



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental

Ecología del mesozooplankton (Appendicularia y Copepoda) en aguas costeras Norpatagónicas (42°- 46°S): ciclo anual y relaciones tróficas

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área: Ciencias Biológicas

Mariela Lorena Spinelli

Directores de tesis: Dra. Fabiana Capitanio

Dr. Rodrigo Gonçalves

Consejero de Estudios: Dra. Graciela Esnal

Lugar de trabajo: DBBE, IBBEA, CONICET-UBA

Buenos Aires, 2013

Ecología del mesozooplancton (Appendicularia y Copepoda) en aguas costeras norpatagónicas (42°- 46°S): ciclo anual y relaciones tróficas

Se estudió la estructura trófica del mesozooplancton con énfasis en Appendicularia y Copepoda en la región norpatagónica, poniendo atención en su variación espacial y estacional. Adicionalmente, se realizaron estudios con especies dominantes en esta zona para evaluar cómo factores ambientales pueden afectar las relaciones tróficas en este ecosistema. Para ello, se analizó experimentalmente el efecto subletal de la radiación ultravioleta en las tasas de alimentación de copépodos. En todo el ciclo estacional dominaron los copépodos y la fracción nanoplanctónica de fitoplancton. En verano se destacó una menor diversidad de especies, entre las que dominó *Euterpina acutifrons*. Asimismo, se observó que la RUV inhibe la alimentación de dicha especie y que en sus estadios larvales son capaces de realizar foto-reparación. En cuanto a la variación espacial, en el sistema frontal de Península Valdés dominaron las menores tallas del mesozooplancton (< 500 μm) (copépodos calanoideos, ciclopoideos, nauplii y apendicularias) y las larvas de *Engraulis anchoita* en la zona homogénea. La distribución de la Chl-*a* y la estratificación térmica de la columna de agua fueron los principales factores que influyeron en las diferencias observadas en la distribución y composición del mesozooplancton. La apendicularia *Oikopleura dioica*, presentó una distribución vertical similar de día y de noche en la zona homogénea, en cambio en la zona de transición se encontraron las mayores tallas e individuos maduros por encima de la termoclina durante la noche. Este trabajo brinda nueva información sobre la comunidad mesozooplanctónica que sostiene especies ícticas de alto valor comercial en la zona de estudio. En este sentido, los datos aportados por esta tesis sobre el efecto de la RUV en la alimentación de una especie dominante, plantea un punto de partida para nuestro entendimiento de cómo los factores asociados al cambio global pueden modificar las relaciones tróficas.

Palabras claves: sistema frontal, Península Valdés, relaciones tróficas, copépodos, apendicularias, radiación ultravioleta, ciclo estacional.

Mesozooplankton (Appendicularia and Copepoda) ecology in coastal waters of North Patagonia (42° - 46° S): annual cycle and trophic relationships.

The present thesis report studies on the trophic structure of mesozooplankton focusing on Appendicularia and Copepoda in the North Atlantic Patagonian region, with special attention to its spatial and seasonal variations. Furthermore, it studies the dominant species in this area to evaluate how environmental factors can affect trophic relationships in this ecosystem. To do so, the sublethal effect of ultraviolet radiation on feeding rates of copepods, were experimentally examined. Both copepods and the nanoplanktonic fraction of phytoplankton dominated during the whole seasonal cycle. Lower diversity of species was found during summer, being *Euterpina acutifrons* the dominant one. It was also observed that the UV radiation inhibits the feeding of this species and that they are able to photo-repair in their larval stages. As for the spatial variation in the frontal system of Peninsula Valdés, small sizes (< 500 µm) such as mesozooplankton (calanoids, cyclopoids, nauplii and appendicularians) and *Engraulis anchoita* dominated in the homogeneous area. The distributions of Chl-*a* and the thermal stratification of the water column were the main factors influencing the observed differences in the distribution and composition of mesozooplankton. The appendicularian *Oikopleura dioica* showed a similar vertical distribution both during day and night in the homogeneous area, whereas in the transition area larger sizes and more mature individuals were found above the thermocline at night. This work provides new information about the mesozooplankton community that supports fish species of high commercial value. In this sense, the data provided by this thesis concerning the UVR effect on the feeding of a dominant species represents a starting point for our understanding of how the factors associated with global change can alter the trophic relationships in this region.

Keywords: frontal system; Peninsula Valdés, trophic relationship, copepods, appendicularians, ultraviolet radiation, seasonal cycle.

Esta Tesis fue realizada con las siguientes fuentes de financiación:

Becas Internas de Postgrado del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) otorgadas a Mariela Spinelli

Proyectos UBA y CONICET a cargo de Fabiana Capitanio

A mi familia

Índice general

CAPÍTULO I: Introducción general	1
¿QUÉ ES EL ZOOPLANCTON?	2
ROL ECOLÓGICO DE LAS APENDICULARIAS Y LOS COPÉPODOS	5
Zooplankton y cambio climático: su relación con la radiación ultravioleta.	11
Relación del zooplankton con el ictioplankton	14
ÁREA DE ESTUDIO	15
OBJETIVO GENERAL DE LA TESIS	18
ESTRUCTURA DE LA TESIS	19
CAPÍTULO II: Distribución espacial de apendicularias y copépodos en relación con la distribución de <i>Engraulis anchoita</i> en el sistema frontal de Península Valdés (42-45°S)	20
INTRODUCCIÓN	21
MATERIALES Y MÉTODOS	25
RESULTADOS	29
DISCUSIÓN	41
CAPÍTULO III: Distribución vertical de <i>Oikopleura dioica</i> en el frente de Península Valdés (42°- 45° S)	48
INTRODUCCIÓN	49
MATERIALES Y MÉTODOS	54
RESULTADOS	58
DISCUSIÓN	67
CAPÍTULO IV: Ciclo estacional del mesozooplankton en una estación costera norpatagónica (45°19'S; 65°03'O), Chubut	73
INTRODUCCIÓN	74

MATERIALES Y MÉTODOS	78
RESULTADOS	83
DISCUSIÓN	102
CAPÍTULO V: Efecto de la radiación ultravioleta en la alimentación del copépodo <i>Euterpina acutifrons</i> en la estación costera norpatagónica (45°19'S; 65°03'O), Chubut.....	105
INTRODUCCIÓN	106
MATERIALES Y MÉTODOS	110
RESULTADOS	123
DISCUSIÓN	132
CAPÍTULO VI: Conclusiones generales y perspectivas	135
BIBLIOGRAFÍA	141
PUBLICACIÓN DERIVADA DE LA TESIS	166

CAPÍTULO I: Introducción general

¿QUÉ ES EL ZOOPLANCTON?

La definición más amplia y completa, describe al zooplancton como aquellos animales que viven en toda la columna de agua, con una capacidad natatoria débil la cual genera que su distribución espacial esté fuertemente afectada por las corrientes marinas (Mackas & Beaugrand, 2010). La clasificación del zooplancton por tamaños fue sugerida por Sieburth et al., (1978) y es ampliamente utilizada en la actualidad. Ésta incluye las siguientes categorías: nanozooplancton (2 – 20 μm); microzooplancton (20 – 200 μm); mesozooplancton (0,2 – 20 mm); macrozooplancton (2 – 20 cm) y megazooplancton (20 cm – 2 m). Parte del mesozooplancton consiste en copépodos, apendicularias, quetognatos, pequeñas hidromedusas e incluso estadios larvales de crustáceos y otras larvas del meroplancton (Lenz, 2000). Los organismos del plancton cuyo ciclo de vida completo transcurre en la columna de agua se denominan holoplanctónicos. En esta tesis se puso especial énfasis en dos grupos holoplanctónicos dominantes: copépodos y apendicularias.

Los **copépodos**, constituyen el grupo más abundante del mesozooplancton en los océanos, representando cerca del 80% de la biomasa (Verity & Smetack, 1996; Kiørboe, 1997; Mauchline, 1998; Lenz, 2000). Pertenecen al phylum Artropoda y constituyen una subclase dentro de los crustáceos inferiores. Tienen un amplio rango de distribución que va desde la superficie hasta profundidades abisales y forman parte de todas las zonas biogeográficas del océano (Bradford-Grieve et al., 1999).

Se han descrito hasta el momento, 10 órdenes (Mauchline, 1998): Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida, Platycopoida, Misophiroida, Monstrilloida, Mormonilloida, Gelyelloida, Siphonostomatoida y Poecilostomatoida, con más de 500 especies, siendo los tres primeros órdenes los más abundantes (Bradford-Grieve

et al., 1999). El cuerpo de los copépodos se divide en una región anterior, el prosoma y en una región posterior, el urosoma. La parte anterior del prosoma se denomina cefalosoma, y está formado por 5 somitos que llevan las anténulas, antenas, mandíbula, maxilas y maxilipedios. La parte posterior del prosoma, se divide también en 5 somitos y cada uno lleva un par de patas nadadoras. La mayoría de las especies de copépodos son de vida libre, poseen 12 estadios de desarrollo: 6 naupliares, 5 copepoditos y el adulto (Fig.1.1) (Bradford-Grieve et al., 1999). El encuentro entre machos y hembras ocurre por la detección de ciertas señales hidromecánicas o por feromonas liberadas por las hembras; durante el apareamiento el macho transfiere uno o más espermátóforos al somito genital de la hembra (Kiørboe, 2011).

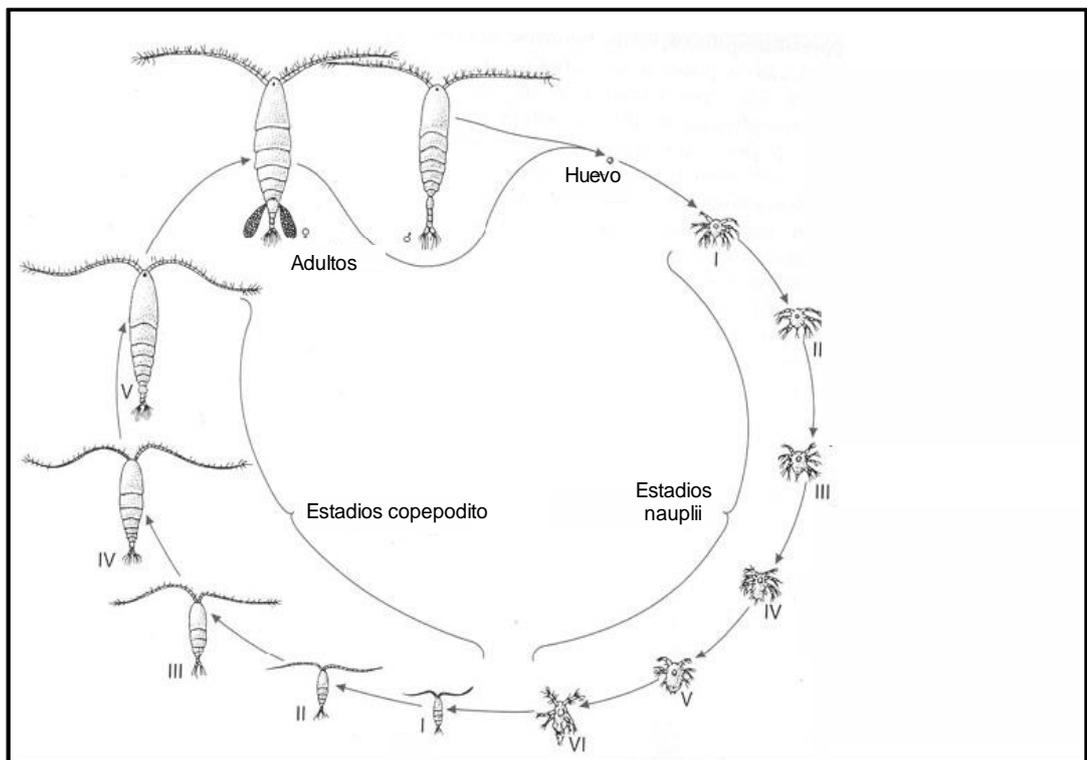


Figura. 1.1. Ciclo de vida generalizado de un copépodo planctónico. NI-NVI: estadios nauplii; CI-CV: estadios copepodito. (Adaptado de Nybakken, 1997).

Otro de los grandes grupos estudiados en esta tesis son las **apendicularias**, que pertenecen al phylum Chordata y constituyen una clase dentro del subphylum Urochordata con 70 especies. Presentan una amplia distribución, encontrándose en todos los mares del mundo. Su cuerpo se lo divide en dos partes: tronco y cola, el primero excepcionalmente sobrepasa los 5 mm y la longitud de la cola es considerablemente mayor que la del tronco; en ella se encuentra la notocorda (característica común en los cordados). En la familia *Oikopleuridae*, la más estudiada, los individuos poseen un tronco compacto generalmente ovoide con una cola larga y estrecha. Las especies de esta familia suelen encontrarse en áreas costeras hasta 100 m de profundidad. Son más abundantes en plataforma y pueden alcanzar densidades elevadas en muy poco tiempo debido a su elevada tasa de reproducción (Esnal, 1999; López-Urrutia et al., 2003 a, b; Touratier et al., 2003). El ciclo de vida de las apendicularias es un ciclo sencillo, sin estadios larvales. Son hermafroditas protándricas, a excepción de *Oikopleura dioica* (Fig. 1.2). Los espermatozoides son liberados al exterior por un espermiducto, mientras los oocitos continúan su desarrollo; la evacuación de éstos ocurre por ruptura de la pared del cuerpo, lo que determina la muerte del animal. Las gametas son liberadas al mar, donde ocurre la fertilización, el embrión se desarrolla con rapidez entre 3 y 12 horas. El evento más importante durante el desarrollo del animal es la torsión de la cola hacia una posición perpendicular al tronco (Esnal et al., 1985; Gorsky & Palazzoli 1989; Hopcroft & Roff, 1995).



Figura. 1.2. Ciclo de vida generalizado de la apendicularia *Oikopleura dioica* (Adaptado de Ganot et al., 2006 y Lombard, 2006).

ROL ECOLÓGICO DE LAS APENDICULARIAS Y LOS COPÉPODOS

La energía suministrada por los productores primarios es transferida hacia niveles tróficos superiores a través de: 1) una red trófica “clásica”, sustentada por fitoplancton de tamaño $> 20 \mu\text{m}$ y 2) una red trófica “microbiana”, conformada por organismos de tamaño $< 20 \mu\text{m}$ (Azam et al., 1983), donde el carbono es transferido a bacterias en forma de materia orgánica disuelta. Apendicularias y copépodos ocupan un rol central en ambas redes marinas, ya que constituyen un nexo intermediario entre los productores y los predadores superiores (Fig. 1.3). Las apendicularias se alimentan mediante una estructura

compleja, llamada “casa”, que es secretada por las células epidérmicas que cubren la parte anterior del tronco (Fenaux, 1986). Estas casas presentan un sistema complejo de filtros que concentran las partículas suspendidas en la columna de agua. El agua ingresa por las aberturas incurrentes, las cuales están cubiertas de fibras que se entrecruzan formando una compleja malla, ahí se realiza la primera selección de partículas por tamaño. El flujo de agua en el interior de la casa es impulsado por los movimientos de la cola. En el filtro, son retenidos los microorganismos que son llevados hacia la boca por la acción de las cilias de los espiráculos. Las partículas de alimento son retenidas por el mucus (producido por el endostilo) y movilizadas hacia el estómago (Fig. 1.4) (Fenaux, 1986; Flood & Deibel, 1998). Son capaces de filtrar eficientemente picoplancton ($< 2 \mu\text{m}$) y nanoplancton ($2 - 20 \mu\text{m}$), e incluso partículas coloidales menores a $0,2 \mu\text{m}$ (Flood et al., 1992; Hopcroft & Roff, 1998). Debido a esta habilidad, las apendicularias pueden ejercer una alta presión de pastoreo en el ambiente pelágico (Paffenhöffer, 1973, 1976; Alldredge, 1976, 1981, Esnal et al., 1999).

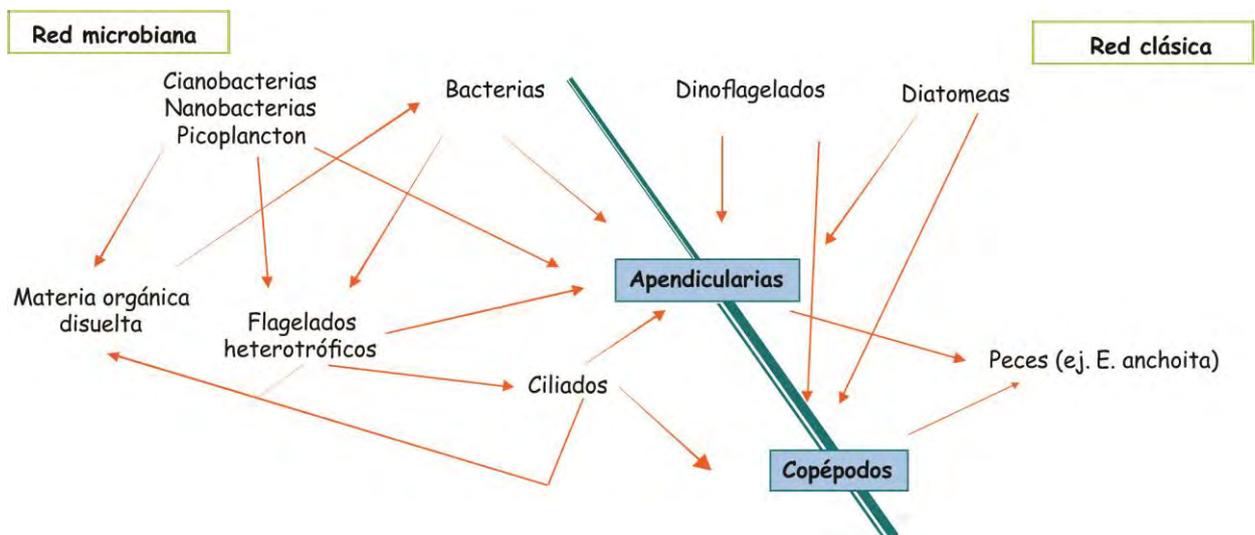


Figura 1.3. Representación esquemática de la red alimentaria pelágica que muestra la diferencia estructural entre la red microbiana y la red tradicional. (Adaptado de Cushing, 1989 y Gorsky & Fenaux, 1998).

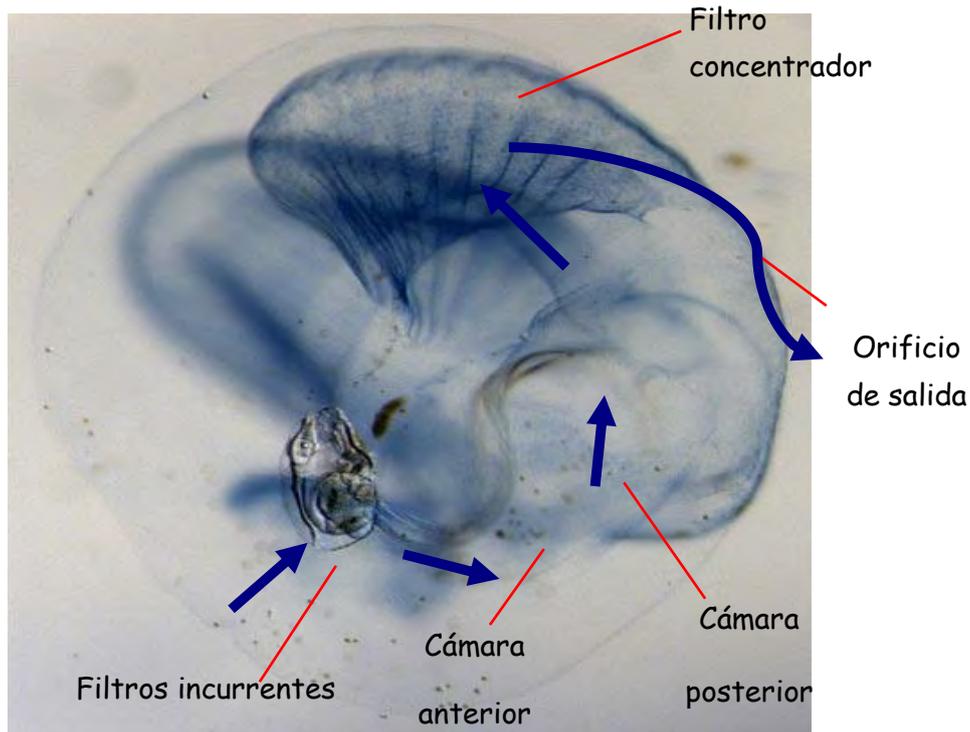


Figura 1.4. Apendicularia filtrando el alimento dentro de su casa. Las flechas azules muestran la circulación del agua dentro de la casa. Imagen tomada y adaptada de <http://www.cns.fr/spip/Oikopleurodioica-tunicate-model.html>.

En los copépodos existen distintas formas de alimentación (Fig. 1.5). Una de ellas es la alimentación por emboscada (*ambush feeding*), en donde los copépodos se mantienen relativamente inmóviles en la columna de agua y atacan cuando la presa ingresa en su campo perceptivo. En la otra forma de alimentación, los copépodos se alimentan generando corrientes, las cuales se producen mediante sus piezas bucales, y al detectar una presa, redirigen la corriente de alimentación para capturarla. Existe una tercera forma de adquirir el alimento, que es el crucero (*crusing*), en donde el organismo va nadando y atrapa a la presa que se le cruza; esta forma de obtener el alimento también la realizan las nauplii (Titelman & Kiørboe, 2003; Kiørboe, 2011).

Los copépodos son capaces de pastorear sobre un amplio espectro trófico y muestran dietas muy diversas, que varían con la ontogenia

(Kleppel, 1993). Son organismos que seleccionan el alimento que consumen, de acuerdo a diversos factores tales como el tamaño y la concentración (Frost, 1972; Berggreen et al., 1988), la palatabilidad, la toxicidad y la calidad nutricional de las presas (Huntley et al., 1986; Tiselius, 1989; Kleppel & Burkart, 1995; Kleppel & Hazzard, 2000). En términos generales, se alimentan de organismos que comprenden la fracción de tamaño 10-200 μm , ya sean autótrofos o heterótrofos. Los calanoideos, pueden ser herbívoros u omnívoros, vinculándose principalmente a la “trama clásica”. También se los relaciona con la trama trófica microbiana a través de la ingestión de protozoos (Vargas & González, 2004). Los copépodos ciclopoideos se alimentan en gran parte de partículas pequeñas de la trama trófica microbiana (Morales et al., 1991; Sabatini & Kiørboe, 1994; Wickham, 1995). Dentro de los harpacticooideos se ha observado que se alimentan de partículas de tamaños entre 2 y 20 μm asociados a la comunidad microbiana (Uye et al., 2002).

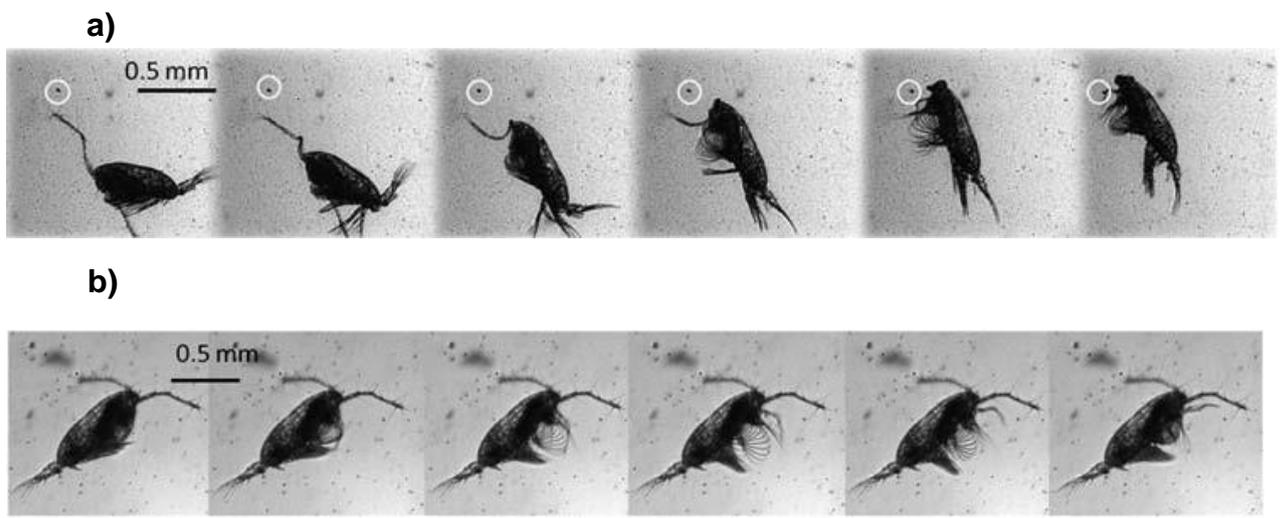


Figura 1.5. Principales formas de adquirir el alimento en copépodos. a) Alimentación por emboscada, el círculo muestra la posición de la presa (ciliado). Al detectar la presa el copépodo salta hacia adelante y luego lleva los apéndices hacia atrás, generándose un vacío y de esa forma succiona a la presa. b) alimentación por corrientes de filtración. La corriente se genera por vibraciones de todos los apéndices. Ambas imágenes corresponden a videos de alta velocidad congeladas. Tomadas

de Kjørboe, (2011) disponibles en: <http://plankt.oxfordjournals.org/content/33/5/677/suppl/DC1>.

Las apendicularias junto con los copépodos son los productores secundarios más importantes en muchos ecosistemas costeros (Hopcroft & Roff, 1998; Sato et al., 2008). Asimismo pueden controlar las poblaciones de fitoplancton, regenerar nutrientes y ejercer una significativa influencia en los ciclos biogeoquímicos de carbono, nitrógeno y otros elementos críticos (Svensen & Nejstgaard, 2003; Gorsky et al., 2005; Hernández-León, 2009).

Además de su enorme influencia en la estructuración y funcionamiento de las comunidades pelágicas, el pastoreo por parte del mesozooplancton determina el flujo vertical de partículas en el océano. Una parte de las partículas que las apendicularias remueven de la columna de agua filtrando con sus casas, no es ingerida y permanece asociada a esa red mucosa (Gorsky et al., 1984; Bedo et al., 1993). Estas casas, una vez desechadas, se hunden a través de la columna de agua y pueden ser un componente importante de la nieve marina en la cual se desarrolla una rica comunidad microbiana (Hansen et al., 1996; Alldredge, 2005; Robison et al., 2005; Lombard & Kjørboe, 2010). Asimismo estas casas son alimento disponible para larvas de invertebrados y peces (Purcell et al., 2005; Koski et al., 2007; Lombard et al., 2013). También la sedimentación de los pellets fecales tanto de las apendicularias como de los copépodos, no sólo provee de alimento a otros organismos sino que además contribuye al secuestro de CO₂ (Lenz, 2000).

Las condiciones del ambiente como la temperatura, salinidad, radiación, y estratificación de la columna de agua determinan la distribución de los organismos del mesozooplancton (Boltovskoy et al., 1999; Landry & Calbet, 2004). La disponibilidad de alimento en el

ambiente es otro factor determinante en la distribución de las comunidades mesozooplancónicas (Leising & Franks, 2000), ya que condiciona la magnitud de sus funciones vitales, tales como la alimentación y reproducción, y por ende la dinámica de sus poblaciones. El mesozooplankton presenta ciertas estrategias adaptativas tales como realizar migración vertical y de esta forma tener la habilidad para permanecer en las capas “más favorables” (Irigoien et al., 2011). El ambiente físico afecta la composición y estructura de la comunidad mesozooplancónica, modulando la dinámica del ecosistema (Landry & Calbet, 2004). Particularmente las áreas costeras son sistemas altamente variables, los cambios en los patrones de circulación de las aguas, y las fluctuaciones en las descargas continentales, inducen a una alta variabilidad temporal en escalas que varían desde horas a estaciones del año. Dicha variabilidad puede verse reflejada en la dinámica poblacional del mesozooplankton (Walsh, 1988; Calbet et al., 2001; Varpe, 2012).

Las alteraciones en la biomasa mesozooplancónica y en la estructura de la comunidad, influenciada por la variabilidad climática, se han considerado como un aspecto crítico para predecir las respuestas de los ecosistemas marinos a una escala global (Hays et al., 2005). Existen dos formas de regulación de la biomasa en un ecosistema, el control “top-down” y el control “bottom-up”.

En el control “top-down”, la biomasa está regulada por los niveles superiores de la cadena trófica. Estos por predación ejercen un control sobre sus presas, influyendo hacia niveles inferiores de la cadena trófica hasta llegar a los productores primarios. La regulación tipo “bottom-up” es en sentido inverso, es decir existe un control “ascendente”, mediante el cual la biomasa de un nivel está directamente determinada por el nivel inmediato inferior (Achá & Fontúrbel, 2003).

Zooplankton y cambio climático: su relación con la radiación ultravioleta.

Desde hace ya varias décadas existe gran preocupación acerca de los efectos del cambio global sobre la biota. De acuerdo a la definición del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC, 2007) el término cambio climático “denota un cambio en el estado del clima identificable a raíz de un cambio en el valor medio y/o en la variabilidad de sus propiedades, que persiste durante un período prolongado, generalmente cifrado en decenios o en períodos más largos. Denota todo cambio del clima a lo largo del tiempo, tanto si es debido a la variabilidad natural como si es consecuencia de la actividad humana”.

Los efectos causados por el cambio climático se han comenzado a estudiar en los últimos años, entre ellos, la alteración del régimen de precipitaciones, el aumento de la temperatura, concentración de CO₂ atmosférico y de la radiación ultravioleta (Chen et al., 2003). Desde los años ‘80, se ha detectado una reducción en los niveles de ozono estratosférico como producto de las actividades antrópicas, lo cual causa un incremento en la radiación ultravioleta (RUV) (Blumthaler & Webb, 2003). Si bien el fenómeno comúnmente denominado “agujero de ozono” está centrado en Antártida, se han detectado disminuciones significativas de este gas en regiones templadas, tales como la Patagonia (Helbling et al., 2005). Es de destacar que si bien existe una leve recuperación de la capa de ozono, se estima que los niveles aumentados de la RUV continuarán por varias décadas (McKenzie et al., 2011).

Sólo una fracción de la radiación solar llega a la tierra dado que es filtrada por diversos componentes atmosféricos. La energía proveniente del sol comprende un amplio rango de longitudes de onda (λ). La radiación ultravioleta (RUV) se clasifica según su longitud de onda en:

- 1) Radiación ultravioleta B (UVB): 280-320 nm;
- 2) Radiación ultravioleta A (UVA): 320-400 nm;
- 3) Radiación fotosintética activa (PAR): 400-700 nm.

La radiación PAR (luz visible) es la responsable de la fotosíntesis de las plantas, la UVA incide sobre tejidos y puede inducir a la formación de radicales libres de oxígeno, los cuales a su vez pueden provocar reacciones químicas perjudiciales para el funcionamiento celular. La UVB, tiene la capacidad de interactuar con proteínas y moléculas de ADN, pudiendo generar efectos mutagénicos.

Luego de varias décadas de investigación se sabe que la RUV es un factor importante en ecosistemas acuáticos, incluso en sus valores normales (independientemente de la concentración de ozono estratosférico). De hecho, hay otros factores que pueden ser más importantes para definir la intensidad de RUV, tales como la nubosidad, la atenuación en el agua, etc. La columna de agua actúa como un filtro óptico, atenuando diferencialmente la radiación. Esta atenuación está determinada por las características ópticas del agua y por los materiales disueltos en la misma. Las aguas más transparentes (ej. regiones oceánicas oligotróficas) permiten una mayor penetración de radiación ultravioleta, en cambio en las aguas con mucha materia orgánica o sólidos en suspensión, la radiación penetra sólo unos pocos metros en la columna de agua (Hargreaves, 2003).

La mayor parte de los trabajos relacionados con los efectos de la RUV en organismos acuáticos están enfocados en el fitoplancton, debido a su papel principal en la red trófica. En estos estudios se han enfatizado aspectos tales como los cambios en la productividad primaria (Helbling et al., 1994; 2002) y la composición específica (Villafañe et al., 1995). En el zooplancton, la RUV puede ser un factor de estrés que afecta la supervivencia, o bien puede causar efectos subletales en el

comportamiento y la alimentación. Por ejemplo, en el copépodo marino *Calanus finmarchicus*, Alonzo Rodríguez et al. (2000) y Browman et al. (2003 a, b) observaron experimentalmente que la RUV causa efectos negativos en la eclosión de los huevos detectando también daños genéticos. En el cladóceros de agua dulce, *Daphnia spinulata* se observó que éste reduce su velocidad de natación al ser expuesto a RUV (Gonçalves et al., 2007). También *Daphnia pulex*, disminuye su tasa de crecimiento cuando se la alimenta con algas que fueron previamente expuestas a RUV (Scott et al., 1999), en coincidencia con lo observado experimentalmente por Hernández Moresino et al. (2011) en larvas de cangrejos. En lo que respecta al efecto de la RUV sobre la alimentación, Lacuna & Uye (2000; 2001) encontraron que la radiación artificial causa una menor tasa de ingestión en los copépodos *Sinocalanus tenellus*, de agua salobres, y en *Acartia omorii*.

Los efectos que causa la RUV generalmente son específicos de cada especie y están fuertemente influenciados por condiciones locales (e.g., penetración de la RUV). A pesar de que en muchos casos se han determinado efectos significativos, muchos organismos disponen de mecanismos para evitar o minimizar el daño producido por la RUV (Gonçalves et al., 2010). Una de esas estrategias en el fitoplancton es la acumulación de compuestos protectores tales como carotenoides, las ficobiliproteínas, los fenoles y los aminoácidos tipo micosporinas (“mycosporine-like amino acids” MAAs) (Helbling et al., 2002). Los MAAs son derivados imino-carbonil del cromóforo deciclohexenona de las micosporinas. Varias especies de krill y copépodos antárticos tienen mayor tolerancia a la RUV cuando se alimentan de fitoplancton rico en dichos compuestos (Newman et al., 2000; Rocco et al., 2002).

Relación del zooplancton con el ictioplancton

El crecimiento y supervivencia de peces pelágicos y sus larvas dependen principalmente de la producción mesozooplanctónica (Kiørboe, 1991). Históricamente se han propuesto hipótesis para explicar la relación entre el zooplancton e ictioplancton. Hjort (1914), sugirió que en los peces marinos, el éxito de una clase anual está determinado por la etapa de mayor mortalidad, que es la etapa de reabsorción del vitelo, dado que es el momento cuando las larvas planctónicas comienzan a alimentarse y son más vulnerables a la inanición. Este autor introdujo así el concepto de “período crítico”, durante el cual la falta de presas adecuadas, resultaría en una mortalidad masiva de larvas. Cushing (1974, 1975), tomó este concepto junto con el modelo de profundidad crítica de Gran & Braarvol (1935) y Sverdrup (1953), que explican el momento y duración del florecimiento primaveral de fitoplancton en aguas templadas, y como resultado postuló la conocida hipótesis de Acople/Desacople (*match/mismatch*). La misma propone que la variabilidad en la supervivencia larval está dada por el grado de coincidencia entre el período de desove (fijo en el tiempo) y la floración del fitoplancton (variable en el tiempo). Como el desove está adaptado a las condiciones ambientales, con respecto al momento en que se produce la floración de fitoplancton, si éste ocurriese más tarde, generaría una clase anual débil y entonces un reclutamiento pobre (Fortier et al., 1994).

Dentro de este contexto, el zooplancton actúa como enlace entre ambos niveles tróficos, dado su doble rol de consumidor del fitoplancton y presa de las larvas de peces. En este sentido, varios autores han destacado que los cambios en la composición y abundancia del mesozooplancton debido a variaciones ambientales relacionadas con el cambio climático, ejercen una significativa influencia sobre el reclutamiento de algunas especies de peces (Beaugrand et al., 2003).

ÁREA DE ESTUDIO

Los frentes son el producto del encuentro de masas de agua de diferentes propiedades, consideradas áreas donde los flujos residuales convergen en la zona transicional o frente dando como resultado una alta acumulación tanto de partículas como de organismos planctónicos en su superficie (LeFevre, 1986; Genin et al., 2005; Mann & Lazier, 2006). Los frentes son causados por diversos forzantes físicos tales como mareas, descargas continentales, corrientes convergentes, vientos, calentamiento solar, batimetría, entre otros. Existe una amplia variedad de ellos dependiendo de sus escalas espacio-temporales, principales forzantes y localización geográfica (Mann & Lazier, 2006), siendo posible su identificación a partir de discontinuidades en la temperatura u otras variables ambientales (LeFevre, 1986).

El Mar Argentino tiene alrededor de 5000 km de costa de los cuales alrededor de 3400 km corresponden a la Patagonia. Se caracteriza por presentar una gran diversidad de estructuras frontales entre las que pueden mencionarse los frentes permanentes del estuario del Río de la Plata, El Rincón, los Magallánicos y los de talud, y una serie de frentes de mareas estacionales como el frente de marea de Península Valdés (Acha et al., 2004).

En los frentes de marea, durante la época estival hay un ingreso neto de calor a las aguas superficiales, tendiendo a la estratificación de la columna de agua (Fig. 1.6). En las zonas más cercanas a la costa, si existe suficiente energía cinética aportada por la marea y/o el viento, la columna de agua queda mezclada verticalmente (zona homogénea); en cambio en la región más externa a la costa (zona estratificada), donde la profundidad es mayor, la marea no logra superar la tendencia a la estratificación (Mann & Lazier, 2006; Romero, 2008). Se genera una estratificación en dos capas, una superficial cálida y una capa profunda fría, ambas separadas por una termoclina. Por debajo de la termoclina,

las aguas más frías y profundas se encuentran verticalmente homogéneas a causa del efecto de la turbulencia por las mareas en el fondo (Mann & Lazier, 2006).

Los frentes de marea se caracterizan por presentar desplazamientos horizontales (hasta varios km) por efecto de las mareas. Durante las mareas de sicigia (mareas máximas) se desplazan hacia aguas más profundas y durante las de cuadratura (mareas mínimas) se mueven hacia aguas más costeras. Además existen movimientos más pequeños producto del ciclo diario de mareas. Estos dos tipos de movimientos hacen que estos frentes sean altamente dinámicos y los responsables del intercambio constante de nutrientes desde la zona homogénea costera hacia la estratificada más externa (Mann & Lazier, 2006).

El frente de marea de Península Valdés (42°- 45°S), es un frente térmico que se forma en primavera y se rompe en otoño. Se extiende en dirección NE-SW unos 400 km siguiendo la isobata de 75-80 m. Se distingue una zona costera mezclada de una zona externa estratificada. La formación de este frente es el producto de altos niveles de disipación de energía por el efecto de las mareas en conjunto con la topografía del fondo, el viento y la estratificación de la columna del agua (siendo estos dos últimos factores los más importantes en su formación). La estratificación es inducida por la radiación solar. Se forma una termoclina estacional que se ubica entre 10 y 30 m de profundidad la cual en otoño se rompe por disminución del calentamiento solar (Tonini, 2010).

En este frente se distinguen 3 zonas con características hidrográficas diferentes (ver Fig, 1.6):

- 1) una zona costera homogénea, verticalmente mezclada;
- 2) una zona de transición o de frente, que presenta el máximo gradiente horizontal de temperatura y una débil termoclina;

3) una zona externa con estratificación térmica caracterizada por la presencia de una fuerte termoclina.

Por encima de esta termoclina se encuentran las condiciones óptimas de luz y nutrientes. Encontrándose en las zonas de transición y estratificada una alta producción fitoplanctónica, se han registrado los picos máximos de clorofila *a*, en comparación con la zona homogénea (eg. Carreto et al., 1986; Glorioso, 1987; Carreto & Benavides, 1990; Romero et al., 2006; Bianchi et al., 2009), lo cual favorece el aumento de la abundancia zooplanctónica (eg. Santos & Ramírez, 1995; Viñas & Ramírez, 1996; Sabatini & Martos, 2002).

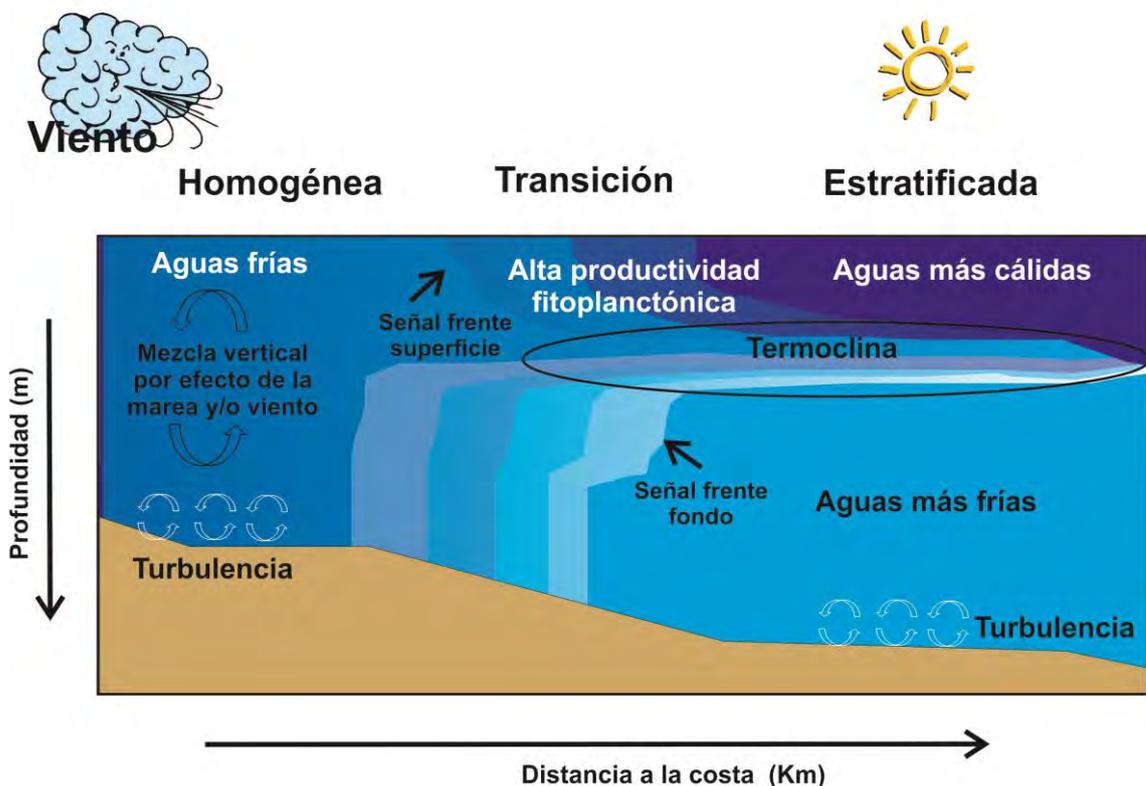


Figura 1.6. Esquema con las características generales de los frentes de marea. Se señalan las 3 zonas (homogénea, transición y estratificada). Las flechas negras indican la mezcla vertical de la columna de agua. Las flechas blancas indican el efecto de la turbulencia en el fondo.

Esta zona de estudio es un área altamente productiva de gran importancia comercial en la plataforma Argentina, dado que es un área de desove y cría de la anchoíta patagónica (*Engraulis anchoíta*) y la merluza común (*Merluccius hubbsi*) (Bakun & Parrish, 1991; Sánchez et al., 1996; Ehrlich et al., 2001; Pájaro et al., 2005; Macchi et al., 2007; 2010). La merluza desova entre los meses de diciembre y abril. Sus larvas avanzadas (20 - 35 mm) se distribuyen en las aguas costeras, mientras que los juveniles iniciales y secundarios se encuentran en aguas de mayor profundidad (Ehrlich et al., 2001). Asimismo, la población patagónica de anchoíta, que desova entre primavera y otoño, alcanza su máxima intensidad de desove frente a Península Valdés a partir de noviembre (Sánchez & Ciechomski, 1995). Dentro de la dieta de estos peces se encuentran frecuentemente diversos organismos del mesozooplankton en distintos estadios de su ciclo de vida, entre los que podemos mencionar copépodos, cladóceros, apendicularias, anfipodos y eufaúsidos (Pájaro, 2002; Viñas et al., 2002).

OBJETIVO GENERAL DE LA TESIS

El objetivo general de esta tesis es estudiar la variación espacial y temporal de la estructura trófica existente entre los principales grupos de mesozooplankton con énfasis en Appendicularia y Copepoda en la región norpatagónica y evaluar cómo los factores ambientales pueden afectar estas relaciones tróficas en este ecosistema. Se analizarán las variaciones de la abundancia, biomasa, composición de especies y sus principales relaciones tróficas en el sistema frontal de Península Valdés en relación con los procesos oceanográficos que caracterizan al área. Se describirá un ciclo temporal del mesozooplankton y su relación con el ambiente en una estación costera norpatagónica (45°19'S; 65°03'W) en Bahía Engaño, provincia de Chubut. Como parte del estudio de los efectos que la variación ambiental pueda tener sobre las relaciones

tróficas en estas comunidades, se analizará el efecto subletal de la radiación ultravioleta en las tasas de alimentación de copépodos.

ESTRUCTURA DE LA TESIS

La tesis está estructurada en 6 capítulos. En cada uno de ellos se presenta una introducción al tema en particular, objetivos específicos e hipótesis, metodología empleada, resultados obtenidos y discusión.

Luego de este **capítulo I**, introductorio a la ecología del zooplancton con énfasis en copépodos y apendicularias, en el **capítulo II** se hace énfasis en la ecología de las apendicularias y los copépodos y su relación con las larvas de *Engraulis anchoita* en los distintos sectores del frente de Península Valdés. En el **capítulo III** se analiza la distribución vertical de *Oikopleura dioica* durante el día y la noche en los distintos sectores del frente. En el **capítulo IV** se analiza la fluctuación temporal en la abundancia y composición de especies zooplanctónicas en una estación costera norpatagónica (45°19'S; 65°03'W) ubicada en Bahía Engaño (Chubut) durante un ciclo estacional. En el **capítulo V**, se investigan los efectos de la RUV en la alimentación de larvas y adultos de copépodos. Finalmente en el **capítulo VI** se exponen las conclusiones finales de la tesis.

CAPÍTULO II: Distribución espacial de apendicularias y copépodos en relación con la distribución de *Engraulis anchoita* en el sistema frontal de Península Valdés (42-45°S)

INTRODUCCIÓN

Apendicularias y copépodos ocupan un rol central en las redes marinas, “clásica” y “microbiana”, ya que constituyen un nexo intermediario entre los productores y los consumidores superiores, dado que son presas de peces pelágicos (Berggreen et al., 1988, Deibel & Lee 1992, Castro et al., 2010). La disponibilidad de presas para larvas y adultos de peces depende parcialmente de la tasa de transferencia de los productores primarios a través del zooplancton (Kiørboe, 1991, Cushing et al., 1996).

El frente de marea de Península de Valdés (42-45°S) se destaca por su alta productividad, que sostiene a varias especies de peces de interés comercial, tales como la merluza, la caballa y la anchoíta, entre otros (Sánchez et al., 1997; Bezzi, 2000).

De los peces pelágicos del Mar Argentino, *Engraulis anchoita* tiene una gran importancia ecológica ya que se ubica en un eslabón intermedio en la cadena trófica contribuyendo a sostener a otras especies de peces, entre ellas algunas de gran interés comercial como la merluza, caballa, pescadilla, anchoa de banco, además de aves y mamíferos marinos (Angelescu, 1982). Las áreas de distribución de las especies del género *Engraulis* se restringen principalmente a zonas costeras. En particular, *E. anchoita* se distribuye tanto en el área costera como de plataforma en un amplio rango latitudinal (23 - 47 °S) desde Cabo Frío en Brasil, hasta el extremo sur del Golfo San Jorge en la Patagonia Argentina (Sánchez & Ciechomski, 1995). Existen al menos dos poblaciones: una población bonaerense al norte de los 41°S y otra patagónica entre 41° y 47°S (Hansen et al., 1984). De igual manera que la mayoría de los peces pelágicos de pequeño tamaño (Blaxter & Hunter, 1982), esta especie presenta una alta mortalidad embrionaria y larval (Pájaro et al., 2006) e importantes fluctuaciones interanuales en su

biomasa. La población patagónica desova durante la primavera tardía y el verano en el sistema frontal de Península Valdés, en un área de desove que abarca entre 39063 y 58391 km². Se ha registrado una abundancia de huevos de 185 a 605 10 m⁻², mientras que la densidad de sus larvas se encuentra en los rangos de 84 a 833 Ind. 10 m⁻² (Sánchez & Ciechowski 1995; Pájaro et al., 2006; Pájaro et al., 2009).

Las larvas de *E. anchoíta*, una vez reabsorbido el vitelo, son casi exclusivamente zooplanctófagas durante el resto del ciclo de vida, por lo que su población podría influir en las redes tróficas planctónicas (Pájaro, 1998). Existen pocos estudios sobre la alimentación de las larvas de anchoíta. Ciechowski (1967) y Sato (2008) han estudiado los hábitos alimenticios de estas larvas en un área cercana a Mar del Plata, mientras que Sánchez & Manazza (1994) y Viñas & Ramírez (1996) estudiaron la alimentación de larvas pertenecientes a la población patagónica colectadas en el frente de marea de Península Valdés. En estos estudios se encontró que huevos de copépodos, nauplii y adultos de copépodos pequeños como *Paracalanus parvus*, *Oithona* sp., *Microsetella norvegica* y *Euterpina acutifrons* fueron los principales ítems en su dieta. En cuanto a las apendicularias hay registros en los contenidos estomacales de adultos de anchoíta tanto en la población bonaerense como en la patagónica (Capitanio et al., 1997). En otra especie de anchoíta, *Engraulis encrasicolus*, Morote et al., (2010) y Chicharro et al. (2012) identificaron apendicularias en el contenido del tubo digestivo de larvas con tallas entre 6,6 y 8,9 mm de largo estándar.

En el área de estudio, Sabatini & Martos (2002) estudiaron la distribución de copépodos en relación con el frente de marea de Península Valdés durante la primavera, y encontraron que el ciclopoideo *Oithona helgolandica* predominó hacia el norte mientras que los calanoideos *Drepanopus forcipatus* y *Calanoides carinatus* fueron más abundantes hacia el sur. Los copépodos adultos en general fueron más abundantes en aguas fuertemente estratificadas, mientras que las

densidades de huevos y nauplii resultaron máximas en aguas de mezcla y débilmente estratificadas. En lo que respecta a las apendicularias, Capitano & Esnal (1998) han investigado la distribución de *Oikopleura dioica* en el área, encontrando las mayores densidades de esta especie en las zonas de transición y estratificada. Si bien la dinámica de copépodos y de apendicularias ya ha sido estudiada en relación con el sistema frontal de Península Valdés, no se conoce aún la relación entre la abundancia de ambos grupos en los distintos sectores del frente. En otras áreas, se han realizado varios trabajos, principalmente experimentales en donde estudiaron la relación entre abundancias de copépodos (principalmente calanoideos) y apendicularias, destacando una correlación inversa debido a la competencia por el alimento (eg. Sommer et al. 2000, 2003; López- Urrutia et al., 2004; Jasper et al., 2009).

En este capítulo los objetivos específicos son:

Obj. 2.1) Analizar qué factores determinan la distribución espacial de copépodos y apendicularias en el frente de Península Valdés.

Obj. 2.1) Investigar la relación entre la distribución espacial de *Engraulis anchoita* con respecto a la distribución de las apendicularias y copépodos.

Las hipótesis planteadas son las siguientes:

H. 2.1) La estratificación térmica y la distribución de la clorofila *a* determinan la distribución espacial de los copépodos (nauplii, calanoideos y ciclopoideos) y de las apendicularias.

H. 2.2) La distribución de la fracción de tamaño $< 500 \mu\text{m}$ del mesozooplancton (copépodos y apendicularias) condiciona la distribución espacial de las larvas de *E. anchoita* en el sistema frontal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron 12 muestras de la campaña OB-10/04 realizada por el Instituto Nacional de Investigaciones y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata.

Las muestras se tomaron a bordo del buque BIP “Oca Balda” durante diciembre (época de desove de *E. anchoita*) del 2004 en dos transectas perpendiculares a la costa (Fig. 2.1). Para la colección de las muestras se utilizó un muestreador Minibongo provisto de redes de malla de 67 μm (diámetro boca red: 20 cm). En cada estación se muestreó toda la columna de agua, desde el fondo hasta la superficie, realizando lances oblicuos a una velocidad de 2 nudos, (Tabla 2.1). En la boca de la red se colocó un flujómetro para estimar el volumen de agua filtrada. Las muestras fueron fijadas con formaldehído 2%.

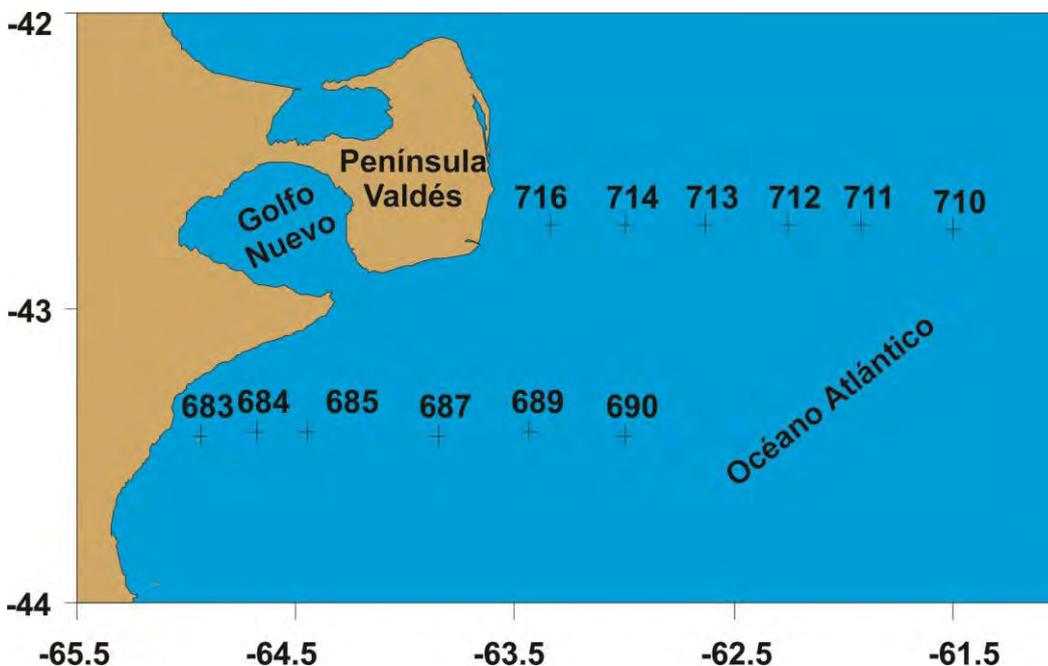


Figura. 2.1. Puntos de muestreo de la campaña OB-10/04 realizada por el INIDEP en el frente de Península Valdés durante diciembre de 2004.

Tabla 2.1. Datos de muestreo de la campaña OB-10/04 durante diciembre de 2004 en el sistema frontal de Península Valdés. Red utilizada MiniBongo 67 μm . Se indica la longitud (O), latitud (S), la fecha, la hora local y la profundidad de fondo (Prof., m).

Est.	Long (O)	Lat (S)	Fecha	Hora	Prof. (m)
683	64.93	43.43	14-dic	10:39	32
684	64.68	43.42	14-dic	12:15	42
685	64.45	43.42	14-dic	13:50	53
687	63.85	43.43	14-dic	20:10	68
689	63.43	43.42	14-dic	11:00	73
690	63.00	43.43	15-dic	1:30	75
710	61.50	42.73	17-dic	3:40	80
711	61.92	42.72	17-dic	6:05	79
712	62.25	42.72	17-dic	7:40	76
713	62.63	42.72	17-dic	9:35	75
714	63.00	42.72	17-dic	11:25	76
716	63.33	42.72	17-dic	14:10	74

Conjuntamente con las muestras de plancton, en cada estación se tomaron datos de salinidad y temperatura mediante la utilización de un CTD. Para cuantificar la estratificación del frente o la anomalía de energía potencial, se calculó el parámetro de estabilidad de Simpson (Φ) (Simpson, 1981), como la medida de la energía (en Joules) necesaria para mezclar la columna de agua,

$$\phi = \frac{1}{h} \int_{-h}^0 g(\rho_0 - \rho) z dz$$

donde:

g= aceleración de la gravedad,

h= profundidad total,

ρ =densidad del agua de mar,

ρ_0 = densidad media de la columna de agua

z = profundidad de la columna de agua.

Se consideró que a valores de Φ hasta 40 J m^{-3} la columna de agua es homogénea, mientras que una columna de agua estratificada corresponde a valores $\Phi > 40 \text{ J m}^{-3}$ según Martos & Sánchez (1997). Se confeccionaron los perfiles de temperatura utilizando el programa Surfer 8.0. Los datos provenientes del CTD fueron brindados por la Lic. Patricia Martos y procesados en el gabinete de Oceanografía del INIDEP.

Se obtuvieron estimaciones de concentración de clorofila a superficial (Chl- a) a partir de imágenes de satélite de un sensor MODIS con una resolución de 1 km proporcionada por la red ANTARES (<http://www.antares.ws>; datos originales de la NASA).

Análisis de las muestras de zooplancton

En el laboratorio se analizaron las muestras bajo lupa binocular estereoscópica. Se cuantificaron los copépodos (agrupados en calanoideos, ciclopoideos y nauplii) y las apendicularias. Los harpacticoideos no se contabilizaron por su baja abundancia. Teniendo en cuenta el volumen de agua filtrada en cada estación, se calculó la densidad de individuos m^{-3} . Se midió el largo del prosoma en copépodos y largo del tronco en apendicularias. A partir de estos valores se estimó la biomasa total ($\mu\text{g C m}^{-3}$) de cada grupo utilizando las relaciones talla-carbono de la bibliografía (Tabla 2.2). Se registró el estado de madurez de las apendicularias, clasificando los ejemplares en juveniles y maduros según Capitanio et al. (1995), esta clasificación se basa en características morfológicas de los organismos. Las especies de copépodos se determinaron cualitativamente, usando bibliografía específica (Ramírez, 1970; Boltovskoy, 1999). Los datos de abundancia de huevos y larvas de *Engraulis anchoita* de esta misma campaña

fueron provistos por el Dr. Marcelo Pájaro (INIDEP). En cada estación se midió el largo estándar (LS, mm) de 30 larvas.

Tabla 2.2. Ecuaciones aplicadas para la estimación de biomasa (P, $\mu\text{g C}$) de cada grupo. L: largo del prosoma (μm); LT: largo tronco (μm).

Ecuación	Referencia
Nauplii $P (\mu\text{g C}) = 5,545 \cdot 10^{-8} L (\mu\text{m})^{2,71}$	Sabatini & Kiørboe (1994)
Calanoideos $\ln P(\mu\text{g C}) = 1,96 \ln L (\mu\text{m}) - 11,64$	Jaspers et al. (2009)
Ciclopoideos $P (\mu\text{g C}) = 9,4676 \cdot 10^{-7} L (\mu\text{m})^{2,16}$	Sabatini & Kiørboe (1994)
Apendicularias $\log P (\mu\text{g C}) = 2,68 \log LT (\mu\text{m}) - 7,29$	Capitanio et al. (2008)

Análisis estadístico

La abundancia de cada grupo (ciclopoideos, calanoideos, nauplii y apendicularias) fue comparada entre las dos transectas mediante una prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

Para analizar la relación entre las variables abióticas (temperatura superficial y el valor del parámetro de estabilidad de Simpson) con la abundancia del mesozooplankton total, nauplii, ciclopoideos, calanoideos, apendicularias y la concentración Chl-*a* se realizó un análisis de componentes principales (ACP). El principal objetivo que tiene el ACP es la representación en medidas numéricas de todas las variables en un espacio de pocas dimensiones donde se pueda percibir relaciones entre las mismas. Para los análisis se empleó el paquete informático InfoStat versión 2013 (Di Rienzo et al., 2013).

RESULTADOS

La distribución horizontal de temperatura superficial varió entre 13 y 16,5°C, con los mínimos registrados cerca de la costa y los valores máximos hacia la zona más externa. En la columna de agua, se observó un área homogénea en cercanías a Península Valdés (Est. 716) y hacia el sur de ésta (Est. 683 y Est. 684); el resto de las estaciones correspondieron a aguas estratificadas (Fig. 2.2).

En la transecta realizada frente a Península Valdés (Transecta norte) la señal de estratificación en superficie se ubicó a aproximadamente 26 km de la costa (entre las estaciones 716 y 714), con un gradiente de 0,25°C/10 km. La termoclina se encontró entre los 15 y 30 m de profundidad. La señal de estratificación de fondo (señal del frente de fondo) se ubicó aproximadamente a 110 km de distancia de la costa y a una profundidad de 60 m, con un gradiente de 0,75°C/10 km. La temperatura en la zona homogénea fue de aproximadamente 13°C y en la zona estratificada varió de 16,5 a 8,5°C en la columna de agua (Fig 2.2 b).

En la transecta ubicada al sur (Transecta sur) la señal de estratificación de superficie y la de fondo se encontraron aproximadamente a 60 km de la costa con un gradiente de 0,29°C/ 10 km y 0,54°C/ 10 km respectivamente. La termoclina se encontró aproximadamente entre 15 y 25 m de profundidad. La temperatura en la zona homogénea fue de alrededor de 14°C mientras que en la zona estratificada varió de 16 a 11°C en la columna de agua (Fig 2.2 c).

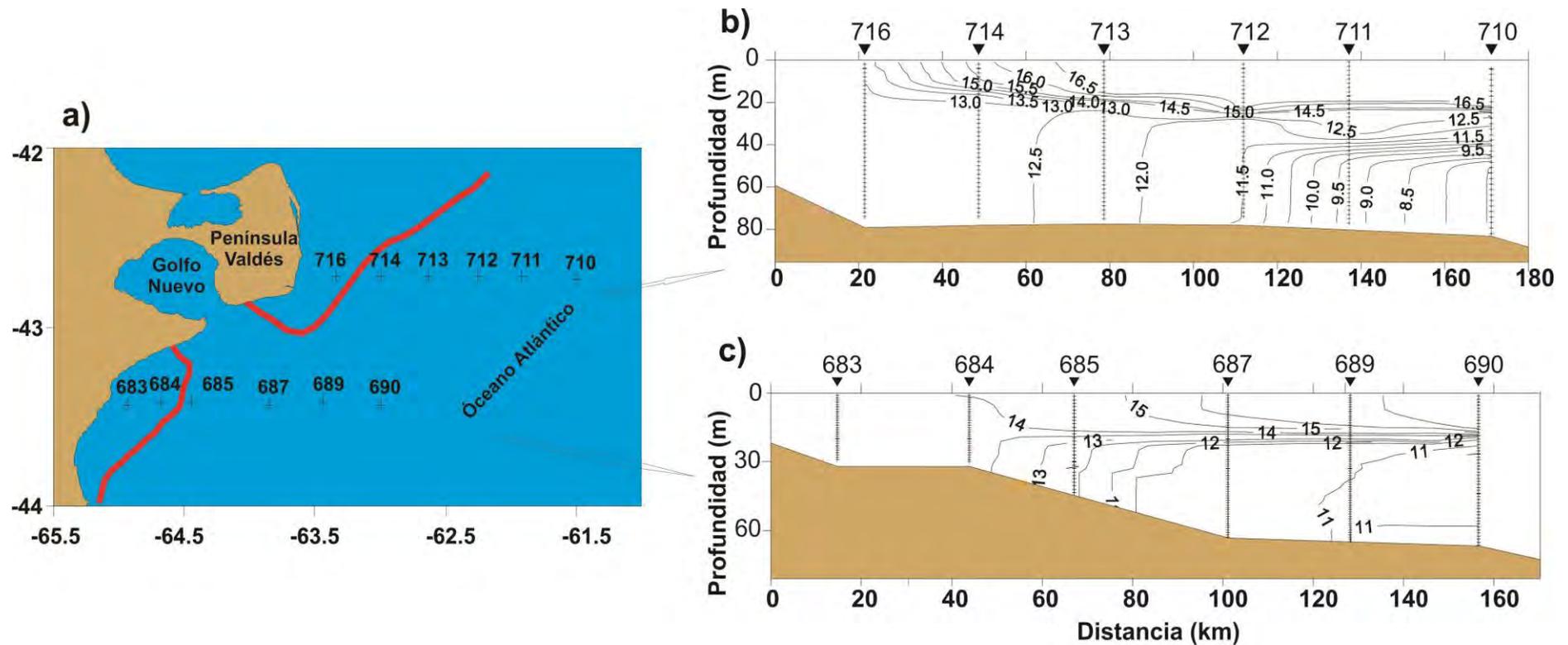


Figura 2.2. a) Posición de las estaciones en las transectas norte y sur en la campaña OB-10/04 durante diciembre de 2004. La isolínea roja representa el parámetro de estabilidad $\Phi = 40 \text{ J m}^{-3}$. Este parámetro en toda el área fue calculado teniendo en cuenta estaciones oceanográficas adicionales de la campaña OB-10/04 (datos no mostrados, com. pers. Martos). Perfiles de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) en las transectas norte (b) y sur (c).

De acuerdo a las estimaciones satelitales para las fechas de muestreo, los mayores valores de concentración de Chl-*a* superficial (3,5 – 5,0 mg m⁻³) se encontraron en aguas homogéneas y de transición, principalmente en la transecta sur (Fig. 2.3). En el sector estratificado de esta transecta los valores fueron de aproximadamente 1,5 mg m⁻³, y considerablemente inferiores (0,3 – 0,9 mg m⁻³) en la transecta norte.

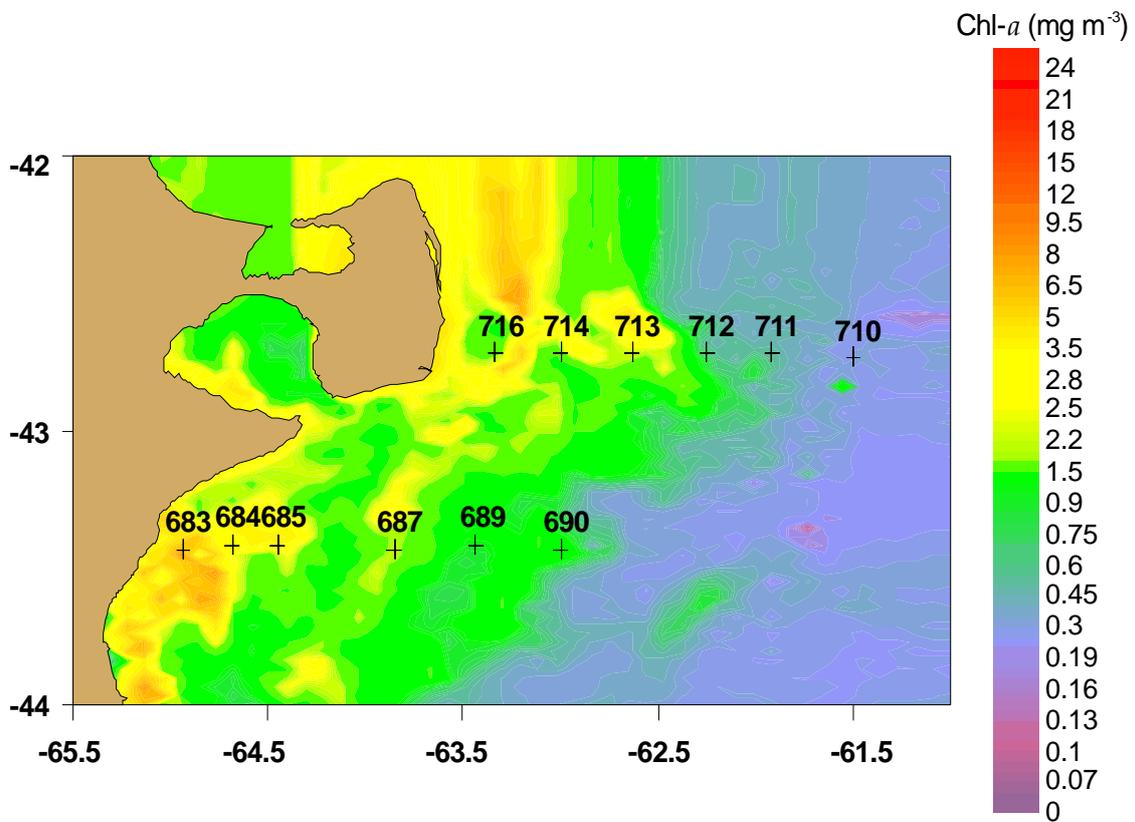


Figura 2.3. Distribución de clorofila *a* superficial estimados en base a imágenes satelitales durante la campaña OB-10/04. Datos tomados de la red ANTARES (www.antaes.ws).

La abundancia de apendicularias, copépodos calanoideos y ciclopoideos y nauplii se muestran en la figura 2.4. La abundancia de ciclopoideos y calanoideos fue distinta entre ambas transectas (Mann Whitney, $U= 5$ y $U=6$ respectivamente, $p< 0,05$). Los ciclopoideos fueron más abundantes (2622 Ind. m^{-3}) en la transecta norte y los calanoideos en la transecta sur (3554 Ind. m^{-3}). No se encontraron diferencias significativas en la abundancia de nauplii entre las dos transectas (Mann Whitney, $U= 9$, $p>0,05$), siendo mayor la abundancia en la estación 716 (homogénea) de la transecta norte y en la estación 685 (estratificada) de la transecta sur. En cuanto a las apendicularias, la mayor densidad se registró en la transecta sur con valores que oscilaron entre 400 y 526 Ind. m^{-3} , en cambio en la transecta norte las densidades fueron menores, entre 8 y 160 Ind. m^{-3} (Mann Whitney, $U= 5$, $p<0,05$). *Oikopleura dioica* fue la única especie de apendicularia encontrada. En cuanto a los copépodos se encontraron dos especies de ciclopoideos, *Oithona helgolandica* y *O. nana* y seis de calanoideos, *Acartia tonsa*, *Calanoides carinatus*, *Paracalanus parvus*, *Ctenocalanus vanus*, *Drepanopus forcipatus* y *Centropages brachiatus*. En particular las especies *Oithona* sp., *C. carinatus*, *C. vanus*, *A. tonsa* y *P. parvus* estuvieron presentes en todas las estaciones (homogéneas y estratificadas) de ambas transectas, mientras que *C. carinatus* y *D. forcipatus* estuvieron presentes sólo en las estaciones más externas estratificadas.

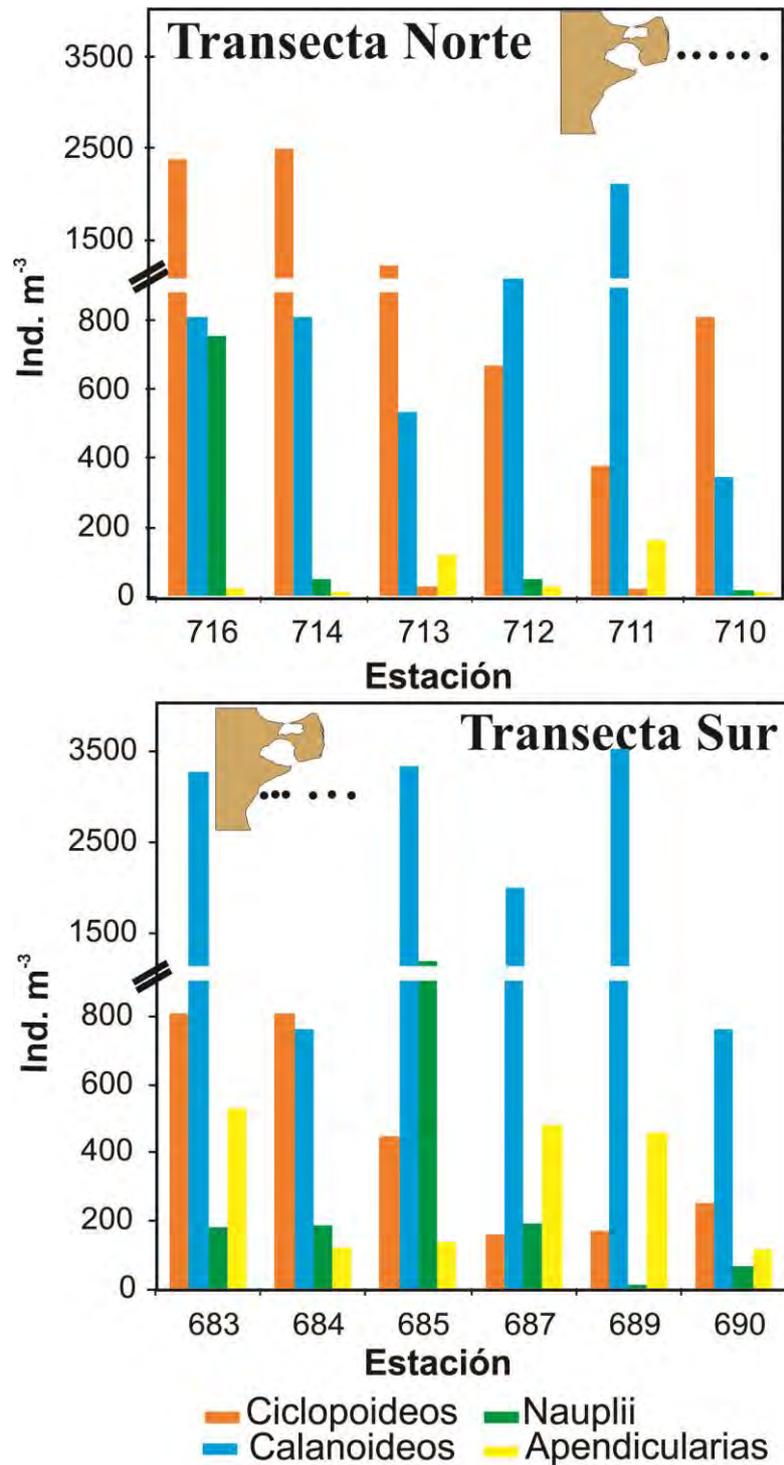
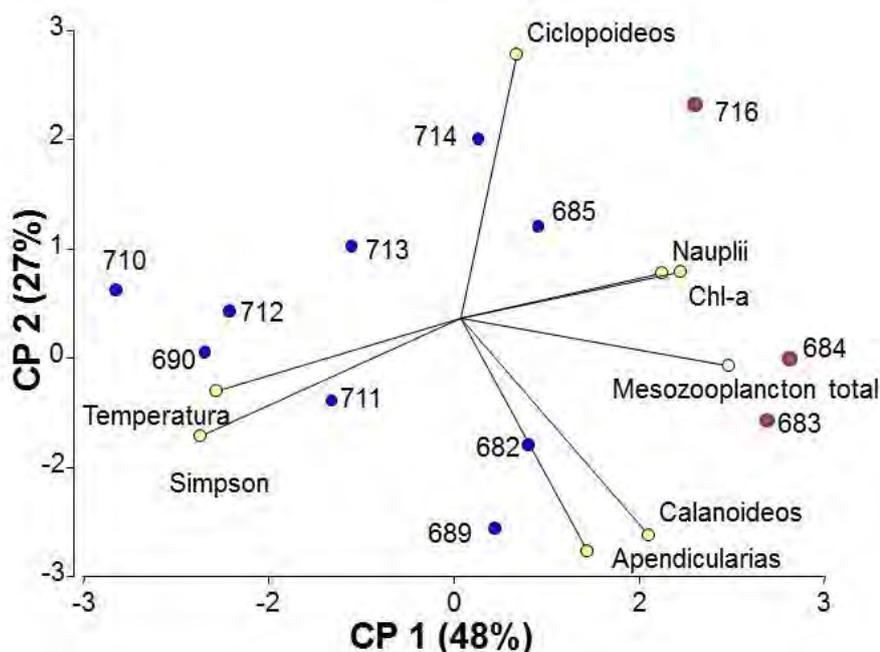


Figura 2.4. Densidad (Ind. m^{-3}) de copépodos ciclopoideos, calanoideos, nauplii y apendicularias en la transecta norte y sur del sistema frontal de Península Valdés durante diciembre del 2004. Nótese el corte en el eje Y.

En cuanto a la relación entre la abundancia de apendicularias, ciclopoideos, calanoideos y nauplii con las condiciones físicas temperatura superficial, el parámetro de estabilidad de Simpson y Chl-*a*, el análisis de componentes principales mostró que los componentes 1 y 2 explicaron un 48% y 27% de la variabilidad total, respectivamente (Fig. 2.5). El parámetro de estabilidad de Simpson, la temperatura superficial, la abundancia total de mesozooplancton, la abundancia de nauplii y la concentración de Chl-*a* superficial se correlacionaron principalmente con el primer componente (Tabla 2.3). Las variables ambientales se correlacionaron inversamente con las variables biológicas, la mayor abundancia de mesozooplancton y de nauplii y la concentración de Chl-*a* fueron encontradas en aguas homogéneas donde el parámetro de estabilidad de Simpson y la temperatura superficial fueron menores. Las apendicularias se correlacionaron negativamente con los ciclopoideos y se asociaron principalmente con el componente 2, mientras que la correlación con las apendicularias y los calanoideos fue positiva.



↑ **Figura 2.5.** Diagrama de dispersión de los componentes 1 y 2 (Ver tabla 2.3). Los puntos indican las estaciones en columna de agua homogénea (puntos rojos, $\Phi < 40 \text{ J m}^{-3}$) y estratificada (puntos azules, $\Phi > 40 \text{ J m}^{-3}$).

Tabla 2.3. Resultado del análisis de componentes principales, autovector (avc), autovalores, porcentaje de la varianza explicada por el set de datos (r^2) y correlación (r) con las variables originales con los dos primeros componentes (CP1 y CP2).

Variables	CP1		CP2	
	r	avc	r	Avc
Temperatura superficial (°C)	-0,82	-0,42	-0,24	-0,16
Parámetro de Simpson (J m^{-3})	-0,87	-0,45	-0,39	-0,27
Nauplii (Ind. m^{-3})	0,74	0,38	0,16	0,11
Chl- <i>a</i> superficial (mg m^{-3})	0,68	0,34	0,15	0,10
Calanoideos (Ind. m^{-3})	0,63	0,32	-0,72	-0,49
Ciclopoideos (Ind. m^{-3})	0,19	0,09	0,88	0,60
Apendicularias (Ind. m^{-3})	0,42	0,21	-0,78	-0,53
Mesozooplankton total (Ind. m^{-3})	0,90	0,46	-0,16	-0,11
Autovalor		3,85		2,18
r^2		48		27

Las larvas de *Engraulis anchoita* (largo estándar: 2,6 - 9 mm) fueron más abundantes en las estaciones 714, 713 y 684, principalmente en la transecta sur (máx. 6000 larvas 10 m⁻²) donde se encontraron las tallas más grandes. En cambio las mayores abundancias de huevos se observaron en las estaciones más alejadas de la costa (estaciones 711 y 689) de ambas transectas (máx. 50000 huevos 10 m⁻²) (Fig. 2.6).

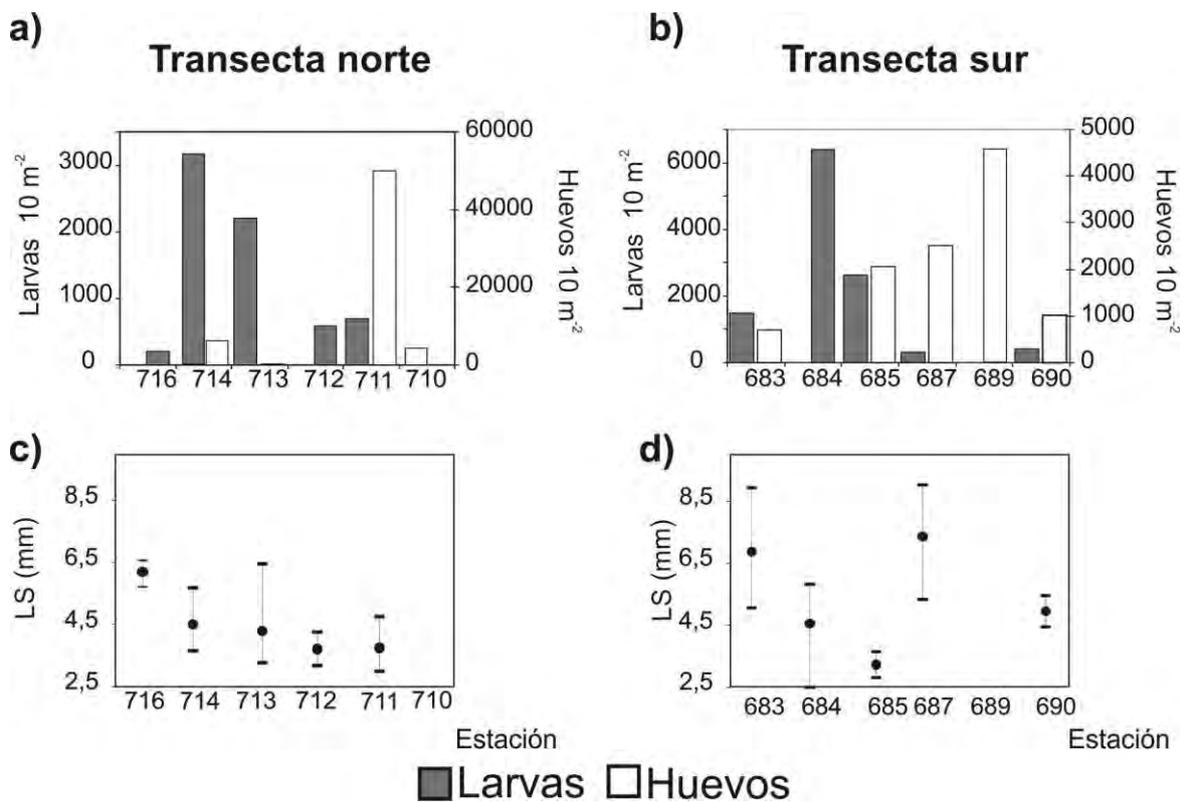


Figura 2.6. Abundancia de larvas y huevos de *E. anchoita* en la transecta norte (a) y sur (b). Largo estándar (LS, mm) de las larvas en la transecta norte (c) y sur (d) durante diciembre del 2004. Se indica la talla media y el desvío estándar. Se midieron 30 ejemplares para cada estación.

La figura 2.7 muestra el espectro de tamaños de nauplii, calanoideos, ciclopoideos y apendicularias como potenciales presas. Las tallas menores ($<500 \mu\text{m}$) fueron predominantes en las estaciones costeras homogéneas mientras que los organismos con mayores tallas ($>500 \mu\text{m}$) dominaron en las estaciones estratificadas. Las tallas de las nauplii oscilaron entre 50 y $500 \mu\text{m}$ encontrándose las mayores tallas en la transecta sur. Calanoideos de mayor tamaño se encontraron principalmente en las estaciones estratificadas de la transecta sur en cambio las tallas mayores de *O. dioica* ($>1000 \mu\text{m}$), se detectaron en las estaciones homogéneas. Los ciclopoideos con tamaños menores a $500 \mu\text{m}$ también predominaron en aguas homogéneas pero de la transecta norte. En general, se observó que los individuos más pequeños del mesozooplankton dominaron en las estaciones costeras coincidiendo con altas abundancias de larvas de anchoíta, mientras que los de mayor tamaño se encontraron en las estaciones más externas en coincidencia con una alta abundancia de huevos de *E. anchoita*.

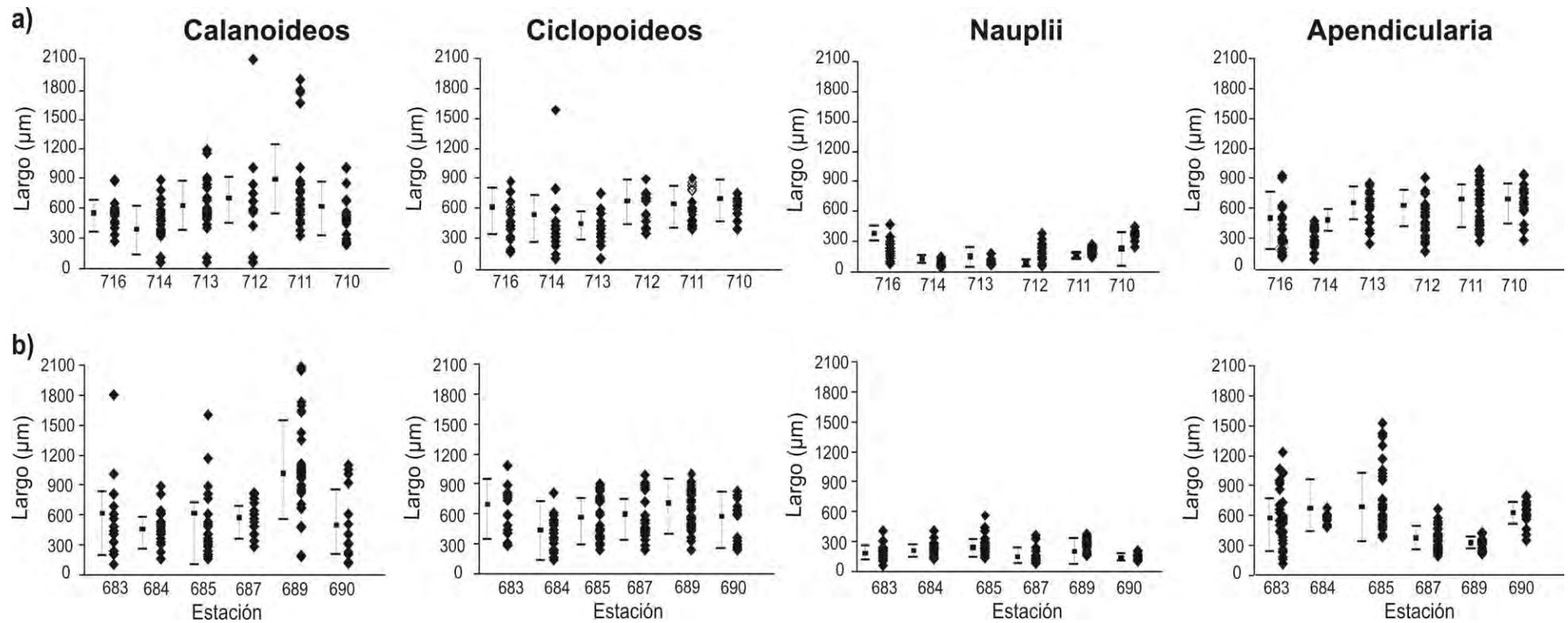


Figura 2.7. Estructura de talla (μm) de calanoideos, ciclopoideos, nauplii y apendicularias en la transecta norte (a) y sur (b) del sistema frontal de Península Valdés durante diciembre del 2004. Los puntos son el valor de la talla de cada individuo. Se indica la media y el desvío estándar.

En términos de biomasa (Fig. 2.8), el principal aporte de carbono del mesozooplankton total (nauplii, ciclopoideos, calanoideos y apendicularias) se encontró en las estaciones externas (estaciones 711 y 689) de ambas transectas ($12384 \mu\text{g C m}^{-3}$ y $40778 \mu\text{g C m}^{-3}$ para norte y sur respectivamente). La biomasa de las apendicularias osciló entre 20 y $750 \mu\text{g C m}^{-3}$. En la transecta sur se encontraron las mayores biomásas de *O. dioica* en las estaciones costeras. En la transecta norte la biomasa fue menor, debido a la presencia de individuos más jóvenes y, por ende, más pequeños. En cuanto a los copépodos, la biomasa de los calanoideos osciló entre 740 y $40000 \mu\text{g C m}^{-3}$ siendo mayor en la estación 689 en donde se encontraron organismos de mayor talla. En la transecta norte, en las estaciones costeras se encontró la mayor biomasa de ciclopoideos ($2550 \mu\text{g C m}^{-3}$). La biomasa de nauplii fue mayor en las estaciones más cercanas a la costa de ambas transectas.

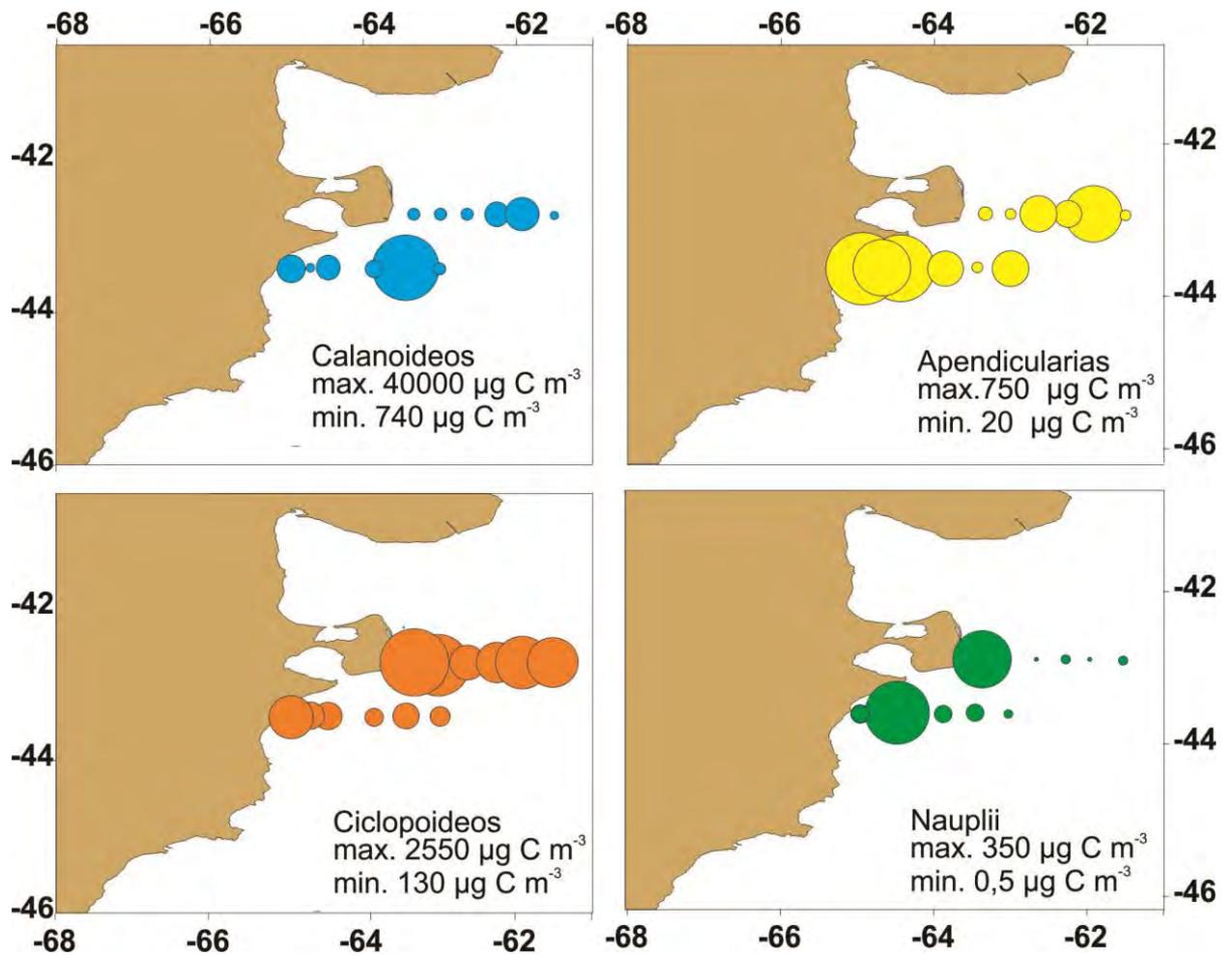


Figura 2.8. Distribución de la biomasa ($\mu\text{g C m}^{-3}$) de calanoideos, ciclopoideos, nauplii y apendicularias en el sistema frontal de Península Valdés. Se indican los valores máximos y mínimos de cada uno de los grupos. Nótese distinta escala de tamaños para cada gráfico.

DISCUSIÓN

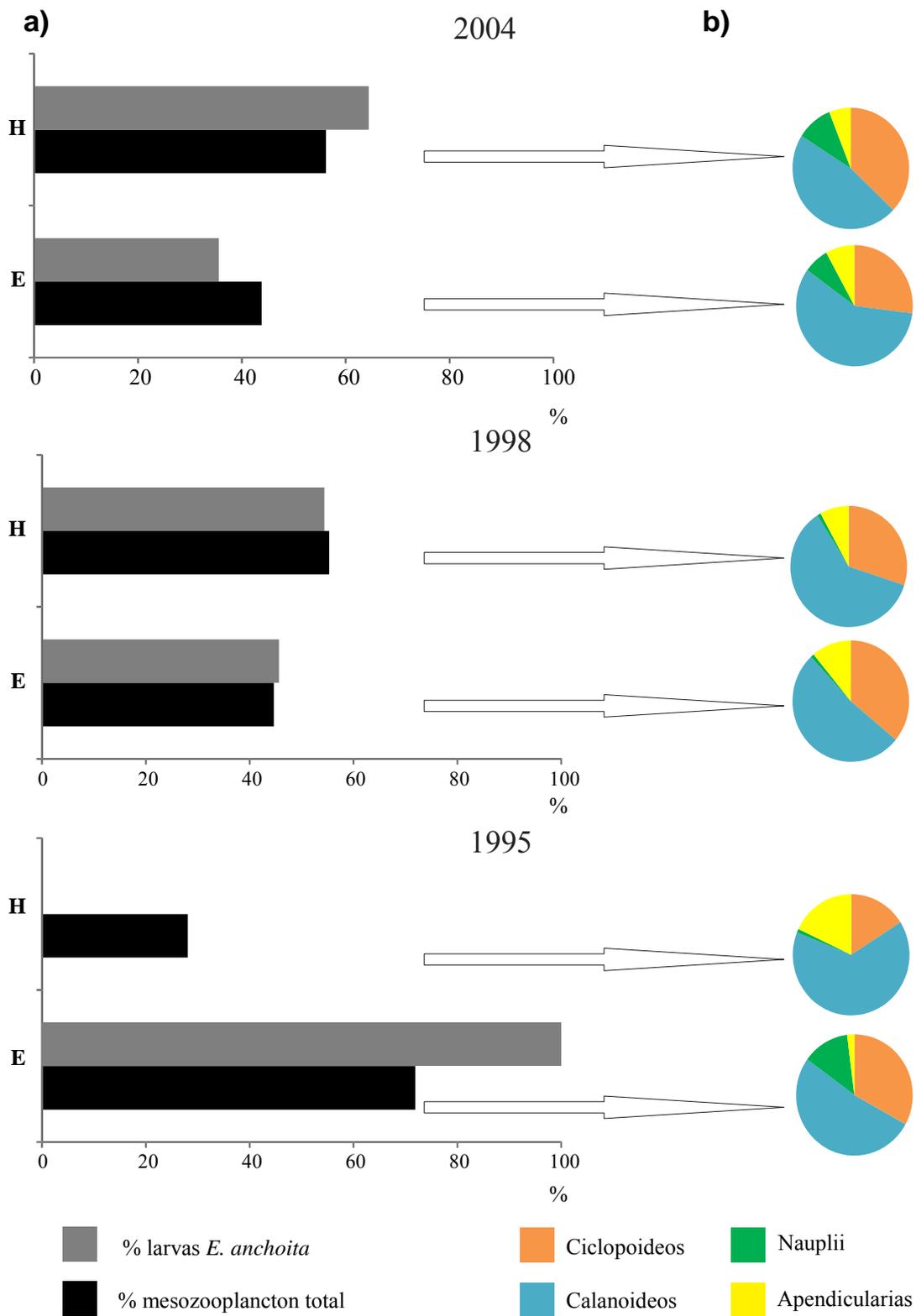
La estructura física del sistema frontal de Península Valdés muestra diferencias latitudinales que pueden estar relacionados con la topografía del fondo y los vientos. Durante diciembre del 2004, el gradiente térmico horizontal observado dio lugar a diferentes patrones de distribución y composición del mesozooplankton. Ciclopoideos fueron dominantes en términos de abundancia (ca. 70% con algunas excepciones) en la transecta norte y los calanoideos (promedio 80%) en la transecta sur. Las especies, *P. parvus* y *C. vanus* se encontraron presentes principalmente en las estaciones homogéneas, mientras que *D. forcipatus* y *C. brachiatus* en las estaciones estratificadas. En la transecta norte se encontró una codominancia entre calanoideos y ciclopoideos, en cambio en la transecta sur dominaron los calanoideos. Se sabe que los ciclopoideos están relacionados con los procesos de producción microbiana (Franz & González 1995, Nielsen & Sabatini 1996), lo que podría explicar su mayor abundancia en la transecta norte, dado que se encontró una baja concentración de la Chl-*a* superficial. Este mismo patrón de distribución latitudinal del mesozooplankton fue encontrado en la primavera de 1995 y 1998 por Sabatini & Martos (2002).

Varios estudios experimentales han demostrado una correlación inversa entre los calanoideos y las apendicularias (eg. Sommer et al., 2000, 2003, Stibor et al., 2004; Jasper et al., 2009), pero no hay estudios que muestren como es la relación entre ciclopoideos y apendicularias. En este estudio en el frente de marea de Península Valdés, se detectó en la transecta norte una relación negativa entre los ciclopoideos (principalmente pequeños *Oithona* sp.) y apendicularias (*O. dioica*). Dado que la concentración de Chl-*a* en esta transecta fue menor, podría sugerirse una competencia por el alimento, sabiendo que ambos grupos presentan un rol importante en la cadena microbiana (Nielsen & Sabatini, 1996; Vargas & González, 2004). En la transecta

sur no se observó una relación negativa entre la abundancia de apendicularias con calanoideos ni con ciclopoideos probablemente debido a la alta disponibilidad de alimento (alta concentración de Chl-*a* superficial). Sin embargo se destaca que en las estaciones estratificadas, donde dominaron tallas grandes de calanoideos, las tallas de *O. dioica* fueron pequeñas a diferencia de la zona homogénea donde dominaron tallas grandes de *O. dioica* y pequeñas de calanoideos. En las aguas costeras del Mar de Japón y el Mar Báltico, altas abundancias de *O. dioica* se registraron cuando la abundancia de calanoideos era baja (eg. Behrends, 1996, Nakamura, 1998, Sommer et al., 2000, 2003, Stibor et al., 2004). En términos de biomasa, la de los copépodos (calanoideos y ciclopoideos) fue significativamente mayor que la de las apendicularias en todo este frente de marea. En otros estudios, Sato et al. (2008) y Jaspers et al. (2009) destacan que si bien tanto la biomasa como la abundancia de los copépodos suele ser mayor que la de las apendicularias, la producción secundaria de estas últimas es con frecuencia considerablemente mayor.

La distribución de las larvas de *E. anchoita* en este sistema frontal se encontró relacionada con las mayores abundancias de tallas pequeñas del mesozooplankton (< 500 μm) principalmente en la zona homogénea. Un 60% y 50% de la biomasa total correspondió a ciclopoideos y calanoideos en las transectas norte y sur, respectivamente. La distribución de las larvas del presente estudio se compararon con aquellas obtenidas en los años 1995 y 1998 (datos proporcionados por el Dr. Pájaro) y con la disponibilidad del potencial alimento mesozooplanktónico en los diferentes sectores del frente (Fig. 2.9). Durante 2004, las larvas fueron predominantes en las aguas homogéneas, en 1998 estaban igualmente representadas en aguas homogéneas y en aguas estratificadas pero en 1995, se encontraron sólo en aguas estratificadas. La distribución de las larvas se relacionó con la abundancia del mesozooplankton, siendo los calanoideos y ciclopoideos los grupos más abundantes seguido por las apendicularias

para los tres años comparados, siendo estos grupos alimento disponible para las larvas de *E. anchoita*. Asimismo en este sistema frontal, Díaz et al. (2009) encontraron en primavera, una buena condición nutricional en las larvas de anchoíta, en respuesta a la elevada productividad primaria y secundaria.



↑ **Figura 2.9.** a) Abundancia de las larvas de *E. anchoita* y mesozooplancton total (copépodos + apendicularias) en aguas estratificadas (E) y homogéneas (H) en primavera de los años 2004 (este estudio), 1998 y 1995, b) Composición (%) de nauplii, ciclopoideos, calanoideos y apendicularias en las áreas homogénea y estratificada. Datos del mesozooplancton años 1995 y 1998 tomados de Sabatini & Martos (2002) y corregidos según Antacli et al. (2009) para permitir la comparación entre redes de plancton de distinta malla. Datos de *E. anchoita* proporcionados por el Dr. Pájaro.

Durante este estudio pequeñas apendicularias (*O. dioica*) y copépodos como *P. parvus* y *Oithona* sp. se registraron en todas las estaciones de ambas transectas estando disponible como principal fuente de alimento para las larvas de anchoíta. Las dietas de las larvas de otros clupeiformes, tales como *Sardinella aurita*, se basan en un amplio rango de tallas de copépodos, y se ha detectado una mayor preferencia de nauplii en larvas <8 mm (Morote et al., 2008). Además, Morote et al. (2010) observaron que existe una selectividad de presas en las larvas de *Engraulis encrasicolus* (2,7 - 14,5 mm LS), que se alimentan de presas de tamaños > 150 µm. En otras áreas costeras, como en el Mar Mediterráneo, Olivar et al. (2010) observaron una estrecha relación entre las elevadas densidades de larvas de *E. encrasicolus* y *S. aurita* con los picos de abundancia de zooplancton y en consecuencia, una correlación positiva entre las larvas y la concentración de fitoplancton. En esta tesis, se encontraron resultados similares dado que altas concentraciones de Chl-*a* junto con altas abundancias de mesozooplancton (principalmente de la fracción < 500 µm) y de larvas fueron registradas en la zona homogénea. La mezcla generada por acción del viento y la marea influye en las poblaciones de plancton ya sea con consecuencias beneficiosas o perjudiciales dependiendo de su papel dentro de las redes alimentarias pelágicas. En particular, en las aguas homogéneas hay una mayor tasa de encuentro entre presas y predadores (Rothschild & Osborn, 1988), y de esta forma podemos pensar que las larvas se verían beneficiadas dada la alta

abundancia de la fracción < 500 μm de mesozooplankton en la zona homogénea. En la zona de Patagonia, el inicio del desove de la anchoíta y la distribución de sus huevos depende de la formación del sistema frontal de marea. Sánchez et al. (1996) observaron mayores concentraciones de huevos en las aguas de transición y estratificada, lo cual coincide con lo observado durante este estudio. Las altas densidades de huevos de *E. anchoita* en las estaciones externas coincidieron con las mayores tallas de calanoideos (>1000 μm), siendo ésto un posible indicador de la presencia de adultos desovantes que se estarían alimentado de estos copépodos. Además, la mayor biomasa (principalmente de calanoideos) en estas aguas estratificadas contribuiría a la mayor transferencia de carbono a los niveles tróficos superiores.

A partir de una recopilación de estudios sobre la relación zooplankton-ictioplankton, otros investigadores propusieron tres tipos de patrones de asociación que los relaciona de manera positiva, negativa o aleatoria (Sanvicente-Añorve et al., 2006). Estos patrones no son fijos en el tiempo y pueden variar según el tipo de interacciones entre los organismos. En este estudio, se ha detectado una relación positiva entre la abundancia de la fracción menor de tamaño del mesozooplankton y la abundancia de las larvas de *E. anchoita*. De acuerdo con Sanvicente-Añorve et al. (2006), este tipo de relación positiva puede deberse a la ausencia o baja abundancia de los principales depredadores del ictioplankton y a la alta disponibilidad de alimento para las larvas. Asimismo es importante destacar que en los últimos años se ha registrado un aumento de ctenóforos en el área, principalmente en la zona de transición y estratificada (Mianzan & Guerrero, 2000; Sabatini & Martos, 2002; Mianzan et al., 2010). Estos son predadores de huevos y larvas de *E. anchoita* (Hansen, 2000) por lo cual su presencia podría influir en la distribución de *E. anchoita*.

Las zonas frontales desempeñan un papel clave en los procesos ecológicos del océano (Acha et al., 2004), dada la elevada producción primaria (Carreto et al., 1986), es un área adecuada para la alimentación y hábitat reproductivo de especies planctívoras. En el frente de marea de Península Valdés, durante diciembre de 2004, las aguas homogéneas y de transición constituyeron un entorno favorable para la fracción de menor tamaño del mesozooplancton, el cual a su vez serviría como potencial alimento disponible para *E. anchoita*.

**CAPÍTULO III: Distribución vertical de
Oikopleura dioica en el frente de
Península Valdés (42°- 45° S)**

INTRODUCCIÓN

La distribución vertical del zooplancton es un fenómeno complejo que involucra diferentes comportamientos que varían de especie a especie. La variabilidad que se observa en éstos responde tanto a parámetros bióticos (ej. abundancia del alimento, predación, competencia, reproducción, etc.) como abióticos (ej. temperatura, salinidad, oxígeno, nutrientes, etc.). Estos últimos están determinados principalmente por las distintas características de las masas de agua (Morgado et al., 2003 a, b; 2006, Varpe, 2012).

Existen pocos trabajos sobre la distribución vertical de las apendicularias en el Mar Argentino, entre ellos, se puede mencionar el del sistema frontal costero en “El Rincón” (39°- 41°S). En dicho frente, Spinelli et al. (2013), encontraron en verano (febrero 2011) una fuerte estratificación térmica, registrando altas densidades y biomásas de *Oikopleura dioica* en la zona estratificada principalmente en superficie, en coincidencia con la mayor concentración de clorofila *a* y la mayor abundancia de larvas de *Engraulis anchoita*. La estructura de tallas de *O. dioica* se asoció con el gradiente térmico; se detectaron tamaños más pequeños en la zona homogénea mientras que los individuos más grandes se encontraron en la zona estratificada. En el sistema frontal de Península Valdés, se estudió la distribución vertical de esta especie (Capitanio & Esnal, 1998). Estos autores también encontraron, al igual que en el frente “El Rincón”, altas densidades en las zonas de transición y estratificada principalmente en la capa superior (desde la termoclina a la superficie), asociado a la alta concentración de clorofila *a*. Respecto a la distribución de los estadios de madurez, destacaron que en la zona homogénea la distribución fue similar en toda la columna, predominando los individuos inmaduros. En cambio en la zona de transición y estratificada predominaron individuos maduros en la capa superior. En este mismo frente, Derisio (2012) estudió la distribución vertical durante el día y la noche de otros grupos zooplanctónicos como

por ejemplo, copépodos, quetognatos, cladóceros, larvas de decápodos y larvas de eufaúsidos. La distribución vertical de estos grupos fue distinta en las zonas de transición y estratificada, siendo más abundantes durante la noche en la capa superior (por encima de la termoclina); en cambio en la zona homogénea la distribución fue similar en toda la columna de agua tanto de día como de noche. Asimismo se ha observado que las larvas de *E. anchoita* tienen el mismo patrón de distribución vertical que el zooplancton en dicho frente (Dr. M. Pájaro, com. pers.).

Las apendicularias, como ya hemos mencionado viven dentro de sus casas mucosas y presentan poca movilidad, estando fuertemente afectadas por las fluctuaciones oceanográficas (Gorsky et al., 2005). Estos pequeños tunicados presentan ciclos de vida cortos, con tiempos de generación que oscilan entre 1 y 16 días a 29 °C y 10 °C respectivamente en el caso de *O. dioica* (Hopcroft & Roff, 1995; Uye & Ichino, 1995). Son organismos semélparos, es decir que se reproducen una sola vez en su ciclo de vida, y tienen mecanismos que coordinan la producción y maduración de gametas fuertemente relacionados con las condiciones ambientales (Deibel & Lowen, 2012). En cuanto a la alimentación presentan un sistema complejo, en donde el alimento que es concentrado por los filtros de la casa del animal, ingresa por la boca, pasa al estómago, intestino, intestino medio y luego al recto donde los pellets fecales son expulsados del animal (Fig. 3.1), produciéndose un gran número de ellos por día (López-Urrutia & Acuña (1999). Experimentalmente, López-Urrutia & Acuña (1999) y Lombard et al. (2009) han encontrado que los individuos de *O. dioica* pueden tener hasta 3 pellets fecales en el interior de su tracto digestivo cuando el alimento es abundante.

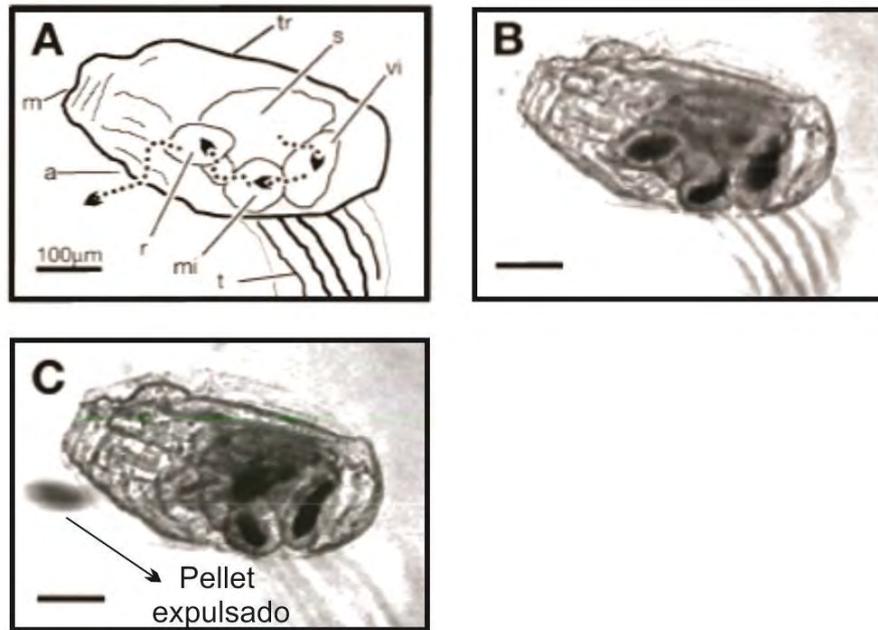


Figura 3.1. a) Esquema del tronco de *O. dioica* y las partes del sistema digestivo. m: boca; s: estómago; vi: intestino; mi: intestino medio; r: recto; a: ano; t: cola; tr: tronco. Las flechas muestran el recorrido del alimento. b) fotografía del tronco de un organismo, donde se observan los pellets en el intestino e intestino medio y recto. c) fotografía donde se muestra un pellet recién liberado. Esquema y fotografías tomadas de López-Urrutia & Acuña (1999).

Para que el zooplancton pueda transferir energía hacia niveles tróficos superiores en sistemas frontales como el de Península Valdés, es necesario que haya un mecanismo de retención que evite la advección de los organismos planctónicos fuera del sistema. Se han planteado tanto procesos físicos como etológicos, siendo uno de ellos la migración vertical (Perry et al., 1993; Simionato et al., 2008). La migración vertical diaria (MVD) ha sido reconocida como un mecanismo potencialmente importante por el cual los organismos planctónicos pueden regular su posición en la columna de agua. Es comúnmente referida como resultado del balance entre las oportunidades de alimentación y el riesgo de depredación (Neilson & Perry, 1990; Hill, 1991; Sutton & Hopkins, 1996; Cohen & Forward, 2009; Ringelberg, 2010). Por lo general, los individuos ascienden hacia la superficie por la

noche y descienden a aguas más profundas durante el día (Bollens et al., 1992; Hays, 2003; Dypvik et al., 2012). Si bien existen muchos estudios sobre la migración vertical diaria (MVD) de varios grupos planctónicos tales como el krill, copépodos, medusas y larvas de peces (Marrari et al., 2011 y referencias; Armegol et al., 2012; de Ferreira et al., 2012; Werner & Buchholz, 2013), en la actualidad no hay trabajos publicados sobre la MVD de las apendicularias.

Los movimientos verticales del plancton acoplados al patrón de circulación en dos capas se han propuesto como un mecanismo de retención tanto para el zooplancton como para las larvas de peces (Sinclair, 1988). En el frente de marea de Península Valdés, existe una doble circulación por la cual la capa superior se dirige hacia el noreste y la capa inferior se mueve más lentamente en la dirección opuesta (Palma et al., 2008). Por ejemplo, Álvarez Colombo et al. (2011) propusieron que las larvas de merluza (*Merluccius hubbsi*) son retenidas por esta circulación típica a través de su comportamiento migratorio.

En este capítulo el objetivo específico que se propone es:

Obj. 3.1) Analizar la distribución vertical de *O. dioica* en el sistema frontal de Península Valdés en relación con las condiciones oceanográficas.

Las hipótesis que se plantean son las siguientes:

H. 3.1) El proceso de mezcla en el frente de marea de Península Valdés, impide que haya diferencias en la distribución vertical de *O. dioica*.

H. 3.2) La distribución vertical de *O. dioica* en la zona de transición y estratificada es diferente tanto de día como de noche.

H. 3.3) Los individuos maduros de *O. dioica* realizan migración vertical diaria a superficie durante la noche para reproducirse.

MATERIALES Y MÉTODOS

A bordo del BIP “Canepa”, el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, realizó 15 estaciones oceanográficas a lo largo de una transecta, en las cuales se realizaron perfiles de conductividad y temperatura utilizando un CTD Searbid 19 durante el día y la noche en la primavera (diciembre) de 2008. En 5 estaciones de dicha transecta (estaciones 1, 2, 5, 12 y 13) se tomaron muestras de plancton (Fig. 3.2, Tabla 3.1) utilizando una Multired. El muestreo fue estratificado (2 niveles) de día y de noche. Se utilizaron dos redes con mallas de 67 μm . Una de las redes operó durante el descenso muestreando la capa de mezcla y termoclina (red 1); otra red muestreó la capa de fondo (por debajo de la termoclina hasta el fondo) (red 2). En la región homogénea del frente se tomaron muestras cubriendo 2 estratos de igual espesor aproximadamente (cada uno, $\frac{1}{2}$ de la columna de agua). La profundidad a la cual la red tomó las muestras fue medida con un sensor acústico SCANMAR, y se estimó la distancia recorrida por cada una de las redes a partir del navegador del buque (para estimar el volumen de agua filtrado). La velocidad de arrastre fue de 2,5 a 3 nudos aproximadamente. Las muestras de día y noche en cada estación fueron tomadas con 3-4 días de diferencia, salvo en la estación de transición (Est. 5), en la que las muestras de día y de noche se tomaron en la misma fecha (ver tabla 3.1).

Los datos físicos (provenientes del CTD) fueron procesados estimándose el parámetro de Simpson (Φ) (Simpson, 1981) de la misma manera que en el capítulo II (ver pág. 26). Los perfiles de temperatura fueron provistos por la Lic. Patricia Martos.

Se obtuvieron estimaciones de concentración de clorofila *a* superficial a partir de imágenes de satélite de un sensor MODIS con una resolución de 1 km proporcionada por la red ANTARES (<http://www.antares.ws>; datos originales de la NASA).

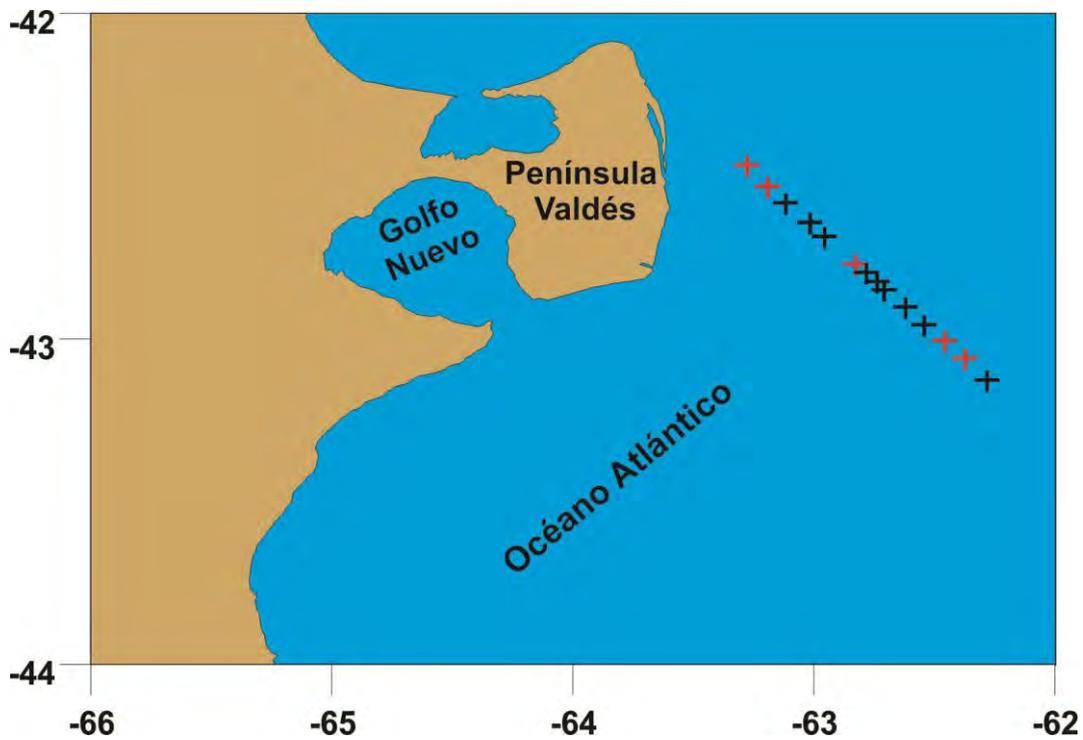


Figura. 3.2. Puntos de muestreo de la campaña CC-01/08 realizada por el INIDEP en el frente de Península Valdés durante diciembre de 2008. En negro se indican las estaciones donde se tomaron datos con el CTD y en rojo se indican las estaciones donde también se tomaron muestras de zooplancton.

Tabla 3.1. Datos de muestreo de la campaña CC-01/08 durante diciembre 2008 en el frente de Península Valdés. Red Multired de 67 μm ; red1: muestreo superficie + termoclina (capa superior); red 2: muestreo fondo hasta termoclina. Se indica la longitud (O), latitud (S), la fecha, la hora local y la profundidad del arrastre de la red (Prof. Red., m).

Est.	Red	DÍA					NOCHE				
		Lon (O)	Lat (S)	Fecha	Hora	Prof. Red (m)	Lon (O)	Lat (S)	Fecha	Hora	Prof. Red (m)
1	1	63.3	42.46	14-dic	08:54	0-18.5	63.28	42.5	17-dic	23:03	0-20
	16-43					20-52					
2	1	63.1	42.58	14-dic	15:02	0-27	63.11	42.6	18-dic	02:07	0-22
	20-63					22-38					
5	1	63.1	42.78	18-dic	18:19	0-20	62.86		18-dic	05:27	0-22
	20-38					22-42					
12	1	62.8	42.91	16-dic	07:08	0-25	62.44	42.8	19-dic	03:38	0-21
	25-46					21-40					
13	1	62.4	43.03	16-dic	11:50	0-25	62.35	43	19-dic	22:26	0-30
	25-42					30-40					

Análisis de las muestras de apendicularias

De un total de 20 muestras de zooplancton (10 de día y 10 de noche), se separaron las apendicularias, *O. dioica*, en el laboratorio bajo lupa binocular estereoscópica. Se estimó la abundancia como se mencionó para la campaña OB-10/04 (ver pág. 27). Se midió el largo del tronco y se analizó la estructura de tallas. Se registró el estado de madurez de las apendicularias, clasificando los ejemplares en juveniles y maduros según Capitanio et al., (1995). Se cuantificaron los individuos con 3 pellets en su tracto digestivo, los cuales se denominaron "animales bien alimentados". Se estimó el porcentaje de éstos en cada una de las muestras de plancton.

Para analizar el patrón de migración vertical diaria (MVD) de *O. dioica*, se analizaron sólo las muestras de la estación 5 (zona de transición) dado que en esta estación los muestreos de día y de noche se efectuaron en el mismo día.

Análisis estadístico

Las abundancias de *O. dioica* se compararon entre los niveles superiores e inferiores de la columna de agua mediante la prueba de Wilcoxon durante día y noche. Se compararon las estructuras de tallas de esta especie entre el nivel superior y el inferior, en cada uno de los sectores del frente (homogéneo, transición y estratificado) durante el día y la noche mediante la prueba de Chi-cuadrado. Se evaluó la relación entre la concentración de clorofila *a* y la abundancia total de *O. dioica* (capa superior e inferior) utilizando la prueba de correlación de Pearson. Para los análisis se emplearon los paquetes informáticos Statistica 6.0 e InfoStat versión 2013 (Di Rienzo et al., 2013).

RESULTADOS

La posición del frente fue distinta de día y de noche, encontrándose a 38 km de la estación 1 en el día y a 44 km durante la noche. En ambas transectas la señal del frente se encontró sobre la isobata de 75 m aproximadamente (Fig. 3.3). En la transecta de día (Fig. 3.3 a) la zona de transición que separó la zona homogénea de la zona estratificada se encontró entre las estaciones 4 A, 5 y 6, en cambio a la noche (Fig. 3.3 b) esta zona correspondió solamente para las estaciones 4 A y 5. La zona homogénea fue igual durante el día y noche (Est. 1 - Est. 4). La temperatura en esta zona varió horizontalmente entre 14 °C (Est. 1) y 12,5 °C en las estaciones restantes (Est. 2, 3 y 4). La temperatura en la zona de transición y estratificada fue diferente en la transecta de día y de noche. Durante el día, varió entre 13,5 y 16,5 °C en las capas superiores y entre 9 y 11,5 °C en las inferiores, en cambio durante la noche en las capas superiores se encontraron valores que oscilaron entre 15 °C y 16,5 °C y entre 9 y 10 °C debajo de la termoclina.

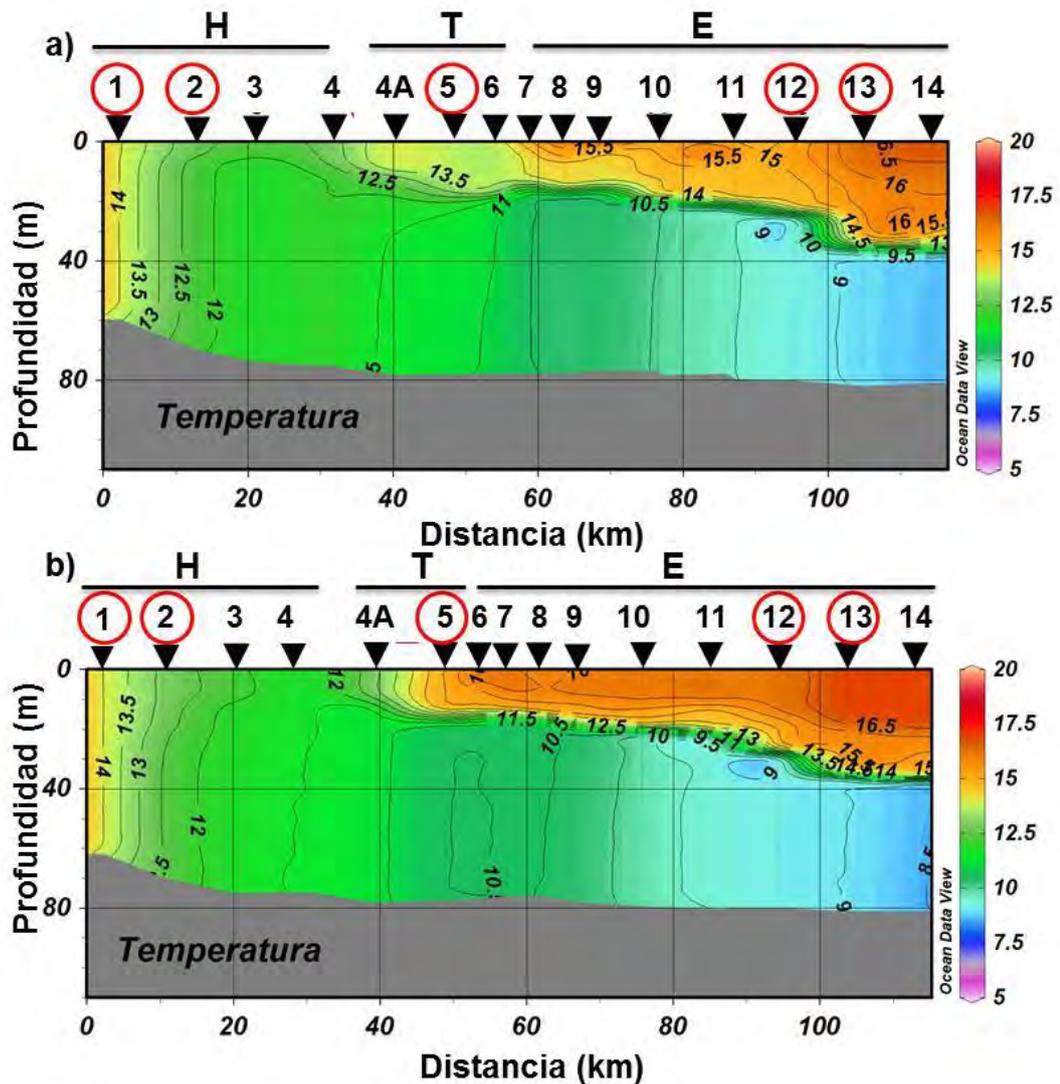


Figura 3.3. Perfiles de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) durante día (a) y noche (b) en el sistema frontal de Península Valdés en diciembre de 2008. H: zona homogénea; T: zona de transición; E: zona estratificada. Se indican las estaciones oceanográficas y en rojo las estaciones donde se tomaron muestras de zooplancton (estaciones 1, 2, 5, 12 y 13).

En la figura 3.4 se muestra la estimación satelital de la concentración de clorofila *a* superficial. Se observó una elevada concentración de Chl-*a* con valores que oscilaron entre 5-7 mg m⁻³ en las zonas de transición y estratificada, en cambio en la zona homogénea ésta fue de 1- 2 mg m⁻³.

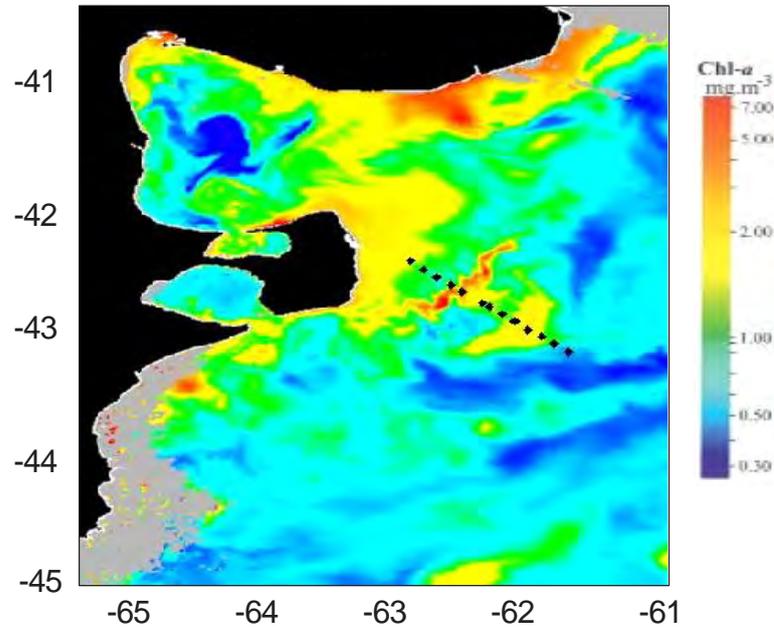


Figura 3.4. Distribución de clorofila *a* superficial durante diciembre 2008. Datos tomados de la red ANTARES (www.antares.ws).

Durante el día, la mayor abundancia de *O. dioica* se encontró en la zona de transición y en la estación 13 (zona estratificada) (Fig. 3.5 a). Las abundancias en la capa superior e inferior fueron significativamente diferentes (prueba de Wilcoxon, $p: 0,014$), principalmente en la estación 5 (zona de transición) donde se encontró una mayor densidad en la capa superior (724 Ind. m⁻³), en cambio durante la noche (Fig. 3.5 b) las densidades fueron similares entre ambas capas (prueba de Wilcoxon, $p: 0,4$). Tanto de día como de noche en la zona homogénea, la abundancia de *O. dioica* fueron similares en la capa superior e inferior.

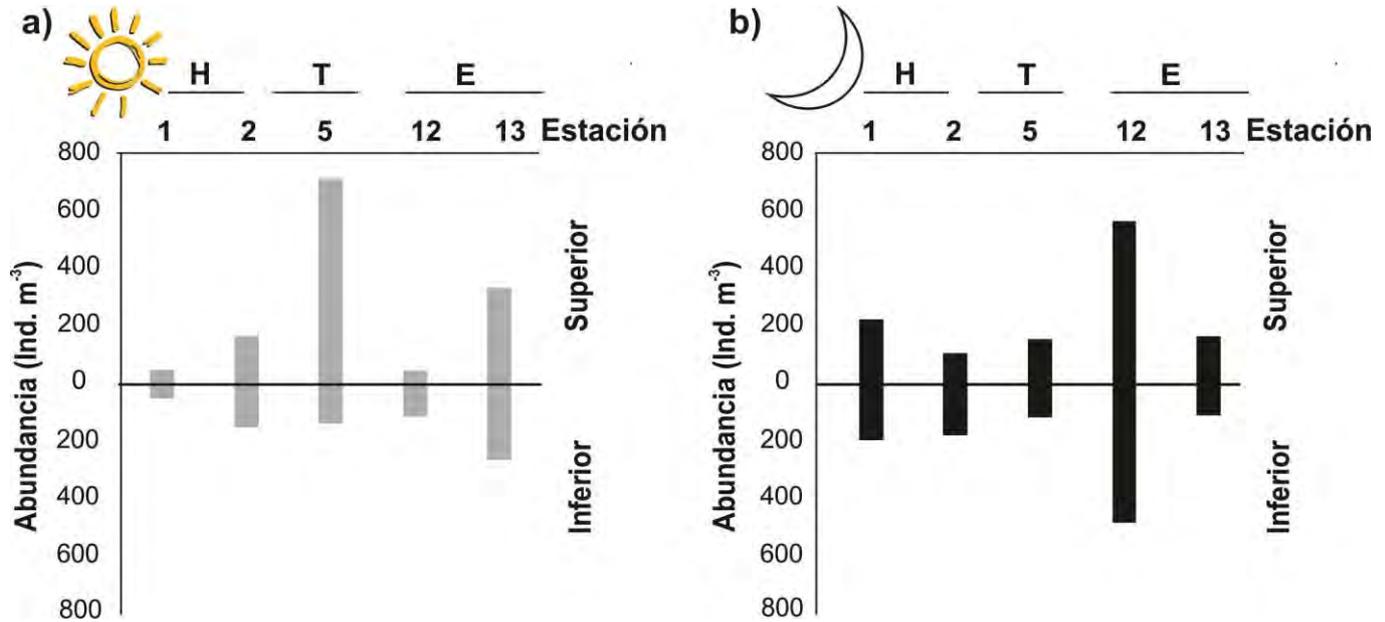


Figura. 3.5. Abundancia (Ind. m⁻³) de *O. dioica* en los dos niveles (superior e inferior) de la columna de agua muestreados de día (a) y de noche (b) en el sistema frontal de Península Valdés. H: zona homogénea (Est. 1 y Est. 2); T: zona de transición (Est. 5); E: zona estratificada (Est. 12 y Est. 13).

Al comparar la estructura de tallas de *O. dioica* entre la capa superior e inferior de la columna de agua en los tres sectores del frente (Fig. 3.6; Tabla 3.2) se observó el siguiente patrón: en el área homogénea no se encontraron diferencias significativas entre el nivel superior e inferior ni durante el día ni durante la noche. En cambio en el área de transición la estructura de tallas mostró un patrón vertical similar durante el día ($X^2: 3,43$; $p: 0,94$) pero diferente durante la noche ($X^2: 44,89$; $p < 0,05$) cuando se encontraron tallas más grandes (1100 - 1400 μm) en el nivel superior. En el área estratificada el patrón vertical fue diferente durante el día y la noche encontrándose las mayores tallas (1100 - 1500 μm) por encima de la termoclina (nivel superior) durante la noche y por debajo de la termoclina (nivel inferior) durante el día.

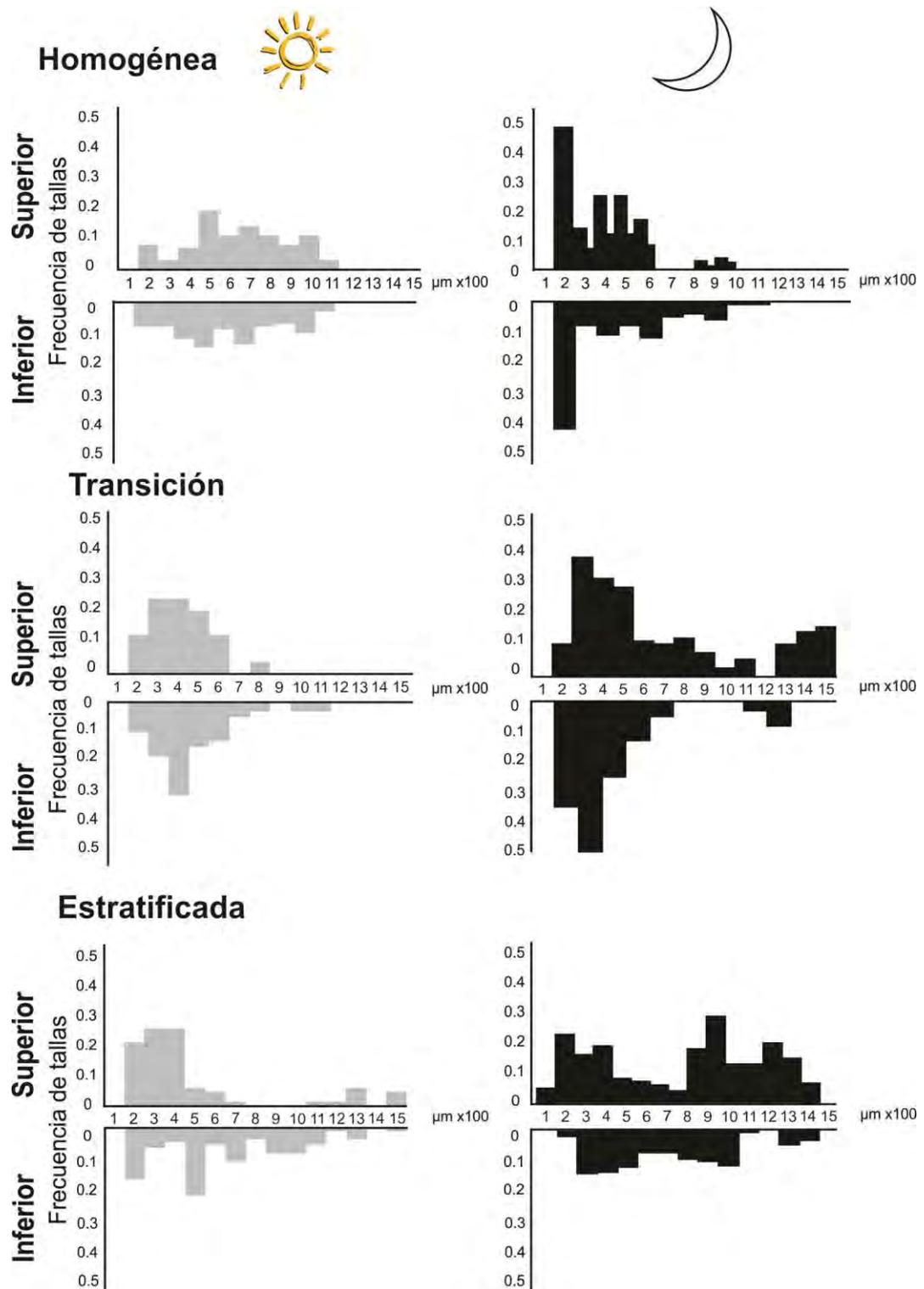


Figura. 3.6. Estructura de tallas (largo del tronco, μm) de *O. dioica* en los dos niveles (superior e inferior) de la columna de agua muestreados de día y de noche en las zonas homogénea, transición y estratificada de Península Valdés.

Tabla 3.2. Comparación de la estructura de tallas de *O. dioica* entre los niveles superior e inferior de la columna de agua durante el día y la noche en los diferentes sectores del frente. X^2 : estadístico Chi-cuadrado. En negrita se marcan las diferencias significativas ($p < 0,05$).

	Día		Noche	
	X^2	P	X^2	P
Zona homogénea	8,80	0,72	15,19	0,09
Zona de transición	3,43	0,94	44,89	<0,05
Zona estratificada	55,75	<0,05	77,09	<0,05

Una mayor abundancia de *O. dioica* (capa superior + capa inferior) se correlacionó positivamente con una mayor concentración de Chl-*a* superficial (correlación de Pearson: 0,9, $p < 0,05$). En ambas áreas se encontró un elevado número de apendicularias bien alimentadas, conteniendo 3 pellets en su tracto digestivo (Fig. 3.7). El porcentaje de éstas en cada nivel se indica para las tres zonas de día y de noche (Tabla 3.3). Durante el día en el área de transición se encontró un 70,6% de apendicularias con 3 pellets en el nivel superior mientras que fue del 30,3% en el nivel inferior. A la noche en el área estratificada se detectó la misma tendencia (54,15% en el nivel superior y 28,5% en el nivel inferior). En cambio en la zona homogénea en cada nivel, se encontró un porcentaje considerablemente menor ($< 25\%$) tanto de día como de noche.



Figura 3.7. Fotografía de *O. dioica* tomada de la Est. 5 (transición) de la campaña CC-01/08, donde se observa la presencia de 3 pellets en su tracto digestivo.

Tabla 3.3. Porcentaje de ejemplares de *O. dioica* bien alimentadas durante el día y la noche en los niveles superior e inferior, en las zonas homogénea, transición y estratificada de Península Valdés.

% <i>O. dioica</i> bien alimentadas			
	Niveles	Superior	Inferior
Zona homogénea	Día	11,50	12,90
	Noche	23	18,50
Zona de Transición	Día	70,60	30,30
	Noche	43,40	38,50
Zona estratificada	Día	29,70	14,85
	Noche	54,15	28,50

En cuanto al patrón de MVD de *O. dioica* en la zona de transición (Est. 5) se observó que su abundancia fue mayor en la capa superior durante el día (85%) (Fig 3.8). A la noche la abundancia se encontró igualmente distribuida por encima y debajo de la termoclina, sin embargo se observó un mayor porcentaje de ejemplares maduros a la noche en superficie.

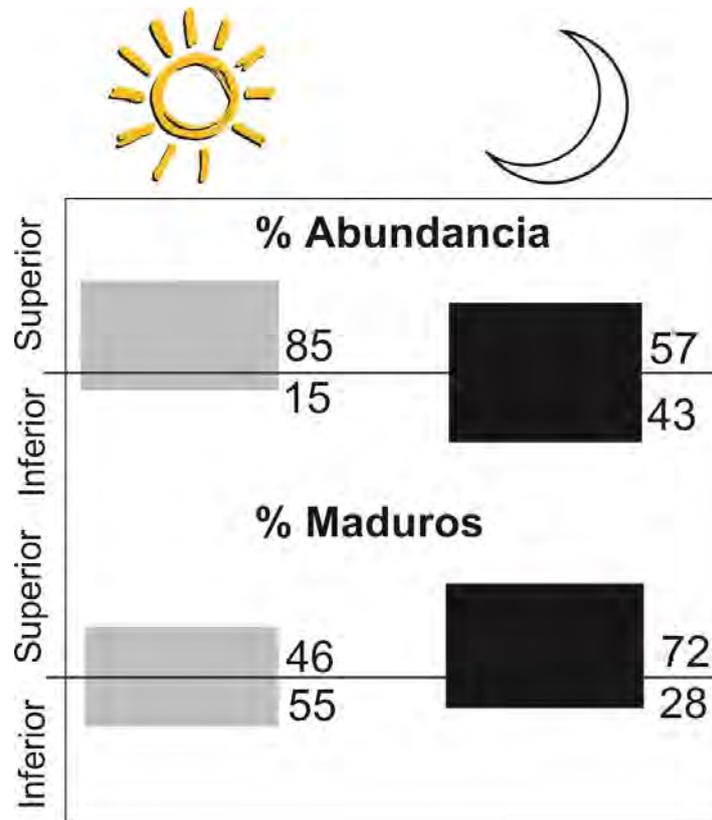


Figura 3.8. Porcentaje de la abundancia (ind m^{-3}), y de organismos maduros de *O. dioica* en las capas superior e inferior de la zona de transición (Est. 5) durante el día y la noche. El número en cada barra es el porcentaje correspondiente.

DISCUSIÓN

El patrón de distribución vertical de *O. dioica* fue diferente durante el día y la noche en los distintos sectores del sistema frontal. Durante la noche se encontraron las mayores tallas por encima de la termoclina en la zona de transición y estratificada. En la zona homogénea el patrón de tallas fue similar en ambos niveles de la columna de agua tanto de día como de noche, siendo el grado de estratificación el principal factor que afectaría la distribución vertical de esta especie.

Tomita et al. (2003), en el Mar de Japón (Toyama Bay), observaron que las apendicularias, principalmente *Oikopleura longicauda* se encontraban en los primeros 50 m de la columna de agua asociado a la mayor concentración de Chl-*a* tanto de día como de noche. Estos autores concluyeron que su patrón de distribución vertical dependía en gran medida de la disponibilidad de alimento. Esto es acorde con los resultados obtenidos, ya que en este estudio se encontró mayor abundancia de *O. dioica* por encima de la termoclina, principalmente en la estación 5 (zona de transición), pudiendo vincularse ésto con una mayor disponibilidad de alimento (> Chl-*a*). Asimismo, en la zona de transición y estratificada se encontró un gran porcentaje de individuos bien alimentados. Por lo tanto, se puede inferir que en el momento del muestreo se encontraban en activa alimentación. En cambio en la zona homogénea donde el alimento está igualmente distribuido (y es menor la concentración de Chl-*a* superficial), no se observaron diferencias en su distribución vertical y se encontraron pocas apendicularias con 3 pellets en su tracto digestivo. Por lo tanto, las zonas de transición y estratificada serían áreas más favorables para el desarrollo de esta especie, siendo también áreas favorables para el desarrollo de otros grupos planctónicos. En esta misma campaña Derisio (2012) observó que los copépodos fueron más

abundantes en la capa superior; mostrando un patrón de distribución vertical similar al de las apendicularias.

En la zona homogénea no se observaron diferencias en la distribución vertical de *O. dioica* tanto de día como de noche. Esto probablemente se deba al movimiento vertical continuo causado por la mezcla de las aguas (Glorioso & Simpson, 1994; Mianzan et al., 2010).

Oikopleura dioica obtendría varias ventajas al vivir en las zonas de transición y estratificada. Una de ellas sería que los juveniles tendrían más alimento en la superficie, además la mayor temperatura en estas zonas favorecería su crecimiento. Se sabe que estos larváceos presentan una sola puesta de huevos durante su ciclo de vida (Deibel & Lowen, 2012), por lo que sería más ventajoso desovar en un área con condiciones más favorables para la supervivencia y desarrollo de sus juveniles. La migración vertical diaria es una adaptación de los organismos ya sea para alimentarse, evadir a los predadores y/o reproducirse (Ringelberg, 2010; Dypvik et al., 2012). En la estación de transición (Est. 5), la cual fue muestreada en la misma fecha durante el día y la noche, se observó el siguiente patrón de MVD: los individuos maduros se encontraron en superficie durante la noche en cambio durante el día su distribución fue similar por arriba y por debajo de la termoclina. Esto estaría relacionado con el comportamiento reproductivo de esta especie. Experimentalmente (Lombard et al., 2009) observaron que individuos maduros de esta especie abandonaban sus casas y nadaban a superficie a liberar sus huevos. Los machos maduros poseen gónadas de color naranja brillante siendo en las hembras de color rosa (Gorsky & Palazzoli, 1989; Fenaux, 1998). Esta estrategia de natación a superficie, combinada con la coloración peculiar de las gónadas también implicaría que estarían más expuestos a ser detectados visualmente por sus predadores. Por otra parte, se sabe que las apendicularias de tallas mayores son más propensas a ajustar su profundidad en la columna de agua que aquellas más pequeñas (Lombard, 2006). En este estudio, los individuos más

pequeños (LT: 100 a 800 μm) se encontraron en ambas capas (superior e inferior) durante el día y la noche, y los individuos más grandes (LT > 800 μm) fueron más frecuentes en la capa inferior durante el día posiblemente debido a que regularían su profundidad en la columna de agua.

Si bien en la zona estratificada se encontró el mismo patrón de tallas que en la zona de transición, no es posible concluir que esto responda a una MVD, dado que las muestras de día y noche fueron tomadas días distintos (hasta 3 días de diferencia).

El comportamiento migratorio de los animales, es una estrategia para evitar a los predadores visuales (Lampert, 1993). En esta misma campaña, en la zona de transición y estratificada Derisio (2012) y Pájaro (com. pers) también observaron un patrón de distribución vertical de potenciales predadores de *O. dioica* (Fig. 3.9). Los quetognatos en la zona homogénea se encontraron igualmente distribuidos durante el día y la noche en cambio en las zonas de transición y estratificada, se encontraron sólo por debajo de la termoclina durante el día, y fueron más abundantes en las capas superiores durante la noche, principalmente en las estaciones estratificadas. Los ctenóforos fueron más abundantes en la capa superior en las zonas de transición y estratificada, tanto en los muestreos de día como de noche. En cuanto a las larvas de *E. anchoita*, éstas fueron más abundantes en la capa por debajo de la termoclina durante el día y en la capa superior durante la noche. Si comparamos el patrón de distribución vertical de las apendicularias y la de sus potenciales predadores, éste fue similar al de los ctenóforos en las zonas de transición y estratificada ya que durante el día ambos se encontraron principalmente en la capa superior. El de las larvas de *E. anchoita* fue similar al de los quetognatos, dado que fueron más abundantes por debajo de la termoclina durante el día. Cabe destacar que durante la noche, todos estos potenciales predadores (ctenóforos, quetognatos y larvas de anchoita) de *O. dioica* se encontraban en la

capa superior de la termoclina probablemente alimentándose. Se sabe que los quetognatos detectan las presas por los movimientos, por lo que el movimiento de la cola de las apendicularias las hace susceptibles a ser detectadas, sobre todo cuando están nadando fuera de sus casas, durante el desove (Feigenbaum, 1991; Tönnesson & Tiselius, 2005). En el Mar Negro, Shiganova (2005) observó que la abundancia de *O. dioica* disminuía drásticamente después de la invasión del ctenóforo *Mnemiopsis leidyi*.

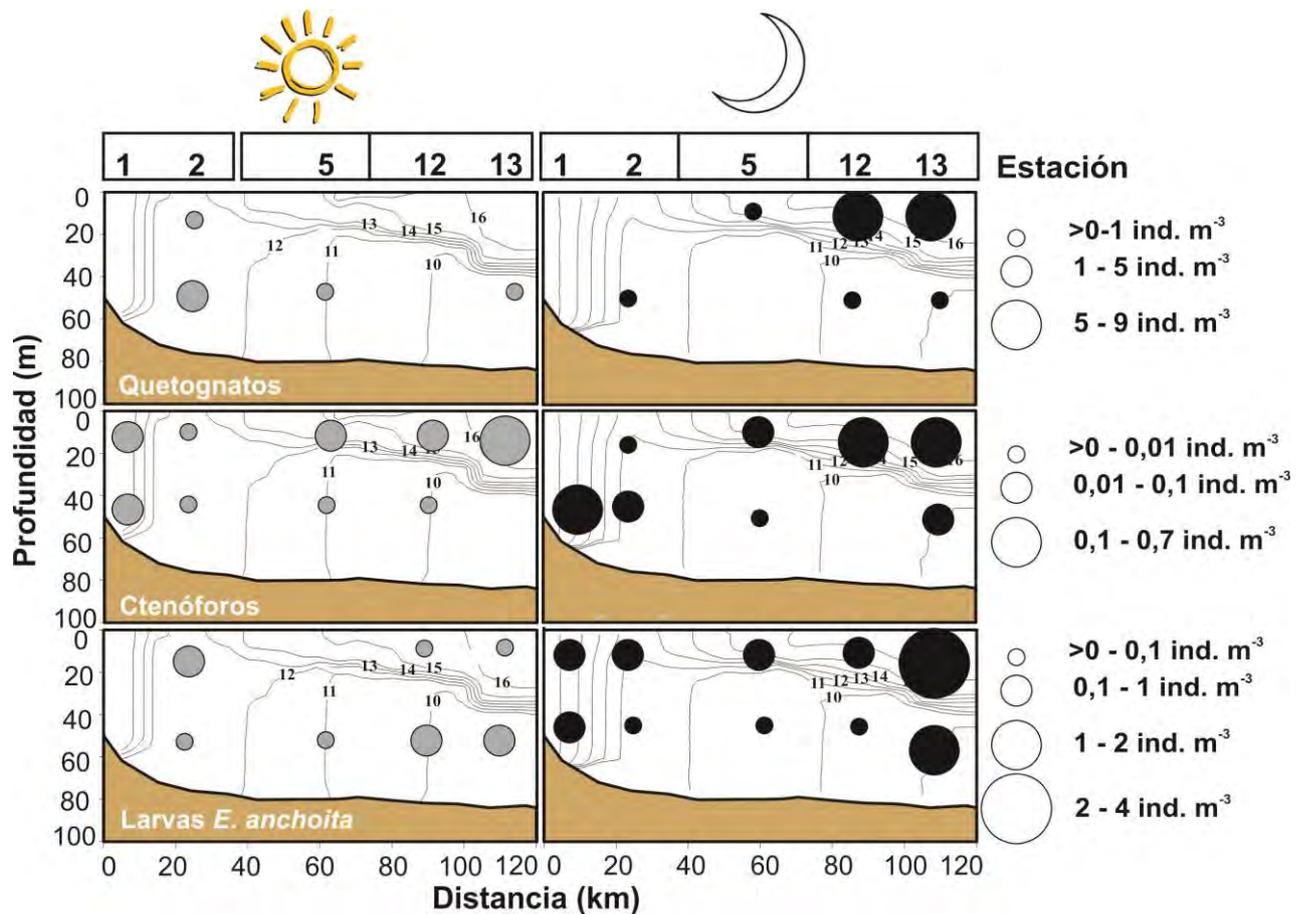


Figura. 3.9. Distribución vertical de la abundancia de quetognatos (*Sagitta* sp), ctenóforos (*M. leidyi*) y larvas de *E. anchoita* durante el día (color gris) y la noche (color negro) en el sistema frontal de Península Valdés. Datos de quetognatos y ctenóforos modificados de Derisio (2012). Datos de abundancia de anchoíta brindados por el Dr. Pájaro (INIDEP).

En la figura 3.10 se muestra un esquema donde se discuten las posibles causas de los patrones observados en *O. dioica* en los distintos sectores del frente. Dada la poca movilidad que presentan estos organismos, su comportamiento migratorio estaría directamente influenciado por las condiciones físicas de la columna de agua. En la zona homogénea, no se observaron diferencias en su distribución vertical, postulando que debido al fenómeno de mezcla, tampoco realizarían una MVD. En la zona de transición se observó que individuos maduros de *O. dioica* de tamaño más grande realizan MVD. En la zona estratificada si bien no se puede concluir que las diferencias observadas por encima y debajo de la termoclina durante el día y la noche respondan a una MVD (muestras tomadas con 3 días de diferencia), las condiciones físicas de la columna de agua es similar a la de la zona de transición. Ambas presentan una termoclina, con condiciones óptimas por encima de ella (mayor concentración de Chl-*a* superficial) por lo que se postula que *O. dioica* realizaría una MVD para alimentarse. Por otro lado, dado que individuos maduros y de mayor talla se encontraron en superficie durante la noche, se postula una MVD para reproducirse; esta especie tiene el hábito de nadar a superficie para liberar los huevos y además las tallas grandes pueden regular la profundidad en la columna de agua. Dado que en estas zonas Derisio, (2012) y Pájaro (com.pers.) encontraron la mayor abundancia de los potenciales predadores visuales de *O. dioica* (quetognatos, y larvas de anchoíta) se postula que individuos grandes de *O. dioica* realizarían una MVD para escapar de ellos y de esta forma disminuir la posibilidad de ser detectados por los mismos.

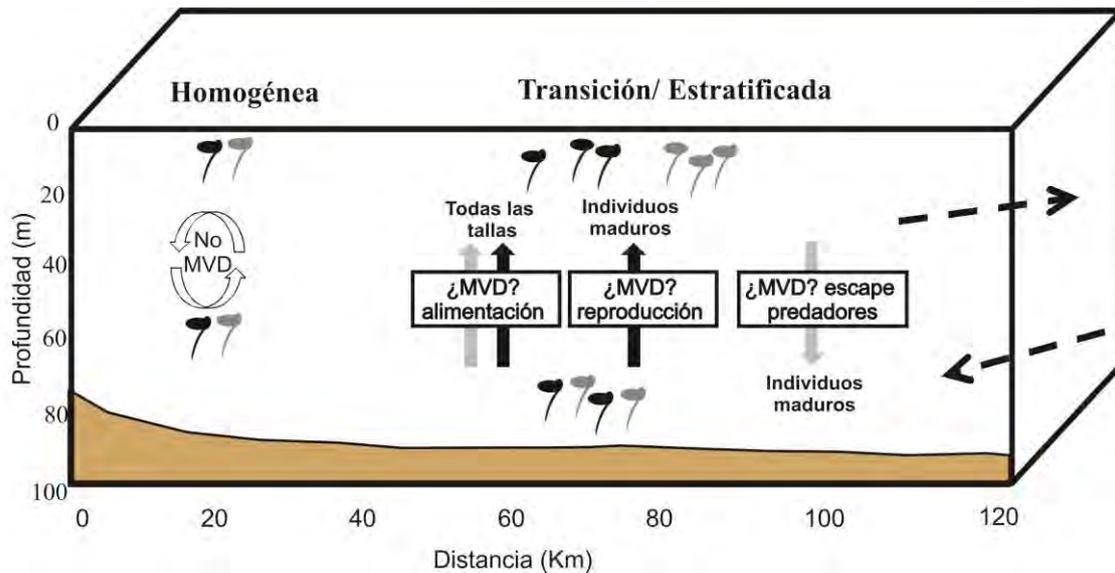


Figura. 3.10. Esquema de las posibles causas de la migración vertical diaria (MVD) de *O. dioica* por encima y debajo de la termoclina en los distintos sectores del frente de Península Valdés. Colores gris y negro: día y noche respectivamente; líneas punteadas indican el sistema de circulación en dos capas.

CAPÍTULO IV: Ciclo estacional del mesozooplancton en una estación costera norpatagónica (45°19'S; 65°03'O), Chubut

INTRODUCCIÓN

En zonas de latitudes medias y polares, las historias de vida del zooplancton y sus estrategias comportamentales, han evolucionado en respuesta a ciclos estacionales, en la disponibilidad de alimento, riesgos de predación y condiciones abióticas de modo de optimizar sus fitness (eg. reproducción) a lo largo del año (Varpe, 2012). Los estudios a largo plazo proporcionan información crucial acerca de la dinámica del ecosistema y facilitan las comparaciones entre distintos ambientes, pudiendo abordar cuestiones claves como el efecto del cambio climático sobre los ecosistemas (Drinkwater et al., 2010; Perry et al., 2010). Como resultado del Workshop *“Impact of climate variability on marine ecosystems: a comparative approach”* organizado en 2006 por el programa de monitoreo GLOBEC (Global Ocean Ecosystem Dynamics) se han publicado numerosos trabajos que abordan diferentes aspectos de las fluctuaciones del plancton (Ej. Bakun, 2010; Brander, 2010; Emeis et al., 2010; Mackas & Beaugrand, 2010; Overland et al., 2010; Wang et al., 2010). El mensaje final de estos autores es identificar futuros cambios en los ecosistemas marinos como por ejemplo en biomasa, estructura de tallas, composición de especies, distribución, crecimiento, reproducción, reclutamiento y mortalidad en las poblaciones. Los muestreos sostenidos en el tiempo son esenciales para monitorear, evaluar y predecir estos cambios en la estructura de los ecosistemas. Estos cambios pueden manifestarse en distintas escalas espaciales y/o temporales y, a través de muestreos a lo largo del tiempo, se puede investigar el impacto que el Cambio Climático Global podría eventualmente producir sobre los ecosistemas marinos (Gorsky et al., 2005; Hays et al., 2005).

Uno de los factores asociados al cambio climático global es el aumento de la radiación ultravioleta B (UVB). En los últimos años se han realizado numerosos estudios tendientes a evaluar los efectos del aumento en los niveles de UVB sobre los organismos marinos y de agua

dulce. Se sabe que aún en sus niveles normales la UVB causa efectos negativos en numerosas especies (Häder et al., 2007). En la zona de estudio, se monitorea la radiación solar en forma continua, siendo mayor en verano la radiación ultravioleta A y B (UVA, UVB) y la radiación fotosintética activa (PAR). Esta zona se caracteriza por presentar baja nubosidad durante todo el año, siendo las radiaciones mayores si se compararan con otras zonas de la misma latitud (Orce & Helbling, 1997; Villafañe et al., 2001; 2004 a; Helbling et al., 2005).

Los estudios de series temporales y espaciales se han incrementado en el último tiempo, en varios lugares del mundo, con el fin de estudiar exhaustivamente ciclos anuales del zooplancton (Loots et al., 2009; Eloire et al., 2010 y referencias).

En la zona bonaerense del Mar Argentino existe desde el año 2000 una Estación permanente de estudios ambientales (EPEA, 38°28'S, 57°41'O). A través de ella, se ha conocido la dinámica estacional de distintos componentes del mesozooplancton como copépodos, cladóceros, quetognatos y apendicularias entre otros, y la relación con los pulsos de fitoplancton en esa zona. En invierno predominan copépodos grandes como *Calanoides carinatus* en coincidencia con una alta concentración de clorofila *a* y de microfitoplancton. En cambio en verano, cuando predomina el picoplancton, se encuentran especies más pequeñas (< 1 mm) como *Paracalanus parvus* y *Oithona nana*. Las apendicularias son el segundo grupo dominante, siendo *Oikopleura dioica* la especie más abundante seguida de *O. fusiformis* y *Fritillaria borealis* (Viñas et al., 2002; Daponte et al., 2004; Aguirre et al., 2006; Lutz et al., 2006; Capitanio et al., 2008; Viñas et al., 2013). En el estuario de Bahía Blanca la dinámica temporal del mesozooplancton han sido ampliamente investigado (e.g. Hoffmeyer, 2004; Hoffmeyer et al., 2008; Menéndez et al., 2011). Garibotti (2012) estudió la dinámica temporal del mesozooplancton siendo los copépodos *Acartia tonsa* y *P. parvus* más abundantes en los meses de verano si bien se encontraron durante todo el ciclo anual.

En la sección Patagonia austral del Mar Argentino, en cambio sólo hay trabajos estacionales sobre las fluctuaciones del zooplancton. Por ejemplo, Sabatini et al., (2001) observaron en primavera mayor abundancia y número de especies de copépodos que en otoño, predominando la fracción de tamaño < 5 mm. *Drepanopus forcipatus* es la especie dominante en casi toda el área, constituyendo hasta el 90 % de la abundancia. *Calanus australis* es relativamente más importante en otoño, período en que dominó, en particular en Bahía Grande. En Ushuaia, Biancalana & Torres (2011) estudiaron la variación estacional del zooplancton en Bahía Encerrada destacando la presencia de algunas especies oportunistas de copépodos como *Euritemora americana* adaptadas a las condiciones de eutrofización locales. También Aguirre et al. (2012) estudiaron la variación estacional del mesozooplancton en diferentes bahías (Lapataia, Ensenada, Golondrina, Ushuaia y Brown) siendo mayor la riqueza de especies en los meses de septiembre y noviembre donde predominaron los copépodos *Oithona similis*, *Ctenocalanus citer* y *D. forcipatus* y las larvas del meroplancton asociadas a altas concentraciones de clorofila *a*.

El mayor caudal de conocimiento sobre los ciclos anuales del mesozooplancton se encuentra en áreas costeras bonaerenses del Mar Argentino, siendo aún escasa la información sobre los ciclos estacionales en el norte patagónico. En el presente capítulo se apunta a contribuir en este sentido, seleccionando como foco de estudio una estación costera norpatagónica ubicada en Bahía Engaño (43°19' S 65°03' O), Chubut. En ella ya se ha estudiado exhaustivamente el ciclo anual del fitoplancton. Los valores de clorofila *a* varían estacionalmente entre 0,5 - 100 µg Chl-*a* l⁻¹, a excepción del invierno, período en el cual supera el valor máximo debido a la floración de la diatomea *Odontella aurita* (> 20 µm) (Barbieri et al., 2002; Villafañe et al., 2004 a; 2013). Durante el verano estos autores han determinado que las poblaciones nanoplanctónicas (< 20 µm) están dominadas por clorofitas, cianofitas y diatomeas, mientras que las microplanctónicas (> 20 µm) están

dominadas sólo por diatomeas (Villafañe et al., 2004 a; 2008; Halac et al., 2011).

El objetivo específico de este capítulo es:

Obj. 4.1) Analizar las fluctuaciones temporales en la abundancia, y composición de especies y su relación con variables ambientales en la estación costera norpatagónica ($45^{\circ}19'S$; $65^{\circ}03'W$), Bahía Engaño (Chubut) a lo largo de un ciclo (agosto 2010-febrero 2012).

MATERIALES Y MÉTODOS

Para analizar un ciclo estacional en una estación costera norpatagónica (45°19' S; 65°03' O) (Fig. 4.1) se tomaron muestras de zooplancton desde agosto 2010 hasta febrero 2012 con una frecuencia entre 15 y 30 días. Las muestras se tomaron utilizando una red de plancton de 67 μm (diámetro boca red: 30 cm) a bordo de un bote neumático. Se realizaron arrastres superficiales a una velocidad de 2 nudos. En la boca de la red se colocó un flujómetro para determinar el volumen de agua filtrada. Las muestras fueron preservadas con formaldehído al 2% para su posterior análisis en el laboratorio. Conjuntamente, se tomaron muestras de agua, una parte se fijó con formaldehído 5% para la posterior cuantificación del fitoplancton y otra parte se utilizó para determinar la concentración de Chl-*a*. En algunas estaciones se utilizó una sonda multiparamétrica (XLM 600, YSI, USA) para medir la temperatura y conductividad en toda la columna de agua.

En el laboratorio de la Estación de Fotobiología de Playa Unión (EFPU) se determinó la concentración de Chl-*a* (fracción total y < 20 μm) mediante el método fluorométrico (Holm-Hansen & Riemann, 1978). Para ésto se filtraron 500 ml de agua en filtros GF/F para cada una de las dos fracciones; para la fracción de Chl-*a* < 20 μm , el agua se filtró previamente por un tamiz de ese tamaño de poro.

Las muestras de zooplancton fueron analizadas en el laboratorio de Zooplancton Marino (FCEN, UBA) utilizando lupa binocular y microscopio. Se cuantificaron todos los grupos presentes y se estimó la densidad de cada uno (individuos m^{-3}) a partir del volumen de agua filtrada en cada muestreo. Los copépodos fueron identificados a nivel de especie según la bibliografía específica (Ramírez, 1970; Boltovskoy, 1999). En éstos, se diferenciaron estadios de desarrollo (nauplii y copepoditos I-III y IV-V). El resto de los grupos taxonómicos fueron

identificados a nivel de clase. Se midió el largo del prosoma de los copéodos con ocular micrométrico.

Los datos de la identificación de las especies de fitoplancton y su cuantificación fueron brindados por la Dra. Villafañe (EFPU). Por otro lado se cuenta con datos de radiación ultravioleta (UVB, UVA) y PAR de todos los períodos de muestreo medidos rutinariamente en la EFPU; los mismos fueron generados diariamente utilizando un radiómetro de banda ancha ELDONET.

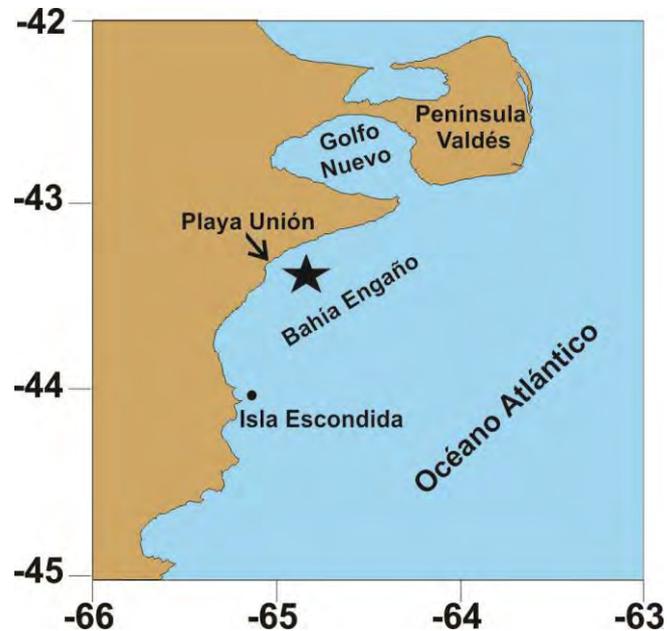


Figura 4.1. Estación norpatagónica ($45^{\circ}19'S$; $65^{\circ}03'O$) de muestreo, Bahía Engaño, Chubut (★). Período estudiado: Agosto 2010 a Febrero 2012.

Con el propósito de realizar una comparación estacional del zooplancton se utilizaron los siguientes índices ecológicos para estimar la biodiversidad:

- a) Índice de igualdad de Pielou o equitatividad (J') (Pielou, 1969). La equitatividad se considera máxima cuando todas las especies presentan igual representatividad numérica y es mínima cuando una sola especie domina plenamente sobre las demás.
- b) Índice de riqueza específica de Margalef (d) (Margalef, 1958). A través de este índice se calcula la riqueza de especies, el cual es independiente del tamaño de la muestra.
- c) Índice de diversidad de Shannon- Wiener (H') (Shannon & Wiener, 1949). La diversidad específica es un atributo de la comunidad que resulta de un conjunto de interacciones entre las especies de un lugar y relaciona distintos aspectos como: la riqueza, el número de especies presentes en la comunidad y la equitatividad. Este índice mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a qué especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una muestra en la que todas las especies están representadas. Por lo tanto, tenderá a cero cuando la muestra contenga sólo una especie y será máximo cuando todas las especies estén representadas por el mismo número de individuos, es decir, cuando la comunidad presente una distribución equitativa de las abundancias (Magurran, 2004).

Estos índices fueron calculados utilizando el paquete informático Primer 5.0 (Clarke & Warwick, 1994) a través de las siguientes fórmulas:

$$d = (S - 1) / \log N$$

$$H' = -\sum [p_i (\log_2 p_i)]$$

$$J' = H' / \log S$$

donde:

S= número total de especies o taxones,

N= número total de individuos observados,

P_i = proporción de la especie o taxón *i* en la muestra (N_i/N).

Con el fin de representar a la comunidad estudiada a lo largo del ciclo estudiado y determinar grupos internamente homogéneos y heterogéneos entre sí de acuerdo a la abundancia de las especies de copépodos registrados, se aplicó un análisis de conglomerados (*Cluster*) por el método jerárquico (Clarke & Warwick, 1994). Luego los grupos hallados en el cluster fueron dispuestos espacialmente a través de un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (*MDS*) de acuerdo con la similitud entre las muestras. La bondad de ajuste de este método de ordenación se calcula mediante una medida de estrés que es una medida de la distorsión entre las similitudes y las distancias en el mapa de ordenamiento. El objetivo de este análisis es construir una configuración de ordenación que minimice el estrés aproximándolo a cero (ajuste perfecto).

Ambas técnicas (*cluster* y *MDS*) se basan en matrices triangulares utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis (1957) sobre una matriz de datos de abundancia transformados a log (x+1) con el fin de mejorar la contribución de los taxones menos abundantes.

Para examinar la contribución de cada taxón a la similitud dentro de un grupo y a la disimilitud entre los grupos, se aplicó un análisis de similitud porcentual (*SIMPER*) utilizando el índice de similitud de Bray-

Curtis. Para el análisis del *Cluster*, *MDS* y *SIMPER* se utilizó el paquete informático PRIMER 5.0

Para analizar la relación entre las variables abióticas (temperatura, radiación PAR, UVA y UVB) y bióticas (abundancia de cada de uno de los grupos de fitoplancton y abundancia de las especies de copépodos) se realizó un análisis de componentes principales (ACP). Se utilizó el paquete informático InfoStat versión 2013 (Di Renzo et al., 2013).

RESULTADOS

En la figura 4.2 se muestra la concentración de Chl-*a* de la fracción total y < 20 μm desde agosto 2010 a febrero 2012. La mayor concentración de Chl-*a* total se encontró en agosto de ambos años ($6,23 \pm 0,64$; $6,62 \pm 0,47 \mu\text{g l}^{-1}$ respectivamente). La concentración de Chl-*a* <20 μm fue alta en los meses de primavera y verano con alrededor de un 80% de la clorofila total.

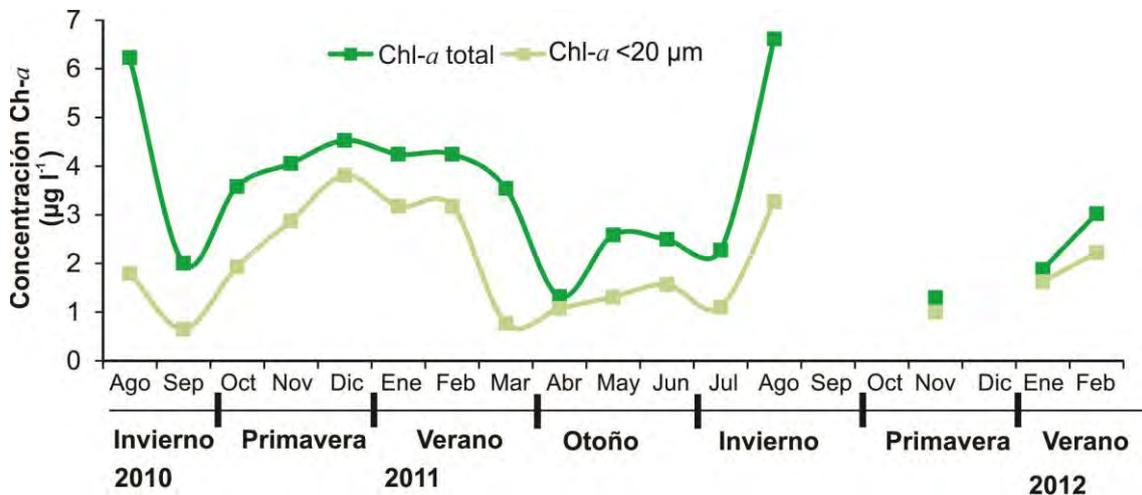


Figura 4.2. Concentración ($\mu\text{g l}^{-1}$) de Chl-*a* total y < 20 μm de las muestras tomadas durante agosto 2010 y febrero 2012 en la estación costera de Bahía Engaño, Chubut. En los meses de septiembre, octubre y diciembre 2011 no fue posible tomar muestras.

La mayor abundancia de fitoplancton total se observó en agosto de 2011 (Fig. 4.3). En cuanto a su composición, los flagelados dominaron durante la mayor parte del ciclo, el porcentaje de diatomeas fue mayor en los meses de agosto de 2010 y 2011 (71 y 83 %, respectivamente), encontrándose principalmente *Odontella aurita* y *Thalassiosira* sp. En los meses de verano, predominaron los flagelados (~90 %), correspondiendo a la fracción nanoplanctónica (<20 μm), en coincidencia con el predominio de la fracción de Chl-*a* < 20 μm . Los dinoflagelados fueron poco abundantes en todo el ciclo estudiado, con un valor máximo en diciembre del 2010 de 67 Cél. ml^{-1} , lo que correspondió a un 3,51% de la abundancia total.

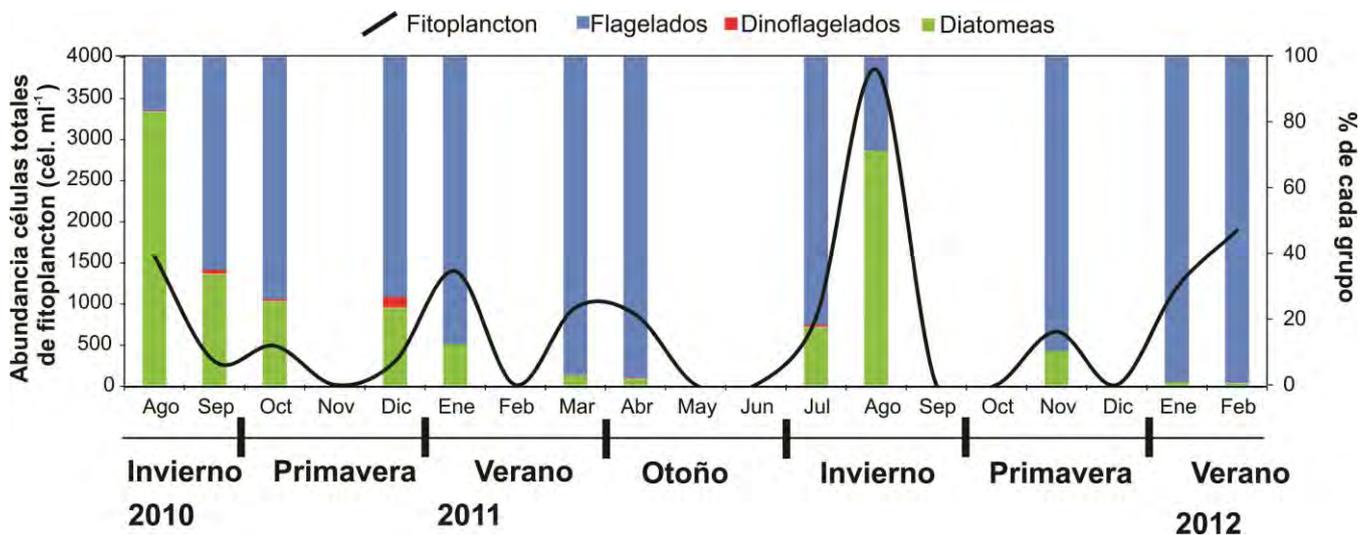


Figura 4.3. Abundancia de fitoplancton total (Cél. ml^{-1}) y porcentaje de flagelados, dinoflagelados y diatomeas durante agosto 2010 a febrero 2012 en la estación costera norpatagónica, Bahía Engaño, Chubut.

Se cuantificaron 8 grupos mesozooplanctónicos (larvas poliquetos, ostrácodos, copépodos, cladóceros, anfípodos, larvas de decápodos, larvas de cirripedios y apendicularias). La clasificación de los taxones mencionados se detalla en la tabla 4.1. Los copépodos superaron ampliamente al resto de los grupos en términos de riqueza de especies y abundancia. Se identificaron 10 especies de copépodos, pertenecientes a 8 familias. En su mayoría, se trató de copépodos calanoideos, compuesto por 6 especies, seguido de ciclopoideos y harpacticoideos con 2 especies cada uno.

Tabla 4.1. Grupos de zooplancton identificados durante agosto 2010-febrero 2012 en Bahía Engaño, Chubut.

PHYLUM ANNELIDA

CLASE POLYCHAETA

PHYLUM ARTHROPODA

CLASE OSTRACADA

CLASE CRUSTACEA

SUBCLASE COPEPODA

ORDEN CALANOIDA

FAMILIA ACARTIIDAE

Acartia tonsa

FAMILIA CENTROPAGIDAE

Centropages brachiatus

FAMILIA CLAUSOCALANIDAE

Ctenocalanus vanus

Drepanopus forcipatus

FAMILIA PARACALANIDAE

Paracalanus parvus

FAMILIA CALANIDAE

Calanoides carinatus

ORDEN CYCLOPOIDA

FAMILIA OITHONIDAE

Oithona nana

Oithona helgolandica

ORDEN HARPACTICOIDA

FAMILIA EUTERPINIDAE

Euterpina acutifrons

FAMILIA ECTINOSOMATIDAE

Microsetella norvegica

SUBCLASE BRACHIPODA

ORDEN CLADOCERA

FAMILIA PODONIDAE

Podon sp.

Evadne sp.

SUBCLASE MALACOSTRACA

ORDEN AMPHIPODA

ORDEN DECAPODA

Larvas de cangrejos

SUBCLASE THECOSTRACA

SUPERORDEN CIRRIPELIDIO

Larvas de cirripedios

PHYLUM CHORDATA

SUBPLUVMUM UROCHORDATA

CLASE APPENDICULARIA

ORDEN COPELATA

FAMILIA OIKOPLEURIDAE

Oikopleura dioica

En la tabla 4.2 se muestra la densidad de los distintos grupos del zooplancton durante el periodo estudiado y en la figura 4.4 su frecuencia relativa. Los copépodos (adultos y copepoditos) y sus nauplii fueron los más abundantes a lo largo de todo el ciclo con densidades entre 384 Ind. m⁻³ (julio 2011) y 20763 Ind. m⁻³ (febrero 2012) para los copépodos, y entre 91 Ind m⁻³ (agosto 2011) y 73154 Ind. m⁻³ (febrero 2012) para las nauplii. Las larvas de poliquetos fueron abundantes principalmente en los meses de invierno, la máxima abundancia se encontró en octubre 2010 (3146 Ind. m⁻³). Por su parte, las apendicularias sólo se encontraron en mayo del 2012 con una densidad de 57 Ind m⁻³, siendo *Oikopleura dioica* la única especie. La abundancia de los cirripedios osciló entre 5 y 458 Ind. m⁻³, los cládoceros se encontraron en pocas muestras, siendo la máxima abundancia en septiembre del 2010 (109 Ind. m⁻³). El resto de los grupos (larvas meroplanctónicas, anfipodos y ostrácodos) fueron muy poco abundantes y se encontraron en pocas muestras (ver tabla 4.2).

Tabla 4.2. Abundancia (Ind. m⁻³) de cada uno de los grupos del mesozooplancton durante el período agosto 2010-Febrero 2012. Se indica también la abundancia total. Nau Cop: nauplii de copépodos; Cop: copépodos; Nau. Cirri: nauplii cirripedios; L pol: larvas poliquetos; Clad: cldóceros; App: apendicularias; L. mero: larvas meroplanctónicas; Anf: anfipodos; Ost: ostrácodos; Abund. Total: abundancia mesozooplanctónica total.

Mes	Nau Cop	Cop	Nau Cirri	L pol	Clad	App	L mero	Anf	Ost	Abund. Total
2010										
Ago	3421	1488	145	1797	0	0	4	2	0	6856
Sep	7116	4918	254	2297	109	0	15	8	0	14717
Oct	2797	6690	0	3146	33	0	0	0	0	12665
Dic	411	525	8	0	2	0	6	0	0	953
2011										
Ene	527	10166	129	98	0	0	8	0	1	10930
Mar	1402	1817	0	8	0	0	0	0	4	3231
Abr	8682	1277	458	0	0	0	0	0	0	10417
May	275	1445	45	0	0	57	0	0	0	1822
Jul	246	384	16	1245	0	0	0	0	0	1891
Ago	91	1105	5	1658	0	0	0	0		2760
Nov	836	592	28	37	0	0	0	0	0	1493
2012										
Ene	4771	12292	27	382	8	0	5	0	1	17486
Feb	73154	20763	0	0	0	0	2	0	1	93920

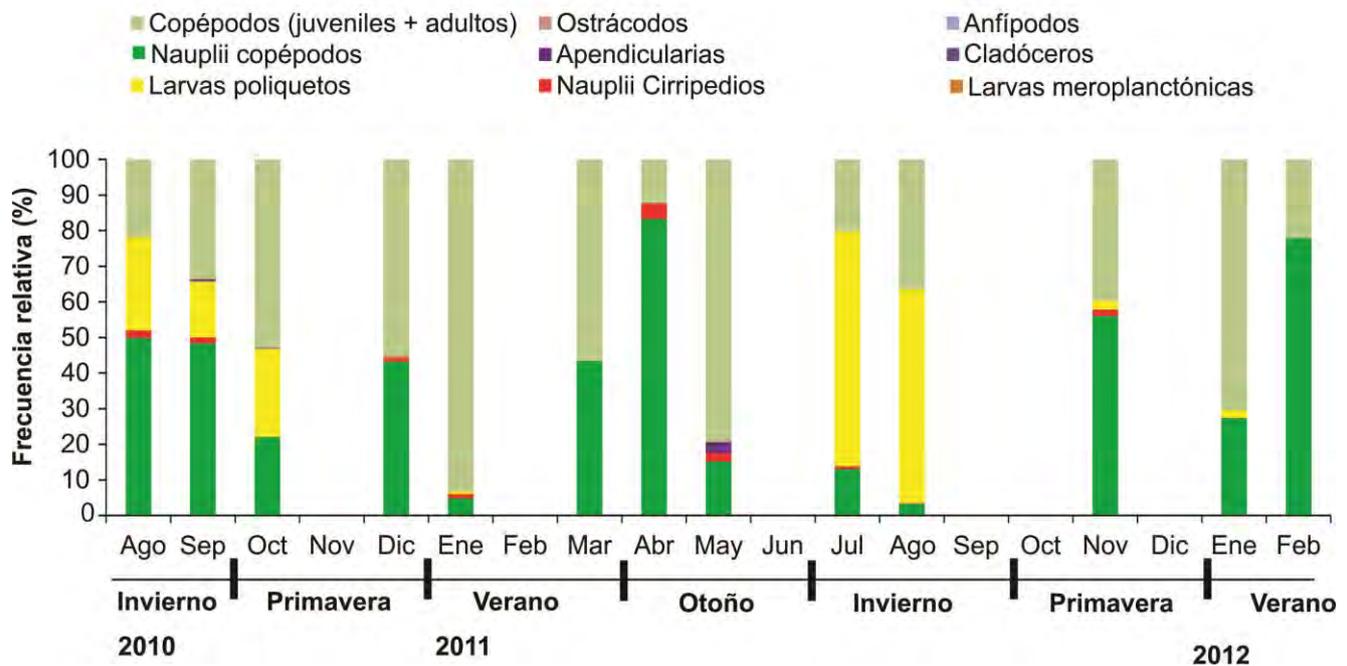


Figura. 4.4. Frecuencia relativa (%) de los grupos mesozooplanktónicos durante agosto 2010 a febrero 2012 en la estación costera norpatagónica, Bahía Engaño, Chubut.

En cuanto a los copépodos, los harpacticoideos y calanoideos fueron más abundantes que los ciclopoideos, estos últimos se encontraron principalmente en los meses de invierno pero siempre en baja densidad, siendo más abundantes los adultos (251 Ind m⁻³) (Fig. 4.5). Durante el invierno, principalmente en agosto 2010 y 2011, predominaron los calanoideos con densidades de 1061 y 940 Ind. m⁻³ respectivamente. En cambio las densidades de harpacticoideos fueron bajas o nulas. Este grupo predominó en los meses de verano y sus densidades fueron más altas que la de calanoideos, con un registro de 8815 Ind. m⁻³ en enero del 2011, y de 11331 y 14035 Ind. m⁻³ en enero y febrero del 2012 respectivamente. En particular, durante enero fueron más abundantes los adultos, mientras que en febrero las densidades entre adultos y copepoditos fueron similares.

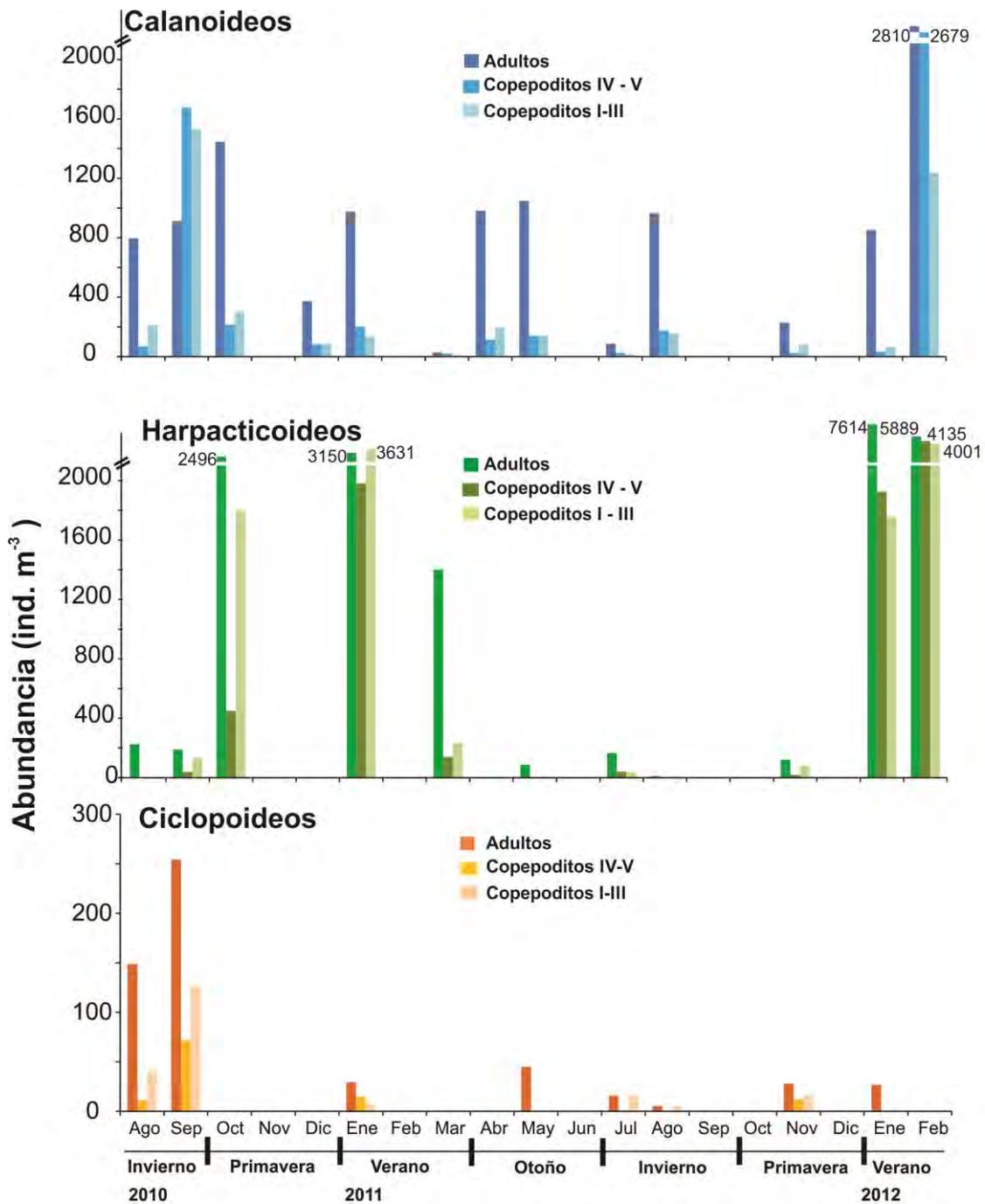


Figura 4.5. Abundancia (Ind. m⁻³) de adultos y copepoditos (I-III; IV-V) de calanoideos, harpacticoideos y ciclopoideos desde agosto 2010 a febrero 2012 en la estación costera norpatagónica, Bahía Engaño, Chubut. Nótese la distinta escala en el eje Y para ciclopoideos.

En la figura 4.6 se muestra el porcentaje de abundancia de cada especie de copépodos, observándose una marcada tendencia a lo largo de ciclo estacional: en invierno se observó mayor número de especies, éstas fueron el harpacticoideo *Euterpina acutifrons*; los calanoideos *Paracalanus parvus*, *Calanoides carinatus*, *Drepanopus forcipatus*, *Centropages brachiatus*, *Ctenocalanus vanus* y *Acartia tonsa*, y los ciclopoideos *Oithona nana* y *O. helgolandica*. En primavera las especies más abundantes fueron *A. tonsa*, seguida de *E. acutifrons* y *P. parvus*. *C. brachiatus* se encontró principalmente en la primavera 2011 (noviembre). En verano las especies presentes fueron *A. tonsa*, *P. parvus* y *E. acutifrons* siendo dominante esta última (cerca del 90% en algunos meses). En otoño predominó *A. tonsa* y *P. parvus*.

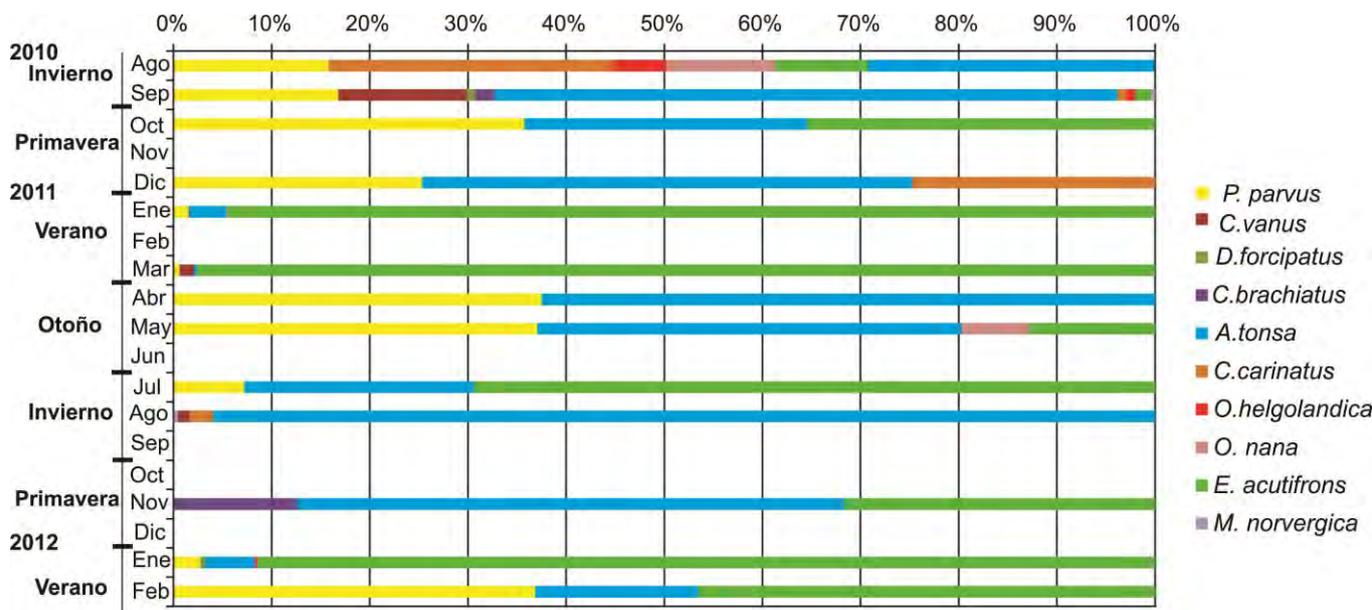


Figura 4.6. Abundancia de cada especie de copépodos (expresada en % de la abundancia total) en Bahía Engaño, Chubut durante agosto 2010 a febrero 2012.

En la figura 4.7 se muestra la abundancia total de copépodos en las distintas épocas del año y los índices de diversidad. Se observa que la mayor abundancia se encontró en verano, siendo similares en el resto del año. En cambio la riqueza (d) fue más alta en invierno al igual que el índice de Shannon- Wiener. En cambio en verano si bien la abundancia fue alta, dominó una sola especie (*E. acutifrons*), encontrándose en esta época bajos valores de los índices de Shannon-Wiener y de equitatividad.

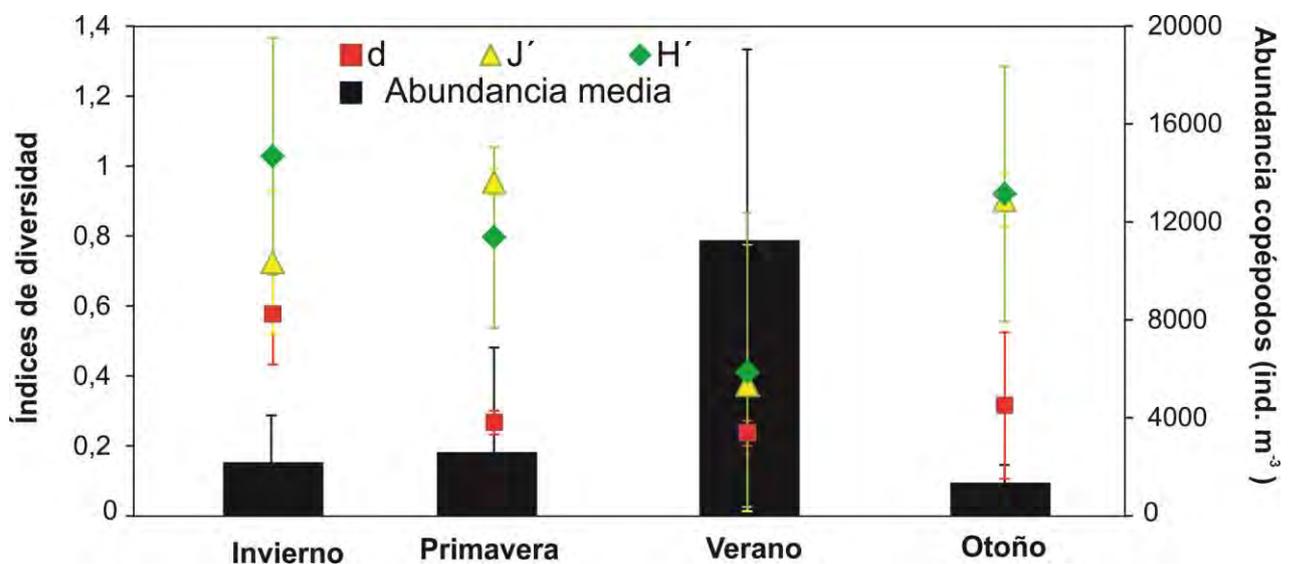


Figura 4.7. Abundancia media total de copépodos (Ind. m⁻³) e índices de biodiversidad (d, J' y H') en invierno, primavera, verano y otoño en la estación costera norpatagónica, Bahía Engaño, Chubut. d: índice de riqueza de Margalef; J': índice de equitatividad de Pielou; H': índice de diversidad de Shannon-Wiener. Se indica el desvío estándar.

Las variables abióticas superficiales del área (temperatura, salinidad, radiación PAR, UVA y UVB) se muestran en la figura 4.8. La salinidad osciló entre 30 y 32,4; en cuanto a la temperatura, los valores más altos se registraron en los meses de verano (17 °C) y la menor temperatura fue de 9,6 °C en invierno (Fig. 4.8 a). En cuanto a la radiación se observaron los máximos de radiación típicos de la época estival (Fig. 4.8 b).

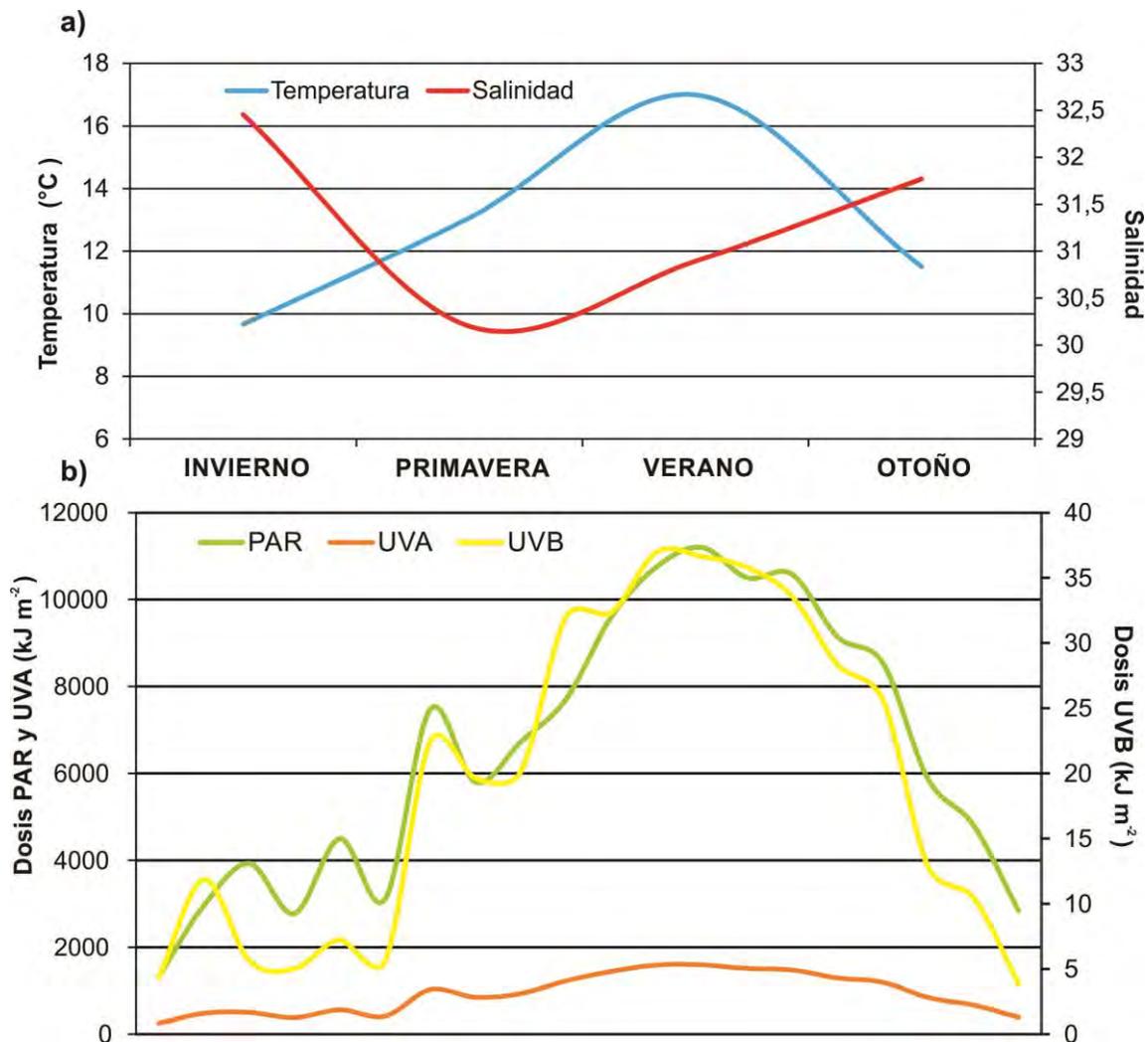


Figura 4.8. Variables abióticas. a) Temperatura (°C) y salinidad superficial. Dosis (kJ m⁻²) de radiación PAR, UVA y UVB (b) registrados por el radiómetro ELDONET correspondientes a valores en superficie en la estación costera norpatagónica, Bahía Engaño, Chubut.

En cuanto a la relación entre las especies de copépodos, la abundancia de alimento y las variables abióticas temperatura y radiación (la salinidad no se consideró, dado que ésta fue constante todo el año), el análisis de componentes principales mostró que los componentes 1 y 2 explicaron un 42% y 30% de la variabilidad total, respectivamente (Fig. 4.9). La temperatura y las radiaciones (PAR, UVA y UVB) se encontraron fuertemente correlacionadas entre sí, principalmente con el primer componente. En cambio, microplancton, nanoplancton, Chl-*a* total y Chl-*a* <20 µm, diatomeas y dinoflagelados fueron las variables que más contribuyeron al componente 2 (Tabla 4.3). En la tabla 4.4 se muestra la correlación de cada una de las variables estudiadas (especies de copépodos, Chl-*a* total, Chl-*a* < 20 µm, abundancia de diatomeas, flagelados y dinoflagelados, dosis de radiación PAR, UVA y UVB y temperatura). Se destaca que las especies de copépodos *C. vanus*, *C. brachiatus* y *D. forcipatus* se encontraron correlacionadas entre sí, en coincidencia con lo observado en la fig. 4.6 donde se destaca que estas especies se encuentran presentes principalmente en los meses de invierno. *C. carinatus* se encontró correlacionada con los dinoflagelados y con las diatomeas. *E. acutifrons* se correlacionó positivamente con la temperatura y las radiaciones PAR, UVB y UVA, dado que su mayor abundancia fue en los meses de verano. También esta especie presentó una correlación positiva con los flagelados ($r = 0,90$) y negativa con *Oithona* sp. *Paracalanus parvus* y *A. tonsa* se correlacionaron positivamente con los flagelados. Estas dos últimas especies no se correlacionaron ni con la temperatura ni con la radiación.

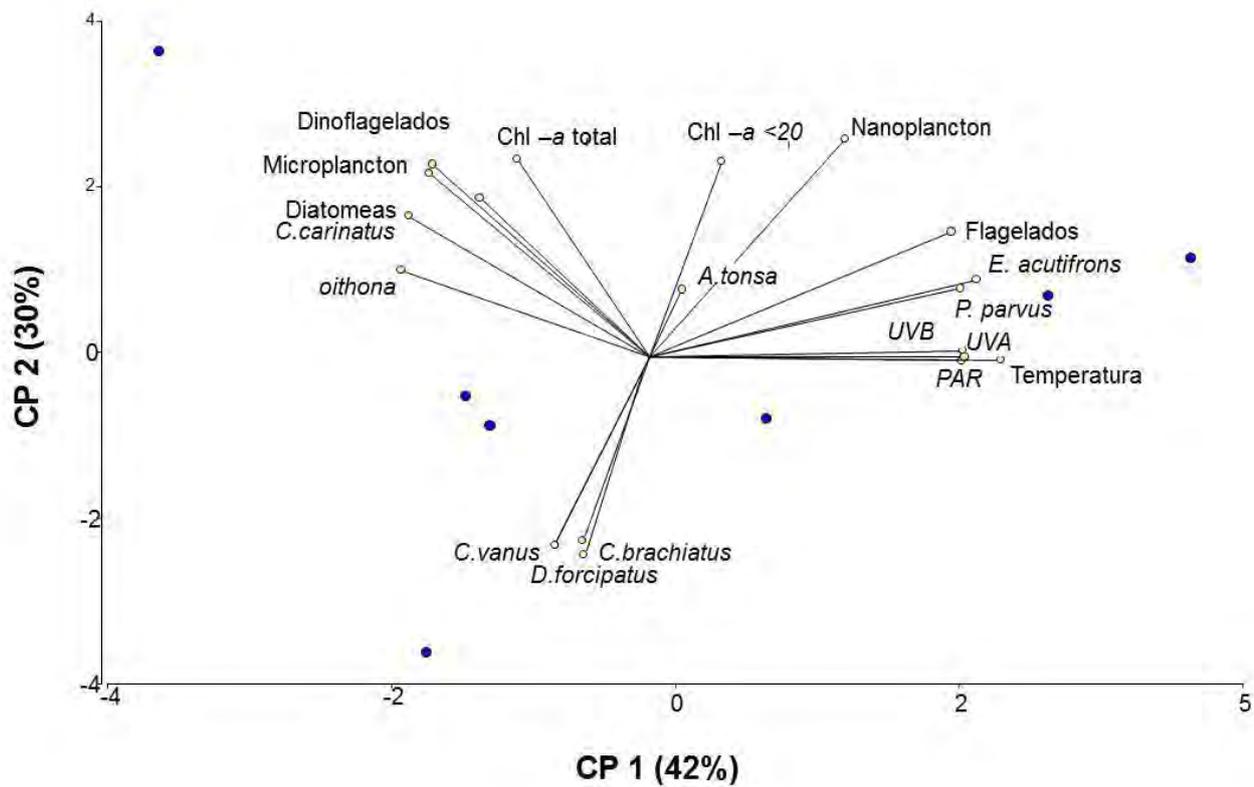


Figura 4.9. Representación bidimensional del análisis de componentes principales en el espacio de los dos primeros componentes (CP1 y CP2). Relación entre las variables físicas (temperatura superficial, radiación UVB, UVA y PAR) con las variables biológicas (especies de copépodos, grupos de fitoplancton, Chl-*a* total y < 20 μ m) registradas desde agosto 2010 a febrero 2012 en la estación costera norpatagónica, Bahía Engaño, Chubut.

Tabla 4.3. Resultado del análisis de componentes principales de las variables físicas y biológicas analizadas desde agosto 2010 a febrero 2012 en la estación costera norpatagónica, Bahía Engaño, Chubut. Se indican: autovector (avc), autovalores, porcentaje de la varianza explicada por el set de datos (r^2) y correlación (r) con las variables originales con los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2).

Variables	CP1		CP2	
	r	avc	r	Avc
PAR (kJ m ⁻²)	0,86	0,31	-0,06	-0,03
UVA (kJ m ⁻²)	0,87	0,31	-0,05	-0,02
UVB (kJ m ⁻²)	0,86	0,31	-0,03	-0,01
Temperatura(°C)	0,97	0,35	-0,06	-0,03
Chl- <i>a</i> total (µg l ⁻¹)	-0,36	-0,13	0,71	0,30
Chl- <i>a</i> <20 (µg l ⁻¹)	0,20	0,07	0,67	0,28
Microplancton (Cél. ml ⁻¹)	-0,59	-0,21	0,72	0,30
Nanoplancton (Cél. ml ⁻¹)	0,58	0,21	0,81	0,34
Diatomeas (Cél. ml ⁻¹)	-0,58	-0,21	0,74	0,31
Dinoflagelados (Cél. ml ⁻¹)	-0,42	-0,15	0,68	0,28
Flagelados (Cél. ml ⁻¹)	0,87	0,31	0,46	0,19
<i>C.vanus</i> (Ind. m ⁻³)	-0,29	-0,10	-0,69	-0,29
<i>D.forcipatus</i> (Ind. m ⁻³)	-0,30	-0,11	-0,68	-0,28
<i>C.brachiatus</i> (Ind. m ⁻³)	-0,22	-0,08	-0,68	-0,29
<i>A.tonsa</i> (Ind. m ⁻³)	0,29	0,10	0,70	0,29
<i>C.carinatus</i> (Ind. m ⁻³)	-0,65	-0,23	0,56	0,23
<i>Oithona sp.</i> (Ind. m ⁻³)	-0,73	-0,26	0,29	0,12
<i>E. acutifrons</i> (Ind. m ⁻³)	0,92	0,33	0,25	0,11
<i>P. parvus</i> (Ind. m ⁻³)	0,67	0,24	0,23	0,09
Autovalor	7,85		5,76	
r^2	0,42		0,30	

Tabla 4.4. Matriz de correlación de Spearman del análisis de componentes principales, entre las variables físicas (temperatura superficial, radición UVB, UVA y PAR) con las variables biológicas (especies de copépodos, grupos de fitoplancton, Chl-*a* total y < 20 µm) registradas desde agosto 2010 a febrero 2012 en la estación costera norpatagónica, Bahía Engaño, Chubut. En negrita se muestran las correlaciones significativas (p<0,05).

	PAR	UVA	UVB	Temp	Chl- <i>a</i> total	Chl- <i>a</i> <20	Microplancton	Nanoplancton	Diatomeas	Dinoflagelados	Flagelados	<i>C. vanus</i>	<i>D. forcipatus</i>	<i>C. brachiatus</i>	<i>A. tonsa</i>	<i>C. carinatus</i>	<i>Oithona</i> sp.	<i>E. acutifrons</i>	<i>P. parvus</i>	
PAR	1																			
UVA	1	1																		
UVB	0,99	1	1																	
Temp	0,80	0,81	0,8	1																
Chl- <i>a</i> total	-0,16	-0,13	-0,11	-0,34	1															
Chl- <i>a</i> <20	0,22	0,27	0,30	0,18	0,67	1														
Microplancton	-0,38	-0,37	-0,34	-0,66	0,83	0,41	1													
Nanoplancton	0,45	0,46	0,48	0,50	0,33	0,65	0,24	1												
Diatomeas	-0,4	-0,39	-0,35	-0,64	0,86	0,48	0,99	0,26	1											
Dinoflagelados	-0,49	-0,51	-0,49	-0,52	0,33	-4,8E-5	0,72	0,34	0,69	1										
Flagelados	0,66	0,67	0,66	0,80	-0,09	0,38	-0,22	0,88	-0,21	0,04	1									
<i>C. vanus</i>	0,05	0,03	0,03	-0,37	-0,34	-0,46	-0,10	-0,7	-0,17	-0,29	-0,6	1								
<i>D. forcipatus</i>	0,04	0,02	0,02	-0,38	-0,34	-0,44	-0,09	-0,69	-0,16	-0,28	-0,6	1	1							
<i>C. brachiatus</i>	0,12	0,11	0,11	-0,30	-0,30	-0,32	-0,13	-0,66	-0,18	-0,40	-0,56	0,98	0,98	1						
<i>A. tonsa</i>	0,29	0,27	0,29	0,10	0,16	0,31	0,43	0,77	0,40	0,65	0,63	-0,25	-0,24	-0,28	1					
<i>C. carinatus</i>	-0,37	-0,37	-0,33	-0,74	0,75	0,31	0,98	0,08	0,96	0,64	-0,36	0,12	0,13	0,09	0,37	1				
<i>Oithona</i> sp.	-0,55	-0,57	-0,60	-0,78	0,45	0,15	0,64	-0,18	0,63	0,43	-0,48	0,12	0,14	0,10	0,10	0,67	1			
<i>E. acutifrons</i>	0,84	0,85	0,86	0,83	-0,14	0,48	-0,3	0,76	-0,29	-0,24	0,90	-0,29	-0,29	-0,20	0,53	-0,36	-0,52	1		
<i>P. parvus</i>	0,56	0,53	0,53	0,50	-0,41	-0,01	-0,19	0,62	-0,23	0,24	0,78	-0,11	-0,1	-0,14	0,80	-0,22	-0,33	0,74	1	

A lo largo del ciclo se identificaron 4 grupos a partir de la abundancia de las especies de copépodos con un índice de similitud de Bray-Curtis del 82% y un valor de estrés de 0,11 (Fig. 4.10 a, b). Las variables físicas (temperatura, salinidad y radiación) también fueron agrupadas utilizando un *MDS* y se separaron en los mismos 4 grupos (Fig.4.10 c). Con el análisis de SIMPER se observó la contribución de cada especie de copépodos (Tabla 4.5). En el grupo 1, *A. tonsa* fue la especie dominante (64,31%). Esta especie también fue la más abundante en el grupo 3 (79,77%) En cambio en el grupo 2, *E. acutifrons* fue la especie con mayor abundancia (90,88%), en el grupo 4, *E. acutifrons*, *A. tonsa* y *P. parvus* presentaron valores similares, con una contribución de entre 30-35%.

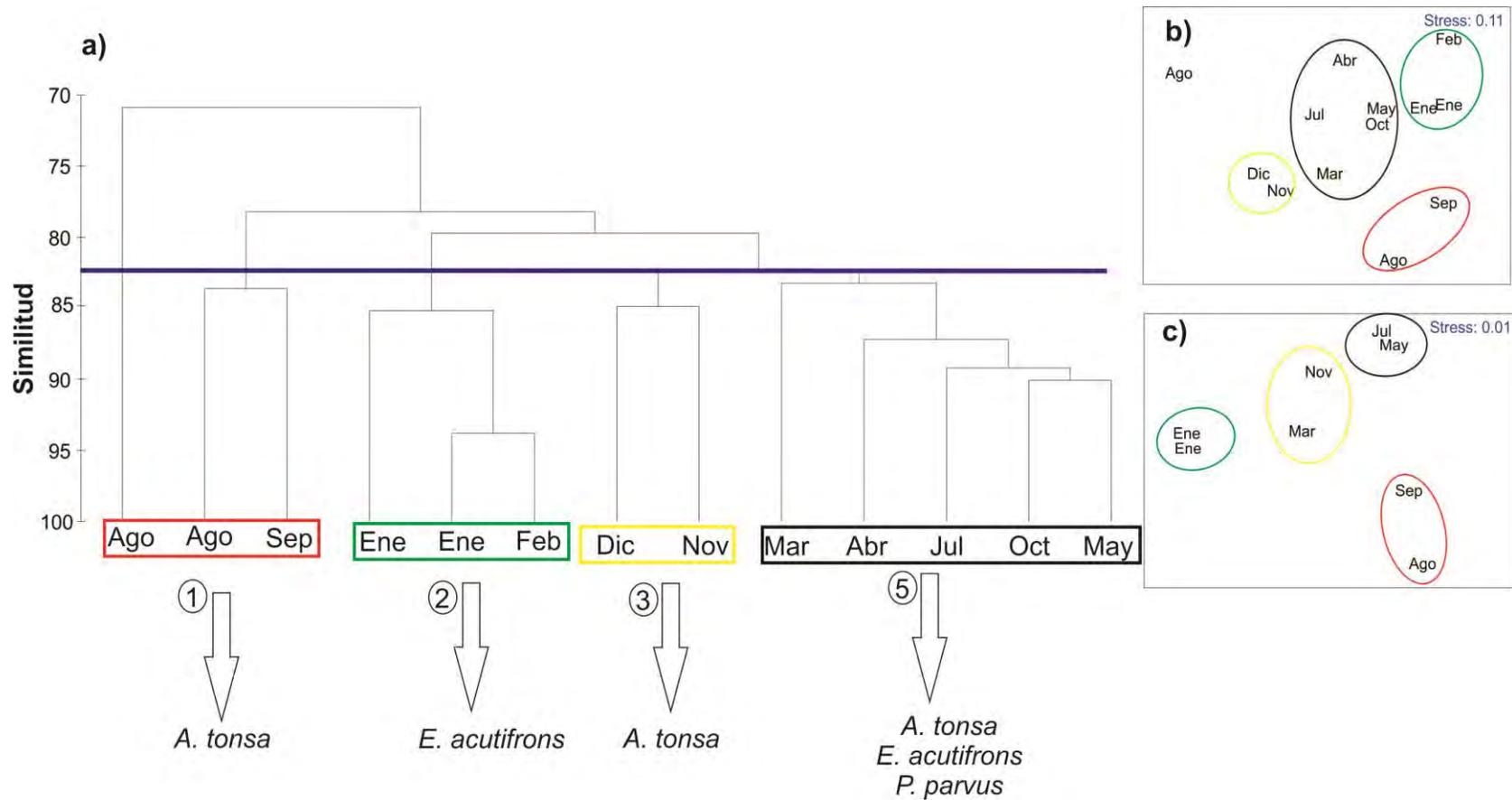


Figura 4.10. Análisis de similitud entre las fechas de muestreo. (a) El análisis de *cluster* y (b) análisis *MDS* de ordenamiento de las muestras utilizando variables biológicas. (c) análisis *MDS* de ordenamiento de las muestras utilizando variables ambientales. Se indican las especies de copépodos representantes de cada uno de los grupos según el análisis de *SIMPER* (ver tabla 4.5).

Tabla 4.5. Copépodos de los grupos identificados por los porcentajes de similitud (SIMPER). Se indica la abundancia media (Ind. m⁻³) y el porcentaje (%) de contribución de cada especie.

Especie	Abundancia media	% contribución
Grupo 1		
<i>A. tonsa</i>	570	64,31
<i>P. parvus</i>	181	15,97
Grupo 2		
<i>E. acutifrons</i>	6968	90,88
Grupo 3		
<i>A. tonsa</i>	39	79,77
Grupo 4		
<i>E. acutifrons</i>	290	36,95
<i>A. tonsa</i>	152	35,63
<i>P. parvus</i>	131	27,42

En la figura 4.11 se muestra la estructura de tallas de las 3 especies de copépodos representativas del ciclo estacional (*P. parvus*, *A. tonsa* y *E. acutifrons*). *P. parvus* presentó tallas similares a lo largo del ciclo, con una talla media de $540 \pm 180 \mu\text{m}$. Se observó que la talla de *A. tonsa* (juveniles y adultos) osciló entre 250 y 1650 μm , encontrándose los individuos más grandes en los meses de invierno. Las tallas de *E. acutifrons* oscilaron entre 220 y 1200 μm , encontrándose los individuos más grandes y maduros en los meses de verano

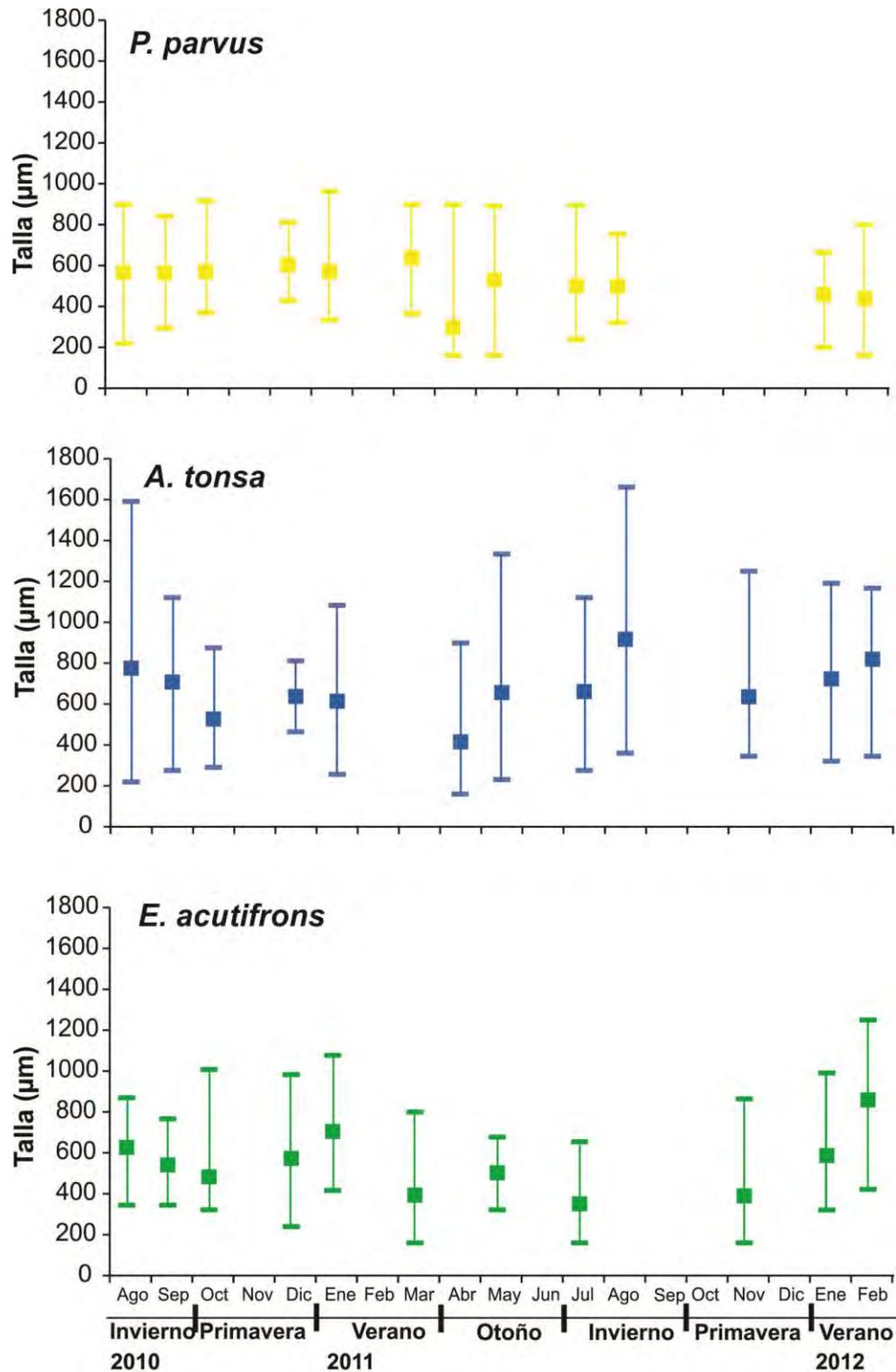


Figura 4.11. Estructura de tallas de las 3 especies de copépodos dominantes (*P. parvus*, *A. tonsa* y *E. acutifrons*) en Bahía Engaño, Chubut a lo largo del ciclo (Agosto 2010- Febrero 2012). Se indica promedio, máximo y mínimo de las tallas para cada muestra.

DISCUSIÓN

El presente estudio proporciona valiosa información sobre la abundancia del mesozooplancton y su composición taxonómica en una estación costera norpatagónica siendo estos resultados los primeros que describen un ciclo estacional del mesozooplancton en esta región. Los mismos indican la existencia de una fuerte variación temporal en las fracciones más pequeñas del mesozooplancton, como así también muestran la dominancia de los copépodos en todo el ciclo analizado. Todas las especies de copépodos encontradas en la estación de muestreo, normalmente se encuentran distribuidas en aguas costeras del Mar Argentino (Ramírez, 1981).

En relación a la disponibilidad de alimento para los copépodos, en la zona de estudio se observó una dominancia de la fracción nanoplanctónica a lo largo de todo el ciclo, principalmente en verano donde dominaron los flagelados. En cambio, en agosto de ambos años (2010 y 2011) se observó una floración de diatomeas microplanctónicas ($> 20 \mu\text{m}$). Esto mismo fue observado en estudios previos por Barbieri et al. (2002), Villafañe et al. (2004 a; 2013) y Halac et al. (2011). Este bloom de fitoplancton durante la época de menor radiación y menor temperatura del agua se lo ha asociado a las condiciones favorables de la estratificación presente durante el invierno (Villafañe et al., 2004 b).

A lo largo del ciclo se encontró una dominancia de copépodos dentro del mesozooplancton, con 3 especies dominantes (*Acartia tonsa*, *Paracalanus parvus* y *Euterpina acutifrons*). *A. tonsa* y *P. parvus* fueron dentro de los calanoideos las especies dominantes encontrándose en las cuatro estaciones del año. Ambas especies presentan hábito herbívoro (Suzuki et al., 1999; Vargas & Gonzalez, 2004) y se encontró que se correlacionaron positivamente con los flagelados (fracción nanoplanctónica). Esto coincide con lo observado por Vargas & Gonzalez, (2004), quienes destacan un pastoreo selectivo de *A. tonsa* sobre flagelados. Calbet et al. (2000), destacaron que organismos de la

misma familia de *P. parvus* (Paracalanidae) presentan altas tasas de ingestión sobre el nanoplancton. Las mayores tallas de *A. tonsa* se encontraron cuando la temperatura del mar fue menor. Esto coincide con lo observado en otros trabajos en los cuales el largo del prosoma se correlacionó negativamente con la temperatura (Uye et al., 1982; Chinnery & Williams 2004; Hansen et al., 2010). Las tallas de *P. parvus* fueron similares durante todo el año.

E. acutifrons fue la tercera especie que dominó principalmente en verano. Presentando una abundancia baja o nula en el invierno, esto mismo fue encontrado en el Golfo San Matías por Viñas & Gaudy (1996). Se conoce que el adulto de esta especie, a bajas temperaturas, permanece en estado de quiescencia (D'Apollito & Stancyk, 1979; Viñas & Gaudy, 1996), lo que explicaría las bajas abundancias encontradas en la época de invierno. Viñas & Gaudy (1996) observaron que los organismos maduros se encontraron en la época de mayor temperatura. Esto coincide con los resultados observados donde las mayores tallas de *E. acutifrons* se encontraron en los meses de verano. Además la alta abundancia de copepoditos indicaría que en este período presentan una activa reproducción. Esta especie se correlacionó positivamente con la fracción nanoplanctónica, lo cual coincide con lo observado por Guisande et al. (2000) y Uye et al. (2002).

Los ciclos estacionales están marcados por la abundancia, la actividad y el comportamiento de los organismos. Éstos presentan periodos particulares del año para la reproducción, el mantenimiento y el crecimiento (McNamara & Houston, 2008). En este estudio claramente se diferencian a lo largo del ciclo dos períodos: el verano y el invierno (principalmente los meses de agosto y septiembre), con diferencias bien marcadas por factores abióticos (temperatura y radiación en superficie) y bióticos (composición de especies de copéodos y grupos del fitoplancton). En verano la temperatura y radiación fue mayor; estos factores se propagan a través de la producción biológica, la cual a la vez es seguida por los niveles tróficos

superiores, como el zooplancton (Varpe, 2012). La estacionalidad en la producción primaria conduce a los cambios en la comunidad del zooplancton (Zhou et al., 2009), por lo cual la dominancia de la fracción nanoplanctónica en los meses de verano y el bloom de diatomeas en invierno explicaría la variación estacional encontrada en las especies de copépodos. Se encontró una mayor diversidad de especies en invierno, pudiendo ésto estar relacionado con una elevada concentración de Chl-*a* total (aprox. $6 \mu\text{g l}^{-1}$), que favoreció la coexistencia de más especies. Los calanoideos presentaron la mayor abundancia en esta época. Se sabe que este grupo de copépodos es preferentemente herbívoro y su supervivencia y reproducción se ven favorecidos en un hábitat con mayor estabilidad en la columna de agua (Zervoudaki et al., 2006 y referencias). *C. carinatus* se correlacionó positivamente con las diatomeas, esta especie ha sido típicamente asociada con este grupo de fitoplancton (Lopes et al., 1999). Dado que las especies de calanoideos encontradas son principalmente herbívoras, se sugeriría una cadena trófica clásica en invierno. En cambio el verano se caracterizó por la presencia de especies más pequeñas de copépodos (como *E. acutifrons* y *P. parvus*) y dominó la fracción fitoplanctónica $<20 \mu\text{m}$. Es importante destacar que a lo largo de todo el ciclo predominaron especies de copépodos pequeños por lo que sería interesante incorporar el análisis de la fracción microplanctónica no autótrofa.

Por otro lado, en el verano se encontró la menor diversidad de especies, período en el cual la dosis de radiación UVB fue mayor que en el resto de las estaciones del ciclo. Esto puede estar afectando a la diversidad, dado que se sabe que la UVB es dañina para los organismos siendo su efecto altamente específico en cada especie (Häder et al., 2011). Continuar con trabajos de este estilo ayudará a interpretar mejor los efectos del cambio climático global sobre las comunidades planctónicas.

CAPÍTULO V: Efecto de la radiación ultravioleta en la alimentación del copépodo *Euterpina acutifrons* en la estación costera norpatagónica (45°19'S; 65°03'O), Chubut

INTRODUCCIÓN

Como ya se mencionó anteriormente se sabe que la radiación ultravioleta (RUV) puede afectar a los organismos planctónicos (Häder et al., 2011). Hay varios estudios que documentan la mortalidad del zooplancton al ser expuesto a RUV (Zagarese et al., 1998; Cywinska et al., 2000). Muchas veces en las curvas de mortalidad, se observa un período de relativa tolerancia previa a un rápido aumento en la mortalidad (respuesta sigmoidea). Esto significa por un lado que existe una dosis de RUV a partir de la cual la mortalidad comenzará a ser significativa (valor umbral de dosis), pero también sugiere que cierta cantidad de “daño” debe acumularse en el organismo antes de desencadenar la muerte del individuo (Björn, 2008). Estos efectos nocivos latentes, son llamados comúnmente “efectos subletales”. Éstos pueden verse reflejados inmediatamente (e.g., movimiento, respiración), e incluso en estadios de desarrollo posteriores (e.g., disminución en el crecimiento, retardo en la muda o en la metamorfosis), y ello conllevar a una disminución en la supervivencia o reproducción (Björn, 2008; Gonçalves et al., 2010). Las consecuencias ecológicas de estas exposiciones a “dosis subletales” en poblaciones naturales no han sido extensamente estudiadas hasta la fecha, y su estudio ha suscitado mayor interés en los últimos años. Dichos efectos de la RUV en el zooplancton incluyen efectos en la tasa de alimentación y respiración (Freitag et al., 1998; Fischer et al., 2006), retraso en la metamorfosis o en el reclutamiento (Kuffner, 2001), malformaciones (Adams & Shick, 2001), lesiones corporales, reducción de la tasa de crecimiento (Browman et al., 2003 b; Hernández Moresino et al., 2011) y disminución de la movilidad natatoria (Gonçalves et al., 2007).

La tolerancia de los organismos zooplanctónicos ante la radiación ultravioleta, depende del balance entre los procesos de “daño” y “reparación” (Zagarese & Williamson, 1994). Estos organismos para disminuir su efecto o bien evitarlo, presentan una variedad de

mecanismos de defensa, como realizar migraciones verticales; acumular compuestos fotoprotectores o reparar las biomoléculas dañadas (MacFadyen et al, 2004; Hylander et al., 2009; 2010; Rautio & Tartarotti, 2010). Los estadios de desarrollo más tempranos son por lo general los más sensibles (Huebner et al., 2006; Rautio & Tartarotti, 2010), por eso es importante realizar estudios que abarquen los estadios larvales además de los adultos.

Los copépodos pueden acumular compuestos fotoprotectores que son carotenoides y aminoácidos similares a las micosporinas (Hairston, 1976; Sommaruga & Garcia-Pichel, 1999; Hylander et al., 2009). Los aminoácidos tipo micosporinas (MAAs) son un grupo de sustancias que tienen máximos de absorción entre 310-360 nm (Karentz, 2001; Shick & Dunlap, 2002). Estos compuestos son producidos por algunas bacterias, hongos y fitoplancton, incluyendo dinoflagelados (Wangberg et al., 1997; Bandaranayake, 1998; Shick & Dunlap, 2002), y actúan como una eficaz pantalla ante la RUV (Karentz, 2001; Shick & Dunlap, 2002; Moeller et al., 2005). Varios estudios han demostrado que muchas especies de fitoplancton contienen cantidades significativas de MAAs y que la exposición a la radiación UV puede aumentar el contenido de esas sustancias (Wangberg et al., 1997; Hannach & Sigleo, 1998; Laurion et al., 2003). Por ejemplo el dinoflagelado, *Heterocapsa triquetra* aumenta su producción de MAAs al estar expuesto a RUV y los empaqueta en orgánulos en la periferia del núcleo con el fin de aumentar la eficacia de su protección ante la radiación UV (Wangberg et al., 1997; Laurion et al., 2003).

Existen dos procesos principales (pero no los únicos) por el cual el zooplancton puede reparar el daño inducido por la RUV en el ADN: 1) reparación por escisión de nucleótidos y 2) reparación foto-enzimática. La reparación por escisión de nucleótidos se encuentra en casi todos los taxones y no depende de la presencia de luz (Mitchell & Karentz, 1993; Sancar, 1994 a; Sinha & Häder, 2002), mientras que la reparación foto-enzimática requiere de la presencia y activación de la enzima fotoliasa.

Este mecanismo es una foto-reconstitución, que requiere la presencia de radiación visible (PAR) o de las mayores longitudes de onda dentro del rango de la radiación UVA y no se encuentra presente en todos los taxones (Sancar, 1994 b; Rautio & Tartarotti, 2010). En el cladócero de agua dulce *Daphnia menucoensis*, Gonçalves et al. (2002), concluyeron que éste presenta una eficiente foto-reparación dado que al exponerlo a UVB + PAR su mortalidad es significativamente menor que al exponerlos a UVB + oscuridad.

Se ha sugerido que la radiación UV puede estructurar la comunidad del zooplancton (Williamson et al., 2001, Gonçalves et al., 2010), por ejemplo a través de las interacciones tróficas. Dado que la RUV tiene efectos negativos sobre el fitoplancton (presa del zooplancton), por lo tanto la alteración en la cantidad y calidad del alimento puede reducir la supervivencia, el crecimiento y la reproducción del zooplancton (Hessen et al., 1997). Se considera importante estudiar el efecto de la radiación ultravioleta no sólo a nivel individual sino en las interacciones entre organismos para poder entender el funcionamiento y la respuesta de los ecosistemas frente a un escenario de cambio climático global.

La alimentación del zooplancton es un proceso complejo, que involucra detección, captura, manipulación del alimento, ingestión, asimilación, etc.; como resultado del cual se determina la cantidad de carbono y la energía disponible para el siguiente nivel trófico (Jeschke et al., 2002).

En el área de estudio (Bahía Engaño, Chubut), en lo que respecta a los organismos zooplanctónicos marinos, sólo se ha analizado cómo la RUV afecta el desarrollo de larvas de cangrejos encontrando que un incremento en la UVB genera retraso o inhibición en la muda de Zoea I a Zoea II (Hernández Moresino et al., 2011). Hasta el momento no existen trabajos acerca de los efectos de la RUV en la alimentación del zooplancton marino en la zona de estudio.

Como ya se mencionó anteriormente en el capítulo IV, *Euterpina acutifrons* es la especie dominante en verano cuando la radiación ultravioleta solar es máxima (Ver. Figs. 4.5 y 4.6) con valores de abundancia de ~ 14000 Ind. m^{-3} en enero y febrero. Dado que este copépodo harpacticoideo tiene hábitos pelágicos, puede estar expuesto a la radiación solar cuando se encuentra en los niveles superficiales de la columna de agua.

Dada la importancia de esta especie en la zona de estudio, los objetivos específicos planteados en este capítulo son:

Obj. 5.1) Estudiar la tasa de ingestión de nauplii y adultos de *Euterpina acutifrons* ante dosis subletales de RUV solar.

Obj. 5.2) Evaluar si una dieta rica en MAAs confiere protección a las nauplii en términos de supervivencia luego de la exposición a RUV.

Obj. 5.3) Evaluar si las nauplii de copéodos realizan foto-reparación luego de recibir una dosis subletal de RUV.

Las hipótesis planteadas son las siguientes:

H. 5.1) La RUV afecta negativamente la tasa de ingestión de las nauplii y adultos de *E. acutifrons*.

H. 5.2) Los MAAs (que adquieren a través del alimento) confieren a las nauplii una mayor resistencia a la RUV en términos de mayor tasa de ingestión con respecto a los individuos que no han adquirido MAAs.

H. 5.3) Las nauplii incubadas con radiación PAR luego de la exposición tendrán una mayor recuperación que las incubadas en oscuridad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo de los organismos para los experimentos

Individuos de zooplancton (nauplii y adultos de *E. acutifrons*) fueron obtenidos de muestras superficiales (primeros ~100 cm de la columna de agua) tomadas a bordo de un bote neumático, utilizando una red de plancton de 67 μm (diámetro: 30 cm). Los individuos fueron llevados inmediatamente al laboratorio de zooplancton de la EFPU y fueron separados e identificados bajo lupa binocular. Siempre se trabajó con organismos que presentaban buen estado de salud (activa natación).

Tasas de ingestión de nauplii o adultos de *E. acutifrons* predando sobre las diatomeas *Chaetoceros* sp o sobre ensamble natural de fitoplancton

Determinación de la dosis subletal de radiación ultravioleta

En primer lugar se determinó el rango de dosis subletales a utilizar en los experimentos de alimentación (ver más abajo), evaluando la mortalidad de los individuos expuestos a radiación solar. Para esto, se realizaron dos experimentos iguales en días distintos. Se colocaron los individuos en tubos de cuarzo (material que no bloquea la radiación ultravioleta) con agua de mar autoclavada y se expusieron a radiación solar. La exposición (centrada al mediodía solar) se realizó en un baño térmico y se registró la mortalidad cada 30 minutos. La radiación solar fue medida con un radiómetro de banda ancha (ELDONET) ubicado en la EFPU que brinda mediciones de UVB, UVA y PAR cada minuto.

En la figura 5.1 se muestra el % de mortalidad de nauplii y adultos de *E. acutifrons* en función de la dosis acumulada de RUV (UVB + UVA). Se observó que al incrementarse la radiación, la mortalidad aumentó pero en promedio no superó el 50%. Por este motivo se decidió

trabajar en esa franja horaria del mediodia (aprox. 3hs de exposición), dado que representa la máxima radiación posible que los organismos podrían recibir en el ambiente natural. En el primer día, la mortalidad al finalizar la exposición varió entre un 30 y 40% tanto en adultos como en nauplii con dosis acumulada de RUV de 585,31 kJ m⁻², mientras que en el segundo día (02/02/2011) la mortalidad fue del orden del 25% con una dosis acumulada de RUV de 558,41 kJ m⁻² (Fig. 5.1).

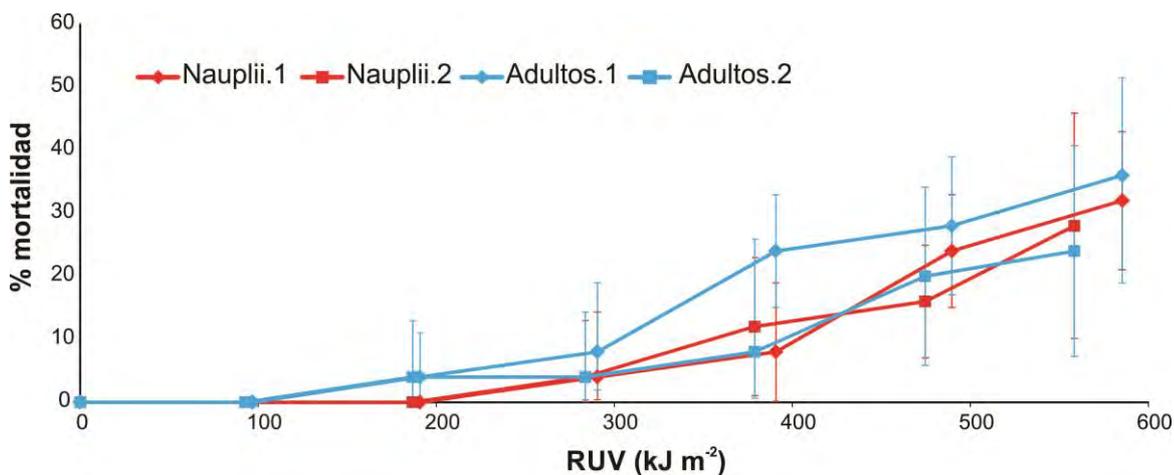


Figura 5.1. Porcentaje de mortalidad de nauplii y adultos de *E. acutifrons* en relación con la dosis acumulada de RUV (UVB + UVA) en dos experimentos independientes realizados en distintas fechas. “Nauplii.1” y “Adultos.1” corresponden al 29/01/2011 y “Nauplii.2” y “Adultos.2” al 02/02/2011. Los símbolos indican el promedio y las barras indican el desvío estándar.

Una vez determinado el tiempo necesario para lograr una exposición subletal a la radiación solar, se realizaron los experimentos de alimentación.

El esquema general de los experimentos consistió en una exposición de los copépodos (sin el alimento) a la radiación solar, seguida de la incubación de los mismos con el alimento. A continuación se describe el procedimiento general de los experimentos:

Exposición de los organismos (nauplii o adultos de *E. acutifrons*) a RUV:

Se colocaron entre 3 y 5 individuos en tubos de cuarzo (transparentes a la RUV) con agua de mar autoclavada (colectada *in situ*). En cada experimento se expusieron los organismos bajo radiación solar al mediodía durante 2-3 horas. Cada exposición consistió en dos tratamientos:

- 1) tubos de cuarzo cubiertos con filtro óptico Ultraphan 395 (que bloquea la RUV y sólo deja pasar la radiación fotosintéticamente activa PAR, 400–700nm) (tratamiento PAR).
- 2) tubos de cuarzo sin filtro (RUV + PAR) (tratamiento RUV).

La exposición se realizó a la misma temperatura que las condiciones *in situ* usando un baño térmico (Fig.5.2-1). La dosis de radiación y el horario de exposición se detallan en la tabla 5.1.

Incubación de los individuos (nauplii o adultos de *E. acutifrons*) con el alimento:

Las incubaciones con el alimento se realizaron inmediatamente luego de la exposición a la radiación solar. Luego de verificar el estado de cada individuo, se colocaron entre 3 y 5 individuos en botellas de 200 ml con el alimento (el cual no fue expuesto a radiación solar) (Fig. 5.2-2). La incubación se realizó en una cámara con condiciones controladas de temperatura y fotoperiodo (12:12). El control consistió en botellas con el alimento sin el consumidor (nauplii o adultos). En todos los casos se realizaron réplicas de cada tratamiento (organismos que recibieron solo radiación PAR, organismos que recibieron RUV + PAR) y de sus controles. El número de réplicas para cada tratamiento y

los controles fueron entre 3 y 5 (ver tabla 5.1). Luego de 24 hs de incubación, todos los individuos se extrajeron de las botellas con pipeta de vidrio y se verificó el estado de los mismos para registrar si hubo mortalidad durante la incubación. Este procedimiento se realizó con dos alimentos distintos:

- i) dieta con cultivos de *Chaetoceros* sp.
- ii) dieta con ensamble natural de fitoplancton.

Para poder estimar la tasa de ingestión de los organismos en cada una de las dietas (ver pág. 121), al finalizar cada incubación y al inicio de las mismas, el alimento fue fijado. Las muestras de *Chaetoceros* sp se fijaron con Lugol 10% y las muestras del ensamble natural de fitoplancton con formaldehído 5%.

Se realizaron para cada dieta y estadio al menos dos experimentos de alimentación en días distintos con copépodos previamente expuestos a RUV solar (ver tabla 5.1):

- 1) Alimentación de nauplii con *Chaetoceros* sp. (Nau-Chaet).
- 2) Alimentación de nauplii con fitoplancton natural (Nau-Fitop).
- 3) Alimentación de adultos con *Chaetoceros* sp. (Adult-Chaet).
- 4) Alimentación de adultos con fitoplancton natural (Adult-Fitop).

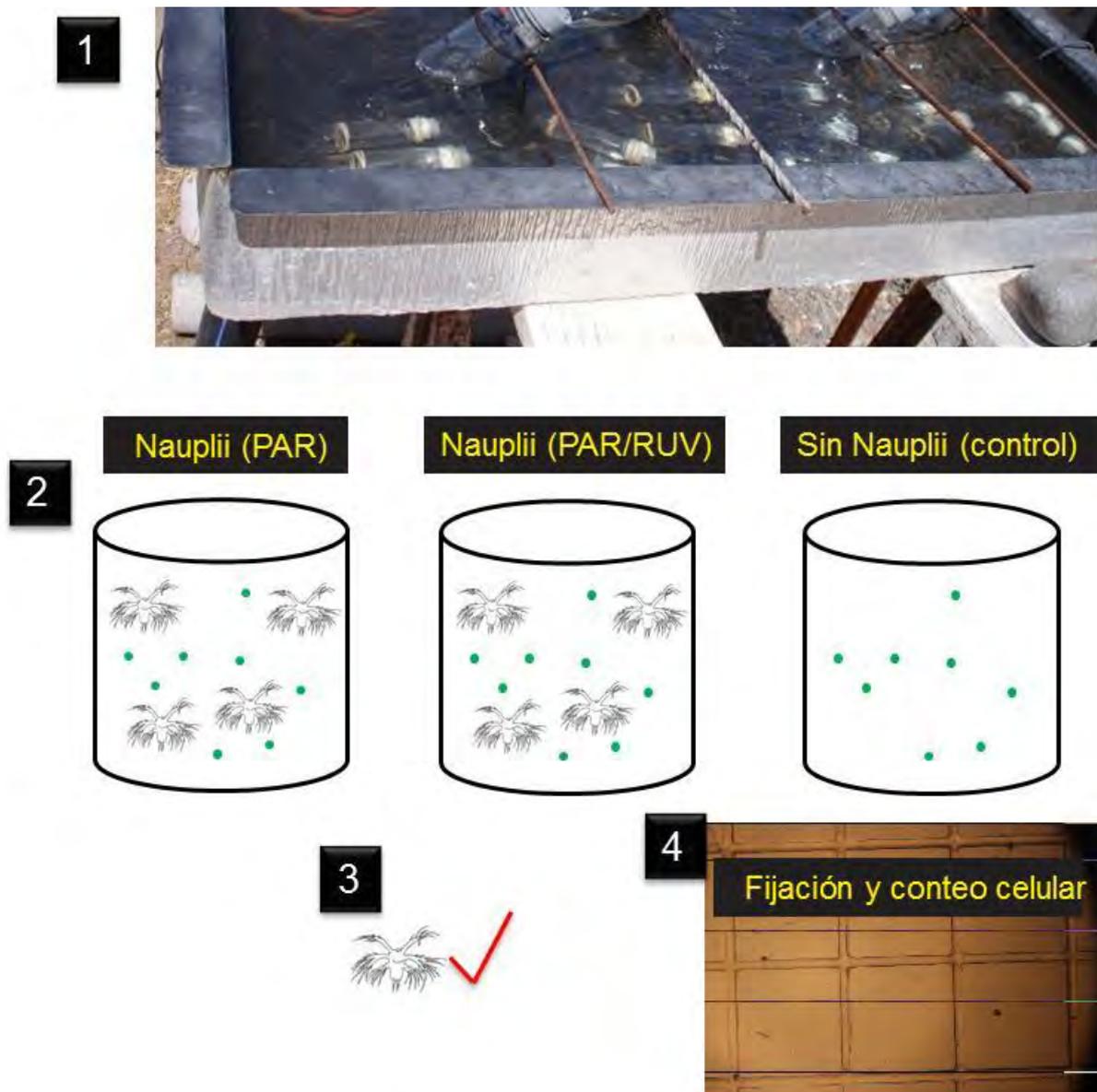


Figura 5.2. Etapas del experimento de alimentación en organismos expuestos a RUV. (1) Exposición de nauplii o adultos de *E. acutifrons* a radiación natural (sin alimento); (2) incubaciones con las distintas dietas (*Chaetoceros* sp o ensamble natural de fitoplancton). Los puntos representan el alimento. (3) verificación estado organismos y (4) fijación y conteo de células.

Tabla 5.1. Resumen general de las exposiciones a radiación solar de *E. acutifrons* (nauplii y adultos) y el alimento utilizado en la incubación posterior. Los valores de PAR, UVA y UVB son la dosis (kJ m^{-2}) que recibieron los copépodos. “Exposición” representa la hora local (horario de exposición). Se indica el número de réplicas (# botellas/tubos) para cada tratamiento de cada experimento. El número de individuos en cada réplica fue 5 (nauplii) o 3 (adultos).

Exp.	Fecha	Individuo	Alimento	Réplicas	PAR	UVA	UVB	Exposición (hs)
Nau-Chaet	1. 29/01/2011	Nauplii	<i>Chaetoceros</i> sp.	3	3914,69	573,00	15,43	12-15
	2. 02/02/2011			3	3648,63	529,81	14,01	12:05- 15
	3. 06/03/2011			5	2980,45	423,12	10,98	12 - 14:30
Nau-Fitop	4. 29/01/2011		Fitoplancton	4	3225,33	264,22	15,43	12-15
	5. 06/03/2011		Natural	4	2980,45	423,12	10,98	12 - 14:30
Adult-Chaet	6. 29/01/2011	Adultos	<i>Chaetoceros</i> sp.	3	4036,14	588,29	19,34	12-15
	7. 02/02/2011			3	4240,24	604,05	19,24	12:05- 15
Adult-Fitop	8. 26/01/2012		Fitoplancton	3	4211,27	566,93	19,92	12 -14:55
	9. 01/02/2012		Natural	3	3545,32	472,16	16,07	12 - 14:30

Tasas de ingestión de nauplii alimentadas con dieta rica o pobre en compuestos MAAs.

En este experimento como alimento se utilizó el dinoflagelado *Heterocapsa triquetra*, dado que este dinoflagelado es capaz de sintetizar MAAs y su producción puede ser estimulada al exponerlo a radiación ultravioleta (Wangberg et al., 1997). De esta manera se pudo utilizar la misma especie como alimento con alta y baja concentración de MAAs.

Para obtener células de *H. triquetra* con un alto contenido relativo de MAAs, el cultivo fue expuesto previamente a radiación UV artificial en una Cámara Sanyo MLR-350 y se monitoreó la producción diaria de MAAs mediante la estimación por picos de absorbancia con espectrofotómetro de barrido (Hewlett Packard HP 8453e) (Fig. 5.3).

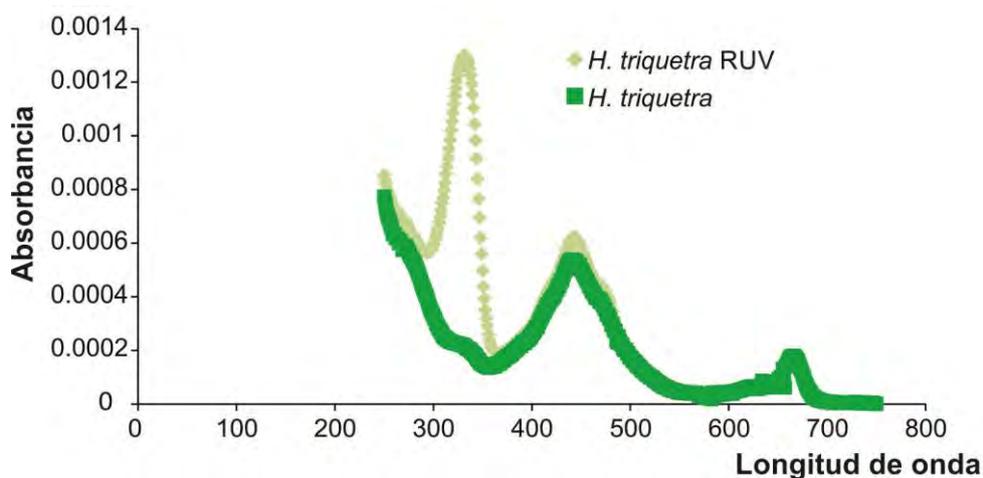


Figura 5.3. Absorbancia medida para *Heterocapsa triquetra* expuesta a radiación ultravioleta (RUV) y para *Heterocapsa triquetra* no expuesta a radiación ultravioleta.

El detalle del protocolo del experimento es el siguiente:

En el laboratorio se separaron las nauplii colectadas en muestreos en Bahía Engaño y se las incubó durante 5 hs con agua de mar autoclavada (colectada *in situ*) para asegurar la evacuación total del tracto intestinal de los individuos antes de iniciar la alimentación con la

dieta correspondiente. Este experimento contó con 3 etapas: preparación, exposición y recuperación.

1) Primera etapa (preparación): consistió en la alimentación de las nauplii con dietas ricas y pobres en MAAs en condiciones de fotoperiodo. Esta primera etapa contó con los siguientes tratamientos:

- a) 6 botellas con nauplii y *H. triquetra* pobre en MAAs (H-).
- b) 6 botellas con nauplii y *H. triquetra* rica en MAAs (H+).
- c) 6 botellas control sólo *H. triquetra* pobre en MAAs (H-).
- d) 6 botellas control sólo *H. triquetra* rica en MAAs (H+).

Los controles c) y d) sirven para corregir los valores obtenidos en los tratamientos con nauplii en caso de observarse crecimiento de *H. triquetra*. Se utilizó una concentración de células inicial de aproximadamente 3500 Cél. ml⁻¹ para ambas dietas.

En cada botella (200 ml) de los tratamientos a) y b) se agregaron 5 nauplii. La incubación de alimentación (24 hs) se realizó en una cámara con condiciones controladas de temperatura y fotoperiodo. Finalizada la incubación se verificó el estado de los individuos, los cuales fueron separados para ser utilizados en la siguiente etapa. El volumen total de las botellas se fijó con Lugol 10% para el conteo de células de *H. triquetra*.

2) Segunda etapa (exposición): los individuos se exponen a RUV.

Dado que este tipo de experimentos requieren condiciones controladas, la exposición a radiación UV fue realizada en el laboratorio, utilizando radiación artificial (Philips Q-Panel 340) dentro de una cámara Sanyo MLR-350. Las nauplii provenientes de la primera etapa fueron expuestas a RUV y PAR (400-700nm) por 4 hs (irradiancia 0,7;

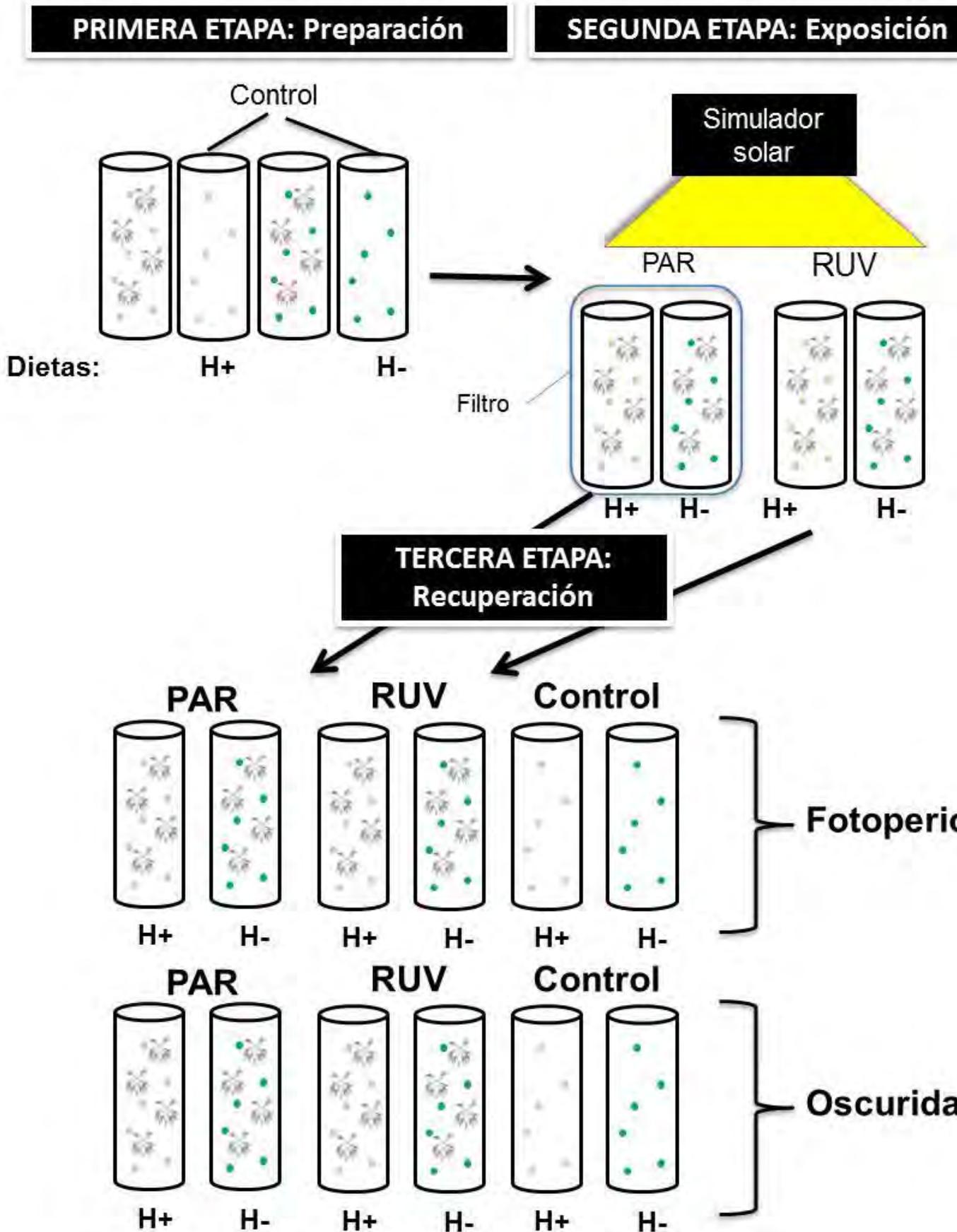
48 y 164 W m⁻² para UVB, UVA y PAR, respectivamente) con agua de mar autoclavada (Figura 5.4, Tabla 5.2).

3) Tercera etapa (recuperación): al finalizar la exposición, las nauplii fueron incubadas por segunda vez con las mismas dietas que en la parte de preparación pero comparando condiciones de fotoperiodo vs oscuridad (Figura 5.4-3, Tabla 5.2).

En esta etapa se realizaron los siguientes tratamientos:

- a) 6 botellas con nauplii bajo tratamiento PAR y *H. triquetra* rica en MAAS.
- b) 6 botellas con nauplii bajo tratamiento RUV y *H. triquetra* rica en MAAS.
- c) 6 botellas con nauplii bajo tratamiento PAR y *H. triquetra* pobre en MAAS.
- d) 6 botellas con nauplii bajo tratamiento RUV y *H. triquetra* pobre en MAAS.
- e) 6 botellas control sin nauplii y con *H. triquetra* rica en MAAS.
- f) 6 botellas control sin nauplii y con *H. triquetra* pobre en MAAS.

Para cada tratamiento, 3 botellas fueron incubadas en oscuridad y las otras 3 con fotoperiodo. Luego de 24 hs de incubación se controló en todas las botellas el estado de las nauplii y el cultivo se fijó con Lugol 10% para el posterior conteo de células fitoplanctónicas.



↑ **Figura 5.4.** Esquema con el procedimiento de cada una de las etapas del experimento. Primera etapa: experimento de alimentación de nauplii con dos dietas (H+: *Heterocapsa triquetra* rica en MAAs; H-: *Heterocapsa triquetra* pobre en MAAs). Segunda etapa: exposición de las nauplii proveniente de cada una de las dietas a radiación artificial. Tercera etapa: incubaciones con las distintas dietas (H+, H-) pero esta vez comparando oscuridad vs fotoperiodo.

Tabla 5.2. Resumen general del experimento de tasas de ingestión (primera y tercera etapa) de nauplii con distintas dietas: *H. triquetra* rica en MAAs (H+) y *H. triquetra* pobre en MAAs (H-). Se indican valores de irradiancia UVA y UVB ($W\ m^{-2}$) y el número de réplicas (Rép.). Ver el texto para la descripción de las etapas.

Individuo	Etapas	Dieta	Irradiancia UVA	Irradiancia UVB	Incubación	Rép.	
Nauplii	Primera etapa	H+	Sin exposición		Fotoperiodo	12	
		H-				12	
	Tercera etapa	H+	0,7		164	Fotoperiodo	3
						Oscuridad	3
						Fotoperiodo	3
						Oscuridad	3
		H-	0,7		164	Fotoperiodo	3
						Oscuridad	3
						Fotoperiodo	3
						Oscuridad	3

Cálculo de la tasade ingestión

En todos los experimentos, los conteos de células de los cultivos (*Chaetoceros* sp y *H. triquetra*) se realizaron bajo microscopio binocular utilizando la cámara de Sedgewick-Rafter (se contó un mínimo de 300 células por muestra). Los conteos de células del fitoplancton del ensamble natural se realizaron bajo microscopio invertido según la técnica de Utermöhl (1958).

Con los valores de la concentración de fitoplancton (tanto de las botellas experimentales como de los controles) medidos antes y después de cada una de las incubaciones se estimaron las tasas de filtración o aclaramiento (*clearance rate*) e ingestión, utilizando una modificación de la ecuación de Frost (1972).

La tasa de filtración (F) se calculó utilizando la concentración de células antes y después de la incubación, según Kiørboe et al (1982):

$$F = \left(\frac{V}{N * t} \right) * \ln \left(\frac{Cb1 * Cc2}{Cc1 * Cb2} \right) \quad (1)$$

donde:

F es la tasa de filtración (ml Ind.⁻¹ h⁻¹),

V: volumen de incubación (ml)

N: número de individuos

t: tiempo de incubación (h)

Cb1: concentración de alimento (Cél. ml⁻¹) en las botellas con nauplii o adultos de *E. acutifrons* (“experimentales”) en el tiempo inicial.

Cb2: concentración de alimento (Cél. ml⁻¹) en las botellas con nauplii o adultos de *E. acutifrons* (“experimentales”) en el tiempo final.

Cc1: concentración de alimento (Cél. ml⁻¹) en las botellas sin consumidores (“control”) en el tiempo inicial.

Cc2: concentración de alimento (Cél. ml⁻¹) en las botellas sin consumidores (“control”) en el tiempo final.

Como Cb1= Cc1, la ecuación (1) se simplifica en:

$$F = \left(\frac{V}{N * t} \right) * \ln \left(\frac{Cc2}{Cb2} \right) \quad (2)$$

La tasa de ingestión (I) (células ind⁻¹h⁻¹) se calcula como:

$$I = F * C \quad (3)$$

donde:

C=concentración promedio de fitoplancton en el experimento

$$C = \frac{Cb2-Cb1}{\ln\left(\frac{Cb2}{Cb1}\right)} \quad (4)$$

Análisis estadístico

Para evaluar las diferencias en la tasa de ingestión entre tratamientos (PAR/ RUV) se realizó una prueba t de student en los experimentos de nauplii y adultos de *E. acutifrons* con las distintas dietas: *Chaetoceros* sp, fitoplancton natural, *H.triquetra* (H+) y (H-).

Para evaluar las tasas de ingestión de nauplii alimentadas con H+ y H- previamente expuestas a radiación e incubadas con fotoperiodo ú oscuridad se realizó un Anova multifactorial verificando todos los supuestos. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa informático InfoStat versión 2013 (Di Rienzo et al., 2013).

RESULTADOS

Tasa de ingestión de nauplii alimentadas con *Chaetoceros sp* y fitoplancton natural.

En los tres experimentos donde se evaluó el efecto de la radiación natural en la alimentación de nauplii con *Chaetoceros sp*, se observó que la tasa de ingestión de los individuos expuestos a RUV fue significativamente menor que las del tratamiento PAR (t student, $p < 0,05$ para los tres experimentos) (Fig. 5.5).

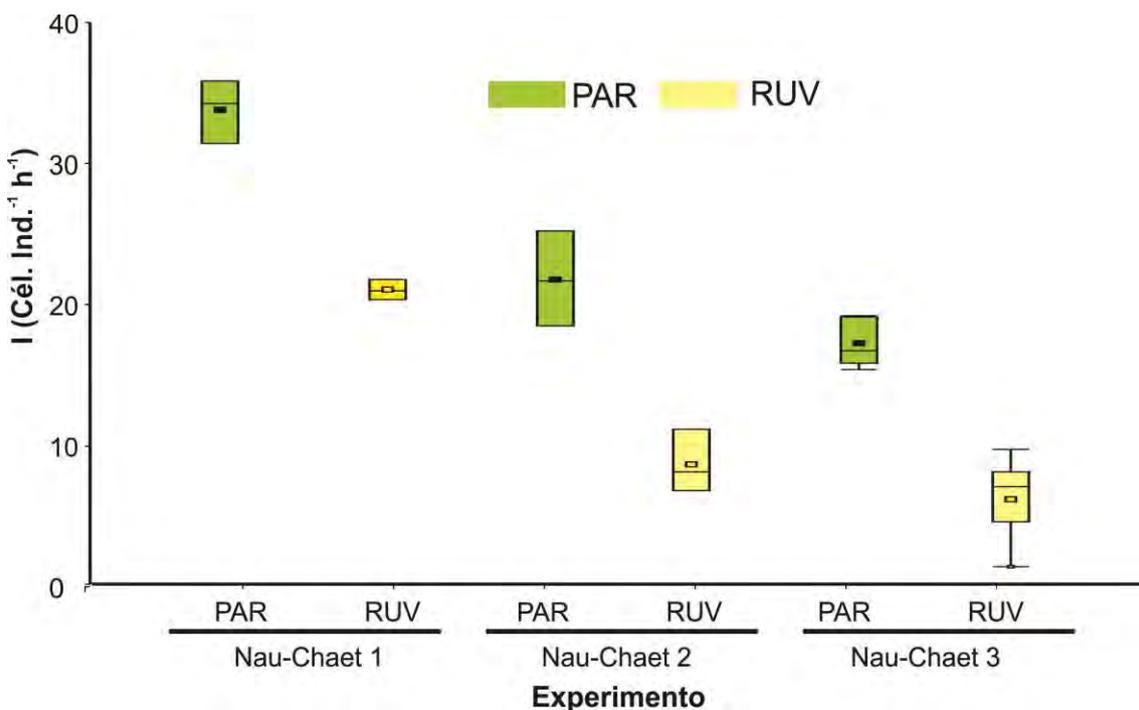


Figura 5.5. Box-plot de la tasa de ingestión (I) (Cél. Ind.⁻¹ h⁻¹) de nauplii bajo los tratamientos de radiación (PAR y RUV). Se muestran los 3 experimentos por separado (Nau-Chaet 1, 2 y 3).

En cuanto a la tasa de ingestión de nauplii expuestas y alimentadas con fitoplancton natural, se observó que no hay diferencias significativas en la tasa de ingestión de los dos tratamientos ni para la

concentración de células totales, ni en los distintos grupos de fitoplancton. En el experimento (Nau-Fitop 5) se observaron diferencias significativas ($p=0,04$) en la tasa de ingestión sobre diatomeas, siendo mayor en el tratamiento PAR (Fig. 5.6, Tabla 5.3).

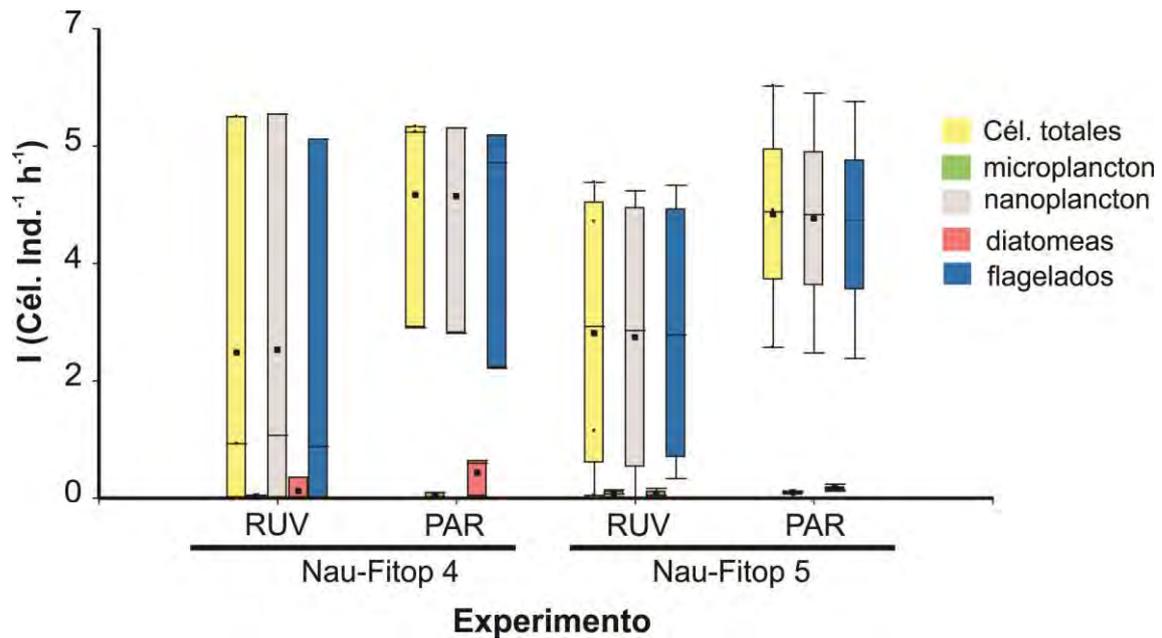


Figura. 5.6. Tasa de ingestión (I) (Cél. Ind.⁻¹ h.⁻¹) de nauplii en cada tratamiento (PAR y RUV) en los 2 experimentos Naup-Fitop (4 y 5).

Tabla 5.3. Resultados de t student donde se evaluó la tasa de ingestión de ambos tratamientos (PAR y RUV) en los experimentos Naup-Fitop 4 y 5. Se indican las medias de la tasa de ingestión de ambos tratamientos (PAR y RUV), el desvío estándar (DE), el estadístico (T), y los grados de libertad (GL) del error. En negrita se indican las diferencias significativas ($p < 0,05$).

Experimento	Alimento	Media \pm DE (PAR)	Media \pm DE (RUV)	T	GL	P
Naup-Fitop 4	Cél. totales	4,52 \pm 1,70	2,16 \pm 2,07	1,16	4	0,31
	Microplancton	0,04 \pm 0,04	0,02 \pm 0,03	0,79	4	0,47
	Nanoplancton	4,5 \pm 1,77	2,22 \pm 3,07	1,12	4	0,32
	Diatomeas	0,37 \pm 0,31	0,11 \pm 0,17	1,28	4	0,27
	Flagelados	4,12 \pm 0,48	2,04 \pm 1,80	1,04	4	0,35
Naup-Fitop 5	Cél. totales	4,24 \pm 1,59	2,47 \pm 2.29	-1,27	6	0,25
	Microplancton	0,07 \pm 0,05	0,07 \pm 0,04	-0,06	6	0,95
	Nanoplancton	4,17 \pm 1,59	2,4 \pm 2,08	-1,27	6	0,25
	Diatomeas	0,15 \pm 0,05	0,06 \pm 0,06	-2,1	6	0,04
	Flagelados	0,85 \pm 0,18	0,47 \pm 0,2	-1,16	6	0,29

Tasa de ingestión de adultos de *E. acutifrons* alimentados con *Chaetoceros* sp y fitoplancton natural

En la figura 5.7 se muestra la alimentación de *E. acutifrons* alimentados con *Chaetoceros* sp. Se observa que la tasa de ingestión en el tratamiento RUV fue significativamente menor que en el tratamiento PAR en ambos experimentos ($p < 0,05$) (Adult-Chaet 6 y 7).

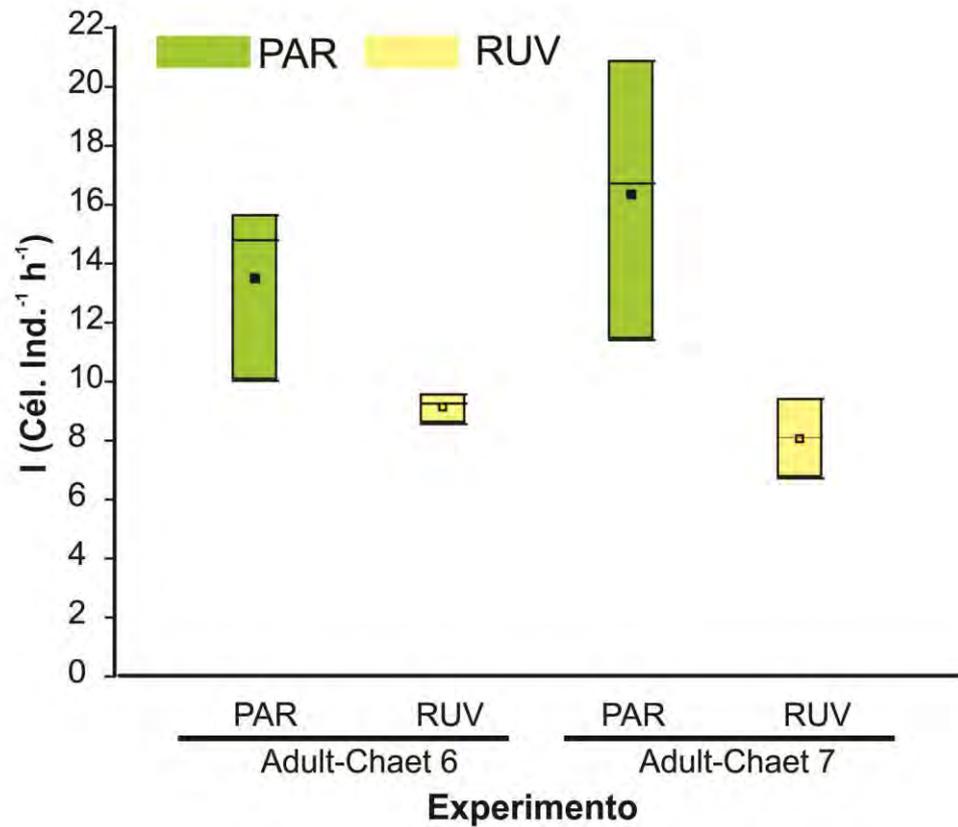


Figura. 5.7. Box-plot de la tasa de ingestión (Cél. Ind.⁻¹ h⁻¹) de adultos de *E. acutifrons* en cada tratamiento (PAR y RUV) en los 2 experimentos Adult-Chaet (6 y 7).

En cuanto a las tasas de alimentación de adultos *E. acutifrons* con fitoplancton natural (Adult-Fitop), se observa que en general se repite la tendencia siendo menores en el tratamiento RUV que en el tratamiento PAR (Fig. 5.8). Las tasas de ingestión fueron significativamente mayores en el tratamiento PAR con la concentración de células totales, nanofitoplancton y flagelados de ambos experimentos (Adult-Fitop 8 y 9) (Tabla 5.4).

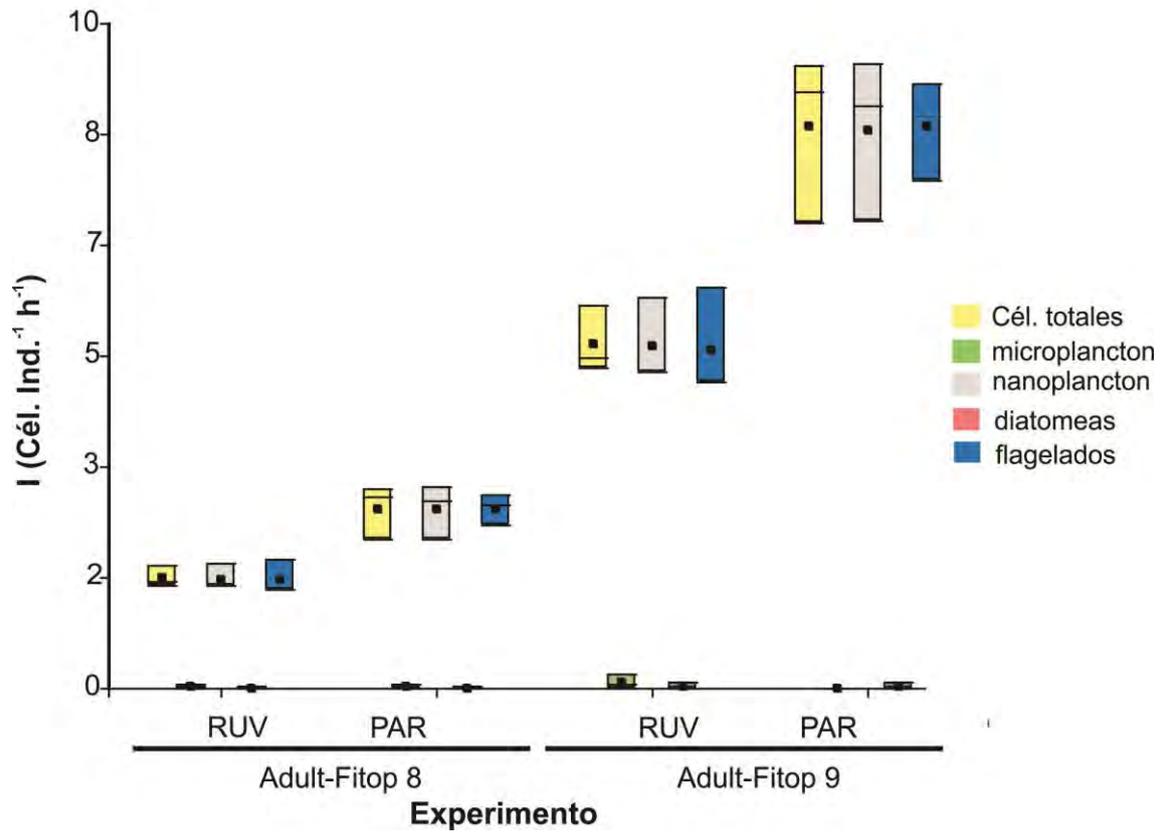


Figura. 5.8. Tasa de ingestión (Cél. Ind.⁻¹ h.⁻¹) de adultos de *E. acutifrons* en cada tratamiento (PAR y RUV) en los 2 experimentos Adult-Fitop (8 y 9).

Tabla 5.4. Resultados de t student donde se evaluó la tasa de ingestión de los tratamientos PAR y RUV en los experimentos Adult-Fitop 8 y 9. Se indican las medias de la tasa de ingestión de ambos tratamientos (PAR y RUV) el desvío estándar (DE), el estadístico (T) y los grados de libertad (GL) del error. En negrita se indican las diferencias significativas ($p < 0,05$).

Experimento	Alimento	Media±DE (PAR)	Media±DE (RUV)	T	GL	P
Adult-Fitop 8	Cél. totales	2,71±0,40	1,66±0,16	4,19	4	0,01
	Microplancton	0,02±0,03	0,03±0,03	-0,27	4	0,80
	Nanoplancton	2,7±0,40	1,65±0,21	4,05	4	0,01
	Diatomeas	0,01±0,02	0,01±0,02	0	4	>0,99
	Flagelados	2,71±0,24	1,63±0,26	5,29	4	<0,05
Adult-Fitop 9	Cél totales	8,44±1,25	5,18±0,49	4,19	4	0,01
	Microplancton	0,07±0,03	0,09±0,11	-0,22	4	0,49
	Nanoplancton	8,4±1,24	5,14±0,64	4,05	4	<0,05
	Diatomeas	0,03±0,06	0,03±0,02	0	4	0,36
	Flagelados	8,44±0,73	5,08±0,82	5,29	4	<0,05

Tasa de ingestión de nauplii alimentadas con *Heterocapsa triquetra*.

La tasa de ingestión de las nauplii alimentadas con *H. triquetra* ricas con MAAs fue mayor que en las nauplii alimentadas con *H. triquetra* pobre en MAAs ($5,60 \pm 2,77$ Cél. Ind⁻¹ h⁻¹; $4,01 \pm 1,30$ Cél. Ind.⁻¹ h⁻¹ respectivamente para H+ y H-) (Fig 5.9).

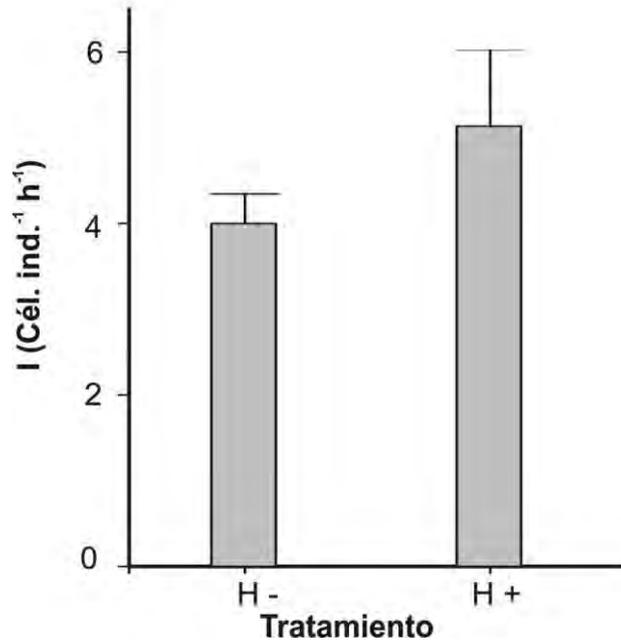


Figura. 5.9. Tasa de ingestión (Cél. Ind.⁻¹ h⁻¹) de nauplii en cada una de las dietas (H-: *H. triquetra* pobre en MAAs; H+: *H. triquetra* rica en MAAs).

En la tercera etapa del experimento, cuando las nauplii fueron alimentadas con ambas dietas (H +, H -) en oscuridad o fotoperiodo, sólo se encontraron diferencias significativas en la tasa de ingestión de los tratamientos PAR y RUV ($p < 0,05$). No se observaron diferencias significativas entre las dietas y el tipo de incubación (fotoperiodo/oscuridad) (Tabla 5.5). La menor tasa de ingestión correspondió a las nauplii que recibieron RUV y luego fueron incubadas en oscuridad ($0,42 \pm 0,73$ Cél. Ind.⁻¹ h⁻¹ y $0,56 \pm 0,96$ Cél. Ind.⁻¹ h⁻¹ para H - y H + respectivamente). En dos réplicas de estos tratamientos, no se detectó ingestión. Las nauplii que recibieron RUV y fueron incubadas en fotoperiodo y con H + presentaron una mayor tasa de ingestión ($1,38 \pm 1,21$ Cél. Ind.⁻¹ h⁻¹) que las nauplii de la dieta H- ($0,88 \pm 0,78$ Cél. Ind.⁻¹ h⁻¹). La mayor tasa de ingestión se encontró en las nauplii que fueron alimentadas con H +, que no recibieron radiación y que fueron incubadas en fotoperiodo (Fig. 5.10; Tabla 5.6).

Tabla 5.5. Resultados de Anova multifactorial de la tasa de ingestión (Cél. Ind.⁻¹ h⁻¹) de nauplii de cada uno de los tratamientos (dieta; radiación, incubación). SC: suma de cuadrados; GL: grados de libertad; F: estadístico. En negrita se indican los p<0,05. Rad: Radiación (PAR-RUV); Dieta (H+-H-); Incub: Incubación (Fotoperiodo- Oscuridad).

FV	SC	GL	CM	F	P
Modelo	103,93	7	14,85	6,92	<0,05
Radiación	88,53	1	88,53	41,27	<0,05
Dieta	5,35	1	5,35	2,50	0,13
Incubación	2,71	1	2,71	1,27	0,27
Rad*Dieta	2,43	1	2,43	1,13	0,30
Rad*Incub,	0,01	1	0,01	0,01	0,94
Dieta*Incub.	3,18	1	3,18	1,48	0,24
Rad*Dieta*Incub	1,71	1	1,71	0,80	0,38
Error	34,32	16	2,15		
Total	138,25	23			

Tabla 5.6. Tasa de ingestión media (Cél. Ind.⁻¹ h⁻¹) de nauplii para cada tratamiento en la segunda parte del experimento. DE: desvío estándar; Min: mínima tasa de ingestión; Máx.: máxima tasa de ingestión. H-: *H. triquetra* pobre en MAAs; H+: *H. triquetra* rica en MAAs.

Radiación	Incubación	Dieta	Media±DE	Min	Máx
PAR	Fotoperiodo	H-	3,59±1,45	2,22	5,11
	Fotoperiodo	H+	6,43±2,32	4,15	8,79
	Oscuridad	H-	4,14±2,30	1,70	6,26
	Oscuridad	H+	4,46±0,94	3,84	5,54
RUV	Fotoperiodo	H-	0,88±0,78	0,01	1,49
	Fotoperiodo	H+	1,38±1,21	0,03	2,28
	Oscuridad	H-	0,42±0,73	0	1,27
	Oscuridad	H+	0,56±0,96	0	1,67

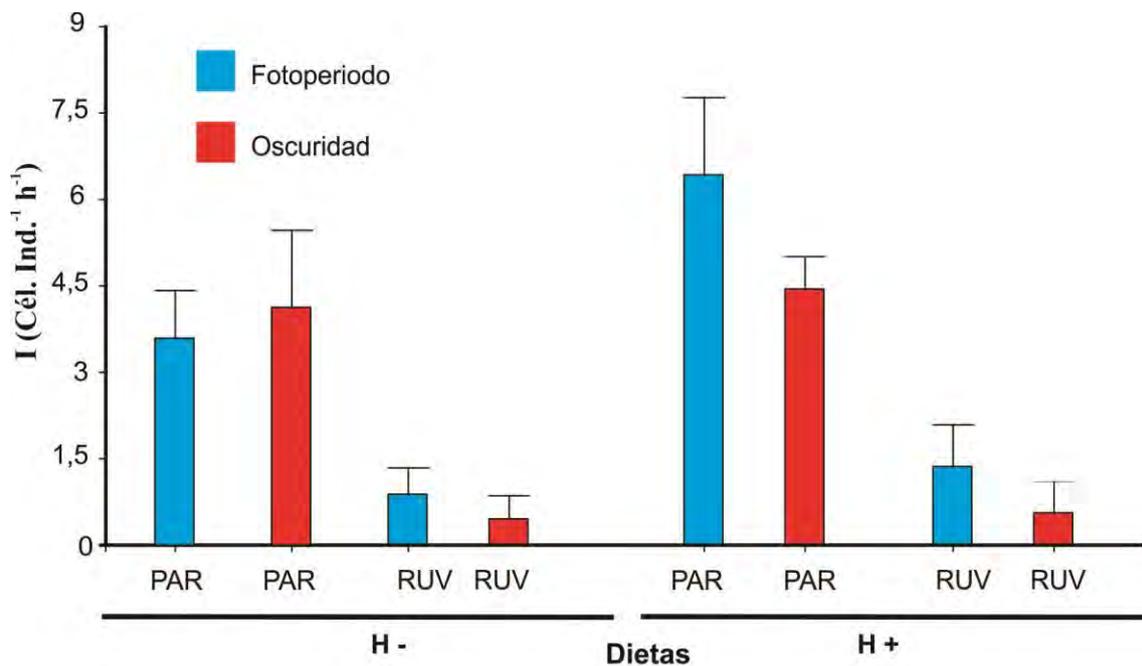


Figura. 5.10. Tasa de ingestión (Cél. Ind.⁻¹ h⁻¹) de nauplii en cada una de las dietas (H-: *H. triquetra* pobre en MAAs; H +: *H. triquetra* rica en MAAs) de cada uno de los tratamientos, RUV/ PAR; Oscuridad/Fotoperiodo.

En todos los experimentos (adultos y nauplii), la mortalidad al finalizar la incubación no superó el 20%.

DISCUSIÓN

En la actualidad existen pocos trabajos publicados acerca de los efectos de la RUV solar en la alimentación de zooplancton, siendo los resultados de este capítulo, los primeros que se realizan en copépodos marinos en Argentina. Estos resultados demuestran que la RUV (tanto natural como artificial) afecta negativamente a la alimentación de *E. acutifrons*. Resultados similares fueron encontrados por Lacuna & Uye (2000) quienes demostraron que la radiación artificial causa una menor tasa de ingestión en el copépodo de agua salobres *Sinocalanus tenellus*. En una especie marina, *Acartia omorii*, se observó que con dosis crecientes de RUV la tasa de ingestión disminuía (Lacuna & Uye, 2001).

En los experimentos de alimentación de nauplii del presente estudio con fitoplancton natural, no se encontraron diferencias significativas entre el tratamiento PAR y RUV, pero sí en el caso de los adultos. Posiblemente la diferencia entre las nauplii y los adultos se deba a que las larvas no se hayan alimentado de las microalgas de mayor tamaño o bien que se estén alimentando de otros microorganismos, por ejemplo heterotróficos que no fueron incluidos en los conteos. Trabajar con una comunidad auto-heterotrófica, presenta sus limitaciones dado que pueden estar involucrados varios niveles tróficos, generándose un “efecto cascada”, por lo cual al analizar únicamente los componentes autótrofos, los resultados podrían estar sesgados (Morales et al., 2009). Sería interesante a futuro continuar con este tipo de estudios incluyendo en los análisis todos los componentes (autótrofos y heterotróficos). Por otro lado cabe destacar que en el ambiente natural tanto las poblaciones de presas como las de predadores pueden verse afectadas por la RUV y en consecuencia, el efecto neto como resultado de la interacción dependerá, en parte, de los umbrales de tolerancia de cada una de las especies frente a estas variables (Sommaruga, 2003). Los resultados de las tasas de ingestión de nauplii y adultos de *E. acutifrons* en el tratamiento PAR, representan las tasas de ingestión

“normal” que estos individuos pueden tener en la zona, siendo la primera información disponible para esta especie importante en dicha zona.

Otro factor importante a tener en cuenta es que, entre otros factores, la concentración de fitoplancton en el mar puede afectar la penetración de la radiación en la columna de agua. En el área de estudio se han medido coeficientes de atenuación (K_d) para UVB de $0,37\text{m}^{-1}$. Esto significa que a 12 m de profundidad penetra el 1% de la radiación UVB incidente en superficie (Helbling com.pers.), por lo cual a futuro sería interesante también efectuar incubaciones *in situ* exponiendo a los copépodos a distintas profundidades con distintas concentraciones de fitoplancton.

Se sabe que la adaptación de los organismos a los efectos nocivos producidos por la RUV puede deberse a uno o más mecanismos, ya sea de evasión, de protección o de reparación (Williamson & Zagarese, 2003). Los organismos heterótrofos presentan estrategias adaptativas a elevados niveles de RUV, una de ellas es acumulando micosporinas. En la Antártida, se ha observado tanto en krill como en copépodos (marinos y de agua dulce) una mayor tolerancia a la RUV cuando se alimentan de fitoplancton con alta concentración de MAAs (Newman et al., 2000; Rocco et al., 2002). Con los resultados observados en esta tesis no es posible concluir que las nauplii tengan mayor resistencia a la RUV a través de la incorporación de MAAs por medio de la dieta. Sin embargo, aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas cabe destacar que la tasa de ingestión luego de la radiación fue mayor en las nauplii alimentadas con una dieta rica en dichos compuestos.

Otro mecanismo de adaptación que presentan los organismos ante el efecto de la RUV es la foto-reparación. Ésta ha sido estudiada principalmente en organismos de agua dulce, por ejemplo en el cladóceros *Daphnia* sp. (eg. Grad et al., 2001; 2003; Gonçalves et al., 2002 y referencias). Los resultados de este capítulo sugieren la presencia de mecanismos de foto-reparación con ambas dietas (*H.*

triquetra rica y pobre en compuestos MAAs), dado que la tasa de ingestión de las nauplii expuestas a RUV fue baja o nula cuando los individuos se incubaron en oscuridad. Experimentalmente en el copépodo *Sinocalanus tenellus*, la UVB artificial causa efectos negativos en la producción de huevos y en la alimentación, en cambio al ser incubados con luz visible existe una recuperación, mejorando la eclosión de sus huevos (Lacuna & Uye, 2000); ésto mismo fue observado para el copépodo *A. omorii* (Lacuna & Uye, 2002). En el copépodo *Boeckella gibbosa*, Zagarese et al. (1997) encontraron una alta tolerancia a la UVB, debido a una alta foto-reparación; en cambio no encontraron evidencias de foto-reparación en el copépodo *Boeckella gracilipes* (Zagarese et al., 1997; Tartarotti et al., 2000). Los copéodos de agua dulce *Metacyclops mendocinus* (ciclopoideo) y *Leptodiptomus minutus* (calanoideo) mostraron una alta eficiencia de fotorreparar el daño producido en el ADN por la UVB (Gonçalves et al., 2002; Williamson et al., 2002).

Los resultados de los experimentos realizados en este capítulo sugieren que la RUV natural diaria genera una disminución en la tasa de ingestión de *E. acutifrons*. También es importante tener en cuenta que los efectos que la RUV puede ocasionar en la tasa de ingestión de los organismos, son distintos para cada especie, tanto para las presas como para los predadores.

Como hemos visto en el capítulo IV, las muestras de plancton superficial son muy abundantes incluso en verano cuando la radiación es mayor. Esto significa que numerosos organismos proliferan bajo los niveles actuales de RUV. Es difícil realizar una extrapolación de estos resultados hacia las otras especies de copéodos encontradas en los meses de verano (Ej. *Paracalanus parvus*, *Acarita tonsa*), dado que los efectos pueden ser distintos para cada una de ellas.

CAPÍTULO VI: Conclusiones generales y perspectivas

Este trabajo constituye un aporte sustancial al conocimiento del mesozooplankton del área norpatagónica, el cual convive y sostiene especies ícticas de valor comercial. Los resultados de esta tesis contribuyen a un mejor conocimiento del ecosistema pelágico del Mar Argentino y de su biodiversidad. Por otro lado, se sabe que uno de los factores asociados al cambio climático global es el aumento de la radiación ultravioleta B (UVB). En esta tesis se presentan los primeros resultados en Argentina sobre el efecto de la radiación ultravioleta en copépodos marinos, con información sobre cómo este fenómeno puede modificar las relaciones tróficas.

A continuación se enumeran las conclusiones más importantes para el sistema frontal de Península Valdés:

- ✓ El sistema frontal de Península Valdés muestra diferencias latitudinales en la estructura física que pueden estar relacionados con las mareas y los vientos. En diciembre del 2004, a través de un estudio diseñado en dos transectas (una en frente de Península Valdés y otra al sur) se observó que la distribución de la Chl-*a* y la estratificación térmica de la columna de agua fueron los principales factores que influyeron en las diferencias observadas en la distribución y composición del mesozooplankton (copépodos calanoideos, ciclopoideos, nauplii y apendicularias).

- ✓ En la zona homogénea y de transición se encontró la mayor concentración de mesozooplankton, coincidiendo con la mayor abundancia de larvas de *Engraulis anchoita*. Estas zonas constituyeron un entorno adecuado para la pequeña fracción del mesozooplankton (< 500 μ m), siendo importantes presas para las larvas de *E. anchoita*.

- ✓ La distribución vertical de la apendicularia *Oikopleura dioica* en los distintos sectores del frente está asociada a las características físicas de cada zona. En la zona homogénea, su distribución vertical fue similar en toda la columna de agua debido al proceso de mezcla. En cambio en las zonas de transición y estratificada la abundancia fue mayor en la capa superior de la columna de agua (por encima de la termoclina) tanto de día como de noche. Esto respondería a distintas causas como por ejemplo la mayor concentración de alimento en esa capa.
- ✓ *Oikopleura dioica* realizó migración vertical diaria (MVD) en la zona de transición. Las potenciales causas de la MVD sugieren diferentes estrategias de su historia de vida, las cuales podrían ser:
 - i) Una MVD reproductiva; dado que mayores abundancias de individuos maduros se encontraron en la superficie durante la noche,
 - ii) una estrategia de MVD de alimentación, dado que en la capa superior es donde se encontró mayor concentración de Chl-*a* tanto de día como de noche,
 - iii) una estrategia de MVD de evasión a los predadores visuales, dado que los individuos más grandes (y por lo tanto presumiblemente más conspicuos) se encontraron en la capa inferior durante el día y en la capa superior durante la noche.
- ✓ A través de la MVD acoplada al patrón de circulación en dos capas (capa superior dirigida hacia el noreste y capa inferior en dirección opuesta), los individuos de *O. dioica* podrían quedar retenidos en este sistema favoreciendo sus ciclos de vida.
- ✓ Durante diciembre de 2004 la mayor abundancia de apendicularias y copépodos calanoideos y ciclopoideos se

encontró en la zona homogénea, en cambio durante diciembre de 2008 la mayor abundancia de *O. dioica* se encontró en la zona de transición y estratificada, coincidiendo en ambos años con la mayor concentración de Chl-*a*.

- ✓ Para poder concluir mejor las observaciones efectuadas en el campo es importante en investigaciones futuras incorporar la metodología experimental, realizando experimentos de interacciones tróficas, alimentación (tasas de consumo, preferencias alimenticias, producción de pellets fecales) y reproductivos en los distintos sectores del frente de Península Valdés. Esto permitirá comprender mejor las interacciones entre los principales grupos del mesozooplankton y las larvas de anchoíta en este sistema frontal.

A continuación se enumeran las conclusiones más importantes para la estación costera norpatagónica:

- ✓ Los resultados presentados en esta tesis son los primeros sobre un ciclo estacional del zooplankton en una estación costera norpatagónica. Se observó una fuerte variación temporal de la abundancia y composición de especies en las fracciones de mesozooplankton de menor tamaño, como así también la dominancia de los copépodos en todo el ciclo estudiado (agosto 2010-febrero 2012). Se encontró una dominancia de la fracción nanoplanctónica de fitoplancton en todo el año, principalmente en verano donde dominaron los flagelados, en cambio, en agosto de ambos años (2010 y 2011) se observó una floración de diatomeas microplanctónicas (> 20 μm), siendo esta fuerte estacionalidad en la producción primaria lo que condujo a cambios en la composición de especies de copépodos.

- ✓ En invierno se encontraron principalmente las especies de calanoideos *Acartia tonsa*, *Ctenocalanus vanus*, *Drepanopus forcipatus*, *Centropages brachiatus* y *Calanoides carinatus*. Dado que estas especies son principalmente herbívoras, se propone que en esta época del ciclo estacional prevalece una red trófica clásica.
- ✓ *Acartia tonsa* y *Paracalanus parvus* se encontraron a lo largo de todo el ciclo, en cambio el harpacticoideo *Euterpina acutifrons* fue dominante en los meses de verano (principalmente enero y febrero). Las variaciones observadas en la composición de especies y abundancia pueden asociarse a las diferentes fracciones de tamaño del alimento disponible para los copépodos.
- ✓ En la zona de estudio en verano existen elevados valores de radiación ultravioleta B (UVB), la cual puede ser dañina para los organismos. Se destaca que en este período existe una menor diversidad de especies de copépodos (abundancia dominada por *E. acutifrons*). Esto puede deberse a que la radiación ultravioleta afecte de manera distinta a las especies de copépodos.
- ✓ En cuanto a los efectos subletales de la RUV, se observó que cuando *E. acutifrons* fue previamente expuesto a RUV natural, ingirió una menor cantidad de diatomeas (*Chaetoceros* sp) y dinoflagelados (*Heterocapsa triquetra*). Por lo tanto, la radiación ultravioleta solar afecta la tasa de ingestión de nauplii y adultos de *E. acutifrons*.
- ✓ En esta tesis se observó además que nauplii de *E. acutifrons* expuestos a RUV y alimentadas con una dieta rica en MAAs (aminoácidos tipo micosporinas), al ser incubadas en fotoperiodo mostraron una tendencia a la foto-reparación. Este es un

mecanismo importante para esta especie dado que aumentaría su supervivencia ante elevados valores de radiación ultravioleta.

- ✓ Los resultados sobre el efecto de la RUV en la tasa de ingestión en organismos mesozooplancónicos marinos son los primeros que se realizan en el país. Por lo tanto se considera necesario continuar con esta línea de investigación en el futuro, abordando diferentes cuestiones como, ¿el UVB está afectando a la diversidad de especies? Por otro lado, como ya hemos mencionado la RUV disminuye la tasa de ingestión de los copépodos. Dado este resultado surgen distintos interrogantes ¿la RUV afecta algún mecanismo sensorial de los copépodos, de forma tal que no detecten al alimento? ¿la RUV provoca daños en el ADN de los copépodos, impidiendo por ejemplo su movilidad, interfiriendo en la obtención del alimento?. Por otro lado los resultados sugieren que las nauplii de *E. acutifrons* realizan foto-reparación, por lo cual sería interesante continuar explorando esta temática.
- ✓ Se considera necesario continuar con trabajos de series de tiempo en la zona para poder interpretar los efectos del cambio climático global sobre las comunidades planctónicas. Este tipo de monitoreos del plancton podría ayudarnos a identificar futuros cambios en los ecosistemas marinos.

Lic. Mariela Spinelli

Dra. Fabiana Capitanio

Dr. Rodrigo Gonçalves

BIBLIOGRAFÍA

- Achá, D.C., Fontúrbel, F.R. 2003. La Diversidad De Una Comunidad, ¿Está Controlada Por Top-Down, Bottom-up O una Combinación De Estos?. *Revi. Biol. Org.* 13: 1-16.
- Acha, E.M., Mianzan, H., Guerrero, R., Favero, M., Bava, J. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. *J. Mar. Sci.* 44: 83-105.
- Adams, N.L., Shick, J.M. 2001. Mycosporine-like amino acids prevent UVB-induced abnormalities during early development of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Mar. Biol.* 138: 267-280.
- Aguirre, G., Capitano, F.L., Viñas, M.D., Esnal, G.B. 2006. Gonadal development, allometric growth and ecological impact of *Appendicularia sicula* (Appendicularia, Fritillariidae) from the Argentine Sea. *J. Mar. Biol. Ass.* 86: 1215-1220.
- Aguirre, G., Capitano F., Lovrich, G., Esnal, G. 2012. Seasonal variability of metazooplankton in coastal sub-Antarctic. *Mar. Biol. Res.* 8: 341 – 353.
- Allredge, A.L. 1976. Field behavior and adaptative strategies of Appendicularians (Chordata: Tunicata). *Mar. Biol.* 38: 29–41.
- Allredge, A.L. 1981. The impact of appendicularian grazing on natural food concentrations in situ. *Limnol. Oceanogr.* 26: 247–257.
- Allredge, A.L. 2005. The contribution of discarded appendicularian houses to the flux of particulate organic carbon from oceanic surface waters. En: Gorsky, G., Youngbluth, M.J., Deibel, D. (Eds.). *Response of Marine Ecosystems to Global Change: Ecological impact of Appendicularians*. GB Scientific Publisher, Paris, pp. 309–326.
- Alonzo Rodriguez, F., Mayzaud, P., Razouls, S. 2000. Egg-production dynamics, biochemical composition and hatching success of the subantarctic copepod *Paraeuchaeta antarctica*: Laboratory studies. *Mar. Ecol. Progr. Series.* 205: 219-227.
- Álvarez Colombo, G., Dato, C.I., Macchi, G.J., Palma, E., Machinandiarena, L., Christiansen, H.E., Betti, P., Derisio, C., Martos, P., Castro-Machado. P., Brown, D., Ehrlich, M., Mianzan, H., Acha, E.M. 2011. Distribution and behavior of Argentine hake larvae: Evidence of a biophysical mechanism for self-recruitment in northern Patagonian shelf waters. *Cienc. Mar.* 37: 633–657.

- Angelescu, V. 1982. Ecología trófica de la anchoíta del Mar Argentino (Engraulidae, *Engraulis anchoita*). Parte II. Alimentación, comportamiento y relaciones tróficas en el ecosistema. Series Contr. INIDEP, Mar del Plata 409: 1-83.
- Antacli, J.C., Hernandez, D., Sabatini, M. 2009. Estimating copepods' abundance with paired nets: Implications of mesh size for population studies. *J. Sea Res.* 63: 71-77.
- Armegol, X., Wurtsbaugh, W.A., Camacho, A., Miracle, A. 2012. Pseudo-diel vertical migration in zooplankton: a whole-lake ¹⁵N tracer experiment. *J. Plankton Res.* 34: 976-986.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A., Thingstad, F. 1983. The ecological role of water column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Series.* 10: 257-263.
- Bandaranayake, W.M. 1998. Mycosporines: are they nature's sunscreens? *Nat. Prod. Rep.* 15: 159-172.
- Bakun, A., Parrish, R.H. 1991. Comparative studies of coastal pelagic fish reproductive habitats: the anchovy (*Engraulis anchoita*) of the Southwestern Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 48: 343-361.
- Bakun, A. 2010. Linking climate to population variability in marine ecosystems characterized by non-simple dynamics: conceptual templates and schematic constructs. *J. Mar. Sys.* 79: 361-373.
- Barbieri, E.S., Villafañe, V.E., Helbling, E.W. 2002. Experimental assessment of UV effects upon temperate marine phytoplankton when exposed to variable radiation regimes. *Limnol. Oceanogr.* 47: 1648-1655.
- Bradford-Grieve, J.M., Markoseva, E.L., Rocha, C.E.F., Abichi, B. 1999. Copepoda. En: D. Boltovskoy (Ed.). *South Atlantic Zooplankton* Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, pp. 869-1098.
- Beaugrand, G., Brander, K.M., Lindley, J.A., Souissi, S., Reid, P.C., 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426: 661-664.
- Bedo, A.W., Acuña, J. L., Robins, D., Harris, R.P., 1993. Grazing in the micron and sub-micron particle size range: the case of *Oikopleura dioica* (Appendicularia). *Bull. Mar. Sci.* 53: 2-14.
- Behrends, G. 1996. Long term investigations of seasonal mesozooplankton dynamics in Kiel Bight, Germany. Proceedings of the 13th. Baltic Marine Biology Symposium, Jurmala, Latvia, Inst. Aquat.Ecol., Univer. Latvia, Riga, 93-98.

- Berggreen, U., Hansen, B., Kiørboe, T. 1988. Food size spectra ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development. Implications for determination of copepod production. *Mar. Biol.* 99: 341-352.
- Bezzi, S. 2000. Síntesis de las evaluaciones y sugerencias de manejo efectuadas sobre el recurso merluza (*Merluccius hubbsi*) entre el año 1986 y mayo de 1997. *INIDEP Inf. Téc.* 30. INIDEP, Argentina, pp 1-16.
- Biancalana, F., Torres, A.I. 2011. Variations of mesozooplankton composition in a eutrophicated semi-enclosed system (Encerrada Bay, Tierra del Fuego, Argentina). *Braz. J. Oceanogr.* 59: 195-199.
- Bianchi, A.A., Ruiz Pino, D., Isbert Perlender, H.G., Osiroff, A.P., Segura, V., Lutz, V., Clara, M.L., Balestrini, C.F., Piola, A.R. 2009. Annual balance and seasonal variability of sea-air CO₂ fluxes in the Patagonia Sea: Their relationship with fronts and chlorophyll distribution. *J. Geophys. Res.* 114: 1-11.
- Björn, L. O. 2008. *Photobiology: The Science of Life and Light*. 2nd. Springer, USA. 695pp.
- Blaxter, J.H.S., Hunter, J.R. 1982. The biology of clupeoid fishes. *Adv. Mar. Biol.* 20: 1-223.
- Blumthaler, M., Webb, A.R. 2003. UVR climatology. En: Helbling, E.W., Zagarese, H.E. (Eds.). *UV effects in aquatic organisms and ecosystems*. Comprehensive Series in Photochemical and Photobiological Sciences. The Royal Society of Chemistry, UK, pp. 21-58.
- Bollens, S.M., Frost, B.W., Thoreson, D.S., Watts, S. 1992. Diel vertical migration in zooplankton: a field test of the predator avoidance hypothesis. *Hydrobiologia*. 234: 33-39.
- Boltovskoy, D. 1999. *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 1706.
- Boltovskoy, D., Gibbons, M.J., Hutchings, L., Binet, D., 1999. General biological features of the South Atlantic. En: Boltovskoy, D. (Ed.). *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 1-42.
- Brander, K.M. 2010. Impacts of climate change in fisheries. *J. Mar. Sys.* 79: 389-402.
- Browman, H.I., St-Pierre, J.F., Kuhn, P. 2003 a. Dose and dose-rate dependency in the mortality response of *Calanus finmarchicus*

- embryos exposed to ultraviolet radiation. *Mar. Ecol. Progr. Series.* 247: 297-302.
- Browman, H.I., Vetter, R.D., Alonso Rodríguez, C., Cullen, J.J., Davis, F.R., Lynn E., St-Pierre J.F. 2003 b. Ultraviolet (280-400 nm) induced DNA damage in the eggs and larvae of *Calanus finmarchicus* (Copepoda) and Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Photochem. Photobiol.* 77: 2-29.
- Calbet, A., Landry, M.R., Scheinberg, R.D. 2000. Copepod grazing in a subtropical bay: Species-specific responses to a midsummer increase in nanoplankton standing stock. *Mar. Ecol. Progr Series.* 193: 75_84.
- Calbet, A., Garrido, S., Saiz, E., Alcaraz, M., Duarte, C.M. 2001. Annual zooplankton succession in coastal NW Mediterranean waters: the importance of the smaller size fractions. *J. Plankton Res.* 23: 319-331.
- Capitanio, F., Marschoff, E., Esnal, G. 1995. Distribution and characterization of the maturity stages of *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) in the area off Valdés Peninsula, Argentina. *Iheringia Sér. Zoología.* 79: 1-176.
- Capitanio, F., Pájaro, M., Esnal, G. 1997. Appendicularians (Chordata, Tunicata) in the diet of anchovy (*Engraulis anchoita*) in the Argentine Sea. *Sci. Mar.* 61: 9-15.
- Capitanio, F.L., Esnal, G.B. 1998. Vertical distribution of the maturity stages of *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) in the frontal system off Valdés Peninsula, Argentina. *Bull. Mar. Sci.* 63:531-539.
- Capitanio, F.L., Curelovich, J., Tresguerres, M., Negri, R., Viñas, M.D., Esnal, G. 2008. Seasonal cycle of appendicularians at a coastal station (38°28'S, 57°41'W) of the SW Atlantic Ocean. *Bul. Mar. Sci.* 82: 171-184.
- Carreto, J.I., Benavides, H.R., Negri R.M., Glorioso P.D. 1986. Toxic red tide in the Argentine sea. Phytoplankton distribution and survival of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax excavata* in a frontal area. *J. Plankton Res.* 8: 15-28.
- Carreto, J.I., Benavides, H.R. 1990. Phytoplankton. Second IOC workshop on Sardine/Anchovy recruitment Project (SARP) in the Southwest Atlantic. *IOC Workshop Rep.* 65: 2-4.
- Castro, L.R., Claramunt, G., González, H.E., Krautz, M.C., Llanos-Rivera, A. Méndez, J., Schneider, W., Soto, S. 2010. Fatty acids in eggs of anchoveta *Engraulis ringens* during two contrasting winter spawning seasons. *Mar. Eco. Prog. Series.* 420: 193-205.

- Chen, M., Pollard, D., Barron, E.J. 2003. Comparison of future climate change over North America simulated by two regional models. *J. Geophys. Res. D.* 108: 43-48.
- Chícharo, M.A., Amaral, A., Faria, A., Morais, P., Mendes, C., Piló, D., Ben-Hamadou, R., Chícharo, L. 2012. Are tidal lagoons ecologically relevant to larval recruitment of small pelagic fish? An approach using nutritional condition and growth rate. *Est. Coast. Shelf Sci.* 112: 265-279.
- Chinnery, F.E., Williams, J.A. 2004. The influence of temperature and salinity on *Acartia* (Copepoda: Calanoida) nauplii survival. *Mar. Biol.* 145: 733-738.
- Ciechomski, J.D. 1967. Investigations of food and feeding habits of larvae and juveniles of the argentine anchovy *Engraulis anchoita*. *Coop. Oceanic Fish. Investigations Reports.* 11: 72-81.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M. 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. 1st edition. Plymouth Marine Laboratory, UK.
- Cohen, J.H., Forward, R.B. 2009. Zooplankton diel vertical migration a review of proximate control. *Oceanogr. Mar. Biol.* 47: 77-110.
- Cushing, D.H. 1974. The natural regulation of fish population. En: Harden Jones, F.R. (Ed.). *Sea Fisheries Research*. Elek Science, London, pp. 399 - 412.
- Cushing, D.H., 1975. *Ecología marina y pesquerías*. Editorial Acribia, España, 256 pp.
- Cushing, D.H. 1989. A difference in structure between ecosystems in strongly stratified water and in those that are only weakly stratified. *J. Plankton Res.* 11: 1-13.
- Cushing, J., Dennis, M.B., Desharnais, R.A., Costantino, R.F. 1996. An interdisciplinary approach to understanding nonlinear ecological dynamics. *Ecol. Model.* 92: 111-119.
- Cywinska, A., Crump, D., Lean, D.R.S. 2000. Influence of UV radiation on four freshwater invertebrates. *Photochem. Photobiol.* 72: 652-659.
- D'Apolito, L.M., Stancyk, S.E. 1979. Population dynamics of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) from North Inlet, South Carolina. With referene to dimorphic males. *Mar. Bio.* 54: 251-260.
- Daponte, M.C., Capitanio, F.L., Nahabedián, D.E., Viñas, M.D., Negri, R.M. 2004. *Sagitta friderici* Ritter-Záhony (Chaetognatha) from South

- Atlantic Waters: abundance, population structure, and life cycle. ICES J. Mar. Sci. 61: 680 – 686.
- de Ferreira, A.S.A., Stenevik, E.K., Vollset, K.W., Korneliussen, R., Folkvord, A. 2012. Vertical migration of Norwegian spring-spawning herring larvae in relation to predator and prey distribution. Mar. Biol. Res. 8: 605-614.
- Deibel, D., Lee, S.H. 1992. Retention efficiency of submicrometer particles by the pharyngeal filter of the pelagic tunicate *Oikopleura vanhoenffeni*. Mar. Ecol. Prog. Series. 81: 25-30.
- Deibel, D., Lowen, B. 2012. A review of the life cycles and life – history adaptations of pelagic tunicates to environmental conditions. ICES J. Mar. Sci. 69: 358-369.
- Derisio, C. 2012. El rol del frente de marea de Península Valdés en el control de la comunidad zooplanctónica. Tesis doctoral, Univ. de Mar del Plata, Mar del Plata, 134 pp.
- Díaz, M.V., Pájaro, M., Sánchez, R.P. 2009. Employment of morphometric variables to assess nutritional condition of Argentine anchovy larvae *Engraulis anchoita* (Hubbs and Marini, 1935). Rev. Biol. Mar. Oceanogr. 44: 539-549.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W. 2013. InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>
- Drinkwater, K.F., Beaugrand, C., Kaeriyama, M., Kim, S., Ottersen, G., Perry, R.L., Potner, H.O., Polovina, J.J., Takasuka, A. 2010. On the processes linking climate to ecosystem changes. J. Mar. Sys. 79: 374-388.
- Dypvik, E., Røstad, A., Kaartvedt, S. 2012. Seasonal variation in vertical migration of glacier lanternfish *Benthosema glaciale*. Mar Biol. 159: 1673–1683.
- Ehrlich, M.D., Machinandiarena, L., Brown, D., Ibañez, P., Leonarduzzi, E. 2001. Distribución y Abundancia de Prerreclutas de merluza (*Merluccius hubbsi*) en el litoral norpatagónico. Diciembre 2000-Junio 2001. Inf. Téc. DNI N° 83, 24 pp.
- Eloire, D., Somerfield, P.J., Conway, D.V.P., Halsband-Lenk, C., Harris, R., Bonnet, D. 2010. Temporal variability and community composition of zooplankton at Station L4 in the Western Channel: 20 years of sampling. J. Plankton Res. 32, 657–679.

- Emeis, K.C., Finney, B.F., Ganeshram, R., Gutierrez, D., Poulsen, B., Struck, U. 2010. Impacts of past climate variability on marine ecosystems: lessons from sediment records. *J.mar. Sys.* 79: 333-342.
- Esnal, G.B., Sankarankutty, C., Castro, R.J. 1985. Diurnal and seasonal fluctuations of *Oikopleura dioica* Fol, 1872 (Tunicata, Appendicularia) in the mouth of the river Potengi (North Brazil). *Physis, Argentina.* 43: 65-71.
- Esnal, G. B. 1999. Appendicularia. En: D. Boltovskoy (Ed). *Zooplankton of the South Atlantic Ocean*. Leiden: Backhuys, pp. 1375-1399.
- Fenaux, R. 1986. The house of *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia): structure and functions. *Zoomorphology.* 106: 224-231.
- Fenaux, R. 1998. Life history of the Appendicularia. En: Bone, Q. (Ed.), *The biology of pelagic tunicates*. Oxford Univ. Press., Oxford, pp. 151-160.
- Fischer, J.M., Fields, P.A., Pryzbylkowski, P.G., Nicolai, J.L., Neale, P.J. 2006. Sublethal exposure to UV radiation affects respiration rates of the freshwater cladoceran *Daphnia catawba*. *Photochem. Photobiol.* 82: 547-550.
- Flood, P.R., Deibel, D., Morris, C. 1992. Filtration of colloidal melanin from seawater by planktonic tunicates. *Nature.* 355: 630-632.
- Flood, P.R., Deibel, D. 1998. The appendicularian house. En: Bone, Q. (Ed.). *The Biology of Pelagic Tunicates*. Oxford Univ. Press., Oxford, pp. 105-124.
- Fortier, L., LeFevre, J., Legendre, L. 1994. Export of biogenic carbon to fish and to the deep ocean: the role of large planktonic microphages. *J. Plankton Res.* 16: 809-839.
- Franz, H.G., Gonzalez, S.R. 1995. The reproduction of *Oithona similis* (Copepoda: Cyclopoida) in the Southern Ocean. *ICES J. Mar. Sci.* 52: 549-555.
- Freitag, J.F., Steeger, H.U., Storz, U.C., Paul, R.J. 1998. Sublethal impairment of respiratory control in plaice (*Pleuronectes platessa*) larvae induced by UV-B radiation, determined using a novel biocybernetical approach. *Mar. Biol.* 132: 1-8.
- Frost, B.W. 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.* 18: 805-815.

- Garibotti, E.J. 2012. Distribución vertical y dinámica temporal del mesozooplankton en relación a variables fisicoquímicas en el estuario de Bahía Blanca. Tesis doctoral, Univ. Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 183 pp.
- Ganot, P., Bouquet, J.M., Thompson, E.M. 2006. Comparative organization of follicle, accessory cells and spawning anlagen in dynamic semelparous clutch manipulators, the urochordate Oikopleuridae. *Biol. Cell.* 98: 389-401.
- Genin, A., Jaffe, J.S., Reef, R., Richter, C., Franks, P.J.S. 2005. Swimming Against the Flow: A Mechanism of Zooplankton Aggregation. *Science.* 308: 860-862.
- Gran, H.H., Braarvol, T. 1935. A quantitative study of the phytoplankton in the Bay of Fundy and the Gulf of Maine. *J. Biol. Bd. Can.* 5: 279 - 467.
- Glorioso, P. 1987. Temperature distribution related to shelf-sea fronts on the Patagonian shelf. *Cont. Shelf Res.* 7: 27-34.
- Glorioso, P.D., Simpson, J.H. 1994. Numerical modelling of the tide on the northern Patagonian Shelf. *Cont. Shelf Res.* 14: 267-78.
- Gonçalves, R.J., Villafañe, V.E., Helbling, E.W. 2002. Photorepair activity and protective compounds in two freshwater zooplankton species (*Daphnia menucoensis* and *Metacyclops mendocinus*) from Patagonia, Argentina. *Photochem. Photobiol. Sci.* 1: 996-1000.
- Gonçalves, R.J., Barbieri, E., Villafañe, V., Helbling, E.W. 2007. Motility of *Daphnia spinulata* as affected by solar radiation throughout an annual cycle in mid-latitudes of Patagonia. *Photochem. Photobiol. Sci.* 83: 824-832.
- Gonçalves, R.J., Souza, S., Aigo, J., Modenutti, B., Balseiro, E., Villafañe, V.E., Cussac, V., Helbling, E.W. 2010. Responses of plankton and fish from temperate zones to UVR and temperature in a context of global change. *Ecol. Austral.* 20: 129-153.
- Gorsky, G., Fisher, N. S., Fowler, S.W. 1984. Biogenic debris from the pelagic tunicate *Oikopleura dioica*, and its role in the vertical transport of a transuranium element. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 18: 13-23.
- Gorsky, G., Palazzoli, I. 1989. Aspects de la biologie de l'appendiculaire *Oikopleura dioica* Fol. 1872 (Chordata: tunicata). *Oceanis.* 15: 39-49.

- Gorsky, G., Fenaux, F. 1998. The role of Appendicularians in marine food webs. En: Bone Q. (Ed.). *The biology of Pelagic Tunicates*. Oxford Univ. Press., Oxford, pp. 161-169.
- Gorsky, G., Youngbluth, M.J., Deibel, D. 2005. *Response of Marine Ecosystems to Global Change: Ecological Impact of Appendicularians*. GB Scientific Publisher, Paris. 440 pp.
- Grad, G., Williamson, C.E., Karapelou, D.M. 2001. Zooplankton survival and reproduction responses to damaging UV radiation: a test of reciprocity and photoenzymatic repair. *Limnol. Oceanogr.* 46: 584-591.
- Grad, G., Burnett, B.J., Williamson, C.E. 2003. UV damage and photoreactivation: timing and age are everything. *Photochem. Photobiol. Sci.* 78: 225-227.
- Guisande, C., Riveiro, I., Maneiro, I. 2000. Comparisons among the amino acid composition of the females, eggs and food to determine the relative importance of food quantity and food quality to copepod reproduction. *Mar. Ecol. Prog. Series.* 202: 135-142.
- Häder, D.P., Kumar, H.D., Smith, R.C., Worrest, R.C. 2007. Effects of solar UV radiation on aquatic ecosystems and interactions with climate change. *Photochem. Photobiol.* 6: 267-285.
- Häder, D.P., Helbling, E.W., Williamson, C.E., Worrest, R.C. 2011. Effects of UV radiation on aquatic ecosystems and interactions with climate change. *Photochem. Photobiol. Sci.* 10: 242-260.
- Hairston, N.G. 1976. Photoprotection by carotenoid pigments in the copepod *Diaptomus nevadensis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* 73: 971-974.
- Halac, S.R., Villafañe, V.E., Gonçalves, R.J., Helbling, E.W. 2011. Long term UVR effects upon phytoplankton natural communities of Patagonian coastal waters. En: Atazadeh, I. (Ed.). *Remote sensing of biomass: Principles and applications*. Intech Open Access Publishers, pp. 229-248.
- Hannach, G., Sigleo, A.C. 1998. Photoinduction of UV-absorbing compounds in six species of marine phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Series.* 174: 207-222.
- Hansen, J.E., Cousseau, M.B., Gru, D.L. 1984. Características poblacionales de la anchoíta (*Engraulis anchoíta*) del Mar Argentino. Parte I. El largo medio al primer año de vida, crecimiento y mortalidad. *Rev. INIDEP.* 4: 21-48.

- Hansen, J.L.S., Kjørboe, T., Alldredge, A.L. 1996. Marine snow derived from abandoned larvacean houses: sinking rates, particle content and mechanisms of aggregate formation. *Mar. Ecol. Prog. Series.* 141: 205–215.
- Hansen, J.E. 2000. Anchoíta (*Engraulis anchoita*). En: Bezzi, A., Akselman, R., Boschi, E. (Eds.). *Síntesis del estado de las pesquerías marítimas argentinas y de la Cuenca del Plata. Años 1997-1998, con una actualización de 1999.* INIDEP, Mar del Plata, Argentina. pp. 205-216.
- Hansen, B.W., Drillet, G., Kozmer, A., Madsen, K.V., Pedersen, M.F., Sørensen, T.F. 2010. Temperature effects on copepod egg hatching: does acclimatization matter?. *J. Plankton Res.* 32:305–315.
- Hargreaves, B.R. 2003. Water Column Optics and Penetration of UVR, En: Helbling, E.W., Zagarese, H.E. (Eds.). *UV Effects in Aquatic Organisms and Ecosystems.* Comprehensive Series in Photochemical and Photobiological Sciences, Royal Society of Chemistry, Cambridge, UK. pp. 59-105.
- Hays, G.C. 2003. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia*, 503: 163-170.
- Hays, G.C., Richardson A.J., Robinson C. 2005. Climate change and marine plankton. *Tree.* 20: 337-344.
- Helbling, E.W., Villafañe, V.E., Holm-Hansen, O. 1994. Effects of ultraviolet radiation on Antarctic marine phytoplankton photosynthesis with particular attention to the influence of mixing. En: Weiler, C.S., Penhale, P.A. (Eds.). *Ultraviolet Radiation in Antarctica: Measurements and Biological Effects.* American Geophysical Union, Washington, pp. 207–227.
- Helbling, E.W., Menchi, C.F., Villafañe, V.E. 2002. Bioaccumulation and role of UV-absorbing compounds in two marine crustacean species from Patagonia, Argentina. *Photochem. Photobiol. Sci.* 1: 820-825.
- Helbling, E.W., Barbieri, E.S., Marcoval, M.A., Gonçalves, R.J., Villafañe, V.E. 2005. Impact of solar ultraviolet radiation on marine phytoplankton from Patagonia. *Photochem. Photobiol. Sci.* 81: 807-818.
- Hernández-León, S. 2009. Top-down effects and carbon flux in the ocean: a hypothesis. *J. Mar. Sys.* 78: 576-581.

- Hernandez Moresino, R.D., Gonçalves, R.J., Helbling, E.W. 2011. Sublethal effects of ultraviolet radiation on crab larvae of *Cyrtograpsus altimanus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 407: 363–369.
- Hessen, D.O., de Lange, H.J., van Donk, E. 1997. UV-induced changes in phytoplankton cells and its effects on grazers. *Freshwater Biol.* 38: 513-524.
- Hill, A.E. 1991. A mechanism for horizontal zooplankton transport by vertical migration in tidal currents. *Mar. Bio.* 111: 485-92.
- Hjort J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological researches. *Rapp. p-v Réu. Con. int. Expl. Mer.* 20: 1-128.
- Hylander, S., Boeing, W.J., Oeing, W., Granéli, J., Karlsson, J. 2009. Complementary UV protective compounds in zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 54: 883-1893.
- Hylander, S., Hansson, L.A. 2010. Vertical migration mitigates UV effects on zooplankton community composition. *J. Plankton Res.* 32: 971-980.
- Hoffmeyer, M.S. 2004. Decadal change in zooplankton seasonal succession in the Bahía Blanca estuary, Argentina, following introduction of two zooplankton species. *J. Plankt. Res.* 26: 181-189.
- Hoffmeyer, M.S., Berasategui, A. A., Beigt, D., Piccolo, M.C. 2008. Environmental regulation of the estuarine copepods *Acartia tonsa* and *Eurytemora americana* during coexistence period. *J. mar. biol. Ass.* 89: 355-361.
- Holm-Hansen, Riemann. 1978. Chlorophyll *a* determination: Improvements in methodology. *Oikos.* 30: 438-447.
- Hopcroft, R., Roff, J. 1995. Zooplankton growth rates: extraordinary production by the larvacean *Oikopleura dioica* in tropical waters. *J. Plankton Res.* 17: 205–220.
- Hopcroft, R.R., Roff, J.C. 1998. Production of tropical larvaceans in Kingston Harbour, Jamaica: are we ignoring an important secondary producer? *J. Plankton Res.* 20: 557-569.
- Huebner, J.D., Young, D.L.W., Loadman, N.L., Lentz, V.J., Wiegand, M.D. 2006. Age-dependent survival, reproduction and photorepair activity in *Daphnia magna* (Straus, 1820) after exposure to artificial ultraviolet radiation. *Photochem. Photobiol. Sci.* 82: 1656-1661.

- Huntley, M., Sykes, P., Rohan, S., Marin, V. 1986. Chemically-mediated rejection of dinoflagellate prey by the copepods *Calanus pacificus* and *Paracalanus parvus*: mechanism, occurrence and significance. *Mar Ecol. Prog. Series*. 28: 105-12.
- Irigoiien, X., Chust, G., Fernandes, J.A., Alabaina, A., Zarauz, L. 2011. Factors determining the distribution and beta diversity of mesozooplankton species in shelf and coastal waters of the Bay of Biscay. *J. Plankton Res.* 33: 182-1192.
- Jaspers, C., Nielsen, T.G., Garstensen, J., Hopcroft, R.R., Møller, E.F. 2009. Metazooplankton distribution across the Southern Indian Ocean with emphasis on the role of Larvaceans. *J. Plankton Res.* 31: 525-540.
- Jeschke, J.M., Kopp, M., Tollrian, R. 2002. Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey. *Ecol. Monogr.* 72: 95-112.
- Karentz, D. 2001. Chemical defenses of marine organisms against solar radiation exposure: UV-absorbing mycosporine-like amino acids and scytonemin. En: McClintock, J.B., Baker, B.J. (Eds.). *Marine Chemical Ecology*. CRC Press, New York, pp. 481-520.
- Kjørboe, T., Møhlenberg, F., Nicolajsen, H. 1982. Grazing rate and gut clearance in the planktonic copepod *Centropages hamatus* (Lilljeborg) in relation to food concentration and temperature. *Ophelia*. 21: 181-194.
- Kjørboe, T. 1991. Pelagic fisheries and spatio-temporal variability in zooplankton productivity. Proceedings of the Fourth International Conference on Copepoda. *Bull. Plankton Soc. Jpn. Sp.* 229-249.
- Kjørboe, T. 1997. Population regulation and role of mesozooplankton in shaping marine pelagic food webs. *Hydrobiologia*. 363: 13-27.
- Kjørboe, T. 2011. What makes pelagic copepods so successful?. *J. Plankton Res.* 33: 677-685.
- Kleppel, G.S. 1993. On the diets of calanoid copepods. *Mar. Ecol. Prog. Series*. 99: 183-195.
- Kleppel, G.S, Burkart, C.A. 1995. Egg production and the nutritional environment of *Acartia tonsa*: The role of food quality in nutrition. *ICES J Mar Sci.* 52: 297-304.
- Kleppel, G.S., Hazzard, S.E. 2000. Diet and egg production of the copepod *Acartia tonsa* in Florida Bay. II. Role of the nutritional environment. *Mar Biol.* 137: 111-121.

- Koski, M., Moller, E.F., Maar, M., Visser, A. W. 2007. The fate of discarded appendicularian houses: Degradation by the copepod, *Microsetella norvegica*, and other agents. *J. Plankton Res.* 29: 641-654.
- Kuffner, I.B. 2001. Effects of ultraviolet radiation and water motion on the reef coral *Porites compressa* Dana: A flume experiment. *Mar. Biol.* 38: 467-476.
- Lacuna, D.G., Uye, S. 2000. Effect of UVB radiation on the survival, feeding, and egg production of the brackish-water copepod, *Sinocalanus tenellus*, with notes on photoreactivation. *Hydrobiologia.* 434: 73-79.
- Lacuna, D.G., Uye, S. 2001. Influence of mid-ultraviolet (UVB) radiation on the physiology of the marine planktonic copepod *Acartia omorii* and the potential role of photoreactivation. *J. Plankton Res.* 23: 143-155.
- Lampert, W. 1993. Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: new evidence for the predator-avoidance hypothesis. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 79-88.
- Landry, M. R., Calbet, A. 2004. Microzooplankton production in the oceans. *ICES J. Mar. Sci.* 61: 501 - 507.
- Laurion, I., Blouin, F., Roy, S. 2003. The quantitative filter technique for measuring phytoplankton absorption: interference by MAAs in the UV waveband. *Limnol. Oceanogr. Meth.* 1: 1-9.
- LeFevre, J. 1986. Aspects of the biology of frontal systems. *Adv. Mar. Biol.* 23: 163-299.
- Leising, A.W., Franks, P.J.S. 2000. Copepod vertical distribution within a spatially variable food source: a simple foraging-strategy model. *J. Plankton Res.* 22: 999-1024.
- Lenz, J. 2000. Introduction. En: Harris, P., Wiebe, P.H., Lenz, J., Skjoldal, H.R., Huntley, M. (eds.). *Ices Zooplankton Methodology Manual*. Academic Press, London. pp. 1 - 32.
- Lombard, F. 2006. Etude expérimentale et modélisation de l'écophysiologie de l'appendiculaire *Oikopleura dioica*. Tesis doctoral. Université Paris, Francia. 284 pp.
- Lombard, F., Renaud, F., Sainsbury, C., Sciandra, A., Gorsky, G. 2009. Appendicularian ecophysiology I. Food concentration dependent clearance rate, assimilation efficiency, growth and reproduction of *Oikopleura dioica*. *J. Marine Syst.* 78: 606-616.

- Lombard, F., Kiørboe, T. 2010. Marine snow originating from appendicularian houses: age-changes in settling characteristics. *Deep-Sea Res. I.* 57: 1304-1313.
- Lombard, F., Koski, M., Kiørboe, T. 2013 Copepods use chemical trails to find sinking marine snow aggregates. *Limnol. Oceanogr.* 58: 185-192.
- Loots, C., Swadling, K.M., Koubbi, P. 2009. Annual cycle of distribution of three ice-associated copepods along the coast near Dumont d'Urville, Terre Adelie (Antarctica), *J. Mar. Syst.* 78: 599-605.
- Lopes, R.M., Brandini, F.P., Gaeta, S.A. 1999. Distribution patterns of epipelagic copepods off Rio de Janeiro (SE Brazil) in summer 1991/1992 and winter 1992. *Hydrobiologia.* 411: 161-174.
- López-Urrutia, A., Acuña, J.L. 1999. Gut throughput dynamics in the appendicularian *Oikopleura dioica*. *Mar. Ecol. Prog. Series.* 191: 195-205.
- López-Urrutia, A., Acuña, J. L., Irigoien, X., Harris, R. 2003 a. Food limitation and growth in temperate epipelagic appendicularians (Tunicata). *Mar. Ecol. Prog. Series.* 252: 143-157.
- López-Urrutia, Irigoien, X. A., Acuña, J. L., Harris, R. 2003 b. In situ feeding physiology and grazing impact of the appendicularian community in temperate waters. *Mar. Ecol. Prog. Series.* 252: 125-141.
- López-Urrutia, A., Harris, R.P., Smith, T. 2004. Predation by calanoid copepods on the appendicularian *Oikopleura dioica*. *Limnol. Oceanogr.* 49: 303-307.
- Lutz, V.A., Subramaniam, A., Negri, R.M., Silva, R.I., Carreto, J.I. 2006. Annual variations in bio-optical properties at the “Estación Permanente de Estudios Ambientales (EPEA)” coastal station, Argentina. *Cont. Shelf Res.* 26: 1093-1112.
- Macchi, G.J., Pájaro, M., Dato, C. 2007. Spatial variations of the Argentine hake (*Merluccius hubbsi* Marini, 1993) spawning shoals in the Patagonian area during a reproductive season. *Rev. Biol. Mar. Ocea.* 42: 345-356.
- Macchi, G.J., Martos, P., Reta, R., Dato, C. 2010. Offshore spawning of the Argentine hake (*Merluccius hubbsi*) Patagonian stock. *Pan. American J. Aqu. Sci.* 5: 22-35.
- MacFadyen, M.C., Menu-Marque, S., Añon Suárez, D.A., Diéguez, M.C., Pérez, P., De los Ríos, P., Soto, D., Zagarese, H.E. 2004. UV effects on

- aquatic and coastal ecosystems UV radiation as a potencial driving force for zooplankton community structure in Patagonian lakes. *J. Photochem. Photobiol. B-Biol.* 82: 962-971.
- Mackas, D.L., Beaugrand, G. 2010. Comparison of zooplankton time series. *J. Mar. Sys.* 79: 286 – 304.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*, Blackwell Science Ltd. 256 pp.
- Mann, K.H., Lazier, J.R.N. 2006. *Dynamics of Marine Ecosystems. Biological Physical Interactions. in the Oceans*. Cambridge, USA. 510 pp.
- Margalef, D.R. 1958. Information theory in ecology. *Gen. System.* 3: 36-71.
- Marrari, M., Daly, K.L., Timonin, A., Semenova, T. 2011. The zooplankton of Marguerite Bay, western Antarctic Peninsula-Part II: Vertical distributions and habitat partitioning. *Deep-Sea Res. PII.* 58: 1614-1629.
- Martos, P., Sánchez, R.P. 1997. Caracterización oceanográfica de regiones frontales en la plataforma Patagónica en relación con áreas de desove y cría de la anchoita (*Engraulis anchoita*). In: Coloquio Argentino de Oceanografía, IAPSO-IADO (Conicet), Bahía Blanca, Argentina.
- Mauchline, J. 1998. *The Biology of Calanoid copepods. Advances in Marine Biology*. Academic Press, New York. 710 pp.
- Mckenzie, R., Aucamp, P.J., Bais, A., Björn, L.O., Ilyas, M., Madronich, S. 2011. Ozone depletion and climate change: Impacts on UV radiation. *Photochem. Photobiol. Sci.* 10: 182-198.
- McNamara, J.M. Houston, A.I. 2008. Optimal annual routines: behaviour in the context of physiology and ecology. *Phil. Trans. R.Soc. Lond. B.* 363: 301–319.
- Mianzan, H.W., Guerrero, R.A. 2000. Environmental patterns and biomass distributions of gelatinous macrozooplankton. Three study cases in the Southwestern Atlantic Ocean. *Sci. Mar.* 64: 215-24.
- Mianzan, H.W., Martos, P., Costello, J.H. and Guerrero, R.A. 2010. Avoidance of hydrodynamically mixed environments by *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) in open-sea populations from Patagonia, Argentina. *Hydrobiologia.* 645: 113-124.

- Mitchell, D.L., Karentz, D. 1993. The induction and repair of DNA photodamage in the environment. En: Young, A.R., Björn, L.O., Moan, J., Nultsch, W. (Eds). *Environmental UV photobiology*. Plenum Press., pp. 345-371.
- Moeller, R.E., Gilroy, S. Williamson, C.E. Grad, G. Sommaruga, R. 2005. Dietary acquisition of photoprotective compounds (mycosporine-like amino acids, carotenoids) and acclimation to ultraviolet radiation in a freshwater copepod, *Limnol. Oceanogr.* 50: 427-439.
- Morales, C.E., Bedo, A., Harris, R.P., Tranter, P.R.G. 1991. Copepod grazing in the northeast Atlantic: the importance of the small size fraction. *J. Plankton Res.* 13: 445 – 472.
- Morales, C.E., Vargas, C. Böttjer, D. 2009 Ingestión y consumo. En: Alder V.A., Morales, C. (Eds). *Manual de métodos para el estudio de los sistemas planctónicos marinos*. EUDEBA, Buenos Aires, Argentina, pp. 176-196.
- Morgado, F.M., Melo, R., Queiroga, H., Sorbe, J.C. 2003 a. Zooplankton abundance in a coastal station off the Ria de Aveiro inlet (north-western Portugal): relation with tidal and day/night cycles. *Acta Oecol.* 24: 175-181.
- Morgado, F.M., Antunes, C., Pastorinho, M.R. 2003 b. Distribution and patterns of emergence of suprabenthic and pelagic crustaceans from a shallow temperate estuary (Ria de Aveiro, Portugal). *Acta Oecol.* 24: 205-217.
- Morgado, F.M., Pastorinho, M.R., Quintaneiro, C., Ré, P. 2006. Vertical distribution and trophic structure of the macrozooplankton in a shallow temperate estuary (Ria de Aveiro, Portugal). *Sci. Mar.* 70: 177-188.
- Morote, E., Olivar, R.P., Villate, F., Uriarte I. 2008. Diet of round sardinella, *Sardinella aurita*, larvae in relation to plankton availability in the NW Mediterranean. *J. Plankton Res.* 7: 807-816.
- Morote, E., Olivar, M.P., Villate, F., Uriarte, I. 2010. A comparison of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) larvae feeding in the Northwest Mediterranean: influence of prey availability and ontogeny. *ICES J. Mar. Sci.* 5: 897-908.
- Nakamura, Y. 1998. Blooms of tunicates *Oikopleura* spp. and *Doliolletta gegenbauri* in the Seto Inland Sea, Japan, during summer. *Hydrobiologia.* 385: 183-192.

- Neilson, J.D., Perry, R.I. 1990. Diel vertical migrations of marine fishes an obligate or facultative process. *Adv. Mar. Biol.* 26: 115–168.
- Newman, S., Dunlao, W., Nicol, S., Ritz, D. 2000. Antarctic krill (*Euphausia superba*) acquires a UV-absorbing mycosporine-like amino acid from dietary algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecology.* 255: 93-110.
- Nielsen, T.G., Sabatini, M. 1996. Role of cyclopoid copepods *Oithona* spp. in North Sea plankton communities. *Mar. Ecol. Prog. Series.* 139: 79-93.
- Nybakken, J.W. 1997. *Marine Biology. An Ecological Approach.* 4th edition. Addison Wesley Longman, pp. 481.
- Olivar, M.P., Emelianov, M., Villate F., Uriarte I., Maynou F., Alvarez I., Morote E. 2010. The role of oceanographic conditions and plankton availability in larval fish assemblages off the Catalan coast (NW Mediterranean). *Fish. Oceanogr.* 19: 209-229.
- Orce, V.L., Helbling, E.W. 1997. Latitudinal UVR-PAR measurements in Argentina: Extent of the "Ozone hole". *Global Plan. Change.* 15: 113-121.
- Overland, J.E., Alheit, J., Bakun, A., Hurrell, J.W., Mackas, D.L., Miller, A.J. 2010. Climate controls on marine ecosystems and fish populations. *J. Mar. Sys.* 79: 305-315.
- Paffenhöfer, G.A. 1973. The cultivation of an appendicularian through numerous generations. *Mar. Biol.* 22: 183–185.
- Paffenhöfer, G.A. 1976. On the biology of appendicularia of the southeastern North Sea. En: 10th European Symposium in Marine Biology, Ostende, Belgium, September 17–23. 2: 437–455.
- Pájaro, M. 1998. El canibalismo como mecanismo regulador denso-dependiente de mortalidad natural en la anchoíta argentina (*Engraulis anchoita*). Su relación con las estrategias reproductivas de la especie. Tesis doctoral. Univ. Nacional de Mar del Plata, Argentina, 297 pp.
- Pájaro, M. 2002. Alimentación de la anchoíta Argentina (*Engraulis anchoita* Hubbs y Marini, 1935) (Pisces: Clupeiformes) durante la época reproductiva. *Rev. INIDEP.* 15: 111-125.
- Pájaro, M., Macchi, G.J., Martos, P. 2005. Reproductive pattern of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fish. Res.*, 72: 97-108.

- Pájaro, M., Macchi, G.J., Leonarduzzi, E. 2006. Estimación de la biomasa reproductiva de anchoita (*Engraulis anchoita*) mediante la aplicación del Método de Producción Diaria de Huevos. Informe Técnico Interno INIDEP. 05/05: 23 pp.
- Pájaro, M., Macchi, G., Leonarduzzi, E., Hansen, J.E. 2009. Spawning biomass of Argentine anchovy (*Engraulis anchoita*) from 1996 to 2004 using the daily egg production method. *J. Mar. Biol. Assoc.* 89: 829-837.
- Palma, E.D., Matano, R.P., Piola, A.R. 2008. A numerical study of the Southwestern Atlantic Shelf circulation: stratified ocean response to local and offshore forcing. *J. Geophys. Res. B.* 113: 1-22.
- Perry, R.I., Harding, G.C., Loder, J.W., Tremblay, M.J., Sinclair, M.M., Drinkwater, K.F. 1993. Zooplankton distributions at the Georges Bank frontal system: retention or dispersion. *Cont. Shelf Res.* 13: 357-383.
- Perry, R. I., Cury, P., Branker, K., Jennings., S., Mollmann, C., Planque, B. 2010. Sensitivity of marine systems to climate and fishing: Concepts, issues and managements respónses. *J. Mar. Syst.* 79: 427-435.
- Pielou, E.C. 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley-Intersciencie. John Wiley, Son. New York, USA, pp. 385.
- Purcell, J.E., Sturdevant, M.V. and Galt, C.P. 2005. A review of appendicularians as prey of invertebrate and fish predator. En Gorsky, G. (Ed.). *Response of Marine ecosystems to global change: Ecological impact of Appendicularians*. Editions Scientifiques, France, pp. 360-435.
- Ramírez, F.C. 1970. Copépodos planctónicos del sector patagónico. Resultados de la Campaña 187 'Pesquería XI'. *Physis.* 79: 473-476.
- Ramírez, F.C. 1981. Zooplancton y producción secundaria, Parte I, Distribución y variación estacional de los copépodos. En: Angelescu, V. (Ed.). *Campañas de investigación pesquera realizadas en el Mar Argentino por los B/I 'Shinkai Maru' y 'Walther Herwig' y B/P 'Marburg', años 1978 y 1979, Resultados de la Parte Argentina*. Contrib. INIDEP. 383: 202-212.
- Rautio, M., Tartarotti, B. 2010. UV radiation and freshwater zooplankton: damage, protection and recovery. *Freshwater Rev.* 3: 105- 131.

- Ringelberg, J. 2010. *Diel Migration of Zooplankton in Lakes and Oceans: Causes Explanations and Adaptive Significance*. London, UK: Springer. 356 pp.
- Robison, B.H., Reisenbichler, K.R., Sherlock, R.E. 2005. Giant larvacean houses: rapid carbon transport to the deep sea floor. *Science*. 308: 1609–1611.
- Rocco, V.E., Oppezzo, O., Pizarro, R., Sommaruga, R., Ferraro, M., Zagarese, H. 2002. Ultraviolet damage and counteracting mechanisms in the freshwater copepod *Boeckella poppei* from the Antarctic Peninsula. *Limnol. Oceanogr.* 47: 829-836.
- Romero, S., Piola, A., Charo, M.; and García, C. 2006. Chlorophyll-*a* variability off Patagonia based on SeaWiFS data. *J. Geophys. Res.* 111: 1-11.
- Romero, S. 2008. Estimación satelital de clorofila y los frentes oceánicos del Atlántico Sudoccidental. Tesis doctoral, Univ. de Buenos Aires, Argentina, 211pp.
- Rothschild, B.J., Osborn, T.R. 1988. Small-scale turbulence and plankton contact rates. *J. Plankton Res.* 10: 465-474.
- Sabatini, M., Kiørboe, T. 1994. Egg production, growth and development of the cyclopoid copepod *Oithona similis*. *J. Plankton Res.* 16: 1329-1351.
- Sabatini, M.E., Giménez, J., Rocco, V. 2001. Características del zooplancton del área costera de la Plataforma Patagónica Austral (Argentina). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 17: 245-254.
- Sabatini, M., Martos, P. 2002. Mesozooplankton features in a frontal area off northern Patagonia (Argentina). *Sci. Mar.* 66: 215-232.
- Sancar, A. 1994 a. Mechanisms of DNA excision repair. *Science*. 266: 1954-1956.
- Sancar, A. 1994 b. Structure and function of DNA photolyase. *Biochemistry*. 33: 2-9.
- Sánchez, R.P., Manazza, G.O. 1994. Estudios sobre la alimentación de larvas de anchoíta (*Engraulis anchoíta*) en relación con los frentes de marea de la región patagónica. *Frente Marítimo*. 15: 51-66.
- Sánchez, R.P., Ciechomski, J.D. 1995. Spawning and nursery grounds of pelagic fish species in the sea-shelf off Argentina and adjacent areas. *Sci. Mar.* 59: 455-478.

- Sánchez, R.P., Pájaro, M., Macchi, G.J. 1996. The application of the daily egg production method to the assessment of the SW Atlantic anchovy, (*Engraulis anchoita*), spawning biomass off Argentina. Inter. Council. Expl. Sea. 1-29.
- Sánchez, R., Madirolas, A., Reta, R., Ehrlich, M.D., Álvarez Colombo, G., Macchi G. 1997. The reproductive biology of the patagonian sprat (*Sprattus fuegensis*): several facts and still some speculations. ICES Ann. Sci. Conf. 10 pp.
- Santos, B.A., Ramírez, F.C. 1995. Distribución y abundancia de copépodos en el sistema frontal de Península Valdés, durante florecimientos fitoplanctónicos. Thalassas. 11: 133-142.
- Sanvicente-Añorve, L., Soto, L.A., Espinosa-Fuentes, M.L., Flores-Coto, C. 2006. Relationship patterns between ichthyoplankton and zooplankton: a conceptual model. Hydrobiologia. 559: 11-22.
- Sato, N. 2008. Efecto de la predación de *Noctiluca scintillans* Macartney, *Sagitta friderici* Ritter- Zahony y larvas de *Engraulis anchoita* Hubbs-Marini sobre la comunidad planctónica costera bonaerense. Tesis Doctoral, Univ. Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, 99 pp.
- Sato, R., Ishibashi, Y., Tanaka Y., Ishimaru T., Dagg M.J. 2008. Productivity and grazing impact of *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) in Tokio Bay. J. Plankton Res. 30: 299-309.
- Scott, J.D., Chalker-Scott, L., Foreman, A., D'angelo, D. 1999. *Daphnia pulex* fed UVB-irradiated *Chlamydomonas reinhardtii* show decreased survival and fecundity. Photochem. Photobiol. 70: 308-313.
- Shannon, C.E., Weaver, W. 1949. The Mathematical Theory of Communication. University of Illinois Press, Urbana, USA.
- Shick, J.M., Dunlap, W.C. 2002. Mycosporine-like amino acids and related gadusols: Biosynthesis, accumulation, and UV-protective functions in aquatic organisms. Annual Rev. Physiology. 64: 223-262.
- Shiganova, T. A. 2005. Changes in appendicularian *Oikopleura dioica* abundance caused by invasion of alien ctenophores in the Black Sea. J. Mar. Biol. Assoc. 85: 477-494.
- Sieburth, J.M., Smetacek, V., Lenz, J. 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. Limnol Oceanogr. 23: 1256-1263.

- Sinclair M. 1988. *Marine Populations. An essay on population regulation and speciation*. Washington Sea Grant, Seattle, 252 pp.
- Sinha, R.P., Häder, D.P. 2002. UV-induced DNA damage and repair: a review. *Photochem. Photobiol. Sci.* 1: 225–236.
- Simionato, C.G., Berasategui, A., Meccia, V.L., Acha, M., Mianzan, H. 2008. On the short time-scale wind forced variability in the Río de la Plata Estuary and its role on ichthyoplankton retention. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 76: 211-226.
- Simpson, J.H. 1981. The shelf-sea fronts: implications of their existence and behaviour. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 302: 531-546.
- Sommaruga, R., Garcia-Pichel, F. 1999. UV-absorbing mycosporine-like compounds in planktonic and benthic organisms from a high mountain lake. *Archiv fu Hydrobiologie.* 144: 255–269.
- Sommaruga, R. 2003. Ultraviolet radiation and its effects on species interactions. En: Helbling, W., Zagarese, H. (Eds.). *UV effects in aquatic organisms and ecosystems*. Comprehensive Series in Photosciences, ESP, Royal Society of Chemistry, London, pp. 485-508.
- Sommer, F., Stibor, H., Sommer, U., Velimirov, B. 2000. Grazing by mesozooplankton from Kiel Bight, Baltic Sea, on different sized algae and natural seston size fractions. *Mar. Ecol. Progr. Series.* 199: 43-53.
- Sommer, F., Hansen, T., Feuchtmayr, H., Santer, B., Tokle, N., Sommer, U. 2003. Do calanoids copepods suppress appendicularians in the coastal ocean? *J. Plankton Res.* 27: 869-871.
- Spinelli, M., Guerrero, R., Pájaro, M., Capitanio, F. 2013. Distribution of *Oikopleura dioica* (Tunicata, appendicularia) associated with a coastal frontal system (39°- 41°S) of the SW Atlantic Ocean in the spawning area of *Engraulis anchoita* anchovy. *B. J. Ocean.* 61: 141-148.
- Stibor, H., Vadstein, O., Lippert, B., Roederer, W., Olsen, Y.R. 2004. Calanoid copepods and nutrient enrichment determine population dynamics of the appendicularian *Oikopleura dioica*: a mesocosm experiment. *Mar. Ecol. Progr. Series.* 270: 209-215.
- Sutton, T.T., Hopkins, T.L. 1996. Trophic ecology of the stomiid (Pisces: Stomiidae) fish assemblage of the eastern Gulf of Mexico: strategies, selectivity and impact of a top mesopelagic predator. *Mar. Biol.* 127: 179–192.

- Suzuki, K., Nakamura, Y., Hiromi, J. 1999. Feeding by the small calanoid copepod *Paracalanus* sp. on heterotrophic dinoflagellates and ciliates. *Aquat. Microb. Ecol.* 17:99–103.
- Svensen, C., Nejstgaard, J. 2003. Is sedimentation of copepod faecal pellets determined by cyclopoids? Evidence from enclosed ecosystems. *J. Plankton Res.* 25: 917-926.
- Sverdrup, H.U. 1953. On the conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 18: 283 – 295.
- Tartarotti, B., Cravero, W., Zagarese, H.E. 2000. Biological weighting function for the mortality of *Boeckella gracilipes* (Copepods, Crustacea) derived from experiments with natural solar radiation. *Photochem. Photobiol. Sci.* 73: 314-319.
- Tiselius, P. 1989. Contribution of aloricate ciliates to the diet of *Acartia clausi* and *Centropages hamatus* in coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Series.* 56: 49-56
- Titelman, J., Kiørboe, T. 2003. Motility of copepod nauplii and implications for food encounter. *Mar. Ecol. Prog. Series.* 247: 123–135.
- Tomita, M., Shiga, N., Ikeda, T. 2003. Seasonal occurrence and vertical distribution of appendicularians in Toyama Bay, southern Japan Sea. *J. Plankton Res.* 25: 579-589.
- Tonini, M.E. 2010. Modelado numeric del Ecosistema de los Golfos Norpatagonicos. Tesis doctoral. Univ. Nacional del Sur, Bahia Blanca, Argentina, 265 pp.
- Tönnesson, K., Tiselius P. 2005. Diet of the chaetognaths *Sagitta setosa* and *S. elegans* in relation to prey abundance and vertical distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 289: 177-90.
- Touratier, F., Carlotti, F., Gorsky, G. 2003. Individual growth model for the appendicularian *Oikopleura dioica*. *Mar. EcoL. Prog. Series.* 248: 141-163.
- Uye, S.I., Iwai, Y., Kasahara, S. 1982. Reproductive biology of *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida) in the inland sea of Japan. *Bull. Plankton Soc. Jap.* 29: 25–35.
- Uye, S., Ichino, S. 1995. Seasonal variations in abundance, size composition, biomass and production rate of *Oikopleura dioica* (Fol) (Tunicata: Appendicularia) in a temperate eutrophic inlet. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 189: 1–11.

- Uye, S.I., Aoto, I., Onbé, T. 2002. Seasonal population dynamics and production of *Microsetella norvegica*, a widely distributed but little-studied marine planktonic harpacticoid copepod. *J. Plankton Res.* 24: 143-153.
- Vargas, A.C., González, H.E. 2004. Plankton community structure and carbon cycling in a coastal upwelling system. II. Microheterotrophic pathway. *Aquat. Microb. Ecol.* 34: 165-180.
- Varpe, O. 2012. Fitness and phenology: annual routines and zooplankton adaptations to seasonal cycles. *J. Plankton Res.* 34: 267-276.
- Verity, P.G., Smetacek, V. 1996. Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. *Mar Ecol. Prog. Series.* 130: 277-293.
- Villafañe, V.E., Reid, F.M.H. 1995. Métodos de microscopía para la cuantificación del fitoplancton. En: Alveal, K., Ferrario, M.E., Oliveira, E.C., Sar, E. (Eds.). *Manual de métodos ficológicos*. Universidad de Concepción, Concepción, Chile. pp. 169-185.
- Villafañe, V.E., Helbling, E.W., Zagarese, H.E. 2001. Solar ultraviolet radiation and its impact on aquatic ecosystems of Patagonia, South America. *Ambio.* 30: 112-117.
- Villafañe, V.E., Barbieri, E.S., Helbling, E.W. 2004a. Annual patterns of ultraviolet radiation effects on temperate marine phytoplankton off Patagonia, Argentina. *J. Plankton Res.* 26: 167-174.
- Villafañe, V.E., Marcoval, M.A., Helbling, E.W. 2004b. Photosynthesis vs. irradiance characteristics in phytoplankton assemblages off Patagonia (Argentina): Temporal variability and solar UVR effects. *Mar. Ecol. Progr. Series.* 284: 23-34.
- Villafañe, V.E., Janknegt, P.J., Graaff, M., Visser, R.J.W., van de Poll, W.H., Buma, A.G.J., Helbling, E.W. 2008. UVR-induced photoinhibition of summer marine phytoplankton communities from Patagonia. *Mar. Biol.* 154: 1021-10.
- Villafañe, V.E., Banaszak, A.T, Guendulain-García, S.D., Strauch, S.M, Halac, S.R., Helbling, E.W. 2013. Influence of seasonal variables associated with climate change on photochemical diurnal cycles of marine phytoplankton from Patagonia (Argentina). *Limnol. Oceanogr.* 58: 203-214.
- Viñas, M.D., Ramírez, F.C. 1996. Gut analysis of first-feeding anchovy larvae from Patagonian spawning area in relation to food availability. *Arch. Fish. Mar. Res.* 43: 231-256.

- Viñas, M.D., Gaudy, R. 1996. Annual cycle of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) in the Gulf of San Matías (Argentina) and in the Gulf of Marseilles (France). *Sci. Mar.* 60: 307-318.
- Viñas, M.D., Negri, R.M., Ramírez, F.C., Hernández, D. 2002. Zooplankton assemblages and hydrography in the spawning area of anchovy (*Engraulis anchoita*) of Río de la Plata estuary (Argentina, Uruguay). *Mar. Freshwater Res.* 53: 1031-1043.
- Viñas, M.D., Negri, R.M., Cepeda, G.D., Hernández, D., Silva, R., Daponte, M.C., Capitanio, F.L. 2013. Seasonal succession of zooplankton in coastal waters of the Argentine Sea (Southwest Atlantic Ocean): Prevalence of classical or microbial food webs. *Mar. Biol. Res.* 9: 371-382.
- Walsh, J.J. 1988. On the nature of Continental Shelves. Academic Press, Londres.
- Wang, M., Overland, J.E., Bond, N.A. 2010. Climate projections for selected large marine ecosystems. *J. Mar. Sys.* 79: 245-257.
- Wängberg, S.A., Persson, A., Karlson, B., 1997. Effects of UV-B radiation on synthesis of mycosporine-like amino acid and growth in *Heterocapsa triquetra* (Dinophyceae). *J. Photochem. Photobiol. B Biol.* 37: 141-146.
- Werner, T., Buchholz, F. 2013. Diel vertical migration behaviour in Euphausiids of the northern Benguela current: seasonal adaptations to food availability and strong gradients of temperature and oxygen. *J. Plankton Res.*, published online doi:10.1093.
- Wickham, S.A. 1995. Trophic relations between cyclopoid copepods and ciliate protists. Complex interactions link the microbial and classic food webs. *Limnol. Oceanogr.* 40: 1173 - 1181.
- Williamson, C.E., Olson, G.E., Walker, N.D., Engstro, D.R., Hargreaves, B.R. 2001. Ultraviolet radiation and zooplankton community structure following deglaciation in Glacier Bay, Alaska. *Ecology.* 82: 1748-1760.
- Williamson, C.E., Grad, G., De Lange, H.J., Gilrpy, S. 2002. Temperature-dependent ultraviolet responses in zooplankton: Implications of climate change. *Limnol. Oceanogr.* 47:1844-1848.
- Williamson, C.E., Zagarese, H.E. 2003. UVR effects on aquatic ecosystems: a changing climate perspective. En: Helbling, E.W., Zagarese, H.E. (Eds.). *UV Effects in Aquatic Organisms and Ecosystems*. Royal Society of Chemistry, Cambridge, UK, pp. 547-567.

- Zagarese, H.E., Williamson, C.E. 1994. Modeling the impacts of UV-B radiation on ecological interactions in freshwater and marine ecosystems. En: Biggs, R.H., Joyner, M.E.B (Eds.). *Stratospheric Ozone Depletion/ UV-B Radiation in the Biosphere*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany, pp. 315-328.
- Zagarese, H.E., Feldman, M., Williamson, C.E. 1997. UV-B induced damage and photoreactivation in three species of *Boeckella* (Copepods, Calanoida). *J. Plank. Res.* 19: 357-367.
- Zagarese, H. E., Cravero, W. R., González, P., Pedrozo, F. 1998. Copepod mortality induced by fluctuating levels of natural ultraviolet radiation simulating vertical water mixing. *Limnol. Oceanogr.* 43: 169-174.
- Zervoudaki, S., Nielsen, T.G., Christou, E.D., Siokou-Frangou, I. 2006. Zooplankton distribution and diversity in a frontal area of the Aegean Sea. *Mar. Biol. Res.* 2: 149-168.
- Zhou, M., Tande, K.S., Zhu, Y., Basedow, S. 2009. Productivity, trophic levels and size spectra of zooplankton in northern Norwegian shelf regions. *Deep-Sea Res. PII.* 56: 1934-1944.