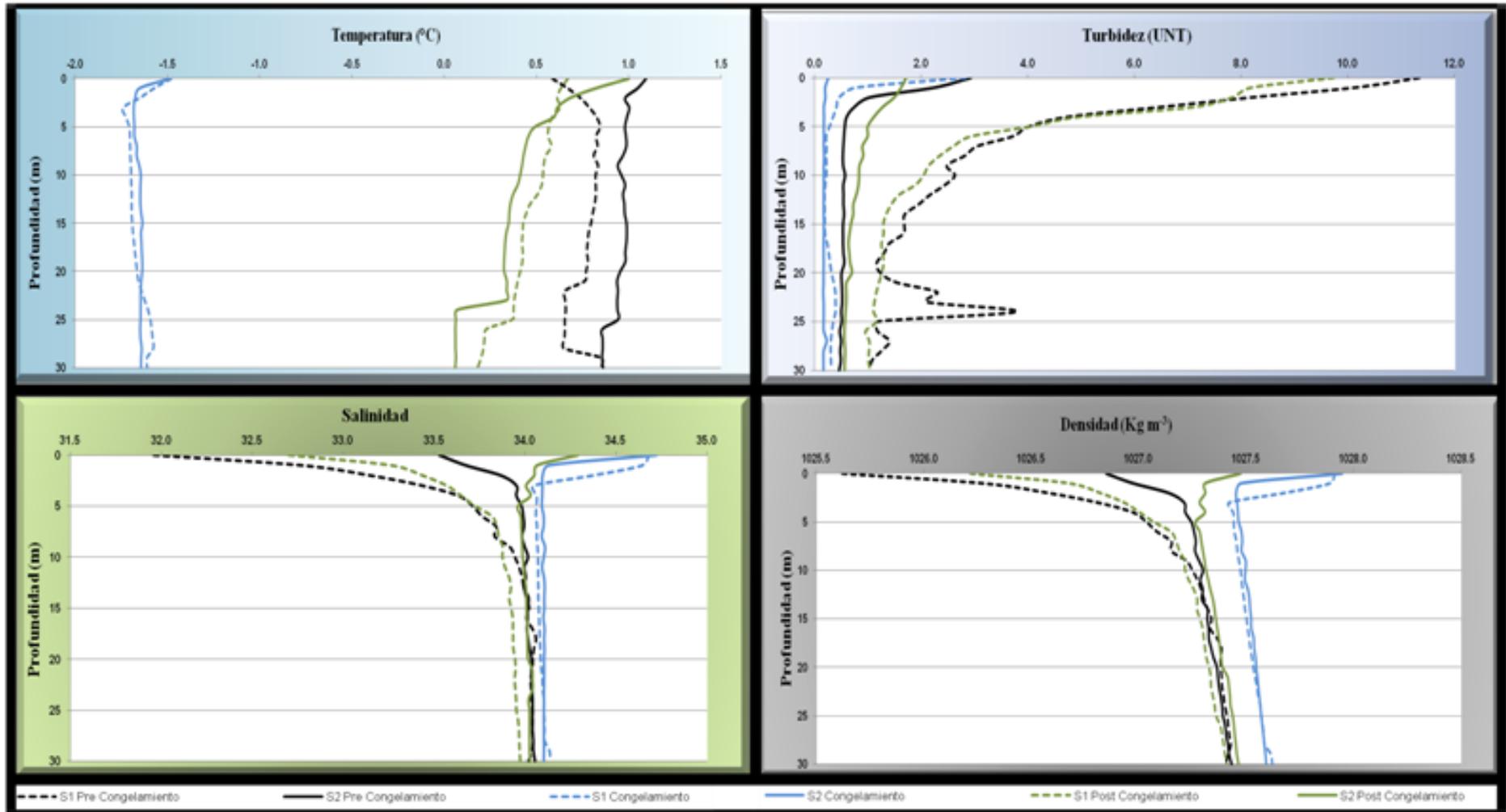


Figura II.9. Perfiles de las variables fisicoquímicas de la columna de agua (temperatura, turbidez, salinidad y densidad) comparando los sitios estudiados en toda la columna de agua y en los 3 periodos estudiados (precongelamiento, congelamiento y postcongelamiento).

Tabla II.2 Variables fisicoquímicas de la columna de agua presentadas en promedio \pm desvío estándar para cada sitio y profundidad en los distintos períodos de muestreo.

		Temperatura (°C)	Conductividad (S m ⁻¹)	Densidad (Kg m ⁻³)	Turbidez (UNT)	Salinidad	MPS (mg l ⁻¹)	MO (mg l ⁻¹)	
PRECONGELAMIENTO	S1	Superficie	0,96 \pm 0,24	2,81 \pm 0,07	1026,22 \pm 0,64	11,01 \pm 3,22	33,72 \pm 0,80	14,93 \pm 6,42	2,09 \pm 1,25
		Fondo	0,88 \pm 0,05	2,91 \pm 0,01	1027,41 \pm 0,03	3,7 \pm 1,69	34,05 \pm 0,03	12,50 \pm 7,02	2,40 \pm 1,22
	S2	Superficie	1,23 \pm 0,15	2,92 \pm 0,02	1027,11 \pm 0,21	1,35 \pm 1,36	33,83 \pm 0,26	10,35 \pm 6,19	2,45 \pm 1,34
		Fondo	1,08 \pm 0,04	2,92 \pm 0,00	1027,40 \pm 0,02	0,51 \pm 0,00	34,05 \pm 0,01	10,59 \pm 6,11	2,46 \pm 1,30
CONGELAMIENTO	S1	Superficie	-1,51 \pm 0,36	2,76 \pm 0,08	1027,96 \pm 0,66	1,05 \pm 1,68	34,73 \pm 0,82	6,48 \pm 2,15	0,96 \pm 0,49
		Fondo	-1,60 \pm 0,04	2,70 \pm 0,00	1027,57 \pm 0,02	0,34 \pm 0,00	34,10 \pm 0,01	7,04 \pm 2,87	1,14 \pm 0,55
	S2	Superficie	-1,58 \pm 0,10	2,73 \pm 0,04	1027,71 \pm 0,33	0,22 \pm 0,03	34,41 \pm 0,41	2,90 \pm -	0,60 \pm 1,34
		Fondo	-1,64 \pm 0,01	2,70 \pm 0,00	1027,58 \pm 0,01	0,17 \pm 0,00	34,10 \pm 0,00	2,10 \pm -	0,60 \pm -
POSTCONGELAMIENTO	S1	Superficie	0,65 \pm 0,09	2,84 \pm 0,01	1026,38 \pm 0,37	10,76 \pm 3,63	32,89 \pm 0,45	8,67 \pm 5,87	2,63 \pm 1,68
		Fondo	0,36 \pm 0,03	2,83 \pm 0,00	1027,36 \pm 0,02	2,27 \pm 0,48	33,95 \pm 0,01	4,60 \pm 1,85	1,07 \pm 0,67
	S2	Superficie	0,70 \pm 0,27	2,88 \pm 0,05	1027,37 \pm 0,25	1,07 \pm 0,47	34,11 \pm 0,32	8,53 \pm 6,66	2,03 \pm 1,01
		Fondo	0,32 \pm 0,02	2,83 \pm 0,00	1027,41 \pm 0,02	0,52 \pm 0,00	34,03 \pm 0,01	5,70 \pm 5,04	1,00 \pm 0,72

II.3.2.g Biomasa fitoplanctónica (Clorofila-*a*)

La estimación de la Cl-*a* por distintos métodos permitió observar que el uso de metanol resultó más efectivo en la extracción de este pigmento que la acetona. Esto es así especialmente durante los períodos de congelamiento y postcongelamiento, cuando los valores de Cl-*a* son muy bajos y consecuentemente cuando la acetona presenta un menor porcentaje de extracción de pigmentos (25,1 y 50,85 % respectivamente) en comparación con la técnica que utiliza metanol (ver Tabla II.3). A pesar de esto, al no contar con datos de Cl-*a* obtenidos por la técnica de Holm-Hansen y Riemann (1978) para la totalidad de las fechas muestreadas, se usaron estos datos sólo para calcular el porcentaje de Cl-*a* < y > de 20 micras por ser técnicas comparables. Para el resto de los análisis la Cl-*a* utilizada fue calculada a partir de la extracción con acetona y lectura con espectrofotometría.

Los valores registrados para la Cl-*a* fueron notoriamente menores durante el período de congelamiento (Tabla II.3) y en las fechas 30/6/2011 y 20/2/2011, con mayores concentraciones el 18/3/2011 (Figura II.10). En relación a la variación espacial de los datos de Cl-*a*, el valor promedio para el Sitio 2 ($1,02 \mu\text{g l}^{-1}$) fue muy superior al hallado en el Sitio 1 ($0,68 \mu\text{g l}^{-1}$), en tanto que el promedio para el estrato Superficial ($0,79 \mu\text{g l}^{-1}$) fue levemente mayor con respecto al obtenido a partir de las muestras del estrato Fondo ($0,75 \mu\text{g l}^{-1}$). Los mayores valores de concentración de Cl-*a* para el Sitio 1 fueron de 3,60 y $2,50 \mu\text{g l}^{-1}$ correspondientes a las muestras de Fondo del 18/3/2011 y Superficie del 21/1/2011 respectivamente. Para el Sitio 2 se registró el pico de Cl-*a* en los muestreos del mes de marzo con valores de 3,93 y $2,86 \mu\text{g l}^{-1}$ para las muestras superficiales del 18/3/2011 y 5/3/2011 respectivamente, mientras que para las mismas fechas se obtuvo 2,24 y $2,75 \mu\text{g l}^{-1}$ de Cl-*a* respectivamente a los 30 metros de profundidad (Figura II.10). Cabe aclarar que a partir de los muestreos del mes de abril (en S2) y mayo (en S1) la concentración de Cl-*a* fue muy baja y casi indetectable mediante la utilización de espectrofotometría y acetona como solvente, en cambio (como ya se mencionó anteriormente) los valores obtenidos utilizando la técnica descrita por Holm-Hansen fueron superiores a los que se muestran en la figura II.10 especialmente para el período en que la caleta se encontró congelada (Tabla II.3).

Las mediciones realizadas para registrar la clorofila-*a* menor de 20 micrones (Cl-*a* <20 μm) permitieron observar un patrón temporal similar al de la Cl-*a* total, con valores promedio mayores para el período de precongelamiento (Tabla II.3) y un pico de concentración de Cl-*a* <20 μm en el muestreo del 20/2/2011 (Figura II.10). En cuanto a la variación espacial, las concentraciones promedio de Cl-*a* <20 μm para todo el período de muestreo no presentaron grandes diferencias, siendo de $0,57 \mu\text{g l}^{-1}$ para el Sitio 2 y $0,39 \mu\text{g l}^{-1}$ para el Sitio 1 y concentraciones de 0,53 y $0,32 \mu\text{g l}^{-1}$ para las muestras Superficie y Fondo respectivamente. Los mayores valores obtenidos correspondieron al muestreo del 20/2/2011 en Superficie para el Sitio 1 ($3,28 \mu\text{g l}^{-1}$) y en Fondo para el Sitio 2 ($1,78 \mu\text{g l}^{-1}$) (Figura II.10).

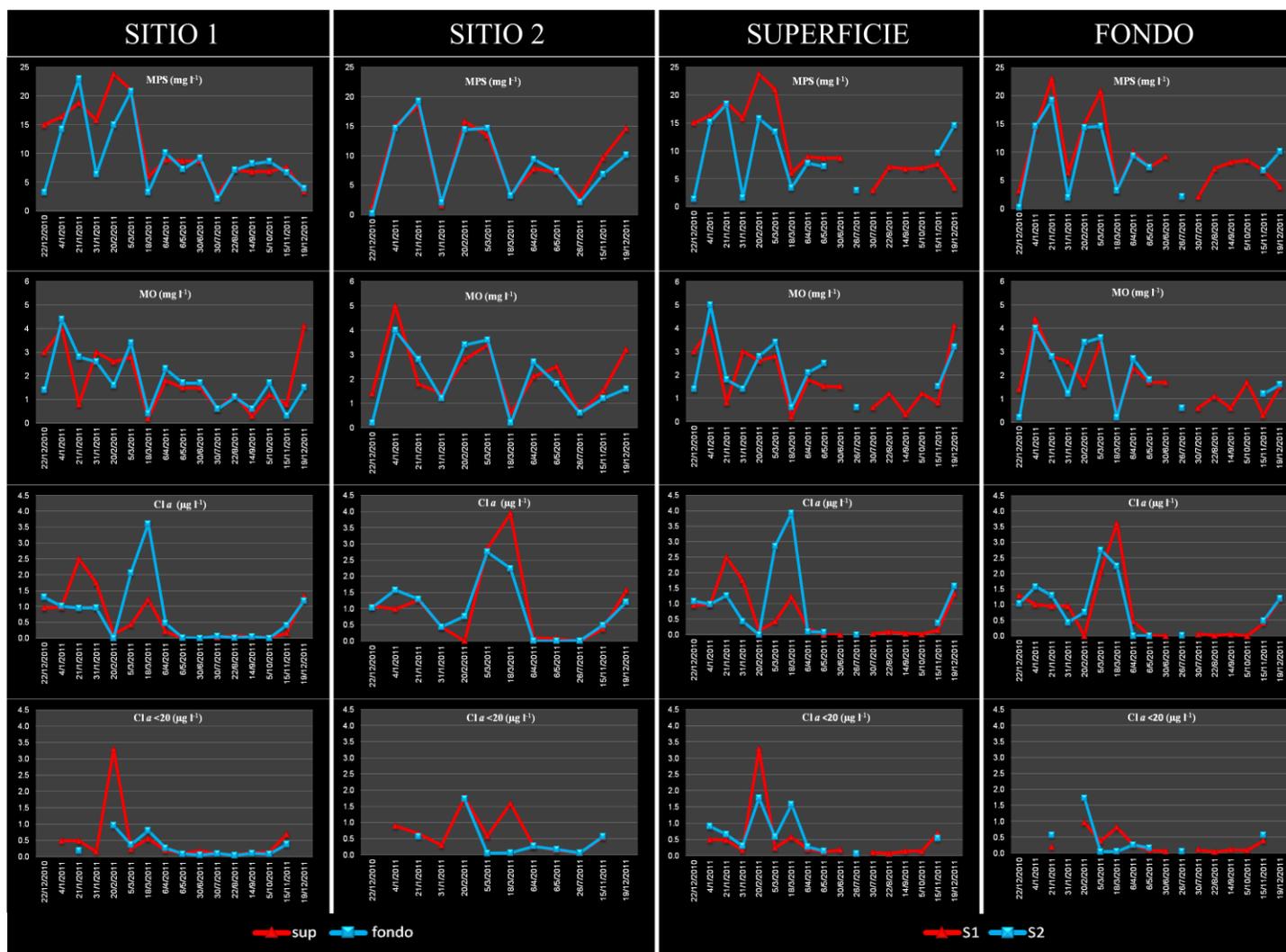


Figura II.10. Parámetros fisicoquímicos de la columna de agua (MPS y MO) y clorofila-a (Cl-a y Cl-a <20) comparando la variación espacial (sitios y profundidades) en las fechas de muestreo del periodo estudiado.

La distribución de las fracciones de $Cl-a < y > 20 \mu m$ (pico y nanofitoplancton y microfitoplancton respectivamente) siguió un claro patrón espacial sólo en el período de precongelamiento, alternándose estas fracciones con una mayor representación porcentual en Superficie y Fondo respectivamente, tanto en el Sitio 1 como en el 2. Para el período de congelamiento los valores de $Cl-a < 20$ dominaron porcentualmente ambos sitios y estratos, en tanto que las mediciones de $Cl-a > 20$ fueron muy bajas. Sin embargo esta última fracción dominó en ambos estratos y sitios durante el postcongelamiento (Tabla II.3).

Tabla II.3 Valores de clorofila-*a* presentados como promedio \pm desvío estándar para cada sitio y profundidad en los distintos períodos de muestreo. Además se describe la representación porcentual de las fracciones mayor y menor de $20 \mu m$ y el porcentaje de extracción de clorofila-*a* utilizando acetona en comparación con metanol.
¹ = valores de clorofila-*a* usando acetona; ² = valores de clorofila-*a* usando metanol.

		$Cl-a$ ¹ ($\mu g l^{-1}$)	$Cl-a$ ² ($\mu g l^{-1}$)	$Cl-a < 20$ ² ($\mu g l^{-1}$)	$Cl-a < 20$ (%)	$Cl-a > 20$ (%)	Acetona/Metanol (%)	
PRECONGELAMIENTO	S1	Sup	0,90 \pm 0,89	1,33 \pm -	0,69 \pm 1,06	52.05	47.95	67.61
		Fondo	1,13 \pm 1,20	1,71 \pm -	0,45 \pm 0,35	26.22	73.78	66.31
	S2	Sup	1,21 \pm 1,45	1,88 \pm -	0,78 \pm 0,61	41.31	58.69	64.25
		Fondo	1,13 \pm 1,02	1,60 \pm -	0,47 \pm 0,64	29.34	70.66	70.72
CONGELAMIENTO	S1	Sup	0,03 \pm 0,03	0,10 \pm 0,05	0,12 \pm 0,05	100.00	0.00	29.87
		Fondo	0,02 \pm 0,03	0,11 \pm 0,06	0,08 \pm 0,03	72.87	27.13	21.53
	S2	Sup	0,00 \pm -	0,01 \pm -	0,05 \pm -	100.00	0.00	0.00
		Fondo	0,01 \pm -	0,02 \pm -	0,06 \pm -	100.00	0.00	49.00
POSTCONGELAMIENTO	S1	Sup	0,81 \pm 0,60	1,78 \pm -	0,69 \pm -	38.49	61.51	45.23
		Fondo	0,96 \pm 0,48	1,52 \pm -	0,39 \pm -	25.67	74.33	63.06
	S2	Sup	1,00 \pm 0,60	2,13 \pm -	0,53 \pm -	24.92	75.08	47.21
		Fondo	0,91 \pm 0,37	1,89 \pm -	0,56 \pm -	29.76	70.24	47.95

II.4 Discusión y conclusiones

Los resultados de este capítulo de la tesis se comparan con el estudio de Schloss et al. (2012), que recopila 19 años (1991-2009) de datos fisicoquímicos y ambientales en caleta Potter, con el fin de analizar si el año 2011 sigue los patrones descritos en las últimas dos décadas. Luego se contrastan estos resultados con estudios de esta y otras zonas antárticas.

II.4.1 Discusión

II.4.1.a Dinámica de las variables ambientales y relación de los ciclos climáticos con la cobertura de hielo marino

Los valores de temperatura atmosférica para el periodo estudiado en esta tesis (diciembre 2010-diciembre 2011) mostraron un patrón similar al hallado por Schloss et al. (2012), con meses de invierno (junio-agosto) moderadamente fríos y de mayor variabilidad térmica, y meses de mayor temperatura en verano (diciembre-febrero). Schloss et al. (2012) documentan un aumento de la temperatura atmosférica promedio anual de 0,60 °C para las casi dos décadas estudiadas (enero 1991-diciembre 2009). Según estos autores este evidente calentamiento del aire fue mayor en invierno (0,48 °C por década) que en verano (0,39 °C por década). Los resultados de esta tesis siguen el mismo patrón estacional, aunque los valores de temperatura promedio del aire para el mes más cálido (febrero = 2,93 °C) y el más frío (julio = -10,02 °C) fueron superior e inferior, respectivamente, a los valores promedio registrados por Schloss et al. (2012) para el período 1991-2009 (enero = 2,5 °C y julio = -6,3 °C). Por otro lado, el valor promedio para el período estudiado (-2,36 °C) es levemente superior al valor registrado por Kejna et al. (2013) para la isla 25 de Mayo entre los años 1948-2011 (-2,5 °C) y muy cercano al promedio del período 2001-2010 (-2,0 °C). El aumento de la temperatura atmosférica descrito para caleta Potter sigue la tendencia general observada en el sector occidental de la Antártida, incluyendo un mayor incremento en los meses invernales que en el verano (Steig et al., 2009; Thomas et al., 2009; Ding y Steig, 2013; Kejna et al., 2013; Murphy et al., 2013). Este calentamiento atmosférico ha sido muchas veces atribuido a la tendencia del decrecimiento en el congelamiento marino en invierno, siendo importante la reducción del hielo en el mar de Bellingshausen sobre la costa oeste de la península Antártica (Jacobs y Comiso, 1997; Kejna et al., 2013), dato que evidencia la influencia térmica del mar sobre el clima (Styszyńska y Zblewski, 2002). Teniendo en cuenta lo anteriormente expuesto, se puede concluir que el período de estudio analizado en esta tesis se encuentra dentro del rango de variaciones registrados por los anteriores autores, pero presentando un verano más cálido y un invierno más frío que el promedio registrado en las últimas dos décadas para caleta Potter.

Datos de precipitación tomados en la base rusa Bellingshausen (isla 25 de Mayo), durante 1968-2011, no evidencian un aumento significativo en este período, pero si una tendencia a un

aumento durante enero y menores valores en el mes de agosto (Kejna et al., 2013). Estos valores pueden relacionarse con la elevada humedad relativa y nubosidad registrada en esta tesis para los meses de diciembre (tanto de 2010 como de 2011) y los frecuentes registros de cielo despejado durante julio y agosto de 2011. Según King y Turner (1997) el aumento en los valores de precipitación está relacionado con la disminución del hielo marino, el aumento de la temperatura y la intensificación de la evaporación, dando lugar a una mayor humedad del aire.

En la isla 25 de Mayo, Kejna et al. (2013) detectaron una clara tendencia de la presión atmosférica, disminuyendo $-0,36$ hPa por 10 años y con una caída de $2,3$ hPa durante el período de 1948-2011. Estos autores documentaron máximos valores de presión durante el invierno, disminuyendo hacia la primavera y el verano. Este patrón coincide ampliamente con los valores registrados en esta tesis para el año 2011. Los cambios de presión del aire están conectados con el movimiento de los centros de baja presión alrededor de la Antártida (van den Broeke, 2000). La diferencia de presión entre latitudes templadas y altas da lugar a la Oscilación Antártica (AAO, por sus siglas en inglés; Thompson y Wallace, 2000) también conocida como el índice SAM, describe el desplazamiento norte-sur del cinturón de vientos del oeste que circulan alrededor de la Antártida. La variación en latitud de dicho cinturón afecta la intensidad y posición de los frentes fríos, afectando las características climáticas zonales. Altos valores de este índice van acompañados de fuertes vientos, producto de las variaciones de presión (van den Broeke, 2000).

En relación a los vientos, el patrón registrado por Schloss et al. (2012) en cuanto a dirección y período de mayor intensidad coincide con los resultados de esta tesis, siendo los vientos del sector oeste y en el período primaveral de gran importancia; sin embargo, Fuentes (2006) registró las mayores intensidades de viento en el período invernal. Esto marca la importancia de la variabilidad interanual en este parámetro. Según Klöser et al. (1994) los vientos del sector este producen la salida de agua superficial desde la parte interna favoreciendo la surgencia de aguas profundas en este sector de la caleta; por otro lado, los vientos del oeste favorecen el ingreso de agua del exterior de la caleta debido a lo cual la salida de agua superficial se encuentra bloqueada y se produce la acumulación de agua en la caleta interna. Por ende, para el año 2011 en los momentos en los cuales predominaron los vientos del sector oeste (principalmente cuando la caleta no se encontró congelada: principios y finales de enero, febrero, principios de marzo, finales de octubre, noviembre y diciembre) se vería favorecida la estratificación de la columna de agua, en tanto que un cambio de dirección de los mismos (diciembre de 2010 y desde mediados de marzo hasta julio) provocaría la ruptura de la estratificación vertical por eventos de mezcla (Klöser et al., 1994; Schloss, 1997). La importancia local de vientos y mareas en la desestabilización de la columna de agua ha sido estudiado por Schloss (1997) y Schloss et al. (1998). Estos autores mostraron que las mareas adquieren importancia en los procesos de mezcla cuando los vientos poseen velocidades menores que 4 m s^{-1} , y en aquellas ocasiones en que la amplitud de la marea es mayor de 2 m . El promedio anual de velocidad del viento en el año 2011 fue superior a los 30 km h^{-1} por lo cual los vientos habrían tenido una influencia

dominante por sobre las mareas en la columna de agua, situación similar a la documentada por Fuentes (2006) en los años 2002 y 2003 para caleta Potter. Según diversos autores los cambios en las condiciones climáticas observadas en la Antártida incluyen la significativa intensificación hacia los polos de los vientos del oeste (Hurrell y van Loon, 1994; Thompson y Wallace, 2000). En la región occidental de la península Antártica la intensidad de los vientos se encuentra relacionada a señales de variabilidad climática como el índice SAM (Stammerjohn et al., 2008b). Bajo condiciones positivas del índice SAM se producen fuertes vientos del oeste cuya intensidad también puede verse modificada por la topografía local (Schloss et al., 2012). Según Ding y Steig (2013) el cambio en dominancia entre vientos del sector oeste a este durante el año 2011 estaría relacionado con el gran evento de La Niña en ese año.

A pesar del documentado aumento de la temperatura del aire, en caleta Potter no se registró una notable reducción en la duración de la cubierta de hielo marino, como tampoco un cambio en el momento de su formación y ruptura, coincidiendo con el estudio de Schloss et al. (2012). El período de tiempo que permaneció congelada la caleta Potter durante 2011 (aproximadamente 150 días), fue menor que el promedio registrado por Schloss et al. (2012) pero se encuentra dentro del rango (cerca del mínimo, 142 días en el año 2007) para el período 1991-2009. Este reducido número de días de congelamiento marino en 2011 probablemente esté influenciado por los fuertes vientos de dirección oeste que se desarrollaron a partir de mediados de octubre y que ayudaría con la ruptura del hielo marino desde el sector externo de la caleta. La influencia de los vientos en la ruptura del congelamiento marino en caleta Potter ya ha sido documentada por Fuentes (2006) para el año 2003. La dinámica temporal del hielo marino para caleta Potter en 2011 coincide con lo documentado por varios autores para la región occidental de la península Antártica, con máximas concentraciones de hielo marino en el mes de septiembre y una gran variabilidad durante otoño y primavera (Rayner et al., 2003; Kejna et al., 2013; Murphy et al., 2013), observándose que la zona de la isla 25 de Mayo se encuentra libre de hielo marino durante los meses de verano (Kejna et al., 2013). El máximo alcance del hielo marino en el final del invierno suele atribuirse a las mayores temperaturas en verano, debido a que la energía absorbida por el mar retrasa la formación de la capa de hielo en el otoño (Weatherly et al., 1991). Por otro lado, Schloss et al. (2012) a partir de datos satelitales regionales, describe una tendencia a la disminución general de la cubierta de hielo marino en porcentaje, probablemente acompañada de un adelgazamiento gradual de hielo sobre todo en invierno. Esta posible disminución de espesor de la capa de hielo marino no coincide con nuestros resultados a partir de observaciones “in situ” durante el invierno del 2011 (ver Figura II.7) siendo mayor el espesor del hielo al de años anteriores (Fenandez Ajó, Moretini, comunicación personal) llegando por momentos a más de 1,5 mts en el sector interno de la caleta. Un trabajo reciente de Zhang (2014), basándose en datos del período 1981-2010, concluye que los cambios en los vientos están dando lugar a una mayor compactación del hielo marino antártico, provocando un engrosamiento del pack en invierno y una mayor resistencia al derretimiento durante el verano. En la isla 25 de Mayo se ha documentado una alta variabilidad en la

cobertura de hielo marino durante invierno (Stammerjohn et al., 2008a), a diferencia de lo registrado en otras áreas de la península Antártica occidental (Ducklow et al., 2007), aunque estudios recientes muestran una clara tendencia a la reducción tanto en la cobertura de hielo como en la duración de la misma en el archipiélago de las islas Georgias del Sur (Whitehouse et al., 2008). Esta variabilidad puede ser atribuida a la geografía de la zona de estudio (Ducklow et al., 2007), la interacción atmósfera-criosfera-océano (Kejna et al., 2013), la época del año considerada (Vaughan et al., 2003) entre otras posibles causas actualmente discutidas. La fuerte influencia de los ciclos de ENSO y SAM en relación al congelamiento marino de la región occidental de la península Antártica ha sido estudiada por varios autores (Murphy et al., 2007; Meredith et al., 2008; Stammerjohn et al., 2008b; Brey et al., 2011; Schloss et al., 2012; Bers et al., 2013; Kejna et al., 2013; Zhang, 2014). Según varios estudios el incremento en extensión, espesor y duración del hielo marino estaría beneficiado por la fase cálida de ENSO (El Niño) y un aumento general del índice SAM (Marshall, 2003; Stammerjohn et al., 2008b; Zhang, 2014). Durante el verano del año 2010 se evidenció un importante fenómeno de El Niño con marcados aumentos de la temperatura del mar, luego a partir de julio de 2010 hasta abril de 2011 se vivieron episodios de La Niña para, a partir de mayo continuar con una situación neutral en el índice ENSO (Fuente: N.O.A.A.). Por otro lado para el año 2011 se registró un valor positivo del índice SAM (Fuente: N.O.A.A.). Según Kejna et al. (2013) las propiedades térmicas de las aguas al oeste y al norte de la isla 25 de Mayo influyen en las condiciones climáticas de esta isla, esta relación es más fuerte en invierno cuando el contraste térmico y la transferencia de calor entre el agua y la atmósfera son mayores. La influencia de las condiciones térmicas del océano en los cambios en la circulación atmosférica puede definir el carácter térmico de los inviernos en la isla Shetland del Sur, así el invierno siguiente puede ser cálido o permitir un gran congelamiento marino (Styszyńska, 2004). Estas tendencias de los ciclos climáticos en la región podrían explicar la alternancia de veranos cálidos y fríos e inviernos con y sin alto grado de congelamiento marino en caleta Potter.

II.4.1.b El derretimiento glaciario y su influencia en la dinámica de las variables fisicoquímicas y la biomasa fitoplanctónica

Los resultados del derretimiento del glaciar Fourcade y su efecto sobre el sistema de la caleta durante el 2011 corroboran lo informado por Schloss et al. (1997, 2002 y 2012), donde se evidencia un aporte de agua dulce de baja temperatura y la consecuente dilución salina en el sector interno de la caleta, además del importante aporte de material particulado en suspensión, situación que ocasiona estratificación de la columna de agua y gran turbidez en las capas superficiales del sitio de muestreo más cercano al glaciar. Esta situación se observó principalmente durante el período del año en que no se encontró la caleta congelada. En este estudio esto correspondió a los meses previos y posteriores al congelamiento marino. La menor temperatura del agua documentada para el Sitio 1 durante el 2011 (principalmente en Superficie y durante el precongelamiento, ver Tabla II.2) muy probablemente se

deba al efecto “freshening”, es decir el efecto producido por el aporte de agua del glaciar. Sin embargo esta tendencia no pudo ser corroborada por Schloss et al. (2012) quienes adjudican esta falta de relación al patrón de circulación del agua superficial desde la caleta interna hacia la externa, sin mezclarse con las aguas más profundas. Estos mismos autores observan en cambio, una relación en la disminución de la salinidad con los ciclos SAM y ENSO en ambos sitios de muestreo, sugiriendo que veranos con intenso derretimiento de glaciar se relacionan con un invierno cálido anterior. Por otro lado las notorias diferencias halladas en los valores de salinidad entre los datos de los estratos Superficie y Fondo para 2011 ratifican la estratificación ocurrida en el período de precongelamiento, coincidiendo con Pollard et al. (2002) quienes confirman que en la Antártida la salinidad es el principal factor que controla la estratificación. Además el documentado ingreso de masas de aguas provenientes de la bahía Guardia Nacional con elevadas densidades hacia la parte externa de la caleta (Schloss, 1997) ayudaría a explicar las diferencias observadas entre ambos sitios de muestreo.

Según Schloss (1997) la variación temporal de las características hidrográficas en caleta Potter depende de factores tales como la presencia de hielo marino en el invierno y la influencia de agua de derretimiento de glaciares y los vientos predominantes (velocidad y dirección) entre los más importantes. Durante los meses de verano (período de precongelamiento), el aumento en más de 1 °C de la temperatura superficial del mar ha sido registrado en diversos estudios para el sector oeste de la península Antártica (Meredith y King, 2005; Stammerjohn et al., 2008a). Schloss et al. (2012) también registraron un aumento en la temperatura del mar durante verano hasta el año 2009, cuando el fuerte evento de El Niño influyó en la inversión de esta tendencia para los años siguientes (Bers et al., 2013). Según Kejna et al. (2013) los cambios en la temperatura superficial del mar en la isla 25 de Mayo se relacionan con la temperatura atmosférica y la concentración del hielo marino en la región de la península Antártica. Estos autores registraron un aumento significativo de la temperatura del agua al norte del mar de Bellingshausen para el período de 1941-2010, en mayor proporción en invierno; este aumento de la temperatura del mar (conjuntamente con la dirección de las corrientes marinas y la actividad del viento) afecta la concentración de hielo marino. De esta forma la temperatura superficial del mar podría explicar la disminución de la extensión del hielo marino en el mar de Bellingshausen y el aumento de la temperatura atmosférica en la región de la península Antártica (Marsz, 2011). En coincidencia con Bers et al. (2013), el aumento de la temperatura del mar en verano, acompañó la tendencia de decreciente de la salinidad en la zona interna de la caleta Potter, producto del derretimiento del glaciar. Otro factor que favoreció la estratificación vertical, en este caso en el período postcongelamiento, fue el derretimiento del hielo marino, que aporta agua de menor salinidad y densidad a las aguas superficiales en gran parte por la nieve acumulada en su superficie. En tanto que en el período de congelamiento se observó un descenso paulatino de la temperatura, consecuente con la disminución de la temperatura atmosférica, y un aumento en la salinidad y la densidad al no existir la influencia del agua de derretimiento glaciar ni de los vientos. Estos patrones temporales

han sido ya observados en la misma zona de estudio por Schloss (1997) desde el año 1991 al 1996 y en los años subsiguientes hasta el 2009 (Schloss et al., 2012).

Durante el período de precongelamiento, cuando el MPS presenta sus valores más altos, se ha observado en caleta Potter, en la zona interna, la aparición de “agua marrón” (Klöser et al., 1994, Fuentes, 2006). Este agua contiene una elevada cantidad de material particulado y en ciertas oportunidades se ha visto la presencia de diatomeas bentónicas y altos valores de *Cl-a* en la misma (Klöser et al., 1994) lo cual estaría indicando que la carga de sedimentos del agua marrón proviene tanto de arroyos glaciarios (el arroyo Potter por ejemplo) como de la resuspensión del sedimento por acción de los vientos. Sin embargo Bers et al. (2013) asocian la disminución de MPS durante el verano 2009/2010 a una disminución del derretimiento del glaciar por efecto del fuerte evento de El Niño en esa temporada. Esto condice con lo documentado por Dominguez y Eraso (2007), quienes relacionan los cálidos veranos con mayores caudales de los arroyos glaciarios. En cuanto al porcentaje de materia orgánica (% MO) nuestros resultados coinciden con lo hallado por Fuentes (2006) quien registró las máximas concentraciones cuando la caleta se encontraba congelada. Este dato puede estar asociado a la baja concentración de MPS durante el invierno o a la alta abundancia de zooplancton detectada bajo el hielo marino y la presencia de numerosas fecas, las cuales poseen un alto contenido de material orgánico (Fuentes, 2006). Según este mismo autor la mayor concentración de MI durante el verano podría deberse a la mayor cantidad de material terrígeno presente en el agua proveniente de los arroyos glaciarios.

En las zonas costeras de la península Antártica, donde los micronutrientes no son limitantes para la producción primaria (Holm-Hansen et al., 1989), los eventos meteorológicos como fuertes tormentas no son tan frecuentes (Holm-Hansen y Mitchell, 1991) y el derretimiento del hielo glaciario y marino favorece la estabilidad de la columna de agua, el fitoplancton encuentra buenas condiciones para su crecimiento (Lancelot et al., 1993; Smith et al., 1996), principalmente las cadenas de grandes diatomeas (Holm-Hansen et al., 1989). Sin embargo, en caleta Potter, donde suelen registrarse fuertes vientos, otros autores también han registrado bajas concentraciones de biomasa fitoplanctónica (Schloss, 1997; Fuentes, 2006; Schloss et al., 2012). Dentro de estos valores, los máximos de concentración de *Cl-a* documentados en esta tesis fueron superiores a los registrados en 2002 y 2003 (Fuentes, 2006), pero inferiores a los hallados en 2008 (Schloss et al., 2012) y en enero de 2010 en la misma zona (Schloss et al., 2014), cuando condiciones excepcionales permitieron la formación de una floración fitoplanctónica poco común en caleta Potter. Por otro lado, estos valores de *Cl-a* de 2011 estuvieron dentro del rango de los publicados para zonas antárticas de aguas abiertas (El-Sayed, 1987; Jacques, 1983; Estrada y Delgado, 1990; Nöthig et al., 1991, 1992), pero fueron menores en un orden de magnitud que los descritos para otras zonas costeras del oeste de la península Antártica (Hayes et al., 1984; Holm-Hansen et al., 1989; Bidigare et al., 1996). Schloss (1997) considera que la gran cantidad de material particulado en suspensión presente es la responsable de la atenuación de la luz y que junto a los vientos limitan el crecimiento y la acumulación de fitoplancton en las aguas de caleta

Potter. Si bien algunos autores (Rakusa-Suszczewski et al., 1993; Pilchmaier et al., 2004) que basaron su trabajo en comunidades fitoplanctónicas de otras áreas de la isla 25 de Mayo coinciden con Schloss (1997), otros estudios adjudican la variación en la biomasa fitoplanctónica a variables como el contenido de *Chl-a* por célula o el tamaño de las especies (Montes Hugo et al., 2009; Schofield et al., 2010), la temperatura superficial de mar y del aire (Arrigo et al., 1998; Schloss et al., 2014), el estado de estratificación de la columna de agua (Moline et al., 2004), así como a los ciclos climáticos ENSO y SAM (Martinson et al., 2008; Loeb et al., 2010; Schloss et al., 2012; Bers et al., 2013).

El patrón temporal y espacial de *Chl-a* para el año 2011 coincide con lo reportado por Fuentes (2006) para los años 2002 y 2003 y Schloss et al (2012) para el período 1991-2009. Estos autores registraron mayores valores promedio en el sector externo de la caleta y una cierta estratificación vertical con mayores valores de *Chl-a* en las aguas superficiales durante los meses de febrero y marzo. Esta situación coincide con lo registrado en 2011, con mayores concentraciones en el Sitio 2 y diferencias entre estratos durante el período previo al congelamiento en el Sitio 1. Según Schloss et al., (2012) por lo general estas tendencias no se mantienen más de una semana, de hecho, muestreos realizados con alta frecuencia a corto plazo mostraron que las altas concentraciones de *Chl-a* duraron no más de 2-3 días antes de que la estratificación fuera rota por la acción de fuertes vientos (Schloss et al., 2002). La existencia de estos eventos de mezcla podría explicar la disminución de los valores de *Chl-a* superficial y el aumento en las muestras del estrato Fondo en este mismo sector y período de precongelamiento (principios y mediados de marzo). Por el contrario, una mayor abundancia de células microplanctónicas puede ser producto de la estratificación de la columna de agua (ver último párrafo de esta sección). Además, el cambio de dirección de los vientos, desde el oeste (enero y febrero) a dominantes del sector este-noreste (desde principios de marzo) podría provocar la salida de agua hacia el exterior de la caleta transportando células fitoplanctónicas y explicar las mayores concentraciones medidas en el Sitio 2 durante el precongelamiento. Luego de este período, cuando la caleta estuvo cubierta de hielo, los bajos valores de *Chl-a* fueron el patrón dominante, coincidiendo con lo hallado por Schloss (1997), Fuentes (2006) y Schloss et al (2012). Estos últimos autores relacionan la biomasa fitoplanctónica con el índice SAM en el sector interno de la caleta, hacia donde podría acumularse el fitoplancton por acción de las corrientes inducidas por los fuertes vientos; en tanto que asocian el índice ENSO con las anomalías de *Chl-a* en el sector externo de la caleta, coincidiendo con el aumento de la estratificación de la columna de agua.

La mayor efectividad del metanol frente a la acetona en la extracción de pigmentos fotosintéticos ya ha sido registrada por otros autores (Wood, 1985; Clarke et al., 2008; entre otros). Los valores porcentuales de extracción de la acetona para el período de postcongelamiento son cercanos a los registrados por Wood (1985) y Clarke et al. (2008) para cultivos puros y grandes floraciones (59 y 54 % respectivamente). Sin embargo para el período de precongelamiento el porcentaje obtenido con los datos de esta tesis es mucho más elevado que el de los autores

anteriormente citados (a pesar que los valores de biomasa fitoplanctónica registrados en este estudio están lejos de los referidos en las citas arriba mencionadas). Finalmente para el período de congelamiento la acetona demostró ser un mal solvente orgánico con un porcentaje de extracción de *Cl-a* muy menor al citado por Clarke et al. (2008) para 1 mg m^{-3} de *Cl-a*. Por lo que es recomendable continuar utilizando la técnica de Holm-Hansen en posteriores trabajos que aborden la dinámica anual de la biomasa fitoplanctónica en esta zona de estudio.

La fracción de *Cl-a* $<20 \mu\text{m}$ registró en algunos muestreos (por ej. el 20 de febrero) valores superiores a la *Cl-a* total, suponiendo una sobreestimación de esta fracción de pequeñas células fitoplanctónicas. Situaciones similares de sobreestimación fueron registradas por Caron et al. (2000), quienes argumentan que colonias o cadenas frágiles pueden romperse por el proceso de filtrado y pasar por el poro de las redes, por ejemplo como ocurre con algunas colonias de *Phaeocystis* (género que es muy abundante en aguas antárticas). La anteriormente mencionada diferencia de metodologías para la determinación de *Cl-a* $<20 \mu\text{m}$ y *Cl-a* también podría explicar este desajuste por ineficiencia de la acetona en la extracción de pigmentos en esos muestreos, subestimando la *Cl-a* total.

La distribución de las clases de tamaño del fitoplancton juega un papel importante en la estructura de la comunidad trófica de los ecosistemas pelágicos antárticos (Weber y El-Sayed, 1987; Holm-Hansen et al., 1989). El predominio de la fracción nanoplanctónica y picoplanctónica en estudios que analizan la clorofila particulada es comúnmente referido para el océano Antártico (Fay, 1973; Van Bröckel, 1981) como para aguas costeras antárticas (Hewes et al, 1985; Weber y El-Sayed, 1987). Estas observaciones coinciden con los resultados de esta tesis en el Sitio 1 durante el precongelamiento y en ambos sitios cuando la caleta permaneció congelada. En aquellos muestreos en los que se evidenciaron los mayores valores de biomasa fitoplanctónica la *Cl-a* <20 fue baja, lo que es entendible por el mayor tamaño de las células microplanctónica que suelen dominar la comunidad fitoplanctónica durante floraciones (Holm-Hansen et al., 1989). Varios estudios han examinado la posible relación entre la profundidad de la capa de mezcla/estratificación del agua y composición de fitoplancton (por ejemplo: Kang y Lee, 1995; Kang et al., 2001; Mendes et al., 2013). Kang y Lee (1995) observaron el dominio de los flagelados nanométricos en las aguas más estratificadas del mar de La Flota (estrecho de Bransfield). Para esa misma zona, Mendes et al. (2013) demostraron que las diatomeas dominan en capas más profundas con condiciones de mezcla y elevada salinidad, mientras que criptofitas nanométricas dominan en condiciones de mayor estratificación y baja salinidad. Nuestros resultados son acordes con estos antecedentes en el Sitio 1 durante el precongelamiento (en momentos con bajos valores de salinidad y altos valores de turbidez en Superficie) con mayor representación de la fracción nanofitoplanctónica en Superficie y mayores valores de *Cl-a* $>20 \mu\text{m}$ en muestras del estrato Fondo. Recientemente, Sangra et al. (2014) han postulado que este cambio en la composición de fitoplancton frente a diferentes estados de estratificación y mezcla está relacionado con la competencia por la luz, y los resultados de la modificación del régimen de la luz causada por la mezcla vertical.

II.4.2 Conclusiones del capítulo II

- * La temperatura atmosférica siguió la tendencia creciente registrada para el sector oeste de la península Antártica, que se correlaciona con el aumento de la temperatura del mar y con el decrecimiento del tiempo de congelamiento marino en invierno. El año 2011 presentó un verano más cálido y un invierno más frío que el promedio de las últimas dos décadas para caleta Potter.
- * Los vientos de mayor intensidad y frecuencia se originaron del sector oeste y fueron de gran importancia en primavera. Estos vientos favorecen la estratificación de la columna de agua en el sector interno de la caleta durante el pre y postcongelamiento y colaboran con la ruptura de la capa de hielo marino a finales de octubre. La intensificación de los vientos del oeste en la Antártida ha sido relacionada con valores positivos del índice SAM.
- * El relativamente corto período de tiempo que permaneció congelada la caleta Potter durante 2011 estuvo asociado con la intensidad y dirección de los vientos. Sin embargo, la extensión y el espesor del hielo marino observados durante agosto-septiembre de 2011 y en el sitio interno de la caleta fueron mayores que en años anteriores. Esto puede atribuirse al aumento en la intensidad de los vientos y las temperaturas superficiales marinas en verano, relacionados con los ciclos SAM y ENSO.
- * El derretimiento del glaciar Fourcade aportó agua de baja salinidad y temperatura y elevada carga de material particulado en suspensión, modificando estas variables en el estrato superficial del sector interno de caleta Potter y contribuyendo a la estratificación de la columna de agua principalmente durante el período previo al congelamiento marino. Veranos con grandes aportes originados por el derretimiento glaciario se asocian con inviernos anteriores cálidos.
- * El aumento en la temperatura del mar en verano siguió la tendencia de los últimos años en la zona. Sin embargo se produjo en el sitio interno una disminución de la temperatura superficial del mar producto del aporte de agua de derretimiento glaciario.
- * Durante el período de precongelamiento la gran cantidad de material particulado en suspensión aportado podría ser responsable de la baja biomasa fitoplanctónica registrada en caleta Potter.
- * La estratificación de la columna de agua, la temperatura y los vientos son factores que colaboran con el posible desarrollo de biomasa fitoplanctónica en Superficie y en el sector interno de la caleta. En cambio, los eventos de mezcla vertical y las corrientes explican los mayores valores de *Chl-a* medidos en el sector externo de la caleta y en las muestras de Fondo.
- * El predominio en Superficie de la fracción nanofitoplanctónica en el Sitio 1, durante el precongelamiento, y en ambos sitios cuando la caleta permaneció congelada, tendría relación con los momentos de estratificación y mezcla de la columna de agua en caleta Potter.

CAPÍTULO III

DINÁMICA ESPACIAL Y TEMPORAL DEL MICRO Y MESOZOOPLANKTON

III.1 Introducción

Los ecosistemas del sector oeste de la península Antártica están experimentando grandes cambios en su estructura ecológica por efecto del rápido calentamiento regional detectado en las últimas décadas (Clarke et al., 2007; Ducklow et al., 2007; Barnes y Peck, 2008; Montes-Hugo et al., 2009; Schofield et al., 2010; Ducklow et al., 2012). Como se refirió en el capítulo anterior, en la isla 25 de Mayo y más específicamente en la caleta Potter, el aumento de la temperatura atmosférica incrementa el derretimiento del glaciar Fourcade, provocando su retroceso. En el corto y mediano plazo se espera, en esta zona, que el aumento del aporte de agua con baja salinidad contribuya a la estratificación de la columna de agua y, por lo tanto, se favorezca la retención del fitoplancton en las capas superiores. Este mismo aporte de agua glaciaria arrastra una gran cantidad de material particulado, lo que modifica las características ópticas de las aguas superficiales, afectando así negativamente la fotosíntesis del fitoplancton (Schloss y Ferreyra, 2002, Schloss et al., 2002, Schloss et al., 2012).

Por otro lado, el incremento del aporte de agua dulce y materia particulada en suspensión mencionados, al modificar la estructura de la columna de agua marina (Meredith et al., 2008) afectan no sólo la variedad y composición regional del fitoplancton (Schloss et al., 1997, 2002 y 2012) sino también, indirectamente, la distribución y características del zooplancton marino (Loeb et al., 1997; Atkinson et al., 2004; Moline et al., 2004; Fuentes, 2006). Estos cambios ambientales producen también otros efectos de tipo directo sobre el micro y el mesozooplankton, tales como fenómenos de mortandad y disminución del pastoreo causados por condiciones de menor salinidad y elevada turbidez (Moline et al., 2004; Fuentes, 2006; Aguirre et al., 2009).

El documentado retroceso glaciario, además de contribuir al incremento del nivel del mar (Rignot et al., 2005; Cook et al., 2005), influye directamente en la dinámica del hielo marino, que a su vez tiene un importante efecto en la estratificación de la columna de agua en el verano siguiente (Venables et al., 2013). La extensión de los hielos antárticos presenta una gran variabilidad interanual (Zwally et al., 1983; Stammerjohn et al., 2008a). Dicha variabilidad afecta directamente a organismos zooplanctónicos cuyos ciclos de vida están íntimamente acoplados a la dinámica del hielo marino (Daly, 1990; Siegel y Loeb; 1995; Quetin et al., 1996; Loeb et al., 1997; Atkinson et al., 2004, 2008; Massom y Stammerjohn, 2010; Flores et al., 2012). Los cambios en la estacionalidad del hielo marino, en términos de días anuales de avance y retroceso y de duración de la cobertura de hielo para un lugar determinado, parecen explicar la alteración en las relaciones fenológicas de especies claves (Stammerjohn et al., 2008b) a través de los cambios en el hábitat, tipo y disponibilidad de alimento, distribución de las especies y, por lo tanto dinámica de los ecosistemas y los ciclos biogeoquímicos (Ducklow et al., 2007, 2012).

En conjunto, los factores que regulan la distribución, biomasa y composición del plancton en aguas antárticas presentan una gran variabilidad espacial y temporal, pudiendo variar significativamente aún dentro de escalas geográficas reducidas (Quetin et al., 1996; Hernández León et al., 1999). A su vez, las zonas costeras presentan variaciones oceanográficas que pueden modificar la interacción entre los patrones físicos y la distribución espacial de zooplancton (Kittel et al., 2001). Bonicelli et al. (2008) demostraron que la región de las islas Shetland del Sur es un área dinámica donde la distribución del zooplancton está fuertemente relacionada con las características de las masas de agua provenientes del mar de Bellinghausen y del mar de Weddell. Aquí los patrones de circulación asociados con las características hidrológicas y meteorológicas, tales como la Corriente Circumpolar Antártica, el Frente Polar y sus relaciones con el hielo marino y la topografía de las islas influyen fuertemente en la dinámica del zooplancton (Smith et al., 1999; Razouls et al., 2000). Los patrones físicos junto con la competencia, la predación y la disponibilidad de alimento son los factores que determinan la abundancia y distribución del zooplancton (Miquel, 1991; Ichii et al., 1998; Atkinson et al., 1999; Ward et al., 2005). En las regiones costeras antárticas la influencia conjunta de estos procesos y otros factores tales como la dirección e intensidad de los vientos y la cobertura de hielo marino en la distribución espacial y temporal del micro y mesozooplancton, se encuentra aún poco estudiada.

Desde el siglo pasado, la comunidad zooplanctónica ha sido objeto de numerosas investigaciones en distintas regiones de la Antártida, como el mar de Weddell (Burghart et al., 1999), el mar de Ross (Hopkings, 1987; Guglielmo, 1990; Carli et al., 2000), las islas Georgias del Sur (Pakhomov, 1997 a) sumadas a otros estudios que se discutirán en este capítulo. En tanto, en el sector oeste de la península Antártica la mayor parte de los estudios sobre el zooplancton se ha centrado en especies meso y macrozooplanctónicas (Witek et al., 1985; Brinton et al., 1987; Menshenina y Rakusa-Suszczewski, 1992; Zmijewska y Yen, 1993; Park, et al., 1998; Siegel y Loeb, 1995; Fuentes, 2006; Marrari et al., 2011 a, b; Thompson et al., 2012), siendo, en esta zona, pocos los trabajos que incluyen a los distintos grupos microzooplanctónicos (Wasik y Mikolajczyk, 1990, 1994; Wasik, 1998) y aún más escasos los trabajos que analizan la distribución del micro y mesozooplancton de manera conjunta. Además de lo mencionado, en la isla 25 de Mayo la mayoría de los estudios sobre las asociaciones zooplanctónicas se han desarrollado sólo durante los meses del verano antártico (Chojnacki y Weglenska, 1984; Wasik y Mikolajczyk, 1990; Freire et al., 1993; Wasik, 1998; Kittel et al., 2001; Walkusz et al., 2004; Lagos y Manríquez, 2014; Garcia et al., 2015), por lo cual, a la fecha, los estudios anuales siguen siendo muy escasos (Menshenina y Rakusa-Suszczewski, 1992; Wasik y Mikolajczyk, 1994; Elwers y Dams, 1998; Fuentes, 2006; Fuentes et al., 2008) y en particular, no existen estudios completos e integrados sobre la distribución de los grupos del micro y mesozooplancton a lo largo de un ciclo anual en caleta Potter.

III.2 Materiales y métodos

III.2.1 Microzooplancton

III.2.1.a Muestreos

La metodología general empleada en los muestreos, en cuanto a la logística de cada salida al campo, fue descrita en la sección I.4. En cada sitio de muestreo y a cada profundidad (mencionados en la sección I.3) se recolectaron muestras de la columna de agua utilizando una botella Niskin de 5 litros (Figura III.1). Las mismas fueron mantenidas en recipientes oscuros para posteriormente ser procesadas con el fin de realizar un análisis cuali- y cuantitativo del microzooplancton.

III.2.1.b Laboratorio

Una vez en el laboratorio se separaron 200 ml de las muestras de la columna de agua para el posterior estudio cuantitativo del microzooplancton. Para realizar un análisis cualitativo preliminar se procedió a realizar un filtrado reverso de 1 litro de agua de mar a través de una malla 20 micrones de diámetro de poro con el fin de concentrar el material. Tanto las muestras cuantitativas como las cualitativas fueron conservadas en botellas color caramelo de 250 ml, fijadas con solución Lugol (1-2 % concentración final) y almacenadas en oscuridad a temperatura ambiente hasta el momento del análisis.

El análisis cualitativo se realizó bajo microscopio óptico (Nikon Eclipse 80i) a una magnificación de 40 y 100X. La identificación se realizó hasta el menor nivel taxonómico posible utilizando las siguientes fuentes bibliográficas: Alder (1995, 1999); Balech (1947, 1973, 1976, 1988); Barría de Cao (1987); Dolan et al. (2012); Hada (1970); Kofoid y Campbell (1929); Kogan (2005); Leakey et al. (1992); Lynn y Montagnes (1988); Montagnes y Lynn (1991); Pettigrosso (2001, 2003); Scott y Marchant (2005); Wasik (1998); entre otros.

Para el recuento del microzooplancton, en primer término, se homogeneizó suavemente la muestra y se dejaron 100 ml a sedimentar en una cámara base durante al menos 24 horas siguiendo el método de Utermöhl (Hasle, 1978). En cada muestra se analizó toda el área de la cámara de sedimentación con una magnificación de 20X bajo microscopio invertido Nikon Eclipse TS 100 y cámara digital Nikon Sight DS-U2. El cálculo de la biomasa en términos de carbono se realizó a partir del volumen celular (V) expresado en μm^3 . El mismo se obtuvo midiendo un número (N) de células de cada especie o grupo taxonómico y calculando su volumen por aproximación a un cuerpo geométrico de semejantes características (Hillebrand et al., 1999; Kogan, 2005). La concentración de carbono celular ($\mu\text{g C}$) se calculó utilizando factores de conversión adecuados para cada grupo taxonómico (Tabla III.1). Finalmente, se multiplicó el valor estimado de biomasa individual ($\mu\text{g C ind.}^{-1}$) por la abundancia (ind. l^{-1}) para obtener la biomasa de cada grupo expresada en valores de $\mu\text{g C l}^{-1}$.

Tabla III.1 Número de organismos medidos (N) para obtener el volumen celular (V , μm^3) y factores de conversión utilizados para obtener la biomasa individual ($\mu\text{g C}$) utilizados para los diferentes grupos taxonómicos observados.

Grupo taxonómico	Número de individuos medidos (N)	Factor de conversión	Referencia bibliográfica
Dinoflagelados	225	$C = 0,216 \times V^{0,939}$	Menden-Deuer y Lessard, 2000
Ciliados aloricados	94	$C = 0,19 \times V$	Putt y Stoecker, 1989
Tintínidos	127	$C = 0,053 + 444,5 \times V$	Verity y Langdon, 1984
Rotíferos	2	$C = 0,052 \times V$	Heinbokel et al., 1988
Nauplii de Copepoda	36	$C = 0,08 \times V$	Beers y Stewart, 1970



Figura III.1 Recolección de muestras de agua con botella Niskin.

III.2.2 Mesozooplancton

III.2.2.a Muestreos

La metodología general empleada en los muestreos, en cuanto a la logística de cada salida al campo, fue descrita en la sección I.4. Para muestrear el mesozooplancton se utilizaron dos redes: de 200 y de 80 micrómetros de diámetro de poro con el fin de comparar la eficiencia de filtración de especímenes del mesozooplancton de pequeño tamaño. Con estas redes se realizaron arrastres horizontales durante 15 minutos a 2 nudos de velocidad cuando la caleta se encontró navegable y verticales cuando el muestreo se realizó a travez de un orificio en el mar congelado. Esta metodología se repitió en cada sitio y profundidad de muestreo (mencionados en la sección I.3). Para estimar el volumen filtrado por ambas redes se utilizó un flujómetro General Oceanics fijo en forma descentrada al aro de la red. Las muestras recogidas a partir de los arrastres se depositaron en frascos plásticos de 500 ml de boca ancha (Figura III.2).



Figura III.2 Recolección de muestras de mesozooplancton mediante arrastre de redes.

III.2.2.b Laboratorio

Inmediatamente terminada la recolección de muestras, las mismas se llevaron al laboratorio donde se fijaron con formaldehído (40 %) a una concentración final de 4 % y se concentró su contenido traspasándolo a frascos de menor capacidad (100 ml) para facilitar su conservación y transporte. Las muestras de mesozooplancton fueron analizadas cualitativa y cuantitativamente bajo una lupa WILD M5. Se tomaron fotografías con una cámara digital Nikon Sight DS-U2 anexada a una lupa Nikon SMZ645. La identificación de los organismos mesozooplanctónicos se realizó hasta el menor nivel taxonómico posible, utilizando bibliografía adecuada: Alvariño et al. (1990); Antezana et al., (1995); Bradford-Grieve (1994); Bouillon y Boero (2000); Bückmann y Kapp (1975); Casanova en Boltovskoy (1999); Gayle et al. (1995); Huys et al. (1996); Esnal y Daponte en Boltovskoy (1999); Farran (1936); Fioroni (1998); Foxton (1966); Kramp (1961); Gibbons et al. en Boltovskoy (1999); Kirkwood (1982); Mazzochi et al. (1995); Orenzans y Ramírez (1973); Smith y DeBoyd (1977); Stanwell-Smith et al. (1997); Wolfender (1908); entre otros.

El análisis cuantitativo, con el fin de obtener la abundancia de los organismos mesozooplanctónicos, se realizó examinando las muestras por alícuotas (previa homogeneización de la muestra) hasta completar el 10 % del total de la muestra; cuando la cantidad de individuos fue muy escasa se realizó la cuantificación de toda la muestra. Considerando el volumen de agua de mar filtrada por la red, obtenido a partir del flujómetro, la abundancia se expresó como individuos por metro cúbico (ind. m⁻³).

Para estimar la biomasa (expresada como contenido de carbono, $\mu\text{g C l}^{-1}$) de mesozooplancton, se tuvieron en cuenta aquellos taxa (y sus estadíos) que presentaron las mayores abundancias. Estos valores de contenido de C se obtuvieron, en algunos casos, directamente de datos de la bibliografía (Omori e Ikeda, 1984; Boysen Ennen y Piatkowski, 1988; Kiørboe y Sabatini, 1995; Mayzaud et al., 2002; Kaufmann et al., 2003; Lukac, 2005; Fuentes, 2006) y en otros casos, fueron calculados a partir del peso seco (obtenido mediante ecuaciones que relacionan el peso del organismo con el tamaño corporal, Siegel, 1986; Mayzaud et al., 2002; Almeda et al., 2011) y aplicando factores de conversión adecuados para cada grupo taxonómico (Ikeda, 1984; Schnack, 1985; Ikeda y Kirkwood, 1989). Paralelo, se midió longitud corporal de un número variable de individuos de cada taxa y grupo taxonómico (Tabla III.2).

Tabla III.2 Número de organismos medidos (N) y referencias bibliográficas utilizadas para obtener los valores de biomasa ($\mu\text{g C}$) de los diferentes grupos taxonómicos. Valores obtenidos a partir de una fórmula (*) o un dato específico (**).

Grupo taxonómico	N	Referencia bibliográfica	
		Peso seco ($\mu\text{g ind.}^{-1}$)	Contenido de carbono ($\mu\text{g C ind.}^{-1}$)
Copépodos			
Huevos	432		Kjørboe et al., 1985; Mayzaud et al., 2002 (**)
Nauplii - Metanauplii	757		Berggreen et al., 1988 (*)
<i>Oithona similis</i>	295		Dubischar et al., 2002 (**)
<i>Oithona frigida</i>	34		Dubischar et al., 2002 (**)
<i>Oncaea curvata</i>	32	Webber y Roff, 1995 (**)	Schnack, 1985 (*)
<i>Calanoides acutus</i>	180		Uye, 1982 (*)
<i>Calanus propinquus</i>	261		Fuentes, 2006 (**)
<i>Ctenocalanus citer</i>	52	Cohen y Lough, 1981 (**)	Schnack, 1985 (*)
<i>Metridia gerlachei</i>	30		Omori e Ikeda, 1984 (**)
<i>Clausocalanus laticeps</i>	3		Uye, 1982 (*)
<i>Rhincalanus gigas</i>	32	Conover y Huntley, 1991 (**)	Schnack, 1985 (*)
Harpacticoides	547		Schmidt et al., 2003 (**)
Eufáusidos			
Nauplii - Metanauplii	237		Fotel et al., 1999 (*)
Caliptopis		Siegel, 1986 (*)	Ikeda, 1984 (*)
Furcilia	10	Siegel, 1986 (*)	Ikeda, 1984 (*)
Juvenil	1	Siegel, 1986 (*)	Ikeda, 1984; Fuentes, 2006 (**)
Adulto	5	Siegel, 1986 (*)	Fuentes, 2006 (**); Pinkerton y Bradford-Grieve, 2010 (*)
Ctenóforos	1		Omori e Ikeda, 1984 (**)
Anfípodos	138		Omori e Ikeda, 1984 (**)
Quetognatos	6	Lancraft et al., 1991 (*)	Lukac, 2005 (*)
Ostrácodos	10	Boysen Ennen y Piatkowski, 1988; Boysen-Ennen et al., 1991 (**)	Ikeda y Kirkwood, 1989 (*)
Pterópodos	7		Omori e Ikeda, 1984 (**)
Salpas	9		Omori e Ikeda, 1984 (**)
Meroplancton	141		Almeda et al., 201 (*)

III.2.3 Análisis de datos

Si bien se utilizó la clasificación de Sieburth et al. (1978) para estudiar los componentes del zooplancton (microzooplancton = 20-200 μm ; mesozooplancton = 0,2-20 mm), se tomaron algunas consideraciones particulares. Por ejemplo, las larvas nauplii de los copépodos de la familia Oithonidae se consideraron dentro del microzooplancton (por correspondencia con su tamaño) pero fueron incluidas en el estudio de la dinámica poblacional del copépodo *Oithona similis*; por otro lado, algunos individuos de especies (o estadios) macrozooplanctónicos (>20 mm) (por ejemplo pterópodos, salpas y adultos de eufáusidos) fueron considerados en el análisis del mesozooplancton debido a su importancia ecológica documentada en estudios previos en el área de muestreo (Fuentes, 2006).

Para el estudio del mesozooplancton se realizó, primeramente, un análisis de la varianza (ANOVA) comparando los datos de abundancia obtenidos de las muestras de la red de 80 μm con los datos de abundancia obtenidos de las muestras de la red de 200 μm . Este análisis se desarrolló con el fin de estimar la eficiencia de captura de organismos mesozooplanctónicos con ambas redes utilizadas para el muestreo. A partir de esto último, para el análisis cuantitativo se decidió utilizar las muestras obtenidas con la red de 80 μm de diámetro de poro, por ser la de mayor eficiencia de captura (ver Sección III.3.4). Las muestras correspondientes a la red de 200 μm fueron utilizadas únicamente para el análisis cualitativo del mesozooplancton pero no se incluyeron en los análisis estadísticos.

Con el fin de observar la variación temporal (fechas de muestreo y períodos de congelamiento marino) y espacial (sitios y profundidades) de los datos biológicos (abundancia y biomasa del micro y mesozooplancton), se confeccionaron gráficos y tablas con valores absolutos y relativos de las variables mencionadas. En el Capítulo IV se completa este análisis mediante el estudio de la relación entre las variables biológicas descritas en este capítulo y las variables ambientales y fisicoquímicas detalladas en el capítulo anterior.

III.3 Resultados

III.3.1 Composición del microzooplancton en caleta Potter

El microzooplancton en caleta Potter, durante todo el período de muestreo y promediando ambos sitios, estuvo dominado por los tintínidos tanto en términos de abundancia (56 % de representación relativa) como de biomasa (48,22 %), seguidos en orden de representación decreciente por los dinoflagelados (30,71 % en abundancia y 38,23 % en biomasa), ciliados aloricados (12,01 % en abundancia y 6,87 % en biomasa) y en menor proporción por larvas nauplius de copépodos y rotíferos (Figuras III.3 a y b).

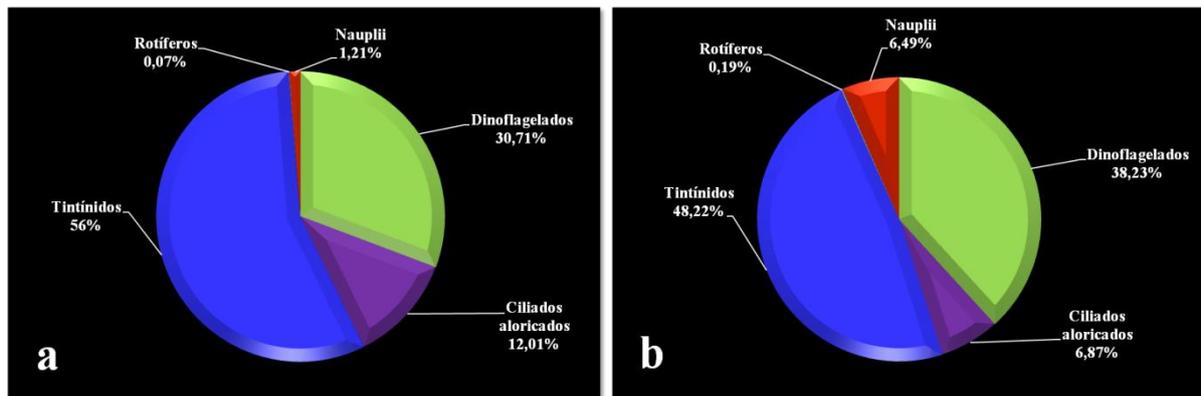


Figura III.3 Representación porcentual de los distintos grupos del microzooplancton en términos de abundancia (a) y de biomasa (b).

III.3.1.a Tintínidos

De los 11 taxa de tintínidos identificados en caleta Potter, el 95,19 % de la abundancia total del grupo estuvo concentrada en *Codonellopsis balechi* (que además reunió el 53,31 % de la abundancia total del microzooplancton). Esta especie alcanzó densidades máximas del orden de 10^4 ind. l^{-1} (12.933 ind. l^{-1}). La segunda especie más abundante dentro de los tintínidos fue *Cymatocylis affinis/convallaria* representando el 1,64 % de la abundancia del grupo. Cada uno de los restantes 9 taxa identificados obtuvieron menos del 1 % de representación, siendo más numerosos en orden decreciente los integrantes de los géneros *Cymatocylis*, *Lackmaniella* y *Tintinnopsis* (Figura III.4; Tabla III.3).

Los mayores aportes a la biomasa de este grupo estuvieron representados por *C. balechi*, *C. affinis/convallaria* y *Cymatocylis drigalskii* con 92,01 %, 2,79 % y 2,30 % respectivamente. *C. balechi* obtuvo el 44,36 % de representación de la biomasa total del microzooplancton con valores máximos de $77,2 \mu g C l^{-1}$ (Figura III.4; Tabla III.3).

III.3.1.b Dinoflagelados

Los dinoflagelados se agruparon en 15 taxa, de los cuales los más abundantes fueron *Protoperidinium aff. concavum* (43,15 % de la abundancia total de los dinoflagelados y 13,25 % de la abundancia total del microzooplancton), *Protoperidinium aff. antarcticum* (14,08 % de la abundancia total de los dinoflagelados y 4,32 % de la abundancia total del microzooplancton), *Preperidinium meunierii* (13,03 % y 4 %), *Gyrodinium lachryma* (8 % y 2,47 %) y *Gimnodinium sp. 1* (8 % y 2,47 %). De este grupo, *P. concavum* y *P. antarcticum* fueron las únicas especies que presentaron valores máximos del orden de 10^3 ind. l^{-1} (Figura III.4; Tabla III.3).

Además de ser las más abundantes, las especies nombradas en el párrafo anterior también fueron las de mayor representación en términos de carbono. Aunque, en este caso, *P. antarcticum* fue la especie con mayor representación (61 % de la biomasa total de los dinoflagelados y 23,32 % de la biomasa total del microzooplancton) y *P. concavum* representó el 23,31 % de la biomasa del grupo y

menos del 9% del microzooplancton. *P. antarcticum* fue la única especie de los dinoflagelados cuyo valor máximo de biomasa superó los 10 $\mu\text{g C l}^{-1}$.

III.3.1.c Ciliados aloricados

Se identificaron 15 taxa de ciliados aloricados en caleta Potter, de éstos, los representantes del género *Strombidium* acumularon más del 54 % de la abundancia total de ciliados aloricados y más del 6 % de la abundancia total del microzooplancton, siendo el único género de este grupo taxonómico que obtuvo un valor máximo de abundancia del orden de 10^3 ind. l^{-1} . De los restantes géneros de ciliados aloricados entre lo más abundantes, en orden decreciente, se encontraron *Leegaardiella*, *Holosticha* y *Lohmanniella* presentando el 21,5 %, 14,26 % y 5 % respectivamente (Figura III.4; Tabla III.3).

Aproximadamente el 70 % de la biomasa de ciliados aloricados estuvo concentrada en los géneros *Strombidium* y *Leegaardiella* cuyos valores máximos no superaron los 5 $\mu\text{g C l}^{-1}$ y representaron cada uno sólo el 2 % de la biomasa total del microzooplancton.

III.3.1.d Rotíferos

Se identificaron dos taxa de este grupo, uno perteneciente al género *Keratella* y otro del grupo de los bdelloideos. Los máximos valores de abundancia y biomasa registrados para este grupo fueron de 20 ind. l^{-1} y 0,8 $\mu\text{g C l}^{-1}$, representando el 0,07 % de la abundancia y 0,19 % de la biomasa del microzooplancton y sólo presentes en las muestras superficiales del Sitio 2 (Figura III.3; Tabla III.3).

III.3.1.e Larvas

Este grupo fue integrado por larvas nauplius de copépodos. Si bien los adultos pertenecen al mesozooplancton, algunos estadios larvales se consideran por su tamaño, dentro del microzooplancton. Los máximos valores de abundancia y biomasa de larvas nauplius fueron de 166,7 ind. l^{-1} y 6,4 $\mu\text{g C l}^{-1}$, representando el 1,21 % de la abundancia y 6,49 % de la biomasa del microzooplancton (Figura III.3; Figura III.4; Tabla III.3).

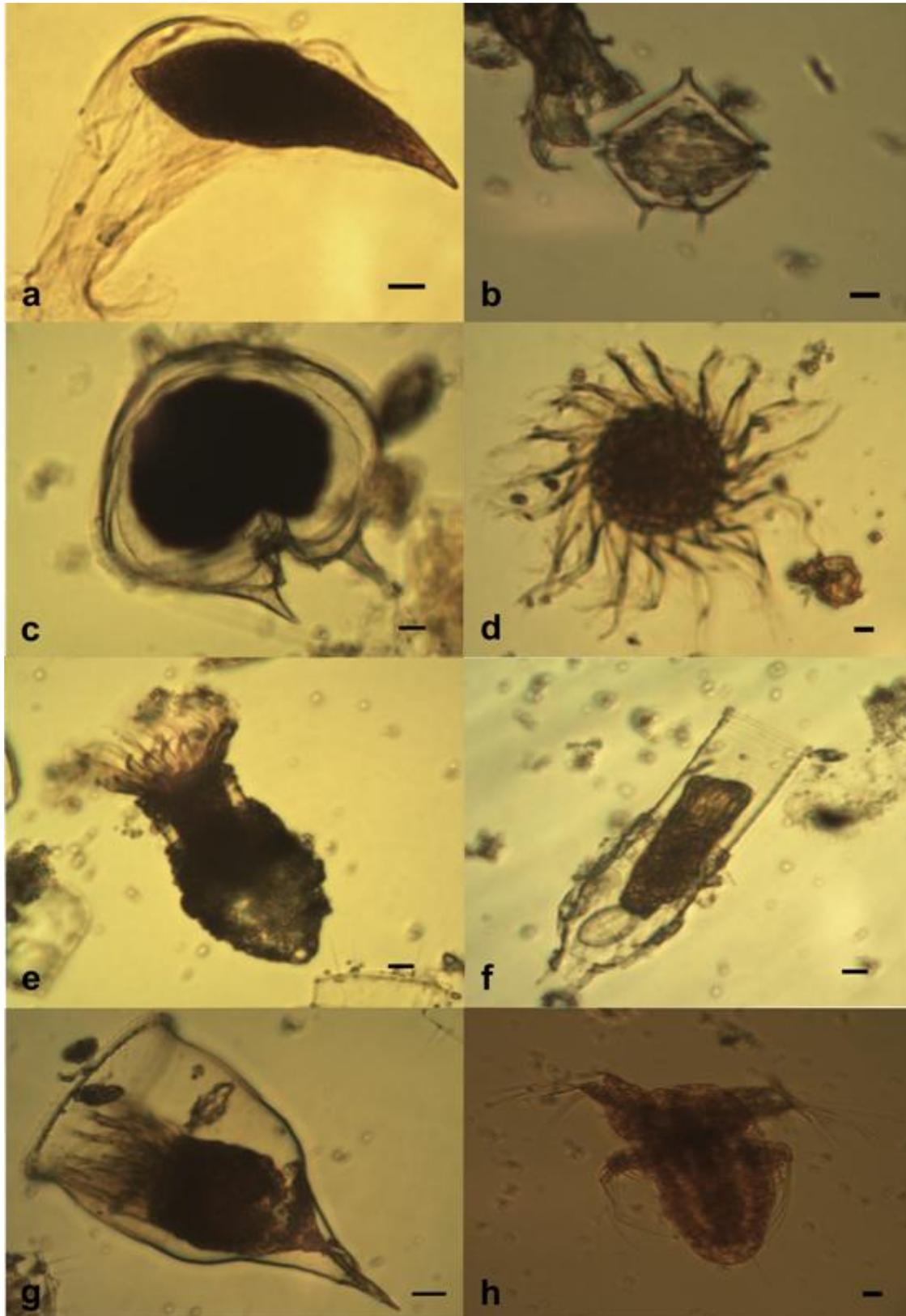


Figura III.4 Algunas de las especies con mayor representación porcentual de los distintos grupos del microzooplancton. (a) *Gyrodinium lachryma*, (b) *Protoperidinium aff. concavum*, (c) *Protoperidinium aff. antarcticum*, (d) *Leegaardiella sp.*, (e) *Codonellopsis balechi*, (f) *Laackmanniella naviculaefera*, (g) *Cymatocyclus affinis/convallaria*, (h) Nauplius de Copepoda. La barra indica 10 μm .

III.3.2 Variación espacial del microzooplancton

Si bien se observaron diferencias entre los sitios y entre las profundidades en términos absolutos de abundancia y biomasa total de microzooplancton (Tabla III.3) este patrón parece estar influenciado por la variación temporal (Tabla III.4). Por otro lado, la composición del microzooplancton en caleta Potter se diferenció espacialmente en términos tanto de abundancia como de biomasa. En el Sitio 1 la mayor representación del microzooplancton correspondió a los tintínidos (62,94 % de la abundancia y 60,10 % de la biomasa total del microzooplancton) y en el Sitio 2 a los dinoflagelados (44,02 % y 59,71 % de la abundancia y la biomasa respectivamente), en ambos sitios los restantes grupos en orden decreciente de representación fueron los ciliados aloricados, nauplii y rotíferos, este último solo presente en el Sitio 2 (Figura III.5).

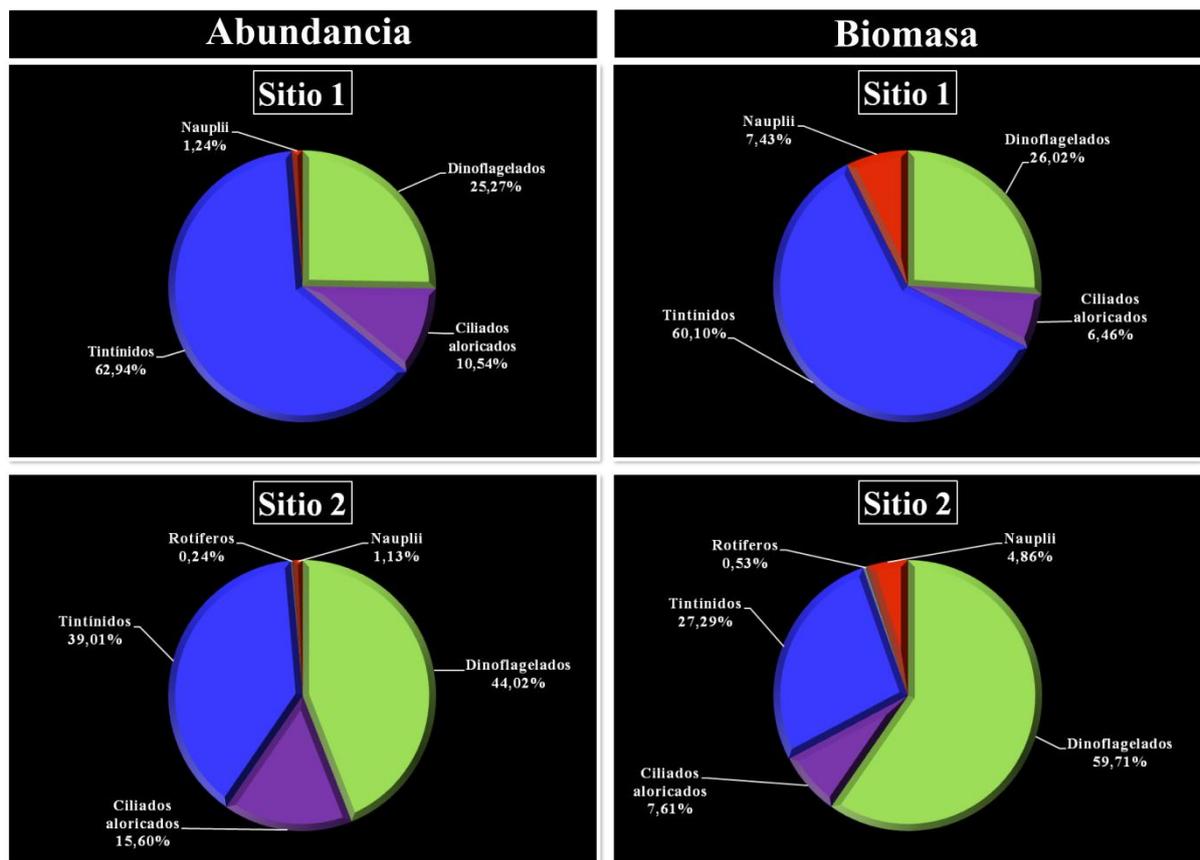


Figura III.5 Representación porcentual en términos de abundancia y de biomasa de los distintos grupos del microzooplancton para ambos sitios de estudio.

Teniendo en cuenta las profundidades estudiadas, en el Sitio 1 la abundancia y biomasa del microzooplancton fue mayor en el estrato Superficie (1509 ind. l^{-1} y $9,95 \mu\text{g C l}^{-1}$) en comparación con las muestras del estrato Fondo de la columna de agua ($996,94 \text{ ind. l}^{-1}$ y $6,19 \mu\text{g C l}^{-1}$) (Tabla III.3). Esta situación se refleja en las abundancias y biomásas absolutas de los principales grupos

taxonómicos identificados (Tabla III.3); no así en la importancia relativa, ya que, si bien los tintínidos fueron en ambos estratos dominantes, en las muestras de Fondo los dinoflagelados y las larvas nauplii fueron porcentualmente más importantes que en Superficie, como se muestra en las Figuras III.6 y III.7. En este sitio las especies con mayores valores promedio de abundancia fueron la mismas en ambos estratos y en el mismo orden decreciente: *C. balechi*, *P. concavum* y *Strombidium* sp. En cuanto a los valores de biomasa las tres especies anteriormente nombradas fueron las más importantes en las muestras de Fondo; sin embargo en el estrato Superficie *C. balechi*, *P. antarcticum* y *Leegaardiella* sp. obtuvieron los mayores valores promedio (Tabla III.3).

En el Sitio 2 tanto la abundancia como la biomasa del microzooplancton registraron los mayores valores promedio en el estrato Fondo de la columna de agua (836,67 ind. l⁻¹ y 9,14 µg C l⁻¹) en comparación con las muestras de Superficie (533,85 ind. l⁻¹ y 3,28 µg C l⁻¹) (Tabla III.3). Este mismo patrón fue seguido por dinoflagelados y tintínidos, en cambio los ciliados aloricados, rotíferos y larvas nauplii presentaron mayores valores de abundancia y biomasa en las muestras superficiales (Figuras III.6 y III.7). En este sitio en Superficie *C. balechi*, *P. concavum* y *Strombidium* sp. fueron las especies con mayores valores promedio de abundancia, sumándose a las mismas las larvas nauplii en cuanto a los valores de biomasa. En las muestras de Fondo *C. balechi*, *P. antarcticum* y *P. concavum* presentaron los mayores valores promedio en abundancia y biomasa (Tabla III.3).

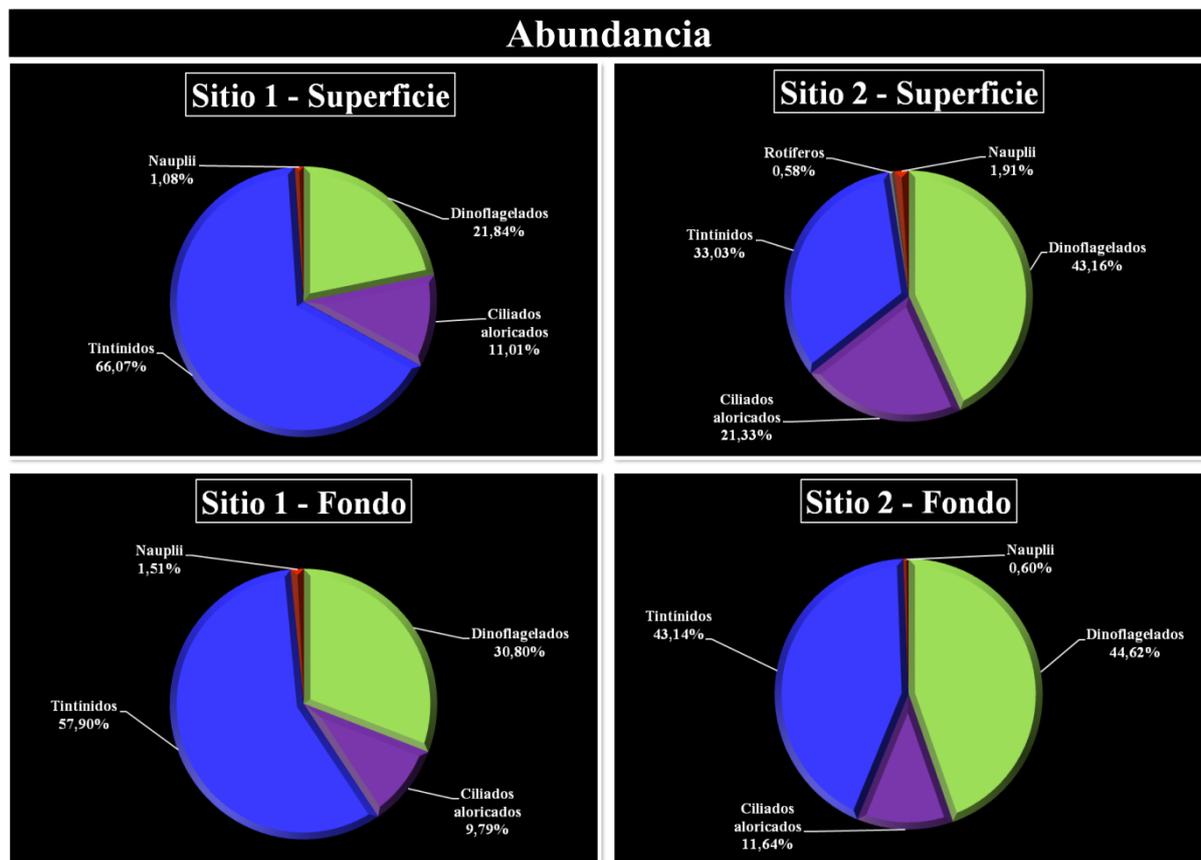


Figura III.6 Representación porcentual de los valores de abundancia de los distintos grupos del microzooplancton para ambos sitios y profundidades estudiadas.

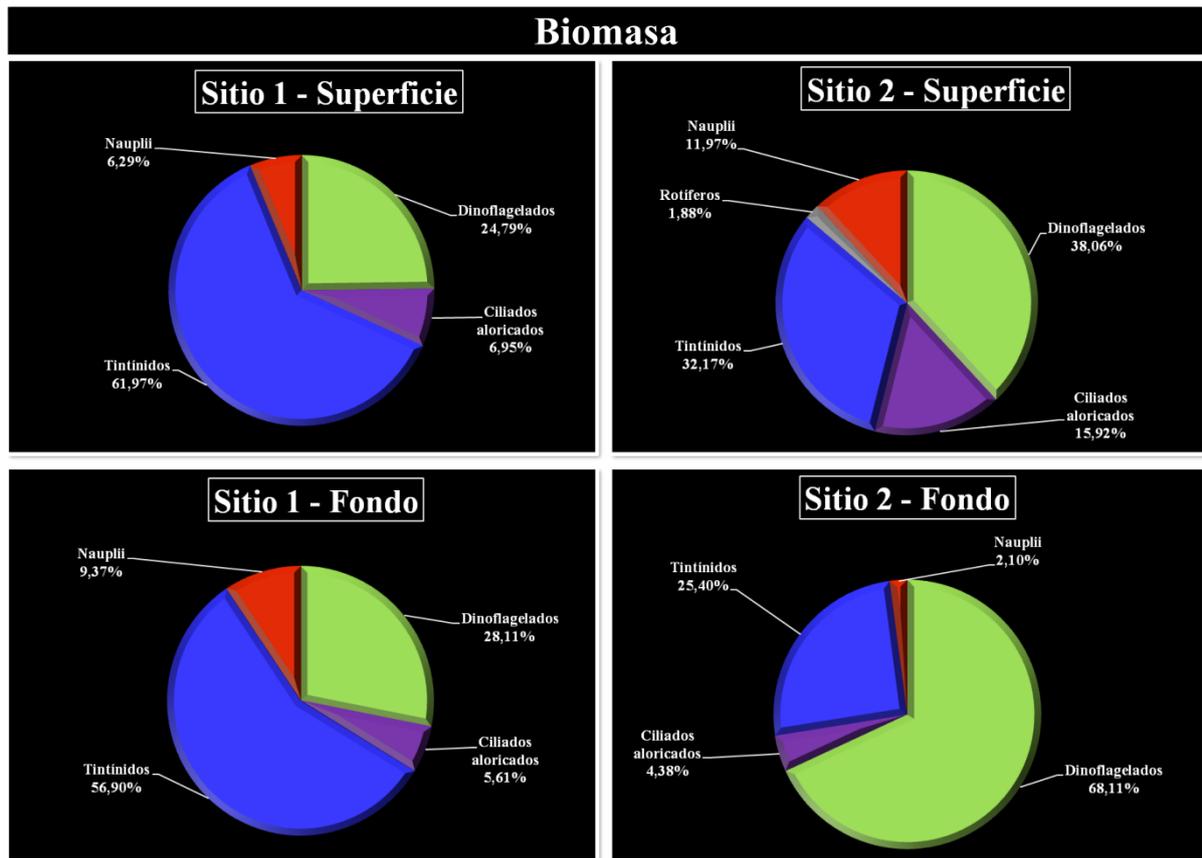


Figura III.7 Representación porcentual de los valores de biomasa de los distintos grupos del microzooplancton para ambos sitios y profundidades estudiadas.

Tabla III.3 Lista de especies del microzooplancton detallando los valores absolutos (Prom.) y relativos (%) de abundancia y biomasa para ambos sitios y profundidades estudiadas en caleta Potter.

Taxa	Sitio 1								Sitio 2							
	Superficie				Fondo				Superficie				Fondo			
	Abundancia (ind. l ⁻¹)		Biomasa (µg C l ⁻¹)		Abundancia (ind. l ⁻¹)		Biomasa (µg C l ⁻¹)		Abundancia (ind. l ⁻¹)		Biomasa (µg C l ⁻¹)		Abundancia (ind. l ⁻¹)		Biomasa (µg C l ⁻¹)	
	Prom.	%	Prom.	%	Prom.	%	Prom.	%	Prom.	%	Prom.	%	Prom.	%	Prom.	%
<i>Dinophysis tuberculata</i> Mangin, 1926	1,18	0,08	0,01	0,05	1,25	0,13	0,01	0,08	1,54	0,29	0,01	0,19	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Gyrodinium lachryma</i> (Meunier) Kofoid y Swezy, 1921	21,96	1,46	0,08	0,79	17,50	1,76	0,06	1,01	27,69	5,19	0,10	3,03	35,93	4,29	0,13	1,41
<i>Gyrodinium rhabdomante</i> Balech, 1973	8,24	0,55	0,17	1,72	0,00	0,00	0,00	0,00	1,54	0,29	0,03	0,98	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Gyrodinium glaciale</i> Hada, 1970	0,00	0,00	0,00	0,00	1,25	0,13	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Gyrodinium</i> sp.	18,94	1,26	0,01	0,13	1,25	0,13	0,00	0,01	7,12	1,33	0,00	0,14	20,37	2,43	0,01	0,15
<i>Gymnodinium</i> sp. 1	38,34	2,54	0,05	0,47	16,94	1,70	0,02	0,33	23,85	4,47	0,03	0,89	17,96	2,15	0,02	0,24
<i>Gymnodinium</i> sp. 2	15,50	1,03	0,01	0,05	13,75	1,38	0,00	0,08	3,08	0,58	0,00	0,03	5,00	0,60	0,00	0,02
<i>Gymnodinium</i> sp. 3	1,18	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,33	0,40	0,00	0,01
<i>Katodinium</i> spp.	12,94	0,86	0,02	0,20	1,25	0,13	0,00	0,03	4,62	0,86	0,01	0,22	6,85	0,82	0,01	0,12
<i>Preperidinium meunierii</i> (Pavillard, 1907) Elbrächter, 1993	30,39	2,01	0,14	1,42	52,57	5,27	0,25	3,96	22,50	4,21	0,10	3,20	57,78	6,91	0,27	2,94
<i>Protoperidinium</i> aff. <i>affine</i> (Balech) Balech, 1974	12,94	0,86	0,08	0,78	0,00	0,00	0,00	0,00	6,15	1,15	0,04	1,13	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Protoperidinium</i> aff. <i>antarcticum</i> (Schimper ex Karsten) Balech, 1974	32,55	2,16	1,26	12,66	12,50	1,25	0,48	7,82	9,23	1,73	0,36	10,91	138,33	16,53	5,35	58,54
<i>Protoperidinium</i> aff. <i>concovum</i> (Mangin) Balech, 1974	133,44	8,84	0,64	6,47	187,5	18,81	0,90	14,62	112,31	21,04	0,54	16,55	86,11	10,29	0,42	4,54
<i>Protoperidinium</i> aff. <i>obtusum</i> (Karsten) Parke y Dodge, 1976	0,00	0,00	0,00	0,00	1,25	0,13	0,01	0,15	1,54	0,29	0,01	0,35	1,67	0,20	0,01	0,14

<i>Torodinium</i> spp.	1,96	0,13	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	9,23	1,73	0,01	0,45	0,00	0,00	0,00	0,00
Total Dinoflagelados	329,5	21,84	2,47	24,8	307,0	30,80	1,74	28,11	230,4	43,16	1,25	38,06	373,3	44,62	6,23	68,11
<i>Cyrtostrombidium</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,54	0,29	0,00	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Holosticha</i> spp.	27,25	1,81	0,12	1,19	25,00	2,51	0,11	1,75	1,54	0,29	0,01	0,20	10,00	1,20	0,04	0,47
<i>Laboea strobila</i> Lohmann, 1908	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,54	0,29	0,02	0,54	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Lagotia</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,67	0,20	0,05	0,54
<i>Leegaardiella</i> aff. <i>elbraechteri</i> Petz, 1995	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,67	0,20	0,00	0,05
<i>Leegaardiella</i> sp.	41,87	2,77	0,25	2,48	12,50	1,25	0,07	1,19	25,96	4,86	0,15	4,67	21,85	2,61	0,13	1,41
<i>Lohmanniella</i> spp.	13,24	0,88	0,08	0,81	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	1,44	0,05	1,42	2,59	0,31	0,02	0,17
<i>Mesodinium</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,62	0,86	0,05	1,39	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pelagostrobilidium neptuni</i> (Montagnes y Taylor, 1994) Petz, Song y Wilbert, 1995	2,35	0,16	0,04	0,38	0,00	0,00	0,00	0,00	1,54	0,29	0,02	0,76	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Strombidium</i> aff. <i>capitatum</i> (Leegaard, 1915) Kahl, 1932	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,08	0,58	0,04	1,15	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Strombidium</i> aff. <i>conicum</i> (Lohmann, 1908) Wulff, 1919	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,54	0,29	0,01	0,16	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Strombidium</i> aff. <i>elongatum</i> (Leegaard, 1915) Kahl, 1932	3,53	0,23	0,01	0,05	1,25	0,13	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	5,00	0,60	0,01	0,08
<i>Strombidium</i> aff. <i>epidemum</i> Lynn, Montagnes y Small, 1988	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	9,23	1,73	0,03	0,82	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Strombidium</i> sp.	70,80	4,69	0,20	1,98	58,89	5,91	0,16	2,64	55,58	10,41	0,15	4,71	54,63	6,53	0,15	1,66
<i>Tontonia</i> sp.	7,06	0,47	0,01	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Total Ciliados aloricados	166,1	11,01	0,69	6,95	97,6	9,79	0,35	5,61	113,9	21,33	0,52	15,92	97,4	11,64	0,40	4,38
<i>Codonellopsis balechi</i> Hada, 1970	955,49	63,32	5,71	57,35	557,22	55,89	3,33	53,79	161,0	30,15	0,96	29,35	331,7	39,64	1,98	21,66
<i>Codonellopsis glacialis</i> (Laackmann) Kofoid y Campbell, 1929	3,92	0,26	0,01	0,14	3,75	0,38	0,01	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,80	0,02	0,26
<i>Cymatocylis calyciformis</i> (Laackmann) Laackmann, 1910	8,24	0,55	0,10	0,97	0,00	0,00	0,00	0,00	1,54	0,29	0,02	0,55	0,00	0,00	0,00	0,00

<i>Cymatocylis affinis/convallaria</i> Laackmann, 1910	15,69	1,04	0,17	1,66	3,75	0,38	0,04	0,64	3,08	0,58	0,03	0,99	14,26	1,70	0,15	1,64
<i>Cymatocylis drigalskii</i> (Laackmann) Laackmann, 1910	9,80	0,65	0,15	1,50	3,75	0,38	0,06	0,92	1,54	0,29	0,02	0,71	5,00	0,60	0,08	0,83
<i>Laackmanniella naviculaefera</i> (Laackmann) Kofoid y Campbell, 1929	3,92	0,26	0,04	0,36	6,25	0,63	0,06	0,91	1,54	0,29	0,01	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Tintinnopsis buetschlii</i> Daday, 1887	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,67	0,20	0,06	0,69
<i>Tintinnopsis glans</i> Meunier, 1919	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,15	1,15	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Tintinnopsis parva</i> Merkle, 1909	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,54	0,29	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Tintinnopsis radix</i> (Imhof, 1886) Brandt, 1907	0,00	0,00	0,00	0,00	1,25	0,13	0,02	0,35	0,00	0,00	0,00	0,00	1,67	0,20	0,03	0,32
<i>Tintinnopsis</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	1,25	0,13	0,01	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Total Tintínidos	997,1	66,07	6,17	61,97	577,2	57,90	3,52	56,90	176,4	33,03	1,05	32,17	360,9	43,14	2,32	25,40
<i>Keratella</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,54	0,29	0,00	0,11	0,00	0,00	0,00	0,00
Bdelloidea	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,54	0,29	0,06	1,78	0,00	0,00	0,00	0,00
Total Rotíferos	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,08	0,58	0,06	1,88	0,00	0,00	0,00	0,00
Nauplius de copépodo	16,27	1,08	0,63	6,29	15,07	1,51	0,58	9,37	10,19	1,91	0,39	11,97	5,00	0,60	0,19	2,10
Total Larvas Nauplius	16,27	1,08	0,63	6,29	15,07	1,51	0,58	9,37	10,19	1,91	0,39	11,97	5,00	0,60	0,19	2,10
MICROZOOPLANCTON	1509	100	9,95	100	997	100	6,19	100	534	100	3,28	100	837	100	9,14	100

III.3.3 Variación temporal del microzooplancton

La abundancia y biomasa de los grupos microzooplanctónicos de caleta Potter mostraron claras diferencias entre las distintas fechas y períodos de muestreo. La abundancia promedio del microzooplancton durante el período previo al congelamiento fue notoriamente mayor que en el período en que la caleta permaneció congelada (Tabla III.4). Los mayores valores tanto de abundancia como de biomasa del microzooplancton se registraron en abril (06/04/2011) y fueron de mayor magnitud en el Sitio 1 en Superficie ($18733 \text{ ind. l}^{-1}$ y $125,9 \mu\text{g C l}^{-1}$) (Figuras III.8 y III.9).

Los tintínidos obtuvieron los mayores valores de abundancia y biomasa el 6/4/2011 y los menores valores en el muestreo del 22/12/2010. En cuanto a los períodos muestreados, se observaron diferencias en la abundancia y biomasa promedio de los tintínidos con valores mayores durante el precongelmiento y menores en el período posterior al congelamiento marino (Tabla III.4). Los mayores valores de abundancia y biomasa para este grupo fueron registrados, como ya se dijo, el 6/4/2011 con $13500 \text{ ind. l}^{-1}$ y $83,4 \mu\text{g C l}^{-1}$ en las muestras superficiales del Sitio 1 (Figuras III.10, III.11, III.12 y III.13).

Los representantes del grupo de los dinoflagelados registraron los mayores valores de abundancia y biomasa en el muestreo del 6/4/2011 (2900 ind. l^{-1} y $67 \mu\text{g C l}^{-1}$) y los menores el 5/10/2011 (Figuras III.10, III.11, III.12 y III.13). En tanto que la abundancia promedio de este grupo fue mayor durante el período de precongelmiento y menor cuando la caleta se encontró congelada (Tabla III.4).

Los ciliados aloricados, al igual que los grupos anteriormente nombrados, presentaron un pico de abundancia y biomasa el 6/4/2011 que, junto con los valores registrados el 20/2/2011 fueron los mayores registrados. En el Sitio 1 durante el 6/4/2011 se hallaron las más altas abundancias y biomasa de estos ciliados con 2166 ind. l^{-1} y $8,8 \mu\text{g C l}^{-1}$ (Figuras III.10, III.11, III.12 y III.13). Este grupo también presentó los mayores valores promedio durante el precongelmiento (Tabla III.4).

Los rotíferos presentaron mayores valores de biomasa en el muestreo del 18/3/2011 y sólo fueron encontrados en las muestras superficiales del Sitio 2 con valores menores que el resto de los grupos analizados (Figuras III.10, III.11, III.12 y III.13). Por otro lado, la distribución temporal de las nauplii marcó una mejor representación de este grupo en los muestreos del 6/4/2011, 14/9/2011 y 18/3/2011, en la primera de estas fechas y en las muestras de Superficie del Sitio 1 se registraron los máximos valores para este grupo, con 166 ind. l^{-1} y $6,4 \mu\text{g C l}^{-1}$ (Figuras III.10, III.11, III.12 y III.13).

Codonellopsis balechi fue la especie dominante del microzooplancton en caleta Potter, siendo la de mayor representación en ambos sitios y profundidades muestreadas tanto en el período previo como durante el congelamiento de la caleta y siendo sólo superada durante el post-congelamiento por el dinoflagelado *G. lachryma* y especies del género *Strombidium*.

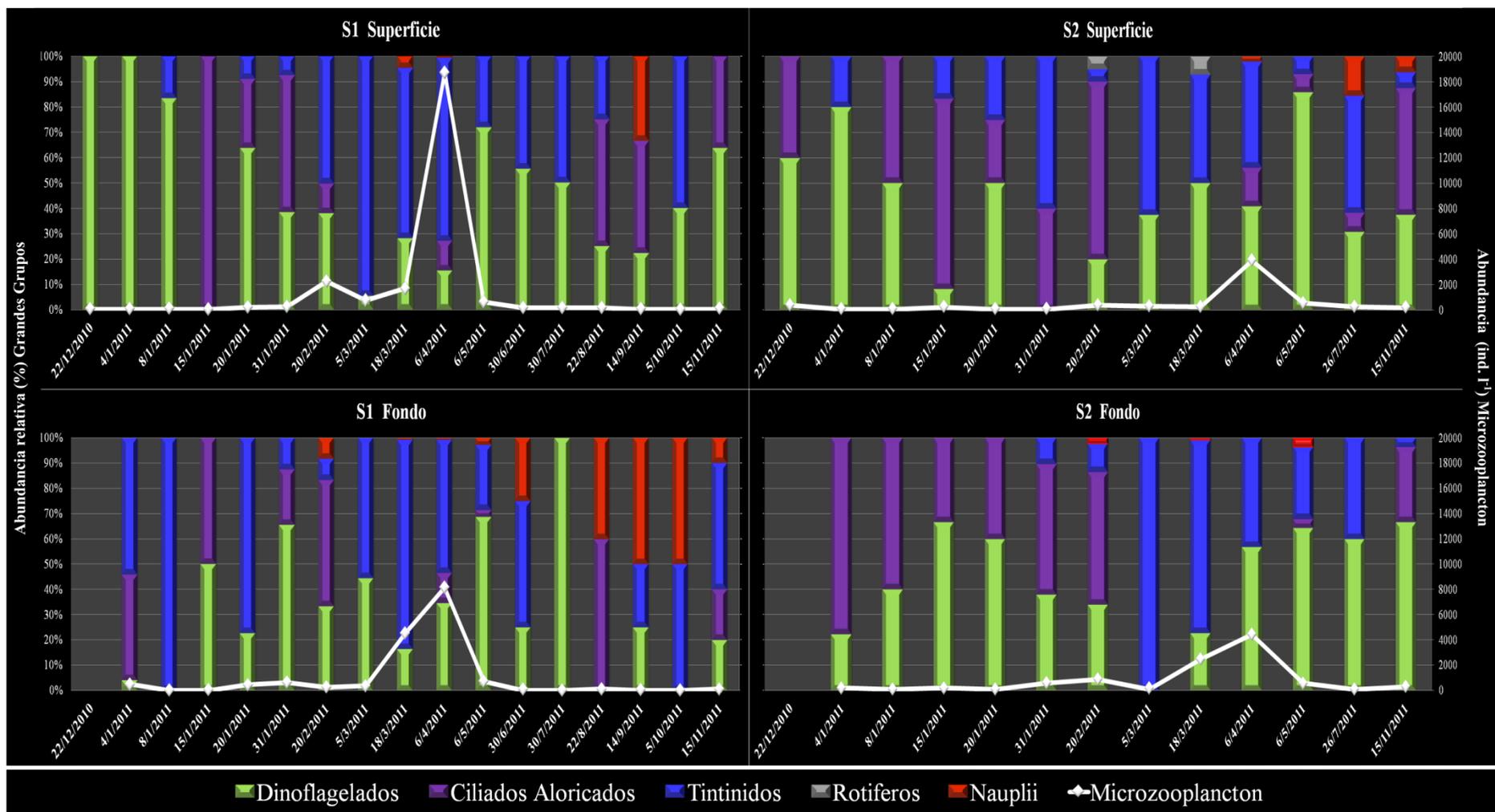


Figura III.8 Abundancia porcentual de los distintos grupos taxonómicos del microzooplankton y abundancia absoluta del microzooplankton total para ambos sitios y profundidades durante las fechas estudiadas.

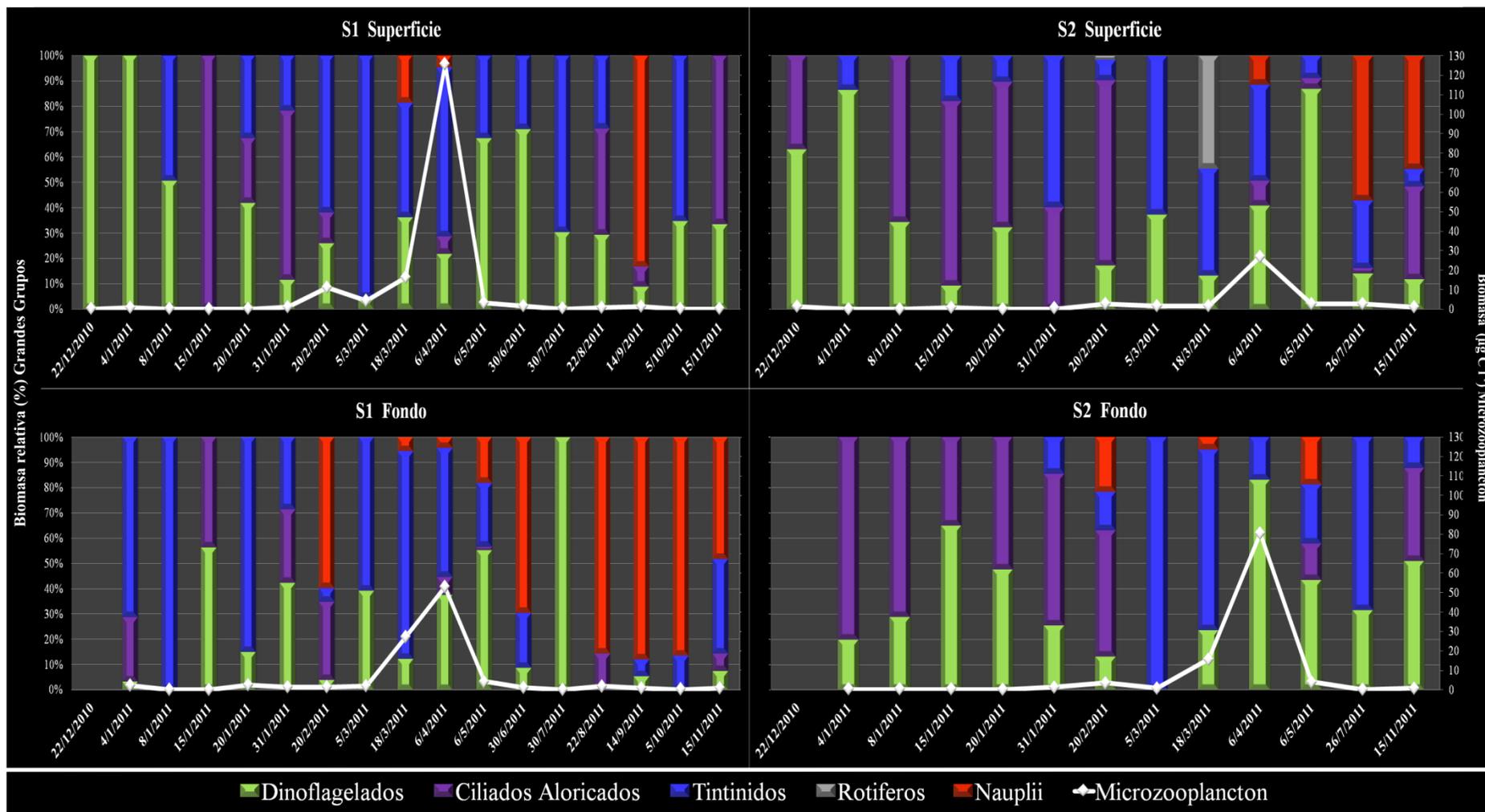


Figura III.9 Biomasa porcentual de los distintos grupos taxonómicos del microzooplancton y biomasa absoluta del microzooplancton total para ambos sitios y profundidades durante las fechas estudiadas.

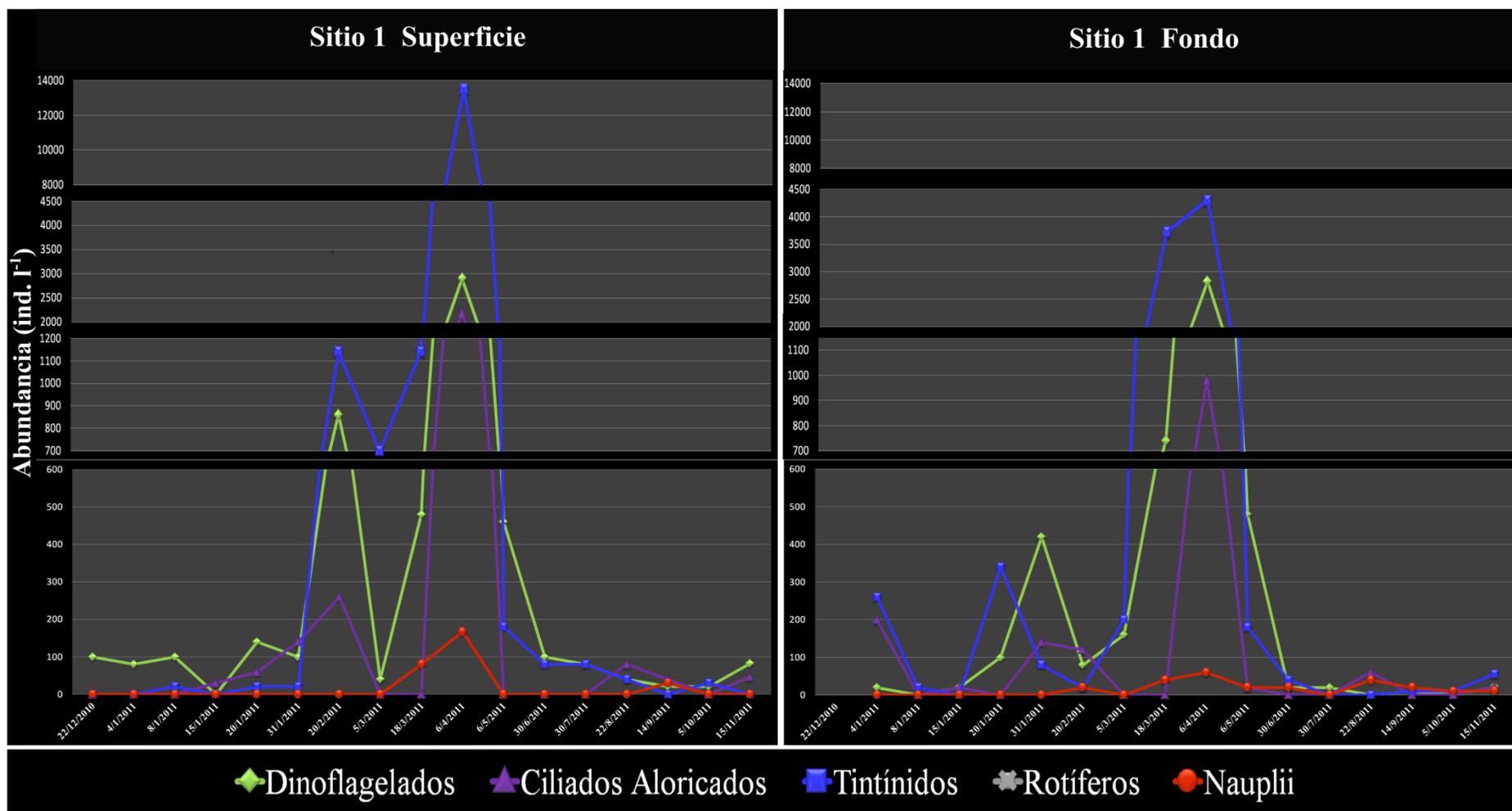


Figura III.10 Abundancia de los distintos grupos taxonómicos del microzooplancton en ambas profundidades del Sitio 1 en cada fecha de muestreo.

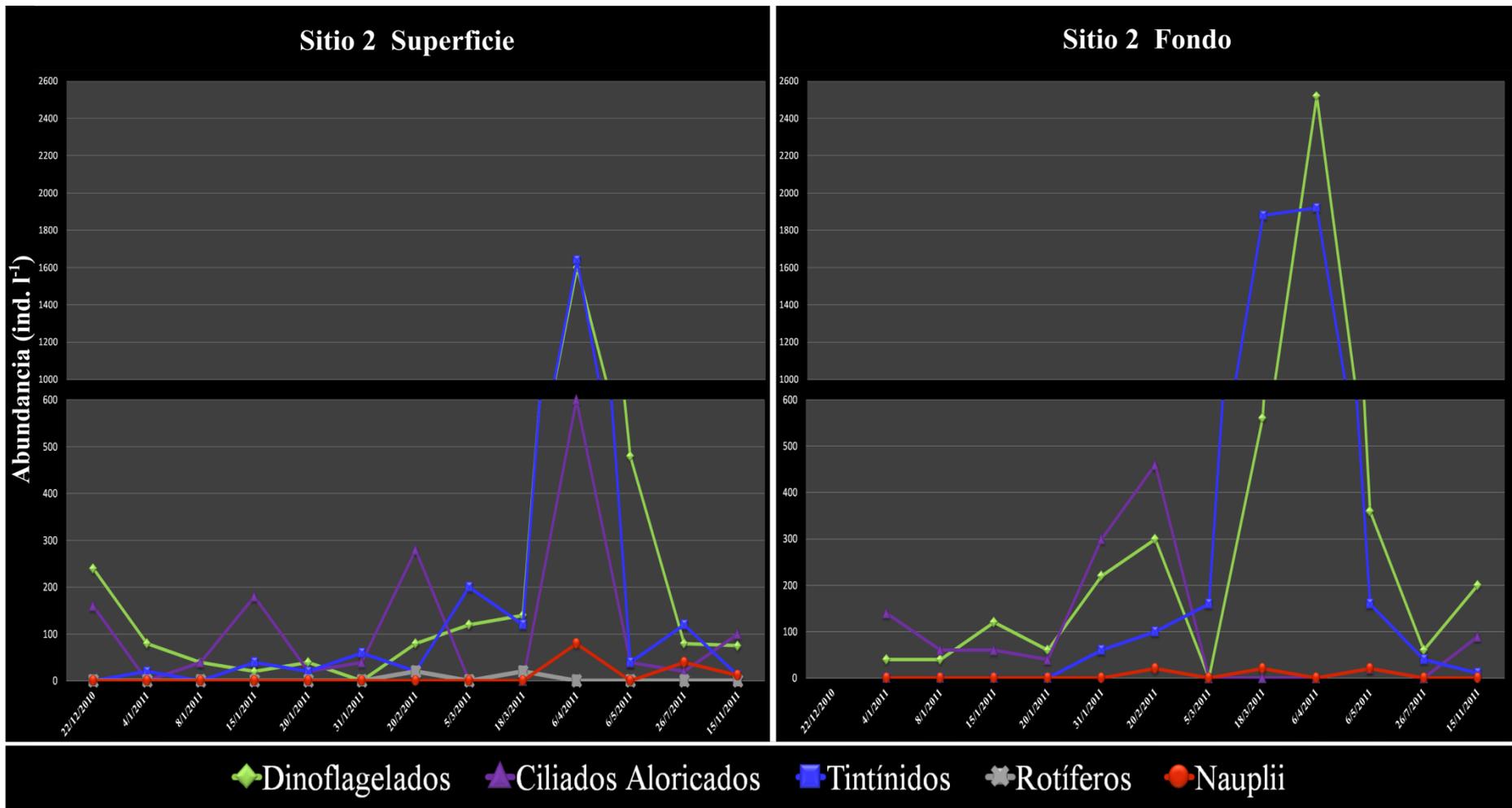


Figura III.11 Abundancia de los distintos grupos taxonómicos del microzooplancton en ambas profundidades del Sitio 2 en cada fecha de muestreo.

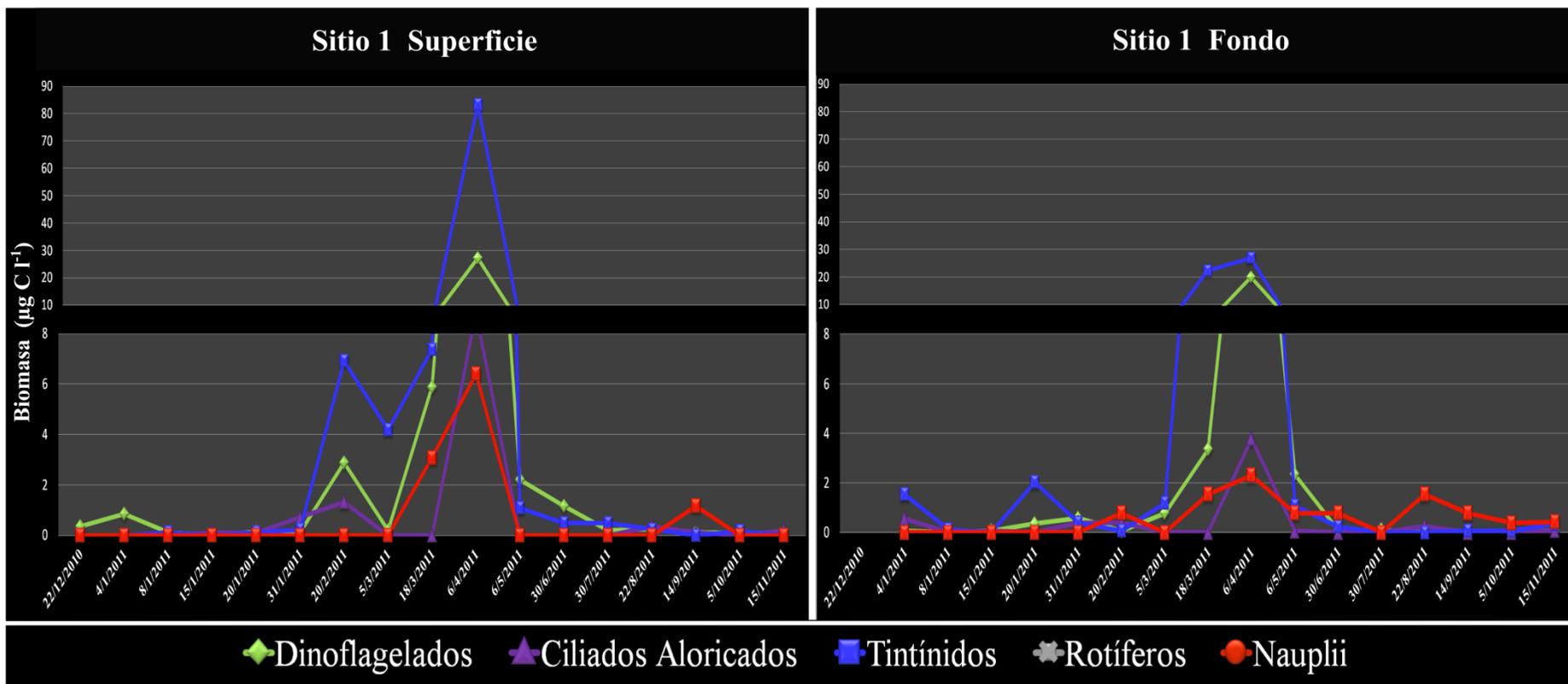


Figura III.12 Biomasa de los distintos grupos taxonómicos del microzooplancton en ambas profundidades del Sitio 1 en cada fecha de muestreo.

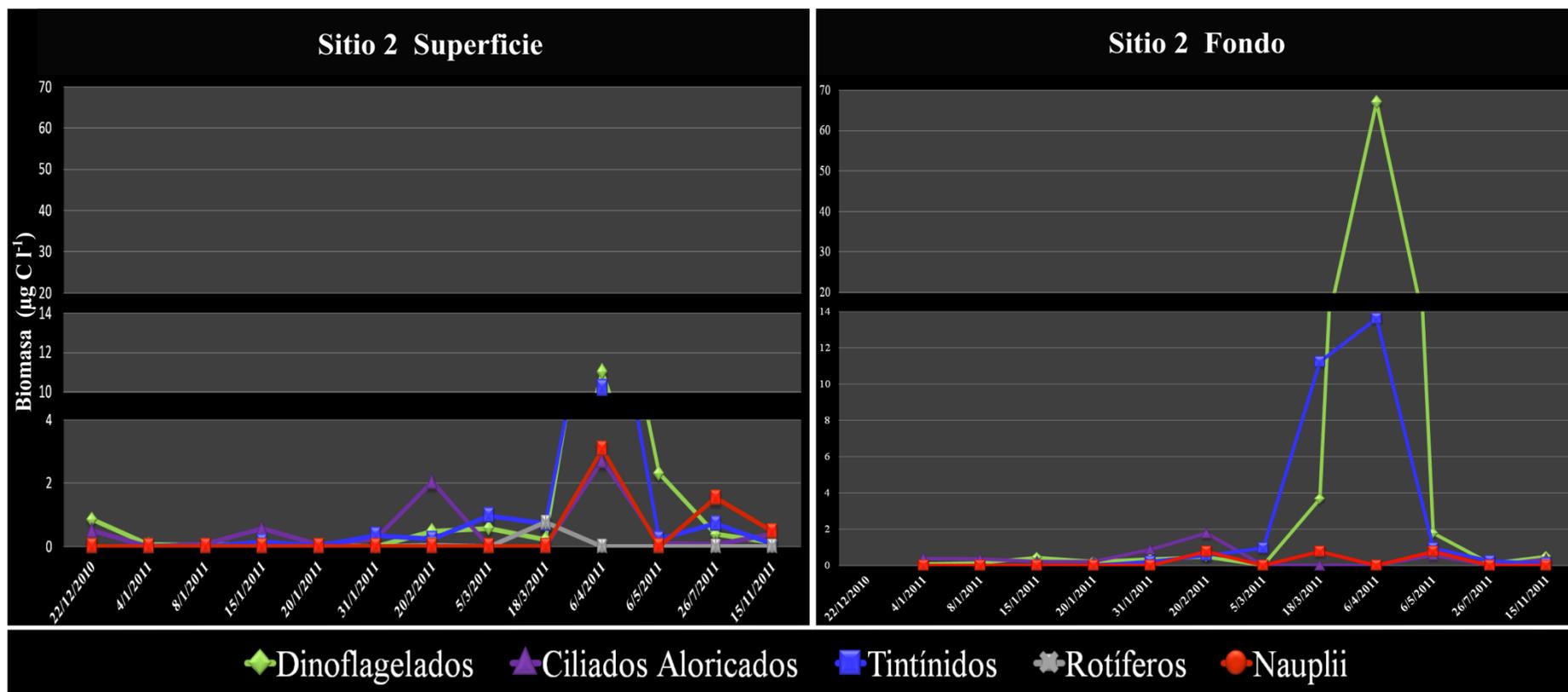


Figura III.13 Biomasa de los distintos grupos taxonómicos del microzooplancton en ambas profundidades del Sitio 2 en cada fecha de muestreo.

Tabla III.4 Valores promedio de abundancia y biomasa del microzooplancton, comparando los valores registrados en sitios y profundidades para cada período de muestreo.

	PRECONGELAMIENTO				CONGELAMIENTO				POSTCONGELAMIENTO				
	S1		S2		S1		S2		S1		S2		
	Superficie	Fondo	Superficie	Fondo	Superficie	Fondo	Superficie	Fondo	Superficie	Fondo	Superficie	Fondo	
Abundancia ind. l⁻¹	Dinoflagelados	516.0	484.0	260.0	422.0	52.0	10.0	80.0	200.0	91.2	22.2	157.5	200.0
	Ciliados aloricados	265.7	148.0	120.0	108.0	24.0	12.0	20.0	88.9	23.5	22.2	130.0	88.9
	Tintínidos	1672.0	912.0	216.0	428.0	46.0	12.0	120.0	11.1	0.0	55.6	6.3	11.1
	Rotíferos	0.0	0.0	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Nauplius	24.7	14.0	8.0	6.0	6.0	18.0	40.0	0.0	0.0	11.1	6.3	0.0
	Microzooplancton	2478	1558	608	964	128	52	260	300	115	111	300	300
Biomasa µg C l⁻¹	Dinoflagelados	4.0	2.8	1.5	7.4	0.4	0.0	0.4	0.5	0.2	0.1	0.5	0.5
	Ciliados aloricados	1.1	0.5	0.6	0.4	0.1	0.1	0.1	0.4	0.1	0.1	0.5	0.4
	Tintínidos	10.3	5.6	1.3	2.8	0.3	0.1	0.7	0.1	0.0	0.3	0.0	0.1
	Rotíferos	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Nauplius	0.9	0.5	0.3	0.2	0.2	0.7	1.5	0.0	0.0	0.4	0.2	0.0
	Microzooplancton	16.4	9.4	3.7	10.8	1.0	0.9	2.7	1.0	0.3	0.9	1.2	1.0

III.3.4 Composición del mesozooplancton en caleta Potter

Los datos de abundancia y biomasa del mesozooplancton fueron obtenidos a partir de las muestras recolectadas con la red de 80 μm de diámetro de poro, debido a que ésta demostró una mayor eficiencia en la captura de organismos mesozooplancónicos, evidenciando un número de organismos de pequeña talla (larvas nauplii y estadios copepoditos de copépodos y larvas de eufáusidos) significativamente mayor ($p < 0,05$) que la red de 200 μm . Vale aclarar que, debido a que la mayor proporción del mesozooplancton estuvo representada por copépodos, eufáusidos y meroplancton, los restantes taxa (ctenóforos, anfípodos, quetognatos, sifonóforos, ostrácodos, salpas, poliquetos, hidromedusas y apendicularias) fueron agrupados en los gráficos como “Otros grupos” para simplificar la exposición de los resultados.

El mesozooplancton de caleta Potter fue dominado ampliamente por los copépodos, con una representación porcentual mayor de 90 % (Figuras III.14.a). En cuanto a la biomasa del mesozooplancton, el grupo dominante fue el de los eufáusidos (58,14 %), seguido en orden decreciente por los copépodos (35,51 %), otros grupos (6,14 %) y en menor proporción por organismos meroplanctónicos (Figuras III.14.b).

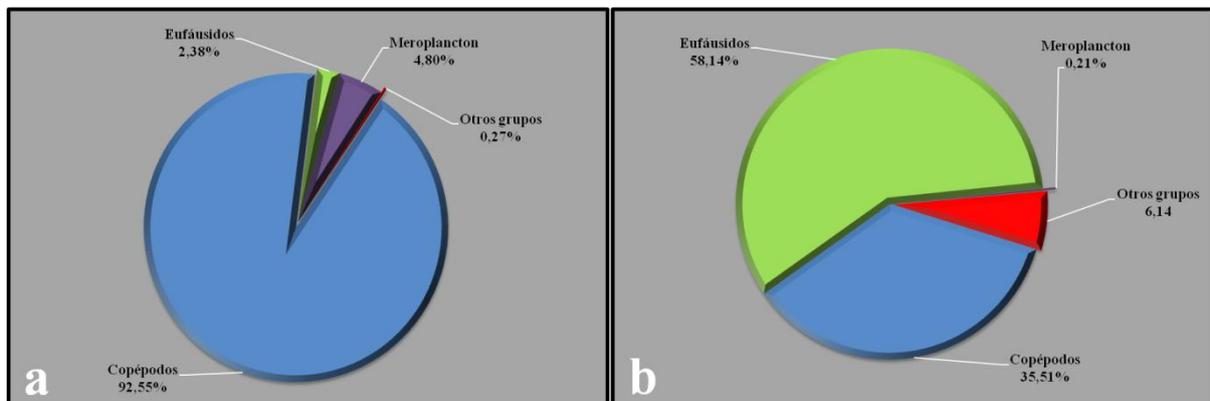


Figura III.14 Representación porcentual de los distintos grupos del mesozooplancton en abundancia (a), y biomasa (b).

III.3.4.a Copépodos

La abundancia de este grupo estuvo distribuida en los tres órdenes identificados: Cyclopoida (63,27 % de la abundancia de copépodos y 58,56 % de la abundancia total del mesozooplancton), Calanoida (29,29 % de la abundancia de copépodos y 27,11 % de la abundancia total del mesozooplancton) y Harpacticoida (7,44 % y 6,89 % respectivamente). La especie que dominó la abundancia de Copepoda y del mesozooplancton fue el ciclopoideo *Oithona similis* (Figura III.15a) que concentró el 62,35 % de los copépodos y el 57,7 % del mesozooplancton total, con valores máximos del orden de 10^3 ind. m^{-3} (se describirá la distribución poblacional de esta especie en la sección III.3.7). Entre los calanoideos las especies más abundantes fueron *Ctenocalanus citer*, *Calanus propinquus* y *Calanoides acutus* quienes sumaron, de manera conjunta, el 18 % de la abundancia de los copépodos

y el 16 % del mesozooplancton y sus máximas abundancias no superaron el orden de 10^2 ind. m^{-3} . De los harpacticodeos los integrantes de la familia Ectinosomatidae fueron los más abundantes, presentando valores máximos de 10^2 ind. m^{-3} (Tabla III.5).

Con respecto a la biomasa, los integrantes del orden Calanoidea fueron dominantes dentro de los copépodos, representando el 96,08 % de la misma y el 34,12 % de la biomasa total del mesozooplancton. Dentro de este grupo, las especies más representativas fueron *Calanus propinquus*, *Rhincalanus gigas* (Figura III.15b) y *Metridia gerlachei* que registraron valores máximos de biomasa de 186,41 y 26 $\mu g C l^{-1}$ respectivamente (Tabla III.5).

III.3.4.b Eufáusidos

De las cuatro especies de eufáusidos identificadas en caleta Potter, el krill *Euphausia superba* (Figura III.15c) fue la mejor representada, sumando el 55 % de la abundancia y el 87,12 % de la biomasa del grupo y siendo la especie con la mayor biomasa absoluta promedio (853 $\mu g C l^{-1}$) y relativa (51 %) del mesozooplancton (se describirá la distribución poblacional de esta especie en la sección III.3.8). Otra especie de gran importancia relativa en la abundancia total del grupo fue *Euphausia frígida* (43 %) con mayor representación de los estadios Furcilia V y VI y abundancias máximas de 70 ind. m^{-3} . Las otras dos especies identificadas: *Euphausia crystallorophias* y *Thysanoessa macrura* sumaron, en forma conjunta, menos del 1 % de abundancia y biomasa del grupo (Tabla III.5).

III.3.4.c Meroplancton

A diferencia del holoplancton, los organismos meroplanctónicos son parte de la comunidad planctónica solamente en una etapa de su ciclo de vida. Los taxa cuyas larvas planctónicas tuvieron mayor importancia relativa en términos de abundancia y biomasa total del meroplancton fueron, en orden decreciente, Gastropoda (larvas veliger con un 68,58 % en abundancia y 68,29 % en biomasa), Annelida (larvas nectochaeta, trocófora y metatrocófora con un 29,50 % en abundancia y 12 % en biomasa), Echinodermata (larvas bipinnaria y echinopluteus con un 1,46 % en abundancia y 14,91 % en biomasa) y Ascidiacea (1,30 % en abundancia y 14,79 % en biomasa) (Tabla III.5). De este grupo, los estadios larvales veliger de gasterópodos registraron los máximos valores de abundancia (238 ind. m^{-3}) y biomasa (0,74 $\mu g C l^{-1}$).

III.3.4.d Otros grupos del mesozooplancton

Dentro de este grupo los taxa con mayor representación porcentual en abundancia fueron, en orden decreciente, anfípodos, ostrácodos, pterópodos y quetognatos con valores de 44,58 %, 36,16 %, 9,33 % y 5,82 % respectivamente. Sifonóforos, ctenóforos, hidromedusas y salpas sumaron, agrupados, sólo un 4 % de abundancia relativa dentro del grupo.

De los grupos nombrados en el párrafo anterior, los pterópodos, anfípodos y salpas fueron los de mayor representación porcentual en términos de biomasa, registrando un 50 %, 29 % y 8 %

respectivamente. De éstos, el pterópodo, representante de los Gymnosomata, *Clione limacina* fue la especie con el mayor valor máximo de biomasa de este grupo ($44,14 \mu\text{g C l}^{-1}$) (Figura III.15; Tabla III.5).

Por otro lado, cabe aclarar que también se identificaron en las muestras cualitativas individuos de los taxa Polychaeta y Appendicularia (*Fritillaria borealis* más específicamente). Sin embargo, estos organismos no fueron incluidos en el análisis por no hallarse en las muestras cuantitativas.

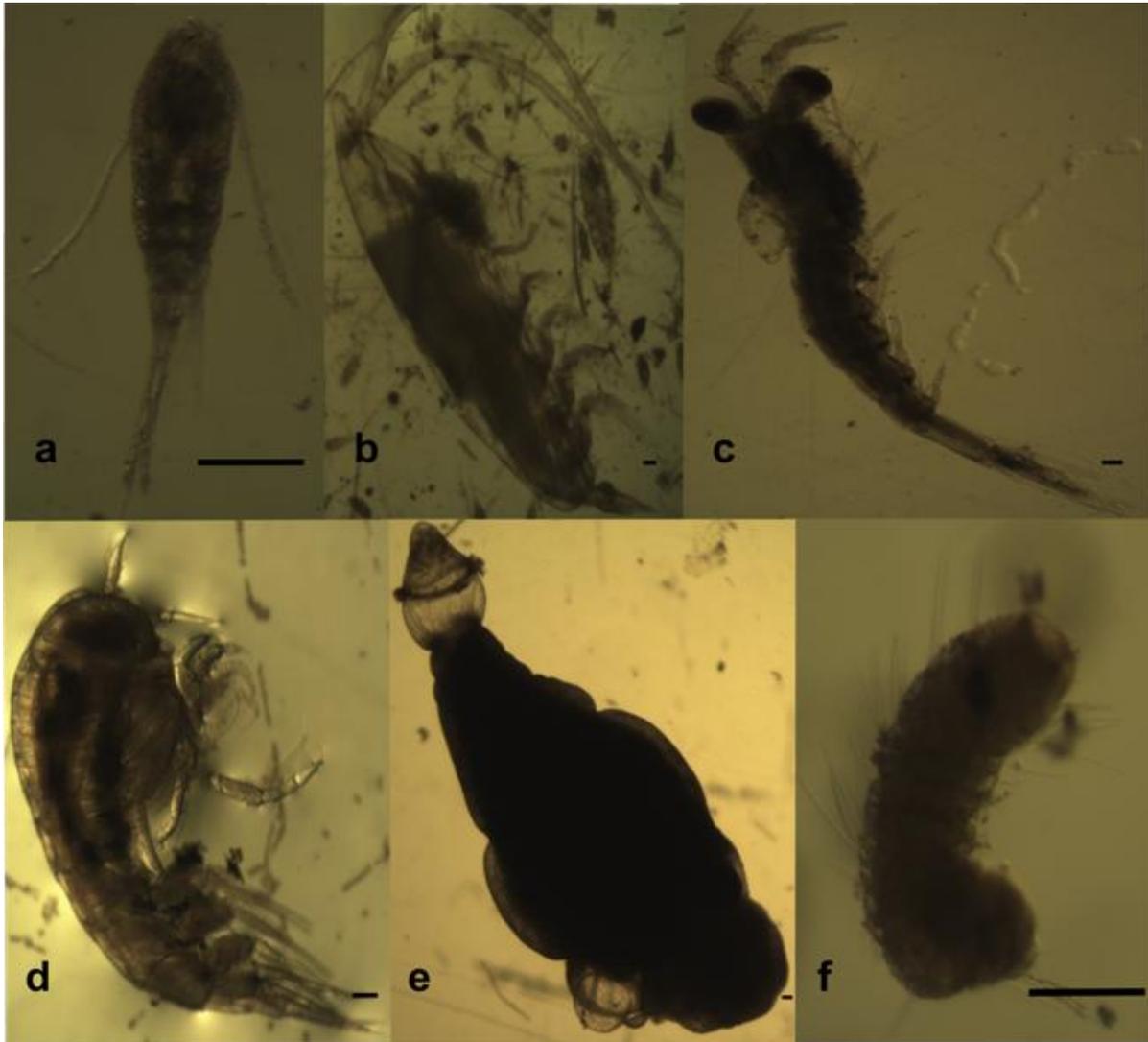


Figura III.5 Algunas de las especies con mayor representación porcentual de los distintos grupos del mesozooplancton. (a) *Oithona similis*, (b) *Rhincalanus gigas*, (c) Furcilia de *Euphausia superba*, (d) anfípodo, (e) *Clione limacina*, (f) larva de anélido. La barra indica 200 μm .

III.3.5 Variación espacial del mesozooplancton

En el Sitio 1 de caleta Potter se registraron los mayores valores promedios de abundancia y biomasa del mesozooplancton total en comparación con el Sitio 2 (Tabla III.6). La misma situación se reflejó en la composición del mesozooplancton, que se diferenció espacialmente tanto en abundancia como

en biomasa (Figura III.16). La abundancia en el Sitio 1 estuvo ampliamente dominada por los copépodos (94,39 %) con valores superiores a los hallados en el Sitio 2, donde este grupo también dominó en abundancia (72,38 %) pero donde aumentó la abundancia relativa del meroplancton y Otros grupos (22,86 % y 2,45 % respectivamente). La biomasa del mesozooplancton en el Sitio 1 fue dominada por eufáusidos (60,43 %) y copépodos (36,03 %) como segundo grupo con mayor representación. Ambos grupos presentaron mayores valores de biomasa en la zona interna de la caleta que en el Sitio 2. En este último sitio, la composición del mesozooplancton en términos de biomasa varió considerablemente en relación al Sitio 1, siendo dominantes los integrantes de Otros grupos (53,52 %) y relegando a los copépodos y eufáusidos a valores más bajos (26,48 % y 18,48 %) (Figura III.16).

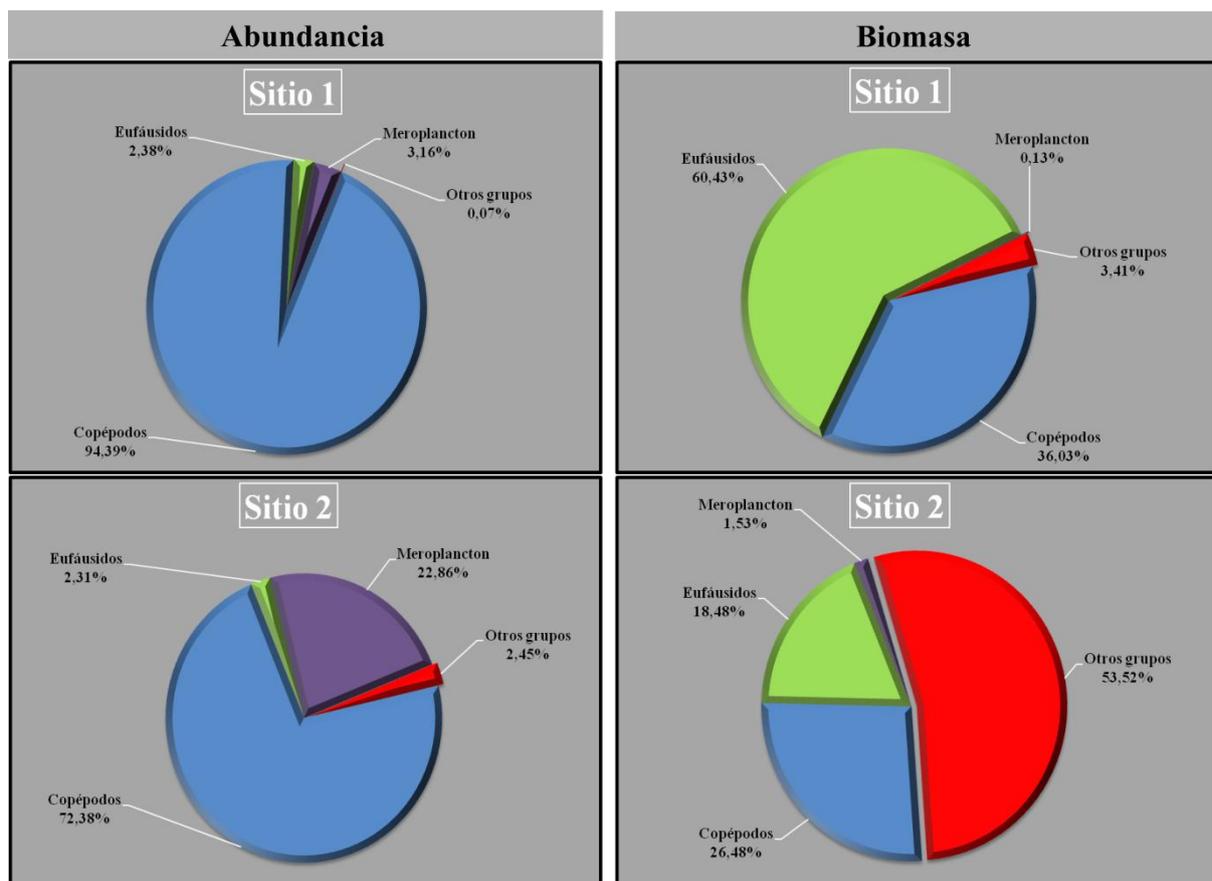


Figura III.16 Representación porcentual en abundancia y biomasa de los distintos grupos del mesozooplancton para ambos sitios de estudio.

La variación espacial de la abundancia promedio del mesozooplancton, en relación a ambas profundidades estudiadas, presentó valores más altos en el Sitio 1 cuando se compararon las muestras de fondo entre ambos sitios (Tabla III.6). Los copépodos fueron el grupo dominante en abundancia en ambos sitios y estratos (Tabla III.5; Figura III.17) y con valores superiores en el Sitio 1, tanto en Superficie como en Fondo (Tablas III.5 y III.6). Como ya se dijo, el ciclopoideo *O. similis* fue la especie dominante de este grupo, registrando las mayores abundancias (promedio = 504 ind. m⁻³ y

máxima = 5719 ind. m⁻³) en Superficie del Sitio 1. La representación porcentual de los restantes grupos siguió un patrón similar en tres de los cuatro casos presentados en la Figura III.17, con mayores valores de meroplancton, seguido por eufáusidos. Ambos grupos presentaron una mayor abundancia relativa en Superficie en el Sitio 2, pero los mayores valores de abundancia absoluta se observaron en muestras superficiales del Sitio 1 (Tabla III.5). Esta situación se explica en parte por las máximas abundancias de larvas veliger de gasterópodos (238 ind. m⁻³) y larvas furcilia de *E. superba* (239 ind. m⁻³).

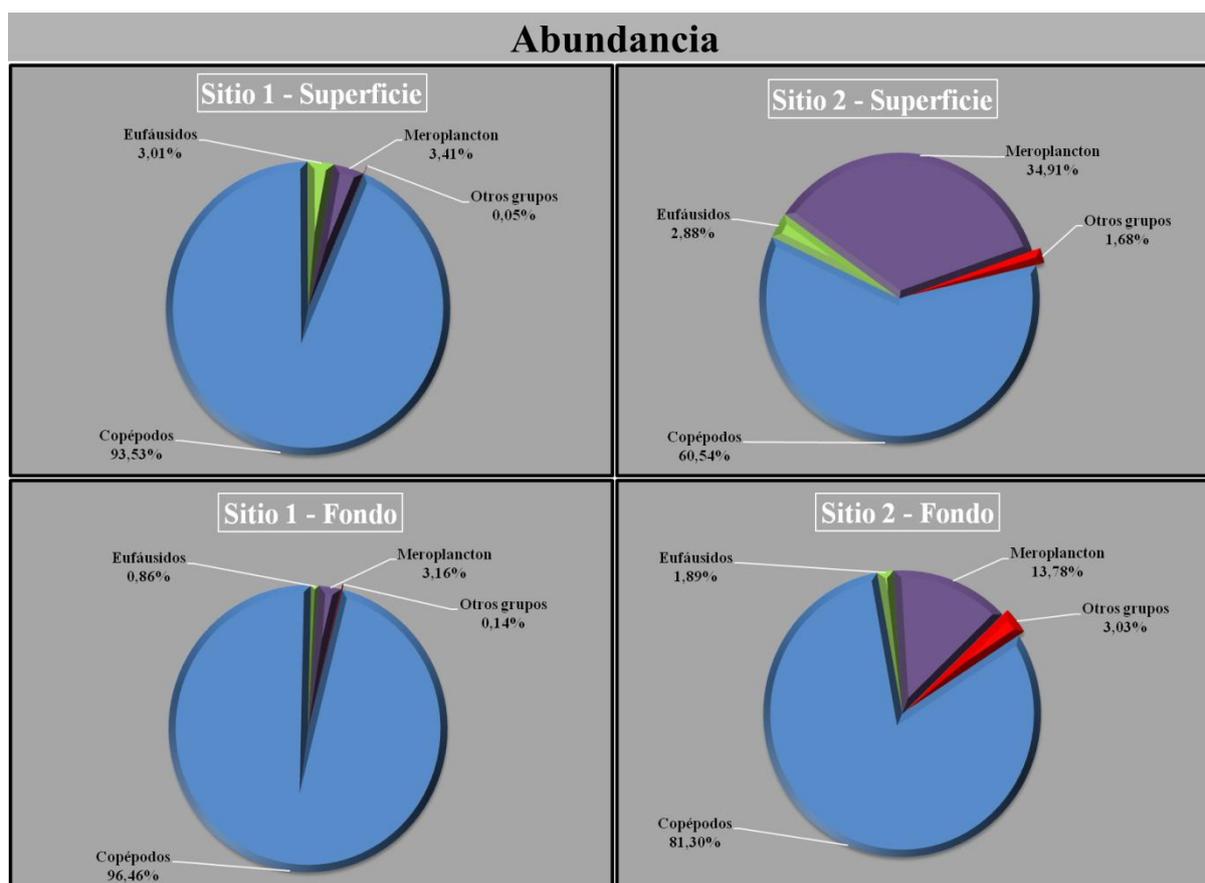


Figura III.17 Representación porcentual de los valores de biomasa de los distintos grupos del mesozooplancton para ambos sitios y profundidades estudiadas.

La variación espacial de la biomasa del mesozooplancton, sólo presentó diferencias notorias en los valores de biomasa de copépodos, que fueron superiores en el Sitio 1 en relación con el Sitio 2, cuando se compararon tanto las muestras de Superficie como las del estrato Fondo (Tablas III.5 y III.6). En el Sitio 1, se observó una notable variación del grupo dominante en términos de biomasa, siendo en Superficie, los copépodos (21,7 $\mu\text{g C l}^{-1}$ promedio y 75,29 %) y en el estrato del Fondo de la columna, los eufáusidos (49,5 $\mu\text{g C l}^{-1}$ promedio y 78,60 %) (Tabla III.5; Figura III.18). Ésto, en parte, se debe a los máximos valores de *C. propinquus* (185,86 $\mu\text{g C l}^{-1}$) y *E. superba* (736 $\mu\text{g C l}^{-1}$)

registrados en Superficie y Fondo, respectivamente. En el Sitio 2 en ambos estratos de la columna de agua, dominó la biomasa porcentual de los taxa agrupados en Otros grupos (Figura III.18), debiéndose la misma a los valores máximos de anfípodos ($12,33 \mu\text{g C l}^{-1}$) y *Salpa thompsoni* ($2,53 \mu\text{g C l}^{-1}$) registrados en superficie en este sitio y de ctenóforos ($10,48 \mu\text{g C l}^{-1}$), anfípodos ($8,11 \mu\text{g C l}^{-1}$) y el pterópodo *Clione limacina* ($5,62 \mu\text{g C l}^{-1}$) en las muestras de Fondo. En este sector externo de la caleta Potter, los copépodos y eufáusidos aumentaron su biomasa promedio y porcentual hacia el fondo de la columna de agua (Tabla III.5; Figura III.18).

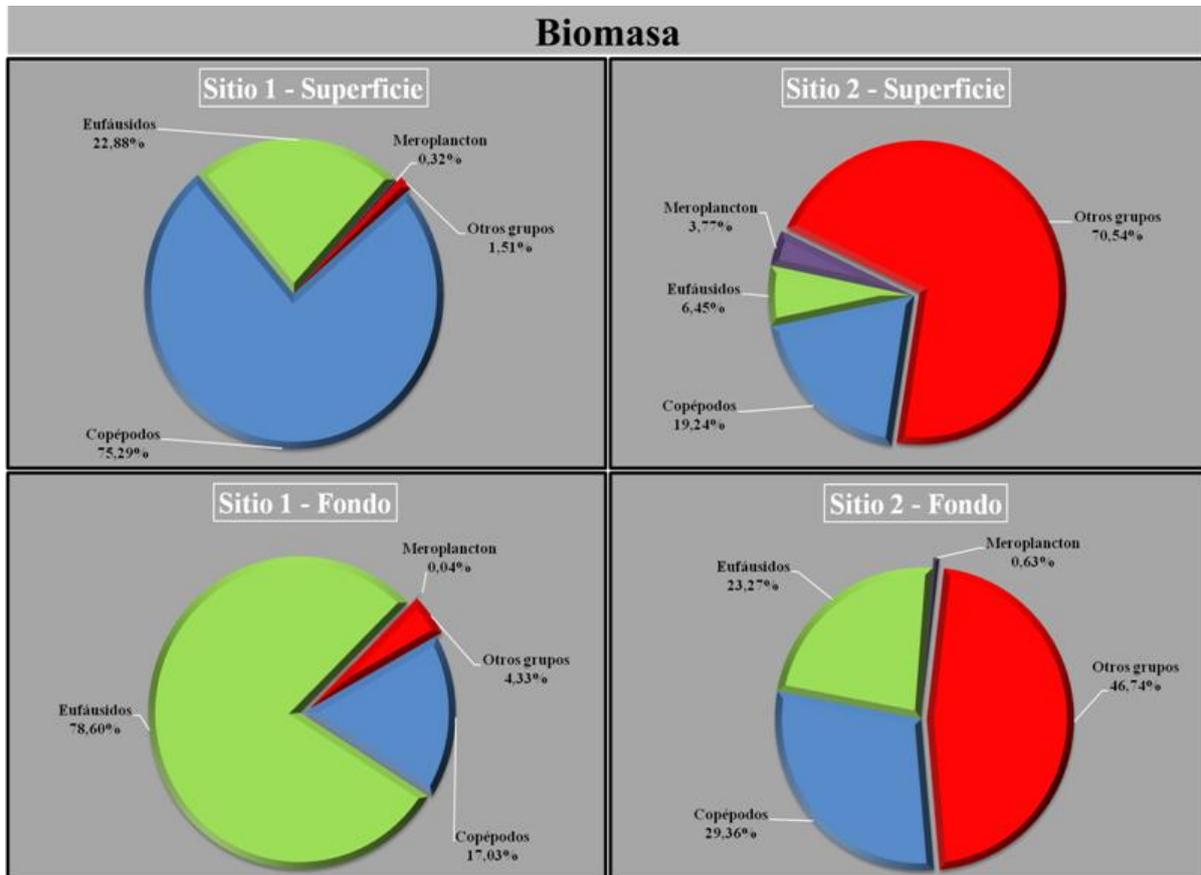


Figura III.18 Representación porcentual de los valores de biomasa de los distintos grupos del mesozooplankton para ambos sitios y profundidades estudiadas.

Tabla III.5 Lista de especies del mesozooplancton detallando los valores absolutos (promedios) y relativos (%) en términos de abundancia y de biomasa para ambos sitios y profundidades estudiadas en caleta Potter.

Taxa	Sitio 1								Sitio 2							
	Superficie				Fondo				Superficie				Fondo			
	Abundancia (ind. m ⁻³)		Biomasa (µg C l ⁻¹)		Abundancia (ind. m ⁻³)		Biomasa (µg C l ⁻¹)		Abundancia (ind. m ⁻³)		Biomasa (µg C l ⁻¹)		Abundancia (ind. m ⁻³)		Biomasa (µg C l ⁻¹)	
	Prom.	%	Prom.	%												
<i>Oithona similis</i> Claus, 1866	504,24	59,54	0,504	1,75	214,02	57,75	0,214	0,34	28,20	46,90	0,028	1,51	34,93	40,67	0,035	0,69
<i>Oithona frigida</i> Giesbrecht, 1902	1,00	0,12	0,001	0,00	1,17	0,32	0,001	0,00	0,17	0,29	0,000	0,01	2,12	2,47	0,002	0,04
<i>Oncaea curvata</i> Giesbrecht, 1902	4,94	0,58	0,002	0,01	1,97	0,53	0,001	0,00	0,65	1,07	0,000	0,01	0,05	0,05	0,000	0,00
Cyclopoida	510,18	60,24	0,507	1,76	217,17	58,59	0,216	0,34	29,02	48,26	0,029	1,54	37,10	43,19	0,037	0,74
<i>Calanoides acutus</i> Giesbrecht, 1902	17,12	2,02	4,050	14,05	6,15	1,66	1,454	2,31	0,72	1,20	0,171	9,15	3,41	3,97	0,806	15,99
<i>Calanus propinquus</i> Brady, 1883	52,53	6,20	13,659	47,39	26,69	7,20	6,940	11,01	0,44	0,74	0,115	6,17	1,49	1,74	0,388	7,70
<i>Ctenocalanus citer</i> Heron & Bowman, 1971	95,62	11,29	0,602	2,09	11,45	3,09	0,072	0,11	0,89	1,47	0,006	0,30	5,50	6,40	0,035	0,69
<i>Clausocalanus laticeps</i> Farran, 1929	0,00	0,00	0,000	0,00	0,03	0,01	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00
<i>Metridia gerlachei</i> Giesbrecht, 1902	0,80	0,09	0,096	0,33	11,64	3,14	1,397	2,22	0,01	0,02	0,001	0,07	0,22	0,26	0,027	0,53
<i>Metridia lucens</i> Boeck, 1865	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00
<i>Microcalanus pygmaeus</i> Sars, 1900	0,06	0,01	0,000	0,00	0,13	0,03	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00
<i>Rhincalanus gigas</i> Brady, 1883	3,97	0,47	2,298	7,97	0,86	0,23	0,499	0,79	0,02	0,04	0,013	0,70	0,03	0,04	0,019	0,38
<i>Stephos longipes</i> Giesbrecht, 1902	39,04	4,61	0,000	0,00	3,76	1,01	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00
Calanoida	223,60	26,40	20,841	72,32	122,25	32,98	10,411	16,51	5,63	9,37	0,320	17,14	14,51	16,90	1,333	26,46
Ectinosomatidae Sars, 1903	32,65	3,86	0,196	0,68	17,00	4,59	0,102	0,16	0,89	1,47	0,005	0,29	9,65	11,24	0,058	1,15
Harpacticidae Dana, 1846	7,81	0,92	0,047	0,16	0,50	0,13	0,003	0,00	0,55	0,91	0,003	0,18	4,35	5,07	0,026	0,52
Peltidiidae Claus, 1860	3,22	0,38	0,019	0,07	0,29	0,08	0,002	0,00	0,23	0,38	0,001	0,07	4,10	4,78	0,025	0,49
Porcellidiidae Boeck, 1865	0,00	0,00	0,000	0,00	0,09	0,02	0,001	0,00	0,01	0,02	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00
Tisbidae Stebbing, 1910	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00
Harpacticoida	58,31	6,89	0,350	1,21	18,09	4,88	0,109	0,17	1,75	2,91	0,011	0,56	18,22	21,21	0,109	2,17
Copepoda	792,10	93,53	21,698	75,29	357,50	96,46	10,735	17,03	36,40	60,54	0,359	19,24	69,83	81,30	1,480	29,36

<i>Euphausia superba</i> Dana, 1850	13,72	1,62	0,680	2,36	0,88	0,24	48,484	76,90	0,13	0,22	0,078	4,19	0,05	0,06	1,115	22,13
<i>Euphausia frigida</i> Hansen, 1911	11,37	1,34	5,913	20,52	2,03	0,55	0,991	1,57	0,14	0,22	0,000	0,00	0,12	0,14	0,052	1,02
<i>Euphausia crystallorophias</i> Holt & Tattersall, 1906	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,002	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00
<i>Thysanoessa macrura</i> Sars, 1883	0,01	0,00	0,000	0,00	0,02	0,01	0,076	0,12	0,18	0,30	0,037	1,99	0,00	0,00	0,000	0,00
Euphausiacea	25,51	3,01	6,595	22,88	3,19	0,86	49,554	78,60	1,73	2,88	0,120	6,45	1,62	1,89	1,173	23,27
Leptomedusae	0,00	0,00		0,00	0,00	0,00		0,00	0,02	0,03		0,00	0,00	0,00		0,00
Hydromedusae	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,02	0,03	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00
<i>Beroe</i> sp.	0,00	0,00		0,00	0,00	0,00		0,00	0,00	0,00		0,00	0,02	0,03		0,00
Ctenophora	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,02	0,03	0,806	16,00
<i>Diphyies antarctica</i> Moser, 1925	0,00	0,00		0,00	0,00	0,00		0,00	0,04	0,07		0,00	0,00	0,00		0,00
Siphonophora	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,04	0,07	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00
Amphipoda	0,31	0,04	0,407	1,41	0,04	0,01	0,053	0,08	0,72	1,20	0,931	49,95	0,51	0,60	0,662	13,14
<i>Sagitta</i> sp.	0,00	0,00	0,000	0,00	0,20	0,05	0,052	0,08	0,00	0,00	0,000	0,00	0,02	0,03	0,006	0,12
Chaetognatha	0,00	0,00	0,000	0,00	0,20	0,05	0,052	0,08	0,00	0,00	0,000	0,00	0,02	0,03	0,006	0,12
Ostracoda	0,09	0,01	0,006	0,02	0,00	0,00	0,000	0,00	0,15	0,24	0,010	0,52	1,91	2,23	0,127	2,51
<i>Clione limacina</i> Phipps, 1774	0,00	0,00	0,000	0,00	0,26	0,07	2,596	4,12	0,00	0,00	0,000	0,00	0,04	0,05	0,433	8,58
<i>Limacina</i> sp.	0,01	0,00	0,021	0,07	0,00	0,00	0,000	0,00	0,02	0,04	0,048	2,57	0,04	0,05	0,092	1,82
Pteropoda	0,01	0,00	0,021	0,07	0,26	0,07	2,596	4,12	0,02	0,04	0,048	2,57	0,09	0,10	0,524	10,41
<i>Salpa thompsoni</i> Foxton, 1961	0,00	0,00	0,000	0,00	0,01	0,00	0,027	0,04	0,06	0,10	0,326	17,50	0,04	0,05	0,230	4,57
Salpida	0,00	0,00	0,000	0,00	0,01	0,00	0,027	0,04	0,06	0,10	0,326	17,50	0,04	0,05	0,230	4,57
Larva nectochaeta de Annelida	3,73	0,44	0,005	0,02	4,86	1,31	0,007	0,01	0,24	0,39	0,000	0,02	0,73	0,85	0,001	0,02
Larva metatrocófora de Annelida	0,00	0,00	0,000	0,00	2,31	0,62	0,001	0,00	0,10	0,16	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00
Larva trocófora de Annelida	4,37	0,52	0,006	0,02	1,05	0,28	0,001	0,00	0,26	0,43	0,000	0,02	2,26	2,63	0,003	0,06
Larva de Ascidiacea	0,50	0,06	0,018	0,06	0,34	0,09	0,012	0,02	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00

Larva trocófora de Bivalvia	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00
Larva veliger de Bivalvia	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00
Larva cypris de Cirripedia	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00
Larva Zoea de Decapoda	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00
Larva bipinnaria de Echinodermata	0,00	0,00	0,000	0,00	0,03	0,01	0,000	0,00	0,09	0,14	0,000	0,01	0,00	0,00	0,000	0,00
Larva echinopluteus de Echinodermata	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00
Larva veliger de Gastropoda	20,28	2,39	0,063	0,22	0,70	0,19	0,002	0,00	20,12	33,46	0,063	3,37	8,84	10,29	0,028	0,55
Larva planula de Hydrozoa	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,01	0,01	0,000	0,00
Larva pilidium de Nemertea	0,00	0,00	0,000	0,00	0,14	0,04	0,005	0,01	0,19	0,32	0,007	0,35	0,00	0,00	0,000	0,00
Larva de peces	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,00	0,000	0,00
Meroplancton	28,88	3,41	0,092	0,32	9,43	2,54	0,028	0,04	20,99	34,91	0,070	3,77	11,84	13,78	0,032	0,63
MESOOZOOPLANCTON	846,89	100	28,819	100	370,62	100	63,046	100	60,13	100	1,864	100	85,89	100	5,039	100

III.3.6 Variación temporal del mesozooplancton

Los valores promedio de abundancia y biomasa del mesozooplancton en caleta Potter mostraron un claro patrón temporal (Tabla III.4). Los valores de ambas variables durante el período en el cual la caleta se encontró congelada fueron notoriamente más altos que en los períodos previos y posteriores al mismo, registrándose los valores más altos tanto de abundancia como de biomasa el 30/6/2011. Teniendo en cuenta la variación espacial, los máximos valores se observaron en el Sitio 1, en donde la abundancia del mesozooplancton fue superior el 30/6/2011 en el estrato superficial (8816 ind. m^{-3}) (Figuras III.19) y la biomasa lo fue el 31/1/2011 en el estrato profundo ($743,64 \mu\text{g C l}^{-1}$) (Figuras III.21).

También se registró una clara tendencia en la dinámica temporal de los distintos grupos taxonómicos. Los representantes del grupo de los copépodos obtuvieron los mayores valores de abundancia y biomasa el 30/6/2011 y los menores valores en el muestreo del 8/2/2010. En cuanto a los períodos muestreados, se registraron mayores valores de abundancia y biomasa de los copépodos durante el congelamiento en comparación con los otros períodos muestreados (Tabla III.6). Los más altos valores de abundancia y biomasa para este grupo fueron registrados el 30/6/2011 con 8340 ind. m^{-3} y $258,23 \mu\text{g C l}^{-1}$ en las muestras de Superficie del Sitio 1 (Figuras III.19-III.22).

Los valores más altos de abundancia de eufáusidos se registraron el 30/6/2011, el 14/9/2011 y el 5/10/2011, en tanto que la biomasa fue superior durante los muestreos del 31/1/2011 y 5/10/2011; siendo tanto la abundancia como la biomasa superiores durante el período de congelamiento (Tabla III.6). Los valores máximos de este grupo se observaron el 30/6/2011 en el Sitio 1 en Superficie ($238,29 \text{ ind. m}^{-3}$) y el 31/1/2011 en el mismo sitio en las muestras de Fondo ($736,48 \mu\text{g C l}^{-1}$) (Figuras III.19-III.22).

Los organismos meropláctónicos mostraron diferencias en su distribución temporal solo en términos de abundancia, registrándose los mayores valores el 30/7/2011 y los menores en las fechas 31/1/2011 y 26/7/2011 (Tabla III.6). Los valores máximos de este grupo se evidenciaron el 30/6/2011 ($238,29 \text{ ind. m}^{-3}$ y $0,74 \mu\text{g C l}^{-1}$) en las muestras superficiales del Sitio1 (Figuras III.19-III.22).

La observación de la variación temporal de los taxa que integraron Otros grupos no mostró claras diferencias entre fechas ni entre períodos (Tabla III.6). Sin embargo, analizando las figuras III.19 - III.22 se observa que los mayores valores de este grupo se presentan el 31/01/2011 con $24,50 \text{ ind. m}^{-3}$ y el 5/10/2011 con $44,14 \mu\text{g C l}^{-1}$, ambos registrados en las muestras del estrato del Fondo, en el Sitio 1 y 2 respectivamente (Figuras III.19-III.22).

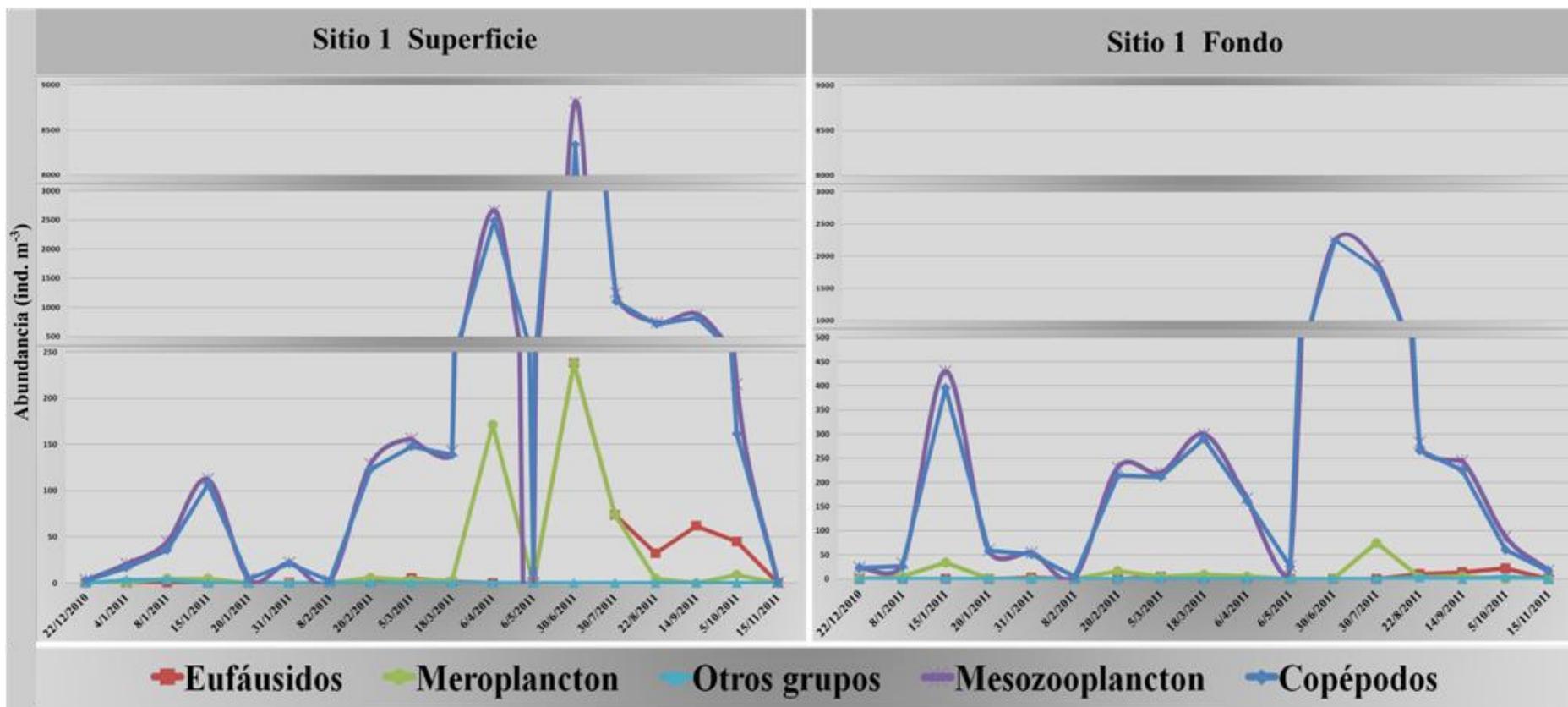


Figura III.19 Abundancia de los distintos grupos taxonómicos del mesozooplancton en ambas profundidades del Sitio 1 en cada fecha de muestreo.

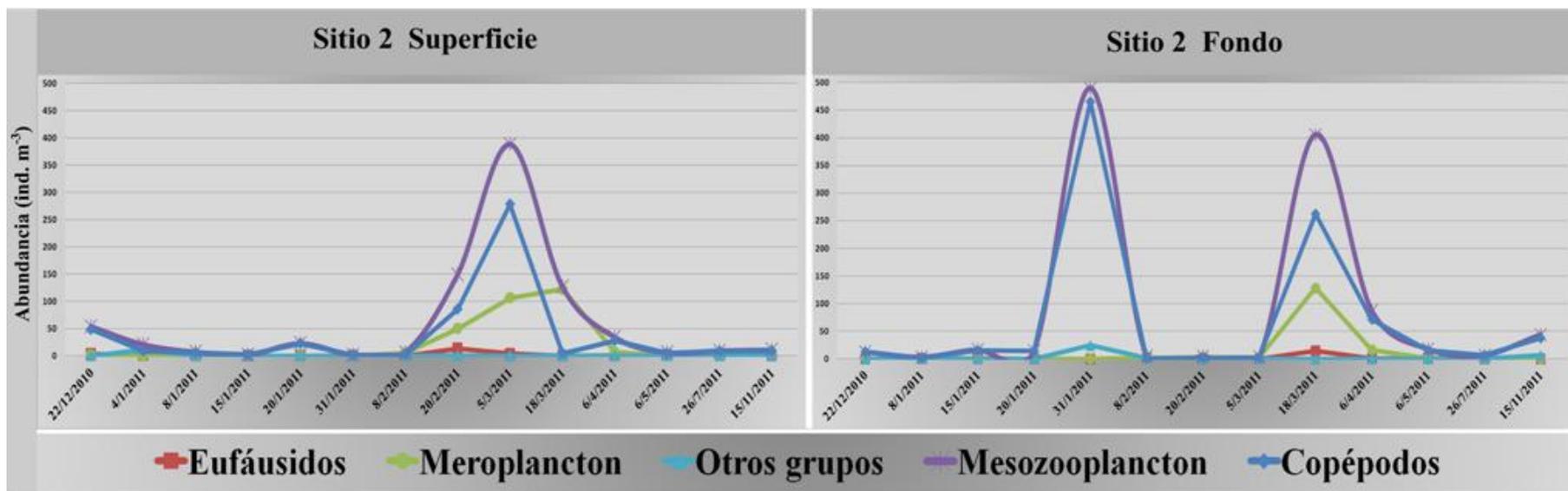


Figura III.20 Abundancia de los distintos grupos taxonómicos del mesozooplancton en ambas profundidades del Sitio 2 en cada fecha de muestreo.

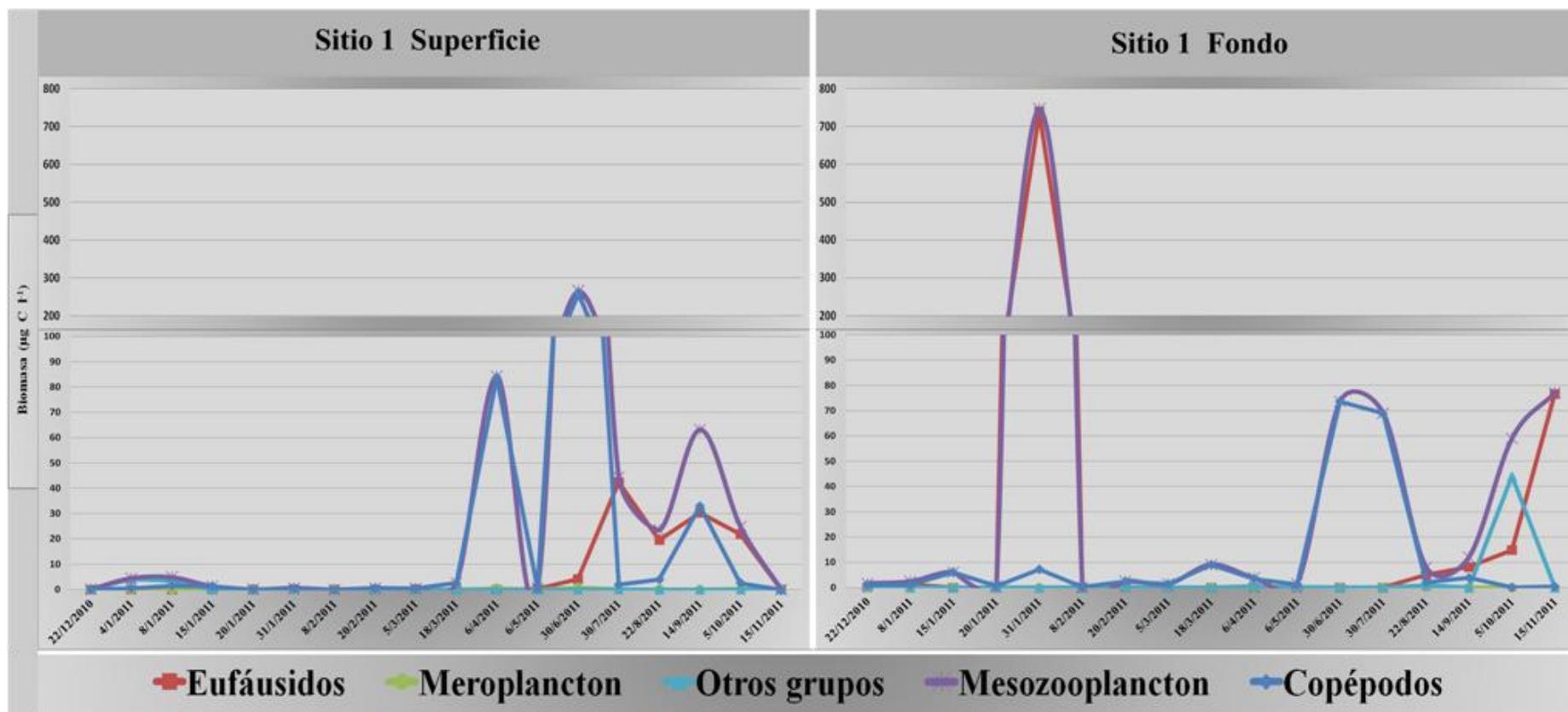


Figura III.21 Biomasa de los distintos grupos taxonómicos del mesozooplankton en ambas profundidades del Sitio 1 en cada fecha de muestreo.

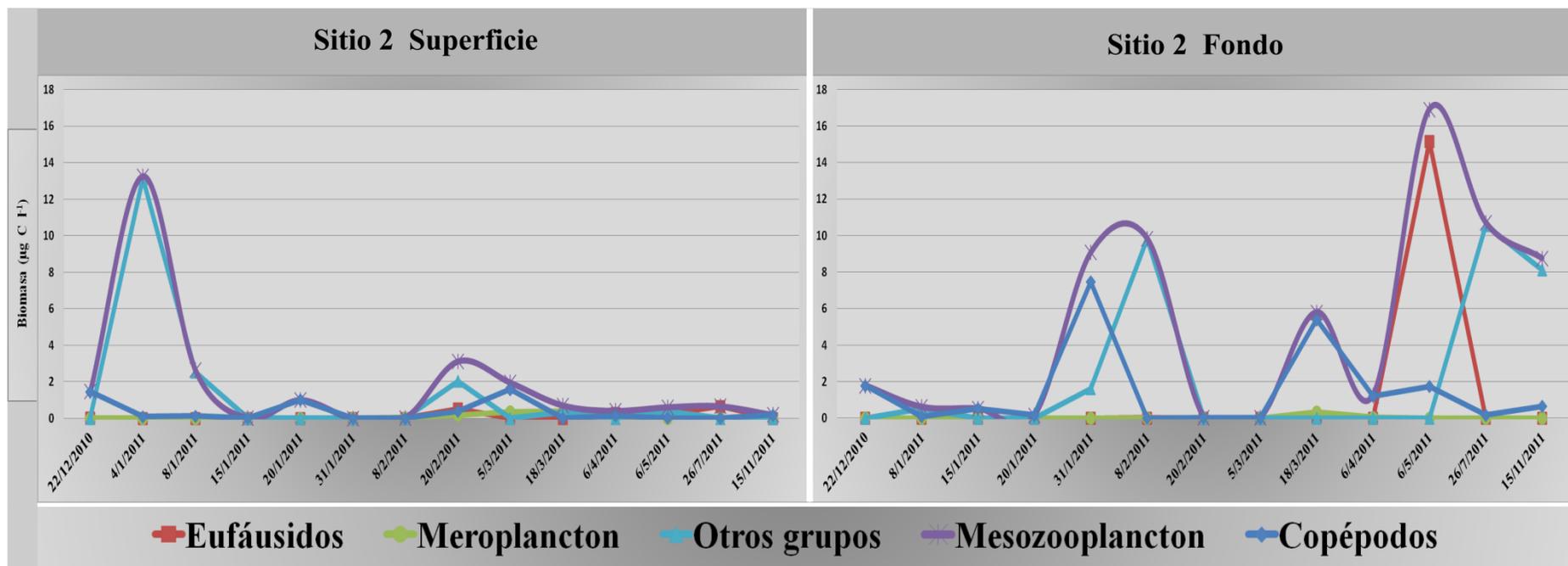


Figura III.22 Biomasa de los distintos grupos taxonómicos del mesozooplankton en ambas profundidades del Sitio 2 en cada fecha de muestreo.

Tabla III.6 Valores promedio de abundancia y biomasa del mesozooplancton total y grandes grupos, comparando sitios y profundidades para cada período de muestreo.

	PRECONGELAMIENTO				CONGELAMIENTO				POSTCONGELAMIENTO				
	S1		S2		S1		S2		S1		S2		
	Superficie	Fondo	Superficie	Fondo	Superficie	Fondo	Superficie	Fondo	Superficie	Fondo	Superficie	Fondo	
Abundancia ind. m ⁻³	Copepoda	282.6	144.1	40.3	85.1	2229.1	919.3	8.5	6.7	1.8	19.9	28.8	25.2
	Cyclopoida	153.5	114.7	33.0	46.0	1498.5	502.3	7.1	4.7	1.3	16.8	18.3	8.7
	Calanoida	107.6	26.6	5.9	17.7	568.2	361.2	1.1	2.0	0.2	3.0	6.4	4.8
	Harpacticoida	21.5	2.9	1.5	21.4	162.4	55.8	0.3	0.0	0.3	0.0	4.1	11.7
	Euphausiacea	0.7	0.8	1.8	2.1	90.2	9.2	1.1	0.0	0.0	0.2	1.7	0.0
	Hydromedusae	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Ctenophora	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0
	Siphonophora	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0
	Amphipoda	0.5	0.1	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.1
	Chaetognatha	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.7	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0
	Ostracoda	0.1	0.0	0.2	2.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Pteropoda	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Salpida	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Meroplancton	17.6	7.6	26.4	15.4	65.2	16.8	0.0	0.0	0.1	0.4	1.5	0.0	
MESOOZOPLANCTON	301.6	152.5	69.8	105.3	2384.5	946.8	9.5	7.3	2.0	20.5	32.3	28.3	
Biomasa µg C l ⁻¹	Copepoda	8.3	3.2	0.3	1.7	59.9	29.7	0.0	0.2	0.0	0.7	0.8	1.2
	Cyclopoida	0.1	0.1	0.0	0.0	1.5	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Calanoida	8.0	3.1	0.3	1.5	57.4	28.9	0.0	0.2	0.0	0.7	0.8	1.1
	Harpacticoida	0.1	0.0	0.0	0.1	1.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1
	Euphausiacea	0.0	73.8	0.1	1.5	23.7	5.6	0.7	0.0	0.0	38.3	0.0	0.0
	Hydromedusae	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Ctenophora	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	10.5	0.0	0.0	0.0	0.0
	Siphonophora	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Amphipoda	0.7	0.1	1.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	4.1
	Chaetognatha	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0
	Ostracoda	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Pteropoda	0.0	0.0	0.1	0.7	0.0	8.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Salpida	0.0	0.0	0.4	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0
Meroplancton	0.0	0.0	0.1	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
MESOOZOPLANCTON	9.1	77.1	2.2	4.4	83.8	44.3	0.7	10.7	0.1	39.4	0.8	5.3	

III.3.7 Dinámica poblacional de *Oithona similis*

El copepódo cyclopoideo *O. similis* fue la especie más abundante del mesozooplancton en caleta Potter, su máximo valor de abundancia ($5.718 \text{ ind. m}^{-3}$) se correspondió con el mayor pico de abundancia del mesozooplancton observado el 30/6/2011 en las muestras superficiales del Sitio 1. De los estadios del ciclo de vida de este copepódo, los copepoditos resultaron los más abundantes con 89 %, seguidos, en orden decreciente, por larvas nauplii (7,31 %) y adultos [hembras (1,20 %), machos (0,65 %) y hembras ovígeras (0,52 %)].

En el Sitio 1 en ambas profundidades dominaron los copepoditos en todas las fechas de muestreo, siendo este estadio casi el único representante de la población de esta especie durante el período de congelamiento marino (solo acompañado por nauplii en las muestras de fondo el 30/06/2011 y 30/07/2011). El máximo valor de abundancia de los copepoditos se observó el 30/6/2011 en las muestras de superficie con $5718,90 \text{ ind. m}^{-3}$. En el período previo al congelamiento (en este caso desde el 22/12/2010) los adultos de *O. similis* se encontraron mayormente en el estrato Superficial, con máximos valores el 6/4/2011 (machos = $42,85 \text{ ind. m}^{-3}$ y hembras = $57,14 \text{ ind. m}^{-3}$); en tanto que las hembras ovígeras se hallaron en mayor cantidad en el Fondo con máximos valores registrados ($24,43 \text{ ind. m}^{-3}$) el 15/1/2011. La abundancia de adultos de esta especie (incluidas hembras ovígeras) fue mayor en el Sitio 1 en comparación con el sector externo de la caleta. En el período previo al congelamiento las nauplii se distribuyeron homogéneamente en la columna de agua, para luego durante los primeros meses del congelamiento marino, concentrarse en el estrato de Fondo; en este estrato se encontró su máximo de abundancia el 30/6/2011 ($748,89 \text{ ind. m}^{-3}$) (Figura III.23).

En el Sitio 2 la dinámica poblacional de *O. similis* fue más variable y con más bajos valores de abundancia que en el sector interno de la caleta. Los copepoditos fueron el estadio más representativo, sin embargo, no fueron dominantes durante todas las fechas muestreadas y sus abundancias fueron mucho menores a las registradas en el Sitio 1 (el valor máximo se observó en Superficie el 5/3/2011 y fue de $233,83 \text{ ind. m}^{-3}$), aunque en ambos estratos superaron el 90 % de representación durante el congelamiento y postcongelamiento. En el período previo al congelamiento, los adultos de *O. similis* no siguieron un patrón espacial claro, presentando mayores abundancias relativas en Superficie (machos = 1,77 % y hembras = 3,53 %) y los máximos valores de abundancia en Fondo del 18/03/2011 (machos = 5 ind. m^{-3} y hembras = $12,37 \text{ ind. m}^{-3}$). Las hembras ovígeras presentaron el valor máximo en Superficie el 5/3/2011 ($6,72 \text{ ind. m}^{-3}$) y una abundancia menor que en el Sitio 1. Sin embargo, la situación opuesta ocurrió con la distribución de larvas nauplius de esta especie, que tuvieron una mayor abundancia en el sitio externo y valores máximos en las muestras de Fondo (el 31/1/2011 con 122 ind. m^{-3}). Este último estadio, también tuvo una gran representación porcentual en ambos estratos del Sitio 2, con valores del 100 % (15/1/2011 y 8/2/2011) en Superficie y de más del 50 % (15/1/2011, 8/2/2011 y 20/2/2011) en el estrato Fondo (Figura III.23).

III.3.8 Dinámica poblacional de *Euphausia superba*

El krill *Euphausia superba* fue la especie del mesozooplankton más importante en términos de biomasa en caleta Potter durante el período muestreado. Su máximo valor de biomasa ($736,48 \mu\text{g C l}^{-1}$) se observó el 31/1/2011 en las muestras de Fondo y su pico de abundancia ($238,29 \text{ ind. m}^{-3}$) sucedió el 30/6/2011 en las muestras superficiales, ambos valores fueron registrados en el Sitio 1. Los valores de abundancia de esta especie estuvieron representados mayormente por los estadios furcilia (82,69 %) y metanauplii (15,24 %); en tanto que la biomasa relativa fue dominada por los adultos (95 %) seguidos por el estadio furcilia (2,87 %). Vale recordar que los valores de abundancia de esta especie fueron muy bajos (ver Tabla III.5) registrándose en todas las fechas (salvo su máximo el 30/6/2011) valores de menos de 10 ind. m^{-3} .

Si bien no se detectaron diferencias estadísticamente significativas, la biomasa promedio de *E. superba* en el Sitio 1 fue superior a la registrada en el Sitio 2, en gran parte debido a la presencia de individuos adultos y una mayor abundancia de furcilia en el sector interno de la caleta (Tabla III.5). En el Sitio 1, durante el período de precongelamiento se observó una distribución homogénea de los huevos de krill, con buena representación porcentual en ambos estratos (Figura III.24), sin embargo esto no se debió a que sus valores absolutos hayan sido elevados (máximo de biomasa de $0,0024 \mu\text{g C l}^{-1}$ el 15/1/2011 en las muestras de fondo) sino a la ausencia de otros estadios de esta especie. En este período las larvas metanauplii mostraron una mejor representación en el estrato superficial (al igual que las caliptopis) con mayores valores en los muestreos del mes de marzo ($0,02 \mu\text{g C l}^{-1}$ el 5/3/2011 y $0,01 \mu\text{g C l}^{-1}$ el 18/3/2011). Las larvas furcilia durante el período de precongelamiento mostraron una mayor representación en el estrato de Superficie de este sitio, principalmente debido a la presencia de furcilia IV (31/1/2011) y VI (6/5/2011) con valores del orden de $10^{-1} \mu\text{g C l}^{-1}$; en cambio durante todo el período de congelamiento marino las furcilia fueron el estadio dominante de *E. superba* debido a los máximos valores hallados de furcilia VI el 5/10/2011 en fondo ($8,41 \mu\text{g C l}^{-1}$) y el 22/8/2011 en superficie ($7,81 \mu\text{g C l}^{-1}$). Los pocos especímenes hallados de adultos fueron recolectados en este sitio en las muestras de Fondo durante los muestreos del 31/1/2011 y 15/11/2011.

En el Sitio 2 las nauplii y metanauplii tuvieron una mayor representación porcentual durante el precongelamiento y en el estrato Fondo, con valores más altos el 8/2/2011 ($0,004 \mu\text{g C l}^{-1}$) y 18/3/2011 ($0,06 \mu\text{g C l}^{-1}$) respectivamente; mientras que el mayor número de huevos se detectó en Superficie. Estos tres estadios anteriormente nombrados presentaron mayores valores de biomasa en el Sitio 2 que en el sector interno de la caleta. En cuanto al estadio furcilia, se detectaron los máximos valores en Superficie, durante el precongelamiento debido mayormente a la presencia de estadios de furcilia V ($0,47 \mu\text{g C l}^{-1}$ el 20/2/2011) y exclusivamente durante el congelamiento por los valores de furcilia VI ($0,14 \mu\text{g C l}^{-1}$ el 26/7/2011). Los pocos ejemplares juveniles encontrados en este estudio correspondieron a muestras de Fondo del Sitio 2, registrando un valor de $14,49 \mu\text{g C l}^{-1}$ para el 6/5/2011 (Figura III.24).

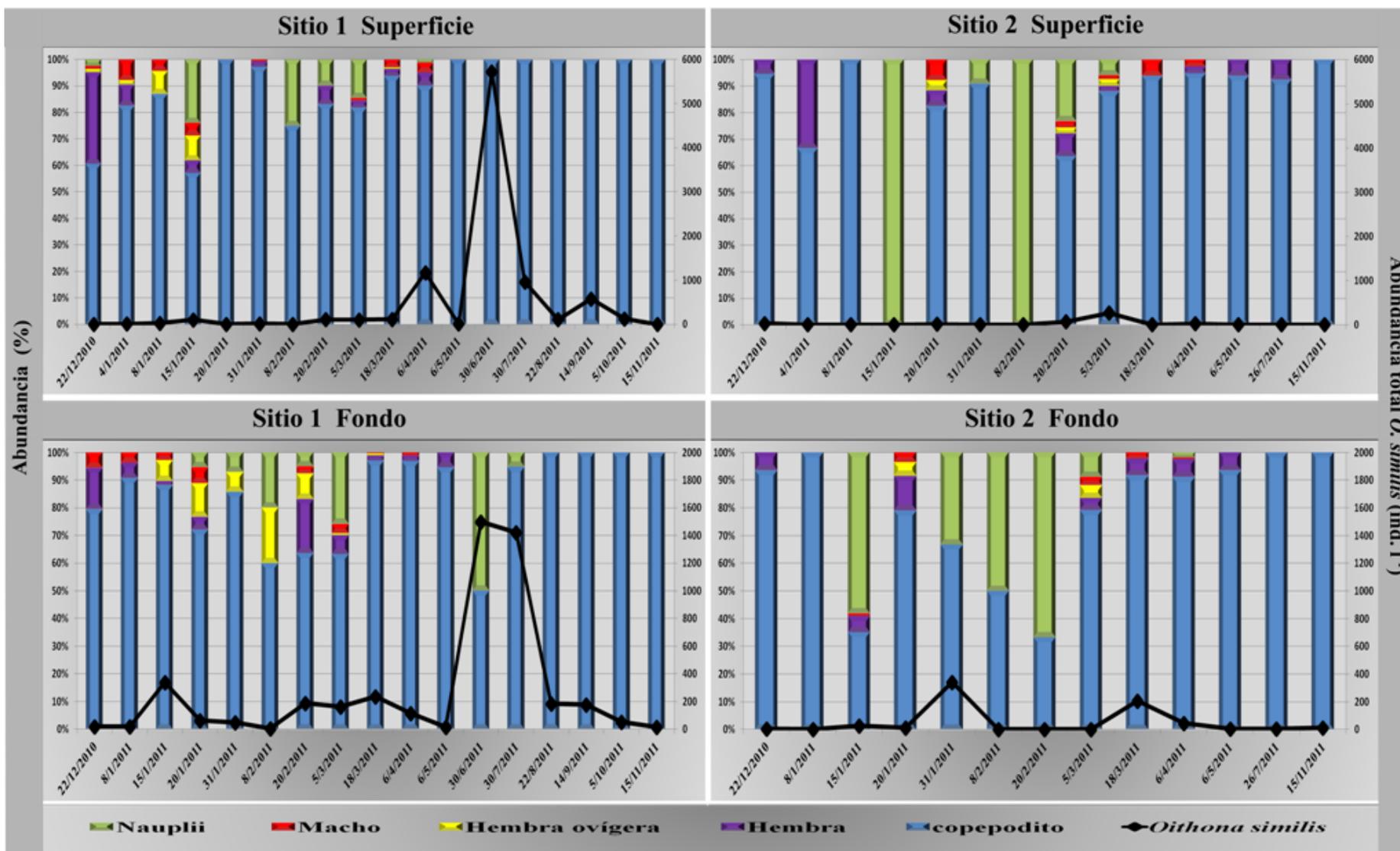


Figura III.23 Distribución, en términos de abundancia, de los estadios de *Oithona similis* en ambos sitios y profundidades en cada fecha de muestreo.

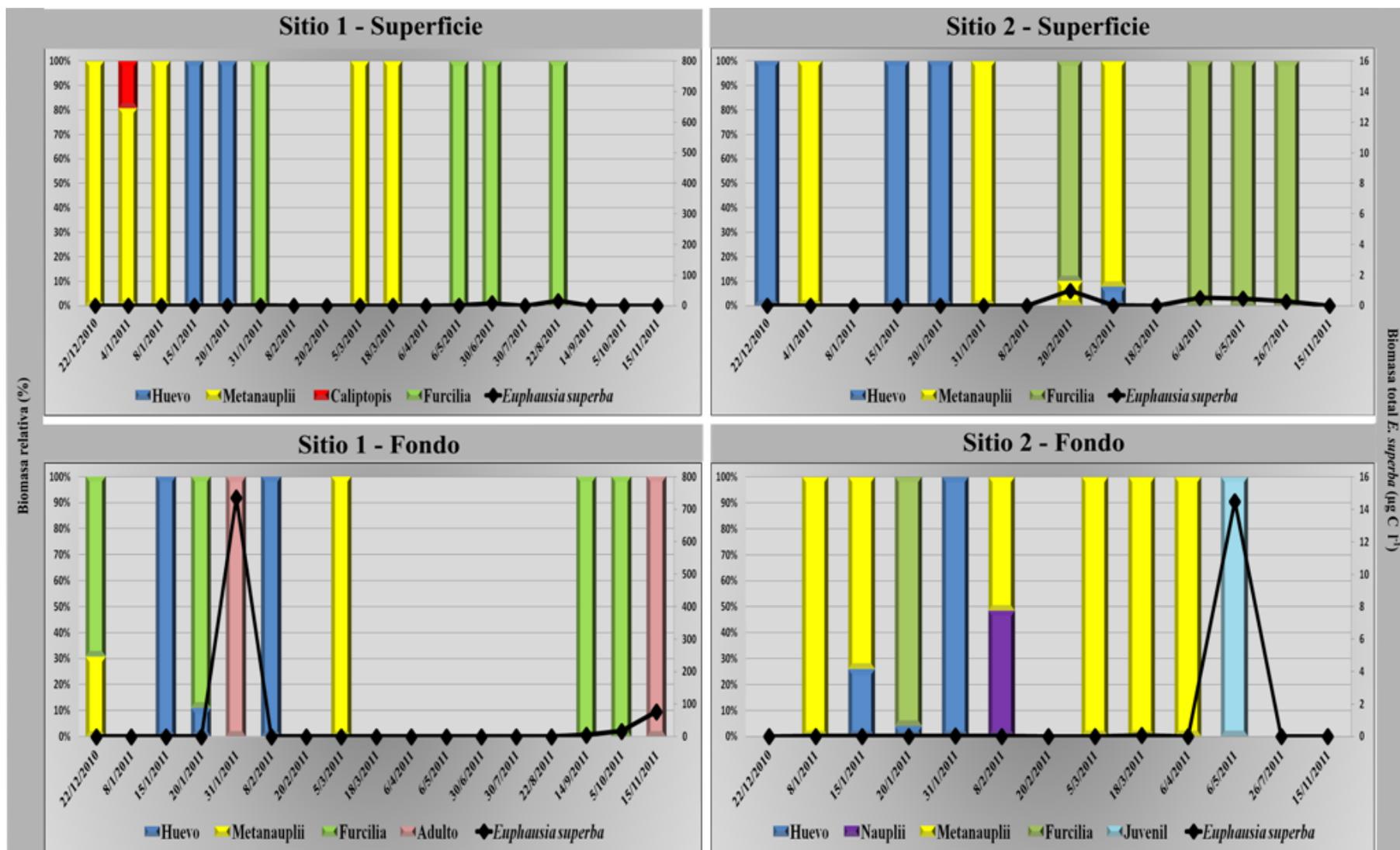


Figura III.24 Distribución de los estadios de *Euphausia superba* en ambos sitios y profundidades en cada fecha de muestreo en términos de biomasa.

III.4 Discusión y conclusiones

III.4.1 Composición del microzooplankton

El microzooplankton comprende un grupo muy amplio de organismos (mayormente protozoos y algunos micrometazoos como rotíferos y larvas de microcrustáceos) con una gran heterogeneidad filogenética, biológica, morfológica y ecológica que les otorga a sus componentes niveles de abundancia y patrones de distribución muy disímiles. Por estos motivos el estudio del microzooplankton requiere más de un método para su tratamiento ecológico integral (Alder y González, 2009). Uno de los objetivos de esta tesis fue analizar la dinámica de los grandes grupos del microzooplankton para lo cual se realizó una aproximación específica (ver Tabla III.3) basándose en la literatura existente para cada grupo (ver Sección III.2.1.b) pero se resalta la importancia de recurrir en futuros trabajos a metodologías más específicas como la técnica de impregnación argéntica con protargol, microscopía electrónica de barrido, técnicas moleculares, etc. Otro ítem a tener en cuenta es la escasez de trabajos que estudien el microzooplankton desde el punto de vista cuantitativo y analizando conjuntamente todos sus grupos integrantes, por este motivo la discusión de la dinámica de estos organismos se realizará con mayor detalle en el Capítulo IV al comparar sus valores de biomasa con parámetros abióticos y bióticos en el estudio de las interacciones “bottom-up” y “top-down”.

La abundancia y biomasa del microzooplankton en caleta Potter fue dominada por los tintínidos, situación que se produce en muchos otros ambientes marinos (Beers y Stewart, 1967; Beers et al., 1982) pero se contrapone a lo registrado por diversos autores en varios ambientes pelágicos donde los ciliados alorizados son numéricamente más abundantes que los tintínidos (Smetacek, 1981; Pierce y Turner, 1992; Garrison y Gowing, 1993; Klaas, 1997; Santoferrara y Alder, 2009; Wickham et al., 2011; Jiang et al., 2012). Además, se ha documentado que la contribución de los tintínidos a la biomasa del microzooplankton suele ser generalmente baja (McManus y Santoferrara, 2012). Los estudios cuantitativos que hacen referencia a este grupo microzooplantónico en distintas zonas antárticas, por ejemplo en bahía Almirantazgo (Wasik y Mikolajczyk, 1990, 1994), en el mar de Weddell (Barría de Cao 1987; Alder y Boltovskoy, 1991; Boltovskoy y Alder, 1992; Petz et al., 1995; entre otros) y en el mar de Amundsen (Dolan et al., 2013; Jiang et al., 2014) indican la marcada variabilidad de sus valores de abundancia en estas aguas, siendo generalmente el número de tintínidos dependiente de la estacionalidad (Wasik y Mikolajczyk, 1994).

Los dinoflagelados fueron el segundo grupo del microzooplankton con mayor representación en este estudio. Su importancia en aguas antárticas ha sido documentada en otros estudios (Balech 1973, 1976; Kloser, 1990), sin embargo los representantes de este grupo son pocos en comparación con los hallados en aguas templadas y tropicales (McMinn y Scott, 2005). Coincidiendo con lo registrado en este estudio, según diversos autores, la abundancia de dinoflagelados antárticos suele ser

considerable y su variación estacional importante (Lessard y Rivkin, 1986; Bjørnsen y Kuparinen, 1991; McKenzie y Cox, 1991; Burkill et al., 1995; Calbet et al., 2005; Garzio y Streinberg, 2013).

Por otro lado, los valores máximos, en abundancia y biomasa, registrados en esta tesis para los ciliados aloricados son inferiores a los hallados en otras zonas antárticas (Klaas, 1997; Buck y Garrison, 1983; Wickham et al., 2011; Garzio y Streinberg, 2013; Jiang et al., 2014), subantárticas (Klaas, 1997, Santoferrara et al., 2011) y subárticas (Strom et al., 2007). Sin embargo, estudios taxonómicos más exhaustivos del material de esta región son requeridos ya que este grupo suele ser usado como indicador de variabilidad ambiental en estudios ecológicos (Jiang et al., 2013, 2014) y posee una amplia distribución con diferentes formas dominando distintos ambientes (Agatha, 2011).

El grupo del microzooplancton con menor representación en caleta Potter, fue el de los rotíferos, los cuales se observaron solamente en muestras del sitio externo de la caleta. Posiblemente los pocos individuos registrados de este grupo provinieran de los chorrillos formados por agua de derretimiento y llegaron al sitio externo por efecto de la corriente. Paggi (1982) documenta la presencia de rotíferos en pequeñas lagunas de la península Potter, siendo *Keratella* uno de los géneros hallados por el mencionado autor. Por otro lado, la baja abundancia presentada en este estudio, no debería extrañar ya que este grupo no posee una buena adaptación a ambientes oceánicos y costeros (Heinbokel et al., 1988).

La especies más representativas de estos tres grupos microzooplanctónicos (ver Tabla III.3) han sido registradas en zonas antárticas y subantárticas por varios autores (Balech, 1947, 1974, 1976; Hada, 1970; Barría de Cao, 1987; Wasik y Mikolajczyk, 1990, 1994; Alder y Boltovskoy, 1991; Boltovskoy y Alder, 1992; Wasik, 1998; Alder, 1999; Thompson et al., 2001; McMinn y Scott, 2005; Petz, 2005; Wickham et al., 2011; Dolan et al., 2012, 2013; Jiang et al., 2014). *Codonellopsis balechi* fue la especie dominante en el microzooplancton, siendo la de mayor abundancia en ambos sitios y profundidades muestreadas. Según Modigh y Castaldo (2002) un área en particular puede ser caracterizada por la dominancia de una especie de tintínido que puede persistir en el tiempo a pesar de los cambios ambientales. Esta resiliencia asociada a factores abióticos en una mesoescala fue comprobada por Thompson et al. (2001, 2004) en especies de tintinidos subantárticas.

III.4.2 Dinámica espacio-temporal del microzooplancton

Los valores de abundancia y biomasa del microzooplancton detectados en este estudio durante el período de congelamiento (máximos del orden de 10^2 ind. l^{-1} y menos de $2 \mu g C l^{-1}$), fueron mucho más bajos que los mencionados en otros estudios para el mar congelado antártico. Por ejemplo, Petz et al. (1995) registraron en los canales endopagiales del hielo del mar de Weddel un número de ciliados de hasta 57.000 ind. l^{-1} y valores de biomasa de $370 \mu g C l^{-1}$. El mismo autor hace referencia de abundancias de ciliados que exceden los 400.000 ind. l^{-1} y biomasa de $2,8 mg C l^{-1}$ en el hielo del mar de Ross (ver Petz, 2005). Estos valores son del mismo orden de magnitud que los hallados en

otros estudios de la microfauna del hielo (ver Garrison, 1991) y bajo el hielo de verano en bases costeras al este de la Antártida (Beaumont et al., 2002; Ichinomiya et al., 2007). Los antecedentes anteriormente enumerados demuestran que los ciliados (tintínidos y ciliados aloricados) constituyen componentes esenciales de la comunidad del hielo marino antártico. Esta situación se observó claramente en este estudio durante el período de congelamiento, de acuerdo con la abundancia relativa en ambos sitios y profundidades muestreadas y debido en gran parte, a la dominancia del tintínido *C. balechi*. Contrariamente, los valores de biomasa indican que en Superficie en el Sitio 2 y en las muestras de Fondo en el Sitio 1 la mayor representación correspondió a las larvas nauplius de metazoos, grupo que ha sido referido en otros estudios como dominante de la biomasa del microzooplancton en diversos ambientes (McManus et al., 2007; Safi et al., 2007). Según Petz et al. (1995) la comunidad de ciliados pelágica difiere de la que se encuentra en el hielo marino. Estos autores reportaron que pequeñas especies de *Strombidium* dominan dentro del hielo marino, mientras los tintínidos (usualmente especies de los géneros *Codonellopsis* y *Cymatocylis*) son más abundantes en el ambiente pelágico. Esta última observación explica las diferencias en términos de abundancia, de los componentes del microzooplancton durante el período de congelamiento en esta tesis y los trabajos anteriormente expuestos referidos al hielo marino. Otro dato que apoya lo anteriormente descrito es la importante representación en términos de abundancia, del ciliado aloricado *Strombidium* durante el postcongelamiento en ambos sitios de caleta Potter y durante el congelamiento en el Sitio 2; posiblemente debido a que el derretimiento del hielo marino estacional aporta una alta concentración de ciliados al plancton circundante (Garrison, 1991), situación observada en este estudio en los períodos nombrados. Todo lo anterior, marca la necesidad de realizar a futuro estudios sobre la composición faunística del hielo marino que contribuyan a entender la trama trófica que se desarrolla bajo el hielo marino en caleta Potter.

Los tintínidos son quizás el grupo del microzooplancton más estudiado en aguas antárticas, en gran parte debido a su importancia en la red trófica planctónica y su relativamente fácil identificación a partir, fundamentalmente, de las características de su lórica (Petz, 2005; Dolan et al., 2012). A este grupo microzooplanctónico hace referencia uno de los pocos antecedentes de estudios cuantitativos durante un ciclo anual en la isla 25 de Mayo (Wasik y Mikolajczyk, 1994), realizado en la bahía Almirantazgo. Estos autores, coincidiendo con lo registrado en esta tesis, informaron bajas abundancias de tintínidos durante el período invernal; sin embargo los valores máximos reportados por ellos (5000 ind. m³) se refieren a los meses de noviembre y enero con gran dominancia de *Cymatocylis affinis/convallaria* y baja diversidad de tintínidos. Contrariamente, los resultados de esta tesis muestran mayores abundancias de tintínidos en abril, período en el que dominó *C. balechi* y se observó la presencia de un mayor número de especies que en otras fechas de muestreo.

La mayoría de los grupos del microzooplancton han sido estudiados en aguas antárticas casi exclusivamente durante el verano austral, debido a las extremas condiciones climáticas existentes durante los meses invernales. Por ejemplo, los estudios realizados en la isla 25 de Mayo y en aguas

del mar de Bellingshausen (Wasik y Mikolajczyk, 1990), así como en el mar de Scotia (Heinbonkel y Coats, 1986) registran valores máximos de abundancia de tintínidos inferiores a los hallados en ambos sitios de muestreo en caleta Potter durante el verano. En tanto que los estudios realizados en el mar de Weddell (Buck y Garrison, 1983; Boltovskoy et al., 1989; Garrison 1991; Boltovskoy y Alder, 1992), en el mar de Bellingshausen (Alder y Boltovskoy, 1991) y en otras aguas antárticas (Ishiyama et al., 1993) durante los meses de verano, documentaron valores promedio de abundancia y biomasa de tintínidos mayores que los registrados en el Sitio 2 pero menores que en el Sitio 1 de la caleta Potter para similares profundidades y meses muestreados durante el año 2011. Estos últimos estudios y otros realizados en los mares de Weddell y Scotia (Garrison 1991; Alder y Boltovskoy, 1993), en el mar de Bellingshausen (Alder y Boltovskoy, 1991; Burkill et al., 1995; Calbet et al., 2005), en el mar de Amundsen (Wickham et al., 2011; Jiang et al., 2014) e inclusive en sitios costeros del sector este antártico (Beaumont et al., 2002; Ichinomiya et al., 2007) reportaron mayores valores de abundancia y biomasa de ciliados aloricados que los hallados en ambos sitios de caleta Potter durante los meses de verano. También mayores valores de dinoflagelados (Alder y Boltovskoy, 1991; Boltovskoy y Alder, 1992; Buck y Garrison, 1983; Calbet et al., 2005) y larvas nauplius de microcrustáceos (Boltovskoy y Alder, 1992) fueron hallados durante el verano en otras zonas antárticas anteriormente mencionadas, en comparación con este estudio. En un trabajo reciente, Garzio y Streinberg (2013) analizaron la dinámica del microzooplancton a lo largo del sector oeste de la península Antártica durante enero de 2011. En comparación con los resultados de esta tesis para el mismo período de muestreo, los valores promedio de abundancia de ciliados aloricados y dinoflagelados hallados por estos autores fueron un orden superior y cinco veces más altos en comparación con la abundancia de tintínidos.

La mayor abundancia del microzooplancton en el sector interno de la caleta Potter en relación al sitio externo, puede atribuirse a condiciones como la disponibilidad de alimento y la presión de pastoreo de los predadores (ver Capítulo IV), la variación en las características ambientales (Jiang et al., 2014), así como a la cercanía a la costa del sitio interno que registra especies con documentadas distribuciones costeras (Beers et al., 1980). Otra posible explicación es la dirección e intensidad del viento, que fue predominante del sector oeste durante el período de muestreo y que, según Klöser et al. (1994) y Fuentes (2006), colaboraría con el ingreso y acumulación de organismos planctónicos en el sector interno de la caleta. Sin embargo, en las fechas en las cuales se registró la mayor abundancia de microzooplancton en el Sitio 1 (18/3/2011 y 6/4/2011) el viento fue predominante del sector Noreste y de baja intensidad, por lo que podemos inferir que las especies dominantes en esas fechas (*C. balechi*, *G. lachryma* y especies de los géneros *Strombidium* y *Protoperidinium*) podrían formar parte del “zooplancton residente” llamado así por Fuentes (2006) (Ver sección III.4.3) al zooplancton que reside en la zona interna de la caleta donde encuentra habitat adecuado y alimento necesario para desarrollarse en importantes abundancias.

En cuanto a la distribución vertical del microzooplancton, en informes anteriores para aguas de la Antártida, también se han descrito mayores abundancias en las capas más profundas (Boltovskoy

y Alder, 1992; Alder y Boltovskoy, 1993; Burkill et al., 1995; Priddle et al, 1995; Calbet et al., 2005) como ocurrió en el Sitio 2. Las posibles explicaciones de los tales patrones de distribución incluyen la presión de pastoreo de eufáusidos más cercanos a la superficie (Alder y Boltovskoy, 1993) y la abundancia de presas adecuadas junto con la estabilidad de la columna de agua (Umani et al., 1998). Sin embargo, en el sitio más interno de la caleta Potter ocurre lo contrario, presentándose mayores abundancias de microzooplankton en las capas superficiales durante todo el año muestreado; posiblemente ésto se deba a la escasa profundidad de este ambiente (y una menor profundidad de la pycnoclina), a la influencia del aporte de agua de derretimiento del glaciar en el verano y/o al alto grado de congelamiento en la época invernal. Un patrón similar al observado en el Sitio 1, ha sido reportado para ciliados en diversos ambientes (Beers y Stewart, 1969; Froneman et al., 1996) y en el mar de Amundsen (Wickham et al., 2011; Jiang et al., 2014); en tanto que algunas especies de tintínidos “prefieren” distintas profundidades (Balech, 1972; Alder, 1995) asociándose esta distribución a las variadas condiciones ambientales, concentración de clorofila y abundancias de presas y/o predadores (Ver Capítulo IV).

III.4.3 Composición del mesozooplankton

Coincidiendo con los resultados obtenidos en esta tesis, trabajos previos documentaron la mayor eficiencia de redes con mallas menores de 200 μm de diámetro de poro, en la representación de pequeños copépodos del mesozooplankton (Foster, 1987; Schnack-Schiel y Mizdalski, 1994; Atkinson, 1998; Atkinson y Sinclair, 2000; Dubischar et al., 2002). Además, la pérdida de larvas y huevos de copépodos por utilizar redes con poro mayor de 200 μm fue registrada en diversos trabajos (Krsinic y Lucic, 1994; Calbet et al., 2001). Más específicamente, Fuentes (2006) documentó grandes diferencias en la abundancia relativa (entre 30 y 60 %) de nauplii de copépodos comparando redes de 80 y 200 μm , aunque contradictoriamente, el mismo autor también registró una menor abundancia de *O. similis* en muestras de red de 80 μm , atribuyendo ésto a la posible colmatación de la misma. Si bien Gallienne y Robins (2001) destacan la subestimación en la abundancia de *O. similis* en muestras de redes de 200 μm , la abundancia de esta especie registrada con este tamaño de poro de red por Fuentes (2006) es mayor que la documentada por Elwers y Dahms (1998) y es del mismo orden de magnitud (10^3 ind. m^{-3}) que la hallada en esta tesis con ambas redes (80 y 200 μm). En el presente estudio no se hallaron diferencias significativas en la abundancia de *O. similis* comparando ambas redes de muestreo, aunque sí para larvas nauplius de esta especie, por lo que se puede decir que la red de 80 μm posee mayor eficiencia que la red de 200 μm en el análisis de la dinámica poblacional de *O. similis* en caleta Potter. Igualmente vale aclarar una vez más, que el análisis del mesozooplankton en esta tesis se realizó a partir de las muestras de red de 80 μm , debido a la subestimación de larvas de copépodos y eufáusidos en muestras de red de 200 μm .

Al igual que lo analizado para el microzooplancton, los estudios que registran la abundancia de los grupos mesozooplanctónicos en conjunto a lo largo de un año en aguas antárticas son muy escasos. Un estudio de referencia para esta tesis fue el realizado por Fuentes (2006) (datos también documentados en Fuentes et al., 2008) para caleta Potter en los años 2002 y 2003. En comparación con este antecedente, el valor promedio de abundancia del mesozooplancton total registrado en esta tesis (387 ind. m⁻³) resultó un orden de magnitud inferior que el promedio documentado para el 2002 (1154 ind. m⁻³) y un orden de magnitud superior que el correspondiente al año 2003 (91 ind. m⁻³). Estos mayores valores podrían relacionarse al alto grado de congelamiento de la caleta durante el invierno, mayor para los años 2002 y 2011 en comparación con el 2003 cuando la caleta sólo se congeló superficialmente (Fuentes, 2006). Corroborando lo anterior, los valores máximos de abundancia (6000 ind. m⁻³ para el año 2002 y 8000 ind. m⁻³ durante el 2011) se documentaron bajo el mar congelado. A su vez, en otras zonas antárticas también se registraron valores de abundancia más bajos que en el 2011, por ejemplo en la zona de la isla Elefante (en el archipiélago de las islas Shetland del Sur) para el año 2003 (Loeb et al., 2003, a y b) y para la bahía Almirantazgo de la isla 25 de Mayo (Kittel et al., 2001), se registraron valores de 10¹ ind. m⁻³. Los autores relacionaron esta variabilidad principalmente con la variación en la concentración de copépodos, la influencia de las mareas, los vientos, el intercambio de aguas con el mar de la Flota y la mezcla vertical de las aguas.

El mesozooplancton en caleta Potter durante el año 2011 estuvo dominado por copépodos, este grupo ha sido documentado como el más abundante en el ambiente marino (Kiørboe, 1997; Lenz, 2000; entre otros) y en otras áreas antárticas (Smith y Schnack-Schiel, 1990; Conover y Huntley, 1991). Valores de abundancia relativa de copépodos cercanos al 90 % de la abundancia total del mesozooplancton también se detectaron en la zona de isla Elefante (Park y Wormuth, 1993), en el sector índico del océano Antártico (Tanimura et al., 1986), en el mar de Weddell (Hopkins y Torres, 1988; Menshenina y Melnikov, 1995), en el mar de Ross (Pane et al., 2004) e inclusive en distintos sectores de la isla 25 de Mayo como bahía Almirantazgo (Kittel et al., 2001; Walkuz, 2004), bahía Guardia Nacional (Fuentes, 2006; Lagos y Manríquez, 2014) y caleta Potter (Fuentes, 2006; Fuentes et al., 2008; Garcia et al., 2015). Dentro de los copépodos la dominancia de los ciclopoideos en términos de abundancia relativa y de los calanoideos en biomasa ha sido documentada para caleta Potter (Fuentes, 2006; Fuentes et al., 2008). Estos mismos autores también, coincidentemente con esta tesis, documentan la dominancia porcentual de *O. similis* (99 %) dentro de los ciclopoideos; y de especies como *Ctenocalanus citer* y *Calanus propinquus* como dos de las de mayor representación porcentual dentro de los calanoideos. A su vez, dentro de este último grupo de copépodos los resultados de esta tesis marcan una menor representación de *Metridia gerlachei* y una mayor de *Stephos longipes* y *Calanoides acutus* en comparación con los trabajos de Fuentes (2006) y Fuentes et al. (2008) para los años 2002 y 2003. La composición de copépodos registrada en esta tesis es similar a la documentada en otras zonas del sector oeste de la península Antártica, donde el ciclopoideo *O. similis* suele ser la especie dominante (Chojnacky y Weglenska, 1984; Zmijewska, 1987; Takahashi et

al., 2010), mientras que los copépodos *M. gerlachei* y *Ctenocalanus* también fueron documentados como abundantes en el mar de la Flota (estrecho de Bransfield) y el pasaje de Drake (Bonicelli et al., 2008; Thompson et al., 2012). Estos calanoideos, abundantes en las muestras analizadas en este estudio, ingresarían a la bahía Guardia Nacional y posteriormente a la caleta Potter a través del mar de la Flota que a su vez, recibe una fuerte influencia de las masas de agua del mar de Weddell, donde representantes de los Calanidae son abundantes, y del mar de Bellinghausen que poseen aguas con una mayor diversidad de copépodos y que alcanzan el estrecho debido a la Corriente Circumpolar Antártica (Razouls et al., 2000).

Los eufáusidos resultaron ser el grupo del mesozooplancton de mayor relevancia en términos de biomasa en caleta Potter, aunque su representación relativa en el año 2011 (58 %) fue menor de la registrada por Fuentes (2006) y Fuentes et al. (2008) (años 2002-2003), cuando este grupo generalmente obtuvo más del 90 % de biomasa relativa del zooplancton. Esta diferencia se debe mayormente a que en 2011 la abundancia de juveniles de este grupo fue muy baja (máximo 0,48 ind. m⁻³) en comparación con los años 2002 (máximo 5,16 ind. m⁻³) y 2003 (máximo 62,94 ind. m⁻³). Sin embargo, la abundancia relativa de eufáusidos en 2011 (2,38 %) fue superior a la registrada por Fuentes (2006) en el 2002 (1,6 %) y el 2003 (0,4 %); posiblemente esto se deba a la mayor abundancia de larvas caliptopis y furcilia halladas en el 2011. *Euphausia superba* fue la especie con mayor abundancia de este grupo, su variación espacio-temporal y ciclo de vida se analizará en detalle más adelante en este capítulo. Las otras especies de eufáusidos halladas en este estudio (*E. crystallorophias*, *E. frigida* y *Thysanoessa macrura*) han sido frecuentemente documentadas en aguas antárticas (Kittel et al., 1985; Mujica y Asencio, 1990; Boysen-Ennen et al., 1991; Ross et al., 2008; Lee et al., 2013; La et al., 2015) y ya han sido reportadas para la caleta Potter (Fuentes, 2006). Este autor registró para los años 2002 y 2003 menores valores de larvas furcilia tanto de *T. macrura*, como de *E. frigida* que los hallados en esta tesis. La elevada abundancia de este estadio larval, sobre todo del género *Euphausia* podría estar relacionada con el alto grado de congelamiento observado en el sector interno de la caleta en 2011 y la disponibilidad de alimento existente en estas condiciones (Quetin et al., 1996; Quetin y Ross, 2001; Atkinson et al., 2008; Arrigo et al., 2009; Massom y Stammerjohn, 2010).

Los organismos meroplácticos fueron el segundo grupo con mayor abundancia relativa (promedio anual 4,8 %) del mesozooplancton. Este valor estuvo por encima del rango observado por Fuentes (2006) para los años 2002 y 2003 (entre 1 y 2 %) y se debe mayormente a las mayores abundancias de larvas de anélidos y gasterópodos registradas en 2011 en comparación con el estudio de Fuentes (2006), quien a su vez, identificó como dominantes de este grupo a las larvas de ascidias y equinodermos. Aún así, la abundancia de larvas de ascidias registrada por Fuentes (2006) (máximo 4 ind. m⁻³) fue inferior a la hallada en este estudio (máximo 8 ind. m⁻³). Según Sahade (1999), las ascidias constituyen los organismos bentónicos filtradores dominantes en términos de diversidad y biomasa y juntamente con los equinodermos (de los grupos Asterozoa, Echinozoa y Ophiurozoa), se

encuentran ampliamente distribuidos en los distintos tipos de sustrato de caleta Potter. En cuanto a las larvas de gasterópodos, éstas podrían fluctuar por influencia de los vientos. Absher et al. (2003) documentaron que la influencia de las condiciones ambientales como la velocidad del viento puede afectar estadísticamente la abundancia y distribución de este tipo de larvas en la bahía Almirantazgo de la isla 25 de Mayo, inclusive entre veranos consecutivos. Dentro de este grupo de formas temporarias, también se registraron larvas de crustáceos decápodos (aunque sólo en muestras cualitativas y en los meses de febrero y marzo de 2011). Según Fuentes (2006) y Thatje y Fuentes (2003) la presencia de larvas de decápodos reptantes cuyas formas adultas han sido pobremente documentadas en la Antártida, podría ser el resultado de fenómenos de intrusión de masas de agua subantárticas en los ecosistemas antárticos.

De los taxa que representaron Otros grupos, los anfípodos y pterópodos fueron los grupos de mayor representación en términos de abundancia y biomasa. Uno de los pocos antecedentes que menciona la aparición de estos organismos en muestras de plancton de caleta Potter es Garcia et al. (2015) para los veranos de 2010 y 2011. Dentro de la misma categoría, otro taxa con abundancia relativa importante fueron los ostrácodos, con más del 2 % de abundancia en el sitio externo de la caleta. Su ocurrencia podría ser otro rasgo que corrobore el ingreso de masas de agua provenientes del estrecho de Gerlache y/o mar de la Flota, zonas donde se ha documentado una abundancia similar de estos organismos (Mujica y Asencio, 1985). De los tunicados, la especie *Salpa thompsoni* caracterizada como una especie de latitudes medias entre los 45° y 55° Sur (Kawaguchi et al., 2004) también podría ingresar a la caleta Potter a partir del transporte por las distintas masas de agua (Elwers y Dahms, 1998). En esta tesis se registró la presencia de *S. thompsoni* en su estadio agregado. Esta especie fue observada (tanto en su forma agregada como solitaria) con anterioridad en caleta Potter por Fuentes (2006), quien documentó una gran abundancia en el verano del año 2002 (incluidos episodios de mortandad masiva, registrando decenas de individuos varados en las costas) al igual que lo registrado por Loeb et al. (2003 a) en las cercanías de la isla Elefante y Mujica y Asencio (1985) en el mar de la Flota y el estrecho Gerlache. Los estudios de Fuentes y Loeb hacen referencia a la competencia de esta salpa con el krill, observando la alternancia de sus máximas abundancias lo cual se explicaría como consecuencia de sus distintas estrategias reproductivas y hábitos de alimentación. Mujica y Asencio (1985), se refieren además, de una menor diversidad de otros organismos fitoplanctófagos dentro de la comunidad zooplanctónica en los sitios con mayor abundancia de *S. thompsoni*, relacionando esta exclusión con su alta capacidad y eficiencia filtradora (Harbison y Gilmer, 1976). Lo referido por los anteriores autores no pudo observarse en esta tesis, ya que las abundancias de *S. thompsoni* fueron muy bajas inclusive durante el verano, posiblemente debido a la baja disponibilidad de fitoplancton en la zona y colaborando con la dominancia de copépodos y la presencia de otros grupos “esporádicos”. La presencia de especies de hidromedusas, ctenóforos, sifonóforos y quetognatos en muy baja abundancia ha sido documentada para zonas antárticas (Witek

et al., 1985; Mujica y Asencio, 1985; Menshenina y Rakusa-Suszczewski, 1992; Pagès y Schnack-Schiel, 1996; Walkusz, 2004; Fuentes, 2006; Ross et al., 2008). Al igual que en esta tesis, los rangos máximos de abundancia detectados para ctenóforos y pequeñas medusas se observaron en los meses de invierno y verano respectivamente, también en los años 2002 y 2003 (Fuentes, 2006). Este autor, coincidentemente con los resultados de esta tesis, documenta la importante presencia de ctenóforos, medusas y pterópodos bajo el mar congelado (situación que se pudo observar y visualizar personalmente mediante buceo y quedó documentado en videos, fotos y muestras) y la subestimación de sus abundancias por la metodología de muestreo empleada. La presencia de estos grupos del plancton gelatinoso, también denominados “zooplancton carnívoro” (Ward, 1989), se asocia a la elevada abundancia de copépodos y larvas de krill en la parte superficial del mar congelado como posible fuente de alimento (ver Capítulo IV). Paradójicamente, su importancia en la dinámica del sistema costero antártico y especialmente bajo el hielo marino se encuentra poco estudiada (Ward, 1989; Longhurst, 1991; Pagès y Schnack-Schiel, 1996; Froneman et al., 2002; Fuentes, 2006).

La composición del mesozooplancton de caleta Potter responde a las características descritas por otros autores para el mar de la Flota (Kittel et al., 2001; Bonicelli et al., 2008), el cual se encuentra a su vez influenciado por masas de agua más cálidas y menos salinas provenientes del mar de Bellingshausen y más frías y más salinas del mar de Weddell (Jazdzewski et al., 1982; Tokarczyk, 1987; Kittel et al., 2001; Sangrá et al., 2011). Corroborando lo documentado por Fuentes (2006) la presencia de especies no características de estas zonas antárticas (como larvas de decápodos y ostrácodos) ha mostrado la ocurrencia de fenómenos oceanográficos como la intrusión de aguas subantárticas y a su vez, se observa que especies halladas en el mar de la Flota y relacionadas con el ingreso de aguas desde la bahía Guardia Nacional (grandes copépodos, medusas, sifonóforos, ctenóforos y salpas) forman parte de las denominadas especies “esporádicas” (Fuentes, 2006; Fuentes et al., 2008). La asociación más abundante de la comunidad mesozooplanctónica (principalmente pequeños copépodos y larvas de organismos meroplanctónicos) responde a las características del zooplancton de zonas costeras. El carácter de “residente” de las especies correspondientes a caleta Potter fue corroborado por la presencia de las mismas reportada por todos los estudios realizados sobre el mesozooplancton de esta área geográfica (Elwers y Dahms, 1998; Thatje y Fuentes, 2003; Fuentes y Hoffmeyer, 2005; Fuentes, 2006; Fuentes et al., 2008; Garcia et al., 2015).

III.4.4 Dinámica espacio-temporal del mesozooplancton

En esta sección se discutirá brevemente la distribución del mesozooplancton en comparación con estudios previos en la zona. Al igual que lo referente al microzooplancton, se completará la misma con el análisis de la dinámica del mesozooplancton en relación con distintas variables abióticas y bióticas, y los controles “bottom-up” y “top-down” en el Capítulo IV.

Comparando los resultados de esta tesis con los dos únicos trabajos que documentan la variación anual de grupos mesozooplanctónicos en la caleta Potter (Elwers y Dahms, 1998 y Fuentes, 2006), se puede inferir que los valores de abundancia registrados en años en los cuales se produce el congelamiento de la caleta (2002 y 2011), resultan superiores en un orden de magnitud a los hallados en un año sin congelamiento marino (o congelamiento mayormente superficial como ocurrió en 2003, máximo valor de abundancia = $5,3 \cdot 10^2$ ind. m^{-3}). El trabajo de Elwers y Dahms (1998) durante 1996 y 1997 (años con alto grado de congelamiento), sólo analiza la estructura de los copépodos (ver a continuación en este Capítulo), con ausencia de muestras en algunos meses de invierno. De todas maneras en ese trabajo también se documentó la mayor abundancia de este grupo en muestras de mayo y junio de 1996. En tanto, en el año 2011 durante el congelamiento de la caleta, y en el sector interno de la misma, se registraron los mayores valores de abundancia y biomasa de mesozooplancton, coincidentemente con la alta abundancia documentada por Fuentes (2006) en 2002, pero con valores máximos aún superiores a la misma (2011 = $8,8 \cdot 10^3$ ind. m^{-3} y 2002 = $6,5 \cdot 10^3$ ind. m^{-3}) y registrándose los más bajos valores en los meses posteriores al congelamiento (noviembre 2011 y diciembre 2002). Confirmando lo dicho, durante el período de congelamiento, se observaron en este estudio, especies como el copépodo *Stephos longipes* y el eufáusido *Euphausia crystallorophias* que han sido previamente asociadas al hielo marino antártico (Menshenina y Melnikov, 1995; Schnack-Schiel et al., 2001 b; Lee et al., 2013; La et al., 2015). Otro punto a tener en cuenta es que en 2011, días previos al congelamiento marino, se registraron vientos de gran intensidad y dirección oeste. Esto, no sólo favoreció la acumulación de pequeños icebergs cuya unión colaboró con el comienzo del congelamiento marino (ver Capítulo II) sino que además produjo el ingreso de agua desde el exterior de la caleta (Klöser et al., 1994) lo cual favorece el ingreso y acumulación de organismos zooplanctónicos en la zona interna de la misma (Fuentes, 2006).

Es sabido que los copépodos tienen un amplio rango de distribución, forman parte del plancton en todas las zonas biogeográficas del océano y pueden encontrarse en distintos estratos de la columna de agua desde la superficie hasta profundidades abisales (Bradford-Grieve et al., 1999). En este estudio, el patrón de distribución del mesozooplancton total respondió mayormente a la dinámica de los copépodos, especialmente, en el sector interno de caleta Potter durante 2011. De esta manera, este estudio, suma otro antecedente que marca la notable dominancia de los copépodos en el mesozooplancton de esta zona de la caleta (Fuentes, 2006; Garcia et al., 2015) a los ya conocidos para otras bahías de la isla 25 de Mayo (Chojnacki y Weglenska, 1984; Kittel et al., 2001; Walkuz, 2004; Lagos y Manríquez, 2014).

Los máximos valores de abundancia de copépodos se registraron en el mes de junio en el sitio interno de la caleta y en Superficie, concordando con los estudios realizados en otros años en que la caleta permaneció congelada (2011 = $8,34 \cdot 10^3$ ind. m^{-3} , este estudio y 2002 = $6,46 \cdot 10^3$ ind. m^{-3} , Fuentes, 2006). Para el sector externo, los máximos de abundancia fueron un orden de magnitud menor (2011 y 2002 = $4 \cdot 10^2$ ind. m^{-3}) y en períodos previo al congelamiento (vale aclarar que en este

sitio los muestreos en invierno fueron con menor frecuencia por la inestabilidad del congelamiento marino en esa zona). En tanto que para un año con menor grado de congelamiento marino (2003), Fuentes (2006) registró valores máximos del orden de 10^2 ind. m^{-3} , valor comparable a lo hallado por Elwers y Dahms (1998) para 1996 a pesar de que ese año el grado de congelamiento en la caleta fue importante (Schloss et al., 2012), recordando por lo tanto que el estudio de Elwers y Dahms (1998) tiene ausencia de datos para varios meses de invierno. En esta tesis, al igual que en los trabajos anteriormente citados para caleta Potter y otras zonas de la isla 25 de Mayo, las mayores abundancias de copépodos estuvieron representadas por los individuos de pequeña talla de este grupo, en tanto que en los momentos de elevada biomasa de copépodos, los responsables fueron aquellos representantes de mayor talla. Teniendo en cuenta sus hábitos de alimentación, algunos de estos pequeños copépodos debajo del hielo, pueden hacer frente a las bajas abundancias de fitoplancton (situación que se produce en la caleta Potter y otras zonas antárticas, ver Capítulo II), ya que dos de las especies más abundantes (*O. similis* y *C. citer*) están consideradas como omnívoras, pudiendo alimentarse de nano y microzooplancton y otros ítems tróficos, como paquetes fecales y partículas de detritos (González et al., 1994; Kattner et al., 2003; Pond y Ward, 2011). Por otro lado, los grandes copépodos poseen capacidad de pastorear sobre el microzooplancton y grandes diatomeas, presas posiblemente asociadas al hielo marino (Atkinson et al., 1996; Quetin y Ross, 2001) (ver Capítulo IV).

La distribución de los eufáusidos en aguas antárticas suele ser variable (Kittel et al., 1985; Mujica y Asencio, 1990; Ross et al., 2008; Atkinson et al., 2008). En caleta Potter, principalmente en el sitio interno, se observó un patrón de distribución de este grupo similar al de los copépodos, situación que contradice lo mencionado en otros trabajos referidos a aguas antárticas (Rakusa-Suszczewski, 1982; Hosie, 1994; Voronina et al., 1994; Walkus, 2004; Fuentes, 2006) que documentan una relación inversa entre las abundancias de copépodos y krill. Varios autores atribuyen estas disímiles distribuciones a dos tipos de interacciones biológicas como la competencia por el alimento y la predación del krill sobre copépodos (Hernández-León et al., 2001; Walkus, 2004; Fuentes, 2006). Teniendo en cuenta que en áreas con baja producción primaria (como caleta Potter) los eufáusidos no alcanzan a cubrir sus requerimientos energéticos con el poco fitoplancton disponible como alimento (Pakhomov et al., 1997 a y b; Fuentes, 2006), se podría especular que en caleta Potter, el krill se alimentaría de otras presas como algunos copépodos, situación que ocurre también en otras áreas antárticas (Hopkins et al., 1993; Froneman, 1996; Atkinson et al., 1996; Atkinson y Snýder, 1997; Quetin y Ross, 2001; Schmidt et al., 2003). Esto explicaría la elevada abundancia de larvas furcilia halladas en el estrato superficial del sitio interno (cuya concentración resultaba observable a simple vista al realizar los orificios en el hielo para obtener las muestras), cuando el congelamiento marino era importante. Lo anterior probablemente fue facilitado por la elevada abundancia de copépodos, ciliados y otros protozoos existentes (ver Capítulo IV). La distribución de la biomasa de este grupo estuvo representada por los juveniles y adultos. En 2011 esos estadios fueron muy poco

abundantes en comparación con lo documentado por Fuentes (2006) para caleta Potter y otros autores para distintas zonas antárticas (Loeb et al., 2003 a, b) (ver la sección Distribución y ciclo de vida de *E. superba* en este capítulo).

Los grupos taxonómicos restantes del mesozooplancton, no mostraron un patrón de distribución temporal definido, registrando como característica en común, la escasa presencia bajo el hielo marino, rasgo ya observado en los pocos trabajos que documentan la abundancia de mesozooplancton (excepto copépodos y krill) en ese tipo de ambiente. Sólo larvas de organismos meropláctónicos y pterópodos tuvieron mayor representación en las muestras cuantitativas de invierno de 2011, quetognatos y ctenóforos también se hallaron en estas muestras pero en forma muy escasa y sólo en profundidad. Sin embargo, durante la realización de muestreos bajo hielo marino y mediante buceos fue registrada una importante presencia de plancton gelatinoso (medusas, pterópodos y ctenóforos), lo cual también había sido observado por el personal invernante de la base Jubany en años anteriores (citado en Fuentes, 2006). Esto sugiere la importancia de realizar trabajos a futuro con metodologías más adecuadas, que nos acerquen al conocimiento del rol de estos organismos en la trama trófica bajo el mar congelado de caleta Potter.

La variación temporal de las características de la caleta (grado de congelamiento y mayor o menor aporte de agua de derretimiento) influyó notoriamente en la distribución horizontal y vertical de los grupos mesozoopláctónicos estudiados en la caleta Potter. El hecho que durante el período de congelamiento se encontraran las mayores abundancias en el sitio interno (teniendo en cuenta que fue el sitio con mayor número de muestreos y de mayor grado de congelamiento) y en superficie, posiblemente esté relacionado con la abundancia de alimento disponible asociado al hielo marino (Quetin et al., 1996; Quetin y Ross, 2001; Atkinson et al., 2008; Arrigo et al., 2009; Massom y Stammerjohn, 2010). Durante los períodos en los que la caleta no se encontró congelada, sólo los copépodos (ciclopoideos en particular) y adultos de eufáusidos fueron más abundantes en el sitio interno que en el externo, aunque en ambos sitios los copépodos fueron dominantes. Durante el verano hay diferencias en la composición del mesozooplancton documentadas en aguas de la isla 25 de Mayo, siendo dominantes los copépodos cerca y lejos de la costa tanto en la caleta Potter (Fuentes, 2006; Garcia et al., 2015) como en la bahía Guardia Nacional (Fuentes, 2006; Lagos y Manríquez, 2014), mientras que en la bahía Almirantazgo (Kittel et al., 2001) al alejarse de la costa decrece la representación porcentual de copépodos y aumenta la de salpas debido al ingreso de masas de agua desde el mar de la Flota. En esta isla, debido a la gran superficie cubierta por glaciares (ver Capítulo II) las zonas adyacentes a la costa reciben un importante volumen de agua de derretimiento glaciario, que conduce a masas de agua menos saladas y más frías en superficie que aquellas de zonas alejadas de la costa. Esta situación contribuiría a crear una alta variabilidad en las condiciones oceanográficas, especialmente durante los meses de verano, generando cambios a corto plazo en los patrones de distribución y abundancia del zooplancton a distintas profundidades y a diferentes distancias de la costa (Kittel et al., 2001). A pesar de lo mencionado, de este estudio no surgió para el período

analizado, un patrón de distribución vertical claramente definido para ninguno de los grandes grupos taxonómicos (*O. similis* y *E. superba* se analizarán individualmente en las siguientes secciones). Sin embargo algunos grupos, como larvas meroplanctónicas, anfípodos y salpas, presentaron mayor abundancia en muestras de Superficie del sitio externo de la caleta, posiblemente por efecto del intercambio de masas de agua con la bahía Guardia Nacional y el mar de la Flota (Fuentes, 2006; Sangrá et al., 2011; Lagos y Manríquez, 2014). Los copépodos calanoideos presentaron mayor abundancia en Superficie en el Sitio 1 y en las muestras de Fondo del Sitio 2, lo cual aparentemente reflejaría la influencia de las distintas características ambientales (producto del agua de derretimiento del glaciar), hidrográficas y de disponibilidad de alimento en cada sitio sobre la distribución de especies con capacidad de migración vertical como *M. gerlachei*, *C. acutus*, *C. propinquus* y *R. gigas* (Atkinson et al., 1996; Atkinson y Sinclair, 2000). En relación con lo anterior, en las últimas campañas antárticas de verano se realizaron estudios complementarios a esta tesis, que buscan analizar la migración vertical y la variación día-noche de especies mesozooplanctónicas en la caleta Potter (Garcia et al., en preparación).

III.4.5 Distribución y ciclo de vida de *Oithona similis*

Oithona similis es una especie cosmopolita, con amplia distribución y abundancia tanto en regiones costeras como oceánicas (Atkinson, 1998). El estudio de su abundancia, biomasa y papel ecológico ha tenido especial énfasis en las últimas décadas (Sabatini y Kiørboe, 1994; Kiørboe y Sabatini, 1995; Nielsen y Sabatini, 1996; Atkinson, 1998, Gallienne y Robins, 2001; Pond y Ward, 2011). Además, los valores de abundancia de *O. similis* registrados en distintas zonas antárticas demuestran que la distribución de esta especie en esta región es muy variable (Menshenina y Rakusa-Suszczewski, 1992; Franz y Gonzalez, 1995; Metz, 1995; Elwers y Dahms, 1998; Fuentes, 2006; Garcia et al., 2015). Algunos autores indican que es probable que *O. similis* se beneficie del aumento de las temperaturas marinas, sobre todo en las latitudes altas (Pond y Ward, 2011), debido a que por la reducción de la capa de hielo se prevé que aumente la prevalencia de la estructura microbiana (Hansen et al., 2003) dando a *O. similis* un importante papel por su omnivoría y acción en el proceso de reciclado (Kattner et al., 2003; Poulsen y Iversen, 2008).

En este estudio los picos de abundancia de *O. similis* fueron del mismo orden que los documentados en la zona del Frente Polar y cercanía de las islas Georgias del Sur (Atkinson, 1998) al igual que los hallados en caleta Potter por Fuentes (2006) para otro año con alto grado de congelamiento (2002) y un orden de magnitud mayor que los registrados por este mismo autor para 2003 y por Elwers y Dahms (1998) para 1996 y 1997, este último estudio con ausencia de muestras en invierno. Según Walkuz et al. (2004) esta especie se adapta muy bien a ambientes costeros donde los factores que regulan su crecimiento y reproducción poseen una variación temporal muy marcada. El aumento de la abundancia de *O. similis* bajo el hielo marino fue previamente documentado para caleta

Potter (Fuentes, 2006) y para otras zonas antárticas como bahía Almirantazgo (Fukuchi y Tanimura, 1981), el mar de la Flota (Delgado et al., 1998) y el mar de Weddell (Menshenina y Melnikov, 1995). La capacidad de alimentación omnívora de esta especie le otorga una gran ventaja para adaptarse a ambientes donde la productividad primaria es muy baja (Atkinson, 1998; Pond y Ward, 2011).

Estudios anteriores han indicado que *Oithona* spp. es un migrante estacional dudoso o débil que vive en la capa superior de 200 m la mayor parte del año (Metz, 1995, 1996; Atkinson y Sinclair, 2000), lo cual se correspondería con lo observado en un sistema poco profundo como la caleta Potter, donde tanto copepoditos como nauplii se distribuyen por toda la columna de agua. Con respecto a la dinámica de los estadios del ciclo de vida de *O. similis*, la presencia de copepoditos en todas las muestras del año parece ser un patrón común en esta caleta (Elwers y Dahms, 1998; Fuentes, 2006; Garcia et al., 2015), en la bahía Guardia Nacional (Fuentes, 2006), en la isla 25 de Mayo (Menshenina y Rakusa-Suszczewski, 1992) y en el mar de Weddell (Franz y Gonzalez, 1995; Metz, 1995). La presencia de hembras ovígeras (y de nauplii inclusive bajo el hielo) durante todos los períodos del año podría ser señal de la existencia de una reproducción continua en esta especie (Fransz y Gonzalez, 1995; Metz, 1996) que suele ser documentada para el período previo a los meses de mayor productividad primaria (Atkinson, 1998). Hay diversas opiniones sobre en que momento de la fase naupliar esta especie comienza a alimentarse (Sabatini y Kiørboe, 1994). Sin embargo su presencia durante el período invernal (acompañada por estadios copepoditos) también ha sido documentada para otras regiones polares (Zamora-Terol et al., 2013) donde, al igual que lo registrado en esta tesis, los adultos también se encuentran presentes durante los períodos de mayor productividad.

A pesar de ser una zona de baja abundancia de fitoplancton y de encontrarse con muchos probables predadores, gracias a su estrategia reproductiva y capacidad de adaptar su dieta, *O. similis* parece encontrar en caleta Potter un lugar adecuado para la permanencia, durante todo su ciclo de vida. Dato corroborado por la mayor abundancia de adultos, incluidas hembras ovígeras (y sacos de huevos observados libres en las muestras) en el sitio interno de la caleta y la presencia de nauplii y copepoditos (estos últimos con las más altas abundancias) tanto durante el congelamiento marino como en los períodos previos y posteriores al mismo en el año 2011.

III.4.6 Distribución y ciclo de vida de *Euphausia superba*

Pocas especies de organismos pelágicos han recibido tanta atención de los investigadores como el krill antártico (*E. superba*). Esto se debe a que la especie posee un rol sumamente importante en la red alimenticia del océano Antártico (Stowasser et al., 2012), es un recurso potencialmente valioso (Nicol et al., 2012) y es una especie que al encontrarse fuertemente asociada al hielo marino durante su ciclo de vida temprano (Siegel y Loeb, 1995) sus poblaciones en el futuro pueden verse afectadas por las actuales reducciones en la cobertura de hielo (Atkinson et al., 2004; Flores et al., 2012) con la

correspondiente alteración de toda la red trófica, la pesca no sustentable y otros factores (Flores et al., 2012).

Los valores de abundancia y biomasa registrados para *E. superba* en esta tesis fueron mucho más bajos que los hallados por Fuentes (2006) (aunque el máximo de abundancia registrado en esta tesis fue mayor, en muchas muestras del año 2011 no se encontró representantes de esta especie) para caleta Potter y por otros autores anteriormente nombrados, para aguas antárticas. Fuentes (2006) registra, a lo largo de un año con alto grado de congelamiento (2002), valores de biomasa entre uno y cuatro órdenes de magnitud superiores al máximo registrado en este estudio (noviembre 2002 = $3 \cdot 10^6 \mu\text{g C l}^{-1}$, enero 2011 = $7 \cdot 10^2 \mu\text{g C l}^{-1}$). Sin embargo, la distribución de los estadios de vida de *E. superba* en 2002 fue similar a la documentada en la sección III.3.8 de esta tesis. Dos estudios correspondientes a ese año para caleta Potter (Fuentes, 2006) e isla Elefante (Loeb et al., 2003a) registran la presencia de larvas caliptopis y furcilia tempranas (I a III) en los primeros meses del año (enero a marzo), relacionando ésto con la existencia de una temprana puesta de huevos en el verano austral, situación que se corrobora con la dominancia de larvas (nauplius, metanauplius) y huevos registrados para esa época del año en 2011. Según varios autores, la aparición de estadios larvales tempranos en enero se debe a que la primera puesta de huevos ocurriría en el mes de diciembre (Marr, 1962, Huntley y Brinton, 1987; Nicol, 2006), hecho que también se observa en esta tesis con la presencia de huevos y metanauplii en diciembre de 2010. Otros autores para años y áreas favorables en términos de reproducción del krill (Hempel y Hempel, 1982; Rakusa-Suszczewski, 1982; Witek et al., 1985) registran huevos y larvas en cantidades de 10^3 m^{-3} , más de dos órdenes de magnitud superiores a los registrados en esta tesis. Loeb et al. (2003a) y Fuentes (2006) destacan la muy baja presencia de juveniles de *E. superba* en el período de 2002 mencionado antes, estadio no registrado en las muestras de verano de 2011 durante este estudio.

Por otro lado, la observación de metanauplii y huevos en los meses de marzo y abril de 2011 en el sitio externo de la caleta sería resultado de un nuevo pulso reproductivo, debido a que *E. superba* puede llegar a tener más de una puesta de huevos al año (Ross y Quetín, 1983). Durante los meses de abril y mayo el aumento de la biomasa de larvas furcilia se debe al mayor tamaño de los estadios IV a VI, cuya presencia se registra más tardíamente (junio-julio) en los trabajos de Fuentes (2006) para caleta Potter y Daly (2004) para la zona oeste de la península Antártica durante el año 2002. Los juveniles de *E. superba* fueron hallados en esta tesis sólo en las muestras del sitio externo de la caleta en el mes de mayo. Loeb et al (2003b) atribuyen situaciones similares a una posible demora en la reproducción y migración del krill hacia zonas costeras.

Bajo el hielo marino dominaron las larvas furcilia coincidentemente con lo registrado por otros autores en muestreos invernales en distintas zonas antárticas (Sieguel et al., 2001; Daly, 2004; Fuentes, 2006). La alternancia de estadios de furcilia (de II a VI) durante junio de 2011 posiblemente tenga que ver con el número de puestas de huevos en el año, referido en el párrafo anterior.

Luego del período de congelamiento en 2011, no se encontraron ejemplares de *E. superba* de ninguno de sus estadios, excepto sólo un ejemplar adulto que fue cuantificado y un juvenil que fue observado en las muestras cualitativas de noviembre en el sitio externo de caleta Potter. El bajo número de individuos de esta especie recolectados a lo largo de todo el año, posiblemente se deba a que la metodología de muestreo empleada no sea la más adecuada para representar juveniles y adultos de krill. De acuerdo con esto, Frazer et al. (2002) en un estudio comparativo, obtuvieron un mayor número de individuos de mayor talla mediante buceo autónomo que en muestreos con redes, lo que indicaría la necesidad de un cambio de metodología de muestreo (ver Atkinson et al., 2012).

En cuanto a la distribución vertical de los estadios de vida de *E. superba*, la presencia de larvas nauplius y calitopis exclusivamente en Fondo y Superficie respectivamente, se debería a que las segundas mencionadas constituyen el primer estadio del ciclo de vida que se alimenta. Su presencia en superficie en sitios poco profundos (Marr, 1962; George, 1980) probablemente se relacione con la ubicación del alimento disponible. Por otro lado, la presencia de huevos y metanauplii tanto en Fondo como en Superficie probablemente tenga que ver con la poca profundidad de la caleta Potter, fenómeno ya observado en zonas poco profundas en el mar de la Flota (Mujica y Asencio, 1990). Según algunos autores (Quetin et al., 1996; Quetin y Ross, 2001), las larvas de *E. superba* estarían muy adaptadas al ambiente por debajo del hielo marino, alimentándose de microalgas y de la comunidad microbiana existente en el hielo; lo cual explicaría la mayor abundancia de furciliias en las muestras superficiales en el invierno de 2011. Mientras que los adultos y juveniles se distribuyen preferentemente en el fondo de la columna de agua alimentándose de detritos y material heterotrófico (Perissinoto et al., 2000) y, durante el invierno, consumiendo sus reservas lipídicas (Hagen et al., 2001). En suma, como se ha descrito, el hielo marino juega un rol fundamental en el ciclo de vida del krill tanto por su asociación al alimento disponible como ofreciendo protección de algunos predadores (Siegel y Loeb, 1995; Nicol, 2006).

Por todo lo anterior podemos concluir que la baja abundancia de individuos juveniles y adultos en la época de verano se correspondería con inviernos previos con congelamiento levemente superficial de la caleta (Fernandez Ajó, Moretini, comunicación personal). Caleta Potter en el verano de 2011 por la baja abundancia fitoplanctónica y poca profundidad, posiblemente no sería un escenario ideal para la reproducción de *E. superba*, sin embargo, la presencia de huevos y estadios metanauplii y hembras ovígeras previo al congelamiento contradicen esta suposición y sugieren que la puesta de huevos pudo ocurrir en la bahía Guardia Nacional adyacente. Además la caleta en años con alto grado de congelamiento marino (como 2011) propiciaría el reclutamiento de furciliias, produciendo gran abundancia de individuos adultos en años posteriores. Esto último se ha corroborado con las observaciones registradas en el verano de 2012/2013, cuando la abundancia de adultos y juveniles de *E. superba* fue notoria a simple vista durante los muestreos (López Abbate, comunicación personal) y en el estudio de las muestras obtenidas (García, datos bajo análisis).

III.4.6 Conclusiones del capítulo III

Los tintínidos dominaron el microzooplancton, principalmente en el sector interno de caleta Potter y antes del congelamiento marino, presentando mayores valores que en otras áreas antárticas. En tanto, los dinoflagelados y ciliados aloricados presentaron menores valores de abundancia y biomasa que en otras áreas antárticas, especialmente durante el precongelamiento.

El microzooplancton fue dominado por *Codonellopsis balechi* en términos de abundancia y por las larvas nauplius de copépodos en biomasa.

Los valores de abundancia del microzooplancton durante el período de congelamiento fueron muy menores a los registrados en otros estudios en el mar congelado antártico. En este período posiblemente se subestimó la presencia del ciliado aloricado *Strombidium* que fue mayormente observado durante el postcongelamiento asociado al derretimiento del pack de hielo.

Algunos antecedentes mencionan durante el período previo y posterior al congelamiento, la dominancia de *Cymatocylis affinis/convallaria* y una baja diversidad de tintínidos. Contrariamente, en esta tesis se observa mayor abundancia de tintínidos en abril, período en el que dominó *C. balechi* y se observó la presencia de un mayor número de especies que en otras fechas de muestreo.

El microzooplancton se distribuyó, en mayor grado, en Superficie en el Sitio 1 y en Fondo en el Sitio 2.

La importante presencia de *C. balechi*, *Gyrodinium lachryma* y los géneros *Strombidium* y *Protoperidinium* los integra dentro del “zooplancton residente” en la zona interna de la caleta, donde encontrarían habitat adecuado y alimento necesario para desarrollarse en importantes abundancias.

En cuanto al mesozooplancton, la red de 200 μm de diámetro de poro sería efectiva para analizar la abundancia de *Oithona similis* en caleta Potter, aunque no para estudios poblacionales, para lo cual se recomienda utilizar una red de 80 μm de diámetro de poro.

Los mayores valores de abundancia de mesozooplancton se relacionan con el alto grado de congelamiento de la caleta durante 2011, en comparación con años de poco congelamiento marino. La variabilidad en estos datos podría deberse también a la influencia de las mareas, los vientos, el intercambio de aguas con la bahía Guardia Nacional y la mezcla vertical de las aguas.

El mesozooplancton en caleta Potter durante 2011 estuvo dominado por copépodos, estos han sido documentados como muy abundantes en otras áreas antárticas. Dentro de los copépodos la dominancia de los ciclopoideos en términos de abundancia y de los calanoideos en biomasa ha sido documentada anteriormente para caleta Potter y otras áreas antárticas.

Coincidentemente con esta tesis, varios autores mencionan la dominancia de *O. similis* dentro de los ciclopoideos (y el mesozooplancton general) jugando un importante papel en el proceso de reciclado en ambientes costeros. A su vez, el notable aumento de la abundancia de *O. similis* observado bajo el hielo marino en caleta Potter fue previamente destacado en otros estudios. A pesar de ser una zona de baja abundancia de fitoplancton y de encontrarse con muchos probables

predadores, gracias a su estrategia reproductiva y capacidad de adaptar su dieta, *O. similis* parece encontrar en caleta Potter un lugar adecuado para su permanencia durante todo su ciclo de vida. Este hecho fue corroborado por la mayor abundancia de adultos, incluidas hembras ovígeras en el sitio interno de la caleta y la presencia de nauplii y copepoditos durante todo el año 2011.

■ Teniendo en cuenta su biomasa en carbono, los calanoideos fueron los mayores representantes de los copépodos. Especies como *Ctenocalanus citer* y *Calanus propinquus* mostraron la mayor representación porcentual en esta tesis en caleta Potter.

■ Otras especies de menor representación (*Metridia gerlachei*, *Rhincalanus gigas* y *Calanoides acutus*) ingresan a la caleta Potter desde el mar de la Flota, que a su vez recibe una fuerte influencia de las masas de agua del mar de Weddell (donde son muy abundantes los calanoideos de gran tamaño) y del mar de Bellinghausen (que posee aguas con una mayor diversidad de copépodos) mientras que algunas especies como *Stephos longipes* son comúnmente asociadas al hielo marino. Esta composición de copépodos es común en aguas antárticas.

■ Los eufáusidos resultaron ser el grupo de mayor relevancia en términos de biomasa del mesozooplancton en caleta Potter, aunque su representación relativa fue menor a estudios previos en la zona. Esta diferencia se debe mayormente a que en 2011 se registró una abundancia muy baja de juveniles y adultos. En tanto, la elevada abundancia de estadios larvales podría estar relacionada con el alto grado de congelamiento observado en el sector interno de la caleta en 2011 y la disponibilidad de alimento existente en estas condiciones.

■ *Euphausia superba* fue la especie con mayor abundancia de este grupo pero más de un orden de magnitud inferior a lo registrado en otros estudios. Sin embargo, la distribución de los estadios de vida de *E. superba* en 2011 fue similar a la documentada para otro año con alto grado de congelamiento marino (2002).

■ Caleta Potter por su poca profundidad y baja abundancia fitoplanctónica registrada en el verano de 2011, posiblemente no sería un escenario ideal para la reproducción de *E. superba*, sin embargo, la presencia de huevos, estadios metanauplii y hembras ovígeras previamente al congelamiento contradicen esta suposición. Además, en años con alto grado de congelamiento de la caleta (como el 2011) propiciaría el reclutamiento de larvas furcilia, que encontrarían alimento y refugio bajo el hielo marino, produciendo una gran abundancia de individuos adultos en años posteriores.

■ Los organismos meroplanctónicos fueron el segundo grupo con mayor abundancia del mesozooplancton, con valores superiores a los observados anteriormente para caleta Potter. Siendo altas las abundancias de larvas de anélidos, gasterópodos, ascidias y equinodermos, posiblemente por influencia de la intensidad del viento.

■ Posiblemente la baja abundancia de *Salpa thompsoni* (y adultos de *E. superba*) esté relacionada con la pobre cantidad de fitoplancton disponible como alimento. A su vez, esto significaría una menor competencia (y predación) con otros organismos mesozooplanctónicos, lo que

contribuiría a la dominancia de copépodos y la presencia de otros taxa (anfípodos, ostrácodos, pterópodos y meroplankton) con poca representación en estudios previos para la isla 25 de Mayo.

■ La abundancia de ctenóforos, medusas y pterópodos podría estar subestimada debido a la metodología de muestreo. La importante presencia de estos taxa bajo el mar congelado (documentado en videos y fotos) merece especial atención en futuros estudios ecológicos en caleta Potter.

■ La composición del mesozooplankton muestra una buena representación de especies comúnmente “residentes” en caleta Potter (pequeños copépodos y algunas larvas meroplanktonicas) y una leve mayor presencia de especies “esporádicas” (“Otros grupos”, grandes copépodos y larvas meroplanktonicas) que ingresan a la caleta por el efecto de las corrientes marinas y que posiblemente permanezcan en la misma por interacciones favorables y buena adaptación a los recursos alimenticios.

■ Se observó una fuerte variación temporal del mesozooplankton, con altos valores durante el período invernal, caracterizado por elevadas abundancias de pequeños copépodos y larvas furcilia de krill que se alimentarían de la biota asociada al hielo. Los períodos pre y post congelamiento indicaron una alta variabilidad en la abundancia del mesozooplankton, producto de la influencia de factores ambientales como estratificación de la columna de agua e interacciones como la predación y la competencia.

■ La distribución horizontal y vertical del mesozooplankton estuvo claramente influenciada por la variación temporal en las características de la caleta (grado de congelamiento y aporte de agua de derretimiento). En consecuencia, durante el período de congelamiento se encontraron las mayores abundancias en el estrato Superficie del Sitio 1, posiblemente relacionado con el alimento asociado al hielo marino. Durante los períodos pre y post congelamiento la alta variabilidad de las condiciones meteorológicas y oceanográficas (el derretimiento glaciario, los vientos y las corrientes marinas), generó cambios a corto plazo en los patrones de distribución y abundancia del mesozooplankton a distintas profundidades y distancias en la caleta Potter durante el año 2011.

CAPÍTULO IV

EFFECTO DEL DERRETIMIENTO GLACIARIO SOBRE LA TRAMA TRÓFICA PLANCTÓNICA EN CALETA POTTER

IV.1 Introducción

IV.1.1 Dinámica del micro y mesozooplankton en relación con el derretimiento glaciar y el congelamiento marino

Como se dijo en los capítulos previos, uno de los efectos del calentamiento global en la península Antártica es el retroceso en su extensión y el aumento en la producción de agua de derretimiento de los sistemas glaciares (Domínguez y Eraso, 2007; Rückamp et al., 2011). Varios estudios documentan la posible influencia de este fenómeno en la dinámica del hielo marino y en el ecosistema costero antártico (Stammerjohn et al., 2008 a y b; Massom y Stammerjohn, 2010; Flores et al., 2012).

Los mares que rodean la Antártida reciben en la actualidad cantidades crecientes de agua procedente del derretimiento de la capa de hielo de este continente (Shepherd et al., 2012). En respuesta a esto, en las últimas décadas, se ha registrado una disminución de la salinidad superficial en esta región (Ozaki et al., 2009; Hellmer et al., 2011) y un aumento del nivel del mar a lo largo de la costa de la península Antártica (Rye et al., 2014). En este sector, durante los períodos de descarga glacial, el agua producto del derretimiento transporta altas cantidades de material sedimentario afectando tanto las tasas de sedimentación como la penetración de la luz en la columna de agua (Schloss y Ferreyra, 2002; Barnes y Kaiser, 2007; Hass et al., 2010). Si el calentamiento actual continúa, se puede esperar un aumento en la descarga de agua de derretimiento glaciar produciendo un alto grado de turbidez que afecte a los ambientes costeros (Hass et al., 2010).

Aunque el hielo marino de la Antártida está experimentando un ligero aumento en la extensión total, los principales cambios regionales están ocurriendo en sus características espacio-temporales (sobre todo en el hielo marino estacional) con efectos conocidos en la región de la península Antártica occidental (ver Capítulos I y II). En una reciente revisión bibliográfica Massom y Stammerjohn (2010) analizan los cambios del hielo marino de la Antártida y su variabilidad física e implicaciones ecológicas. Estos autores describen el rol primordial que juega el hielo marino en los ciclos biogeoquímicos y en la estructura y dinámica de los ecosistemas del océano Antártico, afectando de una manera compleja a todos los niveles tróficos. Es sabido que el hielo marino contribuye significativamente a la variabilidad en la producción primaria de alta latitud, al servir como un sustrato para la biomasa de fitoplancton; afectando la dinámica de los nutrientes, la estratificación del océano y la disponibilidad de luz, y generando extensas floraciones de fitoplancton a partir de su derretimiento en primavera-verano (Arrigo et al., 2008; Smith y Comiso, 2008). La

población permanente de fitoplancton contenida dentro de la cubierta de hielo marino proporciona una fuente de alimento fundamental para herbívoros como el krill (*Euphausia superba*) durante épocas del año en que los recursos alimenticios en la columna de agua son escasos (Quetin y Ross, 2001). Además, el hielo marino también es un hábitat clave durante etapas críticas del ciclo de vida de varios organismos planctónicos dando, además de alimento, refugio de los depredadores aéreos (Smetacek et al., 1990; Tynan et al., 2009). Los cambios en la estacionalidad del hielo marino, en términos de momento del año de avance y retroceso y duración del congelamiento parecen explicar de forma directa la alteración de las relaciones fenológicas de especies claves (Stammerjohn et al., 2008b), afectando el hábitat, tipo y disponibilidad de alimentos, distribución de las especies y, por tanto, la dinámica de los ecosistemas y los ciclos biogeoquímicos (Ducklow et al., 2007). Por ejemplo, en el sector oeste de la península Antártica, se ha documentado que la magnitud del bloom de fitoplancton de primavera es menor tras inviernos con reducida cubierta de hielo marino. Esto es, en años con poco hielo marino invernal la superficie del mar expuesto conduce a profundas capas de mezcla en invierno, y a una reducción de la estratificación de la columna de agua en la primavera siguiente. (Venables et al., 2013; Garzio y Streinberg, 2013). Otro ejemplo de esto se observa en la variación de los patrones espaciales de ciliados en el mar de Amundsen, donde la diversidad y distribución de las especies se encuentra influenciada por el retroceso del hielo marino (Griffiths, 2010; Jiang et al., 2013, 2014.).

En caleta Potter, se ha documentado el efecto de la generación de agua de derretimiento y el retroceso glaciar tanto en el bentos (Sahade et al., 1998; Tatian et al., 2008; Husmann, 2012; Torre et al., 2012) como en el fitoplancton (Schloss, 1997; Schloss et al., 2012, 2014), pero son escasos los estudios que analizan la influencia del derretimiento glaciar y el congelamiento marino sobre el zooplancton (Fuentes, 2006; García et al., 2015).

IV.1.2 La trama trófica antártica y la influencia del cambio climático global en el acoplamiento/desacoplamiento de las asociaciones predador/presa

Como se dijo en el capítulo I (ver sección I.1.3.c), la descripción tradicional del ecosistema marino antártico respondía a un modelo de “red trófica clásica” consistente en diatomeas-herbívoros consumidores superiores. La característica de la transferencia de carbono está asociada a que el zooplancton esté dominado por copépodos, salpas o krill como principal consumidor primario (Loeb et al., 1997; Ross et al., 1998). El krill es una especie clave dentro de la red trófica marina antártica (El-Sayed, 1985; Frazer et al., 2002), ya que constituye el alimento de calamares, peces, pingüinos y otras aves marinas, focas y ballenas. Por otro lado, los copépodos también han sido descritos, posteriormente, como importantes herbívoros dentro de esta red trófica antártica (Pane et al., 2004).

La perspectiva de “cadena trófica simple” del ecosistema marino, fue modificada con el tiempo. Azam et al. (1983) propusieron el término “*microbial loop*” para definir, dentro de la “trama

trófica microbiana”, una vía paralela a la vía clásica fitoplancton-copépodos-peces (Steele, 1974), donde el microzooplancton actúa como el vínculo conector entre la comunidad microbiana y el zooplancton de mayor tamaño. Por ejemplo, dentro del microzooplancton, los tintínidos y los ciliados aloricados son importantes consumidores de la producción auto y heterotrófica microbiana (Sherr y Sherr, 1988; Gifford, 1991) y, a su vez, son presas de muchos metazoos (Laval-Peuto et al., 1986; Lynn y Montagnes, 1991; Pierce y Turner, 1992; Alder, 1995).

Sobre la base de esta nueva visión de la trama trófica pelágica, Legendre y Rassoulzadegan (1995) propusieron la existencia de 4 patrones principales de relaciones tróficas: la trama trófica “herbívora” (conformada por fitoplancton de gran tamaño y zooplancton; en este caso los organismos que conforman el mesozooplancton son los herbívoros dominantes); la trama trófica “multívora” (donde el mesozooplancton y el microzooplancton poseen una importancia similar); la trama trófica “microbiana” (constituida además por pequeñas algas eucariotas, cianobacterias y bacterias heterótrofas, donde el Nitrógeno Orgánico Disuelto (NOD) es abundante y se produce un alto reciclado de nutrientes) y el “bucle microbiano” (donde el NOD es escaso y las bacterias compiten con el fitoplancton por los nutrientes). Estos autores proponen la existencia de un “continuum” entre los diferentes tipos de comunidad, siendo la mezcla o estratificación de la columna de agua y la disponibilidad de nutrientes los factores responsables del paso desde un patrón trófico a otro.

A partir del desarrollo de técnicas genéticas que ha estimulado la identificación de una gran diversidad de microorganismos (Not et al., 2009, Pawlowski et al., 2011), se han propuesto nuevos modelos en la trama trófica marina (Jiao et al., 2010). Un ejemplo es el reciente trabajo de Hlaili et al. (2014) que discrepan con los clásicos puntos de vista de la ecología del plancton, esto es, que la red trófica herbívora está dominada por mesozooplancton que consume el fitoplancton y que la red trófica microbiana se basa en microzooplancton consumiendo significativamente bacterias. Estos autores sugieren, que el fitoplancton es consumido mayormente por el microzooplancton, siendo su principal fuente de alimento, identificando una “red trófica fito-microbiana”; además de la ya conocida “red trófica poli-microbiana”, donde el microzooplancton consume similares cantidades de diversos tipos de alimentos. Estos resultados llevaron a una (re) definición de los modelos conceptuales correspondientes a las cuatro vías tróficas para el plancton, es decir, herbívora, multívora, y dos tipos de tramas tróficas microbianas.

El estudio realizado por Fuentes (2006) en caleta Potter, señala la existencia de tramas tróficas en las cuales el krill y el copépodo cyclopoideo *Oithona similis* se alternan como especies importantes dentro de la comunidad planctónica. De esta manera, cuando el krill es el principal consumidor de fitoplancton, a través del pastoreo y de la producción de paquetes fecales se estaría produciendo un importante flujo de material hacia el fondo marino. En cambio, cuando el zooplancton está dominado por *O. similis*, el impacto sobre la comunidad fitoplanctónica y el flujo de material hacia el fondo es menor (produce paquetes fecales con baja tasa de sedimentación y una proporción de estos son reciclados en la columna de agua). Sin embargo, la omnivoría con preferencia por células

móviles le permite a especies como *O. similis* sobrevivir y reproducirse en ambientes como caleta Potter, ya que no depende exclusivamente del fitoplancton para cubrir sus demandas (Atkinson, 1998; Dubischar et al., 2002). Así, la alimentación basada en microzooplancton representa un importante eslabón entre la red trófica microbiana y los niveles tróficos superiores, otorgando además una ventaja adaptativa a las especies que la practican (Turner y Tester, 1992; Nielsen y Sabatini, 1996; Nejtgaard et al., 2001).

La biomasa del fitoplancton en aguas del océano Antártico es a menudo dominada por componentes microbianos de la red trófica, mayormente pico y nanofitoplancton (Laubscher et al., 1993) y, aunque el krill, los copépodos y las salpas son importantes herbívoros en algunas regiones del océano Antártico (Dubischar y Bathmann, 1997), los más pequeños herbívoros correspondientes al microzooplancton a menudo surgen como los más significativos (Hewes et al., 1987; Burkill et al., 1995; Becquevort, 1997). De esta forma, el interés por el microzooplancton, en la interpretación de los procesos biológicos que ocurren en el océano Antártico, aumentó desde hace unas décadas debido al descubrimiento de su importancia como un eslabón clave en la transferencia de materia orgánica producida por pico y nanoplancton al mesozooplancton (Burkill et al., 1995; Umani et al., 1998; Henjes, 2004; Safi et al., 2007). La región oeste de la península Antártica es una zona muy productiva estacionalmente, que soporta grandes poblaciones de krill, mamíferos marinos y aves (Ducklow et al., 2012), por lo que no es de extrañar que en este sector se observe una elevada biomasa microzooplanctónica durante el período más productivo del año (Garzio y Streinberg, 2013).

Estudios recientes han demostrado que el cambio climático influye fuertemente en los ecosistemas acuáticos a escala global, afectando de manera notoria la dinámica de la comunidad planctónica (Beaugrand et al., 2003; Aberle et al., 2007, 2012). Los primeros efectos del cambio climático se evidencian a través de las modificaciones locales en la base de la cadena alimentaria, esto es: alteraciones en la biomasa y composición de especies de los productores primarios planctónicos y el zooplancton (Clarke et al., 2007; McClintock et al., 2008; Montes -Hugo et al., 2009). Se prevé que el calentamiento afectará a los diferentes niveles tróficos de manera desigual, lo que se traduce en un desacople (falta de coincidencia) temporal entre los depredadores y sus presas (Durant et al., 2007; Thackeray et al., 2010). Sin embargo, se requiere un acoplamiento temporal de los picos de zooplancton con el aumento de la biomasa fitoplanctónica de primavera, para proporcionar una transferencia de energía eficiente a la red alimentaria, principalmente en el inicio de la temporada de crecimiento. Por lo tanto, la falta de acoplamiento del fitoplancton con el zooplancton herbívoro bajo condiciones de calentamiento, que se ha documentado en el agua dulce y en el ambiente pelágico marino (Edwards y Richardson, 2004; Winder y Schindler, 2004), es un motivo de preocupación. La hipótesis de acoplamiento/desacoplamiento (“match/mismatch”, Cushing, 1969, 1990) establece que si el mayor gasto de energía reproductiva de un nivel trófico superior (el depredador) se produce al mismo tiempo que la mayor disponibilidad del nivel trófico inferior (la presa), entonces el reclutamiento será alto, es decir, el requisito del depredador coincide con la disponibilidad de los

recursos proporcionados por la presa. Si hay una falta de correspondencia entre la necesidad de alimento y la disponibilidad de alimento, entonces la supervivencia y el reclutamiento serán bajos.

Actualmente se sabe que el microzooplancton tiene un papel importante como intermediario trófico entre productores primarios y el mesozooplancton (Johansson et al., 2004; Landry y Calbet, 2004; Sommer et al., 2005; Calbet, 2008). Se supone que el calentamiento global hará reforzará el control “top-down” del fitoplancton por el microzooplancton (Rose y Caron, 2007) ya que el crecimiento de protistas heterótrofos depende mucho más de la temperatura que el de los autótrofos. Esta hipótesis fue confirmada por estudios que documentan que el aumento de la temperatura atmosférica acelera el crecimiento y recambio de especies del microzooplancton (ver Aberle et al., 2012). No obstante, en muchos casos la respuesta del microzooplancton a la temperatura es indirecta (Boyd et al., 2010), por ejemplo, el aumento de temperatura en los océanos puede afectar la dinámica del microzooplancton mediante la modificación de la concentración, composición taxonómica y tamaño de las presas (Sommer y Lengfellner, 2008; Daufresne et al., 2009) y la distribución geográfica de los depredadores (Beaugrand et al., 2002; Richardson, 2008). Sin embargo, las respuestas del microzooplancton a estos cambios suelen ser complejas y varían según la interacción entre las condiciones ambientales locales y los fenómenos climáticos globales (Caron y Hutchins, 2013).

Para estudiar la influencia de las variables abióticas sobre la composición biótica de los ecosistemas, las técnicas estadísticas multivariantes se han utilizado durante muchos años en estudios ecológicos (Legendre y Legendre, 1998). La ordenación ha demostrado ser una técnica muy útil para evaluar las diferencias en la composición de especies entre sitios e identificar las variables ambientales responsables de estas diferencias en un solo análisis, ya que los sitios, las especies y las variables ambientales se presentan juntos en un espacio reducido (diagrama biplot o triplot) (Ter Braak y Prentice, 1988). Además, cuando esta técnica se combina con la prueba de permutación de Monte Carlo no sólo se obtiene un resumen gráfico de la estructura del conjunto de datos obtenidos, sino también la significación estadística de las diferencias hipotéticas (Ter Braak y Smilauer, 2002). En la actualidad no se conocen estudios ecológicos que aborden, mediante técnicas estadísticas multivariadas, la influencia de las variables ambientales sobre la dinámica del micro y mesozooplancton en caleta Potter a lo largo de un año.

IV.2 Materiales y métodos

En este capítulo se estudian los resultados de los capítulos II y III utilizando diversas herramientas estadísticas con el objetivo de analizar la influencia de uno de los procesos más importantes relacionados con el cambio climático. Este representa el ingreso del agua dulce producto del derretimiento glaciar y su influencia sobre la dinámica espacial y temporal del micro y mesozooplancton. En este marco se analizan las variables climáticas y fisicoquímicas del ambiente y

ciertos parámetros biológicos buscando evidencia de controles “top-down” y “bottom-up”. Para tal finalidad se realizarán análisis multivariados utilizando las variables fisicoquímicas de la columna de agua y los valores de biomasa del fitoplancton (clorofila-*a*), microzooplancton y mesozooplancton (en términos de contenido de carbono). Se decidió utilizar los valores de biomasa del plancton debido a que esta variable, en comparación con la abundancia, es un mejor descriptor del rol ecológico de cada grupo y del flujo de carbono en la red trófica del sistema.

Primeramente, a través del programa *Statística* versión 7, se obtuvo una matriz de correlación de Pearson para cada conjunto de datos buscando evaluar las relaciones entre todos los pares de variables bióticas y abióticas. Luego, a partir de la misma, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) utilizado comúnmente para explorar las asociaciones entre el plancton y las variables ambientales (Gotelli y Ellison, 2004). El ACP es un análisis indirecto que se utilizó para determinar los principales patrones de variación de la biomasa del fitoplancton y micro y mesozooplancton y analizar la posible importancia relativa de las variables ambientales sobre la distribución de estos grupos del plancton. Como variables ambientales explicativas se utilizaron los datos obtenidos del CTD: temperatura, salinidad y turbidez (la variable densidad fue eliminada por presentar colinealidad) y los valores de materia orgánica y materia particulada; a estos parámetros se sumó la temperatura atmosférica como variable suplementaria, que no influye en el propio análisis pero en caso de hallarse un gradiente ambiental podría colaborar con la explicación del mismo. Previamente a todos los análisis estadísticos realizados, los datos fueron transformados utilizando $\log(x + 1)$ y para el ACP fueron estandarizados con el fin de que todas las variables sean igualmente importantes independientemente de su variabilidad en los datos (Legendre y Legendre, 1998).

Con el fin de analizar con más detalle y de manera más directa el gradiente temporal hallado en el ACP, se exploró individualmente el ordenamiento de las variables bióticas en los cuatro escenarios espaciales estudiados (Sitio 1-Fondo, Sitio 1-Superficie, Sitio 2-Fondo y Sitio 2-Superficie). Para esto se acudió al programa estadístico *Canoco* versión 4.5 con el cual se realizó un Análisis de Redundancia (RDA) con el fin de explorar, a través de su ordenamiento, las relaciones entre la biomasa fitoplanctónica (total y menor de 20 micras), las 10 especies del microzooplancton y 10 especies del mesozooplancton que mayor aporte de biomasa relativa presentaron para cada grupo (a partir de ahora llamadas “especies importantes”). Este análisis también busca explorar la relación entre los datos biológicos y las variables ambientales. El RDA es un análisis directo del gradiente ambiental obtenido a partir de dos matrices basadas en correlaciones, a diferencia del ACP que es indirecto y se realiza a partir de una sola matriz. El programa *Canoco*, cuenta con la opción “forward selection” que puede utilizarse para clasificar las variables explicativas según su importancia para el ordenamiento de las especies, de esta manera un gran conjunto de variables ambientales se puede reducir a uno pequeño pero de mayor poder explicativo. Además, el análisis directo a través del RDA puede combinarse con la prueba de permutación de Monte Carlo que posibilita examinar la

significancia estadística ($p < 0,05$) de la relación entre las variables ambientales y los valores de ordenación de las muestras y las especies (Ter Braak y Smilauer, 2002).

Tanto el ACP como el RDA son análisis que requieren que los datos presenten una respuesta lineal. Esto se comprueba mediante un Análisis de Correspondencia Destendenciado (DCA) que se aplicó previamente a los datos del micro y mesozooplancton. Si la longitud del gradiente de la variable es mayor de 4 desviaciones estándar (SD) los datos de las especies muestran claramente una respuesta unimodal, y si la longitud es menor de 4 SD la respuesta es lineal (Ter Braak, 1995; Ter Braak y Prentice, 1988). El DCA realizado mostró que los gradientes en los dos primeros ejes dentro de los datos establecidos eran cortos (3,250 y 1,896 SD, respectivamente), lo que sugiere que un modelo de respuesta lineal es el apropiado para el análisis de estas variables.

Finalmente, con el objetivo de determinar las posibles interacciones predador/presa que no fueron visibles con los análisis de ordenamiento (ACP y RDA), se realizó un Análisis de Regresión Lineal Múltiple (ARLM) de los grupos planctónicos dentro de cada escenario espacial estudiado (Sitio 1-Fondo, Sitio 1-Superficie, Sitio 2-Fondo y Sitio 2-Superficie) en caleta Potter. El ARLM nos permite establecer la relación que se produce entre una variable dependiente (Y) y un conjunto de variables independientes (X_1, X_2, X_3, \dots), los modelos resultantes sirven para predecir la respuesta de la variable dependiente en función de los valores de las variables independientes, pudiendo adoptar una estrategia de “paso a paso” con lo cual se seleccionan las variables independientes que más aportan al modelo en términos de significancia estadística, eliminando, a su vez, aquellas variables con multicolinealidad. Con el fin de reducir el número de variables analizadas (en comparación con las estudiadas en el RDA) y para simplificar la interpretación de los modelos considerados, sólo se seleccionaron como variables dependientes las biomasa en términos de carbono de los grandes grupos taxonómicos del micro y el mesozooplancton (en los que se encuentran las “especies importantes”) y se analizaron con mayor detalle aquellos modelos estadísticamente significativos (ver Tabla IV.4). Como variables explicativas (independientes), se consideraron aquéllas que pudieran tener un rol de presa o predador (grandes grupos del micro y mesozooplancton y clorofila-*a* total (Cl-*a*) y menor de $20 \mu\text{m}$ (Cl-*a* < 20) como estimaciones de la biomasa del fitoplancton total y del nanofitoplancton) en función de analizar los posibles controles “top-down” y “bottom-up”. Las variables fueron previamente transformadas con $\log(x + 1)$ y los análisis de regresión se realizaron utilizando el programa Statistica versión 7. Estos análisis de regresión fueron complementados con gráficos que describen la dinámica temporal de la biomasa del fitoplancton, micro y mesozooplancton, con el fin de explorar gráficamente a partir de estas curvas las posibles situaciones de “acoplamiento” y “desacoplamiento posterior” que sugieran controles “bottom-up/top-down”.

IV.3 Resultados

IV.3.1 Correlaciones y Análisis de Componentes Principales

La Tabla IV.1 presenta los coeficientes de correlación de Pearson (r) para las variables fisicoquímicas de la columna de agua y la biomasa del fito, micro y mesozooplancton. La temperatura presentó el mayor número de correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0,05$), siendo estas positivas con la turbidez, el MPS, la MO, la concentración de Cl- a y Cl- $a < 20$, y negativas con la salinidad y la biomasa del mesozooplancton. La turbidez también presentó correlaciones positivas con MPS y MO, y negativas con la salinidad. El MPS y la MO se correlacionaron positivamente entre ellas y negativamente con la salinidad; el MPS también se correlacionó positivamente con la Cl- $a < 20$. La biomasa del microzooplancton se correlacionó positivamente con la del mesozooplancton, la temperatura y la MO, pero de manera no significativa. Finalmente, la biomasa del mesozooplancton presentó una correlación positiva con la salinidad y significativamente negativa con la temperatura.

Tabla IV.1 Matriz con los coeficientes de Correlación de Pearson (r) entre las variables abióticas y bióticas. En negritas se indican los valores significativos ($p < 0,05$).

	Temperatura	Turbidez	Salinidad	MPS	MO	Cl- a	Cl- $a < 20$	Microzooplancton	Mesozooplancton
Temperatura	1,00	0,39	-0,40	0,50	0,46	0,64	0,52	0,05	-0,45
Turbidez	0,39	1,00	-0,63	0,52	0,42	0,18	0,21	-0,10	-0,15
Salinidad	-0,40	-0,63	1,00	-0,47	-0,34	-0,10	-0,24	-0,01	0,15
MPS	0,50	0,52	-0,47	1,00	0,70	0,13	0,38	-0,06	-0,18
MO	0,46	0,42	-0,34	0,70	1,00	0,09	0,23	0,05	-0,18
Cl- a	0,64	0,18	-0,10	0,13	0,09	1,00	0,17	-0,07	-0,26
Cl- $a < 20$	0,52	0,21	-0,24	0,38	0,23	0,17	1,00	-0,05	-0,20
Microzooplancton	0,05	-0,10	-0,01	-0,06	0,05	-0,07	-0,05	1,00	0,09
Mesozooplancton	-0,45	-0,15	0,15	-0,18	-0,18	-0,26	-0,20	0,09	1,00

El ACP basado en la matriz de correlaciones muestra dichas asociaciones a través del ordenamiento de las variables en un plano, del que, sólo se grafican los dos primeros componentes principales (denominados aquí: factores; Figura IV.1) ya que los demás explicaron, de manera individual, menos del 10 % del total de la varianza. Los factores 1 y 2 explicaron el 38,31 % y 15,31 % de la variabilidad total, respectivamente. Las variables temperatura, turbidez, MO y MPS se ubicaron en el sector positivo del factor 1, mientras que la salinidad se correlacionó negativamente con este factor. El factor 2 presentó una correlación negativa con las variables temperatura y Cl- a , en tanto que la biomasa del mesozooplancton se posicionó en el sector positivo de este factor. La Cl- $a < 20$ y el microzooplancton se ubicaron en el centro del gráfico, demostrando una escasa asociación con ambos factores. La temperatura atmosférica, incluida como variable suplementaria, se ubicó cerca de la temperatura del agua, y correlacionándose positivamente con el factor 1 (Figura IV.1.a, Tabla

IV.2). La Tabla IV.3 muestra la contribución de las variables a los factores 1 y 2 del ACP, corroborando la importancia de las variables temperatura, turbidez, MPS, MO y salinidad en el factor 1; en tanto que la Cl-a y el mesozooplancton fueron las variables de mayor influencia en el factor 2.

Tabla IV.2 Resultados del ACP. Coeficientes de correlación entre los factores 1 y 2 del ACP y las variables analizadas. En negritas se indican los valores significativos ($p < 0,05$), el asterisco (*) indica la variable suplementaria.

	Factor 1	Factor 2
Temperatura	0,830293	-0,405359
Turbidez	0,699829	0,340900
Salinidad	-0,664887	-0,363146
MPS	0,789119	0,331731
MO	0,697642	0,329627
Cl-a	0,450762	-0,677492
Cl-a <20	0,561475	-0,189072
Microzooplancton	-0,052497	0,124310
Mesozooplancton	-0,442846	0,490284
*Temp. atm.	0,633650	-0,343456

Tabla IV.3 Resultados del ACP. Contribución de los casos y las variables a los factores 1 y 2 del ACP. Con el fin de simplificar los resultados sólo se muestran en esta tabla los casos con una contribución a >1 en al menos uno de los factores graficados.

	Factor 1	Factor 2	
CASOS	S1 Sup 4 Enero	7.23974	4.11914
	S1 Sup 31 Enero	7.95003	2.27848
	S1 Sup 20 Febrero	12.30004	1.45932
	S1 Sup 5 Marzo	10.44977	11.47705
	S1 Sup 6 Abril	0.61701	3.63273
	S1 Sup 30 Junio	4.37086	14.48418
	S1 Fondo 5 Marzo	6.53406	0.30068
	S1 Fondo 18 Marzo	0.03247	12.95796
	S2 Sup 5 Marzo	2.11769	2.93180
	S2 Sup 18 Marzo	0.78085	16.47521
	S2 Fondo 22 Diciembre	0.68137	4.02014
	S2 Fondo 18 Marzo	0.21366	6.61144
	VARIABLES	Temperatura	0.199941
Turbidez		0.142044	0.084110
Salinidad		0.128214	0.095446
MPS		0.180603	0.079646
MO		0.141158	0.078639
Cl-a		0.058930	0.332201
Cl-a <20		0.091432	0.025873
Microzooplancton		0.000799	0.011184
Mesozooplancton		0.056878	0.173976

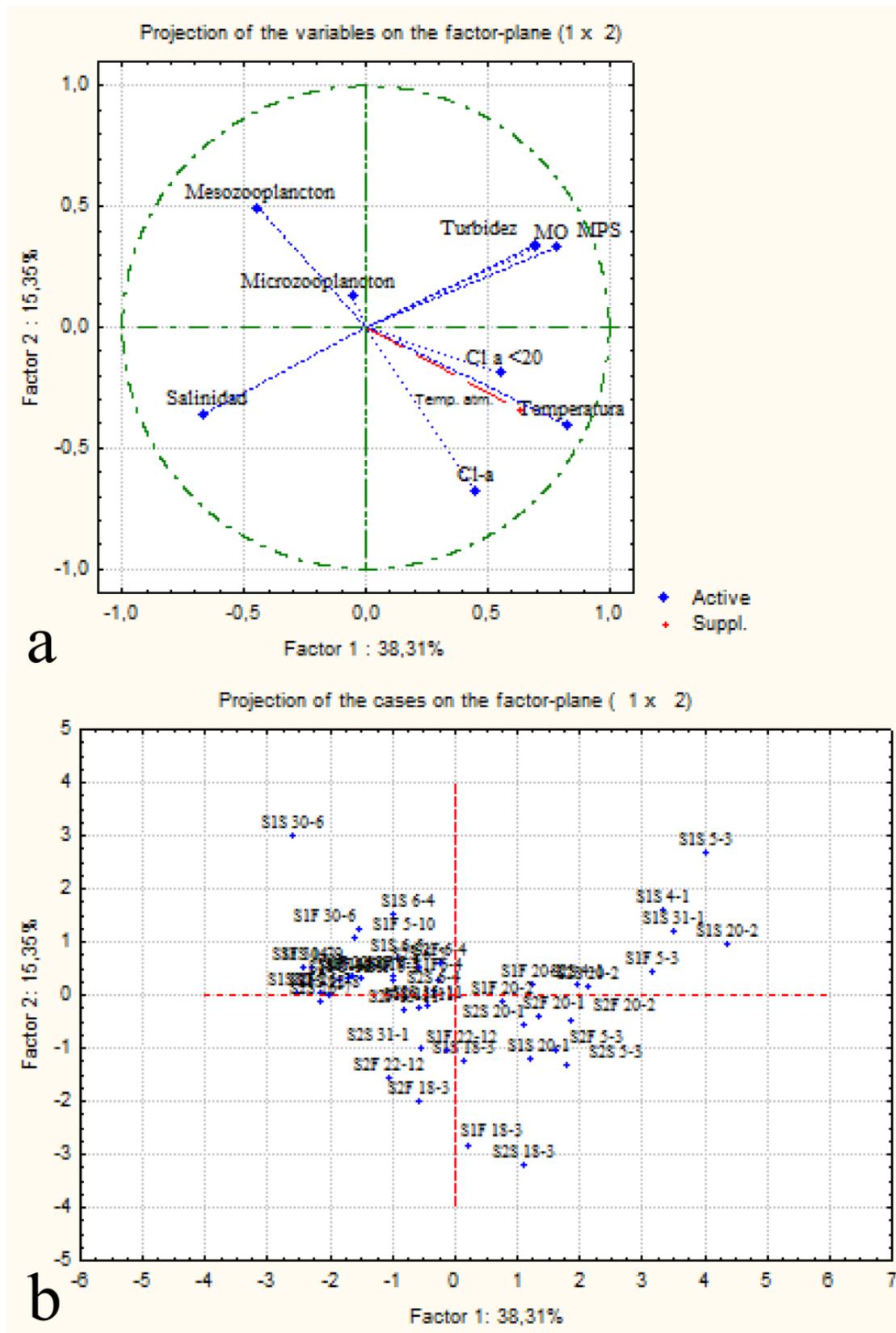


Figura IV.1 Gráficos producto del ACP con la proyección de las variables ambientales y biomasa de fitoplancton, micro y mesozooplankton (a) y muestras (b) sobre el plano de los factores 1 y 2. En verde se marca el círculo de correlación mostrando la relación entre las variables. En rojo se expresa la variable Temperatura atmosférica como variable suplementaria.

A partir del ACP también se puede observar el ordenamiento y la contribución de los casos a los factores 1 y 2 (Figura IV.1b, Tabla IV.3). En los cuadrantes positivos del factor 1 se ubicaron las muestras del 4 y 31 de enero, 20 de febrero y 5 de marzo, todas correspondientes al Sitio 1 Superficie, y la muestra de Fondo del Sitio 2 del 5 de marzo; en tanto que en el extremo negativo de este factor se ubicó la muestra del 30 de junio del Sitio 1 Superficie. En el factor 2 las muestras que se distribuyeron en el sector positivo, pertenecen al Sitio 1 Superficie para las fechas 4 de enero, 5 de marzo, 6 de abril y 30 de junio; en tanto que las muestras que se ubicaron en el sector negativo fueron: 18 de marzo del Sitio 1 Fondo, 5 y 18 de marzo del Sitio 2 Superficie, y 22 de diciembre y 18 de marzo del Sitio 2 Fondo. Las muestras mencionadas representaron casos con una importante contribución a cada factor (Tabla IV.3); mientras que el resto de las muestras se posicionaron cerca del centro del gráfico, marcando una escasa influencia en los factores analizados (Figura IV.1.b.). El bajo porcentaje de explicación del ACP (53,66 %) y la escasa asociación de las variables bióticas, refleja la alta variabilidad de las mismas y a la vez, un alto grado de incertidumbre, por lo que se procedió a realizar un análisis en una escala espacial más detallada.

IV.3.2 Análisis de Redundancia

Los gráficos triplot del RDA (Figuras IV.2-5) exponen la proyección de variables ambientales, fechas de muestreo y “especies importantes” para cada escenario espacial analizado: 1) Sitio 1-Fondo, 2) Sitio 1-Superficie, 3) Sitio 2-Fondo y 4) Sitio 2-Superficie, que se detallan a continuación:

Sitio 1-Fondo (Figura IV.2): los dos primeros ejes del RDA explican de manera conjunta el 73,8 % de la variabilidad. El eje 1 representa el gradiente positivo de todas las variables ambientales pero mayormente de la temperatura. En este sector se distribuyen los muestreos de meses previos al congelamiento marino asociándose algunas especies del microzooplancton como *Strombidium* spp., *G. lachryma* y *C. balechi*, el copépodo *R. gigas* y la clorofila total. En el sector opuesto de este eje (cuadrante inferior izquierdo) se distribuyen los muestreos correspondientes al período de congelamiento y postcongelamiento marino, asociándose a estas fechas varias especies de copépodos, así como *C. limacina* y *E. frigida*. El eje 2 representa negativamente la influencia de la salinidad, a la cual se asociaron varias especies de copépodos, la *Cl-a* <20 y *E. superba* en relación a muestras de todos los períodos estudiados. El test de Monte Carlo para este RDA obtuvo un $p = 0,6240$, por lo que este análisis no mostró significancia estadística.

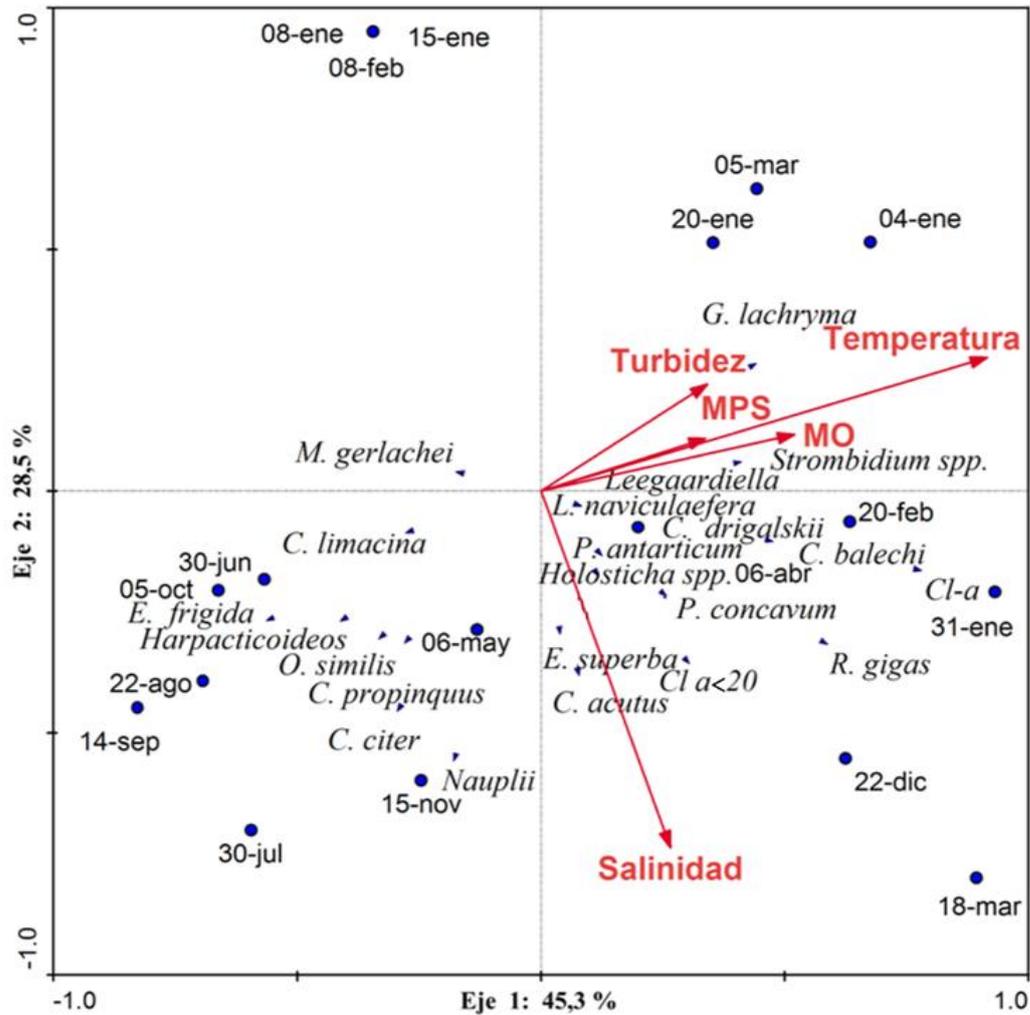


Figura IV.2 Triplot producto del RDA para el Sitio 1-Fondo. En el mismo se observa la proyección de las variables ambientales (flechas rojas), los valores de biomasa de fitoplancton y especies micro y mesozooplancónicas (puntas de flechas azules) y las muestras (círculos azules) sobre el plano de los ejes 1 y 2. En cada eje se indica el porcentaje de la varianza explicada.

Sitio 1-Superficie (Figura IV.3): los ejes 1 y 2 del RDA explican de manera conjunta el 82,9 % de la variabilidad, por lo que las variables analizadas poseen una buena representación en estos ejes. En este gráfico se puede observar un gradiente temporal que marca claramente la existencia de 3 grupos. Los dos primeros a lo largo de un gradiente ambiental: el primer grupo (cuadrante inferior izquierdo), formado por los muestreos de enero y febrero con altos valores de turbidez, temperatura (y baja salinidad), Cl-a y la presencia de anfípodos y *G. rhabdomante*; el segundo grupo (cuadrante superior derecho) en donde se ubican los muestreos desarrollados durante el congelamiento y postcongelamiento asociados a altos valores de salinidad (y baja turbidez y temperatura), y la ocurrencia de eufáusidos, *O. similis*, *C. propinquus*, *C. citer*, harpacticoideos y meroplancton. El tercer grupo (cuadrante inferior derecho) se centró en las muestras del 18 de marzo y 6 de abril y estuvo compuesto por varias especies del microzooplancton, larvas nauplii de copépodos, *C. acutus* y

R. gigas, asociados a altos valores de $Cl-a < 20$. Por medio del test de Monte Carlo se evidenció la alta significancia estadística de estas asociaciones ($p = 0,0240$).

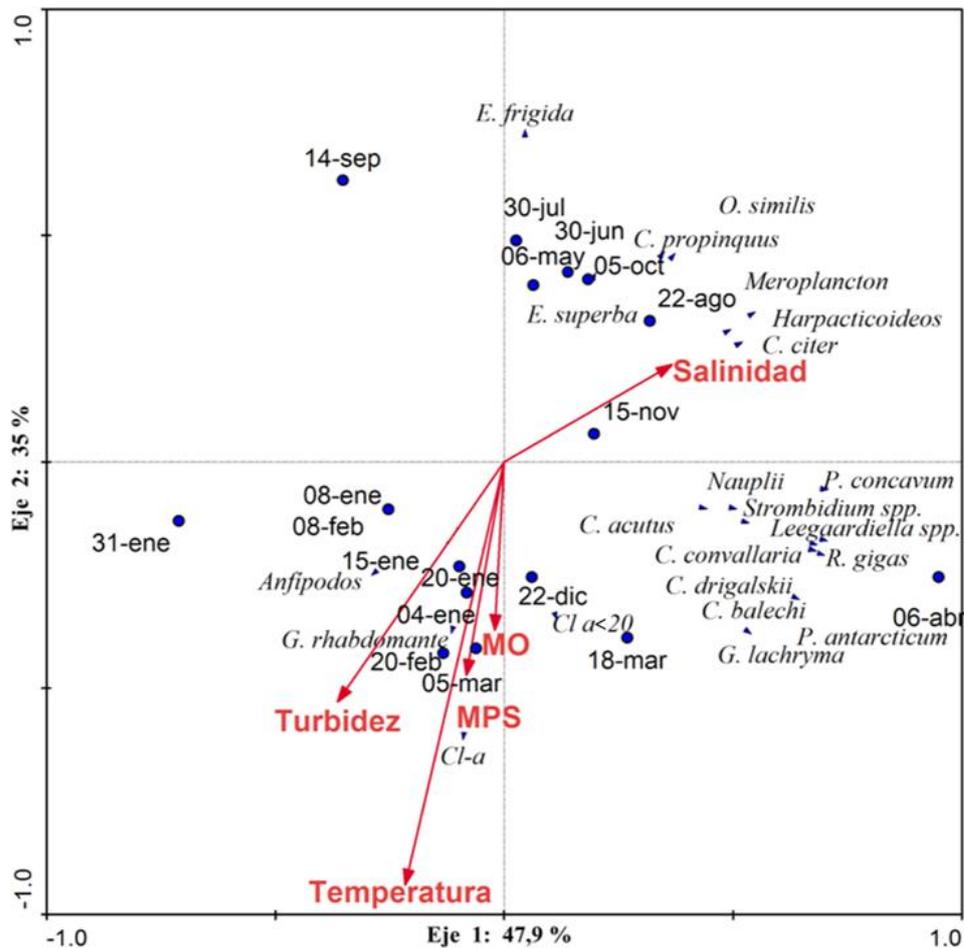


Figura IV.3 Triplot producto del RDA para el Sitio 1-Superficie. En el mismo se observa la proyección de las variables ambientales (flechas rojas), los valores de biomasa de fitoplancton y especies micro y mesozooplancónicas (puntas de flechas azules) y las muestras (círculos azules) sobre el plano de los ejes 1 y 2. En cada eje se indica el porcentaje de la varianza explicada.

Sitio 2-Fondo (Figura IV.4): los dos primeros ejes del RDA explican de manera conjunta el 64,8 % de la variabilidad. En este gráfico no se observa un gradiente ambiental, ya que todas las variables fisicoquímicas se distribuyeron en el sector positivo de ambos ejes (cuadrante superior derecho), donde se ubicaron algunos muestreos correspondientes a los meses de enero, febrero y marzo, asociados a altos valores de $Cl-a$, $Cl-a < 20$, *Strombidium* spp., *C. balechi* y larvas nauplii de copépodos. Además, se asociaron positivamente al eje 1 los copépodos *O. similis* y *C. acutus*. Los restantes muestreos correspondientes a los meses de enero y febrero se asociaron exclusivamente con grandes organismos como eufáusidos, pterópodos y salpas. El muestreo del 15 de noviembre se asoció con la biomasa del ciliado *Leegaardiella* y de anfípodos, en tanto que el único muestreo durante el congelamiento no se asoció con otras variables. El resto de las especies y muestreos también se distribuyeron sin formar claras agrupaciones. Esta representación no fue significativa ($p = 0,8580$).

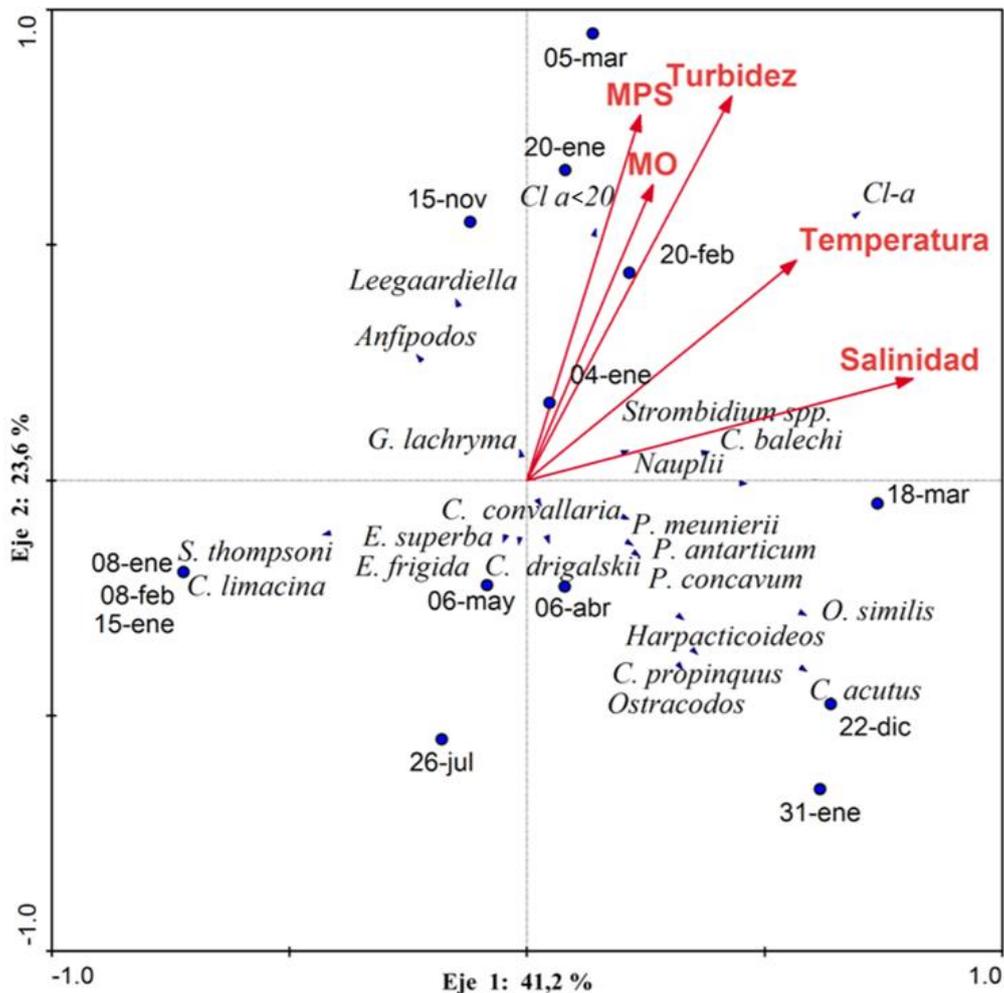


Figura IV.4 Triplot producto del RDA para el Sitio 2- Fondo. En el mismo se observa la proyección de las variables ambientales (flechas rojas), los valores de biomasa de fitoplancton y especies micro y mesozooplancónicas (puntas de flechas azules) y las muestras (círculos azules) sobre el plano de los ejes 1 y 2. En cada eje se indica el porcentaje de la varianza explicada.

Sitio 2-Superficie (Figura IV.5): los ejes 1 y 2 del RDA explican el 34,1 % y 29,7 % de la variabilidad (total acumulada 63,8 %). En esta representación, al igual que en el estrato de Fondo, no se observó un notorio gradiente ambiental. Las variables fisicoquímicas de la columna de agua se distribuyeron en el sector negativo del eje 1 (cuadrantes superior e inferior izquierdo) donde se ubicaron algunos muestreos correspondientes a los meses de enero y marzo, asociados a altos valores de Cl-a, Cl-a <20 y copépodos como *O. similis*, *R. gigas*, *C. propinquus* y *C. acutus*. Los restantes muestreos realizados en los meses de enero y febrero se asociaron exclusivamente con grandes organismos como *E. superba* y *S. thompsoni*. En otra asociación observada, se agrupan los muestreos realizados durante la etapa final del precongelamiento (abril y mayo) y el postcongelamiento con varias especies del microzooplancton (entre ellas *C. balechi*, *Strombidium* spp. y *Leegaardiella* spp.), *T. macrura* y larvas nauplii de copépodos. El test de Monte Carlo también indicó ausencia de significancia estadística en este análisis ($p = 0,2460$).

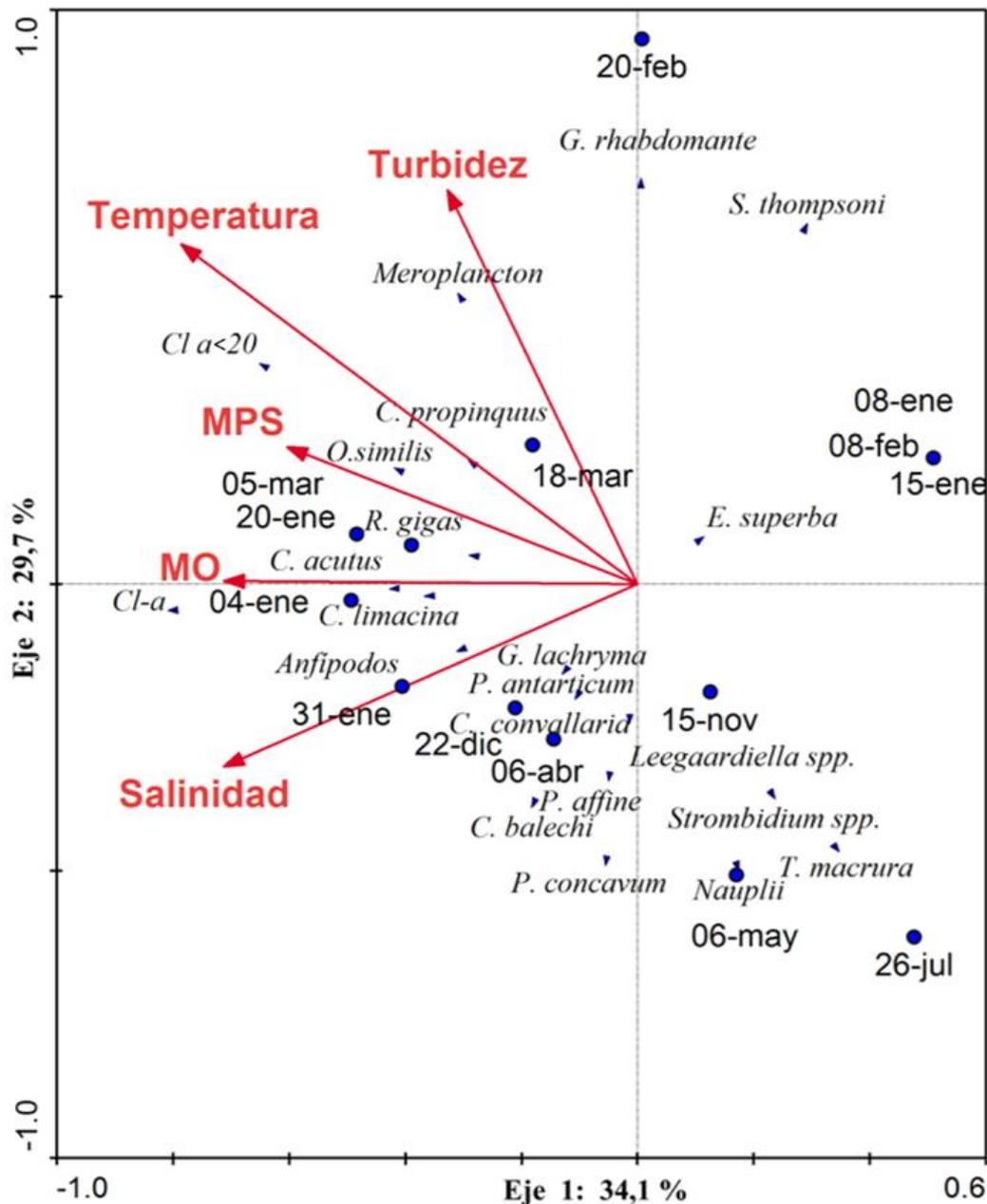


Figura IV.5 Triplot producto del RDA para el Sitio 2-Superficie. En el mismo se observa la proyección de las variables ambientales (flechas rojas), los valores de biomasa de fitoplancton y especies micro y mesozooplancónicas (puntas de flechas azules) y las muestras (círculos azules) sobre el plano de los ejes 1 y 2. En cada eje se indica el porcentaje de la varianza explicada.

IV.3.3 Análisis de Regresión Lineal Múltiple e interacciones predador-presa

Se analizan a continuación las asociaciones planctónicas en relación con el grado de disponibilidad y de utilización de los recursos tróficos. Los resultados obtenidos a partir de los modelos del ARLM, que predicen el valor de la variable dependiente en relación con otras independientes (Tabla IV.4), se compararon con los gráficos de la dinámica temporal de la biomasa del fitoplancton, micro y

mesozooplancton (Figuras IV.6-9) con el fin de examinar la sucesión planctónica y tratar de discernir las relaciones predador-presa que ocurrieron a lo largo del ciclo anual, en los mismos escenarios espaciales analizados anteriormente:

Sitio 1-Fondo (Tabla IV.4, Figura IV.6): los modelos de ARLM obtenidos para los grupos del microzooplancton mostraron una muy buena explicación de su variabilidad ($R^2 \geq 0,4968$) y alta significancia estadística. Se observa a partir de ellos, una dependencia positiva de la biomasa de los ciliados aloricados, tintínidos y dinoflagelados con la concentración de $Cl-a$ y $Cl-a < 20$ (bottom-up) y una dependencia negativa de la biomasa de los dinoflagelados y tintínidos con meroplancton y eufáusidos, respectivamente (que sugiere control top-down). A su vez, aunque no de manera significativa y con R^2 muy bajos, se observa que la biomasa de los copépodos se relacionan negativamente con la biomasa fitoplanctónica, y los eufáusidos con la de copépodos Cyplopoida y tintínidos. La primera predicción se condice claramente con lo observado en las curvas de la Figura IV.6, en donde se observa un incremento de la biomasa microzooplanctónica en las fechas con mayores valores de $Cl-a$ y $Cl-a < 20$ (este acoplamiento de las curvas de ambos grupos se produce en las fechas 18/03/2011 y 06/04/2011) y posteriormente, una notable disminución de ambas variables y un aumento de la biomasa mesozooplanctónica (marcado como un desacoplamiento a partir del 30/06/2011). En verano el mesozooplancton también aumentó aparentemente, después de un pico de fitoplancton, sin embargo esta situación no puede aseverarse debido a la falta de datos intermedios.

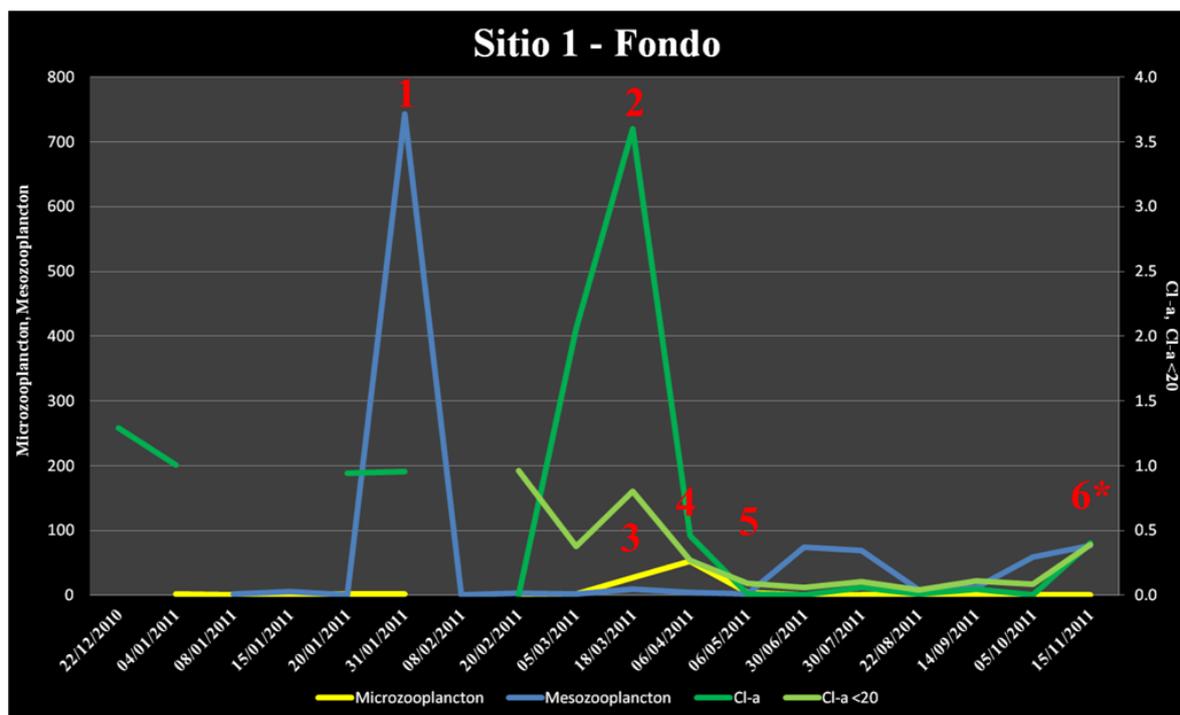


Figura IV.6 Gráfico mostrando la variación temporal de las curvas de biomasa del fitoplancton (total y menor de 20 micras), micro y mesozooplancton en el Sitio 1-Fondo. La biomasa fitoplanctónica ($\mu\text{g l}^{-1}$) se representa en el eje secundario y el micro y mesozooplancton ($\mu\text{g C l}^{-1}$) en el eje primario. Los números en rojo representan los períodos del patrón general de la sucesión planctónica y los asteriscos las excepciones al mismo.

Sitio 1-Superficie (Tabla IV.4, Figura IV.7): los modelos de ARLM en este escenario mostraron una muy buena explicación de la varianza (R^2 0,4343-0,9896) y alta significancia estadística en todos los casos. Se observa una relación positiva de la biomasa de los ciliados aloricados, tintínidos y dinoflagelados con la $Cl-a < 20$ y la biomasa de las larvas nauplii de copépodos. También una dependencia negativa de la biomasa de dinoflagelados y nauplii de la concentración de $Cl-a$ y $Cl-a < 20$, respectivamente. La biomasa de los dinoflagelados también presenta una asociación negativa con cyclopoideos. Las relaciones positivas observadas entre grupos mesozooplancónicos indican incrementos de biomasa en el mismo momento, aunque no necesariamente verdaderas relaciones predador-presa. Los modelos de la biomasa del meroplancton y de los eufáusidos mostraron una relación inversa entre estos grupos y la concentración de $Cl-a$. En la Figura IV.7 se exponen en una escala temporal estas predicciones; observándose un aumento de la biomasa del microzooplancton acoplado primeramente al aumento de la $Cl-a < 20$ (el 05/03/2011) y posteriormente, al del mesozooplancton (18/03/2011). Luego, se registró una disminución de la biomasa fitoplanctónica al tiempo que aumentó el micro y mesozooplancton (este desacople del fito y el zooplancton y, a su vez, el acoplamiento entre las curvas del micro y mesozooplancton se observa en la fecha del 06/04/2011). Finalmente la relación negativa entre grupos del micro y mesozooplancton se observó en los muestreos del período de congelamiento marino.

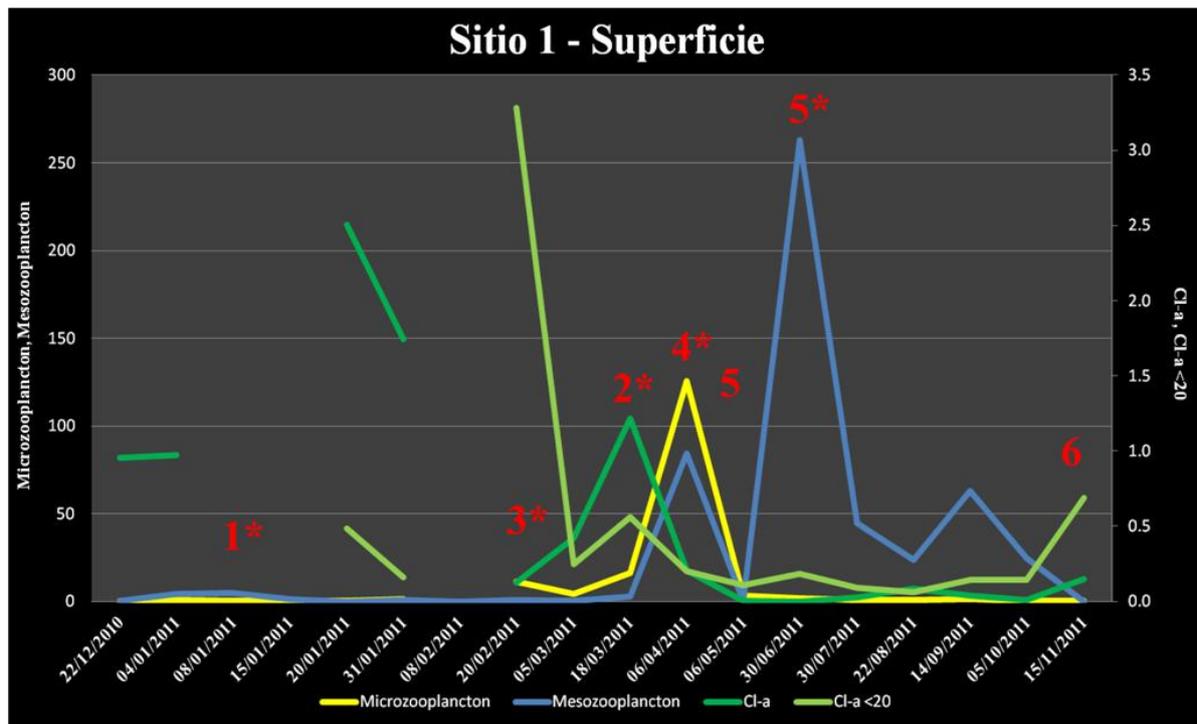


Figura IV.7 Gráfico mostrando la variación temporal de las curvas de biomasa del fitoplancton (total y menor de 20 micras), micro y mesozooplancton en el Sitio 1-Superficie. La biomasa fitoplanctónica ($\mu\text{g l}^{-1}$) se representa en el eje secundario y el micro y mesozooplancton ($\mu\text{g C l}^{-1}$) en el eje primario. Los números en rojo representan los períodos del patrón general de sucesión temporal y los asteriscos las excepciones al mismo.

Sitio 2-Fondo (Tabla IV.4, Figura IV.8): en los modelos de este escenario se observó que dinoflagelados y tintínidos se relacionaron positivamente con el meroplancton y negativamente con la $Cl-a$. En tanto que los ciliados aloricados presentaron una relación directamente proporcional con $Cl-a < 20$, eufáusidos, ostrácodos y nauplii e inversamente proporcional con salpas y cyclopoideos. A su vez, estos últimos pequeños copépodos documentaron una asociación positiva con tintínidos y negativa con dinoflagelados. Por otro lado los eufáusidos se relacionaron negativamente con la $Cl-a < 20$ y tintínidos y positivamente con $Cl-a$, larvas nauplii de copépodos, dinoflagelados y ciliados aloricados. Estas predicciones se simplifican al analizarlas temporalmente con la Figura IV.8: la relación negativa entre grupos del microzooplancton y la biomasa fitoplanctónica se observa en el desacople de las curvas dado por el aumento de la biomasa de los primeros y la disminución de los segundos (observado el 18/03/2011). Posteriormente el aumento de la biomasa mesozooplanctónica y la disminución del microzooplancton (marcado por el desacople del 06/05/2011) parece relacionarse con la selectividad de presas de eufáusidos y cyclopoideos predando sobre tintínidos, dinoflagelados y ciliados aloricados respectivamente. Por otro lado, las asociaciones positivas entre ciliados aloricados, eufáusidos, dinoflagelados, larvas nauplii y $Cl-a$ podrían estar referidas al período de postcongelamiento marino, donde la biota del hielo queda a disposición de los consumidores planctónicos que pasaron el invierno bajo el mar congelado.

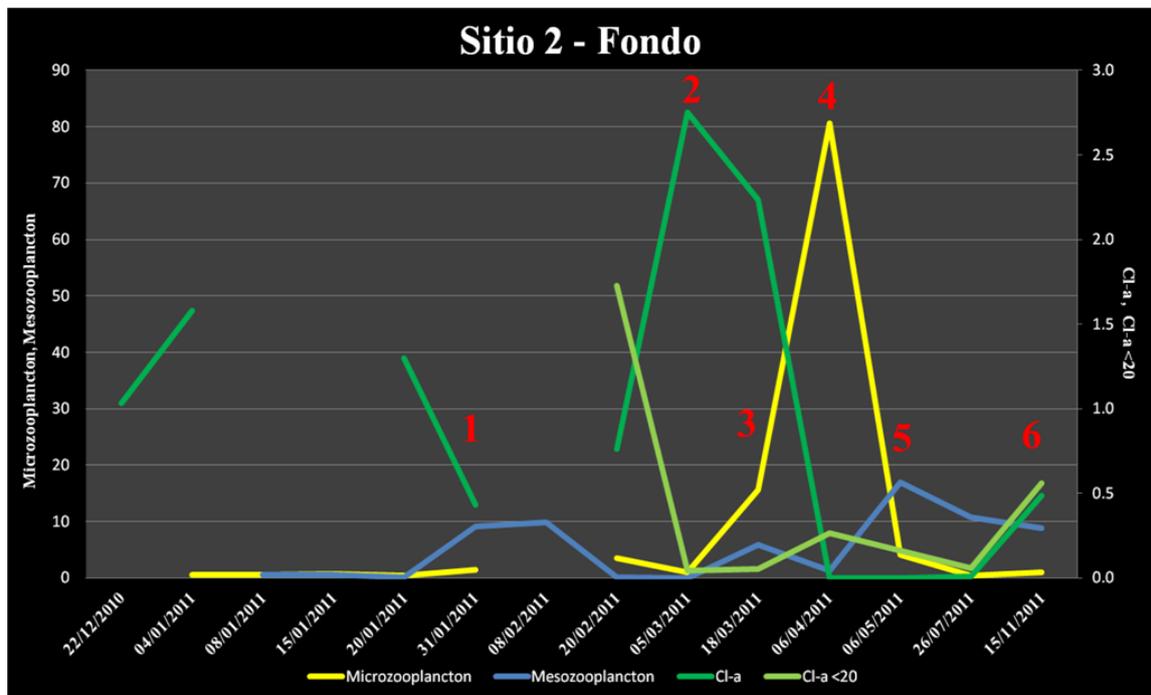


Figura IV.8 Gráfico mostrando la variación temporal de las curvas de biomasa del fitoplancton (total y menor de 20 micras), micro y mesozooplancton en el Sitio 2-Fondo. La biomasa fitoplanctónica ($\mu\text{g l}^{-1}$) se representa en el eje secundario y el micro y mesozooplancton ($\mu\text{g C l}^{-1}$) en el eje primario. Los números en rojo representan los períodos del patrón general de sucesión temporal y los asteriscos las excepciones al mismo.

Sitio 2-Superficie (Tabla IV.4, Figura IV.9): todos los modelos representados en este escenario fueron significativos, sin embargo, para algunas variables dependientes como

dinoflagelados y calanoideos presentaron un bajo porcentaje de explicación de su variabilidad. Los ciliados aloricados y tintínidos presentaron en común una asociación positiva con larvas nauplii y negativa con eufáusidos y Cl-*a*. De manera contradictoria, las larvas nauplii presentaron una asociación negativa con el resto de los grupos del microzooplancton. Al igual que en los demás escenarios, una relación positiva entre grupos mesozooplancónicos podría indicar un aumento o disminución de biomasa coordinado en el mismo momento o un aumento de biomasa por mayor disponibilidad de alimento (como pueden ser los pequeños cyclopoideos para otros organismos mesozooplancónicos). Algunos grupos del mesozooplancton, como cyclopoideos y eufáusidos se relacionaron negativamente con la biomasa fitoplanctónica (menor de 20 micras y total, respectivamente), mientras que otros (pterópodos y meroplancton) variaron proporcionalmente a la concentración de clorofila-*a*. Comparando estas predicciones con la Figura IV.9, se deduce que la presión de pastoreo selectiva de grupos mesozooplancónicos sobre la biomasa del fitoplancton, se refleja en el desacople de dichas curvas durante los muestreos del 04/01/2011 y 26/07/2011; en tanto que el desacople con el microzooplancton (como presa) se observa el 04/01/2011, 20/01/2011 y 15/11/2011. Precisamente, los mayores valores de biomasa fitoplanctónica y microzooplanctónica (18/03/2011 y 06/04/2011 respectivamente) se dan en muestreos con baja biomasa de mesozooplancton. Además se observó un desacople al disminuir el fitoplancton posiblemente por predación del microzooplancton (que aumenta su biomasa) el 06/04/2011 y al aumentar la biomasa autotrófica el 15/11/2011 por el derretimiento del hielo marino.

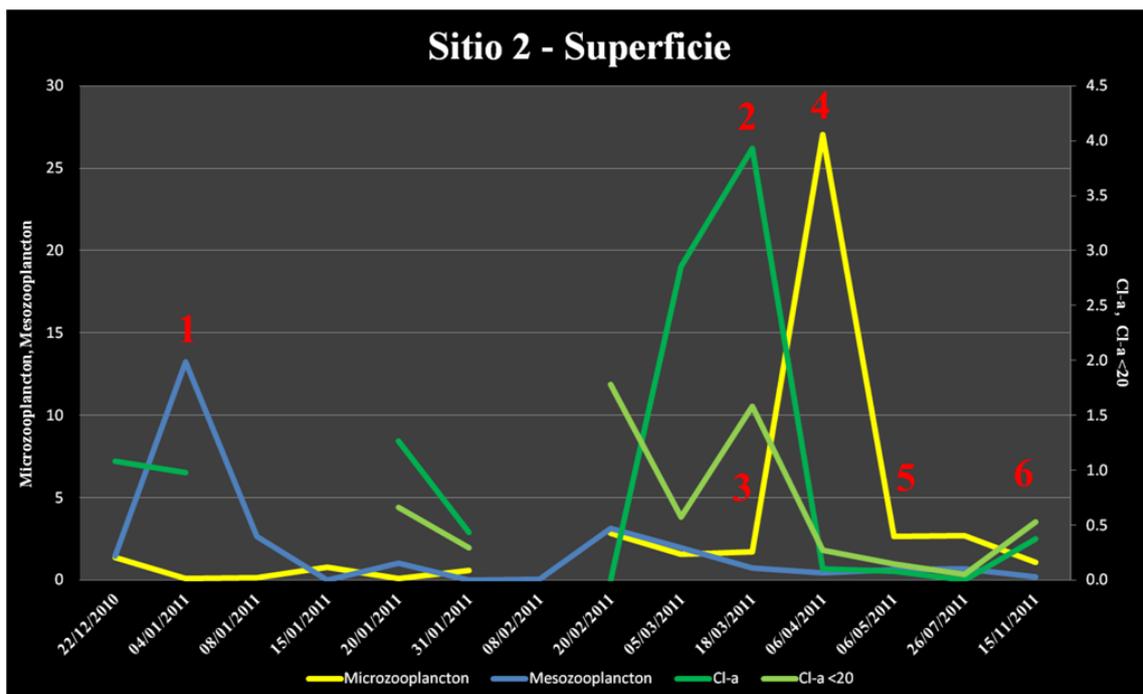


Figura IV.9 Gráfico mostrando la variación temporal de las curvas de biomasa del fitoplancton (total y menor de 20 micras), micro y mesozooplancton en el Sitio 2-Superficie. La biomasa fitoplanctónica ($\mu\text{g l}^{-1}$) se representa en el eje secundario y el micro y mesozooplancton ($\mu\text{g C l}^{-1}$) en el eje primario. Los números en rojo representan los periodos del patrón general de sucesión temporal y los asteriscos las excepciones al mismo.

Tabla IV. 4 Resultados del Análisis de Regresión Lineal Múltiple (ARLM). Se muestra el porcentaje de explicación de la varianza teniendo en cuenta la cantidad de variables del modelo (R^2 ajustado) y la significancia (p). En negritas se indican las variables estadísticamente significativas.

Variables dependientes	Modelos	R^2 aj.	p
Sitio 1			
Fondo			
Dinoflagelados	Dino= -1,46796 Nauplii + 0,5163 Cl-a - 4,8113Mero	0,51	p<0,01
Ciliados aloricados	CiAl= 2,8101 Anfi + 0,5374 Cl-a <20	0,63	p<0,01
Tintínidos	Tin= 1,3730 Cl-a + 1,7013 Nauplii - 5,2757Mero - 0,0971Eufáu	0,74	p<0,01
Nauplii	Nauplii= 0,3780Dino + 2,5431Mero - 0,2412 Cl-a	0,50	p<0,05
Cyclopoideos	Cyclo= - 0,3566 Cl-a <20	0,08	ns
Calanoideos	Cala= - 0,4780Ptero - 1,5547 Cl-a <20	0,04	ns
Harpacticoideos	Harpa= - 0,3472 Cl-a <20	0,15	ns
Eufáusidos	Eufáu= - 10,3521 Cyclo - 0,8559Tin + 1,4931Cala	0,25	ns
Sitio 1			
Superficie			
Dinoflagelados	Din= 1,3792 Nauplii + 0,6288 Cl-a <20 + 2,9106 Harpa - 1,9484 Cyclo - 0,4888 Cl-a + 0,1801Cala	0,87	p<0,01
Ciliados aloricados	CiAl= 0,6018 Nauplii + 0,5749 Cl-a <20 + 0,8452Mero	0,43	p<0,05
Tintínidos	Tin= 1,6297 Nauplii + 1,1632 Cl-a <20	0,64	p<0,01
Nauplii	Nauplii= 0,6166 Dino - 0,5582 Cl-a <20 - 0,5865Mero	0,69	p<0,01
Cyclopoideos	Cyclo= 2,5035 Mero + 0,0432Eufáu	0,73	p<0,01
Calanoideos	Cala= 8,2456 Mero	0,62	p<0,01
Harpacticoideos	Harpa= 2,4504 Mero	0,82	p<0,01
Eufáusidos	Eufáu= -2,1150 Cl-a - 1,5814 Dino + 1,5352 Nauplii + 0,5469 Cyclo	0,59	p<0,05
Anfipodos	Anfi= 21,4354 Ostra + 2,3960 Ptero + 0,0512 Cl-a	0,99	p<0,01
Meroplancton	Mero= 0,6459 Harpa - 0,0217 Cl-a - 0,3626 Cyclo + 0,0268Eufáu + 0,0202Cala	0,85	p<0,01
Sitio 2			
Fondo			
Dinoflagelados	Dino= - 1,4494 Cl-a + 7,5587 Mero	0,31	p<0,05
Ciliados aloricados	CiAl= 0,6821 Cl-a <20 + 0,0090Eufáu + 0,6894 Ostra + 0,6568 Nauplii - 2,0868 Cyclo - 0,0941 Salpa	0,98	p<0,01
Tintínidos	Tin= 9,5614 Mero - 0,7501 Cl-a	0,59	p<0,05
Nauplii	Nauplii= 0,1603 Eufáu + 2,2719 Mero + 0,4809 CiAl	0,85	p<0,01
Cyclopoideos	Cyclo= 0,0733 Cala - 0,0197Eufáu + 0,0439 Tin - 0,0258Dino	0,85	p<0,01
Calanoideos	Cala= 9,3098 Cyclo + 0,2474Eufáu	0,77	p<0,01
Harpacticoideos	Harpa= 0,8076 Ostra + 0,0551 Anfi + 0,0203 Dino - 0,077Mero	0,99	p<0,01
Eufáusidos	Eufáu= 3,2778 Nauplii + 0,6878 Cl-a - 4,3959 Cl-a <20 - 2,0713 Tin + 1,4164 Dino + 1,8611 CiAl	0,98	p<0,01
Sitio 2			
Superficie			
Dinoflagelados	Dino= 1,0666 Nauplii	0,44	p<0,05
Ciliados aloricados	CiAl= - 0,8293 Cl-a + 1,2625 Cl-a <20 + 0,6932 Nauplii - 1,0416Eufáu + 2,4614 Cyclo	0,72	p<0,05
Tintínidos	Tin= 1,4473 Nauplii + 3,0495 Mero - 1,5455Eufáu - 0,4307 Cl-a	0,75	p<0,05
Nauplii	Nauplii= 0,7772 Tin - 1,5029 Mero + 0,8663Eufáu - 0,2024 Dino - 0,1558 CiAl	0,82	p<0,05
Cyclopoideos	Cyclo= 0,0926Cala + 0,3509 Mero - 0,0761 Cl-a <20	0,70	p<0,05
Calanoideos	Cala= 3,9933 Cyclo - 0,3260Tin + 0,2229Dino	0,40	p<0,05
Eufáusidos	Eufáu= - 0,3558 Cl-a + 0,9172 Mero	0,56	p<0,05
Pterópodos	Ptero= 0,1950 Anfi - 0,2229Mero + 0,3314 Cyclo + 0,0444 Cl-a <20	0,98	p<0,01
Meroplancton	Mero= 1,2345 Cyclo + 0,1455 Cl-a <20 - 0,1269 Cala + 0,1496 Cl-a + 0,2699 Eufáu	0,80	p<0,05

En los 4 escenarios espaciales estudiados se observó un patrón similar de sucesión temporal de los grupos planctónicos (aunque en distintos órdenes de concentración de biomasa) marcando 6 períodos en el año, en los cuales se observaron efectos de los controles “bottom-up” ó “top-down”. Esos efectos se interpretaron a través de acomplamientos/desacomplamientos de las curvas de biomasa (Figuras IV.6-9) y por las tendencias predador-presa observadas en las predicciones de los modelos de regresión (Tabla IV.4). De esta manera, el patrón general de sucesión temporal determinado se diferencia en distintos períodos:

1. Durante el principio del precongelamiento (enero y febrero) se observa un pico de biomasa mesozooplanctónica acompañado por un descenso de la biomasa del fitoplancton y bajos valores de biomasa de microzooplancton (control top-down – desacomplamiento).

2. En el mes de marzo, el mesozooplancton disminuye y le sigue un aumento de la biomasa fitoplanctónica, posiblemente favorecido por un control top-down previo del mesozooplancton sobre el microzooplancton y un control bottom-up producido por las condiciones ambientales.

3. Inmediatamente después (en el mismo mes de marzo) se produce un aumento del microzooplancton acoplado al pico mencionado de fitoplancton (control bottom-up – acomplamiento).

4. Durante abril, el pico de fitoplancton disminuye cuando ocurre sincrónicamente una mayor biomasa microzooplanctónica (control top-down – desacomplamiento).

5. En los meses de mayo y junio disminuye la biomasa del microzooplancton coincidiendo con el aumento del mesozooplancton (control top-down – desacomplamiento) que se mantiene durante el período de congelamiento.

6. En el período de derretimiento marino (noviembre), la biomasa del mesozooplancton disminuye cuando también se produce un aumento de la biomasa fitoplanctónica (posible control bottom-up por variables ambientales).

Sin embargo, existieron excepciones a este patrón general de sucesión, que se registraron por un desfase temporal o mayor-menor intensidad en las interacciones. Esto se observó principalmente en el Sitio 1-Superficie en determinados períodos:

1*. La biomasa del mesozooplancton se mantiene muy baja en este período, sin superar en ningún muestreo los $5 \mu\text{g C l}^{-1}$ (ver Capítulo III), posiblemente debido a un control bottom-up ejercido por las variables ambientales. Esto da lugar a mayores valores de biomasa fitoplanctónica que los registrados en los otros escenarios en este período.

3*. La baja biomasa de mesozooplancton (en el período 1) también genera una menor presión de pastoreo sobre el microzooplancton, colaborando con el anticipado aumento en la concentración del mismo, que comienza en el mes de febrero (antes que lo predicho por el patrón general).

2*. Lo anterior produce una presión de pastoreo del microzooplancton sobre el fitoplancton más tempranamente en el año (posiblemente con preferencia sobre el fitoplancton de menor tamaño), lo que produce que la biomasa fitoplanctónica en este período (marzo) sea menor que la registrada en los otros escenarios.

4*. Esta elevada biomasa del microzooplancton se traduce también en oferta de alimento disponible a ciertos grupos mesozooplancónicos que aumentan su biomasa (control bottom-up – acoplamiento) anticipadamente a lo observado en los otros escenarios. A su vez esta situación parece colaborar con las altas concentraciones de mesozooplankton observadas en el período posterior (**5***.) en este escenario y durante todo el período de congelamiento marino.

Lo anterior parece repercutir en Sitio 1-Fondo produciendo una excepción al patrón general de distribución en el período:

6*. Durante el postcongelamiento, la biomasa del mesozooplankton aumenta (a diferencia de la disminución registrada en los otros escenarios). Esto podría deberse a la migración vertical de ciertas especies mesozooplancónicas, que se encontraban en grandes concentraciones en la superficie durante el período de congelamiento, y descendieron a mayores profundidades en busca de alimento o por la acción de procesos físicos como los vientos o el mismo derretimiento del hielo marino.

IV.4 Discusión y conclusiones

IV.4.1 Influencia del derretimiento glaciar y el congelamiento marino en la dinámica del micro y mesozooplankton

IV.4.1.a Relaciones temporales entre las variables bióticas y abióticas

Los análisis de correlación y ordenamiento realizados en este capítulo, demuestran que la variación de las condiciones fisicoquímicas de la columna de agua constituye un componente fundamental para interpretar la dinámica temporal del plancton en la caleta Potter. El patrón temporal general de las variables abióticas presentado en esta tesis, expresa un claro gradiente ambiental (observado en el factor 1 del ACP) con mayores valores de temperatura, turbidez, MPS y MO durante los meses de verano (época de mayor derretimiento glaciar), en tanto que en el sector opuesto del gradiente se observa una mayor salinidad en las muestras correspondientes al período de congelamiento. Esto coincide con la tendencia documentada por Schloss et al. (2012) para caleta Potter desde 1991 a 2009; esto es: en los meses de mayor temperatura atmosférica, se produce un mayor retroceso glaciar y la consecuente descarga de agua dulce, disminuyendo la salinidad de las aguas circundantes. A su vez, este derretimiento glaciar forma “chorrillos” que arrastran material terrígeno (registrado en parte como materia particulada en suspensión, orgánica e inorgánica) produciendo así un aumento de la turbidez del agua marina; en tanto que durante el período invernal, se registran bajas temperaturas y mayores valores de salinidad.

Los resultados expresados en el factor 2 del ACP exponen un gradiente biológico temporal, mostrando situaciones contrastantes con mayores concentraciones de *Chl-a* en verano y mayores valores de mesozooplankton en el período invernal. El hecho de que la biomasa fitoplanctónica se vió asociada positivamente a meses con elevada temperatura, turbidez y MPS, contradice lo documentado

por otros trabajos que argumentan que altas concentraciones de MPS limitan el crecimiento del fitoplancton al disminuir la penetración de la luz en la columna de agua (Rakusa-Suszczewski et al., 1993; Schloss, 1997; Pilchmaier et al., 2004; Schloss et al., 2012); en tanto que las bajas temperaturas parecen beneficiar el crecimiento fitoplanctónico en esta zona (Schloss et al., 2014). Sin embargo, según Schloss et al. (2012) la estratificación de la columna de agua, favorecida por el derretimiento glaciar y los vientos, podría colaborar con el desarrollo fitoplanctónico, como se observó en los meses de verano. Además, los bajos valores de biomasa fitoplanctónica en invierno suelen ser atribuidos a la escasa penetración de la luz a través del hielo marino y de las capas de nieve que se acumulan sobre el mismo (Ackley y Sullivan, 1994). Por otro lado, la asociación positiva de la biomasa del mesozooplancton con la salinidad se debe a las altas concentraciones de los grupos mesozooplanctónicos durante el período invernal (ver Capítulo III), situación ya documentada en caleta Potter (Elwers y Dahms, 1998; Fuentes, 2006). En tanto que la relación negativa del mesozooplancton con los meses de mayor temperatura podría explicarse con los antecedentes que registran que la elevada turbidez del medio a la que quedan expuestos los organismos mesozooplanctónicos por acción del derretimiento glaciar, modifica su distribución, produciendo episodios de mortandad (Fuentes, 2006) y disminuyendo su eficiencia de pastoreo (Aguirre et al., 2009), a la vez que, la disminución de la salinidad parece afectar la tasa de pastoreo de algunas especies de copépodos estenohalinas como *C. propinquus* (Hoffmeyer, comunicación personal).

Finalmente, aunque no de manera estadísticamente significativa, el microzooplancton se asoció positivamente a casos con alta temperatura y concentración de materia orgánica; esto se debe a que el microzooplancton se detectó en mayores concentraciones previamente al congelamiento marino, cuando la temperatura y la disponibilidad de alimento son mayores que en otros períodos. Varios autores documentan la posibilidad de algunos grupos microzooplanctónicos de consumir detritos, dentro de su amplio espectro trófico (Verity y Villareal, 1986; Smetacek, 1981; Pierce y Turner, 1992), ésto ha sido relacionado con que la abundancia de fitoplancton disponible suele no ser suficiente para cubrir sus necesidades alimenticias (Ducklow et al., 2006). El microzooplancton es comúnmente relacionado con el aumento de temperatura y fitoplancton (Rose y Caron, 2007; Montagnes et al., 2010; Santoferrara et al., 2011) inclusive en aguas antárticas (Burkill et al., 1995; Tikhonenkov, 2014); sin embargo, también se registran relaciones negativas entre estos parámetros en el Ártico (Strom et al., 2007; Calbet et al., 2011). Otro antecedente de la variabilidad del microzooplancton lo presentan García et al. (2015) documentando que la composición, abundancia y biomasa del microzooplancton difiere entre la zona interna y externa de caleta Potter, con mayores valores de biomasa lejos y cerca del glaciar para los veranos de 2010 y 2011, respectivamente. Contradictoriamente, los valores hallados en esta tesis siempre fueron mayores en la zona interna (con excepción del período de postcongelamiento). Situaciones similares se describen en el Ártico (Dolan et al., 2014) y en el oeste de la península Antártica (Garzio y Streinberg, 2013), donde veranos contrastantes en temperatura resultaron en diferencias en la concentración y composición del

microzooplancton. Estos autores también relacionan esa variabilidad en los grupos microzooplanctónicos con el tipo de alimento disponible y la cobertura de hielo marino en inviernos previos. Además, otras características ambientales como los niveles de luz (Ishikawa et al., 2001) y el viento (Klöser et al., 1994) también pueden influir en el crecimiento del microzooplancton, mediante la alteración del alimento disponible (Calbet et al., 2005). Por todo lo anterior, no es ilógico que los resultados generales de esta tesis marquen la ausencia de una asociación clara del microzooplancton con las variables abióticas en un marco global para caleta Potter a lo largo de un año.

IV.4.1.b Asociaciones espaciales entre “especies importantes” del micro y mesozooplancton, biomasa fitoplanctónica y variables abióticas

Las anteriormente discutidas relaciones temporales entre variables bióticas y abióticas se observaron de manera estadísticamente significativa en el escenario Sitio 1-Superficie, por lo tanto estas serán discutidas con mayor rigor. Vale aclarar que en el Sitio 1 se realizaron mayor número de muestreos, ya que en la época de congelamiento marino, la inestabilidad del mismo impidió el acceso al Sitio 2. En el Sitio 1, las variables bióticas respondieron a la variación temporal abiótica produciendo dos asociaciones, a las cuales se sumó una tercera influenciada por las interacciones tróficas.

Durante el período de verano, en el Sitio 1, se observó una asociación entre la clorofila-*a* y las variables relacionadas con el derretimiento glaciar. Teniendo en cuenta que en fechas previas a los mayores valores de concentración de Cl-*a* (5 y 18/3/2011) se observaron episodios de aporte de agua de derretimiento glaciar (detectados como bajos valores de salinidad y elevada turbidez, ver Figura II.8 Capítulo II). Lo cual, sumado a las bajas intensidades de viento registrados para principios del mes de marzo produjeron una mayor estratificación de la columna de agua. Este fenómeno es conocido que contribuye con el crecimiento fitoplanctónico (Schloss et al., 2002, 2012).

En este sitio interno, ocurrió una segunda asociación temporal (durante el congelamiento) en la cual predominaron especies de copépodos como *O. similis*, *C. propinquus* y *C. citer*, registradas previamente como abundantes en épocas invernales en caleta Potter (Elwers y Dahms, 1998; Fuentes, 2006) y en aguas superficiales bajo el hielo marino (Fukuchi y Tanimura, 1981; Tanimura et al., 1986; Menshenina y Melnikov, 1995; Delgado et al., 1998). La alimentación omnívora de estos copépodos (Atkinson, 1998; Burghart et al., 1999; Dubischar et al., 2002) explica sus altas concentraciones en ambientes con baja productividad primaria (Takahashi et al., 2010) ya que pueden alimentarse de nano y microzooplancton, paquetes fecales y partículas de detritos (González et al., 1994; Kattner et al., 2003; Pond y Ward, 2011), lo cual colabora con su capacidad de adaptarse a regiones de mar congelado (Ojima et al., 2013). Similares características de alimentación omnívora se documentaron para especies de eufáusidos que también integran este grupo (Siegel y Loeb, 1995; Quetin et al., 1996; Quetín y Ross, 2001; Nicol 2006; Fuentes, 2006) y buscan recursos alimenticios alternativos especialmente cuando el fitoplancton es escaso (Marr, 1962; Hopkins, 1985; Pakhomov y Perissinotto, 1996; Atkinson y Snyder, 1997). Tanto *E. superba* como *E. frígida* poseen migraciones

ontogénicas, encontrándose los estadios larvales más avanzados alimentándose en las aguas superficiales (Marr, 1962; Marakov y Maslennikov, 1981) e inclusive directamente en la cara inferior de las placas de hielo (Marschall, 1988; Daly, 1990; Smetacek et al., 1990); de esta forma el hielo marino invernal toma un rol esencial para la supervivencia de las larvas de krill y su reclutamiento (Daly, 1990; Quetin et al., 1996). A estas especies se suman copépodos harpacticoideos cuyos representantes pueden vivir o estar asociados al hielo marino (Schnack-Schiel et al., 2001 a, b); y larvas de organismos meroplanctónicos, también registrados como abundantes por Fuentes (2006), quien argumenta que la presencia de estos grupos se debe a la escasa profundidad del sector interno de la caleta, donde distintos fenómenos hidrográficos pueden hacer “emerger” a organismos del fondo a la superficie de la columna de agua (Mees y Jones, 1997; Thistle y Sedlacek, 2004). Según Fuentes (2006) el consumo de *O. similis* y *C. propinquus* superaría la producción primaria fitoplanctónica, por lo que muy posiblemente la principal fuente de alimento para éstos y los demás grupos del mesozooplankton se encontraría en el hielo marino. Si bien en la presente tesis se cumple el concepto general de que bajos niveles de recursos alimentarios (en términos de concentración de clorofila-*a*) y de temperatura mantienen la biomasa protozooplanctónica baja durante el invierno (Santoferrara et al., 2011), otros autores apoyan la idea de que el microzooplankton podría ser utilizado como fuente de alimento de copépodos y otros crustáceos (Hansen et al., 1994; Calbet y Saiz, 2005; Montagnes et al., 2010). A su vez, existen estudios que documentan la importante presencia de microorganismos en el hielo marino y su aporte a las aguas adyacentes (ver Petz, 2005 y referencias), siendo los protistas heterótrofos los dominantes de la biota del hielo marino (Róžańska et al., 2009). Se puede respaldar esta última teoría, a partir de la observación de larvas de krill en los canales intersticiales del hielo marino, al romper el mismo para realizar los muestreos (García, observación personal).

Una tercera asociación en el Sitio 1-Superficie respondió a la disponibilidad de alimento y se observó a comienzos de otoño, posteriormente a los mayores episodios de aporte de agua de derretimiento glaciar. En el sitio interno de la caleta los bajos valores de salinidad y estratificación de la columna de agua en verano son comúnmente observados (Schloss et al., 2012). Estas condiciones han sido documentadas, para aguas antárticas, como favorables para el dominio de células nanoplanctónicas en el fitoplancton (Kang y Lee, 1995; Serret et al., 2001; Montes-Hugo et al., 2009; Mendes et al., 2013). De esta manera la elevada concentración de Cl-*a* <20 brindaría un escenario que favorece el crecimiento de “especies importantes” del microzooplankton como *C. balechi*, *G. lachryma*, *Strombidium*, *Protoperidinium*, *Cymatocilis* y *Leegardiella*, que según la bibliografía se alimentan de presas con un amplio rango de tamaños entre los que se encuentra el pico y nanoplancton (Alder, 1999; Sherr y Sherr, 2002; Petz, 2005; Dolan et al., 2012). Otro eslabón de esta asociación está representado por grandes copépodos como *C. acutus* y *R. gigas*, los cuales son registrados en la literatura como especies características de aguas oceánicas (Atkinson, 1998; Chiba et al., 2001) y han sido hallados en el sector oeste de la península Antártica durante los meses de otoño (Marrari et al., 2011 a y b). Estos copépodos se presentan en la parte interior de la caleta por efecto de

las corrientes y los vientos que producen el ingreso de masas de agua desde la bahía Guardia Nacional (Fuentes, 2006). Por otro lado, las características alimenticias de *C. acutus* y *R. gigas*, herbivoría y omnivoría respectivamente (Zmijewska y Yen, 1993; Atkinson, 1998) así como los diferentes comportamientos migracionales (*C. acutus* migra a aguas más profundas en el otoño, anteriormente que *R. gigas*) (Atkinson, 1991; Hopkins et al., 1993; Marrari et al., 2011 b) les permitiría a estas especies coexistir en esta asociación y compartir el hábitat (Voronina et al., 1978; Atkinson, 1991). Además, el consumo de la producción primaria por parte de estas dos especies de copépodos no supera el 5 % en aguas antárticas (Dubischar y Bathmann, 1997; Swadling et al., 1997), por lo que posiblemente no competirían con el microzooplancton por el fitoplancton como alimento disponible.

Las agrupaciones registradas en el Sitio 2 en verano marcan la alternancia de, un grupo conformado por fitoplancton-microzooplancton-copépodos (similar al tercer grupo descrito para el Sitio 1-Superficie) con otro grupo dominado por grandes consumidores como eufáusidos, salpas y pterópodos. Esta alternancia entre organismos que componen la trama trófica microbiana y la clásica parece estar mediada en la caleta Potter por las corrientes, proceso de advección que a su vez depende de los vientos (Schloss, 1997) y que afectan la distribución de los organismos zooplanctónicos (Fuentes, 2006). Situación que explica la presencia de krill, salpas o pterópodos en las fechas en las que se registraron vientos predominantes del sector oeste-sudoeste (8 y 15 de enero, 8 y 20 de febrero), que colaboran con el ingreso de estas especies al sector externo de la caleta (Fuentes, 2006). Si bien se detectaron en bajas abundancias, estos grupos coexisten en algunas muestras de las fechas referidas, lo que estaría en desacuerdo con la teoría de segregación entre salpas y krill (Nishikawa et al., 1995), pero coincide con Siegel et al. (2004) quienes registran una superposición entre las áreas de distribución de ambos grupos. El otro grupo que integra esta asociación, los pterópodos, son registrados como componentes comunes en las comunidades zooplanctónicas de aguas antárticas, donde pueden ser muy abundantes (Foster, 1987; Atkinson et al., 1990; Hunt et al., 2008, Ashjian et al., 2008; Marrari et al., 2011) mientras que su dinámica espacial y temporal suele depender principalmente de la variación regional e inter-anual de la producción primaria (Seibel y Dierssen, 2003). Otra observación importante es la baja abundancia de copépodos que acompaña a los grupos mencionados en estas muestras; esto último podría deberse a la competencia por el alimento (Mujica y Asencio, 1985; Boysen-Ennen et al., 1991; Walkusz et al., 2004) o a la posible predación del krill sobre copépodos (Atkinson et al., 1996; Atkinson y Snyder, 1997; Quetin y Ross, 2001; Schmidt et al., 2003). En este sitio externo de la caleta se observa otra asociación ligada a la disponibilidad de alimento, durante el período de postcongelamiento (en el Sitio 1 este período se enmascaró con el período de congelamiento), conformada por ciliados (*Leegardiella* spp, *Strombidium* spp y *C. balechi*) y posibles consumidores como anfípodos, eufáusidos y larvas nauplii de copépodos. Varios autores documentan la importante abundancia de ciliados en el hielo marino, que al derriete ocasiona un importante aporte de estos microorganismos al plancton (Garrison, 1991; Beaumont et al., 2002; Petz, 2005; Ichinomiya et al., 2007). Tanto en el Ártico como en la Antártida la biota que del hielo marino

ha sido documentada como posible recurso alimenticio para protistas herbívoros (Grainger, 1991; Gradinger, 1999; Nozais et al., 2001), anfípodos (Hopkins, 1985; Hopkins y Torres, 1988; Lancraft et al., 1991; Werner, 1997), copépodos (Conover et al., 1986), eufáusidos (Siegel y Loeb, 1995; Quetin et al., 1996; Quetín y Ross, 2001; Nicol 2006) y larvas nauplii de copépodos (Safi et al., 2007). Además, en este período, las floraciones de fitoplancton son favorecidas por un aumento en la estratificación debido al retroceso del hielo marino (Arrigo y Thomas, 2004; Vernet et al., 2008). Por lo que es de suponer que el derretimiento del hielo marino estacional, que comienza en el sector externo de la caleta Potter, aportaría alimento disponible para los diversos predadores hallados previamente bajo el mar congelado, que también se beneficiarían por el aumento de la biomasa fitoplanctónica.

El RDA permitió diferenciar las asociaciones de las variables abióticas y bióticas en escenarios espaciales (detallados en los párrafos anteriores), siendo tales agrupamientos en el Sitio 1 afectados mayormente por la variación temporal de las condiciones ambientales de la caleta (derretimiento glaciar en verano y congelamiento marino en invierno), en tanto que las asociaciones observadas en el Sitio 2 se vieron más influenciadas por interacciones bióticas de tipo predador-presa. Esto concuerda con el estudio de García et al. (en prensa) quienes al contrastar el sector interno de la caleta Potter con el externo (en dos veranos consecutivos), demuestran que los factores abióticos, como la fusión glaciar, la turbidez y los cambios en la temperatura y la salinidad, son más importantes como factores estructurantes del fitoplancton y microzooplancton en el área más cercana al glaciar que en el sector externo de la caleta.

IV.4.2 Sucesión temporal y efecto de los controles “bottom-up/top-down” en la trama trófica planctónica

La distribución temporal de las asociaciones anteriormente discutidas marca una sucesión trófica con distintos períodos caracterizados según los distintos controles bottom-up/top-down dominantes. La influencia de dichas asociaciones y la intensidad del control entre predador/presa marcan el tipo de trama trófica dominante en cada período. De esta forma, se discuten las distintas relaciones, primeramente para cada período del patrón general de sucesión planctónica registrada en caleta Potter:

1. En los meses de enero y febrero se reconoce un control top-down (desacoplamiento) ejercido por el mesozooplancton sobre el fitoplancton y el microzooplancton. Se ha documentado que la presencia de zooplancton herbívoro puede limitar la biomasa fitoplanctónica a través del pastoreo (Schnack, 1985; Smetacek et al., 1990; Atkinson et al., 2004). Según Fuentes (2006) el impacto de la trama trófica herbívora en caleta Potter, dependerá de que grupo represente el principal consumidor primario: *O. similis* o krill/salpas, siendo estos últimos de mayor impacto sobre el fitoplancton. En el año 2011 la abundancia de krill y salpas fue mucho menor que en los años analizados por Fuentes, esto colaboraría con la notoria dominancia de pequeños copépodos (teniendo en cuenta la

competencia y predación entre estos grupos, ver sección IV.4.1) cuya reconocida omnivoría podría ser responsable de la baja biomasa del microzooplancton en los meses de enero y febrero en caleta Potter. Este control top-down de copépodos sobre grupos microzooplanctónicos ha sido documentado previamente para el océano Antártico (Atkinson, 1996; Mayzaud et al., 2002; Henjes, 2004; Latasa et al., 2014). Además, Nakamura y Turner (1997) y Lonsdale et al. (2000) señalan la importancia del nano y microzooplancton como alimento para sostener poblaciones de pequeños copépodos como *Oithona* spp. Así, el consumo selectivo del mesozooplancton sobre el microzooplancton actuaría reduciendo la presión de pastoreo de los protistas y creando una posibilidad para el aumento de biomasa fitoplanctónica (Hansen, 1993). Estos antecedentes sumados a los resultados de esta tesis apoyan la idea del importante rol de la trama microbiana multívora, en donde el microzooplancton constituye un eslabón fundamental entre el fitoplancton y los niveles tróficos superiores en este período en caleta Potter.

2. En el mes de marzo, el aumento de la biomasa fitoplanctónica puede deberse a diversos factores, como el efecto top-down del mesozooplancton sobre el microzooplancton mencionado en el párrafo anterior, el cual permitiría un mayor desarrollo fitoplanctónico teniendo en cuenta el importante control que el microzooplancton puede ejercer sobre la biomasa fitoplanctónica en agua antárticas (Burkill et al., 1995; Archer et al., 1996; Safi et al., 2007). Otra probable razón del aumento de biomasa fitoplanctónica podría ser el control bottom-up ejercido por las variables ambientales a gracias a las condiciones de estratificación de la columna de agua, situación ya discutida en este capítulo (ver sección IV.4.1).

3. El aumento de la biomasa fitoplanctónica mencionado en 2. conlleva a un rápido incremento en la biomasa del microzooplancton, indicando un posible control “bottom-up” asociado al aumento del alimento disponible para los grupos del microzooplancton. Un acoplamiento de este tipo ha sido observado por otros autores en aguas antárticas (ver Safi et al., 2007), en tanto que en la bahía Almirantazgo la abundancia de tintínidos fue correlacionada positivamente con la biomasa de fitoplancton (Wasik y Mikolajczyk, 1994). Sin embargo, en los gráficos de esta tesis (Figuras IV.6-9) este acoplamiento no es muy claro, esto podría deberse a que el mismo ocurrió en una etapa primaria de crecimiento del microzooplancton o a que el pastoreo del mismo no haya sido muy efectivo sobre el tipo de alimento disponible. Como se observa en las figuras IV.6-9, el pico de $Cl-a$ total es proporcionalmente mucho mayor al de $Cl-a < 20$ (el 18/03/2011) por lo que se puede suponer que ese aumento de biomasa se debe a células de gran tamaño. Como se registra en la literatura, las células microplanctónicas suelen dominar la comunidad fitoplanctónica durante floraciones (Holm-Hansen et al., 1989). A su vez, se ha referido que el tamaño de algunas diatomeas y el hecho de poseer defensas morfológicas como espinas, largas púas o formación de largas cadenas las hace no palatables y puede disuadir el pastoreo del microzooplancton (Caron et al., 2000). Los resultados presentados en el capítulo III indican que los tintínidos poseen la mayor representación dentro del microzooplancton en esa fecha (ver Figuras III.8-12). Según Dolan et al. (2002) el tamaño de presa más eficientemente

ingerido por este grupo tendría que tener una talla del 25 % del diámetro oral de su lorica. Teniendo en cuenta que el tintínido dominante observado en esta tesis en el mes de marzo fue *C. balechi*, el tamaño de presa que más eficientemente podría ingerir sería menor a 10 μm . Esto permite afirmar que la disponibilidad de fitoplancton de menor tamaño (nanofitoplancton, < 20 micras) como alimento para el microzooplancton, estaría actuando como posible control bottom-up en este período en caleta Potter. Situación que se corresponde con la relación positiva entre algunos grupos del microzooplancton y la $Cl-a < 20$ observada en los modelos de regresión (ver Tabla IV.4). Como la mayor parte del alimento disponible no corresponde a células nanoplanctónicas, el crecimiento de los tintínidos, y por ende del microzooplancton, no es muy notorio en este período.

4. Durante el muestreo de abril, se registró la mayor biomasa microzooplanctónica junto con un descenso de los valores de biomasa fitoplanctónica, indicando un posible control “top-down” y un visible desacoplamiento. En algunos estudios en aguas antárticas se ha planteado la hipótesis de que el pastoreo del microzooplancton es una causa importante de la supresión del bloom de fitoplancton (Lancelot et al., 1993; Burkill et al., 1995; Timmermans et al., 1998) manteniendo, en algunos casos, las poblaciones de fitoplancton <10 μm en niveles relativamente bajos (Hall y Safi, 2001; Landry et al., 2002). Mientras que varios trabajos indican la preferencia de ciliados y dinoflagelados por presas del pico y nanofitoplancton (Lessard y Rivkin, 1986; Kivi y Setaela, 1995; Archer et al., 1996; Granéli y Turner, 2002; Sommer et al., 2005; Safi et al., 2007), también se ha informado el pastoreo del microzooplancton incluso en presencia de grandes diatomeas, llevando a que el tamaño de los herbívoros microzooplanctónicos durante los períodos de mayor biomasa esté sesgado hacia formas más grandes de dinoflagelados como el género *Protoperidinium* que pueden consumir presas de gran tamaño (Nöthing y Gowing, 1991; Rivkin et al., 1999) y grandes ciliados como el género *Strombidium* que son conocidos por su potencial para capturar y manejar partículas grandes de alimento adaptando su forma a la de la partícula ingerida, lo que permite el consumo de células que son tan grandes e incluso mayores que su propio tamaño (Smetacek, 1981; Montagnes et al., 1988; Johansson et al., 2004). Además, otros estudios asocian a diatomeas y nanoflagelados como ítems importantes en la dieta de dinoflagelados heterótrofos de los géneros *Gymnodinium* y *Protoperidinium* (Lessard, 1991) y de larvas nauplius de copépodos (Hansen et al., 1994). Estas relaciones se observan en los modelos de regresión (ver Tabla IV.4) en los escenarios en que los distintos grupos del microzooplancton presentan asociaciones negativas con la $Cl-a$ y la $Cl-a < 20$. En función de estos antecedentes, se concluye que el posible desacoplamiento observado como un desajuste en las curvas de biomasa en este período podría estar relacionado con un cambio en la composición del microzooplancton, ya que en abril la representación de ciliados aloricados y dinoflagelados es mayor que en el mes anterior (ver Figuras III.8-12). Finalmente, para este período, el importante potencial consumo de carbono y crecimiento en biomasa del microzooplancton, define la transición a una trama trófica microbiana, en donde también es probable que este grupo juegue un papel importante en el reciclado de nutrientes.

5. Al final del período de precongelamiento y principios del congelamiento (mayo y junio) se observa un desacople entre las curvas de biomasa de microzooplancton y mesozooplancton que se mantiene mientras la caleta permanece congelada (desde junio hasta principios de noviembre). La composición del mesozooplancton varía en estos períodos, pero mantiene un control “top-down” sobre los distintos grupos del microzooplancton. Luego de consumido el bloom de fitoplancton, distintas especies de copépodos como *O. similis*, *C. citer* y *C. propinquus*, comienzan a aumentar su abundancia, posiblemente aprovechando la disponibilidad de distintos grupos microzooplanctónicos como posible recurso alimenticio. Como ya ha sido discutido antes, la omnivoría de estos copépodos (González et al., 1994; Atkinson, 1998; Dubischar et al., 2002; entre otros) les permitiría aumentar sus abundancias en un ambiente como la caleta Potter, donde sus requerimientos energéticos no estarían cubiertos por el fitoplancton (Fuentes, 2006). A lo dicho, se agrega la selectividad de algunos copépodos para consumir tintínidos (Dolan y Gallegos, 2001) y la preferencia en la captura de presas móviles (Atkinson, 1978). Una vez establecido el congelamiento marino, son los eufáusidos el grupo que pasa a dominar la biomasa del mesozooplancton, mayormente larvas furcilia de *E. superba* y *E. frígida*. Estas especies han sido registradas como omnívoras (Kittel y Ligowski, 1980; O'Brien, 1987; Pakhomov et al., 1998) e incluso también herbívoras como el caso de *E. superba* alimentándose de algas bajo el hielo marino (Hamner et al., 1983; Melnikov y Spiridinov, 1996). Este importante control top-down sobre el microzooplancton ya ha sido registrado en otros ambientes tanto para el krill (Wickham y Berninger, 2007) como para copépodos (Tsuda et al., 2007; Stoecker et al., 2008). Ambos grupos mesozooplanctónicos mantienen la biomasa de los grupos microzooplanctónicos en relativamente bajos valores, lo cual se observa como un desacople en las figuras IV.6-9. Según los estudios de Gifford (1991) y Stoecker y Capuzzo (1990) el microzooplancton constituye un alimento de gran calidad, rico en nitrógeno y que parece mejorar el crecimiento, la supervivencia y la fecundidad de algunos organismos mesozooplanctónicos. Así, la presión de predación ejercida por el mesozooplancton puede alterar la abundancia y composición de especies en comunidades microzooplanctónicas (Sanders y Wickham, 1993). Estas apreciaciones se reflejan en los resultados de esta tesis, no sólo en el mantenimiento de bajos valores de abundancia y biomasa, sino también en la composición del microzooplancton, lo que se puede observar en las figuras II.8-12 y en las relaciones inversas en los modelos de la Tabla IV.4. Estos cambios también se reflejan en la disminución de la abundancia de dinoflagelados y tintínidos a medida que avanza el período invernal, posiblemente por el consumo de cyclopoideos y eufáusidos, respectivamente. Vale aclarar que, para afirmar con mayor rigor estas predicciones es necesario realizar experimentos que permitan determinar tasas de pastoreo del mesozooplancton sobre estos grupos microzooplanctónicos en caleta Potter.

6. En el muestreo del mes de noviembre, el aumento de la biomasa fitoplanctónica posiblemente se deba al derretimiento marino, marcando un control “bottom-up”. Según la bibliografía, el aumento de biomasa fitoplanctónica en primavera coincide con la etapa de

derretimiento del hielo marino y se produce por una combinación de factores como: el rompimiento de la cubierta de hielo permanente eliminando el efecto de sombreado del hielo, los altos niveles de luz correspondientes a la época del año, la liberación de algas y nutrientes que se encontraban en el hielo y la estratificación de la columna de agua debido al derretimiento del hielo del mar y vientos de baja velocidad (Arrigo et al., 2008; Smith y Comiso, 2008; Vernet et al., 2008; Montes-Hugo et al., 2009). Esto sucede en la transición de invierno-primavera, cuando el crecimiento de heterótrofos está restringido por las bajas temperaturas y el crecimiento del fitoplancton supera las pérdidas por el pastoreo (Rose y Caron, 2007), entonces se genera una ventana (“loophole” según Irigoien et al., 2005) que permite el aumento de la biomasa fitoplanctónica. Este fenómeno se observa mejor en el Sitio 2-Superficie, donde se identifican los primeros indicios del comienzo del crecimiento fitoplanctónico que continúa en diciembre (ver figura II.10). Por otro lado, en este período fue observada una asociación en la cual se incluyen varias especies de ciliados como *Leegardiella* spp, *Strombidium* spp y *C. balechi* y, si bien los valores de abundancia y biomasa del microzooplancton se mantienen bajos, se nota un aumento en la representación de ciliados en relación al período invernal (ver Figuras III.8-13). La respuesta instantánea de los ciliados al aumento de temperatura y disponibilidad de alimento durante la sucesión de primavera, es observado como un incremento en su biomasa (Heinbokel y Coats, 1986; Alder y Boltovskoy, 1993; Archer et al., 1996; Becquevort, 1997; Klaas, 2001) y se registra en esta tesis en la relación positiva entre la clorofila y los ciliados en los modelos de regresión. Además, después del invierno generalmente las poblaciones mesozooplancónicas presentan bajas abundancias, así los ciliados son liberados de la presión de pastoreo de los consumidores secundarios (Aberle et al., 2007). Estos antecedentes y las relaciones registradas en la tabla IV.4 permiten concluir que la $Cl-a < 20$ podría ser un buen predictor de la biomasa de ciliados alorricados durante el derretimiento del hielo marino en caleta Potter.

El patrón general de la sucesión planctónica descrito, registró algunos desfasajes temporales en el Sitio 1, principalmente en superficie, que repercutieron en las relaciones predador-presa (ver Figura IV.7 y Tabla IV.4) los cuales se describen como cambios en los períodos mencionados (*):

1*. Como ya se dijo, el significativo impacto del derretimiento glaciar en el sector interno de la caleta Potter afecta negativamente al mesozooplancton (Fuentes, 2006; Aguirre et al., 2009; Hoffmeyer, comunicación personal) disminuyendo su abundancia y biomasa en los meses de enero y febrero. Esta ausencia de control “top-down” permite un desarrollo de biomasa fitoplanctónica más tempranamente que en los otros escenarios.

3*. Ambas situaciones, menor presión de pastoreo del mesozooplancton y mayor disponibilidad de alimento (mayormente nanofitoplancton), favorecen el desarrollo de un anticipado aumento en la concentración del microzooplancton en el mes de febrero. En esta fecha, se observa un aumento en la abundancia y biomasa de tintínidos, especialmente *C. balechi* cuyo tamaño de presa más efectivamente consumida sería la nanoplanctónica (según Dolan et al., 2002, 2012), lo cual permite discernir una relación “bottom-up” entre el nanofitoplancton y este grupo del

microzooplancton. Esto se confirma claramente en la asociación estadísticamente significativa y positiva entre ambas variables predicha en los modelos de regresión (Tabla IV.4) e indica que la $Cl-a < 20$ es un buen predictor de la biomasa de tintínidos en el sitio interno de caleta Potter en este período. Como es de esperar, este acoplamiento se traduce en un posterior descenso en la biomasa fitoplanctónica (mayormente en la $Cl-a < 20$) y microzooplanctónica producto del agotamiento del recurso alimenticio por efecto de un fuerte control “top-down”. Esto se observa en estudios experimentales (Aberle et al., 2007) y de campo (Tirok y Gaedke, 2006) que también registran una alta presión de pastoreo por parte del microzooplancton en momentos en que las abundancias mesozooplanctónicas son bajas.

2*. En el siguiente período, en este escenario, las condiciones de estratificación de la columna de agua parecen ser propicias para un nuevo crecimiento de la biomasa fitoplanctónica (Schloss et al., 2012); sin embargo, el fuerte control ejercido por el microzooplancton en el período anterior (mayormente sobre el nanofitoplancton) parece mermar el crecimiento fitoplanctónico, ya que la concentración de $Cl-a$ total registrada en esta fecha es menor que en los otros escenarios. Aquí se observa también un nuevo aumento de la biomasa microzooplanctónica, siendo mayor la representación de tintínidos, pero con un gran aumento relativo de larvas nauplius de copépodos y dinoflagelados. Estos dos grupos microzooplanctónicos han sido relacionados con presas de gran tamaño (Archer et al., 1996; Safi et al., 2007), por lo tanto, la composición del microzooplancton podría explicar este acoplamiento (aunque no tan notorio) y control sobre la biomasa fitoplanctónica.

4*. Luego, la elevada biomasa del microzooplancton se traduce en oferta de alimento para el mesozooplancton, y conjuntamente colaboran para disminuir la biomasa fitoplanctónica. En este período de otoño se observa la mayor biomasa microzooplanctónica del año, con importante presencia de “especies importantes” como *C. balechi*, *Cymatocilis*, *G. lachryma*, *Protoperidinium*, *Strombidium* y *Leegardiella*. Como se ha descrito anteriormente el microzooplancton puede mantener la biomasa del fitoplancton en bajos valores (Bjørnsen y Kuparinen, 1991; Rivkin et al., 1999), aunque difícilmente pueda provocar el consumo de todo el bloom (Hall y Safi, 2001; Landry et al., 2002). El grupo del mesozooplancton mejor representado en este período fueron los copépodos, con especies como *C. acutus* y *R. gigas* que suelen ser documentados consumidores de grandes diatomeas (Atkinson 1996, 1998). En los resultados de esta tesis, esta asociación se registra en el acoplamiento entre micro y mesozooplancton y el desacoplamiento entre ambos grupos zooplanctónicos y el fitoplancton (ver Figura IV.7).

5*. En el comienzo del congelamiento el notorio aumento de la biomasa mesozooplanctónica acompaña una clara disminución del fitoplancton y microzooplancton. En una primera instancia de este período las especies mesozooplanctónicas de mayor representación son los copépodos *O. similis* y *C. propinquus* de documentada omnivoría (Atkinson, 1998; Burghart et al., 1999; Dubischar et al., 2002) y que predarían sobre el microzooplancton debido a la baja disponibilidad de fitoplancton en caleta Potter (Fuentes, 2006) inclusive bajo el hielo marino (Atkinson 1996, 1998). Posteriormente, se

observa una sucesión entre grupos mesozooplancónicos, al advertirse un aumento en los valores de biomasa de eufáusidos y una disminución de copépodos. El krill es documentado como herbívoro cuando el fitoplancton es abundante y omnívoro cuando los autótrofos son escasos (Pakhomov y Perissinotto, 1996; Atkinson y Snyder, 1997). Teniendo en cuenta lo anterior, no sería erróneo suponer que en caleta Potter la presencia abundante de larvas de krill bajo el hielo sería debido a la presencia de alimento heterótrofo disponible. Esto se apoya en otros estudios que aseguran que la comunidad del hielo marino juega un importante rol en la supervivencia invernal de las larvas de krill (Daly, 1990; Flores et al., 2012). Según los resultados de esta tesis, la disminución de la representación de dinoflagelados, luego del pico máximo de biomasa mesozooplancónica (ver Figuras III.8-12) y la relación negativa entre dinoflagelados con ciclopoideos y eufáusidos observada en los modelos de regresión (ver Tabla IV.4) indican que posiblemente *O. similis* y las larvas furcilia de krill estén consumiendo selectivamente dinoflagelados durante el período de congelamiento marino en caleta Potter. Otra relación inversa (Tabla IV.4) se observa en este escenario entre los ciclopoideos y eufáusidos, por lo que se podría predecir que las larvas furcilia también podrían alimentarse de distintos estadios de desarrollo de *O. similis* durante el congelamiento marino.

6*. En el Sitio 1, durante el período de postcongelamiento, se observa en Fondo el efecto del impacto producido en el estrato superficial. Esto se documenta a través del aumento de la biomasa del mesozooplancton, mayormente representado por eufáusidos y en menor medida por algunos copépodos. Estos grupos de gran abundancia bajo el mar congelado en el estrato superficial podrían migrar hacia el fondo en busca del alimento disponible por el derretimiento marino. Esta migración vertical sincronizada con el hundimiento de microalgas aportadas por el derretimiento del hielo marino ha sido documentada tanto para eufáusidos (Marr, 1962; Marschall, 1988; Daly, 1990) como para algunos copépodos (Tanimura et al., 1986).

Según Aberle et al. (2007) uno de los efectos primarios del cambio climático global se observa en los cambios en el tiempo de ocurrencia (“timing”) en una sucesión de organismos planctónicos. Algunos estudios experimentales documentan un desacople entre predadores y sus presas en futuros escenarios de incremento de temperatura (Durant et al., 2007; Thackeray et al., 2010), estas situaciones podrían compararse con lo representado en los períodos **1.** y **4.** Sin embargo, según Schmoker et al. (2013), los organismos microzooplancónicos tienen tiempos de respuesta similares al fitoplancton, en contraste con otros herbívoros como los copépodos; por lo tanto, dentro de plazos cortos, el microzooplancton puede responder al rápido crecimiento de la comunidad fitoplanctónica. Esta observación se condice con el estudio de Aberle et al. (2012) quienes concluyen que el aumento de la temperatura induce cambios en la fenología del microzooplancton y produce un fuerte acoplamiento entre herbívoros protistas y su presa, alterando a su vez la transferencia de materia y energía hacia los niveles tróficos superiores. Similar situación de acoplamiento entre microzooplancton y fitoplancton se registra en los períodos **3***. y **2***. en el sitio interno de caleta Potter promoviendo una prevalencia de la trama trófica microbiana como vía de transferencia de

energía. Además, Aberle et al. (2007) simularon en mesocosmos, diferentes grados de aumento de la temperatura invernal y evaluaron los efectos potenciales sobre los patrones de sucesión primaveral y el pastoreo del mesozooplankton, observando un fuerte acoplamiento entre ciliados, copépodos y el aumento de la biomasa fitoplanctónica típica de primavera. Esto respalda lo registrado en esta tesis en el período 6*.

Finalmente en base a todo lo analizado y con el respaldo de los antecedentes mencionados, los resultados de este capítulo remarcan que el efecto del aporte de agua de derretimiento glaciar mayormente observado en el sitio interno de caleta Potter produce un desfase en la sucesión planctónica estacional que facilita el acoplamiento entre microzooplankton y fitoplancton, produciendo un fuerte control “top-down” y promoviendo una trama trófica microbiana multívora como principal vía de transporte de energía a los niveles superiores.

IV.4.3 Conclusiones del capítulo IV

-  La dinámica temporal de las variables abióticas y bióticas marca dos asociaciones dentro del ciclo anual: un gradiente en verano con menor salinidad, mayor turbidez, temperatura y Cl-*a*, y otro en invierno con menor temperatura, mayor salinidad y alta biomasa mesozooplanctónica. La distribución del microzooplankton fue muy variable, sin una clara asociación temporal.
-  Las asociaciones espaciales entre las variables bióticas y abióticas en el Sitio 1 respondieron a la variación temporal de las variables ambientales. Se observaron tres agrupamientos:
 -  Período de verano: La Cl-*a* se relacionó positivamente con las variables afectadas por el derretimiento glaciar, asociándose con la estratificación de la columna de agua.
 -  Período de invierno: Los copépodos *O. similis*, *C. propinquus* y *C. citer* y las larvas furcilia de *E. superba* y *E. frígida* fueron abundantes en la época invernal en caleta Potter, asociándose su alimentación omnívora con el alimento disponible bajo el hielo marino.
 -  Período de otoño: La Cl-*a* <20 se asoció con “especies importantes” del microzooplankton como *C. balechi*, *G. lachryma*, *Strombidium*, *Proto-peridinium*, *Cymatocilis* y *Leegardiella* y los copépodos *C. acutus* y *R. gigas*. Marcando una asociación trófica mayormente herbívora.
-  Las asociaciones espaciales entre las variables bióticas y abióticas registradas en el Sitio 2 se ven influenciadas mayormente por interacciones predador-presa:
 -  Previo al congelamiento marino se observó la alternancia de una asociación: fitoplancton-microzooplankton-copépodos con otra dominada por eufáusidos, salpas y pterópodos. Esta alternancia entre la trama trófica microbiana y la clásica parece estar mediada por las masas de agua que ingresan al sector externo de la caleta Potter.
 -  Durante el postcongelamiento se registró otra asociación ligada a la disponibilidad de alimento, conformada por ciliados (*Leegardiella* spp., *Strombidium* spp. y *C. balechi*) y posibles consumidores como anfípodos, eufáusidos y larvas nauplii de copépodos.

- La distribución temporal de estas asociaciones marcan el tipo de control “bottom-up/top-down” para cada período del patrón general de la sucesión trófica planteada:
- 1- En enero y febrero se reconoce un control top-down del mesozooplancton (mayormente copépodos omnívoros) sobre el fitoplancton y el microzooplancton.
 - 2- En marzo se registra un aumento de la biomasa fitoplanctónica, por efecto “bottom-up” de las variables ambientales que favorecen la estratificación de la columna de agua y una menor abundancia de zooplancton y por ende, menor presión de pastoreo sobre el fitoplancton.
 - 3- También en marzo, el aumento del fitoplancton ejerce un control “bottom-up” sobre el microzooplancton, aunque el aumento de este grupo no es muy notorio. Los tintínidos dominan en este período y predan más efectivamente sobre células nanoplanctónicas. El débil acoplamiento predador-presa sería debido a que la $Cl-a < 20$ no sería suficiente para provocar un importante aumento en la concentración del microzooplancton en este período.
 - 4- En abril, se registró la mayor biomasa microzooplanctónica junto con un descenso de los valores de biomasa fitoplanctónica. Este control “top-down” y desacoplamiento se corresponde con un cambio en la composición del microzooplancton, aumentando la representación de dinoflagelados y ciliados aloricados que pueden consumir más efectivamente presas de mayor tamaño que los tintínidos.
 - 5- En mayo y junio se observa un desacoplamiento de las curvas de microzooplancton y mesozooplancton que se mantiene durante todo el período de congelamiento de la caleta. La composición del mesozooplancton varía en este período (copépodos omnívoros/larvas furciliarias de krill), pero se mantiene un control “top-down” sobre los distintos grupos del microzooplancton (tintínidos/dinoflagelados).
 - 6- En noviembre, el derretimiento marino y otros factores ambientales ejercen un control “bottom-up” colaborando con el aumento de la biomasa fitoplanctónica. Siendo la $Cl-a < 20$ un buen predictor de la biomasa de ciliados aloricados en este período en caleta Potter.
- En el Sitio 1 se observaron desfasajes en algunos períodos del patrón general de la sucesión trófica:
- 1*- En enero y febrero el efecto del derretimiento glaciar disminuye la abundancia del mesozooplancton, lo que permite un desarrollo de biomasa fitoplanctónica más tempranamente que en el período 1 del patrón general de sucesiones.
 - 3*- Esto produce un aumento anticipado del microzooplancton (en febrero), por un control “bottom-up” y disminución de la predación del mesozooplancton. Aquí, el aumento de la $Cl-a < 20$ predice la biomasa de tintínidos que luego ejerce un fuerte control “top-down” sobre el fitoplancton de menor tamaño.
 - 2*- La situación anterior merma el crecimiento fitoplanctónico en marzo en comparación con el período 2 del patrón general. Esto se corresponde con un aumento relativo de larvas nauplii y dinoflagelados provocando un sutil acoplamiento microzooplancton-fitoplancton.

-  4*- En abril, la elevada biomasa del microzooplancton se traduce en oferta de alimento para el mesozooplancton anunciando un control “bottom-up”. Ambos grupos colaboran para disminuir la biomasa fitoplanctónica, generando un control “top-down” visible como un desacoplamiento de las curvas de biomasa.
-  5*- En junio el aumento de la biomasa mesozooplanctónica es mucho mayor que en 5 provocando una gran disminución del fitoplancton y microzooplancton. Aquí, las larvas furcilia de krill también se alimentarían del abundante *O. similis*.
-  6*- Durante el derretimiento marino, el krill y los copépodos, que se encontraban bajo el mar congelado, migrarían hacia el fondo del mar atraídos por el aumento fitoplanctónico.
-  El aporte de agua de derretimiento glaciar en el sitio interno de caleta Potter produce un desfase en la sucesión planctónica que facilita el acoplamiento entre microzooplancton y fitoplancton, produciendo un fuerte control “top-down” y promoviendo una trama trófica microbiana multívora. Teniendo en cuenta que el calentamiento global está produciendo un mayor derretimiento glaciar, el sitio interno de caleta Potter sería un escenario ideal para estudiar los efectos del cambio climático en un ambiente costero del sector oeste de la península Antártica.

CAPÍTULO V

SÍNTESIS Y CONCLUSIONES FINALES

En este capítulo se retoman las conclusiones de los capítulos II, III y IV con el fin de responder a las hipótesis planteadas en esta tesis. Además, se expone de manera gráfica y por escrito la variación en los escenarios espaciales: (Sitio 1-Superficie y Fondo y Sitio 2-Superficie y Fondo) y temporales (precongelamiento-congelamiento-postcongelamiento y estaciones del año), con énfasis en la sucesión de las asociaciones planctónicas y el efecto de las variables ambientales en la dinámica del micro y mesozooplankton. A continuación se reescriben las hipótesis planteadas en el capítulo I, cada una es corroborada en el texto expresado debajo y gráficamente (ver Figuras V.1-2):

1. *El viento y la cobertura de hielo marino son los elementos físicos principales que afectan la dinámica temporal y espacial del micro y mesozooplankton en el área de estudio.*

Efectivamente el viento y la cobertura de hielo marino influyeron en la dinámica del zooplankton en caleta Potter, observándose una mayor influencia sobre el mesozooplankton. Durante el período de precongelamiento los vientos de dirección oeste, sostenidos durante varios días, podrían haber provocado (a través de su efecto sobre las corrientes marinas) el ingreso de grandes organismos como salpas, pterópodos y adultos o juveniles de krill al sector interno de la caleta. Sin embargo, la baja velocidad desarrollada por los vientos en este período del año 2011 podría ser el motivo de la escasa abundancia de dichos organismos mesozooplanktónicos. Contrariamente, durante la primavera, los vientos de fuerte intensidad no sólo colaboraron con la ruptura del pack de hielo marino sino también favorecieron, en el período de postcongelamiento, el transporte de especies mesozooplanktónicas “esporádicas” (como anfípodos, grandes copépodos y larvas meroplanktónicas) halladas en el sector externo de la caleta. Por otro lado, la cobertura del hielo marino afectó la dinámica espacial y temporal del mesozooplankton. Esto se documentó a través del registro de mayores valores de abundancia de pequeños copépodos (especialmente *Oithona similis*) y una elevada biomasa del krill *Euphausia superba* durante el período de congelamiento marino. La dinámica espacial del mesozooplankton en este período de congelamiento marino se modificó producto de su distribución, registrando de esta manera, mayores valores de abundancia de copépodos y de biomasa de eupáusidos en el estrato superficial del sitio interno de caleta Potter.

2. *La variación espacial y temporal en las condiciones oceanográficas y biológicas (disponibilidad de alimento) entre el sector externo e interno de la caleta Potter y entre los estratos superficie y fondo de la columna de agua, debido mayormente a la influencia del derretimiento del glaciar Fourcade en uno de sus extremos, determinan diferencias en la composición y abundancia del micro y mesozooplankton.*

Los resultados de esta tesis corroboran esta hipótesis, ya que durante el período de precongelamiento, el aporte de agua de derretimiento glaciario alteró notoriamente los parámetros temperatura, turbidez y salinidad del agua en el estrato superficial del sector interno de la caleta Potter, afectando consecuentemente la trama trófica planctónica. En este escenario, la elevada turbidez y baja salinidad del agua afectan negativamente la abundancia del mesozooplankton, notándose por ejemplo, durante el verano de 2011 bajas abundancias de krill y salpas en comparación con otros años. Por otro lado, el aporte de agua de derretimiento glaciario colabora (en fechas con bajas intensidades de viento) con la estratificación de la columna de agua, beneficiando así el crecimiento fitoplanctónico durante el verano. Esta situación se relacionó con la mayor abundancia de especies microzooplanctónicas, como *Codonellopsis balechi*, *Gyrodinium lachryma* y los géneros *Strombidium* y *Protoperidinium*, en la zona interna de la caleta durante el período previo al congelamiento marino, cuando la cantidad y calidad del alimento fitoplanctónico disponible fue adecuada. A su vez, esta alta abundancia de microorganismos heterótrofos como posible alimento disponible, beneficia el aumento en abundancia de especies del mesozooplankton que se caracterizan por su alimentación omnívora, como es el caso de *O. similis*, que parece encontrar en el sitio interno de la caleta Potter un habitat adecuado para desarrollarse y permanecer todo su ciclo de vida.

3. La presión de pastoreo ejercida por el zooplankton (micro y mesozooplankton) limita en ciertos períodos el crecimiento de la comunidad fitoplanctónica de caleta Potter (control “top down”). Asimismo, los cambios resultantes en la biomasa y composición del fitoplancton, conjuntamente con la influencia de factores ambientales (control “bottom up”) inciden sobre la composición de la comunidad zooplanctónica.

Los resultados documentados para el año 2011 en caleta Potter corroboran esta hipótesis, registrando distintas asociaciones e interacciones tróficas expresadas en los períodos de la sucesión planctónica para cada escenario espacial planteado. Por ejemplo, en el Sitio 2 durante el postcongelamiento se registró una asociación ligada a la disponibilidad de alimento, conformada por ciliados (*Leegardiella* spp., *Strombidium* spp. y *C. balechi*) y posible predadores (anfípodos, eufáusidos y larvas nauplii de copépodos); ambos grupos estarían siendo afectados por un control “bottom up” debido al aumento de la biomasa fitoplanctónica producto del derretimiento marino y la estratificación de la columna de agua ocurrida en este período. Por otro lado, en el Sitio 1 se observan otras asociaciones tróficas (mejor definidas en Superficie); por ejemplo, en verano la menor abundancia de grandes organismos mesozooplanctónicos ocasiona un menor control “top-down” de estos sobre el fitoplancton y el microzooplankton, permitiendo elevadas concentraciones primero de Cl-a <20 y luego de Cl-a total. Posteriormente, el descenso en los valores de estos parámetros de biomasa fitoplanctónica reflejan un fuerte control “top-down” por parte de tintínidos y dinoflagelados,

ciliados aloricados y copépodos herbívoros, respectivamente. Luego, en otoño, el consecuente aumento de la abundancia del microzooplancton favorece (mediante un posible control “bottom-up”) el desarrollo de pequeños copépodos omnívoros, lo cual se registra como un pico de abundancia al principio del congelamiento marino. Ya en el período invernal la gran abundancia de larvas furcilia de eufáusidos asociados al hielo marino se relaciona con su capacidad de omnivoría y la explotación de los abundantes pequeños heterótrofos como alimento disponible. Durante el postcongelamiento marino, también en el sitio interno pero en el estrato de Fondo, se observa un leve aumento de la biomasa zooplanctónica posiblemente relacionado con el comienzo del desarrollo fitoplanctónico primaveral.

Finalmente, el grado de derretimiento glaciario y congelamiento marino observados en caleta Potter durante el 2011 se asocian con los ciclos climáticos referidos en la bibliografía. Las tendencias observadas en los estudios que analizan una amplia escala temporal (1991-2010) de datos fisicoquímicos de la columna de agua y biomasa fitoplanctónica en caleta Potter (Schloss et al., 2012; Bers et al., 2013) relacionan el grado de derretimiento glaciario y congelamiento marino con los ciclos climáticos ENSO y SAM. Se desenvuelve de esto, que la fase cálida de ENSO (El Niño) fuertemente desarrollada durante el 2010 produjo un invierno cálido en ese año, con escaso congelamiento marino, situación que se asocia con veranos posteriores de mayor temperatura atmosférica y alto grado de derretimiento glaciario, como marcan los resultados expuestos aquí para el año 2011. Por otro lado, los valores positivos del índice SAM registrados en el invierno del 2011 se relacionan con el alto grado de congelamiento marino (en términos de espesor y extensión del pack marino) observado en esta tesis. Sumado a esto, el último informe documentado del IPCC (2014) registra que los glaciares de todo el planeta siguen retrocediendo debido al aumento de la temperatura atmosférica, modificando la distribución de muchas especies marinas. En razón del cambio climático proyectado para mediados del siglo XXI y décadas posteriores, la redistribución global de las especies marinas, la reducción de la biodiversidad y la acidificación de los océanos afectará sustancialmente los ecosistemas marinos polares, asociados con impactos en la fisiología, el comportamiento y la dinámica de las poblaciones de las distintas especies desde el fitoplancton a los organismos planctónicos superiores.

Los resultados de esta tesis, apoyados en los antecedentes referidos, permiten concluir que el sector interno de la caleta Potter es un área modelo para estudiar los posibles efectos del cambio climático sobre la dinámica de las masas de hielo y la biota planctónica en un ambiente costero del oeste de la península Antártica.

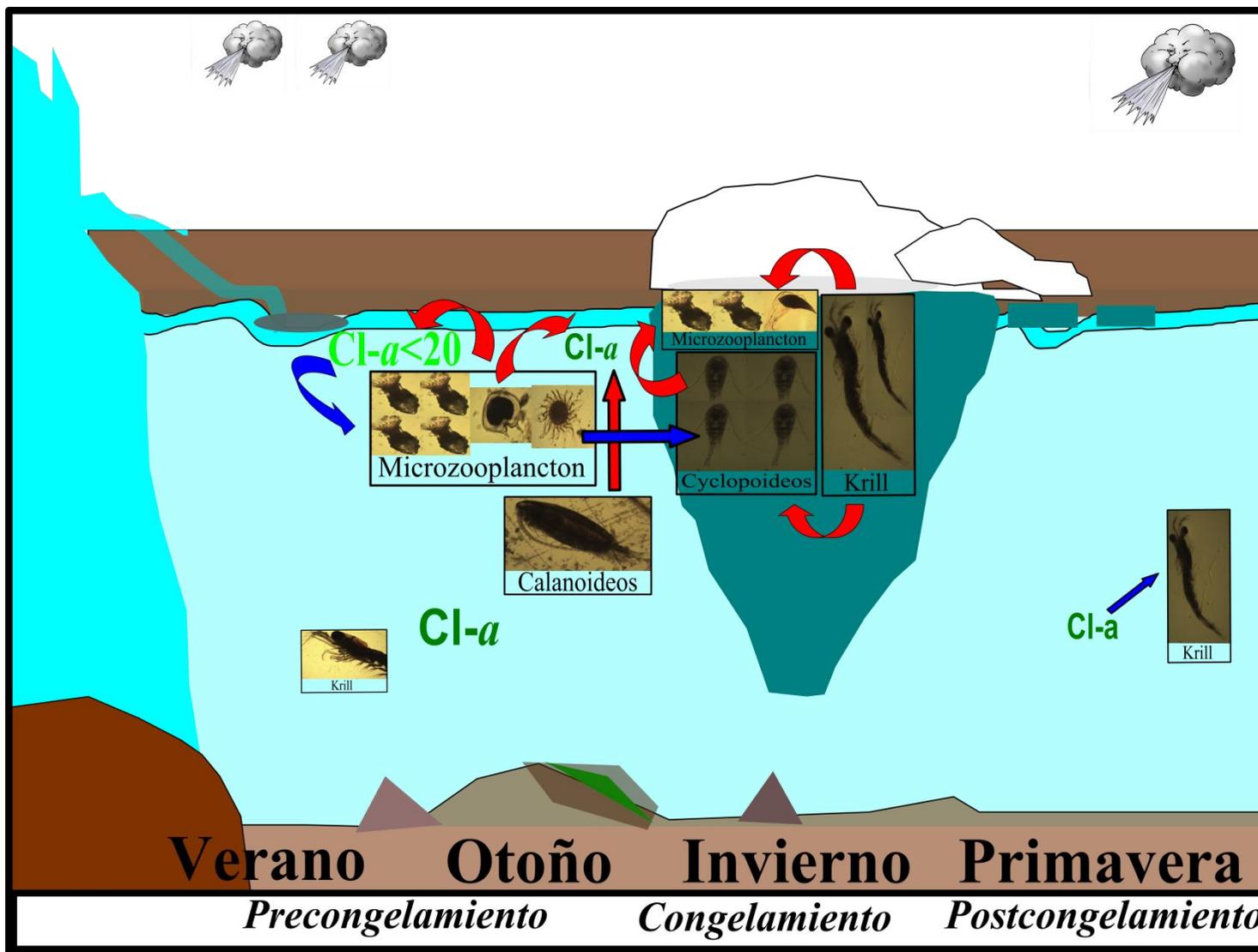


Figura V.1 Diagrama mostrando la dinámica temporal del micro y mesozooplankton en los estratos Fondo y Superficie del Sitio 1. Se esquematizan los controles “bottom-up” (flechas azules) y “top-down” (flechas rojas) en las principales asociaciones tróficas de la sucesión planctónica en caleta Potter.

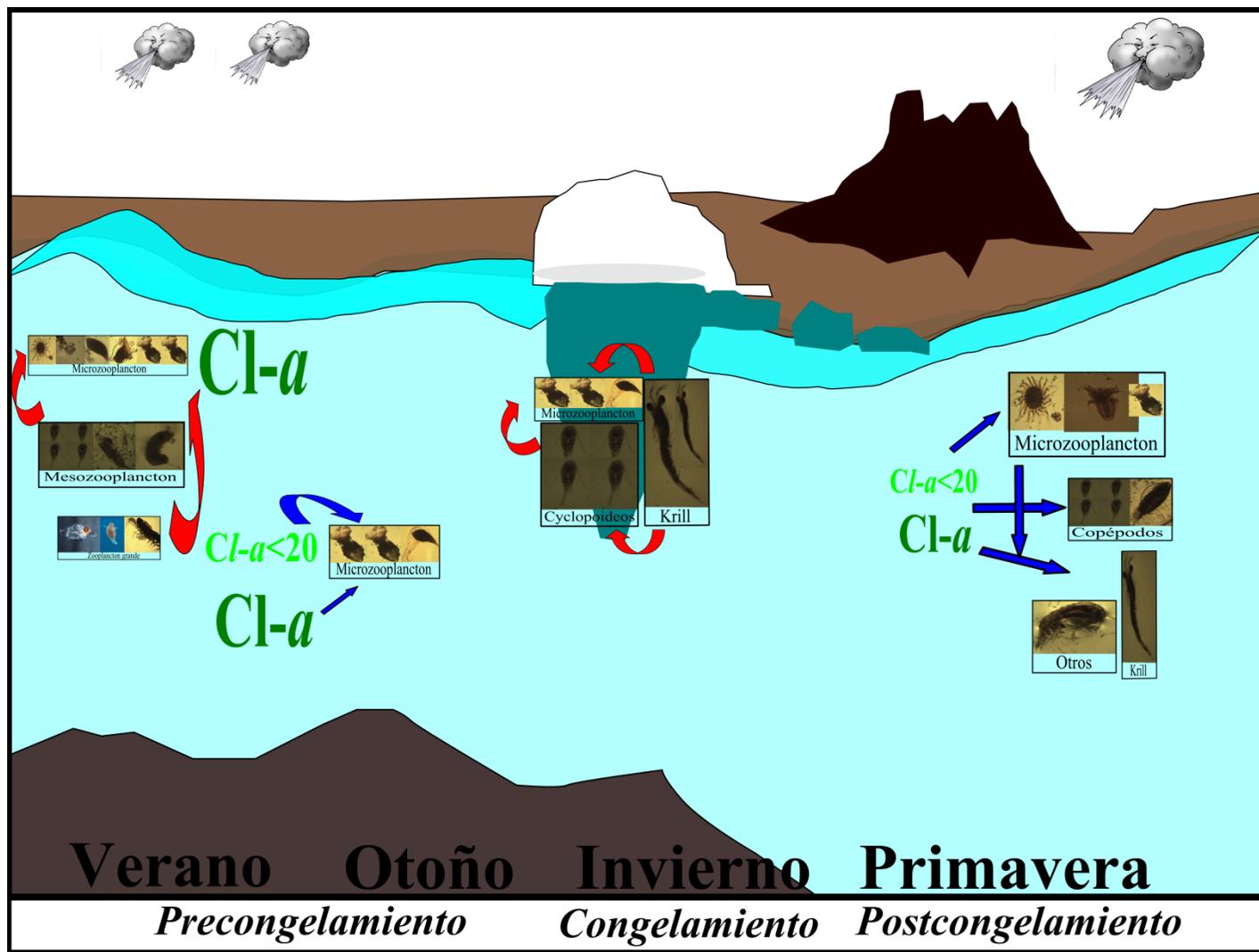


Figura V.2 Diagrama mostrando la dinámica temporal del micro y mesozooplankton en los estratos Fondo y Superficie del Sitio 2. Se esquematizan los controles “bottom-up” (flechas azules) y “top-down” (flechas rojas) en las principales asociaciones tróficas de la sucesión planctónica en caleta Potter.

BIBLIOGRAFÍA

- Aberle, N., Lengfellner, K. y Sommer, U. 2007. Spring bloom succession, grazing impact and herbivore selectivity of ciliate communities in response to winter warming. *Oecologia*, 150(4): 668-681.
- Aberle, N., Bauer, B., Lewandowska, A., Gaedke, U. y Sommer, U. 2012. Warming induces shifts in microzooplankton phenology and reduces time-lags between phytoplankton and protozoan production. *Marine biology*, 159(11): 2441-2453.
- Absher, T., Boehs, G., Feijo, A. y da Cruz, A. 2003. Pelagic larvae of benthic gastropods from shallow Antarctic waters of Admiralty Bay, King George Island. *Polar Biology*, 26(6): 359-364.
- Ackley, S. y Sullivan, C. 1994. Physical controls on the development and characteristics of Antarctic sea ice biological communities-a review and synthesis. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 41(10): 1583-1604.
- Agatha, S. 2011. Global diversity of aloricate Oligotrichea (Protista, Ciliophora, Spirotricha) in marine and brackish sea water. *PloS one*, 6(8): 1-13.
- Aguirre, G., Capitanio, F., Fuentes, V. y Esnal, G. 2009. Influencia del sedimento en suspensión sobre el patoreo del copépodo *Calanus propinquus* en Caleta Potter, Antártida. Libro de Actas: VII Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Bahía Blanca, Argentina, pp. 182.
- Alder V.A. y Boltovskoy D. 1991. The ecology and biogeography of tintinnid ciliates in the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Marine Chemistry* 35, 337-346.
- Alder, V.A. y Boltovskoy, D. 1993. The ecology of larger microzooplankton in the Weddell-Scotia confluence area: horizontal and vertical distribution patterns. *Journal of Marine Research*, 51(2): 323-344.
- Alder, V.A. 1995. Ecología y sistemática de Tintinnina (Protozoa, Ciliata) y microzoopláncteres asociados de aguas antárticas. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- Alder, V.A. 1999. Tintinninoidea. En: *South Atlantic Zooplankton* (Boltovskoy, D. ed.), Backhuys Publishers, Leiden, Holland, pp. 321-384.
- Alder, V.A. y Morales, C. 2009. Manual de métodos para el estudio de los sistemas planctónicos marinos. Alder V. y C. Morales (Eds.). Editorial EUDEBA, Bs. As., Argentina, 265 pp.
- Almeda, R., Messmer, A., Sampedro, N., Gosselin, L. 2011. Feeding rates and abundance of marine invertebrate planktonic larvae under harmful algal bloom conditions off Vancouver Island. *Harmful Algae*, 10: 194-206.
- Alvarinio, A., Wojtan, J. y Martinez, M. 1990. Antarctic Siphonophores from plankton samples of the United States Antarctic Research Program. *Antarctic Research Series*, Vol. 49.
- Allredge, A. y Madin, L. 1982. Pelagic tunicates: unique herbivores in the marine plankton. *BioScience*, 32: 655-663.
- Antezana, T., Benassi, G., Costanzo, G., Crescenti, N., Ferrari, E., Ghirardelli, E., Granata, A., Guglielmo, L. y McKenzie, K. 1995. Amphipods, Euphausiids, Mysids, Ostracods, and Chaetognaths. En: Guglielmo y Ianora (Eds.), *Atlas of Marine Zooplankton Straits of Magellan*, Springer, Berlin, pp 279.
- Archer, S., Leakey, R., Burkill, P., Sleight, M. y Appleby, C. 1996. Microbial ecology of sea ice at a coastal Antarctic site: community composition, biomass and temporal change. *Marine ecology progress series*. Oldendorf, 135(1): 179-195.
- Arrigo, K., Worthen, D., Schnell, A. y Lizotte, M. 1998. Primary production in Southern Ocean waters. *Journal of Geophysical Research: Oceans* (1978-2012), 103(C8): 15587-15600.
- Arrigo, K. y Thomas, D. 2004. Large scale importance of sea ice biology in the Southern Ocean. *Antarctic Sci.* 16 (4): 471-486.

- Arrigo, K., van Dijken, G. y Bushinsky, S. 2008. Primary production in the Southern Ocean, 1997–2006. *Journal of Geophysical Research: Oceans* (1978–2012), 113(C8).
- Arrigo, K., Lizotte, M. y Mock, T. 2009. Sea ice algae. En: Thomas, D.N., Dieckmann, G.S. (Eds.), *Sea Ice*, second ed. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.
- Ashjian, C., Davis, C., Gallager, S., Wiebe, P. y Lawson, G. 2008. Distribution of larval krill and zooplankton in association with hydrography in Marguerite Bay, Antarctic Peninsula, in austral fall and winter 2001 described using the Video Plankton Recorder. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(3): 455-471.
- Atkinson, A., Ward, P., Peck J. y Murray, A. 1990. Mesoscale distribution of zooplankton around South Georgia. *Deep Sea Research*, 37: 1213-1227
- Atkinson, A. 1991. Life cycles of *Calanoides acutus*, *Calanus simillimus* and *Rhincalanus gigas* (Copepoda: Calanoida) within the Scotia Sea. *Mar. Biol.*, 109:79–91.
- Atkinson, A. 1996. Subantarctic copepods in an oceanic, low chlorophyll environment: ciliate predation, food selectivity and impact on prey populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 130: 85–96.
- Atkinson, A., Ward, P. y Murphy, E. 1996. Diel periodicity of subantarctic copepods: relationships between vertical migration, gut fullness and gut evacuation rate. *J. Plankton Res.* 18:1387-1405.
- Atkinson, A. y Snyder, R. 1997. Krill-copepod interactions at South Georgia, Antarctica, I. Omnivory by *Euphausia superba*. *Marine Ecology Progress Series*, 160: 63-76.
- Atkinson, A., 1998. Life cycle strategies of epipelagic copepods in the Southern Ocean. *Journal of Marine Systems*, 15: 289-311.
- Atkinson, A., Ward, P., Hill, A., Brierley, A. y Cripps, G. 1999. Krill-copepod interactions at South Georgia, Antarctica, II. *Euphausia superba* as a major control on copepod abundance. *Marine Ecology Progress Series*, 176: 63-79.
- Atkinson, A. y Sinclair, J. 2000. Zonal distribution and seasonal vertical migration of copepod assemblages in the Scotia Sea. *Polar Biology*, 23(1): 46-58.
- Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E. y Rothery, P. 2004. Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature*, vol 432.
- Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E.A., Rothery, P., Loeb, V., Ross, R. M., Quetin, L.B., Schmidt, K., Fretwell, P., Murphy, E.J., Tarling, G.A. y Fleming, A.H. 2008. Oceanic circumpolar habitats of Antarctic krill. *Marine Ecology Progress Series*, 362: 1-23.
- Atkinson, A., Ward, P., Hunt, B., Pakhomov, E. y Hosie, G. 2012. An overview of Southern Ocean zooplankton data: abundance, biomass, feeding and functional relationships. *CCAMLR Science*, 19: 171-218.
- Azam, F., Fenchel, T. Field, J.G., Meyer-Reil, R.A. y Thingstad, T.F. 1983. The ecological role of water column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 10: 257–263.
- Baker, A. 1954. The circumpolar continuity of Antarctic plankton species. *Discovery Reports*, 27: 201-218.
- Balech, E. 1947. Contribución al conocimiento del plancton Antártico Plancton del mar de Bellingshausen. *Physis*, 20(56): 75-91.
- Balech, E. 1972. Los tintinnidos indicadores de afloramientos de aguas (Ciliata). *Physis*, 31(83): 519-528.
- Balech, E. 1973. Segunda contribución al conocimiento del plancton del Mar de Bellingshausen. (Second contribution to our knowledge of the plankton of the Bellinghausen Sea.) *Contribución del Instituto Antártico Argentino* 107: 3-63.
- Balech, E. 1974. El Genero " *Protoperidinium*" Bergh, 1881 (*Peridinium* Ehrenberg, 1831, partim). *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. B. Rivadavia. Hidrobiol.* 4(1): 1-79.
- Balech, E. 1976. *Clave Ilustrada de Dinoflagelados Antárticos*. Instituto Antártico Argentino, Buenos Aires, 99 pp.

- Balech, E. 1988. Los dinoflagelados del Atlántico sudoccidental. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr., Madrid, España.
- Banse, K., Falls, C. y Hobson, L. 1963. A gravimetric method for determining suspended matter in sea water using Millipore filters. *Deep-Sea Research*, 10: 639-642.
- Barnes, D. y Kaiser, S. 2007. Melting of Polar Icecaps: Impact on marine biodiversity. *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*. Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford, UK.
- Barnes, D. y Peck, L. 2008. Vulnerability of Antarctic shelf biodiversity to predicted regional warming. *Clim. Res.* 37 (2-3):149-163.
- Barria de Cao, M.S. 1987. Tintinnia (Protozoa, Ciliata) de la zona Antártica Argentina. (Tintinnids (Protozoa, Ciliata) of the Argentine Antarctic zone.) En: *Primer Symposium Español de Estudios Antárticos*. Pp. 275-284. Madrid: Spain in the Antarctic Society, High Council for Scientific Research.
- Beaugrand, G., Reid, P., Ibanez, F., Lindley, A. y Edwards, M. 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science*, 296: 1692-1694.
- Beaugrand, G. y Reid, P. 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology*, 9(6): 801-817.
- Beaumont, K., Nash, G. y Davidson, A. 2002. Ultrastructure, morphology and flux of microzooplankton faecal pellets in an east Antarctic fjord. *Marine Ecology Progress Series*, 245: 133-148.
- Becquevort, S. 1997. Nanoprotozooplankton in the Atlantic sector of the Southern Ocean during early spring: biomass and feeding activities. *Deep-Sea Research II*, 44 (1-2): 355-373.
- Berggreen, U., Hansen, B. y Kiorboe, T. 1988. Food size spectra, ingestion and growth of the copepod during development: implications for determination of copepod production. *Marine Biology*, 99: 341-352.
- Bers, V., Momo, F., Schloss, I. y Abele, D. 2013. Analysis of trends and sudden changes in long-term environmental data from King George Island (Antarctica): relationships between global climatic oscillations and local system response. *Climatic Change* DOI 10.1007/s10584-012-0523-4.
- Beers, J. y Stewart, G. 1967. Micro-zooplankton in the euphotic zone at five locations across the California Current. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 24(10): 2053-2068.
- Beers, J. y Stewart, G. 1969. Micro-zooplankton and its abundance relative to the larger zooplankton and other seston components. *Marine Biology*, 4(3): 182-189.
- Beers, J. y Stewart, G. 1970. Numerical abundance and estimated biomass of micro-zooplankton. En: *The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September, 1967, Part VI*. Bull. Scripps Instn Oceanogr. (New Ser.) 17: 67-87.
- Beers, J., Reid, F. y Stewart, G. 1980. Microplankton population structure in southern California nearshore waters in late spring. *Marine biology*, 60(2-3): 209-226.
- Beers, J., Reid, F. y Stewart, G. 1982. Seasonal abundance of the microplankton population in the North Pacific central gyre. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 29(2): 227-245.
- Bidigare, R., Iriarte, J., Kang, S., Karentz, D., Ondrusek, M. y Fryxell, G. 1996. Phytoplankton: Quantitative and qualitative assessments. En: Ross, Hofmann y Quetin (Eds.) *Foundations for ecological research west of the Antarctic Peninsula*. Antarctic Research Series, 70: 173-198.
- Bjørnsen, P. y Kuparinen, J. 1991. Determination of bacterioplankton biomass, net production, and growth efficiency in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 71: 185-194.
- Blindow, N., Suckro, S.K., Ruckamp, M., Braun, M., Schindler, M., Breuer, B., Saurer, H., Simoes, J.C. y Lange, M.A. 2010. Geometry and thermal regime of the King George Island ice cap, Antarctica, from GPR and GPS. *Annals of Glaciology* 51: 103-109.

- Boltovskoy, D., Alder, V.A. y Spinelli, F. 1989. Summer Weddell Sea microplankton: assemblage structure, distribution and abundance, with special emphasis on the Tintinnina. *Polar Biology*, 9(7): 447-456.
- Boltovskoy, D. y Alder, V.A. 1992. Microzooplankton and tintinnid species-specific assemblage structures: patterns of distribution and year-to-year variations in the Weddell Sea (Antarctica). *Journal of Plankton Research*, 14: 1405-1423.
- Bonicelli, P., López, P., Ochoa, L. y Shreeve, R.S. 2008. Estructura comunitaria del zooplancton asociada con el fitoplancton y las masas de agua del Estrecho de Bransfield y la Isla Elefante durante el verano austral del 2006. *Ecología Aplicada*, 7(1-2): 159-164.
- Bouillon, J. y Boero, F. 2000. Phylogeny and Classification of Hydromedusae. *Thalassia Salentina* N. 24. Amaltea edizioni, Italia. 296 pp.
- Boyd, P., Ibsanmi, E., Sander, S., Hunter, K. y Jackson, G. 2010. Remineralization of upper ocean particles: Implications for iron biogeochemistry. *Limnology and Oceanography*, 55(3): 1271-1288.
- Boysen Ennen, E. y Piatkowski, U. 1988. Meso- and Macrozooplankton Communities in the Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biol.* 9: 17-35.
- Boysen-Ennen, E., Hagen, W., Hubold, G. y Piatkowski, U. 1991. Zooplankton biomass in the ice-covered Weddell Sea, Antarctica. *Marine Biology*, 111(2): 227-235.
- Bradford-Grieve, J. 1994. The Marine Fauna of New Zealand: Pelagic Calanoid Copepoda: Megacalanidae, Calanidae, Paracalanidae, Mecynoceridae, Eucalanidae, Spinocalanidae, Clausocalanidae. Wellington: National Institute of Water and Atmospheric Research. 159 pp.
- Bradford-Grieve, J., Markhaseva, E., Rocha, C. y Abiahy, B. 1999. Copepoda. South atlantic zooplankton, 2: 869-1098.
- Braun, M., Rau, F. y Cardia Simoes, J. 2001. A GIS-based glacier inventory for the Antarctic Peninsula and the South Shetland Islands - a first case study on King George Island. *Geo-spatial Information Science*, 4 (2):15-24.
- Braun, M. y Gossmann, 2002. Glacial Changes in the Areas of Admiralty Bay and Potter Cove, King George Island, Marítme Antarctica. En: Beyer, L. y Boelter, M. (Eds.): *Geoecology of Antarctic ice-free coastal landscapes*, 758 pp.
- Bidigare, R., Iriarte, J., Kang, S., Karentz, D., Ondrusek, M. y Fryxell, G. 1996. Phytoplankton: Quantitative and qualitative assesments. En: Ross, Hofmann y Quetin (Eds.) *Foundations for ecological research west of the Antarctic Peninsula*. Antarctic Research Series, 70: 173-198.
- Brinton, E., Loeb, V., Macaulay, M., Shulenberger, E. 1987. Variability of *Euphausia superba* population near Elephant Island and the South Shetlands: 1981 vs. 1984. *Polar Bio.* 7: 345-362.
- Buck, K.R. y Garrison, D.L. 1983. Protists from the ice-edge region of the Weddell Sea. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 30(12): 1261-1277.
- Bückmann, A. y Kapp, H. 1975. Taxonomic Characters used for the distinction of species of Appendicularia. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. Band.* 72: 201-228.
- Burghart, S.E., Hopkins, T.L. y Vargo, G.A. 1999. Effects of a rapidly receding ice edge on the abundance, age structure and feeding of three dominant calanoid Copepods in the Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biology*, 22: 9-288.
- Burkill, P.H., Edwards, E.S. y Sleight, M.A., 1995. Microzooplankton and their role in controlling phytoplankton growth in the marginal ice zone of the Bellingshausen Sea. *Deep-Sea Research II* 42: 1277-1299.
- Calbet, A. 2001. Mesozooplankton grazing effect on Primary Production: a global comparative analysis in marine ecosystems. *Limnology and Oceanography*, 46(7): 1824-1830.
- Calbet, A. y Landry, M.R. 2004. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. *Limnology and Oceanography*, 49: 51-57.

- Calbet, A. y Saiz, E. 2005. The ciliate–copepod link in marine ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology*, 38: 157–167.
- Calbet, A., Alcaraz, M., Atienza, D., Broglio, E. y Vaqué, D. 2005. Zooplankton biomass distribution patterns along the western Antarctic Peninsula (December 2002). *Journal of Plankton Research*, 27(11): 1195-1203.
- Calbet, A. 2008. The trophic roles of microzooplankton in marine systems. – *ICES Journal of Marine Science*, 65: 325–331.
- Calbet, A., Saiz, E., Almeda, R., Movilla, J.I. y Alcaraz, M. 2011. Low microzooplankton grazing rates in the arctic ocean during a *Phaeocystis pouchetii* bloom (summer 2007): fact or artifact of the dilution technique? *Journal of Plankton Research*, 33: 687-701.
- Carli, A., Pane, L. y Stocchino, C. 2000. Planktonic copepods in Terra Nova Bay (Ross Sea): distribution and relationship with environmental factors. En: *Ross Sea Ecology*. Springer Berlin Heidelberg. 309-321.
- Caron, D.A., Dennett, M.R., Lonsdale, D.J., Moran, D.M. y Shalapyonok, L. 2000. Microzooplankton herbivory in the Ross sea, Antarctica. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 47(15): 3249-3272.
- Caron, D.A. y Hutchins, D.A. 2013. The effects of changing climate on microzooplankton grazing and community structure: drivers, predictions and knowledge gaps. *Journal of Plankton Research*, 35(2): 235-252.
- Casanova, J.P. 1999. Chaetognatha. En: Boltovskoy D. (Ed.) *Zooplankton of the south-west Atlantic Ocean*, Vol 2. Backhuys Publishers, Leiden. 1353-1374 pp.
- Clarke, A., Murphy, E.J., Meredith, M.P., King, J.C., Peck, L.S., Barnes, D.K. A. y Smith, R.C. 2007. Climate change and the marine ecosystem of the western Antarctic Peninsula. *Phil. Trans. Roy. Soc. B: Biological Sciences*, 362: 149–166.
- Clarke, A., Meredith, M.P., Wallace, M., Brandon, M. y Thomas, D. 2008. Seasonal and interannual variability in temperature, chlorophyll and macronutrients in northern Marguerite Bay, Antarctica. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(18): 1988-2006.
- Clarke, A., Griffiths, H.J., Barnes, D.K.A., Meredith, M.P., Grant, S.M. 2009. Spatial variation in seabed temperatures in the Southern Ocean: implications for benthic ecology and biogeography. *Journal of Geophysical Research*. doi:10.1029/2008JG000886.
- Clowes, A.J., 1934. Hydrology of the Bransfield Strait, *Discovery Reports*, 9: 1-64.
- Cohen, R.E., Lough, R.G. 1981. Length-weight relationships for several copepods dominant in the George Bank-Gulf of Maine area. *Journal of Northwest Atlantic Fisheries Sciences*, 2: 47–52.
- Conover, R.J., Herman, A., Prinsenberg, S.J. y Harris, L.R. 1986. Distribution of and feeding by the copepod *Pseudocalanus* under fast ice during the Arctic spring. *Science*, 232(4755): 1245-1247.
- Conover, R.J. y Huntley, M. 1991. Copepods in ice-covered seas. Distribution, adaptations to seasonally limited food, metabolism, growth patterns and life cycle strategies in polar seas. *Journal of Marine Systems*, 2: 1–41.
- Cook, A.J., Fox, A.J., Vaughan, D.G. y Ferrigno, J.G. 2005. Retreating glacier fronts on the Antarctic Peninsula over the past half century. *Science*, 308: 541–544.
- Cushing, D.H. 1969. The regularity of the spawning season of some fishes. *J. Cons. int. Exp. Mer.* 33: 81-97.
- Cushing, D.H. 1989. A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. *Journal of Plankton Research*, 11(1): 1-13.
- Cushing, D.H. 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match-mismatch hypothesis. *Adv. mar. Biol.* 26: 249-293.

- Chavtur, V.G., Kruk, N.V. 2003. Vertical distribution of pelagic ostracods (Ostracoda, Halocyprinidae) in the Australian–New Zealand sector of the Southern Ocean. *Russian Journal of Marine Biology*, 29: 90–99.
- Chiba, S., Ishimaru, T., Hosie, G. y Fukuchi, M. 2001. Spatio-temporal variability of zooplankton community structure off east Antarctica (90 to 160°E). *Marine Ecology-Progress Series*, 216: 95-108.
- Chojnacki, J. y Weglenska, T. 1984. Periodicity of composition, abundance and vertical distribution of summer zooplankton (1977/1978) in Ezcurra Inlet, Admiralty Bay (King George Island). *Journal of Plankton Research*, 6: 997-1017.
- Daly, K.L. 1990. Overwintering development, growth, and feeding of larval *Euphausia superba* in the Antarctic marginal ice zone. *Limnol. Oceanogr.* 35: 1564–1576.
- Daly, K.L. 2004. Overwintering growth and development of larval *Euphausia superba*: an interannual comparison under varying environmental conditions west of the Antarctic Peninsula. *Deep-Sea Res II*, 51: 2139–2168.
- Daponte, M.C., Capitano, F.L. y Esnal, G.B. 2001. A mechanism for swarming in the tunicate *Salpa thompsoni* (Foxton, 1961). *Antarctic Science*, 13: 240–245.
- Daufresne, M., Lengfellner, K. y Sommer, U. 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, doi:10.1073/pnas.0902080106.
- Davidson, A.T., Marchant, H.J. 1992. The biology and ecology of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae). En: Round y Chapman (Eds) *Progress in phycological research*, Vol 8. Biopress, Bristol, 1–46.
- Delgado, L.E., Jaña, R. y Marin, V.H. 1998. Testing hypotheses on life-cycle models for Antarctic calanoid copepods, using qualitative, winter, zooplankton samples. *Polar Biology*, 20(1): 74-76.
- Dierssen, H.M., Smith, R.C. y Vernet, M. 2002. Glacial meltwater dynamics in coastal waters west of the Antarctic Peninsula. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99 (4): 1790–1795.
- Ding, Q. y Steig, E.J. 2013. Temperature change on the Antarctic Peninsula linked to the Tropical Pacific. *Journal of Climate*, 26(19): 7570-7585.
- Dolan, J. R., Claustre, H., Carlotti, F., Plounevez, S. y Moutin, T. 2002. Microzooplankton diversity: relationships of tintinnid ciliates with resources, competitors and predators from the Atlantic Coast of Morocco to the Eastern Mediterranean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 49(7): 1217-1232.
- Dolan, J.R., Montagnes, D.J., Agatha, S., Coats, D.W. y Stoecker, D.K. 2012. The Biology and Ecology of Tintinnid Ciliates: Models for Marine Plankton. John Wiley y Sons (Eds.), 287 pp.
- Dolan, J.R., Landry, M.R. y Ritchie, M.E. 2013. The species-rich assemblages of tintinnids (marine planktonic protists) are structured by mouth size. *The ISME journal*, 7(6): 1237-1243.
- Dolan, J.R., Yang, E.J., Kim, T.W. y Kang, S.H. 2014. Microzooplankton in a warming Arctic: A comparison of tintinnids and radiolarians from summer 2011 and 2012 in the Chukchi Sea. *Acta Protozool*, 53: 101-113.
- Dolan, J.R. y Gallegos, C.L. 2001. Estuarine diversity of tintinnids (planktonic ciliates). *Journal of Plankton Research*, 23(9): 1009-1027.
- Dominguez, C. y Eraso, A. 2007. Substantial changes happened during the last years in the icecap of King George, Insular Antarctica. *Karst and Cryokarst, Studies of the Faculty of Earth Sciences, University of Silesia*, 45: 87-110.
- Dubischar, C.D., Lopes, R.M. y Bathmann, U.V. 2002. High summer abundances of small pelagic copepods at the Antarctic Polar Front—implications for ecosystem dynamics. *Deep Sea Research II*, 49: 3871-3887.
- Dubischar, C.D. y Bathmann, U.V. 1997. Grazing impact of copepods and salps on phytoplankton in the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Deep-Sea Research II*, 44: 415–433.

- Ducklow, H.W., Fraser, W., Karl, D., Quetin, L., Ross, R., Smith, R., Stammerjohn, S., Vernet, M. y Daniels, R. 2006. Water-column processes in the West Antarctic Peninsula and the Ross Sea: Inter annual variations and food web structure. *Deep-Sea Research II*, 53 (2006): 834–852.
- Ducklow, H.W., Baker, K., Martinson, D.G., Quetin, L.B., Ross, R.M., Smith, R.C., Stammerjohn, S.E., Vernet, M. y Fraser, W. 2007. Marine pelagic ecosystems: the West Antarctic Peninsula. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 362: 67–94.
- Durant, J.M., Hjermann, D.Ø., Ottersen, G. y Stenseth, N.C. 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*, 33(3): 271-283.
- Edwards, M. y Richardson, A.J. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430(7002): 881-884.
- El-Sayed, S.Z. 1985. Plankton of the Antarctic Seas. En: Bonner, W. N. y D. W. H. Walton (Eds.). *Key Environments, Antártica*. Pergamon Press, Oxford, 135-153.
- El-Sayed, S.Z. 1987. Biological productivity of the Antarctic waters: Present paradoxes and emerging paradigms. En: El-Sayed y Tomo (Eds.) *Antarctic aquatic biology*. SCAR, Cambridge, 1-21.
- El-Sayed, S.Z. 2005. History and evolution of primary production studies of the Southern Ocean. *Polar Biology*, 28: 423-438.
- Elwers, K. y Dahms, H.U. 1998. Species composition and seasonal population structure of *Oithona similis* (Copepoda, Cyclopoida). En: *The Potter Cove Ecosystem – Synopsis*. Wiencke, C., G. Ferreyra, W. Arntz y C. Rinaldi (Eds.). *Berichte zur Polarforschung*, 299: 150-155.
- Eraso, A. y Domínguez, C. 2009 El calentamiento global visto desde los glaciares de los círculos polares. *Sociedad española de espeleología y ciencias del karst, boletín nº7*: 121-132.
- Esnal, G.B. y Daponte, M.C. 1999. *Salpida*. En: *South Atlantic Zooplankton*. D. Boltovskoy (Ed.), Backhuys Publishers, Leiden, pp. 1423-1444. Estrada, M. y M. Delgado, 1990. Summer phytoplankton distributions in the Weddell Sea. *Polar Biology*, 10: 441-449.
- Everson, I. 1984. Zooplankton. En: Laws (Ed.), *Antarctic Ecology*. Academic Press, London, 2: 463-490.
- Farran, G.P. 1936. Copepoda. *British Museum*, 5: 73-142.
- Fenchel, T. y Finlay, B.J. 1983. Respiration rates in heterotrophic, free-living Protozoa. *Microbial Ecology*, 9: 99-122.
- Ferreyra, G.A. 1987. Etude spatio-temporelle des transports particuliers vers une communauté benthique intertidale de substrat meuble (Estuaire Maritime du Saint-Laurent). Tesis de Maestría. Université du Québec à Rimouski. 98 pp.
- Ferron, F.A., Simões, J.C., Aquino, F.E. y Setzer, A.W. 2004. Air temperature time series for King George Island, Antarctica. *Pesquisa Antártica Brasileira*, 4: 155-169.
- Fioroni, P. 1998. Evertibratenlarven des marinen Planktons. *Bibliothek Natur & Wissenschaft Band 12*. Verlag Natur & Wissenschaft, Solingen. 152 pp.
- Flores, H., Van Franeker, J.A., Siegel, V., Haraldsson, M., Strass, V., Meesters, E.H., Bathmann, U. y Wolff, W.J. 2012. The association of Antarctic krill *Euphausia superba* with the under-ice habitat. *PloS one*, 7(2): 31775.
- Fogt, R.L., Bromwich, D.H. y Hines, K.M. 2011. Understanding the SAM influence on the South Pacific ENSO teleconnection. *Climate Dynamics*, 36(7-8): 1555-1576.
- Folt, C.L. y Burns, C.W. 1999. Biological drivers of zooplankton patchiness. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(8): 300-305.
- Foster, B.A. 1987. Composition and abundance of zooplankton under the spring sea-ice of McMurdo Sound, Antarctica. *Polar Biology*, 8: 41–48.

- Fotel, F.L., Jensen, N.J., Wittrup, L., Hansen, B.W. 1999. In situ and laboratory growth by a population of blue mussel larvae (*Mytilus edulis* L.) from a Danish embayment. *Knebel Vig. J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 233: 213–230.
- Foxton, P. 1966. The distribution and life history of *Salpa thompsoni* Foxton with observations on a related species, *Salpa gerlachei*. *Discovery Rep.* 34: 1–116.
- Fransz, H.G. y Gonzalez, S.R. 1995. The production of *Oithona similis* Copepoda: Cyclopoida in the Southern Ocean. *ICES Journal of Marine Science*, 52: 549–555.
- Frazer, T.K., Quetin, L.B. y Ross, R.M. 2002. Abundance, sizes and developmental stages of larval krill, *Ehupausia superba* during winter in ice covered seas West of the Antarctic peninsula. *Journal of Plankton Research*, 24: 1067-1077.
- Freire, A.S., Coelho, M.J.C. y Bonecker, S.L.C. 1993. Short term spatial-temporal distribution patterns of zooplankton in Admiralty Bay (Antarctica). *Polar Biology*, 13: 433-439.
- Froneman, P.W., Pakhomov, E., Perissinotto R. y McQuaid, C.D. 1996. Role of microplankton in the diet and daily ration of Antarctic zooplankton species during the austral summer. *Marine Ecology Progress Series*, 143: 15-23.
- Froneman, P.W., Pakhomov, E.A., Perissinotto, R. y McQuaid, C.D. 2000. Zooplankton structure and grazing in the Atlantic sector of the Southern Ocean in the late Austral summer 1993. Part 2: Biochemical zonation. *Deep Sea Research I*, 47: 1687-1702.
- Froneman, P.W., Pakhomov, E.A., Gurney, L.J. y Hunt, B.P.V. 2002. Predation impact of carnivorous macrozooplankton in the vicinity of the Prince Edward Island archipelago (Southern Ocean) in austral autumn 1998. *Deep-Sea Research II*, 4: 3243 -3254.
- Fuentes, V.L. y Hoffmeyer, M.S. 2005. Abundance of *Calanus propinquus* and *Calanoides acutus* in an Antarctic coastal environment: comparing the inner and outer Potter Cove (King George Island, South Shetland Islands, Antarctica). En: *Evolution of Antarctic Fauna. Extended abstracts of the IBMANT/ANDEEP Internacional Symposium and Workshop in 2003*. S. Thatje, Calcagno, Wolf y Arntz (Eds.). *Ber. Polarforsch.*, 507: 136-138.
- Fuentes, V. 2006. Estudio de la Comunidad Zooplanctónica de Caleta Potter y Bahía Guardia Nacional (Isla 25 de Mayo): su Rol en la Dinámica del Carbono en Zonas Costeras Antárticas. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. 249 pp.
- Fuentes, V.L., Schnack-Schiel, S.B., Schloss, I.R. y Esnal, G.G. 2008. Mesozooplankton of Potter Cove: Community composition and seasonal distribution in 2002 and 2003. En: *The Antarctic ecosystem of Potter Cove, King-George Island (Isla 25 de Mayo). Synopsis of research performed 1999-2006 at the Dallmann Laboratory and Jubany Station*. 75-84.
- Fukuchi, M. y Tanimura, A. 1981. A preliminary note on the occurrence of copepods under sea ice near Syowa Station, Antarctica. *Natl. Inst. Polar Reserch, Ser. E.* 34: 37-43.
- Gallienne, C.P. y Robin, D.B. 2001. Is *Oithona* the most important copepod in the world's oceans? *Journal of Plankton Research*, 23: 1421-1432.
- Gallotti, D. 2013. Distribución de larvas de eufausiáceos en el extremo sur del Océano Atlántico. Tesis Doctoral Facultad de Ciencias Exactas y Naturales Universidad de Buenos Aires. 199 pp.
- Garcia, M.D., Hoffmeyer, M.S., Barría de Cao, M.S., Pettigrosso, R.E., López Abbate, M.C., Almandoz G.O., Hernando, M.P. y Schloss, I.R. 2015. Micro- and mesozooplankton responses during two contrasting summer in coastal Antarctic environment. *Polar Biology*, DOI 10.1007/s00300-015-1678-z.
- Garcia, M.A., Castro, C., Rios, A., Doval, M., Rosón, G., Gomis, D. y López, O. 2002. Water masses and distribution of physico-chemical properties in the Western Bransfield Strait and Gerlache Strait during Austral summer 1995/96. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(4): 585-602.
- Garrison, D.L. 1991. Antarctic sea ice biota. *Am. Zool.* 31: 17–33.

- Garrison, D.L., Gowing, M.M. 1993. Microzooplankton. En: Friedmann, E.I. (Ed.), Antarctic Microbiology. Wiley, New York, 123-165.
- Garzio, L.M. y Steinberg, D.K. 2013. Microzooplankton community composition along the Western Antarctic Peninsula. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 77: 36-49.
- Gast, V., Horstmann, U. 1983. N-remineralization of phyto and bacterioplankton by the marine ciliate *Euplotes vannus*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 13: 55-60.
- Gayle, A.H. y Bradford-Grieve, J.M. 1995. The Marine Fauna of New Zealand: Pelagic Copepoda: Poecilostomatoida: Oncaeidae. Wellington: NIWA. 57 pp.
- George, R.Y. 1980. Pressure and temperature adaptations of Antarctic krill and common peracarid crustaceans. Antarctic JUS. 15(5): 145-146.
- Gibbons, M., Spiridonov, V. y Tarling, A. 1999. Euphausiacea. En: Boltovskoy D. (Ed.) Zooplankton of the south-west Atlantic Ocean, Vol 2. Backhuys Publishers, Leiden. 1241-1280.
- Gifford, D.J. 1991. The Protozoan-Metazoan Trophic Link In Pelagic Ecosystems. The Journal of protozoology, 38(1): 81-86.
- Gitay, H., Brown, S., Easterling, W., Jallow, B. 2001. Ecosystems and Their Goods and Services. En McCarthy, Canziani, Leary, Dokken y White (Eds). Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Cambridge University Press, New York. 1032 pp.
- González, H.E., Kurbjeweit, F. y Bathmann, U.V. 1994. Occurrence of cyclopoid copepods and faecal material in the Halley Bay region, Antarctica, during January–February 1991. Polar Biology, 14(5): 331-342.
- Gordon, A.L. 1967. Structure of Antarctic Waters between 20 °W and 170 °W, Antarctic Map Folio Series, Folio 6, edited by V. C. Bushnell, American Geographical Society, New York, 10 pp.
- Gordon, A.L. 1988. Spatial and temporal variability within the Southern Ocean. En: Antarctic Ocean and resources variability. Springer Berlin Heidelberg. 41-56.
- Gotelli, N.J. y Ellison A.M. 2004. A primer of ecological statistics. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Gradinger, R. 1999. Vertical fine structure of the biomass and composition of algal communities in Arctic pack ice. Marine Biology, 133(4): 745-754.
- Grainger, E.H. 1991. Exploitation of Arctic Sea ice by epibenthic copepods. Marine ecology progress series. Oldendorf, 77(2): 119-124.
- Granéli, E. y Turner, J.T. 2002. Top-down regulation in ctenophore-copepod-ciliate-diatom-phytoflagellate communities in coastal waters: a mesocosm study. Marine Ecology Progress Series, (5): 239.
- Griffiths, H.J. 2010. Antarctic marine biodiversity—what do we know about the distribution of life in the Southern Ocean?. PLoS One, 5(8): 11683.
- Guglielmo, L., Costanzo, G., Manganaro, A. y Zagami, G. 1990. Spatial and vertical distribution of zooplanktonic communities in Terra Nova Bay (Ross Sea). Nat. Sc. Ant. Ocean. Camp. 1987-1988, Data Rep. 1: 257-398.
- Hada, Y. 1970. Protozoan plankton of the Antarctic and subAntarctic Seas. Japanese Antarctic Research Scientific Reports. August 1970, 31.
- Hagen, W., Kattner, G., Terbrüggen, A. y Van Vleet, E.S. 2001. Lipid metabolism of the Antarctic krill *Euphausia superba* and its ecological implications. Marine Biology, 139(1): 95-104.
- Hall, J. y Safi, K. 2001. The impact of in situ Fe fertilisation on the microbial food web in the Southern Ocean. Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography, 48(11): 2591-2613.
- Hamner, W.M., Hamner, P., Strand, S. y Gilmer, R. 1983. Behavior of Antarctic krill, *Euphausia superba*: chemoreception, feeding, schooling, and molting. Science, 220(4595): 433-435.

- Hansen, B. 1993. Aspects of feeding, growth and stage development by trochophora larvae of the boreal polychaete *Mediomastus fragile* (Rasmussen) (Capitellidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 166: 273-288.
- Hansen, B., Bjornsen, P.K. y Hansen, P.J. 1994. The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnology and Oceanography*, 39(2): 395-403.
- Hansen, A., Nielsen, T., Levinsen, H., Madsen, S., Thingstad, T. y Hansen, B. 2003. Impact of changing ice cover on pelagic productivity and food web structure in Disko Bay, West Greenland: a dynamic model approach. *Deep Sea Res. Part I: Oceanographic Research Papers*, 50(1): 171-187.
- Harbison, G.R., McAlister, V.L. y Gilmer, R.W. 1986. The response of the salp, *Pegea confoederata*, to high levels of particulate material: starvation in the midst of plenty. *Limnology and Oceanography*, 31: 371-382.
- Harbison, G.R. y Gilmer, R.W. 1976. The feeding rate of the pelagic tunicate *Pegea confoederata* and two other species. *Limnology and Oceanography*, 24: 875-892.
- Hare, C., Leblanc, K., DiTullio, G., Kudela, R., Zhang, Y., Lee, P. y Hutchins, D. 2007. Consequences of increased temperature and CO₂ for phytoplankton community structure in the Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 352: 9-16.
- Hasle, G. 1978. Concentrating phytoplankton. Settling. The inverted microscope method. En: Sournia, A. (Ed.). *Phytoplankton Manual. Monographs on oceanographic methodology*. UNESCO, Paris, 6: 88-96.
- Hass, H., Kuhn, G., Monien, P., Brumsack, H. 2010. Climate fluctuations during the past two millennia as recorded in sediments from Maxwell Bay, South Shetland Islands, West Antarctica. *Special Publications 2010, vol 344*. Geological Society, London.
- Hayes, P., Whitaker, T. y Fogg, G. 1984. The distribution and nutrient status of phytoplankton in the Southern Ocean between 20° and 70°W. *Polar Biology*, 3: 153-165.
- Heinbokel, J.F., Coats, D.W., Henderson, K.W. y Tyler, M.A. 1988. Reproduction rates and secondary production of three species of the rotifer genus *Synchaeta* in the estuarine Potomac River. *Journal of Plankton Research*, 10: 659-674.
- Heinbokel, J.F. y Coats, D.W. 1986. Patterns of tintinnine abundance and reproduction near the edge of seasonal pack-ice in the Weddell Sea, November 1983. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 33: 71-80.
- Hellmer, H.H., Huhn, O., Gomis, D. y Timmermann, R. 2011. On the freshening of the northwestern Weddell Sea continental shelf. *Ocean Science*, 7(3): 305-316.
- Hellmer, H. y Bersch, M. 1985. The Southern Ocean: a survey of oceanographic and marine meteorological research work. *Berichte zur Polarforschung (Reports on Polar Research)*, 26 pp.
- Hempel, I. y Hempel, G. 1982. Distribution of euphausiid larvae in the southern Weddell Sea. *Meeresforsch*, 29: 253-266.
- Hempel, G. 1985. Antarctic marine food webs. En: *Antarctic nutrient cycles and food webs*. Springer Berlin Heidelberg, 266-270
- Henjes, J. 2004. Response of the proto-and small metazooplankton assemblage during an iron fertilization experiment in the Polar Frontal Zone of the Southern Ocean (Doctoral dissertation, Universität Bremen).
- Hernández-León, S., Torre, S., Gómez, M.M., Montero, I. y Almeida, C. 1999. Biomass and metabolism of zooplankton in the Bransfield Strait during austral spring. *Polar Biology*, 21: 214-219.
- Hernández-León, S., Portillo-Hahnefeld, A., Almeida, C., Bécognée, P. y Moreno, I. 2001. Diel feeding behaviour of krill in the Gerlache Strait, Antarctica. *Marine Ecology Progress Series*, 223: 235-242.

- Hewes, C.D., Holm-Hansen, O. y Sakshaug, E. 1985. Alternate carbon pathways at lower trophic levels in the Antarctic food web. En: Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer Berlin Heidelberg. 277-283.
- Hewes, C.D., Holm-Hansen, O. y Sakshaug, E. 1987. Alternate carbon pathways at lower trophic levels in the Antarctic food web. En: Siegfried, W.R., Condy, P.R., Laws, R.M. (Eds.), Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Springer, Berlin, 277-283.
- Hewitt, R.P. y Demer, D.A. 2000. The use of acoustic sampling to estimate the dispersion and abundance of euphausiids, with an emphasis on Antarctic krill, *Euphausia superba*. Fisheries Research, 47: 215-229.
- Hill, S., Murphy, E., Reid, K., Trathan, P. y Constable, A. 2006. Modelling Southern Ocean ecosystems: krill, the food-web, and the impacts of harvesting. Biological Reviews, 81(04): 581-608.
- Hillebrand, H., Durselen, C-D., Kirschtel, D., Pollinger, U. y Zohary, T. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. Journal of Phycology, 35: 403-424.
- Hlaili, A.S., Niquil, N. y Legendre, L. 2014. Planktonic food webs revisited: Reanalysis of results from the linear inverse approach. Progress in Oceanography, 120: 216-229.
- Hoffmeyer, M.S. y Fuentes, V.L. 2008. Morphometry of *Calanoides acutus* and *Calanus propinquus* (Copepoda, Calanoida) from West Antarctic Peninsula waters. In: The Antarctic ecosystem of Potter Cove, King-George Island (Isla 25 de Mayo). Synopsis of research performed 1999-2006 at the Dallmann Laboratory and Jubany Station. Wiencke, Ferreyra, Abele y Marensi (Eds). 85-94.
- Holm-Hansen, O., Mitchell, B.G., Hewes, C.D. y Karl, D.M. 1989. Phytoplankton blooms in the vicinity of Palmer Station, Antarctica. Polar Biology, 10 (1):49-57.
- Holm-Hansen, O. y Mitchell, B.G. 1991. Spatial and temporal distribution of phytoplankton and primary production in the western Bransfield Strait region. Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers, 38(8): 961-980.
- Holm-Hansen, O. y Riemann, B. 1978. Chlorophyll a determination: improvements in methodology. Oikos, 438-447.
- Hopkins, T.L. 1987. Midwater food web in McMurdo Sound, Ross Sea, Antarctica. Marine Biology 96: 93-106.
- Hopkins, T.L. y Torres, J.J. 1988. The Zooplankton community in the vicinity of the ice edge, western Weddell Sea, March 1986. Polar Biology, 9: 79-87.
- Hopkins, T.L., Ainley, D.G., Torres, J.J. y Lancraft, T.M. 1993. Trophic structure in open waters of the marginal ice zone in the Scotia-Weddell confluence region during spring (1983). Polar Biology, 13: 389-397.
- Hopkins, T.L. 1985. Food web of an Antarctic midwater ecosystem. Mar. Biol. 89: 197-212.
- Hosie, G.W. 1994. The macrozooplankton communities in the Prydz Bay region, Antarctica. En: El-Sayed, S.Z. (Ed) Southern Ocean ecology. The BIOMASS perspective. Cambridge University Press, New York, 93-123.
- Hubold, G. y Ekau, W. 1990. Feeding patterns of post-larval and juvenile notothenioids in the southern Weddell Sea (Antarctica). Polar Biology, 10(4): 255-260.
- Hunt, B.P.V., Pakhomov, E.A., Hosie, G.W., Siegel, V., Ward, P. y Bernard, K. 2008. Pteropods in southern Ocean ecosystems. Progress in Oceanography, 78(3): 193-221.
- Huntley, M.E. y Brinton, E. 1987. RACER: Mesoscale variation in the growth and early development of *Euphausia superba* Dana. Antarctic Journal US, 22: 160-162.
- Hurrell, J.W. y Van Loon, H. 1994. A modulation of the atmospheric annual cycle in the Southern Hemisphere. Tellus A. 46(3): 325-338.

- Husmann, G. 2012. The bivalve *Laternula elliptica*: physiological and molecular response to changing coastal Antarctic environments. Tesis doctoral. 180 pp.
- Huys R., Gee, J.M., Moore, C.G. y Hamond, R. 1996. Marine and Brackish Waters Harpacticoids Copepods. Part 1. Synopses of the Brithis Fauna (New Series). Barnes y Crothers (Eds). N° 51. Published for The Linnean Society of London and the Estuarine and Coastal Sciences Association by Field Studies Council Shrewsbury.
- Ichii, T., Katayama, K., Obitsu, N., Ishii, H. y Naganobu, M. 1998. Occurrence of Antarctic krill (*Euphausia superba*) concentrations in the vicinity of the South Shetland Islands: relationship to environmental parameters. Deep Sea Research I, 45: 1235-1262.
- Ichinomiya, M., Honda, M., Shimoda, H., Saito, K., Odate, T., Fukuchi, M. y Taniguchi, A. 2007. Structure of the summer under fast ice microbial community near Syowa Station, eastern Antarctica. Polar Biology, 30(10): 1285-1293.
- Ikeda, T. 1984. Development of the larvae of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) observed in the laboratory. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 75:107-117.
- Ikeda, T., Kirkwood, R. 1989. Metabolism and body composition of two euphausiids (*Euphausia superba* and *E. crystallorophias*) collected from under the pack-ice off Enderby Land, Antarctica. Mar. Biol. 100: 301-308.
- IPCC, 2001. "Third Assessment Report – Climate Change 2001", the third assessment report of the intergovernmental panel on climate change, IPCC/WMO/UNEP.
- 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: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B. y Miller, H.L.
- IPCC, 2014. Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, Barros, Dokken, Mach, Mastrandrea, Bilir, Chatterjee, Ebi, Estrada, Genova, Girma, Kissel, Levy, MacCracken, Mastrandrea y White (Eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. and New York, USA, 1132 pp.
- Irigoiien, X., Flynn, K.J. y Harris, R.P. 2005. Phytoplankton blooms: a 'loophole' in microzooplankton grazing impact?. Journal of Plankton Research, 27(4): 313-321.
- Ishikawa, A., Washiyama, N., Tanimura, A. y Fukuchi, M. 2001. Variation in the diatom community under fast ice near Syowa Station, Antarctica, during the austral summer of 1997/98. Polar Biosci. 14: 10-23.
- Ishiyama, M., Hiromi, J., Tanimura, A. y Kadota, S. 1993. Abundante and biomass distribution of microbial assemblages at the surface in the oceanic province of Antarctic Ocean. Proc. NIPR Symp. Polar Bid. 6: 6-20.
- Jacobs, S.S. y Comiso, J.C. 1997. Climate variability in the Amundsen and Bellingshausen Seas. Journal of Climate, 10(4): 697-709.
- Jacques, G. 1983. Some ecophysiological aspects of the Antarctic phytoplankton. Polar Bio. 2: 27-33.
- Jazdzewski, K., Kittel, W. y Lotocki, K. 1982. Zooplankton studies in the southern Drake Passage and in the Bransfield Strait during the austral summer (BIOMASS-FIBEX, February-March 1981). Pol. Polar Res. 3: 203-242.
- Jiang, Y., Xu, H., Zhang, W., Zhu, M. y Al-Rasheid, K. 2012. Can body-size patterns of ciliated zooplankton be used for assessing marine water quality? A case study on bioassessment in Jiaozhou Bay, northern Yellow Sea. Env. Science and Pollut. Res. 19(5): 1747-1754.
- Jiang, Y., Yang, E.J., Min, J.O., Kang, S.H. y Lee, S. 2013. Using pelagic ciliated microzooplankton communities as an indicator for monitoring environmental condition under impact of summer sea-ice reduction in western Arctic Ocean. Ecological Indicators, 34: 380-390.

- Jiang, Y., Yang, E.J., Kim, S.Y., Kim, Y.N. y Lee, S. 2014. Spatial patterns in pelagic ciliate community responses to various habitats in the Amundsen Sea (Antarctica). *Progress in Oceanography*, 128: 49-59.
- Jiao, N., Herndl, G.J., Hansell, D.A., Benner, R., Kattner, G., Wilhelm, S.W., Kirchman, D.L., Weinbauer, M.G., Luo, T., Chen, F. y Azam, F. 2010. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long term carbon storage in the global ocean. *Nature Reviews Microbiology*, 8: 593-599.
- Johansson, M., Gorokhova, E. y Larsson, U. 2004. Annual variability in ciliate community structure, potential prey and predators in the open northern Baltic Sea proper. *J Plankton Res* 26:67–80
- Kang, S.H. y Lee, S. 1995. Antarctic phytoplankton assemblage in the western Bransfield Strait region, February 1993: composition, biomass, and mesoscale distributions. *Marine Ecology Progress Series*, 129(1): 253-267.
- Kang, S.H., Kang, J.S., Lee, S., Chung, K.H., Kim, D. y Park, M.G. 2001. Antarctic phytoplankton assemblages in the marginal ice zone of the northwestern Weddell Sea. *Journal of Plankton Research*, 23(4): 333-352.
- Kang, J.S., Kang, S.H., Lee, J.H. y Lee, S. 2002. Seasonal variation of microalgal assemblages at a fixed station in King George Island, Antarctica, 1996. *Marine Ecology Progress Series*, 229(1).
- Kattner, G., Albers, C., Graeve, M. y Schnack-Schiel, S.B. 2003. Fatty acid and alcohol composition of the small polar copepods, *Oithona* and *Oncaea*: indication on feeding modes. *Polar Biology*, 26(10): 666-671.
- Kaufmann, R., Fisher, E., Gill, W., King, A., Laubacher, M. y Sullivan, B. 2003. Temporal patterns in the distribution, biomass and community structure of macrozooplankton and micronekton within Port Foster, Deception Island, Antarctica. *Deep-Sea Res. II*. 50: 1765–1785.
- Kawaguchi, S., Siegel, V., Litvinov, F., Loeb, V. y Watkins, J. 2004. Salp distribution and size composition in the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(12): 1369-1381.
- Kejna, M., Arażny, A. y Sobota, I. 2013. Climatic change on King George Island in the years 1948–2011. *Polish Polar Research*, 34(2): 213-235.
- Kejna, M. 1993. Types of atmospheric circulation in the region of H. Arctowski station (South Shetland Islands) in years 1986–1989. En: *XX Polar Symposium: Main Impact on Polar Environment*, Lublin, Poland, Replewska-Pekalowa J, Kazimierz P (eds), 369–375
- Kejna, M. 2008. Topoclimatic conditions in the vicinity of the Arctowski Station (King George Island, Antarctica) during the summer season of 2006/2007. *Polish Polar Research*, 29(2): 95-116.
- King, J.C. 1994. Recent climate variability in the vicinity of the Antarctic Peninsula. *International Journal of Climatology*, 14: 357–369.
- King, J.C. y Turner, J. 1997. *Antarctic Meteorology and Climatology*. Cambridge Atmospheric and Space Science Series, Cambridge University Press: Cambridge, 409 pp.
- Kjørboe, T. y Sabatini, M. 1995. Scaling of fecundity, growth and development in marine planktonic copepods. *Marine Ecology-Progress Series*, 120 (1-3): 285-298.
- Kjørboe, T. 1993. Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. *Advances in marine biology*, 29: 1-72.
- Kjørboe, T. 1997. Small-scale turbulence, marine snow formation, and planktivorous feeding. *Scientia Marina*, 61: 141-158.
- Kjørboe, T., Møhlenberg, F. y Hamburger, K. 1985. Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and respiration, and composition of specific dynamic action. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 26(1-2): 85-97.
- Kirkwood, J. 1982. A guide to the Euphausiacea of the Southern Ocean. *ANARE Res Notes*. 1: 1–45.

- Kittel, W., Witek, Z. y Czykieta, H. 1985. Distribution of *Euphausia frigida*, *Euphausia crystallorophias*, *Euphausia triacantha* and *Thysanoessa macrura* in the southern part of Drake Passage and in the Bransfield Strait during the 1983–1984 austral summer (BIOMASS-SIBEX). *Pol. Polar Res.* 6(1-2): 133-149.
- Kittel, W., Sicinski, J. Zmijewska, M. Bielecka, L. y Blachowiak-Samolyk, K. 2001. Antarctic neritic zooplankton community (Admiralty Bay, King George Island, South Shetland Island. *Polish Polar Research*, 22 (1): 11-33.
- Kittel, W. y Ligowski, R. 1980. Algae found in the food of *Euphausia crystallorophias* (Crustacea). *Polish Polar Research*, 1: 129-137.
- Kivi, K. y Setälä, O. 1995. Simultaneous measurement of food particle selection and clearance rates of planktonic oligotrich ciliates (Ciliophora: Oligotrichina). *Marine Ecology Progress Series*, 119: 125-137.
- Klaas, C. 2001. Spring distribution of larger (> 64µm) protozoans in the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 48(7): 1627-1649.
- Klöser, H. 1990. Verteilung von Mikroplankton-Organismen nordwestlich der antarktischen Halbinsel unter dem Einfluss sich ändernder Umweltbedingungen im Herbst. *Ber. Pol.* 77: 1-255.
- Klöser, H., Ferreyra, G., Schloss, I., Mercuri, G., Laternus, F. y Curtosi, A. 1994. Hydrography of Potter Cove, a small fjordlike inlet on King George Island, South Shetlands. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 38: 523–537.
- Knap, W.H., Oerlemans, J. y Cade'e, M. 1996. Climate sensitivity of the ice cap of King George Island, South Shetland Islands, Antarctica. *Annals of Glaciology*, 23: 154–159.
- Knox, G.A. 1994. *The biology of the Southern Ocean*. Cambridge University Press, U.K., 444 pp.
- Kofoed, C.A. y Campbell, A.S. 1929. A conspectus of the marine and freshwater Ciliata belonging to the suborder Tintinnoinea, with descriptions of new species principally from the Agassiz expedition to the eastern tropical Pacific, 1904-1905. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 34:1-403
- Kogan, M. 2005. Estudio de la composición específica, abundancia y distribución espacial del microzooplancton (Protozoos y Micrometazoos) en el estuario del Río de la Plata (Argentina-Uruguay). Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina, 174 pp.
- Kramp, P.L. 1961. Synopsis of the medusae of the world. *J.mar. biol. Ass. U.K.* 40: 7-469.
- Kršinić, F. y Lučić, D. 1994. Mesozooplankton Sampling Experiments with the 'Adriatic' Sampler: Differences of Catch Between 250 and 125 µm Mesh Netting Gauze. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 38(2): 113-118.
- La, H.S., Lee, H., Fielding, S., Kang, D., Ha, H.K., Atkinson, A., ... y Shin, H.C. 2015. High density of ice krill (*Euphausia crystallorophias*) in the Amundsen sea coastal polynya, Antarctica. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 95: 75-84.
- Lagos, P.F. y Manríquez, K. 2014. Spatial distribution of Antarctic copepods in Fíldes Bay during summer of 2012. *Rev. Riol. Mar. Oceanogr.* 49(3): 537-546.
- Lancelot, C., Mathot, S., Veth, C. y de Baar, H. 1993. Factors controlling phytoplankton ice-edge blooms in the marginal ice-zone of the northwestern Weddell Sea during sea ice retreat 1988: field observations and mathematical modelling. *Polar Biology*, 13(6): 377-387.
- Lancraft, T., Hopkins, T., Torres, J. y Donnelly, J. 1991. Oceanic micronektonic/macrozooplanktonic community structure and feeding in ice covered Antarctic waters during the winter (AMERIEZ 1988). *Polar Biology*, 11(3): 157-167.
- Landry, M.R., Selph, K.E., Brown, S.L., Abbott, M.R., Measures, C.I., Vink, S., Allen, C.B., Calbet, A., Christensen, S. y Nolla, H. 2002. Seasonal dynamics of phytoplankton in the Antarctic Polar Front region at 170°W. *Deep-Sea Research II*, 49: 1843-1865.

- Landry, M.R. y Calbet, A. 2004. Microzooplankton production in the oceans. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 61(4): 501-507.
- Latasa, M., Henjes, J., Scharek, R., Assmy, P., Röttgers, R. y Smetacek, V. 2014. Progressive decoupling between phytoplankton growth and microzooplankton grazing during an iron-induced phytoplankton bloom in the Southern Ocean (EIFEX). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 39-50.
- Laubscher, R.K., Perissinotto, R. y McQuaid, C.D. 1993. Phytoplankton production and biomass at frontal zones in the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Polar biology*, 13(7): 471-481.
- Laval-Peuto, M., Heinbokel, J.F., Anderson, O.R., Rassoulzadegan, F. y Sherr, B.F. 1986. Role of micro-and nanozooplankton in marine food webs. *International Journal of Tropical Insect Science*, 7(03): 387-395.
- Leakey, R. J. G., Bijrkill P. H. y Sleigh M. . 1992. Planktonic ciliates in Southampton Water: Abundance, biomass, production, and role in pelagic carbon flow. *Mar. Biol.* 114: 67-83.
- Lee, D.B., Choi, K.H., Ha, K.H., Yang, E.J., Lee, S.H., Lee, S. y Shin, H.C. 2013. Mesozooplankton distribution patterns and grazing impacts of copepods and *Euphausia crystallorophias* in the Amundsen Sea, West Antarctica, during austral summer. *Polar Biol.* 36(8): 1215-1230.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. Numerical ecology, 2nd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- Legendre, L. y Rassoulzadegan, F. 1995. Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia*, 41(1): 153-172.
- Lenz, P.H., Hartline, D.K. y Davis, A.D. 2000. The need for speed. I. Fast reactions and myelinated axons in copepods. *Journal of comparative Physiology A*, 186(4): 337-345.
- Lessard, E.J. 1991. The trophic role of heterotrophic dinoflagellates in diverse marine environments. *Mar. Microb. Food Webs*. 5: 49-58.
- Lessard, E.J., Rivkin, R.B. 1986. Nutrition of microzooplankton and macrozooplankton from McMurdo Sound. *Antarct. J. US*. 21: 187-188.
- Loeb, V.J., Siegel, V., Holm-Hansen, O., Hewitts, R., Fraser, W., Trivelpiece, W. y Trivelpiece, S. 1997. Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature*, 387: 387-900.
- Loeb, V., Bredesen, E., Force, M., Gong, N., Jenkins, A., Linacre-Rojas, L., Peters, S. y Rowley, R. 2003 (a). Net sampling: krill and zooplankton. En, J. D. Lipsky (Ed.) AMRL 2001/2002 Field Season Report. March 2003. 186 pp.
- Loeb, V., Bredesen, E., Dietrich, K., Force, M., Gong, N., Jenkins, A., Reum, J., Rowley, R. y Wilson, S., 2003 (b). Net sampling: krill and zooplankton. En, J. D. Lipsky, (Ed.) AMRL 2002/2003 Field Season Report. November 2003. 186 pp.
- Loeb, V., Hofmann, E., Klinck, J. y Holm-Hansen, O. 2010. Hydrographic control of the marine ecosystem in the South Shetland-Elephant Island and Bransfield Strait region. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 57(7): 519-542.
- Longhurst, A.R., 1991. Role of the marine biosphere in the global carbon cycle. *Limnology and Oceanography*, 36: 1507-1526.
- Longhurst, A. 1998. *Ecological Geography of the Sea*. San Diego, Academic Press.
- Lonsdale, D.J., Caron, D.A., Dennett, M.R. y Schaffner, R. 2000. Predation by *Oithona* spp. on protozooplankton in the Ross Sea, Antarctica. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 47(15): 3273-3283.
- Lukac, 2005. Community structure and predation impact of carnivorous macrozooplankton in the Polar Frontal Zone (Southern Ocean), with particular reference to chaetognaths. Thesis of Masters of Science at Rhodes University, 113 pp.

- Lynn, D.H. y Montagnes, D.J.S. 1988. Taxonomic descriptions of some conspicuous species of strobilidiine ciliates (Ciliophora: Choreotrichida) from the Isles of Shoals, Gulf of Maine. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 68(04): 639-658.
- Lynn, D.H. y Montagnes, D.H. 1991. Global production of heterotrophic marine planktonic ciliates. En: *Protozoa and their role in marine processes*, Springer Berlin Heidelberg, 281-307.
- Makarov, R.R. y Maslennikov, V.V. 1981. Ecology of larval development of the crustacean *Euphausia superba*. Change in dominant larval forms as a function of environmental conditions. *Marine ecology progress series*.
- Marchant, 2005. Antarctic marine protists. Canberra: Australian Biological Resources Study. 536 pp.
- Marr, J.W.S. 1962. The natural history and geography of the Antarctic krill *Euphausia superba* Dana. *Disc. Rep.* 32: 37-465.
- Marrari, M., Daly, K.L., Timonin, A. y Semenova, T. 2011 (a). The zooplankton of Marguerite Bay, western Antarctic Peninsula-Part I: Abundance, distribution, and population response to variability in environmental conditions. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 58(13): 1599-1613.
- Marrari, M., Daly, K.L., Timonin, A. y Semenova, T. 2011 (b). The zooplankton of Marguerite Bay, western Antarctic Peninsula-Part II: Vertical distributions and habitat partitioning. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 58(13): 1614-1629.
- Marschall, H.P. 1988. The overwintering strategy of Antarctic krill under the pack-ice of the Weddell Sea. *Polar Biology*, 9(2): 129-135.
- Marshall, G.J. 2003. Trends in the Southern Annular Mode from observations and reanalyses. *Journal of Climate*, 16(24): 4134-4143.
- Marshall, G.J. 2007. Half-century seasonal relationships between the Southern Annular mode and Antarctic temperatures. *International Journal of Climatology*, 27(3): 373-383.
- Marsz, A.A. 2011. Contemporary changes in the sea ice extent in the waters surrounding the Antarctica – problems and ambiguities. *Problemy Klimatologii Polarnej* 21: 7-38.
- Martinson, D.G., Stammerjohn, S.E., Iannuzz, R.A., Smith, R.C., Vernet, M. 2008. Western Antarctic Peninsula physical oceanography and spatio-temporal variability. *Deep-Sea Research II*, doi:10.1016/j.dsr2.2008.04.038.
- Massom, R.A. y Stammerjohn, S.E. 2010. Antarctic sea ice change and variability—physical and ecological implications. *Polar Science*, 4(2): 149-186.
- Mauchline, J. 1998. *The biology of calanoid copepods*. Academic Press. San Diego. 710 pp.
- Mayzaud, P., Tirelli, V., Errhif, A., Labat, J.P., Razouls, S. y Perissinotto, R. 2002. Carbon intake by zooplankton. Importance and role of zooplankton grazing in the Indian sector of the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(16), 3169-3187.
- Mayzaud, P., Farber-Lorda, J. y Corre, M.C. 1985 Aspects of the nutritional metabolism of two Antarctic euphausiids: *Euphausia superba* and *Thysanoessa macrura*. En: *Antarctic nutrient cycles and food webs*. Siegfried, Condy y Laws (Eds). Berlin: Springer-Verlag, 330-338.
- Mazzocchi, M.G. y Ribera, D.A.M. 1995. Recurrent patterns in zooplankton structure and succession in a variable coastal environment. *ICES J. Mar. Sci.* 52: 679-691.
- McClintock, J., Ducklow, H. y Fraser, B. 2008. Ecological impacts of climate change on the Antarctic Peninsula. *American Scientist*, 96: 302-310.
- McMinn, A. y Scott, F.J. 2005. Dinoflagellates. En: *Antarctic marine protists*. Scott y Marchant (Eds), 202-250.
- McKenzie, C.H. y Cox, E.R. 1991. Spatial and seasonal changes in the species composition of armored dinoflagellates in the Southwestern Atlantic Ocean. *Polar Biology*, 11(2): 139-144.

- McManus, G.B., Costas, B.A., Dam, H.G., Lopes, R.M., Gaeta, S.A., Susini, S.M. y Rosetta, C.H. 2007. Microzooplankton grazing of phytoplankton in a tropical upwelling region. *Hydrobiologia*, 575(1): 69-81.
- McManus, G. B. y Santoferrara, L.F. 2012. Tintinnids in microzooplankton communities. *The Biology and Ecology of Tintinnid Ciliates: Models for Marine Plankton*, 198-213.
- Mees, J. y Jones, M.B. 1997. The hyperbenthos. *Oceanographic Marine Biology Annual Review*, 35: 221-255.
- Melnikov, I.A. y Spiridonov, V.A. 1996. Antarctic krill under perennial sea ice in the western Weddell Sea. *Antarctic Science*, 8(04): 323-329.
- Menden-Deuer, S. y Lessard, E.J. 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnol. Oceanogr.* 45: 569–579.
- Mendes, C.R.B., Tavano, V.M., Leal, M.C., de Souza, M.S., Brotas, V. y Garcia, C.A.E. 2013. Shifts in the dominance between diatoms and cryptophytes during three late summers in the Bransfield Strait (Antarctic Peninsula). *Polar biology*, 36(4): 537-547.
- Menshenina, L. y Melnikov, I.A. 1995. Under-ice Zooplankton of the Weddell Sea. *Proceeding of the NIPR Symposium of Polar Biology*, 8: 126-138.
- Menshenina, L. y S. Rakusa-Suszczewski, 1992. Zooplankton changes during the year in Admiralty Bay (February 1990 – January 1991). *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 39: 49-58.
- Meredith, M.P., Garabato, A.C.N., Gordon, A.L. y Johnson, G.C. 2008. Evolution of the Deep and Bottom Waters of the Scotia Sea, Southern Ocean, during 1995-2005. *Journal of Climate*, 21(13): 3327-3343.
- Meredith, M.P. y King, J.C. 2005. Rapid climate change in the ocean west of the Antarctic Peninsula during the second half of the 20th century. *Geophysical Research Letters* 32: 19604.
- Metz, C. 1995. Seasonal variation in the distribution and abundance of *Oithona* and *Oncaea* species (Copepoda, Crustacea) in the southeastern Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biology*, 15: 187-194.
- Miller, K.G. 1991. The Paleocene/Eocene boundary in the context of Paleogene global climate change. *Abstract, Geol. Soc. Am. Annu. Meet. Geol. Soc. Am.*, 141.
- Miquel, J. C., 1991. Distribution and abundance of post-larval krill (*Euphausia superba* Dana) near Prydz Bay in summer with reference to environmental conditions. *Antarctic Science* (3), 3: 279-292.
- Modigh, M. y Castaldo, S. 2002. Variability and persistence in tintinnid assemblages at a Mediterranean coastal site. *Aquat. Microb. Ecol.* 28: 299–311.
- Moline, M.A., Claustre, H., Frazer, T.K., Schofield, O., Vernet, M. 2004. Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend. *Global Change Biology*, 10 (12): 1973–80.
- Monien, P, Schnetger, B, Brumsack, H.J., Hass, H.C., Kuhn, G. 2011. A geochemical record of late Holocene palaeoenvironmental changes at King George Island (maritime Antarctica). *Antarct Sci* 23 (3):255-267.
- Montagnes, D.J.R.; Lynn, D.H.; Roff, J.C., Taylor, W.D. 1988. The annual cycle of the heterotrophic planktonic ciliates in the waters surrounding the isles of Shoals, Gulf of Maine: an assessment of their trophic role. *Mar. Biol.* 99: 21–30.
- Montagnes, D.J.S. y Lynn, D.H. 1991. Taxonomy of choreotrichs, the major marine planktonic ciliates, with emphasis on the aloricate forms. *Marine Microbial Food Webs*, 5: 59-74.
- Montagnes, D.J., Dower, J.F. y Figueiredo, G.M. 2010. The Protozooplankton–Ichthyoplankton Trophic Link: An Overlooked Aspect of Aquatic Food Webs. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 57(3): 223-228.

- Montes-Hugo, M., Doney, S., Ducklow, H., Fraser, W., Martinson, D., Stammerjohn, S. y Schofield, O. 2009. Recent changes in phytoplankton communities associated with rapid regional climate change along the western Antarctic Peninsula. *Science*, 323 (5920): 1470-1473.
- Mujica, A. y Asensio, V. 1985. Fish larvae, euphausiids and community structure of zooplankton in the Bransfield Strait (SIBEX Phase 1) 1984. *Ser. Cient. INACH*. 33: 131-154.
- Mujica, A. y Asensio, V. 1990. Composición y estados de desarrollo de Euphausiacea en el estrecho de Bransfield (SIBEX-Fase II). *Ser. Cient. INACH*. 40: 55-69.
- Murphy, E.J., Watkins, J.L., Trathan, P.N., Reid, K., Meredith, M.P., Thorpe, S., Johnston, N.M., Clarke, A. y Tarling, G.A. 2007. Spatial and temporal operation of the Scotia Sea ecosystem: a review of large-scale links in a krill-centred food web. *Phil. Trans. R. Soc. B*. 362: 113–148.
- Murphy, E.J., Hofmann, E.E., Watkins, J.L., Johnston, N.M., Pinones, A., Ballerini, T., ... y Fretwell, P. 2013. Comparison of the structure and function of Southern Ocean regional ecosystems: the Antarctic Peninsula and South Georgia. *Journal of Marine Systems*, 109: 22-42.
- NOAA - National Oceanic and Atmospheric Administration. <http://www.noaa.gov/>
- Nakamura, Y. y Turner, J.T. 1997. Predation and respiration by the small cyclopoid copepod *Oithona similis*: How important is feeding on ciliates and heterotrophic flagellates?. *Journal of Plankton Research*, 19(9): 1275-1288.
- Nan, S. y Li, J. 2003: The relationship between summer precipitation in the Yangtze River valley and the previous Southern Hemisphere Annular Mode. *Geophys. Res. Lett.* 30(24): 2266.
- National Snow and Ice Data Center. <http://nsidc.org/>
- Nejstgaard, J.C., Naustvoll, L.J. y Sazhin, A. 2001. Correcting for underestimation of microzooplankton grazing in bottle incubation experiments with mesozooplankton.
- Nicol, S. 2006. Krill, Currents, and Sea Ice: *Euphausia superba* and Its Changing Environment. *Biosciences* 56: 111-120.
- Nicol, S., Foster, J. y Kawaguchi, S. 2012. The fishery for Antarctic krill—recent developments. *Fish and Fisheries*, 13(1): 30-40.
- Nielsen, T.G. y Sabatini, M. 1996. Role of cyclopoid copepods *Oithona* spp. in North Sea plankton communities. *Marine Ecology-Progress Series*, 139: 79-93.
- Nishikawa, J., Naganobu, M., Ichii, T., Ishii, H., Terazaki, M. y Kawaguchi, K. 1995. Distribution of salps near the South Shetland Islands during austral summer, 1990–1991 with special reference to krill distribution. *Polar Biology*, 15(1): 31-39.
- Not, F., del Campo, J., Balague, V., de Vargas, C. y Massana, R. 2009. New insights into the diversity of marine picoeukaryotes. *PLoS ONE* 4(9): e7143. doi:10.1371/journal.pone.0007143.
- Nothig, E.M., Gowing, M.M. 1991. Late winter abundance and distribution of phaeodarian radiolarians, other large protozooplankton and copepod nauplii in the Weddell Sea, Antarctica. *Mar. Biol.* 111: 473-484.
- Nöthig, E.M., von Bodungen, B. y Sui, Q. 1991. Phyto- and protozooplankton biomass during austral summer in surface waters of the Weddell Sea and vicinity. *Polar Biology*, 11: 293-304.
- Nöthig, E.M., Bathman U., Jennings, J., Fahrbach, E., Gradinger, R., Gordon L. y Makarov, R. 1992. Regional relationships between biological and hydrographical properties in the Weddell Gyre in late austral winter 1989. *Journal of Marine Chemistry*, 35: 325-336.
- Nozais, C., Gosselin, M., Michel, C. y Tita, G. 2001. Abundance, biomass, composition and grazing impact of the sea-ice meiofauna in the North Water, northern Baffin Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 217: 235-250.
- O'Brien, D.P. 1987. Direct observations of the behavior of *Euphausia superba* and *Euphausia crystallorophias* (Crustacea: Euphausiacea) under pack ice during the Antarctic spring of 1985. *Journal of crustacean biology*. Washington DC. 7(3): 437-448.

- Ojima, M., Takahashi, K.T., Iida, T., Odate, T. y Fukuchi, M. 2013. Distribution patterns of micro- and meso-zooplankton communities in sea ice regions of Lützow-Holm Bay, East Antarctica. *Polar Biology*, 36(9): 1293-1304.
- Olbers, D., Borowski, D., Völker, C. y Wolff, J.A. 2004. The dynamical balance, transport and circulation of the Antarctic Circumpolar Current. *Antarctic Science*, 16 (4): 439-470.
- Omori, M., Ikeda, T. 1984. *Methods in Zooplankton Ecology*. Wiley y Sons, New York. 332 pp.
- Ono, A. y Moteki, M. 2013. Spatial distributions and population dynamics of two salp species, *Ihlea racovitzai* and *Salpa thompsoni*, in the waters north of Lützow-Holm Bay (East Antarctica) during austral summers of 2005 and 2006. *Polar biology*, 36(6): 807-817.
- Orensanz, J. y Ramirez, F. 1973. Taxonomía y distribución de los poliquetos pelágicos del Atlántico Sudoccidental. *Boletín del Instituto de Biología Marina. Mar del Plata Argentina*. 21: 86 pp.
- Orr, A., Marshall, G., Hunt, J., Sommeria, J., Wang, C., Van Lipzig, N., Cresswell, D. y King, J. 2008. Characteristics of summer airflow over the Antarctic Peninsula in response to recent strengthening of westerly circumpolar winds. *Journal of the atmospheric sciences*, 65(4): 1396-1413.
- Orsi, A., Whitworth III, T. y Nowlin, W. 1995. On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Res. I*. 42: 641-673.
- Ozaki, H., Obata, H., Naganobu, M. y Gamo, T. 2009. Long-term bottom water warming in the north Ross Sea. *Journal of oceanography*, 65(2): 235-244.
- Pages, F.M., White, M.G. y Rodhouse, P.G. 1996. Abundance of gelatinous carnivorous in the nekton community on the Antarctic Polar Front Zone in summer 1994. *Marine Ecology Progress Series*, 141: 139-147.
- Pagès, F. y Schnack-Schiel, S. 1996. Distribution patterns of the mesozooplankton, principally siphonophores and medusae, in the vicinity of the Antarctic Slope Front (eastern Weddell Sea). *Journal of Marine Systems*, 9: 231-248.
- Paggi, J. C. 1987. Limnological studies in the Potter Peninsula, 25 de Mayo Island, South Shetland Islands: biomass and spatial distribution of zooplankton. *BIOMASS Sci Ser*, 7: 175-191.
- Painting, S.J., Moloney, C.L., Probyn, T.A. y Tibbles, B. 1992. Microheterotrophic pathways in the southern Benguela upwelling system. *South African Journal of Marine Science*, 12(1): 527-543.
- Pakhomov, E.A. y Perissinotto, R. 1996. Antarctic neritic krill *Euphausia crystallorophias*: spatio-temporal distribution, growth and grazing rates. *Deep Sea Research Part I: Oceanogr. Res. Pap.* 43: 59-87.
- Pakhomov, E.A., Verheye, H.M. Atkinson, A. Laubscher, R.K. y Taunton-Clark, J. 1997 (a). Structure and grazing impact of the mesozooplankton community during late summer 1994 near South Georgia, Antarctica. *Polar Biology*, 18: 180-192.
- Pakhomov, E. A., R. Perissinotto, P. W. Froneman y D. G. M. Miller, 1997 (b). Energetics and feeding dynamics of *Euphausia superba* in the South Georgia region during the summer of 1994. *Journal of Plankton Research*, 19: 399-423.
- Pakhomov, E.A., Perissinotto, R. y Froneman P.W. 1998. Abundance and trophodynamics of *Euphausia crystallorophias* in the shelf region of the Lazarev Sea during austral spring and summer. *J. Mar. Syst.* 17: 313-324.
- Pakhomov, E.A., Froneman, P.W. y Perissinotto, R. 2002. Salps/krill interactions in the Southern Ocean: spatial segregation and implications for the carbon flux. *Deep-Sea research. Part II*. 49: 1881-1907.
- Pakhomov, E.A., Fuentes, V., Schloss, I.R., Atencio, A. y Esnal, G. 2003. Beaching of the tunicate *Salpa thompsoni* at high levels of suspended particulate matter in the Southern Ocean. *Polar Biology*, 26: 427-431.

- Pane, L., Feletti, M., Francomacaro, B. y Mariottini, G. L. 2004. Summer coastal zooplankton biomass and copepod community structure near the Italian Terra Nova Base (Terra Nova Bay, Ross Sea, Antarctica). *Journal of Plankton Research*, 26 (12): 1479- 1488.
- Park, C. y Wormuth, J.H. 1993. Distribution of zooplankton around Elephant Island during the austral summer of 1988, 1989 and 1990. *Polar Biology*, 13: 215-225.
- Park, B.K., Chang, S.K., Yoon, H.I. y Chung, H. 1998. Recent retreat of ice cliffs, King George Island, South Shetland Islands, Antarctic Peninsula. *Ann. Glaciol.* 27:6 33-635.
- Pawlowski, J., Christen, R., Lecroq, B., Bachar, D., Shahbazkia, H.R., Amaral-Zettler, L. y Guillou, L. 2011. Eukaryotic richness in the abyss: insights from pyrotag sequencing. *PLoS ONE*, 6(4): e18169. doi:10.1371/journal.pone.0018169.
- Perissinoto, R., Gurney, L. y Pakhomov, E. 2000. Contribution of heterotrophic material to the diet and energy budget of Antarctic krill, *Euphausia superba*. *Marine Biology*, 136: 129-136.
- Pettigrosso, R.E. 2001. Estudio taxonómico y ecológico de ciliados planctónicos (Ciliophora: Choreotrichida y Strombidiida) del estuario de Bahía Blanca, Argentina. PhD. Thesis. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 173 pp.
- Pettigrosso, R.E. 2003. Planktonic ciliates Choreotrichida and Strombidiidae from the inner zone of Bahía Blanca estuary, Argentina. *Iheringia, série Zoologia*, 93: 117-126.
- Petz, W., Song, W. y Wilbert, N. 1995. Taxonomy and ecology of the ciliate fauna (Protozoa, Ciliophora) in the endopagial and pelagial of the Weddell Sea, Antarctica. (Vol. 40). Land Oberösterreich, OÖ Landesmuseum.
- Petz, W. 2005. Ciliates. En: Antarctic marine protists, Marchant (Ed.). Canberra: Australian Biological Resources Study, 347-448.
- Piatkowski, U. 1989. Macroplankton communities in Antarctic surface waters: spatial changes related to hydrography. *Marine Ecology Progress Series*, 55: 251-259.
- Pinkerton, M.H., Bradford-Grieve, J.M. y Hanchet, S.M. 2010. A balanced model of the food web of the Ross Sea, Antarctica. *CCAMLR Science*, 17: 1-31.
- Pilchmaier, M., Aquino, F.E., Da-Silva, Ch. y Braun, M. 2004. Suspended sediments in Admiralty Bay, King George Island (Antarctica). *Pesquisa Antártica Brasileira*, 4: 77-85.
- Pierce, R.W. y Turner, J.T. 1992. Ecology of planktonic ciliates in marine food webs. *Rev. Aquat. Sci.* 6: 139-181.
- Pollard, R., Lucas, M. y Read, J. 2002. Physical controls on biogeochemical zonation in the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(16): 3289-3305.
- Pond, D.W. y Ward, P. 2011. Importance of diatoms for *Oithona* in Antarctic waters. *Journal of plankton research*, 33(1): 105-118.
- Posch, T., Simek, K., Vrba, J., Pernthaler, J., Nedoma, J., Sattler, B., Sonntag, B. y Psenner, R. 1999. Predator-induced changes of bacterial size-structure and productivity studied on an experimental microbial community. *Aquat. Microb. Ecol.* 18: 235-246.
- Poulsen, L.K. y Iversen, M. 2008. Degradation of copepod fecal pellets: key role of protozooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 367: 1-13.
- Priddle, J., Leakey, R., Symon, C., Whitehouse, M., Robins, D., Cripps, G., Murphy, E. y Owens, N. 1995. Nutrient cycling by Antarctic marine microbial plankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 116: 181-198.
- Pritchard, H.D. y Vaughan, D.G. 2007. Widespread acceleration of tidewater glaciers on the Antarctic Peninsula. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface* (2003-2012), 112(F3).
- Pritchard, H., Ligtenberg, S., Fricker, H., Vaughan, D., Van den Broeke, M. y Padman, L. 2012. Antarctic ice-sheet loss driven by basal melting of ice shelves. *Nature*, 484(7395): 502-505.
- Putt, M. y Stoecker, D. 1989. An experimentally determined carbon: volume ratio for 'oligotrichous' ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnology and Oceanography*, 34: 1097-1103.

- Quetin, L.B., Ross, R., Frazar, T. y Haberman, K. 1996. Factors affecting distribution and abundance of zooplankton, with an emphasis on Antarctic krill, *Euphasia superba*. Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula, Antarctic Research Series, (17): 357-371.
- Quetin, L.B. y Ross, R.M. 2001. Environmental variability and its impact on the reproductive cycle of Antarctic krill. *American Zoologist*, 41(1): 74-89.
- Rakusa-Suszczewski, S. 1982. The relationship between the distribution of plankton biomass and plankton communities in the Drake Passage and the Bransfield Strait (BIOMASS-FIBEX, February-March, 1981). *Mem. Nat. Inst. Polar Res. (Japan)*, Special Issue 27: 77-83.
- Rakusa-Suszczewski S., Battke, Z. y Cisak, J. 1993. Morphometrie of the Admiralty Bay, shores and basin. En: Rakusa-Suszczewski (Ed.), *The Maritime Antarctic Coastal Ecosystem of Admiralty Bay*, Warsaw: Polish Academy of Sciences, 27-37.
- Rayner, N., Parker, D., Horton, E., Folland, C., Alexander, L., Rowell, D., Kent, E. y Kaplan, A. 2003. Global analyses of sea surface temperature, sea ice, and night marine air temperature since the late nineteenth century. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* (1984-2012), 108(D14).
- Razouls, S., Razouls, C. y Bovée, F. 2000. Biodiversity and biogeography of Antarctic copepods. *Antarctic Science*, 12(03): 343-362.
- Richardson, A.J. 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science*, 65: 279-295.
- Rignot, E., Casassa, G., Gogineni, S., Kanagaratnam, P., Krabill, W., Pritchard, H., Rivera, A., Thomas, R., Turner, J. y Vaughan, D. 2005. Recent ice loss from the Fleming and other glaciers, Wordie Bay, West Antarctic Peninsula. *Geophysical Research Letters*, 32(7).
- Rivkin, R., Putland, J., Anderson, M. y Deibel, D. 1999. Microzooplankton bacterivory and herbivory in the NE subarctic Pacific. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 46(11): 2579-2618.
- Roese, M. y Drabble, M. 1998. Wind-Driven circulation in Potter Cove. En: *The Potter Cove Ecosystem – Sinopsis*. Wiencke, Ferreyra, Arntz y Rinaldi (Eds.). *Berichte zur Polarforschung*, 299: 40-46.
- Rose, J.; Caron, D. 2007. Does low temperature constrain the growth rates of heterotrophic protists? Evidence and implications for algal blooms in cold waters. *Limnol. Oceanogr.* 52: 886-895.
- Ross, R., Quetin, L. y Haberman, K. 1998. Interannual and seasonal variability in short-term grazing impact of *Euphausia superba* in nearshore and offshore waters west of the Antarctic Peninsula. *Journal of Marine Systems*, 17(1): 261-273.
- Ross, R., Quetin, L., Martinson, D., Iannuzzi, R., Stammerjohn, S. y Smith, R. 2008. Palmer LTER: Patterns of distribution of five dominant zooplankton species in the epipelagic zone west of the Antarctic Peninsula, 1993-2004. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(18): 2086-2105.
- Ross, R. y Quetin, L. 1983. Spawning frequency and fecundity of the Antarctic krill *Euphausia superba*. *Marine Biology*, 77: 201-205.
- Rozanska, M., Gosselin, M., Poulin, M., Wiktor, J. y Michel, C. 2009. Influence of environmental factors on the development of bottom ice protist communities during the winter-spring transition. *Mar Ecol Prog Ser* 386:43-59. doi: 10.3354/meps08092.
- Rückamp, M., Braun, M., Suckro, S. y Blindow, N. 2011. Observed glacial changes on the King George Island ice cap, Antarctica, in the last decade. *Global Planet. Change.* 79(1-2): 99-109.
- Russell, A. y McGregor, G. 2010. Southern hemisphere atmospheric circulation: impacts on Antarctic climate and reconstructions from Antarctic ice core data. *Clim. Chang.* 99(1-2): 155-192.

- Rye, C., Garabato, A., Holland, P., Meredith, M., Nurser, A., Hughes, C., Coward, A. y Webb, D. 2014. Rapid sea-level rise along the Antarctic margins in response to increased glacial discharge. *Nature Geoscience*, 7(10): 732-735.
- Sabatini, M. y Kiørboe, T. 1994. Egg production, growth and development of the cyclopoid copepod *Oithona similis*. *Journal of Plankton Research*, 16(10): 1329-1351.
- Safi, K., Griffiths, F. y Hall, J. 2007. Microzooplankton composition, biomass and grazing rates along the WOCE SR3 line between Tasmania and Antarctica. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 54(7): 1025-1041.
- Sahade, R. 1999. Patrones y Procesos en una Comunidad Epipelágica Bentónica Antártica: el Ejemplo de Caleta Potter. Universidad Nacional de Córdoba.
- Sahade, R., Tatian, M., Kowalke, J., Kuhne, S., Esnal, G. 1998. Benthic faunal associations on soft substrates at Potter Cove, King George Island, Antarctica. *Polar Biology* 19(2):85-91.
- Sanders, R. y Wickham, S. 1993. Planktonic protozoa and metazoa: predation, food quality and population control. *Aquatic Microbial Ecology*, 7(2): 197-223.
- Sangrà, P., García-Muñoz, C., García, C., Marrero-Díaz, Á., Sobrino, C., Mouriño-Carballido, B., Aguiar-González, B. y Estrada-Allis, S. 2014. Coupling between upper ocean layer variability and size-fractionated phytoplankton in a non-nutrient-limited environment. *Marine Ecology Progress Series*, 499: 35-46.
- Sangrà, P., Gordo, C., Hernández-Arencibia, M., Marrero-Díaz, A., Rodríguez-Santana, A., Stegner, A., Martínez-Marrero, A., Pelegrí, J. y Pichon, T. 2011. The Bransfield current system. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 58(4): 390-402.
- Santoferrara, L., y Alder, V. 2009. Abundance trends and ecology of planktonic ciliates of the southwestern Atlantic (35–63 S): a comparison between neritic and oceanic environments. *Journal of plankton research*, 31(8), 837-851.
- Santoferrara, L., Gómez, M. y Alder, V. 2011. Bathymetric, latitudinal and vertical distribution of protozooplankton in a cold-temperate shelf (southern Patagonian waters) during winter. *Journal of plankton research*, 33(3), 457-468.
- Schloss, I. 1997. Escalas temporales-espaciales de variabilidad del fitoplancton costero antártico. PhD Thesis, University of Buenos Aires.
- Schloss, I., Ferreyra, G., Curtosi, A., Klöser, H., Mercuri, G., Pinola, E. 1997. Factors governing phytoplankton and particulate matter variation in Potter Cove, King George Island Antarctica. En: Battaglia, Valencia y Walton (Eds.). *Antarctic Communities*. Cambridge University Press, 135–141.
- Schloss, I., Ferreyra, G. y Curtosi, A. 1998. Phytoplankton Primary Production in Potter Cove, King George Island. En: *The Potter Cove Ecosystem – Sinopsis*. Wiencke, Ferreyra, Arntz y Rinaldi (Eds.). *Berichte zur Polarforschung*, 67-73.
- Schloss, I. y Ferreyra, G. 2002. Primary production, light and vertical mixing in Potter Cove, a shallow coastal Antarctic environment. *Polar Biology*, 25: 41–48.
- Schloss, I., Ferreyra, G., Ruiz-Pino, D. 2002. Phytoplankton Biomass in Antarctic Shelf Zones: a conceptual model based on Potter Cove, King George Island. *Journal of Marine Systems*, 36: 129–143.
- Schloss, I., Abele, D., Moreau, S., Demers, S., Bers, A., González, O., Ferreyra, G. 2012. Response of phytoplankton dynamics to 19-year (1991–2009) climate trends in Potter Cove (Antarctica). *Journal of Marine Systems* 92(1):53-66.
- Schloss, I., Wasilowska, A., Dumont, D., Almandoz, G., Hernando, M., Michaud-Tremblay, C., Saravia, M., Rzepecki, L., Monien, P., Monien, D., Koczyńska E., Bers, A. y Ferreyra G. 2014. On the phytoplankton bloom in coastal waters of southern King George Island (Antarctica) in January 2010: An exceptional feature?. *Limnol. Oceanogr.* 59(1): 195–210.

- Schmoker, C., Hernández-León, S. y Calbet, A. 2013. Microzooplankton grazing in the oceans: impacts, data variability, knowledge gaps and future directions. *J. Plankton Res.* 0(0): 1-16.
- Schmidt, K., Atkinson, A., Stübing, D., McClelland, J., Montoya, J. y Voss, M. 2003. Trophic relationships among Southern Ocean copepods and krill: Some uses and limitations of a stable isotope approach. *Limnology and Oceanography*, 48(1): 277-289.
- Schnack, S. 1985. Utilization of phytoplankton by copepods in Antarctic waters during spring. *Marine Biology of Polar Regions and effects of stress on Marine Organisms*. 65-81.
- Schnack-Schiel, S.B. 2001. Aspects of the study of the life cycles of Antarctic copepods. *Hydrobiologia*, 453/454: 9-24
- Schnack-Schiel, S.B. y Mujica, A. 1994. The zooplankton of the Antarctic Peninsula region. En: El-Sayed (Ed.), *Southern Ocean Ecology: The BIOMASS Perspective*. Cambridge University Press, Cambridge, 79-92.
- Schnack-Schiel, S.B. y Mizdalski, E. 1994. Seasonal variations in distribution and population structure of *Microcalanus pygmaeus* and *Ctenocalanus citer* (Copepoda, Calanoida) in the eastern Weddell Sea, Antarctica. *Marine Biology*, 119: 357-366.
- Schnack-Schiel, S., Dieckmann, G., Gradinger, R., Melnikov, I., Spindler, M. y Thomas, D. 2001a. Meiofauna in sea ice of the Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biology*, 24: 724-728.
- Schnack-Schiel, S., Thomas, D., Haas, C., Dieckmann, G., y Alheit, R. 2001b. The occurrence of the copepods *Stephos longipes* (Calanoida) and *Drescheriella glacialis* (Harpacticoida) in summer sea ice in the Weddell Sea, Antarctica. *Antarctic Science* 13: 150-157.
- Schneider, D. y Steig, E. 2008. Ice cores record significant 1940s Antarctic warmth related to tropical climate variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(34): 12154-12158.
- Schofield, O., Ducklow, H., Martinson, D., Meredith, M., Moline, M. y Fraser, W. 2010. How do polar marine ecosystems respond to rapid climate change? *Science* 328(5985): 1520-1523.
- Seibel, B.A. y Dierssen, H.M. 2003. Cascading trophic impacts of reduced biomass in the Ross Sea, Antarctica: Just the tip of the iceberg?. *The Biological Bulletin*, 205(2): 93-97.
- Serret, P., Fernández, E., Anadón, R. y Varela, M. 2001. Trophic control of biogenic carbon export in Bransfield and Gerlache Straits, Antarctica. *Journal of Plankton Research*, 23(12): 1345-1360.
- Shepherd, A., Ivins, E., Geruo, A., Barletta, V., Bentley, M., Bettadpur, S., Briggs, K. y Zwally, H. 2012. A reconciled estimate of ice-sheet mass balance. *Science*, 338(6111): 1183-1189.
- Sherr, E.B. y Sherr, B.F. 1988. Role of microbes in pelagic food webs: A revised concept. *Limnology and Oceanography*, 33: 1225-1227.
- Sherr E.B. y Sherr B.F. 1994. Bacterivory and herbivory: key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs. *Microbial Ecology*, 28: 223-235.
- Sherr, E.B. y Sherr, B.F. 2002. Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 81: 293-308.
- Sherr, E.B. y Sherr, B.F. 2009. Capacity of herbivorous protists to control initiation and development of mass phytoplankton blooms. *Aquatic Microbial Ecology*, 57: 253-262.
- Sieburth, J., Smetacek, V. y Lenz, J. 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography*, 23: 1256-1263.
- Siegel, V. 1986. Structure and composition of the Antarctic krill stock in the Bransfield Strait (Antarctic Peninsula) during the Second International BIOMASS Experiment (SIBEX). *Archiv fuer Fischereiwissenschaft* 37: 51-72.
- Siegel, V., 2000. Krill (Euphausiacea) demography and variability in abundance and distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57: 151-167.
- Siegel, V., 2005. Distribution and population dynamic of *Euphausia superba*: summary of recent findings. *Polar Biology*, 29: 1-22.

- Siegel, V. y Loeb, V.J. 1995. Recruitment of Antarctic krill (*Euphausia superba*) and possible causes for its variability. *Marine Ecology Progress Series*, 123: 45-56.
- Siegel, V., Bergstromz, B., Muhlenhardt-Siegel, U. y Thomassonz, M. 2001. Demography of krill in the Elephant Island area during summer 2001 and its significance for stock recruitment. *Antarctic Science*, 14: 162-170.
- Siegel, V., Kawaguchi, S., Ward, P., Litvinov, F., Sushin, F., Loeb, V. y Watkins, J. 2004. Krill demography and large scale distribution in the southwest Atlantic during January/February 2000. *Deep Sea Research II*, 51: 1369-1381.
- Smetacek, V. 1981. The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. *Marine Biology*, 63(1): 1-11.
- Smetacek, V., Scharek, R., Nothig, E.M. 1990. Seasonal and regional variation in the pelagial and its relationship to the life history of krill. En: Kerry y Hempel (Eds). *Antarctic Ecosystems: Ecological Change and Conservation*. Springer-Verlag, Heidelberg, 103-114.
- Smetacek, V. y Nicol, S. 2005. Polar ocean ecosystems in a changing world. *Nature*, 437(7057): 362-368.
- Smith, S. y DeBoyd, L. 1977. *A guide to Marine Coastal Plankton and marine invertebrate larvae*. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa. 160 pp.
- Smith, S. y Schnack-Schiel, S. 1990. Polar zooplankton. En: Smith Jr. (Ed.). *Polar Oceanography. Part B Chemistry, Biology, and Geology*. Academic Press, San Diego, 527-598.
- Smith, W. y Comiso, J. 2008. Influence of sea ice on primary production in the Southern Ocean: A satellite perspective. *Journal of Geophysical Research: Oceans* (1978–2012), 113(C5).
- Smith, R., Dierssen, H. y Vernet, M. 1996. Phytoplankton biomass and productivity in the western Antarctic Peninsula region. En: Ross, Hofmann y Quetin (Eds.). *Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula*. American Geophysical Union, Washington, DC.
- Smith, R., Ainley, D., Baker, K., Domack, E., Emslie, S., Fraser, W., Kennett, J., Leventer, A., Mosley-Thompson, E., Stammerjohn, S. y Vernet, M. 1999. Marine ecosystem sensitivity to climate change. *Bioscience*, 49: 393-404.
- Smith, R., Martinson, D., Stammerjohn, S., Iannuzzi, R. y Ireson, K. 2008. Bellingshausen and Western Antarctic Peninsula region: pigment biomass and sea ice spatial/temporal distributions and interannual variability. *Deep Sea Research II*, [doi:10.1016/j.dsr2.2008.04.027].
- Sokal, R. y Rohlf, F. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman and Co. (Eds.). New York, 887 pp.
- Sommer, U., Hansen, T., Blum, O., Holzner, N., Vadstein, O. y Stibor, H. 2005. Copepod and microzooplankton grazing in mesocosms fertilised with different Si:N ratios: no overlap between food spectra and Si:N influence on zooplankton trophic level. *Oecologia*, 142: 274-283.
- Sommer, U. y Lengfellner, K. 2008. Climate change and the timing, magnitude and composition of the phytoplankton spring bloom. *Global Change Biology*, 14: 1199-1208.
- Sorokin, Y.I. 1999. Data on primary production in the Bering Sea and adjacent Northern Pacific. *J. Plankton Res.* 21(4): 615–636.
- Stammerjohn, S., Martinson, D., Smith, R. y Iannuzzi, R. 2008 a. Sea ice in the western Antarctic Peninsula region: spatio-temporal variability from ecological and climate change perspectives. *Deep-Sea Research II*, 55: 2041–2058.
- Stammerjohn, S., Martinson, D., Smith, R., Yuan, X. y Rind, D. 2008 b. Trends in Antarctic annual sea ice retreat and advance and their relation to ENSO and Southern Annular Mode Variability. *Journal of Geophysical Research*, 113: C03S90. doi:10.1029/2007JC004269.
- Stammerjohn, S., Massom, R., Rind, D. y Martinson, D. 2012. Regions of rapid sea ice change: an interhemispheric seasonal comparison. *Geophys Res. Lett.* 39. doi:10.1029/2012gl050874.

- Stanwell-Smith, D., Alison, H. y Lloyd, P. 1997. A field guide to the pelagic invertebrate marine larvae of the maritime Antarctic. British Antarctic Survey. Cambridge UK.
- Stastna, V. 2010. Spatio-temporal changes in surface air temperature in the region of the northern Antarctic Peninsula and South Shetland Islands during 1950–2003. *Polar Science* 4: 18–33.
- Steele, J.H. 1974. Structure of marine ecosystems. Harvard University Press, 128 pp.
- Steig, E., Schneider, D., Rutherford, S., Mann, M., Comiso, J. y Schindell, D. 2009. Warming of the Antarctic ice-sheet surface since the 1957 International Geophysical Year. *Nature* 457: 459-462.
- Stoecker, D. y Capuzzo, J. 1990. Predation on protozoa: its importance to zooplankton. *Journal of Plankton Research*, 12: 891-908.
- Stoecker, D., Thessen, A. y Gustafson, D. 2008. “Windows of opportunity” for dinoflagellate blooms: Reduced microzooplankton net growth coupled to eutrophication. *Harmful Algae*, 8: 158-166.
- Stowasser, G., Atkinson, A., McGill, R., Phillips, R., Collins, M. y Pond, D. 2012. Food web dynamics in the Scotia Sea in summer: a stable isotope study. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 59: 208-221.
- Strickland, J.D.H. y Parsons, T.R. 1972. A practical handbook of sea-water analysis, 2nd ed. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 167: 311pp.
- Strom, S., Macri, E. y Olson, M. 2007. Microzooplankton grazing in the coastal Gulf of Alaska: Variations in top-down control of phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 52(4): 1480-1494.
- Styszyńska y Zblewski, 2002. The course of oceanicity index in the South Shetlands on the basis of verified data of the “synthetic” Deception–Bellingshausen (1947–2000) series. *Problemy Klimatologii Polarnej*, 12: 21-32.
- Styszyńska, 2004. The origin of coreless winters in the South Shetlands area (Antarctica). *Polish Polar Research* 25: 45-66.
- Suprenand, P.M. 2013. Investigations for utilizing pteropods as bioindicators of environmental change along the western Antarctic Peninsula. PhD. Thesis. 154 pp.
- Sushin, V.A., Samyshev, E.Z. y Gaydamak, A.I. 1986. The significance of infusoria in Antarctic plankton communities. *Oceanology*, 26: 740-744.
- Swadling, K.M., Gibson, J.A.E., Ritz, D.A., Nichols, P.D. y Hughes, D.E. 1997. Grazing of phytoplankton by copepods in eastern Antarctic coastal waters. *Marine Biology*, 128(1): 39-48.
- Takahashi, K.T., Hosie, G.W., Kitchener, J.A., McLeod, D.J., Odate, T. y Fukuchi, M. 2010. Comparison of zooplankton distribution patterns between four seasons in the Indian Ocean sector of the Southern Ocean. *Polar Science*, 4(2): 317-331.
- Tanimura, A., Fukuchi, M. y Hoshiai, T. 1986. Seasonal change in the abundance of zooplankton and species composition of copepods in the ice-covered sea near Syowa Station, Antarctica. *Memoirs of National Institute of Polar Research. Special issue*, 40: 212-220.
- Tatián, M., Sahade, R., Mercuri, G., Fuentes, V., Antacli, J., Stellfeldt, A. y Esnal, G. 2008. Feeding ecology of benthic filter-feeders at Potter Cove, an Antarctic coastal ecosystem. *Polar Biology* 31(4): 509-517.
- Ter Braak C.J.F. y Prentice I.C. 1988. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research*, 18: 271–317.
- Ter Braak C. y Smilauer P. 2002. Reference manual and user’s guide to CANOCO for Windows. Software for canonical community ordination, version 4.5. Centre for Biometry, Wageningen, Netherlands.
- Thackeray, S., Sparks, T., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P., Bell, J., Botham, M., Brereton, T., Bright, P., Carvalho, L., Clutton-Brock, T., Dawson, A., Edwards, M., Elliott, J., Harrington, R., Johns, D., Jones, I., Jones, J., Leech, D., Roy, D., Scott, W., Smith, M., Smithers, R.,

- Winfield, I. y Wanless, S. 2010. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biol.* 16: 3304-3313.
- Thatje, S. y Fuentes, V. 2003. First record of anomuran and brachyuran larvae (Crustacea: Decapoda) from Antarctic waters. *Polar Biology*, 27:195-201.
- Thisle, D. y Sedlacek, L. 2004. Emergent and non-emergent species of harpacticoid copepods can be recognized morphologically. *Marine Ecology Progress Series*, 266: 195- 200.
- Thomas, E.R., Dennis, P.F., Bracegirdle, T.J. y Franzke, C. 2009. Ice core evidence for significant 100-year regional warming on the Antarctic Peninsula. *Geophysical Research Letters*, 36(20).
- Thompson, G.A. 2004. Tintinnid diversity trends in the southwestern Atlantic Ocean (29 to 60°S). *Aquatic microbial ecology*, 35(1): 93-103.
- Thompson, G.A., Alder, V.A. y Boltovskoy, D. 2001. Tintinnids (Ciliophora) and other net microzooplankton (>30 µm) in Southwestern Atlantic shelf break waters. *PSZN I: Mar Ecol* 22(4): 343-355.
- Thompson, G., Dinofrio, E.O., Alder, V.A., Takahashi, K.T. y Hosie, G.W. 2012. Copepod distribution in surface waters of the Drake Passage using Continuous Plankton Recorder and a Pump-Net onboard system. *Brazilian Journal of Oceanography*, 60(3): 367-380.
- Thompson D.W.J. y Wallace J.M. 2000. Annular modes in the extratropical circulation. Part I: Month-to-month variability. *Journal of Climate*, 13: 1000-1016.
- Tikhonenkov, D. 2014. Species diversity and changes of communities of heterotrophic flagellates (protista) in response to glacial melt in King George Island, the South Shetland Islands. *Antarctica, Antarctic Science*, 26: 133-144.
- Timmermans, K., van Leeuwe, M., de Jong, J., McKay, R., Nolting, R., Witte, H., van Ooyen, J., Swagerman, M., Kloosterhuis, H. y de Baar, H. 1998. Iron limitation in the Pacific region of the Southern Ocean: evidence from enrichment bioassays. *Marine Ecology Progress Series* 166: 27-41.
- Tirok, K. y Gaedke, U. 2007. Regulation of planktonic ciliate dynamics and functional composition during spring in Lake Constance. *Aquat. Microb. Ecol.* 49:87-100.
- Tokarczyk, R. 1987. Classification of water masses in Bransfield Strait and southern part of the Drake Passage using a statistical multidimensional analysis. *Polish Polar Research*, 8: 333-366.
- Torre, L., Servetto, N., Eöry, M., Momo, F., Tatián, M., Abele, D. y Sahade, R. 2012. Respiratory responses of three Antarctic ascidians and a sea pen to increased sediment concentrations. *Polar Biology*, 1-6.
- Tsuda, A., Shigenobu, T., Saito, H. et al. 2007. Evidence for the Grazing Hypothesis: grazing reduces phytoplankton responses of the HNLC ecosystem to iron enrichment in the Western Subarctic Pacific (SEEDS II). *J. Oceanogr.* 63: 983-994.
- Turner, J., Colwell, S., Marshall, G., Lachlan-Cope, T., Carleton, A., Jones, P., Lagun, V., Reid, P. y Iagovkina, S. 2005. Antarctic climate change during the last 50 years. *International Journal of Climatology*, 25: 279-294.
- Turner, J., Bindschadler, R., Convey, P., di Prisco, G., Fahrbach, E., Gutt, J., Hodgson, D., Mayewski, P. y Summerhayes, C. 2009. *Antarctic Climate Change and the Environment*. Turner et al. (Eds.). Cambridge, Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, 526 pp.
- Turner, J. y Tester, P. 1992. Zooplankton feeding ecology: bacterivory by metazoan microzooplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 160(2): 149-167.
- Tynan, C., Ainley, D. y Stirling, I. 2009. Sea ice: A critical habitat for polar marine mammals and birds. En: Thomas y Dieckmann (Eds.). *Sea Ice*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Umami, S., Monti, M. y Nuccio, C. 1998. Microzooplankton biomass distribution in Terra Nova Bay, Ross Sea (Antarctica). *J.Mar.Syst.* 17: 289-303.

- Uye, S. 1982. Length–weight relationship of important zooplankton from the inland sea of Japan. *Journal of the Oceanographic Society of Japan*, 38: 149-158.
- van den Broeke 2000. The Semi–Annual Oscillation and Antarctic climate. Part 4 A note on sea ice cover in the Amundsen and Bellingshausen seas. *International Journal of Climatology* 20(4): 455-462.
- Vargas, C. y González, H. 2004. Plankton community structure and carbon cycling in a coastal upwelling system. En: Bacteria, microprotozoans and phytoplankton in the diet of copepods and appendicularians. *Aquatic Microbial Ecology*, 34(2): 151-164.
- Vaughan, D.G. 2006. Recent trends in melting conditions on the Antarctic Peninsula and their implications for ice-sheet mass balance and sea level. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 38(1):147-152.
- Vaughan, D., Marshall, G., Connolley, W., Parkinson, C., Mulvaney, R., Hodgson, D., King, J., Pudsey, C. y Turner, J. 2003. Recent rapid regional climate warming on the Antarctic Peninsula. *Clim. Chang.* 60(3): 243-274.
- Venables, H., Clarke, A. y Meredith, M. 2013. Wintertime controls on summer stratification and productivity at the western Antarctic Peninsula. *Limnology and Oceanography*, 58(3): 1035-1047.
- Verity, P. y Langdon, C. 1984 Relationships between lorica volume, carbon, nitrogen, and ATP content of tintinnids in Narragansett Bay. *Journal of Plankton Research*, 6: 859–868.
- Verity, P. y Villareal, T. 1986. The relative food value of diatoms, dinoflagellates, flagellates and cyanobacteria for tintinnid ciliates. *Arch. Protistenkd*, 131: 71-84.
- Vernet, M., Martinson, D., Iannuzzi, R., Stammerjohn, S., Kozłowski, W., Sines, K., Smith, R. y Garibotti, I. 2008. Primary production within the sea-ice zone west of the Antarctic Peninsula: I – Sea ice, summer mixed layer, and irradiance. *Deep-Sea Res. II.* 55: 2068–2085.
- Von Bröckel, K. 1981. The importance of nanoplankton within the pelagic Antarctic ecosystem. *Kieler Meeresforschungen*, 5: 61-67.
- Voronina, N., Vladimirkaya, E. y Zmiyevskaya, M. 1978. Seasonal variations in the age composition and vertical distribution of common zooplankton species in the southern ocean. *Oceanology*, 18: 335-339.
- Voronina, N., Kosobokova, K. y Pakhomov, E. 1994. Composition and biomass of summer metazoan plankton in the 0–200m layer of the Atlantic sector of the Antarctic. *Polar Biology*, 14: 91–95.
- Walkusz, W., Kwasniewski, S., Dmoch, K., Hop, H., Zmijewska, M., Bielecka, L. Falk-Petersen, S. y Sicinski, J. 2004. Characteristics of the Arctic and Antarctic mesozooplankton in the neritic zone during summer. *Polish Polar Research*, 25(3-5): 275-291.
- Ward, 1989. The distribution of the zooplankton in an Antarctic fjord at South Georgia during summer and winter. *Antarctic Science*, 2: 141-150.
- Ward, P., Shreeve, R., Whitehouse, M., Korb, B. et al. 2005. Phyto- and zooplankton community structure and production around South Georgia (Southern Ocean) during summer 2001/02. *Deep-Sea Res. I.* 52: 421-441.
- Wasik, A. 1998. Antarctic tintinnids: their ecology, morphology, ultrastructure and polymorphism. *Acta Protozool.* 37: 5-15.
- Wasik, A. y Mikołajczyk, E. 1990. Tintinnids near pack-ice between South Shetland and the South Orkney islands (26 Dec. 1988-18 Jan. 1989). *Acta protozoologica*, 29(3): 229-244.
- Wasik, A. y Mikołajczyk, E. 1994. Annual cycle of tintinnids in Admiralty Bay with an emphasis on seasonal variability in *Cymatocylis affinis/convallaria* lorica morphology. *J. Plankton Res.* 16(1): 1-8.
- Weatherly, J., Wash, J. y Zwally, H. 1991. Antarctic sea ice variations and seasonal air temperature relationships. *Journal of Geophysical Research* 96 (C8): 15119–15130.

- Weber, L. y El-Sayed, S. 1987. Contributions of the net, nano-and picoplankton to the phytoplankton standing crop and primary productivity in the Southern Ocean. *J. Plankton Res.* 9(5): 973-994.
- Werner, I. 1997. Grazing of Arctic under-ice amphipods on sea-ice algae. *Marine Ecology Progress Series*, 160: 93-99.
- White, W., Chen, S. y Peterson, R. 1998: The Antarctic circumpolar wave: A beta effect in ocean-atmosphere coupling over the Southern Ocean. *J. Phys. Oceanogr.* 28: 2345–2361.
- Whitehouse, M., Meredith, M., Rothery, P., Atkinson, A., Ward, P. y Korb, R. 2008. Rapid warming of the ocean around South Georgia, Southern Ocean during the 20th Century: forcings, characteristics and implications for lower trophic levels. *Deep-Sea Research I.* 55: 1218-1228.
- Wickham, S. y Berninger, U. 2007. Krill larvae, copepods and the microbial food web: interactions during the Antarctic fall. *Aquatic Microbial Ecology*, 46(1): 1-13.
- Wickham, S., Steinmair, U. y Kamennaya, N. 2011. Ciliate distributions and forcing factors in the Amundsen and Bellingshausen Seas (Antarctic). *Aquatic Microbial Ecology*, 62: 215–230.
- Winder, M. y Schindler, D. 2004 Climatic effects on the phenology of lake processes. *Global Change Biol.* 10: 1844-1856.
- Witek, Z., Kittel, W., Czykjeta, H., Żmijewska, M. y Presler, E. 1985. Macrozooplankton in the southern Drake Passage and in the Bransfield Strait during BIOMASS-SIBEX (December 1983 - January 1984). *Pol. Polar Res.* 6: 95-115.
- Wolfender, R. 1908. Crustacea. VIII Copepoda. National Antarctic Expedition 1901- 1904. *Natural History*, vol. IV, Zoology, Londres. 46 pp.
- Wood, A. 1985. Adaptation of photosynthetic apparatus of marine ultraphytoplankton to natural light fields. *Nature*, 253-255.
- Zamora-Terol, S., Nielsen, T. y Saiz, E. 2013. Plankton community structure and role of *Oithona similis* on the western coast of Greenland during the winter-spring transition. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 483: 85-102.
- Zhang, J. 2014. Modeling the impact of wind intensification on Antarctic sea ice volume. *Journal of Climate*, 27(1): 202-214.
- Zhou, M., Niiler, P. y Hu, J. 2002. Surface currents in the Bransfield and Gerlache Straits, Antarctica. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 49(2): 267-280.
- Zmijewska, M. 1987. Horizontal and vertical distribution of Copepoda in the southern part of the Drake Passage and in the Bransfield Strait (BIOMASS-SIBEX 1983/1984). *Polish Polar Research*, 8: 381–390.
- Zmijewska, M. y Yen, J. 1993. Seasonal and diel changes in the abundance and vertical distribution of the Antarctic copepod species *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus*, *Rhincalanus gigas*, *Metridia gerlachei* and *Euchaeta antarctica* (Calanoida) in Croker Passage (Antarctic Peninsula). *Oceanologia*, 35: 101–127.
- Zwally, H., Comiso, J., Parkinson, C., Campbell, W., Carsey, F. y Goersen, P. 1983. Antarctic Sea Ice, 1973-1976 satellite passive-microwave observations. *NASA Special Publication* 459pp.
- Zwally, H., Comiso, J., Parkinson, C., Cavalieri, D. y Gloersen, P. 2002. Variability of Antarctic sea ice 1979–1998. *Journal of Geophysical Research: Oceans* (1978–2012). 107(C5): 9-1.