

Tesis Doctoral

Distribución de larvas de eufausiáceos en el extremo sur del Océano Atlántico

Gallotti, Diego

2013

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:

Gallotti, Diego. (2013). Distribución de larvas de eufausiáceos en el extremo sur del Océano Atlántico. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Gallotti, Diego. "Distribución de larvas de eufausiáceos en el extremo sur del Océano Atlántico". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2013.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Distribución de larvas de eufausiáceos en el extremo sur del Océano Atlántico

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de

Buenos Aires en el área: **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Diego Sergio Gallotti

Director de tesis: Enrique R. Marschoff

Consejero de Estudios: Javier A. Calcagno

Buenos Aires, 2013

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	7
INTRODUCCIÓN	11
Oceanografía	17
Distribución Geográfica.....	39
Desarrollo larval y ciclo de vida	44
Producción primaria y fitoplancton.....	55
Mecanismos de distribución.....	57
Objetivos.....	59
MATERIALES Y MÉTODOS	62
Materiales	62
Métodos	72
Sistemática	90
RESULTADOS	109
Estadio mediana	109
Técnica de medición.....	117
Talla media	128
DISCUSIÓN	141
Centros de dispersión	145
Método de medición.....	148
Disposición espacial y relación con la circulación de agua.....	152
Conservación.....	157
CONCLUSIONES	163
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	167
APÉNDICE	189

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 – Equipo de krill en el Buque “Puerto Deseado” en Islas Orcadas del Sur.	9
Figura 2 – Esquema de la cadena trófica en el ecosistema antártico.	13
Figura 3 - Ecorregiones marinas del mundo	15
Figura 4 – Dominios de interés acordados por la CCRVMA.	16
Figura 5 - Esquema de las vías principales de las masas de agua.....	22
Figura 6 – Posición de los frentes oceánicos.....	26
Figura 7 - Esquema de la circulación vertical en un plano norte-sur.....	28
Figura 8 - Posición de la zona de Confluencia Weddell-Scotia	39
Figura 9 - Concentración media de clorofila, densidad media de krill y densidad media de salpas.....	44
Figura 10 - Estadios calyptopis III, furcilia II y furcilia V de <i>E. superba</i>	45
Figura 11 - Huevo y estadios larvales nauplius I, nauplius II y metanauplius de <i>E. superba</i>	47
Figura 12 - Estadios larvales calyptopis I, calyptopis II y calyptopis III de <i>E. superba</i>	49
Figura 13 - Estadios larvales furcilia I y furcilia II de <i>E. superba</i>	49
Figura 14 - Estadios larvales furcilia III y furcilia IV de <i>E. superba</i>	50
Figura 15 - Estadios larvales furcilia V y furcilia VI de <i>E. superba</i>	51
Figura 16 - Ascenso durante el desarrollo de <i>E. superba</i>	53
Figura 17 - Posición de las 116 estaciones utilizadas para calcular el estadio mediana.....	63
Figura 18 – Posición de las 18 estaciones muestreadas por el crucero BIP E. L. Holmberg 1995.	65
Figura 19 – Diferentes tipos de red utilizadas durante los muestreos.....	66
Figura 20 – Mapa del Sector Antártico Argentino e Islas Subantárticas	68
Figura 21 - Buque de Investigación Pesquera (BIP) "Eduardo L. Holmberg".....	71
Figura 22 - Separador tipo Folsom para muestras planctónicas.....	72
Figura 23 - Trazo correspondientes al dorso de una larva calyptopis I de <i>E. superba</i>	75
Figura 24 - Imagen de los trazos realizados bajo cámara clara.....	76
Figura 25 - Salida gráfica correspondiente a las imágenes de la figura anterior..	79
Figura 26 - Comparación entre los trazos dibujados y los que resultan del procesamiento de la imagen.....	81
Figura 27 - Cuadro comparativo con fotos de los estadios larvales más tempranos (calyptopis I a III) de las tres especies más abundantes (<i>E. superba</i> , <i>Thysanoessa macrura</i> y <i>E. frigida</i>).	93
Figura 28 - Calyptopis I de <i>E. triacantha</i>	94
Figura 29 - Calyptopis I de <i>E. crystallorophias</i>	94
Figura 30 - Calyptopis I de <i>E. frigida</i>	95
Figura 31 - Calyptopis I de <i>T. macrura</i>	95
Figura 32 - Calyptopis I de <i>E. superba</i>	95

Figura 33- Calyptopis II de <i>E. triacantha</i>	96
Figura 34- Calyptopis II de <i>T. macrura</i>	96
Figura 35- Calyptopis II de <i>E. crystallophias</i>	96
Figura 36- Calyptopis II de <i>E. frigida</i>	97
Figura 37- Calyptopis II de <i>E. superba</i>	97
Figura 38- Calyptopis III de <i>E. triacantha</i>	98
Figura 39- Calyptopis III de <i>E. superba</i>	98
Figura 40- Calyptopis III de <i>T. macrura</i>	99
Figura 41- Calyptopis III de <i>E. crystallophias</i>	99
Figura 42- Calyptopis III de <i>E. frigida</i>	99
Figura 43- Ojo con constricción de <i>T. macrura</i>	100
Figura 44- Furcilia I de <i>E. triacantha</i>	100
Figura 45- Furcilia V de <i>E. triacantha</i>	101
Figura 46- Furcilia III de <i>E. triacantha</i>	101
Figura 47- Furcilia IV de <i>E. triacantha</i>	102
Figura 48- Furcilia V de <i>T. macrura</i>	102
Figura 49- Furcilia VI y VII de <i>T. macrura</i>	103
Figura 50- Furcilia I y II de <i>T. macrura</i>	103
Figura 51- Furcilia III y IV de <i>T. macrura</i>	104
Figura 52- Furcilia I y II de <i>E. superba</i>	105
Figura 53- Furcilia III de <i>E. superba</i>	105
Figura 54- Furcilia I y II de <i>E. crystallophias</i>	106
Figura 55- Furcilia I y II de <i>E. frigida</i>	107
Figura 56- Furcilia IV de <i>E. superba</i>	107
Figura 57- Furcilia V y VI de <i>E. superba</i>	108
Figura 58- Transecta de 55° Longitud Este. Estadios mediana	110
Figura 59- Transecta de 48.5° Longitud Este. Estadios mediana	111
Figura 60- Ubicación de las transectas utilizadas en las Figuras 58 y 59 y posición de las estaciones utilizadas para graficar la Figura 61.	111
Figura 61- Aumento del estadio mediana de sur a norte siguiendo la disposición de la CWS.....	112
Figura 62- Asociaciones entre la proporción de diferentes estadios larvales de <i>E. superba</i> según la latitud.....	115
Figura 63- Estadio mediana para las larvas calytopes de la especie <i>E. crystallophias</i>	116
Figura 64- Mapa con la ubicación de las estaciones del crucero BIP E. L. Holmberg 1994.	117
Figura 65- Posición de las estaciones muestreadas a bordo del BIP Eduardo L. Holmberg en 1995.	119
Figura 66- Disposición norte-sur de los desvíos respecto de la talla media para los distintos estadios de <i>E. superba</i> en relación con la CWS.	130
Figura 67- Distribuciones de densidad de las tallas de los distintos estadios de <i>E. superba</i>	130
Figura 68- Media de las tallas vs. latitud para larvas CI de <i>E. superba</i>	131
Figura 69- Media de las tallas según latitud para larvas CII de <i>E. superba</i>	132

Figura 70- Media de las tallas según latitud para larvas CIII de <i>E. superba</i>	132
Figura 71- Media de las tallas según latitud para larvas FI de <i>E. superba</i>	133
Figura 72- Media de las tallas según latitud para larvas FII de <i>E. superba</i>	133
Figura 73- Media de las tallas según latitud para larvas FIII de <i>E. superba</i>	134
Figura 74- Media de las tallas según latitud para larvas FIV de <i>E. superba</i>	134
Figura 75- Media de las tallas según latitud para larvas CI de <i>E. frigida</i>	135
Figura 76- Media de las tallas según latitud para larvas CII de <i>E. frigida</i>	135
Figura 77- Media de las tallas según latitud para larvas CIII de <i>E. frigida</i>	136
Figura 78- Media de las tallas según latitud para larvas FI de <i>E. frigida</i>	136
Figura 79- Media de las tallas según latitud para larvas FII de <i>E. frigida</i>	137
Figura 80- Media de las tallas según latitud para larvas FIII de <i>E. frigida</i>	137
Figura 81- Talla media esperada de estadios de <i>E. superba</i> graficados según latitud y valores observados.	138
Figura 82- Talla media esperada de estadios de <i>E. frigida</i> graficados según latitud y valores observados.	140
Figura 83- Isolínea del estadio mediana de larvas CII de <i>E. superba</i>	146
Figura 84- Incremento de la edad mediana de las larvas de <i>E. superba</i> hacia el este.....	153
Figura 85- Posición de la transecta de dirección este-oeste utilizada para graficar la Figura 84.....	154
Figura 86- Tendencias anuales y estacionales de la temperatura de superficie de la Antártida entre 1966 y 2000	155
Figura 87- Gráfico de las pendientes de la regresión observadas en función de la curvatura media en cada estación.	196
Figura 88- Relación entre los parámetros de las regresiones obtenidas en cada estación para cada combinación de especie y estadio.....	196
Figura 89- Regresión no paramétrica con los valores medios para CI de <i>E. superba</i>	198

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1- Posición de las estaciones utilizadas para el cálculo del estadio mediana de las larvas calyptopis I, II y III de <i>E. superba</i>	64
Tabla 2- Características de los métodos de muestreo utilizados en cada campaña oceanográfica.	66
Tabla 3- Densidad por estadio en cada una de las estaciones analizadas.	86
Tabla 4- Cantidad de ejemplares medidos en cada combinación de estadio, especie y estación..	87
Tabla 5- Posición de las estaciones y estadio mediana de cada estación calculado para las larvas calyptopis I, II y III de <i>E. superba</i>	113
Tabla 6- Coeficiente de correlación por rangos de Spearman entre las variables analizadas y la latitud (coeficiente H).	114
Tabla 7- Estadio mediana de las larvas calyptopes de <i>E. crystallophias</i> según la estación.	116
Tabla 8- Número de mediciones utilizadas por estadio y especie.....	118
Tabla 9- Número total de larvas de <i>E. superba</i> medidas por estación. Campaña del BIP E. L. Holmberg 1995.....	118
Tabla 10- Tallas medias en centímetros (a través de distintos observadores y aumentos) de los diferentes ejemplares medidos mediante los dos métodos... ..	120
Tabla 11- Media de errores relativos (de distintos ejemplares y ampliaciones) de los diferentes métodos.....	121
Tabla 12- E q u i v a l e n c i a entre la longitud de los trazos y la longitud de las larvas a diferentes aumentos.	122
Tabla 13- Media y Desviación Standard (cm) de la longitud de los distintos estadios de <i>E. superba</i> para cada estación.	124
Tabla 14- Medias y Desviaciones Standard del grado de curvatura de los distintos estadios larvales de <i>E. superba</i>	125
Tabla 15- Incrementos relativos (en porcentaje %) de la longitud de distintos estadios larvales de <i>E. superba</i> introducidos a partir de mediciones con diferentes grados de curvatura.....	126
Tabla 16- Porcentajes de larvas observadas de <i>E. superba</i> con distintos grados de curvatura.....	127
Tabla 17- Parámetros de la regresión lineal entre el largo total y el grado de curvatura para cada combinación de especie y estadio en cada estación..	189
Tabla 18- Parámetros de la regresión lineal entre el largo total y el grado de curvatura para cada combinación de especie y estadio. Se eliminó la variabilidad entre estaciones.	197

Distribución de larvas de eufausiáceos en el extremo sur del Océano Atlántico

RESUMEN

En la presente tesis se trabajó con dos variables poblacionales independientes de los diferentes instrumentos utilizados para el muestreo de plancton, el estadio mediana y la talla media. Ambas variables son un eficaz método para verificar hipótesis relacionadas con los mecanismos de dispersión de las especies más abundantes de eufausiáceos.

Con respecto a la talla media, también se puso a punto una técnica que permite medir larvas en grandes cantidades y analizar las distribuciones de densidad de tallas en relación con las condiciones locales y con los movimientos de masas de agua.

El análisis se centra sobre la disposición horizontal de las larvas en relación con la Confluencia Weddell-Scotia. En esta región existiría un fenómeno de *up-welling*. La hipótesis para *Euphausia superba* formula que las larvas tempranas de esta especie alcanzan la superficie en asociación con este fenómeno.

Las investigaciones aquí presentadas aportarían datos e información crucial a la Convención para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos (CCRVMA), sobre cuáles podrían ser los lugares críticos para el monitoreo de la abundancia y distribución de larvas de krill así como para la eventual designación de áreas marinas protegidas.

Palabras clave: Eufausiáceos, larvas, Océano Antártico, distribución, Confluencia Weddell Scotia.

Euphausiacea larvae distribution in the end of the Ocean South Atlantic

SUMMARY

This work was done with two population variables independent of the different instruments used for sampling plankton, the median stage and the mean size. Both variables are an effective method to test hypotheses related to the dispersion mechanisms of the most abundant species of euphausiids.

With regard to the mean size, a technique was applied to measure larvae in large quantities and to analyze the size distributions in relation to local conditions and water mass movements.

This work focuses on the horizontal disposition of euphausiid larvae in relation to the Weddell Scotia Confluence. In this region there would be a phenomenon of up-welling. The hypothesis for *E. superba* holds that the early larvae of this species reach the surface in association with this phenomenon.

The research presented here would provide crucial data and information to the Convention for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR), on which could be the hot spots for monitoring krill larvae as well as for the designation of marine protected areas.

Keywords: Euphausiacea, larvae, Antarctic Ocean, distribution, Weddell Scotia Confluence.

Agradecimientos

A mi director de tesis Enrique Marschoff, por sus enseñanzas y sugerencias. A Javier Calcagno por orientarme y aconsejarme sobre distintos aspectos del doctorado. A Nadia Alescio con quien junto a Marschoff compartimos la campaña antártica por las Islas Orcadas del Sur a bordo del Buque Oceanográfico “Puerto Deseado” y me brindó desinteresadamente opiniones, comentarios y datos de interés. A mis compañeros del Buque de Investigación Pesquera “Eduardo L. Holmberg” con quienes realicé las campañas antárticas a las Islas Georgias del Sur. A Giovanna Donini por brindarme amablemente ideas e información, a Emilce Rombolá por brindarme información y sugerirme bibliografía y a Silvia Buján por colaborar con el trabajo de laboratorio.



Figura 1– Equipo de krill a bordo del Buque “Puerto Deseado” en la zona de Islas Orcadas del Sur (2011).

Dedicatoria

A mis padres Dario Gallotti y Lucrecia Sara Hernández por su apoyo y estímulo.

INTRODUCCIÓN

El motivo del presente trabajo es el estudio del proceso mediante el que se generan las poblaciones de larvas de eufausiáceos (*Euphausia superba*, *Euphausia frigida* y *Thysanoessa macrura*) en la Confluencia Weddell – Scotia y su dependencia de los fenómenos oceanográficos en el área, poniendo a punto una metodología que permita monitorear el estado de las poblaciones en el Mar del Scotia Sur, en las Islas Orcadas del Sur y en el área marina protegida. Se espera que estos resultados aporten al análisis diferencial de los efectos de la explotación y de la variabilidad ambiental en la población de krill y su disponibilidad a los predadores.

En las Islas Orcadas del Sur se desarrollan tareas del Programa de Monitoreo del Ecosistema (CEMP) que tiene como objetivo determinar el impacto de la pesca en los predadores dependientes del krill (focas y pingüinos). A cargo de nuestro país se encuentra el monitoreo de colonias de pingüinos (*Pygoscelis antarctica* y *P. adeliae*) en la isla Laurie que ha demostrado la dificultad de discriminar entre las variaciones causadas por condiciones ambientales (cobertura de hielo, meteorología, etc.) que afectan el acceso al recurso, de las que resultan de variaciones en su abundancia (Rombolá et al. 2003, 2006 y 2010).

Se espera obtener, a partir del establecimiento de un programa regular de observación de larvas tempranas de krill y su ambiente, información que contribuya a interpretar las variaciones observadas en las colonias reproductivas de predadores y aportar al estudio internacional en el área protegida por la Medida de Conservación 91-03 de la CCRVMA “Protección de la plataforma sur de las Islas Orcadas del Sur”.

Los océanos australes contienen grandes reservas de recursos vivos de interés para las pesquerías comerciales que fueron explotados desde el siglo

XVI. La historia de la explotación de los recursos marinos australes registra una serie de eventos de sobreexplotación que se iniciaron en el siglo XIX con severas disminuciones en las poblaciones de focas y se continuaron en el siglo pasado con la casi extinción de ballenas y varias especies de peces (Alescio, 2012).

A fines de los años 60 el krill antártico fue considerado como una fuente muy importante de alimento aún no explotado por los humanos y es en la década del 70 cuando la pesquería de krill se inició especialmente alrededor de las Islas Georgias del Sur, Orcadas del Sur y la Península Antártica.

Por su amplia distribución, abundancia y posición central en la trama trófica, el krill mantiene varias especies y poblaciones de consumidores secundarios y terciarios como calamares, peces pelágicos, aves marinas, focas y ballenas en los océanos australes (**Figura 2**). Surgió entonces una fundada preocupación acerca de que la sobreexplotación de krill pudiera tener graves consecuencias sobre el ecosistema antártico.

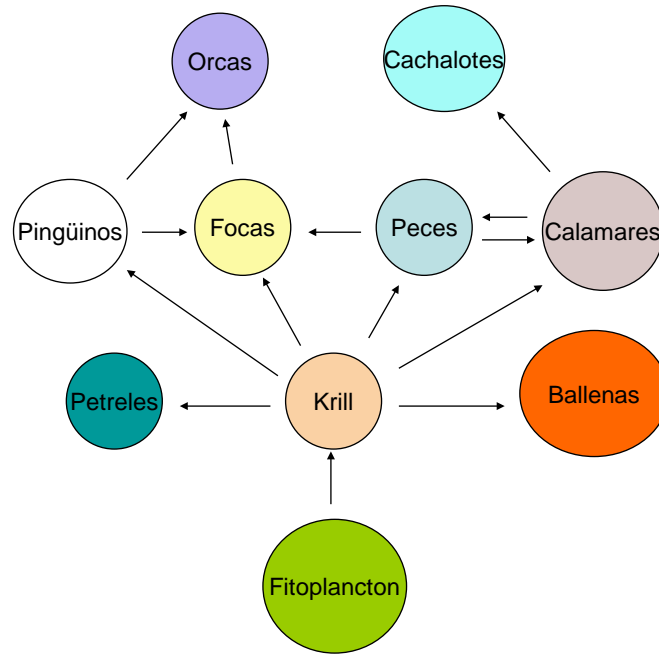


Figura 2 – Esquema de la cadena trófica en el ecosistema antártico.

Varios países preocupados por la sobreexplotación de algunas especies marinas comienzan a impulsar tratados internacionales con el fin de conservar los recursos marinos antárticos.

La Convención para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos (CCRVMA) entró en vigencia en 1982 como parte del Sistema del Tratado Antártico. El objetivo de esta Convención es la conservación de la vida marina de los océanos australes, incluyendo en el concepto de conservación la “utilización racional”, limitándola a niveles cuyos efectos sean reversibles en el plazo de dos o tres décadas.

El mandato de la CCRVMA se refiere principalmente a la conservación y ordenación de áreas de alta mar. Entre sus principios se encuentra la necesidad de considerar las graves consecuencias del aumento de las capturas de krill y su impacto en el conjunto del ecosistema.

Si bien la Convención no regula la explotación de focas y cetáceos (actividad regulada por otros acuerdos), si los tiene en cuenta como

integrantes del ecosistema antártico a los que debe acordar protección.

Anualmente la Convención fija los niveles de captura de las distintas especies. En el caso particular del krill la captura anual tiene un límite general fijado en 4 millones de toneladas para el área 48 de la FAO (sector atlántico). Se ha establecido también que, de alcanzarse las 620.000 toneladas la captura máxima debe subdividirse para no exceder las necesidades de los predadores en distintas subáreas.

Asimismo, la Convención se ha propuesto la creación de Áreas Marinas Protegidas que cumplen diversos objetivos entre los que se incluye la protección espacial de procesos ecológicos considerados clave así como la de áreas típicas o representativas.

En consecuencia, en los últimos años la CCRVMA ha avanzado en el desarrollo de una biorregionalización del ecosistema antártico con el objetivo principal de asistir en la conservación de la biodiversidad marina y de promover el desarrollo de Áreas Marinas Protegidas (CCRVMA, 2007).

La principal utilidad de las ecorregiones marinas del mundo (*Marine Ecoregions of the World* - MEOW) (Spalding *et al.* 2007) reside en que representa un nuevo sistema mundial de regionalización biogeográfica para las áreas costeras y de plataforma. Se trata de un sistema jerarquizado constituido por 12 reinos, 62 provincias y 232 ecorregiones. Dentro del Reino del Océano Austral encontramos 2 provincias que comprenden 7 ecorregiones relacionadas con el presente trabajo. La Provincia del Mar de Scotia (N° 60) comprende la ecorregión de las Islas Sándwich del Sur (N° 219), de las Islas Georgias del Sur (N° 220), de las Islas Orcadas del Sur (N° 221), de las Islas Shetland del Sur (N° 222) y de la Península Antártica (N° 223) y la Provincia Antártica Continental (N°61) que comprende la ecorregión del Mar de Weddell (N° 227) y la del Mar de Bellingshausen (N° 228) **Figura 3**. Este sistema ofrece una resolución espacial considerablemente mejor que los sistemas mundiales anteriores; con todo, preserva muchos elementos comunes de sistemas mundiales y regionales anteriores, por lo que puede contrastarse

con numerosas clasificaciones biogeográficas regionales existentes.

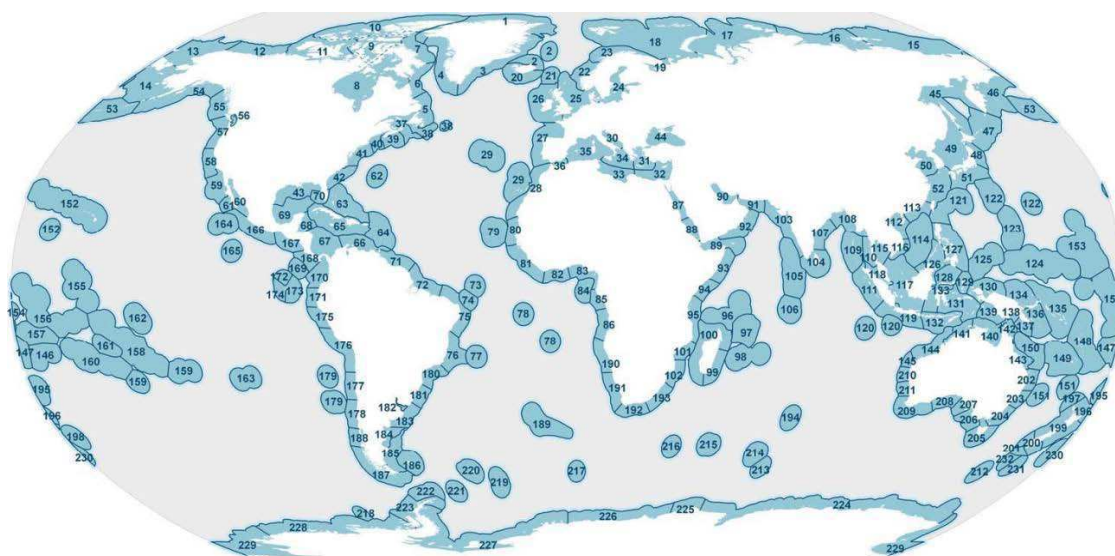


Figura 3 - Ecorregiones marinas del mundo (Spalding et al. 2007). Dentro del Reino del Océano Austral se encuentran 7 ecorregiones. La ecorregión de las Islas Sándwich del Sur (219), Islas Georgias del Sur (220), Islas Orcadas del Sur (221), Islas Shetland del Sur (222) Península Antártica (N° 223), Mar de Weddell (227) y Mar de Bellingshausen (228).

En el 2011 la Comisión estableció los principios generales que debería cumplir un Sistema de Áreas Marinas Protegidas en la Antártida. Estos principios no sólo establecen los objetivos de conservación que deben atenderse sino también la necesidad de implementar los programas internacionales de monitoreo, investigación científica y administración.

Paralelamente, en el plano científico, se acordó dividir el área de la Convención en dominios de interés que deberían tratarse en talleres específicos (**figura 4**).

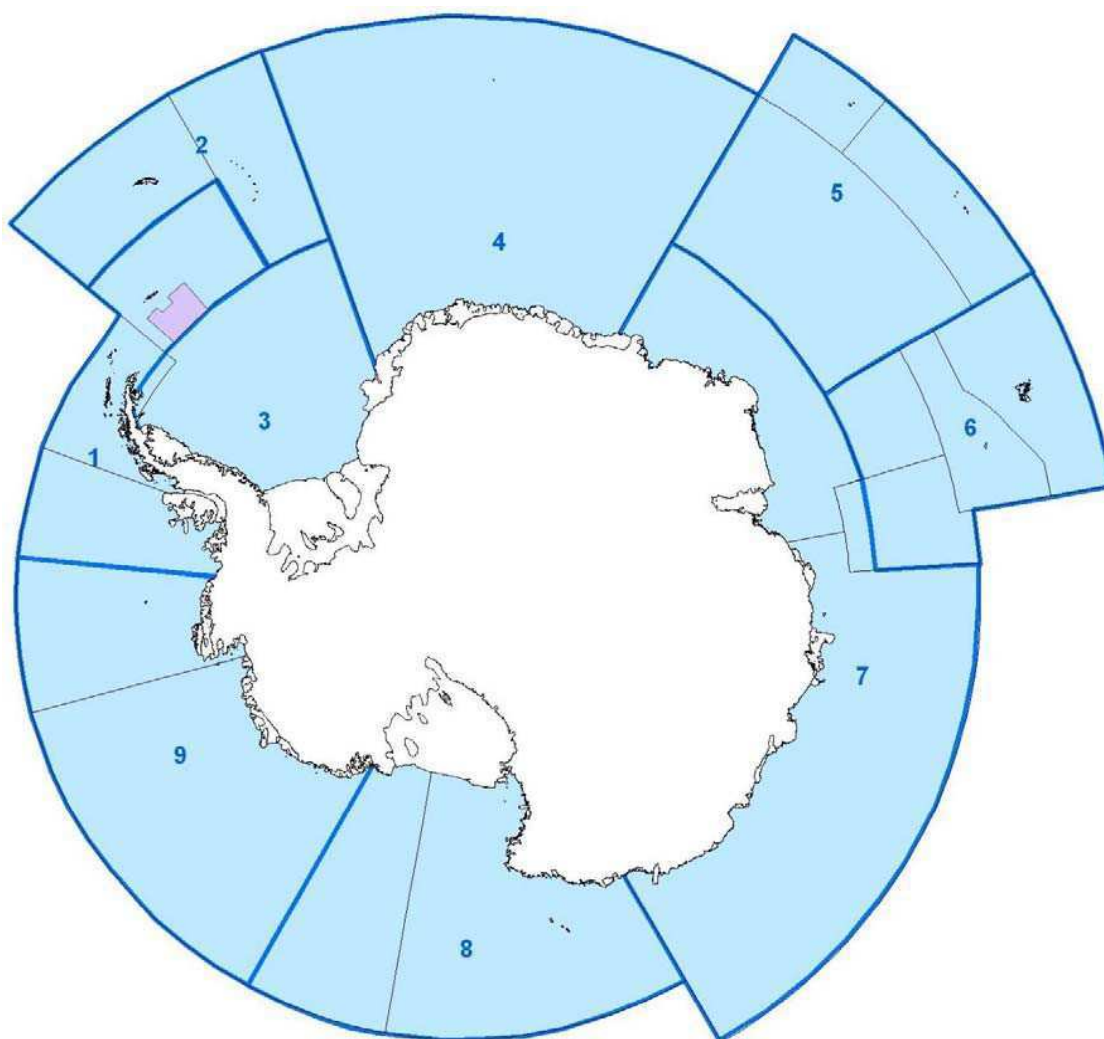


Figura 4 – Dominios de interés acordados por la CCRVMA.

El área de mayor interés para este trabajo es el Dominio 1 que comprende la Península Antártica y las Islas Orcadas del Sur.

En el 2012 se determinaron los usos potenciales o "costos" dentro del Dominio 1. Una cuestión clave fueron los posibles usos o actividades que pueden interferir con los objetivos de conservación identificados para el desarrollo de las Áreas Marinas Protegidas.

El grupo acordó que la histórica pesquería de krill fue el costo más significativo incluido en el análisis.

En este sentido, para implementar políticas de conservación del krill y para recomendar medidas de pesca sustentable es imprescindible aumentar los conocimientos acerca de la distribución de las larvas de krill. La distribución de las larvas de eufausiáceos depende tanto del ciclo de vida y desarrollo larval

como de las corrientes oceánicas por las que son transportadas. Por este motivo es de vital importancia conocer el ambiente físico y la oceanografía de la zona antártica.

En este trabajo de tesis nos proponemos analizar la distribución de larvas de eufausiáceos y su interrelación con los procesos oceanográficos que explican las particularidades de la disposición geográfica de las distintas especies.

AMBIENTE FÍSICO

Los límites de interés para el presente trabajo son el Océano Atlántico desde el paralelo 52 ° S hasta el continente antártico.

Oceanografía

En los océanos australes ocurren procesos físicos que 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.

Sobre los 50° de latitud austral se encuentra la llamada *Convergencia Antártica*, que ha sido identificada alrededor de todo el casquete antártico a distancias variables de la Antártida, y que actualmente recibe el nombre de *Frente Polar*. Este pasa por la mitad norte del Pasaje de Drake entre Tierra del Fuego y la Península Antártica; se ubica al norte de los 50° Sur en el Atlántico Sur, desciende a los 50° Sur cerca de Sudáfrica y discurre con ligera oblicuidad con respecto al paralelo, siempre hacia valores crecientes de latitud, hasta llegar de nuevo al Pasaje de Drake.

La región comprendida entre la *Convergencia Antártica* y la *Convergencia Subtropical* recibe el nombre de *Zona Subantártica*, caracterizada por una progresiva caída de la temperatura del agua superficial hacia el sur. Muy

próxima a la costa helada de la Antártida se encuentra la llamada *Divergencia Antártica*, que es una serie de surgencias de agua profunda y que representa el frente de separación del agua antártica producida por fusión de los hielos. La fuerza de Coriolis introduce una componente hacia el sur en la Corriente de Deriva del Viento Este y esto tiene como consecuencia el hundimiento de agua en proximidades del continente y la surgencia de agua en la *Divergencia Antártica* (Gill 1973, Gammelsrod y Slotsvik 1980, Gordon 1988a).

A esta distribución superficial corresponde una estratificación del agua en profundidad, que es la siguiente:

Sobre los 50° Sur se encuentra en la superficie el frente de choque del agua antártica superficial con el agua subantártica, la primera a temperaturas entre 0°C y 2°C y la segunda entre 8°C y 10°C. De todos modos entre una y otra masa de agua se puede encontrar agua entre 4°C y 8°C que recibe el nombre de *Agua Antártica Intermedia*, de poco espesor, *Agua Profunda* con temperaturas comprendidas entre 2°C y 4°C, la cual abarca un espesor considerable y representa un estrato caliente o, por lo menos no tan frío; luego, a mayor profundidad *Agua de Fondo*, con temperaturas comprendidas entre 0°C y 2°C, con dirección dominante hacia el sur en su parte superior y casi indiferente en su parte inferior; y, finalmente, por debajo de ésta, *Agua Abisal Antártica*, que es la de fusión de los hielos antárticos, que se sumerge rápidamente en el talud costero de la Antártida para luego surgir en la región que habíamos mencionado con el nombre de *Divergencia Antártica* (Hellmer y Bersch 1985, Tokarczyk 1987).

Si esta distribución de masas de agua es referida a un paralelo considerablemente más al sur, por ejemplo el de 60° a 65° Sur, se encuentra agua antártica entre 0°C y 2°C en la superficie y en profundidad, con un espesor considerable, hasta que próximo al fondo se identifica el estrato de agua abisal antártica con temperaturas de 0°C y con flujo hacia el norte.

En 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 (Seabrooke et al. 1971, Gill 1973, Fahrbach et al. 1995).

Sin embargo, a medida que aumenta la información disponible y se reducen las escalas de observación, se visualiza una gran variabilidad a escalas menores de tiempo y espacio (Holm-Hansen, 1985) debido a la variabilidad que se observa en la posición de los frentes y propiedades de la circulación.

El calentamiento atmosférico y oceánico alrededor de la Antártida se ve reflejado en un desplazamiento geográfico de los ecosistemas asociados (Steig et al., 2009). Algunas observaciones sugieren que las variaciones de la temperatura oceánica y atmosférica en los márgenes de la Antártida afectan la estabilidad global de la criósfera, la circulación oceánica, el nivel del mar y el ciclo del carbono (Cook et al., 2005; Stammerjohn et al., 2008). Los recientes cambios climáticos en la Península Antártica han sido importantes, sin embargo, la variabilidad del clima del Holoceno de esta región es en gran parte desconocida, lo que limita la capacidad de evaluar los cambios en el contexto de la variabilidad histórica y los mecanismos que los rigen. Las temperaturas superficiales del océano en el margen continental al oeste de la Península Antártica se han enfriado aproximadamente 3-4°C en los últimos 12.000 años, siguiendo la disminución del Holoceno por insolación local (65°S) (Shevenell et al., 2011). Algunos resultados sobre la temperatura superficial del mar (TSM) provenientes de sedimentos marinos, indican la importancia de la duración del verano regional como motor de las fluctuaciones estacionales del hielo marino en la Antártida (Huybers y Denton, 2008). En escalas de tiempo milenarias, las fluctuaciones bruscas de TSM de 2-4 °C coinciden con la variabilidad del clima a escala mundial (Mayewski et al., 2004). Las similitudes entre mediciones de TSM, reconstrucciones del viento del oeste del hemisferio sur y la variabilidad de la Oscilación Sur/El Niño indican las teleconexiones entre la zona tropical del Océano Pacífico y el oeste de la Península Antártica reforzadas a finales de la época del Holoceno (Yuan, 2004). Durante el Holoceno, las temperaturas del agua de mar en el margen occidental de la Península Antártica estuvieron signadas por los cambios de posición de los vientos del oeste, que tienen un papel fundamental en el ciclo de carbono global (Moreno et al., 2010).

Para el presente trabajo es imprescindible conocer las masas de agua y su circulación en las distintas regiones que integran la zona de estudio. Por lo cual a continuación describiremos algunas de sus características.

Zonas Frontales

La circulación circumpolar de las masas de agua 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 (Regan, 1914), para luego extenderse a prácticamente todas las especies marinas conocidas, cuyas distribuciones geográficas, influidas por esta circulación resultan ser, casi sin excepciones circumpolares.

Frente Polar y Subantártico

La ubicación del Frente Polar se mapeo durante un período de 7 años (1987-1993) con imágenes satelitales de la temperatura sobre la superficie marina (Moore et al., 1999). La ruta principal del Frente Polar está influenciada por las características topográficas de la zona. La vorticidad influida por la topografía limita la dinámica del Frente Polar y afecta en gran medida su variabilidad espacial y temporal.

Los dos principales frentes dentro de la Corriente Circumpolar Antártica, el Frente Subantártico y el Frente Polar, fueron investigados en sus patrones espaciales y las relaciones de las masas de aguas profundas al norte del Pasaje de Drake, en la cuenca occidental del sur patagónico por Peterson y Whitworth III en 1989 (**Figura 5**). Al este del Pasaje de Drake, el ancho de la Zona del Frente Polar aumenta rápidamente cuando el Frente Subantártico gira bruscamente hacia el norte, como parte de la corriente de las Islas Malvinas,

mientras que el Frente Polar sigue orientado principalmente hacia el noreste (Arhan et al., 2001). Los límites de la Zona del Frente Polar 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. Se encuentran dentro de esta región de la Zona del Frente Polar remolinos de mesoescala, las capas superiores se componen de Agua Subantártica que proviene del Pacífico. Los contrastes en las propiedades de la capa superior del agua que identifican el Frente Subantártico se pueden remontar a todo lo largo de la Corriente de Malvinas hasta la zona de confluencia Brasil-Malvinas y luego hasta el sur de la cuenca patagónica. Allí, el Frente Subantártico se vuelve hacia el este y más tarde, aunque no siempre, se une con el Frente Polar al norte del Banco de Ewing para formar un único núcleo fuertemente influido por la topografía del fondo. Eventualmente existen giros hacia el este en dirección al sur por una brecha de las Malvinas en la cuenca de Georgia, con lo que suministra aguas antárticas relativamente cálidas y saladas a la zona antártica. Con el cambio hacia el norte, del Frente Subantártico al este del Pasaje Drake, una gruesa capa de Aguas Profundas Circumpolares, se transporta sobre la plataforma continental de las Malvinas. Allí se une a la cuenca patagónica mediante una ruta de profundidad a través de la Cuenca Georgia: Agua Profunda Circumpolar más densa, el Agua Profunda del Mar de Weddell, y episódicamente, las Aguas Profundas del Sudeste del Pacífico. En conjunto, estas aguas forman un flujo hacia el norte de la plataforma patagónica que se extiende desde la superficie hasta el fondo, la mayoría de las cuales se vuelve hacia el sur. También fluye hacia el sur el Agua Profunda del Atlántico Norte. Masas de agua profunda del Atlántico Norte se observan dentro de las Aguas Profundas Circumpolares en el límite occidental, así como en el sur de la Corriente Circumpolar Antártica del Frente Subantártico en el centro sur de la cuenca argentina.

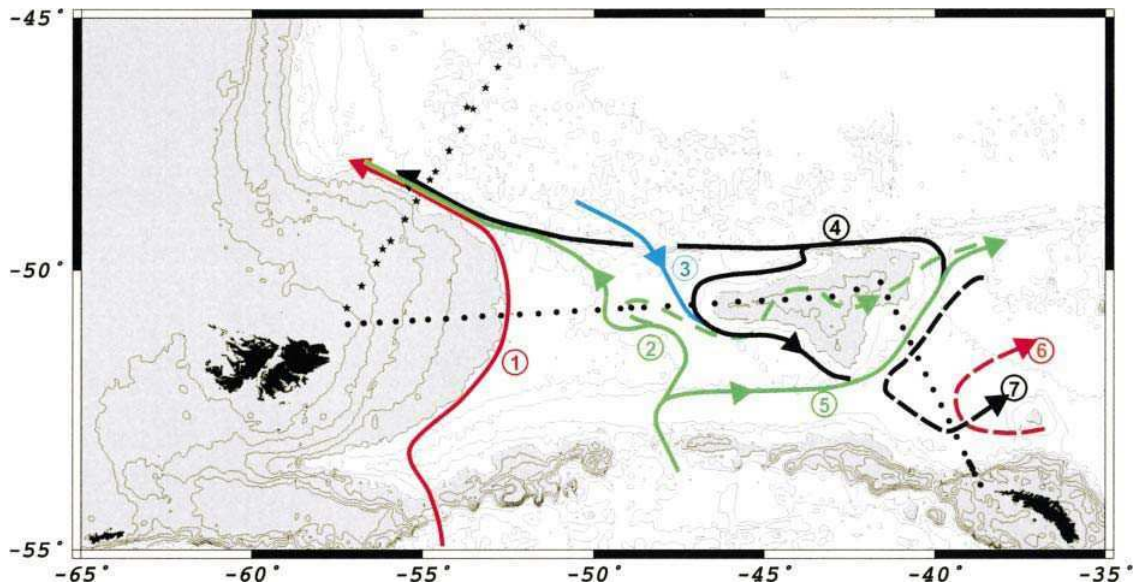


Figura 5 - Esquema de las vías principales de las masas de agua descritas en el texto. La línea roja (1) es la ruta del Frente Subantártico, las líneas verdes (2) y (5), y la línea de puntos por encima del Banco Maurice Ewing, muestran el comportamiento del Frente Polar. La línea azul (3) representa el flujo diluido de Agua Profunda del Atlántico Norte hacia el sur sobre la parte oriental de la plataforma. La línea de color negro (4) muestra el camino hacia el oeste de las Aguas Profundas del Sudeste del Pacífico a lo largo de la escarpada de Malvinas y una circulación anticiclónica del Agua Profunda Circumpolar alrededor del banco. Las líneas (6) (línea discontinua roja) y (7) (línea discontinua negra) representan las circulaciones más altas y profundas a través de la línea de Cuenca de Georgia (Arhan et al., 2001).

La estructura del Frente Polar a escala local es compleja; con la formación de remolinos superficiales dentro de un movimiento general hacia el este con la corriente circumpolar. Este frente requiere de las especies que lo 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 4°C (Ross y Quetin 1989).

La acción de los frentes, aparte de producir efectos biológicos como consecuencia de la presencia a distancias relativamente cortas de masas de agua de características fisicoquímicas dispares; también se manifiesta 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.

Este frente es una característica relativamente constante de los océanos australes, 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 de los océanos australes Meinardus (1923) rápidamente se reconoció la naturaleza continua y circumpolar del fenómeno.

El mismo se manifiesta en superficie 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 de Drake que al norte de las Islas Georgias del Sur, consecuencia del estrechamiento entre Tierra del Fuego y la Península Antártica.

Generalmente 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 (Lutjeharms 1985, Orsi et al. 1995).

La Convergencia Antártica es también un límite importante para los eufausiáceos. 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.

El flujo hacia el este de la Corriente Circumpolar Antártica se asocia con un aumento de las isopicnas hacia el sur a través de la columna de agua (Orsi

et al. 1995). Deacon (1937) señaló que el aumento hacia el polo de las isotermas e isohalinas no es uniforme. Los frentes de la Corriente Circumpolar Antártica se caracterizan por registrar bandas con amplios gradientes de densidad horizontal que se asocian a fuertes corrientes en la superficie (Nowlin et al., 1977a). Una amplia investigación y la disponibilidad de datos menos espaciados mostraron que dos frentes principales tuvieron características continuas en la Corriente Circumpolar Antártica; según Emery (1977) y Whitworth (1980), se los denomina Frentes Subantártico y Polar (**Figura 6**). Peterson y Stramma (1991) dan detalles sobre la evolución de la nomenclatura de estos frentes.

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 cálidas 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).

Divergencia Antártica

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

La Divergencia Antártica es una serie de surgencias de agua profunda hacia la superficie que se encuentran 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.

Convergencia Subtropical

Esta convergencia 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 °C y la de salinidad 0,5 milésimos. Presenta una marcada variación entre regiones, con tendencia a adquirir características más marcadas en las zonas occidentales de las grandes cuencas en tanto que en las regiones orientales la variabilidad espacial y temporal es mayor (Marschoff, 1996).

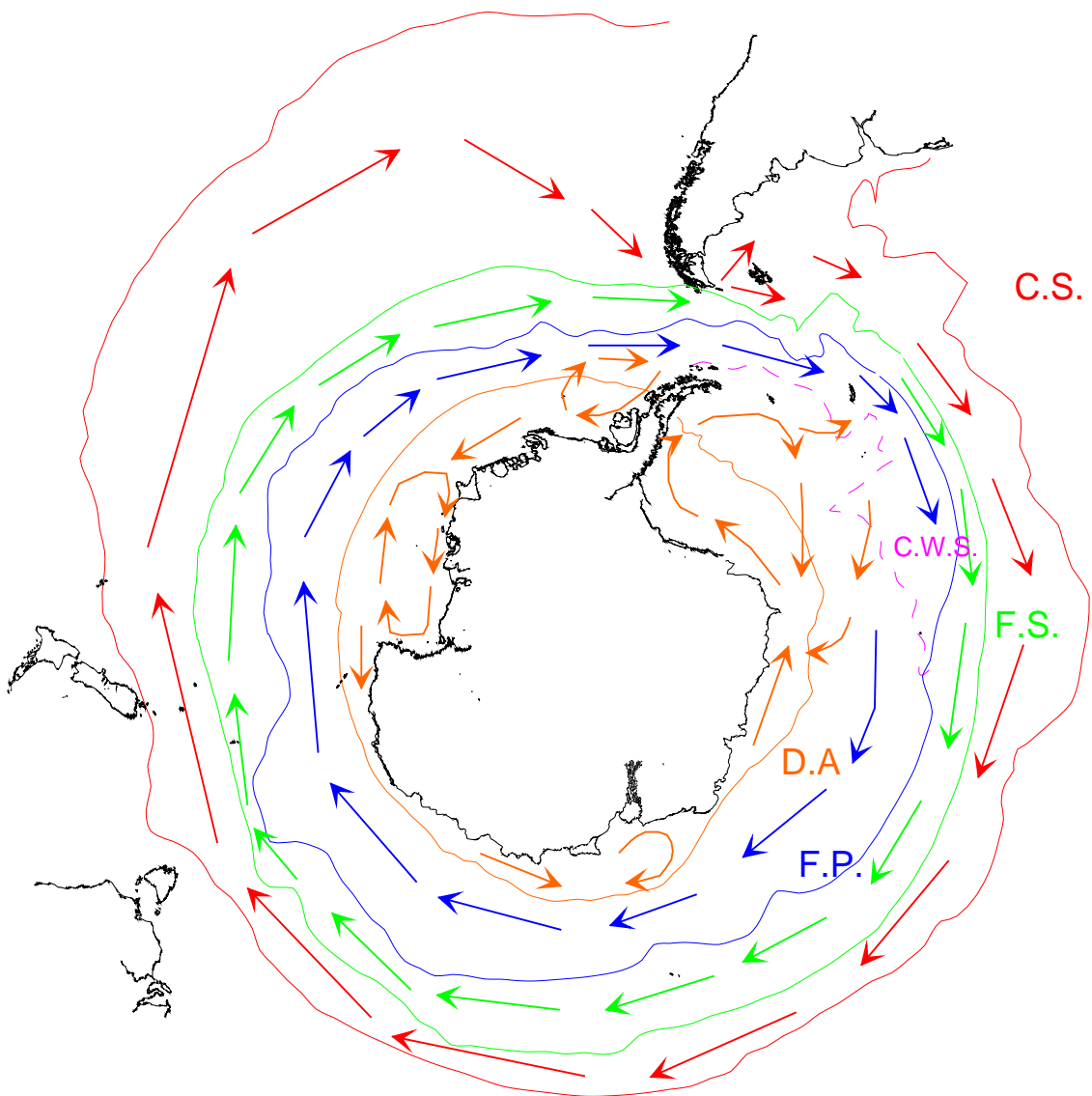


Figura 6 – Posición de los frentes oceánicos. De sur a norte, los trazos corresponden a: Región de la Corriente de Deriva del Viento Este (flechas naranjas), D.A. - Divergencia Antártica (línea naranja), Región Antártica de la Corriente Circumpolar Antártica (flechas azules), C.W.S. - Confluencia Weddell-Scotia (línea de puntos fucsia), F.P. - Frente Polar (línea azul), Región del Frente Polar (flechas verdes), F.S. - Frente Subantártico (línea verde), Zona Subantártica de la Corriente Circumpolar Antártica (flechas rojas) y C.S. - Convergencia Subtropical (línea roja).

Zonación

El Océano Antártico presenta una zonación de norte a sur que está fuertemente influida por la Corriente Circumpolar Antártica (Orsi et al. 1995). Esta corriente divide la Antártida en tres grandes zonas: la Zona Subantártica al norte de la Corriente Circumpolar Antártica, el área propiamente dicha de la Corriente Circumpolar Antártica y la Zona Sur de la Corriente Circumpolar Antártica. El área de la Corriente Circumpolar Antártica comprende la Zona del Frente Polar y la Zona Antártica, pero puede ser dividida más finamente en otras regiones. La dinámica del transporte latitudinal de la Corriente Circumpolar Antártica está circunscripta a bandas estrechas, cuyo número y posición depende de la topografía. Los sistemas de Altos Nutrientes y Baja Clorofila, de consumo intensivo de silicatos y nitratos han sido registrados en todas las zonas (Zona Subantártica, Zona del Frente Polar y Zona Antártica). Las intensas floraciones fitoplanctónicas cubren amplias áreas (400 km de ancho), en la Zona del Frente Polar y la Zona Antártica son comunes cerca de la plataforma submarina, y podrían provenir de la fertilización local de hierro a partir de los sedimentos (Pollard et al., 2002).

El océano 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 aguas antárticas 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 (**Figura 7**).

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 sobre la base de datos físicos (Nowlin et al. 1977b, Whitworth 1980) y se caracterizan por los distintos mecanismos oceanográficos de retención de aguas superficiales u organismos planctónicos que pueden ser identificados para cada una de ellas.

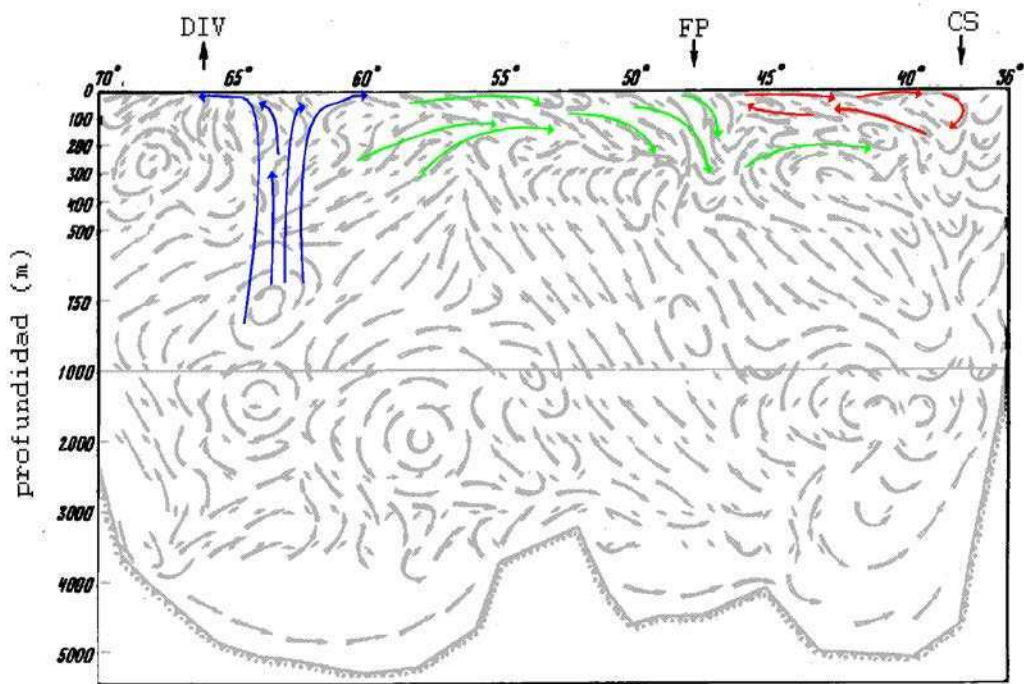


Figura 7- Esquema generalizado de la circulación vertical en un plano norte-sur (Voronina, 1984). DIV: Divergencia Antártica (flechas azules); FP: Frente Polar (flechas verdes); CS: Convergencia Subtropical (flechas rojas). Eje X: Latitud y Eje Y: Profundidad.

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 (**Figura 6**). 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 (Marschoff, 1996).

Al norte del Frente Polar se encuentran masas aisladas de agua fría, entre los 200 y 400 metros de profundidad. La diferencia de temperatura entre el verano y el invierno es de 3°C al norte y 4° al sur del Frente Polar. La zona de

temperatura mínima 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, África 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.

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 de Drake, en octubre de 1978 (Inoue e Ichiye 1980) se ha encontrado que los frentes subantártico 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 (lentes de agua) que se alejan de la zona del Frente Polar o por simple hundimiento (hasta los 200 metros, aproximadamente) en la Convergencia Antártica. En tanto que la invasión de organismos hacia el sur sólo es posible a través de la formación de anillos (Marschoff, 1996).

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

Por el límite norte y para aquellos organismos capaces de realizar migraciones verticales existiría la posibilidad de utilizar las corrientes superficiales para aproximarse o alejarse de la Convergencia, variando su profundidad dentro de la capa de 200 metros (Marschoff 1996).

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, Atkinson et al. 1992).

III) Región Antártica de la Corriente Circumpolar Antártica

La región 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.).

La región puede subdividirse de acuerdo al tipo de cobertura de hielo: al norte existe 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 dependiendo de la época del año está cubierta por hielo marino (Zwally et al. 2002).

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. 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; en consecuencia 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 (Bindoff et al. 2000).

En el sector del Océano Indico no se extiende más allá de la Divergencia Antártica en tanto que en los sectores Pacífico y Atlántico se extiende hasta los remolinos que se originan como consecuencia de la topografía. 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; (Wakatsuchi et al. 1994); 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 (Aoki et al. 2007).

El rol en la distribución del plancton de la Divergencia Antártica es en cambio crucial para el establecimiento de un centro de dispersión al sur de la misma y constituido 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. Este efecto se ve reforzado por la existencia del sistema de giros asociados con la Corriente de Deriva del Viento Este, (Gordon 1971), en especial los de los mares de Weddell, Ross, Amundsen-Bellingshausen donde se registra una mayor homogeneidad específica debido a los mayores tiempos de residencia del agua. Sin embargo no es de esperar que existan subespecies ya que la Corriente de Deriva del Viento Este y la circulación alrededor del continente antártico determinan 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 (Deacon 1979). 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), descrita como especie independiente aunque probablemente se trate de una variación geográfica de *S. thompsoni* (Graciela 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 (Deacon 1982).

V) Zona Costera Continental

Estrechamente asociada a la plataforma y muy influenciada por fenómenos locales (Nicol et al. 2000), comprende aguas de muy diversas condiciones: desde masas de agua muy frías 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 (Dierssen et al. 2002). 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* (Nordhausen 1994, Pakhomov y Perissinotto 1996, Pakhomov et al. 1998).

CIRCULACIÓN OCÉANICA

Corriente Circumpolar Antártica

Las características a gran escala de la Corriente Circumpolar Antártica fueron descritas con datos hidrográficos históricos. Existe un flujo hacia el este de la Corriente Circumpolar Antártica y una fuerte orientación de la corriente por el sistema de cordilleras que rodean la Antártida. Las propiedades del agua superficial diferencian las aguas de la Corriente Circumpolar Antártica de las aguas más cálidas y más salinas de las corrientes subtropicales. El Frente Subtropical, sólo interrumpido por América del Sur, marca el norte de las aguas subantárticas (Orsi et al. 1995). La distribución de las propiedades isopícnicas de la superficie muestra un abrupto límite en la señal característica del Agua Profunda Circumpolar Superficial (caracterizada por la baja concentración de oxígeno y la alta concentración de nutrientes), ya que esta masa de agua es arrastrada hacia el sur y a la superficie de la capa de mezcla. Esta masa de agua es un límite preciso que coincide con el extremo sur circumpolar que atraviesa el Pasaje de Drake. La observación realizada por varios cruceros hidrográficos en esta transición revela que el límite hacia el polo del Agua Profunda Circumpolar Superficial es una definición razonable de la frontera meridional de la Corriente Circumpolar Antártica. En el Pasaje de Drake, tres frentes integran la Corriente Circumpolar Antártica. Dos de estos son el Frente Subantártico y el Frente Polar que fluyen ininterrumpidamente alrededor de la Antártida. El tercer frente es el observado al sur del Frente Polar que también posee las mismas características circumpolares y se denomina Frente Sur de la Corriente Circumpolar Antártica. Entre el Frente Subtropical y el Límite Sur de la Corriente Circumpolar Antártica, la circulación ocurre por encima de 3000 m de profundidad en toda su extensión hacia el este.

Corriente de Deriva del Viento Este

De manera casi circumpolar, a lo largo del talud continental, se produce un flujo de agua en dirección oeste que se origina en los vientos predominantes (Deacon 1982). 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. Tales como el Giro del Mar de Weddell, el giro del Mar de Bellingshausen, el giro del Mar de Ross y otros (Miller y Hampton, 1989). La Corriente de Deriva del Viento Este ha sido interpretada también como formada por la unión de los extremos meridionales de los giros mencionados (Gordon 1988a, 2003).

Una componente hacia el sur en la Corriente de Deriva del Viento Este es introducida por la fuerza de Coriolis que tiene como consecuencia el hundimiento de agua en proximidades del continente y la surgencia de agua en la Divergencia Antártica. Esta corriente presenta 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 descrito con mayor detalle para el Mar de Weddell (Gordon 1988b).

El gradiente de presión horizontal cerca de la costa permite que la corriente pueda llegar a velocidades de hasta 25 cm s^{-1} sobre el talud continental. En contraste, el promedio de velocidad de la corriente es inferior a 5 cm s^{-1} lejos de la costa (Fahrbach et al. 1994). La velocidad de la corriente antártica costera disminuye tanto en lo vertical como hacia la costa. A lo largo del talud superior, por encima de los 600 m de profundidad, fluye a $10\text{-}13 \text{ cm s}^{-1}$; a 5 m del fondo fluye a 7 cm s^{-1} ; y la media de las velocidades en la plataforma son tan bajas como $2,5 \text{ cm s}^{-1}$ (Fahrbach et al. 1994). En promedio, la velocidad es de $5\text{-}10 \text{ cm s}^{-1}$ (Fahrbach et al. 1994, Le y Shi 1997).

Las características regionales de la circulación resultan de la interacción, a

menudo muy compleja, de las dos corrientes descritas anteriormente con la topografía submarina que condiciona la formación del giro que se describe a continuación:

El Giro del Mar de Weddell

Brennecke (1918) describió la entrada de agua cálida proveniente del Océano Índico 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.

Este giro 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 incluido el Mar de Weddell.

Una 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).

La Corriente de Deriva del Viento Este aporta dos ramas: una que recorre el talud continental, y otra que se desarrolla sobre la costa (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.

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⁻¹. 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 (Gordon 1971). 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 (Meijers et al. 2010).

Confluencia Weddell – Scotia

La Confluencia Weddell-Scotia (CWS) se encuentra entre los 59°S y 60°S y los 42°W y 50°W. Está comprendida -al menos parcialmente- entre dos frentes (el de Scotia y el de Weddell). La misma, resulta de particular interés para la descripción e interpretación de los procesos físicos vinculados con los patrones de distribución y reproducción de eufausiáceos en las Islas Georgias del Sur y Mar del Scotia.

La estratificación de las aguas de la Confluencia Weddell-Scotia, entre los mares de Scotia, de Weddell y el Mar de la Flota se remonta a la influencia de las aguas de la plataforma del Mar de Weddell al noroeste (Whitworth III et al. 1993).

Las aguas de la plataforma abarcan todo el rango de densidad de las aguas cálidas y saladas de las Aguas Profundas Circumpolares, de la Corriente Circumpolar Antártica, y más frías en el Mar de Weddell. Una mezcla de estas tres masas de agua fluye hacia el este desde el extremo de la Península Antártica hacia la región de la Confluencia Weddell-Scotia, y hacia el oeste al norte de la Península, donde luego fluye hacia mayor profundidad para renovar las aguas del Mar de la Flota.

Podemos observar la posición aproximada de esta región en superficie, combinando la información compilada por Deacon (1979), Foster y Middleton (1984) y Orsi et al. (1995) en la **Figura 8**. La posición en superficie es variable en el tiempo, aunque en el fondo está fija por la topografía; 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 a la toma de muestras biológicas.

La CWS se origina con 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.

Según autores de origen ruso (Bibik et al. 1988 y Makarov et al. 1992, entre otros) la Confluencia Weddell Scotia es también denominada Zona Frontal Secundaria o Frente Polar Secundario. Un 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.

La Confluencia Weddell-Scotia tiene efectos trascendentes en la biota, particularmente notables en el caso de los eupausiáceos: los adultos de *E. superba* son más abundantes al sur que al norte de la Confluencia. *Euphausia crystallorophias* no aparece al norte (salvo excepcionalmente), 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*.

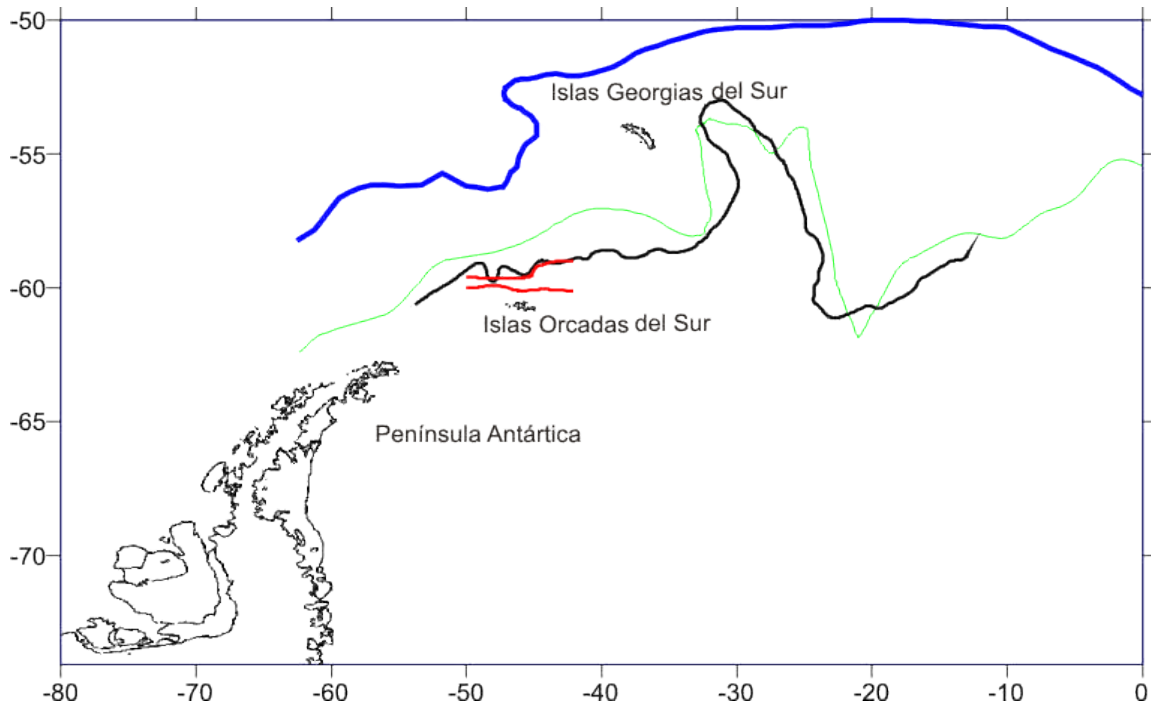


Figura 8- Posición de la zona de Confluencia Weddell-Scotia (CWS), definida sobre la base de los límites del gradiente de temperatura y salinidad descritos por Foster y Middleton (1984), comparada con la posición histórica descrita por Deacon (1979) y la posición descrita por Orsi et al. (1995). La línea azul corresponde al Frente Polar, la línea verde a la CWS descrita por Orsi et al. (1995), la línea negra a la CWS propuesta por Deacon (1979) y las líneas rojas a los límites norte y sur de la CWS definidos por Foster y Middleton (1984).

Distribución Geográfica

La distribución geográfica de los eufausiáceos está determinada por dos tipos de factores. Por un lado, el transporte por 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. 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 (Marr 1962, Mackintosh 1973, Ponomareva y Drobyisheva 1978,

Makarov y Menshenina 1989).

Se han observado grupos de individuos en posiciones muy alejadas de la esperada en función de sus rangos de temperatura: como por ejemplo *E. crystallorophias* en la región de la Confluencia Weddell – Scotia (Gallotti 2004). La supervivencia de estos individuos demuestra la 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.

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 de la parte basal del hielo de barrera y coincide con los datos provenientes de nuestras muestras para la distribución de larvas de *E. crystallorophias*, que por primera vez han sido capturadas cerca de las Islas Georgias del Sur demostrando la sensibilidad de la distribución de eufausiáceos al conjunto de fenómenos conocidos como "cambio global".

Al respecto Loeb et al. (1997) observaron que aunque las salpas no son un grupo dietario importante para los predadores vertebrados antárticos, sus explosiones poblacionales pueden afectar la reproducción del krill adulto y la supervivencia de las larvas de krill. En dicho trabajo, presentaron datos desde 1995 y 1996 que sostienen relaciones hipotéticas entre krill, salpas y las condiciones de amplias regiones de hielo marino. Analizaron el consumo de las salpas en relación con la red de producción primaria, y encontraron correlaciones entre densidades de herbívoros y clorofila-a integrada que indica que hay un grado de competencia entre el krill y las salpas. El análisis de la relación entre la cobertura anual de hielo marino y una amplia serie temporal de mediciones de temperatura aérea indican un frecuente decrecimiento de inviernos con un amplio desarrollo de hielo marino en las

últimas cinco décadas. Los datos sugieren que el decrecimiento de la disponibilidad de krill podría afectar los niveles de sus predadores vertebrados. El calentamiento regional y la reducción de la abundancia de krill por lo tanto afectan la red trófica marina y el manejo de los recursos pesqueros.

Asimismo, Atkinson et. al., (2004), informaron sobre una tendencia a largo plazo de disminución de las reservas de krill (cerca del 38% por década) en el sector Antártico correspondiente al Océano Atlántico, mares de Weddell y Scotia. El krill antártico (*Euphausia superba*) y las salpas (*Salpa thompsoni*) son los mayores herbívoros al sur de la Convergencia Antártica, y el krill sostiene pesquerías comerciales. Según este trabajo, la productividad del sector del Atlántico Sudoccidental contiene más del 50% del stock de krill, pero allí su densidad ha declinado desde la década del 70. Espacialmente, dentro de su hábitat, la densidad del krill en verano correlaciona positivamente con las concentraciones de clorofila (**Figura 9**). Temporalmente, dentro del Atlántico Sudoccidental, la densidad de krill en verano correlaciona positivamente con la extensión de hielo marino del invierno previo. El alimento en verano y la extensión del hielo marino en invierno son los factores clave en la alta densidad de krill observada en el Océano Atlántico Sudoccidental. El krill necesita de las floraciones fitoplanctónicas del verano de ese sector, donde los inviernos con extensas coberturas de hielo marino significan abundante comida en invierno por las algas adheridas al hielo, promoviendo el reclutamiento de larvas y repoblando el stock. Las salpas, por contraste, ocupan las extensas regiones de baja productividad y toleran mejor que el krill el agua más cálida. Tanto como las densidades de krill decrecieron en el siglo pasado, las de las salpas han aumentado en la parte sur en el mismo rango. Esos cambios han tenido profundos efectos dentro de la red trófica del ecosistema antártico.

El hábitat potencial del krill se ubica entre el Frente Polar al norte y la cobertura de hielo de la plataforma antártica al sur (Marr 1962 y Siegel 2000), pero el krill no ocupa todo ese rango. Hay varias explicaciones para las variaciones regionales en la densidad de krill. El hielo marino, la oceanografía y los

nutrientes promueven la producción primaria cerca de la plataforma, frentes y bordes del hielo, y el krill ocupa todo ese rango de hábitats. Dentro del rango de distribución del krill, su densidad media está correlacionada positivamente con la concentración de clorofila a (Loeb et al. 1997).

Las salpas tienden a ocupar aguas más cálidas que el krill, y prefieren regiones oceánicas con menores concentraciones de alimento. Por lo tanto la más baja productividad a través de la mayor parte de la Corriente Circumpolar Antártica significa que el hábitat de las salpas es mucho más grande que el del krill, sin concentración dentro de un sector. Los puntos con mayor concentración de krill en el Atlántico Sudoccidental –una característica muy atípica del zooplancton- sugieren una habilidad para mantener sus 5-7 años de ciclo de vida aquí, oponiéndose a ser arrastrados por el gran sistema de la Corriente Circumpolar Antártica (Baker, 1954).

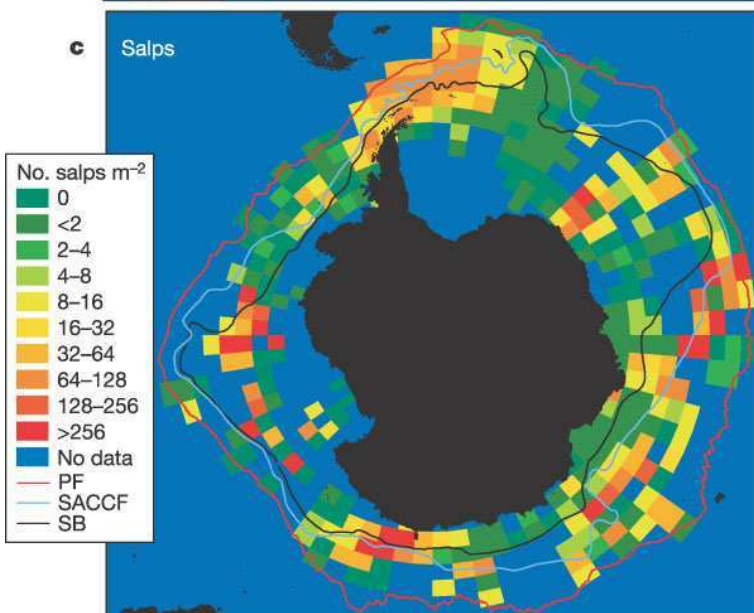
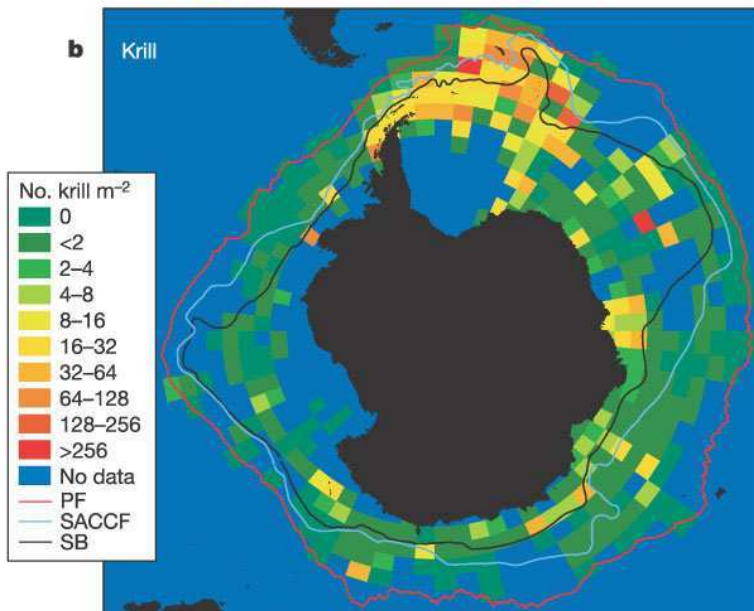
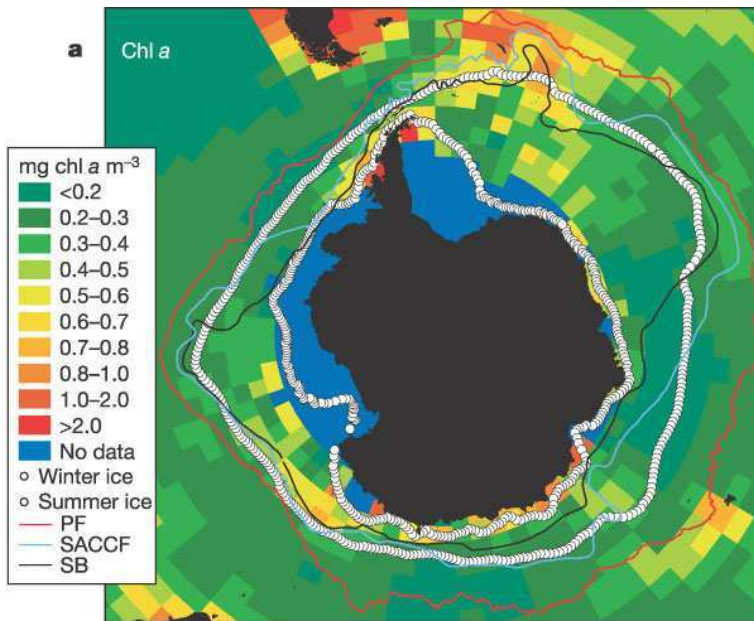


Figura 9- a, Concentración media de clorofila a (chl a) (Noviembre–Abril), 1997–2003. b, Densidad media de krill (6.675 estaciones, 1926–2003). c, Densidad media de salpas (5.030 estaciones, 1926–2003). $\text{Log}_{10}(\text{no. krill m}^{-2}) = 1.2 \text{ log}_{10}(\text{mg chl a m}^{-3}) + 0.83$ ($R^2 = 0.051$, $P = 0.017$, $n = 110$ celdas cuadradas). Se pueden observar las posiciones medias históricas para el Frente Polar (PF), Frente Sur de la Corriente Circumpolar Antártica (SACCF), Límite Sur (SB) y concentraciones de hielo marino (Febrero – Septiembre), 1979–2004 medias. (Atkinson et. al., 2004).

Desarrollo larval y ciclo de vida

El desarrollo larval de los eufausiáceos comprende una serie de estadios sobre los cuales se han realizado múltiples investigaciones. Sars (1885) definió los estadios nauplius, calyptopis, furcilia y cyrtopia; este último aplicado a las fases finales del desarrollo larval. Fraser (1936) suprimió el término cyrtopia, asimilando los estadios incluidos en esta denominación a los últimos de furcilia, basándose en que solo debían ser tenidos en cuenta los estadios numéricamente importantes. John (1936), volvió a aplicar la antigua denominación de post-larva para los estadios que aún no pueden ser considerados como juveniles.

Los nombres utilizados para describir las larvas de eufausiáceos son nauplius, metanauplius, calyptopis y furcilia. Estos tipos de larvas y su nomenclatura se discuten y definen en Mauchline y Fisher (1969). Williamson (1969) sugiere que los términos nauplius, zoea, megalopa y juvenil se utilizan, pero que son susceptibles de causar confusión en vez de la simplificación. Mauchline y Fisher (1969) dividen el desarrollo de furciliae en fases como sistema de clasificación de las larvas. Las larvas de cada fase son examinadas para determinar el número de mudas, es decir estadios larvales, en cada fase. Los estadios están numerados secuencialmente para detallar el número de mudas en la secuencia de desarrollo. Un esquema similar de estadios es utilizado por Endo y Komaki (1979) para describir el desarrollo de *Thysanoessa longipes*.

Casanova (1974) propone llamar fases de desarrollo furcilia I a III; su sistema de presentación de los resultados de un análisis del desarrollo larval de una especie es útil para hacer comparaciones con otras especies. Silas y Mathew (1977) revisan los diversos enfoques utilizados en los estudios de larvas de eufausiáceos.

Actualmente, en los estudios sobre larvas de eufausiáceos se utiliza una nomenclatura consolidada por Makarov (1983) para ser utilizada en el programa internacional BIOMASS (Biological Investigations of Marine Antarctic Systems and Stocks). Dos larvas nauplii (N1, N2), una metanauplius (M) tres larvas calyptopes (C1, C2, C3) seis larvas furciliae (F1, F2, F3, F4, F5 y F6) y, en el caso particular de *T. macrura* una séptima larva furcilia (**Figura 10**). El estadio siguiente se reconoce como juvenil. En las tablas presentadas aquí se antepone la designación de la especie. *E. superba* (ESU), *E. frigida* (EFR), *E. triacantha* (ETR), *E. crystallophias* (ECR) y *T. macrura* (TMA).

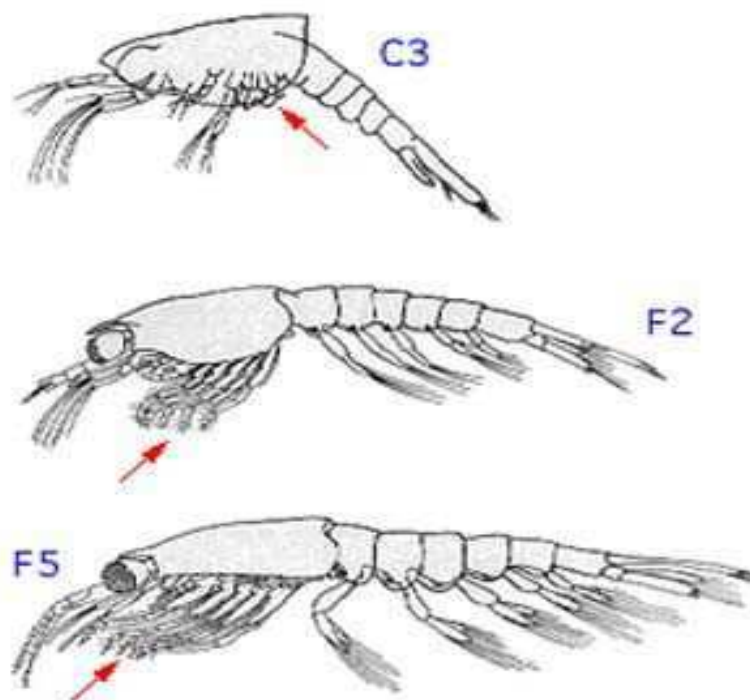


Figura 10- Estadios larvales calyptopis III (C3), furcilia II (F2) y furcilia V (F5) de *E. superba* (Fraser, 1936). Las flechas indican las características que las diferencian de otras especies, en C3 se ven los rudimentos de los últimos toracópodos marcados, en F2 se señalan los toracópodos de los pares II – VI birramosos y setosos y en F5 se observan los toracópodos que forman un canasto filtrador funcional.

A continuación se describen los distintos estadios larvales haciendo especial referencia a *E. superba*.

NAUPLIUS: con este nombre se designan dos estadios; primera y segunda nauplius. La primera nauplius es la primera larva que eclosiona del huevo, ha sido detectada pocas veces, y cuando se halló junto con huevos de determinada especie permitió su identificación (Fraser, 1936). La mayoría de las nauplius I citadas en las campañas del "Discovery", han sido obtenidas por disección de huevos. Esto ha servido sobre todo para la identificación de las nauplii libres. El cuerpo de la primera nauplius es oval, no segmentado, más ancho posterior que anteriormente. Posee tres pares de apéndices nadadores; sólo el primero es unirramoso (**Figura 11**).

La segunda nauplius es algo mayor que la primera; aparece también en las estaciones en asociación con huevos, lo que permite su identificación específica. El cuerpo es oval con la parte anterior más puntiaguda que en la primera nauplius. Presenta además dos pares de espinas posteriores. Si bien los tres pares de apéndices nadadores poseen una disposición semejante a la de la primera nauplius, su setación es diferente (Fraser, 1936).

METANAUPLIUS: faltan los apéndices mandibulares, solamente presentan anténulas y las antenas desarrolladas. Aparecen como protuberancias las mandíbulas, maxilas I y II y "maxilipedios". Las metanauplius de *E. superba* se distinguen del resto de las especies presentes por su mayor tamaño y robustez (Fraser, 1936). En *E. superba* el caparazón no presenta espinas marginales ni procesos; pueden distinguirse un par de órganos sensoriales frontales (Fraser, 1936) y rudimentos de ojos compuestos.

Marschall y Hirche (1984) estudiaron el desarrollo de huevos y nauplii por más de 19 días. A 1,5°C las nauplius eclosionaron luego de 5 días. Las espinas abdominales cambiaron su apariencia sucesivamente durante el desarrollo, pero no se observó muda durante este lapso. La muda se produjo entre el estadio nauplius y metanauplius 13 días después de la eclosión. La actividad natatoria fue débil en los nauplii, mientras que fue activa en los metanauplius.

Estos autores presentaron un modelo para la distribución en profundidad de los huevos y estadios larvales. También sugirieron que las técnicas de recolección podrían ser inadecuadas para el muestreo de huevos y nauplii basándose en experimentos que muestran que los huevos son extremadamente sensibles al tamizado.

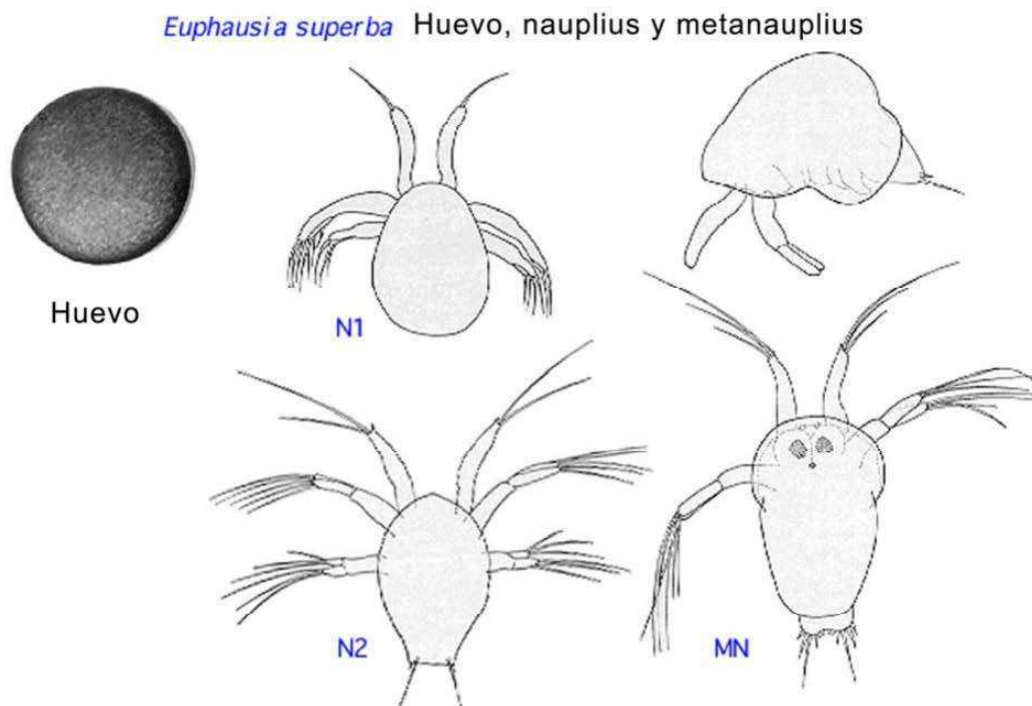


Figura 11- Huevo y estadios larvales nauplius I (N1), nauplius II (N2) y metanauplius (MN) de *E. superba*. (Fraser, 1936; George y Strömberg, 1985).

CALYPTOPIS: comprende tres estadios (**Figura 12**). Cuerpo dividido en dos partes principales, en el abdomen comienzan a apreciarse los distintos segmentos, ojos compuestos imperfectamente desarrollados, inmóviles y cubiertos por el caparazón. Mandíbulas, maxilas y “maxilipedios” distinguibles, pero sin rastros de toracópodos y pleópodos. Comienzan a desarrollarse los urópodos.

Calyptopis I: pleon sin segmentación.

En el caso de *E. superba* el estadio calyptopis I puede ser subdividido en dos subestadios de acuerdo a la visualización a través de la cutícula o no de segmentación en el pleon (Marschoff et al., 1989). Dado que el estadio

calyptopis I 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 se 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; $s^2 = 0,1806 \text{ mm}^2$.

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 espécimen pasaría al estadio calyptopis II. Tamaño medio: 0,908 mm; rango: 0,575 - 1,106; $s^2 = 0,1775 \text{ mm}^2$.

Calyptopis II: pleon segmentado, esbozos de los urópodos asociados al pleotelson.

Calyptopis III: urópodos libres, telson separado del abdomen.

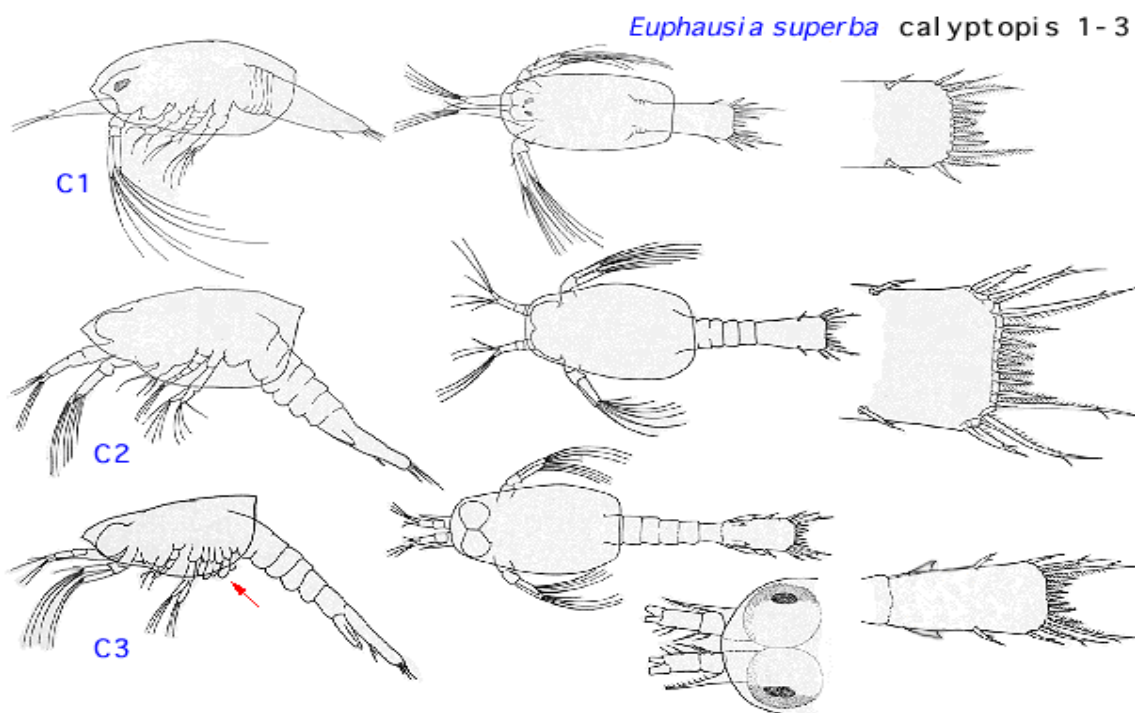


Figura 12- Estadios larvales calyptopis I (C1), calyptopis II (C2) y calyptopis III (C3) de *E. superba* (Fraser, 1936). En C3 la flecha indica la característica que la diferencia de otras especies, en este caso los rudimentos de los últimos toracópodos marcados.

FURCILIA: los ojos compuestos están mejor desarrollados, son móviles. Antenas todavía natatorias, se desarrollan los toracópodos y pleópodos. Para *Euphausia superba*, Fraser (1936) ha distinguido catorce estadios diferentes según el número y desarrollo de los pleópodos; sin embargo los distribuye en seis formas furcilia, de acuerdo con la frecuencia con que se los encuentra en las muestras.

Furcilia I: según Fraser (1936), se incluyen todas las larvas con pleópodos no setosos luego de la calyptopis III. Poseen ojos descubiertos del caparazón.

Furcilia II: Alguno de los pleópodos setoso. Las espinas posterolaterales y terminales del telson inalteradas (**Figura 13**).

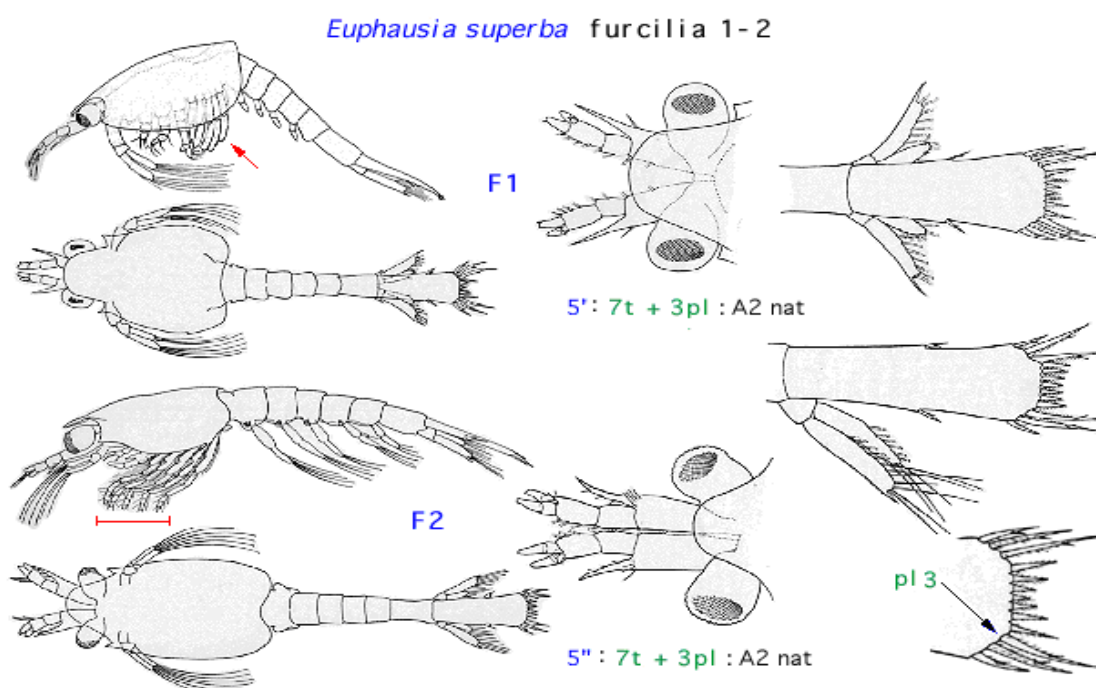


Figura 13- Estadios larvales furcilia I (F1) y furcilia II (F2) de *E. superba*. (Fraser,

1936; Pertzova, 1976). 5' es el número de pares y setación de pleópodos, no setoso (') y setoso ("). 7t + 3 pl es el número de espinas del telson, número de espinas terminales (t) y espinas posterolaterales (pl). A2 nat es la antena secundaria, puede ser natatoria (nat) o forma juvenil (juv). En F2 se señalan los toracópodos de los pares II – VI birramosos y setosos que diferencia a la especie.

Furcilia III: todos los pleópodos setosos, siete espinas terminales en el telson, las espinas posterolaterales alteradas. Esto significa que, además de las siete espinas terminales del telson, características de los dos estadios anteriores, la tercera furcilia posee un ensanchamiento en la base de las espinas posterolaterales del telson.

Furcilia IV: cinco espinas terminales en el telson, tiene tres pares de espinas posterolaterales, las más interiores están aún más modificadas que en el estadio anterior; los urópodos sobrepasan las espinas del telson (**Figura 14**).

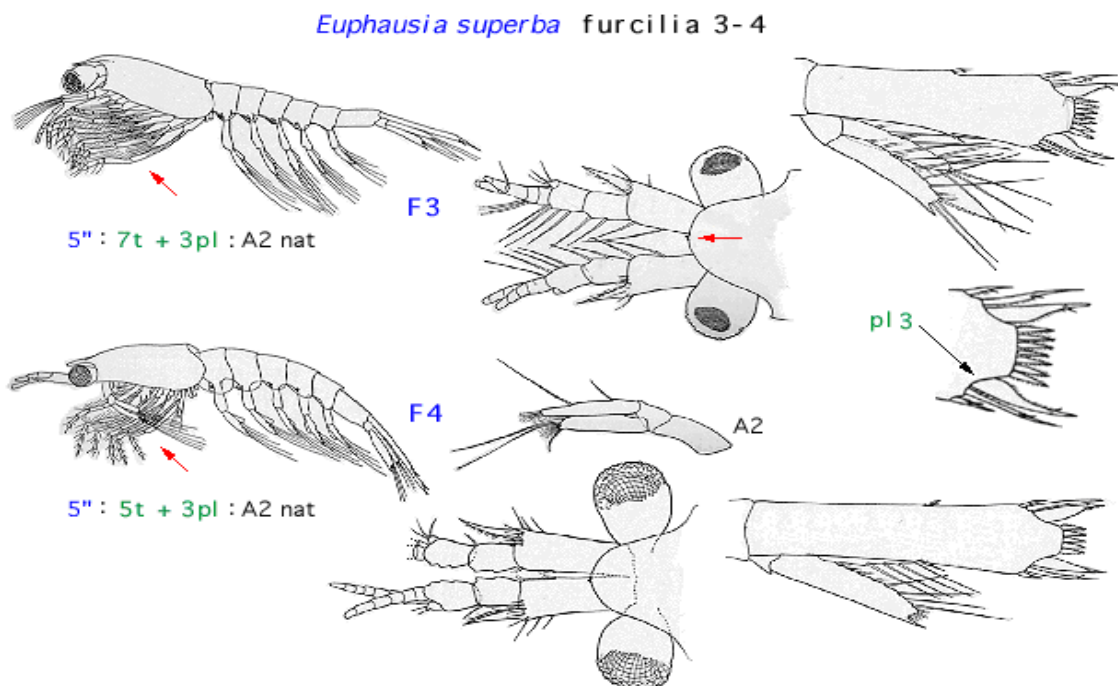


Figura 14- Estadios larvales furcilia III (F3) y furcilia IV (F4) de *E. superba*. Las flechas negras marcan las características que distinguen los estadios de las especies, en este caso el ensanchamiento en la base de las espinas posterolaterales del telson (pl). (Fraser, 1936). En F3 se señalan los toracópodos de los pares II – VI birramosos y setosos y en F4 se observan los toracópodos que forman un canasto filtrador funcional. Ambas son características que las diferencian de las otras especies.

Furcilia V: tres espinas terminales en el telson.

Furcilia VI: una espina en el telson (**Figura 15**).

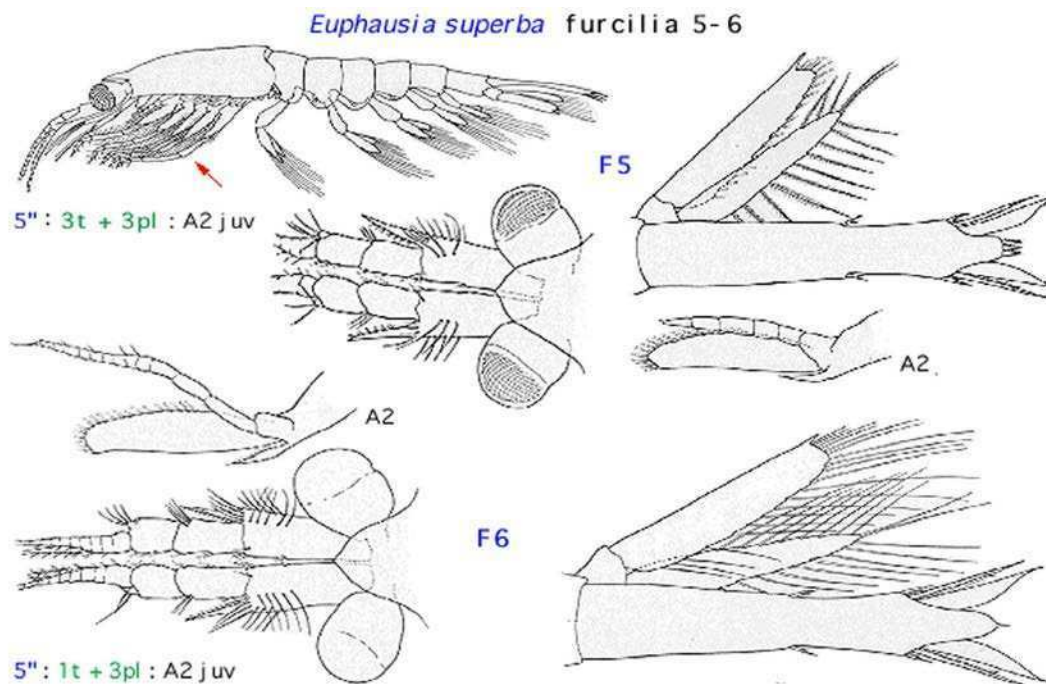


Figura 15- Estadios larvales furcilia V (F5) y furcilia VI (F6) de *E. superba* (Fraser, 1936). En F5 se observan los toracópodos que forman un canasto filtrador funcional, característica que la diferencia de otras especies.

Todos los cambios que se observan en los pleópodos y espinas del telson de las furciliae están acompañados por distintos cambios en el caparazón, las antenas, anténulas, rostro, etc. Estos cambios se acumulan a lo largo de varias mudas durante el desarrollo larval. Ontogenéticamente, los órganos natatorios pasan de ser las antenas a usar los pleópodos.

El último de los estadios de furcilia alcanza ya alrededor de 1 cm de largo; a partir de éste comienzan a ser considerados como juveniles (Tomo y Marschoff, 1976; Marschoff et al., 2010).

Ciclo de Vida

Los huevos de eufausiáceos fueron reconocidos como tales por Metschnikov

(1871) y Sars (1898). La identificación a nivel específico es dificultosa ya que generalmente 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.

Según Marr (1962) la escasa cantidad de huevos de *E. superba* capturados en los muestreos de plancton podría explicarse suponiendo que las hembras grávidas migran masivamente para desovar por debajo de los 1500 metros. Existen datos confirmatorios (Marín et al. 1991; Schmidt et al. 2011) donde se capturaron hembras grávidas por debajo de los 2000 m de profundidad y huevos hasta los 1000. Asimismo estas investigaciones a través de muestras con redes y datos acústicos indicaron que en el Mar de Scotia en verano entre el 2% y el 20% de la población reside en profundidades de entre 200 y 2000 m, y que pueden formar grandes agregaciones cerca del fondo marino (Clarke y Tyler 2008, Kawaguchi et al. 2011).

Los huevos son pelágicos en las especies que se encuentran en la región de nuestro interés. Por lo general, son más densos que el agua de mar lo que determina su descenso hasta la eclosión, alcanzando profundidades variables según la especie (**Figura 16**). 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 en que eclosiona.

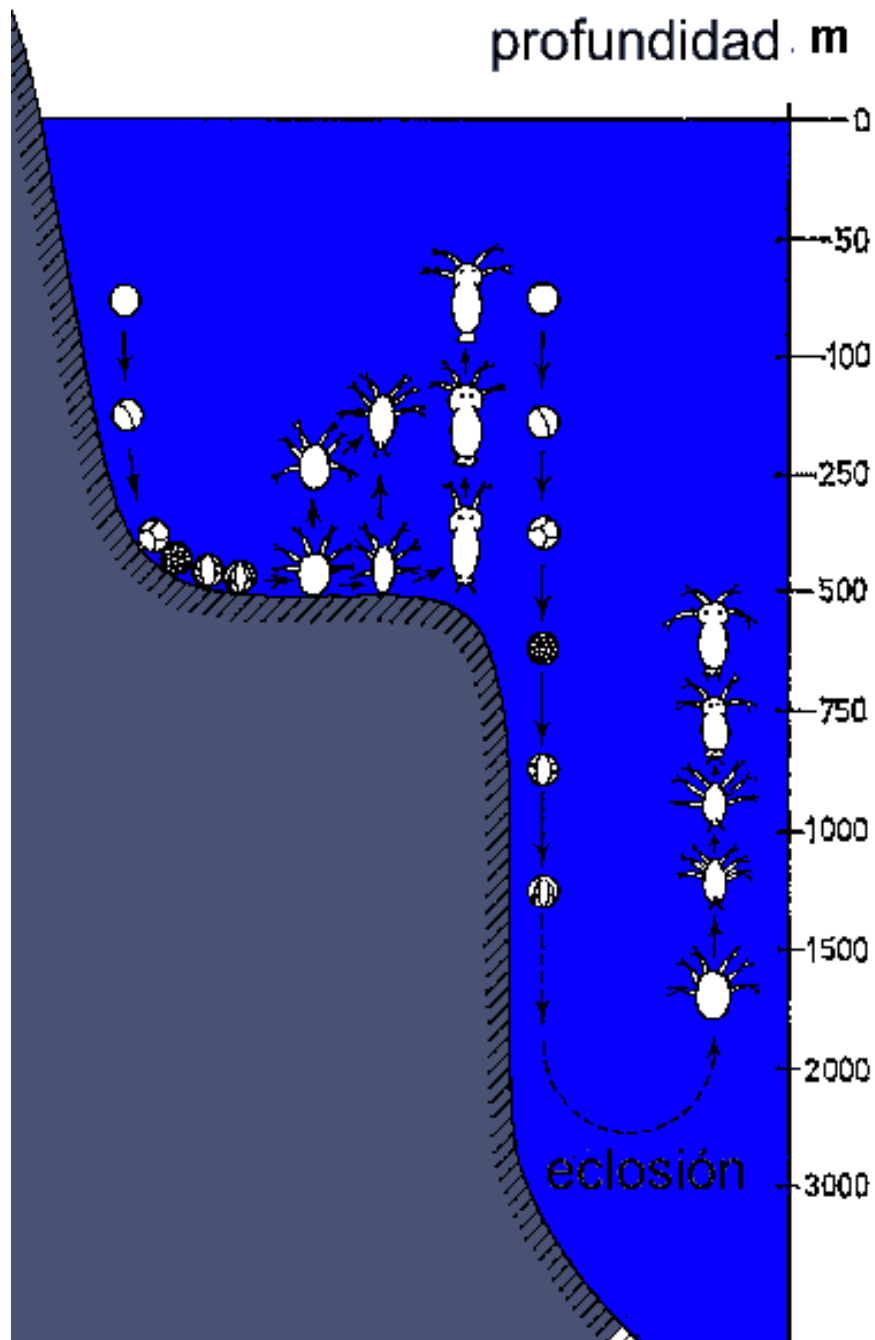


Figura 16- Ascenso durante el desarrollo de *Euphausia superba*. Los huevos se depositan cerca de la superficie y comienzan a hundirse. En mar abierto se hunden durante alrededor de 10 días y las larvas eclosionan a unos 2000 m de profundidad (Kils y Klages 1979).

En algunos casos los espacios perivitelinos determinarían flotabilidad neutra, característica de las especies de plataforma (*E. crystallorophias*).

El 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 obtienen 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*, Marschoff 1996 en *T. macrura*).

Los huevos obtenidos a partir de hembras grávidas en laboratorio (George 1983, Ikeda 1983) 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/cm³) y en la del Agua Circumpolar Profunda (1,029 g/cm³). Encontraron que la velocidad inicial de hundimiento es del orden de los 175 m día⁻¹, disminuyendo en la etapa de gástrula a 51 m/día. Hacia el final del desarrollo de la nauplius se alcanzan nuevamente los valores de velocidad 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.

Producción primaria y fitoplancton

En el agua hay unas 4000 especies de fitoplancton y aparentemente todas realizan la misma actividad. Ante esta gran diversidad surge preguntar ¿Porqué hay tantas especies? ¿Cómo pueden coexistir? Se trata de un *assemblage* paradójal como lo describió Hutchinson (1961). Este autor explicó “La paradoja del plancton” como una posible excepción al principio de exclusión competitiva, especialmente en agua agitada. Esto se debe a que el ambiente planctónico no es tan homogéneo e isotópico como puede parecer. El ambiente acuático se encuentra en un continuo estado de flujo con niveles de energía radiante, temperatura y concentraciones de nutrientes variando en escalas de tiempo desde horas a años. Por lo tanto, las interacciones competitivas no actúan todo el tiempo en equilibrio y el estatus competitivo puede estar cambiando continuamente, permitiendo a una comunidad rica en especies coexistir.

Las producción primaria y la biomasa de fitoplancton 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 descrito ya en las primeras investigaciones sobre fitoplancton antártico (Hardy y Gunther 1935, Balech 1968, 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).

En cambio, la distribución vertical 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 factores principales 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) fue uno de los primeros en investigarlos y presentó una lista de ellos. Sobre estos factores 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. Nicol (2006) elaboró un trabajo donde analiza la relación del krill antártico con el ambiente físico y biológico.

De hecho existe una compleja interacción entre la concentración de nutrientes, propiedades físicas y circulación de agua que permite distinguir cuatro regiones (Tréguer y Jacques, 1992) utilizando exclusivamente la distribución del fitoplancton y cuyos límites se corresponden con las posiciones de los frentes oceánicos de la **Figura 6**.

Uno de los primeros y más completos programas de muestreo de plancton en aguas antárticas se llevó a cabo durante la primera parte del siglo pasado por las investigaciones del *Discovery* cuyo objetivo era obtener una mayor comprensión científica de las poblaciones de ballenas y sus áreas de alimentación de verano. Un primer estudio se llevó a cabo alrededor de las Islas Georgias del Sur en diciembre de 1926 y enero de 1927 para describir la distribución de plancton en el verano y para servir como punto de referencia contra el cual comparar las investigaciones futuras (Hardy y Gunther, 1935). Ward et al. (2008) volvieron a analizar los datos de fitoplancton y zooplancton de esa investigación, desentrañaron los patrones de distribución de la comunidad y los compararon con la más reciente información de los ecosistemas en base a datos actuales. Al analizar los datos del *Discovery* identificaron cinco grupos de estaciones con comunidades de fitoplancton características que eran casi totalmente coherentes con el análisis inicial realizado por Hardy y Gunther (1935). La variabilidad interanual de la

abundancia de zooplancton se evaluó a partir de las estaciones muestreadas en la región durante siete cruceros de la British Antarctic Survey (BAS) entre 1995 y 2005. Luego de una armonización taxonómica y estandarización numérica, un subconjunto de 45 categorías taxonómicas de zooplancton (especies y taxones superiores) del estudio de 1926 y 1927, fueron comparados con datos similares obtenidos durante los cruceros de la BAS utilizando un modelo lineal. A pesar de los valores de baja abundancia de 1926/27, en ninguna comparación los datos del *Discovery* difieren significativamente de los datos de la BAS. El cálculo del índice de similitud porcentual entre los cruceros no reveló ninguna diferencia significativa en la composición de especies entre 1926/27 y el presente.

Mecanismos de distribución

Adoptando un enfoque integrador, podemos decir que la distribución de larvas de eufausiáceos es el resultado de una compleja interacción entre sus características biológicas y la circulación oceánica (Quetin et al, 1995; Gallotti, 2004). A escala local, la capacidad para sobrevivir a condiciones ambientales como la temperatura es un factor limitante en su distribución. Mientras que características de su ciclo de vida como la eclosión en profundidad, que es variable entre diferentes especies (Marr, 1962; Makarov, 1979a), y su relación con los procesos oceánicos regionales determinará qué masas de agua finalmente serán ocupadas por los adultos. Por lo tanto, el estudio de la disposición horizontal de las larvas se torna indispensable para entender los cambios en la abundancia y distribución de los adultos.

Recientemente, han sido registradas grandes variaciones interanuales en la abundancia de krill adulto asociadas con la cambiante cobertura de hielo sobre el océano (Atkinson et al., 2004). Respecto de la distribución de larvas de eufausiáceos podemos decir que existen dos enfoques diferentes para explicar estos cambios. Uno asigna al calentamiento global y al derretimiento de los hielos antárticos (retracción de la cobertura de hielo, glaciares costeros y hielo de barrera) un papel relevante en la distribución del krill en el Atlántico Sur.

Otro enfoque es aquel que prioriza las condiciones oceanográficas en la determinación de la distribución del mismo. Un trabajo reciente ha mostrado que los stocks de krill pueden soportar largos períodos de cambios y sus causas están todavía en discusión (Siegel, 2005). Según algunos estudios, la variabilidad interanual en la distribución geográfica y la interacción salpa/krill dependen de la extensión hacia el norte de la capa de agua fría subsuperficial y de la localización del Borde de Hielo Invernal (Pakhomov, 2004). Otras investigaciones, indican que la circulación oceánica circumpolar y la interacción con el hielo marino es importante en la determinación de la distribución de krill (Thorpe et al. 2007).

Pero como la cobertura de hielo también depende de las corrientes, es difícil establecer una relación causal. La cobertura de hielo podría depender de los mismos factores que regulan la dispersión de las larvas tempranas. En síntesis, las corrientes oceanográficas podrían influenciar la distribución del krill adulto tanto a través de la cobertura de hielo como a través de la dispersión de sus larvas.

Desde que se descubrió que la abundancia de eufausiáceos no depende exclusivamente de las condiciones locales, sino también de la historia previa de las masas de agua, se entendió que la distribución y la abundancia de eufausiáceos requieren de un análisis de la relación entre los procesos oceánicos y la biología de los eufausiáceos (Makarov y Menshenina 1989, Makarov et al. 1990 y Makarov et al. 1992).

La dependencia de la distribución de larvas de eufausiáceos de la posición de los frentes oceánicos ya ha sido descrita anteriormente (Makarov et al., 1990; Marschoff et al., 2007), como asimismo la posible explicación de los mecanismos que la determinan (Voronina, 1974; Atkinson et al., 1990). El análisis se simplifica si observamos que la migración vertical diaria para las larvas tempranas no ha sido descrita excepto para los adultos de *Euphausia superba* (Fraser, 1936).

E. superba, la especie más abundante ha sido descrita 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; Gaten et al., 2008) 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) 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.

Como es imposible realizar experimentos que demuestren los mecanismos de distribución, los modelos son necesariamente especulativos, y además existe un problema compuesto por los diferentes equipos usados para muestrear plancton. La construcción de un modelo para *E. superba* ha sido intentada por algunos autores (Voronina, 1974; Nicol, 2006), pero muy poca atención se ha puesto a otras especies (Makarov y Menshenina, 1988; Spiridonov et al., 1996 y Hofmann y Murphy, 2004).

Objetivos

Makarov, (1972) observó 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 una invasión a la Corriente de Deriva del Viento Oeste. La fracción de individuos adultos, provenientes de los diversos giros que penetra en la Corriente de Deriva del Viento Oeste no podría establecerse como una población permanente ya que, al ser arrastrados por la componente hacia el norte de la Deriva del Viento Oeste los huevos que eventualmente produzcan cruzarían la Convergencia Antártica y no podrían completar su desarrollo por encontrarse en aguas más cálidas.

Los organismos planctónicos requieren, para que sus poblaciones puedan mantener su distribución geográfica la existencia de sistemas hidrográficos que permitan que al menos una fracción de sus individuos vuelvan a los lugares de

desove.

De este modo, estableciendo los mecanismos hidrográficos acoplados a las características particulares de los ciclos de vida de las distintas especies, podría explicarse la distribución de las mismas.

Los objetivos de este trabajo son:

- 1) Presentar una descripción general de los posibles mecanismos que explican la distribución de las principales especies de eufausiáceos en el sector atlántico.
- 2) Formular una propuesta metodológica que apunte a la obtención de variables poblacionales independientes de los diferentes instrumentos utilizados para el muestreo de plancton.
- 3) Utilizar el método anteriormente citado para verificar hipótesis relacionadas con los mecanismos de dispersión de las especies más abundantes.
- 4) Poner a punto una técnica que permita medir larvas en grandes cantidades y analizar las distribuciones de densidad de tallas en relación con las condiciones locales y con los movimientos de masas de agua.
- 5) Utilizar los resultados de estas investigaciones como base para aportar informes y sugerencias a la Convención para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos (CCRVMA), sobre cuáles podrían ser los lugares críticos para el monitoreo de la abundancia y distribución de larvas de krill.

Hipótesis

En este trabajo el análisis se concentrará sobre la distribución de *Euphausia superba* en relación con el área de la Confluencia Weddell-Scotia. En esta región existiría una divergencia, es decir un *upwelling* o surgencia de agua de mayor profundidad (Deacon, 1979). La hipótesis propuesta sostiene que las larvas tempranas de *E. superba* alcanzarían la superficie en asociación con este fenómeno.

De acuerdo con la descripción de mecanismos de dispersión enunciada

anteriormente, surgen dos hipótesis verificables con los datos disponibles:

- 1) La obtención de variables cualitativas (talla media, estadio mediana) a partir de los muestreos permitiría su análisis en asociación con características hidrográficas.

- 2) La talla media y el estadio mediana de las distintas especies son menores en proximidades de sus centros de dispersión. Es decir que el tamaño y el desarrollo larval aumentan con la distancia de su centro de dispersión.

MATERIALES Y MÉTODOS

Materiales

Las investigaciones oceanográficas sobre krill en nuestro país se inician en 1972 con las campañas oceánicas a bordo del buque "Goyena" que fueron complementadas con muestreos de zooplancton. La descripción de estas campañas fueron realizadas por Ramírez (1971 y 1973), Dinofrio 1977 y 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 "ARA Islas Orcadas" y "BIP Eduardo L. Holmberg" (Marschoff y Tomo 1984, Marschoff 1985). Para este trabajo también se tuvieron en cuenta los muestreos realizados en el marco de programas de cooperación internacional a bordo del "Walther Herwig" (Hempel y Marschoff 1980, Hempel y Hempel 1982) y otros materiales obtenidos en cruceros de oportunidad (Marschoff y Ravaglia 1989, Marschoff et al. 1989) y del "BIP Eduardo L. Holmberg" (Marschoff et al. 2007, 2009 y 2010) dirigidos a la verificación de hipótesis particulares.

Para la elaboración de la presente tesis se utilizaron tanto los datos provenientes de las estaciones muestreadas como así también los datos disponibles de distintas publicaciones. A partir de los datos publicados y del material muestreado se calculó el estadio mediana, mientras que para calcular la talla media fue necesario remitirse exclusivamente al material muestreado.

Para el análisis del estadio mediana de las larvas en función de la distancia a la Confluencia Weddell - Scotia se utilizó un total de 116 muestras tomadas en varios cruceros. Las posiciones de las 116 estaciones muestreadas se indican en la **Figura 17**. Las muestras corresponden a 45 estaciones del Crucero "Walther Herwig" 1976, a 8 estaciones del Crucero "ARA Islas Orcadas" 1979, a 27 estaciones del Crucero "BIP E. L. Holmberg" 1981, a 16 estaciones del Crucero "BIP E. L. Holmberg" 1994 y a 20 estaciones del Crucero "BIP E. L. Holmberg" 1995. En la **Tabla 1** se detallan las coordenadas de latitud y longitud para cada estación.

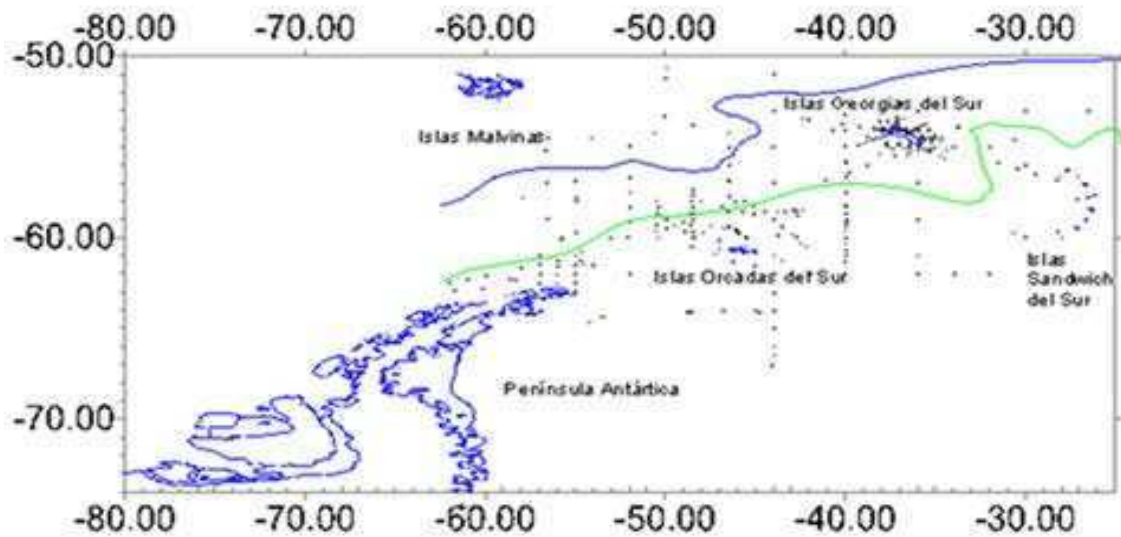


Figura 17- Posición de las 116 estaciones utilizadas para calcular el estadio mediana. 45 estaciones corresponden al Crucero "Walther Herwig" 1976, 8 estaciones al Crucero "ARA Islas Orcadas" 1979, 27 estaciones al Crucero "BIP E. L. Holmberg" 1981, 16 estaciones al Crucero "BIP E. L. Holmberg" 1994 y 20 estaciones al Crucero "BIP E. L. Holmberg" 1995. La línea verde es la Confluencia Weddell - Scotia según Orsi et al. 1995 y la línea azul es el Frente Polar.

Tabla 1– Posición de las estaciones utilizadas para el cálculo del estadio mediana de las larvas calyptopis 1, 2 y 3 de *E. superba*. Las estaciones están identificadas por su numeración y la abreviatura del crucero correspondiente. Las abreviaturas corresponden a: H1 (BIP E. Holmberg 81), H4 (BIP E. Holmberg 94), H5 (BIP E. Holmberg 95), O9 (ARA Islas Orcadas 79) y W6 (Crucero Walther Herwig 76).

Longitud	Latitud	Estación	Longitud	Latitud	Estación
-47,43	-59,38	'H1001'	-49,49	-59,33	'H5327'
-46,13	-59,62	'H1002'	-48,99	-59,18	'H5328'
-45,08	-58,3	'H1004'	-49,97	-59	'H5329'
-45,1	-58,72	'H1005'	-49,97	-59	'H5330'
-43,38	-58,55	'H1006'	-37,4	-55,12	'H5345'
-43,5	-59,38	'H1007'	-59,52	-56,65	'O9001'
-47,22	-60,87	'H1013'	-57,98	-57,78	'O9002'
-42,43	-58,5	'H1014'	-55,83	-60,1	'O9004'
-42,47	-60,27	'H1015'	-48,8	-64,07	'O9011'
-42,73	-59,97	'H1016'	-28,2	-59,65	'O9018'
-42,67	-58,75	'H1017'	-27,73	-56,28	'O9021'
-42,92	-58,45	'H1018'	-30,65	-54,63	'O9022'
-43,02	-59,78	'H1019'	-38,82	-56,02	'O9030'
-43,78	-59,88	'H1020'	-55	-58	'W6120'
-43,8	-58,53	'H1021'	-55	-60,97	'W6124'
-44,52	-58,57	'H1022'	-54,6	-61,45	'W6125'
-45,45	-60,02	'H1023'	-55	-62	'W6126'
-45,6	-58	'H1024'	-58,63	-62,33	'W6127'
-45,6	-59,97	'H1025'	-58,38	-62,33	'W6128'
-45,73	-58,53	'H1026'	-57,83	-62,93	'W6130'
-46,03	-59,58	'H1027'	-57,73	-63,05	'W6132'
-46,77	-59,42	'H1028'	-60	-62,1	'W6142'
-46,88	-58,28	'H1029'	-58	-61,68	'W6144'
-47,07	-60,17	'H1030'	-56,97	-62	'W6147'
-47,77	-61,83	'H1031'	-55,98	-62	'W6148'
-47,95	-59,75	'H1032'	-56,97	-61	'W6155'
-48,02	-57,97	'H1033'	-57	-62,5	'W6158'
-48,49	-57,67	'H4124'	-55,02	-63	'W6161'
-48,49	-58	'H4125'	-54	-61,5	'W6165'
-48,47	-58,33	'H4126'	-54,98	-61,5	'W6166'
-48,5	-60	'H4131'	-55	-61,5	'W6168'
-48,5	-60,5	'H4132'	-52	-62	'W6169'
-39,98	-60,67	'H4138'	-45	-64	'W6176'
-40,01	-60,34	'H4139'	-44	-65	'W6188'
-40	-60,01	'H4140'	-44	-64	'W6189'
-40	-59,67	'H4141'	-44	-63,05	'W6190'
-39,99	-59,33	'H4142'	-44	-62	'W6193'
-39,97	-59	'H4143'	-52	-57,5	'W6217'
-40,01	-58,66	'H4144'	-52	-58,3	'W6218'
-40,01	-58,17	'H4145'	-46,5	-59,42	'W6240'
-36,49	-55,29	'H4188'	-46,5	-58,58	'W6241'
-39	-54,78	'H4195'	-46,5	-57,75	'W6242'
-38,53	-54,61	'H4197'	-46,5	-56,85	'W6243'
-48,5	-57,61	'H5295'	-46,5	-56	'W6244'
-48,51	-57,98	'H5296'	-44,02	-50,98	'W6267'
-48,52	-58,32	'H5297'	-44	-53	'W6270'
-48,62	-58,68	'H5299'	-44	-55	'W6276'
-48,52	-58,98	'H5300'	-44	-57	'W6278'
-48,61	-59,29	'H5302'	-43,98	-59	'W6283'
-48,48	-59,64	'H5303'	-42	-62	'W6288'
-48,39	-60,02	'H5304'	-40	-62	'W6289'
-50,44	-59,99	'H5307'	-40	-61	'W6292'

-50,48	-59,67	'H5309'	-40	-57,5	'W6297'
-50,51	-59,33	'H5310'	-40	-56,67	'W6298'
-50,49	-58,66	'H5313'	-36,02	-53,02	'W6306'
-50,42	-58,33	'H5315'	-36	-57	'W6310'
-48,97	-59,67	'H5325'	-36	-62	'W6317'
-49,99	-59,5	'H5326'	-30	-56	'W6336'

Para el análisis de la talla media de las larvas en función de la distancia con su centro de dispersión se utilizaron treinta y cinco ejemplares en buen estado de larvas de *Euphausia superba* (desde calyptopis I a furcilia III) recogidos en 18 estaciones del área de la Confluencia Weddell- Scotia y el sur del Mar de Scotia (**Figura 18**) durante febrero y marzo de 1995 entre los 56°20' y 60°00' S y 30°48' y 50°30' W a bordo del “BIP Eduardo L. Holmberg”. Los mismos, fueron utilizados para comparar la efectividad y rapidez de un nuevo método digitalizado de medición de las tallas de larvas de eufausiáceos con los métodos que utilizan ocular milimétrico usados hasta la actualidad.

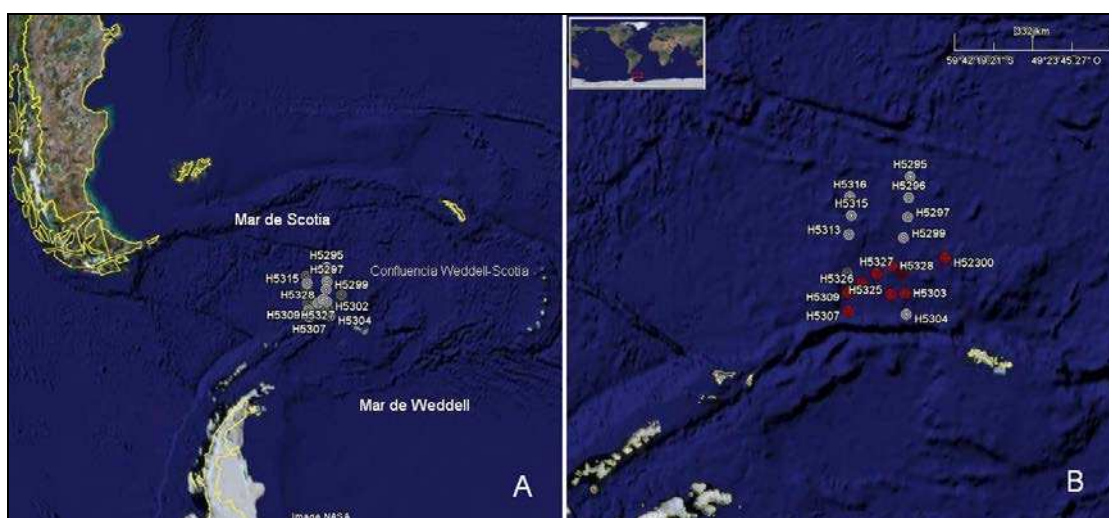


Figura 18– Posición de las 18 estaciones muestreadas por el crucero BIP E. L. Holmberg 1995. En rojo están marcadas las estaciones ubicadas en la CWS.

En este trabajo desarrollaremos metodologías de análisis que permiten utilizar simultáneamente muestras obtenidas con técnicas dispares.

Los distintos métodos de muestreo utilizados (**Figura 19 y Tabla 2**) no permiten sin embargo la intercomparación de abundancias (inexactitud en los volúmenes filtrados, velocidad de muestreo, tipos de redes, etc.).



Figura 19– Diferentes tipos de red utilizadas durante los muestreos.

Tabla 2– Características de los métodos de muestreo utilizados en cada campaña oceanográfica.

	WALTHER HERWIG	ORCADAS	HOLMBERG	HOLMBERG	HOLMBERG
AÑO	1976	1979	1981	1994	1995
TIPO DE RED	BONGO 70 cm de diámetro de boca. 1 par de redes blancas.	NANSEN 70 cm de diámetro de boca.	NANSEN 70 cm de diámetro de boca.	NANSEN 70 cm de diámetro de boca.	MONGO 70 cm de diámetro de boca. 2 pares de redes blancas y negras.
APERTURA DE MALLA	320 Y 330 μ m	200 μ m	200 μ m	200 μ m	200 μ m
PROFUNDIDAD	0-200m y 200-0m. Con medidor de flujo.	25-0 m 50-25m, 100-50m y 200-100m. Con mecanismo de cierre.	25-0 m 50-25m, 100-50m y 200-100m. Con mecanismo de cierre.	50-0m 100-0m y 150-0m. Sin mecanismo de cierre	Hasta los 200m. Sin medidor de flujo.

A continuación se enumeran los distintos cruceros que recolectaron material para la presente tesis, detallando las características de los mismos y los tipos de red utilizadas:

Crucero "Walther Herwig" 1976

Este fue 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 500 μm y RMT (malla de 320 μm), 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 provenientes de las redes de 320 y 330 μm de abertura 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 (**Figura 20**). 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.

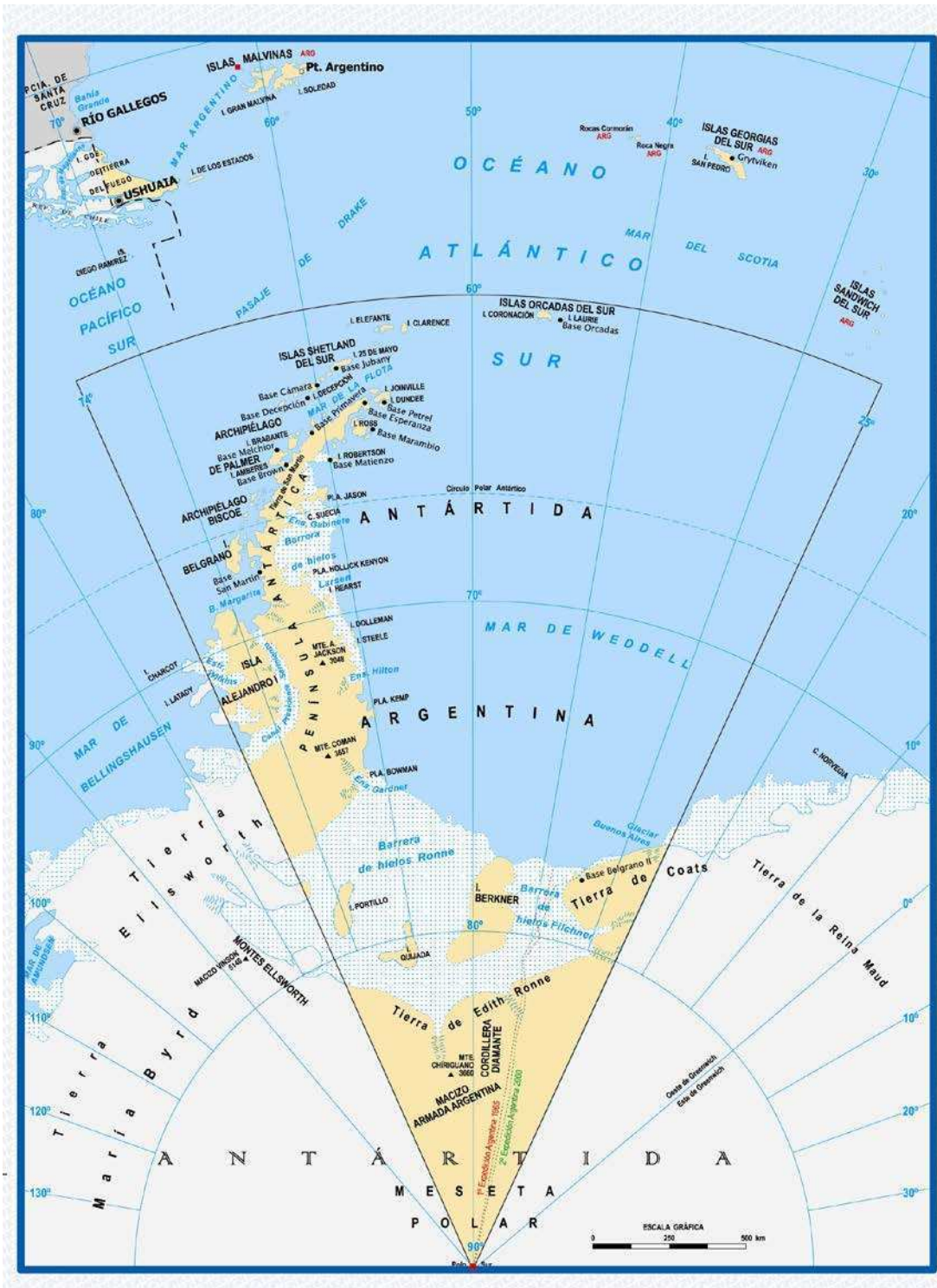


Figura 20– Mapa del Sector Antártico Argentino e Islas Subantárticas con sus referencias geográficas (Instituto Geográfico Nacional, 2012).

El material de larvas de eufausiáceos fue 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

Universität 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 (1978). Las redes filtraron volúmenes entre 1500 y 2500 m³, y los conteos fueron referidos a 1000 m³ para su análisis.

Crucero "ARA Islas Orcadas" 1979

Realizado en marzo de 1979, el crucero fue organizado por el Instituto Antártico Argentino.

Para el muestreo de plancton, se utilizó una red Nansen de 70 cm de diámetro de boca, provista con malla de 200 µm de apertura y mecanismo de cierre, que permitió la toma de muestras estratificadas según la profundidad.

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 (resultados no publicados).

Crucero "BIP Eduardo. L. Holmberg" 1981

El crucero fue 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 utilizando redes de tipo Nansen de 70 cm de diámetro de boca, cierre por mensajero y malla de 200 μm .

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 febrero de 1981, complementado con una campaña dedicada a muestreos biológicos. Esta información permite complementar la información biológica y oceanográfica obtenida, en particular la posición de los frentes oceanográficos (Brinton y Townsend, 1984).

Crucero "BIP Eduardo L. Holmberg" 1994

Este crucero se realizó durante los meses de febrero y marzo de 1994 en los alrededores de las Islas Georgias del Sur y Mar del Scotia.

El muestreo consistió en la toma de muestras estratificadas de zooplancton utilizando redes de tipo Nansen, sin mecanismo de cierre, de 70 cm de diámetro de boca y 200 μm de apertura de malla. El mismo se realizó a distintas profundidades: red 1, desde 50 a 0m.; red 2, desde 100 a 0m.; y red 3, desde 150 a 0 m. Se recolectaron 203 muestras.

Crucero "BIP Eduardo. L. Holmberg" 1995 (Figura 21)

Este crucero se realizó durante los meses de febrero y marzo de 1995 y para la obtención de las muestras de zooplancton se utilizaron dos pares de redes blancas y negras de tipo Bongo.

Las redes utilizadas durante este crucero se usaron para probar la existencia de reacciones de escape en las capas superiores. Durante la noche se registraron mayores capturas porque los eufausiáceos no detectan visualmente las redes y la reacción de escape es menor.



Figura 21- Buque de Investigación Pesquera (BIP) "Eduardo L. Holmberg".

Métodos

Los muestreos obtenidos fueron analizados en laboratorio, determinando las abundancias numéricas de cada especie y estadio presentes mediante una lupa y una clave dicotómica para su identificación. En aquellos casos en que la gran abundancia de la muestra no permitía un análisis eficiente, se la subdividió utilizando un separador de tipo Folsom en 1/4, 1/8, y en algunos casos hasta 1/16 o más (**Figura 22**). La separación del material de eufausiáceos fue realizada personalmente y por distintos miembros del equipo de investigación.



Figura 22- Separador tipo Folsom para muestras planctónicas.

A lo largo del trabajo se utilizaron claves y descripciones que fueron modificadas de acuerdo a lo aconsejado por la práctica, elaborando una clave

para larvas.

Los datos correspondientes a cada una de las muestras obtenidas en las campañas fueron incluidos para su procesamiento en matrices, donde las filas corresponden a las distintas especies presentes en los muestreos (*E. superba*, *E. frigida*, *T. macrura*, *E. crystallophias*, *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, metanauplius, calyptopis I, 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. Para cubrir aquellos especímenes para los que su estado 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 magnéticos.

En este trabajo nos basamos en estadísticos que no dependen de la abundancia (a fin de evitar la variabilidad introducida por los distintos equipos de muestreo utilizados) sino de propiedades de la distribución de edades y tallas observadas tales como el estadio mediana y talla media.

Análisis estadístico

Para cada estación se calculó el estadio mediana de cada especie aplicando la siguiente expresión:

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

Donde J es el número de orden del estadio que contiene a la mediana, partiendo desde calyptopis I; TL el total de larvas capturadas en la estación; FAC_J es la frecuencia acumulada hasta el estadio J incluido 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.

Mediante esta variable se analizó la relación entre la Confluencia Weddell-Scotia y el grado de desarrollo del conjunto de larvas de una misma especie.

Método de medición

El objetivo de la medición de ejemplares es la comparación entre estaciones de las tallas obtenidas y, eventualmente, el análisis de la distribución de la talla. No resulta posible establecer la talla de un espécimen en condiciones naturales (en fresco) ya que solamente se cuenta con material fijado, por lo que no resulta posible eliminar los posibles efectos de la fijación. A los efectos de este análisis se supone que las consecuencias de la fijación son las mismas para todas las estaciones.

La medición de los especímenes se realizó utilizando diferentes lupas estereoscópicas provistas de cámara clara (Wild M5 y Olympus SZH10) bajo las cuales se realizaron la observación y determinación sistemática de los ejemplares.

La medición de los especímenes se inició dibujando sobre una hoja de papel, mediante la cámara clara, los trazos correspondientes al dorso de cada larva desde el extremo del rostro hasta el extremo del telson (**Figura 23**). El problema se reduce ahora a determinar la longitud del trazo dibujado y su posterior transformación en la medida del espécimen observado.



Figura 23- Trazo correspondientes al dorso de una larva calyptopis I de *Euphausia superba*. Dibujo efectuado mediante lupa estereoscópica provista de cámara clara.

La medición requiere mantener la identificación de cada uno de los estadios dibujados y los datos asociados (especie, estadio, estación y aumento utilizado). Para ello la hoja en blanco sobre la que se dibujaron los trazos contiene una elipse de medida conocida cuyo centro corresponde al cero del sistema de coordenadas de la hoja y pequeñas marcas que determinan seis zonas de dibujo donde se ubican trazos correspondientes a la misma especie, estadio y aumento (**Figura 24**).

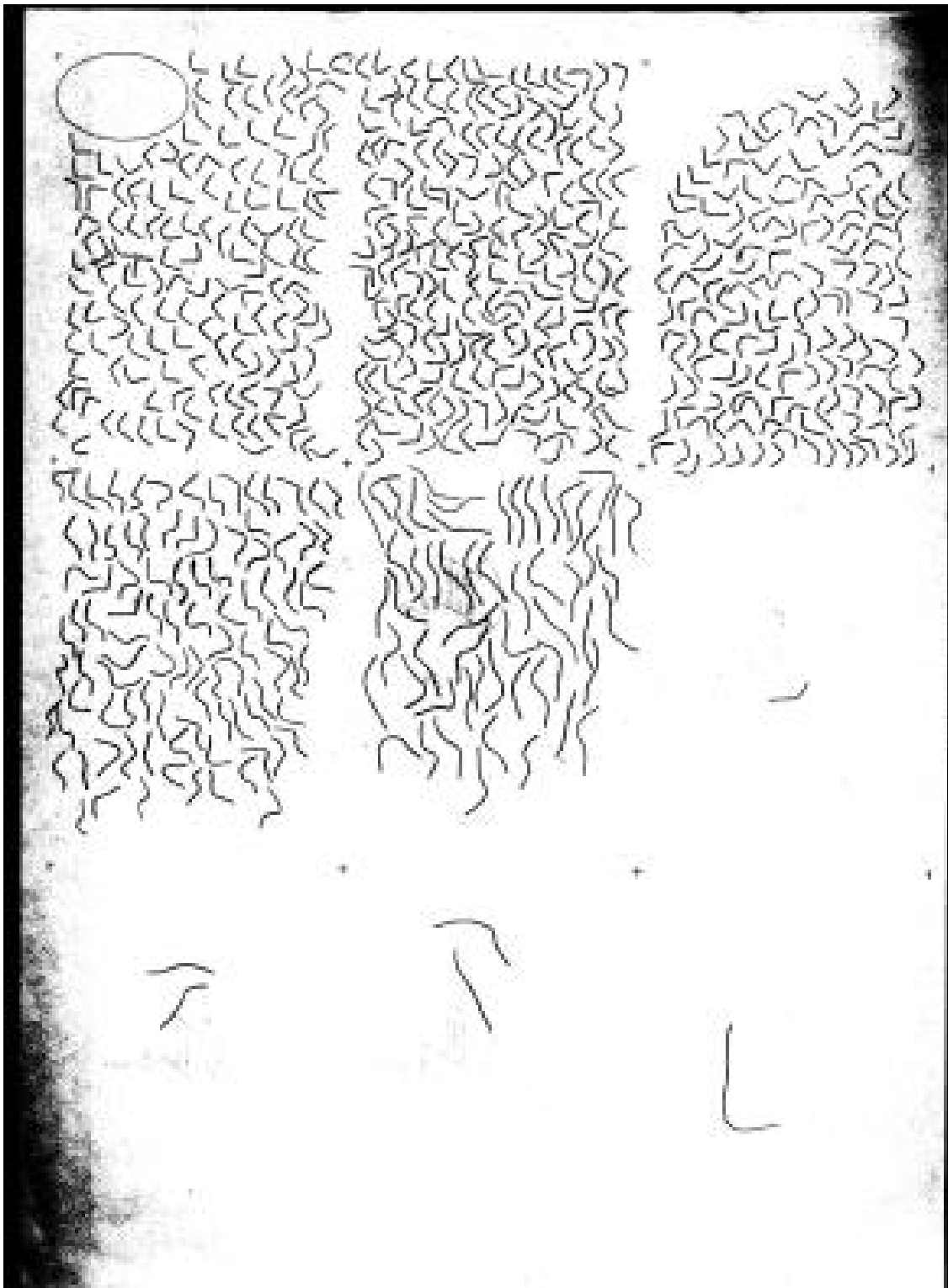


Figura 24- Imagen de los trazos realizados bajo cámara clara. Cada trazo corresponde al dorso de una larva, la hoja está dividida en nueve sectores, en cada uno se incluyen trazos correspondientes a la misma combinación de estadio y especie.

Una vez realizado el dibujo, las hojas conteniendo los trazos fueron

digitalizadas en formato blanco y negro, utilizando distintos equipos de barrido óptico (scanners usuales) obteniendo, para cada hoja, un archivo de tipo .img donde estaban las imágenes digitalizadas. La concordancia entre los distintos equipos utilizados se verificó digitalizando en los distintos equipos la misma hoja y verificando la igualdad de las medidas obtenidas que en ningún caso difirieron en más del 0,1%.

Una vez digitalizadas las imágenes se procedió a verificar, para cada hoja, la separación entre trazos, que los mismos fueran completos y se eliminaron manchas y otras imperfecciones de gran tamaño, utilizando un programa comercial de procesamiento de imágenes (IMAGEIN). De este modo se cuenta con un archivo para cada hoja donde se encuentran los trazos digitalizados correspondientes a cada uno de los ejemplares medidos. Estos fueron analizados utilizando un programa específico que opera separando grupos de pixeles activos contiguos.

ANOVA

Para comparar la eficiencia del nuevo método digitalizado propuesto en este trabajo con los tradicionales métodos que utilizan oculares micrométricos se ajustó un modelo mixto de ANOVA a las medidas del largo total (desde el extremo del rostro hasta el extremo del telson) de log-transformados con Método y Ampliaciones fijas y Observadores y Replicación aleatorias. El error relativo fue definido para cada par de observaciones del mismo espécimen como:

$$E = \frac{|x_1 - x_2|}{(x_1 + x_2)/2}$$

Donde X_1 y X_2 corresponden a los valores medidos por cada observador.

DETERMINACIÓN DE LA LONGITUD DEL TRAZO

La hoja donde se realizaron los trazos que representaron las medidas incluyeron solamente especímenes obtenidos en una misma red. En esta se registraron además, la especie, el estadio larval y el aumento correspondiente (**Figura 24**).

En una primera etapa el programa obtuvo las coordenadas, dentro de la imagen de la hoja de cada uno de los píxeles activos y separó grupos de píxeles contiguos. Estos grupos pudieron haber sido tanto trazos de interés como imperfecciones menores. Dado que los grandes grupos de píxeles activos que no correspondieron a trazos fueron eliminados en el procesamiento manual inicial, resultó suficiente con establecer un número mínimo de puntos y descartar los grupos de píxeles contiguos que no lo alcanzaron.

Para cada uno de los trazos útiles se determinó (en forma automática) el centro del mismo y se lo ubicó respecto de la elipse de tamaño (en centímetros) conocido que se encuentra en la hoja utilizada para dibujar, estableciendo el sector en el que se encuentra. De este modo se contó, para el trazo identificado, con los datos de especie, estadio y aumentos bajo los cuales se realizó la determinación. La elipse se utilizó también para transformar las coordenadas en píxeles del trazo en coordenadas de centímetros de la hoja dibujada.

En la etapa final se determinó la longitud en centímetros del trazo, estableciendo su perímetro. Esta etapa de la medición requirió suavizar los bordes de los trazos, ya que las pequeñas imperfecciones remanentes podían incrementar el perímetro. El proceso de suavizado se realizó utilizando técnicas de regresión no paramétrica aplicando el Kernel de Epanenchikov (Härdle, 1989).

Finalmente, con los datos obtenidos para cada trazo se construye un archivo de tipo .plt que se utiliza en un programa comercial para obtener una representación gráfica del procesamiento de los datos (**Figura 25**).

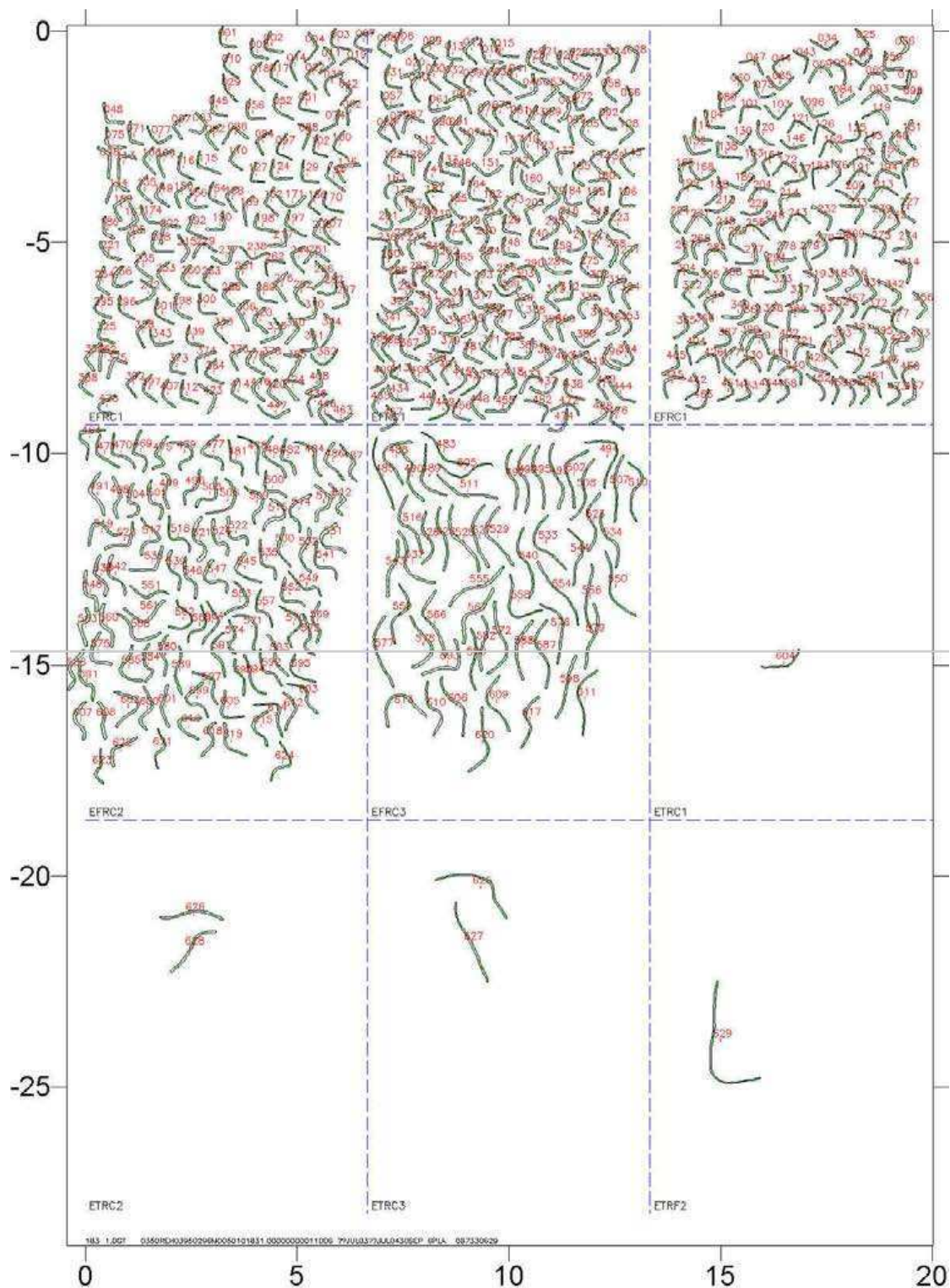


Figura 25- Salida gráfica correspondiente a las imágenes de la figura anterior. Cada espécimen es identificado por un número y el punto que marca su centro; la especie y estadio quedan identificados mediante las siglas inscriptas abajo y la izquierda de cada cuadrante; la medición se realiza sobre el perímetro que aparece en esta imagen. Los ejes de la figura representan el centimetraje de la hoja.

La comparación entre los trazos dibujados a partir de sus expresiones en

coordenadas y los dibujados originalmente permite verificar, para cada hoja, que todos los trazos fueran procesados, que los mismos no incluyeran datos espurios, y la calidad de la representación digital que se obtiene en esta etapa.

En la **Figura 26** se presenta una comparación de los trazos obtenidos en la primera etapa de digitalización de la hoja dibujada con su imagen obtenida a través del procesamiento de los datos.

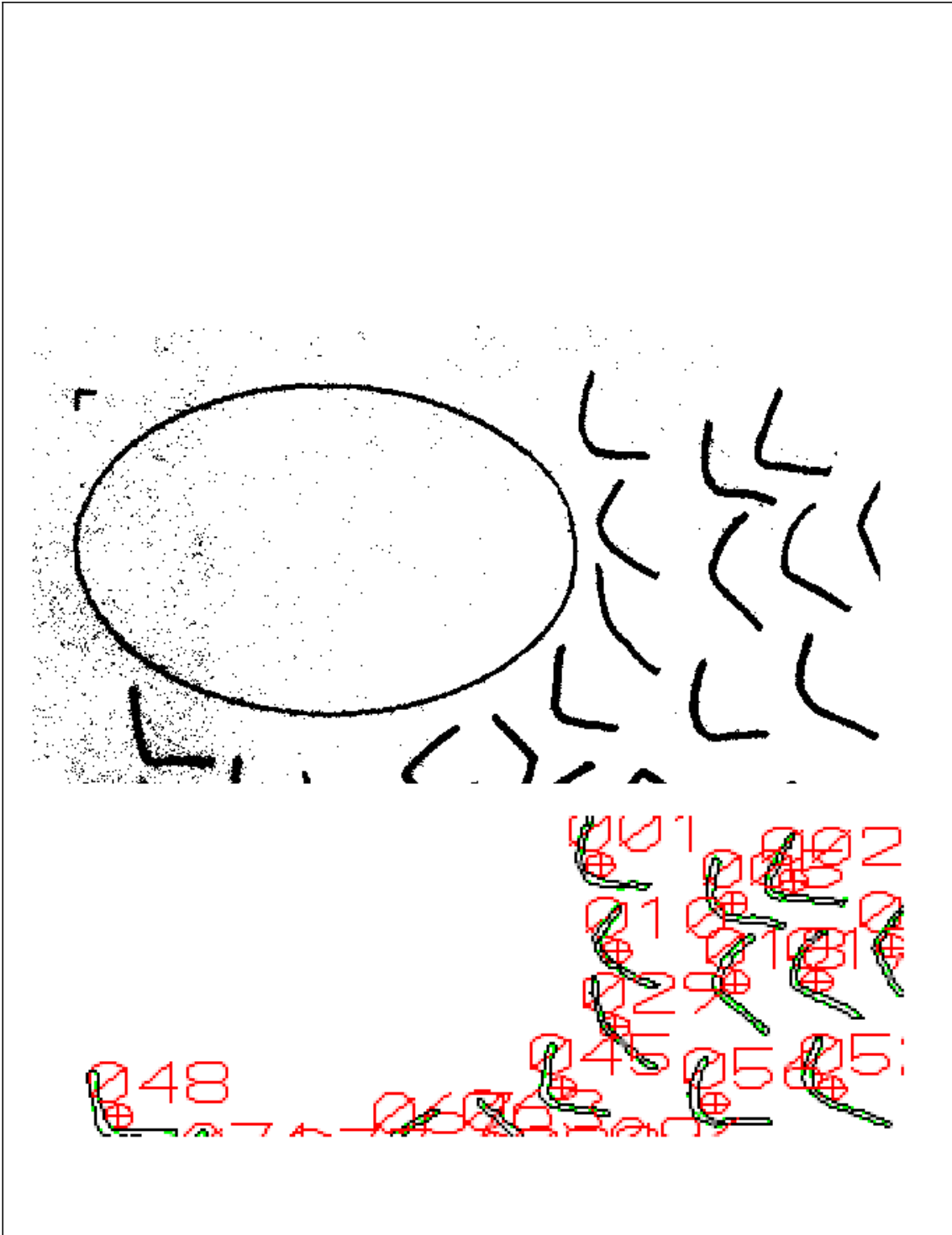


Figura 26- Comparación entre los trazos dibujados y los que resultan del procesamiento de la imagen.

Durante el procesamiento se calculan además, una serie de valores auxiliares tales como grado de curvatura, posición en la hoja, número de orden, etc. que son utilizados para corregir o verificar la calidad de la medición. Finalmente, la salida del programa consiste, para cada espécimen medido, en una línea en

formato ASCII, grabada en un archivo de resultados que corresponde a cada hoja. En esta línea se incluyen también los datos correspondientes a la lupa, ocular y aumentos utilizados.

Se ensayaron otras técnicas de medición en lugar del perímetro que tienen en cuenta la forma del trazo a fin de representarlo como una línea mediante su transformación a sistemas de coordenadas basados en su eje principal (en el caso de trazos relativamente poco curvados) o expresándolo en coordenadas polares para los especímenes muy curvados. En todos los casos, los resultados fueron similares y dentro del error general del método establecido en las calibraciones. Por esta razón, sólo se presentan aquí los valores obtenidos por el método del perímetro.

CALIBRACIÓN

La metodología de medición desarrollada en este trabajo, utiliza el mismo principio que se aplica usualmente en la determinación de tamaños bajo microscopio o lupa estereoscópica. Consiste en la determinación de una medida para cada espécimen en unidades arbitrarias (propias del equipo utilizado) que son calibradas *a posteriori* mediante la medición de objetos de tamaño conocido (reglillas de calibración, calibres mecánicos, etc.).

En este caso la calibración se realizó con el siguiente procedimiento:

- 1) Bajo cámara clara se dibujaron trazos de medida conocida a partir de una reglilla de calibración Wild o utilizando la abertura de un calibre mecánico, con los mismos equipos ópticos y aumentos utilizados para la medición de los especímenes. Estos trazos correspondieron entonces a dibujos de objetos de tamaño conocido realizados bajo todas las condiciones de aumento y lupas utilizadas.

- 2) Los trazos de calibración fueron digitalizados utilizando idéntica metodología

a la aplicada para la medición de especímenes de eufausiáceos, obteniendo una medida en centímetros de dibujo para cada objeto y condiciones.

3) Se estableció la equivalencia entre centímetros dibujados bajo lupa y sus medidas en centímetros, obteniendo el factor de conversión correspondiente a cada objeto medido, lupa y aumento. Se realizaron varias réplicas de la determinación de cada objeto a fin de poder aplicar técnicas de análisis de varianza para establecer los factores a utilizar en la conversión de las mediciones de eufausiáceos.

4) Una vez calculadas las constantes se compararon contra cada una de las determinaciones realizadas para obtener el desvío de las estimaciones realizadas y sus coeficientes de variación.

5) Las constantes a utilizar se obtuvieron promediando conjuntos de réplicas de cada combinación de tamaño de objeto y aumento, utilizando la técnica del promedio pesado donde los pesos se asignan como la inversa de la varianza.

Finalmente, los datos expresados en centímetros de dibujo bajo lupa y cámara clara fueron transformados a centímetros de objeto utilizando las constantes correspondientes. En esta etapa se cuenta con la medida del dibujo realizado sobre el dorso de cada ejemplar, el grado de curvatura del mismo y los datos de captura.

EFFECTO DE LA CURVATURA DE LOS ESPECÍMENES

Por consideraciones morfológicas (imbricación de los tergitos del pleon) puede esperarse que exista un aumento de la longitud observada como consecuencia de la curvatura. El análisis de los datos orientado a poner en evidencia la existencia de esta diferencia y evaluar su magnitud se realizó aplicando el modelo de regresión lineal simple.

Durante el procesamiento de la imagen digitalizada se obtiene el eje principal de la imagen y el coeficiente de correlación (r) de los puntos que la forman con este eje. Un valor de 1,0 indica que todos los puntos están alineados; los ejemplares más curvados presentan valores menores para este coeficiente. A fin de simplificar la interpretación se utilizó la variable $C = 1 - r$ como medida de la curvatura.

[1] $Lobs_{ekm} = Lv_{ek} + b_{ek} * C_{ekm} + \varepsilon_{ekm}$, donde $Lobs_{ekm}$ expresa el largo observado para el espécimen m de la combinación especie-estadio e en la estación k ; Lv_{ek} es el largo promedio correspondiente a ese estadio y esa estación; C_{ekm} es la curvatura observada para cada uno de los especímenes, mientras que b_{ek} es el coeficiente que mide cuanto afecta la curvatura al largo observado en el estadio e en la estación k y ε_{ekm} es la variación individual de cada uno de los especímenes.

Se realizó el ajuste por mínimos cuadrados para estimar los parámetros Lv_{ek} y b_{ek} .

A fin de eliminar la variabilidad originada en las diferencias entre estaciones se planteó además un modelo lineal donde a cada observación se le resta la media correspondiente a su estadio y estación:

[2] $Lobs_{ekm} - L_{ek} = R_e + b_e * C_{ekm} + \varepsilon_{ekm}$, donde L_{ek} es el promedio de los largos observados del estadio e en la estación k , R_e b_e son la ordenada y la pendiente correspondientes al estadio e .

De este modo se obtienen los parámetros necesarios para, en caso de resultar necesario, corregir las tallas medidas en función del grado de curvatura ya sea calculándolos para cada estación u obteniendo valores aplicables en general.

ESTIMACIÓN DE LAS DISTRIBUCIONES DE TALLAS

Una vez obtenidos los valores de las tallas se pudo estimar su distribución para cada especie y estadio en cada muestra. La extrapolación para obtener las distribuciones de tallas correspondientes a los estadios en la población estudiada, sus promedios y varianzas requiere combinar los datos de distintas muestras. En consecuencia y, dado que el número de ejemplares medido para cada estadio en cada muestra es arbitrario, mientras que la importancia relativa de cada estación depende del número de especímenes capturados, se hace necesario asignar un sistema de pesos a fin de obtener estimaciones de las distribuciones de densidad de interés.

El sistema de pesos a aplicar varió según la distribución a estimar e implicó tener en cuenta tanto el número de ejemplares medidos de cada estadio en cada estación, como la densidad estimada para cada estación. Los datos de densidad de cada estadio larval por estación fueron obtenidos en trabajos anteriores realizados sobre este material (Marschoff et al, 1998; Gallotti, 2004) y se encuentran en la **Tabla 3**.

Tabla 3– Densidad por estadio en cada una de las estaciones analizadas. Los mismos fueron referidos al total de la columna de agua y se expresan en número de individuos por metro cuadrado. Las columnas corresponden a las estaciones realizadas con el BIP E. L. Holmberg en 1995 (H5) y las filas a los estadios larvales de cada especie. EFRA (*Euphausia frigida* Adulto), EFRC1 (*Euphausia frigida* calyptopis I), EFRC2 (*Euphausia frigida* calyptopis II), EFRC3 (*Euphausia frigida* calyptopis III), EFRF1 (*Euphausia frigida* furcilia I), EFRF2 (*Euphausia frigida* furcilia II), EFRF3 (*Euphausia frigida* furcilia III), EFRF4 (*Euphausia frigida* furcilia IV), EFRF5 (*Euphausia frigida* furcilia V), EFRF6 (*Euphausia frigida* furcilia VI), EFRFJ (*Euphausia frigida* juvenil), ESUA (*Euphausia superba* adulto), ESUC1 (*Euphausia superba* calyptopis I), ESUC2 (*Euphausia superba* calyptopis II), ESUC3 (*Euphausia superba* calyptopis III), ESUF1 (*Euphausia superba* furcilia I), ESUF2 (*Euphausia superba* furcilia II), ESUF3 (*Euphausia superba* furcilia III), ESUF4 (*Euphausia superba* furcilia IV), ESUF5 (*Euphausia superba* furcilia V), ESUF6 (*Euphausia superba* furcilia VI), ETRC1 (*Euphausia triacantha* calyptopis I), ETRC2 (*Euphausia triacantha* calyptopis II), ETRC3 (*Euphausia triacantha* calyptopis III), ETRF1 (*Euphausia triacantha* furcilia I), ETRF2 (*Euphausia triacantha* furcilia II), ETRF3 (*Euphausia triacantha* furcilia III), ETRF4 (*Euphausia triacantha* furcilia IV), ETRJA (*Euphausia triacantha* juvenil-adulto), TMAA (*Thysanoessa macrura* adulto), TMAC1 (*Thysanoessa macrura* calyptopis I), TMAC2 (*Thysanoessa macrura* calyptopis II), TMAC3 (*Thysanoessa macrura* calyptopis III), TMAF1 (*Thysanoessa macrura* furcilia I), TMAF2 (*Thysanoessa macrura* furcilia II), TMAF3 (*Thysanoessa macrura* furcilia III), TMAF4 (*Thysanoessa macrura* furcilia IV), TMAF5 (*Thysanoessa macrura* furcilia V), TMAF6 (*Thysanoessa macrura* furcilia VI), TMAF7 (*Thysanoessa macrura* furcilia VII), TMAJ (*Thysanoessa macrura* juvenil), TMAJA (*Thysanoessa macrura* juvenil-adulto).

	H5295	H5296	H5297	H5299	H5300	H5302	H5303	H5304	H5307	H5309	H5310	H5313	H5315	H5316	H5325	H5326	H5327	H5328
EFRA	0.39	0.00	0.00	0.15	0.15	0.00	0.00	13.71	0.58	0.25	0.00	0.00	0.00	0.74	0.00	0.00	0.00	1.00
EFRC1	18.59	4.60	3.61	114.24	604.13	307.16	356.23	449.89	74.20	640.00	48.00	320.00	232.73	2.98	160.00	32.00	160.00	320.00
EFRC2	6.20	1.53	10.83	76.16	118.84	92.73	72.09	0.09	0.00	32.00	16.00	80.00	87.27	0.74	0.00	0.00	1.25	64.00
EFRC3	1.55	0.77	14.44	0.15	39.61	0.36	0.13	0.00	0.00	1.00	1.00	0.83	0.91	0.74	0.00	16.00	1.25	1.00
EFRF1	0.39	0.10	0.45	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.83	0.00	0.74	0.00	0.00	0.00	0.00
EFRF2	0.39	0.19	0.45	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.83	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
EFRF3	0.39	0.10	0.45	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.83	0.91	0.74	0.00	0.00	0.00	0.00
EFRF4	0.39	0.10	0.45	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
EFRF5	0.39	0.10	0.45	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
EFRF6	0.39	0.10	0.45	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.91	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
EFRJ	0.39	0.10	0.00	0.45	0.00	0.00	0.05	0.26	0.58	0.31	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ESUA	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ESUC1	765.42	9.20	0.00	723.54	623.93	1794.08	4851.45	4633.90	12521.74	19520.00	5552.00	10720.00	157.27	0.74	35520.93	4416.00	760.00	32.00
ESUC2	3895.40	136.48	10.83	1713.65	1020.08	7390.77	7255.96	1867.06	3023.77	8512.00	1968.00	3226.67	330.00	0.74	6353.62	560.00	740.00	352.00
ESUC3	1035.02	374.55	25.28	2437.18	1594.50	13748.12	4516.42	2519.40	463.77	4288.00	1504.00	2453.33	658.18	0.74	575.07	288.00	2300.00	1248.00
ESUF1	2017.36	273.73	0.45	3313.05	1762.86	8722.29	3532.56	7783.15	273.62	96.00	304.00	1360.00	872.73	5.96	104.35	144.00	3780.00	2944.00
ESUF2	5980.80	1324.93	0.45	4036.59	614.03	2521.06	1488.51	1012.26	0.58	1.00	160.00	346.67	640.00	20.86	27.83	128.00	9400.00	1728.00
ESUF3	4270.23	1015.93	0.45	3160.72	336.73	1182.29	1017.79	427.40	0.58	1.00	144.00	186.67	1076.36	26.81	1.74	208.00	5220.00	640.00
ESUF4	1828.33	304.40	0.45	1675.56	99.04	521.60	339.26	202.45	0.00	1.00	96.00	106.67	5818.18	14.90	0.87	688.00	1820.00	64.00
ESUF5	653.86	70.54	0.45	304.65	39.61	28.98	29.69	89.98	0.00	1.00	16.00	0.00	5469.09	20.86	0.87	1616.00	1220.00	0.00
ESUF6	34.09	10.73	0.45	76.16	9.90	0.00	4.24	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2414.55	41.71	6.96	1024.00	300.00	0.00
ETRC1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ETRC2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ETRC3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ETRF1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ETRF2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ETRF3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ETRF4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ETRJA	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
TMAA	0.39	0.10	0.00	0.15	0.15	0.00	0.00	6.41	0.00	0.38	0.00	0.00	0.91	2.23	0.00	2.00	0.00	0.00
TMAC1	0.39	0.10	0.45	0.15	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
TMAC2	0.77	0.19	0.45	0.30	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1.74	0.00	0.00	0.00
TMAC3	0.77	0.19	2.71	0.15	0.46	0.72	0.13	0.00	0.00	1.00	3.00	0.00	0.91	0.74	0.87	0.00	1.25	1.00
TMAF1	0.39	0.10	0.45	0.45	0.15	0.36	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.91	0.74	0.00	0.00	0.00	0.00
TMAF2	0.39	0.10	0.45	0.15	0.15	0.72	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.83	0.91	1.49	0.00	0.00	1.25	0.00
TMAF3	0.39	0.10	9.03	0.15	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	1.00	1.00	0.83	0.91	3.72	0.00	0.00	0.00	0.00
TMAF4	0.39	0.10	0.45	0.30	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.83	0.91	5.21	0.00	0.00	0.00	1.00
TMAF5	0.39	0.10	3.61	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.58	1.00	1.00	0.83	0.00	6.70	0.00	0.00	0.00	0.00
TMAF6	0.39	0.10	0.45	0.15	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.91	10.43	0.87	1.00	0.00	0.00
TMAF7	0.39	0.10	0.45	0.74	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.91	16.39	1.74	4.00	0.00	0.00
TMAJ	0.39	0.10	7.67	0.60	0.31	0.00	0.47	1.76	0.00	1.63	2.00	0.00	6.36	27.56	0.00	46.00	0.00	3.00
TMAJA	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

En cada una de las estaciones se midieron números variables de especímenes de cada una de las especies y estadios presentes. Los números de ejemplares medidos para cada estación se encuentran en la **Tabla 4**.

Tabla 4- Cantidad de ejemplares medidos en cada combinación de estadio, especie y estación. Las columnas corresponden a las estaciones realizadas con el “BIP E. L. Holmberg” en 1995 y las filas a los estadios larvales de cada especie.

	H5 295	H5 296	H5 297	H5 299	H5 300	H5 302	H5 303	H5 304	H5 307	H5 309	H5 310	H5 313	H5 315	H5 316	H5 325	H5 326	H5 327	H5 328	Total
EFRA	2	0	0	5	2	0	0	0	2	13	0	0	0	0	0	0	0	0	24
EFRC1	217	1931	96	51	147	34	53	41	15	53	21	29	12	3	31	0	4	25	2763
EFRC2	94	405	46	29	43	10	20	1	0	5	0	6	3	3	0	0	2	4	671
EFRC3	70	243	49	14	6	1	2	0	0	1	1	1	1	3	0	0	1	1	394
EFRF1	54	107	54	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	220
EFRF2	20	65	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	106
EFRF3	30	37	16	1	0	0	0	0	0	0	0	0	21	1	0	0	0	0	106
EFRF4	16	26	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	49
EFRF5	3	19	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28
EFRF6	4	10	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	24
EFRJ	3	12	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20
ESUA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	6
ESUC1	27	8	0	158	202	169	199	148	175	202	201	202	14	1	354	152	53	8	2273
ESUC2	194	145	43	265	198	199	204	152	159	208	202	204	31	2	359	83	78	25	2751
ESUC3	86	292	77	182	198	201	198	147	54	174	202	204	89	4	103	46	180	87	2524
ESUF1	151	334	126	231	202	198	199	149	42	79	183	152	51	3	16	16	179	101	2412
ESUF2	159	430	154	338	169	200	197	129	6	22	131	70	53	6	9	4	194	100	2371
ESUF3	347	426	143	189	29	100	77	25	1	10	40	2	49	4	5	1	203	15	1666
ESUF4	97	217	26	88	4	6	10	8	0	2	0	0	200	42	2	1	120	5	828
ESUF5	11	26	3	10	0	0	1	0	0	3	0	0	177	15	2	0	13	0	261
ESUF6	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	118	5	0	0	1	0	128
ETRC1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
ETRC2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
ETRC3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
ETRF1	0	44	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	45
ETRF2	1	27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28
ETRF3	0	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21
ETRF4	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
ETRJA	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11
TMAA	1	2	0	7	2	0	0	0	0	23	0	0	6	46	0	0	0	0	87
TMAC1	28	152	22	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	204
TMAC2	58	222	13	8	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	304
TMAC3	79	264	68	14	15	4	1	0	0	4	2	0	0	0	1	0	1	1	454
TMAF1	59	279	74	26	8	4	0	0	0	1	0	0	4	0	0	0	0	0	455
TMAF2	33	228	41	11	1	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	1	0	319
TMAF3	46	193	25	20	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0	0	0	289
TMAF4	27	132	22	14	0	0	0	0	0	1	0	1	1	4	0	0	0	1	203
TMAF5	56	149	28	16	0	0	0	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	0	254
TMAF6	20	93	12	21	0	0	1	0	0	0	0	0	8	3	1	0	0	0	159
TMAF7	154	298	37	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	512
TMAJ	239	326	164	32	2	0	0	0	0	38	1	0	2	14	0	0	0	0	818
TMAJA	21	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	51
Total	2713	7506	1674	2068	1529	1428	1465	1104	761	1157	1297	1189	1162	479	1208	629	1357	701	29427

Conceptualmente, los pesos a asignar pueden describirse como el número de especímenes presentes en el punto muestreado que son representados por cada uno de los especímenes en la submuestra medida.

El peso que corresponde a cada individuo medido se construye como:

$$P_{i,j,k} = \frac{D_{j,k}}{N_{j,k} \sum_j \sum_k \frac{D_{j,k}}{N_{j,k}}}$$

Donde $P_{i,j,k}$ es el peso que corresponde al i -ésimo individuo del estadio j medido en la estación k , $D_{j,k}$ es la densidad determinada para el estadio j en la estación k y $N_{j,k}$ es el número de ejemplares medidos del estadio j en la estación k .

Los valores que toman j y k se determinan de acuerdo a la distribución de tallas de larvas a estimar. Por ejemplo, para calcular el peso de la distribución de tallas de las larvas Calyptopes de *E. superba* en todo el muestreo, j toma los valores 13, 14 y 15 y k los valores 1 a 18. Los valores de D y N se obtienen de las **Tablas 3 y 4** respectivamente.

Una vez obtenidos los pesos correspondientes a las estaciones y estadios de interés se tienen tablas de frecuencias relativas de cada una de las tallas a las que se aplicaron técnicas de suavizamiento (Thompson y Tapia, 1990) para obtener curvas de densidad continuas, utilizando los programas desarrollados al efecto por el Instituto Antártico Argentino. El método consiste en calcular, para cada punto sobre el eje de las abscisas, un promedio pesado de las densidades observadas dentro de un intervalo, cuyo ancho se conoce como ancho de banda (h). Los pesos se adjudican según la distancia (medida sobre las tallas) a la que se encuentran del punto para el que se calcula el promedio pesado según una función (función Kernel) cuya integral en el intervalo definido por h es igual a 1. De este modo es posible estimar, para cada valor de talla la frecuencia relativa correspondiente.

En el análisis de las tallas en función de su posición geográfica se aplicó un sistema de pesos adicional adjudicando mayor peso a las estaciones más

próximas y corrigiendo este peso por la inversa de la densidad de las observaciones.

Utilizando esta metodología se obtuvieron estimaciones de la distribución de tallas en distintos puntos y a lo largo de transectas que fueron utilizadas para estudiar las posibles variaciones en las tallas que se presentan en asociación con frentes oceánicos y permiten obtener estimadores de las medias y varianzas.

La significación estadística de las diferencias observadas entre tallas promedio y su variabilidad se realizó utilizando técnicas de Análisis de Varianza (ANOVA) en un diseño anidado (Sokal y Rohlf, 1981). A diferencia del ANOVA de un factor el ANOVA anidado permite estudiar, para una especie y estadio dados, la variabilidad existente entre estaciones. En este caso, la estación es el factor anidado.

Sistemática

Identificación de las larvas a nivel específico.

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.

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. crystallophias*, *T. macrura*), Fevolden (1980) y Menshenina (1990) completaron la descripción de la serie larval de *E. crystallophias*. 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 método ya aplicado anteriormente por Frost (1939).

Si bien la región muestreada por Makarov es, en términos antárticos, relativamente limitada, pudo separar una serie larval capturada cerca de las costas que identificó como perteneciente a *E. crystallophias*. 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*.

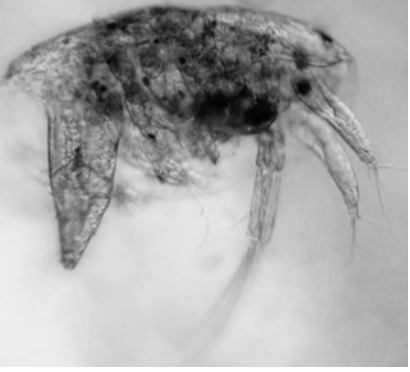
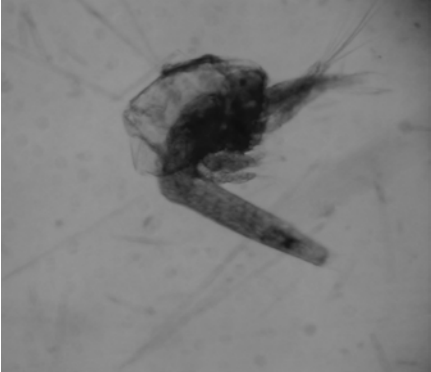
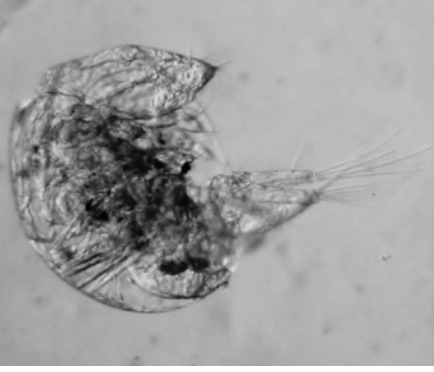
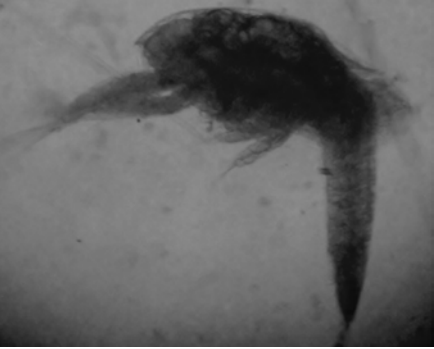

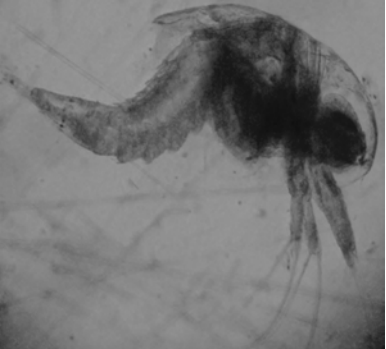
Asimismo ha sido necesario preparar una clave para la identificación del material que se incluye a continuación. Por distintas razones en esta clave no se han incluido los huevos y los estadios nauplius y metanauplius. Hasta el momento no se han detectado características morfológicas que permitan la identificación específica 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 ha sido necesario identificarlas utilizando descripciones originales.

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

Cabe aclarar que la clave preparada prevé hasta el estadio furcilia III de la especie *E. crystallophias*, por haberse encontrado individuos sólo hasta ese estadio.

La experiencia indica que para la determinación es de mayor facilidad establecer primero de que estadio larval se trata y luego utilizar una clave específica para determinar a qué especie pertenece. Por esta razón la clave se ha separado por estadios.

En la **Figura 27** se pueden observar comparativamente fotos de los estadios larvales más tempranos (calyptopis I a III) de las tres especies más abundantes (*Euphausia superba*, *Thysanoessa macrura* y *Euphausia frigida*). En cada fotografía se consignan algunas de las características que identifican a cada estadio de cada especie, así como el aumento utilizado.

<i>E. superba</i>	<i>T. macrura</i>	<i>E. frigida</i>
 <p>Calyptopis I: Pleon robusto. El caparazón alcanza casi o hasta la mitad del pleon. (50 x)</p>	 <p>Calyptopis I: Pleon delgado y largo. El borde del caparazón no supera el primer tercio del pleon. (50 x)</p>	 <p>Calyptopis I: Bordes anterior y posterior del caparazón redondeados. El caparazón alcanza o supera la parte central del pleon. (50 x)</p>
 <p>Calyptopis II: Caparazón comprimido lateralmente. El extremo anterior es aguzado. En el extremo posterior del cefalotórax aparecen rudimentos de toracópodos. (50 x)</p>	 <p>Calyptopis II: Pleotelson aproximadamente igual en largo al resto del pleon; se estrecha hacia el extremo posterior. El margen dorsal del caparazón es ligeramente convexo. (50 x)</p>	 <p>Calyptopis II: Caparazón globular, abultado. El extremo anterior es redondeado. Pleotelson más largo que el caparazón que cubre a lo sumo el primer segmento. El margen posterior del caparazón presenta una pequeña escotadura en el ángulo formado con el margen dorsal. No existen rudimentos de toracópodos. (50 x)</p>

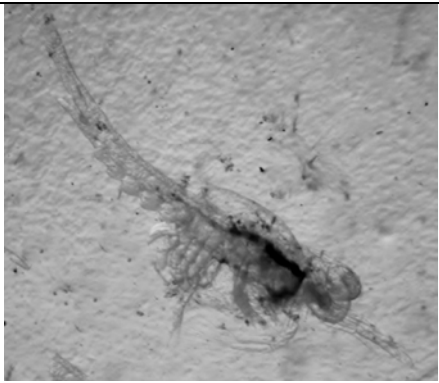
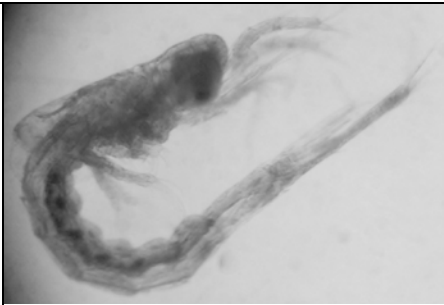
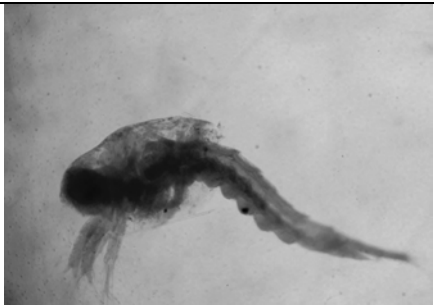
		
<p>Calyptopsis III: Rudimentos de los últimos toracópodos marcados. Los toracópodos desde el segundo al sexto no desarrollados completamente pero visibles y birramosos. Borde posterior del caparazón recto, pleon aproximadamente tan largo como el caparazón. (50 x)</p>	<p>Calyptopsis III: El largo del pleon aproximadamente duplica el del caparazón. (50 x)</p>	<p>Calyptopsis III: El extremo distal de los urópodos alcanza pero no supera la posición de las espinas laterales. (50 x)</p>

Figura 27- Cuadro comparativo con fotos de los estadios larvales más tempranos (calyptopsis I a III) de las tres especies más abundantes (*Euphausia superba*, *Thysanoessa macrura* y *Euphausia frigida*). En cada fotografía se consignan algunas de las características que identifican a cada estadio de cada especie, así como el aumento utilizado.

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 superba Dana, 1852

Euphausia triacantha Holt y Tattersall, 1906

Thysanoessa macrura Sars, 1885

CLAVE PARA LA DETERMINACIÓN ESPECÍFICA DE LARVAS DE EUFAUSIÁCEOS ESTUDIADOS EN ESTA TESIS

La siguiente clave se construyó a partir de las descripciones de Fraser (1936), Pertzova (1976), Fevolden (1980), Menshenina (1990) y Makarov (1979b).

CALYPTOPIS I

1 El margen del caparazón, con una única espina posterior, aproximadamente tan larga como su ancho en la base.....***E. triacantha***.

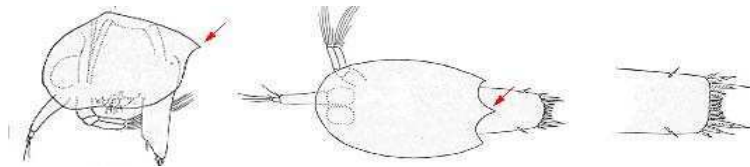


Figura 28- Calyptopis I de *E. triacantha* (Pertzova, 1976)

1' Margen del caparazón sin espinas2

2 Caparazón globular, abultado, pleon cilíndrico3

2' Caparazón comprimido lateralmente, pleon aplanado dorso centralmente...4

3 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. crystallophias***.



Figura 29- Calyptopis I de *E. crystallophias* (Fevolden, 1980)

3' Bordes anterior y posterior del caparazón redondeados, el caparazón alcanza o supera la parte central del pleon.....***E. frigida***.

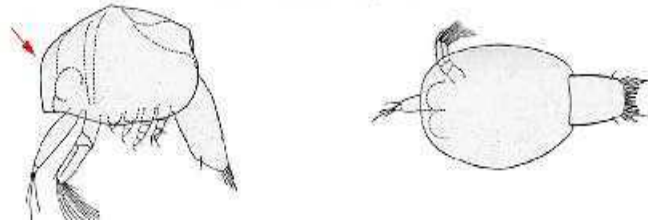


Figura 30- Calyptopsis I de *E. frigida* (Pertzova, 1976)

4 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 telson es ligeramente reducido en ancho a partir de las espinas laterales..... ***T. macrura***.



Figura 31- Calyptopsis I de *T. macrura* (Rustad, 1930)

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

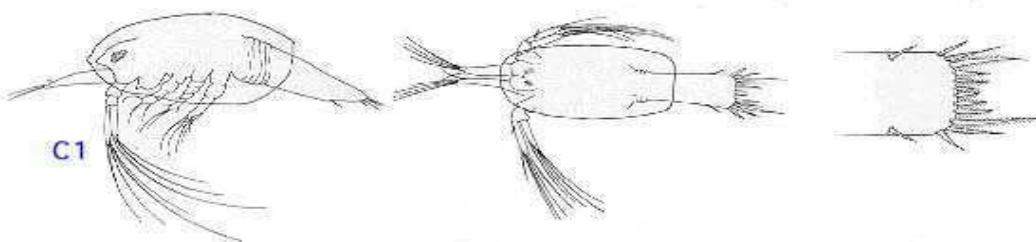


Figura 32- Calyptopsis I de *E. superba* (Fraser, 1936)

CALYPTOPIS II

1 Margen del caparazón, liso, forma una única espina posterior, aproximadamente tan larga como su ancho en la base..... **E. triacantha.**

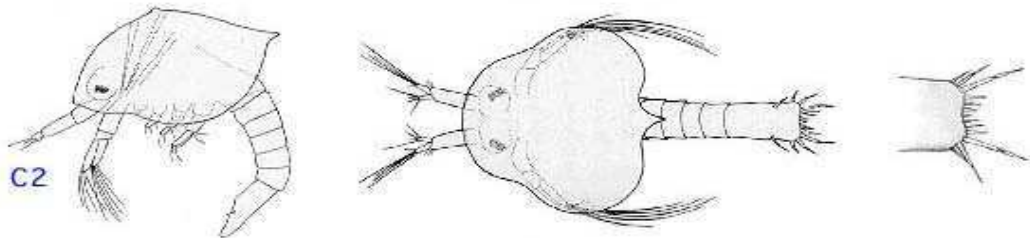


Figura 33- Calyptopis II de *E. triacantha* (John 1936 y Pertzova 1976)

1' Margen del caparazón liso, no forma espinas.....2

2 Pleon más largo que el cefalotórax.....3

2' Pleon igual o algo más corto que el resto del cuerpo.....4

3 Pleotelson aproximadamente igual en largo al resto del pleon; se estrecha hacia el extremo posterior. En vista lateral el margen dorsal del caparazón es ligeramente convexo.....**T. macrura.**

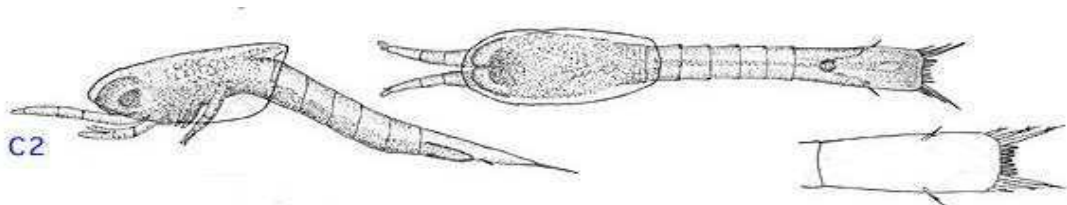


Figura 34- Calyptopis II de *T. macrura* (Rustad 1930 y Pertzova 1976)

3' Pleotelson más corto que el resto del pleon, ensanchado hacia el extremo posterior. Margen dorsal del caparazón recto.....**E. crystallophias.**

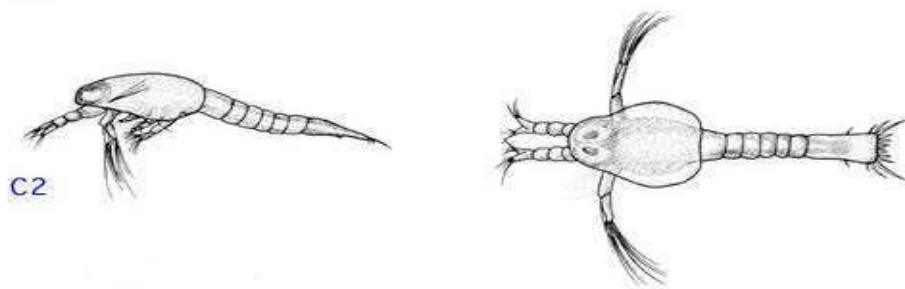


Figura 35- Calyptopis II de *E. crystallophias* (Fevolden, 1980)

4 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.....**E. frigida.**



Figura 36- Calyptopsis II de *E. frigida* (Pertzova, 1976)

4' Caparazón comprimido lateralmente. 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 aparece un bulto redondeado que corresponde a los rudimentos de los últimos toracópodos.....**E. superba.**

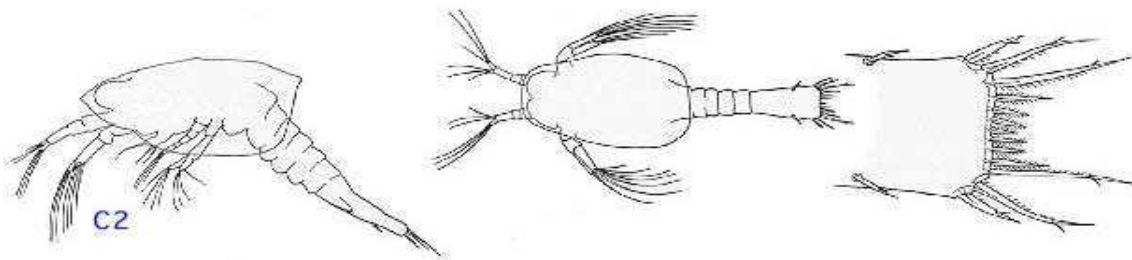


Figura 37- Calyptopsis II de *E. superba* (Fraser, 1936)

CALYPTOPIS III

1 Margen del caparazón, liso, forma una única espina posterior, aproximadamente tan larga como su ancho en la base..... ***E. triacantha***.

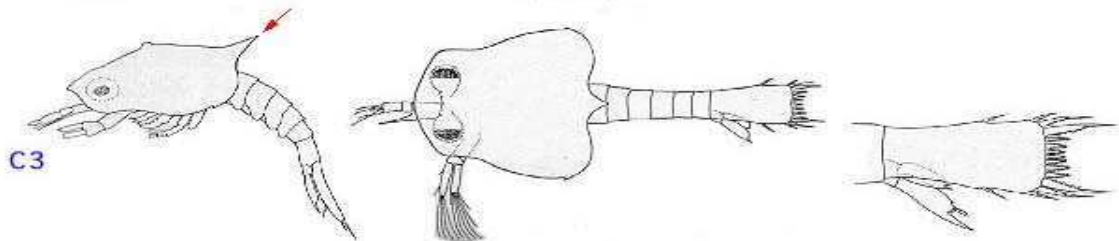


Figura 38- Calyptopis III de *E. triacantha* (John 1936 y Pertzova 1976)

1' Margen del caparazón liso, no forma espinas.....2

2 Rudimentos 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 caparazón. El extremo distal de los urópodos no alcanza la base de las espinas laterales del telson.....***E. superba***.

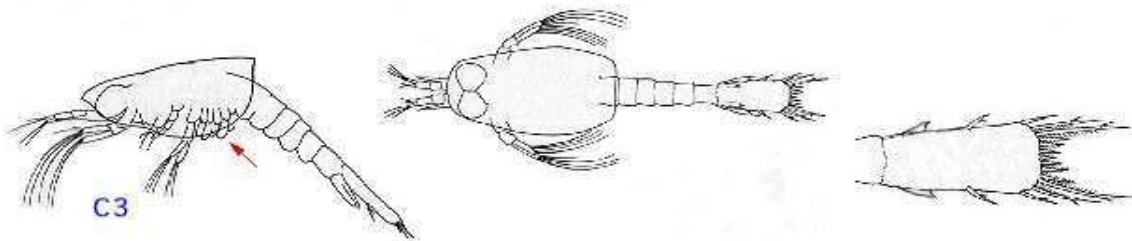


Figura 39- Calyptopis III de *E. superba* (Fraser, 1936)

2' Los toracópodos segundo a sexto no visibles.....3

3 Espinas laterales en la mitad posterior del telson.....4

3' Espinas laterales sobre la mitad del telson o en la mitad anterior del mismo. El largo del pleon aproximadamente duplica el del caparazón.....***T. macrura***.

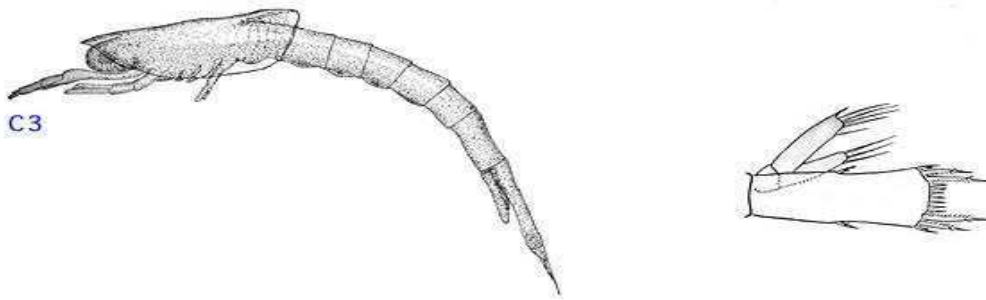


Figura 40- Calyptopis III de *T. macrura* (Pertzova, 1976 y Rustad 1930)

4 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. crystallophias***.

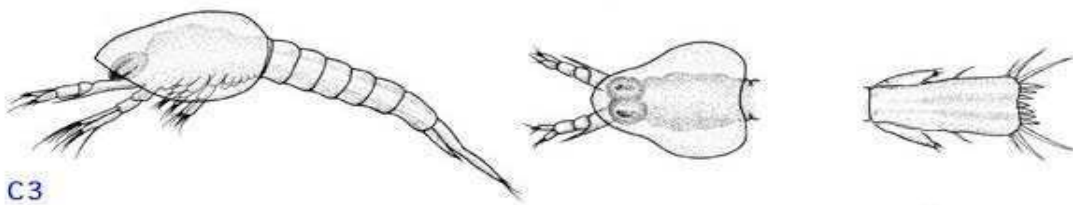


Figura 41- Calyptopis III de *E. crystallophias* (Fevolden, 1980)

4'El extremo distal de los urópodos alcanza pero no supera la posición de las espinas laterales. El largo del pleon aproximadamente tan largo como el caparazón***E. frigida***.

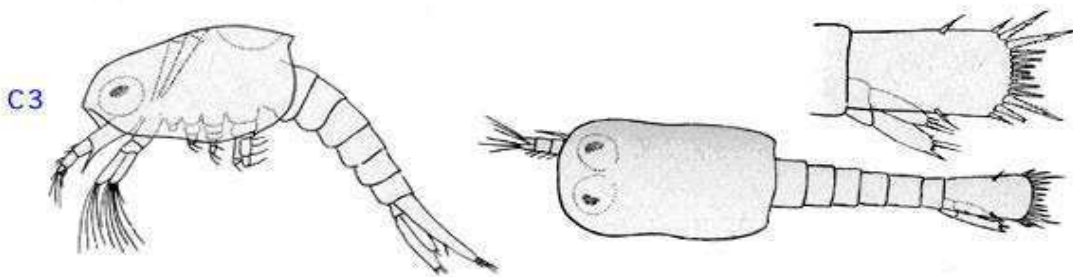


Figura 42- Calyptopis III de *E. frigida* (Pertzova 1976)

FURCILIAE

- 1 Caparazón con una sola espina en su margen posterior, existe una espina frontal y pueden existir espinas en el dorso de cada uno de los segmentos 3 a 5: ***E. triacantha***.....3
- 1' Margen del caparazón liso, sin espinas.....2

2 Espinas laterales 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 de diferente tamaño. **T. macrura**.....8

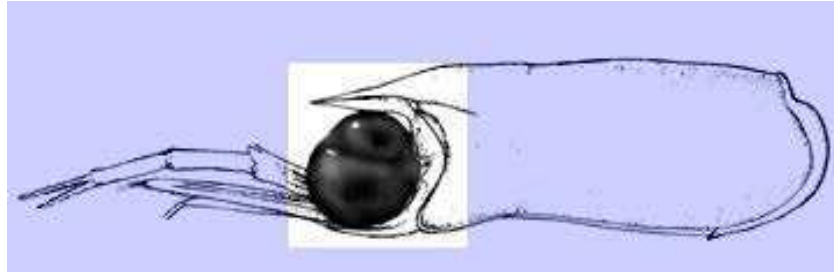


Figura 43- Ojo con constricción de *T. macrura*. Detalle del rostro (Baker, Boden y Brinton, 1990)

2' Espinas laterales en la mitad anterior del telson. Ojos redondos y homogéneos, sin constricciones.....9

3 Siete espinas terminales en el telson.4

3' Cinco o menos espinas terminales en el telson.5

4 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**.

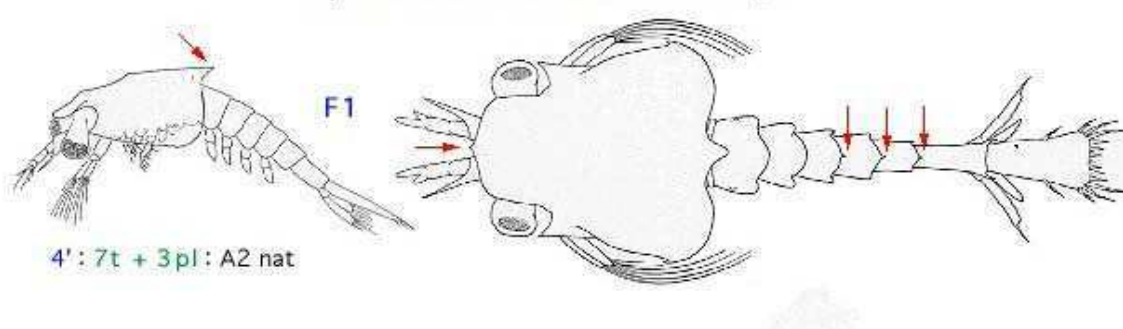


Figura 44- Furcilia I de *E. triacantha* (John, 1936 y Pertzova 1976)

4' Espinas en los segmentos 3 a 5 presentes, dirigidas hacia atrás.....6

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

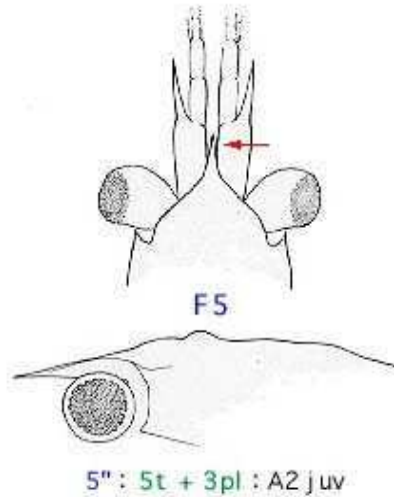


Figura 45- Furcilia V de *E. triacantha* (John, 1936)

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

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

6 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.**

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

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

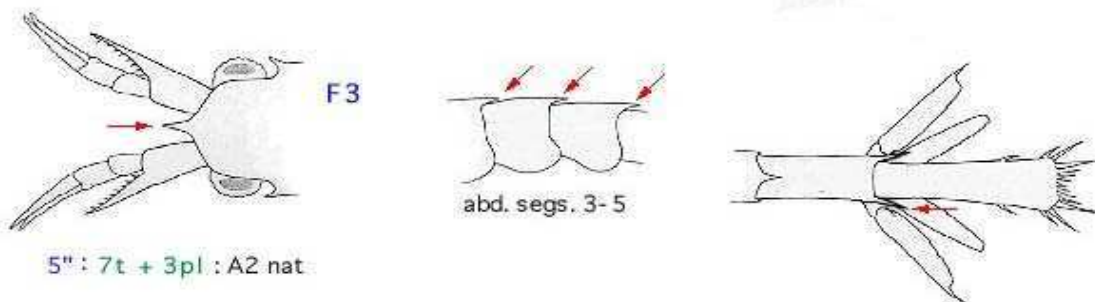


Figura 46- Furcilia III de *E. triacantha* (John, 1936 y Pertzova, 1976)

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

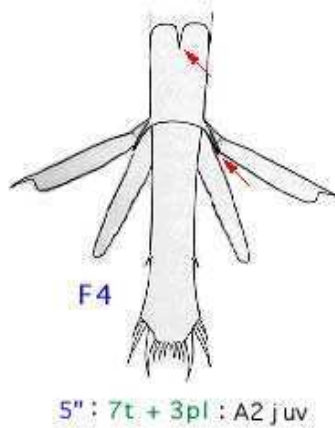


Figura 47- Furcilia IV de *E. triacantha* (John, 1936)

- 8 Siete espinas terminales en el telson. Endopodito de la antena no segmentado.....10
- 8' Cinco o menos espinas terminales en el telson. Cinco pares de pleópodos setosos. Endopodito de la antena segmentado.....11
- 9 Siete espinas terminales o algún par de pleópodos falta o es no setoso o el endopodito de la antena no segmentado (furciliae tempranas)14
- 9' Cinco o menos espinas terminales, todos los pleópodos setosos, endopodito de la antena segmentado (furciliae tardías).....15
- 10 Sin pleópodos setosos.....12
- 10' Cinco pares de pleópodos setosos.....13
- 11 Cinco espinas terminales en el telson: **Furcilia V.**

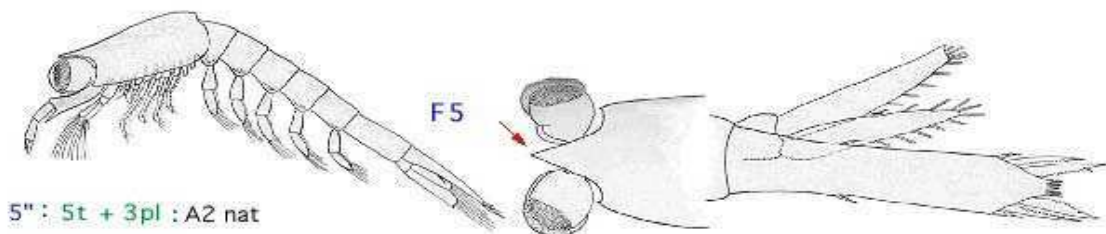


Figura 48- Furcilia V de *T. macrura* (Pertzova, 1976)

- 11'Tres espinas terminales en el telson: **Furcilia VI.**
- 11"Una espina terminal en el telson: **Furcilia VII.**

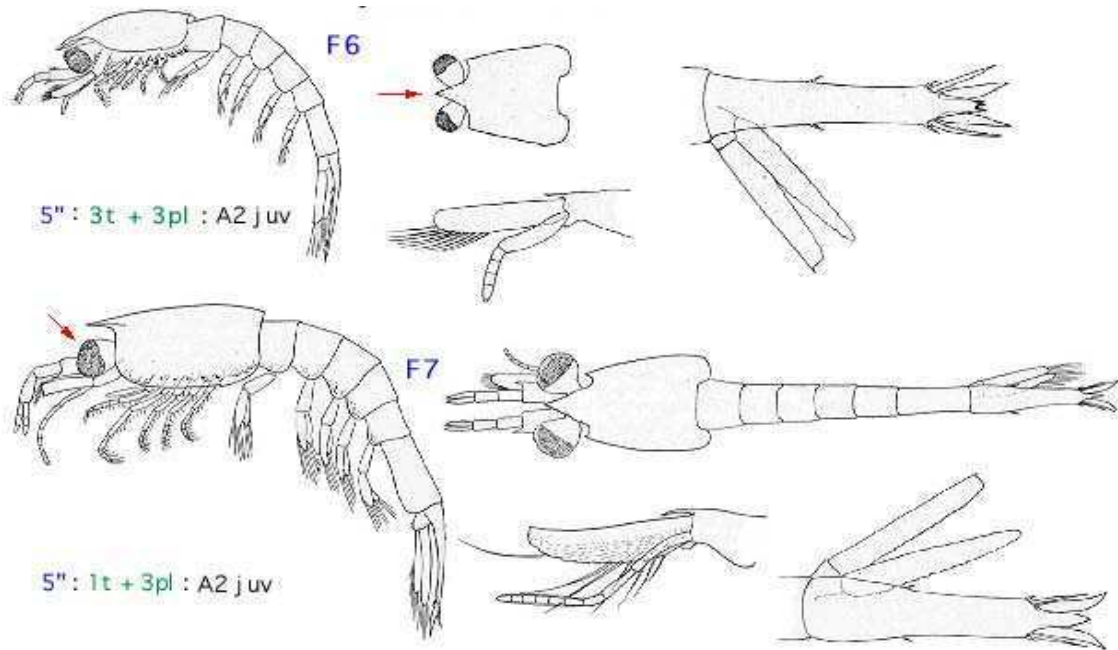


Figura 49- Furcilia VI y VII de *T. macrura* (Pertzova, 1976)

12 Sin pleópodos visibles externamente, pueden aparecer como rudimentos debajo de la cutícula: **Furcilia I.**

12' Hasta cinco pares de pleópodos no setosos: **Furcilia II.**

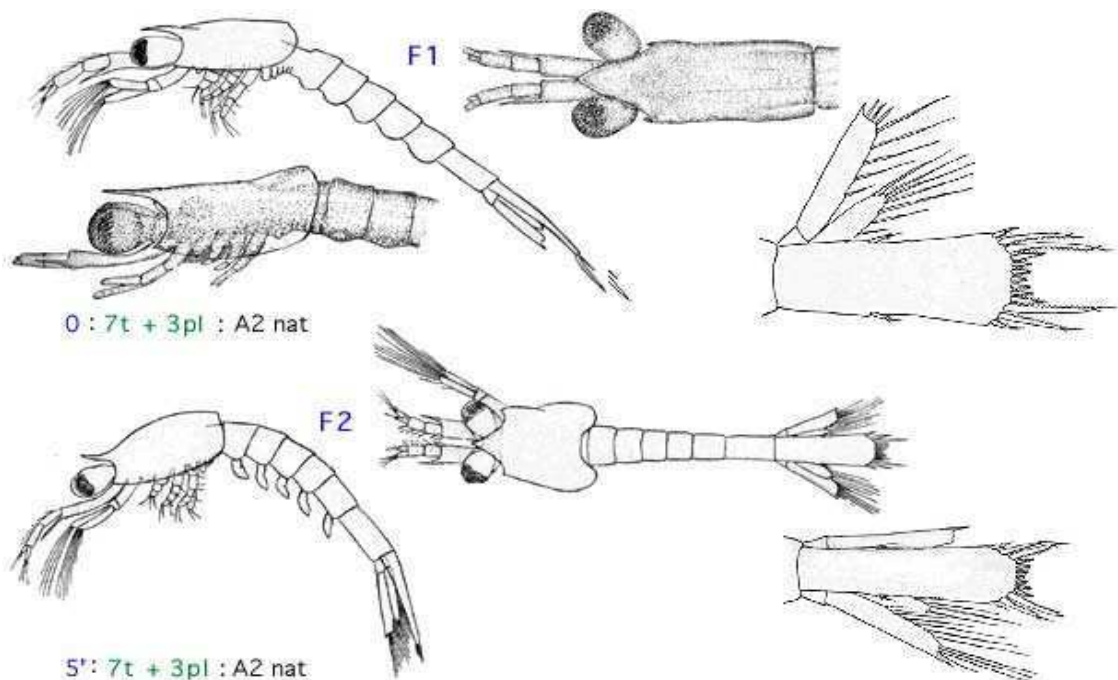


Figura 50- Furcilia I y II de *T. macrura* (Pertzova, 1976 y Rustad, 1930)

13 El par interior de espinas posterolaterales del telson no ensanchado: **Furcilia III.**

13' El par interior de espinas posterolaterales del telson ensanchado: **Furcilia IV.**

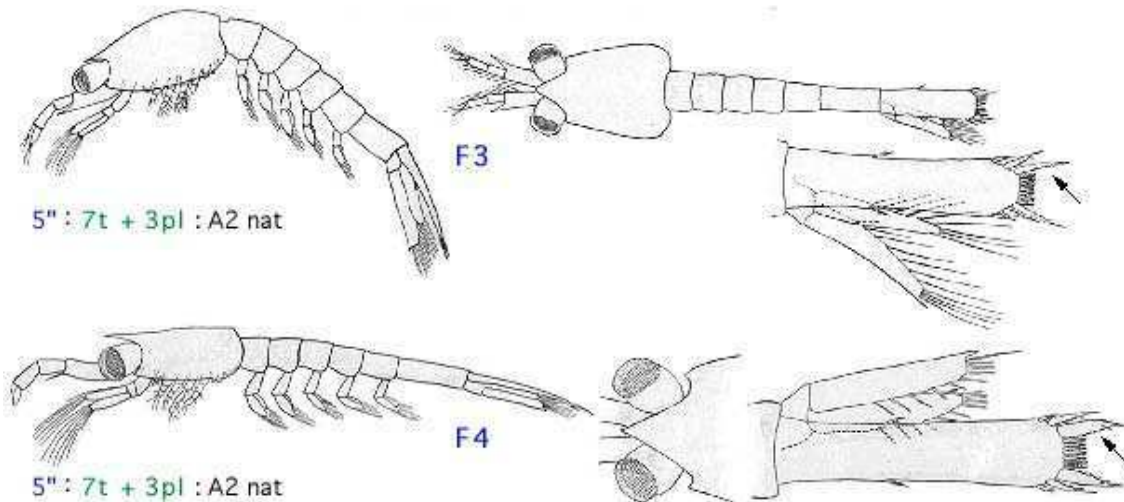


Figura 51- Furcillas III y IV de *T. macrura* (Pertzova, 1976)

- 14 Toracópodos de los pares II - VI birramosos, setosos. Telson ensanchado en el extremo posterior: ***E. superba***16
- 14' Al menos uno de los de los pares II - VI unirramoso.....17
- 15 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***.....21
- 15' Segmento distal del palpo mandibular más corto que la mitad del penúltimo segmento. El sexto par de toracópodos puede ser unirramoso. ***E. frigida***.....20
- 16 Hasta cinco pares de pleópodos no setosos: **Furcilia I.**
- 16' Cinco pares de pleópodos setosos, el par interior de las espinas posterolaterales del telson no ensanchado en la base: **Furcilia II.**

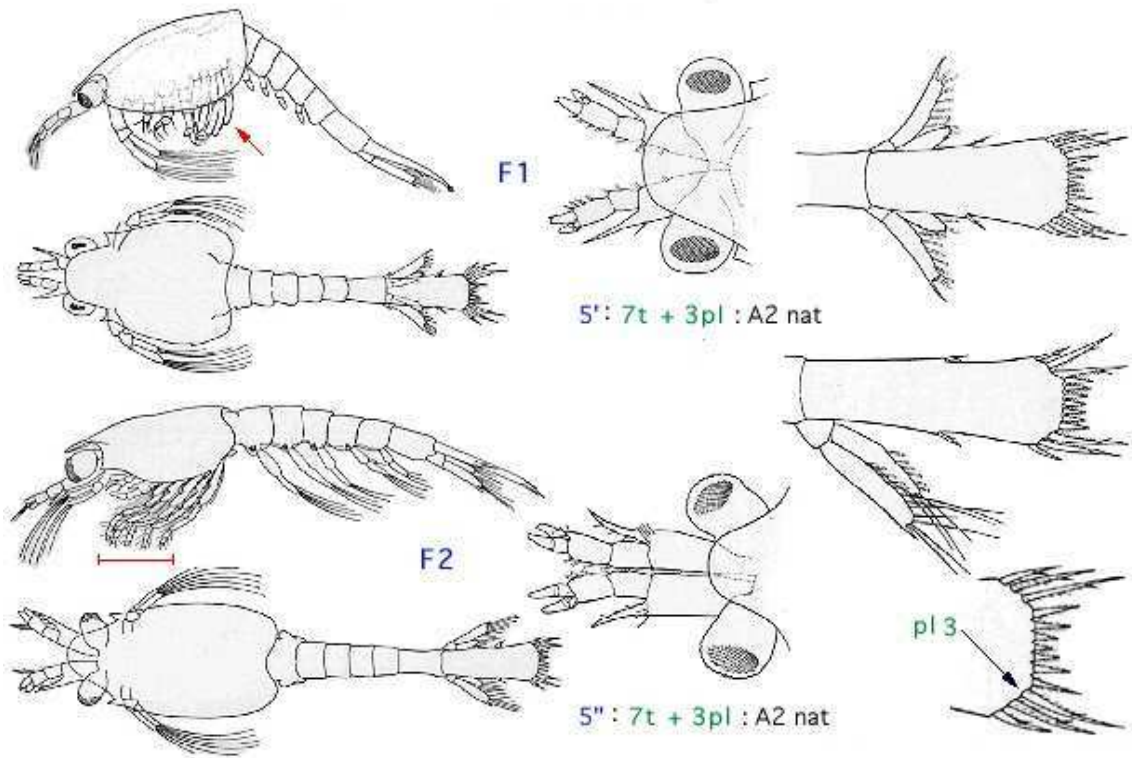


Figura 52- Furcilia I y II de *E. superba* (Fraser, 1936 y Pertzova, 1976)

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

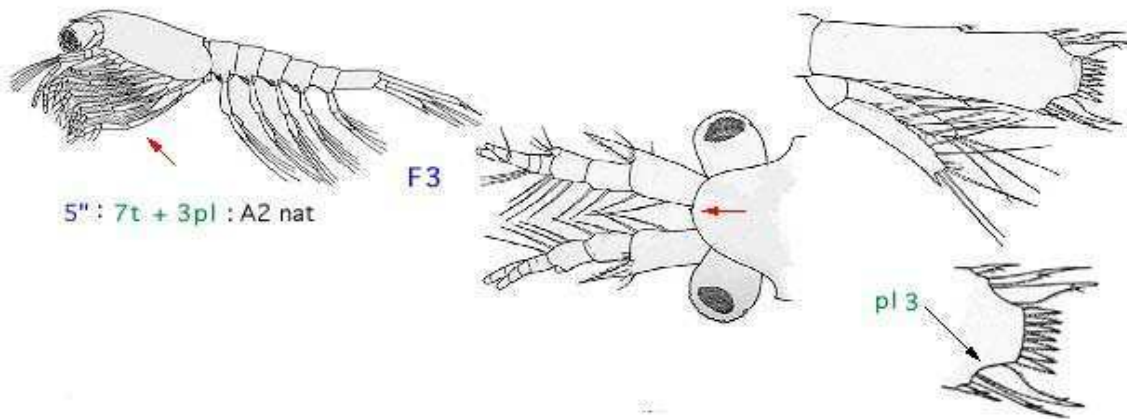


Figura 53- Furcilia III de *E. superba* (Fraser, 1936)

17 El telson se adelgaza hacia el extremo posterior; flagelo de la anténula más corto que el último segmento basal. El extremo distal de los urópodos alcanza pero no supera la posición de las espinas laterales: ***E. frigida***.....19

17' El telson se ensancha hacia el extremo posterior; flagelo de la anténula

tanto o más largo que el último segmento basal. El extremo distal de los urópodos supera la posición de las espinas laterales: ***E. crystallorophias***.....18

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

18' 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**.

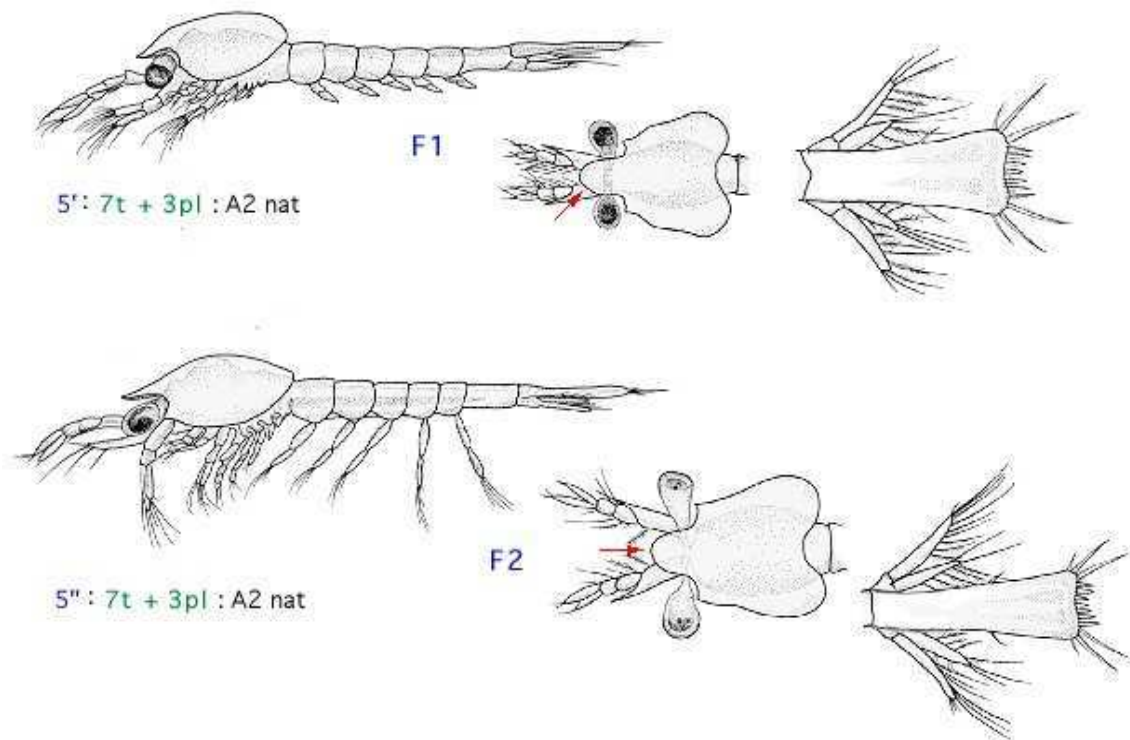


Figura 54- Furcilia I y II de *E. crystallorophias* (Fevolden, 1980)

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

19 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**.

19' 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**.

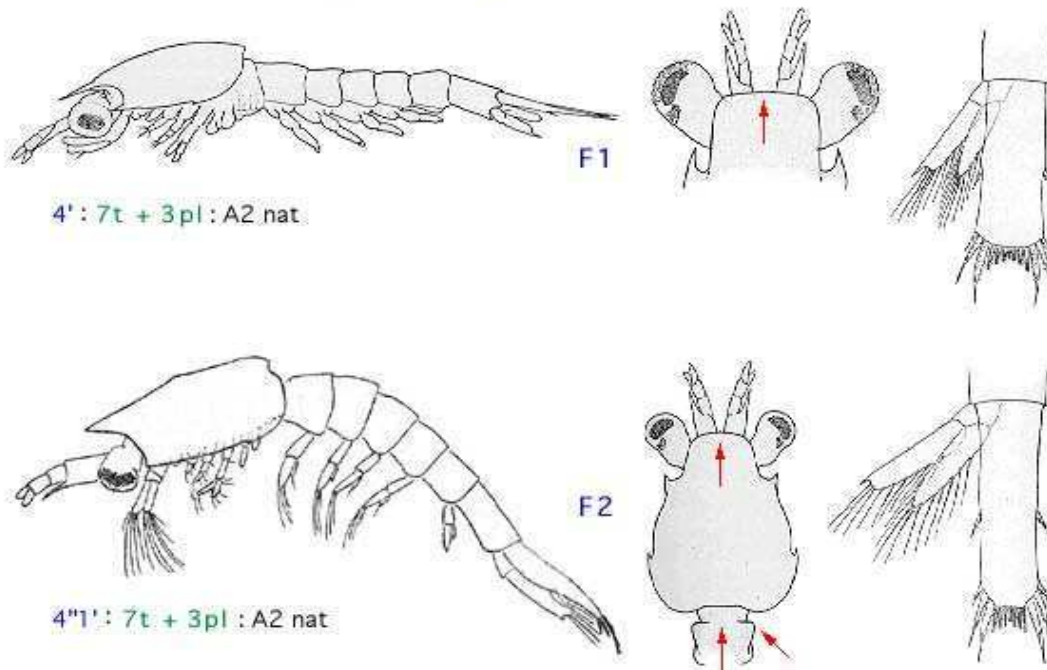


Figura 55- Furcilia I y II de *E. frigida* (John 1936 y Pertzova 1976)

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

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

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

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

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

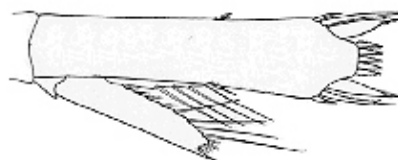
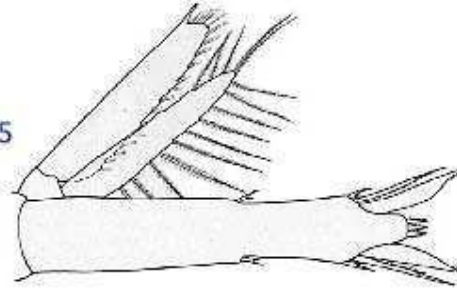


Figura 56- Furcilia IV de *E. superba* (Fraser, 1936)

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

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

F5



F6

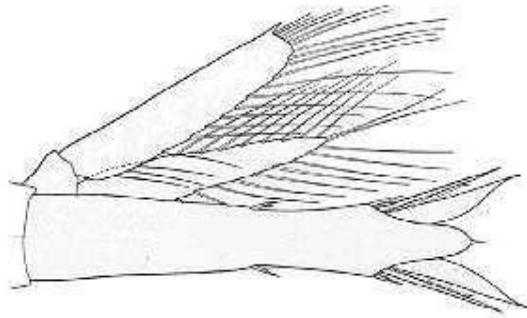


Figura 57- Furcillas V y VI de *E. superba* (Fraser, 1936)

RESULTADOS

Estadio mediana

El estadio mediana es una variable poblacional independiente de los diferentes instrumentos utilizados para el muestreo de plancton y un eficaz método para verificar hipótesis relacionadas con los mecanismos de dispersión de las especies más abundantes.

En este sentido se puede apreciar en las **Figuras 58, 59 y 61** que el estadio mediana de las distintas especies de eufausiáceos es menor en proximidades de los centros de dispersión. Esto ocurre especialmente para la especie *Euphausia superba* Dana en la Confluencia Weddell-Scotia (CWS).

En las figuras (**58 y 59**) se representa en las ordenadas el estadio mediana y en las abscisas la latitud. Asimismo se marca la posición de la CWS determinada por los datos de CTD (instrumento para medir la Salinidad, Temperatura y Profundidad) obtenidos en las mismas estaciones. Es notable como la curva que representa el estadio mediana en función de la latitud disminuye cerca de la CWS.

En la figura **60** se representan en el mapa las transectas utilizadas para diagramar las figuras **58 y 59**. Ambas transectas cortan perpendicularmente de norte a sur a la CWS y abarcan varias estaciones con el fin de visualizar mejor el comportamiento del estadio mediana con respecto a la latitud.

Y en la **Tabla 5** se detallan los datos de posición y mediana para las larvas Calyptopis 1, 2 y 3 de *E. superba* que sustentan el gráfico de la **Figura 61**, donde se puede observar que el estadio mediana va acompañando la trayectoria de la CWS y es menor en sus proximidades.

En la primera parte de la **Tabla 6**, los coeficientes negativos de los estadios mediana de calyptopes y de furciliae tempranas (furcilia I a III) de *E. superba* y los coeficientes negativos de los estadios mediana de calyptopes de *E. frigida*

en el Mar del Scotia indican una tendencia general de las larvas más jóvenes de ambas especies de predominar al sur del área muestreada.

Para confirmar esta tendencia, en la segunda parte de la **Tabla 6**, se puede observar que la asociación positiva con la latitud de las proporciones de los diferentes estadios (referidos a las capturas totales de las larvas tempranas) indica que, en *E. superba*, las larvas calyptopis I resultaron más abundantes en las estaciones más australes. Furciliae II y III muestran una relación inversa con la latitud, las mayores proporciones de estos estadios se encontraron en las estaciones del norte. Las proporciones de los estadios larvales de *E. frigida* muestran la misma tendencia. Estos resultados corroboran el rol de la CWS como un centro de dispersión donde emergerían las larvas calytopes I que, a medida que se desarrollan serían arrastradas hacia el norte.

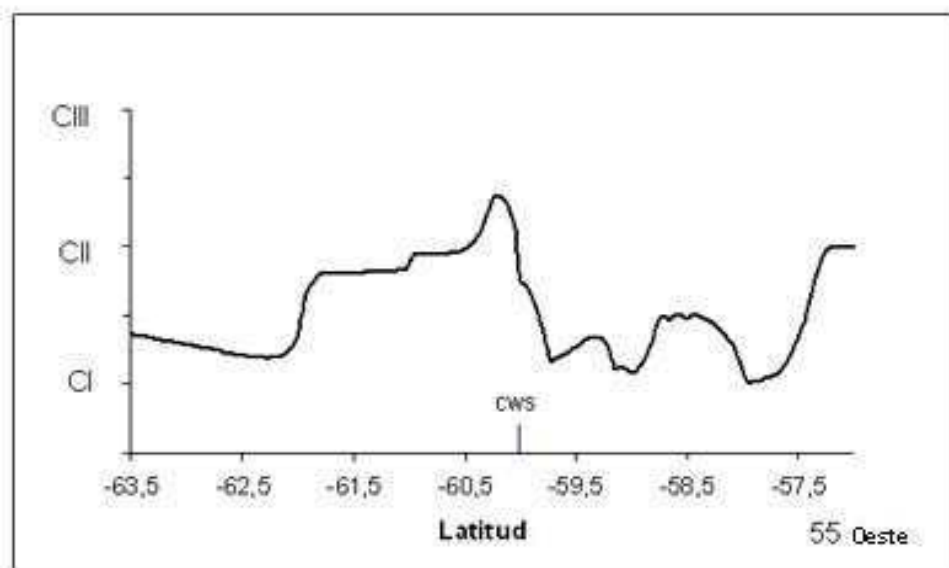


Figura 58- Transecta de 55° Longitud Oeste. Estadios mediana desde calytopis I a III de *E. superba* vs. Latitud. CWS (Confluencia Weddell-Scotia).

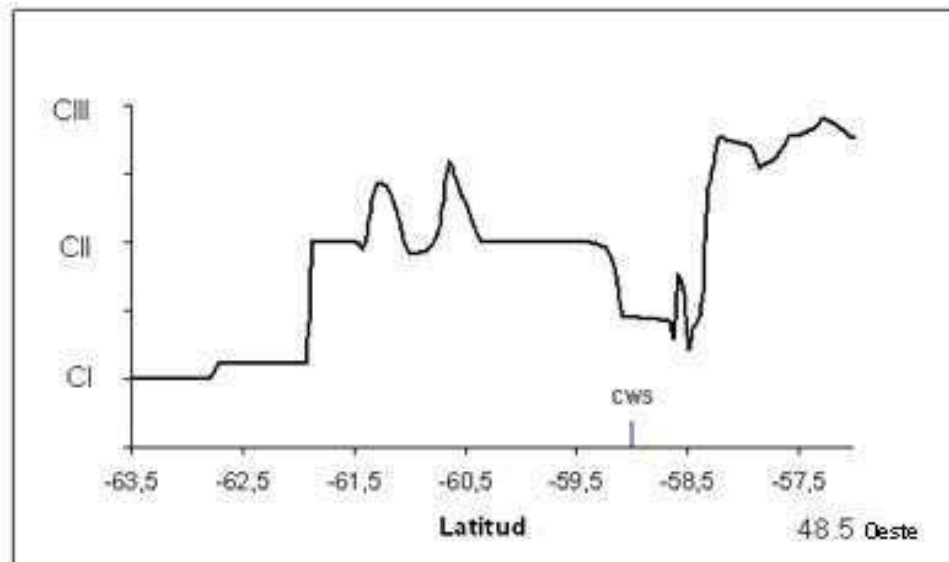


Figura 59- Transecta de 48.5° Longitud Oeste. Estadíos mediana desde calyptopis I a III de *Euphausia superba* vs. latitud.

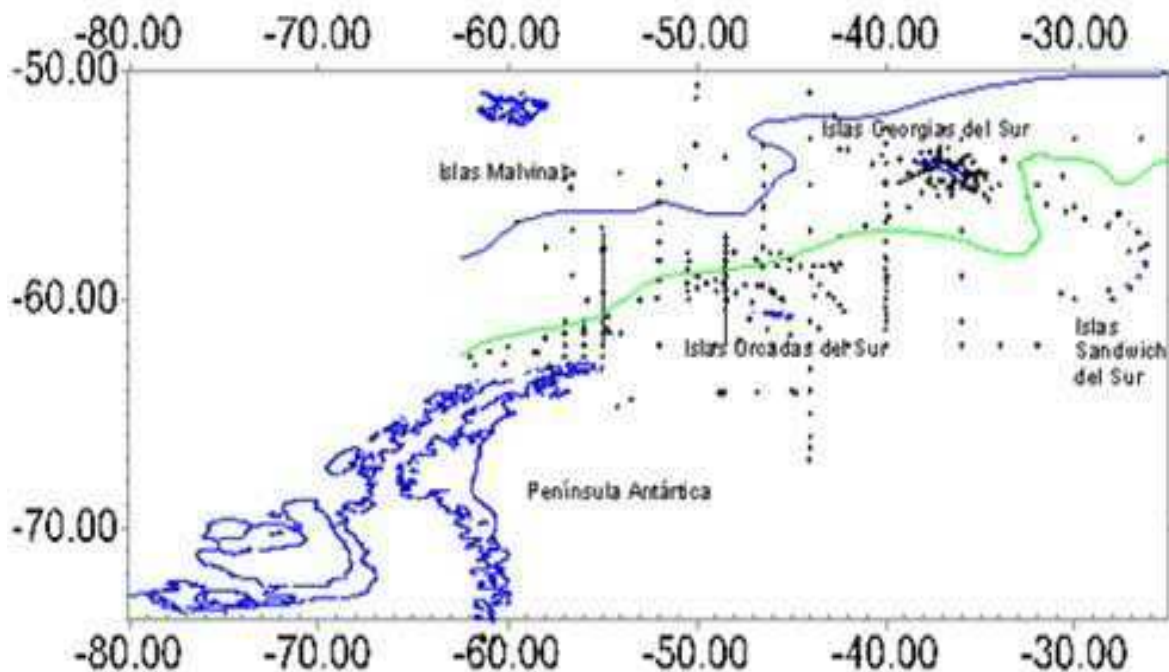


Figura 60- Ubicación de las transectas utilizadas en las **Figuras 58 y 59** y posición de las estaciones utilizadas para graficar la **Figura 61**. En el eje “x” se marca la longitud y en el eje “y” la latitud. Frente Polar (línea azul), Confluencia Weddell-Scotia según Orsi et al. 1995 (línea verde).

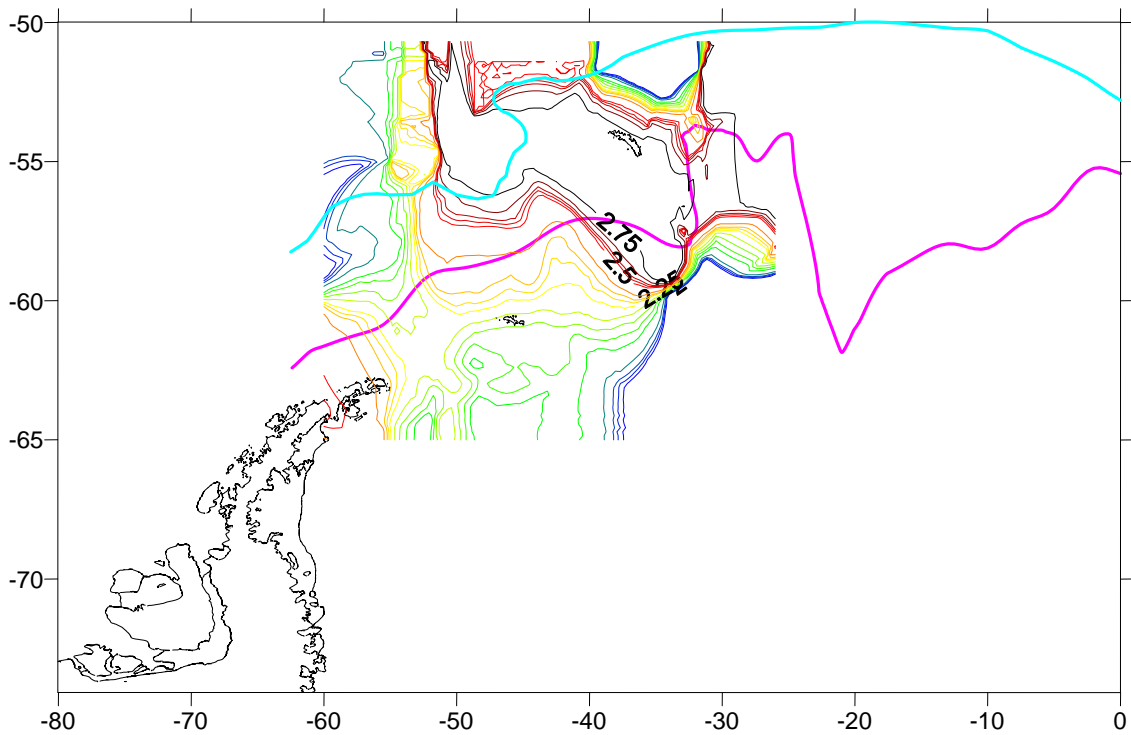


Figura 61- Aumento del estadio mediana de sur a norte siguiendo la disposición de la Confluencia Weddell-Scotia. Cálculo del estadio mediana en base a los estadios larvales calyptopis I a III de *Euphausia superba*. En fucsia está marcada la Confluencia Weddell - Scotia según Orsi et al., 1995 y en turquesa el Frente Polar. Las isolíneas de diferentes colores representan los distintos valores del estadio mediana. Están marcados el estadio mediana de **2.25, 2.5 y 2.75** con diferentes líneas de colores.

Tabla 5– Posición de las estaciones según coordenadas de latitud y longitud y estadio mediana de cada estación calculado para las larvas calyptopis I, II y III de *E. superba*. En la identificación de las estaciones, las abreviaturas corresponden a: H1 (BIP E. Holmberg 81), H4 (BIP E. Holmberg 94), H5 (BIP E. Holmberg 95), O9 (ARA Islas Orcadas 79) y W6 (Walther Herwig 76).

Longitud	Latitud	Estadios	Estación	Mediana	Longitud	Latitud	Estadios	Estación	Mediana
-47,43	-59,38	'SC1C3'	'H1001'	2,5	-49,49	-59,33	'SC1C3'	'H5327'	3,17
-46,13	-59,62	'SC1C3'	'H1002'	1,61	-48,99	-59,18	'SC1C3'	'H5328'	3,35
-45,08	-58,3	'SC1C3'	'H1004'	1,65	-49,97	-59	'SC1C3'	'H5329'	1,92
-45,1	-58,72	'SC1C3'	'H1005'	1,54	-49,97	-59	'SC1C3'	'H5330'	1,66
-43,38	-58,55	'SC1C3'	'H1006'	1,57	-37,4	-55,12	'SC1C3'	'H5345'	3,25
-43,5	-59,38	'SC1C3'	'H1007'	2,25	-59,52	-56,65	'SC1C3'	'O9001'	1,83
-47,22	-60,87	'SC1C3'	'H1013'	3,5	-57,98	-57,78	'SC1C3'	'O9002'	1,5
-42,43	-58,5	'SC1C3'	'H1014'	2,34	-55,83	-60,1	'SC1C3'	'O9004'	1,5
-42,47	-60,27	'SC1C3'	'H1015'	1,58	-48,8	-64,07	'SC1C3'	'O9011'	1,5
-42,73	-59,97	'SC1C3'	'H1016'	1,71	-28,2	-59,65	'SC1C3'	'O9018'	1,65
-42,67	-58,75	'SC1C3'	'H1017'	2,3	-27,73	-56,28	'SC1C3'	'O9021'	3,5
-42,92	-58,45	'SC1C3'	'H1018'	2,27	-30,65	-54,63	'SC1C3'	'O9022'	3
-43,02	-59,78	'SC1C3'	'H1019'	2,65	-38,82	-56,02	'SC1C3'	'O9030'	3,21
-43,78	-59,88	'SC1C3'	'H1020'	2,25	-55	-58	'SC1C3'	'W6120'	2,5
-43,8	-58,53	'SC1C3'	'H1021'	2,22	-55	-60,97	'SC1C3'	'W6124'	2,64
-44,52	-58,57	'SC1C3'	'H1022'	2,63	-54,6	-61,45	'SC1C3'	'W6125'	1,52
-45,45	-60,02	'SC1C3'	'H1023'	1,55	-55	-62	'SC1C3'	'W6126'	1,84
-45,6	-58	'SC1C3'	'H1024'	2,44	-58,63	-62,33	'SC1C3'	'W6127'	2,05
-45,6	-59,97	'SC1C3'	'H1025'	1,71	-58,38	-62,33	'SC1C3'	'W6128'	2
-45,73	-58,53	'SC1C3'	'H1026'	2,88	-57,83	-62,93	'SC1C3'	'W6130'	1,5
-46,03	-59,58	'SC1C3'	'H1027'	3,14	-57,73	-63,05	'SC1C3'	'W6132'	1,94
-46,77	-59,42	'SC1C3'	'H1028'	3,4	-60	-62,1	'SC1C3'	'W6142'	2,78
-46,88	-58,28	'SC1C3'	'H1029'	3,45	-58	-61,68	'SC1C3'	'W6144'	2,5
-47,07	-60,17	'SC1C3'	'H1030'	1,5	-56,97	-62	'SC1C3'	'W6147'	3,01
-47,77	-61,83	'SC1C3'	'H1031'	1,63	-55,98	-62	'SC1C3'	'W6148'	2,31
-47,95	-59,75	'SC1C3'	'H1032'	1,52	-56,97	-61	'SC1C3'	'W6155'	1,5
-48,02	-57,97	'SC1C3'	'H1033'	3,44	-57	-62,5	'SC1C3'	'W6158'	2,31
-48,49	-57,67	'SC1C3'	'H4124'	3,5	-55,02	-63	'SC1C3'	'W6161'	3,5
-48,49	-58	'SC1C3'	'H4125'	2,7	-54	-61,5	'SC1C3'	'W6165'	2,5
-48,47	-58,33	'SC1C3'	'H4126'	1,75	-54,98	-61,5	'SC1C3'	'W6166'	2,85
-48,5	-60	'SC1C3'	'H4131'	1,51	-55	-61,5	'SC1C3'	'W6168'	3,27
-48,5	-60,5	'SC1C3'	'H4132'	2,5	-52	-62	'SC1C3'	'W6169'	1,5
-39,98	-60,67	'SC1C3'	'H4138'	2,37	-45	-64	'SC1C3'	'W6176'	3,5
-40,01	-60,34	'SC1C3'	'H4139'	2,78	-44	-65	'SC1C3'	'W6188'	1,5
-40	-60,01	'SC1C3'	'H4140'	2,65	-44	-64	'SC1C3'	'W6189'	2,5
-40	-59,67	'SC1C3'	'H4141'	2,82	-44	-63,05	'SC1C3'	'W6190'	1,5
-39,99	-59,33	'SC1C3'	'H4142'	2,37	-44	-62	'SC1C3'	'W6193'	1,5
-39,97	-59	'SC1C3'	'H4143'	2,61	-52	-57,5	'SC1C3'	'W6217'	2,24
-40,01	-58,66	'SC1C3'	'H4144'	2,57	-52	-58,3	'SC1C3'	'W6218'	1,58
-40,01	-58,17	'SC1C3'	'H4145'	3,13	-46,5	-59,42	'SC1C3'	'W6240'	2,4
-36,49	-55,29	'SC1C3'	'H4188'	3,5	-46,5	-58,58	'SC1C3'	'W6241'	1,82
-39	-54,78	'SC1C3'	'H4195'	3,5	-46,5	-57,75	'SC1C3'	'W6242'	2
-38,53	-54,61	'SC1C3'	'H4197'	3	-46,5	-56,85	'SC1C3'	'W6243'	1,79
-48,5	-57,61	'SC1C3'	'H5295'	2,54	-46,5	-56	'SC1C3'	'W6244'	3,44
-48,51	-57,98	'SC1C3'	'H5296'	3,31	-44,02	-50,98	'SC1C3'	'W6267'	2,5
-48,52	-58,32	'SC1C3'	'H5297'	3,29	-44	-53	'SC1C3'	'W6270'	2,5
-48,62	-58,68	'SC1C3'	'H5299'	3	-44	-55	'SC1C3'	'W6276'	3,25
-48,52	-58,98	'SC1C3'	'H5300'	2,98	-44	-57	'SC1C3'	'W6278'	2,5
-48,61	-59,29	'SC1C3'	'H5302'	3,17	-43,98	-59	'SC1C3'	'W6283'	1,79
-48,48	-59,64	'SC1C3'	'H5303'	2,48	-42	-62	'SC1C3'	'W6288'	1,97
-48,39	-60,02	'SC1C3'	'H5304'	1,97	-40	-62	'SC1C3'	'W6289'	1,83
-50,44	-59,99	'SC1C3'	'H5307'	1,64	-40	-61	'SC1C3'	'W6292'	1,5
-50,48	-59,67	'SC1C3'	'H5309'	1,83	-40	-57,5	'SC1C3'	'W6297'	1,5
-50,51	-59,33	'SC1C3'	'H5310'	1,81	-40	-56,67	'SC1C3'	'W6298'	2,25
-50,49	-58,66	'SC1C3'	'H5313'	1,76	-36,02	-53,02	'SC1C3'	'W6306'	1,5
-50,42	-58,33	'SC1C3'	'H5315'	3,13	-36	-57	'SC1C3'	'W6310'	1,25

-48,97	-59,67	'SC1C3'	'H5325'	1,6	-36	-62	'SC1C3'	'W6317'	1,6
-49,99	-59,5	'SC1C3'	'H5326'	1,6	-30	-56	'SC1C3'	'W6336'	1,5

Tabla 6- Coeficiente de correlación por rangos de Spearman entre las variables analizadas y la latitud (coeficiente H). Resultados significativos en negrita ($\alpha=0.05$). Calyptopes: calyptopis I a calyptopis III. Furciliae tempranas: furcilia I a furcilia III.

	<i>E. superba</i>			<i>E. frigida</i>		
	H	n	P	H	n	P
<i>Estadio Mediana de calyptopes</i>	-0.57	18	0.010	-0.76	18	0.001
<i>Estadio Mediana de furciliae tempranas</i>	-0.73	18	0.001	0.43	7	>0.05
<i>Talla calyptopis I</i>	-0.09	16	>0.05	-0.17	18	>0.05
<i>Talla calyptopis II</i>	0.16	18	>0.05	-0.20	13	>0.05
<i>Talla calyptopis III</i>	0.41	18	>0.05	-0.30	10	>0.05
<i>CalyptopisI / (Calyptopes + Furciliae Tempranas)</i>	0.74	18	0.001	0.79	18	0.001
<i>CalyptopisII / (Calyptopes + Furciliae Tempranas)</i>	0.19	18	>0.05	-0.65	18	0.005
<i>CalyptopisIII / (Calyptopes + Furciliae Tempranas)</i>	-0.12	18	>0.05	-0.68	18	0.005
<i>FurciliaI / (Calyptopes + Furciliae Tempranas)</i>	-0.13	18	>0.05	-0.61	18	0.005
<i>FurciliaII / (Calyptopes + Furciliae Tempranas)</i>	-0.61	18	0.005	-0.46	18	0.050
<i>FurciliaIII / (Calyptopes + Furciliae Tempranas)</i>	-0.67	18	0.005	-0.72	18	0.001

Las larvas se desarrollan a medida que se alejan de la zona de la CWS (su lugar de nacimiento) acarreadas por las corrientes oceánicas. Por este motivo la proporción de los diferentes estadios larvales es un indicador del proceso de desarrollo ya que encontramos estadios larvales más tempranos cerca de la CWS y estadios más desarrollados alejados de esta. En la **Figura 62** podemos observar un ejemplo de esto, ya que la proporción de larvas calyptopis I es mayor que la de calyptopis II y III en la zona de la CWS y disminuye hacia el norte ya que las mismas van mudando de estadio a medida que se alejan de la zona. En la figura se representa la proporción de larvas calytopes en función de la latitud.

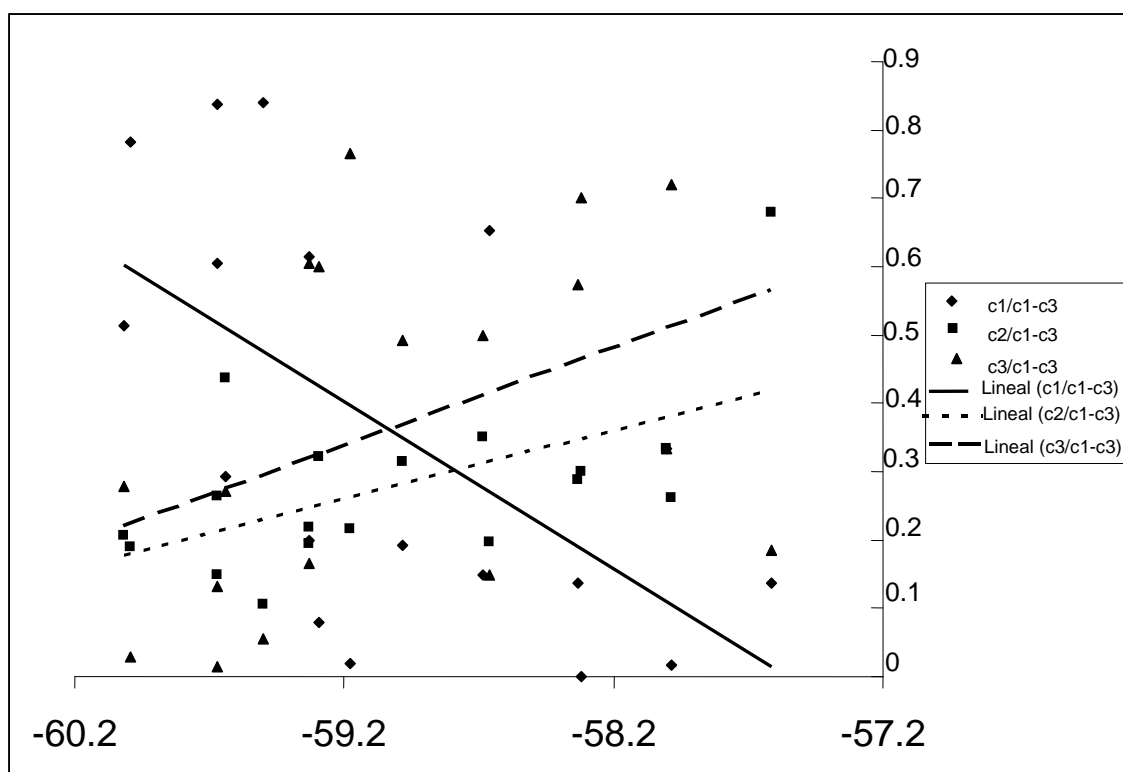


Figura 62- Asociaciones entre la proporción de diferentes estadios larvales de *E. superba* según la latitud. Las muestras fueron obtenidas entre los 48° y 50° W. C1 (calyptopis I), C2 (calyptopis II) y C3 (calyptopis III).

Eje X: Latitud

Eje Y: Proporción entre estadios larvales

En las **Figuras 63 y 64** y en la **Tabla 7** se puede visualizar cómo las larvas de

E. crystallophias se encuentran dentro de la zona de plataforma. Durante los muestreos realizados por el crucero BIP E. L. Holmberg 1994 algunas fueron encontradas alejadas de la plataforma, evento probablemente asociado con desprendimientos de hielo.

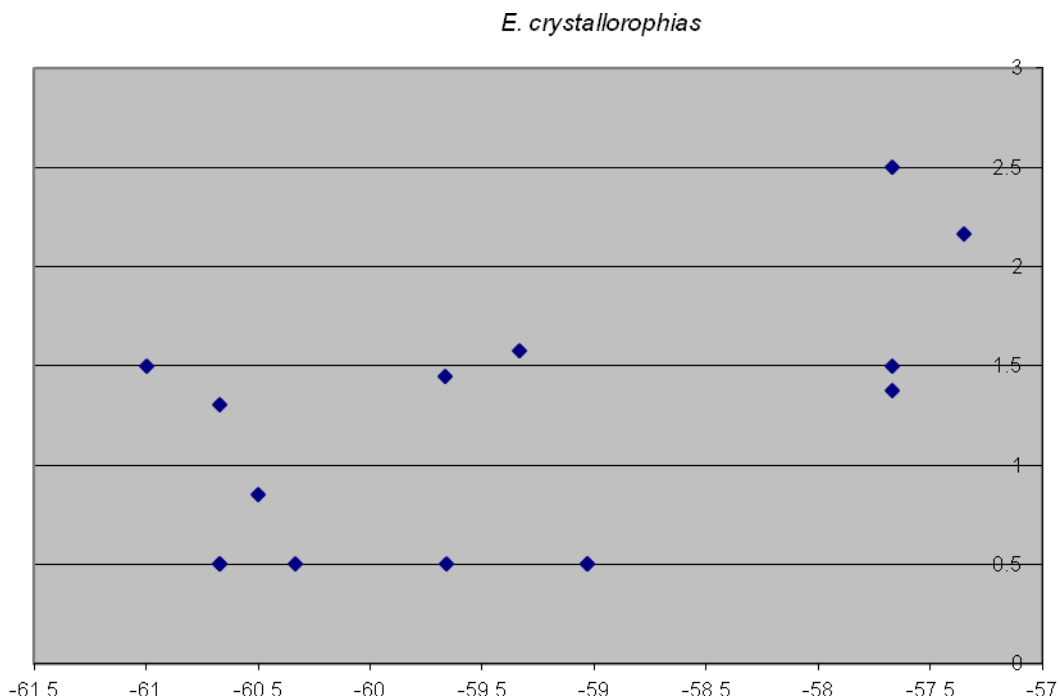


Figura 63- Estadio mediana para las larvas calytopes de la especie *E. crystallophias*. En las ordenadas se representa el estadio mediana y en las abscisas la latitud.

Tabla 7– Estadio mediana de las larvas calytopes de *E. crystallophias* según la estación. Los datos corresponden al crucero BIP E. L. Holmberg 1994. Durante dicho crucero se realizó el muestreo a distintas profundidades: Red 1, desde 50 a 0m.; Red 2, desde 100 a 0m.; y Red 3, desde 150 a 0 m.

Longitud	Latitud	Estación	Red	Mediana
-48,505	-59,66	H4130	3	0,5
-39,98	-60,67	H4138	1	0,5
-48,4917	-59,0333	H4129	2	0,5
-48,4917	-59,0333	H4129	1	0,5
-40,0083	-60,3367	H4139	2	0,5
-39,98	-60,67	H4138	2	0,5
-48,5017	-60,5	H4132	3	0,85
-39,98	-60,67	H4138	3	1,306
-48,49	-57,6698	H4124	3	1,375
-40,0005	-59,6667	H4141	1	1,4453
-39,9967	-60,9967	H4136	1	1,5
-48,49	-57,6698	H4124	1	1,5
-39,995	-59,333	H4142	1	1,5741

-48,484	-57,3482	H4123	2	2,1667
-48,49	-57,6698	H4124	2	2,5

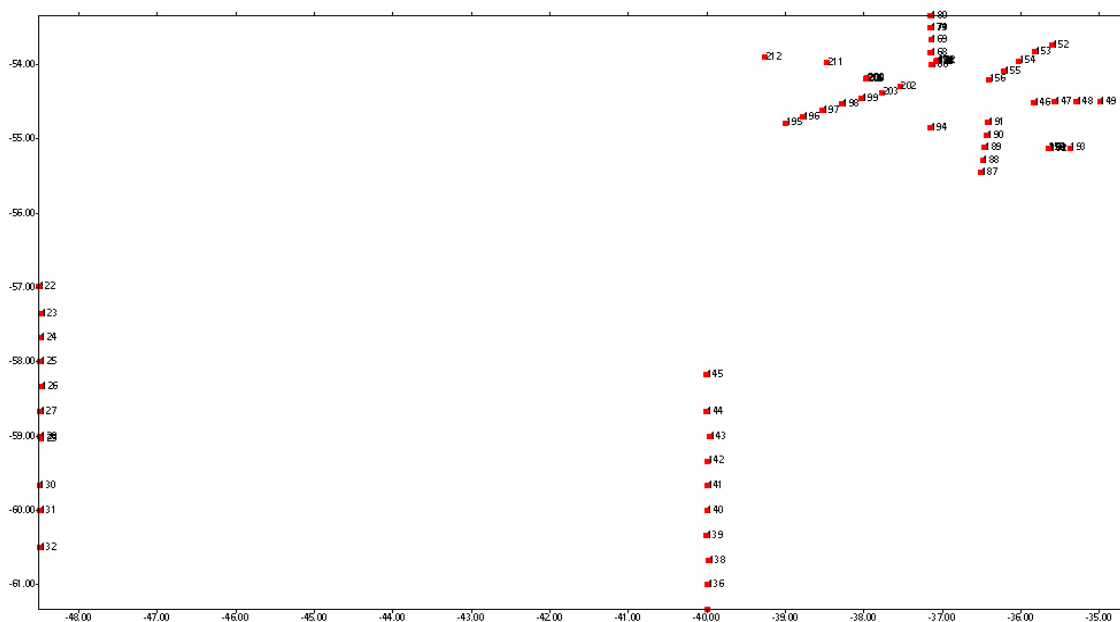


Figura 64- Mapa con la ubicación de las estaciones del crucero BIP E. L. Holmberg 1994. En las ordenadas se encuentra representada la latitud y en las abscisas la longitud.

Técnica de medición

Se aplicó una técnica que permite medir larvas en grandes cantidades y analizar las distribuciones de densidad de tallas en relación con las condiciones locales y con los movimientos de masas de agua. Se realizaron un total de 22.838 mediciones de larvas de las especies *E. superba*, *E. frigida*, *E. triacantha* y *Thysanoessa macrura* durante un período de más de seis meses en el laboratorio (**Tablas 8 y 9**). Las mediciones se realizaron durante el año 2010 sobre las muestras de la campaña del BIP Eduardo L. Holmberg de 1995 (**Figura 63**). Hasta el año 2010 las muestras de 1995 eran las más recientes y mejor conservadas con que se contaba.

Tabla 8- Número de mediciones utilizadas por estadio y especie. En las columnas se ubican los estadios larvales desde calyptopis I hasta furcilia VII y en las filas las distintas especies.

	C I	C II	C III	F I	F II	F III	F IV	F V	F VI	F VII	Total
<i>E. frigida</i>	2763	671	394	220	106	106	49	28	24	***	4361
<i>E. superba</i>	2273	2751	2524	2412	2371	1666	828	261	128	***	15214
<i>E. triacantha</i>	2	3	2	45	28	21	9	***	***	***	110
<i>T. macrura</i>	204	304	454	455	319	289	203	254	159	512	3153

Tabla 9- Número total de larvas de *E. superba* medidas por estación. Las estaciones corresponden a la campaña del BIP E. L. Holmberg realizada en el verano de 1995. Son identificadas por número y posición geográfica.

Estación	Latitud	Longitud	Número de individuos
H5295	57°36'42.84"S	48°29'59.28"W	2141
H5296	57°58'56.28"S	48°30'37.08"W	6840
H5297	58°19'7.68"S	48°30'55.80"W	1213
H5299	58°40'54.48"S	48°37'14.52"W	1720
H5300	58°58'53.40"S	47° 8'44.08"W	1223
H5302	59°17'40.20"S	48°36'33.12"W	1126
H5303	59°38'17.16"S	48°28'34.68"W	1162
H5304	60° 0'6.96"S	48°23'6.72"W	800
H5307	59°59'26.16"S	50°26'31.92"W	452
H5309	59°40'5.16"S	50°28'50.16"W	768
H5310	59°19'55.92"S	50°30'32.76"W	986
H5313	58°39'31.68"S	50°29'29.76"W	876

H5315	58°19'55.20"S	50°25'21.00"W	839
H5316	58° 0'11.88"S	50°29'18.96"W	103
H5325	59°40'15.24"S	48°58'19.20"W	883
H5326	59°30'1.80"S	49°59'21.12"W	303
H5327	59°19'46.20"S	49°29'21.48"W	1030
H5328	59°10'31.08"S	48°59'27.96"W	373

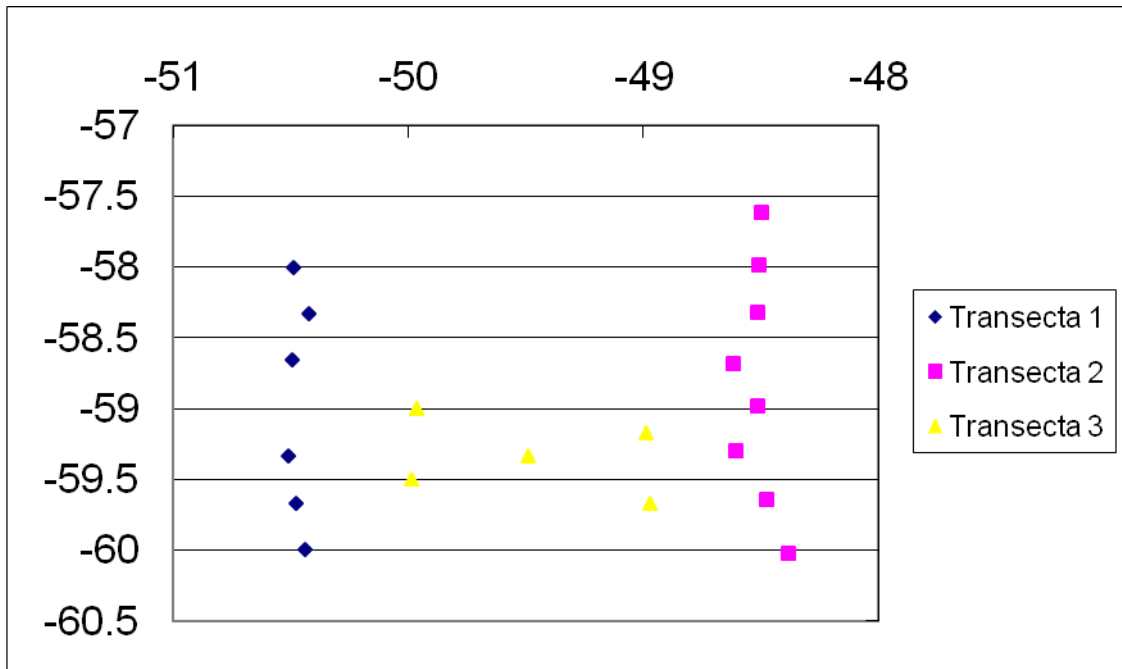


Figura 65- Posición de las estaciones muestreadas a bordo del BIP Eduardo L. Holmberg durante febrero y marzo de 1995. En las ordenadas se representa la latitud y en las abscisas la longitud. Las transectas 1 y 2 se orientan de norte a sur, y la transecta 3 de este a oeste.

Comparación entre el nuevo método digitalizado propuesto en la presente tesis y el método tradicional con ocular micrométrico

Con el fin de comparar la eficiencia entre el nuevo método propuesto y el tradicional se analizaron 953 observaciones válidas, a partir de 1120 potenciales mediciones (2 observadores X 4 ampliaciones X 2 métodos X 35 especímenes X 2 repeticiones). La diferencia entre las observaciones válidas y las potenciales surge por los grandes especímenes que no fueron medidos a grandes ampliaciones (110 mediciones); daño de las muestras debido a la manipulación repetida (54) y 3 errores registrados con el método del ocular. Las medias, desviaciones estándar y coeficientes de variación para cada espécimen se presentan en la Tabla 10.

Tabla 10- Tallas medias en centímetros (a través de distintos observadores y aumentos) de los diferentes ejemplares medidos mediante los dos métodos. Desviaciones Estándar (D.S.), Coeficiente de Variación (C.V.), Número de mediciones (N) y Error, obtenido como el error relativo entre repeticiones.

Ejemplares	Ocular micrométrico				Cámara clara				Error
	Media	D.S.	C.V.	N	Media	D.S.	C.V.	N	Media
1	1.74	0.08	0.05	16	1.75	0.13	0.07	16	0.00
2	1.97	0.21	0.10	16	2.05	0.18	0.09	16	-0.04
3	4.54	0.22	0.05	16	4.25	0.17	0.04	12	0.07
4	2.63	0.08	0.03	16	2.65	0.09	0.04	16	-0.01
5	1.83	0.05	0.03	16	1.83	0.08	0.04	16	0.00
6	4.53	0.28	0.06	16	4.50	0.24	0.05	12	0.01
7	6.37	0.29	0.05	16	6.38	0.22	0.03	10	0.00
8	19.53	1.39	0.07	12	20.85	0.45	0.02	8	-0.07
9	1.60	0.05	0.03	16	1.61	0.10	0.06	16	-0.01
10	1.95	0.12	0.06	16	1.94	0.09	0.05	16	0.01
11	5.21	0.28	0.05	16	5.40	0.31	0.06	12	-0.04
12	5.19	0.03	0.01	2	5.09	0.09	0.02	4	0.02
13	4.08	0.18	0.04	16	4.16	0.08	0.02	12	-0.02
14	3.31	0.10	0.03	16	3.33	0.08	0.02	12	-0.01
15	3.08	0.12	0.04	16	3.06	0.13	0.04	13	0.01
16	4.09	0.15	0.04	16	4.14	0.13	0.03	12	-0.01
17	4.16	0.20	0.05	16	4.17	0.13	0.03	12	0.00
18	2.45	0.06	0.02	16	2.48	0.10	0.04	16	-0.01
19	5.02	0.29	0.06	15	5.09	0.42	0.08	9	-0.01

20	4.24	0.15	0.04	16	4.27	0.16	0.04	12	-0.01
21	3.23	0.22	0.07	16	3.35	0.14	0.04	13	-0.03
22	4.93	0.32	0.07	16	5.09	0.38	0.07	12	-0.03
23	3.42	0.00	0.00	1	3.33	0.05	0.01	3	0.03
24	3.42	0.17	0.05	16	3.51	0.17	0.05	13	-0.03
25	4.22	0.16	0.04	16	4.19	0.21	0.05	12	0.01
26	5.45	0.19	0.03	16	5.48	0.31	0.06	12	-0.01
27	3.17	0.20	0.06	16	3.15	0.12	0.04	13	0.01
28	4.33	0.30	0.07	16	4.49	0.23	0.05	12	-0.04
29	4.14	0.17	0.04	16	4.19	0.10	0.02	12	-0.01
30	5.36	0.44	0.08	16	5.73	0.15	0.03	12	-0.07
31	5.31	0.28	0.05	16	5.53	0.19	0.03	12	-0.04
32	5.41	0.22	0.04	16	5.47	0.09	0.02	12	-0.01
33	4.37	0.22	0.05	16	4.19	0.23	0.05	12	0.04
34	3.29	0.10	0.03	16	3.33	0.09	0.03	12	-0.01
35	3.32	0.13	0.04	16	3.38	0.11	0.03	13	-0.02

Un Análisis de Varianza (ANOVA) incompleto de modelo de bloques al azar fue realizado mediante la transformación logarítmica de los valores de las tallas. No se encontraron diferencias significativas ($\alpha = 0,05$) entre los observadores, los métodos, las ampliaciones y sus interacciones. Desde el punto de vista de la comparación entre métodos, este análisis es interesante porque permite estudiar las diferencias relativas entre las mediciones del mismo espécimen aplicando ambos métodos. Los promedios de los valores de las diferencias relativas entre repeticiones se presentan en la **Tabla 11**, donde se observa que los errores cometidos con ambos métodos son de magnitudes semejantes.

Tabla 11- Media de errores relativos (de distintos ejemplares y ampliaciones) de los diferentes métodos. Número de pares de repeticiones que intervienen en cada media, entre paréntesis.

	Método	
Observador	Micrométrico	Cámara clara
I	0.025 (130)	0.030 (104)
II	0.048 (131)	0.067 (105)
Total	0.037 (261)	0.049 (209)

Los datos para convertir los centímetros de los trazos dibujados a los milímetros de la tallas de las larvas observadas se incluyen en la **Tabla 12**.

Tabla 12- Equivalencia entre la longitud de los trazos y la longitud de las larvas a diferentes aumentos.

	Aumentos	Cte	D.S	CV
Olympus	0,7	0,2275	0,0001	0,0357
	1	0,1613	0,0000	0,0246
	1,5	0,1091	0,0000	0,0124
	2	0,0815	0,0000	0,0090
	2,5	0,0655	0,0000	0,0080
Wild	6	0,1479	0,0062	0,0421
	12	0,0737	0,0032	0,0428
	25	0,0361	0,0017	0,0479
	50	0,0184	0,0009	0,0499

El nuevo método de medición digitalizado expuesto permite determinar el tamaño de larvas de eufausiáceos bajo lupa con poco esfuerzo y precisión similar a la que se obtendría con los métodos tradicionales (ocular micrométrico). Esto brinda la posibilidad de utilizar material fijado para realizar mediciones que de otro modo serían imposibles (en caso de ejemplares muy curvados) o serían impracticables por la gran demanda de tiempo que el método tradicional requiere.

Corrección del efecto de la curvatura

Debido a la morfología de los eufausiáceos que poseen un pleon con tergitos imbricados, puede esperarse que exista un aumento de la longitud observada como consecuencia de la curvatura. El análisis de los datos orientado a poner en evidencia la existencia de esta diferencia y su eventual corrección se realizó aplicando el modelo de regresión lineal simple.

Las medias y varianzas de las longitudes y curvaturas de todos los estadios larvales de *E. superba* se presentan en las **Tablas 13 y 14**.

Tabla 13- Media y Desviación Standard (cm) de la longitud de los distintos estadios de *Euphausia superba* para cada estación. Los números de observaciones están especificados en la **Tabla 9**.

Estación	CI	CI	CII	CII	CIII	CIII	FI	FI	FII	FII	FIII	FIII	FIV	FIV	FV	FV	FVI	FVI
	Media	D.S.	Media	D.S.	Media	D.S.	Media	D.S.	Media	D.S.	Media	D.S.	Media	D.S.	Media	D.S.	Media	D.S.
H5295	0.1871	0.0149	0.2677	0.0241	0.3419	0.0342	0.4266	0.0548	0.5162	0.0554	0.6312	0.0843	0.7439	0.149	0.7271	0.1711	***	***
H5296	0.1646	0.0115	0.2493	0.0274	0.3247	0.0259	0.3862	0.0317	0.4918	0.0661	0.6263	0.0664	0.7671	0.0798	0.8946	0.0835	0.97	0
H5297	***	***	0.2588	0.0151	0.3218	0.0211	0.3915	0.0264	0.4644	0.0411	0.5967	0.0619	0.7745	0.085	0.8722	0.0564	1.06	0.06
H5299	0.1986	0.0313	0.2562	0.0287	0.3135	0.0346	0.3945	0.0452	0.4842	0.0899	0.5546	0.1445	0.7259	0.0776	0.8087	0.0623	***	***
H5300	0.2005	0.0152	0.2682	0.0177	0.3501	0.0235	0.4587	0.0358	0.5726	0.0469	0.6784	0.0704	0.8838	0.063	***	***	***	***
H5302	0.1974	0.0196	0.2737	0.0175	0.3487	0.0245	0.4659	0.0332	0.5778	0.0436	0.7212	0.0487	0.8204	0.0799	***	***	***	***
H5303	0.1882	0.0159	0.2652	0.0209	0.3606	0.0308	0.4753	0.0371	0.5681	0.045	0.6807	0.0492	0.7451	0.0879	0.9687	0	***	***
H5304	0.1823	0.0147	0.2756	0.0223	0.3579	0.0281	0.4548	0.0345	0.5434	0.0478	0.6545	0.0739	0.7909	0.0346	***	***	***	***
H5307	0.1894	0.0202	0.2623	0.0267	0.3451	0.0298	0.4429	0.049	0.58	0.0884	0.7328	0	***	***	***	***	***	***
H5309	0.199	0.0122	0.2645	0.0209	0.3435	0.0323	0.4831	0.0491	0.5635	0.0425	0.6476	0.0773	0.8124	0.1025	0.8548	0.3288	***	***
H5310	0.1974	0.0133	0.2634	0.0165	0.3431	0.0219	0.4378	0.0362	0.5363	0.0449	0.6702	0.0684	***	***	***	***	***	***
H5313	0.201	0.0207	0.2632	0.0197	0.3359	0.021	0.4423	0.0334	0.5327	0.0356	0.6824	0.0052	***	***	***	***	***	***
H5315	0.1912	0.0219	0.226	0.0341	0.3162	0.0291	0.4554	0.0629	0.5108	0.0671	0.6848	0.0683	0.8067	0.0716	0.8624	0.0917	0.98	0.08
H5316	0.1932	0	0.2707	0.0018	0.2798	0.0161	0.358	0.0202	0.4182	0.0541	0.6291	0.0716	0.812	0.0922	0.9125	0.0955	0.88	0.08
H5325	0.1851	0.0128	0.259	0.0166	0.3213	0.0247	0.4122	0.0362	0.4927	0.0124	0.6343	0.078	0.7447	0.1957	0.8869	0.0952	***	***
H5326	0.1877	0.0126	0.2524	0.0222	0.323	0.0266	0.4104	0.0371	0.4415	0.0364	0.6764	0	0.6773	0	***	***	***	***
H5327	0.1802	0.0137	0.2542	0.0183	0.3157	0.0233	0.4071	0.0342	0.4945	0.0394	0.6198	0.0521	0.7629	0.0679	0.827	0.0933	0.98	0
H5328	0.1849	0.0113	0.2326	0.0169	0.3069	0.0238	0.4463	0.0465	0.519	0.0706	0.6083	0.059	0.7829	0.0802	***	***	***	***

Tabla 14- Medias y Desviaciones Standard del grado de curvatura de los distintos estadios larvales de *Euphausia superba* para cada estación. El número de observaciones es el mismo que se especifica en la **Tabla 9**.

Estación	Calyptopis I		Calyptopis II		Calyptopis III		Furcilia I		Furcilia II		Furcilia III		Furcilia IV		Furcilia V		Furcilia VI	
	Media	D.S	Media	D.S	Media	D.S	Media	D.S	Media	D.S	Media	D.S	Media	D.S	Media	D.S	Media	D.S
H5295	0.0994	0.0914	0.0349	0.0313	0.0367	0.0392	0.0357	0.0395	0.0603	0.0667	0.0565	0.0690	0.0845	0.0976	0.0423	0.0688	0.0994	0.0914
H5296	0.2398	0.0711	0.0344	0.0289	0.0302	0.0324	0.0331	0.0349	0.0551	0.0545	0.0798	0.0816	0.0916	0.0936	0.0575	0.0401	0.2398	0.0711
H5297	***	***	0.0242	0.0318	0.0177	0.0231	0.0129	0.0167	0.0125	0.0202	0.0298	0.0489	0.0499	0.0599	0.0345	0.0186	***	***
H5299	0.1333	0.1033	0.0427	0.0392	0.0458	0.0414	0.0454	0.0418	0.0819	0.0745	0.0953	0.0937	0.0981	0.1038	0.0831	0.0765	0.1333	0.1033
H5300	0.1047	0.0628	0.0258	0.0231	0.0184	0.0226	0.0210	0.0253	0.0337	0.0356	0.0403	0.0476	0.0698	0.0605	***	***	0.1047	0.0628
H5302	0.0972	0.0675	0.0248	0.0228	0.0228	0.0260	0.0266	0.0312	0.0491	0.0530	0.0491	0.0668	0.0165	0.0210	***	***	0.0972	0.0675
H5303	0.1501	0.1000	0.0367	0.0326	0.0480	0.0421	0.0488	0.0442	0.0573	0.0654	0.0469	0.0661	0.0160	0.0147	0.0212	0.0000	0.1501	0.1000
H5304	0.1130	0.0830	0.0436	0.0352	0.0312	0.0351	0.0367	0.0429	0.0548	0.0639	0.0557	0.0664	0.0116	0.0096	***	***	0.1130	0.0830
H5307	0.0743	0.0600	0.0204	0.0190	0.0307	0.0346	0.0352	0.0325	0.0868	0.0658	0.1065	0.0000	***	***	***	***	0.0743	0.0600
H5309	0.0680	0.0590	0.0186	0.0212	0.0175	0.0210	0.0190	0.0204	0.0305	0.0471	0.0333	0.0403	0.0175	0.0175	0.0148	0.0000	0.0680	0.0590
H5310	0.0534	0.0417	0.0148	0.0131	0.0123	0.0156	0.0110	0.0130	0.0234	0.0364	0.0523	0.0794	***	***	***	***	0.0534	0.0417
H5313	0.0612	0.0459	0.0193	0.0177	0.0190	0.0234	0.0176	0.0168	0.0160	0.0327	0.0546	0.0644	***	***	***	***	0.0612	0.0459
H5315	0.1377	0.0950	0.0268	0.0327	0.0278	0.0328	0.0371	0.0377	0.0288	0.0384	0.0405	0.0613	0.0411	0.0620	0.0370	0.0503	0.1377	0.0950
H5316	0.2961	0.0000	***	***	0.0143	0.0122	0.0221	0.0154	0.0474	0.0586	0.0251	0.0262	0.0625	0.0653	0.0669	0.0706	0.2961	0.0000
H5325	0.0831	0.0599	0.0243	0.0231	0.0194	0.0254	0.0169	0.0161	0.0221	0.0204	0.0533	0.0497	0.0225	0.0227	0.0088	0.0048	0.0831	0.0599
H5326	0.0731	0.0581	0.0215	0.0181	0.0244	0.0309	0.0162	0.0175	0.0207	0.0325	0.0575	0.0000	0.0200	0.0000	***	***	0.0731	0.0581
H5327	0.0970	0.0881	0.0225	0.0190	0.0204	0.0236	0.0239	0.0300	0.0153	0.0200	0.0344	0.0479	0.0254	0.0301	0.0434	0.0485	0.0970	0.0881
H5328	0.1160	0.0888	0.0258	0.0311	0.0182	0.0207	0.0113	0.0133	0.0132	0.0165	0.0350	0.0519	0.0356	0.0260	***	***	0.1160	0.0888

En la **Tabla 17** del apéndice se presentan los resultados obtenidos aplicando el modelo lineal definido en [1] de la Sección Materiales y Métodos. En las **Figuras 87** y **88** del mismo apéndice se presenta la relación entre los parámetros de las regresiones obtenidas en cada estación para cada combinación de especie y estadio; sólo se representan los que resultaron significativos ($p < 0,05$).

La variabilidad de los parámetros obtenidos en cada estación para una misma combinación de especie y estadio indica que los mismos no pueden utilizarse en forma satisfactoria para corregir las mediciones observadas.

Utilizando el modelo [2] especificado en la Sección Materiales y Métodos, donde se elimina la variabilidad entre estaciones para una misma combinación de especie y estadio se obtiene la **Tabla 18** que figura en el apéndice.

Finalmente, se aplicó el método de regresión no paramétrica para calcular los valores medios en el muestreo para los estadios de *E. superba*. En la **Figura 89** del apéndice se presentan los resultados para calyptopis I.

Suponiendo que la media (estimada por la regresión no paramétrica) para el grado mínimo de curvatura es una estimación insesgada de la media de cada estadio, los porcentajes de aumento de tamaño para diferentes grados de curvatura se presentan en la **Tabla 15**, mientras que en la **Tabla 16** se presentan las frecuencias de ocurrencia de distintos grados de curvatura para los estadios analizados.

Tabla 15- Incrementos relativos (en porcentaje %) de la longitud de distintos estadios larvales de *Euphausia superba* introducidos a partir de mediciones con diferentes grados de curvatura.

Grado de curvatura	Calyptopis I	Calyptopis II	Calyptopis III	Furcilia I	Furcilia II
0.48	***	9,82	8,27	10,15	3,62
0.4	12,64	7,37	8,21	7,40	5,44
0.3	7,03	5,96	6,66	5,28	5,15
0.2	3,19	4,11	4,97	3,82	3,62
0.1	0,95	0,75	1,10	0,72	1,10

Tabla 16- Porcentajes de larvas observadas de *Euphausia superba* con distintos grados de curvatura.

Grado de curvatura	Calytopis I	Calytopis II	Calytopis III	Furcilia I	Furcilia II	Furcilia III	Furcilia IV	Furcilia V	Furcilia VI
0.1	0.6586	0.8442	0.8447	0.8358	0.8031	0.7715	0.7861	0.8517	0.8438
0.2	0.2380	0.0798	0.0752	0.0751	0.1201	0.1335	0.1170	0.0837	0.1016
0.3	0.0743	0.0439	0.0410	0.0444	0.0386	0.0499	0.0567	0.0456	0.0391
0.4	0.0268	0.0214	0.0275	0.0336	0.0285	0.0320	0.0331	0.0114	0.0078
>0.4	0.0022	0.0107	0.0115	0.0112	0.0097	0.0131	0.0071	0.0076	0.0078

Talla media

Se encontró que la talla media de las larvas de eufausiáceos es otra variable poblacional independiente de las diferentes redes utilizadas para el muestreo de plancton y una eficaz herramienta para verificar hipótesis relacionadas con los mecanismos de dispersión de las especies más abundantes.

En este sentido y como resultado de las mediciones del largo total de las larvas, en la **Figura 66** se puede observar que la talla cerca de la CWS está por debajo de la media. Esto se visualiza al contemplar que los desvíos con respecto a la talla media para *E. superba* son menores que 0 en proximidades de la Confluencia Weddell-Scotia (CWS) y mayores a medida que se alejan de ésta. Esto se explica porque las larvas aumentan de talla dentro de un mismo estadio larval hasta mudar al siguiente estadio (Marschoff et al. 1989) (**Figura 67**). Por lo tanto, al existir un aporte de larvas nuevas en la zona de la CWS, la talla de estas larvas estará por debajo de la media.

En las **Figuras 68 a 74** se puede observar en *E. superba* para cada estadio larval temprano (desde calyptopis I a furcilia IV) que la media de la talla disminuye cerca de la Confluencia Weddell-Scotia y existe un aporte de larvas desde el sur. Este patrón se visualiza al contemplar de izquierda a derecha el gráfico y ver como la talla media es menor más al sur, va aumentando su valor a medida que las larvas son arrastradas hacia el norte, luego disminuye en cercanías de la CWS y finalmente vuelve a aumentar a medida que siguen siendo transportadas por la corriente hacia el norte. En cambio en las **Figuras 75 a 80** se puede observar cómo para los mismos estadios larvales de *E. frigida* no existe aporte de larvas desde el sur. Esto se debe a que la especie *E. frigida* ocupa sólo la región del Frente Polar y penetra en la Deriva del Viento Oeste solamente desde el norte alcanzando la Divergencia Antártica ocasionalmente. Estas consideraciones se pueden visualizar al no existir una disminución de la talla media más al sur y al quedar los estadios larvales más desarrollados limitados al norte de la CWS.

Dentro de la CWS la disposición de las larvas tempranas en relación con los frentes de Scotia y Weddell se puede analizar desde la **Figura 81**, donde se grafican las tallas medias y la posición de los frentes.

Las larvas calyptopis I de *E. superba* más pequeñas se encontraron en la región frontal, alcanzando el tamaño máximo entre los frentes de Weddell y de Scotia. Esta disposición podría estar reflejando el ascenso de las larvas en la zona de confluencia y su retención en la parte interior, en asociación con los giros que se desarrollan en la confluencia. En asociación con la confluencia se ha registrado el desarrollo de una divergencia, lo que ha formulado la hipótesis sobre un mecanismo que favorece el ascenso durante el desarrollo y explica la alta densidad de larvas, debido a que su emergencia se concentra en una estrecha zona a lo largo de la confluencia.

Las tallas de las calyptopis II muestran un patrón similar al de las calyptopis I, con el pico ligeramente desplazado hacia el norte. Desde calyptopis III en adelante, el tamaño de las larvas aumenta con la distancia a la confluencia lo que resultaría de la conexión entre los frentes asociados a la CWS y la zona de emergencia de larvas de *E. superba*.

Las tallas de calyptopis I y II de *E. frigida* (**Figura 82**) también muestran una asociación con la Confluencia Weddell Scotia, aunque la emergencia estaría limitada al frente de Scotia. Esto es así porque el patrón mostrado por estas larvas es similar a las calyptopis III y furciliae tempranas de *E. superba* con mayor abundancia de estadios tempranos en las latitudes más altas que podría deberse al hecho de que, a diferencia de lo que ocurre en *E. superba*, las poblaciones adultas de *E. frigida* no se encuentran en el Mar de Weddell.

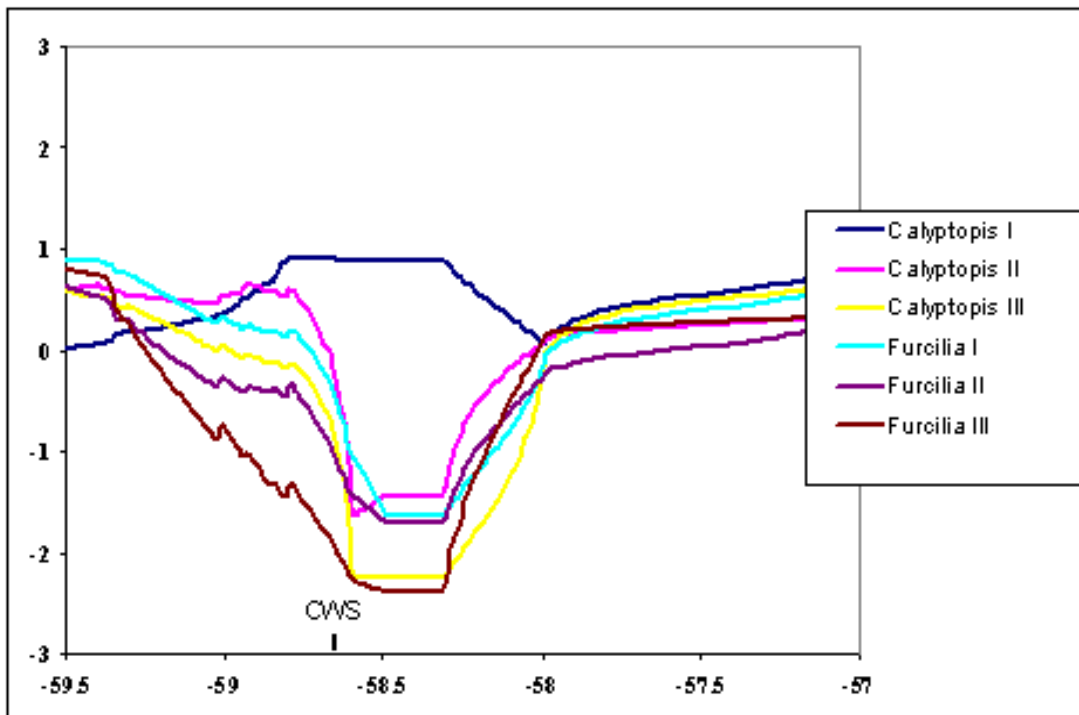


Figura 66- Disposición norte-sur de los desvíos respecto de la talla media para los distintos estadios de *Euphausia superba* en relación con la Confluencia Weddell-Scotia (CWS).

Eje X: Latitud.

Eje Y: Tallas expresadas como desvíos respecto de la media.

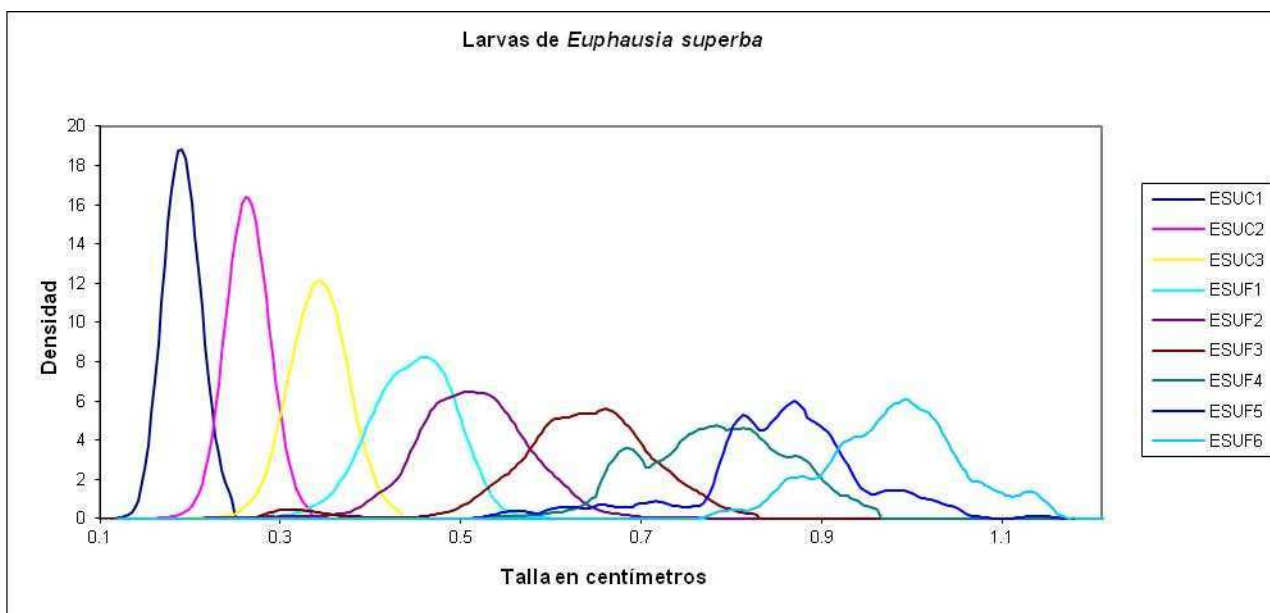


Figura 67- Distribuciones de densidad (en porcentaje) de las tallas de los distintos estadios de *E. superba*. El prefijo ESU significa *Euphausia superba*. C1, C2 y C3 identifican a las larvas calyptopis I, II y III y las siglas F1 a F6 son las

denominaciones de las furciliae I a VI (Donini, 2008).

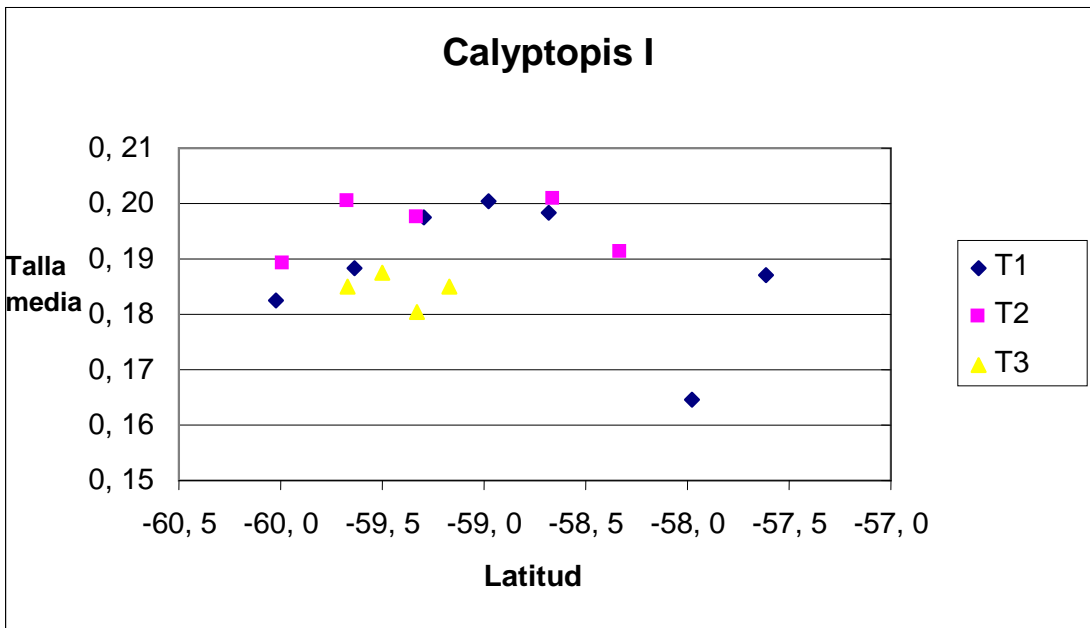


Figura 68- Media de las tallas vs. latitud para larvas calyptopis I de *E. superba*. T1 (Transecta 1 del 13 al 15/3/95), T2 (del 22 y 23/3/95) y T3 (del 11 al 13/3/95). La posición de las transectas se ubica en la **Figura 65**. La posición de la CWS estaría cercana a los 58° de latitud sur, varía un poco según el autor. Hay que tener en cuenta que la CWS no es una línea perfecta trazada en el océano, sino que es una ancha franja de océano con determinadas características de salinidad y temperatura.

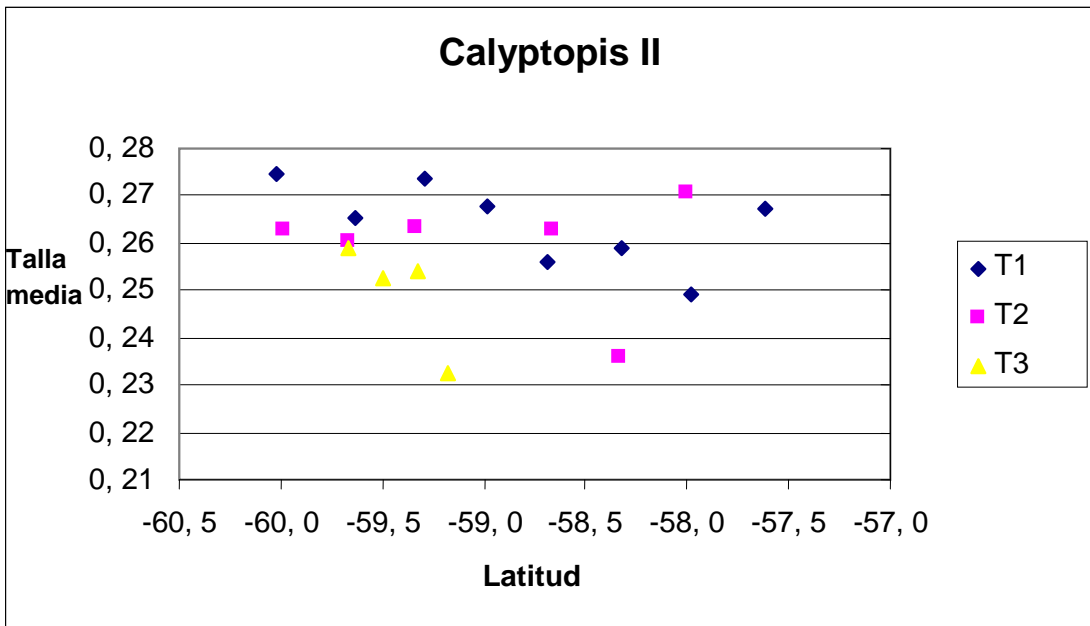


Figura 69- Media de las tallas según latitud para larvas calyptopis II de *E. superba*. T1 (Transecta 1 del 13 al 15/3/95), T2 (del 22 y 23/3/95) y T3 (del 11 al 13/3/95).

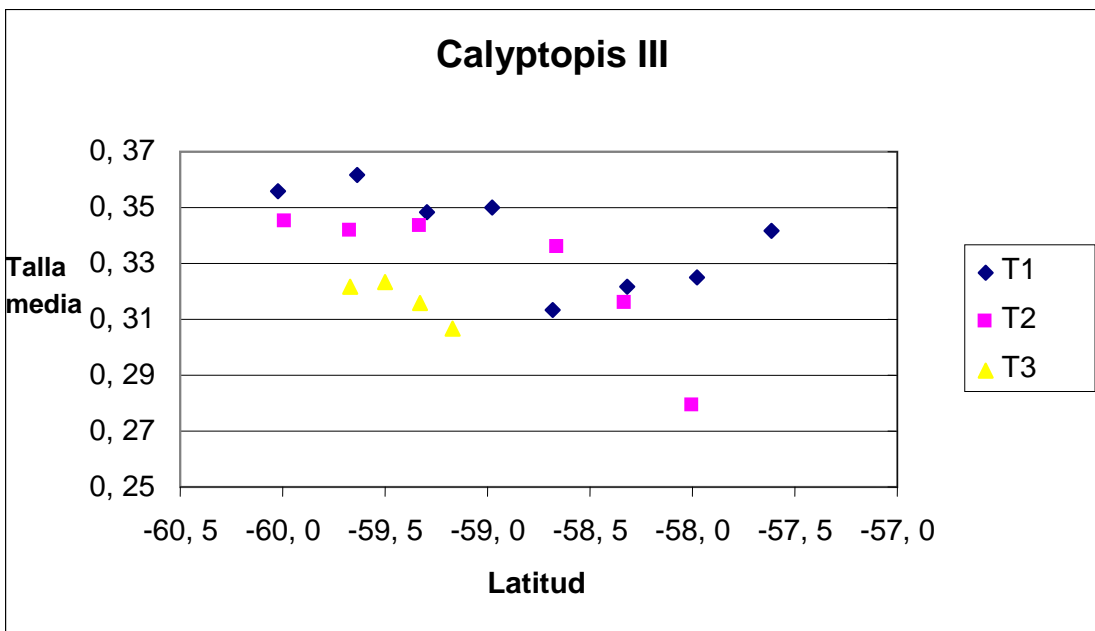


Figura 70- Media de las tallas según latitud para larvas calyptopis III de *E. superba*. T1 (Transecta 1 del 13 al 15/3/95), T2 (del 22 y 23/3/95) y T3 (del 11 al 13/3/95).

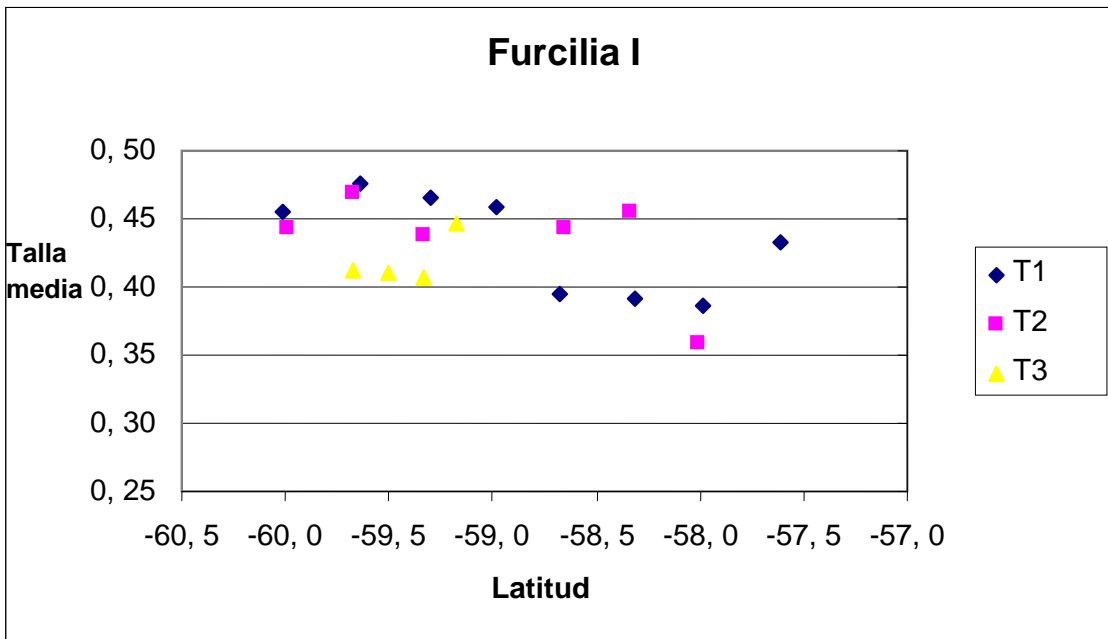


Figura 71- Media de las tallas según latitud para larvas furcilia I de *E. superba*. T1 (Transecta 1 del 13 al 15/3/95), T2 (del 22 y 23/3/95) y T3 (del 11 al 13/3/95).

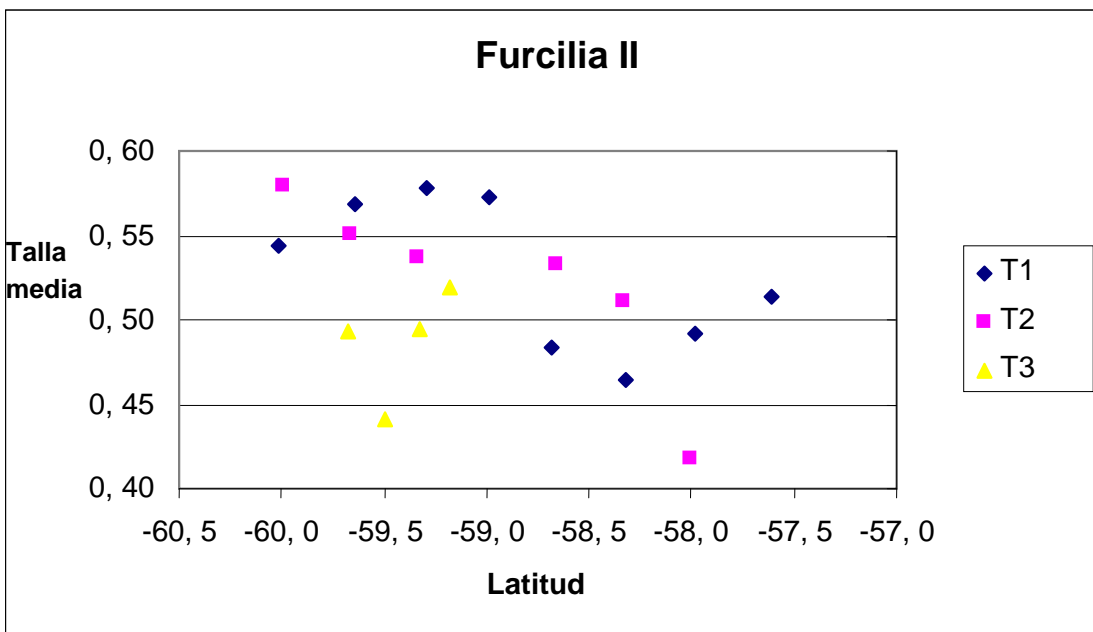


Figura 72- Media de las tallas según latitud para larvas furcilia II de *E. superba*. T1 (Transecta 1 del 13 al 15/3/95), T2 (del 22 y 23/3/95) y T3 (del 11 al 13/3/95).

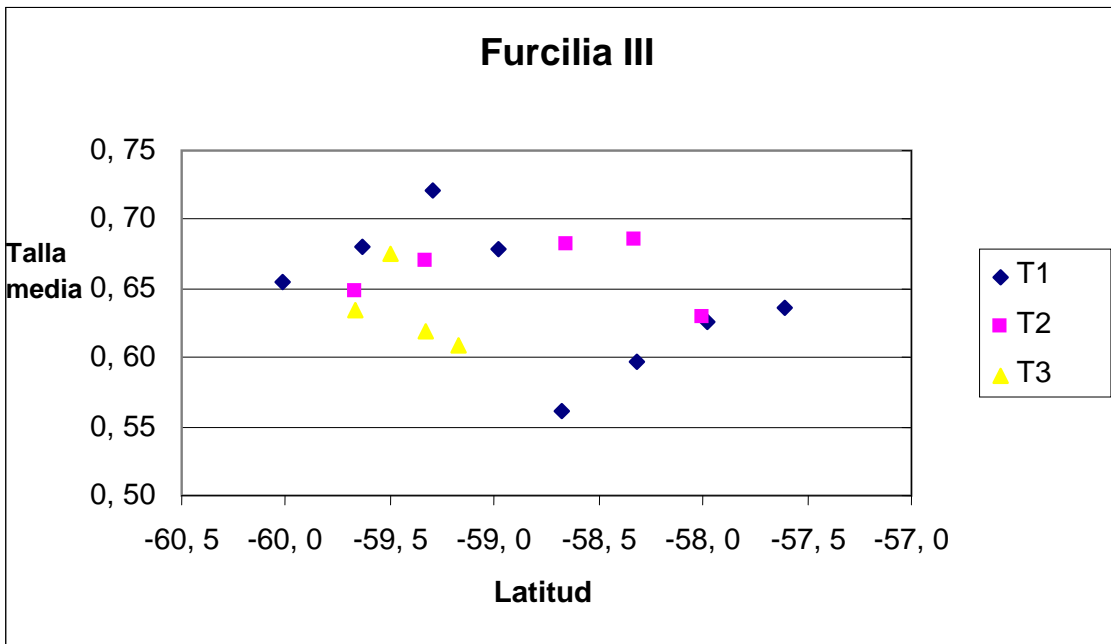


Figura 73- Media de las tallas según latitud para larvas furcilia III de *E. superba*. T1 (Transecta 1 del 13 al 15/3/95), T2 (del 22 y 23/3/95) y T3 (del 11 al 13/3/95).

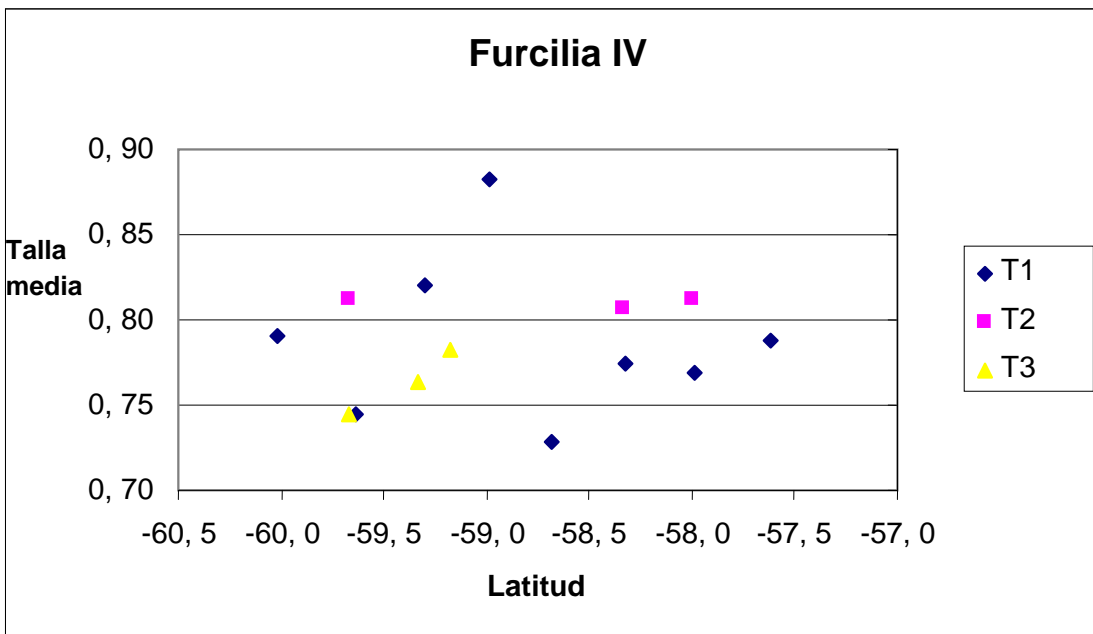


Figura 74- Media de las tallas según latitud para larvas furcilia IV de *E. superba*. T1 (Transecta 1 del 13 al 15/3/95), T2 (del 22 y 23/3/95) y T3 (del 11 al 13/3/95).

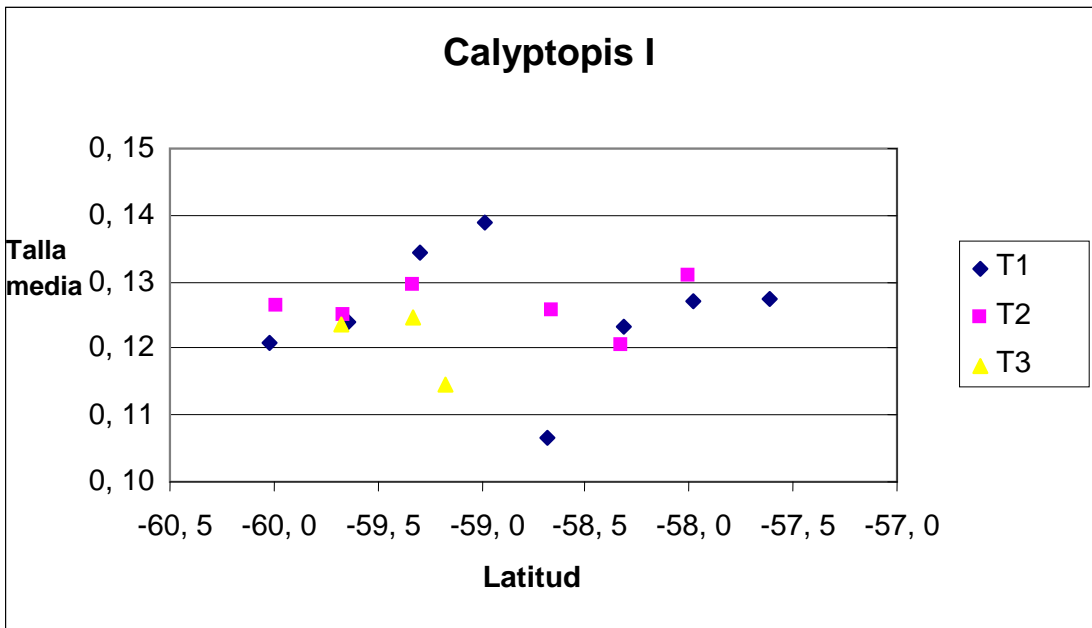


Figura 75- Media de las tallas según latitud para larvas calyptopis I de *E. frigida*. T1 (Transecta 1 del 13 al 15/3/95), T2 (del 22 y 23/3/95) y T3 (del 11 al 13/3/95).

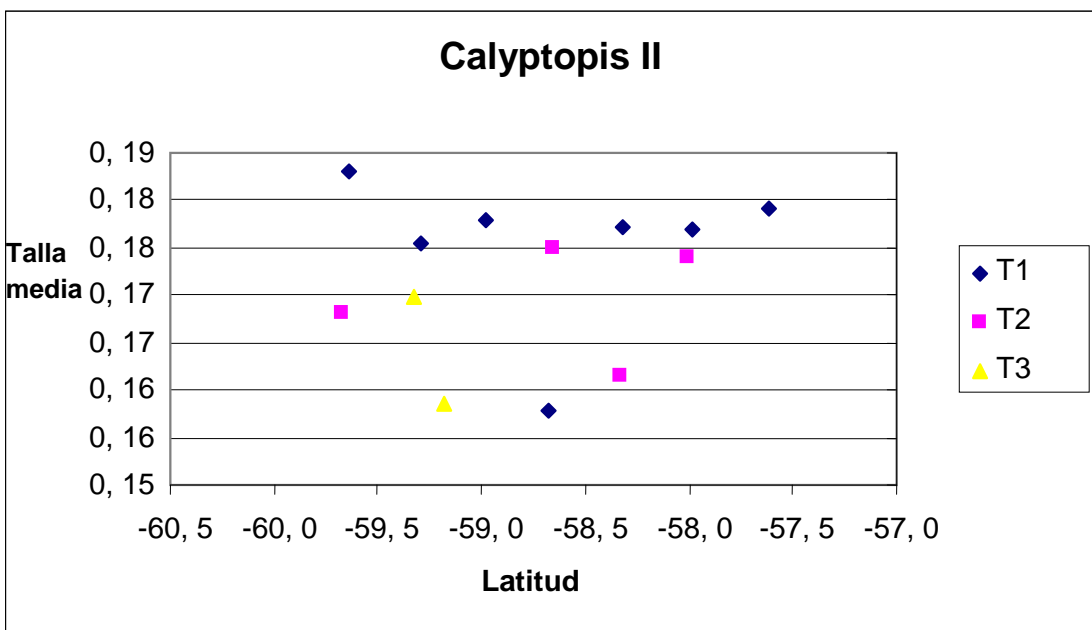


Figura 76- Media de las tallas según latitud para larvas calyptopis II de *E. frigida*. T1 (Transecta 1 del 13 al 15/3/95), T2 (del 22 y 23/3/95) y T3 (del 11 al 13/3/95).

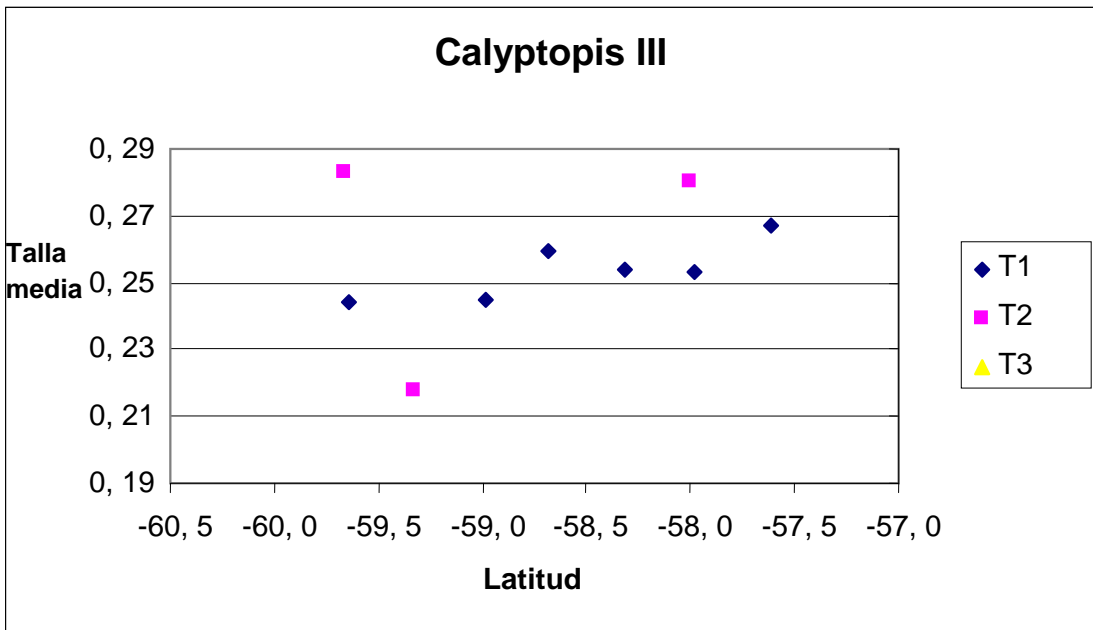


Figura 77- Media de las tallas según latitud para larvas calyptopis III de *E. frigida*. T1 (Transecta 1 del 13 al 15/3/95), T2 (del 22 y 23/3/95) y T3 (del 11 al 13/3/95).

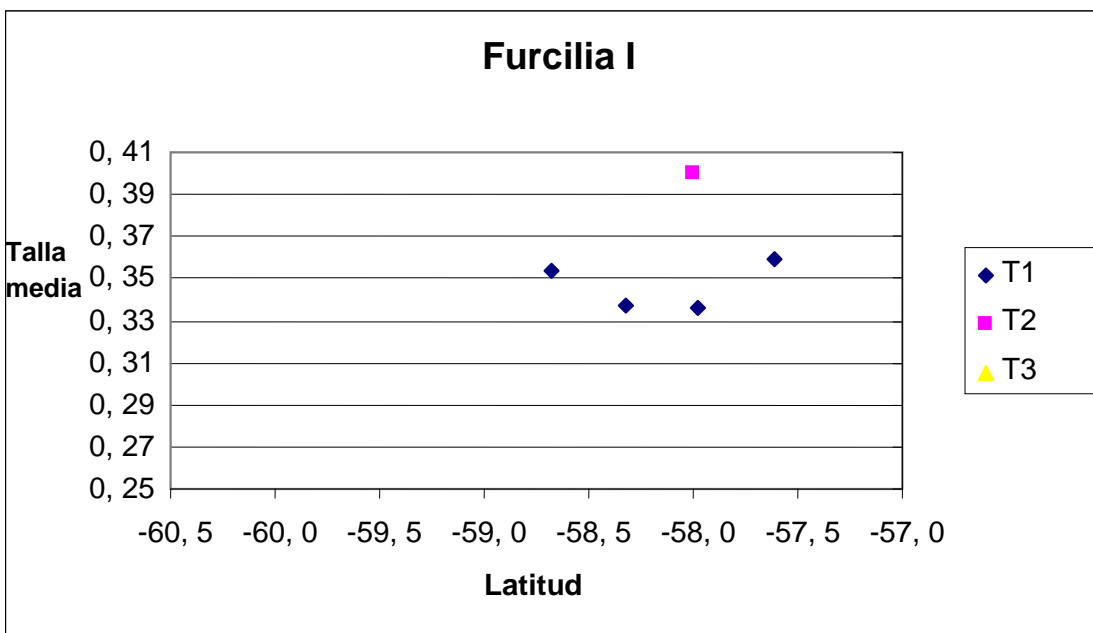


Figura 78- Media de las tallas según latitud para larvas furcilia I de *E. frigida*. T1 (Transecta 1 del 13 al 15/3/95), T2 (del 22 y 23/3/95) y T3 (del 11 al 13/3/95).

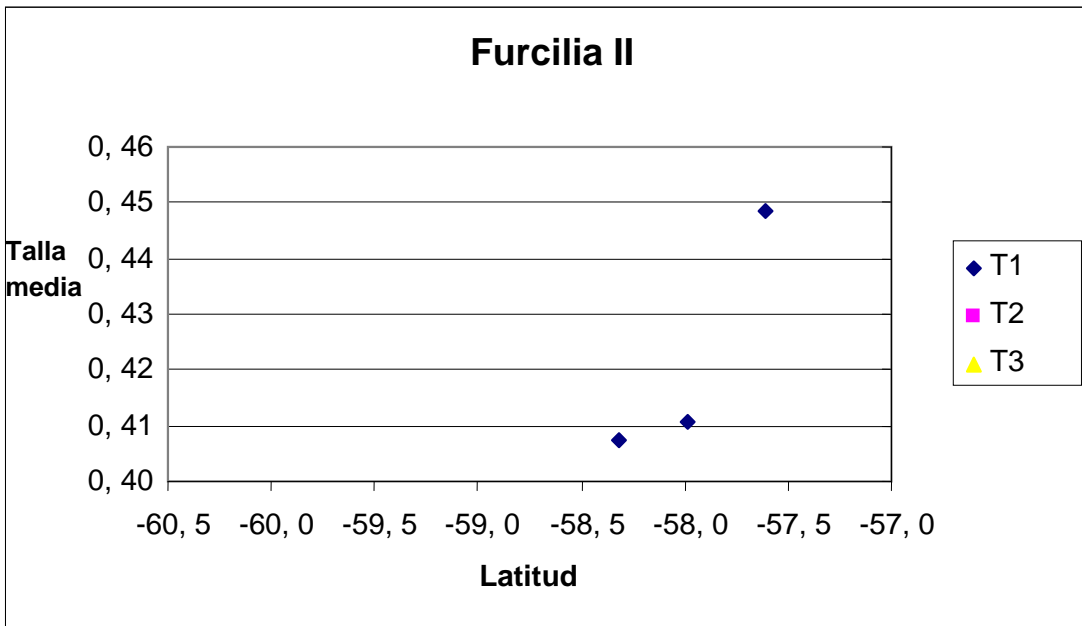


Figura 79- Media de las tallas según latitud para larvas furcilia II de *E. frigida*. T1 (Transecta 1 del 13 al 15/3/95), T2 (del 22 y 23/3/95) y T3 (del 11 al 13/3/95).

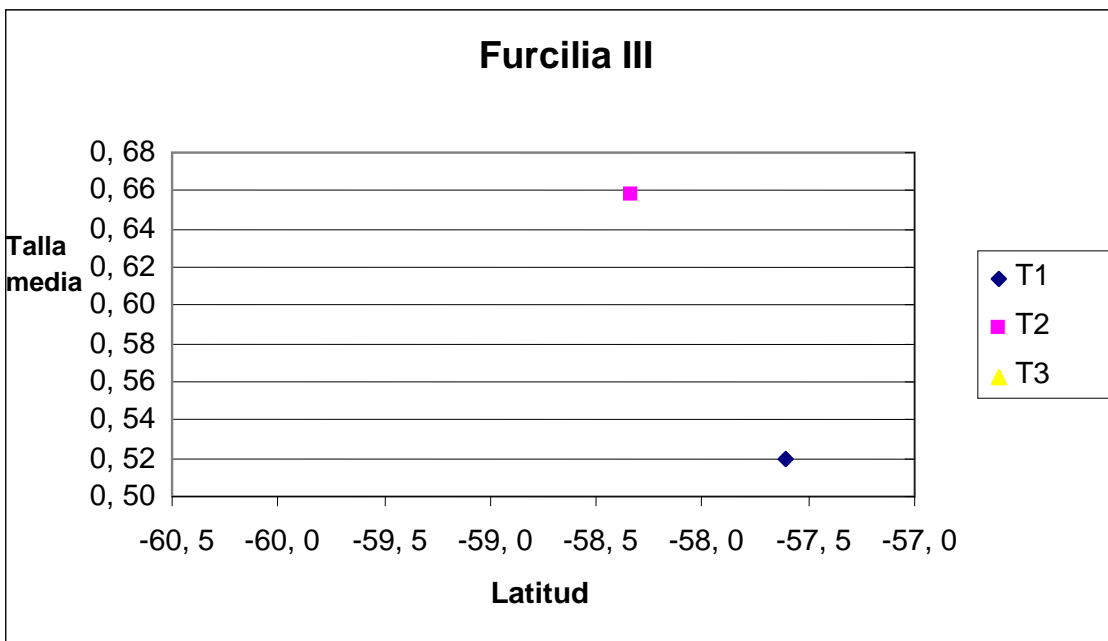


Figura 80- Media de las tallas según latitud para larvas furcilia III de *E. frigida*. T1 (Transecta 1 del 13 al 15/3/95), T2 (del 22 y 23/3/95) y T3 (del 11 al 13/3/95).

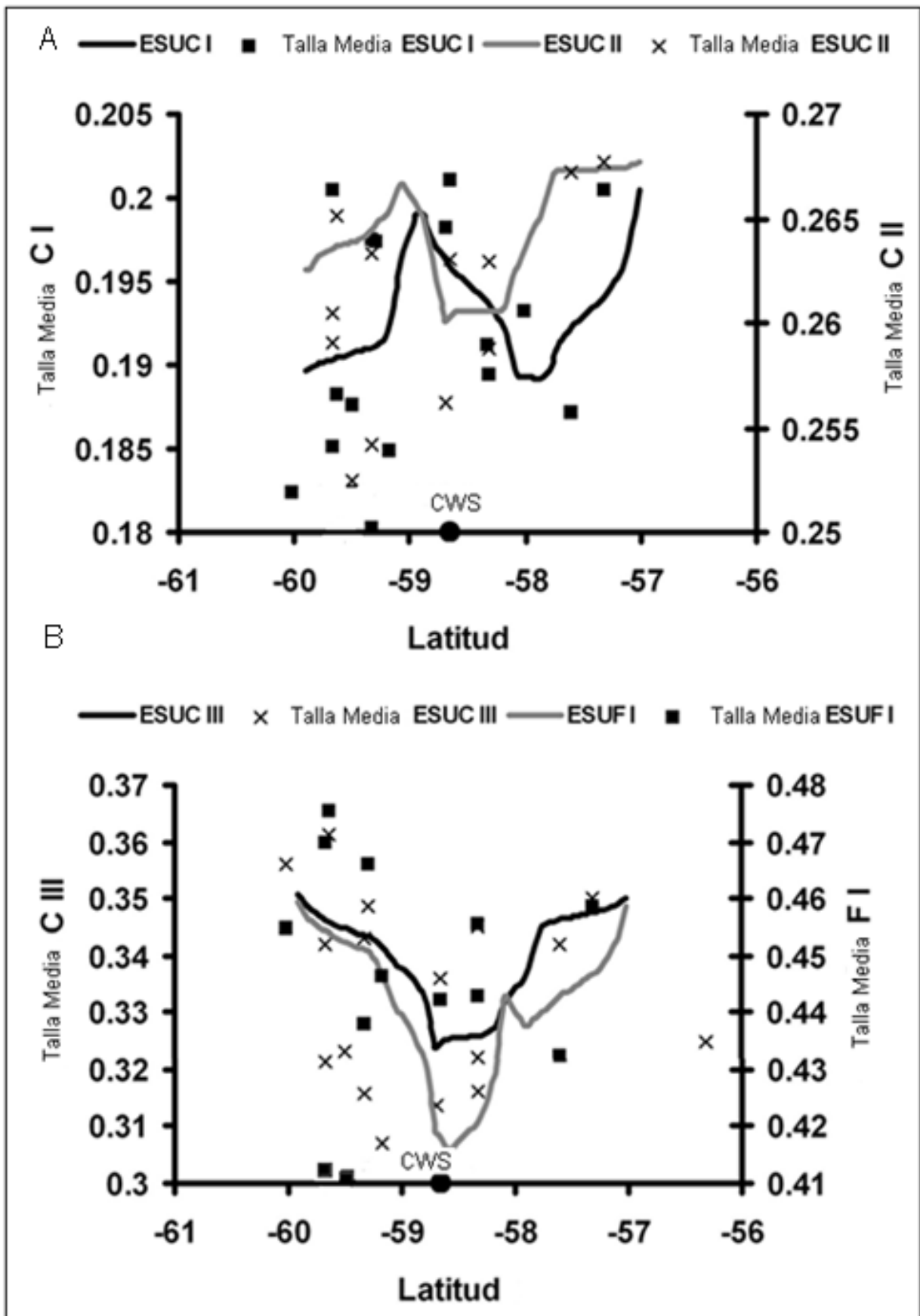


Figura 81- Talla media esperada de estadios de *E. superba* graficados según latitud y valores observados. En el gráfico A los cuadrados representan la talla media observada para las larvas calyptopis I y la línea negra representa la talla

media esperada para las mismas, en tanto que las cruces representan la talla media observada para las larvas calyptopis II y la línea gris representa la talla media esperada para las mismas. En el gráfico B las cruces y la línea negra representan la talla media observada y esperada para las larvas calyptopis III respectivamente, en tanto que los cuadrados y la línea gris representan la talla media observada y esperada para las larvas furcilia I respectivamente. (●) Posición de la zona de Confluencia Weddell- Scotia (CWS).

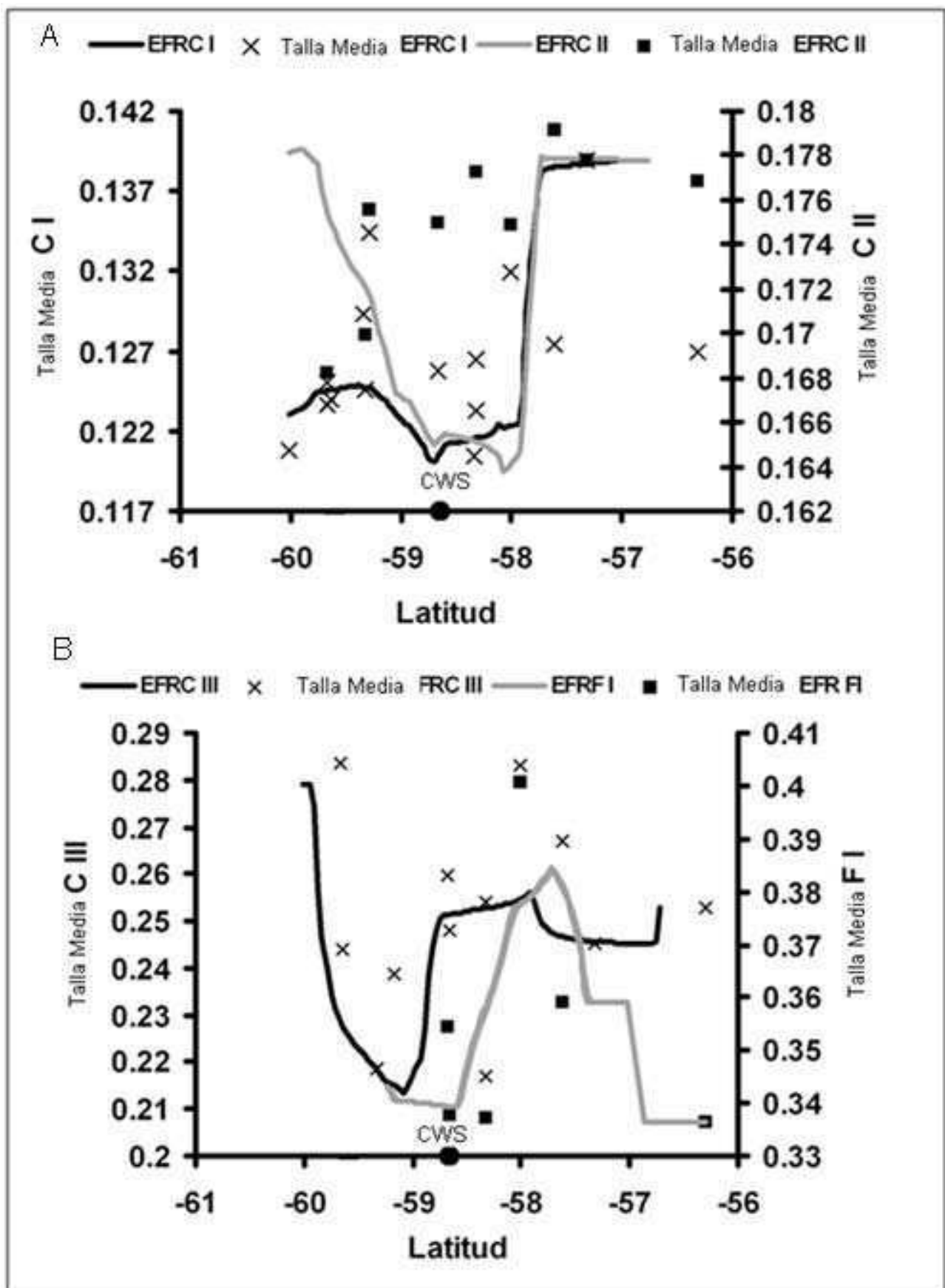


Figura 82- Talla media esperada de estadios de *E. frigida* graficados según latitud y valores observados. En el gráfico A las cruces representan la talla media observada para las larvas calyptopis I y la línea negra representa la talla media

esperada para las mismas, en tanto que los cuadrados representan la talla media observada para las larvas calyptopis II y la línea gris representa la talla media esperada para las mismas. En el gráfico B las cruces y la línea negra representan la talla media observada y esperada para las larvas calyptopis III respectivamente, en tanto que los cuadrados y la línea gris representan la talla media observada y esperada para las larvas furcilia I respectivamente. (●) Posición de la zona de Confluencia Weddell- Scotia (CWS).

DISCUSIÓN

La migración vertical circadiana y sus posibles implicaciones para la distribución horizontal y el reclutamiento en distintas zonas del océano han sido discutidas por numerosos autores en el caso de *E. superba* (Fraser, 1936; Mackintosh, 1972; Dolzhenkov, 1973; Makarov, 1973; 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 regulada por dos procesos separados: el ascenso durante el desarrollo y la migración vertical periódica (Marschoff y Tomo, 1984).

Se han descrito migraciones verticales en las larvas de varias especies de eufausiáceos a partir de los estadios calyptopes. En general, se trata de migraciones diarias, 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 descrito (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. 1984).

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 descritos 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) obtuvo capturas mayores desde huevos hasta adultos durante la noche en las capas superficiales. La asociación entre horario y los ejes de correspondencias discutida anteriormente 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.

Marschoff, et al (1998) obtuvieron muestras con pares de redes blancas y negras lanzadas simultáneamente a condiciones variables de luz en la región de la confluencia Weddell-Scotia. Mediante análisis estadísticos (ANOVA, Regresión y Test de Kruskal-Wallis) de las cantidades transformadas logarítmicamente de las larvas calyptopes (CI, CII y CIII) de *Euphausia superba*, se concluyó que las diferencias significativas encontradas entre las redes blancas y negras lanzadas de día, no se encontraban entre las lanzadas de noche. Un coeficiente de regresión negativo fue detectado entre las diferencias de captura y la posición del sol, indicando que la reacción de escape es dependiente de la luz y de la capacidad de las larvas para evitar las redes. Estos resultados demostraron que las diferencias día/noche en las densidades observadas de larvas de krill son debidas más a una reacción de escape que a la migración vertical, un resultado confirmado por observaciones hidroacústicas; y que el hábitat de esos estadios se restringe a los niveles superficiales del océano.

La no existencia de migración vertical circadiana permite analizar la distribución de larvas a partir de calyptopis I teniendo en cuenta solamente los primeros 200 metros de la columna de agua.

Con respecto al ascenso durante el desarrollo, se han investigado muestras de larvas calyptopis I de *Euphausia superba* tomadas en los primeros 200 m superficiales cerca de las Islas Orcadas del Sur y se han analizado discriminando subestadios tempranos y tardíos sobre la base de la presencia o falta de segmentación del pleon, evidenciado a través de la cutícula (Marschoff et al., 1989). Se encontró una diferencia significativa en la longitud del pleon entre subestadios, lo que sugiere un crecimiento entre ellos. Los resultados no muestran diferencias entre estos en relación a su distribución vertical, apoyando la opinión que el ascenso de desarrollo ya se ha completado en el área. En los dos subestadios existió una diferencia significativa entre las capturas de día y de noche, pero no se encontró evidencia de migración durante el día en su distribución vertical. Lo que sugiere que muchas veces la reacción de escape se confunde con migración vertical (Marschoff et al., 1998).

El monitoreo de las larvas tempranas de *E. superba* a través de medios hidroacústicos y complementados con muestreos por red, es vital para poder desarrollar un modelo conceptual de los mecanismos involucrados en la dispersión de los eufausiáceos antárticos. Este seguimiento es también de importancia para establecer los sitios en los cuales se produce la emergencia de larvas, para lo que resulta útil analizar las distribuciones de tallas ya que será en estos sitios donde se encuentren las tallas menores. Se eligió medir el largo total de las larvas no sólo porque así se ha realizado desde los primeros trabajos sobre las especies antárticas (Fraser, 1936) sino porque el crecimiento también se manifiesta en el pleon dentro de un mismo estadio (Marschoff et al. 1989), al tiempo que se alteran las relaciones alométricas a lo largo de la maduración (Marschoff, 1996).

Centros de dispersión

La ocupación de los centros de dispersión tiene mecanismos asociados que están en su mayoría relacionados con el proceso de ascenso durante el desarrollo.

Para poder explicar la distribución de las distintas 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.

E. superba ocupa la Corriente de Deriva del Viento Este. La gran profundidad que alcanzan sus huevos antes de la eclosión (Nicol, 2006) determina la concentración de sus larvas en las zona de surgencia de masas de agua desde el fondo oceánico y todos los giros asociados con ésta (Daly y Macaulay, 1991) (**Figura 83**). No ocupa la región del Frente Polar debido a que sus huevos se encuentran a mayor profundidad que la zona de turbulencia superficial del Frente Polar y que sus larvas no toleran temperaturas superiores a los 4° C (McWhinnie, 1964). En consecuencia no penetra en la deriva del Viento Oeste, salvo por mezcla de agua de las dos corrientes circumpolares en asociación con giros.

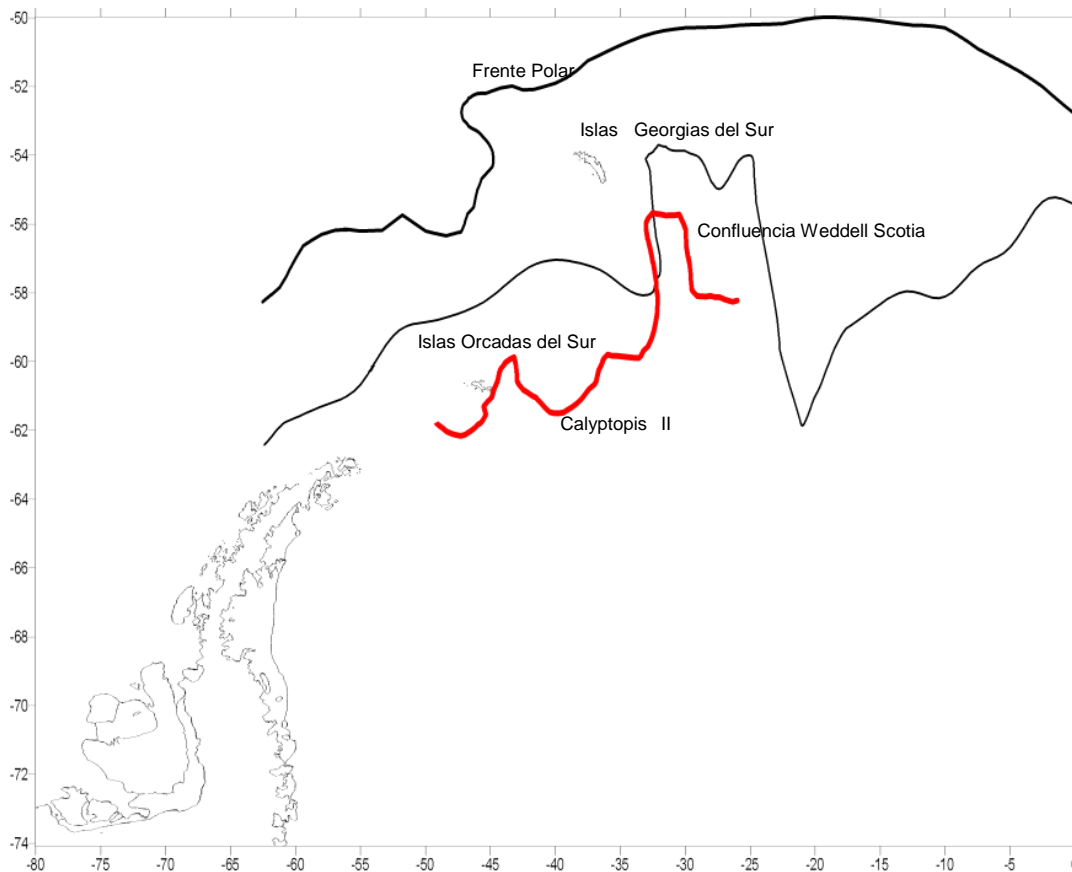


Figura 83- Isolínea del estadio mediana de larvas calyptopis II de *E. superba* (en rojo), realizada sobre la base de datos históricos (116 estaciones). Posición de los frentes oceánicos (Orsi et al, 1995); Frente Polar línea negra gruesa y Confluencia Weddell - Scotia línea negra fina.

La población circumpolar de krill penetra en los giros del Mar de Weddell, Mar de Ross y Mar de Bellingshausen donde mantendría poblaciones estables (Miller y Hampton, 1989; Taki et al., 2009). 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 descrita para la Península (Moffat Varas, 2007). Estas larvas son las que se encontraron con el 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 (**Tabla 5 y Figuras 70 a 74**). 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 imposibilidad 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.

En este trabajo también se verificó que *T. macrura* ocupa tanto la región del Frente Polar como la serie de remolinos que conforman la Corriente de Deriva del Viento Este. Por lo tanto se la encuentra de manera regular 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 meridionales (Marschoff, 1996). Con respecto a esta especie, Makarov (1979a) indicó que su eclosión se produce desde los 200 metros hasta más de 1000 metros en el Mar del Scotia. Sin embargo, las muestras de los cruceros Orcadas 1978 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 metanauplius por encima de los 200 metros. A diferencia de *E. superba* se han descrito 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.

Las especies *E. frigida* y *E. triacantha* ocupan sólo la región del Frente Polar y penetran en la Deriva del Viento Oeste sólo desde el norte alcanzando la Divergencia Antártica ocasionalmente. *E. frigida* llega a latitudes mayores, alcanzando la Confluencia Weddell – Scotia, mientras que *E. triacantha* está limitada a regiones más al norte. De hecho en las **Figuras 75 a 80** se puede visualizar que para *E. frigida* no existe un aporte de larvas desde el sur y que la especie puede alcanzar la CWS. La especie se circunscribe entre el Frente Polar al norte y la CWS al sur. La diferencia en la distribución se podría deber a sus posiciones relativas en la región del Frente Polar.

A la especie *E. crystallophias* se la halla sólo en zonas de plataforma. Al estar limitada por el frente de talud no penetra en aguas de la Corriente de Deriva del Viento Este y, por lo tanto, tampoco en los giros. Ocasionalmente se la puede encontrar en la zona, asociada a desprendimientos de hielo. En las **Figuras 63 y 64** y en la **Tabla 7** se puede visualizar cómo las larvas se encuentran a latitudes mayores dentro de la zona de plataforma. Asimismo se

puede observar que algunas pocas fueron encontradas alejadas de la plataforma, como ocurrió en los muestreos realizados por el crucero BIP E. L. Holmberg 1994. Durante este crucero las condiciones oceanográficas mostraron la presencia de anomalías en la temperatura superficial y otros fenómenos físicos (Marschoff et al. 1994).

Makarov y Menshenina (1989), Makarov et al. (1990) y Makarov et al. (1992) propusieron una descripción general de la distribución de larvas de *E. superba* y *E. frigida* en el Mar de Scotia teniendo en cuenta la CWS como un centro de dispersión, basados en su aparición relacionada con esta zona de frentes.

Estos resultados, así como los provenientes de la literatura (e.g.: Miller y Hampton, 1989; Makarov et al., 1992) apoyan la hipótesis de que las larvas de *E. superba* provienen de una población estable del Giro de Weddell y que la expatriación de krill del Mar de Weddell a través de la surgencia en la confluencia Weddell-Scotia parece ser una contribución significativa a la población de *E. superba* en el sector Atlántico (**Figura 81**).

Se demuestra una fuerte dependencia de las larvas de eufáusidos antárticos de la circulación del agua en el sector atlántico. Mientras que la posición de la CWS es fijada por la topografía del fondo oceánico (Orsi et al., 1995), la fuerza de las corrientes en cuestión es variable y podría estar relacionada con fenómenos climáticos de gran escala.

Método de medición

La medición de larvas usando una lupa implica un proceso específico para cada espécimen. Fraser (1936) describe un simple aparato usado para medir larvas con una lupa. Eso ciertamente insume una gran cantidad de tiempo y errores asociados con el observador. El método que presentamos aquí es relativamente simple, podría ser aplicado para clasificar y contar muestras de

plancton y es de fácil disponibilidad sin la necesidad de sumar equipo delicado.

En comparación con los rangos de longitud dados por Fraser (1936), un gran número de nuestros especímenes *Calyptopes* quedan fuera de dichos rangos. Esta diferencia puede surgir debido a ligeras discrepancias en los criterios de clasificación, señalando la necesidad de estandarizar una definición detallada de los estadios larvales.

Las diferencias significativas en el grado de curvatura entre las estaciones demostrado por el análisis de varianza se deben probablemente a diferencias en el tratamiento de las muestras: unos minutos de retraso en el procesamiento podría dar lugar a una gran diferencia de porcentaje de larvas que pueden estar vivas en el momento de añadir el preservativo, etc. Como era de esperar, el grado de curvatura no está relacionado con las características oceanográficas de la zona (que suponen las diferencias de salinidad, temperatura, etc.).

Nuestras observaciones sugieren que el grado de curvatura tiene poca influencia sobre los resultados globales ya que los porcentajes de larvas con curvatura son relativamente bajos, siempre por debajo del 20%. Por otra parte, la sobreestimación de la longitud es inferior a 5% para la mayoría de las larvas (**Tablas 15 y 16**). Por lo tanto, la curvatura tiene poca influencia sobre las estimaciones de los parámetros de población, incluso sin ninguna corrección. La solución más efectiva podría ser la de medir un mismo ejemplar curvado experimentalmente en distintos grados, con el fin de obtener los factores de corrección.

Los errores asociados con el método son los mismos o inferiores a los asociados a la medición bajo el microscopio utilizando un ocular graduado. Además, la posibilidad de medir directamente las muestras elimina la variabilidad asociada con la medición por partes (en gran parte depende de los criterios subjetivos del operador) que permite la utilización de un gran número de muestras y análisis en profundidad de las distribuciones de tamaño.

Las distribuciones de talla fueron primordiales en los trabajos de investigación en

los que se centró Siegel (2000a, 2000b), pero actualmente se restringen a los grandes ejemplares (furciliae tardías en adelante). En los estudios de sistemática o fisiología se han medido larvas pequeñas de a centenas o decenas (por ejemplo: Fraser 1936; Makarov 1979; Daly 2004).

La medición de las muestras con un microscopio implica un dedicado procesamiento para cada muestra. Fraser (1936) describe el dispositivo que utilizan para mejorar la medición de las larvas con un microscopio. Por otra parte, los especímenes curvados podrían ser medidos en partes. Ambas opciones implican prohibitivamente mucho tiempo en vista del gran número de ejemplares necesarios para estimar las distribuciones de frecuencia (Thompson y Tapia, 1990; Carroll et al. 2006).

Recientemente, los sistemas ópticos han sufrido grandes desarrollos en su mayoría destinados a determinar la abundancia, la forma, y, finalmente, el reconocimiento taxonómico, pero todavía no pueden medir muestras individuales en forma conjunta con su determinación taxonómica a nivel de especie (Hu Qiao, 2006). El método de silueta fotográfica descrito por Foote (1999) se basa en una imagen sobre una película fotográfica que más tarde se midió utilizando una tabla de digitalización para dibujar las muestras con un microscopio de disección.

Así pues, el recuento y clasificación de muestras de plancton en el microscopio es preciso para determinar las especies y el estadio de las larvas de eufáusidos. El método descrito aquí tiene como objetivo medir también los tamaños en una sola manipulación de la muestra. Esto permitió la medición de más de veinte mil larvas de eufáusidos de 18 estaciones en un plazo de cuatro meses-persona, incluida la selección y clasificación de las muestras en su conjunto.

De la comparación de ambos métodos se observa que las diferencias relativas entre los métodos son del mismo orden que las diferencias entre las repeticiones de la misma medida (aproximadamente un 5%), **Tablas 10 y 11**. Esto indicaría que con el método de cámara clara los resultados son los mismos que utilizando

un ocular micrométrico pero con la ventaja de que es posible, con relativa facilidad, medir un gran número de especímenes.

Clasificación

En líneas generales, la determinación específica de las larvas de eufausiáceos no es dificultosa, existiendo al respecto abundante bibliografía a partir de los estadios Calyptopes. La utilización de las claves publicadas requiere el uso de lupa binocular y en algunos casos la disección u observación con mayores aumentos, lo que implica la manipulación de los especímenes.

La clave preparada para este trabajo tiene por finalidad permitir realizar en forma simultánea los conteos por especie/estadio y las mediciones. Para ello fue necesario incorporar algunos elementos de más fácil visualización, evitando utilizar características que requieran el cambio de aumentos. De esta manera se logra realizar ambas tareas en forma integrada. Debe tenerse en cuenta que la clave preparada sólo es aplicable en la región geográfica bajo estudio, por lo que algunas especies como *Thysanoessa gregaria* Sars, 1885, *Thysanoessa vicina* Hansen, 1911, *Euphausia longirostris* Hansen, 1908, *Euphausia lucens* Hansen, 1905 y *Euphausia vallentini* Stebbing, 1900, no podrían ser determinadas utilizándola. Esto significa que, en caso de analizarse muestras más próximas a la Convergencia Antártica o a las plataformas, será necesario considerar la posible presencia de otras especies, utilizando claves más generales.

Calibración

La calibración se realizó utilizando un amplio rango de tamaños de objeto y replicando la determinación varias veces. Esto permite estimar el error cometido al calcular la constante que incluye, a diferencia del método tradicional en el que simplemente se calibra un ocular graduado mediante un objeto de tamaño conocido, todos los errores que se cometen al realizar la

medición de un espécimen. Teniendo en cuenta lo anterior, los coeficientes de variación para el método no implican un error mayor al que se cometería con el método del ocular graduado aplicado a larvas no curvadas.

Distribución de tallas

En la literatura (Witek et al., 1980) se encuentran estimaciones de la duración de los estadios y determinaciones de las tallas de cada uno de ellos. Nuestras mediciones de tallas coinciden con las presentadas en dicho trabajo, con la salvedad de que nuestras determinaciones fueron obtenidas sobre una cantidad de larvas mucho mayor a la utilizada en dicha investigación. El gran número de larvas medidas nos permite estimar, no sólo las medias y desvíos de cada estadio sino analizar las capturas de cada estación y la determinación de las funciones de distribución de densidad de la variable talla con una precisión adecuada (**Figura 67**).

Disposición espacial y relación con la circulación de agua

En la Confluencia Weddell-Scotia, ya por los trabajos de Deacon (1979) se supuso la existencia de una divergencia, es decir de una surgencia de agua de mayor profundidad. Esta surgencia tendría un efecto importante sobre las larvas de *E. superba*, cuyos huevos alcanzan grandes profundidades (hasta 1500 metros según Marr, 1962) y constituiría uno de los sitios donde las larvas Calyptopes alcanzan la superficie. De la **Figura 81** (Perfil de tallas en función de la latitud, sección "Resultados") surge que las tallas de las larvas de *E. superba* dependen de su posición respecto de la CWS, lo que confirmaría este efecto. Si bien, la relación de las larvas tempranas de *E. superba* con la CWS quedó evidenciada también por el análisis de la edad mediana a lo largo de varios cruceros, se hace necesario profundizar este trabajo analizando muestras de otras campañas, lo que permitiría una interpretación más segura de estas características. Asimismo resulta interesante el análisis de muestreos similares en otros sitios de dispersión propuestos tal como el Mar de Bellingshausen.

Este tipo de efecto no se observa en la dirección este-oeste, aunque el análisis que se realizó, utilizando el grado de desarrollo de las larvas capturadas en cada estación, indicaría un incremento en la edad de las larvas a medida que se avanza hacia el este, coincidente con el hecho de que las larvas son arrastradas a partir de su emergencia en la Confluencia Weddell-Scotia por las corrientes, poblando el Mar del Scotia y llegando hasta las Islas Georgias del Sur (Figuras 84 y 85).

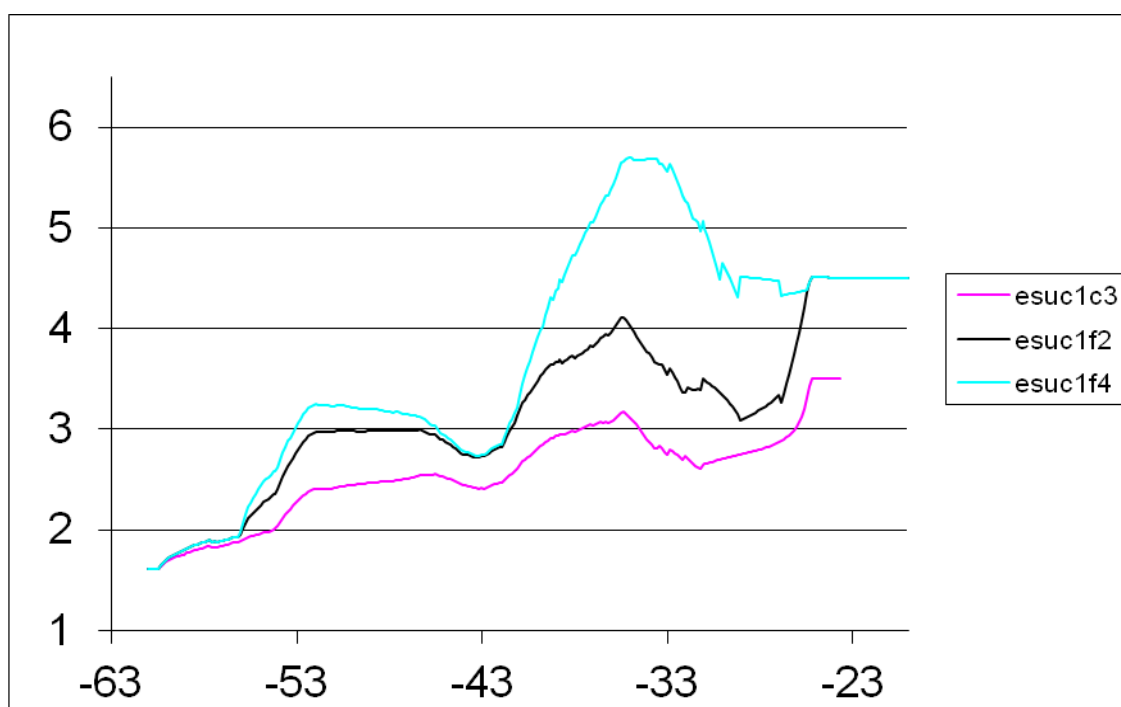


Figura 84- Incremento de la edad mediana de las larvas de *E. superba* hacia el este. En las ordenadas se representa la edad mediana y en las abscisas la longitud Oeste. ESUC1C3 es la abreviatura de larvas de *E. superba* desde el estadio calyptopis I a calyptopis III, ESUC1F2 representa a las larvas desde el estadio calyptopis I a furcilia II y ESUC1F4 desde el estadio calyptopis I a furcilia IV.

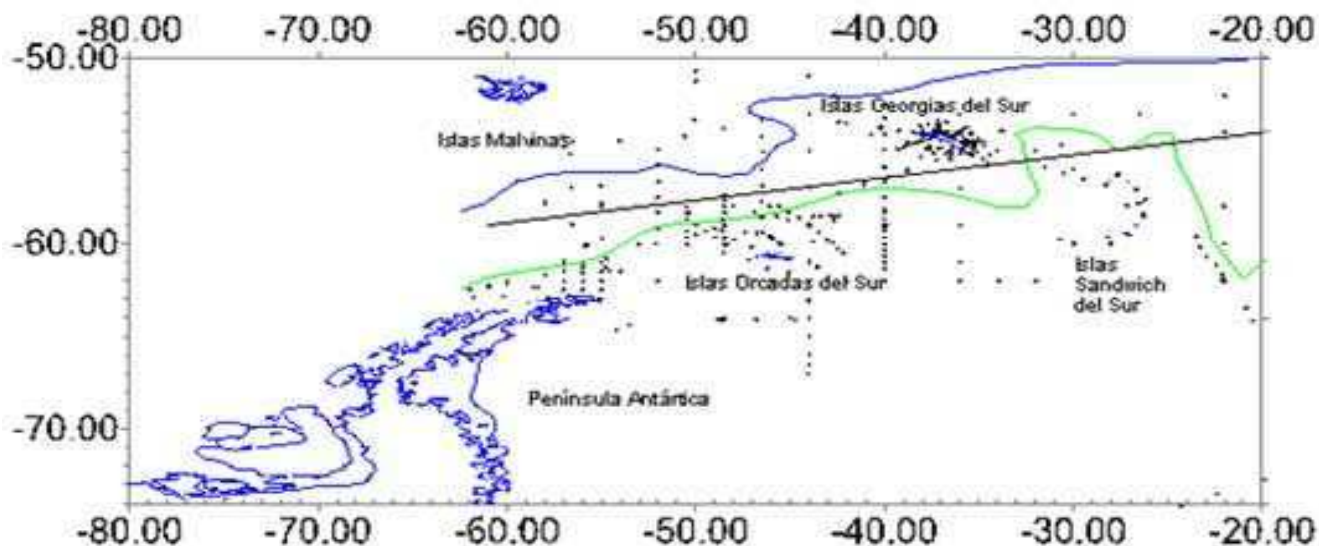


Figura 85- Posición de la transecta de dirección este-oeste utilizada para graficar la **Figura 84**. El punto inicial se encuentra en la posición 59°S 61°O y el punto final en los 54°S 20° O. La línea verde es la Confluencia Weddell - Scotia según Orsi et al. 1995 y la línea azul es el Frente Polar.

Aplicaciones al monitoreo de alteraciones oceánicas globales

En los últimos tiempos se viene observando un calentamiento gradual en la región de la Península Antártica que produjo la retracción de glaciares costeros y de hielo de barrera (Skvarca, 1993, 1994 y Doran et al., 2002). Este fenómeno está relacionado con la circulación oceánica a través del derretimiento gradual en la parte basal del hielo de barrera. Las mayores tasas de derretimiento basal ocurren donde el agua caliente a profundidad puede acceder a la gruesa capa de hielo a través de canales submarinos cruzando la plataforma continental (Pritchard et al., 2012)

La temperatura media del aire en la superficie del planeta ha aumentado 0,06°C por década durante el siglo XX, y 0,19°C por década desde 1979 hasta 1998 (Houghton et al., 2001). Los modelos climáticos pronostican por lo general un aumento del calentamiento en las regiones polares, como se observa en la región de la Península Antártica durante la segunda mitad del siglo XX (Weller, 1998). A pesar de que estudios anteriores (Vaughan et al., 2001) sugieren un

leve y reciente calentamiento continental, el análisis espacial de datos meteorológicos en la Antártida demuestra un enfriamiento neto en el continente antártico entre 1966 y 2000, especialmente durante el verano y el otoño (Doran et al., 2002); ver **Figura 86**.

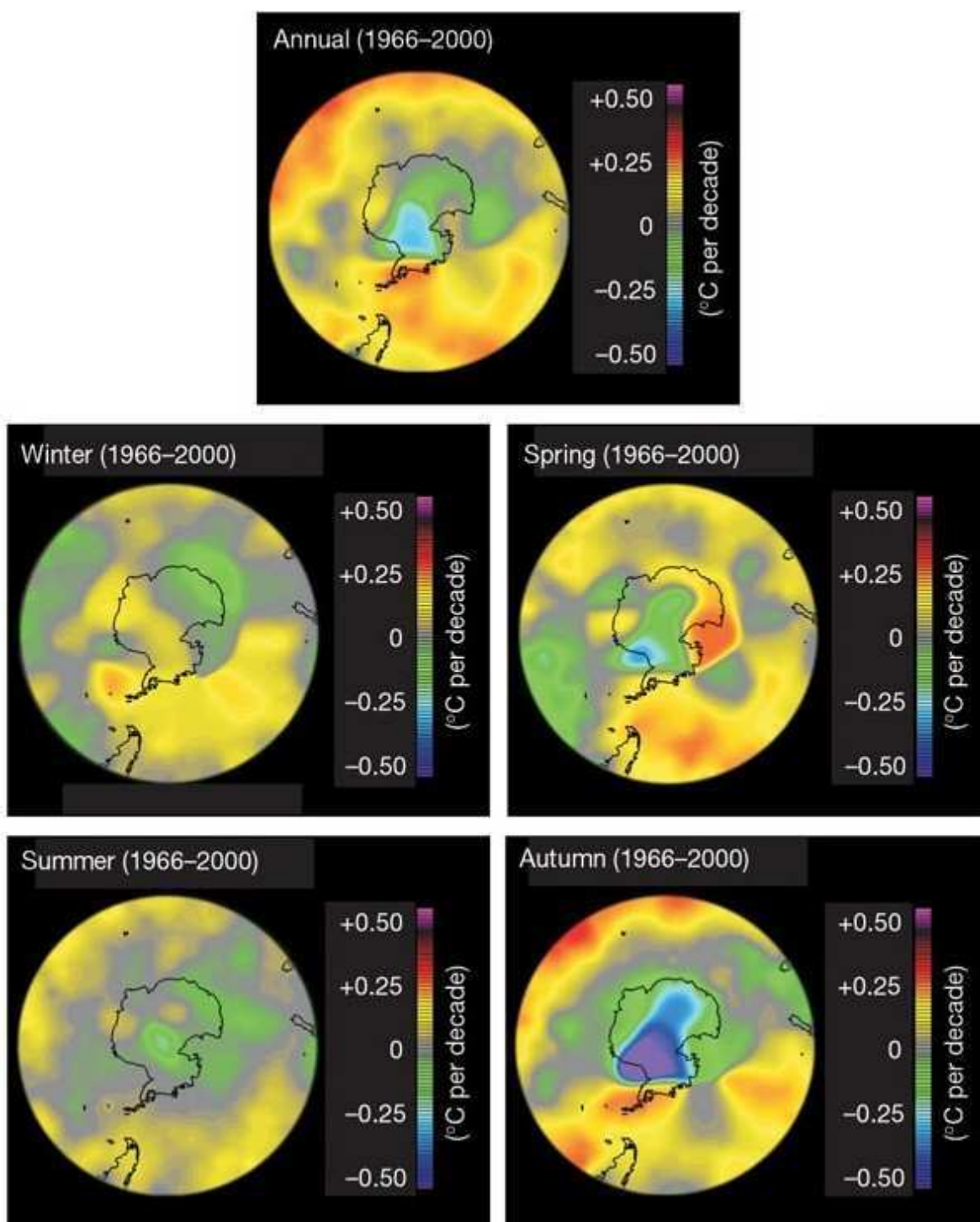


Figura 86- Tendencias anuales y estacionales de la temperatura de superficie de la Antártida entre 1966 y 2000 calculadas por la Universidad de East Anglia, Unidad de Investigación Climática (Jones et al., 1999).

A raíz de estos cambios en la temperatura, se observan otras fluctuaciones biológicas, como por ejemplo el incremento en la abundancia de especies de peces, plancton y organismos intertidales (Hawkins S., 2002). Los eufausiáceos aparentan estar estrechamente ligados a las fluctuaciones de temperatura marina (Southward et al., 1995), ya que la distribución de las distintas especies depende entre otras variables de las temperaturas máximas y mínimas que pueden tolerar.

Los modelos climáticos predicen que el fenómeno de incremento en la temperatura general, conocido como cambio global, alcanzará los 1,4 – 5,8°C dentro de los próximos 100 años (Schneider, 2001). Sin duda este fenómeno estará acompañado por cambios en el ecosistema marino inducidos no sólo por la variación de temperatura sino también en forma indirecta por los cambios en la circulación oceánica que se generarían a partir de las alteraciones climáticas. Es indudable que también se produciría un impacto socioeconómico considerable en lo que se refiere a recursos marinos (Southward y Boalch, 1993 y 1994).

Teniendo en cuenta que la posición de la Confluencia Weddell-Scotia (CWS) se encuentra ligada a la topografía del fondo, sus variaciones son relativamente menores en comparación con otros frentes oceánicos (Gordon, 1988a). Este hecho determina el valor de esta región para el monitoreo del estado de la población de krill antártico, a partir de la confirmación obtenida de su importancia como sitio donde las larvas calyptopis I llegan a la superficie. Los análisis de detalle de las propiedades de las distribuciones de tallas pueden proveer información de interés global. Con el caso del calentamiento global esta información podría ser crucial, ya que por ejemplo, la velocidad de crecimiento de las larvas está influenciada en forma directa por la temperatura (Quetin y Ross, 1989). Si bien la posición de la Confluencia Weddell – Scotia no puede esperarse que varíe significativamente (por su estrecha relación con la topografía submarina) los cambios en la temperatura del agua proveniente del Mar de Weddell podrían ser detectados a través de la composición por estadios y dentro de éstos, por sus tallas. Es posible también que se produzca una extensión hacia el sur en la distribución de *E. frigida* debido a su límite de tolerancia a bajas temperaturas y el corrimiento de la frontera con esos rangos de temperatura, además de otros cambios en la dominancia de especies

planctónicas.

Debido a las características antes mencionadas de la CWS, se hace posible establecer un programa de vigilancia para evaluar el estado reproductivo de las poblaciones de adultos en el Mar de Weddell y el Mar del Scotia Sur basado en un muestreo por red y / o acústico. Este programa sería relativamente fácil de implementar mediante cruceros de investigación y los buques de oportunidad y ayudaría a discriminar entre los distintos factores que afectan a los parámetros del Programa de Monitoreo del Ecosistema de la CCRVMA (CEMP).

Conservación

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. 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. crystallophias* 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.

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). Al respecto, en el presente trabajo hemos encontrado que la distribución

de larvas calyptopes I está estrictamente asociada con la CWS (límite del giro del Mar de Weddell).

Debido a la esterilidad de las poblaciones 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.

Impacto del cambio climático sobre el krill y sus predadores

La evidencia es abrumadora ahora, el cambio climático está ocurriendo más rápido en las regiones polares que en cualquier otra parte del mundo. Esto produce una serie de impactos ambientales directos e indirectos, impactos económicos y sociales en el corto, mediano y largo plazo, tanto en la Antártida como en el Ártico. La velocidad del cambio y los efectos concretos en ambientes dominados por el hielo podrían influir en que la administración y la gestión de las regiones polares no tengan un enfoque sostenible.

En la Antártida, las ballenas dependen del plancton. De estos, el krill ha sido reconocido como el alimento principal de las ballenas desde principios del siglo XIX. El análisis de los posibles efectos del cambio climático requiere una comprensión de los mecanismos que regulan la abundancia y distribución de las especies de plancton. Las poblaciones que constituyen el plancton dependen de la existencia de mecanismos de circulación que, junto con las características de su ciclo de vida, permiten a la población a permanecer en sus límites geográficos.

La principal característica de la distribución de eufáusidos es su fuerte asociación con las masas de agua, esta no se basa en las propiedades fisicoquímicas del agua, sino en la circulación que generan las diferentes aguas y que muestra zonación latitudinal (Tattersall 1924, John 1936, Ponomareva y Drobyisheva 1978).

Para comprender su distribución, hay que tener en cuenta que los huevos cuando son fertilizados son liberados en la superficie y, en general, se hunden hasta profundidades diferentes de acuerdo a la especie. Las larvas nauplii emergentes ascienden en la columna de agua, mientras se desarrollan en distintos estadios, llegando a la superficie como metanauplius y calyptopes. De esta etapa en adelante las larvas de krill habitan las aguas superficiales (0 a 150 metros), así como las etapas adultas cuya migraciones verticales diarias puede ser tan profundas como 200 metros (Marschoff et al., 1998). La madurez sexual se alcanza a los 2-3 años de edad (Siegel, 2000).

Mientras que los huevos de *Euphausia superba* alcanzan grandes profundidades (entre 800 y 1500 metros), los de *Thysanoessa macrura* llegan a menos de 800 metros y los de *Euphausia frigida* y *Euphausia triacantha* son aún más superficiales. En *Euphausia crystallophias* los huevos no se hunden en absoluto, y permanecen en las aguas superficiales durante todo su ciclo de vida (Makarov, 1979).

Estas características, junto con la circulación de las aguas superficiales y subsuperficiales, puede ser utilizado para explicar su distribución.

Como ya fue explicado con más detalle en la Introducción de este trabajo, la circulación del agua está dominada por dos grandes corrientes circumpolares, conocidas como derivas del Viento Oeste y del Viento Este. La Deriva del Viento Oeste, también conocida como Corriente Circumpolar Antártica cubre una extensión latitudinal grande, su presencia se detecta en las plataformas continentales al norte y al sur, se acerca al continente antártico, incluyendo la mayoría de las islas subantárticas. Los vientos dominantes fuertes del este (con una media anual de 47 km/h), son la fuerza motriz de esta corriente. La fuerza de Coriolis genera un componente norte en las aguas superficiales. Así, dentro de la corriente circumpolar, las aguas superficiales se mueven hacia el norte hasta llegar al Frente Polar (anteriormente la Convergencia Antártica), donde se hunden bajo las aguas subantárticas menos densas. Además, la corriente circumpolar se divide en dos cuerpos principales de agua, que se mueve a unos 35 km / día. El núcleo de la corriente podría moverse en paralelo hasta 10 km / día; se crean giros efímeros locales, algunos de ellos están cerca de convertirse en permanentes (Nowlin et al., 1977b).

Hacia el sur, cerca del continente antártico los vientos soplan hacia el oeste. Como resultante existe una corriente superficial que fluye hacia el este y se ve afectada por la topografía del fondo, lo que crea una serie de giros cerrados en el sentido de las agujas del reloj. En la región de contacto de estas corrientes se desarrolla la Divergencia Antártica, creando un movimiento ascendente de aguas profundas (Gordon, 1971).

Además de la convergencia y divergencia que ya se ha mencionado, las zonas circumpolares frontales son, al norte, el Frente Subantártico y la Convergencia Subtropical. Otros frentes se desarrollan en los márgenes de los giros de la Corriente de Deriva del Viento Este (un ejemplo de ellos es la Confluencia Weddell - Scotia) y en los límites de las plataformas continentales (Deacon, 1979 y Gordon, 1988b); (**Figura 6**).

Numerosos sistemas de circulación con altos tiempos de residencia permiten la estabilidad de las poblaciones de plancton;

- Los giros encontrados a lo largo del Frente Polar, finalmente forman lentes de agua que se mueven hacia el norte y el sur. Los huevos y larvas incluidas en los giros invaden las aguas de la Corriente Circumpolar (*T. macrura*).
- La Corriente de Deriva del Viento Este, limitada al norte por la Divergencia Antártica y al sur por el Frente de talud del Continente Antártico, constituye una zona próxima al continente que se extiende en forma circumpolar (*E. crystallorophias*).
- Los giros de la Corriente de Deriva del Viento Este, que retienen agua durante largos períodos (nueve años en el interior del Giro de Weddell) (*E. superba*, *T. macrura*).
- Las plataformas del continente y de las islas (Foldvik et al., 1985) donde típicamente se encuentra *E. crystallorophias*.

Una de las características distintivas de la distribución de *E. superba* es el ingreso de sus larvas a la Corriente Circumpolar a través del Pasaje de Drake sur y la Confluencia Weddell-Scotia desde el sistema de giros relacionados con la Corriente de Deriva del Viento Este (Siegel, 2000a y Marschoff et al., 2007). En el Mar de Scotia, la dependencia del krill de la afluencia de las larvas a través de la Confluencia Weddell-Scotia se demuestra mediante el cálculo del estadio mediana de las larvas de krill capturadas en distintos cruceros y la observación de los tamaños de las larvas en relación a la posición de la confluencia (Marschoff et al, 2009). Asimismo, el volumen de agua invadiendo el Mar de Scotia es muy variable y determina tanto la presencia de hielo marino en el Mar de Scotia, como el tamaño de la población de krill, un hecho ya conocido por los balleneros (Marschoff, 1996). La presencia de hielo mejora el desarrollo de las larvas mediante la oferta de alimento y de refugio (Atkinson et al., 2004).

Otros mecanismos implicados son de carácter ecológico. No ha sido plenamente demostrado, pero parecería que el sistema de Mar del Scotia en los años en que la afluencia de agua del sur está dominada por el Giro de Bellingshausen, está dominado por la comunidad planctónica de salpas (Loeb et al., 1997 y Atkinson et al., 2004).

El cambio climático tendría entonces un doble efecto: menor formación de hielo en el Mar de Weddell y un cambio en el flujo de agua a través de la Confluencia Weddell-Scotia. El efecto global sobre la población de krill y el equilibrio entre las poblaciones de krill y de salpas puede ser significativo, pero su magnitud y las tendencias a largo plazo no se podrían predecir aún con precisión. Las ballenas se alimentan de krill con un alto nivel de agregación.

Pequeños cambios en la densidad total de krill podría dar lugar a grandes cambios en su comportamiento de agregación con la consecuencia de que algunos de sus depredadores podrían ser beneficiados (Marschoff et al., 2009).

CONCLUSIONES

La circulación de aguas en el Océano Atlántico permite identificar una serie de regiones oceánicas interrelacionadas, que se corresponden con las definidas por la estructura de frentes oceánicos. 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.

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.

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.

En la región del Frente Polar su mantenimiento es imposible, tanto por la gran 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 incapacidad natatoria de las larvas para migrar verticalmente. Ambas características ocasionan 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 la Deriva del Viento Este, *T. macrura* ha sido encontrada en nuestras muestras con regularidad al igual que en la corriente circumpolar donde es la especie de eufausiáceos dominante fuera del sector Atlántico.

E. frigida 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 tanto el desove como la eclosión no se producen a gran profundidad.

Durante los cruceros Holmberg 1994 y 1995 hemos capturado adultos y larvas de *E. crystallophias* por primera vez en la Confluencia Weddell-Scotia. Estas capturas podrían deberse a la invasión de la corriente externa del giro del Mar de Weddell por larvas provenientes de la plataforma. Es sugestivo, dada la relación de esta especie con el hielo de barrera, que coincidentemente en 1995 se haya producido un importante desprendimiento de hielo en la barrera de Larsen, luego de un período de retracción en concordancia con un período de calentamiento atmosférico. Sin duda el cambio climático a nivel global, en donde la zona de la Península Antártica es una de las áreas con cambios más significativos, influye con variaciones en el ecosistema antártico.

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.

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. Como no se detectaron migraciones verticales en las larvas de *E. superba* hasta el estadio calytopis III, su circulación puede analizarse

limitándose el estudio a la capa superficial.

Los datos de *E. crystallophias* 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 oceánico.

Método de medición

El método de medición permite determinar el tamaño de larvas de eufausiáceos bajo lupa con poco esfuerzo y precisión similar a la que se obtendría con los métodos tradicionales (ocular graduado). Esto brinda la posibilidad de utilizar material fijado para realizar mediciones que de otro modo serían imposibles (en caso de ejemplares muy curvados) o serían impracticables por la gran demanda de tiempo que el método tradicional requiere.

La aplicación de este método abre la posibilidad de realizar estudios poblacionales aplicando métodos que requieren utilizar la talla de los especímenes, no sólo en el caso de las larvas de eufausiáceos, sino para otros individuos del plancton cuya medición bajo lupa es dificultosa.

La Confluencia Weddell-Scotia tiene un rol significativo en la biología, abundancia y distribución de las larvas tempranas de *E. superba*, no bien comprendido aún; para lo que se requerirían muestreos extendidos en el espacio y el tiempo. Su influencia puede detectarse en la talla de las larvas y probablemente relacionada con la existencia de una divergencia.

La determinación de las tallas de larvas de eufausiáceos es de utilidad no sólo en el análisis de la estructura espacial de sus poblaciones, sino también para establecer la relación de las mismas con los sistemas de circulación oceánica,

estudios de crecimiento, etc.

La información proveniente de las determinaciones de tallas puede ser utilizada, no sólo para el monitoreo del estado de las poblaciones de eufausiáceos, sino también para detectar cambios de naturaleza más general en los ecosistemas marinos.

En general, los métodos utilizados permiten la intercomparación entre las diversas técnicas de obtención de muestras. Es fundamental que no dependan de estimaciones de densidad o abundancia absoluta para que puedan ser implementados en programas de monitoreo a largo plazo utilizando buques de oportunidad que resultan imprescindibles para mantener los costos de dichos programas dentro de límites aceptables.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alescio, N. S. 2012. Sobrepesca de las especies ictícolas antárticas *Notothenia rossii* y *Gobionotothen gibberifrons* en las islas Shetland del Sur. Impacto en la abundancia y estructura de tallas de sus poblaciones costeras juveniles monitoreadas a lo largo de 28 años. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires. 1-139.

Antezana, T., N. Aguirre y R. Bustamante. 1976. Nuevo límite septentrional para el krill Antártico *Euphausia superba* Dana, en el Pacífico. Ser. Cient. Inst. Antart. Chileno, 4: 47-51.

Aoki, S., D. Fukai, T. Hirawake, S. Ushio, S. R. Rintoul, H. Hasumoto, T. Ishimaru, H. Sasaki, T. Kagimoto, Y. Sasai y H. Mitsudera. 2007. A series of cyclonic eddies in the Antarctic Divergence off Adélie Coast. J. Geophys. Res., 112, C05019.

Arhan, M., A., C. Naveira Garabato, K. J. Heywood y D. P. Stevens. 2001. The Antarctic Circumpolar Current between the Falkland Islands and South Georgia. J. Phys. Oceanogr., 32: 1914-1931.

Atkinson, A., P. Ward, J. M. Peck y A. W. Murray. 1990. Mesoscale distribution of zooplankton around South Georgia. Deep Sea Res. Part A. Oceanogr. Res. Pap. 37: 1213-1227.

Atkinson, A., P. Ward, R. Williams y S. A. Poulet. 1992. Feeding rates and diel vertical migration of copepods near South Georgia: comparison of shelf and oceanic sites. Mar. Biol. 114: 49-56.

Atkinson, A., V. Siegel, E. Pakhomov y P. Rothery. 2004. Long term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nat.*, 432: 100-103.

Baker, A. de C. 1954. The circumpolar continuity of Antarctic plankton species. *Discov. Rep.* 27: 201-218.

Baker, A de C. 1959. The distribution and life history of *Euphausia triacantha*, Holt and Tattersall. *Discov. Rep.* 29: 309-340.

Baker, A de C. 1965. The latitudinal distribution of *Euphausia* species in the surface water of the Indian Ocean. *Discov. Rep.* 33: 309-334.

Baker, A de C. 1970. The vertical distribution of Euphausiids near Fuerteventura, Canary Islands (Discovery Soud Cruise, 1965). *J. Mar. Biol. Ass. UK* 50: 301-342.

Baker, A. de C., B. P. Boden y E. Brinton, 1990. A practical guide to the euphausiids of the world. *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, London. 96.

Balech, E. 1968. Dinoflagellates. *Am. Geo. Soc.; Ant. Map. Fol. Ser.* 10: 8-9.

Bargmann, H. E. 1937. The reproductive system of *Euphausia superba*. *Discovery Rep.*, 14: 325-350.

Beklemishev, K. V. 1958. Zonación 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 – Select. Scient. Pap.* 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.

Bindoff, N. L., M. A. Rosenberg y M. J. Warner. 2000. On the circulation and water masses over the Antarctic continental slope and rise between 80 and 150°E. *Deep Sea Res. Part II: Topic. Stud. Oceanogr.* 47: 2299-2326.

Brennecke, W. 1918. Ozeanographische Ergebnisse der zweiten französischen, der swedischen und der schottischen Südpolarexpeditionen. *Ann. Hydrogr. marit. Meteor.*, 46: 173-183.

Brinton, E. y A. Townsend. 1984. Regional relationship between development and growth in larvae of Antarctic krill (*Euphausia superba*), from field samples. *J. Crustacean Biol.* 4: 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: 1153-1180.

Carroll, R., D. Ruppert, L. Stefanski y C. Crainiceanu. 2006. *Measurement Error in Nonlinear Models: A Modern Perspective*. 2nd edn. CRC Press, New York. 1-488.

Casanova, B. 1974. Les Euphausiacés de Méditerranée. (Systematique et developpement larvaire. Biogeographie et biologie.) *Doct. Thes., J'Univ. Prov. (Aix-Marseille) D*, 380.

CCRVMA, 2007. Informe del Taller de Biorregionalización del Océano Austral. Bruselas, Bélgica.

Checkley, D. M. Jr., R. E. Davis y A. W. Herman. 2008. Assessing plankton and other particles in situ with the SOLOPC. *Limnol. Oceanogr.* 53: 2123–2136.

Clarke A. y P. A. Tyler. 2008. Adult Antarctic krill feeding at abyssal depths. *Cur. Biol.* 18: 282–285.

Clutter, R.I. y M. Anraku. 1968. Avoidance of samplers. En: Tranter, D.J. (ed) Zooplankton sampling. UNESCO, Paris 57-76.

Cook, A. J., J. A. Fox, D. G. Vaughan y J. G. Ferrigno. 2005. Retreating glacier fronts on the Antarctic Peninsula over the past half-century. *Science* 308: 541–544.

Daly, K. L. y M. C. Macaulay. 1991. Influence of physical and biological mesoscale dynamics on the seasonal distribution and behavior of *Euphausia superba* in the antarctic marginal ice zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 79: 37-66.

Daly, K. L. y J. J. Zimmerman. 2004. Comparisons of morphology and neritic distributions of *Euphausia crystallorophias* and *Euphausia superba* furcilia during autumn and winter west of the Antarctic Peninsula. *Polar Biol.* 28: 72-81.

Dana, J. D. 1852. Crustacea. U.S. Exploring Expedition under the command of Charles Wilkes, XIII: 1-685.

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: 1-15.

Dierssen, H. M., C. S. Raymond y M. Vernet. 2002. Glacial meltwater dynamics in coastal waters west of the Antarctic Peninsula. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99: 1790-1795.

Dillaman, R. M., R. Y. George y J. O. Stromberg. 1985. Ultrastructure of the fertilized egg of the Antarctic krill *Euphausia superba*. *J. Crustacean 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 Confer. Macroplank.: 10-12. All Union Res. Inst. Mar. Fisher. Oceanogr., Moscow.

Donini, G. 2008. Distribución de larvas de krill en el área de la Confluencia Weddell - Scotia. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Univ. CAECE. Buenos Aires.

Doran, P. T., J. C. Prisco, W. B. Lyons, J. E. Walsh, A. G. Fountain, D. M. McKnight, D. L. Moorhead, R. A. Virginia, D. H. Wall, G. D. Clow, C. H. Fritsen, C. P. McKay y A. N. Parsons. 2002. Antarctic climate cooling and terrestrial ecosystem response. *Nature* 415: 517-520.

Einarsson, H. 1945. Euphausiacea I. Northern Atlantic Species. Dana-Report 27: 1-191.

El-Sayed, S. Z. 1970. On the productivity of the Southern Ocean. En: Antarctic Ecology. M.W. Holdgate (ed). Acad. Press, I, 119-135.

El-Sayed, S.Z. y E. Hofmann. 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, 97-99.

Emery, W. J. 1977. Antarctic Polar Frontal zone from Australia to the Drake Passage. *J. Phys. Ocean.* 7: 811-822.

Endo, Y. y Y. Komaki. 1979. Larval stages of Euphausiids with descriptions of those of *Thysanoessa longipes* Brandt. *Bull. Jap. Sea. Reg. Fish Res. Lab.* 30: 97-110.

Everson, I. 1976. Antarctic krill: a reappraisal of its distribution. *Polar Rec.*, 18: 15-23.

Everson, I. 1977. The living resources of the Southern Ocean. Food Agric. Organiz. (FAO), Rome. 1-156.

Everson, I (Ed.). 2000. Krill biology, ecology and fisheries. Fish Aquat. Res. Ser. 6. Blackwell Sc. Ltd., Oxford.

Fahrbach, E., R. G. Peterson, G. Rohardt, P. Schlosser, y R. Bayer. 1994. Suppression of bottom water formation in the southeastern Weddell Sea. Deep-Sea Res., 41: 389-411.

Fahrbach, E., G. Rohardt, N. Scheele, M. Schroder, V. Strass y A. Wisotzki. 1995. Formation and discharge of deep and bottom water in the northwestern Weddell Sea. J. Marit. Res., 53: 515–538.

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 y T. Torresen. 1985. Circulation and water masses of the southern Weddell sea. AGU Antarct. Res. Ser. 43: 5-20.

Foote, K. G. 2000. Optical Methods. In: ICES zooplankton methodology manual. Acad. Press, New York, 259-295.

Foster, T. D. y J. H. Middleton. 1984. The oceanographic structure of the eastern Scotia Sea-I. Physical oceanography. Deep-Sea Res., 31: 529-550.

Fraser, F. C. 1936. On the development and distribution of the young stages of krill (*Euphausia superba*). Discov. Rep. 14: 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.

Gallotti, D. 2004. Distribución de larvas de eufausiáceos en Islas Georgias y Mar del Scotia. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Fac. de Cs. Ex. y Nat., U.B.A.

Gamberoni, L., J. Geronimi, P. F. Jeannin y J. F. Murail. 1982. Study of frontal zones in the Crozet-Kerguelen region. *Oceanol. 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.

Gaten, E., G. Tarling, H. Dowse, C. Kyriacou y E. Rosato. 2008. Is vertical migration in Antarctic krill (*Euphausia superba*) influenced by an underlying circadian rhythm? *J. Genet.* 87, 473-483.

George, R. Y. 1983. Field and laboratory studies on the antarctic krill *Euphausia superba* in austral summer 1982-1983. *Antarct. J.* 202-203.

George, R. Y., y J. O. Stromberg. 1985. Development of eggs of Antarctic krill *Euphausia superba* in relation to pressure. *Polar Biol.*, 4: 125-133.

Gill, A. E. 1973. Circulation and bottom water production in the Weddell Sea. *Deep Sea Res.* 20: 111-140.

Gordon, A. L. 1971. Oceanography of Antarctic waters. En: *Antarctic Oceanology* I. Ed. J. L. Reid .15: 169-203.

Gordon, A. L. 1988a. Spatial and temporal variability within the Southern Ocean En: *Antarctic Ocean and Resources Variability*. Editor: D. Sahrhage. Springer-Verlag. Berlin. 41-56.

Gordon, A. L. 1988b. Physical oceanographic setting of the Siedlecki, January 1987, South Shetland Islands data set. SC-CAMLR-VII/BG/19.

Gordon, A. L. 2003. Current systems in the Southern Ocean. Lamont-Doherty Earth Observatory of Columbia University, Palisades, NY, USA.

Grosjean, P., M. Picheral, C. Warembourg y G. Gorsky. 2004. Enumeration, measurement, and identification of net zooplankton samples using the ZOOSCAN digital imaging system. *J. Mar. Sci.* 61: 518-525

Hansen, H. G. 1911. The genera and species of the order Euphausiacea with an account of a remarkable variation. Bull. Inst. Oceanogr. 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.

Härdle, W. 1989. Applied nonparametric regression. Editorial: Cambridge University, Cambridge. 1-333.

Hart, T. J. 1934. On the phytoplankton of the southwest Atlantic and the Bellingshausen Sea. Disc. Rep. 8: 1-268.

Hellmer H. y M. Bersch. 1985. The Southern Ocean. A survey of Oceanographic and Marine meteorological research work. Berichte zur Polarforsch. 26: 1-115.

Hempel I. 1978. Vertical distribution of eggs and nauplii of krill (*Euphausia superba*) South of Elephant Island. Meeresforschung 27: 119-123.

Hempel I. y G. Hempel. 1978. Larval krill (*Euphausia superba*) in the plankton and neuston samples of the German Antarctic Expedition 1975/76. Meeresforsch. 26: 206-216.

Hempel I. y E. R. 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. Meeresforsch. 29: 53-59.

Herman A. W., N. A. Cochran y D. D. Sameoto. 1993. Detection and abundance estimation of euphausiids using an optical plankton counter. Mar. Ecol. Prog. Ser. 94: 165-173.

Hirota Y., T. Nemoto y R. Marumo. 1984. Vertical distribution of larvae of *Euphausia nana* and *Euphausia similis* in Sagami Bay and Suruga Bay, central Japan. Mar. Biol. 81: 131-138.

Hofmann, E. E., J. E. Capella, R. M. Ross y 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. y E.J. Murphy. 2004. Advection, krill, and Antarctic marine ecosystems. *Antarct. Sci.* 16: 487–499.

Holm-Hansen, O. y M. Huntley. 1984. Feeding requirements of krill in relation to food sources. *J. Crustacean Biol.* 4: 156-173.

Holm-Hansen, O. 1985. Nutrient cycles in Antarctic Marine Ecosystems. In: Siegfried W. R., P.R. Condy y 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.

Houghton, J. T., Y. Ding, D .J. Griggs, M. Noguer, P.,J. van der Linden, X. Dai, K. Maskell y C. A. Johnson (eds). 2001. *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Intergovernmental Panel on Climate Change (Cambridge Univ. Press).

Hu, Q. 2006. Application of Statistical Learning Theory to Plankton Image Analysis. PhD Thesis, M.I.T. and Woods Hole Oceanogr. Instit. 1-173.

Hutchinson, G. E. 1961. The paradox of the plankton. *Am. Nat.*, 95: 137-145.

Huybers, P. y G. Denton. 2008. Antarctic temperature at orbital timescales controlled by local summer duration. *Nature Geosci.* 1: 787–792.

Ikeda, T. 1983. Development of the larvae of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) observed in the laboratory. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 75: 107-117.

Ikeda, T. 1986. Preliminary observations on the development of the larvae of *Euphausia crystallorophias* Holt and Tattersall in the laboratory (extended

abstract). Proc. Seventh Symp. Polar Biol. Tokyo 40: 183-186.

Inoue, M. y T. Ichiye. 1980. Report on physical oceanography of ARA ISLAS ORCADAS Cruise 17-78. Techn. Rep. Texas A&M Univ. 80-6-T.

Instituto Geográfico Nacional de la República Argentina. 2012. Mapa de la Provincia de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur.

John, D. D. 1936. The Southern species of the genus *Euphausia*. Disc. Rep. 14: 193-324.

Jones, P. D., M. New, D. E. Parker, S. Martin y I. G. Rigor. 1999. Surface air temperature and its changes over the past 150 years. Rev. Geophys. 37: 173-199.

Joyce, T. M., W. Zenk y J. M. Toole. 1978. The anatomy of the Antarctic Polar Front in the Drake Passage. J. Geophys. Res., 83: 6093-6113.

Kawaguchi, S., R. Kilpatrick, L. Roberts, R. A. King y S. Nicol. 2011. Ocean-bottom krill sex. J. Plankton Res. 33: 1134–1138.

Kils, U. y N. Klages. 1979. Der Krill. Naturwissensch. Rundsch. 10: 397–402.

Knight, M. D. 1980. Larval development of *Euphausia eximia* with notes on its vertical distribution and morphological divergence between populations. Fish. Bull. 78: 313-336.

Le, K. y J. Shi. 1997. A study of circulation and mixing in the region of Prydz Bay, Antarctica. Stud. Mar. Sinica, 38: 39-52.

Loeb, V., O. Siegel, O. Holm-Hansen, R. Hewitt, W. Fraser, W. Trivelpiece y S. Trivelpiece. 1997. Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. Nature 387: 897-900.

Lutjeharms, J. R. E. 1985. Location of frontal systems between Africa and

Antarctica: some preliminary results. Deep Sea Res. Part A. Oceanographic Res. Papers 32: 1499–1509.

Lomakina, N. B. 1964. Fauna de eufausiáceos (*Euphausiacea*) de regiones australes y antárticas. Resultados de Investigaciones Biológicas de las Expediciones Antárticas Soviéticas. Acad. Cs. URSS: 254-334.

Lusquiños, A. J. 1963. Extreme temperatures in the Weddell Sea. En: Arbok for Universitetet i Bergen (Mathem.-naturvit. Ser.) 23:1-19.

Macinnes, J. R, E. W. Rhodes y A. Calabrese. 1974. A new electronic system for counting and measuring bivalve larvae. Chesap. Sci. 15: 174-176.

Mackintosh, N. A. 1972. Life Cycle of Antarctic krill in relation to ice and water conditions. Disc. Rep. 36: 1-94.

Mackintosh, N. A. 1973. Distribution of post-larval krill in the Antarctic. Disc. Rep. 36: 95-156.

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 Confer. Macroplank.: 34-35. All Union Res. Inst. Mar. Fisher. Oceanogr., 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. 1979a. Larval distribution and reproductive ecology of *Thysanoessa macrura* (Crustacea: Euphausiacea) in the Scotia Sea. Mar. Biol. 52: 377-386.

Makarov, R. R. 1979b. Estadios larvales tempranos de los eufausiáceos antárticos. Zool. Zhur. 58: 314-327.

Makarov, R. R. 1983. Some problems in the investigation of larval euphausiids in the Antarctic. *Berichte Polarforsch* 4: 58-69.

Makarov, R. R. y L. L. Menshenina. 1988. Sobre la investigación de la distribución y fenología de las larvas de eufausiáceos en el Mar del Scotia. *Antarktika* 27: 160-174 (en ruso).

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(en ruso).

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 (en ruso).

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: 1241-1249.

Marr, J. W. S. 1962. The natural history and geography of the Antarctic krill *Euphausia superba* Dana. *Disc. Rep.* 32: 37-465.

Marschall, H. P. y Hirche, H. J. 1984. Development of eggs and nauplii of *Euphausia superba*. *Polar Biol.*, 2: 245-250.

Marschoff, E. R. y A. P. Tomo. 1984. Vertical distribution of calyptopes larvae of *Euphausia superba* in the Scotia Sea. *J. Crust. Biol.* 4: 247-251.

Marschoff, E. R. 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., G. A. Lovrich y J. A. Calcagno. 1989. Vertical distribution of two substages of stage calyptopis I of *Euphausia superba* Dana, in South Orkneys Area. *Polar Biol.* 9: 325-328.

Marschoff, E. R., B. Prenski, B. González, J. Calcagno, C. Remaggi y C. Balestrini. 1994. Preliminary results of the E.L. Holmberg cruise to subareas 48.3 and 48.2. CCRVMA, WG-FSA-94/29.

Marschoff, E. R., 1996. Estrategias reproductivas de Eufausiáceos (*Euphausiacea*, *Crustacea*) antárticos como mecanismo regulador de la distribución. Tesis doctoral en Ciencias Biológicas. Fac. de Cs. Ex. y Nat., U.B.A.

Marschoff E. R., J. A. Calcagno y P. Aimiero. 1998. Diel variation in catches of *Euphausia superba* Dana 1854 early larvae: Vertical migration or avoidance reaction? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 228: 107-115.

Marschoff, E. R., D. Gallotti, G. Donnini y N. Alescio. 2007. Spatial disposition of euphausiid larvae in relation with the Weddell-Scotia Confluence. Taller sobre Biorregionalización de la Comisión para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos (CCRVMA). Bruselas, Bélgica (8 pp.).

Marschoff, E. R., D. Gallotti, G. Donnini and N. Alescio. 2009. Impacts of climate change on krill and other food resources of whales in the Southern Ocean. Workshop on climate change and adaptation options for cetaceans and other marine biodiversity of the eastern Pacific. San José, Costa Rica. Min. Amb. Energ. Tur. (3 pp.).

Marschoff, E.R., D. Gallotti, N. Alescio, G. Donini y S. Buján. 2010. A method for measuring the size of zooplankton applied to euphausiid larvae in the Weddell Scotia Confluence. *Polar Biol.* 34: 455-458.

Marschoff E. R., N. Alescio, D. Gallotti y G. Donini. 2010. Monitoring krill larvae at the Weddell-Scotia Confluence. Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR). Doc WG - EMM – 10/20 (9 pp.).

Marschoff E. R., N. Alescio, D. Gallotti y G. Donini. 2011. Coupling of oceanographic processes and euphausiid early life cycle in the Weddell-Scotia Confluence. Antarctic krill in a changing ocean - scientific workshop on effects of environmental change on Antarctic krill and implications for ecosystem-based management. Texel, Holanda (4 pp.).

Mauchline, J y Fisher, L. 1969. The biology of euphausiids. Adv. Mar. Biol. 7: 1-454.

Mayewski, P. A. et al. 2004. Holocene climate variability. Quat. Res. 62: 243–255.

McWhinnie, M. A. 1964. Temperature responses and tissue respiration in Antarctic Crustacea with particular reference to the krill *Euphausia Superba*. Biol. Ant. Seas, Antarct. Res. Ser., 1: 63–72.

Meijers A. J. S., A. Klocker, N. L. Bindoff, G. D. Williams y S. J. Marsland. 2010. The circulation and water masses of the Antarctic shelf and continental slope between 30 and 80° E. Deep Sea Res. Part II: Top. Stud. Oceanogr. 57: 723–737.

Meinardus, W. 1923. Meteorologische Ergebnisse der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. W. de Gruyter und Company.

Menshenina, L. L. 1990. Some correlations of limb development in Euphausia larvae (Euphausiacea). Crustaceana 58: 1-16.

Miller, D. G. M. y Hampton, I. 1989. Biology and ecology of the Antarctic krill. Biomass Scient. Ser. 9.

Moffat Varas, C. F. 2007. Ocean circulation and dynamics on the west Antarctic Peninsula continental shelf. Thesis (Ph. D.) - Joint Program in Applied Ocean Science and Engineering (M.I.T., Dept. of Earth, Atmosph., and Planet. Scienc.; and the Woods Hole Oceanogr. Instit.).

Moore K. J., M. R. Abbott y J. G. Richman. 1999. Location and dynamics of the Antarctic polar front from satellite sea surface temperature data. *J. Geophys. Res.*, 104: 3059-3073.

Moreno, P. I., J. P. Francois, C. M. Moy y R. Villa-Martínez. 2010. Covariability of the Southern Westerlies and atmospheric CO₂ during the Holocene. *Geology* 38: 727–730.

Nast, F. 1978. The vertical distribution of larval and adult krill (*Euphausia superba* Dana) on a time station south of Elephant Island, South Shetlands. *Meeresforsch.* 27: 103-118.

Nicol, S. y Y. Endo. 1999. Krill fisheries: Development, management and ecosystem implications. *Aquat. Living Resour.* 12: 105-120.

Nicol S., T. Pauly, N. L. Bindoff, S. Wright, D. Thiele, G. Hosie, P. Strutton y E. Woehler. 2000. Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. *Nature* 406: 504-507.

Nicol, S. 2006. Krill, Currents, and Sea Ice: *Euphausia superba* and Its Changing Environment. *Biosciences* 56: 111-120.

Nordhausen, W. 1994. Winter abundance and distribution of *Euphausia superba*, *E. crystallorophias* and *Thysanoessa macrura* in Gerlache Strait and Crystal Sound, Antarctica. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 109: 131-142.

Nowlin, W. D., T. Whitworth y R. D. Pillsbury. 1977a. Structure and transport of the Antarctic Circumpolar Current at Drake Passage from short term measurements. *J. Phys. Ocean.* 7: 788-802.

Nowlin, W. D., T. Whitworth y R. D. Pillsbury. 1977b. Structure and transport of the Antarctic Circumpolar Current at Drake Passage. *J. Mar. Res.*, 40: 481-507.

Orensanz, J. M., F. L. Ramírez y E. O. Dinofrio. 1974. Resultados planctológicos de la campaña Oceantar I-II. Poliquetos. Contribución del Instituto Antárt. Arg.,

184: 1-40.

Orsi A., T. Whitworth III y W. Nowlin. 1995. On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Res. I* 42: 641-673.

Pakhomov, E. A. y R. Perissinotto. 1996. Antarctic neritic krill *Euphausia crystallorophias*: spatio-temporal distribution, growth and grazing rates. *Deep Sea Research Part I: Oceanogr. Res. Pap.* 43: 59–87.

Pakhomov, E. A., R. Perissinotto y P. W. Froneman. 1998. Abundance and trophodynamics of *Euphausia crystallorophias* in the shelf region of the Lazarev Sea during austral spring and summer. *J. Mar. Syst.* 17: 313–324.

Pakhomov, E. A. 2004. Salp/krill interactions in the eastern Atlantic sector of the Southern Ocean. *Deep Sea Res.* 51: 2645-2660.

Patterson, S. L. y H. A. Sievers. 1980a. Mesoscale thermal structure of the polar front zone in Drake passage during the austral summer of 1976. *Ser. Cien. Inst. Antar. Chileno* 25/26: 49-112.

Patterson, S. L. y H. A. Sievers. 1980b. The Weddell-Scotia Confluence. *J. Phys. Ocean.* 10: 1584-1610.

Pertzova, K. N. 1976. Larvas de eufausiáceos antárticos. *Tr. Inst. Okean. URSS.* 105: 147-170.

Peterson, R. G. y T. Whitworth III. 1989. The Subantarctic and Polar Fronts in Relation to Deep Water Masses Through the Southwestern Atlantic. *J. Geophys. Res.*, 94: 10,817-10,838.

Peterson, R. G. y L. Stramma. 1991. Upper-level circulation in the South Atlantic Ocean. *Prog. Oceanogr.*, 26: 1-73.

Pollard, R. T., M. I. Lucas y J. F. Read. 2002. Physical controls on biogeochemical zonation in the Southern Ocean. *Deep Sea Res. Part II: Top.*

Stud. Oceanogr. 49: 3289-3305.

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.

Pritchard, H., S. Ligtenberg, H. Fricker, M. R. van den Broeke, D. G. Vaughan y L. Padman. 2012. Antarctic ice sheet loss driven by basal melting of ice shelves. (PDI-1401), Nature. 484: 502-505.

Quetin, L. B. y R. M. Ross. 1984. Depth distribution of developing *Euphausia superba* embryos, predicted from sinking rates. Mar. Biol. 79: 47-56.

Quetin, L. B. y R. M. Ross. 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.

Quetin, L. B., R. M. Ross, T. K. Frazer y K. L. Haberman. 1995. Factors affecting distribution and abundance of zooplankton, with an emphasis on Antarctic krill, *Euphausia superba*. Foundations for ecological research west of the Antarctic peninsula. Ant. Res. Ser. 70: 357-37.

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.

Regan, C. T. 1914. Fishes. British Antarctic (Terra Nova) Expedition 1910. Nat. Hist. Rep. Zool., 1: 125-156.

Roger, C. 1971. Distribution verticale des euphausiacés (Crustacés) dans les courants équatoriaux de l'Océan Pacifique. Mar. Biol. 10: 134-144.

Rombolá, E., E. R. Marschoff y N. Coria. 2003. Comparative study of the effects of the late pack ice break-off on Chinstrap and Adélie penguins diet and

reproductive success at Laurie Island, South Orkneys Islands, Antarctica. *Polar Biol.* 26: 41-48.

Rombolá, E., E. R. Marschoff y N. Coria. 2006. Interannual study of Chinstrap penguin's diet and reproductive success at Laurie Island, South Orkney Islands, Antarctica. *Polar Biol.* 29: 502-509.

Rombolá, E., E. R. Marschoff y N. Coria. 2010. Inter-annual variability in Chinstrap penguin diet at South Shetland and South Orkneys Islands. *Polar Biol.* 33: 799-806.

Rott, H., P. Skvarca y T. Nagler. 1996. Rapid collapse of Northern Larsen Ice Shelf, Antarctica. *Science* 271: 788-792.

Ruud, J. T. 1932. On the biology of the southern Euphausiidae. *Hvalr. Skr.* 2: 1-105.

Rustad, D. 1930. Euphausiacea with notes on their biogeography and development. *Sci. Res. Norw. Antarct. Exp.* 5: 1-82.

Rustad, D. 1934. On the antarctic euphausiids from the "Norvegica" Expeditions 1929-1930 and 1930-1931. *Sci. Res. Norw. Antarct. Exp.* 12: 1-53.

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.

Schmidt, K., A. Atkinson, S. Steigenberger, S. Fielding, M. C. M. Lindsay, D. W. Pond, G. A. Tarling, T. A. Klevjer, C. S. Allen, S. Nicol y E. P. Achterberg. 2011. Seabed foraging by Antarctic krill: Implications for stock assessment, benthic-pelagic coupling, and the vertical transfer of iron. *Limnol. Oceanogr.*, 56: 1411–1428.

Seabrooke, J. M., G. L. Hufford y R. B. Elder. 1971. Formation of Antarctic Bottom Water in the Weddell Sea. *J. Geophys. Res.*, 76: 2164–2178.

Sheard, K. 1953. Taxonomy, distribution and development of Euphausiacea (Crustacea). Rep. B.A.N.Z.A.R.E. B8: 1-72.

Shevenell, A. E., A. E. Ingalls, E. W. Domack y C. Kelly. 2011. Holocene Southern Ocean surface temperature variability west of the Antarctic Peninsula. *Nature* 470: 250–254.

Siegel, V. 2000a. Krill (Euphausiacea) life history and aspects of population dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 130–150.

Siegel, V. 2000b. Krill (Euphausiacea) demography and variability in abundance and distribution. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 151–167.

Siegel, V. 2005. Distribution and population dynamics of *Euphausia superba*: summary of recent findings. *Polar Biol.* 29: 1-22.

Sievers, H. A. y W. D. Nowlin. 1988. Upper ocean characteristics in Drake Passage and adjoining areas of the Southern Ocean, 39°W-95°W. *Antarctic Ocean and Resources Variability*, Editor: D. Sahrhage. Springer-Verlag, Berlin. 57-80.

Silas, E. G. y K. J. Mathew. 1977. A critique to the study of larval development in Euphausiacea. *Proc. Symp. Warm Water Zoopl. Spl. Publ. UNESCO/NIO.* 571-582.

Skvarca, P. 1993. Fast recession of the northern Larsen Ice Shelf monitored by space images. *Ann. Glaciol.* 17: 317-321.

Skvarca, P. 1994. Changes and surface features of the Larsen Ice Shelf, Antarctica, derived from Landsat and Kosmos mosaics. *Ann. Glaciol.* 20: 6-12.

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.

Southward, A. J. y G. T. Boalch. 1993. The marine resources of Devon's coastal waters. In: Duffy M, Fisher S, Greenhill B, Starkey DJ, Youngs J, editores. The new maritime history of Devon, vol. 1. London: Conway Maritime Press. 61-71.

Southward, A. J. y G. T. Boalch. 1994. The effect of changing climate on marine life: past events and future predictions. *Exeter Marit. Stud.* 9: 101-143.

Southward, A. J., S. J. Hawkins y M. T. Burrows. 1995. Seventy years observations of changes in distribution and abundance of zooplankton and intertidal organisms in the western English Channel in relation to rising sea temperature. *J. Therm. Biol.* 20: 127-155.

Spalding M. D., H. E. Fox, G. R. Allen, N. Davidson, Z. A. Ferdaña, M. Finlayson, B. S. Halpern, M. A. Jorge, A. Lombana, S. A. Lourie, K. D. Martin, E. McManus, J. Molnar, C. A. Recchia y J. Roberston. 2007. Marine Ecoregions of the World: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience* 57: 573-583.

Spiridonov, V. A., E. M. Nöthig, M. Schröder y A. Wisotzki. 1996. The onset of biological winter in the eastern Weddell Gyre (Antarctica) planktonic community. *J. Mar. Syst.* 9: 211-230.

Stammerjohn, S. E., D. G. Martinson, R. C. Smith y R. A. Iannuzzi. 2008. Sea ice in the western Antarctic Peninsula region: spatio-temporal variability from ecological and climate change perspectives. *Deep Sea Res. II* 55: 2041–2058.

Steig, E. J. et al. 2009. Warming of the Antarctic ice-sheet surface since the 1957 International Geophysical Year. *Nature* 457: 459–462.

Taki K., T. Yabuki, Y. Noiri, T. Hayashi y M. Naganobu. 2009. Larval development and spawning ecology of Euphausiids in the Ross Sea and its adjacent waters in 2004/05. *Plankt. Benth. Res.* 4: 135–146.

Thompson, R. y R. Tapia. 1990. Nonparametric Function Estimation, Modeling, and Simulation. *Soc. Industr. Appl. Mathem.*, Philadelphia.

Thorpe, S. E., E. J. Murphy y J. L. Watkins. 2007. Circumpolar connections between Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) populations: Investigating the roles of ocean and sea ice transport. *Deep Sea Res.* 54: 792-810.

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. R. Marschoff. 1976. El krill y su importancia. *Publ. Inst. Ant. Arg.* 12: 1-58.

Tréguer, P. y G. Jacques. 1992. Dynamics of nutrients and phytoplankton, and fluxes of carbon, nitrogen and silicon in the Antarctic Ocean. *Polar Biol.* 12: 149-162.

Vaughan, D. G., G. J. Marshall, W. M. Connolley, J. C. King y R. Mulvaney. 2001. Devil in the detail. *Science* 293, 1777-1779.

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*. *Mar. Biol.* 24: 347-352.

Voronina, N. M. 1984. El ecosistema pelagial del océano austral. *Nauk.*, Moscú: 3-206 (en ruso).

Wakatsuchi, M., K. I. Ohshima, M. Hishida y M. Naganobu. 1994. Observations of a street of cyclonic eddies in the Indian Ocean sector of the Antarctic Divergence. *J. Geophys. Res.*, 99: 20,417-20,426.

Ward, P., M. P. Meredith, M. J. Whitehouse y P. Rothery. 2008. The summertime plankton community at South Georgia (Southern Ocean): comparing the historical (1926/27) and modern (post 1995) records. *Progr. Oceanogr.*, 78: 241-256.

Watkins, J. L., A. W. A. Murray y H. I. Daly. 1999. Variation in the distribution of Antarctic krill *Euphausia superba* around South Georgia. Mar. Ecol. Progr. Ser., 188: 149-160.

Weller, G. 1998. Regional impacts of climate change in the Arctic and Antarctic. Ann. Glaciol. 27, 543-552.

Whitworth, T. 1980. Zonation and geostrophic flow of the Antarctic Circumpolar Current at Drake Passage. Deep Sea Res. 27: 497-507.

Whitworth III T., W. D. Nowlin Jr, A. H. Orsi, R. A. Locarnini y S. G. Smith. 1994. Weddell Sea shelf water in the Bransfield Strait and Weddell-Scotia Confluence. Deep Sea Research Part I: Oceanogr. Res. Pap. 41: 629-641.

Witek Z., A. Koronkiewicz y G. C. Soszka. 1980. Certain aspects of the early life history of krill *Euphausia superba* Dana Crustacea. Polish Polar Res. 1: 97-116.

Wörner, F. G. y A. Kühn. 1978. Liste der Mikronekton und Zooplanktonfänge der Deutschen Antarktis-Expedition 1975/76. Ber. Ins. Meer. Univ. Kiel 48: 1-55.

Yoshida, T., T. Toda, Y. Hirano, T. Matsuda y S. Kawaguchi. 2004. Effect of temperature on embryo development time and hatching success of the Antarctic krill *Euphausia superba* Dana in the laboratory. Mar. Freshw. Beh. Phys., 37: 137 – 145.

Yuan, X. 2004. ENSO-related impacts on Antarctic sea ice: a synthesis of phenomenon and mechanisms. Antarct. Sci. 16: 415–425.

Zwally, H. J., J. C. Comiso, C. L. Parkinson, D. J. Cavalieri y P. Gloersen. 2002. Variability of Antarctic sea ice 1979-1998. J. Geophys. Res., 107: 3041.

Apéndice

Tabla 17- Parámetros de la regresión lineal entre el largo total y el grado de curvatura para cada combinación de especie y estadio en cada estación. Los últimos tres números de la primer columna indican el número de estación.

Especie/Estadio y Estación	Ordenada	Pendiente	Probabilidad	N
EFRC1295	0.126818	0.003793	0.628128	217
EFRC1296	0.129818	-0.031711	0.000004	1931
EFRC1297	0.123895	-0.011276	0.320725	96
EFRC1299	0.105074	0.14485	0.340442	51
EFRC1300	0.140825	-0.055408	0.000096	147
EFRC1302	0.132979	0.031365	0.557916	34
EFRC1303	0.123629	0.003078	0.824002	53
EFRC1304	0.122424	-0.066808	0.011769	41
EFRC1307	0.126671	-0.005524	0.944437	15
EFRC1309	0.124974	0.004102	0.889709	53
EFRC1310	0.125016	0.055077	0.01073	21
EFRC1313	0.124824	0.011126	0.620643	29
EFRC1315	0.11985	0.003781	0.859116	12
EFRC1316	0.122371	0.092326	0.278173	3
EFRC1325	0.125019	-0.017252	0.370968	31
EFRC1327	0.125469	-0.01334	0.914856	4
EFRC1328	0.120048	-0.043002	0.156296	25
EFRC2295	0.196706	-0.130911	0.000045	94
EFRC2296	0.180481	-0.029086	0.001181	405
EFRC2297	0.178337	-0.069099	0.546076	46
EFRC2299	0.158127	-0.010537	0.964223	29
EFRC2300	0.174877	0.09558	0.259868	43
EFRC2302	0.18027	-0.077655	0.459246	10
EFRC2303	0.189726	-0.042489	0.228092	20
EFRC2309	0.167817	0.009376	0.895262	5
EFRC2313	0.184161	-0.238554	0.179451	6
EFRC2315	0.125206	0.261115	0.388925	3

EFRC2316	0.149696	0.132255	0.729767	3
EFRC2328	0.159811	-0.007056	0.955899	4
EFRC3295	0.265896	0.006946	0.883355	70
EFRC3296	0.248958	0.035155	0.035771	243
EFRC3297	0.248476	0.058437	0.060063	49
EFRC3299	0.25284	0.401796	0.186891	14
EFRC3300	0.253799	-0.183373	0.412926	6
EFRC3316	0.255126	0.322681	0.361017	3
EFRF1295	0.329291	0.264719	0.012	54
EFRF1296	0.345643	-0.054587	0.04978	107
EFRF1297	0.329236	0.055148	0.088242	54
EFRF2295	0.439483	0.059588	0.748371	20
EFRF2296	0.398294	0.110966	0.056711	65
EFRF2297	0.404791	0.019191	0.707541	21
EFRF3295	0.507837	0.08123	0.566865	30
EFRF3296	0.455076	0.075692	0.226161	37
EFRF3297	0.463731	0.061303	0.454072	16
EFRF3315	0.670665	-0.092549	0.681644	21
EFRF4295	0.60227	-0.170025	0.47402	16
EFRF4296	0.579199	-0.164085	0.216816	26
EFRF4297	0.559293	0.095402	0.286648	6
EFRF5295	0.738389	-0.552601	0.242935	3
EFRF5296	0.606466	-0.139468	0.655281	19
EFRF5299	0.559952	-1.376671	0.051885	5
EFRF6295	0.867374	-0.88864	0.537508	4
EFRF6296	0.628244	-0.015889	0.973478	10
EFRF6297	0.608165	0.027645	0.90365	6
EFRF6315	0.99023	0.166349	0.364092	3
ESUC1295	0.186321	0.006065	0.913789	27
ESUC1296	0.166365	-0.029878	0.850473	8
ESUC1299	0.202191	-0.155788	0.001958	158
ESUC1300	0.20088	-0.010449	0.51908	202
ESUC1302	0.195373	0.060886	0.013049	169
ESUC1303	0.18651	0.014114	0.134494	199
ESUC1304	0.182616	-0.010314	0.657592	148

ESUC1307	0.191628	-0.030476	0.071635	175
ESUC1309	0.199241	0.011087	0.220454	202
ESUC1310	0.196901	0.006026	0.533113	201
ESUC1313	0.200802	0.004947	0.803807	202
ESUC1315	0.199028	-0.062611	0.369923	14
ESUC1325	0.185597	-0.007509	0.367992	354
ESUC1326	0.186257	0.033574	0.019661	152
ESUC1327	0.17976	0.012649	0.748957	53
ESUC1328	0.179052	0.025332	0.497307	8
ESUC2295	0.265501	0.011984	0.710845	194
ESUC2296	0.246296	0.041274	0.232314	145
ESUC2297	0.253868	0.030246	0.051257	43
ESUC2299	0.254519	0.060219	0.119393	265
ESUC2300	0.262915	0.038758	0.000012	198
ESUC2302	0.272646	0.03541	0.197641	199
ESUC2303	0.268937	-0.069387	0.000445	204
ESUC2304	0.275138	-0.020812	0.489322	152
ESUC2307	0.264233	-0.014629	0.517576	159
ESUC2309	0.2607	-0.004684	0.812367	208
ESUC2310	0.259692	0.037781	0.000817	202
ESUC2313	0.264878	-0.014226	0.207203	204
ESUC2315	0.239397	-0.034048	0.408495	31
ESUC2325	0.258861	0.003083	0.329105	359
ESUC2326	0.250523	0.052606	0.232488	83
ESUC2327	0.252551	0.037214	0.288519	78
ESUC2328	0.247536	-0.059933	0.005726	25
ESUC3295	0.337044	0.033478	0.662377	86
ESUC3296	0.32845	-0.062109	0.043424	292
ESUC3297	0.324641	-0.183004	0.174283	77
ESUC3299	0.31209	0.062673	0.363911	182
ESUC3300	0.352759	-0.036551	0.035886	198
ESUC3302	0.350612	-0.025689	0.146075	201
ESUC3303	0.354644	0.135895	0.000269	198
ESUC3304	0.351605	0.126581	0.000916	147
ESUC3307	0.338364	0.04932	0.15094	54

ESUC3309	0.348177	-0.124464	0.000041	174
ESUC3310	0.342212	0.027197	0.370798	202
ESUC3313	0.333966	0.014762	0.356438	204
ESUC3315	0.317289	-0.012434	0.700571	89
ESUC3316	0.277498	0.012089	0.870407	4
ESUC3325	0.322339	-0.018375	0.566979	103
ESUC3326	0.321375	0.03846	0.591425	46
ESUC3327	0.317221	-0.038453	0.122637	180
ESUC3328	0.303397	0.125281	0.035243	87
ESUF1295	0.441544	-0.060876	0.369549	151
ESUF1296	0.378536	0.118155	0.0006	334
ESUF1297	0.390835	0.025895	0.684165	126
ESUF1299	0.385101	0.150169	0.000013	231
ESUF1300	0.462271	-0.156891	0.018425	202
ESUF1302	0.463319	0.040532	0.158958	198
ESUF1303	0.469578	0.072202	0.008829	199
ESUF1304	0.454162	0.011765	0.747856	149
ESUF1307	0.455737	-0.409903	0.002605	42
ESUF1309	0.470681	-0.035103	0.852588	79
ESUF1310	0.443134	-0.13216	0.003912	183
ESUF1313	0.453107	-0.111609	0.000065	152
ESUF1315	0.458635	-0.057064	0.635679	51
ESUF1316	0.364648	-0.22212	0.735262	3
ESUF1325	0.410619	0.057254	0.71664	16
ESUF1326	0.407717	0.020001	0.770405	16
ESUF1327	0.40519	0.040945	0.26174	179
ESUF1328	0.428461	0.136269	0.000121	101
ESUF2295	0.510325	0.02099	0.791869	159
ESUF2296	0.495542	-0.039302	0.465645	430
ESUF2297	0.461202	0.16737	0.250491	154
ESUF2299	0.49123	-0.118067	0.037713	338
ESUF2300	0.572257	0.016232	0.83754	169
ESUF2302	0.585757	-0.126088	0.00035	200
ESUF2303	0.574794	-0.109931	0.001917	197
ESUF2304	0.539244	0.056327	0.176935	129

ESUF2307	0.63697	-3.859272	0.22776	6
ESUF2309	0.533482	0.50727	0.165636	22
ESUF2310	0.542824	-0.109149	0.008367	131
ESUF2313	0.525734	0.072598	0.19741	70
ESUF2315	0.512545	-0.025523	0.790241	53
ESUF2316	0.407851	0.192123	0.672071	6
ESUF2325	0.49188	0.052008	0.877041	9
ESUF2326	0.457685	-0.120765	0.630674	4
ESUF2327	0.498797	-0.073034	0.033054	194
ESUF2328	0.529073	-0.081407	0.16244	100
ESUF3295	0.639533	-0.017919	0.793199	347
ESUF3296	0.630445	-0.040455	0.156703	426
ESUF3297	0.585213	0.120192	0.010254	143
ESUF3299	0.572251	-0.19678	0.086369	189
ESUF3300	0.684572	-0.305666	0.699153	29
ESUF3302	0.708161	1.069604	0.000161	100
ESUF3303	0.673432	0.244543	0.026534	77
ESUF3304	0.647792	0.057317	0.658791	25
ESUF3309	0.721805	-1.598625	0.017255	10
ESUF3310	0.659475	0.46392	0.211036	40
ESUF3315	0.678949	0.05758	0.558922	49
ESUF3316	0.662484	-0.78426	0.763626	4
ESUF3325	0.618099	1.163074	0.828728	5
ESUF3327	0.638638	-0.273141	0	203
ESUF3328	0.61396	-0.035639	0.784012	15
ESUF4295	0.804831	-0.107248	0.498146	97
ESUF4296	0.751321	0.181484	0.00019	217
ESUF4297	0.783163	-0.060688	0.617539	26
ESUF4299	0.716692	0.530456	0.000915	88
ESUF4300	0.816553	1.719004	0.515847	4
ESUF4302	0.703395	0.911059	0.037003	6
ESUF4303	0.721882	0.790457	0.471593	10
ESUF4304	0.797883	-0.099669	0.641673	8
ESUF4315	0.813217	-0.074887	0.214573	200
ESUF4316	0.803552	0.170034	0.495489	42

ESUF4327	0.737283	0.576518	0.000036	120
ESUF4328	0.732862	1.241776	0.04678	5
ESUF5295	1.018711	-1.616228	0.293828	11
ESUF5296	0.881101	0.085901	0.485687	26
ESUF5297	0.930691	-0.22466	0.527722	3
ESUF5299	0.836467	-0.194125	0.254311	10
ESUF5309	0.869822	-0.406875	0.979053	3
ESUF5315	0.879076	-0.215311	0.005073	177
ESUF5316	0.890621	0.263631	0.399744	15
ESUF5327	0.842384	-0.314814	0.619745	13
ESUF6297	1.177007	-0.423973	0.334958	3
ESUF6315	0.975215	0.107789	0.169384	118
ESUF6316	0.926336	-0.413819	0.325954	5
ETRC2296	0.224551	0.066086	0.463957	3
ETRF1296	0.34605	0.021177	0.610992	44
ETRF2296	0.432068	-0.086611	0.324718	27
ETRF3296	0.531496	-0.393705	0.000405	21
ETRF4296	0.612492	-1.021771	0.033711	9
TMAC1295	0.136263	0.042818	0.043941	28
TMAC1296	0.144175	0.034165	0.121428	152
TMAC1297	0.147703	0.000777	0.962571	22
TMAC2295	0.220632	-0.048033	0.129264	58
TMAC2296	0.212976	0.083488	0.02161	222
TMAC2297	0.224195	-0.027278	0.283585	13
TMAC2299	0.231494	-0.307559	0.424427	8
TMAC3295	0.277913	0.003126	0.942872	79
TMAC3296	0.27024	0.025084	0.090589	264
TMAC3297	0.279407	-0.030636	0.105107	68
TMAC3299	0.263314	0.017044	0.862951	14
TMAC3300	0.281701	0.001533	0.984364	15
TMAC3302	0.303381	-0.06669	0.513289	4
TMAC3309	0.303866	-0.257359	0.278443	4
TMAF1295	0.330999	-0.056824	0.304881	59
TMAF1296	0.322013	-0.192374	0	279
TMAF1297	0.310605	0.040791	0.144067	74

TMAF1299	0.342893	-0.084297	0.100752	26
TMAF1300	0.342254	-0.647767	0.006763	8
TMAF1302	0.360147	-0.048617	0.558217	4
TMAF1315	0.305819	-0.086435	0.931437	4
TMAF2295	0.343701	0.058693	0.440955	33
TMAF2296	0.340394	-0.018597	0.711328	228
TMAF2297	0.33764	-0.009527	0.835866	41
TMAF2299	0.353324	0.063271	0.888658	11
TMAF3295	0.435023	-0.106765	0.121745	46
TMAF3296	0.351172	0.355814	0.074944	193
TMAF3297	0.352458	0.284308	0.151628	25
TMAF3299	0.40333	-0.15587	0.027027	20
TMAF4295	0.4619	-0.002115	0.976954	27
TMAF4296	0.406211	0.271045	0.061954	132
TMAF4297	0.376082	0.222134	0.144361	22
TMAF4299	0.45574	-0.003061	0.976361	14
TMAF4316	0.532805	-0.41778	0.559083	4
TMAF5295	0.504056	-0.073016	0.468141	56
TMAF5296	0.456416	-0.075716	0.420103	149
TMAF5297	0.422856	0.291209	0.375275	28
TMAF5299	0.469626	0.18012	0.354942	16
TMAF6295	0.505561	0.300899	0.075654	20
TMAF6296	0.509771	-0.13569	0.439895	93
TMAF6297	0.494487	-1.111027	0.310594	12
TMAF6299	0.571343	-0.011778	0.887719	21
TMAF6315	0.56267	0.308314	0.714285	8
TMAF6316	0.501625	9.30143	0.23297	3
TMAF7295	0.582378	0.142704	0.103935	154
TMAF7296	0.571335	0.018043	0.837651	298
TMAF7297	0.570469	-0.125877	0.812581	37
TMAF7299	0.607432	0.01973	0.916603	23

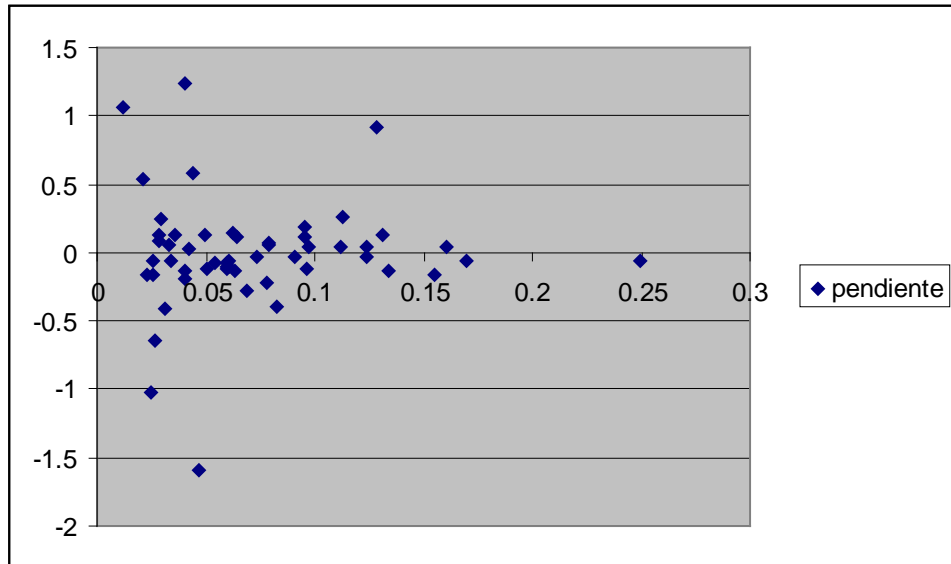


Figura 87– Gráfico de las pendientes de la regresión según la ecuación [1] especificada en la sección Materiales y Métodos, observadas en función de la curvatura media en cada estación.

X: curvatura media

Y: pendiente de la regresión

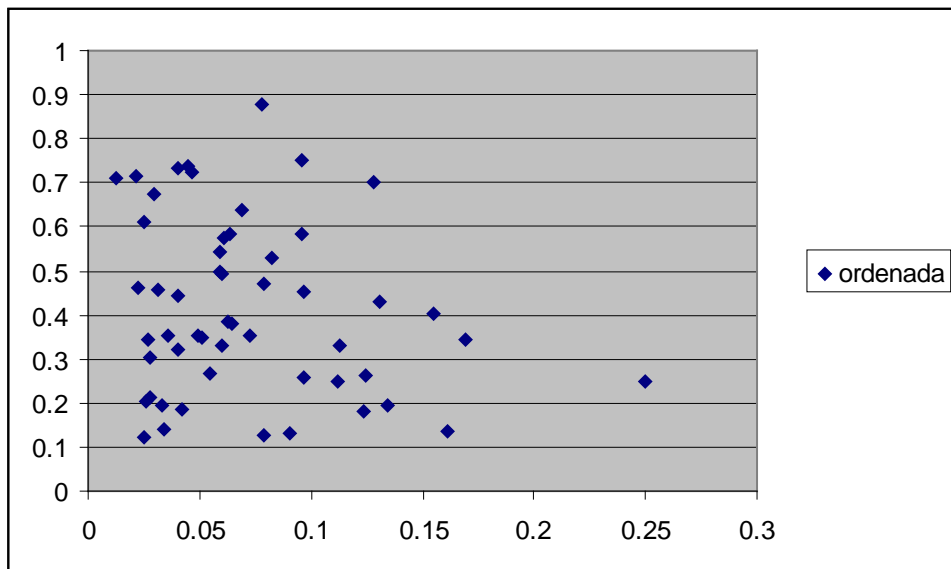


Figura 88- Relación entre los parámetros de las regresiones obtenidas en cada estación para cada combinación de especie y estadio; sólo se representan los que resultaron significativos ($p < 0,5$).

X: curvatura media

Y: ordenada de la regresión

Tabla 18- Parámetros de la regresión lineal entre el largo total y el grado de curvatura para cada combinación de especie y estadio. Se eliminó la variabilidad entre estaciones.

Especie y estadio	Ordenada	Pendiente	P regresión	N total
EFRC1	0.001999	-0.022517	0	2763
EFRC2	0.003189	-0.03001	0.056697	671
EFRC3	-0.00374	0.033594	0.011409	394
EFRF1	-0.001005	0.006884	0.749167	220
EFRF2	-0.007828	0.062462	0.094768	106
EFRF3	-0.005614	0.040878	0.095378	106
EFRF4	0.008467	-0.070169	0.388356	49
EFRF5	0.007499	-0.119125	0.434916	28
EFRF6	-0.000818	0.006725	0.964012	24
ESUC1	-0.000065	0.000998	0.741327	2273
ESUC2	-0.000446	0.005932	0.187224	2751
ESUC3	0.000274	-0.004416	0.402641	2524
ESUF1	-0.001808	0.027979	0.009419	2412
ESUF2	0.003834	-0.055959	0.000687	2371
ESUF3	0.003656	-0.03978	0.013475	1666
ESUF4	-0.007295	0.087371	0.104138	828
ESUF5	0.010494	-0.115144	0.0467	261
ESUF6	-0.005373	0.058175	0.468328	128
ETRC2	-0.005182	0.066086	0.463903	3
ETRF1	-0.003181	0.020491	0.608544	45
ETRF2	0.014361	-0.078121	0.340747	28
ETRF3	0.03242	-0.393705	0.000405	21
ETRF4	0.025281	-1.021768	0.033718	9
TMAC1	-0.000703	0.011736	0.146817	204
TMAC2	0.000122	-0.001953	0.885045	304
TMAC3	-0.000711	0.007131	0.0464	454
TMAF1	0.003655	-0.050858	0.007455	455
TMAF2	-0.000055	0.001231	0.974957	319
TMAF3	0.001546	-0.029881	0.054092	289
TMAF4	-0.000934	0.015842	0.669394	203
TMAF5	0.000303	-0.00465	0.840692	254

TMAF6	-0.000348	0.006708	0.767841	159
-------	-----------	----------	----------	-----

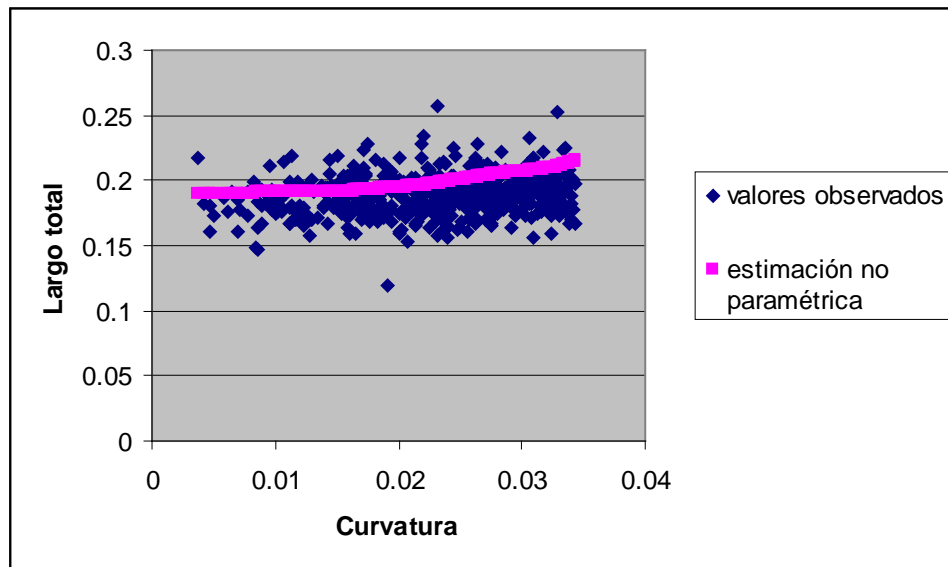


Figura 89- Regresión no paramétrica con los valores medios para calyptopis I de *E. superba*.