Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis de Posgrado

Estrategias reproductivas de Eufausiaceos (Euphausiacea, crustácea) : Antárticos como mecanismo regulador de la distribución

Marschoff, Enrique R.

1996

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:
Marschoff, Enrique R.. (1996). Estrategias reproductivas de Eufausiaceos (Euphausiacea, crustácea) : Antárticos como mecanismo regulador de la distribución. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2887_Marschoff.pdf

Cita tipo Chicago:
Marschoff, Enrique R.. "Estrategias reproductivas de Eufausiaceos (Euphausiacea, crustácea) : Antárticos como mecanismo regulador de la distribución". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1996.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2887_Marschoff.pdf

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS DE EUFAUSIACEOS (*EUPHAUSIACEA, CRUSTACEA*) ANTARTICOS COMO MECANISMO REGULADOR DE LA DISTRIBUCION

Autor: Enrique R. Marschoff

Directora: Dra. Graciela B. Esnal

Tesis presentada para optar al título de
Doctor en Ciencias Biológicas

1996

42

INTRODUCCION

Los eufausiáceos, especialmente *Euphausia superba*, constituyen un eslabón clave en el ecosistema antártico. Se ha estimado que la biomasa de eufausiáceos representa aproximadamente el 50% de la biomasa zooplanctónica total (Holdgate 1970). Dentro de este grupo la especie dominante y mejor conocida es *E. superba* (Lomakina 1964, Marr 1962, Mauchline y Fisher 1969, Miller y Hampton 1989).

Aunque su rol en el intercambio de materia y energía en el ecosistema antártico ha sido tempranamente reconocido y a esta especie se le ha dedicado el mayor esfuerzo de investigación, no es la especie dominante absoluta: en muchas regiones y/o circunstancias es reemplazada por otras especies del grupo tales como *Thysanoessa macrura*, *E. lucens*, *E. crystallorophias* (Hempel 1981, Hempel y Marschoff 1980, Marschall y Mizdalski 1985).

La compilación de listas de especies que se alimentan de eufausiáceos revela la importancia del grupo en el ecosistema antártico (Marr 1962, Tomo y Marschoff 1976, Miller y Hampton 1989). Con pocas excepciones todos los vertebrados antárticos se alimentan de eufausiáceos y en gran medida de *E. superba*. Son también presa, especialmente en las fases larvarias, de zooplancton carnívoro, principalmente quetognatos y anfípodos.

Si bien la producción secundaria de copépodos y otros herbívoros (salpas, etc.) puede ser de gran magnitud su rol ecológico es diferente. Salpas y copépodos son principalmente presa de organismos que forman parte de tramas tróficas completamente incluídas en el ambiente marino, a excepción de algunas especies de aves planctófagas como *Pachyptila spp.*, *Daption capense*, *Oceanites oceanicus*, etc. (Visbeek y Fontana 1983). En cambio los eufausiáceos forman parte de cadenas a través de las cuales se conectan con ambientes semiterrestres y con especies que desarrollan amplias migraciones. Constituyen un nexo importante entre la producción primaria y vertebrados superiores (ballenas, focas y pingüinos), además de intervenir en transferencias de materia y energía estrictamente marinas.

El ciclo de vida de los euphausiáceos es más largo que el de otras especies zooplanctónicas. En el caso de *E. frigida* y *T. macrura* alcanza hasta los dos o tres años, mientras que para *E. superba* se ha indicado (aunque probablemente se trate de una sobreestimación) que puede llegar a los nueve años en la naturaleza, como consecuencia de un proceso de reducción de su tamaño durante el invierno (Ettershank 1984 y 1985; Ikeda y Dixon 1982a y 1982b). En laboratorio ha sido posible mantener durante seis años (Ikeda y Thomas 1987) ejemplares de *E.superba* a partir de una edad de entre uno y dos años. Por otra parte, el análisis de la distribución de tallas no arroja resultados claros ya que depende de la descomposición de la distribución observada

en un número predeterminado de distribuciones que se suponen pertenecientes a una misma familia. Siegel (1987 y 1989) aplicó esta metodología al análisis de las distribuciones de tallas obtenidas a partir de muestreos de zooplancton.

Independientemente de la verosimilitud de una muy alta longevidad en la naturaleza, es indudable que los eufausiáceos viven por períodos de tiempo más prolongados que otras especies zooplanctónicas; un factor a tener en cuenta en el análisis de los procesos de distribución.

E. superba ha sido una de las primeras especies planctónicas cuya presencia registra la literatura. El capitán Cook consigna que en febrero de 1775 se debió maniobrar ante la presencia de una zona de agua blanquecina, que probablemente se tratara de una agregación de *E. superba*, por temor a un posible bajofondo. Si bien esta es la primera referencia documentada sobre su presencia en Antártida, seguramente era conocida de los foqueros que operaban en las Shetland del Sur (Marr 1962).

Su rol en el ecosistema fué mencionado específicamente por Bellingshausen en 1820 quien hace referencia a su abundancia y su importancia como alimento de pingüinos y luego por Webster en 1834 (cirujano de a bordo en el "Chantecler") quien indicó que los pingüinos alimentaban a sus crías en isla Decepción con "krill" ("pequeño pez" en noruego) y Mac Nab, en 1839 asoció los cambios en coloración del agua que producen las grandes concentraciones de eufausiáceos con agrupamientos de ballenas (Marr 1962).

La investigación sistemática sobre los eufausiáceos australes puede considerarse que comienza con los trabajos de Dana a mediados del siglo pasado y la serie de expediciones antárticas que se inicia con el Challenger (1873-1876). Posteriormente las expediciones Bélgica (1897-1899), Valdivia (1898-1899), Gauss (1901-1903), Expedición Antártica Sueca (1901-1903), Discovery (1901-1904), Scotia (1902-1904) y Terra Nova (1910) aportaron los materiales sobre los que se desarrolló la taxonomía del grupo en las regiones australes y se obtuvieron los primeros datos sobre su distribución geográfica.

La caza de ballenas en el antártico, que se desarrolló en este siglo con base en las Islas Georgias y otras islas antárticas y subantárticas, despertó el interés por su alimento. Las expediciones organizadas por el Discovery Comittee, financiadas mediante un impuesto a la captura de ballenas, constituyen probablemente la mejor cobertura espacial y temporal de la región y se desarrollaron principalmente en el período entre las dos guerras mundiales.

Las investigaciones han estado caracterizadas, tanto en los estudios básicos sobre biología como en los de dinámica poblacional, por su concentración en *E. superba*, lo que

determina que la mayoría de la información disponible se refiera a esta especie.

En las décadas de los 50 y 60 las investigaciones sobre eufausiáceos fueron llevadas adelante principalmente por la Unión Soviética; iniciándose las primeras experiencias para la industrialización de *E. superba*.

La posibilidad de explotar comercialmente las poblaciones de *E. superba* despertó un gran interés a principios de la década de 1970, que fué disminuyendo paulatinamente a medida que las dificultades para su utilización se ponían de manifiesto y se producían cambios tanto en la situación económica internacional como en el enfoque político de la administración de recursos antárticos.

La búsqueda de nuevos recursos pesqueros renovó el interés por las investigaciones sobre eufausiáceos antárticos, desarrolladas ahora por diversos países en el marco del Tratado Antártico. Estos esfuerzos llevaron a la formulación de un programa internacional de investigaciones, conocido como BIOMASS (Biological Investigations of Marine Antarctic Systems and Stocks) que se orientó fundamentalmente hacia la evaluación de la biomasa de *E. superba*, que en ese momento era percibida como imprescindible para la regulación del eventual desarrollo de una industria basada en esta especie.

Simultáneamente con el interés por *E. superba* se produjo una rápida expansión en las capturas de peces demersales y bentónicos hacia fines de la década de 1960 y comienzos de la del 70, con resultados desastrosos en todos los fondos explotables al sur de la Convergencia Antártica y muy especialmente en la región de Islas Georgias del Sur. La rápida expansión de la actividad de las flotas soviética y de países del este europeo fué seguida con alarma por los miembros del Tratado Antártico que percibieron el vacío normativo en el cual se desarrollaba la explotación de recursos antárticos y el riesgo de repetir los errores cometidos en la explotación ballenera.

Esta circunstancia llevó a la organización de una Conferencia sobre Recursos Vivos del Océano Sur en Woods Hole (EEUU) en 1976. En esa conferencia se pusieron claramente de manifiesto las dificultades existentes para la administración racional de los recursos dentro del sistema del Tratado Antártico y la necesidad de un marco político que permitiera el desarrollo e implementación de soluciones técnicas apropiadas.

En consecuencia, se buscó establecer las instituciones internacionales para desarrollar un sistema de administración eficiente y con objetivos compatibles con los establecidos en el Tratado Antártico. El resultado principal fué la adopción, en mayo de 1980 de la "Convención para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos" (CCRVMA) a la que se llegó luego de una negociación iniciada en 1978.

El área de aplicación de esta Convención es probablemente la mayor extensión del planeta sujeta a un único sistema de administración de recursos. En ella no se incluye solamente el krill sino que alcanza a todos los recursos vivos, a excepción de aquellos que se encuentran regulados por acuerdos particulares (Convención sobre Focas y Comisión Ballenera Internacional).

El objetivo básico de la Convención es la conservación de los recursos vivos, admitiendo la "utilización racional", siempre y cuando se respeten determinados principios de conservación enunciados en el artículo II - 3 de la Convención:

"Toda recolección y actividades conexas en la zona de aplicación de la presente Convención deberá realizarse de acuerdo con las disposiciones de la presente Convención y con los siguientes principios de conservación:

a) Prevención de la disminución del tamaño de la población de cualquier especie recolectada a niveles inferiores a aquellos que aseguren su restablecimiento a niveles estables. Con tal fin no deberá permitirse que disminuya a un tamaño inferior a un nivel aproximado al que asegure el mayor incremento anual neto;

b) mantenimiento de las relaciones ecológicas entre poblaciones recolectadas, dependientes y afines de los recursos vivos marinos antárticos y reposición de poblaciones disminuídas por debajo de los niveles definidos en el apartado (a); y

c) prevención de cambios o minimización del riesgo de cambios en el ecosistema marino que no sean potencialmente reversibles en el lapso de dos o tres decenios teniendo en cuenta el estado de los conocimientos existentes acerca de las repercusiones directas e indirectas de la recolección, el efecto de la introducción de especies exóticas, los efectos de actividades conexas sobre el ecosistema marino y los efectos de los cambios ambientales, a fin de permitir la conservación sostenida de los recursos vivos marinos antárticos."

Al cabo de algo más de una década de funcionamiento, la CCRVMA ha introducido una serie de conceptos novedosos en la administración de recursos; entre ellos podemos mencionar algunos directamente vinculados con *E. superba*:

- abandono formal del concepto de máximo rendimiento sostenible en la administración de pesquerías multiespecíficas.

- introducción de medidas precautorias

- regulación del desarrollo de nuevas pesquerías.

- formulación de metodologías para el monitoreo del estado de las poblaciones de especies dependientes.

- desarrollo de sistemas internacionales de observación e inspección en alta mar.

Estos lineamientos han orientado la actividad según el principio de que debe lograrse la acumulación de los conocimientos necesarios para la administración de recursos antes del establecimiento de las pesquerías; un concepto que pasó desde su formulación teórica (Gulland 1970, Tomo y Marschoff 1976) a las instancias de decisión política llegando a establecerse un sistema de adquisición de información obligatorio en el desarrollo de nuevas pesquerías. Las necesidades de asesoramiento de la CCRVMA han tenido una notable influencia en los programas de investigación de los países miembros; a modo de ejemplo podemos citar a Chile y EEUU que han institucionalizado comisiones nacionales encargadas de la investigación y de las relaciones con la CCRVMA.

La introducción de estas ideas le ha valido a la CCRVMA el ser considerada como un organismo de avanzada en la administración de recursos compartidos, al extremo de que la influencia de las medidas de conservación adoptadas y de las deliberaciones en el seno de los Comités y Grupos de Trabajo han sido recogidas por otras organizaciones internacionales.

En lo que hace al desarrollo de la explotación de *E. superba*, se han logrado establecer capturas máximas admisibles a título estrictamente precautorio y el desarrollo de intensos programas de investigación nacionales y cooperativos.

Esta circunstancia ha permitido que en los últimos veinte años se desarrollara un cuerpo de conocimientos sobre este recurso que ha puesto de manifiesto las dificultades asociadas con su utilización racional. Los problemas a resolver son de naturaleza muy diferente y abarcan, entre otros, los campos político, económico, biológico, oceanográfico, pesquero, tecnológico, matemático y de administración de recursos.

Por su parte el desarrollo concreto de la explotación económica no ha confirmado las expectativas iniciales. Sin embargo, a pesar de que los volúmenes de captura actuales no pueden ser considerados como significativos frente al volumen del recurso, la pesquería de *E. superba* es en la actualidad la mayor pesquería de crustáceos conocida. En este momento su expansión se ve limitada por factores económicos y tecnológicos que determinan que la explotación sea poco rentable.

En el plano nacional, el desarrollo de la pesca de *E. superba* tiene un valor potencial. La expansión de la

actividad pesquera en la última década ha conducido a una sobrecapitalización, típica de las fases finales del desarrollo de las explotaciones de recursos renovables en las que se dispone de una capacidad extractiva muy superior a la magnitud de los recursos. En este momento puede considerarse a la explotación de recursos antárticos como un reaseguro de la fase de expansión que, a pesar de las dificultades técnicas y de comercialización pueden constituirse en una salida para el excedente de capacidad de captura.

En este marco político y económico resulta de interés, a los fines de la administración del recurso, comprender los procesos que permiten el mantenimiento de poblaciones de *E. superba*, de otras especies de eufausiáceos presentes en el área y de los predadores que dependen de ellas.

En el presente trabajo se analizarán los mecanismos determinantes de la distribución geográfica de poblaciones de larvas de eufausiáceos en el océano austral y las implicaciones que tienen para el mantenimiento de poblaciones estables de adultos.

La distribución geográfica de los organismos planctónicos es el resultado de la interacción entre factores bióticos y abióticos y, en general, es difícil de interpretar mediante hipótesis simplificadas. Puede considerársela como el resultado de procesos oceanográficos que transportan, concentran o dispersan a los organismos (corrientes, convergencias, divergencias, etc.), reacciones de éstos frente a las condiciones del medio (disposición vertical como consecuencia de preferencias por propiedades del agua o búsqueda de alimento) o como respuesta a otro tipo de estímulos (migraciones verticales de ciclo diurno o estacional).

A diferencia de un simple análisis del posible movimiento lagrangiano de un trazador (como una boya o una tarjeta de deriva) deben también tenerse en cuenta la capacidad reproductiva, que en muchos casos puede compensar las pérdidas por difusión, poblar áreas y, en general, interactuar de forma sumamente complicada con la variabilidad de las condiciones oceanográficas ya que las características particulares de cada especie son las que determinarán las áreas que pueden ocupar.

Dentro de este marco el problema de la distribución geográfica de los eufausiáceos antárticos requiere el tratamiento de un área geográfica muy extensa, con corrientes circumpolares que intercomunican distintas cuencas; con condiciones ambientales que han concentrado los muestreos en determinadas áreas y épocas del año y con especies de longevidad inusual en organismos planctónicos.

Los efectos en la reproducción de las poblaciones de eufausiáceos, causados por las condiciones ambientales, en muchos casos sólo se hacen evidentes en la

siguiente generación: tal es el caso de las poblaciones expatriadas o con baja disponibilidad de alimento durante la temporada reproductiva. Estos retardos en la respuesta originan, dentro de un ciclo complejo de causas y efectos, comportamientos de naturaleza caótica, donde condiciones iniciales muy similares conducen a resultados muy distintos. El tratamiento de detalle de este tipo de problemas requiere de volúmenes de información de los que al momento no se dispone, por lo que nos limitaremos a ocuparnos de los mecanismos que regulan la distribución sin pretender construir modelos predictivos de naturaleza cuantitativa.

Se ha realizado una revisión de la bibliografía disponible, orientada a obtener una descripción general del ambiente y el detalle de los procesos de circulación y características de las masas de agua. Esta información es imprescindible para el análisis e interpretación de muchos fenómenos biológicos, en particular los que hacen a la distribución. Lamentablemente, el tipo de información física de importancia para el biólogo, en general no coincide con los intereses científicos y las investigaciones de punta en oceanografía física. Por ejemplo, la existencia de remolinos y la formación de anillos fríos y cálidos en la corriente circumpolar fue estudiada inicialmente como parte de los desarrollos teóricos que buscaban explicar el transporte de momento y calor a través del frente (Gill, 1968) y hasta el presente no se ha realizado un estudio integrado de un remolino en el que se tengan en cuenta simultáneamente sus características físicas y sus efectos biológicos.

No existe una descripción general de los procesos físicos enfocada al análisis de los problemas biológicos y las oportunidades en que oceanógrafos físicos han aportado en este sentido (Foster 1981, Deacon 1982 y 1984, Gordon 1988a, Sievers y Nowlin 1988) no lo han hecho con la orientación y detalle necesarios para que la información física sea útil al biólogo. En consecuencia se ha preparado una descripción oceanográfica orientada a la definición de masas de agua y transporte que será utilizada en la formulación y validación de hipótesis referidas a la distribución, circulación y abundancia de los eufausiáceos.

Por otra parte, los muestreos de que se dispone solamente permiten analizar el sector atlántico del océano austral; pero las características circumpolares de la circulación en la región hacen posible su extrapolación y, mediante los resultados publicados en la literatura, la construcción de un modelo cualitativo válido para el total del área ocupada por las masas de agua estudiadas.

En este estudio se utilizaron diversos métodos estadísticos para la verificación de hipótesis particulares. Sus propiedades y condiciones de aplicación se discuten en el contexto en el que son utilizados cuando no se trata de métodos

generalmente conocidos.

La interpretación de los resultados, orientada a la comprensión de los fenómenos que determinan la distribución de las poblaciones de las distintas especies de eufausiáceos requiere la integración de los conocimientos disponibles sobre ciclos de vida y procesos oceanográficos. Para ello se utilizaron distintas escalas de observación:

ESCALA ESPACIAL		ESCALA TEMPORAL	
Global:	1000 km o más	Ciclos:	1 o más años
Regional:	100 - 1000 km	Anuales:	4 a 12 meses
Intermedia:	1 - 100 km	Estacionales:	1 a 4 meses
Local:	10 m a 1 km	Diaria:	1 a 30 días
Individual:	hasta 10 m	Puntual:	horas

AMBIENTE FISICO

Los límites globales del sistema circumpolar de interés directo para el presente trabajo son: al sur el continente antártico y al norte el Frente Polar cuya posición oscila entre los 50° y los 60° de latitud Sur. El análisis a realizar se extenderá hacia el Norte a fin de permitir la interpretación de los fenómenos de distribución en los sistemas oceánicos vinculados con el antártico.

METEOROLOGIA

La descripción de los elementos atmosféricos, su variabilidad y correlación con fenómenos oceanográficos físicos y biológicos en el océano austral está limitada por la falta de datos. Existen pocas estaciones meteorológicas permanentes en la zona y, de todas maneras, las observaciones que se realizan en estaciones costeras no son representativas -excepto para la presión- de las condiciones en mar abierto. Esta situación tiende a mejorar con el incremento en el número de estaciones automáticas, pero por mucho tiempo se seguirá sin disponer de suficientes datos históricos.

Esta falta de datos no permite intentar un análisis global de los intercambios entre la atmósfera y el océano; pero pueden elaborarse una serie de ideas generales sobre el tema (Hellmer y Bersch, 1985).

i) El océano es en general calentado por radiación al norte del borde del hielo a excepción de la región al sur de los 50° S entre abril y agosto.

ii) El océano pierde calor por evaporación en el área abierta.

iii) La combinación de los factores anteriores, mas el intercambio de calor por turbulencia dan como

resultado una ganancia neta de calor entre octubre y febrero y pérdida en el resto del año (Zillman 1972).

La figura 1, elaborada en base a datos de Zillman (1972) obtenidos al sur de Australia, muestra la cantidad de días por año en los que se produce transferencia neta de calor desde el océano hacia la atmósfera a distintas latitudes del océano sur. En esta región la influencia de las masas emergidas y del hielo es mínima; se observa claramente entre los 48° y 52° S el efecto del frente polar en el balance térmico.

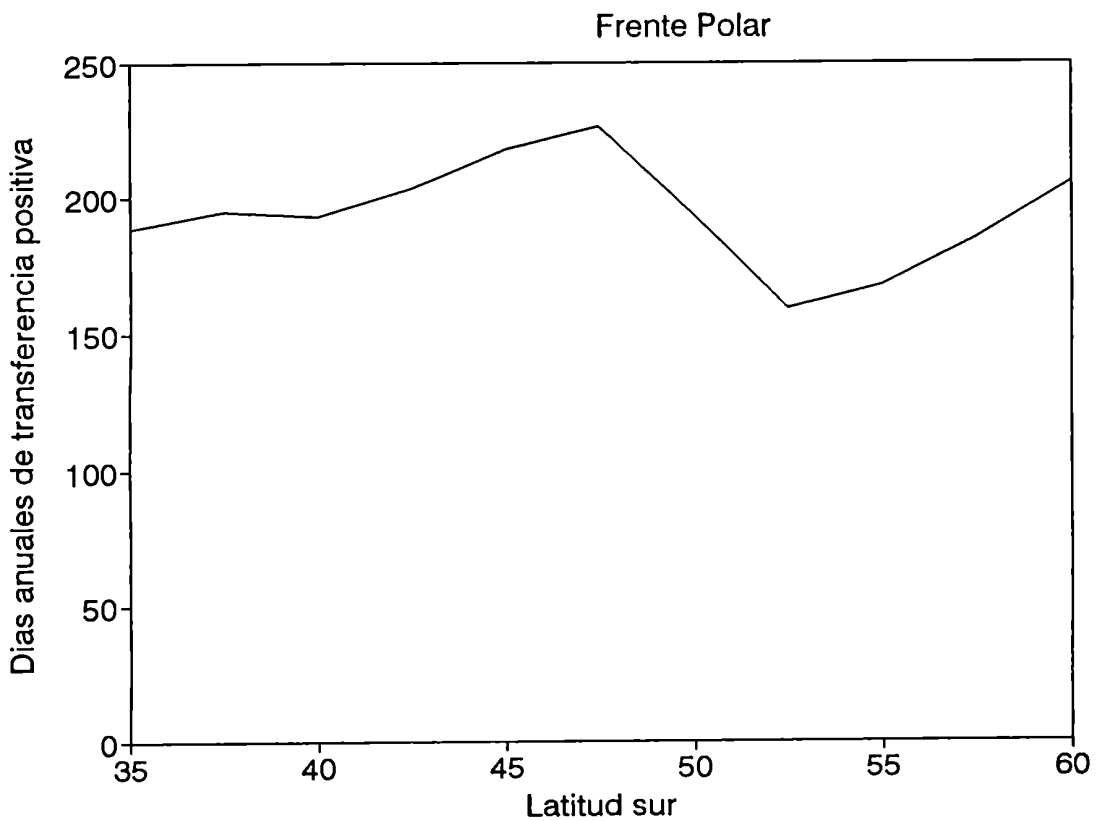

Figura 1.- Cantidad de días anuales en los que el mar transfiere calor a la atmósfera en distintas latitudes al sur de Australia (datos de Zillman, 1972).

Gordon y Goldberg (1970) y Gordon y Taylor (1975), incluyendo en sus cálculos las regiones cubiertas por hielo, establecieron una transferencia neta de calor hacia la atmósfera para el total de la región al sur del Frente Polar de aproximadamente 20 W/m².

Resulta así que el océano es, en el ambiente

antártico, una fuente neta de calor hacia la atmósfera. En la región del Frente Polar, se produce una importante transferencia meridional dentro del océano no solo a través de la circulación y la formación regular de masas de agua identificables sino también por procesos turbulentos, irregulares por naturaleza, y de gran significación para la biología y distribución de las especies planctónicas.

Temperatura

La oscilación anual de la temperatura del aire en contacto con el océano sigue el ciclo anual de la radiación solar, con un retardo de aproximadamente un mes. La máxima ocurre en diciembre/enero y la mínima en julio; el máximo gradiente meridional de temperatura se da en invierno al sur del Frente Polar y en verano al Norte. El gradiente de temperatura no es homogéneo: en el Indico y el Atlántico, la variación de temperatura por grado de latitud es cuatro veces mayor entre los 40 y 50 que entre los 55 y 65 ° S (datos de verano). En el Pacífico, en cambio, el gradiente de temperatura es relativamente estable, las temperaturas se encuentran por encima de las medias correspondientes a la latitud de la observación, en tanto que se encuentran por debajo en el Indico y el Atlántico (van Loon y Shea, 1988).

Presión

Con centro en aproximadamente 83° S y 90° E, se encuentra un centro estacionario de alta presión rodeado por una faja circumpolar de baja presión entre los 60 y 73° S. Esta faja se forma a partir de varios centros ciclónicos (Taljaard, 1972) que se generan en gran parte en la contraparte atmosférica del frente polar y que se mueven hacia el sudeste. La frecuencia de ciclones es muy grande: pueden esperarse entre siete y diez ciclones mensuales en prácticamente todas las longitudes. La frecuencia de pasaje de centros ciclónicos es mayor en el mar de Weddell que en el de Bellingshausen y ligeramente superior en invierno. El eje de esta faja de depresión oscila con un período de aproximadamente seis meses alcanzando su latitud máxima a mediados de marzo y octubre; en coincidencia con las situaciones extremas del pack (hielo flotante). La latitud mínima la alcanza en junio y diciembre cuando la presión es máxima.

A pesar de la escasa cantidad de masas continentales al sur de los 40°S, se producen grandes variaciones de la presión promedio con respecto a la media de su latitud (van Loon y Shea, 1988). Como en el caso de la temperatura, la presión promedio está por encima de la media de la latitud en el Pacífico y por debajo en el Atlántico y el Indico.

Vientos y precipitaciones

La distribución de presiones genera los vientos predominantes que se distribuyen formando dos fajas

circumpolares cuya circulación está caracterizada principalmente por la componente longitudinal. En la Norte los vientos predominantes provienen del Oeste y en la Sur del Este. La velocidad promedio en superficie presenta dos picos anuales (marzo y septiembre). La componente del Oeste en los 54°S alcanza un promedio de 25 nudos (47 km/h) durante marzo y septiembre que disminuye hacia el sur. El promedio anual se anula aproximadamente en los 64°S (divergencia antártica) y los vientos predominantes provienen del Este con medias mensuales del orden de los 10 nudos (18 km/h) al sur de los 65°S (Schwerdtfeger 1970).

Las relativas constancia e intensidad de los vientos generan las principales características de la circulación oceánica en la región, que determina la existencia de divergencias al sur de la corriente circumpolar y convergencias hacia el norte.

Cerca del continente y de las islas subantárticas se producen fuertes vientos catabáticos que tienen un efecto centrífugo sobre el hielo y las aguas superficiales, contribuyendo significativamente a las características locales e intermedias de las aguas costeras.

Las precipitaciones se producen casi siempre en forma de nieve y un gran porcentaje cae sobre el hielo en la región al sur del frente polar. A este aporte de agua dulce se agrega la cantidad no bien establecida pero seguramente considerable, de nieve que es arrastrada por los vientos catabáticos.

Si bien las mediciones directas de precipitaciones en el océano son escasas, existe un máximo que refleja los esquemas de frecuencias y movimientos de ciclones (van Loon y Shea, 1988).

Régimen de irradiación

Todos los procesos biológicos en el antártico se encuentran acoplados con el régimen de irradiación; particularmente importante en el caso de los eufausiáceos en que prácticamente todos los estadios de su ciclo de vida dependen de la producción primaria como fuente principal de alimento.

La radiación que llega a la superficie del mar, tiene características altamente estacionales, debidas a la alta latitud y a la desigual cobertura de nubes a lo largo del año, que es mayor en invierno (van Loon 1972). La cobertura nubosa es máxima aproximadamente en la latitud del Frente Polar y se extiende con niveles altos hasta prácticamente el continente antártico (van Loon y Shea 1988). El bajo contenido en vapor del aire determina una alta incidencia de luz en ausencia de nubes.

La estacionalidad es una de las características más marcadas de la irradiación total. Braguinskaia et al. (1966) determinaron las curvas de irradiación mensual total esperada en ausencia de nubes para distintas latitudes. El efecto estacional es mucho más marcado para latitudes crecientes; la irradiación esperada es tres veces mayor en diciembre que en junio a la latitud de 40°, mientras que en los 60° es seis veces mayor.

La cantidad de energía radiante entregada al agua de mar está gobernada por la que incide sobre la superficie y la que efectivamente penetra. Dado que el ciclo anual del hielo se encuentra retrasado con respecto al ciclo estacional, la irradiación máxima mensual no puede penetrar en las latitudes más altas que aún se encuentran cubiertas por hielo (Voronina 1984). En la figura 2 se presenta el balance de radiación en la zona al norte del pack (sur de Australia), calculado a partir de datos de Zillman (1972).

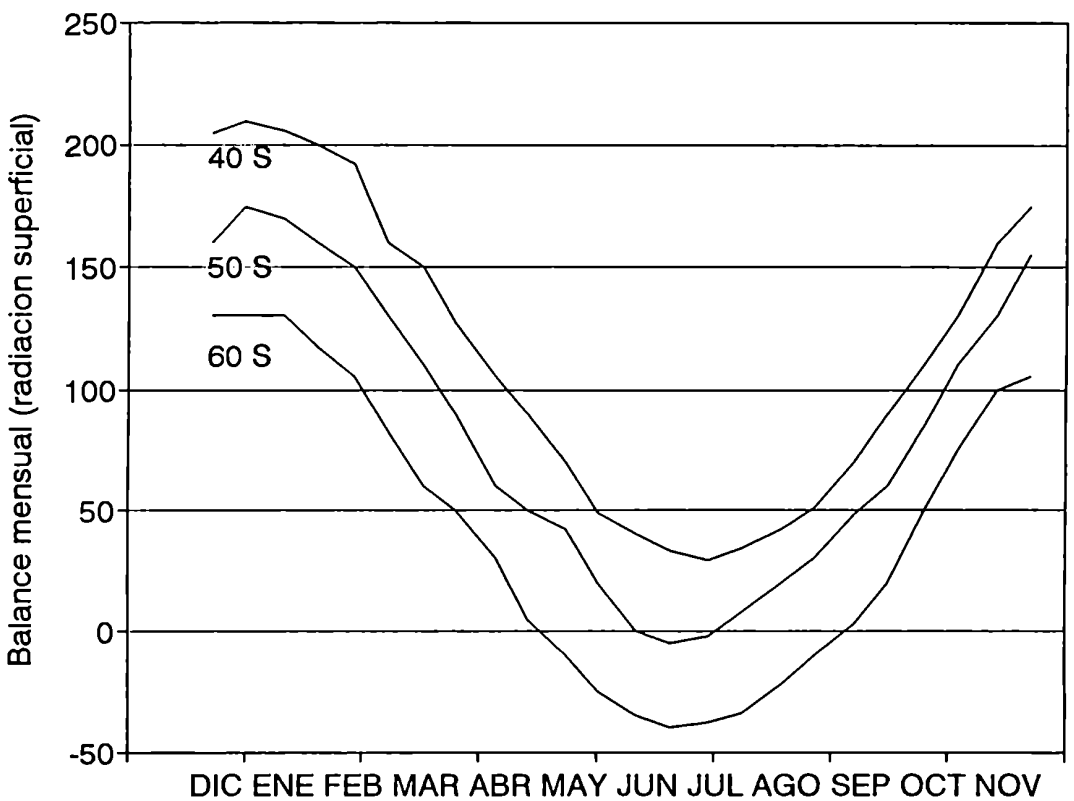

Figura 2.- Balance de radiación superficial total a lo largo del año; sobre la base de datos de Zillman (1972) al sur de Australia.

Cobertura de hielo

En general el hielo tiene varios efectos sobre el ambiente marino:

1) al formarse provoca una mayor concentración de sales;

2) cuando se disuelve provoca una disminución en la salinidad del agua que lo rodea;

3) constituye un importante obstáculo para la penetración de la luz, lo que determina un descenso en la productividad primaria en las áreas cubiertas por el pack. La absorción de luz por parte del hielo, provoca una disminución del 80% en la cantidad de luz que atraviesa una capa de un metro de espesor; y

4) reduce la turbulencia debida al viento en la capa superficial.

5) la presencia de hielo marino tiene además efectos biológicos muy importantes. Recientemente, el ecosistema asociado al hielo ha sido descripto como una fuente de propágulos de los productores primarios y de los microorganismos descomponedores. Se ha descripto al hielo marino como uno de los factores iniciadores del desarrollo de floraciones y como un lugar de refugio y alimentación para larvas de *E. superba* (Hamner et al. 1989, Daly y Macaulay 1991).

Desde el punto de vista biogeográfico, al sur del Frente Polar pueden reconocerse tres regiones definidas en función de la cobertura de hielo (Tréguer and Jacques 1992). La primera de ellas, permanentemente libre, se limita a la parte norte de la corriente circumpolar. Presenta altas concentraciones de nutrientes y baja productividad primaria. La segunda corresponde a las áreas oceánicas estacionalmente cubiertas por hielo. Los movimientos del margen de hielo influyen notablemente en el ciclo productivo del fitoplancton y es posible que tengan gran influencia en el proceso de formación de agregaciones de zooplancton, en especial adultos de *E. superba*. Finalmente, en las regiones de plataforma continental se encuentran áreas permanentemente cubiertas por hielo, cuyo único contacto con la atmósfera se da en las polinias.

La superficie cubierta y la distribución del hielo en el mar varían a lo largo del año y de año en año. A partir del uso regular de imágenes satelitales comenzó a ser posible la investigación sistemática de los movimientos y distribución estacionales del hielo. El pack, a diferencia de lo que ocurre en el ártico, no encuentra en el antártico límites en su extensión hacia el ecuador durante el invierno, con lo que sus

variaciones estacionales son mucho mayores que en el hemisferio norte (Ropelewski, 1983). Aproximadamente el 50 % de la superficie marina se encuentra bajo hielo en invierno, porcentaje que se reduce al 10 % en verano.

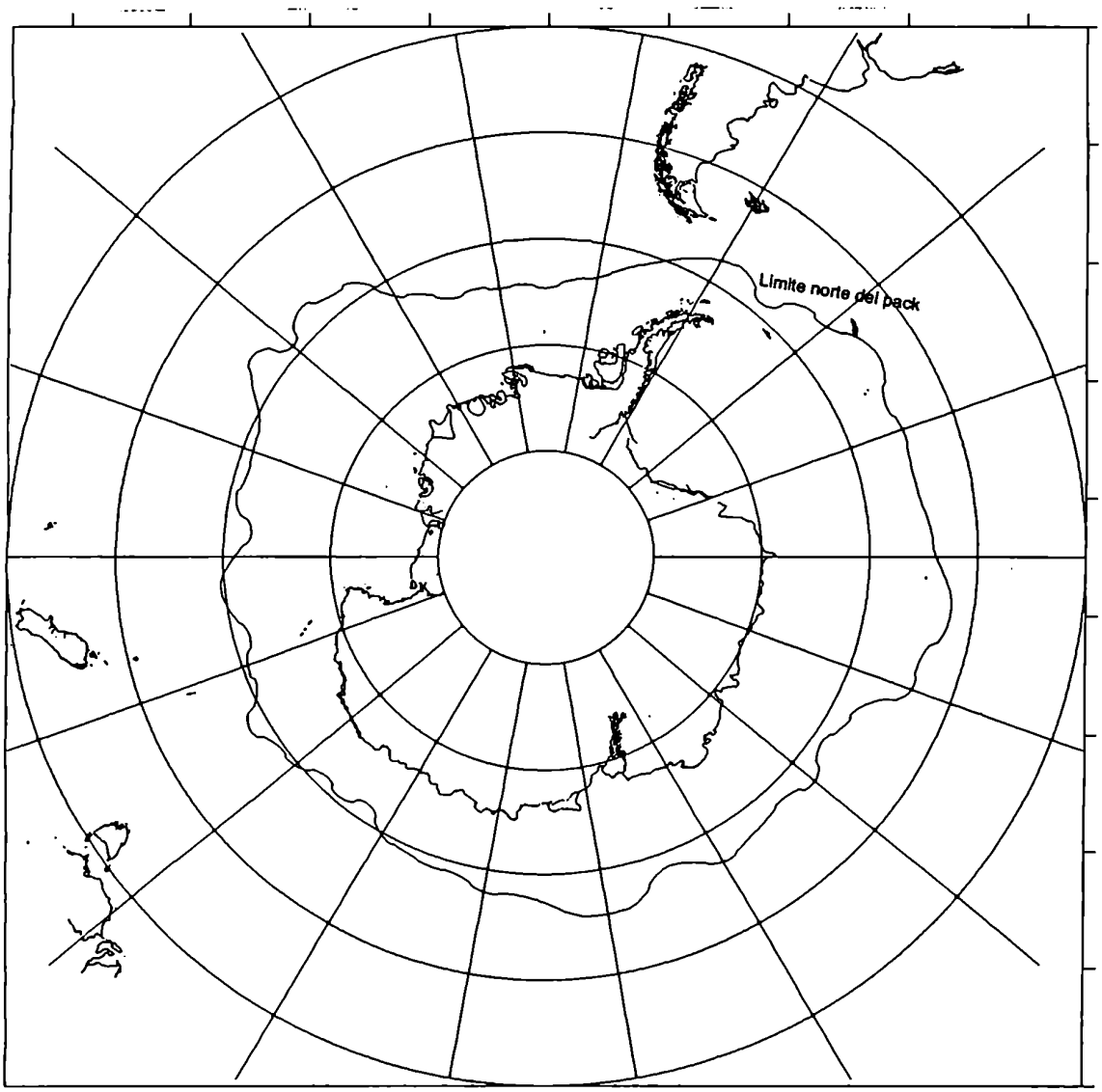

Figura 3.- Posición aproximada del extremo norte del borde del pack en su máxima extensión.

La velocidad de crecimiento del hielo es menor que la de decrecimiento a lo largo de su ciclo (el período de crecimiento es de aproximadamente 7 meses) y sigue aproximadamente a la variación de temperatura con una diferencia de aproximadamente 2 meses. Las mayores diferencias estacionales se encuentran entre los 10 y 70° Oeste y las menores entre los 80 y 150° Este.

El ciclo del hielo está también asociado a la conformación de las tierras emergidas y a la circulación de aguas. La variabilidad estacional es alta en el mar de Weddell donde existe un gran transporte hacia el Norte y baja en los mares de Amundsen y Bellingshausen.

La máxima extensión hacia el norte se da en asociación con la península antártica (entre los 30 y 20° Oeste). La figura 3 presenta la posición aproximada del extremo norte del pack, compilada a partir de datos de Marr (1962), Mackintosh (1973) y Ackley (1981). En promedio la zona libre de hielo en verano alcanza los 25,5 millones de km^2 que se reducen a 12,0 millones de km^2 en invierno (Nazarov 1963).

Entre 1973 y 1982 el área libre de hielo varió entre 2,7/5,6 y 16,9/20,5 millones de km^2 en verano e invierno (Ropelewski, 1983). Las diferencias en la metodología de cálculo utilizada no permiten comparar las cifras dadas por los autores mencionados.

Aproximadamente el 45 % de la línea de costa está ocupado por hielo de barrera cuyo espesor oscila en los 200 a 300 metros del que aproximadamente emerge el 25%. Más hacia la costa alcanza los 1000 metros de espesor. El hielo de barrera se mantiene en equilibrio con el agua en su cara inferior fundiéndose y recongelándose según la circulación del agua en la plataforma sea descendente o ascendente (Jacobs et. al. 1979). A la vez se produce el flujo glaciario hacia el mar que finalmente determina el desprendimiento de los témpanos.

En las inmediaciones de las tierras emergidas se producen fracturas entre el pack y la costa o entre el pack y el hielo de barrera, conocidas como polinias. Éstas se originan a partir de dos procesos diferentes y se las conoce como polinias de calor sensible (Gordon 1982) y polinias de calor latente (Ledenev 1964).

Las primeras son consecuencia de la inestabilidad de la columna de agua que determina procesos de convección profunda que llevan agua relativamente más cálida hacia la superficie de donde proviene su nombre de polinias de calor sensible. La formación de este tipo de polinias está asociada con una profunda modificación de las características de la columna de agua, homogeneizando las temperaturas y produciendo la mezcla vertical en una columna que puede llegar hasta los 3000 metros de profundidad.

Las polinias de calor latente son causadas por los vientos y en general se ubican cerca de las costas donde los vientos catabáticos arrastran el hielo superficial mar afuera. Están acompañadas por una alta producción de hielo en la superficie y las consiguientes variaciones en salinidad en la capa superficial.

Las polinias de calor sensible son de mayor duración pudiendo llegar a establecerse por varios años; la extensión en el tiempo y en el espacio de este fenómeno se relaciona con el tamaño de la zona en la que se produce (Comiso y Gordon 1987). En el caso del Mar de Weddell se forma una gran polinia que en ocasiones alcanza la base de la Península Antártica. Las causas de su apertura y cierre no están bien determinadas pero es probable que el incremento de salinidad en superficie (por formación de hielo o divergencia) debilite la picnoclina permitiendo la convección (Gordon 1988a). En el caso del Mar de Weddell la finalización del proceso, luego de varios años de crecimiento y decrecimiento, se debe al aporte de agua dulce de los glaciares que reestabiliza la columna de agua.

Son las polinias de calor sensible las que resultan de mayor interés biológico ya que implican un proceso de surgencia de aguas con aporte de nutrientes, homogeneización de la columna de agua y transporte vertical de pláncteres.

OCEANOGRAFIA FISICA

Los procesos físicos que tienen lugar en el océano sur son responsables de las características del agua por debajo de la termoclina en el resto del planeta. Esto resulta de un flujo muy importante y de las profundas modificaciones que sufre el agua durante su residencia al sur del Frente Polar.

Dentro de la región antártica, las propiedades físicas del agua de mar muestran una gran estabilidad a escala regional, con gradientes poco marcados. Esta característica es consecuencia de la gran duración del proceso de formación del agua.

Por otra parte, a medida que mejora la información disponible y se reducen las escalas de observación, se evidencia una gran variabilidad en escalas menores de tiempo y espacio (Holm-Hansen 1985), consecuencia de la variabilidad que se observa en la posición de los frentes y propiedades de la circulación.

En consecuencia, debe tenerse en cuenta que las descripciones que siguen no permiten predecir las propiedades observables en un momento dado, sino que se trata de valores promedio, obtenidos por integración de varios períodos de observación.

Masas de agua

El análisis de los diagramas de temperatura potencial-salinidad (θ-S) permite dividir las masas de agua del océano Sur en siete tipos principales (Carmack 1977, Gordon 1971, Gordon y Molinelli 1982, Foster 1972, Jacobs y Georgi 1977, Hellmer y Bersch 1985, Tokarczyk 1987, Hofmann et al. 1995). En la figura 4 se indican las características en un diagrama T-S de las principales masas de agua descriptas para la zona.

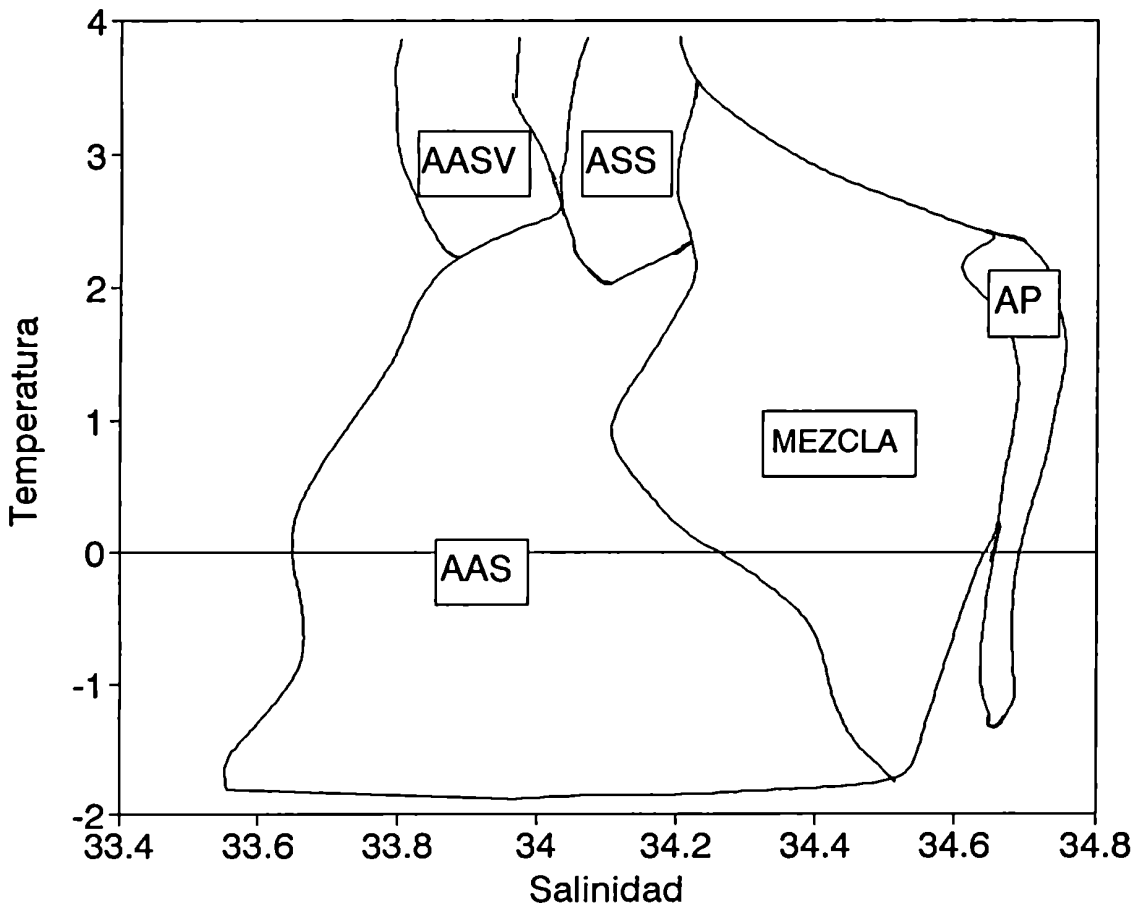

Figura 4.- Temperaturas y salinidades correspondientes a las masas de agua descriptas para el sector atlántico del océano antártico. Sector Atlántico, según datos de Gordon (1971), Carmack (1977), Hellmer y Bersch (1985) y Tokarczyk (1987). AAS: Agua antártica de superficie; AASV: Agua antártica de superficie de verano; ASS: Agua subantártica de superficie; AP: Agua profunda.

-Agua Subantártica de Superficie

El agua Subantártica de superficie está formada por una capa de salinidad prácticamente constante (alrededor de 34,1 ‰) y temperaturas por encima de 7 °C en verano y de 5 °C en invierno (Gordon 1971). Su espesor no supera los 150 metros en la región inmediatamente al norte del Frente Polar y se extiende hacia el norte hasta aproximadamente los 49° de latitud sur.

-Agua Antártica de Superficie

Entre el agua de superficie y la atmósfera se produce intercambio de calor y gases por lo que presenta una diferenciación clara en sus propiedades en las distintas épocas del año.

En invierno es prácticamente homogénea hasta alrededor de 300 metros de profundidad, su temperatura varía desde muy cercana al punto de congelación hasta los 2°C entre la Divergencia Antártica y el Frente Polar. La salinidad oscila entre 34,0 y 34,5. No se dispone de un cuerpo de datos adecuado para la región del Mar de Weddell en esta época del año ya que sólo se cuenta con siete estaciones producto de la deriva del Deutschland en 1912; todas ellas realizadas en aguas poco profundas (800 metros) y las estaciones ocupadas por el POLARSTERN en septiembre y octubre de 1989.

En verano puede considerársela como subdividida en agua de superficie y agua de invierno, encontrándose el límite entre ambas entre los 30 y 80 metros. La temperatura del agua de superficie es mucho más alta: -1,8 °C en el borde del hielo y hasta 6°C en el frente polar. Como consecuencia de la fusión del hielo la salinidad es mas baja en verano (33,6 a 34,2), esta característica es especialmente notable en el mar de Weddell y se debe fundamentalmente a la gran incorporación estacional de agua dulce, que determina la formación de una picnoclina entre los 20 y 50 metros con un gran rango de temperatura y salinidad (Carmack, 1974). En esta región el agua de invierno se extiende hasta los 100-200 metros y es prácticamente una capa isotérmica.

-Agua Circumpolar profunda

Temperatura entre 0 y 2,5°C; se la distingue por la presencia de un máximo de temperatura entre los 500 y 1200 metros y un máximo de salinidad entre los 750 y 1500 metros. El bajo contenido de oxígeno permite también caracterizar esta masa de agua (Callahan 1972, Nowlin et. al 1977a), considerando la existencia de un mínimo de oxígeno disuelto entre los 500 y 1200 metros, aunque es de notar que este mínimo no se encuentra en el sector Indico. Este tipo de agua se distingue en el mar de Weddell por su salinidad ligeramente más baja.

El espesor medio del agua circumpolar profunda es de aproximadamente 2000 metros, lo que le asigna aproximadamente el 58 % del total del agua que se encuentra en el dominio oceánico al sur del Frente Polar. El agua circumpolar profunda se origina parcialmente en agua del Atlántico Norte que, aproximadamente en los 45°S y a mil metros de profundidad, se introduce en esta capa (Georgi, 1981). El flujo general es hacia el sur, motivo por el cual formó parte de las primeras hipótesis formuladas para explicar la distribución de *E. superba* y contribuye a su vez a la formación del Agua Antártica de Fondo.

En la Divergencia antártica, el agua circumpolar profunda asciende hasta los aproximadamente 100/150 metros dando origen a una modificación del agua circumpolar profunda, también llamada agua de transición y aportando nutrientes al agua de superficie.

-Agua Circumpolar Profunda Modificada

Surge de la mezcla entre la capa de agua de invierno remanente del agua antártica de superficie y el agua circumpolar profunda; aparece en las regiones de mezcla, en especial en las de plataforma donde se presenta como una lengua subsuperficial; su intrusión se produce probablemente como consecuencia del proceso de formación del Agua Antártica de Fondo que discutimos a continuación (Hellmer y Bersch 1985).

-Agua Antártica de Fondo

Desde su origen en los márgenes continentales antárticos, el agua antártica de fondo se expande hacia el Norte en una capa de unos 600 metros de espesor cuya dirección precisa depende de las condiciones topográficas intermeidas y regionales.

Se caracteriza por un mínimo de temperatura y un máximo de oxígeno cerca del fondo; el espesor medio es de 1100 metros. Existen dos formas del agua antártica de fondo; una de baja salinidad, probablemente originada en el sudoeste del Mar de Weddell durante el invierno (Brennecke 1921, Mosby 1934) y otra más salina que tendría su origen en el mar de Ross (Gordon 1974). En el mar de Weddell el mecanismo de formación del agua antártica de fondo está determinado fundamentalmente por el hundimiento a lo largo de la costa suroeste de agua de plataforma cuya salinidad se ha elevado hasta alrededor de 34,62‰ por convección halina y su mezcla con agua circumpolar profunda, a este mecanismo lo suplementan la evaporación producida por el viento a lo largo de las polinias, el incremento de salinidad en el agua remanente luego de la formación de hielo marino y el enfriamiento que se produce en invierno debajo de la barrera de hielo. Si bien la falta de datos de invierno no ha permitido verificar esta hipótesis, la misma encuentra su mayor fundamento en cálculos volumétricos; al menos en lo que hace a suponer al agua antártica de fondo como resultado de la mezcla de agua de plataforma con

agua circumpolar profunda (Carmack 1974, Killworth 1977).

En el mar de Ross en cambio la formación de agua antártica de fondo da lugar a una masa de agua caracterizada por un máximo secundario en la salinidad y salinidades y temperaturas mayores que en el agua de fondo formada en el Weddell. El proceso de formación es básicamente el mismo que en el mar de Weddell, resultando el agua de fondo como consecuencia de la mezcla de agua circumpolar profunda con agua de plataforma.

-Agua Antártica Intermedia

Se la encuentra al Norte del Frente Polar (Piola y Georgi 1982), donde genera un mínimo de salinidad que aparece hasta los 25° N (Reid et al. 1977), debido a la corriente de Malvinas. En el Indico y el Pacífico el agua antártica intermedia no llega hasta el Ecuador (5 y 10°S respectivamente). La diferencia entre los océanos en lo que hace a la máxima expansión hacia el Norte del agua antártica intermedia puede deberse a la topografía del fondo y también a diferencias en la tasa con que se produce esta masa de agua (Jacobs y Georgi 1977).

El origen de esta masa de agua, tambien designada como Corriente Antártica Intermedia (Deacon, 1982) es atribuído a la mezcla de aguas superficiales que se produce en el Frente Polar; siendo la presencia de un mínimo de temperatura por debajo de los 200 metros de profundidad una de las principales pruebas de la existencia de convergencia en esta región.

-Agua Antártica de Plataforma

Varía localmente, pero en general puede considerársela como el equivalente sobre las plataformas del agua antártica de superficie de invierno que se encuentra en verano por debajo de la capa mas superficial y cálida. Se produce como consecuencia de la convección halina y se encuentra separada por una zona frontal de las masas de agua océanicas; en las regiones de hielo de barrera da lugar a un tipo de agua muy fría (-2°C o menores; Carmack, 1974). El frente que separa el agua de plataforma del agua profunda es uno de los más marcados del océano austral (Jacobs, 1986) y forma parte de las hipótesis que han sido formuladas sobre distribución y formación de concentraciones de adultos de *E. superba* (Ruud 1932, Marr 1962, Miller y Hampton 1989)

El agua costera depende en cierta medida de las condiciones imperantes sobre la tierra emergida adyacente. Durante el invierno los vientos predominantes producen polinias y formación de hielo con el consiguiente incremento en la salinidad a medida que el mismo viento arrastra los hielos recién formados (compuestos por una alta proporción de agua dulce).

Zonas Frontales

La circumpolaridad de la circulación de las masas de agua en el océano austral es el principal factor determinante de la formación de zonas frontales circumpolares asociadas a este sistema de corrientes. Se ha demostrado, prácticamente desde los comienzos de la investigación biológica en antártida, la importancia de estos frentes para la biogeografía, inicialmente en peces (Tate Regan 1914), para luego extenderse a prácticamente todas las especies marinas conocidas, cuyas distribuciones geográficas, influenciadas por esta circulación resultan ser, casi sin excepciones circumpolares.

Además de producir efectos biológicos como consecuencia de la presencia, a distancias relativamente cortas, de masas de agua de características fisicoquímicas dispares; la acción de los frentes se manifiesta también por medios puramente mecánicos al actuar como barreras al transporte horizontal. Voronina (1968) describió para el Frente Polar el proceso de concentración de zooplancton que resulta del transporte de organismos en el agua de superficie y el ulterior hundimiento de ésta en la Convergencia Antártica, mientras que los pláncteres tienden a permanecer en las aguas de superficie.

El mismo tipo de fenómeno ha sido observado en residuos derivantes que se concentran a lo largo de los frentes (Shannon et al. 1973). Este mismo autor demostró, para el Frente Polar y mediante tarjetas de deriva, que no se trata de una barrera infranqueable sino que existen mecanismos que permiten que objetos flotantes y por ende organismos planctónicos los crucen. Se han propuesto distintos procesos que permitirían el paso de uno a otro lado de un frente: inestabilidad temporal, variabilidad en la posición y formación de remolinos y meandros. Resulta también necesario admitir la existencia de mezcla de agua a través del frente para explicar las características físicas y químicas del agua a ambos lados del mismo (Gordon et al. 1977), así como para el mantenimiento del equilibrio salino y de temperaturas (Joyce et al. 1978).

La posición de los distintos frentes es altamente variable aunque han podido reconocerse componentes estacionales y anuales en su variación. Asimismo, el criterio que se utilice para definir la presencia de un frente adquiere importancia ya que según cual sea el elegido resultará afectada la posición del frente; asimismo debe tenerse en cuenta que en muchas ocasiones los frentes no son estructuras estrictamente verticales por lo que su posición variará de acuerdo a la profundidad que se estudie. En este trabajo sólo se han considerado las expresiones superficiales.

Para la representación de la figura 5, donde se presenta la posición aproximada de los frentes circumpolares, se han seguido las descripciones parciales o globales de varios

autores: Mackintosh (1973), Gordon et al. (1977), Gordon y Molinelli (1982), Deacon (1982) y Anónimo (1985).

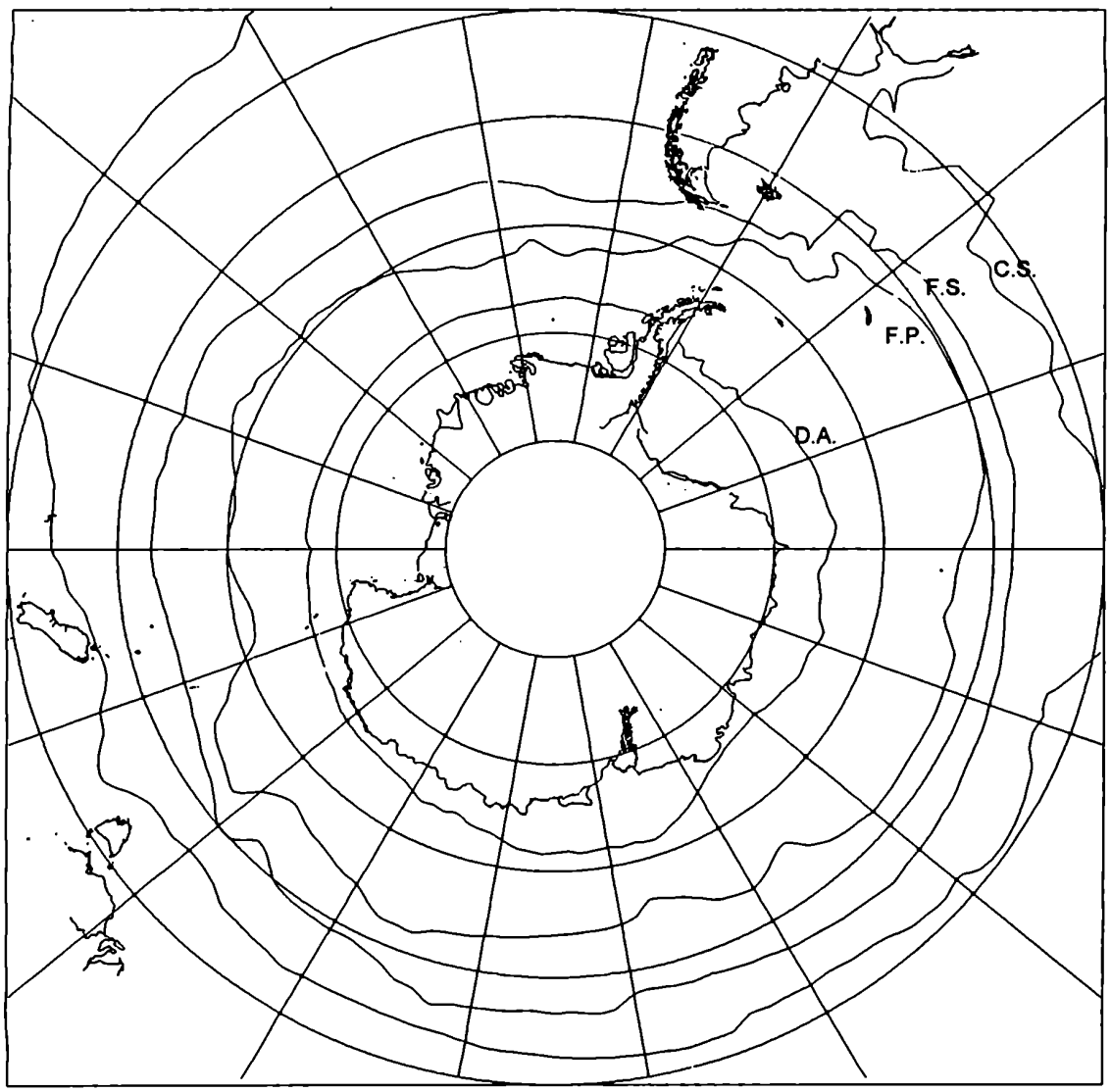

Figura 5.- Posición de los frentes oceánicos según datos compilados de varias fuentes (ver texto). De sur a norte, los trazos corresponden a: Transición del régimen de vientos (DA: divergencia antártica), FP: Frente Polar, FS: Frente Subantártico y CS: Convergencia Subtropical.

Divergencia Antártica

En la región antártica se producen divergencias (surgencias de agua) en varias regiones, en general como consecuencia de accidentes topográficos y/o del encuentro de corrientes.

Se conoce como divergencia antártica la serie de surgencias de agua profunda hacia superficie que se encuentra a lo largo de la zona de transición entre las derivas del viento Este y del Oeste, formando prácticamente una línea circumpolar de surgencias regionales.

Su posición fué establecida a partir de los datos mensuales de presión atmosférica a nivel del mar (Taljaard et al., 1969) promediados para todo el año. Esta posición coincide bastante ajustadamente con el límite de las velocidades de viento en superficie, que es acompañada por evidencias de surgencia de agua. Sin embargo, al ser su posición deducida a partir de valores promedio, se obscurece el hecho de que su ubicación y características son en realidad muy variables, como consecuencia de que no existe un cinturón de baja presión sino una zona por la que circulan centros de baja presión como se ha mencionado anteriormente.

La deriva de témpanos y boyas seguidas por satélite arrojan cursos hasta cierto punto erráticos (Tchernia, 1977; Garrett, 1980) que demuestran la variabilidad de la divergencia, con la producción de fenómenos de hundimiento y surgencia de aguas en varias escalas, aunque el balance a largo plazo indica una surgencia neta del orden de los 60 millones de metros cúbicos por segundo para el total de la divergencia antártica (Hellmer y Bersch, 1985). Según Gordon (1988a) se producen aproximadamente 45 Sv bajo la forma de surgencias, de los cuales aproximadamente dos tercios se dirigen hacia el norte y el resto hacia el continente donde finalmente se hunden en las regiones costeras. Se trata además de un proceso de profundidad variable, que frecuentemente comprende el total de la columna de agua (Neiman, 1968).

Frente Polar

El Frente Polar es una característica relativamente constante del océano austral, a pesar de la variabilidad local, regional, estacional e interanual que registra. Puede ser definido como el límite sur de la zona de convergencia antártica que es donde se produce el hundimiento del agua antártica de superficie y su mezcla con la masa de agua subantártica dando origen al agua antártica intermedia conocida como la Convergencia Antártica. Inicialmente detectada en algunas regiones del Océano Sur (Meinardus 1923) rápidamente se reconoció la naturaleza continua y circumpolar del fenómeno.

El Frente Polar se manifiesta en superficie se manifiesta a través del brusco aumento en la intensidad de los gradientes de temperatura y nutrientes. El gradiente superficial es mucho más marcado en la zona del pasaje Drake que al Norte de las Islas Georgias del Sur, consecuencia del estrechamiento entre Tierra del Fuego y la Península Antártica.

En general el fenómeno superficial está acompañado hacia el sur por un descenso del mínimo de temperatura por debajo de los 200 metros de profundidad, que caracteriza a la región antártica (normalmente se lo encuentra entre los 100 y 150 metros). Este hundimiento del mínimo de temperatura se produce a corta distancia del incremento en el gradiente de temperatura superficial y es la característica más utilizada para la ubicación rápida de la Convergencia Antártica en el terreno.

Los estudios iniciales (Deacon, 1933; Mackintosh, 1946) concentraron la descripción más en el hecho de que la Convergencia Antártica es una característica fija y predecible que en la zona de mezcla que la circunda, mucho más variable. Una idea de la constancia de la vinculación entre el gradiente de temperatura de superficie, el descenso del mínimo de temperatura antes mencionado y los factores meteorológicos que regulan la posición de la convergencia antártica, fue obtenido mediante el análisis (Deacon 1982) de unos 200 cruces de la zona del Frente Polar, registrados a lo largo de varias décadas con el resultado de que el 90% de los mismos se encuentran dentro de los 200 km de la línea que se utiliza como base para la descripción.

La presencia de la convergencia genera una zona de transición que se conoce como Zona Frontal Polar, limitada por dos frentes relativamente bien marcados: el Frente Subantártico al norte, que puede presentar discontinuidades debidas a su alta variabilidad (Gordon 1971) y el Frente Polar al sur, de características más constantes. El conjunto de la zona está íntimamente ligado a la corriente circumpolar (Sarukhanyan, 1980) y a la presencia de grandes gradientes de densidad en aguas profundas (Nowlin et al. 1977b; Sciremammano et al. 1980). Los frentes polar y subantártico son más variables que la convergencia, causando variaciones estacionales y regionales del ancho de la Zona Frontal Polar; variaciones probablemente ligadas con la formación de remolinos y meandros en la corriente de deriva del viento Oeste. Al sur de Australia alcanza un ancho de unos 500 km (Edwards y Emery, 1982) mientras que en el Pasaje de Drake se reduce a unos 250 km (Sciremammano, et al., 1980).

El interés por este fenómeno fué muy intenso en la década del 70 en que se realizaron varias expediciones dirigidas a su estudio, especialmente en la región del Pasaje Drake; en algunos casos con la colaboración de varios buques midiendo velocidad, transporte, etc. Pudo establecerse la dependencia de la expresión superficial del Frente Polar de la topografía del fondo y la variabilidad en la posición y

características de la convergencia.

El Frente Polar se mueve en el sentido de la latitud, en ocasiones hasta 10 km diarios (Patterson y Sievers, 1980a). Este movimiento engendra la formación de meandros, que se propagan longitudinalmente a lo largo del frente pudiendo llegar a cerrarse formando remolinos, que serán descriptos más abajo.

La información sobre la variación estacional en la posición y estructura del Frente Polar está limitada por el hecho de que la mayoría de las expediciones se llevan a cabo en los meses de verano. Los datos de octubre disponibles indican un comportamiento distinto de oeste a este. En la zona del Pasaje Drake se ha observado que no existía mínimo de temperatura entre 100 y 200 m de profundidad al sur de la convergencia; además en esta región los 100 metros superficiales son 2°C más fríos que en verano al norte del frente mientras que al Sur la misma capa de agua se encuentra unos 4°C por debajo de los valores de verano (Datos del crucero ARA ISLAS ORCADAS 17/78).

La convergencia antártica separa dos regiones biológicamente muy distintas; encerrando una gran superficie oceánica con propiedades físicas y químicas relativamente homogéneas y una biota específica. Esta situación ha llevado a tomar el recorrido aproximado de la Convergencia Antártica como el límite político para el establecimiento del sistema de administración de recursos antárticos (CCRVMA).

Las distribución de las especies zooplanctónicas refleja claramente la presencia de la convergencia antártica: *Sagitta gazellae* presenta variedades morfológicamente distinguibles a un lado y otro de la convergencia (David 1955). *Calanoides acutus* (Andrews 1966) ha sido capturado principalmente al sur de la convergencia con apariciones esporádicas en las regiones subantárticas profundas. Voronina (1984) analizó la composición de la biomasa de copépodos a uno y otro lado de la convergencia antártica, encontrando grandes diferencias en la proporción de aquellas especies (*Rhincalanus gigas* y *Calanus simillimus*) presentes a ambos lados y numerosas especies solo presentes en una de las dos regiones: *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Euchaeta antarctica*, *Pleuromamma robusta*, *Haloptilus sp.* y *Heterorhabdus sp.* al sur de la convergencia y *Calanus tonsus*, *Metridia lucens*, *Eucalanus spp.* y *Pleuromamma spp.* al norte.

Para los eufausiáceos, la convergencia antártica es también un límite importante. Baker (1965) encontró a lo largo del meridiano de 90° E que de 15 especies de eufausiáceos ocho presentan una distribución condicionada por la presencia de la convergencia antártica.

Frente Subantártico

El Frente Subantártico, mucho menos marcado

que el Frente Polar fué detectado por Böhnecke (1936) como una entidad separada de la convergencia subtropical. No se trata de una estructura constante en el tiempo ni continua en el espacio sino que se la ha detectado en forma fragmentaria siendo su presencia más clara en el sector Atlántico (Deacon 1982). Edwards y Emery (1982) registran la presencia de un frente con características similares al sur de Australia y Nueva Zelanda, que se fundía con la convergencia subtropical aproximadamente a los 95 ° E.

El frente subantártico puede interpretarse como el límite de la zona de mezcla de aguas antárticas y subantárticas (Joyce et al. 1978). Al norte se encuentra una región con aguas más calidas y estratificadas, en tanto que al sur la columna de agua está más mezclada. Esto se pone de manifiesto también en la composición específica de la biota, con diferencias no tan marcadas como en el caso del Frente Polar, pero sin embargo muy claras en el caso de los eufausiáceos (Baker 1959).

Convergencia Subtropical

La convergencia subtropical se caracteriza por una transición brusca entre agua subantártica y el agua más salina y caliente que se deriva de fuertes corrientes hacia el sur. La discontinuidad de temperatura alcanza los 3 a 5 ° centígrados y la de salinidad 0,5 milésimos. Presenta una marcada variación entre regiones, con tendencia a adquirir características más marcadas en la zonas occidentales de las grandes cuencas en tanto que en las regiones orientales la variabilidad espacial y temporal es mayor.

En el sector atlántico adquiere relevancia para este estudio por constituir el límite norte de las distribuciones de varias especies de eufausiáceos de la región subantártica (Ramírez 1971). En los sectores Indico y Pacífico, donde se la encuentra en latitudes más altas constituye también una importante característica biogegráfica.

Confluencia Weddell - Scotia

En la figura 6, se presenta la posición aproximada de esta región en superficie, combinando la información compilada por Deacon (1979), Gordon et al. (1981) y Gordon (1988b). Esta posición es variable en el tiempo, por lo que su utilización en el análisis de los datos obtenidos en el terreno debe realizarse con precaución y debe ser corroborada con observaciones directas realizadas en forma simultánea.

La confluencia Weddell - Scotia, comprendida al menos parcialmente entre dos frentes (el de Scotia y el de Weddell) resulta de particular interés para la descripción e interpretación de los procesos físicos vinculados con los patrones de distribución y reproducción de eufausiáceos en el

sector Atlántico del antártico.

Se origina en el aporte de aguas provenientes del Giro del Mar de Weddell que, divididas en dos ramas penetran en la región norte de la Península Antártica por el Oeste e interactúan con la Corriente Circumpolar Antártica hacia el Este.

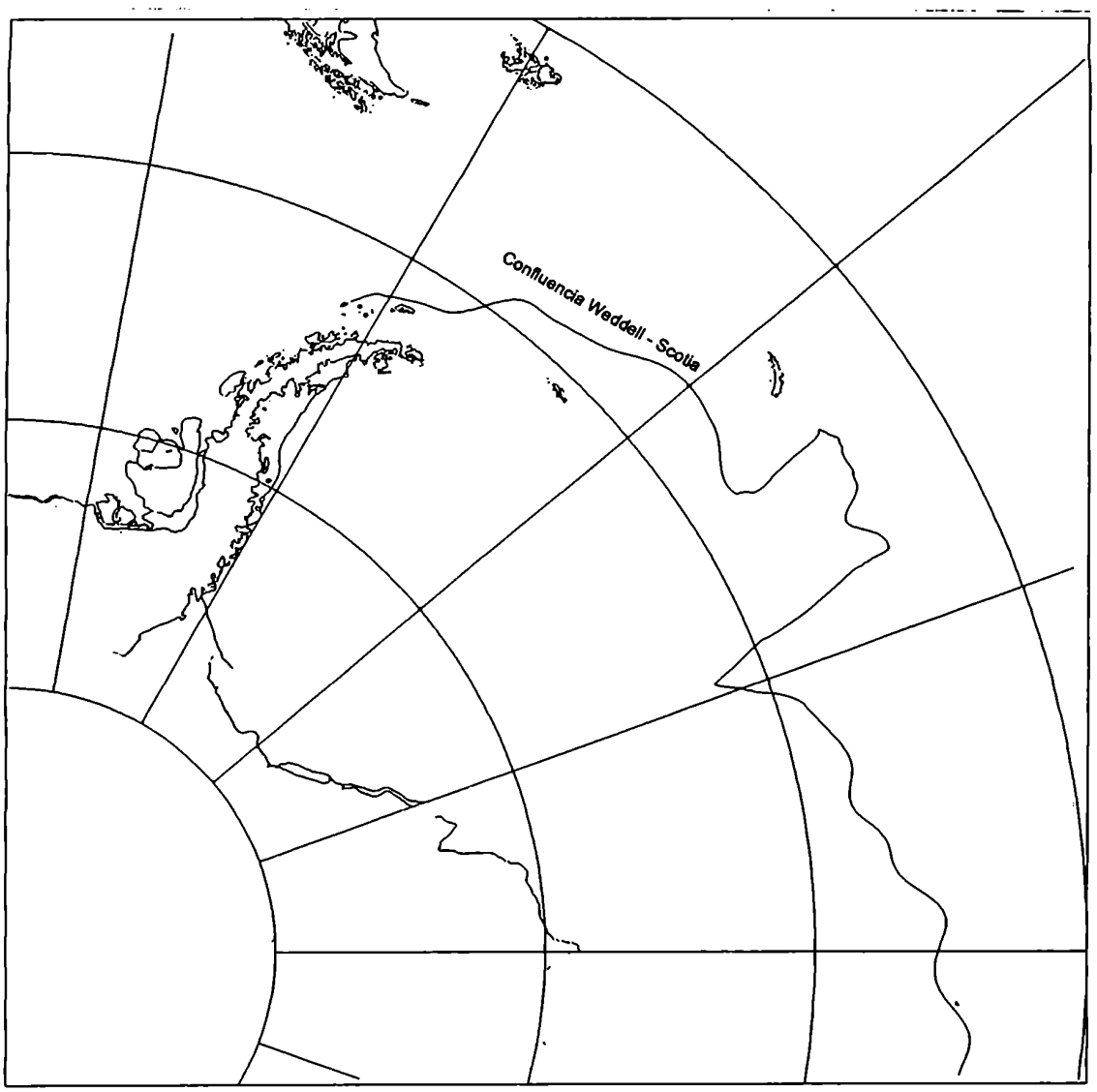

Figura 6.- Posición de la Confluencia Weddell-Scotia (CWS), según datos históricos de Deacon (1979), Gordon (1981) y Gordon 1988b.

En la literatura de origen ruso la Confluencia Weddell Scotia es también denominada Zona Frontal Secundaria o Frente Polar Secundario, término que también utilizan para designar las estructuras semejantes que se encuentran asociadas con otros giros originados por la influencia de la topografía costera sobre la corriente de deriva del viento Este, tales como los que se producen en la región de los mares de Ross, Bellingshausen y en la plataforma de las Islas Kerguelen (Makarov y Maslennikov 1981, Antipov et al. 1987, Zhigalov 1987, Maslennikov 1987, Bibik et al. 1988 y Makarov et al. 1992 entre otros).

La confluencia Weddell-Scotia tiene efectos importantes en la biota, particularmente notables en el caso de los eufausiáceos: los adultos de *E. superba* son más abundantes al sur que al norte de la Confluencia, *E. crystallorophias* no aparece al norte mientras que *E. frigida* sólo ocasionalmente es encontrada al sur y generalmente sólo sus formas larvales. Es también el límite sur de la distribución en el atlántico de *E. triacantha*.

Su extremo oeste ha sido descripto por Stein (1981 y 1995) al norte de Isla Elefante, con lo que la influencia del Mar de Weddell llegaría hasta la región norte de las Islas Shetland del Sur y el Pasaje Drake. Esta rama produce mezcla y determina muchas de las características físicas y biológicas del Mar de la Flota y de la región noroeste de la Península Antártica; en coincidencia con la distribución conocida de *E. crystallorophias* que ocupa la plataforma de las Islas Shetland del Sur.

Hacia el Este recorre el arco del Scotia, pasando al norte de las Islas Sandwich del Sur y llega aproximadamente a los 0°. En el mar del Scotia presenta dos frentes que limitan una zona de confluencia, conocidos como Frente del Scotia hacia el Norte y Frente del Weddell hacia el Sur (Gordon, 1988a). El primero puede ser caracterizado por la aparición de perfiles con temperaturas por debajo de 1,5 °C en tanto que el segundo se evidencia a través de la profundización de las capas frías.

En el terreno la característica más utilizada para su ubicación es la profundización de la isoterma de 0 °C, gran inestabilidad de la columna de agua y la formación de remolinos (Foster y Middleton 1984). Por resultar del encuentro de corrientes paralelas; en su desarrollo hacia el este la Confluencia resulta menos definida, con un incremento en la formación de remolinos y la aparición de zonas de mezcla. También su ancho varía hacia el Este, llegando hasta unos 100 km al suroeste de las Islas Sandwich del Sur a partir de unos 10 km al oeste de Islas Orcadas del Sur (Foster y Middleton 1984).

Como consecuencia de su variabilidad en el sentido de la longitud, la expresión en superficie no es constante y depende de factores que varian a escala anual y estacional (Gordon 1988b) y que se reflejan en una gran variabilidad local y regional.

Por otra parte, tanto el Giro del Mar de Weddell como la Corriente Circumpolar Antártica son gobernadas por la topografía submarina, con lo que resulta que la variación interanual o estacional tiene mayor peso en la capa por encima de los 70 metros, mientras que en profundidad la posición de los frentes es relativamente estable.

Existe poca información relativa a la Confluencia Weddell Scotia en invierno (Inoue e Ichiye 1980). En 1978 fué detectada en el crucero ISLAS ORCADAS 17/78 desde Isla Elefante hasta las Islas Sandwich del Sur, aproximadamente en la posición histórica.

En verano la variabilidad es mayor, aunque esta mayor variabilidad podría tratarse de un artefacto debido a la mayor disponibilidad de información. En el verano de 1965 fué detectada muy próxima a las Islas Sandwich del Sur (Lubimova et al. 1985), mientras que en 1967, 1969 y 1978 fué detectada más hacia el norte.

En la figura 7 se observa la posición de la zona de confluencia en Enero - Febrero de 1981, de acuerdo a la posición de los gradientes horizontales de temperatura y anomalía dinámica, tal como fueron descriptos por Foster y Middleton (1984), comparada con la posición histórica de la figura anterior en la región de las Islas Orcadas del Sur; la notable diferencia que aparece entre estas posiciones puede deberse también a la metodología seguida para su ubicación.

Asociada con la interacción de las corrientes circumpolar y del giro del Mar de Weddell se ha propuesto la existencia de una divergencia. Esta surge del análisis de los perfiles de salinidad y temperatura en los que en algunas secciones transversales es posible observar una curvatura hacia la superficie de las isolíneas. En su análisis de los datos de las expediciones Discovery, Mackintosh (1972) describe la posición de una divergencia como un arco que recorre el Mar del Scotia en la dirección aproximada de la corriente circumpolar y que se encontraría aproximadamente a 57° S al norte de las Islas Orcadas del Sur.

Las dificultades que plantea la interpretación de los perfiles de isolíneas como divergencias, convergencias o procesos de mezcla queda en evidencia por la interpretación inicial de Deacon (1937) que describió una convergencia en la región de la confluencia y que, disponiendo de mayor información auxiliar, reinterpretó como una divergencia (Deacon 1979) asociada con la confluencia, resultante de la inestabilidad de la

columna de agua y que intensifica los procesos de mezcla horizontal.

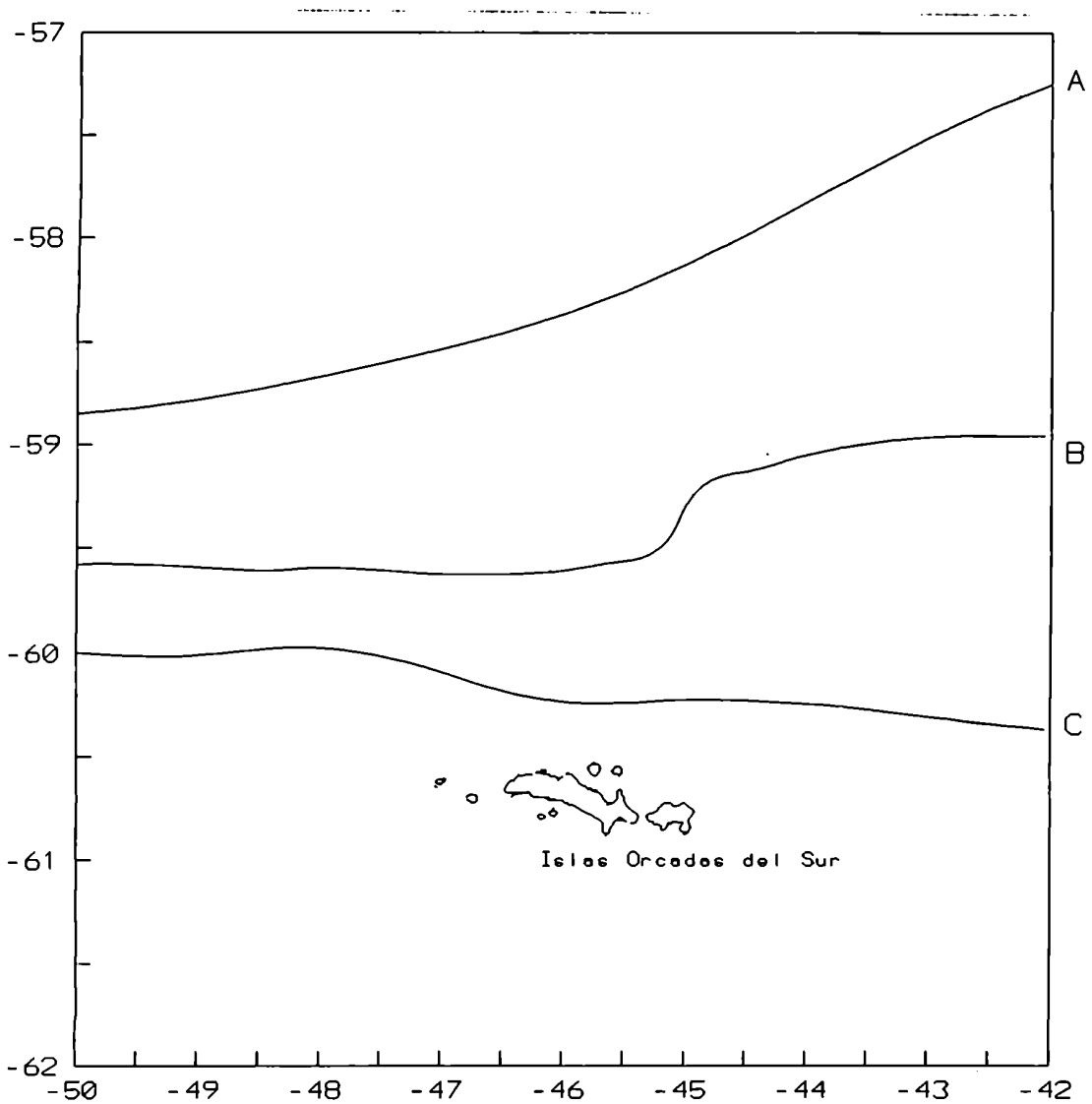

Figura 7.- Posición de la zona de Confluencia Weddell-Scotia, definida sobre la base de los límites del gradiente de temperatura y salinidad descriptos por Foster y Middleton (1984), comparada con la posición histórica descripta por Deacon (1979). A: posición histórica; B y C: límites norte y sur de la zona de confluencia según Foster y Middleton (1984).

Frentes de talud.

En el borde de las plataformas, que en la

antártida son muy profundas (más de 200 metros), se forman frentes que separan el agua de plataforma del agua oceánica. Estos varían en sus características oceanográficas, en particular sus gradientes de salinidad y temperatura que son variables local y regionalmente. Dependen sobremanera de la existencia o no de barreras de hielo, pero son considerados como los frentes oceánicos mejor marcados y más estables.

De particular importancia en su formación y en el mantenimiento de las aguas costeras es el hecho de que las plataformas continentales antárticas se caracterizan por presentar un borde de menor profundidad que el interior de la plataforma. Es típico de los bordes de la plataforma continental la ausencia de *E. superba* dentro y la de *E. crystallorophias* fuera.

La presencia de los frentes descriptos más arriba se evidencia también a través de la de la circulación vertical que define la forma en que podría realizarse el pasaje de agua y/u organismos de un lado a otro de los frentes. En la figura 8 se presenta un esquema generalizado de la circulación vertical en la dirección norte-sur (Voronina 1984).

Zonación

El oceáno al Sur de la Convergencia Subtropical puede ser considerado como una serie de zonas circumpolares modificadas local y regionalmente por el relieve, una idea que se remonta a Meinardus (1923). Esta circunstancia es aún más marcada a partir del Frente Polar. La inexistencia de masas continentales interpuestas resulta en la continuidad circumpolar de los ambientes oceánicos y, en consecuencia, en una gran homogeneidad en longitud de la distribución de fauna y flora; la variación que se observa a escala global se da en el sentido latitudinal.

La zonación en el océano antártico ha sido estudiada desde diversos puntos de vista y existen diversas revisiones en la literatura entre las que mencionaremos: Beklemishev (1958), basada en la distribución de fitoplancton; Voronina (1968 y 1984) en la zonación del zooplancton; más recientemente, Tréguer y Jacques (1992) analizaron la distribución de nutrientes y fitoplancton.

Hemos utilizado un criterio estrictamente físico para distinguir varias zonas cuya principal característica es la retención de agua superficial (hasta 500 ó 200 metros de profundidad como mínimo) dentro de sus límites por períodos más o menos prolongados (generalmente dependiendo de las condiciones locales del relieve). Coinciden en líneas generales con las zonaciones propuestas en base a datos físicos (Nowlin et al. 1977b, Whitworth 1980) y se caracterizan por los distintos mecanismos oceanográficos de retención de aguas superficiales u organimos planctónicos que pueden ser identificados para cada una

de ellas.

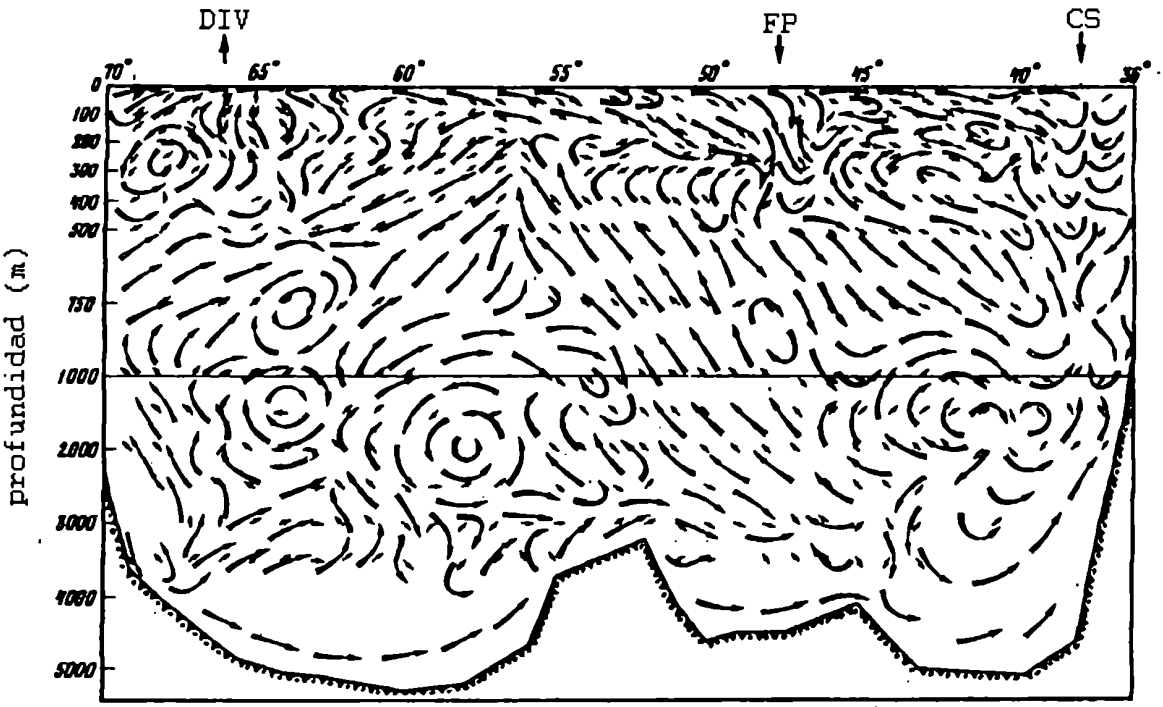

Figura 8.- Esquema generalizado de la circulación vertical en un plano norte-sur (Voronina 1984). DIV: divergencia antártica; FP: frente polar; CS: convergencia subtropical.

I) Zona Subantártica de la corriente circumpolar antártica

Comprendida entre la Convergencia Subtropical y el Frente Subantártico, está formada por el núcleo norte de la corriente circumpolar antártica. Las características oceanográficas más importantes son la relativa estabilidad de la columna de agua, con estratificación bien marcada, y la circulación superficial hacia el este.

Al norte del Frente Polar se encuentran masas aisladas de agua fría, entre 200 y 400 metros. La diferencia entre verano e invierno es de 3°C al norte y 4° al sur. La zona de T-min se mantiene (Inoue e Ichiye 1980); la velocidad de la

corriente circumpolar medida en octubre es de 20 cm/s.

Es la zona más afectada por masas continentales, ya que en ella se encuentran los extremos de varios continentes: América del Sur, Africa y Australia. La presencia de estas masas emergidas resta continuidad tanto a la Convergencia Subtropical como a la zona subantártica y determinan el desarrollo de amplios sistemas de circulación oceánica más o menos independientes dentro de la región.

Como consecuencia se observan composiciones específicas y genéricas con mayor diversidad Este - Oeste que en las restantes regiones oceánicas circumpolares. Se presentan especies de distribución restringida a determinados océanos o que presentan variaciones morfológicas en distintas regiones: *E. similis*, con distribución subantártica circumpolar, y que presenta la variedad *armata* en costas de Africa, Australia y la costa pacífica de América del Sur, *crassirostris* en Africa; *E. spinifera* presente en las costas de Africa, Australia y Nueva Zelanda pero no en América, etc.

Se encuentran asimismo especies con distribución circumpolar: *T. gregaria, Stylocheiron maximum, Nematoscelis megalops* etc.

II) Región del Frente Polar.

Sus límites son los Frentes Subantártico y Polar. No recibe mayor influencia del hielo y su principal característica es la mezcla de aguas superficiales antárticas con aguas subantárticas. El límite norte no es tan fácilmente reconocible en el terreno como el sur y su posición es menos estable. En la zona del pasaje Drake, en octubre de 1978 (Inoue e Ichiye 1980) se ha encontrado que los frentes subántartico y Polar estaban prácticamente confundidos con lo que el ancho de esta zona puede verse reducido a unas pocas millas náuticas.

La estructura del frente polar a escala local es sumamente compleja; con la formación de remolinos superficiales dentro de un movimiento general hacia el este con la corriente circumpolar. Estos remolinos, puestos en evidencia por la circulación de boyas (Patterson y Sievers 1980a, Gamberoni et al. 1982), pueden constituir un mecanismo de retención apto para mantener en la región del frente organismos estrictamente limitados a las capas superficiales.

De la circulación en la zona del Frente Polar se desprende que aquellos organismos alejados hacia el norte como consecuencia de la formación de meandros o anillos, migrando por debajo de 200 metros ocuparían una capa de agua subantártica que se mueve hacia el sur, en dirección al frente. Si el alejamiento se produce hacia el sur, simplemente manteniéndose en aguas superficiales se produce el regreso hacia el frente. La entrada de organismos desde la zona del Frente Polar hacia el

norte puede producirse a través de la formación de anillos o por simple hundimiento (hasta los 200 metros, aproximadamente) en la Convergencia Antártica en tanto que la invasión hacia el Sur sólo es posible a través de la formación de anillos.

Pueden postularse varios mecanismos, diferentes según la posición relativa a la Convergencia Antártica, mediante los cuales los organismos planctónicos pueden quedar retenidos en la zona del Frente Polar; incluso es posible que estos mecanismos interactúen.

Por la cara sur, el agua antártica de superficie que llega hasta el frente se hunde en la Convergencia Antártica. Este proceso determina (Voronina 1968) una concentración de organismos (u objetos con flotabilidad positiva) como consecuencia de la tendencia de éstos a mantenerse en superficie. La vía de retorno hacia el sur requiere la migración vertical profunda (hasta 600 o más metros).

Por la cara norte existiría la posibilidad, para aquellos organismos capaces de realizar migraciones verticales, de utilizar las corrientes superficiales de la región para aproximarse o alejarse de la Convergencia, variando su profundidad dentro de la capa de 200 metros.

Esta hipótesis predice la existencia de migraciones verticales no sincronizadas con ritmos circadianos exclusivamente sino que deben presentar al menos una componente asociada con parámetros ambientales. En copépodos antárticos y subantárticos se ha demostrado la existencia de migraciones verticales vinculadas con la temperatura o salinidad del agua y la época del año (Voronina 1984).

Aunque se encuentra también afectada por la presencia de masas continentales, en la zona del Frente Polar el endemismo desaparece y las especies de eufáusidos presentes son circumpolares: *E. longirostris*, *E. triacantha*, *E. vallentini*, *E. lucens*, *T. macrura*, *T. vicina*, *E. frigida*, etc.

III) Región Antártica de la corriente circumpolar antártica.

Está comprendida entre el Frente Polar y los límites de la influencia de la corriente de deriva del viento este que sufre modificaciones locales y regionales debidas a la topografía (Península Antártica, Mar de Ross, Mar de Bellingshausen, etc.).

Tomando en cuenta estas alteraciones la región se extiende en forma circumpolar presentando una gran homogeneidad en la composición específica de la fauna de eufausiáceos y un número de especies más reducido: *T. macrura*, *T. vicina*, *E. frigida*, y *E. triacantha*, son características del área. Otras especies se encuentran presentes en la region con

alta variabilidad espacial y temporal a escalas regional y anual, principalmente *E. superba*.

La región puede subdividirse de acuerdo al tipo de cobertura de hielo: al Norte tenemos una zona nunca cubierta en forma total por el hielo (sólo es afectada por desprendimientos del pack o témpanos) y una zona más al Sur que se caracteriza porque en alguna época del año está cubierta por hielo y descubierta en otra.

En esta región la componente hacia el norte de las aguas superficiales termina llevando hasta la zona del frente polar a los organismos que la ocupan. El agua superficial tiene un tiempo de residencia del orden de los 2 a 4 años y, a pesar de que existen varios giros que llevan agua superficial de sur a norte no es una zona en la que existan mecanismos que aseguren la retención de organismos. Todas las especies planctónicas que la ocupan lo hacen a través de mecanismos de invasión a partir de centros de dispersión situados sobre el Frente Polar o en la corriente de deriva del viento Este.

IV) Región de la Corriente de deriva del viento Este.

Está comprendida entre la franja de agua costera al Sur, circunscripta por los frentes de talud que se forman en relación con plataformas submarinas, mientras que su límite Norte depende de las condiciones topográficas locales. En el sector del Océano Indico no se extiende más allá de la Divergencia Antártica en tanto que en los sectores Pacífico y Atlántico los remolinos que se originan como consecuencia de la topografía determinan su expansión hacia los límites de estos. Se encuentran en abundancia dos especies circumpolares de eufausiáceos: *T. macrura* y *E. superba* y ocasionalmente *E. crystallorophias*.

La divergencia antártica no es una estructura completamente continua; de esto resulta la invasión de las aguas de la deriva del viento Oeste por especies que tienen su centro de dispersión en esta corriente.

El rol en la distribución de la divergencia antártica es en cambio crucial para el establecimiento de un centro de dispersión al sur de la misma y constituído por el total de la corriente de deriva del viento este. Los organismos del plancton encuentran aquí un mecanismo sencillo que explica su mantenimiento e invasión, por el Sur, de la corriente circumpolar antártica, ya que aquellos que son arrastrados hacia la divergencia con el agua antártica de fondo formada cerca del continente emergen en superficie y pueden o bien ser arrastrados hacia el Sur o hacia el Norte. La consecuencia inmediata es la aparición de una sucesión muy marcada y geográficamente estable asociada con el afloramiento de nutrientes. De este modo la composición del plancton de la corriente de deriva del viento

este exhibe una variabilidad menor que en la corriente circumpolar antártica, efecto que se ve reforzado por la existencia del sistema de giros asociados con la misma, en especial los de los mares de Weddell, Ross, Amundsen-Bellingshausen donde se registra una mayor especificidad debida a los mayores tiempos de residencia del agua. Sin embargo no es de esperar que existan diferencias a nivel subespecífico ya que la corriente de deriva del viento este y la circulación alrededor del continente antártico determina la mezcla de poblaciones y la falta de aislamiento reproductivo.

Los giros de Mar de Ross, Mar de Weddell y Mar de Bellingshausen, presentan un patrón común que se caracteriza por la circulación cerrada. En ellos se encuentran combinaciones de especies cuyos centros de dispersión se encuentran en la deriva del viento Este o en la zona del Frente Polar. En el giro del Mar de Bellingshausen se encuentra uno de los escasos casos de endemismo registrados en el pelagial del antártico: *Salpa gerlachei* (Foxton 1966), descripta como especie independiente aunque probablemente se trate de una variación geográfica de *S. thompsoni* (Esnal com. pers.)

La corriente de deriva del viento este, ya se la considere como un sistema continuo o una sucesión de remolinos costeros, ofrece un ambiente que, a pesar de la marcada circulación general hacia el oeste, constituye un sistema de circulación cerrado que permite el mantenimiento de poblaciones planctónicas, aún cuando completar un giro circumpolar puede demandar varias generaciones.

V) Zona Costera Continental

Estrechamente asociada a la plataforma y muy influenciada por fenómenos locales, comprende aguas de muy diversas condiciones: desde masas de agua muy fría por debajo de los glaciares que se introducen en el mar, sólo afectadas por corrientes de marea y que conforman un biotopo muy particular, hasta regiones de alta energía y producción en la región de la Península Antártica. Salvo por la presencia esporádica, probablemente asociada con alteraciones en la estructura del frente de talud de *E. superba* y *T. macrura*, la única especie de eufausiáceos presente es *E. crystallorophias*.

Circulación

Desde el punto de vista biológico, el análisis de la circulación de aguas plantea problemas de gran magnitud que se deben al grado de detalle requerido en la solución de las ecuaciones de flujo a fin de utilizarlas en la interpretación de los fenómenos biológicos a escalas regional o local. La metodología aplicable para la determinación del campo de velocidades a distintos niveles no pasa por la determinación "in situ" (que por supuesto es utilizada) sino que se infieren las velocidades a partir de modelos que resultan de la aplicación a

fluidos de las ecuaciones básicas de la mecánica.

Con la introducción de métodos numéricos avanzados se ha incrementado el uso de modelos dinámicos en el análisis de los movimientos de masas de agua. Estos modelos implican la pérdida de los movimientos en pequeña escala que resultan de la interacción de varios fenómenos y condiciones de contorno particulares; no incluídos en los modelos numéricos.

Inicialmente, estos modelos consistían en la aplicación de un modelo de flujo, integrado en la columna de agua. Por ejemplo, Sarukhanyan (1985) utilizó un modelo basado en la determinación del campo de anomalía de densidad (Sarkysian, 1977 y Sarukhanyan, 1980) y resuelto para una grilla de 2,5 grados (aprox. 280 km). Estos resultados no pueden ser aplicados al análisis de la distribución de eufausiáceos cuyo habitat está restringido (excepto por cortos períodos del ciclo de vida) a las aguas superficiales, mostrando sin embargo las características generales de la circulación antártica.

Más recientemente se han desarrollado varios modelos numéricos de circulación oceánica a menor escala que permiten simular la circulación en el océano sur o en regiones específicas del mismo permitiendo el análisis de las trayectorias de partículas inertes o con algún grado de movimiento propio (Capella, Ross, Quetin y Hofmann 1992; Capella, Quetin, Hofmann y Ross 1992).

A partir de los modelos antes mencionados es posible deducir la circulación regional, equilibrar transportes de masas de agua, energía, etc., pero no es posible obtener un cuadro real de las corrientes predominantes en un instante determinado. Es también posible utilizarlos para predecir el comportamiento de partículas u organismos incluídos en el seno de una determinada masa de agua pero todavía no se obtiene una aproximación mejor que la que resulta de la descripción general del campo de corrientes: es notable que en muchas ocasiones el seguimiento de boyas a la deriva se ajusta a los movimientos predichos por cálculo geostrófico, en especial en aquellas regiones donde las corrientes presentan menor variabilidad. Tal es el caso del comportamiento de boyas de deriva descripto por Sievers y Nowlin (1988).

Si bien no han sido aún exploradas todas las aplicaciones potenciales de este tipo de simulaciones no es posible, por el momento, analizar a partir de ellas los mecanismos concretos que se producen a escalas local y diaria y que son en definitiva los que determinan las áreas de distribución y densidades de los organismos. Por esta razón se hace necesario contar con una descripción, al menos cualitativa, de la circulación oceánica que permita la interpretación de los resultados de campo y la formulación de hipótesis sobre mecanismos.

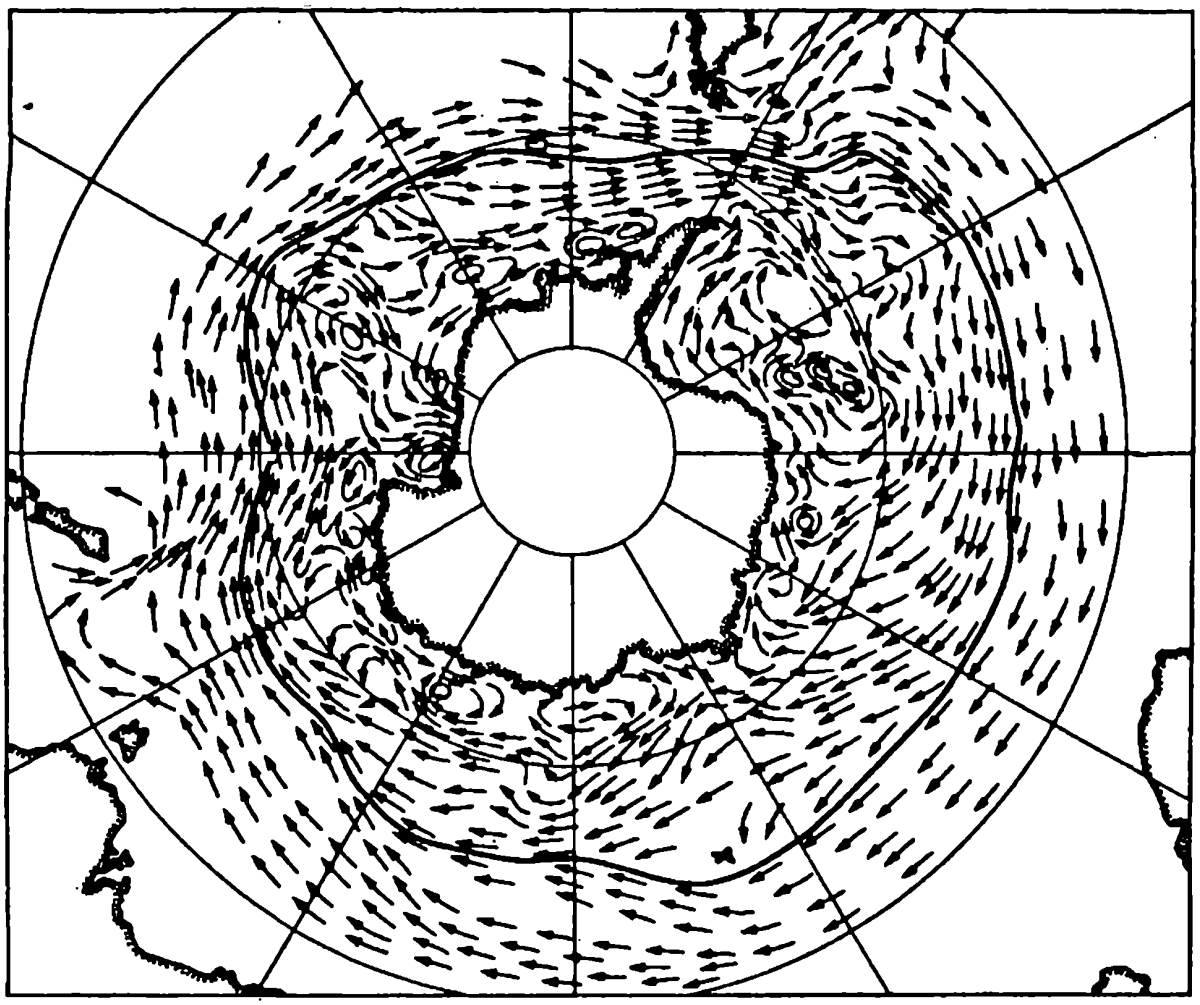

Figura 9.- Circulación superficial en el océano austral (Treshnikov 1964) en relación a la posición del Frente Polar.

La circulación en el Océano Sur está condicionada por la topografía de las masas emergidas y la batimetría. El efecto de las constricciones debidas a las masas emergidas se observa solidariamente en toda la columna de agua en tanto que las dorsales submarinas que limitan las cuencas, en general muy profundas, guían el movimiento de las aguas en profundidadllegando en muchos casos a detectarse sus efectos

hasta la superficie; en general las corrientes al sur de la convergencia antártica cubren toda la columna de agua; probablemente causa o consecuencia de la baja estratificación del océano antártico (Foster 1981, Sarukhanyan 1985).

Las representaciones mas frecuentes de los campos de corrientes a distintas profundidades se han basado en el cálculo geostrófico que requiere utilizar un nivel de referencia al que se supone estacionario o cuya velocidad se determina en forma directa. En la figura 9 (Treshnikov 1964) puede observarse el resultado de estos cálculos para la capa superficial a escalas regional y anual.

La circulación general en el océano antártico está dominada por dos corrientes circumpolares: la de deriva del viento Oeste, con dirección general hacia el este (Corriente Circumpolar Antártica) y la de deriva del viento Este, con dirección general hacia el oeste. Estas corrientes se deben a los vientos predominantes con dirección oeste entre los 30 y 65°S (Hellmer y Bersch, 1985) y hacia el este al sur de los 65°S, aunque este límite es variable encontrándose entre los 60 y 65°S en verano e invierno y entre 65 y 70°S en primavera y otoño (Schwerdtfeger, 1970). La rotación de la tierra agrega (Sverdrup et. al., 1942) una componente hacia el norte a la corriente circumpolar antártica y hacia el sur a la corriente de deriva del viento este. Esta componente es variable en función de las condiciones locales y en conexión con las condiciones de contorno particulares (topografía). La consecuencia principal de la presencia de estas componentes es que la circulación general tiende a llevar hacia el Norte las aguas de superficie de la corriente circumpolar, que finalmente llegan al Frente Polar.

A menor escala (Foster, 1981) se observa que entre los núcleos de ambas corrientes se produce una serie de remolinos irregulares mal definidos en el tiempo y en el espacio y una zona de surgencias (Divergencia Antártica) entre ambas.

Corriente Circumpolar Antártica

La corriente circumpolar antártica está formada por dos núcleos centrales donde la velocidad de la corriente alcanza los 30-45 cm/s (26-39 km/día), que se mantiene en aproximadamente el mismo orden de magnitud en forma circumpolar. Estos dos núcleos se encuentran separados por la zona del Frente Polar, con agua de características intermedias. Verticalmente se extiende hasta prácticamente el fondo marino, abarcando el total de la fracción de la columna de agua en la que se distribuyen todos los estadios de eufausiáceos. En el Pasaje Drake, llega hasta los 2800/3000 metros; por debajo se encuentra una corriente relativamente lenta: 5 cm/s (4,32 km/día) en dirección Sudoeste.

Se producen por otra parte alteraciones en la posición y velocidad del agua debidas a cambios en las

condiciones atmosféricas y en la posición de las zonas frontales asociadas con la corriente circumpolar antártica que generalmente se extienden en profundidad. Es interesante notar que la extensión en profundidad se produce con retardos de 1 a 3 días con respecto a la perturbación en el nivel de 500 metros (Klinck y Hofmann, 1986).

Su latitud y características presentan grandes variaciones con la longitud. La conjunción de viento y condiciones termohalinas produce divergencias hacia el sur de la corriente y convergencias hacia el norte. El agua que surge se incorpora a través de las zonas de mezcla de las corrientes. Dentro de la corriente circumpolar antártica se ha estimado un tiempo de residencia medio de dos años para las aguas superficiales (Gordon 1988a). En la zona norte de la corriente circumpolar antártica el viento induce la convergencia, con hundimiento de agua superficial asociado con la formación del Agua Antártica Intermedia.

Gordon (1988a) considera que las variaciones observadas en la corriente circumpolar antártica se relacionan directamente con la topografía del fondo. Estas variaciones resultan en movimientos latitudinales del núcleo central de la corriente así como cambios en su velocidad que resultan relativamente constantes y permiten construir mapas de la corriente, que ponen en evidencia la existencia de meandros y remolinos. Los efectos de estas perturbaciones o turbulencias en la corriente son importantes en todo el Océano Sur. Lutjeharms y Baker (1980) demostraron, utilizando datos históricos, que la variabilidad local de la anomalía dinámica de 0 a 1000 metros está en relación inversa a la distancia al Frente Polar y por lo tanto al núcleo de la corriente circumpolar.

Cheney et al. (1983) analizaron mediciones satelitales de la altura del nivel del mar encontrando condiciones de alta variabilidad en la corriente circumpolar prácticamente en toda su extensión.

Los movimientos laterales del núcleo de la corriente pueden llegar a velocidades del orden de los 10 km diarios (Nowlin et al. 1977b). Estos determinan la formación de meandros y ondas que se propagan a lo largo de la corriente circumpolar antártica, que son muy frecuentes y resultan finalmente en la formación de remolinos y anillos de agua tanto hacia el sur como hacia el norte del núcleo de la corriente. Las primeras observaciones de ellos se deben a Joyce y Patterson (1977) y actualmente se los ha detectado en múltiples oportunidades; prácticamente cada vez que se han realizado observaciones adecuadas (Gordon, 1988a). Estos remolinos tienen típicamente entre 30 y 100 km de diámetro y sus velocidades en superficie son del orden de los 30 o más cm/s (26 km/día). Son verticalmente coherentes y se originan tanto desde el frente subantártico como desde el frente polar.

Corriente de deriva del viento Este

En forma prácticamente circumpolar, a lo largo del talud continental, se produce un flujo de agua en dirección oeste que se origina en los vientos predominantes. La topografía del fondo y las masas de tierra interpuestas determinan la formación de grandes fenómenos de circulación regional relativamente cerradas que se conocen como giros (Giro del Mar de Weddell, giro del Mar de Bellingshausen, giro del Mar de Ross y una serie de giros en la región comprendida entre Australia y Africa). La corriente de deriva del viento este ha sido interpretada también como formada por la unión de los extremos meridionales de los giros mencionados (Foster 1981, Hellmer y Bersch 1985, Gordon 1988a).

La fuerza de Coriolis introduce una componente hacia el sur en la corriente de deriva del viento este que tiene como consecuencia el hundimiento de agua en proximidades del continente, con características variables regionalmente, fundamentalmente debidas a las distintas modalidades que presenta la interacción entre el flujo desde la divergencia y la topografía. Este proceso es el que, en parte, origina el Agua Antártica de Fondo que ha sido descripto con mayor detalle para el Mar de Weddell (Gill 1973, Gammelsrod y Slotsvik 1980, Gordon 1988).

La velocidad de la corriente de deriva del viento este ha sido estimada mediante el seguimiento por satélite de témpanos en 5-10 cm/s (4,3-8,6 km/día) como velocidad media; en tanto que alcanza máximos de 25-50 cm/s (22-44 km/día). En general, las características de la corriente no se conocen bien debido a las dificultades técnicas y logísticas para realizar las determinaciones.

Regionalmente, las características de la circulación resultan de la interacción, a menudo muy compleja, de las dos corrientes descriptas anteriormente con la topografía submarina que condiciona la formación de los giros o remolinos que se describen a continuación:

El Giro del Mar de Weddell

Ya en 1918 (Brennecke 1918) se describió la entrada de agua cálida proveniente del Oceáno Indico en el sur del Mar de Weddell, cerca del continente. Varios estudios posteriores confirmaron este hecho y extendieron la descripción del proceso que comprende una circulación ciclónica de gran magnitud.

El giro del Mar de Weddell se extiende entre la península antártica y los 20-30° E y desde los 70° S (plataforma continental en el sur del Mar de Weddell) hasta los 55-60° S (Deacon, 1979) y tiene su origen en los vientos predominantes y la topografía. En su extremo sudoeste queda

incluído el Mar de Weddell.

Parte del agua que entra en el Giro proviene de una rama de la corriente circumpolar antártica aproximadamente en los 20 °E. Este aporte de agua de mayor temperatura y salinidad pasa en su mayoría al Mar de Weddell, quedando en parte en la zona central del Giro en forma de remolinos (Gordon, 1988a).

Además, la corriente de deriva del viento este aporta dos ramas: una que recorre el talud continental, y otra que se desarrolla sobre la costa (Gill 1973; Tchernia y Jeannin 1983, Foldvik et al. 1985). La presencia de la Península Antártica provoca un cambio en la dirección de la corriente que vira hacia el Norte y la recorre de Sur a Norte.

En líneas generales el flujo dentro del Giro del Mar de Weddell es lento y estable en profundidad. La velocidad promedio es del orden de los 8 cm/s (7,0 km/día). El borde externo de la corriente limitante (oeste) se modifica en contacto con el continente siendo estas aguas las que finalmente alimentan la Confluencia Weddell Scotia (Gordon, 1988a). En el centro del giro se encuentra una masa de agua relativamente fría con movimiento más lento. Actualmente no se poseen elementos como para determinar la magnitud del transporte entre las dos corrientes mencionadas (la externa o limitante y la central). El tiempo de permanencia del agua en el Giro es relativamente alto, especialmente teniendo en cuenta las grandes modificaciones que experimenta el agua que sale del Giro. Las mediciones directas realizadas a través de la deriva de témpanos indican tiempos de residencia del orden de 2/4 años.

Existe incertidumbre respecto del destino del agua del giro al alcanzar el extremo este de su desarrollo geográfico aunque la mayoría de los estudios realizados indican flujo hacia el sur (Gordon et al. 1981). La duda surge debido a la inflexión hacia el norte que aparece en la confluencia Weddell Scotia al llegar a las Islas Sandwich del Sur. Deacon (1979) considera que no existe evidencia suficiente para asegurar la existencia de una corriente hacia el sur en el extremo este del Giro, excepto en aguas profundas y de fondo. Sin embargo, trabajos más recientes (Gordon et al. 1981, Gordon y Molinelli 1982, Bibik et al. 1988, Muench y Gunn 1990, Naganobu 1992) confirman la existencia de un flujo superficial hacia el sur aproximadamente en 30° E.

Más hacia el este, las corrientes superficiales han sido relativamente poco investigadas. Existe un giro, descripto por Bibik et al. (1988), confirmado por la inflexión hacia el Sur de las temperaturas de superficie y la forma del frente de hielo en el Mar de los Cosmonautas (de 35 a 50°E), pero cuya posición se encuentra demasiado al Sur como para poder ser conectado con la posición de la Confluencia Weddell-Scotia o su continuación en la zona. Makarov et al. (1992)

consideran que el Giro del Mar de Weddell se cierra a través de la llamada Contracorriente del Weddell (Bagriantzev y Sarukhanyan 1984).

En contra de la posible existencia de este giro en superficie Deacon (1979) adujo los resultados obtenidos con la deriva de tarjetas liberadas en la Corriente Circumpolar (Shannon et al. 1973, Lutjeharms et al. 1988). Tres de las tarjetas liberadas (Shannon et al. 1973) en los 55°S, 4°E fueron recuperadas en Chile e Isla 25 de Mayo luego de derivar en forma circumpolar a una velocidad media de 27 cm/s. La velocidad con que algunas de ellas han llegado a Australia, Isla Macquarie e Isla Heard realizando un recorrido rápido y por lo tanto directo, indicaría que la corriente predominante es hacia el este y el norte.

Si bien ninguna de las tarjetas recuperadas ha confirmado un movimiento hacia el sur en superficie, debe tenerse en cuenta que una tarjeta que llegue hasta la costa del continente antártico tiene muy pocas probabilidades de ser recuperada, por lo que no puede esperarse que este método produzca resultados definitivos.

De todas maneras, el agua perteneciente al Giro del Weddell que lo cerraría por el extremo este, ha sido muy modificada por mezcla y contacto con la corriente circumpolar a lo largo del Mar del Scotia. A los efectos del transporte de organismos planctónicos, el hecho de que se trate de un Giro cerrado sobre sí mismo, de una rama de la Corriente Circumpolar fluyendo hacia el sur o del acoplamiento con otro giro de la Deriva del viento Este el que que cierra la circulación, es irrelevante. El hecho importante es que exista una corriente que transporta agua superficial hacia el Sur.

El Giro del Mar de Weddell, al igual que el resto de los giros que se forman sobre la Corriente de Deriva del viento Este, contiene una divergencia. Foster y Carmack (1976) encontraron velocidades verticales de 1 m/día aproximadamente a 60 millas del talud.

No existen mediciones directas de la corriente en la rama oeste del giro, en razón de la cobertura de hielo que impide su determinación directa por lo que su intensidad se ha determinado por métodos lagrangianos a partir del seguimiento del movimiento de témpanos.

Giros de los Mares de Amundsen y Bellingshausen

Se trata de un sistema de dos giros cuya principal característica, en comparación con los de Weddell y Ross es su mayor temperatura.

A diferencia con el Mar de Weddell las

barreras de hielo en los mares de Amundsen y Bellingshausen son mas calientes que las de Ross y Weddell algo más de un grado. Se debe a la presencia de agua circumpolar profunda a lo largo de toda la plataforma. Esta masa de agua, 2° C más cálida que cualquier otro influjo en el Mar de Ross, se extiende por debajo de la barrera de hielo, imponiéndole un alto grado de fusión al basamento de la misma.

Las polinias son predominantemente de calor sensible y no se observa agua de plataforma recientemente formada. El frente de talud está poco desarrollado en comparación con lo que pasa en Weddell y Ross. Se han observado surgencias al norte de la plataforma, donde la capa superficial es mucho más delgada que sobre el talud y la plataforma.

Giro del Mar de Ross

El giro que forma la corriente de deriva del viento este en la región del Mar de Ross es en muchos aspectos semjante al del Mar de Weddell. Tiene una marcada influencia sobre la posición de los frentes polar y subantártico aunque no tan importante como la de este último. Tambien se desarrolla una zona frontal secundaria en la zona de confluencia del agua del giro con la corriente circumpolar antártica (Maslennikov 1987).

Al igual que el del Mar de Weddell tiene marcada influencia sobre la biota, tanto el frente de talud como el borde de hielo son factores determinantes en la distribución de eufausiáceos (Timonin 1987, Makarov y Menshenina 1989)

Otros Giros.

A lo largo de la Corriente de Deriva del viento Este se producen, por interacción con el relieve una serie de giros ciclónicos de menor magnitud que en general se extienden hasta el Frente de talud y comprenden toda la columna de agua. Entre los 30 y 50°E el del Mar de la Confraternidad, entre este y los 80°E como mínimo dos giros que comprenden el Mar de los Cosmonautas, descriptos en base a cálculos geostróficos y distribución superficial de temperatura y salinidad (Bibik et al. 1988, Gordon y Molinelli 1982, Naganobu 1993).

Características físicas regionales

Las estructuras oceanográficas descriptas hasta aquí permiten comprender los grandes rasgos de la circulación superficial a escala global. Las variaciones locales o regionales que resultan de la interacción entre la circulación general, la estructura del fondo oceánico, la presencia de masas continentales o insulares emergidas y el clima, definen subsistemas físicos cuyas características dependen de la posición de los frentes oceánicos que actúan como límites ecológicos (Makarov et al. 1990).

Estas variaciones oceanográficas locales o regionales definen subsistemas biológicos que dependen de la posición de los límites ecológicos dados por los frentes oceánicos (Makarov et al. 1990) y que forman parte de los sistemas globales (Tréguer y Jacques 1992)

Por ejemplo, para la Península Antártica Piatkowski (1989) distingue "provincias", caracterizadas por comunidades macroplanctónicas características: oceánica, del Mar de Bellingshausen y nerítica.

Dado que estas comunidades surgen naturalmente de la interacción de las condiciones locales con la zonación vista anteriormente las describiremos mediante las características regionales de su circulación.

Península Antártica, Mar de la Flota y Pasaje Drake Sur

La topografía de fondo en la región Oeste de la Península Antártica es complicada y comprende una plataforma limitada por islas entre las cuales se presentan cortaduras que comunican con el mar abierto.

La región recibe corrientes provenientes del Mar de Weddell, de la corriente circumpolar antártica, del Mar de Bellingshausen y corrientes costeras a lo largo de la Península y otras masas emergidas.

La variabilidad asociada con la circulación en esta región se evidencia en la distribución de la anomalía geopotencial obtenida en una serie de cruceros estadounidenses realizados en las inmediaciones de isla Elefante (Amos et al. 1990, Amos y Lavender 1991, Amos et al. 1992) así como en la distribución de las masas de agua en la zona.

La estructura vertical del agua en la región es muy variable, presentando una zona de alta inestabilidad con surgencias en la cara norte de las Islas Shetland del Sur (Sievers 1982, Naganobu et al. 1992) y surgencias ocasionales en otras regiones de la plataforma.

La meteorología tiene una importante influencia en la regulación a escala fina de la circulación superficial. Se ha podido observar en forma directa el importante efecto a escalas diaria y temporal de las tormentas mediante boyas de deriva. A escala intermedia y estacional y regional, la influencia del Mar de Weddell varía de acuerdo a las condiciones meteorológicas haciéndose sentir con mayor intensidad luego de tormentas del este (Stein, 1989) y, puede afirmarse en general que el equilibrio entre los distintos aportes depende de factores meteorológicos.

Las Islas Shetland del Sur y la Península

Antártica delimitan el Mar de la Flota, compuesto por una cadena de cuencas profundas que terminan en un escalón por el Oeste y que se abre ampliamente hacia el Mar de Weddell al Este. Las Islas Shetland presentan una plataforma más extensa hacia el norte, cortada entre las Islas Smith y Baja y entre 25 de Mayo y Elefante. Es decir que, por debajo de 500 m de profundidad el Mar de la Flota está conectado únicamente con el Pasaje Drake a través de los pasos entre islas, al sur a través del Estrecho de Gerlache y al este con el Mar de Weddell.

El agua de superficie experimenta un marcado calentamiento durante el verano. En octubre, durante el crucero ORCADAS 17/78 (Inoue y Ichiye 1980) se encontraron -1.6°C. Posteriormente se midieron -0,6 °C en diciembre y 3,5 °C en enero con una baja a 2,2 en febrero (Anónimo 1995); no se observaron cambios significativos (Anónimo 1995) en la salinidad durante octubre ni en el verano sobre una transecta realizada de norte a sur en los 55° W entre los 60 y 61° S. Un fenómeno persistente es la presencia de una masa de agua más fría entre 50 y 100 metros con un mínimo de temperatura entre -1 y -1,8°C y salinidades del orden de 34,00 %. que ha sido atribuída a enfriamiento invernal (Gordon et al. 1977), aunque podría también ser consecuencia de la penetración del Mar de Weddell. Esta masa de agua no entra en la zona costera (Anónimo 1995).

Por debajo de los 200 metros se encuentra el agua circumpolar profunda, con un máximo de 1,8°C y alta salinidad (más de 34,0 y hasta 34,7 %.) alrededor de los 400 m de profundidad. Esta masa de agua es dominante y presente en todas las estaciones hasta los 700 m (Hofmann et al. 1995) en la plataforma continental al oeste de la Península Antártica. Esta masa de agua también se encuentra en la parte norte del Mar de la Flota.

En el Mar de la Flota se encuentra también una masa de agua, modificación del agua del Mar de Weddell (Witworth et al. 1994), que ocupa la región de Isla 25 de Mayo, Isla Elefante y la boca este del Mar de la Flota.

En las zonas costeras el agua es más densa y salina aunque con alto grado de variabilidad local e intermedia, especialmente en verano que resulta de los aportes de agua dulce y las condiciones particulares de la circulación (Anónimo 1995). La separación de las aguas oceánicas se produce con la formación de un frente de talud muy marcado; en la zona de la Península Antártica se ha descripto la producción de agua profunda en el talud, similar al Agua Antártica de Fondo pero cuya presencia no es significativa fuera de las plataformas.

La distribución a distintas profundidades de las masas de agua presentes en la región es variable, lo que resulta en diferentes descripciones de los detalles de sus posiciones geográficas; probablemente debido a diferencias en el origen de los datos (Sievers 1982, Hofmann et al. 1995, Tokarczyk

1987).

La primera descripción de fenómenos de circulación en la zona de la Península Antártica, fué publicada por Clowes (1934). La intensidad de los programas de investigación en la región decayó luego de la serie de campañas realizadas en la década de 1920 hasta los años 70. A partir de 1989 se han iniciado investigaciones muy activas en las que se coordinan las actividades oceanográficas físicas y biológicas, principalmente de EEUU, Japón y Corea, en apoyo de los programas de investigación de la Comisión para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos.

Numerosos autores han aportado información reciente (Nowlin et al. 1977, Gordon y Nowlin 1978; Gordon y Molinelli, 1982; Sievers y Nowlin 1988, Stein 1988, Hoffmann et al. 1995) que permite construir un esquema general de la circulación en la región. Es importante tener en cuenta que en esta descripción se integran los fenómenos a lo largo de períodos de tiempo más o menos prolongados existiendo una gran variabilidad estacional e interanual, tanto en la ubicación de los frentes como en su velocidad y en la persistencia de los esquemas de circulación. Asimismo, la descripción que sigue se refiere a procesos que se dan fuera de las plataformas de las islas y de la península, ya que la circulación costera no ha podido ser aún dilucidada en razón de la complejidad introducida por las condiciones de contorno.

En la figura 10 se presenta el esquema de la circulación predominante en la región, basado en los datos de Clowes (1934) y Stein (1988). Cabe notar que se trata de valores integrados sobre un largo período de tiempo y que no reflejan las condiciones imperantes en algún momento en particular; Naganobu et al. (1992) e Ichii y Naganobu (1995) encontraron flujos de sentidos contrarios en distintas temporadas en la cara norte de las Islas Shetland del Sur, donde la circulación es más variable.

El giro del Mar de Bellingshausen aporta una rama superficial que entra por la boca sudoeste del Mar de la Flota y entre las islas Baja y Nevada, envolviendo la isla Decepción. Modifica su dirección virando al sudeste hasta encontrar una rama del giro del Mar de Weddell que se introduce por la parte sur de la boca Noreste del Mar de la Flota.

Ambas corrientes sufren un proceso de mezcla mientras se dirigen hacia el noreste por la cara sur de la isla 25 de Mayo donde se encuentran con la corriente circumpolar antártica a la altura de isla Elefante. (Clowes 1934, Stein 1988, Hofmann et al. 1995). La variabilidad interanual en el desarrollo del Giro del Mar de Bellingshausen determina que en ciertos años el agua que penetra en el Mar de la Flota provenga del sector Pacífico de la Corriente Circumpolar.

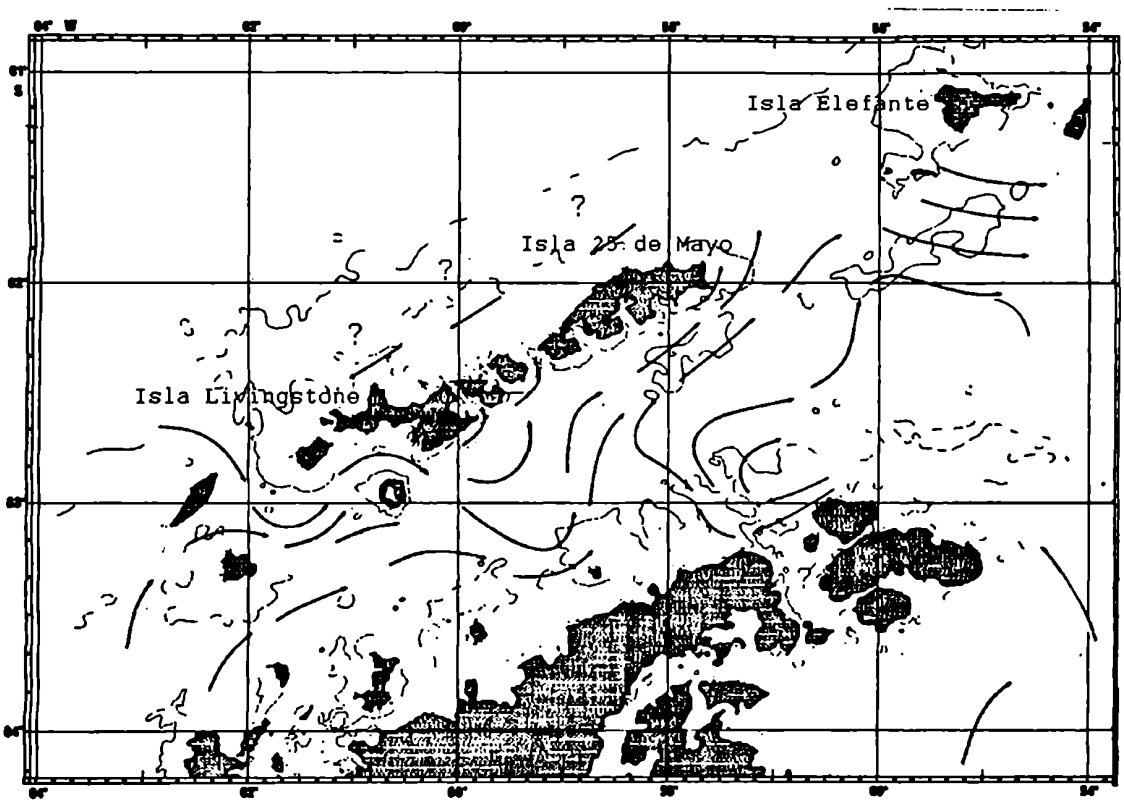

Figura 10.- Circulación superficial en la región de la Península Antártica (Stein 1988).

Cualquiera que sea su origen, el agua superficial que penetra en el Mar de la Flota circula por su extremo norte (cara sur del archipiélago de las Shetland del Sur) y lo abandona por dos ramas que envuelven las caras norte y sur de la isla Elefante, con una velocidad aproximada de 8 cm/s (7 km/día) según Hofmann et al. (1995). El agua del Mar de Weddell penetra por el Este y recorre la cara sur del Mar de la Flota. Este esquema de circulación ha sido confirmado por la deriva de boyas que también han demostrado la existencia de remolinos en la boca este del Mar de la Flota, probable consecuencia del encuentro de la corriente superficial del norte con el giro del Mar de Weddell. Por debajo de 500 metros, el proceso de formación de agua profunda genera una corriente que se dirige hacia el Oeste, caracterizada por agua más fría con una velocidad de aproximadamente 10 cm/s (8,5 km/día).

Al noreste de isla Elefante se encuentra un meandro de la Confluencia Weddell-Scotia, consecuencia del gran

aporte de agua del Mar de Weddell hacia el Norte. La corriente circumpolar antártica, que se encuentra hacia el Norte de las islas Shetland del Sur desarrolla meandros al Este de isla Elefante que llegan a transformarse en contracorriente en los meses de primavera (Stein, 1988).

Entre las islas Shetland del Sur y Tierra del Fuego, se encuentra el pasaje Drake, completamente ocupado por la corriente circumpolar antártica. A la salida del pasaje Drake se observa que el aporte de agua desde el Mar de Weddell determina el desplazamiento de la corriente circumpolar antártica y la formación de un meandro hacia el norte en el Frente Polar.

En el Pasaje Drake, la corriente circumpolar alcanza mayor velocidad, a causa del estrechamiento provocado por las dos masas de tierra. El agua circula rápidamente desde el sector Pacífico al Atlántico aproximadamente a 10,9 cm/s (9,5 km/día) en promedio, alcanzando la plataforma de las islas Georgias del Sur por el Noroeste. Hacia el sur, cerca de la plataforma de las Islas Shetland del Sur, la corriente de dirección noreste pierde velocidad hasta que en el talud se hace muy baja y pasa a formar parte de una circulación cerrada sobre la plataforma norte de las islas (Naganobu et al. 1992).

La verificación experimental de este sistema de corrientes fué intentada inicialmente mediante tarjetas de deriva y más recientemente se introdujo el uso de boyas de pequeño tamaño a las que se puede asociar con determinadas profundidades mediante el uso de grandes superficies colgadas a la profundidad deseada.

Las trayectorias de boyas de este tipo, seguidas por satélite han sido utilizadas específicamente para estudiar la circulación superficial y subsuperficial (30 a 35 m), experimento descripto por Ichii et al. (1993) e Ichii y Naganobu (1995).

La primera de ellas, lanzada el 28/1/91 al oeste de las Islas Shetland del Sur en un sector claramente oceánico; siguió un recorrido relativamente directo con rumbo noreste aproximadamente a lo largo de la isobata de 3000 m hasta encontrar un remolino al noroeste de las Islas Orcadas, en la región de la Confluencia Weddell-Scotia (59°30'S; 49°00'W) donde quedó retenida durante un mes (del 5 de abril al 5 de mayo) girando en sentido antihorario, para luego retomar el rumbo noreste, entrando en un segundo remolino que la retuvo 10 días en los 58°S 46°30'W. Continuó con rumbo noreste llegando a la plataforma de las Islas Georgias del Sur el 30 de junio. Quedó retenida en el flujo de la plataforma de Isla San Pedro durante 23 días antes de retomar el curso noreste y abandonar la zona. Recorrió un total de 1730 kilómetros desde Isla Livingstone hasta Isla San Pedro en 143 días a una velocidad promedio de 12,1 km/día (14 cm/s); un valor.

La segunda, lanzada al norte de Isla Nelson el 26/12/90 quedó retenida girando durante unos cuatro meses alrededor de las Islas Shetland del Sur, siguiendo aproximadamente el Frente de talud. En el lado norte de la plataforma su velocidad fué más baja y el curso más errático: 3,2 km/día (4 cm/s) que en la cara sur de las islas donde la velocidad llegó a los 17,2 km/día (20 cm/s)

La tercera, lanzada algo más al sur que la primera tomó rumbo noreste y quedó atrapada girando alrededor de *Isla* Elefante.

Una cuarta boya fué atrapada por las corrientes costeras y varó en la isla Livingstone a poco de lanzada.

La quinta de las boyas analizadas fué lanzada el 5 de diciembre de 1994, casi cuatro años más tarde y aproximadamente en la misma posición en que fué lanzada la primera. Su trayectoria fué muy diferente pero la dirección general también hacia el noreste hasta alcanzar un punto al suroeste de Isla San Pedro donde viró hacia el sureste, no entrando en el régimen de circulación de la plataforma de Isla San Pedro.

Una sexta boya lanzada aproximadamente al mismo tiempo que la quinta llegó hasta el norte de Islas Orcadas donde giró en un remolino durante unos 20 días para dejar luego de transmitir en el Mar del Scotia.

En ningún caso el comportamiento de las boyas se ajustó solamente a lo esperado a partir de los modelos de circulación sino que fueron atrapadas por perturbaciones a escala local mostrando una circulación general que coincide con la dirección y movimientos calculados a partir de los modelos de circulación pero que demuestra la imposibilidad de predecir el comportamiento en casos particulares. Al igual que lo que ocurre con experimentos realizados con tarjetas a la deriva, desde una misma posición inicial se alcanzan posiciones finales muy diferentes.

Zona del Frente Polar

El reconocimiento de la existencia de una región diferenciada entre los frentes subantártico y polar se inicia con la descripción del frente subantártico por Böhnecke (1936). Luego de la intensificación de estudios sobre la región del Frente Polar, especialmente en la zona del Pasaje Drake en la década del 70 la región fue claramente reconocida como reuniendo características oceanográficas propias, de gran importancia en el pelagial antártico ya que, por su continuidad circumpolar, establece vínculos entre las principales cuencas oceánicas del hemisferio sur.

En el Pasaje Drake y, en general en el Sector Atlántico, se llevaron a cabo numerosos cruceros de investigación oceanográfica por lo que puede considerarse que esta región es probablemente la mejor conocida del Océano Sur (Sievers y Nowlin 1988), por lo que la descripción de la región se basa en los datos disponibles para esta zona. Varios autores, principalmente Deacon (1937), Emery (1977) y Heath (1981) demostraron la naturaleza circumpolar del conjunto de estructuras que limitan la zona y de los procesos que ocurren en ella, si bien que con variaciones cuantitativas.

La descripción de sus características ha sido realizada por varios autores, fundamentalmente a través de la compilación de datos históricos, reuniendo toda la información disponible a fin de establecer la posición de los frentes y calcular las anomalías geopotenciales. De este modo se obtienen medias y una descripción de sus propiedades y de la circulación que no incluyen la variabilidad local, de particular importancia para el análisis de la distribución de organismos planctónicos.

La región del Frente Polar comprende aguas que provienen de la mezcla del Agua Antártica de Superficie y Agua Circumpolar Profunda que luego de sufrir distintas modificaciones, fundamentalmente por mezcla, dan lugar al Agua Antártica Intermedia. Nowlin y Clifford (1982) analizaron el perfil de la corriente Este - Oeste en la sección entre el Cabo de Hornos y la Isla Livingstone, encontrando que la región interfrontal corresponde a un cuerpo de agua de baja velocidad entre los dos núcleos principales de la corriente circumpolar.

La integración de datos históricos (Gordon 1988a, Sievers y Nowlin 1988) muestra también la existencia de un flujo de oeste a este de la corriente circumpolar que llega hasta el fondo. La circulación norte-sur es, en cambio más complicada. Como consecuencia de la convergencia del agua superficial antártica en el Frente Polar, esta se transforma en agua subantártica intermedia y se mueve hacia el norte por debajo de los 500 metros de profundidad. El agua de superficie, en cambio se originaría por circulación interna del agua subantártica de superficie con transporte norte - sur en aproximadamente 250 metros de profundidad y sur - norte en superficie.

Desde el punto de vista biológico, es importante notar la formación de meandros, remolinos y finalmente anillos que determinan la inclusión de cuerpos de agua provenientes de las regiones antártica y subantártica y la expulsión de masas semejantes hacia el norte y el sur. El desarrollo de los anillos se inicia a partir de un meandro del frente polar que origina un remolino.

La posición promedio (también llamada histórica por el tipo de datos a partir de los que se la construye) de los distintos frentes que se encuentran en la región ha sido descripta por numerosos autores (Mackintosh 1946,

Deacon 1982) utilizando diversos criterios para definir los frentes (figura 5). Los mapas que describen el desarrollo geográfico del Frente Polar en escalas temporales menores muestran la presencia de un número mayor de meandros (Gordon et al. 1977) que han sido observados toda vez que se ha determinado la posición del frente, reflejando la alta variabilidad espacial y temporal que existe en la posición de los frentes subantártico y polar.

En la figura 11 se presenta un diagrama esquemático mostrando la posición de los frentes oceánicos que se encuentran entre el Cabo de Hornos y la Isla Livingstone. Nowlin y Clifford (1982), de donde se ha tomado el esquema, utilizaron para definirla 49 secciones transversales a los frentes, realizadas entre 1975 y 1980, de las cuales 13 no evidenciaron con la suficiente claridad la existencia de frentes. A cada estación oceanográfica le asociaron su curva T-S y encontraron homogeneidad a un lado y otro de los frentes subantártico y polar a excepción de algunas estaciones que se interpretan como anillos o remolinos en distinto grado de desarrollo.

La presencia de remolinos en la región del Frente Polar ha sido detectada por muchos medios y varios de entre ellos descriptos en detalle (Legeckis 1977, Peterson et al. 1982, Joyce et al. 1981). Estos pueden tener hasta 250 km de diámetro y alcanzar velocidades del orden de los 90 cm/s.

La evolución de los remolinos conduce al aislamiento de una masa de agua superficial a la que denominaremos anillo. En general la profundidad de esta masa de agua no supera los 800 metros (usualmente 500 o menos). Los de origen subantártico (anillos cálidos en aguas antárticas), tienen tendencia a ser de menor profundidad, incluyen una masa de agua subantártica, probablemente son de menor extensión vertical y se forman a partir de meandros del Frente Polar.

Los remolinos que se mueven hacia el norte probablemente tengan su origen en el Frente de Talud, incluyendo aguas de características continentales (Gordon 1988) y cruzan, alterándolo, el Frente Polar. Se trata de estructuras coherentes que se extienden por toda la columna de agua que se mueven entre 5 y 10 cm/s (datos del Pasaje Drake).

Al sur de Australia fué descripto un remolino con movimiento ciclónico dentro de la zona interfrontal (Savchenko et al., 1978) acompañado por un remolino profundo anticiclónico por debajo de los 2000 metros. Las velocidades de desplazamiento y de giro resultan similares a las encontradas en el Pasaje Drake.

La vida media de estos anillos se ha estimado en 8 meses (Joyce et al. 1981), de los cuales al menos 2 transcurrirían dentro de la zona interfrontal.

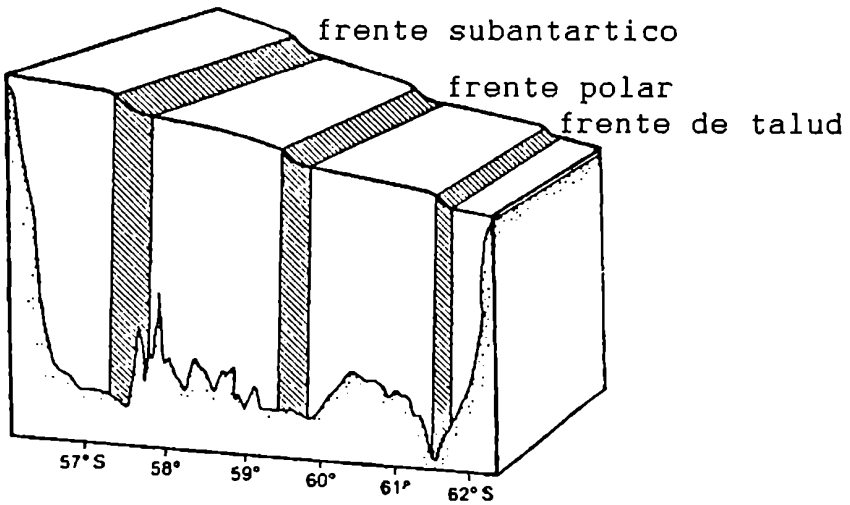

Figura 11.- Esquema de la disposición de frentes oceánicos en la sección entre Cabo de Hornos e Isla Livingstone (Nowlin y Clifford, 1982).

No se dispone de información suficiente, respecto de las frecuencias de formación de anillos hacia el norte o el sur ni sobre la posible existencia de características regionales (en el sentido de la longitud) diferentes en este proceso. Algunos cálculos realizados sobre la base del balance salino y térmico a través del frente indicarían frecuencias muy altas que implican la existencia de unos 200 a 300 pares de anillos ciclónicos y anticiclónicos simultáneos en toda la region interfrontal. A partir de datos de correntómetros fondeados en la región del Pasaje Drake se detectó, en un lapso de seis meses (Pillsbury y Bottero 1984) el pasaje de cinco giros ciclónicos (derivados del Frente Polar) y uno anticiclónico (derivado del Frente Subantártico).

El hecho, indicado más arriba de que de 49 secciones transversales de la zona, en trece de ellas la estructura de los frentes se viera alterada indica que en aproximadamente el 26% del tiempo hay un remolino en tránsito. Suponiendo que la perturabación del frente se mantiene durante unos ocho días, surge una estimación de aproximadamente 12 fenómenos de este tipo al año en un punto sobre el frente; lo que puede tomarse como indicativo del orden de magnitud de la frecuencia de este fenómeno.

Al sur de Nueva Zelanda Bryden y Heath (1985) realizaron un análisis de la serie temporal de resultados de un fondeo de correntógrafos, inmediatamente al norte del Frente Polar. Sus principales conclusiones indican que en la región se generan remolinos semejantes a los de Pasaje Drake, aunque no se definen con precisión las dimensiones y alcance vertical de los

mismos.

De la descripción anterior resulta claramente que, dentro de la región interfrontal, existe una gran turbulencia en la región superficial y subsuperficial hasta como máximo 800 metros de profundidad. Se observa también una gran heterogeneidad debida a la existencia de inclusiones de agua subantártica y antártica, resultado de la formación y decadencia de anillos dentro de la zona interfrontal (Patterson y Sievers 1980a).

Mar de Weddell Norte y Mar del Scotia

En esta región se produce la interacción de aguas provenientes de la Península Antártica, del Mar de Weddell, de la región del Frente Polar y de la Corriente Circumpolar con la topografía del fondo resultando en una circulación compleja aunque sin llegar al grado de complicación encontrado en la Península Antártica.

Pueden distinguirse distintas zonas: la Confluencia Weddell-Scotia, el Mar de Weddell Norte y el Mar del Scotia. Al norte se encuentra la plataforma de la Isla San Pedro, al este las Islas Sandwich del Sur (prácticamente sin plataforma por su naturaleza volcánica) y en el sur las Islas Orcadas del Sur.

La zona de confluencia está formada por agua proveniente del Giro del Mar de Weddell cuya dirección es regulada por la Península Antártica. A partir de la entrada en el Mar del Scotia es empujada por las masas de agua provenientes del Pasaje Drake y modifica nuevamente su dirección virando hacia el este. Durante la primera parte de su recorrido en el Mar del Scotia sigue la dirección de la elevación del fondo conocida como dorsal del Scotia. Esta dorsal no es suficiente para contener completamente toda la columna de agua y la zona de confluencia finalmente cruza la dorsal que queda a la derecha de la corriente durante todo el recorrido de ésta a través del Mar del Scotia, bordeando las Islas Sandwich del Sur y dirigiéndose al norte por el paso entre estas islas y la plataforma de Isla San Pedro.

Deacon (1937) describe un gradiente de temperatura desde las Islas Shetland al que empalma aproximadamente con la Confluencia Weddell-Scotia, pasando entre las Islas Georgias y Sandwich del Sur y llegando hasta Isla Bouvet.

El Frente del Scotia, que limita al Norte la zona de confluencia no es constante, probablemente como consecuencia de los remolinos descriptos para la zona de la confluencia, que han sido confirmados por la deriva de boyas (Ichii et al. 1993). Es también posible que la posición de los frentes quede obscurecida como consecuencia del movimiento hacia el norte de las aguas de superficie, y la posible existencia de

una surgencia a lo largo de la confluencia, propuesta por Deacon (1979).

A medida que recorre el Mar del Scotia, la zona de confluencia va perdiendo sus características, tanto por mezcla como por desplazamientos relativos de las masas de agua en la columna. Los gradientes horizontales que definen los frentes disminuyen en su magnitud y se pierde la estructura vertical dando lugar a una estructura de alta energía con formación de giros y remolinos locales e intermedios (Deacon 1979).

Patterson y Sievers (1980b) indican, sobre la base de datos históricos, que hacia el este la región de confluencia no está claramente definida. Foster y Middleton (1984), utilizando datos sinópticos correspondientes a enero de 1981, describieron una región donde la confluencia es fácilmente observable y que se extiende entre la Península e Islas Orcadas. Más al este las corrientes en la capa superficial formaban numerosos remolinos antes de virar hacia el norte para pasar entre la plataforma de Isla San Pedro y las Islas Sandwich del Sur. La posición aproximada de estos dos frentes en 1981 en relación a la posición histórica se encuentra en la figura 7.

La corriente circumpolar antártica, al igual que el Frente Polar en esta región, aparecen desplazados hacia el norte, alcanzando este último su mínima latitud; se cree que como consecuencia de la entrada en el Mar del Scotia del Giro del Mar de Weddell (Gordon 1988a). Dentro de esta corriente quedan incluídas las Islas Georgias del Sur donde la circulación es más compleja e inestable como consecuencia de amplias plataformas submarinas alrededor de Rocas Cormorán e Isla San Pedro.

Las líneas de anomalía geopotencial (Stein 1988, Sievers y Nowlin 1988) luego de la constricción del Pasaje Drake no se expanden abruptamente sino que también se desvían hacia el norte como consecuencia de la influencia del Giro del Mar de Weddell.

El Frente Polar desarrolla un meandro, relativamente constante, entre las Islas Malvinas y las Rocas Cormorán que es probable produzca regularmente anillos hacia el sur. Recientemente, en los cruceros realizados a bordo del BIP Holmberg en 1994 y 1995 hemos detectado intrusiones de agua cálida, proveniente de la zona interfrontal que llegaban hasta el sur de Isla San Pedro, por fuera del frente de talud (datos no publicados de los cruceros EH0294 y EH0395).

Las Islas Georgias del Sur comprenden dos plataformas separadas por una depresión profunda, que pueden ser considerados el extremo, dentro de la región antártica, del arco del Scotia. La más grande corresponde a la Isla San Pedro mientras que la menor, situada más al noroeste, contiene a las Rocas Cormorán y Negra. Ambas plataformas tienen una profundidad media del orden de los 300 metros y terminan en taludes muy

abruptos.

La circulación en la zona es muy variable ya que depende del equilibrio entre la corriente circumpolar proveniente del Oeste y la mezcla entre aguas del Pasaje Drake, Mar de la Flota y Mar de Weddell, que llega por el sur. Esto determina dos posibles situaciones en el flujo oceánico alrededor de la Isla San Pedro, que puede estar dominado por la Corriente Circumpolar en ambas caras de la isla o recibir aportes de aguas del Mar de Weddell que llegan hasta la plataforma y viran al nor-noroeste. Este último caso es el más frecuente y, en estas condiciones, llegan hasta la plataforma de Isla San Pedro (e incluso hasta las Rocas Comorán) adultos de *E. superba*. El frente de talud se encuentra muy desarrollado, determinando escasos intercambios entre aguas oceánicas y de plataforma (Atkinson y Peck 1990).

FITOPLANCTON Y PRODUCCION PRIMARIA

Las distribuciones de la biomasa de fitoplancton y de producción primaria, están asociadas con la posición de las zonas frontales y las áreas de surgencia que resultan de las circulaciones ciclónicas vinculadas al relieve. Este esquema general de distribución ha sido descripto ya en las primeras investigaciones sobre fitoplancton antártico (Hardy y Gunther 1935, Hart 1942, Balech 1968, El-Sayed 1968a y 1968b, El-Sayed 1970). Sobre este patrón general se observa una alta variabilidad local especialmente cuando la biomasa fitoplanctónica se mide a través de la concentración de clorofila. Este método, relativamente más moderno ha puesto en evidencia la alta variabilidad espacial y temporal que presenta la biomasa fitoplanctónica que se confirma a partir de datos satelitales que muestran, dentro de zonas de escasa concentración de clorofilas, manchones con concentraciones muy elevadas (El-Sayed y Hofmann, 1986).

La mayoría de los datos oceanográficos obtenidos indican concentraciones de clorofila entre 0,1 y 1,0 mg/m^3, con una alta variabilidad espacial a escala local.

La producción primaria en el antártico, puede presentar una variabilidad aún mayor, llegando al extremo de enmascarar las diferencias estacionales como surge de la comparación global entre los resultados de los cruceros 17 y 19 del Islas Orcadas (El-Sayed, 1988).

La distribución vertical en cambio es más regular. La concentración de clorofila a es prácticamente nula por debajo de los 250 m exhibiendo un máximo en los 50 m aproximadamente, patrón general que puede verse muy modificado en zonas costeras donde los procesos de mezcla y la estratificación de la columna de agua responden también a variaciones en las condiciones locales (El-Sayed 1970).

Los principales factores que posiblemente actúen como reguladores de la distribución de la producción primaria y por ende de la disponibilidad de la principal fuente de alimento para los eufausiáceos, fueron identificados desde el inicio de las investigaciones sobre fitoplancton antártico. Hart (1934) presentó una lista de ellos, sobre la que se han desarrollado numerosas líneas de investigación: iluminación, circulación, estabilidad de la columna de agua, disponibilidad de nutrientes, presencia de hielo, presencia de herbívoros, etc.

De hecho existe una compleja interacción entre la concentración de nutrientes, propiedades físicas y circulación de agua que permite distinguir cuatro regiones en el Océano Antártico (Tréguer y Jacques 1992) utilizando exclusivamente la distribución del fitoplancton y cuyos límites se corresponden con las posiciones de los frentes de la figura 5.

El régimen de irradiación y las alteraciones introducidas por el hielo, que presentan una alta estacionalidad y que no son de ninguna manera afectados por la actividad biológica han sido discutidos más arriba. Dentro de la estacionalidad determinada por estos factores externos sería de esperar que la limitación de la producción primaria ocurra a través de la disponibilidad de nutrientes.

Las máximas concentraciones de silicatos y fosfatos se encuentran cerca del margen continental (El-Sayed 1985, Holm-Hansen 1985), dentro de la Deriva del viento Este y en la región Costera Continental. Se ha encontrado que en zonas costeras la producción primaria durante episodios de floración, puede resultar lo suficientemente intensa como para reducir significativamente las concentraciones de nitratos, fosfatos y otros macronutrientes (Nelson y Smith 1986, Bienatti et al. 1977; en el Mar de Ross y en la Península Antártica respectivamente).

Sin embargo, la concentración de nutrientes no parece ser el factor limitante de la producción primaria fuera de situaciones locales muy limitadas. Las concentraciones de nutrientes que normalmente se encuentran al sur de la convergencia antártica serían suficientes para mantener una biomasa de por lo menos 25 mg/m^3 de clorofila a (Holm Hansen y Huntley, 1984), mientras que la concentración promedio es de alrededor de 0,5 mg/m^3. Holm-Hansen (1985) indica que no se observa la disminución gradual de nutrientes que sería de esperar a medida que las aguas de superficie se dirigen hacia el Frente Polar.

Se han propuesto diversas hipótesis para explicar la baja producción o identificar con precisión los factores limitantes; sin embargo hasta el presente se desconoce la causa. Probablemente se deba a una compleja interacción entre disponibilidad de ciertos macronutrientes y micronutrientes (silicatos, hierro, etc.), la estabilidad de la columna de agua, la variación anual del borde de hielo y el efecto del pastoreo.

La estabilidad de la columna de agua, particularmente baja en el antártico que, salvo en el verano, exhibe una capa de mezcla profunda no permite un tiempo de residencia del fitoplancton en la capa eufótica suficientemente prolongado como para desarrollar una floración. Sakshaug y Holm-Hansen (1984) determinaron que la máxima profundidad a la que puede encontrarse una haloclina que permita la floración es de 50 metros en la Antártida, mientras que la profundidad más usual para esta característica física es de 50 a 100 metros. En muchas ocasiones, especialmente luego de las tormentas, la capa de mezcla alcanza los 200 metros (Nast y Gieskes 1986).

El hielo, al fundirse, introduce en superficie un volumen de agua dulce que disminuye la densidad de la capa superficial aumentando en consecuencia la estabilidad de la columna de agua, fenómeno a través del cual es de esperar el incremento de la producción primaria en el borde de hielo a medida que el pack retrocede. Existen abundantes trabajos experimentales que demuestran el incremento de la producción primaria en el borde de hielo (El-Sayed 1971, Smith y Nelson 1985, Smith et al. 1988), incluso con la formación de floraciones que llevaron a Smith y Nelson (1986) a proponer que las estimaciones de producción primaria globales realizadas hasta el momento serían subestimaciones y que las mismas debían incrementarse en al menos un 60%.

El pastoreo ha sido propuesto como uno de los mecanismos que podrían influír sobre la abundancia de fitoplancton y la producción primaria. El pastoreo puede explicar no sólo las bajas concentraciones de clorofilas a escala regional sino también las grandes variaciones que se observan a escala local y que se originarían en eventos discretos de pastoreo (El-Sayed 1988).

Sin embargo no existen hasta el presente evidencias directas de este fenómeno, salvo a escalas local o individual. Los estudios realizados determinando en forma simultánea la densidad de krill por medios acústicos y la concentración de fitopigmentos en forma continua, indican una correlación positiva entre ambos datos aunque con escalas de variabilidad diferentes; el grado de agregación es mucho mayor en *E. superba* que en el fitoplancton; circunstancia que puede ser debida a las interacciones entre *E. superba* y el fitoplancton que pueden implicar desde mecanismos activos de búsqueda de aguas con concentración elevada de fitoplancton hasta la correlación negativa en pequeña escala donde el pastoreo ha disminuído sensiblemente la concentración de clorofilas (El-Sayed 1988, Miller y Monteiro 1988).

Cabe notar asimismo que en general la consideración de los efectos de los predadores sobre el fitoplancton se ha limitado al estudio de la interacción con *E. superba* sin tomar en consideración, entre otros, a salpas y

copépodos que seguramente cumplen un rol al menos equivalente.

MATERIAL DISPONIBLE

Las investigaciones en nuestro país se inician en 1972 con las campañas oceanográficas a bordo del GOYENA, que fueron complementadas con muestreos de zooplancton (Ramírez 1971 y 1973, Dinofrio 1977, Orensanz et. al. 1974). Hasta 1981 se realizaron campañas que incluían específicamente el problema de la distribución y abundancia de larvas y adultos de eufausiáceos a bordo de los buques ISLAS ORCADAS y EDUARDO L. HOLMBERG (Marschoff y Tomo 1984, Marschoff 1985). Se utilizaron también los muestreos realizados en el marco de programas de cooperación internacional a bordo del POLARSIRKEL y WALTHER HERWIG (Hempel y Marschoff 1980, Hempel y Hempel 1982) y otros materiales obtenidos en cruceros de oportunidad, principalmente a bordo del rompehielos IRIZAR (Marschoff y Ravaglia 1989, Marschoff et. al. 1989), dirigidos a la verificación de hipótesis particulares.

Para este trabajo se utilizó un total de 823 muestras tomadas en varios cruceros. Las posiciones de las estaciones ocupadas se indican en la figura 12.

Crucero Walther Herwig 1976

Este fué el primer crucero de investigación antártica realizado por la República Federal de Alemania en la posguerra. Se trató de una investigación que cubrió un gran número de disciplinas. Dividido en tres etapas, en todas ellas se realizaron muestreos de zooplancton utilizando redes Bongo (con mallas de 330 y 500µ) y RMT (malla de 320µ), en arrastres oblicuos dobles, de 0 a 200 m y de 200 a 0 m. Para cada red se determinó el volumen filtrado utilizando medidores mecánicos de flujo. Para el estudio de las larvas de eufausiáceos se utilizaron únicamente las muestras de 330 y 320µ de malla.

Entre noviembre de 1975 y principios de enero de 1976 los muestreos se realizaron en el área de Georgias del Sur y el Mar del Scotia al norte de los 60°S. Entre enero y marzo se ocuparon estaciones a lo largo de cuatro secciones a lo largo de meridianos en el Mar del Scotia, incluyendo una en el Mar de Weddell; en el Mar de la Flota e Islas Shetland del Sur, llegando hasta las Islas Orcadas. Desde marzo hasta mayo se relevó la zona situada al Este de Islas Sandwich del Sur, la región este del Mar del Scotia y el área de Islas Georgias del Sur

El material de larvas de eufausiáceos fué estudiado (excepto las larvas de *E. superba*, cuyos resultados fueron publicados por Hempel y Hempel 1978), a través de un programa de intercambio en el Institut für Meereskunde am der Universitet Kiel.

Los resultados de los conteos de larvas de eufausiáceos han sido publicados por Hempel y Hempel (1978) y

Hempel y Marschoff (1980) y los datos generales del crucero por Wörner y Kühn (1976). Las redes filtraron volúmenes entre 1500 y 2500 m^3, y los conteos fueron reducidos a 1000 m^3 para su análisis.

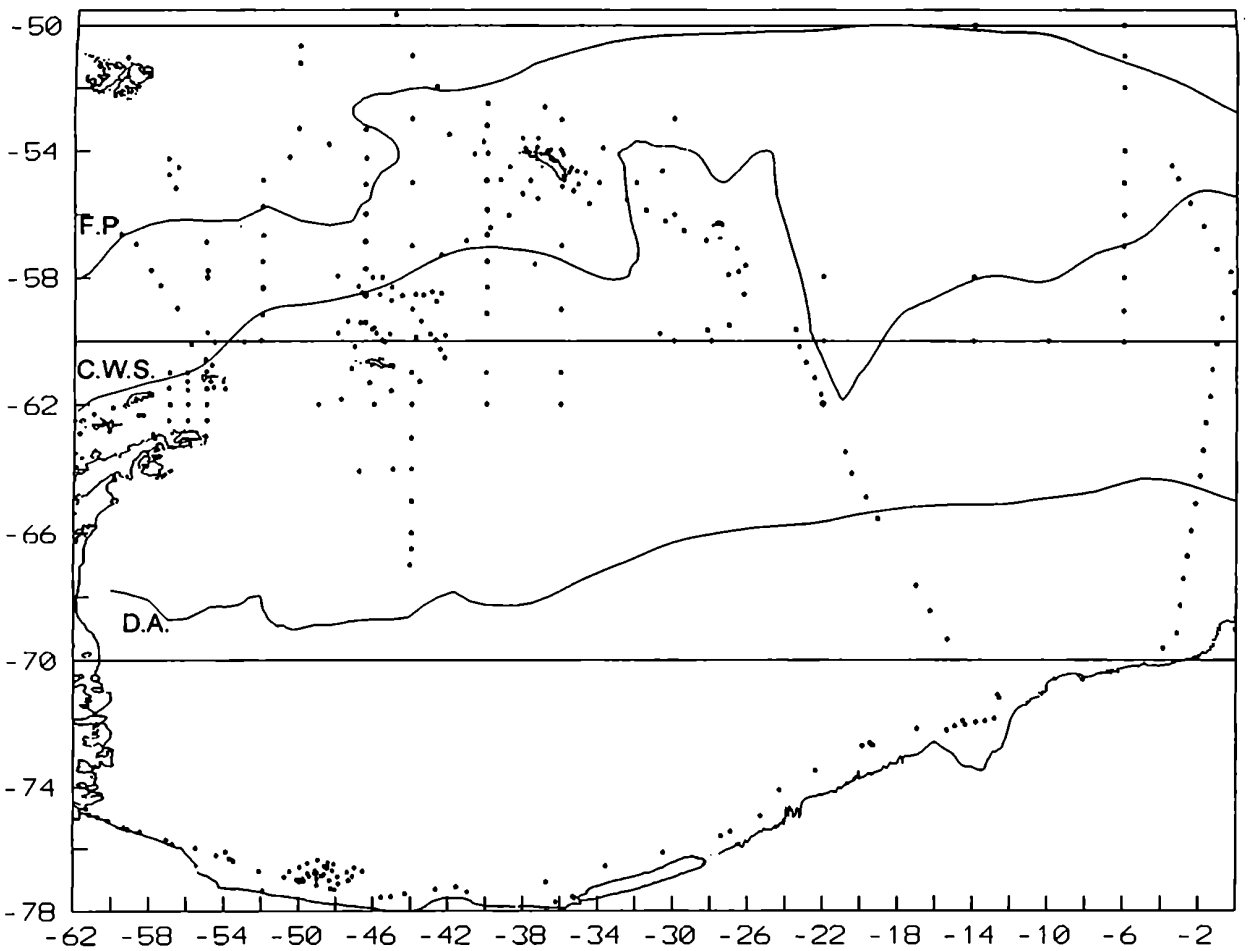

Figura 12.- Posición de las estaciones utilizadas. Los frentes oceánicos indicados son, de Norte a Sur: Frente Polar, Confluencia Weddell-Scotia y Divergencia antártica.

Crucero ARA ISLAS ORCADAS 17/78

Este crucero se realizó en septiembre de 1978 en el marco del convenio de uso del buque oceanográfico ISLAS ORCADAS (ex ELTANIN) y su organización quedó a cargo de la Fundación Nacional de Ciencias de los Estados Unidos.

Se utilizó una red Nansen de 70 cm de diámetro, provista con malla de 200 µ y mecanismo de cierre lo que permitió la toma de muestras estratificadas.

Durante el crucero se llevó a cabo un relevamiento oceanográfico que incluyó la posición de la Convergencia Antártica y de la Confluencia Weddell-Scotia, conjuntamente con la determinación de abundancia de diatomeas y producción primaria.

Crucero ARA ISLAS ORCADAS 19/79

Realizado en marzo de 1979, el crucero fué organizado por el Instituto Antártico Argentino. Se utilizaron los mismos equipos de muestreo y posición de estaciones que en el crucero 17/78.

Crucero M/V POLARSIRKEL 79/80

El Polarsirkel, de bandera noruega, arrendado por la República Federal de Alemania realizó una penetración profunda en el Mar de Weddell realizando tareas logísticas. Durante esta campaña se invitó a científicos argentinos y noruegos a participar conjuntamente con los alemanes. Se realizaron muestreos oblicuos con red Bongo de 60 cm de diámetro a lo largo de la derrota del buque entre Islas Georgias del Sur y la barrera de hielos de Filchner y se obtuvieron muestras estratificadas con red Nansen de 70 cm de boca, mecanismo de cierre por mensajero y malla de 253 µ mientras el buque estuvo amarrado a la barrera.

Campañas del Rompehielos ALMIRANTE IRIZAR 1980, 1981 y 1982.

Se trata de muestreos de oportunidad, realizados a lo largo de la derrota del buque afectado a tareas logísticas; se utilizaron redes de Nansen, sin mecanismo de cierre, excepto en 1986 en el que se utilizó una red Bongo de 500 µ.

Crucero BIP HOLMBERG 1981

El crucero fué planeado como parte de un programa internacional cuyo principal objetivo era la obtención de una estimación de biomasa de *E. superba* por medios acústicos. Esto provocó una restricción en los tiempos asignados a los

muestreos de plancton y oceanográficos con la consecuente reducción en la resolución espacial (en especial los datos oceanográficos).

Cubrió las regiones de Islas Orcadas y Sur del Mar de Scotia durante los meses de enero y febrero de 1981.

El muestreo realizado consistió en la toma de muestras estratificadas de zooplancton a mediodía y medianoche (locales) utilizando redes de tipo Nansen de 70 cm de diámetro de *boca*, cierre por mensajero y malla de 200 µ.

Es de interés notar que al mismo tiempo que se desarrolló este muestreo, la Fundación Nacional de Ciencias de los EEUU llevó adelante un crucero orientado a la Oceanografía Física en los meses de Enero y Febreo de 1981, complementado con una campaña dedicada a muestreos biológicos (Brinton y Townsend 1984), que permiten complementar la información biológica y oceanográfica obtenida.

Campaña del Rompehielos ALMIRANTE IRIZAR 1986.

Este crucero fué realizado en forma oportunística a lo largo de la derrota del buque en tareas logísticas.

El muestreo se orientó al estudio experimental de la reacción de escape, ya que este tipo de observación no depende de un plan de campaña fijo, ni de la obtención de datos de apoyo, utilizando una red Bongo de 500 µ de malla. Una de las mallas se tiñó de negro.

METODOS

Procesamiento del material

La determinación del volumen de agua filtrada se realizó utilizando medidores mecánicos de flujo o el cálculo de volumen filtrado a partir del cable filado, ángulo de cable y tiempo de arrastre utilizando un método de regresión múltiple. Durante el crucero Polarsirkel 79/80 se realizó un control del método obteniendo concordancia dentro del 10% para el volumen calculado por uno y otro método en redes Nansen con mecanismo de cierre.

Los muestreos obtenidos fueron analizados en laboratorio, determinando las abundancias numéricas de cada especie y estadio presentes. En aquellos casos en que la abundancia de la muestra lo exigía se utilizó un separador de tipo Folsom. Salvo los cruceros realizados en cooperación con Alemania, en los que las muestras fueron separadas por personal contratado *ad-hoc*, la separación del material de eufausiáceos fué realizada personalmente o bajo supervisión directa del autor.

A lo largo del trabajo se utilizaron claves y descripciones que fueron refinadas y modificadas de acuerdo a lo aconsejado por la práctica, elaborando una clave para juveniles y adultos y otra para larvas.

Los datos correspondientes a cada una de las muestras obtenidas en las campañas fueron incluídos para su procesamiento en matrices de 10 x 25, donde las filas corresponden a las distintas especies presentes en los muestreos (*E. superba, E. longirostris, E. frigida, E. vallentini, T. macrura, T. vicina, T. gregaria, Stylocheiron maximum, E. crystallorophias, E. triacantha*) y las columnas a los distintos estadios, de acuerdo con el esquema general del desarrollo de eufausiáceos (Einarsson 1945, Sheard 1953, Menshenina 1990): huevos, nauplius I, nauplius II, metanauplius, calyptopis I, calyptopis IA, calyptopis IB, calyptopis II, calyptopis III, furcilia I, furcilia II, furcilia III, furcilia IV, furcilia V, furcilia VI, furcilia VII (en aquellas especies donde se reconoce la existencia de este estadio), juvenil, macho, hembra, macho con espermatóforo, hembra con espermatóforo, hembra grávida. Para cubrir aquellos casos en que el estado del material impide una determinación precisa de los estadios ontogenéticos se incluyen además las categorías: furcilia temprana, furcilia media y furcilia tardía. El conjunto de los datos utilizados se encuentra archivado en medios magneticos.

RESULTADOS Y DISCUSION

Sistemática

En los muestreos realizados se encontraron especímenes (en diversos estadios de desarrollo) de las siguientes especies:

Euphausia crystallorophias Holt y Tattersall, 1906
Euphausia frigida Hansen, 1911
Euphausia longirostris Hansen, 1908
Euphausia lucens Hansen, 1905a
Euphausia superba Dana, 1852
Euphausia triacantha Holt y Tattersall, 1906
Euphausia vallentini Stebbing, 1900
Thysanoessa macrura Sars, 1885
Thysanoessa gregaria Sars, 1885
Thysanoessa vicina Hansen, 1911
Stylocheiron maximum Hansen, 1908

En el pelagial del Océano Austral solamente se encuentra representada la familia Euphausiidae y, salvo las especies *E. similis* y *E. recurva* se ha contado con especímenes del total de las especies citadas para el área. Cabe notar que la distribución conocida de *E. recurva* (al norte de la convergencia subtropical) y de *E. similis* (entre la convergencia subtropical y el frente subantártico) no permiten esperar encontrarlas en el área abarcada por el presente estudio (Lomakina 1964, Mauchline y Fisher 1969, Ramírez 1971 y 1973).

Por otra parte ha sido considerada la posible presencia en el área de la especie *Thysanopoda acutifrons* (Holt y Tattersall 1906) que, si bien no ha sido citada para el Atlántico; por tratarse de una especie con distribución bipolar mencionada en el hemisferio sur hasta los 60° S en el Pacífico (Mauchline y Fisher 1969) fué tenida en cuenta en el análisis sistemático.

La ontogenia de los eufausiáceos comprende una serie de estadios con características comunes a la mayoría de las especies. En 1885 Sars definió los estadios nauplius, calyptopis, furcilia y cyrtopia; este último aplicado a las fases finales del desarrollo larval, a partir del momento en que las antenas de la furcilia dejan de tener función natatoria. Esta nomenclatura de las formas larvales recoge los nombres de los géneros de eufausiáceos creados por los primeros autores que trabajaron sobre el grupo (Dana 1852) y que poco después fueron reconocidos como estadios larvales de eufausiáceos (Claus 1863, fide Sars 1898).

En 1936 Fraser propuso para *E. superba* la supresión de la forma cyrtopia, asimilando los estadios incluídos bajo esta denominación a los últimos de furcilia. Einarsson

(1945) en su trabajo sobre eufausiáceos del hemisferio norte adoptó esta modificación dejando de lado el uso del término cyrtopia, principalmente por la dificultad encontrada para distinguir la primera cyrtopia.

Soulier (1965) justificó el abandono del término Cyrtopia sobre la base de que el reconocimiento de una larva distinta es adecuado en peneidos para el paso de Protozoea a Mysis donde se produce un cambio de habitat (pelágico a bentónico); argumentando que no ocurre lo mismo en eufáusidos donde la continuidad a lo largo del desarrollo es notoria a partir de calyptopis, siendo todos los cambios graduales, a excepción del cambio en la función de las antenas.

Si bien es posible argumentar que, con el mismo fundamento, al menos las formas calyptopis y furcilia deberían fusionarse (Einarsson 1945); el uso ha establecido una nomenclatura, que hemos seguido en este trabajo dado que preserva claramente la secuencia natural que se sigue durante la ontogenia. Esta nomenclatura comprende desde el huevo, dos estadios nauplii, un estadio metanauplius, tres calyptopes y un número variable con la especie de estadios furciliae. Cabe notar sin embargo que en todas las especies estudiadas el paso de calyptopis III a furcilia I no implica el mismo grado de modificación que el pasaje de metanauplius a calyptopis I ni un cambio morfológico mayor que el que fuera establecido originalmente por Sars (1885) en su definición de cyrtopia.

Se han descripto varios factores que afectan el desarrollo larvario en interacción con la edad de las larvas: concentración de oxígeno, temperatura, disponibilidad de alimento, etc. En general los resultados obtenidos muestran que existen óptimos de temperatura para las especies estudiadas en laboratorio: *E. superba* y *E. crystallorophias* (Quetin y Ross 1989, Ikeda 1986) y que éstos podrían actuar como factores limitantes en el desarrollo larval.

Los embriones eclosionados en una temporada, generalmente son juveniles o adultos a principios de la siguiente, existiendo variantes e interpretaciones contradictorias en cuanto a la duración de la fase adulta en las distintas especies.

FORMAS LARVALES

Huevos

Los huevos de eufausiáceos fueron reconocidos como tales por Metschnikov (1871) y Sars (1898). La identificación a nivel específico es sumamente dificultosa ya que generalmente se depende del hallazgo simultáneo de hembras en desove, de larvas tempranas o de huevos que por su avanzado desarrollo permitan la disección de una larva nauplius I identificable.

Los huevos son pelágicos en las especies que se encuentran en la región de nuestro interés; en general, más densos que el agua de mar lo que determina su descenso hasta la eclosión, alcanzando profundidades variables con la especie. Su aspecto es el de esferas frágiles que en microscopía de contraste de fase revelan ser huevos centrolecíticos (Dillaman et al. 1985). Presentan un espacio perivitelino de tamaño variable que tiene tendencia a aumentar con el grado de desarrollo del embrión en las especies en que han sido observados en el presente estudio (*E. crystallorophias*, *E. superba* y *T. macrura*; no se ha contado con un número suficiente en *E. frigida*). El desarrollo se cumple dentro del huevo hasta la larva nauplius I, que es la forma que eclosiona.

En algunos casos los espacios perivitelinos determinarían flotabilidad neutra, característica de las especies de plataforma. En nuestros muestreos, los huevos obtenidos a menor profundidad, acompañando el resto de la serie larval, han sido los de *E. crystallorophias*, una especie típicamente de plataforma.

Este hundimiento de los huevos antes de la eclosión ha sido comprobado tanto por determinación directa de la flotabilidad de los huevos (Quetin y Ross 1984 para *E. superba*), como por el hecho de que, sistemáticamente, los huevos con pocas o ninguna división se obtiene a menores profundidades que aquellos que se encuentran en avanzado estado de desarrollo (Marr 1962 en *E. superba*, Mauchline y Fisher 1969 en *T. raschii* y *Meganyctiphanes norvegica*, nuestros datos en *T. macrura*).

Los huevos obtenidos a partir de hembras grávidas en laboratorio han permitido la realización de trabajos experimentales determinando varios parámetros de interés en *E.superba*.

Quetin y Ross (1984) determinaron para *E. superba* la velocidad de hundimiento de los huevos en agua de densidades correspondientes a los 300 metros más superficiales (1,027 g/cm^3) y la del Agua Circumpolar Profunda (1,029 g/cm^3). Encontraron que la velocidad inicial de hundimiento es del orden de los 175 m/día para bajar en la etapa de gástrula a 51 m/día. Hacia el final del desarrollo de la nauplius se alcanzan nuevamente los valores iniciales. Esta velocidad de hundimiento implica una profundidad al momento de la eclosión del orden de los 850 metros.

Este dato es comparable a los resultados de Marr (1962) que calcula en 1000 metros la profundidad mínima para la eclosión (a partir de datos de muestreos) y los de Marschall (1983) que obtuvo 1250 a 1850 metros a partir de una estimación de la duración del desarrollo de 5 a 8 días y una velocidad de hundimiento constante.

Es importante la coincidencia en cuanto al orden de magnitud aunque no es posible extrapolar los resultados de laboratorio directamente al terreno puesto que la velocidad de hundimiento variará sensiblemente con las condiciones locales de la columna de agua (surgencias o hundimientos de agua) que pueden generar velocidades verticales del orden de las varias decenas de metros por día.

En *E. crystallorophias* se ha discutido la posibilidad de que los huevos tengan flotabilidad nula, en razón de su amplio espacio perivitelino (Harrington y Thomas 1987) al igual que *E. similis* y *E. nana* (Hirota et al. 1984a, 1984b y 1984 c), ambas especies de plataforma. Los huevos de esta especie encontrados en nuestro estudio lo han sido a poca profundidad aunque algo más profundos que los estadios más avanzados.

Es interesante notar que las especies oceánicas en las cuales se ha encontrado un proceso de hundimiento significativo previo a la eclosión, tengan espacios perivitelinos reducidos.

Nauplius

El estadio ha sido descripto en asociación con el ciclo de vida de los eufausiáceos por Metschnikov (1871). El aspecto general de este estadio en varias especies se presenta en la figura 13.

De acuerdo a la definición de Sars (1885) poseen: "Cuerpo oval, no segmentado. Sin ojos compuestos. Sólo tres pares de apéndices presentes, el anterior (*antennulae*) simple, los otros dos (*antennae* y patas mandibulares) birramosos y natatorios". Esta descripción es suficiente para su identificación en los muestreos ya que su simplicidad (prácticamente se trata de huevos con apéndices y, en algunos casos, espinas y setas pequeñas) permite su diagnóstico diferencial de las nauplii de otros grupos (principalmente copépodos).

Para algunas especies se han descripto dos estadios nauplii (I y II). Según Makarov (1979b) existirían formas intermedias entre ambos estadios.

Para los eufausiáceos de la región en estudio es siempre una forma libre, pelágica. Dentro del orden Euphausiacea, existen excepciones a esta regla con especies que llevan los huevos en bolsas o adheridos a los apéndices como en *Pseudeuphausia* (Wang 1965), *Nematoscelis* (Komaki 1967), *Nyctiphanes* (Sars 1885), que son liberados en un estadio más avanzado de desarrollo (pseudometanauplius). Estas especies no han sido citadas para el área.

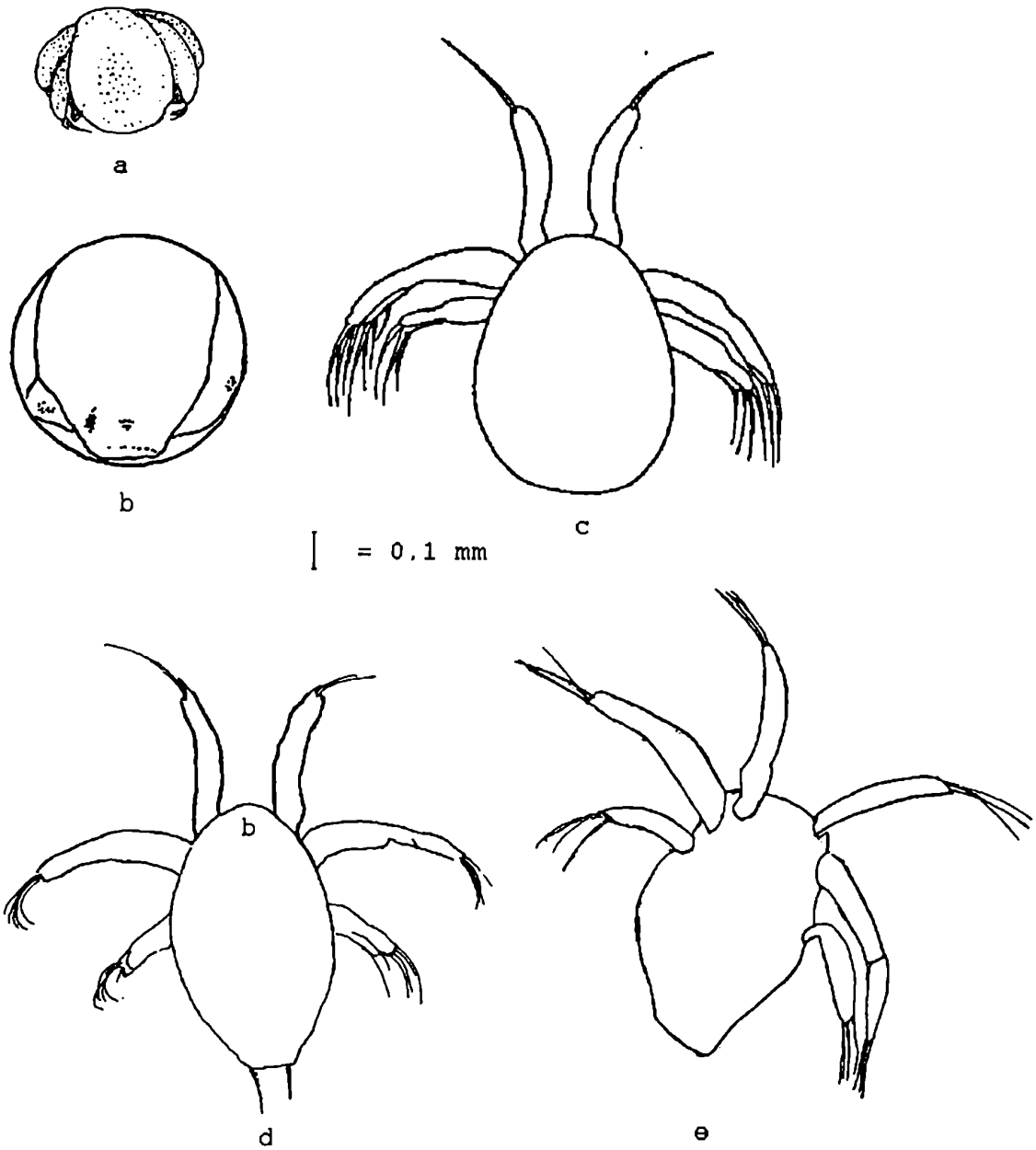

Figura 13.- a) -*Thysanoessa macrura*, nauplius I disecada de un huevo; b) *Euphausia crystallorophias* huevo inmediatamente antes de la eclosión; c) *Euphausia superba* nauplius I (de Fraser 1936); d) *Euphausia crystallorophias* nauplius II en vista dorsal, e) idem, vista ventral.

Las larvas nauplii no son capturadas frecuentemente, probablemente debido a su corta duración; generalmente se las obtiene asociadas con huevos o por disección de éstos. El hecho de que en varias especies los estadios nauplii se desarrollen dentro del huevo y la eclosión se produzca en el estadio siguiente (metanauplius) abona la suposición de que estos estadios son de muy corta duración.

El aspecto general es muy parecido al del huevo, no poseen estructuras internas diferenciadas excepto dos paquetes musculares con aspecto de cintas que conectan el dorso de la larva con anténulas y mandíbulas y una (a veces dividida en dos) mancha anterior, asimilable a un ojo primitivo. Presentan varios pares de setas posterolaterales además de la setación propia de los tres pares de apéndices.

No existe una descripción clara de las diferencias entre segunda y primera nauplius. La segunda nauplius posee un tamaño ligeramente mayor, distinta disposición de setas en los apéndices nadadores y la aparición de setas extra en los pares posterolaterales. En las especies estudiadas se han observado también: un relativo adelgazamiento del extremo posterior, en algunos casos (*E. superba*) la aparición de protuberancias correspondientes a los futuros apéndices torácicos, semejantes a las de la metanauplius, y un cambio en la curvatura del borde posterior del telson que de ligeramente cóncavo (nauplius I) pasa a ligeramente convexo (nauplius II).

Cuentan con tres pares de apéndices (anténulas, antenas y mandíbulas) de los que el primero es unirramoso, todos llevan setas apicales. Makarov (1979) indica (sin distinguir especies) que para la propulsión son utilizadas las antenas y mandíbulas mientras que las anténulas se dirigen hacia adelante; esto fué confirmado por observación directa de *E. crystallorophias* en estadios nauplius y metanauplius durante el crucero Polarsirkel 79/80 y está de acuerdo con el hecho de que no hayamos detectado musculatura asociada con las anténulas.

Metanauplius

En eufausiáceos esta larva fué tambien descripta por primera vez por Metschnikov (1869). Existe una gran diferencia morfológica entre nauplius y metanauplius no sólo externamente sino también en la mayor diferenciación de ojos, la formación de un pleon reconocible, la aparición de estructuras internas y la mayor complejidad de la musculatura de los apéndices (figura 14).

En este estadio aparece el caparazón que cubre prácticamente todo el cuerpo y que por presentar espinas de distinto tamaño y densidad en distintas especies permite el reconocimiento a nivel específico. Excepto en *T. macrura* es de forma globular y cubre todo el cuerpo. El abdomen termina en varios pares de setas apicales.

Sólo presentan anténulas y antenas por estar reducidas las mandíbulas. Aparecen como protuberancias las mandíbulas, maxilas y maxilipedios y existe un labio entre las mandíbulas y los brotes de las maxilas.

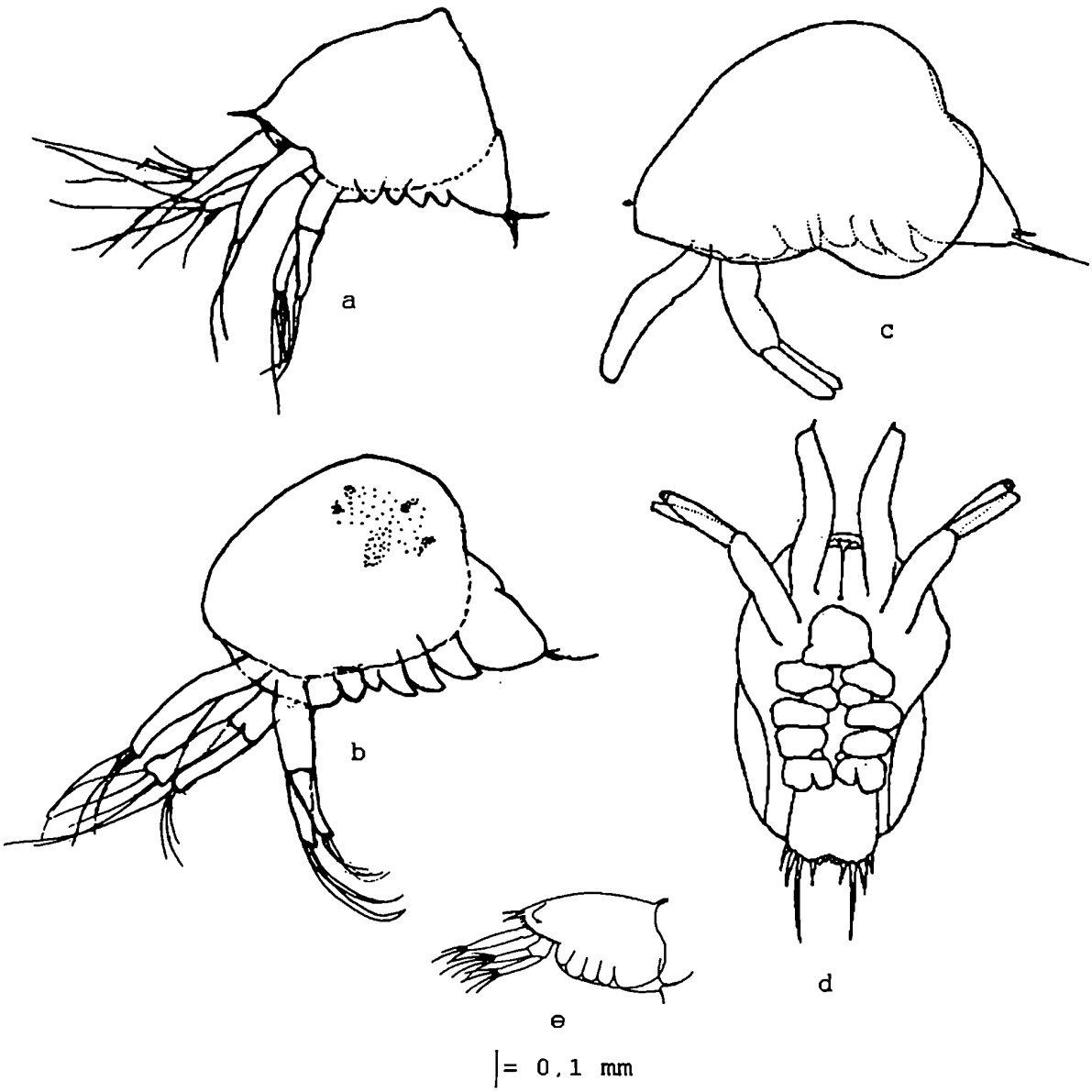

Figura 14.- Metanauplii: a) *Euphausia triacantha*; b) *Euphausia frigida*; c) *Euphausia superba* según Fraser (1936), vista lateral ; d) idem, vista ventral; e) *Euphausia lucens* según Boden (1955).

Según Sars (1885) comprende larvas con: "Forma del cuerpo como en el estadio Nauplius. Solamente dos pares de apéndices (*anntenulae* y *antennae*) desarrollados; patas mandibulares perdidas. Mandíbulas, maxilas y maxilipedios

presentes meramente como prominencias con aspecto de brotes". Esta definición no se ajusta a las formas larvales encontradas en los muestreos, fundamentalmente porque no menciona una de las principales características: la existencia de un caparazón que cubre prácticamente todo el cuerpo y el inicio de la diferenciación entre pleon y cefalotórax, por lo que en el análisis de las muestras obtenidas fué utilizada la que se indica a continuación, que es válida para las especies de la zona en estudio, ya que no se realizó el estudio comparativo general.

Forma del cuerpo oval en vista dorsal; en vista lateral el perímetro del cuerpo define una figura que puede variar entre oval y prácticamente rectangular; el borde dorsal siempre convexo. Dos pares de apéndices birramosos. Pleon diferenciado con setas y espinas posteriores de tamaño y disposición variable. Caparazón transparente, muy tenue, que cubre al menos todo el cefalotórax. En vistas lateral y ventral se aprecian al menos cuatro pares de apéndices unirramosos con aspecto de brotes; el pleon se distingue por ser una estructura posterior e impar.

Se han descripto formas intermedias entre nauplius y metanauplius cuyo significado es discutible, ya que al igual que las nauplii intermedias mencionadas más arriba se trataría de formas teratológicas, sin significado dentro del esquema del desarrollo larval.

Calyptopis

La diferencia morfológica y funcional entre el estadio calyptopis y la larva metanauplius es muy marcada. Aparecen apéndices bucales, boca, intestino y ano funcionales. En material fresco hemos observado estructuras circulatorias funcionales, el ojo se diferencia claramente y aparecen músculos mucho más complejos (figura 15).

El conjunto de cambios morfológicos se produce luego de una única muda que determina el pasaje de metanauplius a calyptopis I, un hecho ya observado por Sars (1898). Hemos observado a través de la cutícula de larvas metanauplii a punto de mudar la estructura completa de la larva calyptopis I en *E. crystallorophias* y *E. frigida.*

El estadio calyptopis I ha sido descripto en *E. superba* como el primero que se alimenta por tener una boca funcional (Fraser 1936). Esto ha sido confirmado posteriormente por Ullrich y Storch (1993) quienes encontraron que la larva metanauplius carece de un estómago elaborado y de conexión entre el esófago y el intestino, mientras que en calyptopis I el estómago es funcional. En todas las especies capturadas hemos encontrado ejemplares en el estadio calyptopis I con alguna forma de contenido en su intestino (visible a traves del pleon) por lo que esta conclusión puede extenderse al resto de las especies presentes en el área.

La descripción original de Sars (1885) indica: "Cuerpo dividido en dos divisiones principales. Caparazón distinto, formando anteriormente una expansión con aspecto de visera. Cola segmentándose. Ojos compuestos, imperfectamente desarrollados, inmóviles y cubiertos por el caparazón. Mandíbulas, maxilas y maxilipedios distintos, pero sin traza de patas o pleópodos. Urópodos desarrollándose."

El material estudiado, se ajusta parcialmente a esta definición, ya que se han encontrado larvas calyptopes con diverso grado de desarrollo de los toracópodos, al menos como brotes, en varias especies. La definición no hace referencia a la funcionalidad de las piezas bucales, evidente en todo el material estudiado a partir de calyptopis I y que fué demostrada con el correr del tiempo para todas las especies de las que se posee una descripción de este estadio. Tampoco hace referencia a la existencia de telson y a la presencia constante de siete espinas terminales y tres posterolaterales y los urópodos pueden no existir (estadios calyptopis I y II) o no manifestarse externamente.

Dado que estas características son importantes para la fácil identificación del material se preparó la siguiente definición:

Cuerpo dividido en dos partes: cefalotórax y pleon. Caparazón desarrollado cubriendo todo el cefalotórax y al menos parcialmente el pleon. Pleon terminado en telson, que lleva siete espinas terminales y tres pares de espinas posterolaterales. Ojos compuestos sésiles (inmóviles), presentes al menos como manchas difusas, siempre cubiertos por el caparazón. Mandíbulas, maxilas y maxilipedios diferenciados y funcionales, boca funcional, intestino visible a través de la cutícula del pleon. Antenas y anténulas birramosas con función natatoria.

Se han reconocido tres estadios, definidos en base a la segmentación del pleon: no segmentado en calyptopis I; y segmentado en los estadios posteriores y a la articulación del telson y urópodos: soldado al último segmento del pleon y con urópodos fijos en calyptopis II; mientras que la calyptopis III presenta urópodos móviles y telson articulado.

El análisis del material disponible y de las descripciones publicadas para especies fuera del área de estudio permitió identificar los siguientes caracteres adicionales:

Pedúnculo de la anténula con un único artejo en el estadio calyptopes I; dividido en tres artejos a partir de calyptopes II y con una gran espina, generalmente tan larga como la suma de los otros dos en el borde externo del primer artejo del pedúnculo antenular en calyptopis III.

En vista dorsal los ojos unidos en la parte

media, a lo sumo divididos por una línea tenue en calyptopis I. Separados en los estadios calyptopes II y III.

Los estadios calyptopes no comprenden una sola muda, ya que nos ha resultado posible observar distintos grados de desarrollo en primordios de toracópodos, piezas bucales, antenas y anténulas y urópodos.

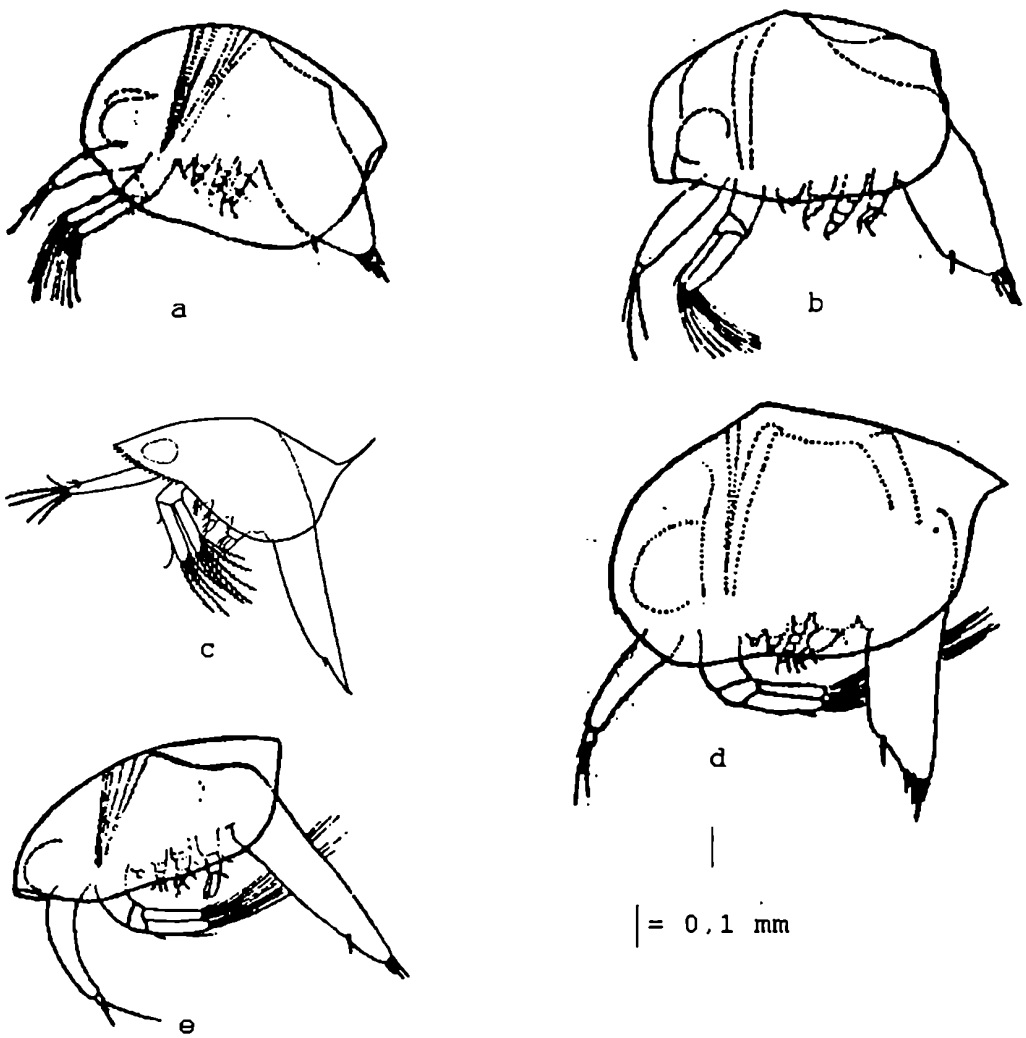

Figura 15.- Calyptopes I. a) y b) Distintas formas de *Euphausia frigida*, según Pertzova (1976); c) *Euphausia lucens*, según Boden (1955); d) *Euphausia triacantha*, según Pertzova (1976); e) *Thysanoessa macrura*, según Pertzova (1976).

En el caso de *E. superba* el estadio calyptopis I pudo ser subdividido en dos subestadios de acuerdo a la presencia o no de segmentación en el pleon (característica de CII) visible a través de la cutícula (Marschoff et al., 1989). Dado que este estadio es el que se supone que alcanza la superficie, el interés de esta distinción radica en la posible diferencia en la distribución vertical de ambos subestadios, cuyas descripciones de dan a continuación:

Calyptopis IA (CIA): Pleon no segmentado, no se observa la segmentación del estadio siguiente. No se observan diferencias respecto de la descripción general del estadio. Tamaño medio: 0,836 mm; rango: 0,351 - 1,404; s^2 = 0,1806 mm^2. figura 16 a).

Calyptopis IB (CIB): Pleon no segmentado; a través de la cutícula es posible observar cinco segmentos abdominales y un sexto soldado al telson. No se observan otras diferencias; el aspecto general sugiere que en la próxima muda el especimen pasaría al estadio calyptopis II. Tamaño medio: 0,908 mm; rango: 0,575 - 1,106; s^2 = 0,1775 mm^2. figura 16 b).

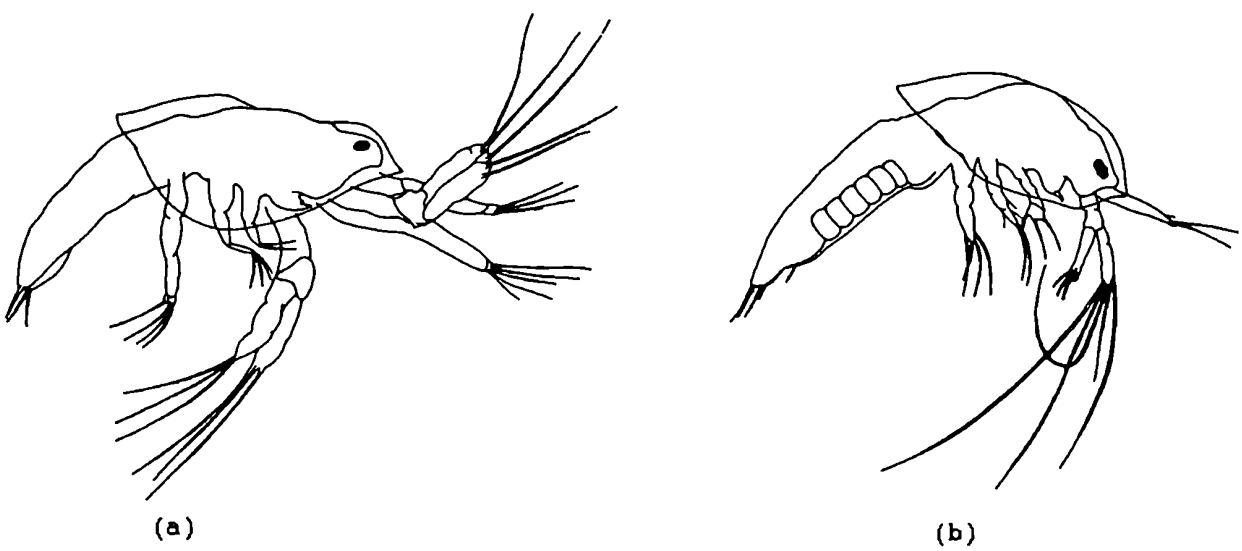

Figura 16.- Subestadios de Calyptopis I de *Euphausia superba*. a: Subestadio A; b: Subestadio B.

Fueron estudiados 1175 especimenes provenientes de los 200 metros superficiales del área de Islas Orcadas (Crucero Holmberg 1981) para los cuales se determinó el subestadio y se los midió con precisión de 0,02 mm. Fueron incluídas todas las muestras obtenidas en el crucero donde se midieron hasta 50 por subestadio en cada muestra.

Debido a que los especimenes obtenidos en una misma muestra de plancton no pueden ser considerados como independientes no puede realizarse una prueba de significación directamente sobre los 1175 especímenes.

La significación de la diferencia de tamaños entre los estadios fué entonces estudiada mediante una prueba de t pareada calculando la diferencia entre las medias de cada estadio en cada muestra (Estación y nivel). El estadístico de prueba $t = 9,55$ resultó altamente significativo ($P < 0,0005$, $n > 50$).

Este resultado indica que las larvas calyptopis I incrementan su tamaño en este estadio. No puede tomarse esto como prueba segura de la existencia de una muda dentro del estadio, pero si de que la larva es capaz de alimentarse; en concordancia con su morfología, que muestra la presencia de una boca funcional (Marr, 1962; Marschall, 1985).

El costo energético del desarrollo de *E. superba* desde el huevo hasta aproximadamente la mitad de la fase calyptopis I ha sido determinado en laboratorio por Ross y Quetin (1989). Encontraron que las reservas energéticas del huevo eran suficientes para equilibrar las pérdidas por respiración hasta prácticamente el estadio calyptopis II, pero encontraron perturbaciones en el desarrollo, crecimiento y supervivencia de las larvas no alimentadas a partir de la metamorfosis a calyptopis I.

El hecho de que las larvas estudiadas hayan aumentado su tamaño durante la fase de calyptopis I es indicativo entonces de que una importante fracción de las mismas ha pasado un cierto tiempo en superficie, un dato de interés para el análisis de su distribución vertical.

Furcilia

El pasaje de calyptopis III a furcilia es poco marcado y no está acompañado de grandes modificaciones morfológicas o funcionales como en los casos anteriores. El desarrollo de la forma furcilia comprende el pasaje por una serie de estadios a lo largo de los cuales se produce una serie de cambios que, si bien permiten la identificación a nivel específico, revisten características generales (Lebour 1926).

En su acepción actual esta forma larval

comprende las formas furcilia y cyrtopia definidas por Sars (1885). Según este autor la forma furcilia responde a la siguiente descripción: "Ojos compuestos más desarrollados, móviles, se proyectan más alla de los lados del caparazón. Las antenas retienen su estructura original, natatorias. El par anterior de patas y los pleópodos se desarrollan sucesivamente". Para cyrtopia indica: "Los flagelos antenulares se elongan y se hacen claramente articulados. Las antenas transformadas de modo que no sirven al propósito de locomoción. Las patas posteriores y branquias aparecen sucesivamente".

Estas definiciones no establecen claramente el final de la etapa cyrtopia. Juveniles y adultos podrían ser incluídos en la misma por lo que se hace necesario tener en cuenta la definición del estadio siguiente: post-larva (Sars 1885). "Todas las patas desarrolladas. El telson adopta su forma y armadura definitivas". Sobre la base de las definiciones de Sars, se pudo formular la siguiente, válida para furcilia.

El caparazón no cubre los ojos que son compuestos y pedunculados proyectándose más allá de los bordes del caparazón. Telson con una o más espinas terminales y más de una espina posterolateral. La espina externa del artejo basal de la anténula desarrollada, se extiende hasta por lo menos el extremo del artejo siguiente.

Esta forma larval conecta una forma relativamente primitiva, la calyptopis III y los juveniles en los cuales se han alcanzado todas las características del adulto con la excepción de la maduración sexual. Bajo esta forma larval se incluye entonces una gran variación morfológica y funcional que se produce gradualmente e implica una serie de cambios a lo largo de líneas diferentes, algunos de los cuales se completan en este estadio y otros se continúan en las formas juveniles (Marschoff y Ravaglia 1989):

- Reducción del número de espinas terminales del telson que de siete pasan a una. Este proceso se cumple en etapas, en cada una de las cuales se pierde un par de espinas terminales y está acompañado por un cambio de forma del telson que se aguza a medida que pierde espinas o aún antes de perderlas.

- Formación de los cinco pares de pleópodos que corresponden a la forma adulta. Este proceso es complicado y comprende la aparición gradual de los pleópodos, a veces como simples primordios o una forma no setosa que en mudas ulteriores adquieren setación. Pueden aparecer también como setosos sin una fase no-setosa anterior. La aparición de pleópodos se produce ordenadamente, desde los segmentos anteriores hacia los posteriores. En general, los pleopodos aparecen y adquieren setación antes de que se inicie la reducción del número de espinas terminales.

- Las antenas, que en las fases furciliae iniciales tienen función natatoria, la pierden y desarrollan una placa basal y un flagelo. Este cambio se da en una sola muda y luego de haber aparecido pleópodos con setación (y por lo tanto función locomotora).

- Las anténulas se segmentan y alargan desarrollando un flagelo claramente diferenciado.

- Se desarrollan los toracópodos, desarrollo que comprende la aparición de primordios, toracópodos birramosos, la segmentación de los mismos y la formación de las branquias.

- Las espinas postero-terminales del telson cambian su aspecto pero no se reducen en número.

Los cambios que se producen según las diferentes líneas no están sincronizados entre las distintas especies. En la comparación entre especies pueden presentarse formas relativamente avanzadas respecto de una de estas características y retrasadas respecto de otras. Esta falta de sincronización en las líneas de desarrollo llega a abarcar más de una forma larval; en *E. superba* hemos detectado (y utilizado como característica de valor taxonómico en calyptopis II y III) el desarrollo de primordios de toracópodos que en otras especies recién se produce en la forma furcilia.

Se han realizado varias interpretaciones de la secuencia de formas que se da en determinadas especies e incluso géneros intentando establecer patrones generales que faciliten la identificación y puedan ser aplicados al estudio de la filogenia del grupo. Estos patrones generales llevaron a una gran complejidad en la nomenclatura de los estadios furciliae de los que en 1926 se habían reconocido 14 dentro de la fase furcilia *sensu* Sars (esto es antes del cambio de función de las antenas) sobre la base del número y setación de los pléopodos (Lebour 1926). Rápidamente se reconoció que no todas las especies pasan por las mismas combinaciones de pleópodos setosos y no-setosos, con lo que la inclusión en un único patrón general determina que, por ejemplo, la tercera larva furcilia de una especie reciba la misma denominación que la quinta de otra (Einarsson 1945).

El problema se complica si se tiene en cuenta que los estadios furciliae por los que pasan distintos individuos no son necesariamente los mismos, ya que existen formas dominantes y variaciones en el camino seguido a lo largo de esta fase que, incluso pueden depender de las condiciones ambientales (Makarov 1971, Makarov y Maslennikov 1981, Brinton y Townsend 1984, Menshenina 1990).

Las investigaciones más recientes utilizan una nomenclatura, siguiendo a Einarsson (1945), con un número de estadios furciliae variable entre especies y que en algunos casos puede comprender una o varias formas para algunos estadios

(principalmente furcilia I). El objetivo (Pertzova 1976) de esta clasificación es introducir un ordenamiento de los estadios que se corresponda con la edad de los individuos.

Este problema no ha sido aún resuelto por completo y a lo largo de este trabajo hemos tratado de seguir la nomenclatura más frecuente en la bibliografía en base a la identificación de múltiples características para cada uno de los estadios de las especies en estudio, asegurando dentro de la serie correspondiente a una especie el ordenamiento de los estadios en una secuencia temporal.

Juveniles

Las formas juveniles comprenden individuos que poseen las características morfológicas de los adultos pero que no presentan caracteres sexuales maduros; se corresponde con la definición de post-larva (Sars 1885) citada más arriba. Es posible observar en machos todos los estadios de desarrollo del petasma, correlacionados con el progresivo desarrollo de las gonadas (Bargmann 1937). Al menos en *E. superba*, el grupo de individuos que responde a estas características podría tener un doble origen.

Por una parte se incluyen los individuos que acaban de culminar su desarrollo larval y aún no han alcanzado la madurez sexual. En aquellas especies que presentan un período de reproducción anual limitado (las especies en estudio pertenecen a esta categoría) la fase juvenil puede extenderse durante todo el invierno si la última furcilia fué alcanzada a fines del período reproductivo: fines de verano y comienzos del otoño (Bargmann 1945, Marr 1962)

Por otra parte existen individuos que luego de finalizado el ciclo reproductivo readquieren las características externas juveniles. En general, estos dos grupos solamente pueden ser diferenciados por su tamaño ya que no presentan características sexuales secundarias claras (Bargmann 1937, Einarsson 1945).

Por el momento, resulta imposible distinguir entre juveniles que acaban de alcanzar este estadio a partir de la última larva y adultos que han regresado a este estadio luego del período reproductivo en base a características morfológicas exclusivamente. Arbitrariamente, hemos utilizado como criterio de separación la talla de 35 mm para *E. superba* estableciendo que todo ejemplar que haya alcanzado esta talla es un adulto; para otras especies no se han establecido criterios semejantes.

La separación entre las formas juveniles y los últimos estadios larvales no es clara. Tattersall (1908) observó cambios en la placa antenal, en las espinas subterminales del telson y la paulatina reducción a lo largo del desarrollo de la espina externa del artejo basal de la anténula en *E. superba*,

indicando su desaparición entre los 12,5 y los 15 mm de largo total. Esta reducción es común a todas las especies estudiadas aquí y puede afirmarse, a partir de las descripciones de la literatura, que es una característica compartida por todos los eufausiáceos.

Fraser (1936) indica para *E. superba* la desaparición de la espina mediana en el grupo de posterolaterales. Esta distinción es dificultosa, las espinas se pierden con facilidad incluso en muestras obtenidas con red, complicándose el problema cuando se trata de análisis de contenidos estomacales. Las mediciones de larvas y juveniles realizadas por Fraser (1936) indican la existencia de superposición en los tamaños de las formas larvales y juveniles que cubre un rango de 6,5 mm (aproximadamente el 40% del tamaño de las furciliae VI)

Si bien en cuanto a edad absoluta, la diferencia entre la última furcilia y la fase juvenil puede no ser importante, la readquisición de características juveniles por adultos crea la posibilidad de cometer errores significativos.

A fin de asegurar no incluir dentro de la categoría de larvas individuos de la clase de edad anterior, se hace necesario contar con un método seguro para establecer, frente al material disponible (posiblemente deteriorado) la pertenencia a la categoría juvenil o larval.

Los cambios alométricos correlacionados con este pasaje fueron estudiados (Marschoff y Ravaglia, 1989) determinando: largo del cuerpo, largo del Telson, largo de la espina antenular y número de espinas posterolaterales en 19 ejemplares juveniles y 16 larvas determinadas sobre la base de los números de espinas. Los especímenes fueron obtenidos con red Nansen (200 µ y 70 cm de diámetro de boca) a bordo del ARA Islas Orcadas en Junio de 1975 en los 56° 23' S y 27° 66' O, confirmando la existencia de un cambio en las relaciones alométricas en este pasaje; que pudo ser utilizado para la construcción de una función discriminante que permite la clasificación diferencial de estos estadios.

<u>Identificación de las larvas a nivel específico.</u>

Durante el desarrollo larval y postlarval se adquieren paulatinamente los caracteres morfológicos que permiten la identificación a nivel específico de los adultos. En consecuencia, su utilización para la identificación de estadios larvales sólo es posible en forma parcial; y las series larvales deben construirse tratando de asociar a cada estadio identificado el inmediatamente anterior; para lo cual es prácticamente imprescindible obtener los estadios sucesivos simultáneamente.

Este método fué aplicado desde el comienzo de

las investigaciones sobre estadios larvales y permitió la paulatina identificación de las formas larvales correspondientes a distintas especies a partir del adulto, identificando los estadios inmediatamente anteriores y recorriendo la serie larval en orden decreciente hasta llegar a los estadios calyptopes con relativa facilidad (Makarov 1979, Knight 1975, 1976 y 1978).

Sars (1885), Lebour (1926) describieron varias series de estadios larvales de eufausiáceos a partir de calyptopis I y en algunos casos desde metanauplius, pudiendo incluso distinguir diferencias a nivel genérico. Sin embargo la atribución específica de las larvas nauplii y de los huevos fué mucho más tardía, debido fundamentalmente a la mayor diferencia morfológica que existe entre la nauplius y la metanauplius y entre ésta y la calyptopis y a la falta de caracteres morfológicos seguros en los estadios más tempranos.

En nuestro caso, debido a las limitaciones logísticas que impone la zona de estudio no es posible utilizar características sólo observables en fresco, que son de utilidad en otras regiones, tales como: coloración de apéndices, presencia y disposición de cromatóforos, etc. (Casanova 1972, Le Roux 1973 y 1976). Además, hemos observado variabilidad intraespecífica en algunos de estos caracteres, particularmente la disposición de cromatóforos en *E. superba* y *E. crystallorophias*.

En el antártico se suma además la dificultad para obtener el material, que en general se encuentra a mayor profundidad o en épocas del año de difícil acceso. No es frecuente que las campañas oceanográficas realicen muestreos más allá de los 500 metros en razón de la pobreza del material obtenido en relación al tiempo insumido en la operación. Las campañas Discovery son hasta el momento la única fuente de material hasta los 1000 metros que se haya realizado cubriendo áreas extensas.

La identificación en laboratorio a partir de cultivos no se ha intentado en forma sistemática para las especies de la región (Ponomareva, 1959; Le Roux, 1973 y 1974) sino que ha sido aplicado para confirmar las identificaciones obtenidas por otros métodos. Este método ha sido utilizado especialmente en especies en las que la hembra lleva los huevos durante las primeras fases de su desarrollo (Ponomareva, 1959; Gopalakrishnan, 1973; Le Roux, 1973)

El desarrollo larval de las especies australes fué descripto por completo inicialmente para *E. superba* (Ruud, 1932; Fraser, 1936) que utilizaron el mayor tamaño y abundancia relativa de esta especie para identificar las formas nauplii y la metanauplius; los huevos de *E. superba* fueron atribuídos sobre la base de ejemplares de los cuales por disección se obtuvo una nauplius con las características ya establecidas para la especie y teniendo en cuenta su mayor tamaño.

Rustad (1930) obtuvo parcialmente la serie larval de *T. macrura*. La series larvales de EUF, *E. frigida*, *E. vallentini* y *E. triacantha* fueron descriptas, omitiendo algunos estadios, a partir de calyptopis I (Rustad, 1930 y 1934; John, 1936) y algunos estadios de *E. crystallorophias* (Tattersall, 1908). Boden (1955) describió, entre otras, las series larvales de *E. lucens* y *E. longirrostris*. Montú (1977) describió la distribución en Patagonia de las larvas calyptopes y furciliae de *E. lucens*, *E. vallentini* y *T. gregaria*.

Pertzova (1976) publicó una clave y descripciones desde calyptopis I para la mayoría de las especies que se encuentran al sur del Frente Polar (*E. superba*, *E. triacantha*, *E. frigida*, *E. crystallorophias*, *T. macrura*), Fevolden (1980) y Menshenina (1990) completaron la serie larval de *E. crystallorophias*. Makarov (1979b) aportó descripciones de los estadios tempranos (nauplii y metanauplii) de las mismas especies sobre la base del material obtenido en las estaciones profundas realizadas por el "Akademik Knipovich" en el Mar del Scotia y Mar de Bellingshausen, utilizando no sólo criterios morfológicos sino también consideraciones sobre la distribución de las larvas conocidas y de adultos de las mismas especies para la identificación, utilizando un proceso de eliminación, ya aplicado anteriormente por Frost (1939).

Si bien la región por él muestreada es, en términos antárticos, relativamente limitada, pudo separar una serie larval capturada cerca de las costas que identificó como perteneciente a *E. crystallorophias*. De las series restantes adjudicó a *E. frigida* aquellas larvas que aparecen con mayor frecuencia en océano abierto y que alcanzan latitudes más altas en tanto que por descarte, por presentar espinas y por ser menos abundantes la serie restante debería corresponder a *E. triacantha*.

Hasta el presente no se cuenta con descripciones que permitan diferenciar los estadios larvales de *T. macrura*, *T. vicina* y *T. gregaria*, dado que las únicas características morfológicas que las separan se dan en adultos. Por esta razón consideraremos como una única entidad a todas las larvas que responden a la descripción, segura, dada para *T. macrura* en función de colecciones realizadas mucho más al sur que el límite de distribución de *T. vicina* y *T. gregaria*. Nos encontramos en una situación semejante respecto de *E. lucens*, *E. vallentini*, *Euphausia frigida* y *S. maximum* en la zona del frente polar ya que solamente se dispone de la descripción de algunos estadios de *E. vallentini* (John 1936) y de *E. longirrostris* y *E. lucens* (Boden 1955, Bary 1956).

En la literatura sólo se encuentran descriptos los huevos de *E. superba* y *E. crystallorophias* (Fraser 1936, Fevolden 1980). A lo largo del presente trabajo ha sido posible identificar los huevos de *T. macrura* y *E. frigida* así como las larvas nauplius I de *E. crystallorophias*.

Asimismo ha sido necesario preparar una clave para la identificación del material que se incluye a continuación. Por distintas razones no se han incluído los huevos y los estadios nauplius y metanauplius en la misma. Hasta el momento no se han detectado características morfológicas que permitan la identificación diferencial de huevos y en general se los distingue sobre la base de su tamaño y por comparación con material de colección. Los estadios nauplius y metanauplius son muy escasos en las muestras y presentan pocas características diferenciales que permitan su clasificación por lo que en ha sido necesario identificarlas utilizando descripciones originales.

Como consecuencia del deterioro que sufre el material durante el muestreo fué necesario adicionar a los descriptos en la literatura una serie de caracteres morfológicos alternativos para permitir una determinación más segura de los distintos estadios.

No se incluyen las figuras de detalle ya que las utilizadas durante el trabajo se encuentran en la siguiente literatura:

E. vallentini: John (1936).
E. frigida: Rustad (1930), Ruud (1932), John (1936, Pertzova (1976).
E. superba: Ruud (1932), Fraser (1936), Pertzova (1976).
T. macrura (Rustad (1930), Pertzova (1976).
E. triacantha (Rustad (1934), John (1936), Pertzova (1976)
E. longirrostris (John (1936).
E. crystallorophias (Tattersall (1908), Pertzova (1976), Fevolden (1979 y 1980).
E. lucens (Boden (1955).

CLAVE PARA LA DETERMINACION ESPECIFICA DE LARVAS DE EUFAUSIACEOS

CALYPTOPIS I

1 Margen del caparazón con una espina posterior·····2
1' Margen del caparazón liso, no forma espinas·····3

2 El margen del caparazón, liso, forma una única espina posterior, aproximadamente tan larga como la base de la misma: *E. triacantha*.
2' El margen del caparazón tiene numerosas espinas menores·····4

3 Caparazón globular, abultado, pleon cilíndrico·····5
3' Caparazón comprimido lateralmente, pleon aplanado dorso ventralmente·····6

4 Pequeñas espinas en todo el borde del caparazón, rectas. El margen posterior del caparazón forma una espina posterior, dos o más veces tan larga como su base. En vista dorsal el largo máximo del caparazón es aproximadamente igual a su ancho

máximo: *E. longirrostris*.

4' Espinas sólo en la parte anterior del margen del caparazón, más largas que las respectivas bases. Pueden distinguirse dos series anteriores y dos posteriores separadas en un punto situado ligeramente derás del ojo. Las series anteriores curvadas hacia adelante y las posteriores hacia atrás lo que determina dos puntos de convergencia y dos de divergencia. La espina posterior es tanto o más larga que el doble de su base, curvada hacia arriba en vista lateral. En vista dorsal el largo máximo del caparazón es aproximadamente dos veces su ancho máximo: *E. lucens*.

5 Bordes anterior y posterior del caparazón rectos en vista dorsal; el caparazón apenas alcanza la parte central del pleon. En vista lateral el caparazón forma un ángulo recto en su parte posterior: *E. crystallorophias*.

5' Bordes anterior y posterior del caparazón redondeados, el caparazón alcanza o supera la parte central del pleon·····7

6 Pleon delgado y largo. El borde del caparazón no supera el primer tercio del pleon que es por lo menos cinco veces tan largo como ancho en vista lateral. En vista dorsal el pleon ligeramente reducido en ancho a partir de las espinas laterales: *T. macrura*.

6' Pleon robusto, el caparazón alcanza casi o hasta la mitad del pleon. El largo del pleon no más de cuatro veces el ancho; en vista dorsal los márgenes son rectos desde su base, no se reduce el ancho a partir de las espinas subterminales: *E. superba*.

7 No presentan órgano dorsal: *E. frigida*.

7' Organo dorsal presente:*E. vallentini*.

CALYPTOPIS II

1 Margen del caparazón con una espina posterior·····2

1' Margen del caparazón liso, no forma espinas·····3

2 El margen del caparazón, liso, forma una única espina posterior, aproximadamente tan larga como la base de la misma: *E. triacantha*.

2' El margen del caparazón tiene numerosas espinas menores·····4

3 Caparazón redondeado, pleon más largo que el cefalotórax·····5

3' Caparazón comprimido lateralmente, pleon igual o algo más corto que el resto del cuerpo·····6

4 Pequeñas espinas en todo el borde del caparazón, rectas. El margen posterior del caparazón forma una espina posterior, dos o más veces tan larga como su base. En vista dorsal el largo máximo del caparazón es aproximadamente igual a su ancho máximo. En vista lateral el órgano dorsal desarrollado, el margen dorsal de los pleópodos con pequeñas salientes

posteriores atrás: *E. longirrostris*.

4' Espinas sólo en la parte anterior del margen del caparazón, más largas que las respectivas bases, formando dos series por delante de los ojos con curvatura hacia adelante. La espina posterior es tanto o más larga que el doble de su base, dirigida hacia arriba en vista lateral, órgano dorsal poco evidente, el margen de los pleópodos es recto. En vista dorsal el largo máximo del caparazón es aproximadamente dos veces su ancho máximo: *E. lucens*.

5 Telson aproximadamente igual en largo al conjunto de los pleópodos; se estrecha hacia el extremo posterior. En vista lateral el margen dorsal del caparazón es ligeramente convexo: *T. macrura*.

5' Telson más corto que el resto del pleon, ensanchado hacia el extremo posterior. Margen dorsal del caparazón recto: *E. crystallorophias*.

6 Caparazón globular, abultado. En vista lateral el extremo anterior es redondeado. Pleon más largo que el caparazón que cubre a lo sumo el primer segmento. En vista lateral el margen posterior del caparazón presenta una pequeña escotadura en el ángulo formado con el margen dorsal. En vista dorsal el telson reduce o mantiene su ancho. No existen brotes correspondientes a toracópodos 7

6' Caparazón aplastado. En vista lateral el extremo anterior es aguzado. Los márgenes dorsal y posterior del caparazón forman un ángulo casi recto. En vista dorsal el telson se ensancha hacia el extremo posterior. En el extremo posterior del cefalotórax aparecen brotes correspondientes a toracópodos: *E. superba*.

7 No presentan órgano dorsal: *E. frigida*.

7' Organo dorsal presente: *E. vallentini*.

CALYPTOPIS III

1 Margen del caparazón con una espina posterior·····2

1' Margen del caparazón liso, no forma espinas·····3

2 El margen del caparazón, liso, forma una única espina posterior, aproximadamente tan larga como la base de la misma: *E. triacantha*.

2' El margen del caparazón tiene espinas menores·····4

3 Brotes de los últimos toracópodos marcados. Los toracópodos desde el segundo al sexto no desarrollados completamente pero visibles y birramosos. Borde posterior del caparazón recto en vista dorsal, pleon aproximadamente tan largo como el cuerpo. El extremo distal de los urópodos no alcanza la base de las espinas laterales del telson. Pleon igual o apenas más largo que el caparazón: *E. superba*.

3' Los toracópodos segundo a sexto no visibles·····5

4 Pequeñas espinas en todo el borde del caparazón, rectas. El margen posterior del caparazón forma una espina posterior, dos o más veces tan larga como su base. En vista dorsal el largo máximo del caparazón es aproximadamente igual a su ancho máximo. En vista lateral el órgano dorsal desarrollado, el margen dorsal de los pleópodos con pequeñas salientes posteriores atrás: *E. longirrostris*.

4' Espinas sólo en la parte anterior del margen del caparazón, más largas que las respectivas bases, formando dos series por delante de los ojos con curvatura hacia adelante que no llegan a encontrarse. Entre ellas se forma una escotadura. La espina posterior es tanto o más larga que el doble de su base, dirigida hacia arriba en vista lateral, órgano dorsal poco evidente, el margen de los pleópodos es recto. En vista dorsal el largo máximo del caparazón es aproximadamente dos veces su ancho máximo: *E. lucens*.

5 Espinas laterales del telson en la mitad anterior del mismo··6

5' Espinas laterales colocadas sobre la mitad del telson o en la parte posterior del mismo. El largo del pleon aproximadamente duplica el del caparazón: *T. macrura*.

6 El extremo distal de los urópodos no alcanza la base de las espinas laterales del telson. El largo del pleon aproximadamente una vez y media el largo del caparazón. *E. crystallorophias*.

6' El extremo distal de los urópodos alcanza la base de las espinas laterales del telson·····7

7 No presentan órgano dorsal. El extremo distal de los urópodos alcanza pero no supera la posición de las espinas laterales: *E. frigida*.

7' Organo dorsal presente. El extremo distal de los urópodos supera la base de las espinas laterales del telson: *E. vallentini*.

FURCILIAE

1 Margen del caparazón con al menos una espina posterior o en su defecto una espina rostral o espinas en los bordes dorsales de los pleópodos 3 a 5·····2

1' Margen del caparazón liso, no forma espinas·····3

2 Margen del caparazón formando una sola espina posterior en el margen del caparazón y el órgano dorsal bien desarrollado o la espina posterior está ausente, existe una espina frontal y espinas en el dorso de cada uno de los segmentos 3 a 5: *E. triacantha*·····4

2' Margen del caparazón con pequeñas espinas. Pueden o no existir espina frontal y espina posterior·····9

3 Espinas laterales colocadas sobre la mitad del telson o en la parte posterior del mismo. El largo del pleon al menos duplica el del caparazón. Los ojos presentan una constricción

o pueden reconocerse dos zonas con distinto aspecto superficial. *T. macrura*.....19

3' Espinas laterales colocadas en la mitad anterior del telson. Ojos redondos, homogéneos.....20

4 Siete espinas terminales en el telson. Organo dorsal bien desarrollado.....5

4' Cinco o menos espinas terminales en el telson. Espinas en el dorso de cada uno de los segmentos 3 a 5.....6

5 Cuatro pares de pleópodos no setosos, pequeña espina en la placa frontal, espina del margen posterior del caparazón bien desarrollada. Pueden o no existir espinas en los segmentos 3° a 5° del pleon: **Furcilia I.**

5' Espinas en los segmentos 3 a 5 presentes, dirgidas hacia atrás, no existe la espina formada por el margen posterior del caparazón.....7

6 Cinco espinas terminales en el telson. Espina frontal grande, alcanza el extremo del primer segmento del pedúnculo antenular: **Furcilia V.**

6' Tres espinas terminales en el telson: **Furcilia VI.**

6''Una espina terminal en el telson: **Furcilia VII .**

7 Cuatro pares de pleópodos setosos y uno no setoso. La espina posterior del caparazón reemplazada por un lóbulo no aguzado. Espina de la placa frontal al menos tan larga como ancha: **Furcilia II.**

7' Cinco pares de pleópodos setosos.....8

8 Endopodito de la antena no segmentado. Las bases de los tres pares de espinas posterolaterales del telson aproximadamente iguales: **Furcilia III.**

8' Endopodito de la antena segmentado. Las bases del par más interior de espinas posterolaterales del telson ensanchada: **Furcilia IV.**

9 Una espina en el dorso del tercer pleópodo, dirigida hacia atrás. La espina posterior del caparazón siempre presente. Pequeñas espinas al menos en la parte anterior del caparazón: *E. longirrostris*.....10

9' Sin espinas dorsales en los pleópodos. La espina posterior del caparazón puede estar ausente. No existe órgano dorsal: *E. lucens*.....11

10 Siete espinas terminales en el telson. Espinas en el margen anterior del caparazón siempre presentes. Endopodito de las antenas no segmentado.....12

10'Cinco o menos espinas terminales en el telson. Las espinas de los márgenes ausentes. Cinco pares de pleópodos setosos. Endopodito de la antena segmentado.....13

11 Siete espinas terminales en el telson.....16

11'Cinco o menos espinas terminales en el telson. Cinco pares de pleópodos setosos·····17

12 Un único par de pleópodos no setosos: **Furcilia I.**
12'Más de un par de pléopodos·····14

13 Más de una espina terminal en el telson·····15
13'Una espina terminal en el telson: **Furcilia V.**

14 Un par de pleópodos setoso, tres pares no setosos: **Furcilia II.**
14'Cuatro pares de pleópodos setosos, un par no setoso: **Furcilia III.**
14"Cinco pares de pleópodos setosos: **Furcilia IV.**

15 Tres espinas terminales en el telson: **Furcilia VI.**
15'Cinco espinas terminales: **Furcilia VII.**

16 Ningún par de pleópodos setosos, uno o más pares no setosos: **Furcilia I.**
16 Al menos un par de pleópodos no setosos: **Furcilia II.**
16"Cinco pares de pleópodos setosos: **Furcilia III.**

17 Cinco espinas terminales en el telson. Endopodito de la antena no segmentado: **Furcilia IV.**
17'Menos de cinco espinas en el telson. Endopodito de la antena segmentado·····18

18'Tres espinas terminales en el telson: **Furcilia V.**
18"Una espina terminal en el telson: **Furcilia VI.**

19 Siete espinas terminales en el telson. Endopodito de la antena no segmentado·····21
19'Cinco o menos espinas terminales en el telson. Cinco pares de pleópodos setosos. Endopodito de la antena segmentado·····22

20 Siete espinas terminales o algún par de pleópodos falta o es no setoso o el endopodito de la antena no segmentado (Furciliae tempranas)·····25
20'Cinco o menos espinas terminales, todos los pleópodos setosos, endopodito de la antena segmentado (Furciliae tardías)·····26

21 Sin pleópodos setosos·····23
21'Cinco pares de pleópodos setosos·····24

22 Cinco espinas terminales en el telson: **Furcilia V.**
22'Tres espinas terminales en el telson: **Furcilia VI.**
22"Una espina terminal en el telson: **Furcilia VII.**

23 Sin pleópodos visibles externamente, pueden aparecer como brotes debajo de la cutícula: **Furcilia I.**
23'Hasta cinco pares de pleópodos no setosos: **Furcilia II.**

24 Cinco pares de pleópodos setosos. El par interior de espinas

posterolaterales del telson no ensanchado: **Furcilia III.**

24'Cinco pares de pleópodos setosos. El par interior de espinas posterolaterales del telson ensanchado: **Furcilia IV.**

25 Toracópodos de los pares II - VI birramosos, setosos. Telson ensanchado en el extremo posterior: *E. superba*.....27

25'Al menos uno de los de los pares II - VI unirramoso.....28

26 Segmento distal del palpo mandibular al menos dos terceras partes tan largo como el penúltimo. Toracópodos II - VI birramosos. Los toracópodos forman un canasto filtrador funcional: *E. superba*.....33

26'Segmento distal del palpo mandibular más corto que la mitad del penúltimo segmento. El sexto par de toracópodos puede ser unirramoso.....34

27 Hasta cinco pares de pleópodos no setosos: **Furcilia I.**

27'Cinco pares de pleópodos setosos, el par interior de las espinas posterolaterales del telson no ensanchado en la base: **Furcilia II.**

27"Cinco pares de pleópodos setosos, el par interior de las espinas posterolaterales del telson ensanchado en la base: **Furcilia III.**

28 El telson se adelgaza hacia el extremo posterior; flagelo de la anténula más corto que el último segmento basal.....29

28'El telson se ensancha hacia el extremo posterior; flagelo de la anténula tanto o más largo que el último segmento basal: *E. crystallorophias*.....30

29 Organo dorsal ausente, a lo sumo una pequeña cresta. El extremo distal de los urópodos alcanza pero no supera la posición de las espinas laterales: *E. frigida*.....31

29'Organo dorsal presente. El extremo distal de los urópodos supera la base de las espinas laterales del telson: *E. vallentini*.....32

30 Hasta cinco pares de pleópodos no setosos. Toracópodos de los pares segundo y tercero birramosos, cuarto unirramoso: **Furcilia I.**

30'Cinco pares de pleópodos setosos. Toracópodos de los pares segundo a cuarto birramosos. El par interior de las espinas posterolaterales del telson no ensanchado en la base: **Furcilia II.**

30"Cinco pares de pleópodos setosos, el par interior de las espinas posterolaterales del telson ensanchado en la base: **Furcilia III.**

31 Cuatro pares de pleópodos no setosos. El segundo par de toracópodos puede ser birramoso, el resto unirramoso. Placa frontal rectangular, con ángulos rectos: **Furcilia I.**

31'Cuatro pares de pleópodos setosos, uno no setoso. El segundo par de toracópodos siempre birramoso, el tercero puede ser uni

o birramoso. Placa frontal con una pequeña espina frontal con los bordes casi paralelos: **Furcilia II.**

31"Cinco pares de pleópodos setosos. La placa frontal, que no se adelgaza distalmente es redondeada en el extremo: **Furcilia III.**

32 Cuatro pares de pleópodos no setosos. El segundo par de toracópodos puede ser birramoso, el resto unirramoso. Placa frontal rectangular o redondeada distalmente: **Furcilia I.**

32'Cuatro pares de pleópodos setosos, uno no setoso. El segundo y el tercer par de toracópodos siempre birramosos. Placa frontal adelgazada distalmente, con bordes claramente no paralelos, redondeada en el extremo, con una pequeña espina frontal. El primer segmento abdominal con una cresta dorsal: **Furcilia II.**

32"Cinco pares de pleópodos setosos. La placa frontal casi siempre triangular a veces es redondeada pero con aspecto general triangular. El primer segmento abdominal con una cresta dorsal. Hasta el sexto par de toracópodos birramosos: **Furcilia III.**

33 Cinco espinas terminales en el telson: **Furcilia IV.**

33'Tres espinas terminales en el telson: **Furcilia V.**

33"Una espina terminal en el telson: **Furcilia VI.**

34 Sin órgano dorsal ni cresta dorsal elevada. Sin cresta dorsal en el primer segmento abdominal. *E. frigida*.....35

34'Organo dorsal bien marcado o una cresta alta, acompañada por un rostro triangular en los ejemplares con una sola espina terminal: *E. vallentini*.....36

35 Cinco espinas terminales en el telson. Sexto par de toracópodos siempre no setoso, puede ser birramoso: **Furcilia IV.**

35'Tres espinas terminales en el telson. Sexto par de toracópodos siempre birramoso y setoso: **Furcilia V.**

35"Una espina terminal en el telson: **Furcilia VI.**

36 Cinco espinas terminales en el telson. Sexto par de toracópodos nunca birramoso: **Furcilia IV.**

36'Tres espinas terminales en el telson. El sexto par de toracópodos puede ser no setoso: **Furcilia V.**

36"Una espina terminal en el telson. Puede no presentar órgano dorsal que es reemplazado por una cresta, en ese caso el rostro es triangular. Puede faltar la cresta dorsal en el primer segmento abdominal: **Furcilia VI.**

CICLO ONTOGENETICO

Al sur de la zona frontal solamente se encuentran *E. superba*, *E. frigida*, *E. crystallorophias*, *T. macrura*, *E. triacantha* y *T. vicina*, y a ellas nos referiremos especialmente. Algunas especies que habitan al norte de la zona frontal ocasionalmente la alcanzan. Su presencia es de interés para la discusión de los mecanismos que regulan la distribución, por lo que consideraremos también a *E. similis*, *E. vallentini* y *E. lucens*.

Los ciclos ontogenéticos de las especies antárticas son semejantes en cuanto a sus aspectos morfológicos. *Sin* embargo aparecen importantes diferencias en su vinculación con el ambiente. Estas diferencias se dan principalmente en lo que hace a las épocas de reproducción, duración de los distintos estadios larvales, aspecto y comportamiento de los estadios y disposición vertical de los mismos.

La fecundación es siempre externa, nunca han sido observados espermatozoides dentro del cuerpo de la hembra. Se ha comprobado en cambio que los espermatóforos adheridos contienen efectivamente espermatozoides. No se conoce aún el mecanismo de transferencia de los espermatóforos aunque se supone que el espermatóforo producido por el macho es tomado por su segundo par de pleópodos, pasado al primero (ambos pares están modificados en forma variable según las especies) y ubicado en el thelycum de la hembra (Mauchline y Fisher 1969). Esta transferencia se produce antes de la maduración de los huevos y se desconoce si se encuentra vinculada con ésta. En el momento de la puesta los óvulos entran en contacto con la masa de espermatozoides ahora contenida en el thelycum y los huevos quedan libres en el agua.

Una serie de características de la producción de huevos son comunes a todas las especies:

i) Las hembras desovan a cierta profundidad dentro de la capa de los 200 metros superiores; probablemente por debajo de los 80 metros en el caso de *E. superba* (Nast, 1978).

ii) Inmediatamente después del desove los huevos se hunden a una velocidad que depende de su morfología lo que da lugar a importantes diferencias a nivel específico. Además, las condiciones físicas del sitio de desove, tales como la estabilidad de la columna de agua, densidad, temperatura (que regula la velocidad del desarrollo y por ende el tiempo de incubación), movimientos verticales del agua, etc. tienen influencia en la profundidad a la que se produce la eclosión.

iii) El desove, así como el hundimiento, ocurre en períodos de tiempo relativamente cortos para cada uno de los individuos y agregaciones; lo que resulta en la aparición de agregaciones de larvas en estadios de desarrollo muy

semejantes. Se da durante un período dentro del año y un mismo individuo puede llegar a desovar más de una vez.

iv) El ascenso subsiguiente es acompañado por el desarrollo de la larva. A este proceso se lo conoce como ascenso durante el desarrollo y es común a todas las especies aunque con particularidades en cada una de ellas. El estadio que alcanza la superficie varía con la especie de que se trate y con las condiciones bajo las que se produce el ascenso.

A partir de la eclosión, la larva comienza a ascender, pasando por los estadios nauplius y metanauplius, alcanzando la superficie en el estadio calyptopis I; a excepción de *E. crystallorophias* en la cual todos los estadios son superficiales. La larva calyptopis I es el primer estadio que cuenta con un sistema digestivo funcional; es decir que sólo a partir de este momento la larva está en condiciones fisiológicas de alimentarse.

Una vez llegadas a la superficie las larvas se mantienen dentro de la capa superficial; por encima de 200 metros en todos los casos y más frecuentemente por encima de los 100 metros (ver más abajo la discusión de la migración vertical) hasta los estadios furciliae. A partir de este momento se ha descripto para algunas especies la existencia de migraciones verticales que determinarían que durante períodos más o menos prolongados se encuentren sometidas a distintas corrientes subsuperficiales.

DISTRIBUCION

Las diferentes abundancias que se registran en distintas localidades y tiempos en las poblaciones de eufausiáceos responden a una serie de patrones que fueron tempranamente identificados (Ruud 1932).

A escala individual, su distribución es menos agregada que la de adultos, particularmente en el caso de *E. superba* (cf. Miller y Hampton 1989). Asimismo, por la menor duración de esta fase del ciclo ontogenético, los estadios larvales ocupan áreas y períodos de tiempo más limitados que los adultos de la misma especie; lo que indica la existencia de áreas con distintas probabilidades de éxito reproductivo. Es común también que en aquellos sitios donde se produce el hallazgo de uno o unos pocos estadios en una campaña es posible hallar el total de la serie larval (al menos desde el estadio calyptopis I). Esto se debe a que los períodos de desove se extienden en el tiempo por períodos más largos que los requeridos para alcanzar el estadio furcilia I.

Cuando se observa la distribución a grandes escalas temporales y espaciales, es posible asociar las distintas abundancias en el terreno con masas de agua determinadas. Se han identificado asociaciones relativamente constantes entre las

larvas y adultos de eufausiáceos y distintas masas de agua, sin que se intentara un análisis de la mecánica de este proceso (Baker 1936, Marr 1962, Fraser 1936, Makarov 1983b, Makarov y Menshenina 1989). Estas asociaciones responden a la zonación latitudinal que se observa en el oceáno austral y permiten caracterizar la fauna de eufausiáceos que se encuentra en cada una de las regiones separadas por los frentes oceánicos descriptos más arriba (Makarov et al. 1990).

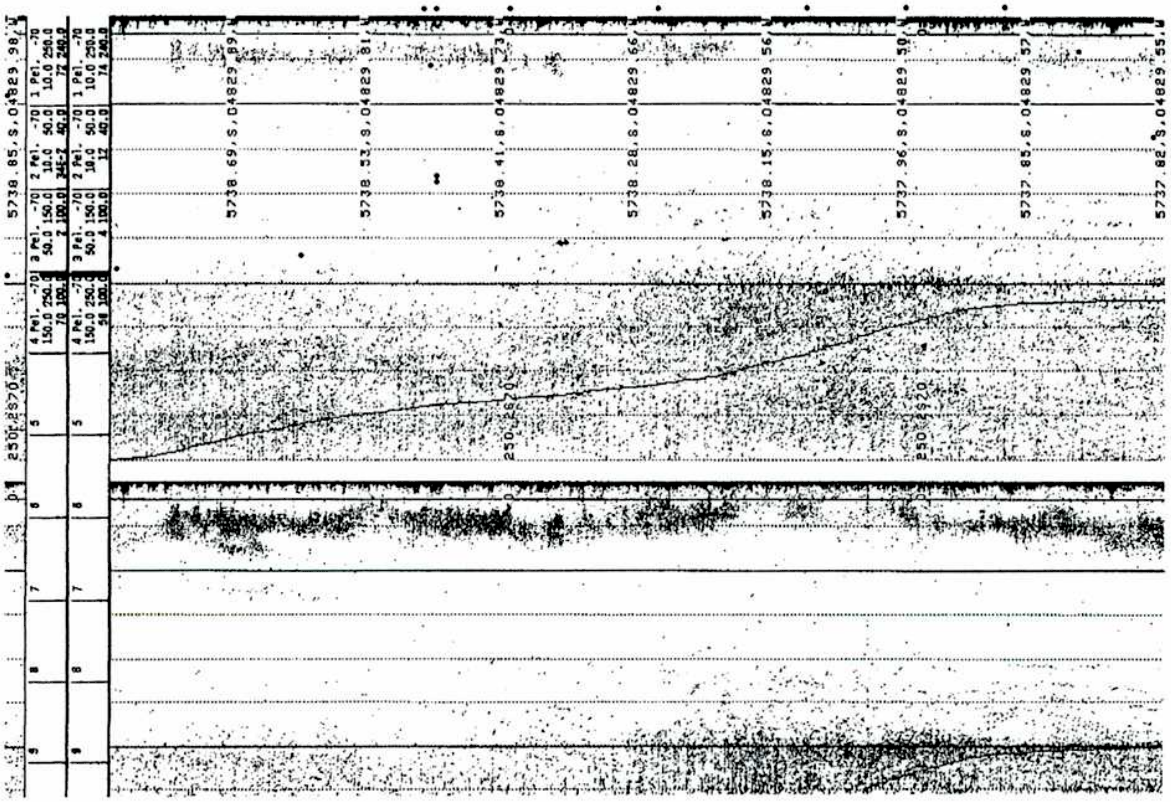

Figura 17.- Ecograma obtenido el 11/03/95 a las 0:10 horas, en las frecuencias de 120 y 200 kHz sobre concentraciones de larvas de *E. superba* (Calyptopes I a Furciliae IV). La composición específica de los ecos observados se ha verificado con redes oblicuas. Nótese la forma abrupta en que terminan la concentraciones de larvas; comparar con las figuras 33 y 38.

Cuando las observaciones se realizan a escalas más finas surgen numerosas excepciones tanto regionales como locales y una alta variabilidad interanual y estacional. Los intentos realizados hasta el presente para sistematizar la información comparativa disponible sobre larvas de eufausiáceos sobre la base de la distribución de masas de agua (Menshenina 1989, Makarov y Menshenina 1989) tratando de predecir la composición de las poblaciones en base a la zonación latitudinal de las masas de agua y las fechas de muestreo han fracasado.

Desde un punto de vista metodológico se parte de considerar a la densidad de eufausiáceos como un campo escalar a fin de procesar los datos de un crucero utilizando las técnicas descriptivas de la oceanografía física. De este modo se obtienen cartas o descripciones de la zonación (John 1936, Baker 1959 y 1965, Makarov y Menshenina 1989) que, en el mejor de los casos, serían equivalentes a las vistas más arriba en relación a la posición de los frentes oceánicos más importantes.

La significación de la precisión implicada en tales representaciones depende del cumplimiento por parte de la variable en estudio de una serie de propiedades entre las que se cuenta una buena aproximación a la continuidad (en sentido matemático) por parte de la variable. Es decir que, dentro de la precisión que se quiere dar a la representación georreferenciada, la variable medida no debe presentar cambios abruptos. Basta con observar los ecogramas obtenidos en el reciente crucero del BIP Eduardo Holmberg (figura 17) para comprobar que esta propiedad no se cumple.

Una descripción alternativa para lograr una representación georreferenciada de la distribución podría lograrse teniendo en cuenta la distribución en probabilidades y construyendo un modelo probabilístico donde se tracen isolíneas de probabilidad de presencia de determinadas cantidades de individuos en lugar de isolíneas de densidad absoluta. Este enfoque, si bien técnicamente correcto, requiere de una densidad de observaciones y una cobertura temporal imposibles de lograr con los medios actuales. De aquí que, para este trabajo, se haya optado por una descripción verbalizada de la distribución espacial y temporal de la densidad de eufausiáceos, estableciendo asociaciones entre la presencia de los mismos a distintas escalas de observación y masas de agua u otras características ambientales.

La información disponible sobre cronología reproductiva, compilada para las distintas especies y masas de agua por Menshenina (1989), debe tomarse con prudencia ya que, a medida que se dispone de mayor información resulta evidente que la variabilidad interanual se refleja no sólo en la distribución geográfica sino también en los eventos reproductivos. Es indudable que en determinados años las larvas aparecen más o

menos tempranamente en las mismas regiones por lo que tratar de establecer reglas de validez general es, al menos, prematuro. Es importante también tener en cuenta la escasez de muestreos realizados en otoño o invierno.

Fedotov (1992), sobre la base de los datos de junio obtenidos en el crucero del R/V Argus en 1982, corrigió en varias semanas el período de desove en el Mar de Weddell para *E. superba* e informa sobre la existencia de desoves en invierno para *E. frigida* y *E. superba*.

En las regiones oceánicas la composición etaria esperada debería ser relativamente uniforme, con una disminución gradual en la edad media hacia el sur, y el reemplazo de unas especies por otras (Voronina 1984, Makarov 1977). Sin embargo, las alteraciones introducidas por la topografía en las regiones costeras, que se extienden hasta las regiones oceánicas (Makarov et al. 1992), requieren el análisis regional de las características de las distribuciones espaciales y temporales.

Península Antártica, Mar de la Flota y Pasaje Drake Sur.

En esta región se han detectado, con regularidad, larvas en todos los estadios de desarrollo y adultos de *E. superba*, *T. macrura*, *E. frigida* y *E. crystallorophias* (Marschall y Mizdalski 1985) durante el verano y mucho más raramente *E. triacantha*.

Las larvas de *E. superba* se han encontrado con mayor abundancia en proximidades de aguas de plataforma o en la boca del Estrecho de Gerlache; los estadios hallados han dependido de la época del año y de la oportunidad de los muestreos en relación con eventos de desove (Marr 1962, Brinton y Townsend 1984).

Huntley y Brinton (1991) identificaron, desde el punto de vista de la distribución de larvas de *E. superba*, tres regiones: Estrecho de Gerlache, Mar de la Flota y Pasaje Drake. Entre diciembre de 1986 y marzo de 1987 detectaron dos cohortes de larvas separadas en el tiempo, caracterizando a la boca norte del Estrecho de Gerlache como un área de cría.

En esta región se observan altas concentraciones de adultos (Mackintosh 1972, Lyubimova et al. 1985) sobre las que se ha establecido una pesquería regular.

El género *Thysanoessa*, al que en esta región puede considerarse representado exclusivamente por *T. macrura* ha sido capturado frecuentemente en casi todos sus estadios de desarrollo. Se han descripto eventos de invasión por larvas de esta especie del Mar de la Flota a partir del Gerlache (Nordhausen 1994), quien confirmó por cálculo geostrófico y

seguimiento de boyas de deriva que este movimiento se debería a la circulación intermedia. Numerosas citas de larvas de esta especie la indican ocupando todas las masas de agua descriptas en la región; en forma regular y sin que pueda encontrarse ningún patrón constante en su distribución; mostrando una alta variabilidad en sus abundancias que no puede atribuírse a propiedades de la columna de agua (Loeb y Shulenberger 1987).

Las larvas de esta especie llegan a ser las más abundantes en el área durante largos períodos, aunque su densidad máxima no alcanza los valores a los que pueden llegar las de *E. superba* (Hempel 1981).

La reproducción de *T. macrura*, al igual que en el resto de su área de distribución se inicia antes que la de *E. superba*; segun Menshenina (1989) esta comenzaría en septiembre - octubre. Sin embargo los datos analizados aquí indican que los primeros desoves se producen a mediados o fines de julio (en septiembre de 1980 se hallaron larvas calyptopis I al norte de la Península Antártica. Asimismo, Makarov (1979a) también ha encontrado larvas Calyptopis I en septiembre en el Mar del Scotia y, como se desprende de la presencia de larvas nauplii y metanauplii a lo largo del verano, el período de desove se extiende hasta por lo menos febrero-marzo (Menshenina 1989, Makarov 1979a, Hempel y Marschoff 1980, Hempel 1981 y datos presentados aquí)

Las larvas de *E. crystallorophias* han sido capturadas exclusivamente en aguas de plataforma, tanto en la región de la Península como en las Islas Shetland del Sur. Se las ha encontrado dominando la fauna de eufausiáceos (Marschall y Mizdalski 1985) en la laguna interna de Isla Decepción. Este dato confirma la fuerte asociación de esta especie con aguas costeras, del lado interno de los frentes de talud.

Muestran una expansión del área ocupada a partir del comienzo del período de desove que ocurre en noviembre-diciembre (Menshenina 1989), siempre en áreas de plataforma, llegando a dispersarse hasta las islas Shetland del Sur. Las mayores concentraciones correspondieron al Estrecho de Gerlache, aunque la variabilidad interanual y la irregularidad de los muestreos indican que este dato debe tomarse con precaución.

Los adultos y larvas de *E. triacantha* ocupan exclusivamente las regiones situadas más al Norte (Pasaje Drake) y en regiones oceánicas (John 1936, Makarov et al. 1990). Makarov (1979a) considera que las larvas, al igual que los adultos de esta especie están estrictamente asociadas con la Corriente Circumpolar. En general, las fechas de inicio y fin del período de desove se aproximan a las de *T. macrura* (Menshenina 1989) aunque según Makarov (1979a) estarían ligeramente adelantadas.

E. frigida ocupa hasta la zona norte de las islas Shetland del Sur (John 1936, Loeb y Shulenberger 1987,

Makarov et al. 1990), aunque son mas abundantes en la región del Pasaje Drake. El desove de esta especie comienza aproximadamente en julio/agosto, simultáneamente con *T. macrura*, y se extiende hasta marzo/abril (Menshenina 1989); esta disposición demuestra que esta especie está excluída de las aguas originadas en el Mar de Weddell y, en general, de la corriente de deriva del viento Este y asociada con la corriente circumpolar.

Zona del Frente Polar y Corriente Circumpolar.

De las especies más australes solamente se han encontrado larvas de *E. triacantha*, *T. macrura*, y *E. frigida* (Marr 1962, Makarov et al. 1992); se han identificado también larvas de *T. vicina* y *E. vallentini* a partir de los estadios furciliae (John 1936, Menshenina 1988) y estadios calyptopes y furciliae de *E. longirrostris* (cf. John 1936), mientras que las de otras especies (*E. lucens*, *T. gregaria*, etc.), cuya presencia podría presumirse a partir de la distribución de adultos, no han podido aún ser halladas en el plancton. Las larvas de *E. superba* están excluídas de las aguas del Frente, (Makarov y Menshenina 1989), no así los adultos y juveniles (Miller y Hampton 1989) que ocasionalmente alcanzan esta región. En la región situada más al sur (corriente circumpolar), se detectan juveniles y adultos de *E. superba* (Lubimova et al. 1985, Miller y Hampton 1989) en el sector atlántico; no así en los sectores Pacífico e Indíco de la corriente circumpolar donde *E. superba* es muy escasa y reemplazada casi completamente por *T. macrura* hasta el límite de la Divergencia Antártica (Mackintosh 1972 y 1973, Miller y Hampton 1989).

Típicamente las especies responden a una zonación latitudinal bien definida y semejante a la descripta para adultos (John 1936, Makarov 1983b). Al norte del Frente, en aguas subantárticas, se han identificado larvas de las especies *T. vicina* y *E. vallentini* (John 1936). En el Frente Polar, además de las dos especies mencionadas aparecen *E. triacantha*, *T. macrura* y *E. frigida* a las cuales deben agregarse las de *E. superba* en aguas situadas más al sur. Dentro de la corriente circumpolar *E. triacantha* tiende a ocupar la rama septentrional, al norte del Frente Polar en tanto que en la rama meridional *E. frigida* es más abundante (Hempel y Marschoff 1980, Makarov y Menshenina 1989).

En el cuadrante atlántico, como consecuencia de la mayor complejidad de la circulación oceánica al sur del Frente Polar, la zonación latitudinal descripta no es tan clara. En regiones bajo la influencia de aguas del Mar de Weddell aparecen larvas de *E. superba*, acompañadas por las de *T. macrura* y desaparecen las de *E. triacantha* y *E. frigida* que quedan limitadas a las aguas de la Corriente Circumpolar (Menshenina 1989, Makarov et al. 1992, Hempel y Marschoff 1980). Es notable que, excepto en aquellas regiones donde llega la influencia del Mar de Weddell, las larvas de *E. superba* están ausentes (Marr 1962, Makarov y Menshenina 1989, Makarov et al. 1992). Una

situación similar se da en relación con otros giros.

En este cuadrante aparecen también diferencias en cuanto al final del período de desove que se extiende en el tiempo considerablemente más en aguas de la Corriente Circumpolar que en las provenientes del Mar de Weddell (Fedotov 1992). Asimismo, el inicio de la temporada de desove se adelanta en aguas de la Corriente Circumpolar respecto del Mar de Weddell (Makarov 1979a).

Fedotov (1992) informa sobre la existencia, en aguas de la Corriente Circumpolar al este de Islas Sandwich del Sur, de picos de desove de *E. superba* y *E. frigida* durante el otoño y el invierno. Asimismo indica que la abundancia de larvas de *E. superba* en esa región es comparable a la informada para las regiones oceánicas situadas más al Oeste (Mar del Scotia).

Islas Georgias del Sur.

Alrededor de Islas Georgias la distribución descripta de larvas incluye elementos de la Zona del Frente Polar e incluso subantárticos junto con especies antárticas. Se ha registrado la presencia de *E. triacantha, E. frigida, E. vallentini, T. macrura* y *E. superba*.

T. macrura inicia la reproducción en julio (Menshenina 1989) pero debe tenerse en cuenta que sus larvas tempranas no pueden ser clasificadas diferencialmente de las de *T. vicina*.

E. frigida comienza la reproducción en agosto y se la considera asociada con las regiones más frías. *E. superba* ha sido citada sólo esporádicamente ya que se han encontrado sus huevos pero no larvas en el sector Norte, probablemente vinculados a episodios de desove más al sur. En el límite Este de la plataforma, entre las Islas Sandwich e Isla San Pedro, donde se ha detectado la presencia de aguas provenientes del Mar de Weddell, los hallazgos de larvas de *E. superba* son más frecuentes.

T. macrura y *E. frigida* son claramente dominantes (Hempel y Marschoff 1980, Marschall y Mizdalski 1985) en el plancton aunque cabe notar la presencia, sujeta a una alta variabilidad interanual, de concentraciones de adultos de *E. superba*. Los contenidos estomacales de *Champsocephalus gunnari*, un pez planctófago, indican que en su dieta intervienen con regularidad *T. macrura* y *E. frigida* aunque en ciertos años *E. superba* domina completamente la dieta de esta especie (Barrera Oro et al. 1995).

Mar de Weddell Norte y Mar de Scotia.

Las larvas de *T. macrura* encontradas en esta región son de atribución dudosa, excepto en aguas del Weddell.

Esto se debe a la posible presencia de larvas de *Thysanoessa vicina*, aunque, como las cantidades de esta última no pueden ser significativas nos limitaremos al análisis de *T. macrura*.

En esta región la zonación latitudinal, descripta más arriba para la Corriente Circumpolar, está completamente alterada por la influencia del Giro del Mar de Weddell y las aguas provenientes del Mar de Bellingshausen. No es posible establecer patrones constantes para la distribución de larvas debido a la gran variabilidad estacional y local asociada con estos aportes.

Hasta el presente sólo se ha informado de la presencia regular de larvas de *T. macrura*, *E. superba*, *E. frigida* y *E. triacantha* en la región (Makarov y Menshenina 1989). Las larvas de *E. triacantha* han sido encontradas en la región norte hasta la zona de mezcla entre aguas de la Corriente Circumpolar y del Mar de Weddell (Hempel y Marschoff 1980, Makarov y Menshenina 1988). Las de *E. frigida*, llegan a ocupar la región norte del Mar de Weddell (Makarov y Menshenina 1989).

Se ha observado que las larvas de *E. superba* y *T. macrura* aparecen en mayor abundancia en las regiones frontales (Makarov y Menshenina 1989, Brinton y Townsend 1984, Brinton 1985).

T. macrura está presente en toda la región, desde el extremo norte en la plataforma de Islas Georgias del Sur hasta el Giro del Mar de Weddell (Hempel y Marschoff 1980). Las larvas de *E. superba* en cambio tienen una distribución más restringida, vinculada al desarrollo de la Confluencia Weddell-Scotia (Brinton et al. 1984, Hempel y Marschoff 1980). Los adultos de *E. superba* se encuentran presentes en abundancia en esta región, con mayor regularidad en el Mar de Weddell Norte que en el Mar del Scotia (Lubimova et al. 1985), mientras que las larvas de *E. frigida* llegan a ocupar la zona de la confluencia Weddell - Scotia, las de *E. triacantha* se encuentran limitadas al norte de la misma.

La cronología reproductiva sigue patrones similares a los de Islas Georgias en el Mar del Scotia: *E. frigida*, *E. triacantha* y *T. macrura* inician el desove en julio, mientras que *E. superba* lo hace en octubre (Menshenina 1989). En el Mar de Weddell los primeros desoves de *E. superba* se han detectado hacia fines de octubre al igual que los de *T. macrura*. (Menshenina 1989). La finalización del período de desove es incierta ya que existe variabilidad interanual (Fedotov 1992). En aguas de la Corriente Circumpolar, Fedotov (1992) indica la existencia de desoves de *E. frigida* y *E. superba* durante el invierno, pero no en aguas del Weddell; con lo que el desove de estas especies podría tener lugar durante todo el año.

Giro del Mar de Weddell

En la región Oeste, es decir dentro del Mar de Weddell, solamente se ha informado de la presencia de larvas de *E. superba*, *T. macrura* y *E. crystallorophias*. En la región Este del giro donde éste se extiende más allá de las Islas Sandwich del Sur se encuentran larvas de todas las especies antárticas, a excepción de las de *E. crystallorophias* (Makarov et al. 1992), como consecuencia de la mezcla que ocurre a lo largo de la Confluencia Weddell-Scotia con aguas de la Corriente Circumpolar.

En la region Este, las larvas de *E. superba*, escasas en los veranos de 1987 y 1988 (Makarov et al. 1992) fueron encontradas en abundancia en junio de 1982 (Fedotov 1992); en ambos casos en asociación tanto con la Corriente Circumpolar como con aguas del Weddell. En esta misma región *T. macrura* responde al mismo esquema, ocupando tanto aguas con origen en el Mar de Weddell como las de la Corriente Circumpolar. Makarov et al. (1992) informan también el hallazgo, en relación con un anillo de aguas más cálidas de estadios Furciliae de *T. vicina* y *E. triacantha*.

Las larvas de *E. crystallorophias* son abundantes en todas las regiones costeras (Menshenina y Fedotov 1990, Fedotov 1992, Fevolden 1980, datos analizados aquí)

Dentro del Mar de Weddell, las larvas de *E. superba*, al igual que los adultos se encuentran hasta el frente de plataforma, en tanto que las de *T. macrura* no llegan más allá de la divergencia antártica (Fevolden 1980, datos analizados aquí).

Sectores Pacífico e Indico

Fuera del sector Atlántico, la zonación latitudinal es la característica dominante en la distribución de larvas de eufausiáceos. *E. superba* no se encuentra en aguas de la Corriente Circumpolar excepto en asociación con giros, de menor envergadura que el del Mar de Weddell; en el Mar de Ross se las ha encontrado en la periferia del giro (Timonin 1987). En forma similar Hosie (1994) las ha encontrado en el giro costero de Bahía Prydz donde, a diferencia de las de *E. crystallorophias* no quedan incluídas en el giro sino que derivan hacia la Corriente Circumpolar.

Así, se ha descripto en todos los sectores en donde se han realizado muestreos sistemáticos una mayor abundancia de larvas de *E. superba* en la zona de la divergencia y en regiones costeras, asociadas con la deriva del viento Este (Fevolden 1980, Miller 1986, Miller y Hampton 1989, Makarov et al. 1992).

E. crystallorophias se encuentra en todas las regiones costeras, cubriendo el total de las plataformas hasta los frentes de talud (Marr 1962, Makarov y Menshenina 1989)

En estas regiones *T. macrura* se encuentra regularmente, en aguas de la Corriente Circumpolar y en latitudes más altas, extendiéndose al menos hasta la divergencia antártica (Makarov y Menshenina 1989, Makarov et al. 1990).

Distribuciones observadas en el Sector Atlántico.

Los cruceros disponibles permiten estudiar la distribución de larvas de eufausiáceos solamente en el Sector Atlántico (figura 12). Dado que los muestreos han sido realizados en distintas fechas, también han brindado información sobre los períodos reproductivos; a continuación se indican los resultados más notables obtenidos para cada una de las especies presentes en forma significativa en los muestreos.

E. triacantha. (figura 18)

La mayor abundancia se encontró durante noviembre/diciembre en la parte norte del Mar del Scotia. Unos pocos especímenes aislados se encuentran muy hacia el norte, llegando hasta los 48°S. Las mayores densidades (entre 500 y 600 larvas por 1000 m^3) se obtuvieron en la corriente circumpolar, entre los 50°W y la Isla San Pedro.

Hacia el Este el área ocupada por larvas de esta especie, si bien con densidades relativamente bajas, pasa por el noreste de Islas Sandwich del Sur, llegando hasta Isla Bouvet, el extremo Este de la zona muestreada.

E. triacantha no fué capturada en aguas relacionadas con el Mar de Weddell, Deriva del viento Este y Península Antártica. mientras que en su región norte encontramos la máxima densidad (Hempel y Marschoff, 1980) en noviembre/diciembre.

Sobre plataformas, la hemos encontrado en abundancia en proximidades de Isla San Pedro en dos de las 15 estaciones realizadas por el crucero Walther Herwig 76. Estuvo presente en 6 de ellas. No la capturamos sobre el Banco Burdwood en enero/febrero y su presencia en la región de la Península Antártica ha presentado una notable variación interanual; no fué capturada en 1975/76 (Hempel y Marschoff 1980) mientras que en septiembre de 1978 fué hallada en las estaciones realizadas sobre la convergencia antártica en el Pasaje Drake, al igual que en marzo de 1979. En este último crucero (Orcadas 19/79) también fué hallada al norte de Isla San Pedro, sobre la convergencia y al norte de esta.

Es notable que las escasas larvas halladas en la zona central del Mar del Scotia se encontraran en estadios relativamente avanzados (últimas furciliae) al igual que las que se encuentran en la región de Islas Sandwich del Sur y al este de éstas.

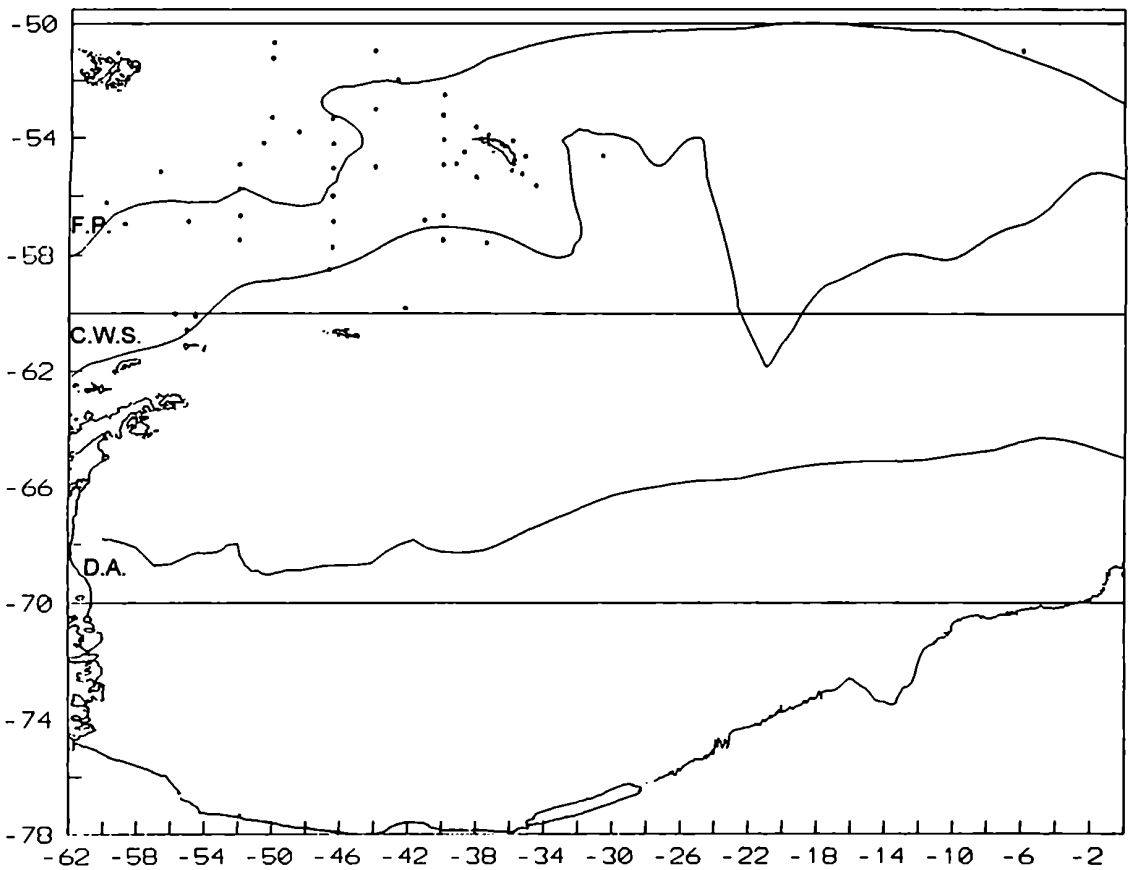

Figura 18.- Estaciones en las que fueron observadas larvas de *Euphausia triacantha*.

Estos resultados están en concordancia con los obtenidos por otros autores: Baker (1959) indica a *E. triacantha* como una especie típica de la corriente circumpolar antártica; Weigmann Hass (1980) establece la faja entre 51° S y 59° S como el área principal dela distribución de adultos de esta especie.

El registro más al Sur de que disponemos se dió en septiembre de 1978 cuando fué capturada en los 60° S (estacion 13rb del 17/78), en asociación con *E. frigida*.

No se la ha capturado en asociacion con *E. superba*, pero si con *E. frigida* y *T. macrura*.

En general puede describirse su distribución indicando que ocupa aguas del frente polar hacia el norte.

Los adultos han sido descriptos ocupando aguas entre 2 y 8 °C (Baker 1959), como una especie oceánica.

E. frigida (figura 19).

Las principales concentraciones de larvas fueron halladas en la zona central del Mar del Scotia (entre los 56 y 60°S; el hallazgo más austral en 1975/76 se produjo en el Mar de la Flota, cerca de Isla 25 de Mayo (Hempel y Marschoff 1980). Fueron capturadas en todas las estaciones realizadas en el Mar del Scotia. Resultó abundante en los alrededores de Isla San Pedro aunque, al igual que *E. triacantha*, no abunda en la mayoría de las estaciones neríticas.

En marzo de 1979 fue hallada, juntamente con *E. triacantha* en estaciones realizadas sobre y al norte de la convergencia, tanto al norte de Isla San Pedro como en el Pasaje Drake y en el Mar del Scotia.

En enero de 1980 las capturamos en el extremo sur de su distribucion: furciliae tardías en los 64° 53' S y 19° 43' S y en el Mar del Scotia a lo largo de la línea de la confluencia Weddell-Scotia

En la zona de Islas Shetland, las estaciones positivas para las larvas de *E. frigida* resultaron muy escasas, con densidades muy bajas; en consonancia con la reconocida influencia que tienen las aguas del Mar de Weddell en el área de la Península Antártica.

La hemos capturado en asociación con *E. superba*, *T. macrura* y *E. triacantha*. El área de su distribución coincide con aguas del frente polar hacia el sur y la corriente circumpolar antártica.

No se capturaron larvas de esta especie en aguas pertenecientes al Mar de Weddell ni a la deriva del viento Este, salvo en forma ocasional.

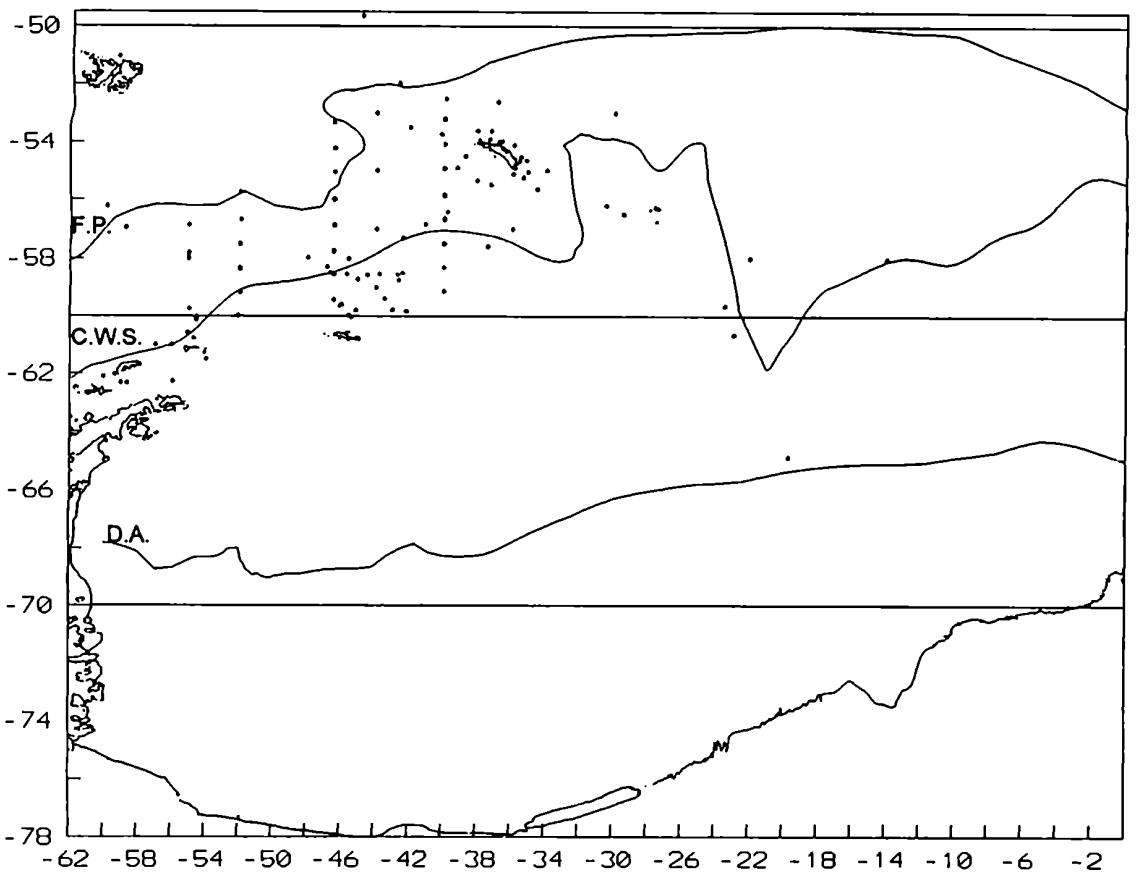

Figura 19.- Estaciones en las que fueron observadas larvas de *Euphausia frigida*.

T. macrura. (figura 20)

Si bien existen dificultades para la determinación diferencial de los estadios tempranos de *T. macrura* y *T. vicina*, la importancia relativa de esta última es muy baja al sur de la Convergencia Antártica, por lo que puede considerarse que la mayoría de los ejemplares obtenidos en los muestreos corresponden a *T. macrura*.

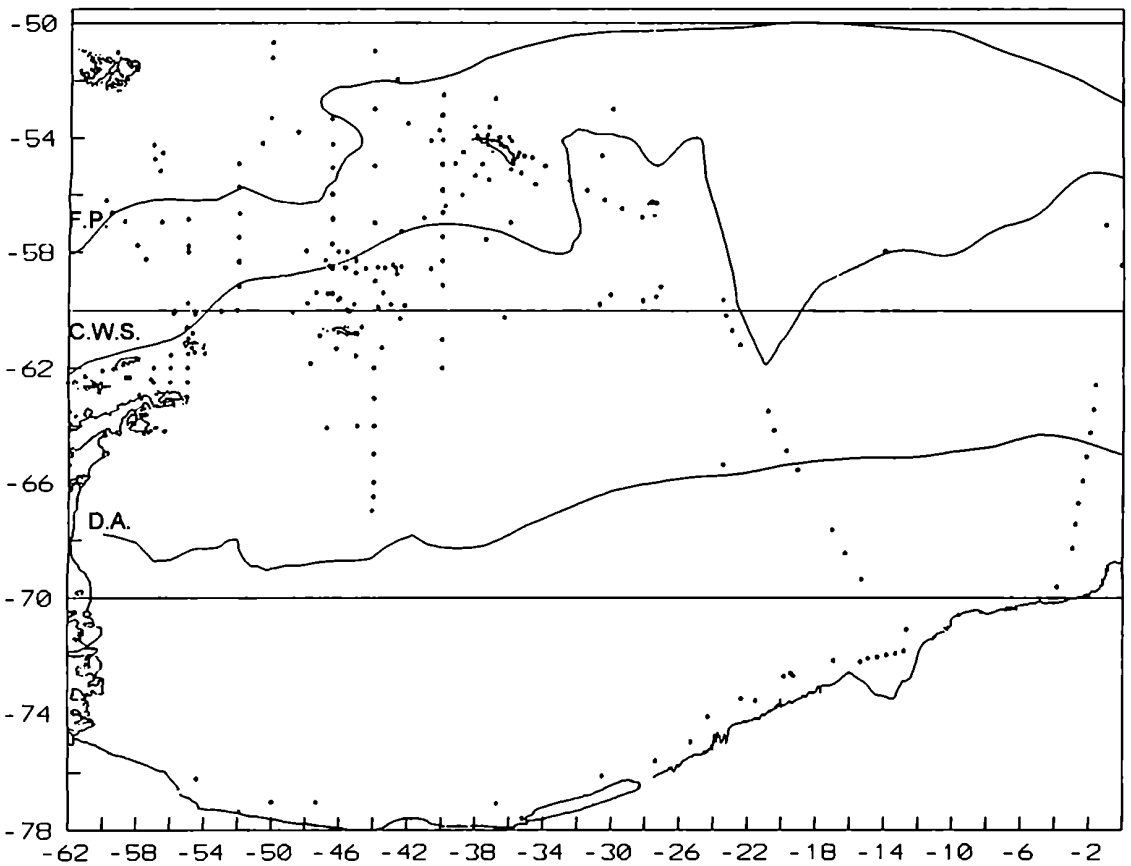

Figura 20.- Estaciones en las que fueron observadas larvas de *Thysanoessa macrura*.

Esta especie ocupa la zona más amplia de todas las estudiadas. Se la ha capturado en asociación con todas las demás, aunque su abundancia al sur de la Divergencia Antártica disminuye sensiblemente y no se la captura en aguas de la parte Sur del Giro del Mar de Weddell y muy escasamente en el norte.

Se capturaron larvas de esta especie en prácticamente todas las estaciones realizadas en 1975/76, llegando hacia el sur hasta los 67°S. Ocupó todas las masas de agua detectadas durante el crucero, incluso las estaciones

neríticas en la región de Isla San Pedro, llegando hasta Isla Bouvet hacia el este (Hempel y Marschoff 1980).

Hacia el norte fueron capturados ejemplares pertenecientes al complejo *T. vicina/T. macrura* hasta los 47° S en asociación con *E. triacantha*; ocupando aguas del frente polar hasta el frente subantártico.

En enero de 1980 fueron capturadas en asociación con *E. superba* y *E. frigida* en la zona de la confluencia Weddell-Scotia, con menor abundancia al sur de esta.

Los estadios más tempranos (huevos, nauplii y metanauplii) resultaron escasos en el crucero Walther Herwig 75/76, aunque es posible que esto se deba a la malla utilizada en la red con que fueron muestreados y a la dificultad en la identificación de estos estadios en el proceso de separación del material. En general estos estadios tempranos fueron obtenidos en los meses de octubre a noviembre, confirmando lo indicado por Menshenina (1989) respecto de las fechas extremas de desove.

E. superba. (figura 21)

Los huevos y larvas nauplii y metanauplii fueron obtenidos en muy escasas oportunidades, en consonancia con los datos de literatura (Marr 1962). A partir del estadio calyptopis I su presencia se da bajo la forma de un cinturón de alta densidad asociado con la confluencia Weddell Scotia. En aguas del Mar de Weddell aparecen hasta el margen continental en estadios calyptopes, aunque no hemos hallado furciliae, hecho que puede ser consecuencia de un período de reproducción más reducido y retrasado en las altas latitudes juntamente con las limitaciones en el tiempo que impone la formación de hielo marino.

En el mar del Scotia, la presencia de furciliae y juveniles ha sido observada frecuentemente llegando (en asociación con la confluencia Weddell - Scotia) hasta las Islas Sandwich del Sur.

Ocasionalmente se han encontrado adultos y larvas en la zona de convergencia pero indudablemente se trata de especimenes expatriados.

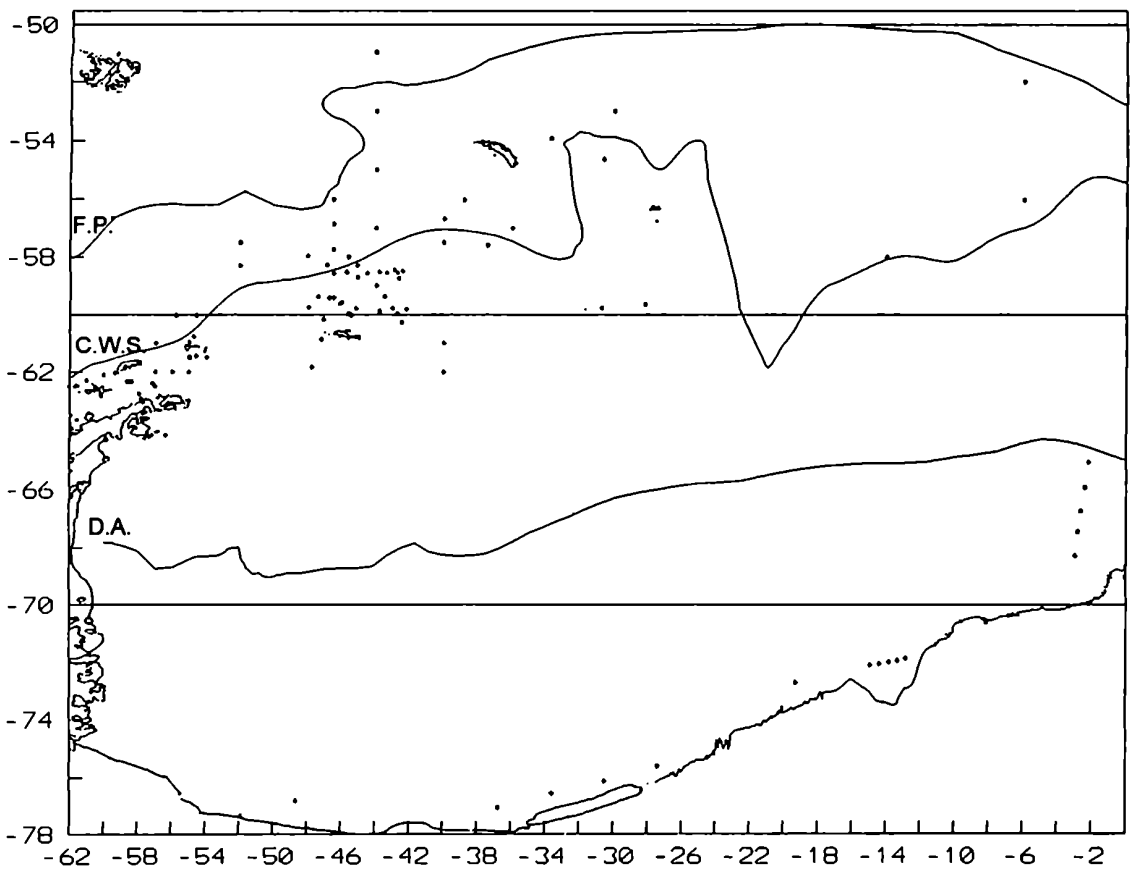

Figura 21.- Estaciones en las que fueron observadas larvas de *Euphausia superba*.

E. crystallorophias. (figura 22)

Muy abundante en el talud continental apareció desde huevo hasta las primeras furciliae en el crucero realizado por el Polarsirkel en 1979/80. Claramente asociadas con aguas del margen continental no las hemos hallado en zonas más oceánicas, a excepción de una estación realizada en el crucero Holmberg 1994.

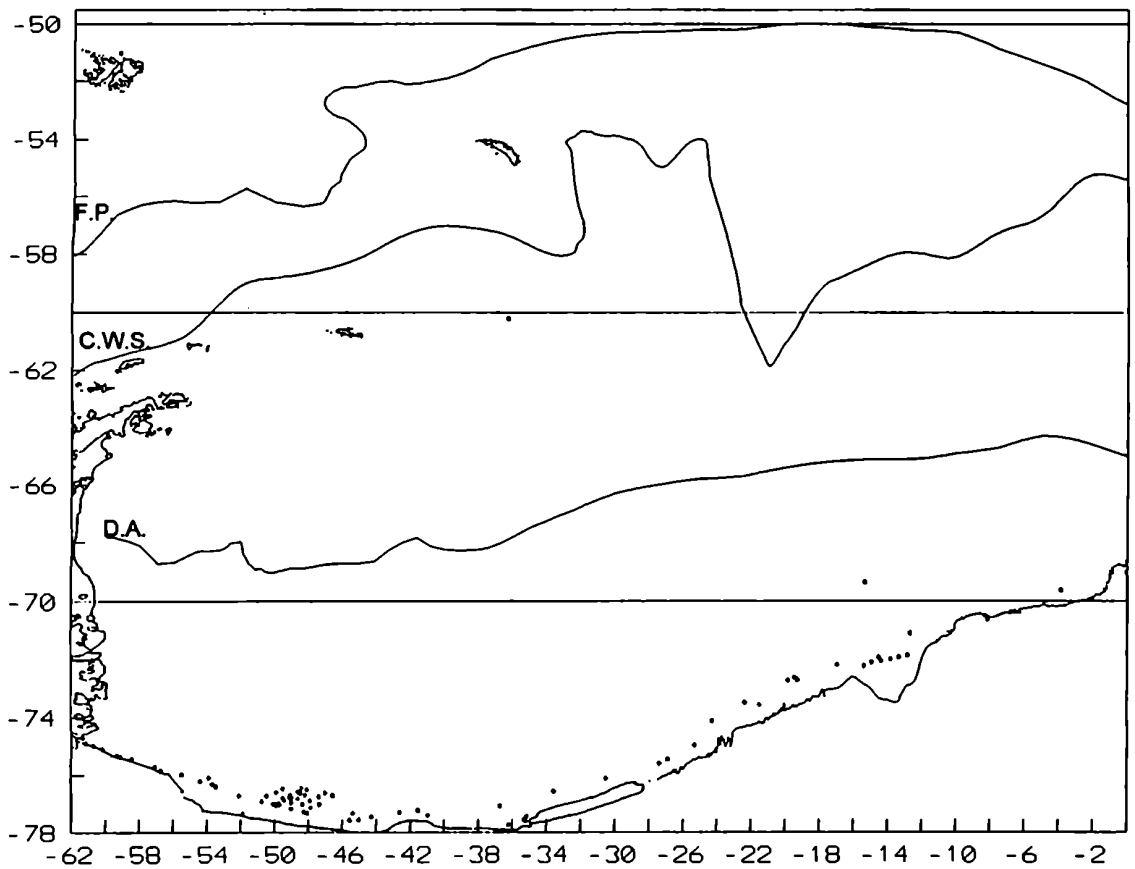

Figura 22.- Estaciones en las que fueron observadas larvas de *Euphausia crystallorophias*.

Se las encuentra en forma circumpolar, ocupan la plataforma sur de las Islas Shetland del Sur pero no las de las Islas Orcadas del Sur.

Factores que afectan la distribución de eufausiáceos

La eventual dependencia de la distribución de eufausiáceos de las características de las masas de agua puede ser investigada desde dos enfoques básicos. El primero se refiere a la posible asociación entre parámetros fisicoquímicos y/o biológicos locales y la abundancia de eufausiáceos. El segundo analiza la circulación de aguas; tratando de definir las áreas de distribución de cada una de las especies en asociación a la distribución conocida de masas de agua.

La consideración de los factores locales resulta en la construcción de modelos que deberían permitir predecir la abundancia y composición de las poblaciones de larvas sobre la base de parámetros ambientales exclusivamente.

Numerosos autores han individualizado factores ambientales locales que actúan sobre la distribución de las larvas y adultos de eufausiáceos, con especial énfasis en *E. superba*. El factor mas tempranamente considerado ha sido la temperatura: Tattersall (1924) indicó la isoterma de 6° C como el límite de la distribución de *E. superba* y la de 12° C para *E. frigida*, en tanto que Ruud (1932) da como límite para las capturas de *E. superba* la isoterma de 4° C.

Ruud (1932) describió la relación entre *E. superba* y el borde del pack y supuso la existencia de acumulaciones de plancton en el borde de la plataforma de Isla San Pedro y de las Orcadas del Sur, explicando la presencia de krill (*E. superba*) y de ballenas como consecuencia del desarrollo de surgencias de agua profunda, análogas a las observadas en las costas de Noruega y del transporte de sus larvas con el desarrollo del pack hasta Islas Georgias del Sur. Analizó también la variabilidad interanual observada en las capturas de distintas especies de ballenas alrededor de Isla San Pedro en relación con la abundancia de krill de distintas clases de talla y la extensión del pack.

Fraser (1936) observó una correlación positiva entre el tamaño de los ejemplares juveniles de *E. superba* y la abundancia de fitoplancton, aunque aclara que dicha correlación puede no ser causal sino simplemente debida a la existencia de factores que determinan simultáneamente la abundancia de fitoplancton y el tamaño de los juveniles, mientras que Marr (1962) atribuyó a la abundancia de fitoplancton el inicio de la reproducción en *E. superba*.

Mas recientemente se ha intentado dar razón de la abundancia, composición y otras propiedades de las poblaciones de larvas observadas en el terreno, a partir de las condiciones oceanográficas (físicas y biológicas) prevalecientes al momento de realizarse el muestreo (Daly y Macaulay 1991, Fedotov y Menshenina 1990). Estos estudios generalmente no logran

establecer una correlación significativa o la establecen con factores que, obviamente, no son la causa de la distribución observada ni la correlación encontrada puede ser generalizada más allá de la escala temporal o espacial para la que fué demostrada. Daly y Macaulay (1991) no lograron establecer correlaciones con parámetros ambientales tales como: iluminación, corrientes, presencia de hielo, temperatura, salinidad, clorofilas, carbono particulado y predadores en tanto que Fedotov y Menshenina (1992) vinculan la variación interanual en la abundancia de larvas de *E. superba* en el Mar de Scotia con la velocidad de fusión del hielo.

El hielo cumple, en el caso de *E. superba*, un papel importante a escala local al proveer refugio y alimentación tanto a formas larvales como a adultos y juveniles (Daly, 1990); sin embargo esta influencia no puede extenderse a otras especies ni explica la forma en que *E. superba* alcanza las regiones del borde del pack donde este efecto es más intenso.

Paralelamente, se han descripto los patrones generales de distribución de larvas y adultos en asociación con determinadas masas de agua; mejorando la descripción a medida que se obtenía información sobre la circulación oceánica y distribución de masas de agua: Ruud (1932), John (1936), Fraser (1936), Marr (1962), Mackintosh (1972 y 1973), y principalmente Makarov, que desarrolló esta relación en casi todos sus trabajos (especialmente: Makarov 1979a, 1981, 1982b, 1983a, Makarov y Menshenina 1988 y 1989, Makarov et al. 1990 y 1992).

Cualquiera de los dos enfoques, o incluso una combinación de ambos, puede dar razón de la distribución observada en alguna situación particular y deben ser considerados al analizar las características de la distribución en las distintas escalas temporales y espaciales. La generalización no es inmediata, y los modelos que se construyen sobre ellos son aplicables solamente a la situación particular para la que fueron ajustados.

Además, se presentan serias dificultades metodológicas para el análisis del efecto de los factores ambientales sobre las poblaciones de larvas en circulación ya que, en muchas circunstancias, es imposible separar la variación introducida por los factores ambientales de la resultante del origen de la masa de agua en estudio. Este es, por ejemplo, el caso de la temperatura. Se trata, indudablemente, de uno de los factores ambientales más importante; pero la medición en el terreno de sus efectos en forma independiente de la circulación se dificulta por la imposibilidad de contar con observaciones realizadas a temperaturas distintas pero en la misma masa de agua.

Los experimentos de laboratorio realizados para determinar los efectos de la temperatura sobre el desarrollo de las larvas no permiten analizar la interacción entre la circulación y la temperatura pero sí dan una aproximación a los extremos en este factor tolerables por las larvas.

Para el análisis en el terreno hemos utilizado los datos obtenidos en el crucero realizado a bordo de BIP E L HOLMBERG en enero - febrero de 1981 a fin derealizar un análisis orientado a discriminar entre los efectos de factores físicos *actuando* a escala local de aquellos que resultan de la circulación regional en la zona al norte de Islas Orcadas. Simultáneamente con el muestreo biológico fué realizado un estudio oceanográfico por el R/V MELVILLE, cuyos resultados fueron presentados por Foster y Middleton (1984), y que permitió ubicar con precisión la posición y extensión de la Confluencia Weddell-Scotia y las condiciones generales de la circulación en el área.

En la figura 23 se incluyen las posiciones de las estaciones y el recorrido de la zona de Confluencia de acuerdo con la determinación de su posición realizada en forma simultánea por Foster y Middleton (1984). A bordo del BIP HOLMBERG también se obtuvieron datos de temperatura y salinidad que permiten analizar la distribución de larvas en función de las condiciones locales.

En la región en estudio se ha indicado la posible existencia de poblaciones de *E. superba* con distinta cronología reproductiva al norte y al sur de la Confluencia Weddell-Scotia (Makarov y Maslennikov 1981, Brinton y Townsend 1984, Fedotov 1992) así como desarrollos larvales con distintas características (Makarov y Maslennikov 1981); aunque cabe notar que no existe evidencia directa de este fenómeno ya que las diferencias observadas se limitan a distintas composiciones de la población de larvas; que podrían ser consecuencia de distintos fenómenos de circulación.

En el análisis que se presenta a continuación hemos tratado de diferenciar los efectos que se producen como consecuencia de la acción directa de la temperatura y la salinidad a escala local de aquellos que resultan de los fenómenos de circulación regional.

El análisis estadístico detallado se realizó sobre *E. superba*, que estuvo presente en casi todas las estaciones ocupadas durante el crucero. Las restantes especies, fueron analizadas en forma cualitativa y por comparación con *E. superba*.

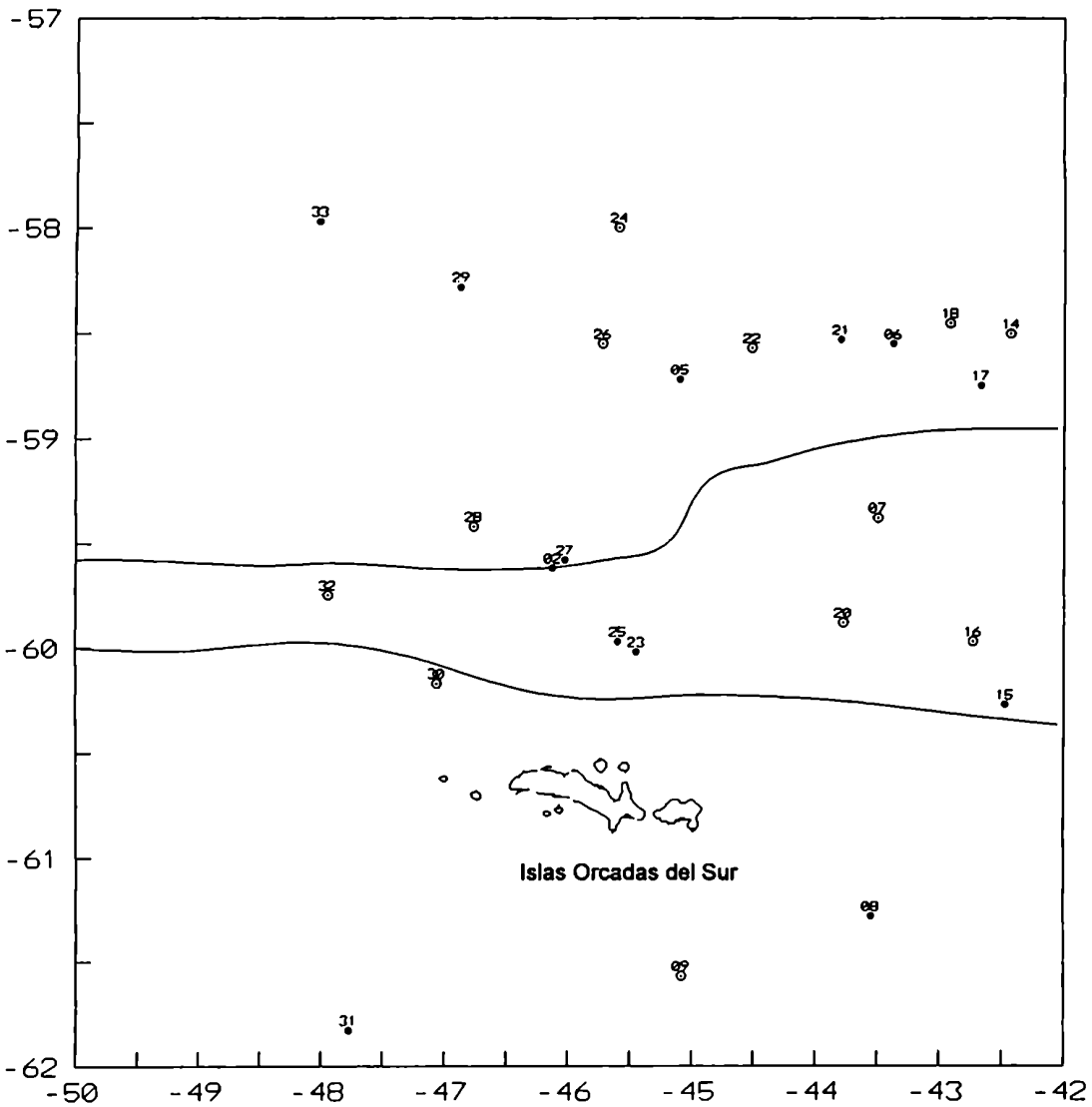

Figura 23.- Estaciones del crucero Holmberg 1981 en relacion con la zona de la Confluencia Weddell-Scotia. Se indican los límites Norte y Sur de la Zona de Confluencia según Foster y Middleton (1984); las estaciones nocturnas indicadas por círculos llenos y las estaciones diurnas por círculos vacíos.

Se aplicaron al mismo conjunto de datos varios

métodos estadísticos. Dócimas no parámetricas: Spearman y Kruskal-Wallis que permiten detectar asociaciones entre variables en el primer caso y diferencias entre grupos de estaciones respecto de una variable en el segundo; técnicas de clasificación basadas en la introducción de una distancia entre observaciones (Lebart et al. 1979); métodos descriptivos basados en transformaciones, rotación y traslación de los ejes coordenados para obtener una representación de menor dimensionalidad con máxima variabilidad asociada (Componentes principales y análisis de correspondencias; Lebart et al. 1979, Morrison 1976); y métodos parámetricos según el modelo lineal de Análisis de Varianza extendido al caso multivariado (Morrison 1976). En todos los casos los programas de cálculo fueron desarrollados para su aplicación a muestras de plancton en base a los algoritmos publicados por los autores mencionados.

Las características del conjunto de datos requieren previamente del análisis de la configuración de los mismos y de las posibles asociaciones que pueden surgir a partir del diseño no balanceado ni aleatorio del muestreo. Esto es una consecuencia lógica del trabajo en el mar donde las estaciones no pueden ser ocupadas al azar sino que se ocupan en orden, de modo de optimizar la utilización de los tiempos de buque disponibles.

Las estaciones pueden ser clasificadas de acuerdo a la hora de captura y a la zona respecto de la confluencia Weddell-Scotia. Bajo esta clasificación tenemos los siguientes números de observaciones:

	Norte	Confluencia	Sur
Estaciones diurnas:	6	4	2
Estaciones nocturnas:	9	3	2

La distribución de estaciones en el tiempo en relación a las distintas zonas se estudió a través de la prueba de Kruskal-Wallis para la variable fecha entre las distintas zonas que resultó no significativo ($H = 0,78$; $p = 0,68$); al igual que la misma prueba para la distribución de fechas de captura en los distintos horarios ($H = 0,810$; $p = 0,371$).

De este modo podemos concluir que el diseño del muestreo está balanceado excepto para los números de estaciones en cada zona y no puede esperarse que se presenten interacciones significativas como artefactos del muestreo.

A partir de los conteos de larvas se construyeron varias variables que se definieron para cada estación. En primer término se obtuvo la abundancia total como la suma de la transformación logarítmica (con corrección para reducir el efecto de los ceros) de las capturas de cada estadio en cada nivel. Además, se estudiaron la edad mediana de las larvas de *E. superba* en cada estación, las profundidades medianas de captura de larvas calyptopes y la proporción de larvas

calyptopes I en el estadio A.

Estas variables son utilizadas para estudiar los efectos que sobre la población de larvas tiene la fecha de captura, la longitud, la posición respecto de la confluencia Weddell-Scotia y el horario de captura. En la tabla 1 se presentan los valores de variables y factores ambientales que se definen a continuación calculados para cada una de las estaciones, utilizando los cuatro niveles de captura y los estadios Calyptopis IA, Calyptopis IB, Calyptopis II, Calyptopis III, Furcilia I, Furcilia II y el resto de las Furcilias en una única categoría como Furcilia G.

Abundancia total:

$$Ab= \sum_{i}^{4} \sum_{j}^{7} \ln(X_{i,j}+0,5);$$

donde $X_{i,j}$ es la cuenta de larvas en el nivel i y estadio j.

Proporción Calyptopis 1A:

$$PC1A = (\sum_{i}^{4} X_{i,c1a})/(\sum_{i}^{4} X_{i,c1a}+\sum_{i}^{4} X_{i,c1b}),$$

donde $X_{i,c1a}$ y $X_{i,c1b}$ son las cuentas de los estadios Calyptopis IA y IB en el nivel i.

Estadio Mediana:

$$EM = J + (TL/2-FAC_J + f_J)/f_J,$$

donde J es el número de orden del estadio que contiene a la mediana, TL el total de larvas capturadas en la estación, FAC_J es la frecuencia acumulada incluyendo el estadio J y f_J la frecuencia observada para el estadio J. Con esta definición, la mediana se expresa como un número cuya parte entera corresponde al estadio y la decimal es una función medida en unidades del estadio J, estableciendo una relación de orden inequívoca.

Profundidad Mediana por Estadio:

$$PM_j = I + (TL_j/2-FAC_{i,j} + f_{i,j})/f_{i,j},$$

donde j indica el estadio para el que se realiza el cálculo; TL_j el total de larvas del estadio j capturadas en la estación para la que se realiza el cálculo, $FAC_{i,j}$ la frecuencia acumulada del estadio j hasta el nivel i, inclusive, y $f_{i,j}$ la frecuencia del estadio j en el nivel i.

	MDNA EST.	PROP. C1A	PROFUNDIDADES MEDIANA C1A	C1B	C2	C3	F1	F2	TOT.	DIA	H	LONG.	ABUND. TOTAL
Z02	1.65	0.9324	2.5	2.5	2.5	*	*	*	2.50	19	N	46.08	-2.6171
N04	1.77	0.7143	1.9	2.0	1.5	1.5	*	*	1.77	20	N	45.05	-4.4388
N05	1.59	0.8922	3.3	3.1	1.6	*	*	*	3.24	21	N	42.29	16.1522
N06	1.65	0.8727	2.9	3.3	3.3	2.3	*	*	3.04	22	N	43.23	43.0864
Z07	3.00	1.0000	4.5	*	1.5	*	*	*	4.00	24	D	43.30	-11.665
S08	*	*	*	*	*	*	*	*	*	24	N	43.33	-13.862
S09	3.50	*	*	*	4.5	*	*	*	4.50	25	D	45.05	-12.763
N14	3.46	0.5013	4.1	2.4	4.2	4.4	4.5	*	4.19	38	D	42.26	50.7826
Z15	1.66	0.8843	2.5	2.4	2.4	2.5	*	*	2.46	38	N	42.29	20.1785
Z16	3.75	0.2500	1.8	1.8	1.5	1.5	*	1.5	1.58	39	D	42.44	-2.24
N17	3.52	0.7498	2.3	1.7	2.2	2.5	2.4	2.5	2.32	39	N	42.40	83.0386
N18	3.37	0.4444	2.3	3.3	4.4	4.4	4.5	*	4.13	40	D	42.55	6.2452
Z20	3.38	1.0000	4.5	*	2.5	1.5	*	*	2.75	41	D	43.47	-7.3474
N21	3.26	0.4882	3.2	3.0	3.1	3.2	3.0	1.5	3.13	41	N	43.48	36.2643
N22	3.52	0.5089	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	*	4.50	42	D	44.31	25.1518
Z23	1.72	0.8309	2.2	2.3	2.2	2.4	3.5	*	2.20	42	N	45.27	61.4129
N24	3.45	0.4280	1.9	2.0	2.2	2.2	2.2	1.5	2.15	43	D	45.36	71.7283
N25	1.98	0.7255	3.4	2.9	3.5	3.3	3.5	*	3.35	43	N	45.36	82.9388
N26	4.04	0.1895	1.6	1.7	1.7	1.8	2.1	2.0	1.76	44	D	45.34	51.7668
N27	4.28	0.2445	3.5	3.4	3.4	3.5	3.5	*	3.45	44	N	46.02	78.6007
N28	4.71	0.9800	3.3	4.5	2.7	2.6	3.3	3.5	2.85	45	D	46.46	91.9049
N29	4.92	0.4483	2.5	2.5	2.5	3.5	3.5	3.5	3.45	45	N	46.53	46.1592
S30	2.50	0.0000	0.0	4.5	*	*	*	*	4.50	46	D	47.04	-12.763
S31	1.87	0.5455	1.9	1.7	1.9	1.8	2.3	1.5	1.85	46	N	47.48	16.6419
Z32	1.57	0.9120	3.2	2.5	2.7	4.0	*	*	2.94	47	D	47.57	34.6539
N33	4.81	0.9333	1.6	4.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.51	51	N	48.01	71.6486

Tabla 1.- Valores de las variables obtenidas para cada una de las estaciones del Crucero Holmberg 1981 según las fórmulas indicadas en el texto.

Profundidad Mediana total:

$$PM = I + (TL/2 - FAC_i + f_i)/f_i,$$

donde TL es el total de larvas capturadas en la estación para la que se realiza el cálculo, FAC_i la frecuencia acumulada hasta el nivel i, inclusive, y f_i la frecuencia en el nivel i.

Fecha de Captura:

El número de días transcurridos desde el 1° de enero de 1981.

Horario:

Toma el valor 1 para las estaciones diurnas y 2 para las nocturnas.

Zona:

Clasificadas de acuerdo a su posición con respecto a la zona de confluencia Weddell-Scotia. Se indican en la tabla por la inicial asociada al número de estación. N: norte de la zona de confluencia; S al sur y Z sobre la zona.

Se calcularon para las variables y criterios de clasificación de las estaciones indicados, las pruebas de asociación de Spearman y de comparación de medianas de Kruskal-Wallis.

Asociación entre variables (coeficiente S, de asociación de Spearman):

Fecha y Estadio Mediana

Zona norte: S = 0,84, n = 15; p < 0,001.
Zona confluencia: S = -0,07, n = 7; no significativo.

Fecha y Abundancia total

Zona norte: S = 0,59, n = 15; p < 0,025.
Zona confluencia: S = 0,64, n = 7; p < 0,100.
Zona sur: S = 0,8, n = 4; p < 0,050.
Global: S = 0,46, n=26; p < 0,025.

Fecha y Proporción de larvas Calyptopes IA

Zona norte: S =-0,10, n = 15; no significativo.
Zona confluencia: S = -0,36, n = 7; no significativo.
Global (incluye zona sur): S = -0,21, n = 24; no significativo.

Fecha y Profundidad Mediana del total de larvas capturadas

Zona norte: S =-0,17, n = 15; no significativo.
Zona confluencia: S = -0,71, n = 7; p < 0,05
Global: S = -0,11, n = 25; no significativo.

Fecha y Profundidad Mediana de Calyptopes 1A

Zona norte: S =-0,14, n = 15; no significativo.
Zona confluencia: S = -0,14, n = 7; no significativo.
Global: S = -0.07, n = 22; no significativo.

Fecha y Profundidad Mediana de Calyptopes 1B

Zona norte: S = 0,33, n = 15; no significativo.
Zona confluencia: S = 0,10, n = 7; no significativo.

Fecha y Profundidad Mediana de Calyptopes II

Zona norte: S =-0,23, n = 15; no significativo.
Zona confluencia: S = -0,14, n = 7; no significativo.

Longitud y Estadio Mediana

Zona norte: S = 0,64, n = 15; p < 0,010.
Zona confluencia: S = -0,61, n = 7; p < 0,100.
Zona sur: S =-1,0, n = 3; no significativo.

Longitud y Abundancia total

Zona norte: S = 0,63, n = 15; p < 0,010.
Zona confluencia: S = -0,61, n = 7; p < 0,105.
Zona sur: S = 0,2, n = 4; no significativo.

Longitud y Proporción de Calyptopes 1A

Zona norte: S =-0,02, n = 15; no significativo.
Zona confluencia: S = 0,21, n = 7; no significativo.
Zona sur: S = 0,2, n = 4; no significativo.

Longitud y Profundidad Mediana del total de larvas

Zona norte: S =-0,34, n = 15; no significativo.
Zona confluencia: S = 0,36, n = 7; no significativo.
Zona sur: S = -1.0, n = 3; no significativo.

Longitud y Profundidad Mediana de Calyptopes 1A

Zona norte: S =-0,27, n = 15; no significativo.
Zona confluencia: S = 0,25, n = 7; no significativo.

Longitud y Profundidad Mediana de Calyptopes 1B

Zona norte: S = 0,31, n = 15; no significativo.
Zona confluencia: S = 0,70, n = 5; p < 0,100.

Longitud y Profundidad Mediana de Calyptopes II

Zona norte: S =-0,24, n = 15; no significativo.
Zona confluencia: S = 0,71, n = 7; p < 0,050.

Estadio Mediana y Abundancia Total

Zona norte: S = 0,52, n = 15; p < 0,025.
Zona confluencia: S = -0,43, n = 7; no significativo.
Zona sur: S = -0.50, n = 3; no significativo.

Diferencias entre regiones para distintas variables (estadístico H de Kruskal Wallis y, de corresponder, prueba de Dunn):

Profundidad mediana (total)

Global: H = 0,80; p = 0,675

Profundidad mediana Calyptopes 1A, entre Zonas norte y Zona confluencia

Global: H = 0.08; p = 0,77

Profundidad mediana de larvas Calyptopes 1B, entre Zonas norte y Zona confluencia

Global: H = 4,78; p = 0,03

Profundidad mediana de larvas Calyptopes II, entre las tres zonas

Global: H = 1,78; p = 0,38

Profundidad mediana de todos los estadios, entre las tres zonas

Global: H = 1.04; p = 0,31

Estadio mediana, entre las tres zonas

Global: H = 4,02; p = 0,13

Prueba de Dunn:

Zona norte vs. zona confluencia: z = 1,98; p = 0,138
Zona norte vs. zona sur: z = 0,78; p = 0,82
Zona confluencia vs. zona sur: z =-0,60; p = 0,910

Abundancia total entre las tres zonas

Global: H = 9.82; p = 0,008

Prueba de Dunn:

Zona norte vs. zona confluencia: z = 2,26; p = 0,070
Zona norte vs. zona sur: z = 2,64; p = 0,03
Zona confluencia vs. zona sur: z = 0,92; p = 0,736

Proporción Calyptopes IA entre las tres zonas

Global: H = 5,71; p = 0,057

Prueba de Dunn:

Zona norte vs. zona confluencia: z =-1,97; p = 0,141
Zona norte vs. zona sur: z = 0,95; p = 0,71
Zona confluencia vs. zona sur: z = 2,02; p = 0,126

Profundidad mediana Calyptopes II entre las tres zonas

Global: H = 1.96; p = 0,376

Diferencias horarias para distintas variables (estadístico H de Kruskal Wallis y, de corresponder, prueba de Dunn):

Proporción Calyptopes IA

H = 0,52; p = 0,476

Estadio mediana

H = 1,63; p = 0,198

Profundidad mediana de Calyptopes IA

H = 0,754; p = 0,389

Profundidad mediana de Calyptopes IB

H = 0,161; p = 0,691

Profundidad mediana de Calyptopes II

H = 0,806; p = 0,373

Profundidad mediana total

H = 2,000; p = 0,153

Abundancia total

H = 0,955; p = 0,330

De las dócimas realizadas se desprende:

Asociaciones con la fecha de muestreo

1) el desarrollo de las larvas sólo es detectable en la región al norte de la confluencia (asociación entre fecha y estadio mediana),

2) la abundancia total se incrementa significativamente en toda la región estudiada.

3) no se detectó asociación significativa entre la fecha de muestreo y la proporción de larvas en el estadio C1A respecto del total de Calyptopes en las dos zonas analizadas por separado. El coeficiente global tampoco es significativo y es negativo.

4) no se detectaron variaciones significativas en la profundidad mediana a la que se capturaron las larvas en asociación con la fecha de muestreo en la zona norte. En la zona

de confluencia aparece una asociación negativa cona la fecha para la abundancia total de larvas.

Asociaciones con la longitud

5) en la zona norte la abundancia de larvas y el estadio mediana aumentan hacia el Oeste, en tanto que en la zona de confluencia se incrementan hacia el Este, aunque el coeficiente de asociación no resultó significativo. En la zona sur no se obtuvieron datos suficientes, aparentemente varían en el mismo sentido que en la zona norte. Estos resultados coinciden *con la* descripción realizada por Marr (1962) de los muestreos realizados por el Discovery, quien también encontró una variación longitudinal en la zona norte del Mar de Weddell.

6) la proporción de Calyptopes IA no muestra variaciones significativas con la longitud en ninguna de las regiones estudiadas, ni en el conjunto.

7) las profundidades medianas en las que se capturaron las larvas no muestran variación con la longitud. La profundidad de captura desagregada por estadios no arrojó resultados significativos en ninguna de las regiones estudiadas, salvo las larvas Calyptopes II que fueron capturadas a menor profundidad hacia el Este en la zona de confluencia.

8) La asociación entre la profundidad de captura del total de larvas muestra tendencias opuestas en las zonas norte y de confluencia. En la primera aumenta hacia el Este, en tanto que en la segunda lo hace hacia el Oeste; la variación en la zona sur (con muy pocas observaciones) tiene la misma tendencia que en la zona norte.

Diferencias entre regiones en los valores de distintas variables

9) la profundidad mediana del estadio Calyptopes 1B resultó significativamente mayor en la zona norte que en la zona de confluencia. Las restantes profundidades medianas por estadio no arrojaron resultados significativos.

10) el estadio mediana resultó mayor en la zona norte que en la zona de confluencia, mientras que no mostró diferencias entre las zonas norte y sur. Las estaciones de la zona de confluencia presentaron estadios mediana por debajo de las de la zona sur (aunque no significativamente diferentes).

11) La abundancia total resultó significativamente diferente en forma global. Las comparaciones entre zonas indican que en la zona norte las larvas son significativamente más abundantes que en las otras dos.

12) la proporción de larvas Calyptopes IA resultó más alta en la zona de confluencia que en las otras dos,

no existiendo diferencia significativa entre las zonas norte y sur.

Otras asociaciones:

13) el estadio mediana resulto asociado positivamente con la abundancia total en la zona norte y negativamente en la zona de confluencia.

Diferencias horarias en los valores de distintas variables

14) no se observaron diferencias horarias significativas en ninguna de las variables estudiadas.

Análisis de ordenación

Los métodos de ordenación fueron aplicados para obtener una clasificación de las posiciones de las estaciones en los espacios definidos por la abundancia de larvas de *E. superba* en las profundidades estudiadas y por las propiedades físicas del agua a las mismas profundidades.

Las variables físicas fueron medidas mediante equipos CTD y XBT, a partir de cuyos registros se obtuvieron los valores correspondientes a cada muestra, por integración de los valores obtenidos en forma continua en el intervalo de profundidades muestreado.

Se realizaron análisis de racimos de las estaciones, definiendo las variables:

$x_{i,j}$, e $y_{i,j}$, donde el subíndice i indica el número correlativo de estación y el subíndice j recorre el total de las combinaciones profundidad-estadio (CI, CII, CIII y FI de *E. superba*) en cada estación para la variable x y los datos de salinidad y temperatura a las distintas profundidades para la variable y. No tenemos en cuenta, en los resultados presentados aquí, la diferenciación en estadios CIA y CIB porque los resultados del agrupamiento son idénticos ya se las tenga o no en cuenta (una consecuencia de la selección de distancia).

En el espacio definido por las abundancias de larvas en cada estadio y profundidad se introdujo la distancia de Chi^2, seleccionada *a priori* por tratarse de una distancia entre distribuciones que, al ser pesada por la abundancia total en cada estación permite la representación simultánea de los datos obtenidos en el espacio de los sitios de observación y en el de los estadios de desarrollo (Lebart et al. 1979). Al construir esta representación doble se obtiene la distancia entre distribuciones de Hellinger que es simétrica y satisface todos los requisitos para la construcción de un espacio métrico (Borovkov 1992). De este modo se obtiene una representación de los datos que responde a la naturaleza de la variable utilizada

(cuentas de eufausiáceos clasificados por especie y estadio) y que podría ser expresada en forma equivalente como "las abundancias de cada estación en los estadios".

Además, la utilización de métricas basadas en distancias entre distribuciones hace que las representaciones obtenidas sean independientes de las abundancias totales en cada estación; una propiedad de suma utilidad en este caso ya que, para el mismo conjunto de datos, hemos podido demostrar la existencia de diferencias significativas entre capturas nocturnas y diurnas (ver más abajo). De este modo se elimina una fuente de error capaz de enmascarar por completo los resultados.

La distancia de Chi² entre los puntos i e i' se define como (Lebart et al. 1979):

$$d^2(i,i') = \sum_{j=i}^{p} (1/f_{.j})(f_{ij}/f_{ij}-f_{ij'}/f_{.j'})^2,$$

donde el punto en los subínices indica la suma desde i=1 hasta n (total de observaciones).

La distancia así definida tiene además la propiedad de ser invariante respecto de la unión de categorías de clasificación que son siempre arbitrarias en alguna medida. Esta invariancia implica que al combinar dos puntos (estaciones en este caso) para formar uno solo sumando las observaciones correspondientes a cada variable, el resto de las distancias no se verá afectado.

El análisis fué realizado utilizando el criterio de la varianza mínima para el agrupamiento de las estaciones por producir grupos más compactos (esto es: menor cantidad de grupos mejor definidos) y más estables frente a la supresión aleatoria de estaciones y a la combinación de las mismas, manteniendo los criterios utilizados en la selección de la distancia.

En la figura 24 se presenta el resultado del agrupamiento indicando, además de los identificadores de cada estación, la zona en la que se encuentran con respecto a la confluencia Weddell-Scotia. Cabe notar que en este análisis se eliminaron las estaciones sin larvas capturadas o donde no se obtuvieron muestras en todos los niveles. Es notable en la figura la formación de un grupo de estaciones mayoritariamente pertenecientes a la zona de confluencia, lo que sugiere que la distribución espacial de las larvas de *E. superba* está influenciada por su presencia.

La asociación entre las clasificaciones de estaciones obtenidas sobre la base del agrupamiento realizado y su posición respecto de la confluencia Weddell-Scotia puede ser sometida a pruebas de significación, combinando en una tabla de contingencia las clasificaciones obtenidas mediante ambos

criterios (análisis de racimos y posición relativa).

A este fin se compararon los grupos de estaciones obtenidos a partir del ordenamiento en base a los números de larvas observados en cada estación (dendrograma de la figura 24) con su posición respecto de la zona de confluencia. El número de grupos a comparar se limitó a dos por cada clasificación a fin de obtener un número de observaciones esperado bajo la hipótesis nula de independencia entre los criterios de clasificación, compatible con la dócima estadística a utilizar.

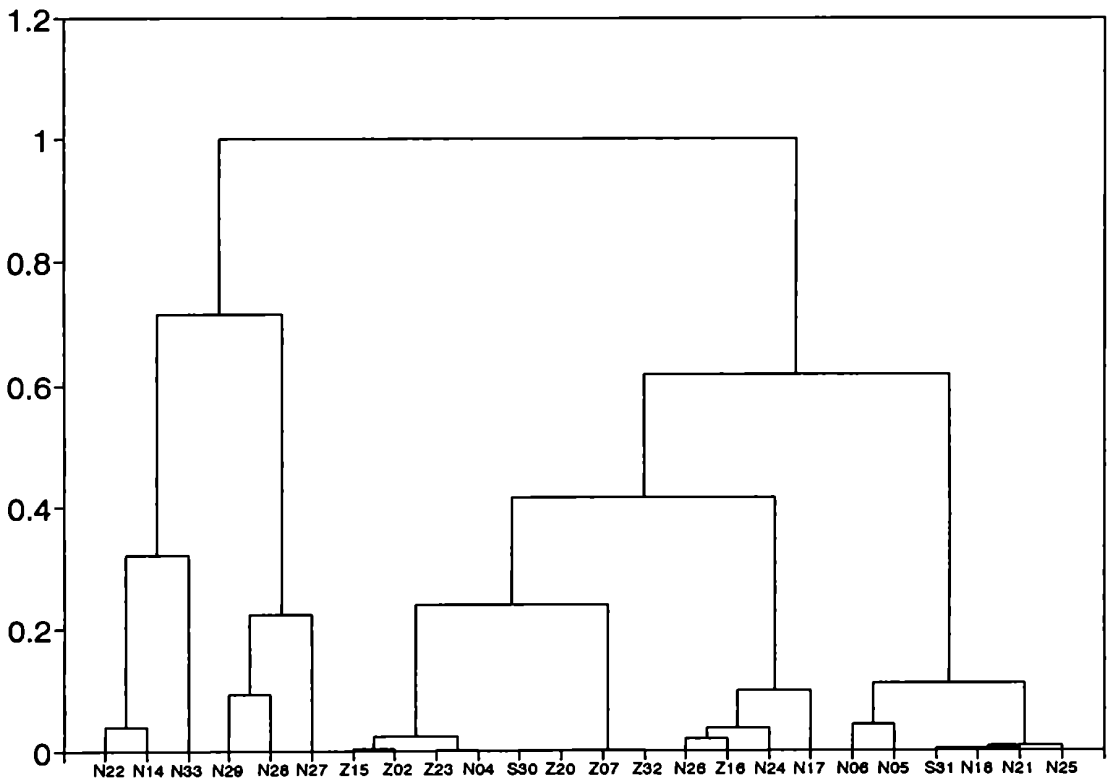

Figura 24.- Dendrograma de la clasificación de estaciones del crucero Homberg 81 utilizando las variables derivadas de la abundancia de larvas de *Euphausia superba* en los distintos niveles de muestreo. La posición de las estaciones se indica mediante la letra que precede al número (N = norte, S = sur y Z = zona de confluencia).

Por esa razón, las pruebas se asociación se llevaron a cabo combinando en una sola categoría las estaciones obtenidas al Sur y en la zona de confluencia. En el ordenamiento

obtenido en base a números de larvas se utilizaron solamente los dos grupos de mayor nivel por lo que puede afirmarse que se trata de una prueba conservativa.

Se obtuvieron los siguientes resultados para el número de estaciones en cada categoría:

	Grupo I	Grupo II
Norte	6	9
Confluencia+Sur	0	9

El estadístico G resultó, luego de aplicar la corrección de Williams (Sokal y Rohlf 1981) apropiada para las pruebas de independencia en tablas de 2 x 2: G = 6,19 (p=0.012). Si se aplica la corrección de Yates (demasiado conservadora, Sokal y Rohlf 1981) resulta: G = 3,42 (p=0.06).

Este resultado indica que la distribución espacial de los estadios larvales de *E. superba* en la región norte de Islas Orcadas está significativamente

Utilizando el mismo método se compararon los resultados de este ordenamiento con los obtenidos a partir de las propiedades locales de las estaciones (temperatura y salinidad en cada nivel de muestreo) sin que en ninguna de las combinaciones de distancias, índices o métodos de agrupamiento se obtuviera alguna asociación significativa con el agrupamiento de estaciones sobre la base de sus larvas.

La principal conclusión de este análisis es que la composición y/o abundancia y/o disposición vertical de las larvas en estudio está más influenciada por el origen de las masas de agua muestreadas que por los valores locales de los parámetros fisicoquímicos; serían las características regionales antes que las locales las que determinan las características de las poblaciones de larvas.

Análisis factoriales

Los métodos factoriales utilizados para el análisis de este conjunto de datos se basan en la proyección de las observaciones, consideradas como puntos en un espacio multidimensional, sobre sus ejes y un nuevo sistema obtenido por rotación y traslación del sistema original (definible mediante una transformación lineal). La suma de los cuadrados de las diferencias entre los puntos y su media se descompone según un nuevo sistema de ejes ortogonales que se construye bajo la condición de que la suma de cuadrados correspondiente a cada eje sea máxima.

La representación en el nuevo sistema de ejes coordenados se utiliza como método descriptivo para el análisis de los resultados en un espacio de menor dimensionalidad pero con

máxima variabilidad asociada o como herramienta para definir nuevas variables que responden a las direcciones de mayor variabilidad.

La descomposición se logra diagonalizando la matriz de varianzas-covarianzas y la suma de cuadrados correspondiente a cada eje se mide a través del autovalor correspondiente. Por tratarse de estadísticas muestrales aditivas, la distribución asintótica de los autovalores es normal (Borovkov, 1992), pero se desconoce su comportamiento para muestras pequeñas. Morrison (1976) presenta el cálculo de intervalos de confianza para los autovalores, y una docima de máxima verosimilitud para la hipótesis nula de igualdad entre autovalores intermedios y consecutivos. Dado que las pruebas indicadas requieren que los datos se extraigan de una población multinormal y que las muestras sean grandes hemos preferido utilizar métodos indirectos para estudiar la significación de las representaciones obtenidas y la eventual asociación entre los ejes con mayor variabilidad y diversos factores ambientales.

A este fin utilizaremos pruebas no paramétricas, teniendo en cuenta para el cálculo de los valores críticos que la distribución sobre cada uno de los ejes es independiente de los demás (Morrison, 1976) lo que permite construir dócimas independientes para cada uno de los ejes.

Análisis de componentes principales

Se realizó utilizando la métrica euclídea sobre las cuentas de larvas de *E. superba* en los cuatro niveles de muestreo bajo la transformación logarítimica que, como se demuestra más abajo, es capaz de normalizar este conjunto de datos. En la descomposición de la varianza total se obtuvieron los resultados que se presentan en la tabla 2; el histograma correspondiente se encuentra en la figura 25.

		Porcentajes varianza	
Ord	Autovalor	explicada	acumulada
1	10.05799	41.91	41.91
2	4.41756	18.41	60.31
3	3.86081	16.09	76.4
4	1.91873	7.99	84.4
5	1.27146	5.3	89.69
6	0.69286	2.89	92.58
7	0.50121	2.09	94.67
8	0.37198	1.55	96.22

Tabla 2. Autovalores y porcentajes de varianza asociados con las seis primeras componentes principales obtenidas a partir de las cuentas de larvas de *E. superba* en los cuatro niveles muestreados en las estaciones del crucero Holmberg 1981, bajo la transformación logarítmica

ESTACION	I	II	III	IV	V	VI
N04	-0.8145	0.1305	0.1901	0.0112	0.1250	-0.0390
N05	-0.4377	-0.4054	0.2287	-0.0008	0.1929	0.1532
N06	0.1605	-0.7986	0.1418	-0.1493	0.2046	0.2000
N14	0.1605	-0.1950	-0.7337	0.3358	-0.2156	-0.1649
N17	1.0337	-0.1895	0.3480	0.2126	-0.1579	-0.0662
N18	-0.7163	0.2468	-0.2769	0.1297	0.0847	0.0283
N21	-0.0066	0.0042	0.2171	-0.1550	0.2289	0.0652
N22	-0.4930	0.2785	-0.9952	0.4318	-0.1170	0.0083
N24	0.8296	-0.1441	0.4658	0.1595	-0.1445	-0.1620
N25	0.7370	-0.2452	-0.7369	-0.1547	0.1337	0.1580
N26	0.4172	0.1439	0.5382	0.3809	-0.1780	-0.1657
N27	0.8334	0.2538	-0.0335	-0.5996	0.3364	-0.1074
N28	1.0284	0.7594	-0.4716	-0.1220	-0.0639	0.1177
N29	0.2973	0.6799	-0.0349	-0.5573	-0.0624	-0.1930
N33	0.5982	0.7075	0.5395	0.4618	0.0034	0.4177
S08	-0.9784	0.3313	0.1255	-0.0851	0.1242	-0.1242
S09	-0.9689	0.3249	0.0867	-0.0708	0.1207	-0.1327
S30	-0.9719	0.3135	0.0962	-0.0647	0.1260	-0.1169
S31	-0.4431	0.0394	0.2252	0.1254	0.1734	0.0736
Z02	-0.7170	-0.1699	0.1804	-0.5476	-0.8456	0.2263
Z07	-0.9504	0.3034	0.1074	-0.0361	0.1292	-0.1251
Z15	-0.2339	-0.3446	0.0891	-0.0415	-0.0511	-0.2131
Z16	-0.7690	0.2120	0.2550	0.0800	0.0827	-0.0367
Z20	-0.8576	0.2448	0.0637	-0.0220	0.0786	-0.1667
Z23	0.5249	-0.8175	-0.0251	0.1037	-0.0326	-0.2276
Z32	-0.1818	-0.6942	-0.2824	-0.0464	0.0951	0.2189

Tabla 3.- Coordenadas de las estaciones del crucero Holmberg 1981 en las seis primeras componentes principales.

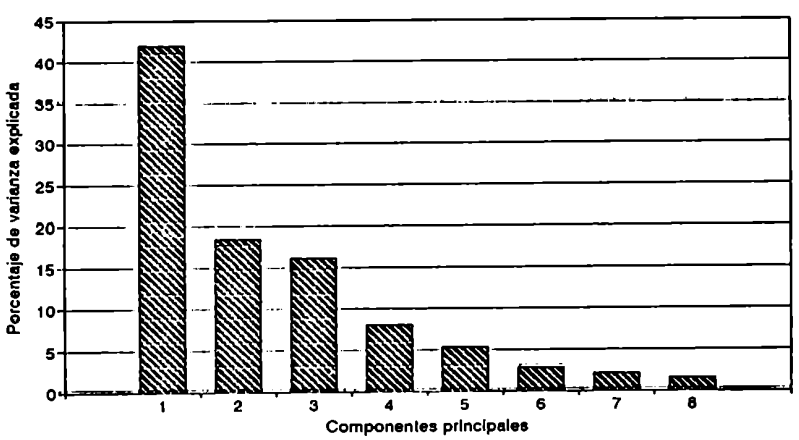

Figura 25.- Distribución de la varianza asociada con los seis primeros ejes principales de las observaciones de larvas de *E.superba* en el crucero Holmberg 81, bajo la transformación logarítmica.

En la figura 26 se presentan las posiciones de las estaciones en el espacio de las dos primeras componentes principales y en la tabla 3 las coordenadas de las estaciones en las seis primeras componentes principales.

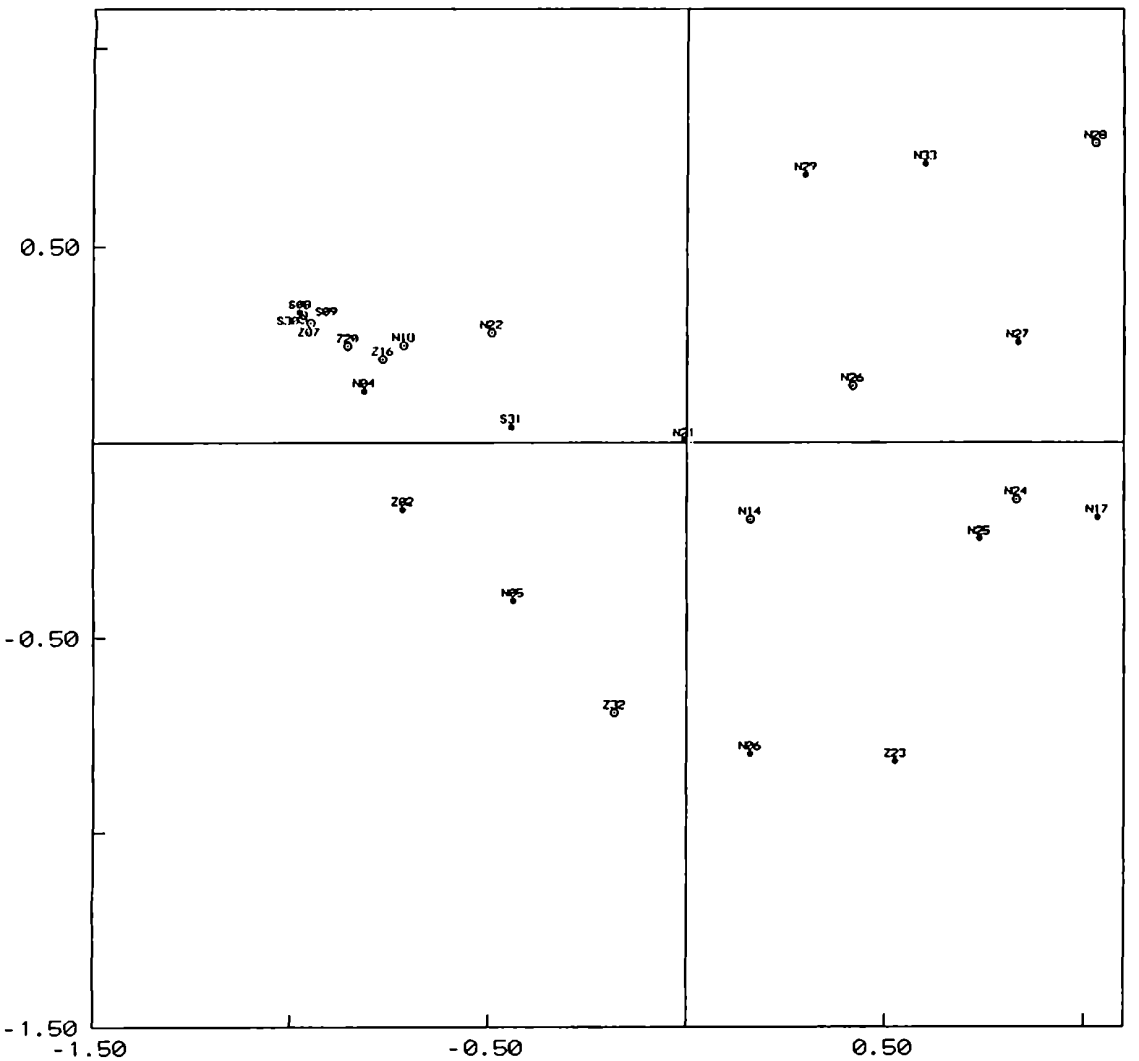

Figura 26.- Posición de las estaciones sobre los dos primeros ejes principales. El primero representado sobre las abscisas y el segundo sobre las ordenadas.Las letras en los indicadores del número de estación determinan su posición respecto de la zona de la confluencia Weddell-Scotia (N = norte, S = sur, Z = zona de confluencia). Las estaciones diurnas se indican mediante un círculo vacío y las nocturnas mediante un circulo lleno.

Los factores asociados con los componentes principales fueron estudiados teniendo en cuenta la existencia de tres zonas geográficas identificables en el conjunto de datos. De este modo se obtuvieron coeficientes de asociación entre factores y ejes principales. Se tuvo en cuenta no sólo el valor numérico de la asociación global sino también el requisito de que, para ser considerado como asociado con uno de los ejes, el coeficiente obtenido debe conservar su signo a través de las tres regiones. Esta condición es necesaria debido a la configuración no balanceada del muestreo respecto de las zonas.

Del simple examen de la representación de la figura 26 no surgen grupos de estaciones claramente diferenciados ni un ordenamiento relacionado con la posición de las mismas respecto de la Confluencia Weddell-Scotia de naturaleza semejante a la puesta en evidencia por el análisis de racimos (clusters).

Finalmente, se estudió el valor de las componentes principales en las distintas zonas, comprobando la existencia de diferencias significativas mediante la prueba de Kruskal Wallis.

Primer componente principal:

El coeficiente de asociación de Spearman, calculado para las capturas totales por estación y la primera componente principal resultó $S = 0,9911$ ($p < 0,001$) para el total de la región en estudio y también significativo para cada una de las regiones tomadas por separado ($S_n = 0,98$, $p < 0,001$; $S_c = 0,96$, $p < 0,005$ y $S_s = 1.00$, $p < 0,05$). Este resultado indica que la principal fuente de variabilidad en los datos está asociada con la abundancia total, una característica indeseable ya que enmascara las relaciones entre zonas, profundidades y estadios que revisten mayor interés.

La dócima de Kruskal-Wallis, aplicada a los valores de la primer componente correspondientes a las estaciones tomadas al norte, sobre la zona de confluencia y al sur de esta última arrojó un resultado significativo ($H=11,23$, $p = 0,004$ con dos grados de libertad). La prueba de Dunn para todas las comparaciones posibles, corregida para obtener un error de tipo I de 0,05 en tres dócimas simultáneas indicó como significativamente distintas, en cuanto a su posición sobre el primer eje principal, a las zonas sur y norte; un hecho concordante con el análisis realizado más arriba para la abundancia total.

Segunda componente principal:

Presentó asociaciones solamente con la fecha de muestreo y la longitud, en ambos casos positivas y que tampoco resultan de interés. No arrojó diferencias significativas para las zonas.

El porcentaje de varianza remanente es ya demasiado bajo como para que el estudio de los ejes de orden superior pueda resultar de alguna utilidad.

Análisis de Correspondencias (Factorial de correspondencias).

El método es básicamente un análisis de *compo*nentes principales pero realizado sobre los perfiles de *las* observaciones. Estos se definen como:

$p_{i,j} = X_{i,j}/T_i$, para los perfiles línea (estaciones en este caso), donde $p_{i,j}$ es el valor del perfil de la observación i para la variable j; $x_{i,j}$ la cuenta de individuos de la variable j obtenida para la .pm1

observación i y $T_i = \sum_j X_{i,j}$

En forma análoga se definen los perfiles columna, que corresponden a las distribuciones de cada una de las variables en los puntos de observación. Utilizando la distancia de Chi² las representaciones que se obtienen extrayendo las direcciones a lo largo de las cuales la variabilidad es máxima son equivalentes ya se representen los puntos de observación (estaciones) en el espacio de las variables (estadios) o las variables en el espacio de las observaciones. Esta propiedad, juntamente con la invariancia respecto de fusiones o divisiones de categorías discutida más arriba para la distancia de Chi², facilita el análisis de los resultados y la identificación de factores asociados con los ejes de mayor variabilidad.

		Porcentajes varianza	
Ord	Autovalor	explicada	acumulada
1	0.22389	33.14	33.14
2	0.18509	27.4	60.54
3	0.10178	15.07	75.61
4	0.04606	6.82	82.42
5	0.03404	5.04	87.46
6	0.02371	3.51	90.97
7	0.01961	2.9	93.88
8	0.01225	2.07	95.95

Tabla 4. Autovalores y porcentajes de varianza (inercia) asociados con los seis primeros ejes de correspondencias obtenidos a partir de las cuentas de larvas de *E. superba* en los cuatro niveles muestreados en las estaciones del crucero Holmberg 1981, bajo la transformación logarítmica.

El análisis de correspondencias fué realizado, al igual que en el caso de las componentes principales, sobre los datos transformados logarítmicamente aunque utilizando 1,1 como término constante para evitar utilizar números negativos en la métrica de Chi² y utilizando las observaciones de *E. superba* en los cuatro niveles de muestreo:

$$y_{i,j} = \ln (p_{i,j} + 1,1)$$

En la figura 27 se encuentra el histograma correspondiente a la tabla 4 de autovalores y participación en la suma de cuadrados total del análisis realizado.

En las figuras 28 y 29 se presentan las representaciones de variables y estaciones en los planos definidos por el eje 1 con los ejes 2 y 3. En la figura 30 se representan los mismos elementos en el plano de los ejes 2 y 3. En la tabla 5 se encuentran los valores de las estaciones y variables para cada uno de los ejes de correspondencias.

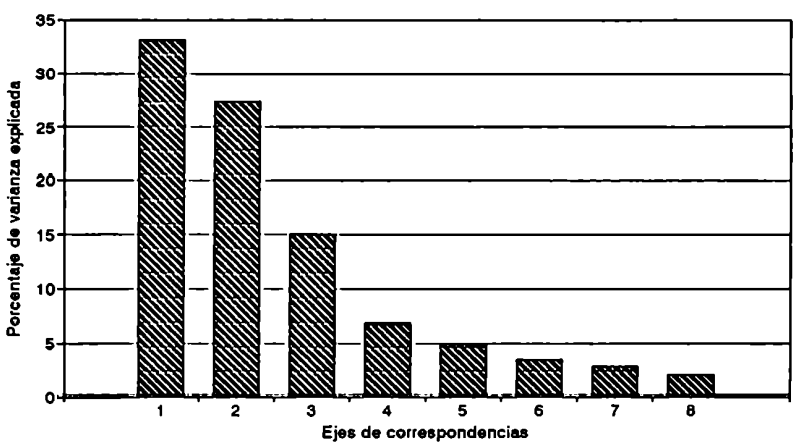

Figura 27.- Distribución de la varianza asociada con los seis primeros ejes de correspondencias de las observaciones de larvas de *E.superba* en el crucero Holmberg 1981, bajo la transformación logarítmica.

ESTADIO	I	II	III	IV	V	VI
N1-C1	-0.18541	0.542062	-0.21795	0.141684	-0.18217	-0.10076
N1-C2	-0.01512	0.266823	-0.26071	0.080144	-0.09185	-0.12349
N1-C3	0.285241	0.08233	-0.3119	0.004951	0.105736	-0.08517
N1-F1	0.811353	-0.01701	-0.60551	0.074982	0.057491	0.227157
N1-FT	0.781452	0.049931	-0.6645	0.105409	-0.0332	0.256333
N2-C1	-0.2747	0.462294	0.151316	-0.31685	-0.15577	0.140898
N2-C2	-0.11601	0.24345	0.179647	-0.35701	0.043296	0.017848
N2-C3	0.254339	0.07571	0.091039	-0.15499	0.104869	-0.29766
N2-F1	0.64756	-0.1544	-0.15176	-0.02457	0.108027	-0.01665
N2-FT	0.645931	-0.13432	-0.18162	-0.02214	0.068455	-0.00341
N3-C1	-0.39032	0.458512	0.364888	0.519923	-0.1336	0.085412
N3-C2	-0.03441	0.134928	0.339895	0.28242	0.390265	-0.10002
N3-C3	0.408148	-0.33229	0.421662	0.014096	0.017529	-0.02767
N3-F1	0.607332	-0.57265	0.587538	0.039295	-0.12459	0.117481
N3-FT	0.607837	-0.5734	0.588059	0.038671	-0.12547	0.117878
N4-C1	-0.83054	-0.17821	-0.16354	0.002597	0.432771	0.340614
N4-C2	-0.85662	-0.65144	-0.16732	-0.00918	0.107455	-0.11127
N4-C3	-0.66092	-0.76599	-0.16473	-0.05683	-0.04324	-0.21211
N4-F1	-0.46292	-1.06455	-0.26432	0.041404	-0.37727	0.047203
N4-FT	-0.48498	-1.07162	-0.27502	0.064913	-0.42493	0.030405

Tabla 5.- Coordenadas de las estaciones y de las variables utilizadas en su construcción para los datos del crucero Holmberg 1981 en los seis primeros ejes de correspondencias.

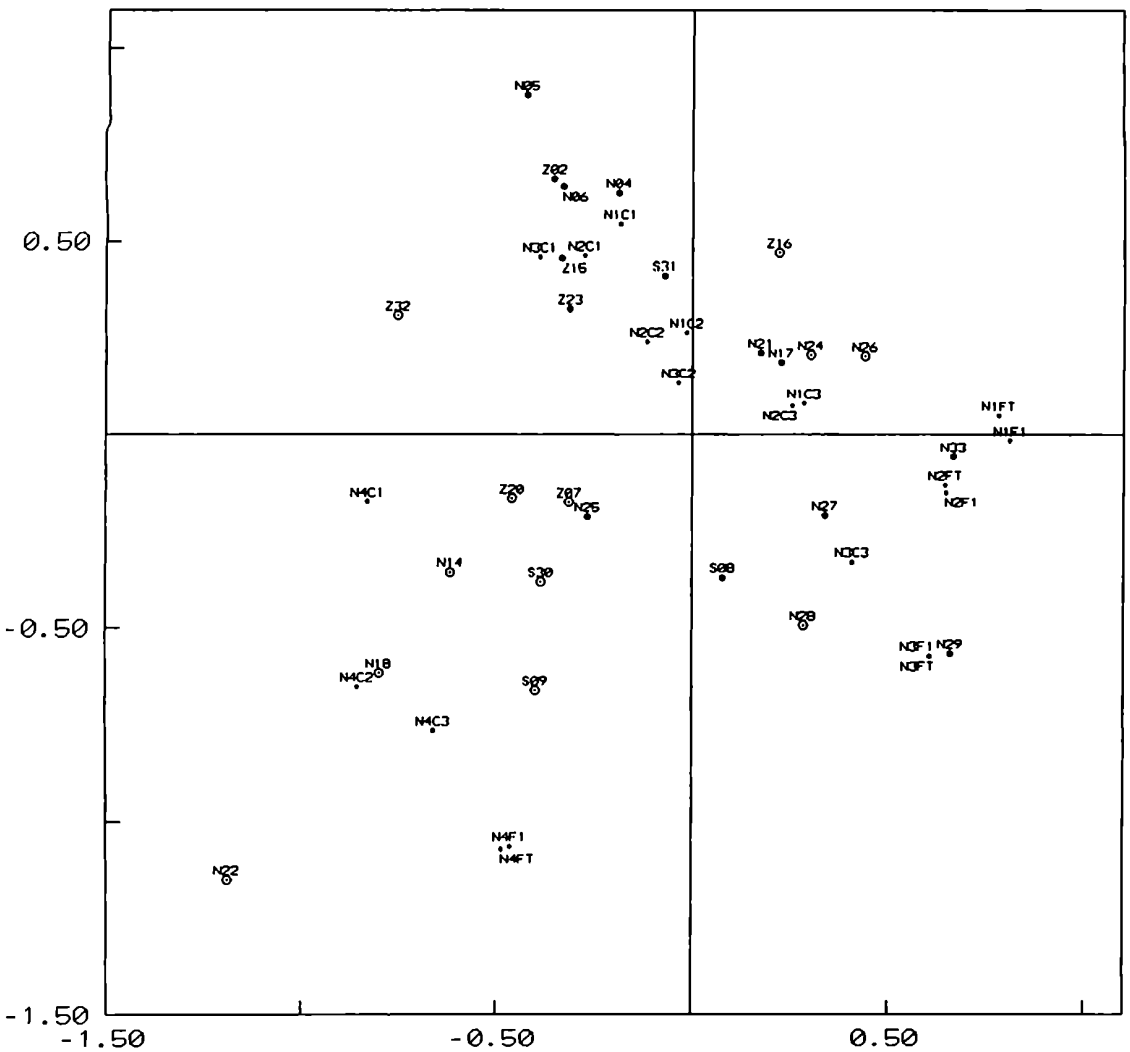

Figura 28.- Posición de las estaciones y las variables derivadaa de las cuentas de larvas en la representación sobre los ejes de correspondencias. El primero representado sobre las abscisas y el segundo sobre las ordenadas.Las letras en los indicadores del número de estación determinan su posición respecto de la zona de la confluencia Weddell-Scotia (N = norte, S = sur, Z = zona de confluencia). Las estaciones diurnas se indican mediante un círculo vacío y las nocturnas mediante un círculo lleno.

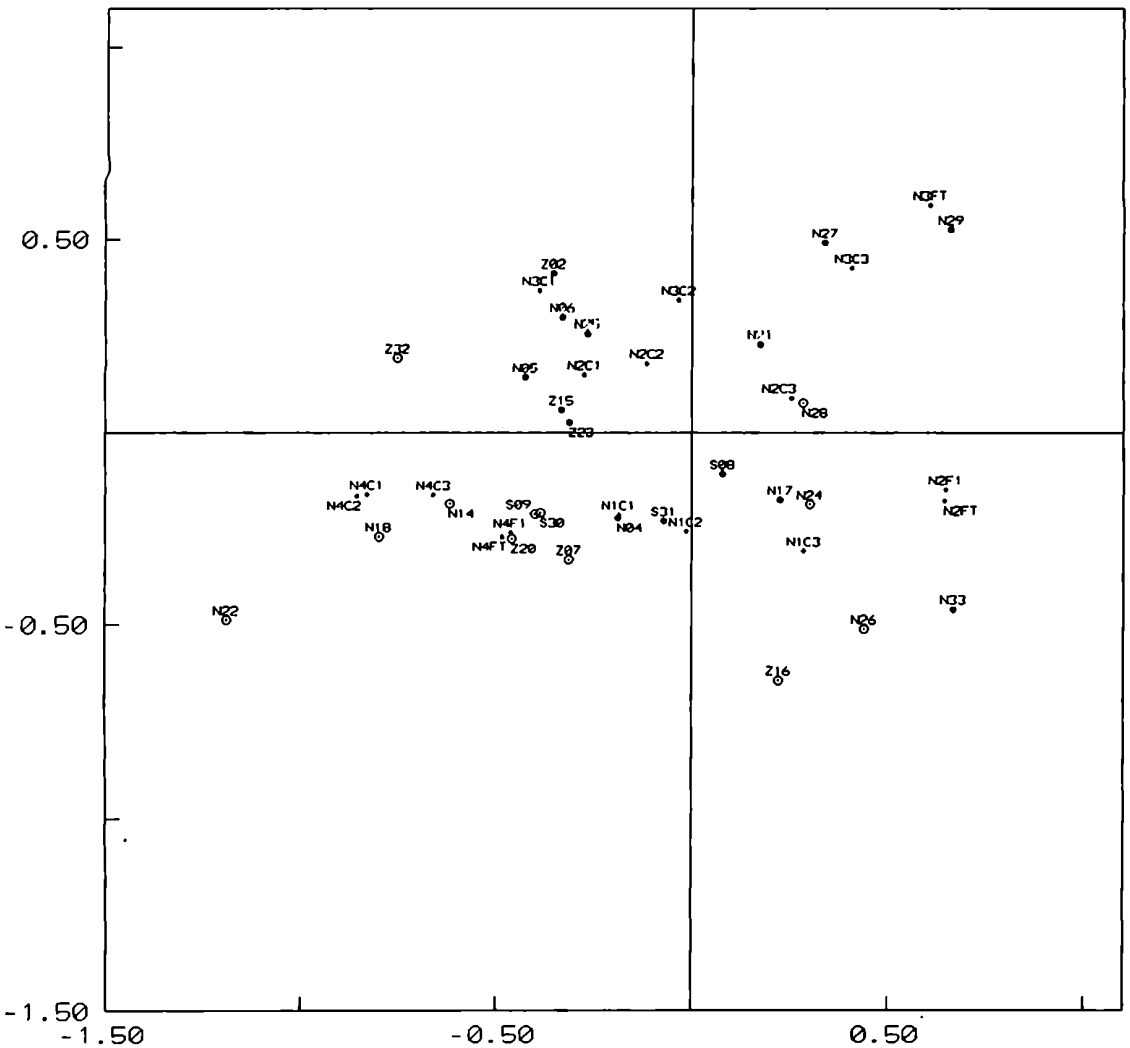

Figura 29.- Posición de las estaciones y las variables derivadas de las cuentas de larvas en la representación sobre los ejes de correspondencias. El primero representado sobre las abscisas y el tercero sobre las ordenadas. Signos y abreviaturas como en la figura 28.

En la inspección de las representaciones en los ejes coordenados se tuvo en cuenta no sólo la formación de grupos sino también las mayores o menores correlaciones entre las observaciones o las variables con los ejes de correspondencias.

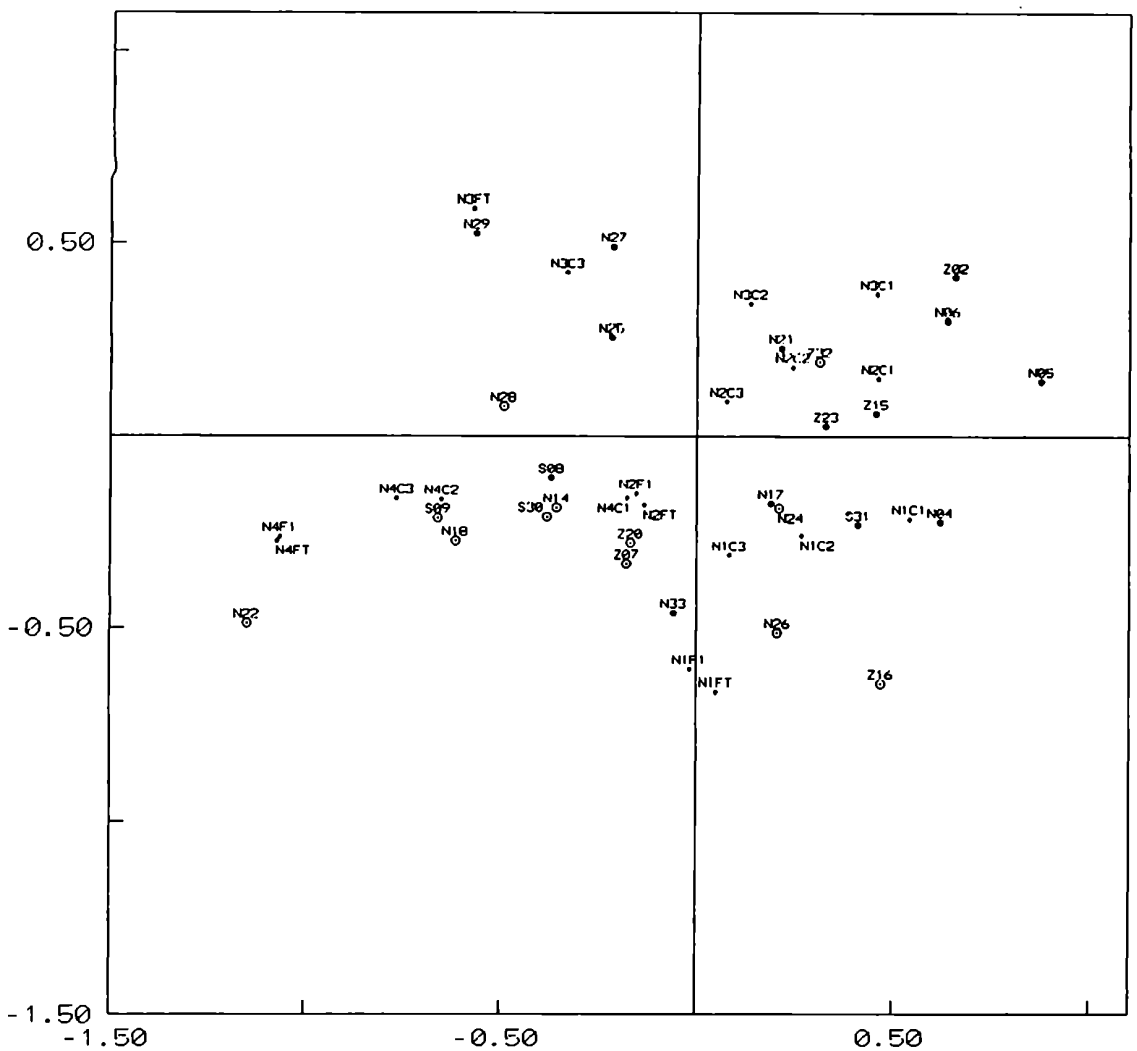

Figura 30.- Posición de las estaciones y las variables derivadas de las cuentas de larvas en la representación sobre los ejes de correspondencias. El segundo representado sobre las abscisas y el tercero sobre las ordenadas. Signos y abreviaturas como en la figura 28.

La identificación de factores asociados con los ejes de correspondencias se realizó siguiendo los mismos criterios utilizados en el caso del análisis de componentes principales para las asociaciones entre factores y variables y diferencias entre zonas.

Se ha retenido el requisito de mantener el

mismo signo del coeficiente en, al menos, las zonas norte y de confluencia así como en los dos horarios de muestreo.

La prueba de Kruskal-Wallis fué aplicada sucesivamente a los valores de los ejes en las distintas zonas, horarios, estadios y profundidades, utilizando como valor crítico el que se obtiene corrigiendo por el número de las comparaciones realizadas.

La representación de variables y estaciones en *el primer* par de ejes de correspondencias revela la presencia de un sólo grupo que se diferencia claramente del resto, formado por las variables correspondientes al nivel de muestreo más profundo (200 a 100 m). Por otra parte, las estaciones nocturnas y las diurnas aparecen alineadas según ejes perpendiculares, indicando la importancia del factor horario en la variabilidad total de los datos. Las restantes representaciones no permiten identificar ningún grupo de variables u observaciones.

Las asociaciones y comparaciones entre grupos de observaciones o variables permiten atribuir la variabilidad total observada a distintos factores, que discutiremos para cada uno de los ejes.

Primer eje de correspondencias

El primer eje presenta coeficientes de asociación altos y del mismo signo con las variables estadio mediana y con las profundidades mediana de larvas Calyptopes IA, Calyptopes II y total de larvas.

El coeficiente S, calculado para este eje y el estadio mediana en las estaciones diurnas y nocturnas, arrojó resultados altos y del mismo signo (S_d = 0,420, $p < 0,1$; S_n = 0,962, $p < 0,001$). En cambio, los coeficientes de asociación para las profundidades medianas de las larvas son bajos y de signos contrarios en los distintos horarios.

Las pruebas de Kruskal-Wallis sobre el primer eje de correspondencias no arrojaron diferencias entre zonas pero sí un valor alto al comparar estaciones diurnas contra nocturnas (H_1=3,06, p=0,08).

El factor que puede ser asociado con la principal fuente de variabilidad en todas las estaciones responde al grado de desarrollo de las larvas. Asimismo el primer eje discrimina entre estaciones diurnas y nocturnas pero no respecto de las distintas zonas.

Segundo eje de correspondencias

Las asociaciones altas de este eje se dan con las variables relacionadas con la profundidad de las larvas, en particular con respecto a la profundida mediana del total de

larvas. La misma asociación, medida en las estaciones realizadas de día y de noche indica que la tendencia se mantiene: S_d=-0,82; S_n=-0,30. La prueba de Kruskal-Wallis para las zonas y para los horarios de muestreo resultó en estadísticos altos: H_z=4,52, p=0,1; H_h=4,89.

Las relaciones de este eje se dan con la profundidad y discrimina entre zonas y horarios.

Tercer eje de correspondencias

Este eje no presenta asociaciones consistentes con ninguno de los factores estudiados. El estadístico de Kruskal-Wallis, bajo para las diferencias entre zonas, es muy elevado para las diferencias horarias: H_3=7,71, p=0,006.

Cuarto eje de correspondencias

No presenta asociaciones con ninguna de las variables, pero sí un valor alto del estadístico de Kruskal-Wallis (H_4=4,92, p=0,08) para las diferencias entre zonas y un valor bajo para las diferencias horarias.

En este punto se suspendió la búsqueda de factores o variables asociadas con los ejes en vista del bajo porcentaje de varianza explicada por cada uno de los ejes restantes.

Del análisis de correspondencias surge, además de las asociaciones indicadas más arriba la importancia del factor horario como fuente de variabilidad en los datos ya que las estaciones nocturnas y diurnas son discriminadas por los tres primeros ejes (75,6 % de la varianza explicada). Las diferencias entre zonas se encuentran en relación con los ejes 2 y 4 (48,2 % de la varianza).

La existencia de una relación entre la estructura oceanográfica y las propiedades de la población de larvas de *E. superba* durante el crucero que analizamos aquí se pone en evidencia a través del resultado significativo para la asociación entre la clasificación de estaciones sobre la base de los datos biológicos y la realizada utilizando a la posición de las masas de agua y circulación descriptas para el área por Foster y Middleton (1984) y es abonada además por las diferencias halladas entre las variables definidas para las estaciones en las distintas zonas.

Existen otras fuentes de variabilidad que afectan los resultados y que no pueden ser aisladas: distribución espacial de las larvas, variaciones temporales, eventos de predación y, en general, la historia previa de la masa de agua que es muestreada en cada estación introducen errores no controlados. No se ha detectado variabilidad asociada con parámetros ambientales locales, excepto el horario de muestreo.

Estas fuentes de error no impiden la formulación de un mecanismo que explique el conjunto de resultados obtenido hasta aquí sobre la base de los movimientos conocidos de las masas de agua en la región y al distinto papel que juegan en relación con el ciclo ontogenético de *E. superba*.

La incidencia de factores locales que actúen a escala individual no ha sido confirmada con los datos disponibles para las variables salinidad y temperatura. Esto significa que no ha sido posible detectar la existencia de preferencias por determinados valores dentro de los rangos observados en la zona en estudio. Sin embargo debemos reiterar las dificultades prácticas que impiden separar los efectos producidos por las variables ambientales de los que son consecuencia de estructuras oceanográficas. Por ejemplo, frente a la presencia de una termoclina profunda en asociación con poblaciones de larvas de determinadas características, no es posible determinar experimentalmente si estas características son consecuencia de un proceso a escala individual (preferencia de las larvas, eliminación de las mismas, etc.) o de la circulación de agua, que también está asociada con la presencia de la termoclina.

En nuestro caso, esta situación se da también con respecto al borde de hielo, cuya presencia es consecuencia de la circulación pero que también tiene efectos a escala local e individual y ha sido propuesto como determinante de la presencia de larvas, por ejemplo, *E. superba* (Ruud 1932, Mackintosh 1972, Fedotov y Menshenina 1990).

La situación oceanográfica general en el área puede considerarse como "normal". No se registraron episodios de circulación de agua a través de la zona de convergencia tanto en la zona de la Península como en Islas Georgias y en la región en estudio (datos obtenidos durante el crucero Holmberg 1981 y Foster y Middleton 1984)

En la región estudiada la zona que hemos definido como Norte, forma parte de la zona sur de la Corriente Circumpolar. Recibe aguas (ver más arriba) superficiales provenientes de la región de la Península Antártica, más específicamente del Mar de la Flota. En el extremo norte, donde se ubican las estaciones 33 y 29 es posible que las aguas provengan del Pasaje Drake y, ocasionalmente, del norte de la convergencia antártica, situación que ha sido observada en 1994 y 1995 (resultados en preparación de los cruceros Holmberg 1994 y 1995), pero no en 1981 (Foster y Middleton 1984).

La zona de confluencia está formada por aguas de la banda externa del Giro del Mar de Weddell que provienen de la circulación del talud del Mar de Weddell, y que forma hacia el este numerosos remolinos (Foster y Middleton 1984); la zona sur corresponde a aguas de la circulación interior del Mar de Weddell, sin aportes de la Corriente Circumpolar. Las aguas de

plataforma del Mar de Weddell no intervienen en el giro (Deacon 1979).

La asociación positiva hallada para la fecha y la abundancia total en todas las regiones estudiadas, se explica teniendo en cuenta que el proceso de reproducción se encuentra aún en desarrollo, por lo que el reclutamiento a las poblaciones superficiales supera las pérdidas por mortalidad y migración, confirmando que el área y estudiada es una de las áreas de reproducción de *E. superba* durante el total del período estudiado.

Las poblaciones de larvas de *E. superba* en la zona de confluencia poseen características distintivas respecto de las otras regiones, para las que propondremos una explicación basada en la circulación conocida de las masas de agua en la región y en las características del ciclo ontogenético de *E. superba* en relación con esos movimientos.

Se advierte que se trata de poblaciones con una composición por estadios con mayor proporción de larvas del estadio Calyptopis IA y, en general, más jóvenes que en las regiones adyacentes. Esta característica se mantuvo a lo largo del tiempo mientras que en la región al norte se observó un incremento significativo en el estadio mediana con la fecha y una disminución (no significativa) en la zona sur.

En principio podemos admitir que en la zona de confluencia se produce un importante flujo hacia la superficie de larvas en, al menos, el estadio Calyptopis I que culminan allí el proceso de ascenso durante el desarrollo.

De este modo interpretamos a las poblaciones sobre la región de confluencia como poblaciones transitorias que se desplazan juntamente con los remolinos generados por el encuentro de la corriente del Giro del Mar de Weddell y la Corriente Circumpolar Antártica, hallados simultáneamente por Foster y Middleton (1984) en la región. Esta explicación entraña como consecuencia inmediata que el flujo de larvas debería ser mayor hacia el norte que hacia el sur, como consecuencia de la mayor velocidad y turbulencia que se produce en la cara externa de la corriente del Giro del Mar de Weddell (Deacon y Foster 1977, Deacon 1979).

Los siguientes hechos encontrados durante el crucero confirman esta interpretación:

- el estadio mediana en la zona de confluencia no varió con la fecha, un resultado que sólo puede ser explicado por un aporte de larvas jóvenes que compense el crecimiento observado en la zona norte;

- la profundidad mediana, en cambio, disminuye con el transcurso del tiempo. Este resultado indica que la

cantidad de larvas jóvenes aportadas hacia la superficie disminuye con el tiempo (la fracción de la población situada a mayor profundidad disminuye con el tiempo), en concordancia con la disminución en la proporción de larvas Calyptopes IA;

- el estadio mediana está negativamente asociado con la abundancia total, confirmando el aporte de larvas jóvenes en la zona de confluencia como principal fuente de variación en la abundancia.

- la proporción de Calyptopes IA es marginalmente significativamente mayor en la zona de confluencia respecto de las otras dos.

- el estadio mediana aumenta hacia el Este en la zona norte y hacia el Oeste en la zona sur, en concordancia con la mayor velocidad de traslado hacia el Este en la zona norte.

La zona de confluencia no es necesariamente la única en el área en estudio donde se produce la llegada a la superficie de larvas de *E. superba*. Al norte y al sur de la zona de confluencia también fueron capturadas larvas Calyptopes IA, aunque en menor cantidad indicando que el proceso de ascenso tiene carácter regional.

En la zona sur se obtuvo un número limitado de estaciones (consecuencia de la presencia de hielo y las características impuestas por la tarea principal del buque). A pesar de este hecho es característica la menor abundancia total hallada en esta última región respecto de las otras dos (ver más arriba, punto 10) y la ausencia de larvas en la región al sur informada por Brinton y Townsend (1984) para la misma temporada.

La Corriente Circumpolar es de menor velocidad que la del Giro del Mar de Weddell (Deacon y Foster 1977, Deacon 1979); en consecuencia la mayor abundancia total de larvas en la zona norte puede explicarse como el resultado del mayor tiempo de residencia del agua y el simple proceso de acumulación de larvas en superficie. Además, las larvas proveniente de la Península Antártica (aporte cuya existencia se evidencia por el alto valor del estadio mediana, la mayor abundancia, el incremento en el estadio mediana con la fecha y la presencia de las mismas más al Oeste informada por Brinton y Townsend 1984), sufre un proceso semejante ya que la Corriente Circumpolar disminuye su velocidad al ingresar en el Mar del Scotia (Sarukhanyan, 1980).

La presencia de un flujo de larvas de mayor magnitud en la zona de confluencia que en las restantes sugiere que en la zona de la confluencia Weddell-Scotia se da un proceso de divergencia, además de la circulación superficial hacia el norte. La presencia de divergencia en esta región ya fué propuesta por Koopman (1953), Mackintosh (1972) y Deacon (1979) aunque con anterioridad (Deacon 1937) se propuso una convergencia para explicar la forma de las isolíneas de salinidad y

temperatura, fenómeno incompatible con los datos presentados aquí.

Además, la asociación de las larvas de *E. superba* con una zona de divergencia está de acuerdo con las características biológicas de otras especies del género *Euphausia* relacionadas con *E. superba* en el Grupo III de Brinton (Brinton y Townsend 1984) que las describe como vinculadas a las zonas de divergencia.

El agua que surge en una divergencia y que se extiende en superficie debe ser compensada por aportes en profundidad. De este modo se produciría un proceso de concentración de huevos y larvas nauplii y metanauplii, arrastrados horizontalmente hacia la zona de divergencia, tanto más importante desde el punto de vista cuantitativo cuanto más profundo sea el sitio de eclosión. Las especies *E. frigida* y *T. macrura*, que también presentan un proceso de hundimiento de huevos y ascenso de larvas aparecen en la zona de confluencia pero en menor número de estaciones que *E. superba*. *E. frigida* cuyos huevos descienden hasta menor profundidad (Makarov 1977 y 1979a) no alcanza la misma latitud que *T. macrura* que llega más al sur y estuvo presente en prácticamente todas las estaciones realizadas en la zona de confluencia. Cabe agregar además el posible aporte de huevos y larvas de *E. superba* de poblaciones estables de adultos en el Mar de Weddell, que no existen el caso de las otras dos especies mencionadas.

En la zona adyacente a la divergencia se produce el reemplazo y mezcla del agua superficial local por agua proveniente de mayor profundidad. Esta sería una posible explicación para la mayor profundidad mediana del estadio Calyptopes IB observada en la zona norte respecto de la zona de confluencia.

En la dirección este - oeste las diferencias y asociaciones halladas son también explicables en función de la circulación regional y local.

La abundancia total presenta signos contrarios en las regiones norte y de confluencia. Al norte aumenta hacia el oeste y en la zona de confluencia lo hace hacia el este. Si bien este resultado puede ser atribuído simplemente a la alta variabilidad temporal característica del proceso de reproducción de las larvas de esta especie es también un resultado esperado en función de la circulación regional.

La población de larvas en la Corriente Circumpolar sufre en su movimiento hacia el este dos procesos. Por una parte las larvas provenientes de la Península Antártica se dispersan en un área mayor y son afectadas por la mortalidad natural con lo que la abundancia total se reduce y aumenta el estadio mediana. Por otra parte, reciben el aporte de larvas más jóvenes como consecuencia de la mezcla con poblaciones

provenientes de la zona de confluencia con el consiguiente incremento en la abundancia total y reducción en el grado de desarrollo.

El resultado final de estos dos procesos contrapuestos depende de múltiples factores (mortalidad natural, duración de los estadios, flujo de larvas desde la confluencia y cantidad inicial aportada desde el Oeste, acoplamiento entre el muestreo y eventos reproductivos) para los que no es posible aún *establecer* un modelo cuantitativo que permita calcular su punto de equilibrio.

Los datos analizados aquí indican que hacia el este disminuyen significativamente tanto el estadio mediana como la abundancia, sugiriendo mortalidades más altas y/o movimientos fuera de la zona estudiada de las larvas provenientes de la Península y un aporte de larvas jóvenes que no alcanza a compensar estas pérdidas en las estaciones más al Este. Esta interpretación se apoya también en la asociación positiva encontrada en la zona norte entre el estadio mediana y la abundancia total, indicando que las mayores abundancias corresponden a estaciones donde se encontraban presentes larvas con mayor grado de desarrollo (en principio provenientes del oeste).

Distribución vertical

La circulación de agua no explica la existencia de fuentes de variabilidad asociadas con el horario de muestreo detectadas en el análisis de correspondencias. Varios autores han adelantado la hipótesis de que las larvas de *E. superba* serían capaces de realizar movimientos verticales con un ritmo circadiano. Esta posibilidad es sumamente importante para el análisis de los movimientos horizontales ulteriores de las larvas fuera de las zonas de reproducción, por lo que analizaremos en detalle la distribución vertical de las larvas de *E. superba* durante el crucero HOLMBERG 81.

La distribución vertical de las larvas de eufausiáceos, en particular las de *E. superba* ha sido objeto de investigación desde los primeros estudios sobre la biología de la especie (Fraser 1936, Rustad 1934, Ruud 1932). El rol de estos movimientos en los mecanismos que regulan las áreas ocupadas por los adultos fué reconocido muy tempranamente y ha formado parte de las hipótesis formuladas para explicar la distribución geográfica de *E. superba* (Marr 1962).

La migración vertical diaria y sus posibles implicaciones para la distribución horizontal y el reclutamiento en distintas zonas del oceáno han sido discutidas por numerosos autores en el caso de *E. superba* (Fraser, 1936; Dolzhenkov, 1973; Makarov, 1973; Mackintosh, 1972; Voronina, 1974; Everson, 1976 y 1977; Hempel y Hempel, 1978; Nast, 1978; Hempel, 1978; Witek et al., 1980, Marschoff y Tomo 1984, Marschoff 1985, Hoffmann et al.

1992).

La existencia de migración vertical en las larvas ha sido informada por varios autores para *E. superba* y se ha supuesto que, diariamente, las larvas pasan algún tiempo por debajo de los 200 metros de profundidad (Hempel, 1981; Marr, 1962; Fraser, 1936). De este modo los movimientos horizontales de las larvas resultarían de la integración de las corrientes oceánicas a lo largo de la columna de agua y no simplemente de los movimientos de aguas superficiales.

La disposición vertical de las larvas, tal como es observada en el terreno, está gobernada por dos procesos separados: el ascenso durante el desarrollo, descripto más arriba, y la migración vertical periódica (Marschoff y Tomo, 1984).

Se han descripto migraciones verticales en las larvas de varias especies de eufausiáceos a partir de los estadios Calyptopes. En general, se trata de migraciones circadianas, con mayores capturas en superficie en horario nocturno, por lo que se concluye que las larvas se mueven hacia mayores profundidades durante el día. En el caso de *E.eximia*, se ha descripto (Knight 1980) una migración hacia la superficie durante la noche y también migraciones estacionales en otras especies: Furciliae de *E.eximia* y *E.nana* (Hirota et al. 1984a).

En general en estos estudios no se han puesto rigurosamente a prueba las hipótesis correspondientes y las conclusiones se han obtenido de la comparación de gráficos en base a un corto número de estaciones: tres en el caso de *E. eximia*.

En algunos casos (Hirota et al. 1984a para *E. eximia* y *E.nana*) se observa que los huevos siguen el mismo patrón de migración que larvas ya eclosionadas y desarrolladas, lo que hace pensar en la posibilidad de un artefacto de muestreo en los resultados. Debe tenerse en cuenta también que en la mayoría de los casos descriptos en la literatura, la densidad en toda la columna de agua difiere entre la noche y el día, indicando un posible efecto de escape a las redes.

Hempel (1978) encontró capturas mayores de los estadios desde huevos hasta adultos durante la noche en las capas superficiales. La asociación entre horario y los ejes de correspondencias discutida más arriba podría entonces ser explicada tanto mediante la migración vertical como por reacciones de escape.

Marr (1962) y Makarov (1975) notan que el ascenso durante el desarrollo puede dar una imagen confusa del proceso de migración vertical. Es más, Marr (1962) interpretó los resultados de las campañas Discovery publicados por Fraser (1936) diferenciando entre las estaciones donde se hubieran encontrado

larvas Metanauplius profundas de aquellas donde no las había. De este modo separa un grupo de estaciones donde se supone que no existe un aporte de larvas desde niveles más profundos que aquellos habitados por las larvas.

El análisis de las cuentas de larvas de *E. superba* obtenidas en el crucero realizado en 1981 a bordo del BIP DR EDUARDO L. HOLMBERG fué planificado para analizar, utilizando el nivel de significación $\alpha = 0,05$:

a) la posibilidad de discriminar entre las larvas aún comprendidas en el proceso de ascenso durante el desarrollo de aquellas que ya lo hubieran completado;

b) la existencia de diferencias en la abundancia total entre las capturas nocturnas y diurnas y

c) la existencia de algún proceso migratorio con ritmo aproximado a las 24 horas.

Cada estación del crucero Holmberg 81, una vez reducida a valores constantes de tiempo de arrastre y profundidades provee valores para un vector de 16 variables (cuatro niveles con observaciones de CI, CII, CIII y FI de *E. superba*). De acuerdo al momento de muestreo las estaciones pueden ser clasificadas en Diurnas y Nocturnas. El diseño del muestreo permite considerarlas como extraídas al azar de las poblaciones diurna y nocturna, teniendo en cuenta que la derrota se prefijó a lo largo de transectas elegidas al azar, tomando estaciones a mediodía y medianoche cualquiera que fuese la posición del buque.

Se dispone así de una variable aleatoria de 16 componentes, clasificada de acuerdo al factor horario. Dado que las componentes no son independientes, los niveles de confianza asociados a las distintas hipótesis univariadas no son exactos, por lo que se impone el uso de meétodos multivariados.

Se ajustó el modelo multivariado de análisis de varianza (MANOVA) a este conjunto de datos. Este modelo es una extensión del análisis de varianza univariado que permite el tratamiento de observaciones simultáneas de más de una variable. Además de las hipótesis que pueden formularse sobre los tratamientos, semejantes a las del caso univariado pueden verificarse hipótesis respecto de las relaciones entre las variables observadas (Morrison, 1976).

En este caso se trata de un MANOVA de dos vías (horario y estadio) donde la variable medida es la abundancia en cada uno de los cuatro niveles de muestreo.

Se aplicó la técnica conocida como análisis de perfiles, que es un caso particular del modelo multivariado general.

Los supuestos distribucionales necesarios para la construcción de dócimas exactas son la multinormalidad, la conmensurabilidad de las variables y la existencia de una matriz no singular de varianzas-covarianzas (Morrison 1976). Morrison (loc.cit.) indica que no es necesaria la igualdad de matrices de varianzas-covarianzas en los distintos tratamientos. Esta afirmación no es correcta ya que, con matrices de covarianzas totalmente libres se pueden construir contraejemplos que demuestren la necesidad de introducir restricciones para los *elementos* de la matriz. A fin de evitar entrar en una discusión técnica fuera del propósito de este trabajo hemos realizado las transformaciones de los datos también con el objetivo de obtener la igualdad de matrices de varianzas-covarianzas. Esta condición generalmente se obtiene simultáneamente con las transformaciones que normalizan el conjunto de datos.

La prueba estadística para detectar la posible desigualdad de las matrices de varianzas-covarianzas es una extensión de la prueba de Bartlett para el caso univariado que también utiliza Chi cuadrado como estadístico de prueba (Morrison, 1976) y es a la vez sensible a la falta de normalidad.

No existe una prueba simple para la normalidad en el caso multivariado (multinormalidad). Las dócimas aplicadas sólo aseguran (dentro del nivel de confianza elegido) la normalidad marginal de cada una de las variables. La normalidad según un número grande pero finito de combinaciones lineales de las variables fue también probada para este conjunto de datos utilizando el método de contornos (Gnanadesikan 1977), implementado para el análisis de datos de aves en el mar (Marschoff et al. 1986).

Para la puesta a prueba de hipótesis se han propuesto varios estadísticos aplicables al caso multivariado. En este trabajo utilizamos, siguiendo a Morrison (1976), el estadístico θ derivado del método de unión-intersección para la construcción de intervalos de confianza. Los niveles de significación de este estadístico se obtuvieron de las tablas publicadas por Morrison (loc.cit). Este estadístico puede reducirse a un estadístico F (que sigue la distribución de Fisher) cuando los tratamientos que se comparan se reducen a dos.

El análisis de perfiles permite obtener dócimas exactas para poner a prueba hipótesis nulas de tres tipos diferentes, definidas para los vectores de observaciones bajo distintos tratamientos. Los resultados de estas pruebas, bajo la forma en que fué aplicada aquí, son invariantes respecto del orden de las componentes de los vectores, razón por la cual no puede considerárselas equivalentes a las construídas más arriba utilizando las medianas del grado de desarrollo o de la profundidad.

Paralelismo de las respuestas

La hipótesis nula establece que los vectores media de las distribuciones multinormales de las cuales han sido extraídos los tratamientos son paralelos. Esto significa que las diferencias entre pares de componentes bajo un tratamiento son iguales a las diferencias correspondientes en los restantes tratamientos.

La dócima que se obtiene es equivalente a un análisis de varianza multivariado de una vía, practicado sobre las diferencias entre componentes que puede resolverse como un análisis de varianza o implementando (método seguido aquí) la solución del modelo lineal general multivariado. Los algoritmos utilizados para preparar los programos de cálculo en lenguaje FORTRAN han sido tomados de Morrison (1976).

Por ejemplo, para la prueba de paralelismo en Calyptopes I se calculan las diferencias entre las capturas del primer y segundo nivel, del segundo y tercero y del tercero y cuarto. Estas diferencias se comparan con las diferencias correspondientes de los restantes tratamientos obteniendo un estadístico de prueba con distribución F de Fisher en el caso de dos tratamientos o cuando los tratamientos son más de dos.

Igualdad de medias de los tratamientos

Se pone a prueba la hipótesis nula que establece que todos los tratamientos tienen el mismo efecto mediante un análisis de varianza univariado llevado a cabo sobre las sumas de los valores obtenidos en cada profundidad para cada tratamiento.

El diseño de este análisis univariado es completamente balanceado respecto de las componentes por lo que el único requisito para aplicarlo, (además de los supuestos distribucionales mencionados más arriba) es que la hipótesis de paralelismo no haya sido rechazada.

En caso de existir diferencias significativas en la prueba de paralelismo, deben realizarse los análisis en forma separada para cada componente.

Igualdad de medias de cada componente

Al igual que en el caso anterior se requiere el no rechazo de la hipótesis de paralelismo. La hipótesis nula establece que todas las componentes tienen la misma media, dentro de cada tratamiento. El rechazo de esta hipótesis nula implica que la distribución vertical puesta a prueba no es uniforme.

La aplicación a los datos de *E. superba*

obtenidos en el crucero HOLMBERG 1981 se realizó utilizando solamente aquellas estaciones en las que se obtuvo una muestra para cada uno de los niveles. Debido a que las variables observadas son cuentas de individuos se supuso, *a priori*, que siguen una distribución con un término de error según la distribución de Poisson. Esto significa que los valores esperados para las medias y varianzas de cada una de las componentes y tratamientos serán iguales con lo que no se cumplen las condiciones necesarias para la aplicación del método. En *consecuenc*ia se ensayó la transformación raíz cuadrada:

$$X_t = (X_{ob} + 0,5)^{1/2}$$

donde X_t y X_{ob} indican respectivamente las cuentas transformada y observada. A cada observación se suma 0,5 a fin de estabilizar la varianza ya que gran parte de las observaciones se encuentran entre 0 y 10.

El análisis a realizar requiere la estimación de matrices de varianza - covarianza. Esta estimación requiere formalmente de un número de observaciones linealmente independientes al menos igual al de variables. Sin embargo, la práctica aconseja contar con por lo menos tres veces el número de variables para llegar a pruebas de significación robustas (González, com.pers).

Esta situación obligó a estudiar las dos posibles formas de reducir el número de variables obteniendo componentes conmensurables. Puede reducirse el vector de observaciones a las cuatro profundidades observadas para cada uno de los estadios y tratar a éstos como factores o bien formar el vector de observaciones cuyas componentes son las observaciones de cada estadio en un mismo nivel, considerando a las profundidades como un factor.

Dado que no fué posible hallar una transformación de las cuentas originales que normalice las observaciones de los estadios, se utilizó únicamente el vector de observaciones de cada estadio en los cuatro niveles.

La prueba de Bartlett realizada bajo la transformación raíz cuadrada arrojó un resultado altamente significativo (Chi^2 = 151,34 con 30 grados de libertad). Se obtuvo una mejora notable reemplazando la transformación raíz cuadrada por la transformación logarítmica llegando a un valor no significativo en la prueba de Bartlett (Chi^2 = 13,95 con 30 grados de libertad) para la variable de cuatro dimensiones que tiene como componentes a las cantidades observadas y transformadas como $X_t = \ln(X_{ob} + 0,5)$ de cada uno de los estadios en cada profundidad. De este modo, el modelo a ajustar es:

$$X_{i,j,k} = T_{i,j} + M_{i,j} + e_{i,j,k},$$

donde $X_{i,j,k}$ es el vector de cuatro componentes correspondiente a la k-ésima observación del estadio i (Calyptopes I, Calyptopes

II, Calyptopes III o Furcilia I) en el horario j (diurno o nocturno); $T_{i,j}$ es el efecto debido a la combinación i,j de estadio y horario y M_i es la media global del estadio i. $e_{i,j,k}$ es el término de error asociado con cada una de las observaciones.

A continuación se indican los vectores medios obtenidos para cada estadio y horario (bajo la transformación logarítmica); se incluye también un tratamiento conformado por la *suma* de todas las larvas Calyptopes.

Profundidad(m)	0 - 25	25 - 50	50-100	100-200
Estadio				
		Estaciones nocturnas		
Calyptopes I	4,17	4,99	3,85	1,58
Calyptopes II	3,64	4,18	2,76	0,68
Calyptopes III	2,99	3,78	2,78	0,72
Furcilia I	1,05	1,45	1,81	0,05
Calyptopes I-III	5,22	5,81	5,35	1,20
		Estaciones diurnas		
Calyptopes I	1,84	2,27	0,76	1,99
Calyptopes II	2,27	2,31	0,94	2,02
Calyptopes III	1,56	1,35	0,76	1,42
Furcilia I	0,50	0,72	0,21	0,55
Calyptopes I-III	3,03	3,25	1,75	3,09

Es de notar que los resultados para Furcilia I no pueden ser considerados definitivos por el corto número de estaciones en las que este estadio se encontraba presente. Esto es particularmente válido al realizar inferencias a partir de pruebas no significativas debido a que, en estas condiciones la potencia de la prueba es muy baja. De todas maneras sus resultados han sido incluídos a fin de obtener un análisis completo.

En la figura 31 se presentan los perfiles correspondientes a las comparaciones Noche - Dia y en la figura 32 se presentan los correspondientes a las comparaciones entre estadios (Marschoff 1985).

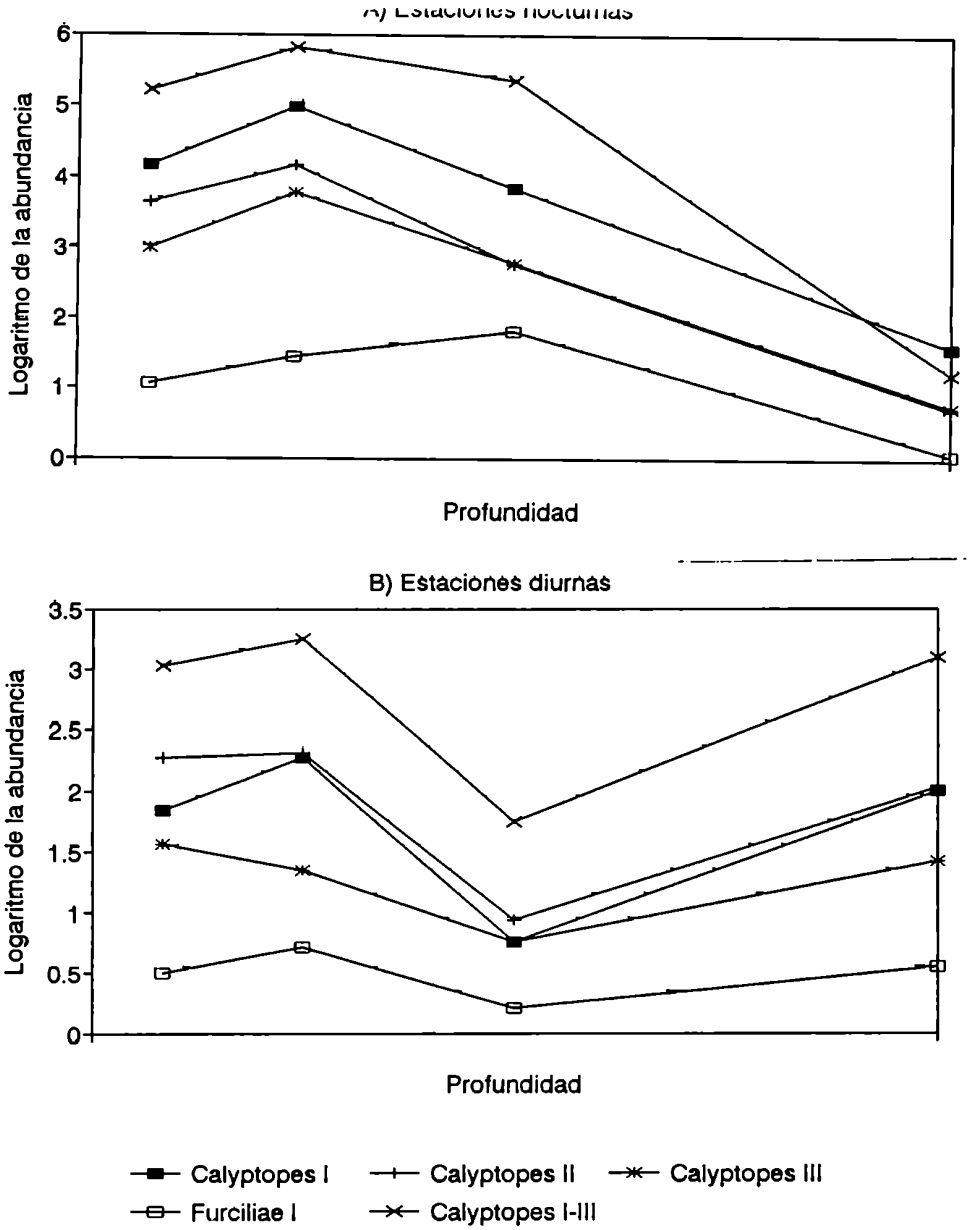

Figura 31.- Comparación de las distribuciones verticales de los distintos estadios de *Euphausia superba* observadas en el crucero Holmberg 1981. A) Estaciones nocturnas; B) estaciones diurnas.

Resultados de las pruebas estadísticas

Pruebas de paralelismo

A continuación se indican los valores de los estadísticos de prueba y su significación para las comparaciones entre perfiles bajo distintas hipótesis nulas.

Comparaciones noche - día

Las comparaciones entre los perfiles nocturno y diurno se realizaron para cada estadio por separado. A fin de determinar el nivel donde deja de observarse paralelismo en las respuestas se prefirió, luego de la inspección de los resultados, realizar la misma prueba limitada a los 100 metros más superficiales. Si bien el tratamiento formal de este problema requeriría la formulación de hipótesis respecto de las variables y su introducción en el cálculo de los estadísticos el método seguido es más simple y suficiente para el análisis.

Estadio:	0 - 200 m ($F_{3,20}$)		0 - 100 m ($F_{2;21}$)	
Calyptopes I	7,33	(AS)	0,20	(NS)
Calyptopes II	4,04	(AS)	0,17	(NS)
Calyptopes III	4,50	(AS)	0,88	(NS)
Furcilia I	0,94	(NS)	0,51	(NS)
Calyptopes I-III	15,73	(AS)	0,83	(NS)

Comparaciones entre estadios

La llegada de larvas a superficie al culminar el proceso de ascenso durante el desarrollo en la zona de muestreo debería traducirse en perfiles no paralelos entre los estadios Calyptopes I y las restantes larvas, debido a la mayor profundidad en que se encontrarían estas últimas.

De existir diferencias en la disposición vertical entre el día y la noche esta debería manifestarse en la prueba de paralelismo, al comparar los perfiles de las estaciones nocturnas y diurnas en cada tratamiento.

Se realizó la comparación simultánea entre los perfiles de cada uno de los cuatro estadios en toda la columna de agua muestreada y en los 100 metros superiores bajo las dos condiciones horarias en las que fueron tomadas las muestras.

	Noche		Día	
	P		P	
0 - 200 m (θ; S=3; M=-0,5; n=20)	0,16	(NS)	0,11	(NS)
0 - 100 m (θ; S=2; M= 0; n=20)	0,07	(NS)	0,07	(NS)

Comparaciones noche - día de las abundancias de cada estadio

Las comparaciones se realizaron independientemente para cada nivel a fin de estudiar las capturas nocturnas y diurnas en toda la columna de agua ya que el reultado de la comparación de perfiles arrojó resultados significativos. Además se incluye la comparación para la capa de 0-100 m donde los perfiles diurnos y nocturnos no arrojaron diferencias significativas.

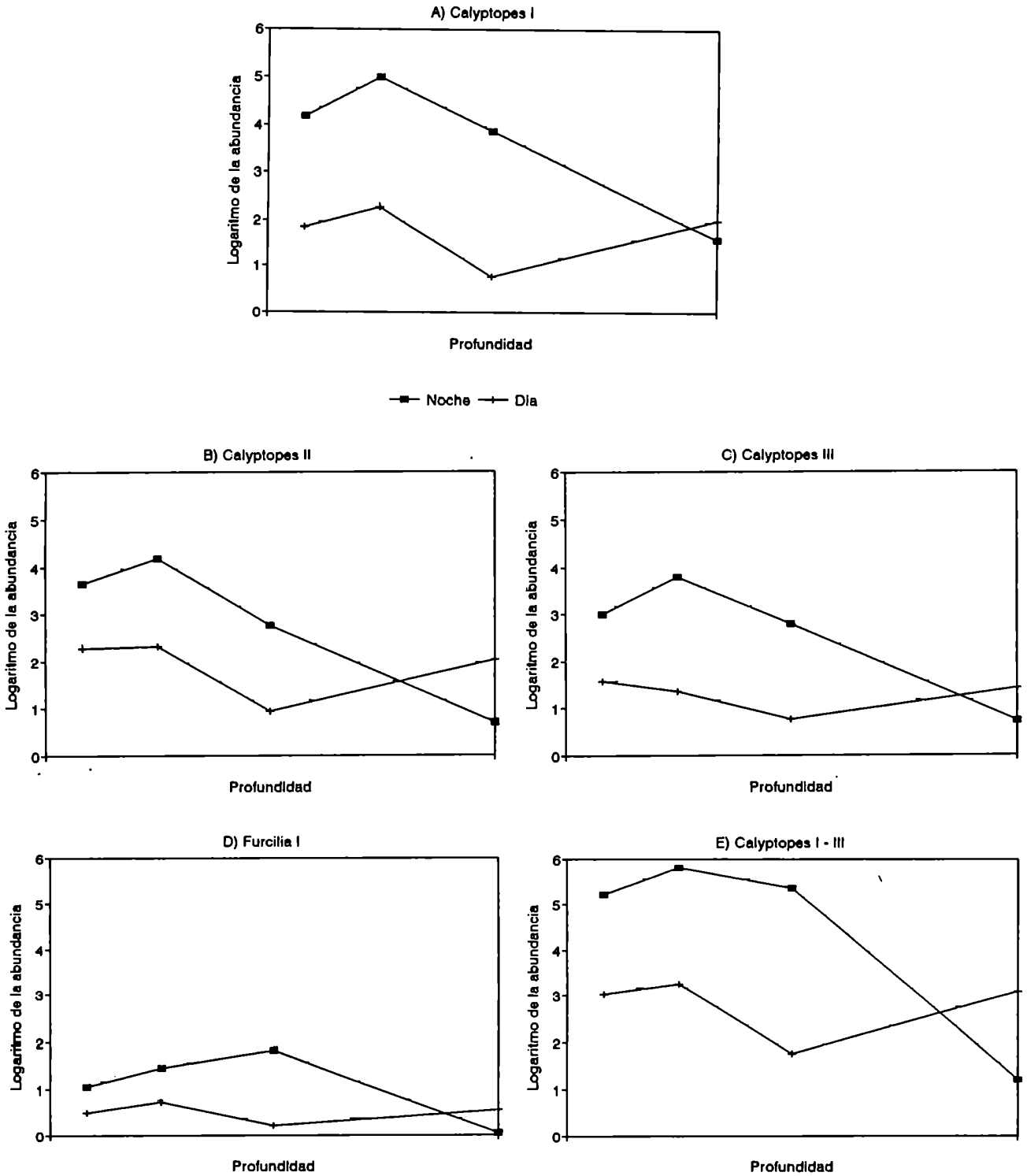

Figura 32.- Comparación de las distribuciones verticales de estadios de *Euphausia superba* en distintos horarios. Datos del crucero Holmberg 1981. A) Calyptopes I; B) Calyptopes II; C) Calyptopes III; D) Furcilia I; E) Calyptopes I - III.

Profundidad:	CI	CII	CIII	FI	C
0-25m; $F_{1,22}$	3,90 (S)	1,71 (NS)	1,49 (NS)	0,99 (NS)	3,35 (S)
25-50m; $F_{1,22}$	4,56 (AS)	2,19 (NS)	3,68 (S)	0,99 (NS)	3,39 (S)
50-100m; $F_{1,22}$	7,79 (AS)	2,50 (NS)	3,11 (S)	0,99 (NS)	9,29 (AS)
100-200m; $F_{1,22}$	0,21 (NS)	1,05 (NS)	0,62 (NS)	0,99 (NS)	0,61 (NS)
0-100m; $F_{1,22}$	7,09 (AS)	2,83 (NS)	3,51 (S)	1,13 (NS)	6,22 (AS)

Comparación de las abundancias en los distintos estratos para cada horario

Esta prueba indica, de resultar significativa, la existencia de profundidades preferidas.

	Noche	Día
0 - 200 m; $F_{3,42}$	25,30 (AS)	6,75 (AS)
0 - 100 m; $F_{2,43}$	3,45 (AS)	6,52 (AS)

Comparación de las abundancias de cada estadio en cada horario

Las pruebas correspondientes a las comparaciones de abundancias de cada estadio en toda la columna de agua muestreada arrojaron los siguientes resultados:

	Noche	Día
0 - 200 m; $F_{3,44}$	2,94 (AS)	0,99 (NS)
0 - 100 m; $F_{3,44}$	2,97 (AS)	0,75 (NS)

Posteriormente se analizaron los resultados obtenidos (Marschoff et al., 1989) para los subestadios de Calyptopes I (CIA y CIB), descriptos más arriba aplicando la misma técnica. Las hipótesis puestas a prueba para los subestadios y sus resultados fueron:

- Los perfiles de distribución vertical de las larvas CIA y CIB son paralelos: $F_{3,43}$ = 0,14; NS.

- Los perfiles nocturnos y diurnos de CIA son paralelos en los 200 m superiores: $F_{3,19}$ = 4,82; AS.

- Los perfiles nocturnos y diurnos de CIB son paralelos en los 200 m superiores: $F_{3,19}$ = 2,19; NS.

- Los perfiles nocturnos y diurnos de CIA son paralelos en los 100 m superiores: $F_{2,20}$ = 0,36; NS.

- Los perfiles nocturnos y diurnos de CIB son paralelos en los 100 m superiores: $F_{2,20}$ = 0,54; NS.

- Los perfiles nocturnos y diurnos de CIA

tienen la misma media en los 100 m superiores: $F_{2,20} = 4,43$; AS.

- Los perfiles nocturnos y diurnos de CIB tienen la misma media en los 100 m superiores: $F_{2,20} = 3,15$; AS.

Los resultados expuestos hasta hasta aquí permiten analizar los dos factores que influyen en la distribución vertical de las larvas de *E. superba* en la zona en estudio.

Ascenso durante el desarrollo

En caso de existir una importante afluencia de larvas tempranas (en el estadio Calyptopes I; según Marr, 1962), los estadios tempranos deberían haber resultado en el no paralelismo de los perfiles por estadio. El hecho de que esto no ocurra puede explicarse suponiendo:

a) que no hubiera, en el momento de realizarse el crucero, una cantidad significativa de larvas completando su proceso de ascenso durante el desarrollo. Es decir que este proceso no afecta la información sobre migración vertical contenida en el conjunto de datos.

b) la llegada a la superficie se produce en cualquiera de los tres estadios Calyptopes y en proporciones semejantes.

c) la incorporación de las larvas Calyptopes I en la población de superficie está sincronizada con un eventual proceso de migración vertical. Es decir que las nuevas larvas se incorporan en la fase mas profunda de la migración vertical.

La hipótesis b) es insostenible en base a la fisiología de las larvas y la distribución vertical del fitoplancton. Es virtualmente imposible que esta especie alcance el estadio Calyptopes III por debajo de los 200 m de profundidad, solamente con el aporte energético proveniente del huevo (Ross y Quetin 1989).

La hipótesis c) es sumamente complicada. Requiere que una fracción significativa de la población migre hasta profundidades mayores de 200 m durante el día en una forma muy rápida ya que no se registran aumentos significativos en el estrato de 100 a 200 metros. Además, la fase final del ascenso debe realizarse durante la noche, en la etapa en la que la población que ha experimentado esta hipotética migración se encuentra también en ascenso.

Concluimos entonces que, al momento del crucero, no se registró el proceso de ascenso durante el desarrollo. Esta conclusión no excluye, la posibilidad de que, a escala local, se produzcan aportes de larvas muy jóvenes pero en una proporción no significativa frente al total de la población

que ocupa toda el área en estudio.

Esta hipótesis se confirma por la comparación de los subestadios de Calyptopes I. De existir aporte de larvas jóvenes en cantidades que puedan alterar los resultados para la migración vertical, este aporte debe producirse en el estadio CI y, en particular en el estadio CIA. Sin embargo no se observan diferencias en los perfiles entre subestadios

Migración Vertical y Reacciones de Escape

La comparación de perfiles noche - día mediante el modelo lineal multivariado es el método más indicado para analizar estos procesos.

Los resultados obtenidos hasta aquí indican:

1) existen diferencias significativas entre los perfiles noche - día para todos los estadios utilizados.

2) En los primeros 100 metros los perfiles no se apartan significativamente de la hipótesis de paralelismo.

3) No existen diferencias significativas en las abundancias nocturnas y diurnas en el nivel de 100 a 200 m.

4) Existen diferencias significativas, con mayores capturas nocturnas, en todos los niveles sobre los 100 metros.

Hipótesis de migración vertical

El cambio en la distribución vertical producido por la migración debe evidenciarse por disminuciones en la abundancia de los niveles abandonados e incrementos en la abundancia de los que reciben el aporte de organismos migrantes en correlación con algún factor o ciclo externo que gobierna el proceso. Es de esperar que cambie la profundidad de máxima abundancia siempre y cuando la resolución del muestreo lo permita. La sumatoria sobre todos los niveles debería mantenerse constante.

En caso de existir, la migración vertical cuya existencia se ha supuesto con un ciclo de 24 horas se evidenciaría a través del rechazo de la hipótesis nula de paralelismo entre los perfiles realizados a distintos horarios y una compensación entre las abundancias observadas a distintas profundidades.

La supuesta migración vertical no es suficiente para explicar estos resultados sin hipótesis adicionales ya que solamente se observan disminuciones en los niveles superiores durante el día mientras que en el nivel más profundo (de 100 a 200 metros) se observa un bajo número de

larvas en todos los horarios sin diferencias significativas entre ellos.

Podría formularse la suposición de que la migración se realiza hasta niveles por debajo de los 200 metros (Fraser 1936), pero esta hipótesis adicional no es admisible si se tiene en cuenta que de este modo las larvas realizarían una migración vertical de mayor amplitud que la observada en adultos de la misma especie y que el tránsito por la zona de 100 a 200 m debe realizarse muy rápidamente, ya que las capturas en esta zona son muy bajas. El resultado final sería una distribución diurna bimodal con una fracción de la población permaneciendo por encima de los 100 metros y otra fracción por debajo de los 200 m. Esta última fracción no ha sido muestreada nunca: Marr (1962) indica que las capturas por debajo de 250 m han sido muy escasas a lo largo de todas las campañas analizadas por él.

Una consecuencia de esta hipótesis es que, de producirse migración vertical hasta por debajo de los 200 metros, las poblaciones de larvas se encontrarían sometidas a corrientes de distintas direcciones e intensidades a lo largo de su ciclo diario de migración; situación que determinaría alta difusión de las mismas. Su posición al culminar el ciclo larvario y alcanzar el estadio adulto sería relativamente independiente del punto inicial en que alcanzaron la superficie. Las distribuciones de adultos serían mucho más amplias que las observadas y, por ejemplo, sería imposible explicar la ausencia de *E. superba* en la corriente circumpolar más alla del giro del Mar de Weddell.

Finalmente, durante el crucero Holmberg 1995 (los resultados no han sido completamente procesados y no se incluyen aquí) se realizó un relevamiento hidroacústico de krill utilizando una ecosonda SIMRAD EK-500 que permitio detectar, en 200 kHz las poblaciones de larvas de *E. superba* en la zona de la Confluencia Weddell-Scotia. La observación se realizó en forma continua a lo largo de cinco días, verificando mediante arrastres con redes de tipo Bongo y Nansen la identificación de los blancos acústicos; en ninguno de los registros se encuentran concentraciones de larvas por debajo de los 100 metros de profundidad.

La comparación de los ecogramas obtenidos durante el día y la noche (figura 33, observaciones diurnas y figs. 17 y 38 nocturnas) permite establecer que las larvas de *E. superba* (estadios CI a FIV) permanecen a una profundidad constante, probablemente relacionada con características de la columna de agua y sin realizar ninguna forma de migración vertical.

Si bien esta comprobación directa e independiente de la discusión anterior de la inexistencia de migración vertical se limita a una especie y localidad, coincide con los datos obtenidos a partir de redes de plancton.

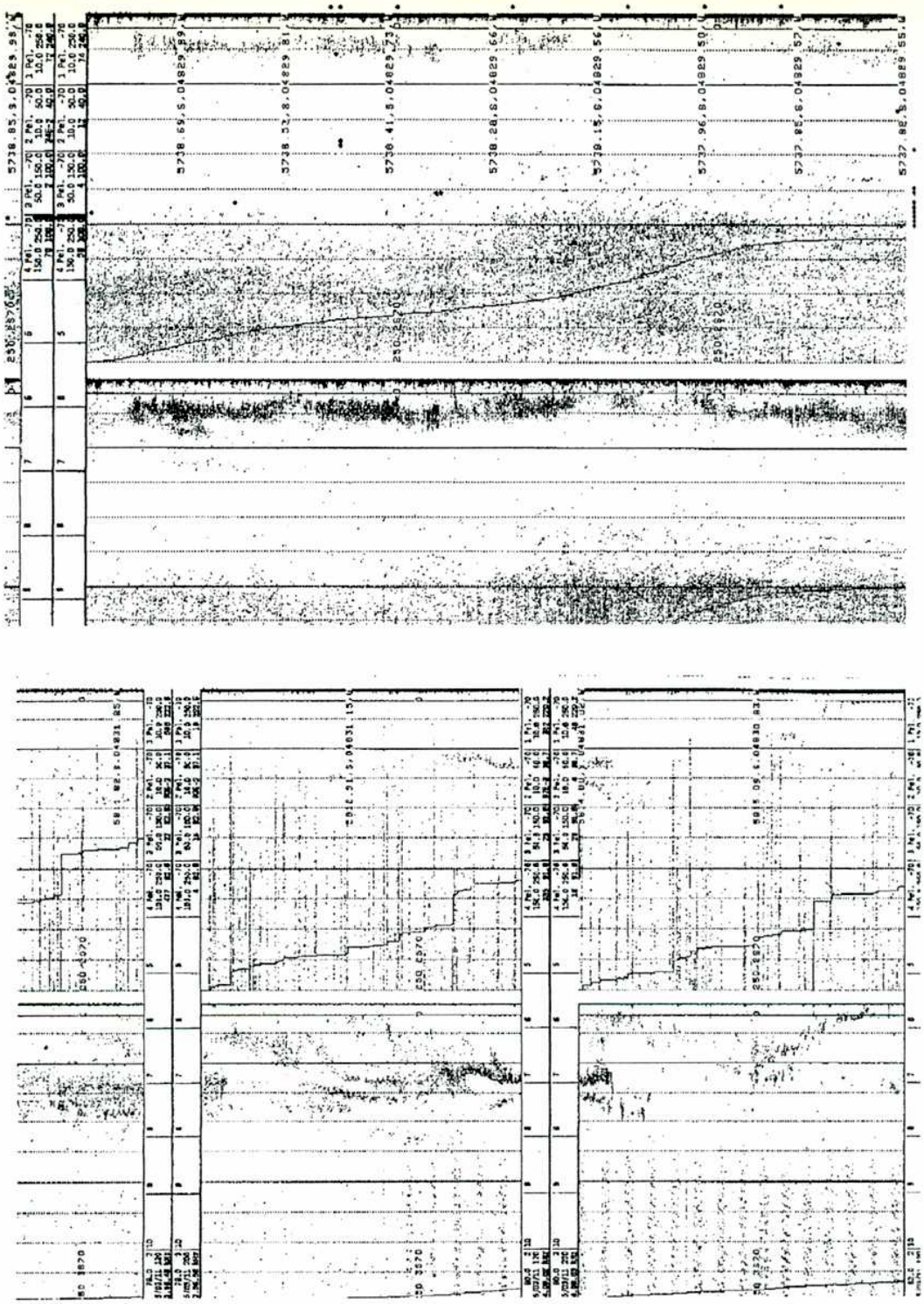

Figura 33.- Ecogramas de larvas de *E. superba* obtenidos el 11/03/95. Superior a las 17 horas y el inferior a las 10 horas. Comparar la posición de los registros de larvas con las figuras 17 y 38 donde se presentan ecogramas nocturnos.

Hipótesis de escape a las redes

Las reacciones de escape han sido descriptas para numerosas especies planctónicas. Varios autores han descripto la reacción de escape, dependiente de la iluminación en adultos y juveniles de eufausiáceos (Marr 1962, Brinton 1967, Roger 1971, Baker 1970) y en sus larvas (Hempel 1981).

Mathew (1988) describió el comportamiento de escape en larvas, juveniles y adultos de eufausiáceos, comprobando que este se incrementa con la edad y la proximidad a la superficie.

Clutter y Anraku (1968) presentaron resultados y análisis teóricos que apoyan esta hipótesis en base a la estructura del ojo de la larva Calyptopes, sugiriendo que la reacción sería disparada por contraste, no dependiendo de la formación de imagen. El contraste depende de la luz ambiente, compensando en alguna medida la menor iluminación en niveles inferiores con el mayor contraste de las redes contra un fondo más oscuro. No es de esperar una respuesta estrictamente proporcional ya que el efecto puede ser modificado por factores tales como la densidad de la población, material particulado, edad de las larvas, etc.

Los resultados descriptos más arriba pueden explicarse admitiendo la existencia de reacciones de escape en las capas superiores. Las mayores capturas nocturnas se deberían a una mayor eficiencia de las redes en ese horario; por debajo de 100 metros y hasta los 200, la iluminación disponible no permitiría la detección visual.

Si se admite que existen reacciones de escape es posible explicar no sólo los datos actuales sino también clarificar el debate sostenido por Marr y Fraser sobre la migración vertical de las larvas de *E. superba*.

Fraser (1936) presentó los resultados de una serie limitada de observaciones de la serie larval de *E. superba* sumando las observaciones realizadas en períodos de cuatro horas y graficando los porcentajes observados en cada profundidad y horario. Según estos gráficos las larvas, desde Calyptopis en adelante muestran una variación diaria de profundidad del orden de los 250 metros, llegando hasta por debajo de los 500 metros.

Marr (1962), a partir de un número mucho mayor de estaciones analizadas realizó un análisis similar pero excluyendo del mismo las estaciones en las que se observaron larvas Metanauplius. El cambio de habitat con el tiempo descripto por Fraser (loc.cit.) no aparece cuando se representan solamente aquellas estaciones que no tienen larvas en estadio metanauplius en los niveles más profundos. De aquí Marr concluyó que las calyptopis profundas son un resultado del ascenso durante el desarrollo y la migración vertical estaría limitada a los 250

metros superiores.

Ambos autores presentaron sus resultados como porcentajes por nivel del total de larvas capturadas en una estación dada. Esta representación elimina la variabilidad debida a la abundancia en una estación particular, pero asegura que no se ponga en evidencia la reacción de escape que puede afectar los resultados. En el caso de las larvas más profundas sus capturas serían menos afectadas por la reacción de escape y la eficiencia de las redes sería la misma de noche que de día. En profundidad los números serán relativamente mayores durante el día debido a la reacción de escape que ocurre en los niveles superiores. Por no disponer de las cuentas originales no ha sido posible realizar el análisis estadístico de estos resultados siguiendo la misma metodología empleada aquí.

La importancia de esta cuestión en la interpretación de los mecanismos reguladores de la distribución es muy grande. Si se descartan las migraciones verticales en los estadios larvales sólo es necesario considerar la circulación en los 200 metros superiores a partir de la culminación del proceso de ascenso durante el desarrollo. En caso contrario el análisis debería incluir también los movimientos por debajo de esta capa, muchas veces contrapuestos con los superficiales, juntamente con los tiempos de residencia en cada una de las corrientes. El problema se transforma en intratable con la información disponible en la actualidad.

Dada la importancia de este punto, se realizaron experimentos tendientes a verificar en forma directa la existencia de reacciones de escape y estudiar sus características.

O'Brien y Ritz (1988) propusieron una clasificación general de las reacciones de escape en crustáceos con distribución agregada que puede extenderse a otros taxa con el mismo tipo de distribución: Huída, escape coordinado, y respuestas individuales de escape. En el primer caso el total de la agregación se aleja del camino de la perturbación; en el segundo la agregación puede reaccionar colectivamente de distintas maneras: dividiéndose, dispersándose instantáneamente, etc. El tercer caso corresponde a las respuestas individuales a las que se llega a medida que el estímulo se aproxima a los animales.

El estudio de los cambios en la reacción de escape a través del análisis estadístico de los datos obtenidos bajo distintas condiciones se complica por la variedad de factores interactuantes y los términos de error, usualmente muy grandes, como consecuencia, no sólo de las condiciones ambientales, sino también de la variabilidad en la distribución horizontal que dificulta la replicación de experiencias o la obtención de muestras comparables.

Durante el viaje del Rompehielos IRIZAR en 1986 se realizó un muestreo de oportunidad orientado a evaluar un posible diseño experimental dirigido a detectar las reacciones de escape visuales a nivel individual, tomando en cuenta también las reacciones colectivas (microdistribución o comportamiento) que se originan en algún grado de coordinación en la reacción.

El experimento fué llevado a cabo utilizando dos redes de 500µ, una de ellas teñida de negro a las que nos referiremos como blanca y negra, en un mismo marco de red de tipo Bongo de 60 cm de diámetro. Se realizó un total de 17 arrastres. Los datos de los mismos se encuentran en la Tabla 6 y las cuentas por taxa, reducidas a una misma duración del lance en la Tabla 7. En la tabla se incorporan, con fines de comparación, los datos de pterópodos publicados por Mc Gowan y Brown (1966); obtenidos con una red Bongo de tipo convencional pero diferenciando el marco izquierdo del derecho.

La disponibilidad de tiempo durante el crucero no permitió la replicación de lances; se cuenta con una única muestra de cada red para cada estación. En estas condiciones no es posible realizar un estudio clásico de análisis de varianza ni estudiar las posibles interacciones entre las redes y las condiciones ambientales.

Debido a que la posible existencia de esquemas definidos de respuesta (tales como escapar siempre hacia abajo, hacia arriba, alguna relación con el cable de arrastre, etc.) pueden provocar una preferencia hacia una de las redes independientemente de su color (izquierda o derecha). Esto fué controlado a lo largo del experimento variando en forma aleatoria el color de la red que ocupaba una determinada posición.

De acuerdo con los tipos de reacción descriptos por O'Brien y Ritz (loc. cit.), los resultados de este experimento dependen de la existencia o no de reacciones visuales de escape, de la coordinación en las respuestas y de la distancia a la red a la cual se dispara la respuesta.

I.- Respuesta colectiva a distancias mucho mayores que la separación entre redes.

En este caso la agregación se aleja de la boca de la red y puede o no ser capturada total o parcialmente. Esto significa que en cada encuentro con una aglomeración de pláncteres la red del par que captura una mayor cantidad de especímenes se decide al azar.

II.- Respuestas colectivas a distancias menores o del mismo orden de magnitud que la separación entre redes.

La agregación se aleja diferencialmente según se aproxime una red determinada. En consecuencia una de ellas

(blanca o negra) capturará sistemáticamente mayores cantidades.

Est.	Fecha	Hora	Latitud	Longitud	Duracion
09	Feb 24	01:20	62: 11'	57: 00'	21'
10	Feb 25	09:12	62: 30'	58: 20'	14'
11	Feb 25	16:10	63: 03'	59: 57'	10'
12	Feb 25	23:45	63: 23'	61: 40'	25'
13	Feb 26	02:33	63: 36'	61: 60'	17'
14	Feb 26	11:20	64: 22'	64: 22'	30'
15	Feb 26	15:40	64: 51'	65: 04'	20'
16	Feb 27	01:09	65: 52'	67: 36'	13'
17	Feb 27	02:49	66: 08'	68: 08'	21'
18	Feb 27	08:40	66: 30'	68: 41'	15'
19	Feb 27	10:40	66: 44'	69: 00'	20'
20	Feb 27	16:20	67: 07'	69: 30'	20'
21	Feb 27	18:57	67: 25'	69: 54'	22'
22	Feb 28	01:20	68: 03'	70: 45'	13'
23	Mar 03	02:33	58: 48'	67: 19'	20'
24	Mar 03	09:35	57: 42'	66: 57'	20'
25	Mar 03	16:15	57: 18'	66: 39'	40'

Tabla 6.- Datos correspondientes a las estaciones donde se realizaron arrastres con red Bongo de mallas coloreadas diferencialmente en el crucero del Rompehielos Irizar en 1986.

III.- Respuestas individuales e independientes a distancias mayores que la separación entre redes.

Los individuos serán capturados al azar por cualquiera de las redes pero sin que sean de esperar diferencias en las cantidades totales de cada una de ellas.

IV.- Respuestas individuales e independientes a distancias menores o del mismo orden de magnitud que la separación entre redes.

Las redes operan con distintas probabilidades de captura en forma constante. En consecuencia una de ellas capturará sistemáticamente más individuos.

V.- Finalmente cabe considerar también el caso de aquellas especies que no reaccionan a las redes pero que presentan variaciones espaciales en su densidad del mismo orden de magnitud que la separación entre redes. En este caso es

posible que una de las redes, independientemente de su color, capture mayores cantidades. Este efecto es imposible de distinguir, en las condiciones experimentales discutidas aquí, del caso I.

A) RED BLANCA

Est.	ESU CA	ESU FUR	T.macr.	E.frig.	Salpas	Quetog.	Peces	Medus.	Poliq.
09	0.0	0.0	0.0	0.0	165.7	0.0	0.0	0.0	0.0
10	0.0	0.0	86.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
11	0.0	0.0	35.0	0.0	6.0	0.0	0.0	0.0	0.0
12	2.4	112.0	145.6	16.0	76.8	0.0	0.0	0.8	0.0
13	4.7	116.5	428.2	84.7	18.8	1.2	0.0	0.0	1.2
14	0.0	1.3	34.0	0.0	12.7	0.0	0.7	0.0	0.0
15	0.0	0.0	26.0	0.0	0.0	26.0	10.0	1.0	0.0
16	93.9	1113.9	0.0	107.7	263.1	0.0	1.5	0.0	0.0
17	61.0	787.6	93.3	92.4	143.8	1.9	55.2	77.1	91.4
18	0.0	0.0	8.0	0.0	0.0	0.0	1.3	0.0	0.0
19	94.0	27.0	10.0	0.0	0.0	44.0	7.0	16.0	39.0
20	0.0	0.0	51.0	1.0	0.0	6.0	0.0	0.0	0.0
21	0.0	0.0	15.5	0.0	0.0	0.0	0.0	243.6	0.0
22	12.3	206.2	16.9	49.2	86.2	0.0	1.5	61.5	0.0
23	0.0	0.0	0.0	141.0	0.0	4420.0	8.0	0.0	0.0
24	0.0	0.0	224.0	0.0	0.0	5776.0	20.0	0.0	0.0
25	4.0	19.5	489.5	0.0	16.0	5728.0	68.0	24.0	4.0

B) RED NEGRA

Est.	ESU CA	ESU FUR	T.macr.	E.frig.	Salpas	Quetog.	Peces	Medus.	Poliq.
09	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
10	0.0	0.0	53.3	0.0	1.1	0.0	0.0	0.0	0.0
11	0.0	0.0	16.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0
12	4.8	117.6	136.0	13.6	27.2	0.8	0.0	0.8	0.8
13	0.0	62.4	400.0	65.9	45.9	0.0	1.2	0.0	0.0
14	0.0	0.0	16.7	0.7	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0
15	0.0	0.0	18.0	0.0	1.0	30.0	12.0	2.0	4.0
16	192.3	1176.9	0.0	0.0	263.1	0.0	6.2	0.0	10.8
17	61.9	495.2	67.6	61.9	225.7	0.0	36.2	0.0	29.5
18	0.0	40.0	6.7	0.0	5.3	2.7	9.3	2.7	0.0
19	105.0	23.0	1.0	0.0	0.0	20.0	2.0	15.0	55.0
20	0.0	0.0	17.0	0.0	0.0	7.0	1.0	0.0	0.0
21	0.0	0.0	14.5	0.0	0.0	0.0	0.9	200.0	0.0
22	12.3	212.3	23.1	49.2	83.1	0.0	3.1	169.2	0.0
23	0.0	0.0	0.0	57.0	0.0	3684.0	16.0	0.0	1.0
24	0.0	0.0	128.0	0.0	0.0	1318.0	28.0	0.0	4.0
25	26.5	3.5	296.5	0.0	3.0	5800.0	44.5	8.5	7.0

Tabla 7.- Cuentas reducidas a un tiempo de arrastre común para los taxa estudiados en el muestreo con red Bongo coloreada diferencialmente. Los datos de las estaciones se encuentran en la tabla 6.

Cabe notar que los cinco casos discutidos no son categorías perfectamente definidas sino que existe entre ellas un continuo que depende de los distintos grados de aglomeración, distancias al estímulo que elicitan la respuesta e incluso de las condiciones ambientales que pueden determinar distintos tipos de respuesta en una misma especie.

El diseño experimental utilizado no permitió discriminar entre microdistribución y las respuestas coordinadas, ambas serán discutidas conjuntamente como agregación .

El análisis estadístico de los datos puede ser planteado como un análisis de frecuencias y resuelto mediante el estadístico G para construir dócimas de significación. En este caso, la hipótesis nula establece que en cualquiera de las estaciones ambas redes capturan el mismo número de animales de cada taxa particular y es posible realizar la clásica descomposición de grados de libertad (Sokal y Rohlf, 1981) calculando, para cada taxa, estadísticos Total (T), Combinado (C) y de Heterogeneidad (H).

El estadístico de Heterogeneidad mide las diferencias entre las proporciones observadas; es decir que permite docimar la hipótesis que establece que todas las proporciones observadas son iguales. Es también una medida de la asociación (ya sea espacial o por la existencia de respuestas coordinadas) existente entre los individuos de un mismo taxa que son capturados por la misma red (independientemente de su color).

El estadístico Combinado permite (en caso de poder admitirse que todas las proporciones individuales son iguales), verificar la hipótesis nula referida a un valor particular de la proporción observada (1:1 en este caso). Mide la reacción visual provocada por los diferentes colores de las redes. Bajo la hipótesis nula de inexistencia de reacciones visuales el estadístico Combinado se aproxima a cero cuando el número de observaciones se hace indefinidamente grande.

Los valores significativos del estadístico de Heterogeneidad indican que la proporción en la que las redes blanca y negra capturan un determinado organismo no es constante a lo largo de todas las estaciones, mientras que un valor significativo para el estadístico Combinado indica que las frecuencias observadas difieren de la relación esperada (1:1 para las redes blanca y negra).

	Total			Combinado			Heterogeneidad		
	gdl	G	Prob	gdl	G	Prob	gdl	G	Prob
E.superba(C)	6	56,60	0,00	1	25,27	0,00	5	31,33	0,00
E.superba(F)	8	137,76	0,00	1	14,18	0,00	7	123,58	0,00
T.macrura	13	126,83	0,00	1	77,06	0,00	12	49,77	0,00
E.frigida	7	153,56	0,00	1	80,24	0,00	6	73,32	0,00
Salpas	10	83,28	0,00	1	0,91	0,34	9	82,37	0,00
Quetognatos	9	2884,7	0,00	1	983,64	0,00	8	1901,1	0,00
Peces (larvas)	13	29,87	0,01	1	0,43	0,52	12	29,44	0,01
Medusas	7	142,12	0,00	1	0,82	0,37	6	141,30	0,00
Poliquetos	8	56,97	0,00	1	2,23	0,13	7	54,74	0,00
Pteropodos(*)	19	51,54	0,00	1	0,13	0,72	18	51,41	0,00

*) Datos de Mc Gowan y Brown, 1966 para redes idénticas.

Tabla 8.- Estadísticos G de Heterogeneidad, Combinado y total calculados para los datos de la tabla 7. El cálculo se ha realizado también sobre datos de pterópodos obtenidos en una red Bongo con dos mallas similares (ver texto).

Para la aplicación de la prueba del estadístico Combinado es necesario que el estadístico de significación haya resultado no significativo; debe cumplirse además que exista independencia entre los animales que entran en una red determinada. Resulta claro que esto no se cumple cuando existen microdistribución o respuestas colectivas al estímulo. La consecuencia de la violación de este supuesto, en las condiciones de este experimento particular, resultan en el incremento de la probabilidad de rechazar una hipótesis nula verdadera (error de tipo II).

Los valores significativos de los estadísticos Combinado y de Heterogeneidad pueden resultar de la falta de independencia entre los individuos que constituyen las agregaciones en los casos I, II y V; en este caso no existen dócimas exactas. Los valores de los estadísticos obtenidos se presentan en la tabla 8.

A fin de resolver en forma parcial este problema hemos construído el estadístico E que se define:

grados de libertad del estadístico H.

Este estadístico es, por construcción, una forma de la relación de verosimilitud y en caso de existir independencia en las observaciones seguiría una distribución F de Fisher con 1 y k grados de libertad bajo la hipótesis nula que establece que no existe diferencia entre las redes blanca y negra.

En este caso no se conoce su distribución en probabilidades exacta, pero puede considerárselo como una medida de la diferencia entre redes (o sea de la respuesta visual) para los taxa estudiados.

Es también posible poner a prueba la misma hipótesis nula de iguales capturas en ambas redes construyendo la diferencia entre las capturas de cada taxa en las redes blanca y negra y analizándola mediante la prueba t de Student. En este caso fué necesario obtener una variable de cálculo a partir de las variables originales mediante la transformación de Box-Cox para cumplir con los requisitos de la prueba de t.

En estas condiciones la prueba de t es relativamente poco potente ya que el número de grados de libertad está limitado por el número de estaciones positivas para cada uno de los grupos estudiados.

En la tabla 9 se presentan en orden creciente del estadístico E los valores obtenidos para este y para la t de Student. La probabilidad asociada con el estadístico E debe considerarse como indicativa ya que no se trata de una prueba exacta.

El análisis de los resultados obtenidos hasta aquí indica que, de acuerdo a lo esperado, todos los taxa considerados presentan alguna forma de agrupamiento; menos marcado en los peces (tabla 8). El agrupamiento puede resultar de microdistribución o de respuestas colectivas a la presencia de la red.

La Tabla 9 es interesante por cuanto sugiere la existencia de reacciones visuales diferenciales frente a una red blanca o negra en todos los taxa que poseen órganos de visión desarrollados y elementos natatorios, a excepción de los peces.

Salpas, medusas, y poliquetos que por su morfología no parecen capaces de importantes reacciones de evasión arrojan resultados claramente no significativos y podrían ser atribuídos al grupo V.

Es importante destacar que los pterópodos, que fueron obtenidos con redes idénticas no muestran preferencia por ninguna de ellas. Este hecho si bien esperado otorga mayor confiabilidad a los métodos aplicados.

TAXA	E	gdl	Prob	gdl	t	Prob
Medusas	0,035	1: 6	0,852	7	0,10	0,90
Pteropodos(*)	0,046	1:18	0,828	19	0,50	0,80
Salpas	0,099	1: 9	0,757	11	0,55	0,58
Peces (larvas)	0,175	1:12	0,685	13	0,10	0,89
Poliquetos	0,285	1: 7	0,614	8	0,00	0,99
E.superba(F)	0,803	1: 7	0,403	8	0,94	0,37
E.superba(C)	4,033	1: 5	0,099	6	1,41	0,20
Quetognatos	4,139	1: 8	0,074	9	1,16	0,27
E.frigida	6,566	1: 6	0,042	8	1,99	0,08
T.macrura	18,580	1:12	0,001	13	2,90	0,01

*) Datos de Mc Gowan y Brown, 1966 para redes idénticas.

Tabla 9.- Estadísticos E (ver definición en el texto), t de Student, grados de libertad correspondiente y probabilidad de obtener por azar un valor tanto o más alto del estadístico calculados para los datos de la tabla 7. El cálculo se ha realizado también sobre datos de pterópodos obtenidos en una red Bongo con dos mallas similares. Las probabilidades calculadas para el estadístico E deben considerarse como indicativas (ver texto).

El hecho de no detectar diferencias significativas en el caso de las larvas de peces puede explicarse en función de su capacidad para detectar la red a mayor distancia, ya sea por medios visuales reaccionando a la imagen completa de la red y no a los distintos contrastes entre las mallas y el fondo o mediante otros mecanismos (sensores de presión en la línea lateral, por ejemplo) por lo que pueden ser asignados al grupo I.

Los resultados para las furciliae de *E. superba* no son claros. Si bien forman parte de un grupo con bajas probabilidades en la prueba de t, su posición en la escala del estadístico E sugiere incluírlos con los peces en el grupo I. Podría también tratarse de un grupo con respuestas de tipo intermedio lo que hace evidente la necesidad de realizar estudios bajo diseños que permitan mayor resolución.

Las larvas calyptopes de *E. superba*,

juntamente con Quetognatos y juveniles y adultos de *E. frigida* y *T. macrura* pertenecerían al grupo II, presentando reacciones de escape y agrupamiento (ya sea por coordinación de sus respuestas o por microdistribución)

En el caso de las larvas de *E. superba*, el resultado obtenido indica que sus reacciones de escape son suficientes para producir las diferencias observadas entre las capturas nocturnas y diurnas; especialmente si se tiene en cuenta que la red utilizada en esta experiencia es de tipo Bongo, arrastrada por el buque generalmente a velocidades superiores a los 2 m/s, en tanto que la red de tipo Nansen utilizada en los muestreos verticales no ha sido utilizada a velocidades superiores a 1 m/s.

De este modo, concluyendo el análisis de los resultados para los factores que influyen en la distribución horizontal y en la disposición vertical de *E. superba*, podemos afirmar que son las reacciones de escape las que determinan la desigual densidad observada entre las estaciones nocturnas y diurnas dado que, en los estadios larvales y en la región estudiada, no se han detectado fenómenos de migración vertical utilizando técnicas de análisis numérico de los resultados en 1981 y observación directa en 1995.

En las figuras 34 y 35 se presentan las estaciones positivas y negativas para *E. frigida* y *T. macrura*. Se deduce de estas figuras que la confluencia Weddell-Scotia consituye el límite de la distribución de *E. frigida*, mientras que *T. macrura* se encuentra presente en toda la zona en estudio.

El análisis de los resultados del crucero Holmberg 81, desarrollado hasta aquí permite concluír que:

1) Extrapolando a otras especies los resultados obtenidos para *E. superba* puede afirmarse que en el estudio cuantitativo de la distribución deben tenerse en cuenta las diferencias de iluminación ambiental y profundidad, corrección que resulta necesaria en vista de la magnitud de las diferencias observadas en la abundancia total de los distintos estadios.

2) Los análisis de la distribución de larvas y por ende de adultos que se realicen para interpretar la distribución en función de la circulación oceánica deben considerar a las larvas como integrantes de las masas de agua más superficiales.

3) La variabilidad observada en la composición y disposición vertical de las poblaciones de larvas de *E. superba* no muestra asociación con las condiciones locales (temperatura y salinidad); pero sí con la estructura oceanográfica regional.

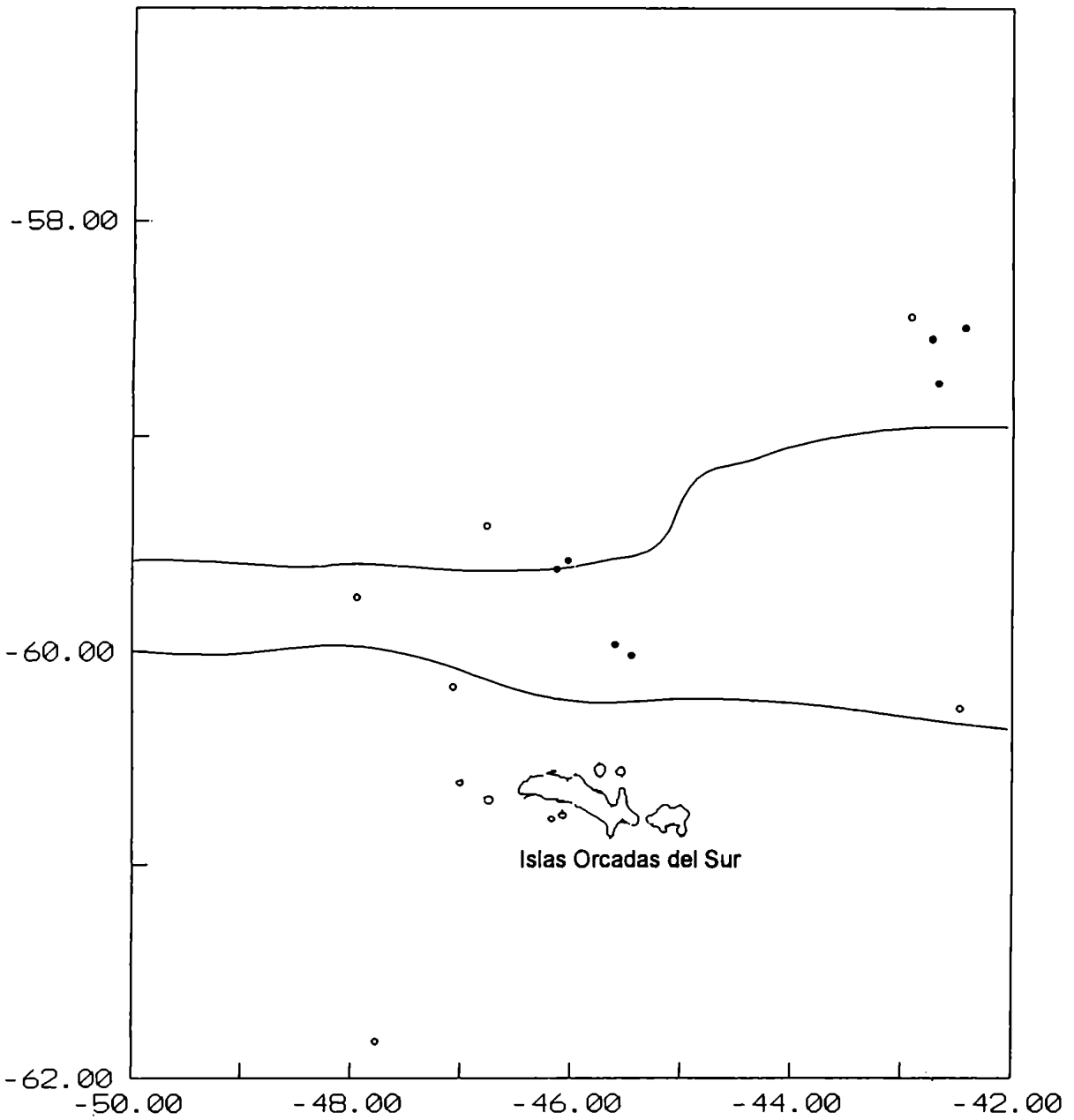

Figura 34.- Disposición horizontal de las larvas de *Euphausia frigida* durante el crucero Holmberg 1981. Las estaciones positivas se indican con círculos llenos y las negativas con círculos vacíos, se indican las posiciones de los límites Norte y Sur de la zona de la Confluencia Weddell - Scotia según Foster y Middleton (1984).

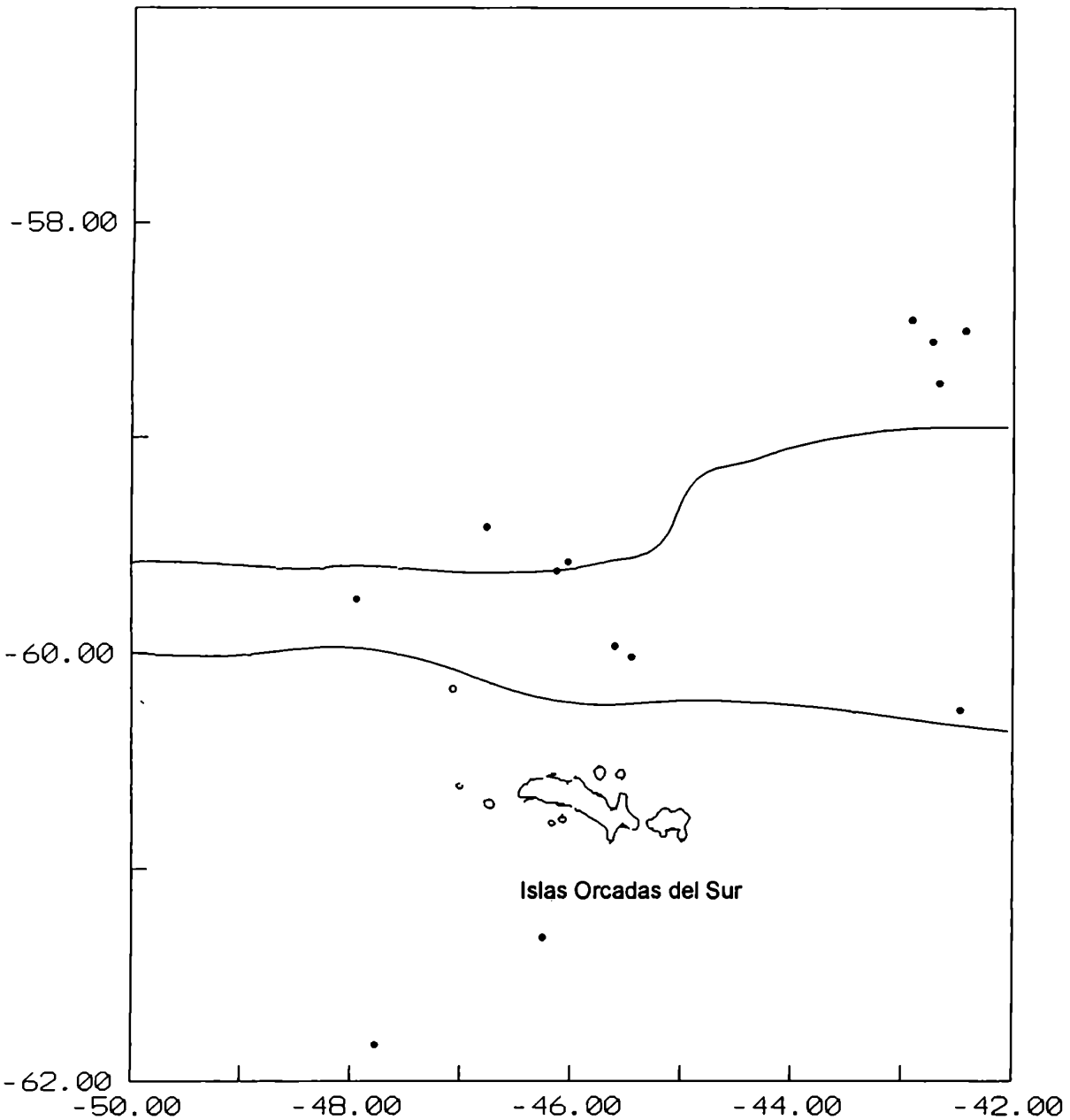

Figura 35.- Disposición horizontal de las larvas de *Thysanoessa macrura* durante el crucero Holmberg 1981. Las estaciones positivas se indican con circulos llenos y las negativas con círculos vacíos, se indican las posiciones de los límites Norte y Sur de la zona de la Confluencia Weddell - Scotia según Foster y Middleton (1984).

Características del proceso reproductivo de *E. crystallorophias*

Para esta especie se dispuso de una serie temporal prolongada de observaciones realizadas durante el Crucero Polarsirkel 79/80 en una estación fija sobre la barrera de hielo en el Mar de Weddell en los 77°17'S 48°17'W, con un total de 150 observaciones.

Las muestras se obtuvieron durante cinco días en 25 series de cuatro (en algunos casos cinco) niveles cada una, llegando hasta diez metros del fondo con la red más profunda. Se utilizó una red Nansen con mecanismo de cierre, determinando la profundidad y volumen filtrado por cable filado y ángulo.

Las cuentas obtenidas para cada estadio de *E. crystallorophias*, que fué la única especie de eufausiáceo representada en esta estación, corresponden a la estación 60; lances 70 a 187. Todas las observaciones se expresaron para los niveles: 25 a 0, 50 a 25, 100 a 50 y 250 a 100 metros para lo cual fué necesario sumar los ejemplares capturados entre de 250 a 150 y de 150 a 100 en las estaciones que se realizaron con cinco niveles de muestreo y reducidas a un único tiempo de arrastre.

Las condiciones oceanográficas físicas fueron estudiadas simultáneamente por Gammelsrod y Slotsvik (1980) quienes describieron el ciclo de mareas cerca de la barrera y observarndo un marcado efecto debido a las mareas que provocaba flujos desde y hacia la barrera.

Durante el período de observación los autores mencionados determinaron el ciclo de mareas y midieron los componentes locales de las corrientes. De sus observaciones surge la existencia de ciclos en las corrientes locales con una velocidad máxima de 30 - 40 cm/s (1 - 1,4 km/h) y una surgencia de agua cuando el flujo de la corriente es desde la barrera de hielo hacia el mar abierto. El efecto más notorio en la columna de agua es una homogeneización de la estructura vertical (por mezcla y surgencia). Las corrientes dede la barrera fueron observadas aproximadamente cada 12 horas, alternando su intensidad entre corrientes de mayor y menor intensidad, con picos máximos aproximadamente a las 22 horas y los de menor magnitud alrededor de las 7 horas.

El posible efecto de estas variaciones en la composición y abundancia de la población de larvas de *E. crystallorophias* fué estudiado aplicando la técnica de Análisis de la Varianza Multivariado (MANOVA). Esta técnica es equivalente al análisis de varianza habitual, pero permite el estudio de observaciones compuestas por varias variables correlacionadas en forma simultánea.

Las hipótesis generales puestas a prueba son las mismas que en el caso univariado; con las necesarias

correcciones en los números de grados de libertad.

Corrientes locales con respecto a la densidad de los estadios

La posible influencia de las corrientes locales en la densidad de larvas fué estudiada mediante el modelo, donde se tienen en cuenta como etapas en el ciclo diario de las corrientes locales el período entre cambios de dirección de las mismas:

$$X_{i,j,k} = Tf_i + Tc_j + I_{i,j} + M + e_{i,j,k},$$

donde $X_{i,j,k}$ es el vector de cuatro componentes correspondiente a la k-ésima observación del estadio i (Metanauplius o Calyptopes I) en el horario j. Tf_i es el efecto debido a la abundancia del estadio; Tc_j el debido a la etapa de las corrientes; $I_{i,j}$ al efecto no aditivo o de interaccion; M la media global y $e_{i,j,k}$ el término de error asociado con cada observación, con los siguientes resultados:

En el análisis se puede identificar el horario con las corrientes debido a la periodicidad demostrada en los movimientos locales de agua por Gammelsrod y Slotsvik (1980) de donde se obtuvieron los límites para cada etapa. Sólo se tuvieron en cuenta los estadios metanauplius y calyptopis I debido a que el gran número de muestras con capturas nulas de nauplii o calyptopes II no permiten su comparación.

Hipótesis de interacción

La hipótesis nula establece que, de existir un efecto en la abundancia debido a las corrientes, éste es el mismo para todos los estadios. El resultado no significativo es necesario para el análisis de los efectos principales.

θ (S = 3; M = 0; N = 18,5) = 0.104; NS ; P > 0,3

Tratamientos principales

<u>Igualdad de densidades de los estadios</u>:

$F_{4,39}$ = 3,20; S; P = 0,023

<u>Igualdad de densidades en cada período de corrientes</u>:

θ (S = 3; M = 0; N = 18,5) = 0,107; NS ; P > 0,3

Fases de marea con respecto a la densidad de los estadios

Se ajustó un modelo similar al anterior, con la diferencia de que la etapa en el ciclo de corrientes (de cuatro niveles) se reemplaza por la situación de la marea (creciente o bajante), con los siguientes resultados:

Hipótesis de interacción

$F_{4,43}$ = 0,45; NS; P = 0,772

Tratamientos principales

Igualdad de densidades de los estadios:

$F_{4,43}$ = 3,02; S; P = 0,030

Igualdad de las densidades en las fases:

$F_{4,43}$ = 1,32; NS; P = 0,276

Altura de marea con respecto a la densidad de los estadios

Finalmente, en base a los datos de Gammelsrod y Slotsvik (1980) se establecieron dos grupos fuertemente diferenciados de series. El primero de alta marea que corresponde a observaciones realizadas cuando las alturas de marea se encontraban próximas a los mínimos y máximos absolutos diarios. Un tercer grupo corresponde a valores cercanos a la elevación de mareas promedio.

Hipótesis de interacción

θ (S = 2; M = 0,5; N = 16,5) = 0.078; NS; P > 0,2

Tratamientos principales

Igualdad de densidades de los estadios:

$F_{4,35}$ = 2,84; S; P = 0,038

Igualdad de las densidades a distintas alturas de marea:

θ (S = 2; M = 0,5; N = 16,5) = 0,268; NS; P > 0,1

Ninguno de los distinos criterios utilizados para seleccionar estaciones ha demostrado interacción ni efecto alguno sobre las abundancias de los estadios. Al igual que en el caso de *E. superba* los factores físicos locales tales como las corrientes hacia y desde la barrera y las mareas no parecen afectar a la población de larvas. El estadio calyptopis I resultó mas abundante que el metanauplius.

El paso siguiente fué el estudio de la disposición vertical de los estadios bajo la acción de los factores físicos mencionados. La verificación de las hipótesis al respecto se realizó mediante la técnica de análisis de perfiles.

Utilizamos el modelo:

$$X_{i,j,k} = T_{i,j} + M_{i,j} + e_{i,j,k},$$

donde $X_{i,j}$ es el vector de cuatro componentes correspondiente a la j-ésima observación del estadio en consideración (Metanauplius o Calyptopis I) bajo la condición i del factor en estudio (Corrientes, fase de marea y altura de marea). T_i es el efecto debido al factor en consideración,y M es la media del estadio. $e_{i,j}$ es el término de error asociado con cada una de las observaciones.

Disposición vertical de los estadios en relación a las corrientes locales, fase de marea y altura de marea

Pruebas de paralelismo:

Corrientes en Metanauplius: θ (S=3; M=-0,5; N=8,5) = 0,190; NS; P > 0,2

Corrientes en Calyptopis I: θ (S=3; M=-0,5; N=8,5) = 0,173; NS; P > 0,2

Fase de marea en Metanauplius: $F_{3,14}$ = 0,43; NS; P = 0,740

Fase de marea en Calyptopis I: $F_{3,14}$ = 0,79; NS; P = 0,521

Altura de marea en Metanauplius:θ (S=2; M=0; N=7,5) = 0,440; NS; P > 0,2

Altura de marea en Calyptopis I:θ (S=2; M=0; N=7,5) = 0,226; NS; P > 0,2

No aparecen diferencias en la disposición vertical de los estadios estudiados en relación con variables físicas locales.

Pruebas de igualdad de densidades

Corrientes en Metanauplius: $F_{3,21}$ = 1,31; NS; P = 0,297

Corrientes en Calyptopis I: $F_{3,21}$ = 0,17; NS; P = 0,915

Fase de marea en Metanauplius: $F_{1,16}$ = 1,65; NS; P = 0,215

Fase de marea en Calyptopis I: $F_{1,16}$ = 1,04; NS; P = 0,323

Altura de marea en Metanauplius: $F_{2,19}$ = 0,20; NS; P = 0,832

Altura de marea en Calyptopis I: $F_{2,19}$ = 0,20; NS; P = 0,819

Debe notarse la presencia de un número elevado (tres en seis pruebas realizadas) de estadísticos F muy por

debajo de 1; este punto será tratado más abajo.

Pruebas de densidades por profundidad:

Corrientes en Metanauplius: $F_{3,19} = 10,47$; S; P = 0,0003

Corrientes en Calyptopis I: $F_{3,19} = 11,08$; S; P = 0,0002

Fase de marea en Metanauplius: $F_{3,14} = 11,24$; S; P = 0,0006

Fase de marea en Calyptopis I: $F_{3,14} = 8,09$; NS; P = 0,002

Altura de marea en Metanauplius: $F_{3,17} = 23,71$; S; P < 0,00001

Altura de marea en Calyptopis I: $F_{3,17} = 9,64$; S; P = 0,0006

En todos los casos se ha observado la existencia de una disposición vertical definida y estable frente a las variaciones de corrientes y mareas.

Estos resultados confirman lo encontrado hasta ahora respecto de las corrientes locales, fases y altura de marea. Sin embargo, los valores de F obtenidos por debajo de uno hacen sospechar la existencia de una fuente de variación que, consistentemente, incrementa el error dentro de los tratamientos. Se investigó la posibilidad de que se tratara de una variación asociada con cambios de escala diaria por aportes de larvas en la circulación local.

En primer término se analizó la existencia de diferencias diarias en la cantidad total de larvas en cada estadio, para lo que se utilizó como variable la densidad observada para cada estadio en toda la columna de agua y pruebas de Análisis de la Varianza univariadas.

El análisis se realizó distinguiendo seis niveles dentro del factor fecha, correspondientes a cada uno de los días de muestreo. Como segundo factor se consideró el estadio (metanauplius o calyptopis I) obteniendo resultados no significativos para la interacción Fecha - Estadio ($F_{5,38} = 1,48$; P = 0,219) y significativos para las diferencias entre estadios ($F_{1,38} = 22,15$; P = 0,00005) y Fecha ($F_{5,38} = 5,64$; P = 0,0006).

Las pruebas realizadas indican que, si bien se producen variaciones diarias significativas en la abundancia de larvas, la variabilidad introducida por el factor fecha es equivalente para ambos estadios. Si admitimos que la variación diaria observada se debe al transporte con la corriente regional, entonces la composición por estadios de la población de larvas transportada por esta corriente es relativamente homogénena.

Gráficamente estos resultados se encuentran en la figura 36, donde se observa la variación del logaritmo de la

densidad promediada diariamente de los estadios.

La continuación del análisis de las condiciones locales en las distintas fechas requiere construir un modelo que combine los distintos niveles de los tratamientos fecha con los correspondientes a las condiciones locales.

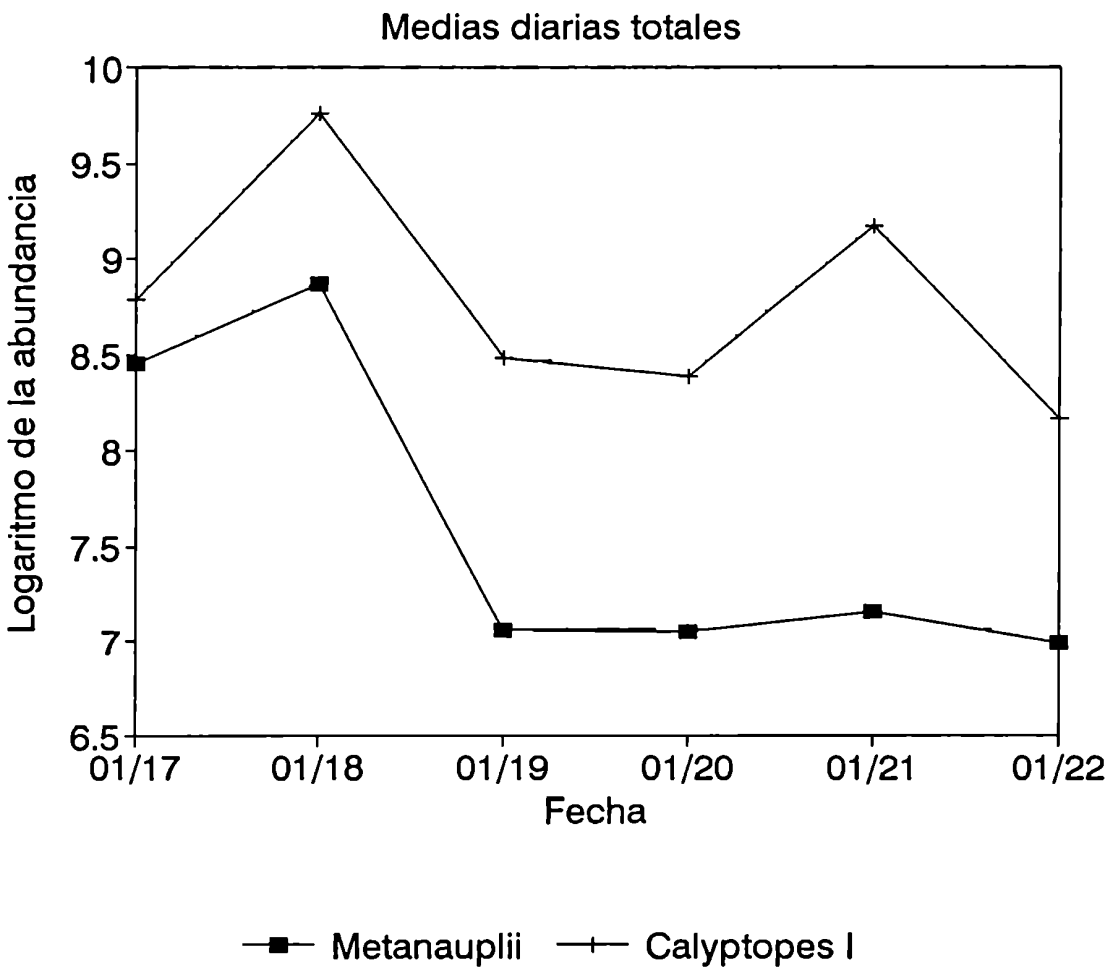

Figura 36.- Variación temporal del logaritmo de la abundancia de larvas de *Euphausia crystallorophias* en una estación fija en el Mar de Weddell (77°17'S, 48°17'W).

A fin de mantener un número adecuado de replicaciones resultó necesario reducir el número de niveles definidos para cada factor. Se consideraron los días de mayor abundancia de larvas (17, 18 y 21 de enero) frente a aquellos en que las mismas resultaron más escasas y, teniendo en cuenta el paralelismo de los perfiles de la disposición vertical ante los diferentes factores oceanográficos, se continuó utilizando como variable la densidad observada en toda la columna de agua realizando por separado el análisis para cada uno de los estadios.

Corrientes locales en dias de alta y baja abundancia de larvas

Interacción Corrientes - Abundancia de Metanauplii: $F_{3,17} = 0,36$; NS; P=0,786

Interacción Corrientes - Abundancia de Calyptopes I: $F_{3,17} = 0,41$; NS; P=0,756

Efecto de la Corrientes en Metanauplii: $F_{3,17} = 0,24$; NS; P=0,865

Efecto de la Corrientes en Calyptopes I: $F_{3,17} = 0,34$; NS; P=0,800

Diferencia entre fechas para Metanauplii: $F_{1,17} = 4,38$; S; P=0,049

Diferencia entre fechas para Calyptopes I: $F_{1,17} = 4,57$; S; P=0,045

Fases de marea en días de alta y baja abundancia de larvas

Interacción Fase de la marea - Abundancia de Metanauplii: $F_{1,21} = 0,63$; NS; P = 0,442

Interacción Fase de la marea - Abundancia de Calyptopes I: $F_{1,21} = 0,92$; NS; P=0,352

Efecto de la Fase de la marea en Metanauplii: $F_{1,21} = 0,05$; NS; P=0,816

Efecto de la Fase de la marea en Calyptopes I: $F_{1,21} = 0,57$; S; P=0,464

Diferencia entre fechas para Metanauplii: $F_{1,21} = 5,18$; S; P=0,03

Diferencia entre fechas para Calyptopes I: $F_{1,21} = 4,52$; S; P=0,04

Altura de la marea en días de alta y baja abundancia de larvas

Interacción Altura - Abundancia de Metanauplii: $F_{2,19}$ = 1,07; NS; P = 0,364.

Interacción Altura - Abundancia de Calyptopes I: $F_{2,19}$ = 0,25; NS; P = 0,780.

Efecto de la Altura de la marea en Metanauplii: $F_{2,19}$ = 1.55; NS; P = 0,237.

Efecto de la Altura de la marea en Calyptopes I: $F_{2,19}$ = 1,00; NS; P = 0,388.

Diferencia entre fechas para Metanauplii: $F_{1,19}$ = 8.25; S; P=0,01

Diferencia entre fechas para Calyptopes I: $F_{1,19}$ = 5.94; S; P=0,02.

La variación diaria, es decir las diferencias dentro de cada uno de los grupos de días que constituyen los niveles del factor fecha, es mayor que la debida a una posible interacción.

Estos resultados muestran que el único factor que ha afectado significativamente la densidad de los estadios es la fecha. Es simple entonces interpretar estas observaciones como realizadas sobre una corriente que transporta cantidades variables de larvas. Podría sugerirse que se trata de un ciclo de varios días de abundancia de larvas seguido por una disminución los días 19 y 20 y un nuevo aumento el día 21. Es intersante notar al respecto que una diferencia de 48 o 72 horas entre los picos de abundancia sobre la corriente costera implica distancias del orden de las 20 millas náuticas (velocidad de la corriente en el orden de los 15 cm/s), compatible con los datos de distribución horizontal de larvas de *E. superba* en la confluencia Weddell - Scotia.

Los procesos de mezcla descriptos por Gammelsrod y Slotsvik (1980) como producidos por las corrientes locales fluyendo desde y hacia la barrera (en sentido perpendicular a la corriente costera) determinan que al cabo de unos pocos ciclos sus efectos dejen de ser detectables por haberse homogeneizado la población en una franja adosada a la barrera de hielo.

La consecuencia intersante es que, en una franja por debajo de la barrera de hielo, deberían encontrarse larvas de *E. crystallorophias* en densidades equivalentes a las que se encuentran fuera de ella, demostrando la escasa o nula capacidad de las larvas para seleccionar su habitat más allá de la escala individual.

Dado que no existen factores oceanográficos que afecten diferencialmente la distribución vertical o la densidad de los estadios, es posible establecer comparaciones

entre ellos a fin de determinar, a través de su disposición vertical, la existencia o no de ascenso durante el desarrollo y la profundidad máxima que alcanzan los embriones en este proceso.

Tanto las larvas Nauplii como las Calyptopes II se encontraban en muy bajas cantidades, presumiblemente como consecuencia de la concentración en el tiempo de los desoves y la duración de los estadios.

Por esta razón fué necesario descartar, para los estadios menos frecuentes, las series de datos que no contenían información sobre el estadio particular (esto es, cuando no se registraron capturas). Los datos remanentes fueron utilizados para estudiar la disposición vertical de los primeros estadios larvales mediante la técnica de análisis de perfiles. El modelo utilizado se expresa:

$$X_{i,j} = T_i + M + e_{i,j},$$

donde $X_{i,j,k}$ es el vector de cuatro componentes correspondiente a las transformaciones logarítmicas de la j-ésima observación del estadio i (Nauplius, Metanauplius, Calyptopes I o Calyptopes II); T_i es el efecto debido a la abundancia del estadio i y M es el vector de medias globales. $e_{i,j}$ es el término de error asociado con cada una de las observaciones.

Los valores obtenidos para los vectores medios de cada estadio (bajo la transformación logarítmica) se presentan más abajo. Los perfiles correspondientes se encuentran en la figura 37.

	Nauplius	Metanauplius	Calyp. I	Calyp. II
25-0	0.1975080	3.1990850	4.8728700	0.3138916
50-25	1.0881630	6.0077840	6.8821150	0.5586748
100-50	0.8586995	6.3287020	7.9588140	4.6230500
250-100	1.0477800	4.9078220	5.3662980	1.8117040

Los resultados de las pruebas estadísticas fueron:

Comparación Nauplius vs. Metanauplius

<u>Paralelismo</u>:

$F_{3,27} = 1.25$; NS; $P = 0,311$

<u>Igualdad de las densidades globales de cada estadio</u>:

$F_{1,29} = 68.25$; S; $P < 0,000001$

<u>Igualdad de las densidades totales en cada nivel</u>:

$F_{1,29} = 3.27$; S; $P = 0,075$

Paralelismo:

$F_{3,46}$ = 1.1; NS; P > 0,35

Igualdad de las densidades globales de cada estadio:

$F_{1,48}$ = 10,3; S; P = 0,002

Igualdad de las densidades totales en cada nivel:

$F_{3,46}$ = 25,27; S; P < 0,000001

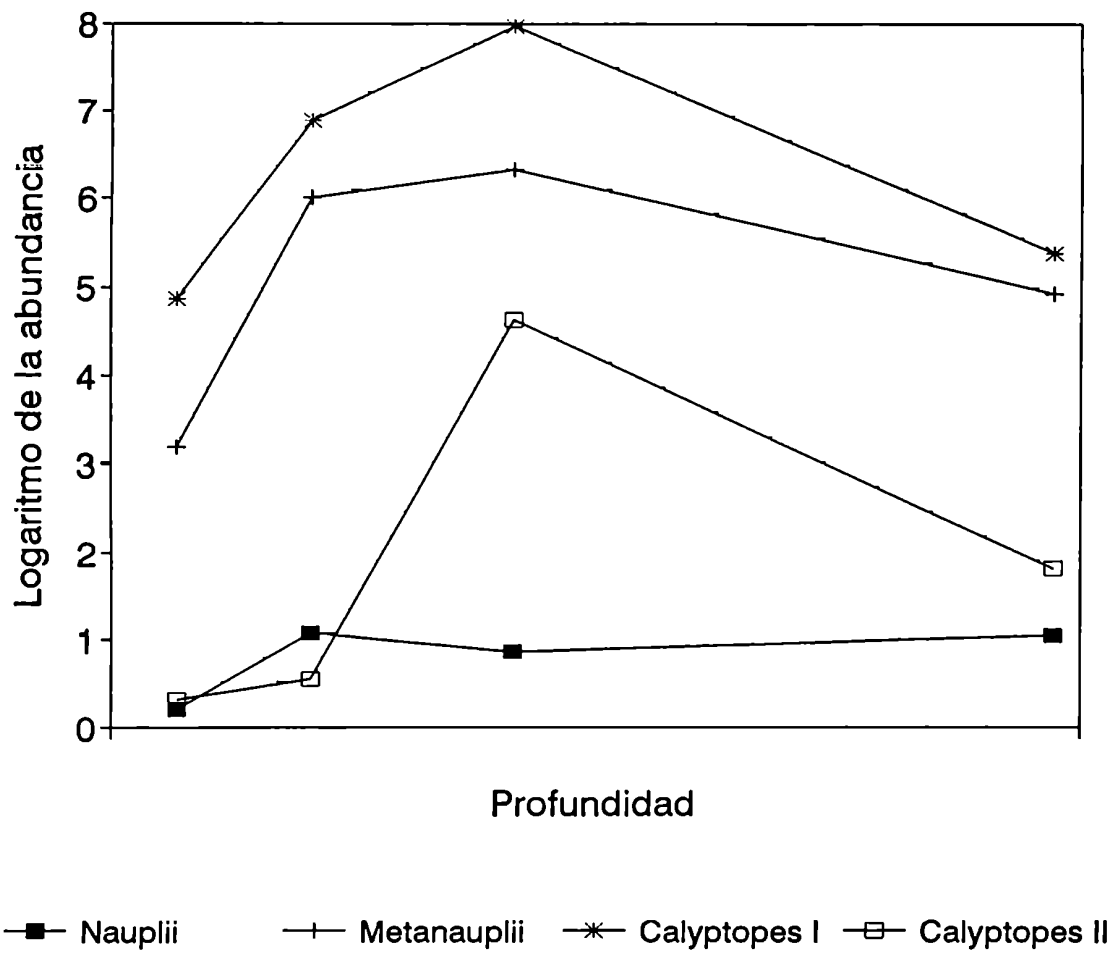

Figura 37.- Disposición vertical de las larvas de *Euphausia crystallorophias* en una estación fija en el Mar de Weddell (77°17'S, 48°17'W). Se representan las medias del logaritmo de la abndancia observada en cada nivel muestreado.

Comparación Calyptopis I vs. Calyptopis II

Paralelismo:

$F_{3,44} = 3,94$; S; P = 0,014

Aunque la potencia de la prueba en el caso de las larvas Nauplius se ve afectada por la baja cantidad de series en las que este estadio se encontraba presente, su distribución vertical, que no difiere de las de Metanauplius y Calyptopis I, indica que para esta especie el hundimiento de los huevos, si existe, está muy limitado en profundidad y se produciría a lo sumo hasta 100 metros. Este resultado coincide con las observaciones morfológicas de los huevos obtenidos en algunas de las estaciones, que muestran un gran espacio perivitelino, coincidiendo con la descripción de Harrington y Thomas (1987).

Es también muy importante comparar la homogeneidad de la disposición vertical de los estadios metanauplius y calyptopis I con la información disponible para *E. superba*, donde las metanauplii se encuentran sistemáticamente por debajo de los 500 metros y las calyptopes I por encima de los 100 metros (Marr 1962, datos presentados aquí).

La escasa abundancia de Calyptopes II en los niveles superiores, causa de la falta de paralelismo entre su disposición vertical con respecto a los estadios más abundantes puede deberse a varias causas:

a) que el pasaje de Calyptopis I a II sea influenciado por las condiciones ambientales. En otras especies se ha observado que la velocidad del desarrollo depende directamente de la temperatura (Ross et al. 1988). Sin embargo la temperatura disminuye en profundidad (Gammelsrod y Slotsvik 1980), por lo que si éste fuera el factor determinante de la diferente composición de las poblaciones de larvas, la relación debería ser inversa.

b) que las larvas Calyptopis II presenten reacciones de escape de mayor magnitud que las de los estadios anteriores. Esta hipótesis no es susceptible de verificación a partir de los datos disponibles ya que durante el período muestreado existe luz diurna durante las 24 horas.

La distribución horizontal de esta especie, tanto en estadios larvales como adultos, no se extiende más allá de las aguas de plataforma. Sólo excepcionalmente y en relación a eventos oceanográficos no usuales, ha sido detectada en áreas oceánicas. Durante el crucero Holmberg 1994 (Gallotti com. pers.) hemos identificado sus larvas desde calyptopes I hasta furciliae I en proximidades de las Islas Orcadas del Sur. Durante este crucero las condiciones oceanográficas mostraron la presencia de anomalías en la temperatura superficial y otros fenómenos físicos

(Marschoff et al. 1994). Por otra parte el hecho de haber sido capturadas con regularidad series larvales completas en aguas superficiales indica que todo su ciclo ontogenético transcurre a no más de 100 metros de profundidad.

MECANISMOS REGULADORES DE LA DISTRIBUCION EN RELACION CON LA ESTRATEGIA REPRODUCTIVA

El problema planteado por la interpretación de la distribución de los eufausiáceos se inscribe en el mas general de la estabilidad de las poblaciones planctónicas. Consideradas a escala regional o mayor, esta interpretación implica identificar los fenómenos oceanográficos y biológicos que, acoplados, generan un sistema de circulación estable a escala regional donde las condiciones ambientales son adecuadas para el desarrollo de las especies en estudio y sus poblaciones pueden mantenerse por períodos prolongados. La información disponible sobre las relaciones entre los eufausiáceos y su ambiente no permiten la consideración de los factores ambientales más alla de su influencia como condición limitante. Vale decir que sólo puede determinarse si la supervivencia de los estadios es o no posible en una masa de agua, sin intentar aún analizar la existencia de respuestas graduales o intermedias entre estos dos extremos.

En el caso de los eufausiáceos, la disposición vertical de los adultos descripta en la literatura (John 1936, Marr 1962, Baker 1965, Makarov 1972, Miller y Hampton 1989) implica que en este estadio todas las especies se encuentran sometidas a los mismos procesos oceanográficos.

Las descripciones de corrientes analizadas más arriba son válidas desde un punto de vista euleriano. Describen la circulación de agua en volumen y dirección pero no resuelven el problema lagrangiano del estudio del movimiento de una partícula en términos probabilísticos. En este último caso es necesario tener en cuenta también los procesos de difusión que pueden llevar partículas corriente arriba y que, acoplados con una alta tasa de multiplicación, permitirían explicar; al menos parcialmente, la estabilidad de las poblaciones de algunas especies planctónicas.

Las larvas no pueden considerarse en forma separada de las fases adultas de la especie. Esto es particularmente válido en el caso de los eufausiáceos, cuyas fases adultas se extienden en el tiempo mucho más que las larvales. Como consecuencia se observa que el área máxima ocupada por los adultos es mayor que la correspondiente a larvas, una circunstancia particularmente notable en el Atlántico Sur (*E. vallentini*, *E. superba*, etc.)

Las fases larvales, tal como se ha visto más arriba, forman parte del zooplancton superficial a partir del estadio Calyptopis I. Las migraciones verticales sólo han sido demostradas a partir de formas juveniles o Furciliae tardías y

sólo excepcionalmente superan los 200 metros. Los movimientos horizontales son también muy limitados, excepto para los adultos de *E. superba* (Marr 1962).

Salvo para *E. superba*, cuyos adultos poseen características diferenciales muy notorias tales como su capacidad natatoria, mayor tamaño y el hecho de predar otros organismos del zooplancton, el resto de las especies constituye un grupo homogéneo. Las diferencias existentes en cuanto a preferencias térmicas o distintas adaptaciones al medio no son suficientes para explicar las distribuciones caracterizadas por la ocupación o no de determinadas regiones.

Nos proponemos elaborar una hipótesis verificable a través de sus predicciones que explique la distribución geográfica disjunta (salvo observaciones aisladas explicables por fenómenos oceanográficos inusuales) sobre la base de las características diferenciales de los ciclos ontogenéticos de las especies estudiadas.

La principal característica que se observa en la distribución geográfica de los eufausiáceos viene dada por la regularidad de su asociación con determinadas masas de agua; un hecho que también se ha demostrado para otros plánctereres. Los primeros estudios realizados sobre este grupo reconocieron la existencia de una zonación latitudinal donde las especies se reemplazan de Norte a Sur y que fuera descripta en función de la temperatura del agua (Tattersall, 1924, Ponomareva y Drobyisheva, 1978), o sin adscribir la asociación a algún mecanismo particular (John 1936). De este modo se puede categorizar las especies de eufausiáceos australes por los rangos de temperatura en los que se las captura habitualmente.

Ponomareva y Drobyisheva(1978) distinguieron:

- Especies tropicales, asociadas a temperaturas superficiales entre 22 y 25°C. Comprende numerosas especies de las cuales algunas son circumpolares y otras restringidas a determinadas regiones (Brinton, 1975, Ramírez 1971 y 1975).

- Especies de aguas templadas, con temperaturas superficiales entre 7 y 24°C). Existe una menor proporción de formas restringidas a áreas determinadas.

- Especies de aguas subantárticas; temperaturas superficiales entre 4 y 15°C y muy pocas especies de distribución restringida.

- Especies antárticas también presentes en aguas subantárticas; asociadas con temperaturas entre 1,5 y 5°C.

- Especies exclusivamente antárticas cuyo rango de temperatura se extiende entre -2,0 y 4°C.

Los rangos de temperaturas listados más arriba son más o menos coincidentes con la posición de los frentes oceánicos en la región resultando imposible decidir si se trata de especies limitadas por la temperatura del agua o especies que ocupan regiones de acuerdo a la estructura y circulación de las masas de agua y que, en consecuencia, muestran un patrón de distribución coincidente con el de las temperaturas superficiales aunque con una capacidad potencial para ocupar un rango de temperaturas mayor.

Existen muy buenos argumentos en favor de la *explicación* de la distribución geográfica en función de la estructura de las masas de agua y por ende de procesos de circulación:

1) El número de especies con distribución restringida disminuye hacia el sur, un hecho fácilmente asociable con la menor cantidad de masas emergidas a medida que aumenta la latitud y la consiguiente desaparición de regiones con circulación restringida que permiten la diferenciación de poblaciones. En otras palabras: en determinadas regiones se producen reemplazos de especies no explicables en función de las temperaturas.

2) A escala regional hemos demostrado (resultados del Holmberg 1981, discutidos más arriba) que, dentro de los rangos observados, los parámetros ambientales locales no tienen influencia detectable en las poblaciones de larvas. La generalización de estos resultados a otras regiones y especies permite concluir que la distribución no es explicable a partir de condiciones medibles localmente sino que obedece a factores medibles a través de propiedades mucho más complejas.

Es particularmente ilustrativo observar la alta variabilidad que introducen diversos factores ambientales actuando a lo largo del tiempo sobre una masa de agua determinada. Durante el relevamiento acústico realizado en el crucero Holmberg 1995, al que nos hemos referido más arriba se obtuvieron los registros que se reproducen en la figura 38, donde se observa el contacto entre una capa de larvas de *E. superba* y un cardumen de mictófidos (presumiblemente *Electrona sp.*, identificados mediante muestras obtenidas con red de media agua).

Las consecuencias de este contacto sobre la población de larvas de *E. superba* seguramente sería detectable en muestreos planctónicos ulteriores, pero no explicable en función de parámetros observables localmente. La dependencia de las características de abundancia y densidad de las poblaciones de larvas depende de circunstancias tales como el origen y, en general, la historia previa de la masa de agua muestreada. Esta generalización está implícita, (pero no comprobada experimentalmente) en la concepción de la distribución geográfica determinada por la latitud, asociada con determinadas masas de

agua y en la tipificación de especies en categorías tales como "oceánicas" o "costeras" (Marr 1962, Mackintosh 1973, Makarov y Menshenina 1989, Ponomareva y Drobysheva 1978).

3) Esporádicamente se observan grupos de individuos en posiciones muy alejadas de la esperada en función de sus rangos de temperatura: tal es el caso de las observaciones de *E.vallentini* y *E.crystallorophias* realizadas en los cruceros Holmberg 1994 y 1995 en la región de la confluencia Weddell - Scotia; la presencia de *E.superba* en fiordos chilenos comunicada por Antezana et al. (1976). Estos individuos demuestran una capacidad para sobrevivir a condiciones extremas de temperatura que les permitiría (si la temperatura fuera el determinante primario de su distribución) ocupar áreas más amplias de las que normalmente ocupan.

Este concepto comenzó a ser desarrollado a medida que se fué adquiriendo información sobre la estructura y posición de los distintos frentes en el oceáno sur, particularmente a partir de los trabajos de Ruud (1932) y John (1936) para eufausiáceos y Ottestad (1932) en copépodos que identificaron la importancia que para la distribución geográfica tienen las corrientes marinas.

Estas asociaciones han permitido a Makarov y Menshenina (1989), Makarov et al. (1990) y Makarov et al. (1992) formular una descripción general de la distribución geográfica de las larvas de eufausiáceos en relación con frentes oceánicos, caracterizando a las especies en función de sus centros de dispersión definidos mediante la tipificación de frentes secundarios (Makarov y Menshenina 1989).

Admitiendo que sean los factores oceanográficos los responsables de la distribución geográfica de los eufausiáceos y sus larvas, es necesario identificar el mecanismo biológico y oceanográfico posiblemente responsable, en cada caso, de los fenómenos observados. En esta identificación nos atendremos a formular mecanismos que sean, en la medida de lo posible, verificables y aplicables a diversos organismos del plancton, evitando las explicaciones complejas aplicables a una sóla especie.

En esta interpretación de la distribución geográfica, las variables ambientales establecen valores extremos, más allá de los cuales los individuos no pueden sobrevivir. Dentro de estos rangos son las corrientes y, en general, la historia previa de la masa de agua los principales factores determinantes de la abundancia y composición de la población de larvas. Se desprende de este esquema la predicción de que, en ciertas regiones donde los valores de los parámetros ambientales indican la posible existencia de larvas de eufausiáceos, éstas no son detectadas como consecuencia de la acción de factores no determinables *in situ*. Al respecto existen numerosos ejemplos:

E. superba no ocupa la Corriente Circumpolar Antártica sino en la región atlántica, asociada con el giro del Mar de Weddell que determina la invasión por larvas del Mar del Scotia.

E. superba no alcanza la zona del Frente Polar sino en la región atlántica, por las razones indicadas.

E. crystallorophias no se encuentra en la plataforma de Islas Orcadas pero sí en las de las Islas Shetland del Sur.

E. superba y otras especies antárticas como *E. frigida* y *T. macrura* han sido detectadas al norte del Frente Polar; incluso en algunas instancias también sus estadios larvales (Fraser 1936, Marr 1962, Mackintosh 1972). Esto demuestra que el desarrollo es posible en estas regiones pero que, por razones oceanográficas, no pueden mantenerse poblaciones estables.

Es posible comparar la distribución conjunta de los factores ambientales y de las larvas de eufausiáceos. Marr (1962) consideró la importancia relativa de la temperatura y la circulación al analizar los muestreos de las campañas Discovery encontrando que en la distribución de estadios larvales de *E. superba*, más abundantes entre los 30 y 60°W la temperatura no puede ser considerada como un factor limitante y enfatizó la importancia de la circulación en aguas del Mar de Weddell y de la Deriva del Viento Este. Utilizando este método puede comprobarse la insuficiencia de ambos enfoques en forma aislada: las distribuciones de larvas e incluso adultos de eufausiáceos no coinciden con las distribuciones, al menos de: temperaturas, clorofilas, salinidades, irradiación, cobertura de hielo y batimetría; pero tampoco es posible hallar una coincidencia total entre masas de agua (o frentes oceánicos) y la distribución de eufausiáceos: *E. superba* está presente en la deriva del viento Oeste solamente en el Sector Atlántico; *E. crystallorophias* que ocupa áreas de plataforma en el continente antártico e Islas Shetland del Sur no ha sido registrada, por ejemplo, en las de las Islas Orcadas del Sur e Islas Georgias del Sur.

La distribución geográfica resultaría controlada por dos tipos de factores. Por una parte el transporte debido a los movimientos de masas de agua a partir del sitio de desove (que debe ser analizado teniendo en cuenta el proceso de ascenso durante el desarrollo y otros posibles mecanismos mediante los cuales los organismos migran entre masas de agua), determina la posición en la que las larvas alcanzan la superficie y por otra parte, el efecto que los factores ambientales tienen sobre la supervivencia de las larvas. Las poblaciones observadas en los muestreos dependen entonces no sólo del origen de la masa de agua y de los factores ambientales prevalecientes al momento del muestreo, sino también de la historia previa de la masa de

agua muestreada.

Hasta el presente sólo se ha intentado dar una interpretación biológica de los datos de distribución de adultos en el caso de *E. superba*, que es también una de las distribuciones de eufausiáceos más compleja.

La explicación más simple que se ha propuesto es la considerada brevemente por Marr (1962) según la cual la población de adultos no sería estrictamente planctónica sino que regularía su posición mediante movimientos propios.

La información disponible respecto de la capacidad natatoria de los adultos indica que esto es posible. Las observaciones en acuario indican que deben mantenerse en movimiento constante, simplemente para evitar hundirse al mismo tiempo que generan una corriente de agua que les permite filtrar alimento (Kils, 1981).

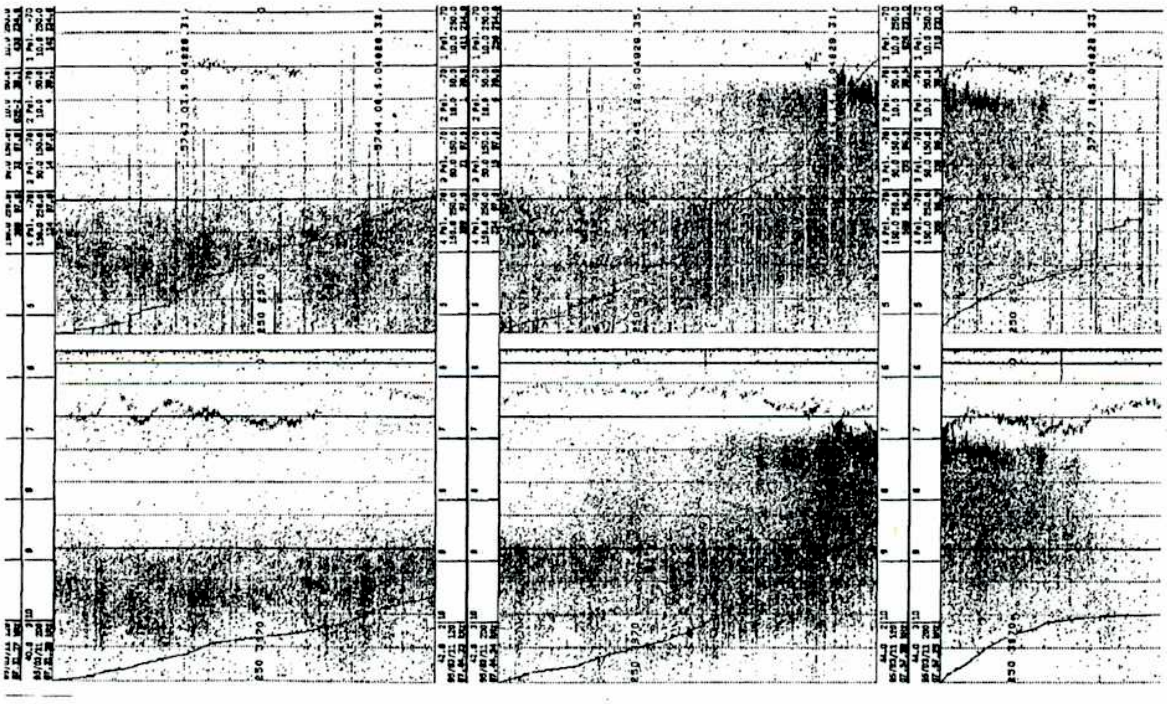

Figura 38.- Ecogramas obtenidos el 11/03/95 a las 4:30. Se observa el contacto entre una capa de larvas de *E. superba* y un cardumen de mictófidos (presumiblemente *Electrona sp.*).

Su capacidad para formar cardúmenes, y el hecho de que éstos estén constituídos por especímenes de tamaño muy similar (y por lo tanto capacidad natatoria equivalente) indica que existe un proceso activo de aglomeración que revela la posibilidad de moverse horizontalmente con velocidades de hasta 15 cm/s (0,54 km/h) según Hamner (1989). Por otra parte, el hecho de que las concentraciones se hayan observado sistemáticamente en relación a estructuras oceánicas relativamente estables tales como remolinos y frentes de talud (Makarov, 1972) indica que no es la natación activa el único mecanismo para la formación de *cardúmenes* con lo que este argumento pierde validez como demostración de una alta capacidad natatoria. Aún más, existen otros eufausiáceos de mucha menor capacidad natatoria y que también forman aglomeraciones como por ejemplo *E.lucens* (Mauchline y Fisher, 1969).

Sin embargo, la migración como estrategia para la ocupación de espacio requeriría de los organismos planctónicos que la utilicen la capacidad de tomar puntos de referencia fuera de la masa de agua en la que están incluídos; fenómeno desconocido para organismos planctónicos.

Para mantener su posición frente a un gradiente o para la búsqueda activa de condiciones más favorables es suficiente la capacidad de detectar cambios en las propiedades fisicoquímicas del agua. Se incluye aquí la capacidad que tendrían los adultos de *E. superba* para mantener su posición en una corriente (Marr, 1962); aunque la posibilidad de detectar los movimientos de la masa de agua en la que se encuentran incluídos requeriría disponer de sensores inerciales que hasta el momento son sólo conjeturales en esta especie.

Parece más probable que la capacidad de movimiento horizontal de *E. superba* se limite a permitirle la selección de habitat y la búsqueda de concentraciones de fitoplancton (Smetacek et al. 1990) o acompañar el desarrollo del pack (Ruud 1932), siempre con una referencia ambiental inmediata; es decir en respuesta a estímulos locales.

En este terreno es posible interpretar la mayor capacidad natatoria de *E. superba* como una mayor capacidad para formar aglomeraciones de alta densidad. El principal efecto de esta concentración sería la exclusión del grupo de sus predadores a especies de menor tamaño que requerirán de una más alta probabilidad de encuentro para utilizar eficientemente las aglomeraciones.

Finalmente, este mecanismo sólo sería aplicable a *E. superba* en ciertas fases de su desarrollo, con lo que las regularidades observadas en la distribución de otras especies y estadios requerirían de expliaciones complementarias.

Los restantes esquemas de acoplamiento entre

las poblaciones de larvas y adultos de eufuasiáceos y los factores físicos propuestos para el mantenimiento de las poblaciones de *E. superba* se basan en la identificación de sistemas de corrientes cerradas o contrapuestas que son ocupadas sucesivamente por la misma población o utilizadas como medio de retorno al área original de las larvas.

Ruud (1932) propuso para las poblaciones de *E. superba* el desove bajo el pack, con lo que se excluye a la región de Islas Georgias de la zona de desove ya que el krill que servía de alimento a las ballenas fue asociado con la llegada a la zona *al este de* Isla San Pedro de corrientes de superficie. El giro del Mar de Weddell, y otros giros de las aguas antárticas superficiales (probablemente se refiera a los giros de los mares de Ross y Bellingshausen ya descriptos en esa época) serían la fuente de adultos de *E. superba* que llegan a la zona del borde de hielo que es identificada como el área de reproducción de la especie.

Marr (1962) describió el proceso de ascenso durante el desarrollo, identificó el talud como sitio de los desoves más abundantes y elaboró una serie de hipótesis para explicar la distribución de *E. superba* en la que incorporó estos elementos. Distinguió la población de la Corriente de Deriva del Viento Este de la del Giro del Weddell pero no consideró la continuidad circumpolar de la primera.

Construyó una hipótesis entre cuyos elementos debía figurar necesariamente un transporte hacia el sur para asegurar el repoblamiento de la deriva del viento Este que atribuyó a la ocupación del Agua Circumpolar Profunda por los huevos y larvas tempranas de *E. superba* durante el proceso de ascenso durante el desarrollo que serían así transportados hacia el sur. Al mismo tiempo, los huevos que surgen en el extremo Norte, son explicados como el producto del transporte hacia el Norte y el Este con el agua profunda del Weddell.

La velocidad de hundimiento de los huevos y las profundidades máximas alcanzadas al momento de la eclosión (ver más arriba) indican un tiempo de permanencia en el agua profunda mucho menor a los 30 días supuestos por Marr, con lo que el transporte hacia el sur no podría realizarse por esta vía.

Posteriormente se ha demostrado (Gill, 1973) que la corriente profunda del Mar de Weddell no tiene la velocidad necesaria para atribuir a las poblaciones de la deriva del viento este los desoves que se encuentran en la zona norte y noroeste del Mar de Weddell (Tomo y Marschoff, 1976).

Marr (1962) sugirió también que la escasa cantidad de huevos de *E. superba* capturados en los muestreos de plancton podía ser explicada suponiendo que las hembras grávidas migran masivamente para desovar por debajo de los 1500 metros. Esta suposición fué puesta a prueba en varios de los cruceros

analizados aquí en forma ocasional y sistemáticamente a lo largo de las campañas Discovery entre otras expediciones extranjeras, pero solamente se cuenta con un dato aparentemente confirmatorio (Marín et al. 1991) en el Pasaje Drake donde se capturaron hembras grávidas por debajo de los 2000 metros y huevos hasta los 1000.

Se han propuesto otros mecanismos hipotéticos que, teniendo en cuenta el proceso de ascenso durante el desarrollo analizan mecanismos específicos para *E. superba*.

Voronina (1974) destacó la singularidad de la distribución horizontal de *E. superba*, que no se correspondería con la de ningún otro organismo del zooplancton. Interpretó la distribución de *E. superba* como originada por la retención en los giros del Mar de Weddell y de la Corriente de Deriva del Viento Este de los huevos y larvas que resultan de las poblaciones de adultos que residen permanentemente en esos sistemas cerrados. Consideró las larvas y adultos en la Deriva del Viento Oeste como expatriadas. Supone además que el Agua Antártica de Fondo, por su mayor densidad, constituye el límite inferior para el hundimiento de los huevos; y que en aquellas regiones donde alcanza profundidades más allá de los 1800 metros el ascenso de las larvas no puede realizarse con las reservas contenidas en el huevo.

Desde 1974 a la fecha se han desarrollado trabajos experimentales sobre el hundimiento de los huevos que indican que estos se hunden aún a densidades equivalentes a la del Agua Antártica de Fondo (ver más arriba). Cabe notar que existen organismos que tienen el mismo patrón general de distribución que *E. superba* como por ejemplo *Ihlea racovitzai* (cf. Foxton 1966).

Hofmann et al. (1992) interpretaron el proceso de ascenso durante el desarrollo y sus consecuencias en la distribución en términos evolutivos como una respuesta a la estructura térmica del ambiente, donde los adultos en reproducción se encontrarían en regiones con presencia de agua antártica circumpolar profunda (Hoffmann et al. 1992).

La interpretación es muy discutible, tanto en términos evolutivos como en cuanto a la explicación de los datos de distribución de adultos. El sistema actual de circulación en el antártico no es absolutamente estable, por lo tanto las ventajas evolutivas que podría brindar una adaptación del ciclo ontogenético con el grado de detalle propuesto (*E. superba* optimizaría los tiempos que sus embriones pasan en determinadas condiciones de temperatura) son muy relativas. Asimismo el hecho de que los adultos en reproducción se encuentren sobre el agua circumpolar profunda es prácticamente inevitable para una especie oceánica, dada la distribución de esta masa de agua.

De estas consideraciones surge (Makarov 1972)

que tanto en el Giro del Mar de Weddell como en la serie de giros de la Deriva del Viento Este existe una población permanente de *E. superba* a partir de la cual se produce la invasión de la Corriente de Deriva del Viento Oeste.

Finalmente las regiones ubicadas sobre la plataforma continental, si bien estrictamente vinculadas con la corriente de deriva del viento Este, exhiben características propias en cuanto a su composición que pueden explicarse en función de las diferentes estrategias reproductivas de las especies y de las condiciones ambientales limitantes para cada *una de* ellas.

La hipótesis que proponemos aquí implica que la distribución de eufausiáceos antárticos, consecuencia de la interacción entre los fenómenos oceanográficos y las características biológicas del proceso reproductivo de cada una de las especies, es estrictamente dependiente de la circulación oceánica.

Para explicar la distribución observada de las especies de eufausiáceos basta considerar los centros de dispersión que ocupan y su clasificación de acuerdo a las preferencias térmicas en conjunción con las máximas profundidades alcanzadas por los huevos antes de eclosionar. Analizaremos caso por caso el proceso para las distintas especies de eufausiáceos y para algunos ejemplos de otros plánctores.

E. superba ha sido descripta como una especie criófila. Se la ha capturado regularmente en todos los estadios de desarrollo en la corriente de deriva del viento Este y en los giros asociados con esta corriente. Presenta migraciones verticales en el estadio adulto (Marr 1962, Miller y Hampton 1989) y, junto con *E. crystallorophias*, es la única especie antártica que no utiliza el centro de dispersión de la región del Frente Polar. Su límite norte (Marr 1962, Lomakina 1964, Mackintosh 1972, etc.) se encuentra sobre el frente polar en el sector atlántico aunque en raras ocasiones se la ha capturado al norte del frente polar entre las Islas Malvinas e Islas Georgias del Sur. Existe una cita en fiordos chilenos (Antezana 1976).

Experimentalmente se ha demostrado (Quetin y Ross 1989) que sus larvas pueden desarrollarse y sobrevivir entre -1 y 4°C. Los adultos en cambio han sido capturados hasta -1,5°C cerca de la plataforma continental (resultados del crucero Polarsirkel 1979/80).

El mecanismpo propuesto aquí para estea especie se basa en la existencia de centros de dispersión que se encuentran en la corriente de deriva del viento Este y en los giros de Weddell, Bellingshausen y Ross. Localmente penetra en la corriente de deriva del viento Oeste en relación con estos giros.

En la región del Frente Polar su mantenimiento

es imposible, tanto por la profundidad que alcanzan los huevos antes de eclosionar, que los lleva por fuera de la profundidad máxima de la turbulencia de superficie, como por la falta de migración vertical en las larvas que ocasiona su arrastre hacia aguas subantárticas donde no sobreviven debido a la temperatura más elevada ya que las aguas al norte del Frente Polar no se encuentran dentro de los límites de temperatura determinados experimentalmente para las larvas de esta especie.

En consecuencia solamente podrían ocupar la corriente circumpolar por expatriación desde los giros y la deriva del viento este a través de discontinuidades en la divergencia antártica, un hecho confirmado por los datos de distribución de adultos así como por la de las antiguas zonas de pesca de ballenas (Mackintosh 1973).

Los huevos producidos por la población estable de la corriente de deriva del viento este alcanzan el agua antártica profunda que fluye hacia el norte y que surge en la divergencia antártica. Los huevos provenientes de adultos situados al norte de la corriente de deriva del viento este sufren un proceso inverso, que las lleva hacia la divergencia que resulta ser un sitio de concentración de larvas (Marr 1962, Hempel et al. 1983). En relación con una divergencia, la mayor profundidad que alcanzan los huevos de *E. superba* antes de eclosionar constituye una ventaja significativa, ya que permite que las larvas alcancen la superficie dentro de una comunidad planctónica relativamente más inmadura que aquella donde se produjo el desove, con mayor producción primaria y menor número de predadores.

Esta población circumpolar penetra en los giros del Mar de Weddell, Mar de Ross y Mar de Bellingshausen donde mantendría poblaciones estables (Miller y Hampton 1989). Las larvas expatriadas del Giro del Mar de Bellingshausen penetran en la zona de mezcla de la Península Antártica y Mar del Scotia a través de la compleja y variable circulación descripta para la Península. Estas larvas son las que encontramos en los resultados del crucero Holmberg 81 al norte de la confluencia Weddell - Scotia que se distinguen por su mayor edad relativa de las provenientes de la corriente del Mar de Weddell que se encontraron en la región de la confluencia Weddell-Scotia. La mezcla ulterior que sufren estas aguas determina la invasión de la Corriente Circumpolar. Sin embargo el transporte hacia el norte de las aguas de superficie y la imposibiliad de ocupar el área de dispersión del Frente Polar hacen que sea solamente en el sector atlántico donde se observa la presencia de *E. superba* en la Corriente Circumpolar.

No ocupa la región de plataforma continental y sólo ocasionalmente se encuentran adultos en la plataforma de islas ya que raramente cruzan los frente de talud cuyo efecto limitante sobre la distribución de adultos se manifiesta en la formación y acumulación de aglomeraciones en relación con estos

frentes (Ruud 1932, Miller y Hampton 1989). Sobre los huevos y larvas las plataformas tienen un doble efecto: la formación de agua de fondo que aleja los huevos y larvas hacia el océano abierto y la menor profundidad de las plataformas que no permite que los huevos eventualmente presentes en zonas de poca profundidad (menos de 500 metros) eclosionen antes de alcanzar el fondo, donde la alta densidad de filtradores en el bentos (Galeron et al. 1992) reduce la probabilidad de obtener desoves exitosos. Las larvas ocasionalmente encontrados en la plataforma de Islas Georgias del Sur son atribuídas a transporte desde regiones oceánicas (Marr 1962, Makarov y Menshenina 1989).

Con respecto a *T. macrura*, Makarov (1979a) indicó que la eclosión de esta especie se produce desde los 200 metros hasta más de 1000 metros en el mar del Scotia. Sin embargo, las muestras de los cruceros Orcadas 17/78 e Irizar 80 que operaron en la zona entre septiembre y diciembre (época de reproducción más intensa de esta especie) presentaron huevos y larvas nauplii y metanauplii por encima de los 200 metros. A diferencia de *E. superba* se han descripto sus migraciones verticales en todos sus estadios (Makarov 1979a), por lo que presenta las características biológicas necesarias para ocupar el centro de dispersión del Frente Polar, donde ha sido capturada a ambos lados del frente pero con mucha mayor frecuencia en el lado sur.

En la deriva del viento este ha sido capturada con regularidad al igual que en la corriente circumpolar donde es la especie de eufausiáceos dominante fuera del sector atlántico. Como consecuencia de ocupar los centros de dispersión del Frente Polar y de la deriva del viento Este, su distribución es la más amplia de todos los eufausiáceos antárticos.

En el mar del Scotia su límite está dado por la zona de la confluencia Weddell - Scotia y la región noreste del giro del Mar de Weddell, donde ingresa a través de los procesos de mezcla en el área de confluencia. Si bien no existe información experimental sobre sus límites de temperatura es posible suponer que ésta constituye el factor limitante que impide que esta especie ocupe por completo los giros de Weddell y Ross en los que se la captura solamente en la parte norte de los mismos.

T. gregaria, una especie muy similar a *T. macrura*, tiene distribución al norte del frente subantártico y sobre el Frente Polar, del que puede decirse que es uno de sus centros de dispersión. Sólo ocasionalmente ha sido capturada al sur del frente.

T. vicina, cuyas diferencias morfológicas con *T. macrura* son muy pequeñas, ocupa también el Frente Polar alrededor del cual se la captura con frecuencia similar al norte y al sur.

E. frigida, *E. vallentini* y *E. triacantha*, presentan poblaciones estables en el Frente Polar al que utilizan como centro de dispersión. Si bien no nos ha resultado posible identificar diferencialmente los huevos de *E. frigida* y *E. triacantha*; los huevos de eufausiáceos capturados en los muestreos y que no han podido ser identificados son superficiales, indicando que la eclosión no se produce a gran profundidad. Las larvas de *E. vallentini* (John 1936) han sido halladas al norte del Frente Polar pero no al sur. Los adultos, en cambio, aparecen en asociación con eventos oceanográficos mucho más al sur; hasta la confluencia Weddell-Scotia (datos del crucero Holmberg 1994).

En los cruceros analizados la presencia de *E. frigida* y *E. triacantha* se limita hasta la confluencia Weddell-Scotia (Hempel y Marschoff 1980, datos presentados aquí), al igual que en los datos publicados por Makarov (1977) y el resto de la información disponible en la literatura. Es decir que estas dos especies al no ocupar la deriva del viento este (posiblemente limitadas por la temperatura) sólo acceden a la parte norte de la corriente de deriva del viento oeste. *E. triacantha* ha sido capturada con frecuencia al norte del frente polar, también en asociación con *E. vallentini* (cf. John 1936).

No se dispone de información suficiente para analizar los mecanismos que regulan la distribución de *E. lucens*, y *Stylocheiron maximum* pero sus características circumpolares indican que todas ellas utilizan los mecanismos descriptos para el Frente Polar para mantener sus áreas de distribución.

E. crystallorophias, a diferencia de *E. superba*, presenta todos sus estadios en aguas superficiales. Es una especie típica de plataforma, limitada por el frente de talud y las costas, que es uno de los ambientes con condiciones más extremas. En el caso del Mar de Weddell contiene una masa de agua sobreenfriada subsuperficial (Lusquiños 1963) que se encuentra por debajo del punto de congelación en superficie. En consecuencia, puede esperarse de esta especie una alta especialización y escasa capacidad para sobrevivir a temperaturas mayores.

Su distribución es circumpolar; la continuidad de las poblaciones se asegura con la invasión del Mar de la Flota por larvas y adultos desde las aguas costeras del Mar de Weddell y la serie de giros que conforman la deriva del viento Este. Su carácter costero y la dependencia de las corrientes de plataforma para su dispersión queda evidenciada por el hecho de que habite la plataforma de las Islas Shetland del Sur pero no la de las Islas Orcadas del Sur.

Recientemente hemos capturado adultos y larvas por primera vez (crucero Holmberg 1994 y 1995) en la confluencia Weddell-Scotia. Estas capturas pueden deberse a la invasión de la corriente externa del giro del Mar de Weddell por larvas

provenientes de la plataforma. Es sugestivo que en 1995 se haya producido un importante desprendimiento de hielo en la barrera de Larsen (Rott et al. 1996) luego de un período de retracción en coincidencia con un período de calentamiento atmosférico.

Las hipótesis propuestas aquí para explicar la distribución de eufausiáceos implican mecanismos y patrones más generales que los exclusivamente aplicables a estos animales. En consecuencia, debería ser posible encontrar otras especies planctónicas cuyas distribuciones geográficas resulten también explicables sobre la base de los centros de dispersión descriptos. Existen numerosos ejemplos:

La salpa *Ihlea racovitzai* se distribuye en forma similar a *E. superba*, ocupando la deriva del viento este pero no la zona del Frente Polar.

Calanus simillimus, C.propinquus, C. acutus, Salpa thompsoni, etc. capturados en la deriva del viento este y en el frente polar ocupan toda la corriente circumpolar al igual que *T. macrura*.

CONCLUSIONES GENERALES

1) La circulación de aguas en el antártico permite identificar una serie de regiones oceánicas interrelacionadas, que se corresponden con las definidas por la estructura de frentes oceanográficos descripta más arriba. Algunas de ellas presentan características de circulación que retienen el agua superficial por períodos más o menos prolongados y que pueden actuar como centros de dispersión para varias especies.

La más meridional, el Frente Polar, requiere de las especies que la ocupen la capacidad de realizar migraciones verticales, al menos como adultos, y que sus estadios larvales no desciendan por debajo de aproximadamente 800 metros (el límite de los remolinos que se encuentran sobre el frente). Además deben tolerar temperaturas máximas del orden de, al menos, 4°C.

La corriente de deriva del viento este constituye un sistema, también circumpolar, dominado por la divergencia antártica y que ha sido interpretado como una serie de remolinos costeros interconectados. En el Mar de Weddell, en el Mar de Ross y en el de Bellingshausen estos remolinos adquieren grandes proporciones y han sido considerados (Miller y Hampton 1989) como sistemas cerrados donde podrían existir poblaciones estables de *E. superba*. El alto tiempo de residencia en los giros determina sus características físicas, cuyos valores extremos limitan la presencia de especies que habitan normalmente en la corriente de deriva del viento este.

Las aguas de plataforma, entre el continente y el frente de talud, constituyen un sistema también circumpolar, donde se produce la retención de agua superficial.

2) La mayor concentración de larvas de *E. superba* y *T. macrura* en las regiones frontales, que ha sido atribuída a una mayor actividad reproductiva en estas regiones (Makarov y Menshenina 1989, Brinton 1985), puede ser explicada por el transporte hacia zonas de divergencia que resulta del proceso de ascenso durante el desarrollo.

3) Los análisis de resultados a escala local y regional del Holmberg 1981 permitieron establecer para *E. superba* la dependencia de sus poblaciones de la circulación oceánica y no de las variaciones de temperatura y salinidad.

4) Existe un aporte de larvas Calyptopes hacia superficie en la región de la confluencia Weddell-Scotia y acumulación de larvas provenientes de la región de la Península Antártica y de la confluencia. Las diferencias observadas en distintas variables de la población de larvas, definidas para cada una de las estaciones, son explicables en función de la circulación de aguas en la región del Mar del Scotia.

5) No se detectaron migraciones verticales en las larvas de *E. superba* hasta el estadio Calyptopes III, por lo que su circulación puede analizarse limitando el estudio a la capa superficial.

6) La reacción de escape a las redes es identificada como la probable causa de las diferencias observadas entre capturas diurnas y nocturnas. Asimismo juega un rol importante en la distribución vertical obtenida a partir de redes de plancton.

7) Los datos de *E. crystallorophias* demuestran que se trata de una especie estrictamente nerítica, con todos sus estadios presentes en la capa más superficial, y gobernada por las corrientes de plataforma. Como consecuencia sólo atraviesan los frentes de talud cuando los mismos son perturbados por algún fenómeno oceanográfico.

8) Los mecanismos asociados con la ocupación de centros de dispersión están en su mayoría relacionados con el proceso de ascenso durante el desarrollo:

E. superba ocupa la corriente de deriva del viento Este, donde la gran profundidad que alcanzan sus huevos antes de la eclosión determina la concentración de sus larvas en las zonas de divergencia y todos los giros asociados con ésta. No ocupa la región del Frente Polar porque:

i) sus huevos escapan a la zona de turbulencia superficial del frente polar.

ii) experimentalmente se ha demostrado que las larvas no toleran temperaturas superiores a los 4°C.

En consecuencia no penetra en la deriva del viento oeste, salvo por mezcla de aguas de las dos corrientes circumpolares en asociación con giros.

T. macrura ocupa tanto la región del Frente Polar como la serie de remolinos que conforman la corriente de deriva del viento Este. En consecuencia se la encuentra regularmente en la corriente de deriva del viento oeste en todas las latitudes y en forma circumpolar. No penetra en los giros de Weddell y Ross, excepto en sus extremos más meridionales.

E. frigida y *E. triacantha* ocupan solamente la zona del Frente Polar y penetran en la deriva del viento oeste solamente desde el norte alcanzando la divergencia antártica en forma ocasional. *E. frigida* alcanza latitudes mayores, llegando hasta la confluencia Weddell - Scotia en tanto que *E. triacantha* está limitada a regiones más al norte. Puede especularse que esta diferencia se debería a su posiciones relativas en la zona del Frente Polar.

E. crystallorophias se encuentra únicamente en áreas de plataforma. Limitada por el frente de talud no ingresa en aguas de la corriente de deriva del viento este y, en consecuencia, tampoco en los giros.

9) La regularidad en la presencia y abundancia de las especies de eufausiáceos depende de la proximidad a sus centros de dispersión. Es interesante notar en la distribución de *Pygoscelis adeliae*, un pingüino dependiente de *E. superba* al menos durante la época de cría, que sus colonias se restringen a *áreas con* influencia de la corriente de deriva del viento Este (Bengtson 1985). En Islas Georgias, donde el aporte de *E. superba* se realiza sujeto a la variabilidad impuesta por la circulación oceánica en el Mar del Scotia, la dieta de las especies de pingüinos presentes es más variada.

10) La posición de los frentes está controlada principalmente por la topografía (ver en Patterson y Sievers). Sin embargo, la circulación, existencia o no de movimientos verticales en la masa de agua, y una serie de factores asociados con los frentes dependen de fenómenos oceánicos de naturaleza más variable. El hecho de que larvas y adultos de *E. crystallorophias* y adultos de *E. vallentini* aparezcan simultáneamente en muestras obtenidas en la confluencia Weddell-Scotia indica una alteración profunda, aunque transitoria, en los fenómenos de circulación en la región. En consecuencia se hace necesario realizar, simultáneamente con los estudios de faunísticos obtener la información oceanográfica que permita determinar la estructura y circulación oceánicas en las mismas escalas espaciales y temporales en las que se realizan las observaciones biológicas.

CONCLUSIONES RELEVANTES PARA LA CONSERVACION

1) La estricta dependencia de la distribución de eufausiáceos de la circulación oceánica tiene consecuencias importantes en cuanto a su estabilidad. En las últimas décadas se viene observando un calentamiento gradual en la región de la Península Antártica que se ha reflejado en la retracción de glaciares costeros y del hielo de barrera (Skvarca 1993 y 1994). Este fenómeno está íntimamente relacionado con la circulación oceánica a través del derretimiento gradual en la parte basal del hielo de barrera (Rott et al. 1996) y coincide con los datos más recientes que hemos obtenido para la distribución de *E. crystallorophias* y *E. vallentini* que por primera vez han sido capturados simultáneamente, demostrando la sensibilidad de la distribución de eufausiáceos al conjunto de fenómenos conocidos como "cambio global".

Los cambios que pueden llegar a producirse en el ecosistema antártico como consecuencia de cambios menores en la circulación o propiedades físicas y estructura vertical de las masas de agua son de magnitud y naturaleza impredecibles con la información disponible.

2) De la explicación propuesta para la distribución geográfica de los eufausiáceos antárticos se deduce la esterilidad de las poblaciones de *E. superba* en la corriente de deriva del viento oeste, ya propuesta por Ruud (1932).

Esto significa que en la explotación de *E. superba* en la región atlántica no es de esperar que se produzcan disminuciones en la captura por unidad de esfuerzo como consecuencia de la actividad extractiva más allá de las escalas regional y anual. Es decir que no existe un freno económico a la explotación a través del descenso en el rendimiento de la operación.

Esta falta de mecanismos autorreguladores en la pesquería tendrá, en caso de desarrollarse una explotación comercial a mayor escala que la actual, consecuencias políticas y administrativas no usuales. En el marco en el que debería operar la pesquería y al que nos hemos referido en la Introducción el control deberá realizarse a través de regulaciones basadas en la información que se obtiene mediante programas de largo plazo sobre el estado de de las poblaciones de predadores en distintos puntos de la región.

Esta metodología de administración requiere de un volumen de información y de un esfuerzo de investigación y de coordinación internacional no habituales en la explotación de recursos naturales.

AGRADECIMIENTOS

Expresar los debidos agradecimientos en un trabajo que se ha extendido tanto en el tiempo seguramente dejaría fuera a demasiadas personas con las cuales estoy en deuda. Muchos colegas me han ayudado, a todos ellos les agradezco calurosamente en la persona de mi Directora. No creo que nadie se sienta mal representado por la Dra. Graciela Esnal.

Muchos otros me han estimulado, incitado y hasta azuzado a terminar; probablemente nadie lo haya hecho tan vigorosamente como el Dr. Carlos A. Rinaldi, vaya mi agradecimiento a todos ellos.

Me faltan aquellos que me han apoyado sin retaceos y que, durante un largo tiempo, han tenido que soportar largas horas de encierro y de elucubraciones abstrusas. A ellos les agradezco a través de mi esposa Irene Muchanow, eximia dibujante a la que además debo los incluídos aquí.

BIBLIOGRAFIA

Ackley, S.F. 1981. A review of sea-ice weather relationships in the Southern Hemisphere. En: Sea level, ice and climate change. Proceedings of the Canberra Symposium. IAHS Pub. Nº 131: 127-159.

Amos, A., J.L. Bengtson, O.Holm-Hansen, V.J. Loeb, M.C.Macaulay and J.H.Wormuth. 1990. Surface water masses, Primary Production, Krill Distribution and Predator Foraging in the vicinity of Elephant Island during the 1989-90 Austral Summer. WG-CEMP-90/11: 1-28.

Amos, A. and M. Lavender. 1991. Physical Oceanography. AMLR 1990/91 Field Season Report. J.Rosenberg and R. Hewitt (eds):33-41

Amos, A., M.K Lavender and J.K.Heimann 1992. Physical Oceanography. AMLR 1991/92 Field Season Report. J.Rosenberg and R. Hewitt (eds):14-28

Andrews, K.J.H. 1966 The distribution and life history of *Calanoides acutus*, (Giesbrecht). Discovery Reports 34: 117-162.

Anónimo 1985. General circulation of the Southern Ocean: status and recommendations for research. Informe del Grupo 74 del Comité Científico para la Investigación Oceánica. Organización Meteorológica Mundial, N° 86.

Anónimo 1995. Report of the CCAMLR Workshop "Temporal changes in marine environments in the Antarctic Peninsula area during the 1994/95 austral summer". WG-EMM-95/58

Antezana, T., N. Aguirre y R. Bustamante 1976. Nuevo límite septentrional para el krill antártico *Euphausia superba* Dana, en el Pacífico. Ser. Cient. Inst. Ant. Chileno 4 (1): 47-51.

Antipov, N.N., V.V. Maslennikov y S.M. Priyamikov 1987. Posición y estructura del Frente Polar en la región occidental del oceáno sur. En: Investigaciones Biológico-oceanográficas en el sector Pacífico del Antártico: 19-31.

Atkinson, A. y J.M. Peck. 1990. The distribution of zooplankton in relation ot the South Georgia shelf in summer and winter. Antarctic Ecosystems. K.R.Kerry y G. Hempel (eds.): 159-165.

Bagriantzev N.V. y Sarukhanyan E.I. 1984. La polinia del Mar de Weddell como expresión de procesos hidrológicos en el Giro del Mar de Weddell. Dok. Ak. Nauk. URSS. 276 (5): 1238-1242.

Baker, A de C. 1959. The distribution and life history of *Euphausia triacantha*, Holt and Tattersall. Discovery Reports 29: 309-340.

Baker, A de C. 1965. The latitudinal distribution of *Euphausia* species in the surface water of the Indian Ocean. Discovery Reports 33: 309-334.

Baker, A de C. 1970. The vertical distribution of Euphausiids near Fuerteventura, Canary Islands (Discovery Sond Cruise, 1965). J.Mar.Biol.Ass.UK 50:301-342.

Balech, E. 1968. Dinoflagellates. Am. Geo. Soc.; Ant. Map Fol. Ser. 10:8-9

Bargmann, H.E. 1937. The reproductive system of *Euphausia superba*. Disc. Rep., 14:325-350.

Bargmann, H.E. 1945. The development and life-history of adolescent and adult krill, *Euphausia superba.* Discovery Reports, vol 23, 103-176.

Barrera Oro, E.R., R. Casaux y E. Marschoff. 1995. Analysis of the diet of *Champsocephalus gunnari* in subarea 48.3. Dr. E. Holmberg survey, February 1995. WG - FSA - 95/36.

Bary, B.M. 1956. Notes on ecology, systematics, and development of some Mysidacea and Euphausiacea (Crustacea) from New Zealand. Pacific Science X: 431-467.

Beklemishev, K.V. 1958. Zonacion latitudinal y distribución del fitoplancton Antártico. Inf. Bul. Sov. Antar. Eks. 3:35-36.

Bengtson, J.L. 1985. Review of antarctic marine fauna. SC-CAMLR - Selected Scientific Papers 1: 1-226.

Bibik, V.A., V.V. Maslennikov, A.S. Pelevin, V.E. Polonsky y E.V. Solyankin. 1988. El sistema de corrientes y la distribución de aguas modificadas en el Mar de los Cosmonautas. En: Investigaciones interdisciplinarias del ecosistema pelágico en los Mares de la Confraternidad y de los Cosmonautas. R.R. Makarov (ed.) VNIRO, Moscú:16-42.

Bienatti, N.L.; R.A. Comes y C. Spiedo. 1977. Primary production in antarctic waters: seasonal variation and production in fertilized samples during the summer cycle. En: Polar Oceans (M.J. Dunbar ed.). Calgary Arctic Institute of North America: 377-389.

Boden, B. P. 1955. Euphausiacea of the Benguela Current, First Survey R.R.S. "William Scoresby", March 1950. Disc. Rep. 27:337-376.

Böhnecke, G. 1936. Temperatur, Salzgehalt und Dichte an der Oberflache des Atlantischen Ozeans. Meteor Reports, 5, 1-249.

Borovkov, A. A. 1992. Estadística matemática. Moscú. Editorial Mir.

Braguinskaia, L.L., N.P. Rusin y L.A. Strokina 1966. Radiación solar total. en Atlas Antártico. GUGK, Tomo 1.

Brennecke, W. 1918. Ozeanographische Ergebnisse der zweiten französischen, der swedischen und der schottischen Südpolarexpeditionen. Annalen der Hydrographie und maritimen Meteorologie, 46:173-183.

Brennecke, W. 1921. Die ozeanographischen Arbeiten der Deutschen antarktischen Expedition 1911-1912. Aus dem Arkiv der Deutschen Seewarte, 39 (1), 214pp.

Brinton, E. 1967. Vertical migration and avoidance capability of euphausiids in the California Current. Limn. Ocean. 12:451-483.

Brinton, E. 1975. Euphausiids of Southeast Asian waters. NAGA Report. vol 4, part. 5:1-287.

Brinton E. and A. Townsend 1984, Regional relationship between development and growth in larvae of antarctic krill (*Euphausia superba*),from field samples. J. Crust. Biol.4 (sp.nr.1):224/246.

Brinton,E. 1985. The oceanographic structure of the eastern Scotia Sea. III. Distributions of euphausiid species and their developmental stages in 1981 in relation to hidrography. Deep-Sea Res., 32 (10): 1153-1180.

Bryden, H.L. and R.A. Heath. 1985. Energetic eddies at the northern edge of the Antarctic Circumpolar Current in the Southwest Pacific. Prog.Oceanog. 14:65-87

Callahan, J.E. 1972. The structure and circulation of Deep Water in the Antarctic. Deep-Sea Res., 19, 563,575.

Carmack, E.C. 1974. A quantitative characterization of water masses in the Weddell Sea during summer. Deep-Sea Res., 21, 431-443.

Carmack, E.C. 1977. Water characteristics of the Southern Ocean south of the Polar Front. En: A Voyage of Discovery, M.V. Angel, ed., Deep Sea Res., Suppl. to Vol. 24, 15-41.

Capella, J.E., L.B.Quetin, E.E.Hofmann and R.M.Ross. 1992. Models of the early life history of *Euphausia superba*- Part II. Lagrangian calculations. Deep Sea Res. 39: 1201-1220.

Capella, J.E., R.M.Ross, L.B.Quetin and E.E.Hofmann. 1992. A note on the thermal structure of the upper ocean in the Bransfield Strait-South Shetland Islands region. Deep Sea Res., 39:1221-1229.

Casanova B. 1972. Clé de détèrmination des larves calytopis des euphausiacés de méditerranée. Crustaceana (22): 178-180.

Cheney, R.E., J.G. Marsh and B.D. Beckley. 1983. Global mesoscale variability from collinear tracks of SEASAT altimeter data. J.Geophys. Res. 88(C7): 4331-4338.

Clowes, A.J. 1934. Hydrology of the Bransfield Strait. Discovery Reports 9:1-64.

Clutter, R.I. and M. Anraku. 1968. Avoidance of samplers. In: Tranter, D.J. (ed) Zooplankton sampling. UNESCO, Paris pp 57-76.

Comiso, J. and A.L. Gordon 1987. Recurring polynyas over the Cosmonaut Sea and the Maud Rise. J. Geophys. Res. 92(C3):2819-2833.

Daly, K.L., 1990. Overwintering development, growth, and feeding of larval Euphausia superba in the Antarctic marginal ice zone. Limn. and Ocean. 35:1564-1576.

Daly, K.L. and M.C. Macaulay, 1991. Influence of physical and biological mesoscale dynamics onthe seasonal distribution and behaviour of Euphausia superba in the antarctic marginal ice zone. Mar. Ecol. Prog. Ser. 79:37-66.

Dana, J.D. 1852. Crustacea. U.S. Exploring Expedition under the command of Charles Wilkes, XIII: 1-685.

David, P.M. 1955. The distribution of *Sagitta gazellae*, Ritter-Zahoney. Discovery Reports 27: 235-278.

Deacon G.E.R. 1933. A general account of the Hydrology of the South Atlantic Ocean. Disc Rep 7:171-238

Deacon G.E.R. 1937. The hydrology of the Southern ocean. Discovery Reports. 15: 1-124.

Deacon G.E.R. and T.D. Foster 1977. The boundary region between the Weddell Sea and Drake Passage Currents. Deep Sea Res 24:505-510

Deacon, G.E.R. 1979. The Weddell Gyre. Deep-Sea Res. 26:981-998.

Deacon G.E.R. 1982. Physical and biological zonation in the Southern Ocean. Deep Sea Res 29: 1A, 1-15

Deacon G.E.R. 1984. Water movements and Antarctic krill. J.Crust.Biol. 4 (sp.N.1) 13-15.

Dillaman R.M., George R.Y., Stromberg. 1985 Ultrastructure of the fertilized egg of the antarctic krill - *E.superba* J.Crus.Biol.5(3):430-438.

Dinofrio, E.O. 1977. Resultados planctológicos de la campaña Oceantar I. Anfípodos hipéridos. Contrib. I.A.A. 214.

Dolzhenkov, V.N. 1973. Peculiarities of distribution and biology of *Euphausia superba* Dana in the western part of the Pacific sector of the Antarctic. Abstracts of papers. All Union Conference on Macroplankton: 10-12. All-Union Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography, Moscow.

Edwards, R.J. and Emery, W.J. 1982. Australasian Southern Ocean Frontal Structure during Summer 1976-77. Aust.J.Mar.Freshwater Res., 33:3-22.

Einarsson, H. 1945. Euphausiacea I. Northern Atlantic Species. Dana-Report 27: 1-191.

El-Sayed, S.Z. 1968a. On the productivity of the Southwest Atlantic Ocean and the waters west of the Antarctic Peninsula. Biology ot the Antarctic Seas, III, G.A.LLano y W.L.Schmitt (eds). Ant. Res. Ser. 11:15-47

El-Sayed, S.Z. 1968b. Productivity of antarctic and subantarctic waters.Am. Geo. Soc.; Ant. Map Fol. Ser. 10:8-9

El-Sayed, S.Z. 1970. On the productivity of the Southern Ocean. Antarctic Ecology. M.W. Holdgate (ed). Academic Press, I, 119-135.

El-Sayed, S.Z. 1971. Observations on phytoplankton bloom in the Weddell Sea. En "Biology of the Antarctic Seas", G.A.Llano y I.E.Wallen (eds). 17:301-312.

El-Sayed, S.Z. 1985. Plankton of the Antarctic Seas. En :"Key Environments: Antarctica". N.Bonner y D.Walton (eds.) Pergamon Press, Oxford: 135-153.

El-Sayed, S.Z. and Hofmann,E. 1986. Drake Passage and Western Scotia Sea (Antarctica). En Hovis, W.A. (ed) Nimbus-7 CZSC coastal zone color scanner imagery for selected coastal regions. NASA, pp. 97-99

El-Sayed, S.Z. 1988. Seasonal and Interannual Variabilities in Antarctic Phytoplankton with reference to Krill Distribution. REP 101-119

Emery, W.J. 1977. Antarctic Polar Frontal zone from Australia to the Drake Passage. J. Phys. Ocean. 7: 811-822.

Ettershank, G. 1984. A new approach to the assessment of longevity in the antarctic krill (*Euphausia superba*). J. Crust. Biol. 4:295-305.

Ettershank, G. 1985. Population age structure in males and juveniles of the antarctic krill, *Euphausia superba* Dana. Pol. Biol. 4:199-201.

Everson, I. 1976. Antarctic krill: a reappraisal of its distribution. Polar Record, 18: 15-23.

Everson, I. 1977. The living resources of the Southern Ocean. Food and Agricultural Organization (FAO), Rome. pp 1-156.

Fedotov, A.S. y L.L. Menshenina. 1990. On investigation of the annual fluctuation of *Euphausia superba* larvae. WG-Krill-90/4.

Fedotov, A.S. 1992. Winter distribution of Euphausiid larvae in the Convergence Zone of the Antarctic Circumpolar Current and Weddell Sea Waters. Oceanology 32: 191-196.

Fevolden S.E. 1979. Investigations on krill (Euphausiacea), sampled during the Norwegian Antarctic Research Expedition 1976-77. Sarsia 64(3): 189-198.

Fevolden S.E. 1980. Krill off Bouvetoya and in the southern Weddell Sea with a description of larval stages of *Euphausia crystallorophias*. Sarsia 65:149/162.

Foldvik, A., T. Gammelsrod and T. Torresen. 1985. Circulation and water masses of the southern Weddell sea. AGU Ant.Res.Ser. 43: 5-20.

Foster, T.D. 1972. An analysis of the cabbeling instability in sea water. J. Phys. Oceanogr.,2,294-301.

Foster, T.D. y E.C. Carmack. 1976. Temperature and salinity structure in the Weddell Sea. Journal of Physical Oceanography. 6:36-44.

Foster, T.D. 1981. The Physical Oceanography of the Southern Ocean: Key to understanding its biology. Biomass Vol. II:9-22.

Foster, T.D. y J.H. Middleton. 1984. The oceanographic structure of the eastern Scotia Sea-I. Physical oceanography. Deep- Sea Research, 31:529-550.

Foxton, P. 1966. The distribution and life history of *Salpa thompsoni* Foxton with observations on a related species, *Salpa gerlachei* Foxton. Disc. Rep., 34:1-116.

Fraser, F.C. 1936. On the development and distribution of the young stages of Krill *Euphausia superba*. Discovery Reports. vol XIV, 1-192.

Frost W.E. 1939. Larval stages of the euphausiid *Thysanopoda acutifrons* (Holt and Tattersall) taken off the southwest Coast of Ireland. Proc. Roy Irish Ac. Sec.B (45): 301-319.

Galeron,J., R.L.Herman, P.M.Arnaud,W.E.Arntz, S.Hain y M.Klages. 1992. Macrofaunal communities on the continental shelf and slope of the Southeastern Weddell Sea. Pol. Biol. 12: 283-290.

Gamberoni, L., J. Geronimi, P.F. Jeannin y J.F. Murail. 1982. Study of frontal zones in the Crozet-Kerguelen region. Oceanologica Acta 5 (3): 289-299.

Gammelsrod, T. and N. Slotsvik. 1980. Physical Oceanography of the Weddell Sea. Some results from the german expedition 1979 - 1980. Geophysical Institute, University of Bergen: 1-17.

Garrett, J. 1980. FGGE drifting buoy systems, summaries of individual buoy histories. World Meteorological Organization, pp. 1-811.

Georgi, D.T. 1981. Circulation of bottom waters in the southwestern South Atlantic. Deep-Sea Res., 28A, 959-979.

Gill, A.E. 1968. A linear model of the Antarctic circumpolar current. Journal of Fluid Mechanics, 32:465-488.

Gill, A.E. 1973. Circulation and bottom water production in the Weddell Sea. Deep-Sea Res. XX:111-140.

Gnanadesikan, R. 1977. Methods for statistical data analysis of multivariate observations. New York, J.Wiley & Sons.

Gopalakrishnan, 1973. Developmental and growth studies of the euphausiid *Nematoscelis difficilis* (Crustacea) based on rearing. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif. 20: 1-87.

Gordon A.L. y R.D. Goldberg 1970. Circumpolar characteristics of Antarctic waters. Antarctic Map Folio Series, 18, V. Bushnell, ed., Amer. Geogr. Soc., New York.

Gordon, A.L. 1971. Antarctic Polar Front Zone. En: Antarctic Oceanology I, J.L.Reid (ed).Antarctic Research Series 15: 205-221. American Geophysical Union.

Gordon, A.L. 1974. Varieties and variability of Antarctic Bottom Water. Colloques Internationaux du C.N.R.S., NQ 215 - Processus de formation des eaux océaniques profondes, 33-47.

Gordon AL, and H.W. Taylor 1975. Heat and salt balance within the cold waters of the world ocean. In: Numerical Models of the Ocean Circulation, National Academy of Sciences, Washington, 54-56.

Gordon A.L., D.T. Georgi y H.W. Taylor 1977. Antarctic Polar Front Zone in the Western Scotia Sea. J. Phys. Ocean. 7:309-328.

Gordon A.L. and W.D. Nowlin. 1978. The basin waters of the Bransfield Strait. J.Phys. Oceanogr 8:258-264.

Gordon A.L., D.G. Martinson and H.W. Taylor. 1981. The wind-driven circulation in the Weddell-Enderby basin. Deep-Sea Res. 28A: 151-163.

Gordon, A.L. 1982. Weddell Deep Water variability. J. Mar. Res. (Suppl.) 40:199-217.

Gordon, A.L. y E. Molinelli 1982. Southern Ocean Atlas: Termohaline and Chemical Distributions. Columbia University Press, New York.

Gordon A.L., 1988a. Spatial and Temporal Variability Within the Southern Ocean. REP.1 41-56.

Gordon A.L., 1988b. Physical oceanographic setting of the Siedlecki, January 1987, South Shetland Islands data set. SC-CAMLR-VII/BG/19.

Gulland, J.A. 1970. The development of the resources of the antarctic seas. En: Antarctic Ecology, M.W. Holdgate (ed.) Academic Press, vol I: 217-223.

Hamner,W.M., P.P. Hamner and B.S. Obst. 1989 Field observations on the ontogeny of schooling of Euphausia superba

furciliae and its relationship to ice in Antarctic waters. Limnol. Oceanogr. 34:451-456.

Hansen, H.G. 1905a. Preliminary report on the Schizopoda collected by H.S.H. Price Albert of Monaco in the year 1904. Bull. Mus. Oceanogr.Monaco, 30:1-32.

Hansen, H.G. 1905b. Further notes on the Schizopoda. Bull. Mus. Oceanogr.Monaco, 42:1-32.

Hansen, H.G. 1908. Schizopoda and Cumacea. Exp. Ant. Belg. Rapp. 57:1-20.

Hansen, H.G. 1911. The genera and species of the order Euphausiacea with an account of a remarkable variation. Bull. Inst. Ocean. Monaco, 210: 1-54.

Hardy, A.C. y E.R. Gunther. 1935. The plankton of the South Georgia whaling grounds and adjacent waters, 1926-1927. Disc. Rep., XI:1-456

Harrington S.A. and P.G. Thomas 1987. Observations on Spawning by *Euphausia crystallorophias* from waters adjacent to Enderby Land (East Antarctica) and speculations on the early ontogenetic ecology of neritic Euphausiids. Pol.Biol.7:93-95.

Hart, T.J. 1934. On the phytoplankton of the southwest Atlantic and the Bellingshausen Sea. Discovery Rep. 8:1-268.

Hart, T.J. 1942. Phytoplankton periodicity in antarctic surface waters. Disc.Rep. 21:261-336.

Heath, R.A. 1981. Oceanic fronts around Southern New Zealand. Deep Sea Res., 28A: 547-560.

Hellmer H y M Bersch 1985. The Southern Ocean. A survey of Oceanographic and Marine meteorological research work. Berichte zur Polarforschung 26: 1-115

Hempel, I. 1978. Vertical distribution of eggs and nauplii of krill (*Euphausia superba*) South of Elefant Island. Meeresforschung 27:119-123

Hempel I. and Hempel G. 1978 Larval krill (*Euphausia superba*) in the plankton and neuston samples of the german antarctic expedition 1975/76. Meeresforchung 26: 206-216.

Hempel, I. and E. Marschoff 1980. Euphausiid larvae in the Atlantic Sector of the Southern Ocean. Meeresforsch., 28: 32-47.

Hempel, I. 1981. Euphausiid larvae in the Scotia Sea and adjacent waters in summer 1977/78. Meeresforschung 29:53-59.

Hempel I. y G. Hempel. 1982 Distribution of euphausiid larvae in the southern Weddell Sea. Meeresforschung 29(4):253/266.

Hempel I., G. Hubold, B Kaczmaruk, R. Keller y R. Weigmann-Haass. 1983. Distribution of some groups of zooplankton in the inner Weddell Sea in summer 1979/80. Reports on Polar Research no.9.

Hirota Y.,T. Nemoto and R.Marumo. 1984a Vertical distribution of larvae of *Euphausia nana* and *Euphausia similis* in Sagami Bay and Suruga Bay, central Japan. Mar. Biol. 81 (1): 131 - 138.

Hirota Y., T. Nemoto y R. Marumo. 1984b. Larval development of *Euphausia nana* Mar. Biol. 81(3):311-317.

Hirota Y., T. Nemoto and R.Marumo 1984c. Larval development of *Euphausia similis* (Crustacea, Euphausiacea) in Sagami Bay, central Japan. Journal of the Oceanographical Society of Japan. 40 (1):57-66.

Hofmann,E.E., J.E. Capella, R.M. Ross, and L.B. Quetin.1992. Models of the early life history of Euphausia superba. Part I. Time and temperature dependence during the descent-ascent cycle. Deep Sea Res. 39:1177-1200.

Hofmann, E.E., J.M.Klinck, C.M.Lascara and D.A. Smith. 1995. Water Mass Distribution and Circulation West of the Antarctic Peninsula and including Bransfield Strait. Am.G.Union Antarctic Research Series (en prensa).

Holdgate, M.W. 1970. Antarctic Ecology. London - New York. Academic Press, Vol. I.

Holm-Hansen, O. y M. Huntley. 1984. Feeding requirements of krill in relation to food sources. J. Crust. Biol. 4: 156-173

Holm-Hansen, O. 1985. Nutrient cycles in Antarctic Marine Ecosystems. In: Siegfried WR, P.R. Condy and R.M. Laws (eds) Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer Berlin: 6-10.

Holt, W.L. y W.M. Tattersall. 1906. Preliminary notes on the Schizopoda collected by H.M.S. Discovery in the Antarctic Region. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7, XVII: 1-11.

Hosie, G.W. y T.G. Cochran. 1994. Mesoscale distribution patterns of macrozooplankton communities in Prydz Bay, Antarctica: January to February 1991. Mar. Ecol. Prog. Ser. 106(1-2): 21-39.

Huntley, M., y E. Brinton. 1991. Mesoscale variation in growth and early development of Euphausia superba Dana in the western Bransfield Strait region. Deep Sea Res. A 38 (8-9):1213-1240

Ichii, T., H.Ishii and M.Naganobu. 1993. Factors influencing Antarctic Krill distribution in the South Shetlands. WG-Krill-93/38.

Ichii, T. and M.Naganobu. 1995. Characteristics of water flows in areas for Antarctic krill concentrations near the South Shetland Islands. WG-EMM-95/49: 1-4.

Ikeda, T. y P. Dixon. 1982a. Observations on moulting in Antarctic Krill *Euphausia superba* Dana. Austr J Mar Freshwater Res 33:71-76

Ikeda, T. y P. Dixon. 1982b. Body shrinkage as a possible over-wintering mechanism of the antarctic krill, *Euphausia superba* Dana. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 62:143-151

Ikeda, T. 1986. Preliminary observations on the development of the larvae of Euphausia crystallorophias Holt and Tattersall in the laboratory (extended abstract).Proc. Seventh Symp. Pol. Biol. Tokyo 40:183-186.

Ikeda, T. y P.G. Thomas. 1987. Longevity of the antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) based on laboratory experiment. Nat. Inst. Pol. Res. Proc. NIPR Symposium on Polar Biology. Nº 1:56-62.

Inoue,M. y T.Ichiye 1980. Report on physical oceanography of ARA ISLAS ORCADAS Cruise 17-78. Technical Report Texas A&M University 80-6-T.

Jacobs, S.S. and D.T. Georgi 1977. Observations in the southwest Indian/Antarctic Ocean. En: A Voyage of Discovery. M.V. Angel, ed., Deep-Sea Res., Suppl. to Vol. 24, 43- 89.

Jacobs, S.S., A.L. Gordon y A.F. Amos. 1979. Circulation and melting beneath the Ross Ice Shelf. Science, 203:439-443.

Jacobs, S.S. 1986. Injecting ice-shelf water and air into the deep Antarctic Oceans. Nature 321(6067):196-197.

John, D.D. 1936. The southern species of the genus *Euphausia*. Disc. Rep. 14: 193-324.

Joyce, T.M. and S.L. Patterson 1977. Cyclonic ring formation at the polar front in the Drake Passage. Nature 265(5590): 131-133.

Joyce, T.M., W. Zenk y J.M. Toole. 1978. The anatomy of the Antarctic Polar Front in the Drake Passage. Journal of Geophysical Research, 83:6093-6113.

Joyce, T.M., S.L. Patterson and R.C. Millard 1981. Anatomy of a cyclonic ring in the Drake Passage. Deep Sea Res. 28: 1265-1287.

Killworth, P.D. 1977. Mixing on the Weddell Sea continental slope. Deep Sea Research, 24:427-448.

Kils, U. 1981. Swimming behaviour, swimming performance and energy balance of antarctic krill *Euphausia superba*. Biomass Sc. Ser. N° 3.

Klinck, J.M. and E.E. Hoffman 1986. Deep-flow variability at Drake Passage. J. Phys. Oceanogr. 16(7): 1281-1292.

Knight,M.D. 1975. The larval development of pacific *Euphausia gibboides* (Euphausiacea) Fish. Bull. 73(1): 145-168.

Knight,M.D. 1976. Larval development of *Euphausia sanzoi* Torelli (Crustacea: Euphausiacea). Bull. Mar. Sci. 26(4):538-557.

Knight,M.D. 1978. Larval development of *Euphausia fallax* Hansen (Crustacea: Euphausiacea) with a comparison of larval morphology within the *E. gibboides* species group. Bull. Mar. Sci. 28(2): 255-281.

Knight,M.D. 1980. Larval development of *Euphausia eximia* with notes on its vertical distribution and morphological divergence between populations. Fish. Bull. 78(2): 313-336.

Komaki, Y. 1967. On the early metamorphosis of *Nematoscelis difficilis* Hansen (Euphausiacea, Crustacea). Inf.Bull.Plan.Jap.(Sp.Num.):101-108.

Koopman, G. 1953. Entstehung und Verbreitung von Divergenzen in der oberflächennahen Wasserbewegung der antarktischen Gewässer. Deutsche hydrographische Zeitschrift, Ergänzungsheft, 2, 1-38.

Ledenev, V.G. 1964. Influencia de la evaporacion en la formación del agua antártica fría. Byul.Sov.Ant.Exp. 5:50-52.

Legeckis, R. 1977. Oceanic Polar Front in the Drake Passage - Satellite Observations during 1976. Deep Sea Res. 24: 701-704.

Le Roux, A.1973 Observations sur le developpement larvaire de *Nycthiphanes couchii* (Crustacea, Euphausiacea) au laboratoire. Mar. Biol. 22: 159-166.

Le Roux, A.1974 Observations sur le developpement de *Meganycthiphanes norvegica* (Crustacea, Euphausiacea) au laboratoire. Mar. Biol. 26: 45-56.

Le Roux, A.1976 Observations on the larvae of *Nyctiphanes norvegica* collected in the Gulf of Morbihan.

Lebart, L. A. Morineau y J.P. Fenelon. 1979. Traitement des données statistiques. Methodes et Programmes. Paris. Dunod.

Lebour M. 1926. A general survey of larval euphausiids with a scheme for their identification. J. Mar. Biol. Ass.14(2): 519-557.

Loeb, V.J. y E. Shulenberger 1987. Vertical Distributions and relations of euphausiid populations off Elephant Island, March 1984. Polar Biol 7:363-373

Lomakina, N.B. 1964. Fauna de eufausiáceos (*Euphausiacea*) de regiones australes y antárticas. Resultados de Investigaciones Biológicas de las Expediciones Antárticas Soviéticas. Academia de Ciencias de la URSS: 254-334.

Lubimova, T.G., R.R. Makarov, V.V. Maslennikov, V.V. Shevtsov y K.V. Shust. 1985. The Ecological peculiarities, stocks and role of *Euphausia superba* in the trophic structure of the Antarctic Ecosystem CCAMLR 391-505. Parte II.

Lusquiños, A.J. 1963. Extreme temperatures in the Weddell Sea. En: Arbok for Universitetet i Bergen (Mathematisk-naturvitenskapeig Serie) 23:1-19.

Lutjeharms, J.R.E. and D.J.Baker. 1980. A statistical analysis of the meso-scale dynamics of the Southern Ocean. Deep Sea Research,27A:145-159.

Lutjeharms, J.R.E., L.V. Shannon and L.J. Beekman. 1988. On the surface drift of the Southern Ocean. J.Mar.Res. 46: 267-279.

Mackintosh N.A. 1946. The Antarctic Convergence and the distribution of surface temperatures in Antarctic waters. Discovery Reports, 23, 177-212.

Mackintosh N.A. 1972. Life Cycle of Antarctic krill in relation to ice and water conditions. Discovery Rep. 36: 1-94.

Mackintosh N.A. 1973. Distribution of post-larval krill in the Antarctic. Disc. Rep. 36: 95-156.

Makarov R.R. 1971 Características generales del ciclo de vida de los eufausiáceos. Zool. Zh. 50: 193-198.

Makarov R.R. 1972 Ciclo de vida y particularidades de la distribución de *Euphausia superba* Dana. TRUDY VNIRO, 77:85-92.

Makarov, R.R. 1973. Some peculiarities of reproduction of *Euphausia superba* Dana (Crustacea: Euphausiacea). Abstracts of papers. All Union Conference on Macroplankton: 34-35. All-Union Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography, Moscow.

Makarov R.R. 1975. Vertical distribution of euphausiid eggs and larvae off the Northeastern coast of South Georgia Island. Oceanology 15:1101-1106.

Makarov, R.R. 1977. Distribución de larvas y algunos aspectos de la ecología reproductiva de *Euphausia frigida* (Crustacea, Euphausiacea) en la región sur del Mar del Scotia. Okeanologia, 17:324-334.

Makarov, R.R. 1979a. Larval distribution and reproductive ecology of *Thysanoessa macrura* (Crustacea: Euphausiacea) in the Scotia Sea. Mar Biology 52: 377-386.

Makarov, R.R. 1979b. Estadios larvales tempranos de los eufausiaceos antarticos. Zool. Zhur. 58 (3):314-327

Makarov RR and VV Maslennikov 1981. Ecology of larval development of the Crustacean *Euphausia superba*. Change in dominant larvae forms as a function of environmental conditions. Mar Ecol Prog Ser 4: 265-271

Makarov, R.R. 1982a las migraciones ontogeneticas de los eufausiaceos antarticos. Antarktika, 21:118-132

Makarov R.R. 1982b. Distribución y composición por edades de las larvas de eufausiáceos en el Mar de Scotia y costa Oeste de la Tierra de Graham en primavera y verano. Características de las comunidades pelágicas del Mar del Scotia y aguas adyacentes. VNIRO 1982: 30-47.

Makarov, R. R. 1983a Geographical aspects in the investigation of the life history of *Euphausia superba* Dana. Berichte zur Polarforschung, (4): 47 - 57.

Makarov, R. R. 1983b Some problems in the investigation of larval euphausiids in the Antaractic. Berichte zur Polarforschung, Sonderheft 4: 58 - 69.

Makarov,R.R. y L.L. Menshenina 1988. Sobre la investigacion de la distribucion y fenologia de las larvas de eufausiaceos en el mar del Scotia. Antarktika, 27:160-174

Makarov R.R. y L.L. Menshenina 1989. Características generales de la distribución de las larvas de eufausiáceos en aguas antárticas. Okeanologia 29:825-831.

Makarov,R.R., V.V. Maslennikov y L.L. Menshenina. 1990. Las zonas frontales como límites ecológicos en aguas antárticas. En: Investigaciones del Giro del Mar de Weddell. Condiciones Oceanográficas y particularidades del desarrollo de las comunidades planctónicas. *V.V.*Solyankin (ed.):99-125.

Makarov,R.R., L.L. Menshenina y Y.V Solyankin 1992. Euphausiid larvae in the Eastern Zone of the Weddell Gyre. Oceanology 32: 186-190.

Marín, V.H., E. Brinton, y M. Huntley. 1991. Depth relationships of Euphausia superba eggs, larvae and adults near the Antarctic Peninsula, 1986-87. Deep Sea Res. A38(8-9): 1241-1249.

Marr, J.W.S. 1962. The natural history and geography of the Antarctic Krill *Euphausia superba*. Discovery Rep. 32:33-464.

Marschall, H. P. 1983. Sinking speed of krill eggs and timing of early life history stages. Berichte zur Polarforschung, Sonderheft 4, pp. 70-73.

Marschall, S y Mizdalzki E. 1985. Euphausiid larvae in plankton samples from the vicinity of the Antarctic Peninsula, february 1982. Reports on Polar Research NQ 21.

Marschall, H.P. 1985. Untersuchungen zur Funktionsmorpholoie und Nahrungsaufnahme der Larven des Antarktischen Krills, *Euphausia superba* Dana. Reports on Polar Research 23:1-97.

Marschoff ER y AP Tomo 1984. Vertical distribution of Calyptopis larvae of *Euphausia superba* in the Scotia Sea. J. Crust. Biol. 4:247-251.

Marschoff ER 1985. Profile analysis of *Euphausia superba* larvae vertical distribution in the Scotia Sea, related to time factor. Polar Biol. 5:35-41.

Marschoff E.R., J.G. Visbeek y L.R. Fontana. 1987. The utilization of seabird censuses for krill monitoring. SC-CAMLR Selected Scientific Papers 4:393 - 425.

Marschoff, ER, G.A. Lovrich and J.A.Calcagno. 1989. Vertical Distribution of two larval forms of Stage Calyptopis I of *Euphausia superba* Dana in South Orkneys area. Polar Biology 9:325-328.

Marschoff, E.R. y Ravaglia, M. 1989. Linear discriminant functions used to classify larval and juvenile damaged specimens of *Euphausia superba*. CCRVMA, WG-CEMP-89/17.

Marschoff, E.R., G. Díaz e I. Schloss 1989. An experimental approach to the analysis of zooplankton escape reactionas and patchiness. cCRVMA, WG-CEMP-89/18.

Marschoff, E.R., G.A. Lovrich and J.A. Calcagno. 1989. Vertical distribution of two substages of stage Calyptopis I of *Euphausia superba* Dana, in the South Orkneys Area. Polar Biology 9:325-328.

Marschoff, E., B.Prenski, B.González, J.Calcagno, C.Remaggi and C. Balestrini. 1994. Preliminary results of the E.L. Holmberg cruise to subareas 48.3 and 48.2. CCRVMA, WG-FSA-94/29.

Maslennikov, V.V. 1987. Secciones del Frente Polar en la región occidental del Sector Pacífico del Antártico. En: Investigaciones Biológico-oceanográficas en el sector Pacífico del Antártico: 32-40.

Mauchline, J y Fisher, L. 1969. The biology of euphausiids. Advances in Marine Biology vol. 7. Academic Press.

Mc Gowan ,J. y D. Brown. 1966. A new opening-closing paired zooplankton net. University of California, Scripps Institution of oceanography, SIO reference 66-23.

Meinardus, W. 1923. Meteorologische Ergebnisse der Deutschen Südpolar Expedition 1901-1923. Deut. Sudp. Exp. III Meteor. Berlin 1923.

Menshenina, L.L. 1989. Dates of spawning of antarctic euphausiids. SC-CAMLR-VIII/BG 24.

Menshenina, L.L. 1990. Some correlations of limb development in Euphausia larvae (Euphausiacea). Crustaceana 58: 1-16.

Metschnikov, E. 1869. Ueber ein Larvenstadium von Euphausia. Zschr. für wiss.Zool. XIX, 4. Heft.

Metschnikov, E. 1871. Ueber den Naupliuszustand von Euphausia. Zschr. für wiss.Zool. XXI, 4. Heft.

Miller, D.G.M. 1986. Results from biological investigations of krill (*Euphausia superba*) in the southern Indian Ocean during SIBEX-I. Mem.Nat. Inst. Polar Res., Spec. Issue 40: 101-107.

Miller, D.G.M. y P.M.S. Monteiro. 1988. Variability in the physical and biotic environment of the antarctic krill (*Euphausia superba* Dana), South of Africa: some results and a conceptual appraisal of important interactions. REP: 245-257.

Miller, D.G.M. y Hampton, I. 1989. Biology and ecology of the antarctic krill. Biomass Scientific Series Num 9.

Montú, M. 1977. Eufáusidos de la plataforma argentina y adyacencias. I. Distribución estacional en el sector patagónico. Ecosur 4 (8):187-225.

Morrison, D.F. 1976. Multivariate Statistical Methods. Mc Graw Hill, Kogakusha, Tokyo, pp 1-45.

Mosby, H. 1934. The waters of the Atlantic Antarctic Ocean. Scientific Results of the Norwegian Antarctic Expeditions 1927-1928, 1(11), 131pp.

Muench, R.D. and J.T. Gunn. 1990. The Weddell-Scotia Confluence in Midwinter. J.Geoph.Res. 95(C10):18.177-18.190.

Naganobu, M. 1992. Hydrographic flux in the whole of Statistical Area 48 in the Antarctic Ocean. WG-Krill-92/25:1-14.

Naganobu, M., T. Katayama, T. Ichii, H. Ishii and K. Nasu. 1992. Characteristics of oceanic structure in the waters around the South Shetland Islands of the Antarctic ocean between december 1990 and February 1991: outstanding coastal upwelling?. WG-Krill-92/24:1-6.

Naganobu, M. 1993. Hydrographic flux in Statistical Area 58 of CCAMLR in the Southern Ocean. WG-Krill-93/22:1-13.

Nast, F. 1978. The vertical distribution of larval and adult krill (*Euphausia superba* Dana) on a time station south of Elephant Island, South Shetlands. Meeresforschung 27: 103-118.

Nast, F y W. Gieskes. 1986. Phytoplankton observations relative to krill abundance around Elephant Island in November 1983. Arch. Fisch. 37:95-106.

Nazarov, V.S. 1963. Floating ice in the world ocean. Oceanology NQ 2:234-249.

Neiman, V.H. 1968. Sobre la circulación meridional de las aguas del Oceáno Austral. Okean. Issl. 19:1954-1962

Nelson, D.M. y W.O. Smith. 1986. Phytoplankton dynamics off the western Ross sea ice edge. Deep Sea Res. 33:1389-1412.

Nordhausen, W. 1994. Winter abundance and distribution of *Euphausia superba, E. crystallorophias* and *Thysanoessa macrura* in the Gerlache Strait and Crystal Sound, Antarctica. Mar. Ecol. Prog. Ser. 109:131-142

Nowlin, W.D., T. Whitworth and R.D. Pillsbury. 1977a. Sructure and transport of the Antarctic Circumpolar Current at Drake Passage from short term measurementes. J. Phys. Ocean. 7 (6):788-802.

Nowlin, W.D., T. Whitworth and R.D. Pillsbury. 1977b. Sructure and transport of the Antarctic Circumpolar Current at Drake Passage. J. Mar. Res., 40, Suppl.,481-507.

Nowlin, W.D. and M. Clifford. 1982. The kinematic and thermohaline zonation of the Antarctic Circumpolar Current at Drake Passage. Journal of Marine Research, 40, Supp.:481-507.

O'Brien, D.P. and Ritz, D.A. 1988. Escape responses of gregarious mysids (Crustacea:Mysidacea): towards a general classification of escape responses in aggregated crustaceans. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1988, 116, 257-272.

Orensanz, J.M., F.L.Ramírez y E.O. Dinofrio 1974. Resultados planctológicos de la campaña Oceantar I-II. Poliquetos.

Ottestad, P. 1932. On the biology of some southern Copepoda. Hval. Skr. 5:1-61.

Patterson SL and HA Sievers 1980a. Mesoscale thermal structure of the polar front zone in Drake passage during the austral summer of 1976. Ser.Cien.Inst.Ant.Chileno 25/26:49-112.

Patterson SL and HA Sievers 1980b. The Weddell-Scotia Confluence. J. Physical Ocean. 10:1584-1610.

Pertzova,K.N. 1976. Larvas de eufausiáceos antárticos. Tr. Inst. Okean. URSS. 105:147-170.

Peterson,R.G., W.Nowlin and T. Whitworth. 1982. Generation and Evolution of a Cyclonic Ring at Drake Passage in Early 1979. J.Phys.Ocean.12:712-719.

Piatkowski,U. 1989 Macroplankton communities in Antarctic surface waters: Spatial changes related to hydrography. Mar.Ecol.Prog.Ser. 55:251-259.

Pillsbury, R.D. and J.S. Bottero. 1984. Observations of current rings in the Antarctic Zone at Drake Passage. J. Mar. Es. 42: 853-874

Piola, A.R. and D.T. Georgi 1982. Circumpolar properties of Antarctic Intermediate Water and Subantarctic Mode Water. Deep-Sea Res., 29, 687-711.

Ponomareva, L.A. 1959. La reproduccion de los eufausiaceos del Mar del Japon y desarrollo de sus estadios larvales tempranos. Zool. Zhur. 38 (11):1649-1662

Ponomareva, L.A. y Drobyisheva, 1978. Eufausiáceos de la región de Australia y Nueva Zelanda y aguas subantárticas próximas. Trudyi Inst. Ocean. Ac. C. URSS, 112: 111-117.

Quetin,L.B. and Ross,R.M. 1984 Depth distribution of developing *Euphausia superba* embryos, predicted from sinking rates Mar.Biol.79(1):47-56

Quetin,L.B. y Ross,R.M. 1989. Effects of oxygen, temperature and age on the metabolic rate of the embryos and early larval stages of the Antarctic krill *Euphausia superba* Dana. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 125:43-62.

Ramírez, F.C. 1971. Eufáusidos de algunos sectores del Atlántico Sudoccidental. Physis. 81:385-406

Ramírez, F.C. 1973. Eufáusidos de la campaña Walther Herwig 1966.Physis. 84:105-114

Reid,J.L., W.D. Nowlin y W.C. Patzert 1977. On the characteristics and circulation of the Southwestern Atlantic Ocean. J. Phys. Oceanogr.,7, 62-91.

Roger, C. 1971. Distribution verticale des euphausiacés (Crustacés) dans les courants equatoriaux de l'Ocean Pacifique. Mar.Biol.10:134-144.

Ropelewski, C.F. 1983. Spatial and temporal variations in Antarctic sea-ice (1973-82). J. Clim. Appl. Met. 22: 470-3.

Ross, R.M., L.B. Quetin and E.Kirsch. 1988. Effect of temperature on developmental times and survival of early larval stages of Euphausia superba Dana.J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 121:55-71.

Ross,R.M. y L.B. Quetin, 1989. Energetic cost to develop to the first feeding stage of *Euphausia superba* Dana and the effect of delays in food availability. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 133:103-127.

Rott, H., P. Skvarca y T. Nagler, 1996. Rapid collapse of Northern Larsen Ice Shelf, Antarctica. Science 271:788-792.

Rustad, D. 1930. Euphausiacea with notes on their biogeography and development. Sci. Res. Nor. Ant. Exp. 5:1-83.

Rustad, D. 1934. On the antarctic euphausiids from the "Norvegica" Expeditions 1929-1930 and 1930-1931. Sci. Res. Norw. Antarct. Exp. 12:1-53.

Ruud, J.T. 1932. On the biology of the southern Euphausiidae. Hvalradets Skr. 2:1-105.

Sakshaug, E. y O.Holm-Hansen. 1984. Factors governing pelagic production in polar oceans. En: "Marine phytoplankton and productivity". O.Holm-Hansen, L.Bolis y R.Gilles (eds.). Springer:1-18.

Sarkisyan, A.S. 1977. Análisis numérico y pronóstico de corrientes oceánicas. Hydrometeoizdat, Leningrado.

Sars, G.O. 1885. Report on the Schizopoda collected by HMS "Challenger" during the years 1873-76. The Voyage of HMS "Challenger". Zool. XII:1-228.

Sars, G.O. 1898. On the propagation and early development of Euphausiidae. Arch. for Math. og Natur. 20 (11):1-41.

Sarukhanyan, E.I., 1980. Estructura y transporte de la corriente circumpolar antártica. Gidrometeoissdat, Leningrado.

Sarukhanyan, E.I., 1985. Structure and variability of the Antarctic circumpolar current. Nueva Delhi, Amerind Publishing Co.

Savchenko, V.G., W.J. Emery and O.A. Vladimirov. 1978. A cyclonic eddy in the Antarctic Circumpolar Current south of Australia: Results of Soviet-American Observations Aboard the R/V Professor Zubov. J.Phys.Ocean. 8:825-837.

Schwerdtfeger, W. 1970. The climate of the Antarctic. en: Climates of the Polar Regions, World Survey of Climatology, H. Landsberg, ed., 14, 253-355.

Sciremammano, F., R.D. Pillsbury, W.D. Nowlin and T. Whitworth. 1980. Spatial scales of temperature and flow in the Drake Passage. J. Geophys. Res., 85 (C 7), 4015-4028.

Shannon, L.V. G.H. Stander and J.A. Campbell. 1973. Oceanic circulation deduced from plastic drift cards. Sea Fisheries Branch Investigational Report No. 108. Ciudad del Cabo. 1-31.

Sheard, K. 1953. Taxonomy, distribution and development of Euphausiacea (Crustacea). Rep. B.A.N.Z.A.R.E. B8 (1): 1-72.

Siegel, V. 1987. Age and growth of Antarctic Euphausiacea (Crustacea) under natural conditions. Mar.Biol. 96:483-495.

Siegel, V. 1989 winter and spring distribution and status of the krill stock in antarctic peninsula waters. arch. fisch. wiss., no. 39, pp. 45-72.

Sievers, H.A. Descripción de las condiciones oceanográficas físicas, como apoyo al estudio de la distribución y comportamiento del krill.Inst. Ant. Chileno, Ser. Cient. 28:87-136.

Sievers, H.A. and W.D.Nowlin. 1988. Upper ocean characteristics in Drake Passage and adjoining areas of the Southern Ocean, 39°W-95°W.(1019): 57-80.

Skvarca, P. 1993. Fast recession of the northern Larsen Ice Shelf monitored by space images. Ann. Glac. 17:317-321.

Skvarca, P. 1994. Changes and surface features of the Larsen Ice Shelf, Antarctica, derived from Landsat and Kosmos mosaics. Ann. Glac. 20:6-12.

Smetacek, V. R. Scharek y E.M. Nöthig. 1990. Seasonal and regional variation in teh pelagial and its relationship to the life history cycle of krill. Antarctic Ecosystems. K.R.Kerry y G. Hempel (eds.): 103-114.

Smith, W.O. y D.M. Nelson. 1985. Phytoplankton bloom produced by a receding ice edge in the Ross Sea: spatial coherence with the density field. Science 227: 163-166.

Smith, W.O. y D.M. Nelson. 1986. The importance of ice-edge phytoplankton blooms in the Southern Ocean. BioScience 36: 251-257

Smith, W.O.; N.K.Keene y J.C.Comiso. 1988.Interannual Variability in Estimated Primary productivity of the antarctic marginal ice zone. REP: 131-139.

Sokal, R. R. y F.J. Rohlf. 1981. Biometry. W.H. Freeman and Company. 1-859.

Soulier, B. 1965. Essai d'harmonisation de la nomenclature des larves d'Euphausiacés. Rev.Trav.Inst. (Sc.Tech) Pech.Marit. 29:191-195.

Stebbing, T. R. R. 1900. On some crustaceans from the Falkland Islands collected by Mr. Rupert Vallentin. Proc. Zool. Soc. London. 1:517-568.

Stein, M. 1981. Thermal structure of the Weddell-Scotia confluence during February 1981. Meeresforschung 29:47-52.

Stein, M. 1988. Variation of Geostrophic Circulation off the Antarctic Peninsula and the Southwest Scotia Sea, 1975-1985. (1019) 81-91.

Stein, M. 1989. Seasonal variation of water masses in Bransfield Strait and adjacent waters. Arch.FischWiss. 39:15-38

Stein, M. 1995. Hydrographic conditions around Elephant Island during austral spring 1994. WG-EMM-95/16:1-9.

Sverdrup, H.U., Johnson, M.W. y Fleming, R.H. 1942. The oceans, their physics, chemistry and general biology. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.

Taljaard, J.J.,H. van Loon, H.L. Crutcher y R.L.Jenne. 1969. Climate of the upper air of the Southern Hemisphere. 1. National Center for Atmospheric Research, Boulder, Colorado.

Taljaard, J.J. 1972. Synoptic meterology of the southern hemisphere. In: Meteorology of the Southern Hemisphere, Meteor. Monogr., 13, 139-213.

Tate Regan C. 1914. Fishes. British Antarctic (Terra Nova) Expedition 1910. Nat. Hist. Rep. Zoology, 1, 125-156.

Tattersall, W.M. 1908. Crustacea VII: Schizopoda. National Antarctic Expedition 1901-1904. Nat. Hist. IV:1-42.

Tattersall, W.M. 1924. Crustacea VIII: Euphausiacea. British Antarctic (Terra Nova) Expedition 1910, Nat. Hist. Rep Zoology, 1, 1-36.

Tchernia, P. 1977. Etude de la dérive antarctique Est-Ouest au moyen d'Icebergs suivis par le satellite Eole. En: Polar Oceans, M.J. Dunbar, editor, pp. 107-120.

Tchernia, P. et P.F. Jeannin 1983. Quelques aspects de la circulation oceanique Antarctique reveles parl l'observation de la derive d'icebergs (1972-1983). Centre Nat. d'Etudes Spatiales. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 92 p.

Timonin, V.P. 1987. Particularidades de la distribuición y composición etaria de las larvas de *Euphausia superba* Dana en algunas areas de los sectores Pacífico e Indico del Antártico.En: Investigaciones Biológico-oceanográficas en el sector Pacífico del Antártico: 119-134

Tokarczyk,R. 1987. Classification of water masses in the Bransfield Strait and southern part of the Drake Passage using a method of statistical multidimensional analysis. Pol.Polar Res. 8:333-366.

Tomo, A.P y E. Marschoff.1976. El krill y su importancia. Publicación del Instituto Antártico Argentino Nº 12.1-58.

Tréguer, P. and G. Jacques. 1992. Dynamics of nutrients and phytoplankton, and fluxes of carbon, nitrogen and silicon in the Antarctic Ocean. Polar Biology 12:149-162.

Treshnikov, A.F., G.V. Alekseyev, E.J. Sarukhanyan y N.P. Smirnov. 1980. Water circulation in the Southern Ocean. Polar Geogr. and Geology, 4, 21-35.

Ullrich, B. and V. Storch 1993. Development of the stomach in Euphausia superba Dana (Euphausiacea). J.Crus.Biol. 13:423-431.

van Loon, H. 1972. Cloudiness and precipitation in the Southern Hemisphere. En: Meteorology of the Southern Hemisphere, C.W. Newton (ed.), Meteorol. Monogr.

van Loon, H. y D.J.Shea, 1988. A Survey of the Atmospheric Elements at the Ocean's Surface South of 40 S. REP 3-20

Visbeek, J.G. y R. Fontana. 1987. Factors regulating the distribution patterns of seabirds. BIOMASS Scientific Series 7: 117-124.

Voronina, N.M. 1968. The distribution of zooplankton in the southern ocean and its dependence on the circulation of water. Sarsia 34:277-284.

Voronina, N.M. 1974. An attempt at a functional analysis of the distributional range of *Euphausia superba*. Marine Biology 24:347-352.

Voronina, N.M. 1984 El ecosistema pelagial del oceano austral. Nauka, Moscú: 3-206.

Wang, R. 1965. On the larval stages of *Pseudeuphausia sinica* Wang & Chen (Euphausiacea). Oceanologia et Limnologia Sinica, 7 (1):35-58.

Weigmann-Haass, R. 1980. Geographische und vertikale Verbreitung der Euphausiacea (Crustacea) während der Anarktis-Expedition 1975/76. Meeresforschung 28, 1-19.

Witek Z, A Koronkiewicz and GC Soszca 1980. Certain aspects of the early life history of krill *Euphausia superba* Dana Crustacea.Polish Polar Research 1: 97-116.

Witworth, T. 1980. Zonation and geostrophic flow of the Antarctic Circumpolar Current at Drake Passage. Deep Sea Res. 27:497-507.

Witworth, T., W.D. Nowlin, A.H. Orsi, R.A. Locarnini and S.G. Smith. 1994. Weddell Sea shelf water in the Bransfield Strait and Weddell Scotia Confluence, Deep Sea Res., 41, 629-641, 1994.

Wörner, F.G. y A. Kühn 1976. Liste der Mikronekton und Zooplanktonfänge der Deutschen Antarktis-Expedition 1975/76. Ber. Ins. Meer. Univ. Kiel N° 48.

Zhigalov, I.A. 1987. Particularidades de la estructura y fluctuaciones de la zona del Frente Polar al norte de las islas Balleny. En: Investigaciones Biológico-oceanográficas en el sector Pacífico del Antártico: 12-18.

Zillman, J.W. 1972. Solar radiation and air-sea interaction south of Australia. In: Antarctic Oceanology II: The Australian-New Zealand Sector, D. Hayes, ed., Ant. Res. Ser., 19, 11-40.