



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental

Variación temporal del mesozooplankton en dos zonas de Bahía Ushuaia (Canal Beagle) con características ambientales diferentes

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

CIENCIAS BIOLÓGICAS

María Laura Presta

Directoras de Tesis: Dra. Fabiana L. Capitanio

Dra. Mónica S. Hoffmeyer

Consejera de Estudios: Dra. Fabiana L. Capitanio

Lugar de trabajo: Laboratorio de Zooplankton Marino, DBBE, IBBEA, CONICET-UBA

Buenos Aires, 2017

Fecha de Defensa: 9 de marzo de 2018

VARIACIÓN TEMPORAL DEL MESOZOOPLANCTON EN DOS ZONAS DE BAHÍA USHUAIA (CANAL BEAGLE) CON CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES DIFERENTES

RESUMEN

A fin de profundizar los estudios temporales que contribuyan a comprender y predecir los efectos de la variabilidad ambiental natural y antrópica sobre el plancton del Canal Beagle, se analizó la sucesión anual del mesozooplancton en la zona costera noroeste de Bahía Ushuaia, impactada por efluentes urbanos y en la zona externa, de referencia, a partir de muestras recolectadas mensualmente en dos sitios fijos entre marzo 2006-febrero 2008. Asimismo, durante 2012, se recolectaron muestras estacionales en varios sitios de la bahía, incluyendo los dos mencionados. Se investigó la estructura y dinámica poblacional de las especies dominantes en cada periodo. Las asociaciones mesozooplancónicas reflejaron las particularidades ambientales de cada zona. La zona costera estuvo dominada por especies eurihalias y generalistas (e.g., los copépodos *Eurytemora americana* y *Acartia tonsa*). En la zona externa, más influenciada por aguas del canal, dominaron los copépodos subantárticos *Drepanopus forcipatus* y *Ctenocalanus citer*; el patrón sucesional fue más estable y se correlacionó bien con la concentración de clorofila-*a*. El análisis de la dinámica poblacional de *E. americana* y *D. forcipatus* (periodo 2006-08) proporcionó información sobre las estrategias de vida de estas especies en el canal. En 2012, Bahía Ushuaia estuvo dominada por pequeños taxa omnívoros (e.g., la apendicularia *Fritillaria borealis* y el ciclopoideo *Oithona similis*). Para *F. borealis*, se definieron cuatro estadios de madurez. Este escenario, diferente del observado en 2006-08 y en estudios anteriores, resultó consistente con aquellos reportados a largo plazo en otros sistemas costeros eutrofizados. Un programa de monitoreo permitiría corroborar si estos hallazgos más recientes representan o no una tendencia de cambio en este ecosistema.

Palabras clave: asociaciones mesozooplancónicas, sucesión anual, estructura poblacional, impacto antrópico, ecosistema subantártico

TEMPORAL VARIATION OF MESOZOOPLANKTON AT TWO ZONES OF USHUAIA BAY (BEAGLE CHANNEL) WITH DIFFERENT ENVIRONMENTAL CHARACTERISTICS

ABSTRACT

In order to deepen the temporal studies to further understand and predict the effects of natural and anthropogenic environmental variability on the plankton from the Beagle Channel, mesozooplankton succession was analysed at the northwest coastal zone of Ushuaia Bay, impacted by urban effluents and the external zone, considered as a reference one. Samplings were conducted monthly at two fixed sites between March 2006 and February 2008. Also, during 2012, seasonal samples were collected at several sites of the bay; including among them, the above-mentioned sites. The population structure and dynamics of dominant mesozooplanktonic species in each period was investigated. Mesozooplankton assemblages reflected the distinct environmental conditions of each studied zone. The coastal zone was dominated by eurihaline and generalist species (*e.g.*, the copepods *Eurytemora americana* and *Acartia tonsa*). At the external zone, more influenced by waters from the channel, the subantarctic copepods *Drepanopus forcipatus* and *Ctenocalanus citer* were dominant; the succession pattern was more stable and well correlated with chlorophyll-*a* concentration. The analysis of the population dynamics of *E. americana* and *D. forcipatus* (period 2006-08) provided information about these species life strategies in the channel. During 2012, Ushuaia Bay was dominated by small omnivorous taxa (*e.g.*, the appendicularian *Fritillaria borealis* and the cyclopoid *Oithona similis*). For *F. borealis*, four maturity stages were determined. This scenario, different from that observed during 2006-08 and also in previous studies, was in agreement with those reported on the long term in other eutrophic coastal systems. A monitoring programme would allow corroborating whether or not these findings represent a shift in this ecosystem regime.

Key words: mesozooplankton assemblages, annual succession, population structure, anthropogenic impact, subantarctic ecosystem

AGRADECIMIENTOS

A mis directoras de tesis, Fabiana Capitanio y Mónica Hoffmeyer, por guiarme a lo largo de estos años y proporcionarme valiosas herramientas para mi formación.

A mis compañeros del Laboratorio de Zooplancton Marino, por todo el ánimo y apoyo de siempre.

Al Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC) y muy especialmente a los integrantes de los laboratorios de Biología de Crustáceos, Ecología, Fisiología y Evolución de Organismos Acuáticos y Ecología y conservación de vida silvestre. En particular, a Luciana Riccialdelli, Gustavo Lovrich y Daniel Fernández, por toda la ayuda brindada en la organización y ejecución de las campañas en el Canal Beagle.

Muy especialmente a Luciana Riccialdelli y Paola Villatarco (CADIC) por recibirme siempre con los brazos abiertos, por su ayuda incondicional durante las campañas y por todas las buenas experiencias compartidas.

Al Instituto Argentino de Oceanografía (IADO) y muy especialmente a los integrantes del Laboratorio de Ecología y Taxonomía del Zooplancton, por la ayuda brindada durante mis estadías de trabajo en Bahía Blanca.

A Ignacio Chiesa, Graciela Esnal, Cristina Daponte y Daniel Nahabedian (DBBE, FCEN, UBA) y a Sofía Dutto (IADO) por sus valiosos aportes en las determinaciones taxonómicas.

Por último, pero no menos, quiero agradecer a mi familia por acompañarme y apoyarme en esta etapa como siempre lo han hecho. A mis amigos. Al Caribe y su capitán.

Esta tesis se llevó a cabo con las siguientes fuentes de financiación:

Beca Interna Doctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) otorgada a María Laura Presta.

Proyectos de Investigación, UBA y CONICET, a cargo de las Dras. Fabiana Capitanio y Mónica Hoffmeyer.

Las muestras de plancton y los datos ambientales correspondientes al periodo 2006-2008 se obtuvieron como parte de las actividades del Proyecto GEF (subproyecto: B-CB-05): “Coastal pollution prevention and management of marine biodiversity”, en el cual la Dra. Mónica Hoffmeyer participó activamente como investigadora.

A nuestro mar

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	i
ABSTRACT.....	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iii
DEDICATORIA.....	v
ÍNDICE GENERAL.....	vi
CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
1.1. EL MESOZOOPLANCTON DE ÁREAS COSTERAS Y SU REGULACIÓN AMBIENTAL.....	2
1.2. CARACTERÍSTICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO Y SITUACIÓN AMBIENTAL.....	6
1.3. EL MESOZOOPLANCTON DEL CANAL BEAGLE Y SU RELACIÓN CON EL IMPACTO ANTRÓPICO.....	11
1.4. OBJETIVO GENERAL.....	13
CAPÍTULO II: SUCESIÓN ANUAL DEL MESOZOOPLANCTON EN BAHÍA USHUAIA (PERIODO 2006-2008):	
ASOCIACIONES EN DOS ZONAS CON DIFERENTE GRADO DE IMPACTO ANTRÓPICO.....	16
2.1. INTRODUCCIÓN.....	17
2.2. MATERIALES & MÉTODOS.....	19
2.2.1. Recolección y procesamiento de las muestras.....	19
2.2.2. Análisis de datos.....	21
2.3. RESULTADOS.....	24
2.3.1. Composición, abundancia y diversidad de taxa mesozooplanctónicos en las zonas costera y externa.....	24
2.3.2. Sucesión anual del mesozooplancton en la ZCNO.....	36
2.3.3. Sucesión anual del mesozooplancton en la ZE.....	39

2.3.4. Relación entre el patrón temporal de la comunidad mesozooplanctónica y los patrones de temperatura y clorofila- <i>a</i>	43
2.4. DISCUSIÓN.....	50
CAPÍTULO III: DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DEL MESOZOOPLANCTON EN BAHÍA USHUAIA DURANTE EL CICLO ESTACIONAL 2012.....	57
3.1. INTRODUCCIÓN.....	58
3.2. MATERIALES & MÉTODOS.....	59
3.2.1. Recolección y procesamiento de las muestras.....	59
3.2.2. Análisis de datos.....	62
3.3. RESULTADOS.....	64
3.3.1. Variación espacio-temporal de la temperatura, la salinidad y la clorofila- <i>a</i>	64
3.3.2. Variación espacio-temporal de las asociaciones mesozooplanctónicas y su relación con las variables ambientales.....	66
3.4. DISCUSIÓN.....	78
3.4.1. Asociaciones mesozooplanctónicas en Bahía Ushuaia a lo largo del ciclo estacional 2012.....	79
3.4.2. Comparación de las asociaciones mesozooplanctónicas halladas en 2012 con aquellas observadas en periodos de estudio previos: ¿la dominancia de pequeñas especies omnívoras representa una tendencia más actual?.....	80
CAPÍTULO IV: DINÁMICA Y ESTRUCTURA POBLACIONAL DE ESPECIES DOMINANTES DEL MESOZOOPLANCTON EN BAHÍA USHUAIA.....	89
4.1. INTRODUCCIÓN.....	90
4.2. MATERIALES & MÉTODOS.....	94

4.2.1. Recolección y procesamiento de las muestras.....	94
- Estructura y dinámica de los estadios de desarrollo de los copépodos	
<i>Eurytemora americana</i> y <i>Drepanopus forcipatus</i>	94
- Estructura de estadios de madurez de la apendicularia <i>Fritillaria borealis</i> a lo	
largo de un ciclo estacional.....	96
4.2.2. Análisis de datos.....	97
4.3. RESULTADOS.....	98
4.3.1. Estructura y dinámica de estadios de desarrollo de <i>Eurytemora americana</i> en la	
ZCNO.....	98
4.3.2. Estructura y dinámica de los estadios de desarrollo de <i>Drepanopus forcipatus</i> en	
la ZE.....	105
4.3.3. Estructura de estadios de madurez de <i>Fritillaria borealis</i> a lo largo de un ciclo	
estacional en ambas zonas de estudio.....	109
4.4. DISCUSIÓN.....	118
4.4.1. Aspectos de las estrategias de vida de los copépodos <i>Eurytemora americana</i> y	
<i>Drepanopus forcipatus</i>	118
4.4.2. Aspectos de la estrategia de vida de la apendicularia <i>Fritillaria</i>	
<i>borealis</i>	123
CAPÍTULO V: CONCLUSIONES GENERALES.....	127
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	133
PUBLICACIONES DERIVADAS DE ESTA TESIS.....	155

Capítulo I



Introducción general

1.1. EL MESOZOOPLANCTON DE ÁREAS MARINAS COSTERAS Y SU REGULACIÓN AMBIENTAL

El mesozooplancton comprende organismos con tamaños entre 0,2 y 20 mm (Sieburth *et al.*, 1978). Se compone, frecuentemente, de especies típicamente planctónicas (holoplancton); siendo Copepoda, Cladocera, Ostracoda, Pteropoda y Appendicularia los grupos taxonómicos que presentan mayor abundancia y riqueza específica. No obstante, en áreas costeras y durante ciertas épocas del año, los estadios larvales o fases planctónicas de organismos del bentos (meroplancton) pueden alcanzar una importante representación en la comunidad (Sabatini *et al.*, 2009). El mesozooplancton también incluye organismos que viven fundamentalmente asociados al fondo, pastos marinos o macroalgas; tales como copépodos harpacticoideos, anfípodos gammáridos e isópodos, los cuales son capaces de trasladarse a la columna de agua. Estos organismos se conocen como plancton adventicio.

El mesozooplancton desempeña funciones clave en los ecosistemas marinos costeros, entre las mismas: controla la producción primaria mediante su presión de pastoreo sobre el fitoplancton (Rysgaard *et al.*, 1999; Tan *et al.*, 2004), constituye el alimento principal de poblaciones de peces e invertebrados de interés comercial (Nikolioudakis *et al.*, 2011; Spinelli *et al.*, 2012; Temperoni y Viñas, 2013) e interviene en los ciclos biogeoquímicos a través de sus productos de excreción y pellets fecales (Longhurst, 1991; Ruhl y Smith, 2004; Schnack-Schiel y Isla, 2005). Ciertos taxa, tales como especies de copépodos de pequeño tamaño y apendicularias, también

desempeñan un importante rol como parte del nexo entre las tramas tróficas clásica y microbiana debido a su capacidad de alimentarse de nano- y picopartículas (Flood *et al.*, 1992; Hopcroft *et al.*, 1998; Hopcroft *et al.*, 2001).

La estructura de la comunidad mesozooplanctónica (*e.g.*, composición y abundancia de taxa) se encuentra modulada por la interacción de diversos factores ambientales que afectan, sumados a la estacionalidad propia de cada especie, el reclutamiento y la supervivencia de las poblaciones. Entre éstos se destacan procesos hidrodinámicos (estabilidad de la columna de agua, gradientes de temperatura y salinidad, advección por corrientes, etc.); así como procesos biológicos (disponibilidad de alimento, predación, competencia y parasitismo). La importancia de cada uno de estos procesos varía de acuerdo a las escalas espacial y temporal de estudio (Barry y Dayton, 1991; Daly y Smith, 1993; Verity y Smetacek, 1996; Macmanus *et al.*, 2005; Skovgaard y Saiz, 2006). Asimismo, en áreas costeras, la estructura del mesozooplankton suele estar influenciada por factores antropogénicos (Capriulo *et al.*, 2002; Siokou-Frangou *et al.*, 2004; Uriarte y Villate, 2004).

La eutrofización originada por el vertido de efluentes cloacales y el uso de fertilizantes en los sistemas de cultivo es un fenómeno muy común en áreas marinas costeras a escala global (Howarth y Marino, 2006; Smith *et al.*, 2006). El proceso de eutrofización frecuentemente se caracteriza por una acumulación de biomasa fitoplanctónica, con un consecuente impacto sobre las características físico-químicas de la columna de agua y los sedimentos (aumento de la turbidez, hipoxia, pH extremos, entre otras). Asimismo, este proceso suele estar acompañado por cambios en la composición taxonómica del fitoplancton. Estas alteraciones en la calidad y

diversidad de hábitats afectan las tasas de crecimiento, reproducción y supervivencia de las poblaciones de peces e invertebrados; pudiendo modificar la estructura de las comunidades bentónicas y pelágicas (Cloern, 2001).

Diversos estudios realizados en ambientes templados y de altas latitudes han demostrado que la comunidad mesozooplanctónica y sus patrones espacio-temporales pueden verse modificados como parte del proceso de eutrofización. Se han reportado: i) una disminución de la riqueza de taxa y abundancia mesozooplanctónica con dominancia de especies tolerantes (Finni *et al.*, 2001; Biancalana *et al.*, 2012a; Dutto *et al.*, 2012); y ii) cambios en la estructura de tamaños de la comunidad asociados a cambios en la composición del fitoplancton (Uye, 1994; Suikkannen *et al.*, 2013). En relación a esto último, según Uye (2011), la mayor representación de tramas tróficas microbianas (ligada al frecuente aumento de la abundancia relativa de dinoflagelados y fitoflagelados) conduciría, a largo plazo, a una dominancia de protozoos y pequeñas especies de ciclopoideos del género *Oithona*. Asimismo, Intxausti *et al.* (2012) observaron, en una escala espacial, que los zoopláncteres de mayor tamaño (metazoos > 200 μm) son más susceptibles a la disminución de los niveles de oxígeno disuelto. Estos cambios producidos en la base de la trama trófica pueden afectar a los niveles tróficos superiores (Uye, 2011).

Sin embargo, el enriquecimiento en nutrientes habitualmente constituye sólo uno de los varios factores de estrés a los que se encuentran sometidos los organismos de ambientes costeros (Cloern, 2001). Por lo tanto, los cambios observados a nivel de las comunidades pueden representar el resultado de la interacción de múltiples presiones antrópicas; entre las que se destacan, además de la ya mencionada,

contaminantes tóxicos, introducción de especies y cambio climático (Bax *et al.*, 2003; Marcus, 2004; Rabalais *et al.*, 2009). Por ejemplo, Bianchi *et al.* (2003) observaron un importante desarrollo poblacional del copépodo oportunista *Acartia tonsa* en áreas eutrofizadas de la laguna costera salada de Venecia. Sin embargo, una de estas áreas, donde también se verificó la presencia de metales pesados e hidrocarburos poliaromáticos de origen industrial, presentó muy bajas abundancias de *A. tonsa* así como también de otros zoopláncteres. Los autores adjudicaron estos resultados al efecto disruptivo de dichas sustancias tóxicas sobre el ciclo de vida de esta especie. En relación a esto, estudios experimentales han reportado efectos letales y subletales de la exposición a hidrocarburos y metales pesados en especies de copépodos, tales como disminución de la fecundidad y de la tasa de eclosión de huevos (Marcus, 2004; Bellas y Thor, 2007; Berasategui *et al.*, 2017). Asimismo, se han observado incrementos en las tasas de mortalidad y anomalías en el desarrollo de estadios larvales y juveniles de organismos holo- y meroplanctónicos expuestos a hidrocarburos (Jiang *et al.*, 2010).

De acuerdo a lo anteriormente expuesto y considerando, asimismo, que las respuestas del mesozooplankton ante perturbaciones ambientales ocurren en escalas de tiempo relativamente cortas, los cambios en la estructura de la comunidad mesozooplanktónica y sus patrones espacio-temporales pueden ser utilizados como indicadores del estado de salud de los ecosistemas costeros; poniendo de manifiesto la importancia de la inclusión de este grupo de organismos en estudios de monitoreo de calidad ambiental.

1.2. CARACTERÍSTICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO Y SITUACIÓN AMBIENTAL

El Canal Beagle es un antiguo valle glaciar que comunica los océanos Pacífico y Atlántico ($54,53^{\circ}\text{S}$ entre los $66,30^{\circ}$ y 70°O) y separa la Isla Grande de Tierra del Fuego al norte de las islas Hoste y Navarino al sur (Fig. 1). Presenta una extensión aproximada de 240 km y un ancho medio de 5 km; alcanzando un valor mínimo de 1,8 km en el archipiélago Gable (Paso Mackinlay). La topografía del fondo es muy irregular, caracterizada por la presencia de elevaciones y cuencas profundas (> 150 m) (Isla *et al.*, 1999). Sus aguas presentan salinidades superficiales bajas (32,5), particularmente en el sector interno, al oeste del archipiélago Gable, debido al aporte de agua de deshielo. Las mareas son de tipo semidiurno. Su amplitud media es de 1,20 m; verificándose amplitudes máximas de hasta 2,18 m y mínimas de hasta 0,67 m (Balestrini *et al.*, 1998). Los vientos predominantes en el área son del sudoeste con una frecuencia anual de 23,6 % y una velocidad media de 31 km.h^{-1} (Isla *et al.*, 1999). La corriente permanente en aguas abiertas del Canal Beagle alcanza velocidades superiores a los 7 cm.s^{-1} (entre $7,9\text{-}13,7 \text{ cm.s}^{-1}$), en sentido oeste-este (Balestrini *et al.*, 1990).

El área de estudio, Bahía Ushuaia, está ubicada en la costa norte del Canal Beagle ($54^{\circ}79'\text{S}\text{-}68^{\circ}22'\text{O}$) (Fig. 1). Se caracteriza por su profundidad irregular que oscila entre 6 y 30 m en la zona oeste y por la presencia de una fosa de 100-170 m en dirección oeste-este cercana al límite norte del Canal Beagle (Luchini y Wicki, 2002). La corriente neta se desplaza en sentido elíptico antihorario, con velocidades entre $2,5 \text{ cm.s}^{-1}$ (costa norte) y $5,5$ a $16,3 \text{ cm.s}^{-1}$ (en el centro y costa sur) (Balestrini *et al.*, 1990). La salinidad presenta valores máximos durante el invierno (media: 32) decreciendo durante la primavera y el verano (media: 25) debido al efecto del incremento del

deshielo sobre el caudal de los arroyos Grande y Buena Esperanza, principales tributarios de agua dulce en la bahía (Iturraspe *et al.*, 1989; Isla *et al.*, 1999).

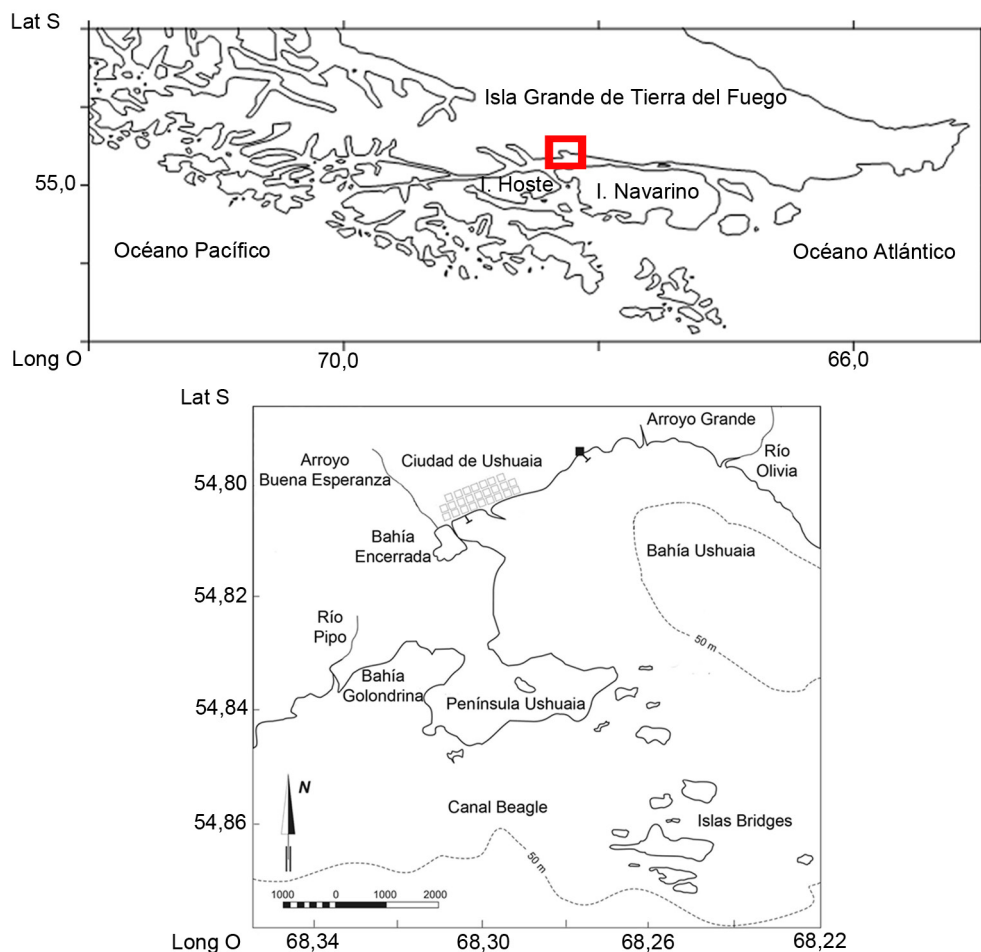


Figura 1. Mapas del área de estudio. Canal Beagle (parte superior) y detalle de Bahía Ushuaia (parte inferior).

El ciclo estacional del fitoplancton se caracteriza por una curva bimodal tanto en la costa como en la zona más externa de Bahía Ushuaia, con picos máximos de clorofila-*a* en primavera y a fines de verano (Hernando, 2006). De acuerdo a Almandoz *et al.* (2011), a inicios de primavera, el fitoplancton del Canal Beagle se encuentra dominado por diatomeas del género *Chaetoceros*; mientras que a fines de este periodo y durante el verano, dominan dinoflagelados y pequeños fitoflagelados. Por otra parte, la zona

costera de la bahía presenta extensas praderas de macroalgas con dominancia de *Macrocystis pyrifera*, las cuales intervienen en el ciclo de nutrientes y sostienen una importante trama trófica asociada (Adami y Gordillo, 1999).

En las últimas décadas, el desarrollo urbano e industrial poco planificados han ocasionado un notable deterioro ecológico en la ciudad de Ushuaia y sus alrededores. El vertido de efluentes cloacales e industriales sin tratar en la Bahía Ushuaia así como el vertido de combustibles principalmente por defectos en las operaciones portuarias, puede verse reflejado en el grado de contaminación de su litoral. Se han obtenido datos sobre la existencia de aportes antropogénicos de metales pesados (Amin, 1995; Amin *et al.*, 1996) e hidrocarburos en esta bahía (Esteves *et al.*, 2006; Commendatore *et al.*, 2012) así como también se han analizado aspectos oceanográficos del área, como la distribución de nutrientes y parámetros hidrológicos (Esteves y Amin, 2001; Amin *et al.*, 2011). Se reportó la existencia de zonas con diferente calidad de agua dentro de Bahía Ushuaia; siendo la zona costera noroeste la más afectada por contaminación de origen urbano. En esta zona, se registraron altos valores de clorofila-*a* y feofitina (comparables a los de sistemas altamente productivos) así como una alta demanda de O₂ en sedimentos superficiales (potencial redox < -300 mV); estando esto asociado principalmente al intercambio de agua con Bahía Encerrada (Gil *et al.*, 2011). Esta bahía somera recibía hasta fines de 2016 la mayor parte de los desechos cloacales de la ciudad en forma directa o a través de los cursos Arroyo Buena Esperanza-Chorrillo Alegre. Ambas bahías se encuentran separadas artificialmente por una pasarela de tierra que posee dos aberturas subterráneas, a través de las cuales se produce el intercambio de agua por efecto de las mareas (Esteves y Amin, 2001; Torres

et al., 2009). Asimismo, el Arroyo Rodríguez, el cual desemboca a través de dos tuberías (≈ 800 mm de diámetro) sobre la línea de costa oeste-sudoeste de Bahía Ushuaia, constituye otra fuente importante de contaminación urbana (Diodato, 2013). A continuación se resume la información sobre la situación ambiental que rigió en esta bahía durante las últimas décadas (Fig. 2, Tabla 1).

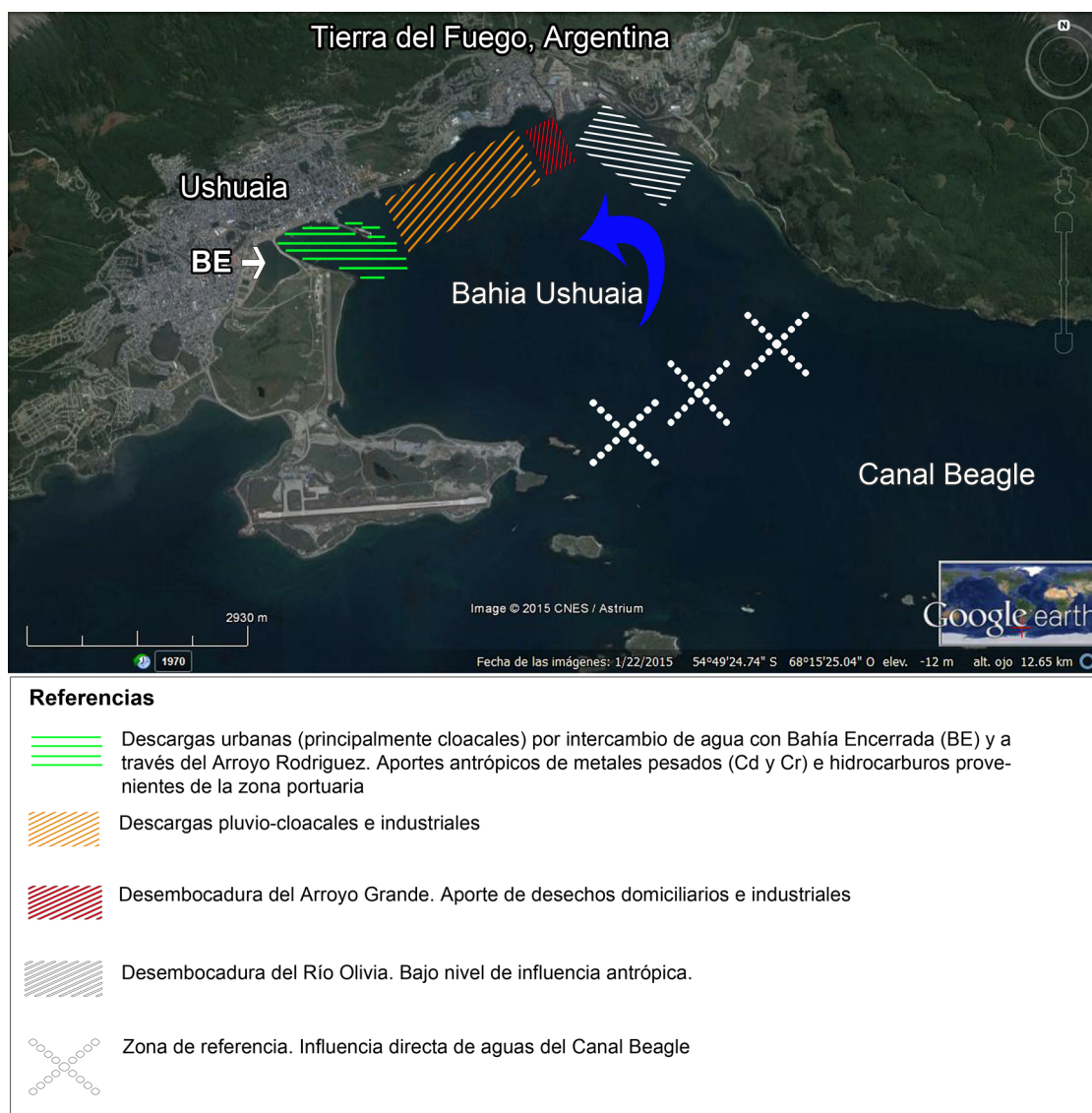


Figura 2. Imagen satelital de Bahía Ushuaia. Se indican las principales presiones antrópicas en la zona costera de la bahía. La flecha indica el sentido de la corriente neta.

Tabla 1. Principales estudios que incluyeron mediciones de contaminantes químicos en Bahía Ushuaia (columna de agua y/o sedimentos) y en la desembocadura de ríos, arroyos y efluentes en esta bahía. Se listan por orden cronológico de fechas de muestreo.

Contaminantes químicos	Ríos, arroyos y efluentes			Fecha de muestreo	Referencia bibliográfica
	Desembocadura	Columna de agua	Sedimentos		
Metales pesados (Cu, Cd, Pb, Zn, Fe y Hg)			X	1992-1994	Amin (1995) Amin <i>et al.</i> (1996)
Nutrientes (nitrato, nitrito, fosfato y silicato)		X		2000	Amin <i>et al.</i> (2011)
Nutrientes (nitrato, nitrito, amonio y fosfato)	X			2001	Esteves & Amin (2001)
Metales pesados (Zn, Cu, Cd, Pb, Zn, Cr, Mn y Hg)			X	2001	
Hidrocarburos alifáticos			X	2001	
Nutrientes (nitrato+nitrato, amonio, fosfato y silicato)		X		2004-2005	Biancalana (2008) Biancalana <i>et al.</i> (2014)
Nutrientes (nitrato+nitrato, amonio, fosfato y silicato)	X	X	X	2004-2005	Gil <i>et al.</i> (2011)
Nutrientes (nitrato, amonio y fosfato)	X			2004-2005	Torres <i>et al.</i> (2009)
Nutrientes (nitrato, nitrito, amonio, fosfato y silicato)		X		2006	Giarratano <i>et al.</i> (2010)
Metales pesados (Cu, Cd, Pb, Zn y Fe)			X		
Hidrocarburos (alifáticos y aromáticos)			X	2006	Commendatore <i>et al.</i> (2012)
Nutrientes (nitrato, nitrito, amonio, fosfato y silicato)		X		2006-2007	Duarte <i>et al.</i> (2012)
Metales pesados (Cu, Cd, Pb, Zn y Fe)			X		
Nutrientes (nitrato, nitrito, amonio, fosfato y silicato)		X		2007	Giarratano <i>et al.</i> (2011)
Nutrientes (nitrato, nitrito, amonio, fosfato y silicato)		X		2007	Duarte <i>et al.</i> (2011)
Metales pesados (Cu, Cd, Pb, Zn y Fe)			X		
Metales pesados (Cu, Cd, Pb, Zn, Cr, Mn, Ni y Fe)			X	2009	Schvesov & Amin (2011)
Nutrientes (nitrato, nitrito, amonio, fosfato y silicato)	X			2009-2011	Diodato (2013)

1.3. EL MESOZOOPLANCTON DEL CANAL BEAGLE Y SU RELACIÓN CON EL IMPACTO ANTRÓPICO

El mesozooplancton del Canal Beagle y en particular, Bahía Ushuaia, cuenta con varios estudios a nivel comunitario. La composición y abundancia del mesozooplancton del canal fue analizada por varios autores en determinadas épocas del año [verano: Defren-Janson *et al.* (1999); Fernández-Severini y Hoffmeyer (2005) e invierno: Biancalana *et al.* (2007)]. Los estudios acerca de su dinámica temporal son escasos y en general, limitados a una frecuencia de muestreo estacional. Constituyó una excepción a ésto, el trabajo de Lovrich (1999), aunque este autor solo estudió la sucesión anual de larvas de Anomura y Brachyura. Aguirre *et al.* (2012), quienes analizaron la dinámica estacional del mesozooplancton en diferentes áreas costeras del Canal Beagle, observaron que Copepoda fue el grupo más abundante durante la mayor parte del ciclo estacional; siendo las especies dominantes *Oithona similis*, *Ctenocalanus citer* y *Drepanopus forcipatus*. En particular, en Bahía Ushuaia, los únicos estudios temporales de la comunidad mesozooplanctónica fueron realizados en el marco de una tesis doctoral [Biancalana (2008) y artículos derivados de la misma: Biancalana *et al.* (2012b, 2014)]. Estos autores analizaron la distribución y dinámica estacional del mesozooplancton en relación con variables ambientales a partir de muestras obtenidas en un total de 22 sitios distribuidos en toda la extensión de la bahía. La estructura de la comunidad mostró un fuerte patrón estacional; registrándose un notable incremento de la abundancia y diversidad de taxa durante primavera-verano. La fracción holoplanctónica estuvo representada principalmente por el grupo Copepoda, caracterizado por especies típicas de áreas subantárticas tales como

Ctenocalanus citer, *Clausocalanus brevipēs* y *Drepanopus forcipatus*; seguido de especies de distribución cosmopolita como *Oithona similis* y *Paracalanus parvus*, entre otras. El meroplancton estuvo dominado por Decapoda (larvas zoea) y Cnidaria; mientras que la fracción adventicia, se caracterizó por copépodos del orden Harpacticoida, principalmente asociados a los bosques de *Macrocystis pyrifera* en el área costera. Hasta el presente, no se han desarrollado investigaciones acerca de aspectos poblacionales de las especies mesozooplancónicas dominantes en el área.

Diversas investigaciones realizadas a partir de datos de campo (Conti *et al.*, 2011; Duarte *et al.*, 2011, 2012) así como de datos experimentales (Schvesov y Amin, 2011; Giarratano *et al.*, 2010, 2011; Diodato *et al.*, 2012) dieron cuenta de los efectos ecofisiológicos de distintos contaminantes antrópicos en invertebrados bentónicos de Bahía Ushuaia. En cuanto al plancton, los estudios de Fernández-Severini y Hoffmeyer (2001) y Biancalana *et al.* (2012b, 2014) sugieren la existencia de una relación entre la distribución espacial del mesozooplancton y el impacto antrópico en esta bahía. En particular, la zona noroeste, con el mayor enriquecimiento en nutrientes de origen urbano, se caracterizó por la presencia de altas abundancias del copépodo calanoideo *Eurytemora americana*; una especie herbívora cuyo desarrollo se vería favorecido por un mayor crecimiento fitoplanctónico en dicha zona. Además, de acuerdo a Barría de Cao *et al.* (2013), el microzooplancton de la zona costera de Bahía Ushuaia estaría dominado por pequeñas especies oportunistas. Estos resultados señalan la importancia de ciertas especies tolerantes del zooplancton como potenciales bioindicadoras de calidad de agua en este sistema como fue propuesto por Biancalana *et al.* (2014). Otros estudios realizados en Bahía Ushuaia se refieren al rol de la

variabilidad espacial sobre las respuestas ecofisiológicas del micro- y mesozooplancton. Por ejemplo, Diodato (2009) estimó el consumo de material particulado por parte del mesozooplancton en las zonas costera y externa de esta bahía para febrero de 2006; sugiriendo sus resultados la existencia de dos subsistemas tróficos diferentes entre ambas zonas.

Con respecto a estudios experimentales para evaluar los efectos de sustancias contaminantes sobre los organismos del zooplancton en Bahía Ushuaia, Amin y Comoglio (2002) estudiaron, mediante bioensayos, la toxicidad del petróleo diesel en el primer estadio larval de la centolla, *Lithodes santolla* y del centollón, *Paralomis granulosa*; registrando una inhibición del proceso de muda y anomalías en la natación. Experimentos similares para evaluar los efectos del cobre y otros metales pesados en larvas de centolla, revelaron diversas alteraciones en sus parámetros fisiológicos (Amin, 1995; Amin y Comoglio, 2010).

En este contexto, resulta relevante profundizar los estudios temporales a campo que contribuyan a comprender y predecir los efectos de la variabilidad ambiental natural y antrópica sobre las comunidades planctónicas del Canal Beagle. Este conocimiento constituye una herramienta esencial para detectar especies o asociaciones de especies con valor indicador que puedan ser empleadas en programas de monitoreo ambiental.

1.4. OBJETIVO GENERAL

Considerando el marco teórico expuesto en las secciones previas, el objetivo general de esta tesis fue determinar la composición y la abundancia de taxa

mesozooplancónicos y analizar comparativamente la sucesión anual en la zona costera de Bahía Ushuaia, sujeta a presión antrópica y en la zona externa, considerada de referencia. Se planteó, asimismo, comparar las asociaciones del mesozooplankton halladas más recientemente en la bahía con aquellas observadas en periodos de estudio previos.

Este objetivo general se desarrolló a partir de distintas escalas temporales y espaciales de estudio a lo largo de los siguientes capítulos:

Capítulo II: Comprende el análisis comparativo de la sucesión anual del mesozooplankton en dos sitios de Bahía Ushuaia, un sitio altamente impactado por efluentes urbanos ubicado en la zona costera noroeste de la bahía y un sitio de referencia, ubicado en la zona externa. Para este análisis, se emplearon muestras recolectadas mensualmente en cada uno de los sitios mencionados durante dos ciclos anuales consecutivos (marzo 2006-febrero 2007 y marzo 2007-febrero 2008).

Capítulo III: Se caracterizan cualitativa- y cuantitativamente las asociaciones mesozooplancónicas halladas más recientemente en Bahía Ushuaia (ciclo estacional 2012). Este muestreo incluyó, además de los dos sitios fijos considerados en 2006-08, otros sitios de muestreo también localizados en las zonas costera y externa de la bahía. La incorporación de una escala espacial de estudio tuvo por finalidad contemplar la heterogeneidad ambiental del área y proporcionar datos más actuales sobre la composición y distribución del mesozooplankton en la bahía.

Capítulo IV: Se aborda el estudio de la dinámica y estructura poblacional de especies dominantes del mesozooplankton en relación con las estrategias de sus ciclos de vida.

Para este estudio, se emplearon los datos recolectados durante ambos periodos de muestreo (2006-08 y 2012).

Cada uno de estos capítulos consta de las siguientes secciones: Introducción (incluyendo objetivos específicos e hipótesis), Materiales y Métodos, Resultados y Discusión. Por último, en el **capítulo V** se exponen las principales conclusiones derivadas de esta tesis.

Capítulo II



**Sucesión anual del
mesozooplankton en
Bahía Ushuaia (periodo
2006-2008):
asociaciones en dos zonas
con diferente grado
de impacto antrópico**

2.1. INTRODUCCIÓN

En ecosistemas marinos de altas y medias latitudes, el ciclo estacional es responsable de explicar una parte sustancial de la variabilidad anual en las comunidades planctónicas (Varpe, 2012). En este sentido, estudios de alta resolución temporal (*i.e.*, frecuencia de muestreo diaria a mensual) centrados en el zooplancton han permitido detectar una dinámica de recambio de taxa asociada al cambio regular de las condiciones ambientales; las cuales favorecen alternativamente el desarrollo de las poblaciones de unas u otras especies. Muchos de estos estudios han sido realizados en latitudes templadas (*e.g.*, Mazzocchi y d'Alcalà, 1995; Siokou-Frangou, 1996; Calbet *et al.*, 2001); aquellos realizados en regiones polares y subpolares resultan más escasos (*e.g.*, Gislason y Astthorsson, 1998; Greve *et al.*, 2004).

La sucesión del zooplancton exhibe características particulares en áreas costeras donde, como consecuencia de una mayor influencia continental, la variabilidad ambiental suele ser muy marcada tanto espacial como temporalmente. Los cambios en el aporte de agua dulce pueden afectar la supervivencia, la reproducción y el reclutamiento de las especies del zooplancton (Calliari *et al.*, 2008; Hoffmeyer *et al.*, 2009). Las actividades humanas y su variación temporal también pueden ejercer un fuerte impacto sobre la dinámica poblacional de estas especies (Fransz *et al.*, 1992; Uye y Sano, 1995; Marcus *et al.*, 2004). La presencia de condiciones ambientales estresantes con frecuencia se ve reflejada en importantes variaciones interanuales en la sucesión del zooplancton (Mozetič *et al.*, 1998; Siokou-Frangou *et al.*, 2004).

De acuerdo a Biancalana *et al.* (2014), el mesozooplankton de Bahía Ushuaia presenta una distribución espacial marcadamente heterogénea. La zona costera noroeste, sometida a la descarga de efluentes urbanos, se encuentra dominada por taxa oportunistas (tales como los copépodos *Eurytemora americana* y *Acartia tonsa*); mientras que en la zona externa, con un bajo nivel de influencia antrópica, dominan especies típicas de aguas subantárticas. Aún no se ha estudiado en detalle cómo las diferentes poblaciones de especies mesozooplancónicas se suceden a lo largo del año en estas dos zonas de la bahía ni cómo se comportan de acuerdo con la fluctuación temporal del ambiente.

En este contexto, el **objetivo específico** de este capítulo fue analizar comparativamente la sucesión anual del mesozooplankton en la zona costera noroeste y en la zona externa de Bahía Ushuaia a lo largo de dos ciclos anuales consecutivos (marzo 2006-febrero 2007 y marzo 2007-febrero 2008). En cada zona de estudio, se caracterizó cualitativa- y cuantitativamente la comunidad mesozooplancónica y se establecieron las principales asociaciones de taxa a lo largo de cada ciclo anual. Los patrones de sucesión se interpretaron en relación con la temperatura y la disponibilidad de alimento fitoplanctónico. Se discutió, asimismo, la influencia de la dilución salina y las descargas urbanas sobre las características del mesozooplankton costero (composición, abundancia, sucesión anual).

Sobre la base de los antecedentes expuestos, se formularon las siguientes **hipótesis** de trabajo:

- La composición y abundancia de taxa mesozooplancónicos difiere entre ambas zonas de estudio como resultado de las particularidades ambientales de cada una de las mismas (temperatura, disponibilidad de alimento fitoplanctónico, grado de influencia antrópica).
- En la zona costera, sujeta a descargas de agua dulce y efluentes cloacales, existe una mayor variabilidad año a año en la sucesión del mesozooplankton.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1. Recolección y procesamiento de las muestras

Las muestras de mesozooplankton se obtuvieron mensualmente durante el periodo marzo 2006-febrero 2008 en dos sitios fijos y representativos de ambas zonas de estudio (Fig. 3). El sitio de muestreo fijo ($54^{\circ}48'S$, $68^{\circ}18'O$) correspondiente a la zona costera noroeste (ZCNO), presenta aproximadamente 6 m de profundidad y se encuentra sujeto a la influencia directa de descargas pluvio-cloacales. El sitio fijo seleccionado ($54^{\circ}49'S$, $68^{\circ}14'O$) en la zona externa (ZE), con una profundidad aproximada de 70 m, presenta una mayor influencia de aguas del Canal Beagle debido a la corriente preponderante que ingresa en la bahía. Las muestras de mesozooplankton se recolectaron con una red cónica de 200 μm de apertura de malla y 0,30 m de diámetro de boca mediante arrastres verticales desde cerca del fondo hasta la superficie. El volumen de agua filtrada por la red en cada fecha de muestreo se estimó mediante el uso de un flujómetro mecánico General Oceanics[®]. El zooplankton se conservó en formaldehído al 5 %. Desafortunadamente, debido a condiciones meteorológicas desfavorables, los muestreos de mesozooplankton correspondientes a

marzo (ZCNO) y octubre (ZE) de 2006 no pudieron efectuarse. Se extrajeron muestras de agua superficial (3 m de profundidad) con una botella Van Dorn para análisis de clorofila-*a* (*i.e.*, como indicador de la disponibilidad de alimento fitoplanctónico). Asimismo, se obtuvieron datos de temperatura superficial utilizando una sonda Horiba®. La salinidad no pudo medirse correctamente debido a problemas técnicos con el sensor de conductividad. Todas las actividades a campo se efectuaron mediante una embarcación con motor fuera de borda perteneciente al Centro Austral de Investigaciones Científicas y Técnicas (CADIC).



Figura 3. Ubicación de los sitios de muestreo fijos en Bahía Ushuaia (Canal Beagle). ZCNO, zona costera noroeste; ZE, zona externa.

Una vez en los laboratorios del CADIC, las muestras de agua fueron filtradas con membranas GF/F de fibra de vidrio (0,7 μm de poro) mediante vacío suave. Los pigmentos se extrajeron con metanol durante una noche a 0°C y se midió la concentración de clorofila-*a* por fluorometría según Holm-Hansen y Riemann (1978)

con un fluorómetro Sequoia-Turner Modelo 450. Las muestras se mantuvieron en condiciones de oscuridad durante todas las etapas del procesamiento.

Los organismos del mesozooplankton fueron identificados hasta el menor nivel taxonómico posible y se cuantificaron bajo lupa estereoscópica Zeiss SV 8 en el Laboratorio de Zooplankton Marino (IBBEA). Cuando se requirieron más detalles, se empleó un microscopio óptico Olympus BH2. Se priorizó la identificación a nivel específico de los organismos pertenecientes a la fracción holoplanctónica. Para la identificación taxonómica se utilizaron las publicaciones más relevantes de cada grupo (Bradford *et al.*, 1988; Heron y Bowman, 1971; Hulsemann, 1991; Boltovskoy, 1999; Lovrich, 1999, entre otros). Cuando el mesozooplankton resultó muy abundante, se realizó el recuento a partir de alícuotas extraídas al azar de la muestra previamente homogeneizada (Boltovskoy, 1981). A tal fin, la muestra se colocó en un vaso de precipitado y se llevó a un volumen de 300 ml. Se extrajeron 6 alícuotas con reposición (previa homogeneización cada vez) mediante un cucharón de 5 ml; analizando de este modo un 10 % de la muestra. Se contabilizaron al menos 300 individuos del taxón dominante. En los casos en que este número fue inferior, se procedió al recuento total de la muestra. Los datos de abundancia se expresaron como ind.m⁻³.

2.2.2. Análisis de datos

Se estimaron los valores mensuales de los índices de Shannon (H') y de Simpson (1-λ), el índice de equitatividad de Pielou (J') y la riqueza de taxa (S) correspondientes a la fracción holoplanctónica. La abundancia total mesozooplanctónica y los cuatro índices de diversidad previamente mencionados se compararon entre zonas y entre ciclos anuales

mediante análisis de la varianza (ANOVA) de dos factores. Estos análisis se efectuaron tanto incluyendo como excluyendo los valores extraordinarios (outliers) registrados para estas variables en febrero de 2008. Considerando que los datos de series cronológicas suelen estar autocorrelacionados, se corroboró la independencia de los mismos mediante la prueba de aleatoriedad de Wald-Wolfowitz. Los datos de abundancia total mesozooplanctónica debieron transformarse según $\log(X)$ para lograr el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Asimismo, en cada zona, se estudió la relación de la abundancia total del mesozooplancton y las abundancias de los principales taxa con los valores de temperatura y clorofila-*a* mediante la estimación de los coeficientes de correlación por rangos de Spearman. En el caso de los datos de clorofila-*a*, estos análisis también se realizaron considerando un mes de retraso en la respuesta numérica del mesozooplancton.

Con el propósito de distinguir las principales asociaciones mesozooplanctónicas a lo largo de cada ciclo anual, se analizó en cada zona la semejanza entre las muestras mensuales en relación a la composición y abundancia de taxa mediante análisis de agrupamiento y de ordenamiento. Las matrices de similitud se construyeron a partir de los datos de abundancia transformados según $\log(X+1)$; utilizando el coeficiente de similitud de Bray-Curtis. En el análisis de agrupamiento, se empleó la técnica de clustering jerárquico. El ligamiento entre muestras se realizó mediante el algoritmo de ligamiento promedio. Los resultados de este análisis se muestran en un dendograma (o diagrama de árbol en dos dimensiones), en el cual las ramas representan los agrupamientos de muestras. La posición de los nodos (puntos de unión de ramas) a lo largo del eje de distancias indica el nivel de similitud en el cual 2 o más muestras constituyen un grupo. Se

utilizó un criterio de corte de aproximadamente 55 %. En el análisis de ordenamiento, se empleó la técnica de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS). Los resultados de este análisis se representaron en un espacio de dos dimensiones. El valor de stress provee una medida de cuan adecuada es esta representación. En general, los valores de stress obtenidos fueron $< 0,01$; indicando una buena representación de las muestras en dos dimensiones (Clarke y Warwick, 2001). Sin embargo, dado que en algunos casos se obtuvieron valores iguales o levemente superiores a dicho umbral, se presentan, con fines complementarios, los resultados de ambos análisis multivariados.

Se realizaron análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) a fin de determinar los taxa que caracterizaron las asociaciones mesozooplancónicas correspondientes a los distintos grupos identificados en los análisis multivariados. Cuanto más abundante es una especie en las muestras que forman un grupo, mayor es su contribución (S_i) a la similitud promedio dentro del mismo. Las especies más características son aquellas con altos porcentajes de contribución y abundancias similares en todas las muestras. Por lo tanto, el desvío estándar de su contribución $DS(S_i)$ es bajo y el cociente $\bar{S}_i/DS(S_i)$ es alto. Asimismo, se emplearon análisis de similitud (ANOSIM) para estudiar las diferencias en la composición y abundancia de taxa a nivel de zonas de estudio (Clarke y Warwick, 2001). Con el propósito de analizar la influencia de la clorofila-*a* y la temperatura sobre la estructura comunitaria a lo largo de cada ciclo anual, se realizaron análisis de correlación de Spearman entre los ejes de ordenamiento 1 y 2 de los gráficos del nMDS y dichas variables ambientales.

Los análisis univariados se realizaron mediante el programa Infostat/E; mientras que los análisis multivariados y el cálculo de los índices de diversidad se realizaron

mediante el programa Primer-5 (Primer-E Ltd.). En todos los análisis estadísticos se consideró un nivel de significación de 0,05.

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Composición, abundancia y diversidad de taxa mesozooplancónicos en las zonas costera y externa

A partir del set completo de muestras recolectadas en Bahía Ushuaia se identificaron un total de 53 taxa. Los mismos se detallan a continuación:

Phylum CHORDATA

Subphylum TUNICATA

Clase APPENDICULARIA

Orden COPELATA

Familia Fritillariidae

Fritillaria borealis (Lohmann, 1896)

Familia Oikopleuridae

Oikopleura dioica (Fol, 1872)

Oikopleura fusiformis (Fol, 1872)

Oikopleura gaussica (Lohmann, 1905)

Clase ASCIDIACEA

Se hallaron larvas.

Phylum ARTHROPODA

Subphylum CRUSTACEA

Clase COPEPODA

Se hallaron adultos, copepoditos y larvas nauplii. Los dos primeros estadios se identificaron a nivel específico.

Orden CALANOIDA

Familia Acartiidae

Acartia tonsa (Dana, 1849)

Familia Calanidae

Se hallaron copepoditos que podrían pertenecer a las especies *Calanoides patagoniensis* (Brady, 1883) y *Calanus simillimus* (Giesbrecht, 1902).

Familia Calocalanidae

Calocalanus pavoninus (Farran, 1936)

Familia Clausocalanidae

Clausocalanus brevipus (Frost y Fleminger, 1968)

Ctenocalanus citer (Heron y Bowman, 1971)

Drepanopus forcipatus (Giesbrecht, 1888)

Microcalanus pygmaeus (Sars, 1900)

Familia Centropagidae

Centropages brachiatus (Dana, 1849)

Familia Metridinidae

Metridia lucens (Boeck, 1864)

Familia Paracalanidae

Paracalanus parvus (Claus, 1863)

Familia Temoridae

Eurytemora americana (Williams, 1906)

Orden CYCLOPOIDA

Familia Oithonidae

Oithona atlantica (Farran, 1908)

Oithona similis (Claus, 1866)

Familia Oncaeidae

Oncaea curvata (Giesbrecht, 1902)

Orden HARPACTICOIDA

Se hallaron copepoditos y adultos de distintas especies bentónicas.

Orden MONSTRILLOIDA

Familia Monstrillidae

Monstrilopsis spp. (Sars, 1921)

Monstrilla spp. (Dana, 1849)

Orden SIPHONOSTOMATOIDA

Familia Pennellidae

Clase CIRRIPEDIA**Subclase THORACICA**

Se hallaron los estadios larvales nauplius y cypris.

Clase BRANCHIOPODA**Orden ONYCHOPODA**

Familia Podonidae

Evadne nordmanni (Lovén, 1835)

Podon leuckarti (Sars, 1862)

Clase OSTRACODA**Subclase PODOCOPA****Subclase MYODOCOPA**

Clase MALACOSTRACA**Subclase EUMALACOSTRACA****Orden AMPHIPODA**

Familia Hyperiidae

Themisto gaudichaudii (Guérin-Méneville, 1825)

Familia Dexaminidae

Orden ISOPODA

Familia Bopyridae

Se hallaron los estadios larvales epicaridium y cryptoniscium.

Orden EUPHAUSIACEA

Se hallaron huevos y estadios larvales nauplius, metanauplius, caliotopis I-III y furcilia I.

Orden DECAPODA**Infraorden ANOMURA**

Familia Galatheididae

Munida gregaria (Fabricius, 1793). Se hallaron estadios larvales zoea I-IV.

Familia Paguridae

Pagurus spp. (Fabricius, 1775). Se hallaron estadios larvales zoea I-II.

Infraorden BRACHYURA

Familia Hymenosomatidae

Halicarcinus planatus (Fabricius, 1775). Se hallaron estadios larvales zoea I-II.

Familia Majidae

Eurypodius latreillei (Guérin, 1828). Se hallaron estadios larvales zoea I-II.

Familia Pinnotheridae

Se hallaron estadios larvales zoea I-II.

Familia Trichopeltariidae

Peltarion spinosulum (White, 1843). Se hallaron estadios larvales zoea I-IV.

Phylum CNIDARIA

Clase HYDROZOA

Se hallaron ejemplares de al menos dos especies en mal estado de conservación.

Orden ANTHOMEDUSAE

Familia Bougainvillidae

Boungainvillia sp. (Lesson, 1836)

Orden LEPTOMEDUSAE

Familia Campanularidae

Obelia spp. (Péron y Lesueur, 1810)

Familia Proboscidae

Proboscidae mutabilis (Browne, 1902)

Clase SCYPHOZOA

Se hallaron éfiras.

Phylum CHAETOGNATHA

Clase SAGITTOIDEA

Orden APHRAGMOPHORA

Familia Sagittidae

Sagitta spp. (Quoy y Gaimard, 1827)

Serratosagitta tasmanica (Thomson, 1947)

Phylum ECHINODERTAMA

Se hallaron larvas.

Phylum MOLLUSCA

Clase BIVALVIA

Se hallaron larvas pediveliger

Clase GASTROPODA

Se hallaron larvas veliger y pediveliger

Phylum POLYCHAETA

Se hallaron juveniles de especies bentónicas y estadios larvales metatrocófora y nectochaeta.

ORDEN SPIONIDA

Familia Spionidae

Se hallaron larvas chaetosphaera y nectochaeta.

Phylum BRYOZOA

Se hallaron larvas cyphonauta.

Phylum NEMERTINA

Se hallaron larvas pilidium.

Phylum NEMATODA

La mayoría de los taxa listados se registraron tanto en la zona costera como en la zona externa de Bahía Ushuaia (Tabla 2). Sin embargo, sus frecuencias de ocurrencia difirieron notablemente entre zonas. La fracción holoplanctónica presentó, generalmente, menores frecuencias de ocurrencia en la ZCNO; mientras que la fracción adventicia mostró el patrón inverso. En el caso del meroplancton, no se observó un patrón definido. Las abundancias promedio de *Eurytemora americana*,

Podon leuckarti, las hidromedusas *Obelia* spp. y *Boungainvillia* sp., las larvas de poliquetos Spionidae y el plancton adventicio fueron marcadamente superiores en la ZCNO. El resto de los taxa comunes a ambas zonas fueron en general más abundantes en la ZE (Tabla 2). Las características de la comunidad mesozooplancónica (*i.e.*, composición y abundancia de taxa) difirieron significativamente entre zonas de estudio (ANOSIM global $R=0,678$; $p=0,001$).

Tabla 2. Abundancia promedio (ind.m⁻³), desvío estándar (DE) y frecuencia de ocurrencia (%) de los taxa correspondientes al holoplancton, meroplancton y plancton adventicio en las zonas costera noroeste (ZCNO) y externa (ZE) de Bahía Ushuaia durante cada ciclo anual. H, huevos; L, larvas; NI, no identificados.

	ZCNO						ZE					
	2006-07			2007-08			2006-07			2007-08		
	ind.m ⁻³	DE	%	ind.m ⁻³	DE	%	ind.m ⁻³	DE	%	ind.m ⁻³	DE	%
HOLOPLANCTON												
APPENDICULARIA												
<i>Fritillaria borealis</i>	10,89	34,03	45,45	244,30	796,82	50	135,63	261,27	100	259,48	551,04	91,67
<i>Oikopleura</i> spp.	1,74	4,25	27,27	3,63	6,40	41,67	24,80	33,25	100	21,29	49,88	58,33
COPEPODA												
<i>Oithona similis</i>	66,03	52,68	100	91,82	128,58	91,67	661,13	745,75	100	724,00	1078,49	100
<i>Oithona atlantica</i>	...	...	...	...	...	...	2,98	7,25	54,55	0,80	1,37	33,33
<i>Oncaea curvata</i>	2,76	5,62	63,64	3,16	7,34	50	24,55	63,66	72,73	6,63	10,71	75
<i>Ctenocalanus citer</i>	35,88	50,88	100	29,57	24,26	100	394,24	362,99	100	699,01	1300,44	100
<i>Clausocalanus brevipes</i>	29,53	63,30	72,73	4,46	9,92	50	139,94	298,75	100	25,88	36,79	66,67
<i>Drepanopus forcipatus</i>	23,60	54,78	90,91	3,92	5,58	66,67	1775,97	3334,12	100	81,29	95,83	100
<i>Microcalanus pygmaeus</i>	0,89	1,70	27,27	1,52	2,82	50	26,34	41,82	72,73	34,31	52,71	83,33
<i>Paracalanus parvus</i>	0,27	0,60	27,27	0,40	1,38	8,33	8,57	16,98	63,64	0,78	1,81	25
<i>Acartia tonsa</i>	7,29	11,27	90,91	66,80	116,94	75	12,63	16,46	54,55	44,07	131,11	75
<i>Eurytemora americana</i>	515,48	1140,30	100	2804,19	9225,38	100	3,37	10,07	36,36	10,45	26,89	33,33
<i>Centropages brachiatus</i>	0,88	1,60	27,27	1,24	2,81	25	24,16	60,93	54,55	15,76	41,03	41,67
<i>Metridia lucens</i>	0,72	1,28	36,36	0,59	1,48	16,67	9,36	11,70	63,64	9,62	22,17	58,33
<i>Calocalanus pavoninus</i>	0,09	0,30	9,09	0,04	0,14	8,33	0,71	1,70	27,27	0,33	0,50	41,67
Calanidae (copepoditos)	1,59	2,41	36,36	3,76	7,03	50	30,52	73,41	54,55	58,96	159,57	41,67
Larvas nauplii	6,10	7,61	90,91	8,69	14,86	58,33	18,39	49,20	54,55	7,95	17,06	50
CLADOCERA												
<i>Podon leuckarti</i>	69,44	159,74	45,45	190,86	567,63	66,67	2,26	4,93	27,27	21,12	73,18	8,33
<i>Evadne nordmanni</i>	1,84	3,81	27,27	0,20	0,48	16,67	18,63	59,78	27,27	5,22	9,83	25
EUPHAUSIACEA (L)	0,35	0,82	18,18	4,22	9,60	25	2,51	5,44	27,27	41,28	102,69	25
EUPHAUSIACEA (H)	0,04	0,14	9,09	0,08	0,28	8,33	4,58	13,22	27,27	21,54	50,56	16,67
AMPHIPODA												
<i>Themisto gaudichaudii</i>	0,27	0,74	18,18	0,04	0,14	8,33	40,82	103,26	45,45	0,10	0,23	16,67
OSTRACODA												
<i>Myodocopa</i>	...	...	...	...	...	...	1,98	3,46	72,73	1,08	2,31	33,33
CHAETOGNATHA												
<i>Sagittidae</i> spp.	0,98	2,37	27,27	0,16	0,32	25	5,61	6,84	63,64	0,58	0,95	41,67

Tabla 2 (continuación)

	ZCNO						ZE					
	2006-07			2007-08			2006-07			2007-08		
	ind.m ⁻³	DE	%	ind.m ⁻³	DE	%	ind.m ⁻³	DE	%	ind.m ⁻³	DE	%
MEROPLANCTON												
HYDROZOA												
<i>Obelia</i> spp.	38,19	95,03	54,55	10,97	20,92	58,33	9,65	23,04	18,18	9,59	23,10	16,67
<i>Bougainvillia</i> sp.	20,03	29,90	72,73	26,30	39,77	91,67	2,47	5,69	18,18	0,54	1,69	16,67
Hydrozoa spp.*	1,19	1,53	63,64	2,55	3,48	58,33	1,55	2,34	45,45	2,90	6,97	33,33
SCYPHOZOA	0,68	1,94	27,27	...	...	...	0,57	1,57	18,18	0,94	2,19	16,67
COPEPODA												
<i>Monstrillopsis</i> spp.	0,53	1,18	36,36	1,22	1,79	58,33	...	...	...	...	...	...
<i>Monstrilla</i> spp.	...	...	...	...	...	...	0,05	0,15	9,09	...	...	...
Pennellidae	...	...	...	0,08	0,28	8,33	0,20	0,65	9,09	0,05	0,16	8,33
ISOPODA												
Bopyridae (L)	...	...	...	...	...	...	0,30	0,57	27,27	...	...	...
DECAPODA												
<i>Peltarion spinosulum</i> (L)	0,04	0,15	9,09	1,08	2,78	25	0,52	1,55	18,18	22,27	56,14	25
<i>Halicarcinus planatus</i> (L)	0,18	0,25	36,36	0,76	2,20	25	...	...	...	0,05	0,17	8,33
Pinnotheridae (L)	0,09	0,29	9,09	0,46	1,43	16,67	0,05	0,17	9,09	0,46	1,60	8,33
<i>Munida gregaria</i> (L)	0,05	0,15	9,09	1,54	3,32	33,33	6,50	19,76	18,18	1,43	2,58	25
<i>Pagurus</i> spp. (L)	...	...	...	0,04	0,14	8,33	0,57	1,56	18,18	...	...	...
CIRRIPIEDIA (L)	23,91	44,57	63,64	394,57	751,65	58,33	559,75	1711,45	72,73	754,36	2422,47	66,67
ECHINODERMATA (L)	4,15	12,98	18,18	6,36	14,91	25	64,74	142,46	36,36	110,02	221,16	41,67
BIVALVIA (L)	29,78	43,37	100	15,31	26,57	66,67	295,71	915,53	81,82	37,24	114,24	75
GASTROPODA (L)	1,37	2,18	63,64	4,99	7,55	58,33	9,94	15,67	63,64	4,91	10,83	41,67
POLYCHAETA												
Spionidae (L)	6,18	9,62	63,64	9,43	17,50	50	4,63	13,21	36,36	0,46	1,61	8,33
Polychaeta spp. (L)	1,42	2,86	36,36	2,84	8,51	25	3,10	9,96	27,27	2,82	8,17	16,67
ASCIDIACEA (L)	0,09	0,30	9,09	...	...	...	...	...	...	0,10	0,34	8,33
BRYOZOA (L)	4,65	6,80	54,55	2,48	6,84	41,67	223,07	401,75	90,91	56,37	74,17	83,33
NEMERTINA (L)	0,04	0,15	9,09	0,04	0,14	8,33	0,50	1,67	9,09	1,40	3,46	16,67
HUEVOS DE INVERTEBRADOS (NI)	0,57	1,20	27,27	0,04	0,14	8,33	22,90	44,45	63,64	2,06	4,83	33,33
LARVAS DE INVERTEBRADOS (NI)	0,00	0,00	0,00	0,68	2,35	8,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
PLANCTON ADVENTICIO												
COPEPODA												
Harpacticoida spp.	115,88	94,58	100	122,49	141,15	100	3,99	5,22	81,82	4,81	8,11	83,33
OSTRACODA												
Podocopa	1,54	2,14	63,64	1,78	2,62	58,33	...	...	...	...	...	...
AMPHIPODA												
Dexaminidae	1,06	1,60	63,64	134,23	458,34	58,33	0,09	0,31	9,09	1,18	4,08	8,33
ISOPODA	0,62	1,15	36,36	0,44	0,60	41,67	...	...	...	0,09	0,32	8,33
POLYCHAETA	3,07	6,32	54,55	1,74	6,04	8,33	0,05	0,15	9,09	0,47	1,64	8,33
NEMATODA	77,77	107,14	100	43,03	71,35	91,67	0,65	1,66	36,36	...	...	...

*La mayoría de los ejemplares corresponderían a la especie *Proboscoidactyla mutabilis*.

En ambas zonas de estudio, las mayores abundancias totales del mesozooplancton se registraron en verano tardío-otoño (marzo-mayo) y en primavera (septiembre-diciembre). En general, los valores mensuales de abundancia total fueron superiores en la ZE. Sin embargo, en febrero de 2008, se registró un pico de abundancia extraordinario en la costa (34.864,14 ind.m⁻³) (Fig. 4).

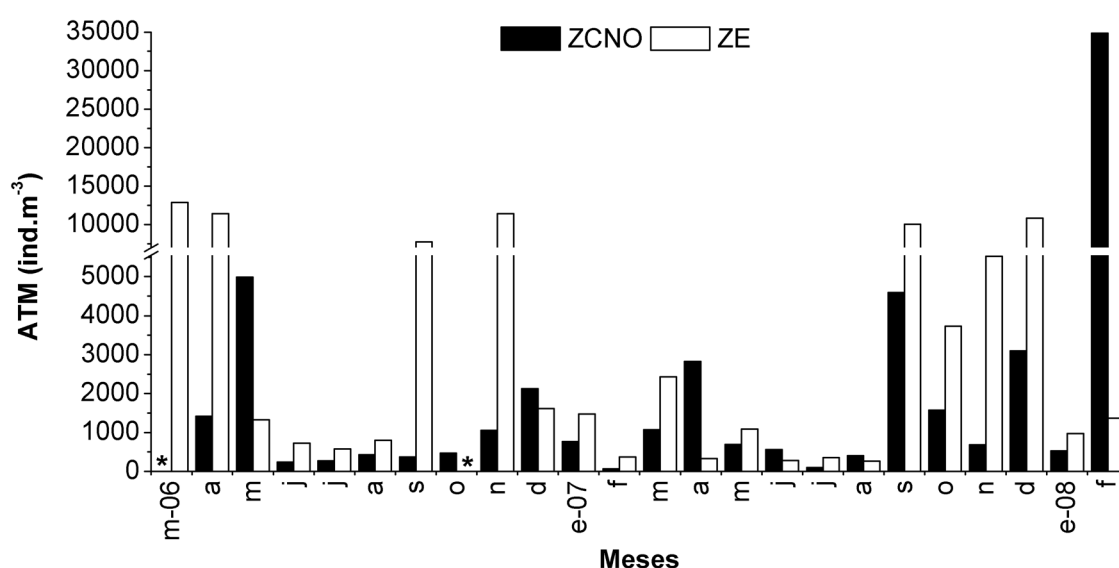


Figura 4. Variación mensual de la abundancia total del mesozooplancton (ATM) en las zonas costera noroeste (ZCNO) y externa (ZE) de Bahía Ushuaia durante marzo 2006-febrero 2008. * Muestras faltantes.

En la ZCNO, el índice de equitatividad de la fracción holoplanctónica presentó valores mínimos en otoño-invierno tardío (mayo y agosto 2006, septiembre 2007) y también en verano (enero y marzo 2007, febrero 2008); correspondiendo a este último mes el valor más bajo registrado para el periodo de estudio completo. En la ZE, los mínimos más pronunciados siempre se registraron en verano (marzo 2006 y 2007, enero 2008) (Fig. 5a). En cuanto a los índices de Shannon y Simpson, los mismos siguieron un comportamiento

similar al descripto para el índice de equitatividad (Fig. 5b, c). Como patrón general, la riqueza de taxa fue menor en la ZCNO (Fig. 5d).

Se detectó un efecto significativo de la zona de estudio sobre la abundancia total del mesozooplancton (al excluir el outlier) y sobre la riqueza de taxa; siendo los valores promedio de ambas variables más altos en la ZE. No se detectaron otras diferencias significativas (Tabla 3).

Tabla 3. Análisis de la varianza de dos factores (zona de estudio y ciclo anual) correspondientes a los datos de abundancia total mesozooplanctónica (ATM), equitatividad (J'), índice de Shannon (H'), índice de Simpson ($1-\lambda$) y riqueza de taxa (S). Se muestran los valores p , destacando en negrita aquellos $< 0,05$. Para las tres primeras variables, también se indican los resultados obtenidos al excluir los outliers registrados en febrero 2008 (p').

Variable	Zona de estudio		Ciclo anual		Zona x ciclo anual	
	p	p'	p	p'	p	p'
ATM	0,0823	0,0266	0,7123	0,9932	0,1584	0,267
J'	0,5668	0,8761	0,969	0,6062	0,7797	0,8676
H'	0,0634	0,1121	0,5997	0,8832	0,9617	0,6406
$1-\lambda$	0,1197	0,2085	0,5557	0,8375	0,9165	0,7505
S	0,0007	...	0,0814	...	0,2866	...

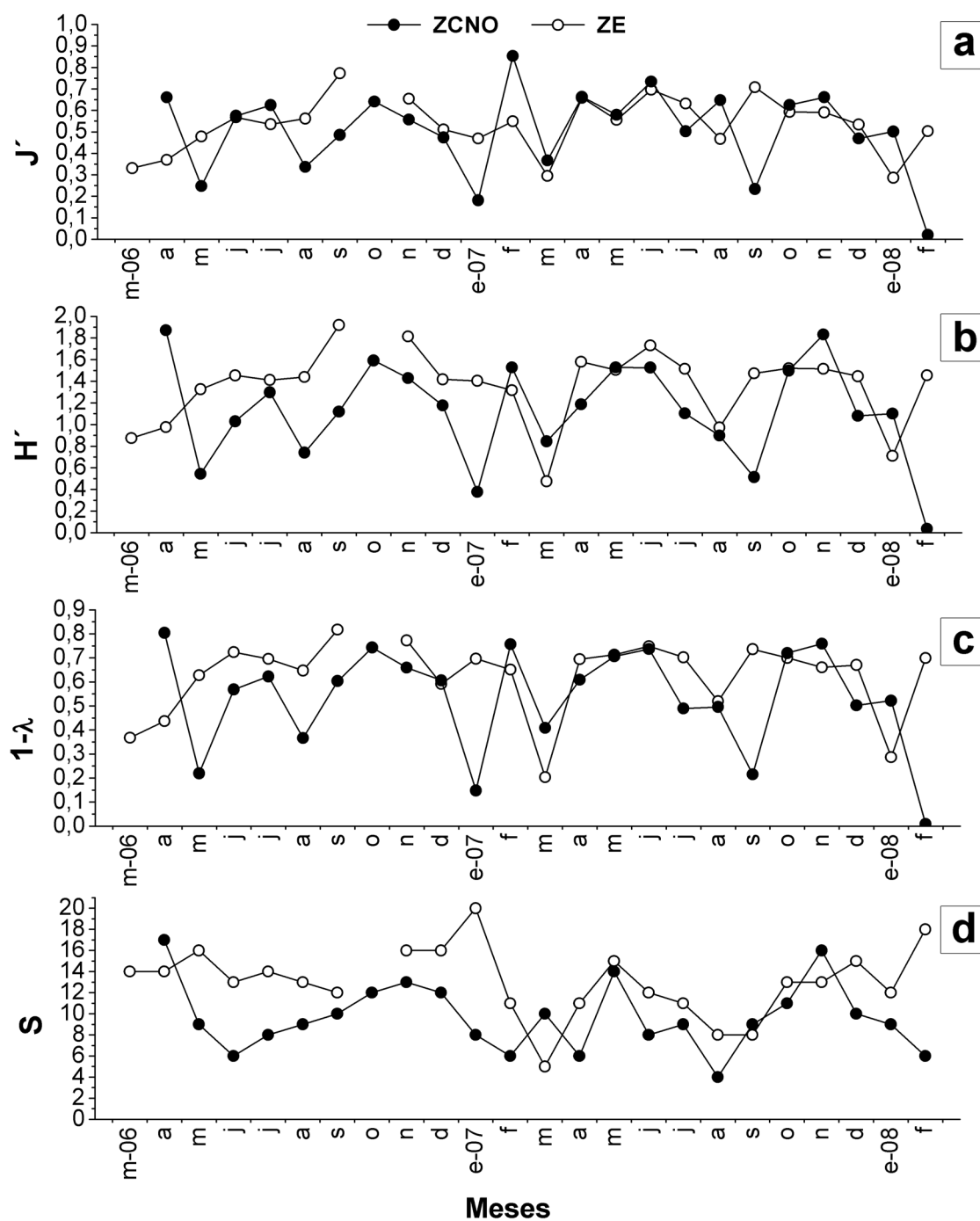


Figura 5. Variación mensual. a) Índice de equitatividad (J'), b) índice de Shannon (H'), c) índice de Simpson y d) riqueza de taxa (S) correspondientes al holoplancton de las zonas costera noroeste (ZCNO) y externa (ZE) de Bahía Ushuaia durante marzo 2006-febrero 2008.

2.3.2. Sucesión anual del mesozooplancton en la ZCNO

A partir de los análisis de ordenamiento y agrupamiento se distinguieron cinco grupos de muestras para cada ciclo anual. La combinación de muestras mensuales en los distintos grupos difirió entre años (Fig. 6). Los análisis de porcentajes de similitud mostraron que *Eurytemora americana*, *Oithona similis*, *Ctenocalanus citer* y Harpacticoida siempre estuvieron entre los taxa que más contribuyeron a la similitud dentro de los grupos (Tablas 4 y 5).

En 2006-07, el grupo I (muestras de otoño: abril-mayo) se caracterizó por altas abundancias de copépodos de la familia Clausocalanidae (*Drepanopus forcipatus*, *Clausocalanus brevipes* y *C. citer*). El grupo II (muestras de invierno: junio-julio) estuvo dominado por *O. similis*, Nematoda y Harpacticoida; explicando estos tres taxa más del 60 % de la similitud. En cambio, *E. americana* y Harpacticoida, con porcentajes de contribución de 20,93 y 18,95 %, respectivamente, fueron los taxa más abundantes y característicos del grupo III (muestras de invierno tardío: agosto-septiembre y verano: enero). El grupo IV (muestras de primavera: octubre-diciembre) presentó altas abundancias de *Podon leuckarti*. Asimismo, se observaron los mayores porcentajes de contribución de taxa meroplanctónicos (Cirripedia, poliquetos Spionidae y *Obelia* spp.) y de estadios larvales del holoplancton (nauplii de Copepoda y copepoditos de Calanidae). En febrero (grupo V), la abundancia del mesozooplancton fue muy baja. Harpacticoida y Bryozoa (larvas cyphonauta) fueron los taxa mejor representados (Fig. 6a, Tabla 4).

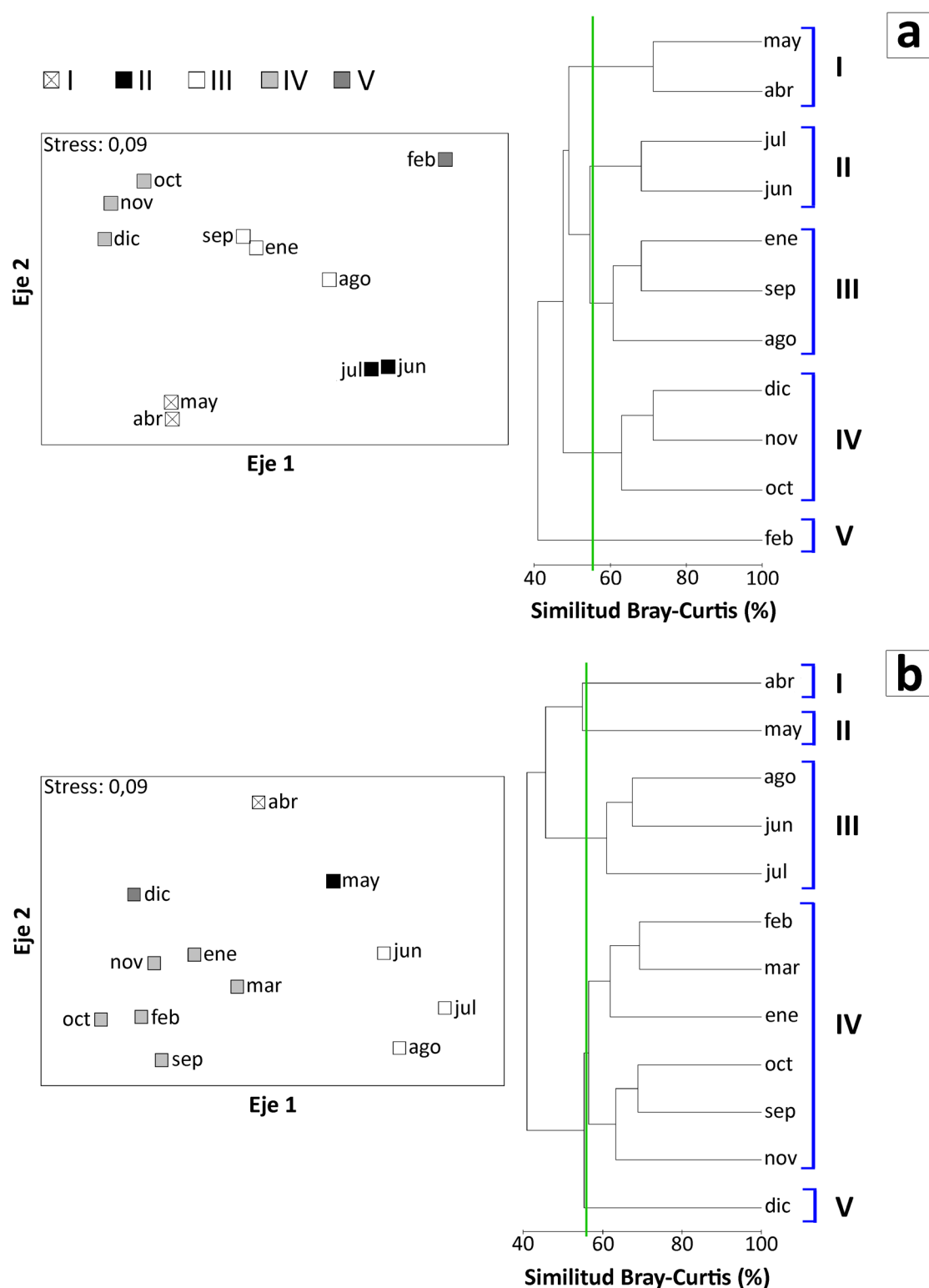


Figura 6. Análisis de ordenamiento (MDS) y de agrupamiento (CLUSTER) realizados a partir de los datos de abundancia mesozooplancónica obtenidos mensualmente en la zona costera noroeste de Bahía Ushuaia durante los ciclos anuales 2006-07 (a) y 2007-08 (b).

Tabla 4. Análisis SIMPER. ZCNO 2006-07. Abundancia promedio (ind.m⁻³) en los distintos grupos de muestras y porcentaje de contribución, entre paréntesis, de los taxa que explicaron el 75 % o más de la similitud dentro de cada grupo. En los grupos formados por más de dos muestras, se indican con un asterisco los taxa con los valores más altos del cociente $\overline{S_i}/DS(S_i)$. L, larvas.

Grupos					
	I	II	III	IV	V
Similitud promedio (%)	71,32	68,2	63,31	65,83	...
<i>O. similis</i>	144,86 (9,05)	31,40 (19,90)	41,63 (13,17)	81,86 (10,19)*	3,38
<i>E. americana</i>	1939,37 (6,55)	21,84 (5,32)	300,86 (20,93)*	280,30 (4,42)*	4,35
<i>C. citer</i>	128,70 (8,98)	9,58 (8,02)	11,45 (7,10)	27,45 (5,55)	1,45
<i>C. brevipes</i>	157,06 (9,74)	1,32	0,99	1,7	...
<i>D. forcipatus</i>	119,42 (7,97)	4,11 (8,02)	0,64	2,26 (2,47)	3,86
Calanidae	0,99	...	...	5,16 (4,15)*	...
Copepoda (L)	13,07	0,24	5,63	7,24 (4,36)*	1,93
<i>P. leuckarti</i>	2,46	...	8,59	244,39 (11,04)*	...
<i>Boungainvillia</i> sp.	74,19 (7,75)	2,17	8,69 (3,19)	13,85	...
<i>Obelia</i> spp.	...	...	3,17 (3,21)	136,32 (7,95)	...
Cirripedia (L)	...	...	6,95 (6,53)*	80,24 (9,20)*	1,45
Bivalvia (L)	83,35 (8,26)	2,67	3,23 (3,24)*	48,44 (3,70)	0,48
Spionidae (L)	0,25	...	6,3	15,88 (4,48)	0,96
Bryozoa (L)	9,66	0,49	0,49	4,96	14,51
Harpacticoida	183,40 (9,30)	45,06 (17,50)	100,58 (18,95)*	164,75 (9,24)	21,76
Nematoda	271,02 (10,92)	129,33 (28,55)	10,70 (6,05)	7,07	1,45

En 2007-08, abril (grupo I) se caracterizó por la dominancia de anfípodos gammáridos de la familia Dexaminidae. En cambio, en mayo (grupo II), dominaron *Acartia tonsa* y *E. americana*; registrándose bajas abundancias de plancton adventicio. *O. similis*, Nematoda y Harpacticoida fueron los taxa mejor representados en el grupo III (muestras de invierno: junio-agosto); explicando, como el año previo, más del 50 % de la similitud. El grupo IV (muestras de primavera: septiembre-noviembre y verano: enero-marzo) se caracterizó por muy altas abundancias de *E. americana* y nauplii de Cirripedia. En diciembre (grupo V), *P. leuckarti* fue dominante (Fig. 6b, Tabla 5).

En la tabla 6 se indican los porcentajes de disimilitud entre los grupos identificados para cada ciclo anual.

Tabla 5. Análisis SIMPER. ZCNO 2007-08. Abundancia promedio (ind.m⁻³) de cada taxon en los distintos grupos de muestras y porcentaje de contribución, entre paréntesis, de aquellos taxa que explicaron el 75 % o más de la similitud dentro de cada grupo. En los grupos formados por más de dos muestras, se indican con un asterisco los taxa con los valores más altos del cociente $\bar{S}_i/DE(S_i)$. L, larvas.

	Grupos				
	I	II	III	IV	V
Similitud promedio (%)	...	...	63,2	59,78	...
<i>O. similis</i>	...	94,8	33,88 (18,96)*	71,51 (9,86)*	476,37
<i>E. americana</i>	158,48	124,33	10,96 (7,76)*	5524,01 (12,53)*	190,55
<i>C. citer</i>	62,43	42,06	8,27 (11,40)*	28,85 (7,75)*	52,4
<i>C. brevipes</i>	14,41	33,2	1,21	0,38	...
<i>A. tonsa</i>	326,57	278,2	7,74	5,91 (3)	138,15
Copepoda (L)	...	...	...	16,58 (4,15)	4,76
<i>P. leuckarti</i>	...	0,95	...	50,47 (7,33)*	1986,47
<i>F. borealis</i>	...	0,95	...	488,45 (4,24)	...
<i>Boungainvillia</i> sp.	86,45	1,91	1,3	36,44 (5,69)	4,76
<i>Obelia</i> spp.	4,8	...	...	11,62	57,16
Cirripedia (L)	...	...	...	785,17 (14,32)*	23,82
Bivalvia (L)	...	27,63	2,75	23,85	4,76
Spionidae (L)	19,21	...	...	15,66	...
Bryozoa (L)	24,01	0,47	0,32	0,72	...
Harpacticoida	480,25	3,81	135,29 (21,63)*	83,16 (9,22)*	80,98
Nematoda	19,21	58,11	129,32 (15,92)	8,51 (4,07)	...
Dexaminidae	1589,64	1,91	3,4	1,51	...

Tabla 6. Análisis SIMPER. ZCNO. Porcentajes de disimilitud promedio entre los grupos identificados para cada ciclo anual.

	2006-07				2007-08			
	II	III	IV	V	II	III	IV	V
I	50,82	51,07	51,22	67,2	45,09	61,62	56,86	53,43
II		45,35	62,97	51,91		47,04	54,59	48,63
III			45,93	54,03			61,07	65,74
IV				63,24				44,64

2.3.3. Sucesión anual del mesozooplankton en la ZE

A partir de los resultados de los análisis de ordenamiento y agrupamiento se distinguieron cuatro grupos de muestras para cada ciclo anual. En este caso, la combinación de muestras mensuales en los distintos grupos no difirió entre años (Fig. 7). De acuerdo a los

análisis SIMPER, *D. forcipatus*, *C. citer* y *O. similis* estuvieron, en general, entre los taxa con mayor contribución a la similitud dentro de los grupos (Tablas 7 y 8).

En el grupo I (muestras de verano tardío-otoño: marzo-abril), las asociaciones mesozooplancónicas difirieron considerablemente entre ciclos anuales. En 2006-07, este grupo estuvo caracterizado por altas abundancias de larvas de Bryozoa y de copépodos Clausocalanidae (incluyendo a *Microcalanus pygmaeus* y *C. brevipes*). En cambio, en 2007-08, la familia Clausocalanidae estuvo representada únicamente por *D. forcipatus* y *C. citer*; siendo sus abundancias marcadamente inferiores a las registradas el año anterior. Asimismo, en 2007-08, se observaron contribuciones importantes de *E. americana* y Harpacticoida (9,91 y 8,39 %, respectivamente). En los grupos restantes, las asociaciones mesozooplancónicas resultaron similares entre ciclos anuales. En el grupo II (muestras de otoño-invierno: mayo-agosto y verano: enero-febrero), *D. forcipatus*, *C. citer* y *O. similis* fueron los taxa mejor representados; explicando más del 50 % de la similitud. El grupo III (muestras de inicios de primavera: septiembre-octubre) se caracterizó por picos de abundancia de larvas nauplii de Cirripedia. Otros taxa importantes en términos de abundancia fueron *Fritillaria borealis*, Echinodermata (larvas) y Euphausiacea (huevos y larvas); este último sólo en 2007-08. El grupo IV (muestras de mediados y fines de primavera: noviembre-diciembre) presentó abundancias muy altas de *D. forcipatus*, *C. citer*, *O. similis* y copepoditos de la familia Calanidae. También se caracterizó por una importante representación de apendicularias y taxa meroplanctónicos; las larvas de Bryozoa siempre contribuyeron significativamente (>6 %) a la similitud de este grupo (Fig. 7, Tablas 7 y 8).

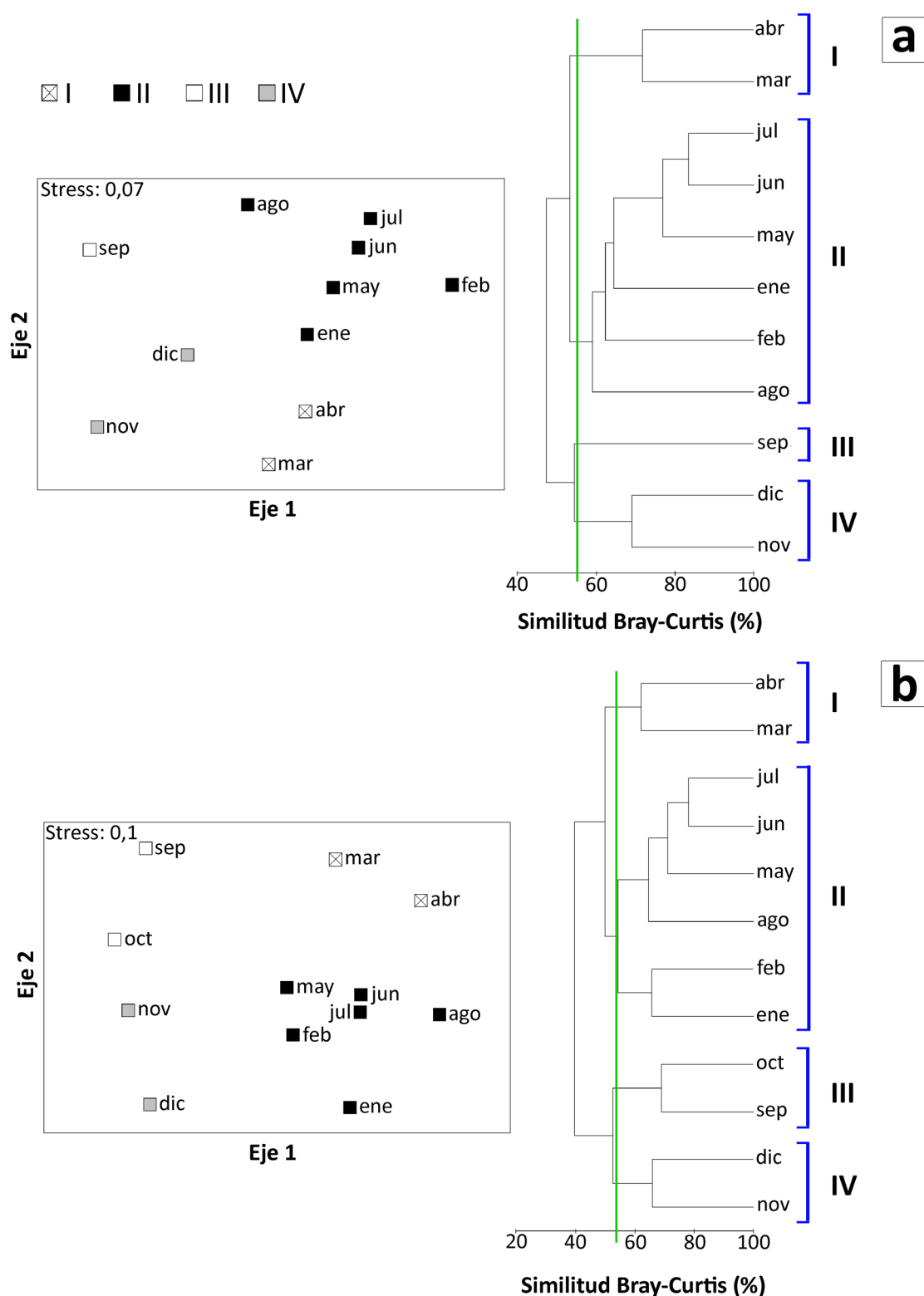


Figura 7. Análisis de ordenamiento (MDS) y de agrupamiento (CLUSTER) realizados a partir de los datos de abundancia mesozooplancónica obtenidos mensualmente en la zona externa de Bahía Ushuaia durante los ciclos anuales 2006-07 (a) y 2007-08 (b).

En la tabla 9 se indican los porcentajes de disimilitud entre los grupos identificados para cada ciclo anual.

Tabla 7. Análisis SIMPER. ZE 2006-07. Abundancia promedio (ind.m⁻³) de cada taxon en los distintos grupos de muestras y porcentaje de contribución, entre paréntesis, de aquellos taxa que explicaron el 75 % o más de la similitud dentro de cada grupo. En los grupos formados por más de dos muestras, se indican con un asterisco los taxa con los valores más altos del cociente $\bar{S}_i / DE(S_i)$. L, larvas.

	Grupos			
	I	II	III	IV
Similitud promedio (%)	71,69	65,02	...	69,03
<i>O. similis</i>	705,77 (11,03)	337,70 (17,37)*	295,4	1769,65 (9,32)
<i>D. forcipatus</i>	8469,51 (15,28)	193,72 (16,22)*	82,92	675,74 (6,52)
<i>C. citer</i>	840,41 (11,38)	190,51 (16,88)*	221,37	645,71 (7,14)
<i>C. brevipes</i>	697,84 (10,37)	16,52 (5,71)	32,55	6,03
<i>M. pygmaeus</i>	109,68 (7,96)	8,28	20,73	...
<i>C. brachiatus</i>	22,47	0,28	...	109,59 (3,88)
<i>M. lucens</i>	...	9,66	15,54	14,74 (3,49)
<i>A. tonsa</i>	28,11	1,44	...	37,05 (4,95)
<i>F. borealis</i>	30,93 (5,74)	18,47 (7,03)	424,96	447,15 (5,78)
Calanidae	11,23	1,63	15,55	143,97 (5,19)
Copepoda (L)	5,62	0,91	...	92,82 (4,27)
<i>Obelia</i> spp.	...	...	...	53,05 (5)
Cirripedia (L)	...	5,76	5711,13	205,81 (6,07)
Bivalvia (L)	14,09	7,13	...	1590,94 (6,82)
Echinodermata (L)	...	0,09	373,14	169,26
Bryozoa (L)	949,86 (10,81)	44,96 (8,60)	...	142,16 (6,26)

Tabla 8. Análisis SIMPER. ZE 2007-08. Abundancia promedio (ind.m⁻³) de cada taxon en los distintos grupos de muestras y porcentaje de contribución, entre paréntesis, de aquellos taxa que explicaron el 75 % o más de la similitud dentro de cada grupo. En los grupos formados por más de dos muestras, se indican con un asterisco los taxa con los valores más altos del cociente $\bar{S}_i / DE(S_i)$. H, huevos; L, larvas.

Grupos				
	I	II	III	IV
Similitud promedio (%)	62,2	60,9	68,93	65,9
<i>O. similis</i>	52,43 (16,38)	359,50 (23,42)*	820 (11,09)	2393,07 (10)
<i>D. forcipatus</i>	79,58 (14,97)	65,50 (13,24)*	19,71	191,94 (6,56)
<i>C. citer</i>	25,79 (8,71)	169,96 (19,51)*	385,56 (10,07)	3272,82 (11,37)
<i>C. brevipes</i>	...	21,70 (5,51)	3,01	87,21 (6,51)
<i>M. pygmaeus</i>	...	17,07 (6,63)	33,77 (5,86)	120,85 (5,91)
<i>E. americana</i>	15,56 (9,91)	15,72	...	...
<i>F. borealis</i>	966,75	20,79 (6,72)	352,48 (9,69)	175,29
<i>Oikopleura</i> spp.	2,81	1,16	2,83	118,60 (6,32)
Calanidae	...	5,03	19,79	318,86 (6,46)
Copepoda (L)	...	0,57	2,79	43,17 (5,23)
Euphausiacea (H)	...	...	129,22 (8,88)	...
Euphausiacea (L)	...	...	231,04 (8,79)	16,65
<i>Obelia</i> spp.	...	...	...	57,56 (5,65)
<i>P. spinosulum</i> (L)	...	...	14,14	119,46 (5,65)
Cirripedia (L)	19,86	3,97	4327,39 (10,01)	166,97 (4,33)
Echinodermata (L)	20,71	...	428,56 (9,54)	210,84
Bryozoa (L)	176,92 (22,72)	9,9	...	131,60 (7,19)
Harpacticoida	5,93 (8,39)	1,8	2,82	14,74

Tabla 9. Análisis SIMPER. ZE. Porcentajes de disimilitud promedio entre los grupos identificados para cada ciclo anual.

	2006-07			2007-08		
	II	III	IV	II	III	IV
I	46,7	53,77	45,87	49,98	63,93	62,33
II		54,91	53,49		60,38	58,4
III			45,44			47,37

2.3.4. Relación entre el patrón temporal de la comunidad mesozooplanctónica y los patrones de temperatura y clorofila-*a*

Los máximos valores de temperatura se registraron entre fines de primavera y verano (diciembre-febrero) y los mínimos en invierno (julio-agosto). La temperatura en la ZCNO varió entre 5,9°C y 12,6°C durante 2006-07 y entre 4,8°C y 9,7°C durante 2007-08. En la ZE la

temperatura varió entre 5,7-9,9°C y 4,7-9°C, respectivamente (Fig. 8). La concentración de clorofila-*a* presentó picos máximos en primavera (septiembre-noviembre) y picos de menor importancia en verano-inicio de otoño (enero-abril). En 2006-07, el pico primaveral fue mayor en la ZCNO; mientras que en 2007-08 se observó el patrón inverso. En general, las concentraciones estivales de clorofila-*a* fueron mayores en la ZCNO. El periodo otoño-invierno se caracterizó por concentraciones muy bajas ($<0,1 \mu\text{g.L}^{-1}$) (Fig. 8). En ambas zonas, las mayores abundancias de los principales taxa holo- y meroplanctónicos se registraron entre invierno tardío y principios de otoño (septiembre-mayo) en relación con los mayores valores de temperatura y de clorofila-*a*. Los picos de abundancia de las nauplii de Cirripedia siempre siguieron los máximos de concentración de clorofila-*a* (Fig. 8).

En la ZCNO, la abundancia total mesozooplanctónica y las abundancias de *E. americana*, *A. tonsa*, *P. leuckarti* y Cirripedia (nauplii) se correlacionaron positivamente con la temperatura. En cuanto al plancton adventicio, se encontró una correlación negativa entre la abundancia de Nematoda y la temperatura. No se detectaron correlaciones significativas entre la abundancia total o las abundancias de los principales taxa y la concentración de clorofila-*a* (Tabla 10). Los análisis de correlación entre los ejes de ordenamiento 1 y 2 de los gráficos del MDS y estas dos variables ambientales, mostraron una relación significativa entre el primer eje de ordenamiento y la concentración de clorofila-*a* únicamente al considerar un mes de retraso en la respuesta numérica del mesozooplancton (Tabla 11). Este eje separó principalmente las muestras de invierno tardío-verano (septiembre-enero/marzo) y las muestras de otoño (abril-mayo) (estas últimas sólo en 2006-07) de aquellas correspondientes al invierno (junio-agosto) (Fig. 6). En 2007-08, el primer eje de

ordenamiento también mostró una correlación significativa con la temperatura (Fig. 6b, Tabla 11).

En la ZE, las abundancias de *D. forcipatus* y Bryozoa (larvas cyphonauta) se correlacionaron positivamente con la temperatura; mientras que la abundancia total y las abundancias de *F. borealis*, nauplii de Cirripedia y larvas de Echinodermata mostraron correlaciones positivas con la concentración de clorofila-*a*. Asimismo, al considerar un mes de retraso en la respuesta numérica del mesozooplankton, tanto la abundancia total como las abundancias de la mayoría de los principales taxa se correlacionaron positivamente con la concentración de clorofila-*a* (Tabla 10). En cuanto al patrón de la comunidad, se detectaron correlaciones significativas entre el primer eje de ordenamiento y la concentración de clorofila-*a* durante ambos ciclos anuales (Tabla 11). Este eje separó principalmente las muestras de invierno tardío-primavera (septiembre-diciembre) de las muestras restantes (Fig. 7). Asimismo, en 2006-07, se encontró una correlación significativa entre el segundo eje de ordenamiento y la temperatura. Este eje separó las muestras de otoño-invierno tardío (mayo-septiembre) de las restantes (Fig. 7a, Tabla 11).

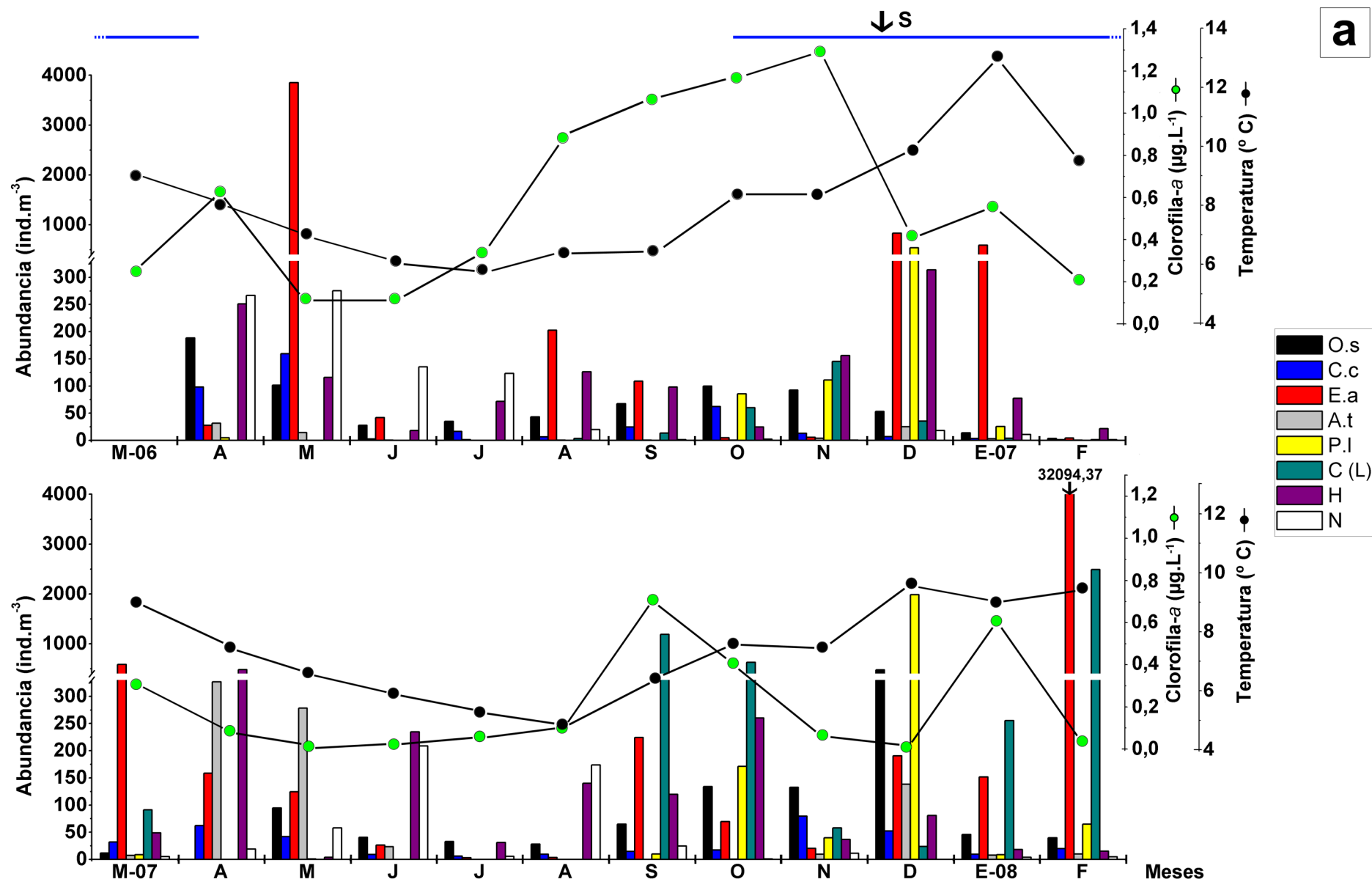
Tabla 10. Coeficientes de las correlaciones por rangos de Spearman (ρ_s) entre las abundancias de los principales taxa/la abundancia total mesozooplancónica (ATM) y las variables ambientales temperatura, clorofila-*a* y clorofila-*a* considerando un retraso en la respuesta numérica del mesozooplankton (1 mes) en cada zona de estudio. Se indican únicamente los valores p de las correlaciones significativas ($p < 0,05$). L, larvas.

	Temperatura		Clorofila- <i>a</i>		Clorofila- <i>a</i> (1 mes)	
	ρ_s	valor p	ρ_s	valor p	ρ_s	valor p
ZCNO						
<i>O. similis</i>	0,11	...	0,11	...	0,21	...
<i>A. tonsa</i>	0,46	0,0276	-0,37	...	0,04	...
<i>E. americana</i>	0,49	0,0164	-0,02	...	0,21	...
<i>C. citer</i>	0,08	...	-0,12	...	0,17	...
<i>P. leuckarti</i>	0,69	0,0003	0,16	...	0,38	...
Cirripedia (L)	0,54	0,0074	0,39	...	0,38	...
Harpacticoida	-0,07	...	0,23	...	0,21	...
Nematoda	-0,56	0,0055	-0,23	...	-0,37	...
ATM	0,44	0,0348	-0,13	...	0,23	...
ZE						
<i>O. similis</i>	0,36	...	0,39	...	0,58	0,0044
<i>C. citer</i>	0,14	...	0,13	...	0,58	0,0049
<i>D. forcipatus</i>	0,55	0,0065	0,04	...	0,54	0,0089
<i>F. borealis</i>	-0,21	...	0,50	0,0152	0,30	...
Cirripedia (L)	0,05	...	0,70	0,0002	0,56	0,007
Echinodermata (L)	0,05	...	0,59	0,0032	0,62	0,0019
Bivalvia (L)	0,26	...	0,03	...	0,55	0,0076
Bryozoa (L)	0,62	0,0015	-0,13	...	0,35	...
ATM	0,38	...	0,55	0,0065	0,67	0,0007

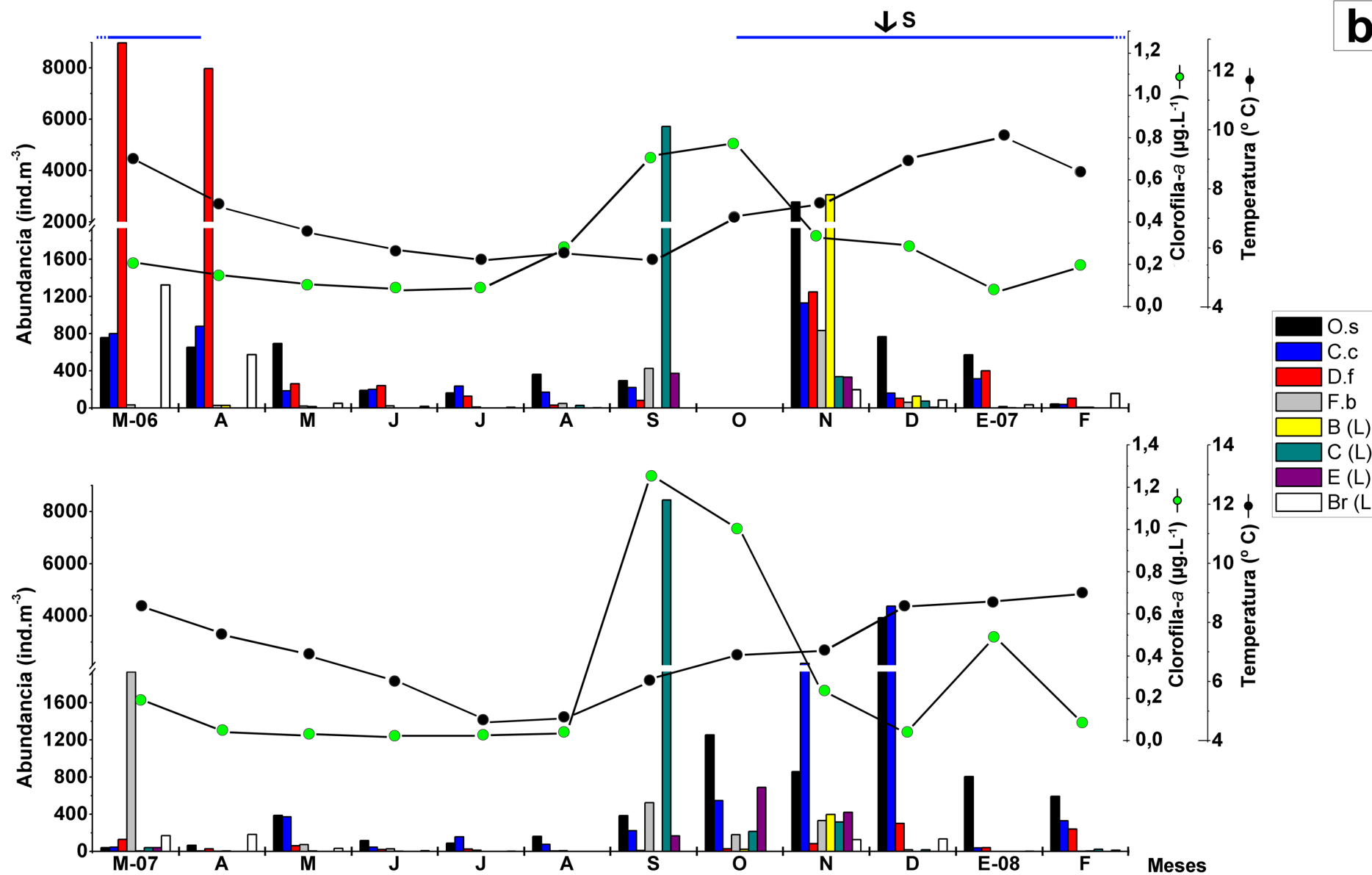
Tabla 11. Coeficientes de las correlaciones por rangos de Spearman (ρ_s) entre los ejes de ordenamiento de los gráficos del MDS y las variables ambientales temperatura, clorofila-*a* y clorofila-*a* considerando un retraso en la respuesta numérica del mesozooplancton (1 mes) en cada zona de estudio. Se indican únicamente los valores p de las correlaciones significativas ($p < 0,05$).

	Temperatura		Clorofila- <i>a</i>		Clorofila- <i>a</i> (1 mes)	
	ρ_s	valor p	ρ_s	valor p	ρ_s	valor p
ZCNO						
<i>2006-07</i>						
Eje 1	-0,41	...	-0,46	...	-0,78	0,0134
Eje 2	0,51	...	0,45	...	0,56	...
<i>2007-08</i>						
Eje 1	-0,77	0,0032	-0,14	...	-0,64	0,0237
Eje 2	0,36	...	-0,52	...	-0,15	...
ZE						
<i>2006-07</i>						
Eje 1	-0,17	...	-0,65	0,0294	-0,89	0,0006
Eje 2	-0,85	0,001	0,19	...	-0,15	...
<i>2007-08</i>						
Eje 1	-0,21	...	-0,61	0,0368	-0,7	0,0112
Eje 2	0,37	...	-0,2	...	0,08	...

a



b



↑**Figura 8.** Variación mensual de las variables ambientales y de las abundancias de los principales taxa en la zona costera noroeste (a) y en la zona externa de Bahía Ushuaia durante los ciclos anuales 2006-07 (parte superior) y 2007-08 (parte inferior). La línea azul indica el periodo de menor salinidad (S) según Isla *et al.* (1999). O. s, *Oithona similis*; C. c, *Ctenocalanus citer*; E. a, *Eurytemora americana*; A. t, *Acartia tonsa*; P. l, *Podon leuckarti*; C (L), Cirripedia (nauplii); H, Harpacticoida; N, Nematoda; D. f, *Drepanopus forcipatus*; F. b, *Fritillaria borealis*; B (L), Bivalvia (larvas pediveliger); E (L), Echinodermata (larvas); Br (L), Bryozoa (larvas cyphonauta).

2.4. DISCUSIÓN

De acuerdo a los resultados expuestos a lo largo de este capítulo, la comunidad mesozooplanctónica en las zonas costera noroeste y externa de Bahía Ushuaia presentó diferencias muy claras. En la ZCNO, los taxa holoplanctónicos más importantes en términos de frecuencia de ocurrencia y abundancia fueron los copépodos *Eurytemora americana* y *Oithona similis* y el cladócero *Podon leuckarti* (en primavera-verano). Estas especies junto con taxa adventicios, particularmente Harpacticoida y Nematoda, caracterizaron las asociaciones mesozooplanctónicas costeras. En cambio, en la ZE, la comunidad se caracterizó por altas abundancias de copépodos Clausocalanidae, principalmente *Drepanopus forcipatus* y *Ctenocalanus citer*. Estas observaciones resultaron consistentes con Aguirre *et al.* (2012) y Biancalana *et al.* (2014), quienes reportaron una dominancia de especies típicamente subantárticas en estaciones directamente influenciadas por aguas del Canal Beagle.

Es sabido que en la zona costera de Bahía Ushuaia, la salinidad puede alcanzar valores mínimos de hasta 15,21 durante primavera cuando las descargas de agua dulce en la bahía aumentan como consecuencia del derretimiento glaciar (Amin *et al.*, 2011). Por lo tanto, resulta esperable que especies eurihalinas como *E. americana*, *O. similis* y *P. leuckarti* (Avent, 1998; Turner, 2004) se encuentren mejor representadas en la costa en comparación

con otros taxa. Asimismo, su importante desarrollo poblacional en la ZCNO, a pesar del proceso de eutrofización documentado en esta zona, sugiere que estas especies podrían mostrar tolerancia a esas condiciones ambientales particulares o preferencia por las mismas. De hecho, Biancalana y Torres (2011) reportaron altas abundancias de *E. americana* y *P. leuckarti* en Bahía Encerrada. Esta bahía somera, conectada artificialmente con Bahía Ushuaia, se caracterizó hasta años recientes por altas concentraciones de nutrientes, alta densidad de bacterias coliformes y sedimentos anóxicos (Torres *et al.*, 2009).

Tanto *P. leuckarti* como *O. similis* son especies omnívoras, cuya dieta consta principalmente de ciliados y dinoflagelados (Turner, 2004; Sánchez *et al.*, 2011). Este comportamiento trófico podría favorecer el crecimiento de sus poblaciones en la ZCNO donde, según Barría de Cao *et al.* (2013), la abundancia y diversidad de ciliados es más alta que en otras zonas de Bahía Ushuaia. Resultados similares fueron obtenidos por Siokou-Frangou y Papathanassiou (1991), quienes reportaron la dominancia de especies oportunistas tales como *Podon polyphemoides* y *Oithona* spp. en el área norte del Golfo de Thermaikos (Mar Egeo, Grecia) sometida a descargas urbanas. Por otro lado, la comparación de las curvas de clorofila-*a* indica que los valores estivales de biomasa fitoplanctónica fueron más altos en la ZCNO; probablemente reflejando la combinación de condiciones de luz adecuadas para el crecimiento del fitoplancton con la persistencia de altos niveles de nutrientes subsidiados por las descargas cloacales. Como postuló Biancalana *et al.* (2014), este mayor crecimiento fitoplanctónico ocasionado por el enriquecimiento en nutrientes podría favorecer la presencia de taxa herbívoros en la ZCNO. Este sería el caso de *E. americana*, cuyo hábito herbívoro especialista ha sido demostrado por Hoffmeyer y Prado Figueroa (1997). En relación a esto, en áreas costeras eutrofizadas del Mar de Wadden

(53°32'N, 6°53'E), se registró un incremento de la productividad primaria durante primavera-verano acompañado por un aumento de la abundancia de *Temora longicornis*, otra especie herbívora de la familia Temoridae (Fransz *et al.*, 1992).

En cuanto a los taxa adventicios, sus altas abundancias y frecuencias de ocurrencia en la ZCNO podrían relacionarse con la existencia de un mayor acoplamiento bento-pelágico debido a la escasa profundidad de esta zona (< 10 m de profundidad) y a la presencia conspicua de bosques de *Macrocystis pirifera*, los cuales proporcionan diversos microhábitats (Adami y Gordillo, 1999).

En concordancia con los reportes realizados para el Canal Beagle (Aguirre *et al.*, 2012; Biancalana *et al.*, 2014) y aguas de plataforma Patagónica austral (Sabatini *et al.*, 2016), la sucesión anual del mesozooplankton estuvo modulada por los cambios estacionales de la temperatura y la disponibilidad de fitoplancton. En ambas zonas de estudio y durante ambos ciclos anuales, se detectaron correlaciones significativas entre los ejes de ordenamiento del MDS y las concentraciones de clorofila-*a*. Sin embargo, la abundancia total del mesozooplankton y las abundancias de los principales taxa estuvieron correlacionadas con esta variable sólo en la ZE; sugiriendo que en esta zona, la disponibilidad de alimento fitoplanctónico podría ser un modulador más fuerte de la sucesión del mesozooplankton.

Las asociaciones costeras estuvieron caracterizadas todo el año por la presencia de *E. americana*. Sin embargo, las máximas abundancias de este copépodo durante verano (enero-marzo), sugieren que las condiciones ambientales presentes en este periodo favorecen su desarrollo poblacional. En este sentido, el pico de abundancia extraordinario registrado para esta especie en febrero de 2008 (32.094,37 ind.m⁻³) junto con el valor más

bajo de equitatividad holoplanctónica pudo ocurrir en respuesta a la combinación de temperaturas máximas, altas abundancias de fitoplancton (con un pico de clorofila-*a* en enero de igual magnitud que el registrado en septiembre 2007) y salinidades intermedias durante ese mes [< 30 según Isla *et al.* (1999)]. A finales de la primavera (diciembre), las asociaciones mesozooplanctónicas estuvieron dominadas por *P. leuckarti*. Este cladócero estuvo ausente de las muestras de plancton recolectadas en invierno (mayo/junio-agosto/septiembre); indicando que permanece en los sedimentos bajo la forma de huevos de resistencia. Se ha reportado que en este grupo la eclosión de los huevos de resistencia ocurre en un rango de temperatura especie-específico (Gislason y Astthorsson, 1995; Viñas *et al.*, 2007). Consistentemente con esto, en la ZCNO, los picos máximos de abundancia de *P. leuckarti* siempre ocurrieron con temperaturas cercanas a 10°C. Las mayores abundancias del copépodo *Acartia tonsa* también se registraron a fines de primavera pero principalmente a inicios de otoño (abril-mayo); coincidiendo con aumentos de la abundancia de fitoflagelados y ciliados (Almandoz *et al.*, 2011; Barría de Cao *et al.*, 2013). Estas observaciones resultan coherentes con el hábito trófico omnívoro de este copépodo y podrían estar asociadas a una disminución del solapamiento de nichos con especies herbívoras coexistentes, tales como *E. americana*. En relación a esto, en el Estuario de Bahía Blanca, se ha visto que *E. americana* puede desplazar a *A. tonsa* durante un periodo muy corto del ciclo anual (fines de invierno-primavera); realizando un mejor aprovechamiento del bloom fitoplanctónico (Hoffmeyer y Prado Figueroa, 1997; Hoffmeyer, 2004; Hoffmeyer *et al.*, 2009). El plancton adventicio, particularmente Nematoda, dominó las asociaciones mesozooplanctónicas durante otoño-invierno. Las especies de nematodes que consumen depósitos de forma generalista resultan muy frecuentes en ambientes eutrofizados. Estas especies suelen alcanzar máximos de abundancia en otoño, invierno o inicios de primavera

debido a la incorporación de vegetación muerta en los sedimentos (Heip *et al.*, 1985). Esto podría explicar el patrón de abundancias observado para los nematodos en la costa de Bahía Ushuaia donde es esperable que en condiciones de luz limitantes se produzca un importante aporte de materia orgánica al fondo proveniente del fitoplancton y de las macroalgas en descomposición.

Con respecto a la ZE, las asociaciones mesozooplanctónicas de invierno tardío-primavera y verano tardío-otoño estuvieron caracterizadas por altas abundancias de larvas meroplanctónicas (principalmente larvas de Cirripedia, Echinodermata, Bryozoa y Mollusca). Estos resultados difirieron de los obtenidos en la ZCNO donde sólo las larvas de Cirripedia presentaron abundancias consistentemente altas. La coincidencia entre la presencia del meroplancton y los picos de clorofila-*a* puso de manifiesto la existencia de un fuerte acoplamiento entre la reproducción del bentos y los blooms fitoplanctónicos en el canal. En ciertas especies de cirripedios, la maduración gonadal y el desove de larvas nauplius puede ocurrir por contacto directo de los adultos con las células del fitoplancton o por la exposición a metabolitos producidos por éste; maximizando, de este modo, la exposición de las larvas a concentraciones altas de alimento (Starr *et al.*, 1991; Highfield *et al.*, 2010). Mecanismos de inducción similares podrían explicar la fuerte sincronización entre los picos de abundancia fitoplanctónica y los picos de nauplii de cirripedios observados en esta tesis. Las apendicularias *Fritillaria borealis* y *Oikopleura* spp. también presentaron sus mayores abundancias a inicio de primavera y fines de verano; resultando esto coherente con la rápida respuesta poblacional de estos organismos al incremento en la temperatura y la disponibilidad de alimento (Deibel y Lowen, 2011). *D. forcipatus*, *C. citer* y *O. similis* fueron los únicos taxa que estuvieron bien representados a mediados de verano (enero-febrero) y

durante otoño-invierno; esto podría estar asociado con su capacidad para explotar fuentes de alimento alternativas en condiciones de escasez de alimento fitoplanctónico. En el caso de *O. similis*, resulta ampliamente conocido que su hábito trófico omnívoro junto con sus bajas tasas metabólicas le permiten mantener poblaciones estables a lo largo de todo el año (Turner, 2004). Con respecto a los copépodos Clausocalanidae, se han reportado estrategias de alimentación oportunista en poblaciones antárticas de *C. citer* (Niehoff *et al.*, 2002) y en las poblaciones patagónicas de *D. forcipatus* (Antacli *et al.*, 2014). Este tema se retomará en el capítulo IV de esta tesis en relación con la dinámica poblacional de *D. forcipatus*.

En la ZCNO, la sucesión de taxa mesozooplanctónicos mostró cambios pronunciados entre ciclos anuales; registrándose, asimismo, importantes fluctuaciones mensuales de las abundancias de *E. americana* y *A. tonsa*, dos especies previamente postuladas como potenciales bioindicadoras para el área (Biancalana *et al.*, 2014). En cambio, en la ZE, se observó un patrón de sucesión más claro y relativamente estable. Estas observaciones, junto con la presencia de abundancias mesozooplanctónicas consistentemente menores en la costa de Bahía Ushuaia, sugieren que factores locales relevantes no considerados en este estudio (concentración de nutrientes, contaminantes tóxicos, dilución salina, etc.) podrían estar impactando negativamente sobre la fisiología y la supervivencia de los organismos mesozooplanctónicos y en consecuencia, sobre la dinámica de sus poblaciones. En relación a esto, Siokou-Frangou *et al.* (2004), por ejemplo, reportaron fuertes variaciones interanuales en la abundancia, biomasa y composición del zooplancton de áreas costeras del Mar Negro, un sistema eutrofizado, como consecuencia de cambios en la intensidad del impacto antrópico (eutrofización, contaminantes tóxicos y descarga de agua de lastre). Estudios experimentales (a campo y/o en condiciones de laboratorio) que analicen los efectos de

factores ambientales tanto naturales como antrópicos sobre las especies planctónicas del área permitirían esclarecer estos resultados.

Capítulo III



**Distribución espacial
del mesozooplankton
en Bahía Ushuaia durante
el ciclo estacional 2012**

3.1. INTRODUCCIÓN

Las primeras investigaciones sobre el mesozooplankton de Bahía Ushuaia dieron cuenta de la existencia de distintas asociaciones de taxa dentro de esta bahía (Fernández-Severini y Hoffmeyer, 2005; Biancalana *et al.*, 2007). Más tarde, la tesis de Biancalana (2008) y las publicaciones derivadas de la misma (Biancalana *et al.*, 2012b, 2014), incorporaron una escala de estudio temporal al analizar la distribución espacial del mesozooplankton a partir de muestras recolectadas en las cuatro épocas del año. Estos autores reportaron, principalmente en invierno y en primavera, una zonificación de la bahía en términos de las características de las asociaciones de taxa; la cual estuvo relacionada, al menos parcialmente, con diferencias espaciales en la calidad de agua (Gil *et al.*, 2011; Biancalana *et al.*, 2014). Los resultados del capítulo II de esta tesis fueron consistentes con estos reportes.

El aporte de contaminantes (particularmente aquellos de origen urbano) al ecosistema de Bahía Ushuaia se ha mantenido de forma ininterrumpida durante varias décadas. De hecho, entre los años 2007 y 2009, se reportaron incrementos en los niveles de nutrientes disueltos (principalmente amonio) y algunos metales pesados en sedimentos (Giarratano *et al.*, 2011; Schvezov y Amin, 2011); evidenciando la existencia de un deterioro ambiental progresivo. A pesar de esta variabilidad antrópica sumada a la variabilidad ambiental natural en este ecosistema, las últimas investigaciones sobre el mesozooplankton derivan de muestras recolectadas en 2004-05 (Biancalana *et al.*, 2014) y en 2006-08 (Capítulo II, esta tesis). Estudios más recientes permitirían actualizar la información sobre las características ecológicas del

mesozooplancton en Bahía Ushuaia y ampliar, asimismo, la línea de base para la implementación de estrategias de manejo ambiental.

En este contexto, el **objetivo específico** de este capítulo fue evaluar las variaciones espacio-temporales en la composición y estructura del mesozooplancton a partir de muestras recolectadas durante 2012 en varios sitios de Bahía Ushuaia sujetos a distintas influencias ambientales. Asimismo, como parte de la discusión, se propone comparar las asociaciones de taxa observadas en 2012 con aquellos reportadas en estudios previos durante los periodos 2004-2005 (Biancalana, 2008; Biancalana *et al.*, 2014) y 2006-2007 (Capítulo II, esta tesis); analizando posibles cambios en las mismas en relación con la contaminación crónica y la variabilidad temporal natural en la bahía.

Sobre la base de los antecedentes expuestos, se formuló la siguiente **hipótesis** de trabajo:

- Las asociaciones de taxa mesozooplancónicos difieren espacialmente en Bahía Ushuaia en todas las épocas del año; reflejando la existencia de diferentes influencias ambientales (naturales y antrópicas) dentro de esta bahía.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1. Recolección y procesamiento de las muestras

Durante el ciclo estacional 2012, se realizaron cuatro campañas de muestreo en Bahía Ushuaia [fines de verano (07-08/03), de otoño (18-19/06), de invierno (25-26/09) y de primavera (10-11/12)]. Con el propósito de considerar la heterogeneidad ambiental documentada en esta bahía (ver sección 1.2 del capítulo I de esta tesis), se seleccionaron

ocho sitios de muestreo: cuatro en la zona costera (1-4) y cuatro en la zona externa (5, 6 y 8 ubicados en la boca de la bahía y 7 ubicado en el Canal Beagle frente a la bahía) (Fig. 9, Tabla 12). Las muestras de mesozooplankton se recolectaron con una red cónica de 200 μm de apertura de malla y 0,48 m de diámetro de boca mediante arrastres oblicuos subsuperficiales a velocidad constante de aproximadamente 1 nudo; utilizando un bote con motor fuera de borda perteneciente al Centro Austral de Investigaciones Científicas y Técnicas (CADIC). El volumen de agua filtrada durante cada arrastre se estimó mediante el uso de un flujómetro mecánico General Oceanics[®] ubicado en la boca de la red. Las muestras se conservaron en formaldehído al 5 %.



Figura 9. Imagen satelital de Bahía Ushuaia. Se indica la posición de los sitios de muestreo 1-8.

Tabla 12. Coordenadas geográficas de los sitios de muestreo. Se indican con asterisco los sitios fijos muestreados durante el periodo 2006-08.

Sitios de muestreo	Latitud S	Longitud O
Zona costera		
1*	54°48'45,79''	68°18'10,50''
2	54°48'25,06''	68°17'31,40''
3	54°47'53,3''	68°15'32,1''
4	54°48'1,62''	68°14'11,1''
Zona externa		
5	54°49'25,9''	68°12'32,4''
6*	54°50'3,59''	68°14'26''
7	54°51'4,39''	68°11'30''
8	54°50'35,3''	68°14'25,1''

En cada campaña se obtuvieron datos de temperatura y salinidad en superficie con una sonda multiparámetro Hanna Hi 9828. Se extrajeron además, muestras de agua superficial con una botella Van Dorn para estimar la concentración de clorofila-*a* y feopigmentos (principalmente feofitinas). A partir de la campaña de otoño, también se recolectaron muestras de agua para estimar la concentración de clorofila-*a* y feopigmentos correspondientes a la fracción fitoplanctónica < 20 µm. El procesamiento inicial de estas muestras se realizó en las instalaciones del CADIC. En todos los casos, 500 ml de muestra (con y sin pre-filtración por malla de 20 µm) fueron filtrados con membranas GF/F de fibra de vidrio (0,7 µm de poro) mediante vacío suave y se conservaron a -20°C. El procesamiento posterior de estas muestras se realizó en las instalaciones del Instituto Argentino de Oceanografía (IADO). Los pigmentos se extrajeron con acetona durante 24 hs a 0°C y se determinó su concentración por fluorimetría según Holm-Hansen y Riemann (1978) con un espectrofotómetro de fluorescencia RF-5301PC (SHIMADZU Corp. Tokio Japón).

Durante todas las etapas del procesamiento, las muestras se mantuvieron en condiciones de oscuridad.

Los organismos del mesozooplancton se identificaron hasta el menor nivel taxonómico posible bajo lupa estereoscópica SV8 y microscopio óptico Olympus BH2. Se realizó el recuento de los diferentes taxa a partir de alícuotas extraídas al azar de la muestra previamente homogeneizada (Boltovskoy, 1981), hasta completar el 10 % de la misma. Cuando la muestra resultó poco abundante, se procedió a su recuento total. Los detalles del análisis cuali- y cuantitativo de las muestras de mesozooplancton se indican en la sección 2.2.1 ("Recolección y procesamiento de las muestras") del capítulo II de esta tesis.

3.2.2. Análisis de datos

A partir de los datos de composición y abundancia de taxa obtenidos estacionalmente, se estimaron distintos índices de diversidad para cada sitio de muestreo: riqueza de taxa (S), equitatividad de Pielou (J'), índice de Shannon (H') e índice de Simpson ($1-\lambda$). Estos cuatro índices y la abundancia total del mesozooplancton se compararon entre zonas de estudio (costera/externa) y entre épocas del año mediante análisis de la varianza (ANOVA) de dos factores y comparaciones múltiples de Tukey. Excepcionalmente, en el caso de la abundancia total, se emplearon análisis de comparaciones múltiples de Bonferroni debido al alto número de medias contrastadas. Asimismo, esta variable debió transformarse según $\log(X+1)$ a fin de cumplir con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas.

Con el propósito principal de analizar las relaciones entre la abundancia total mesozooplanctónica, las abundancias de los taxa dominantes, los índices de diversidad y las variables ambientales, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) a partir de una matriz de correlación. Dada la falta de normalidad de las variables, aún después de ser transformadas, esta matriz se construyó en base a los coeficientes de correlación por rangos de Spearman. Las variables se representaron como vectores en un gráfico biplot. Los ángulos entre estos vectores pueden ser interpretados en términos de las correlaciones entre variables (Quinn y Keough, 2002). Un ángulo de 90° entre dos variables indica que las mismas no se encuentran correlacionadas. Ángulos menores o mayores a 90° implican la existencia de correlación (positiva o negativa). De este modo, un ángulo cercano a cero implica que ambas variables están fuertemente correlacionadas en forma positiva y un ángulo cercano a 180° indica que muestran una fuerte correlación negativa. Se incluyeron como variables suplementarias las zonas de estudio (costera/externa). A fin de determinar las principales asociaciones mesozooplanctónicas en la bahía durante el ciclo estacional 2012, se analizó la semejanza entre los sitios de muestreo (en términos de composición y abundancia de taxa) mediante análisis de agrupamiento jerárquico (CLUSTER) y de escalamiento multidimensional no métrico (MDS). La matriz de similitud se construyó a partir de los datos de abundancia transformados según $\log(X+1)$; utilizando el coeficiente de similitud de Bray-Curtis. En el análisis de agrupamiento, el ligamiento entre muestras se realizó mediante el algoritmo de ligamiento promedio. Se realizaron análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) a fin de determinar los taxa que caracterizaron las asociaciones mesozooplanctónicas correspondientes a los distintos grupos identificados en los análisis multivariados. Se emplearon análisis de similitud (ANOSIM)

para detectar diferencias significativas en la composición y abundancia de taxa entre épocas del año y zonas de estudio (Clarke y Warwick, 2001).

Los análisis univariados se realizaron mediante el programa Infostat/E. Los análisis multivariados y la estimación de los índices de diversidad se realizaron mediante el programa Primer-5 (Primer-E Ltd.). En todas las pruebas estadísticas, se utilizó un nivel de significación de 0,05.

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Variación espacio-temporal de la temperatura, la salinidad y la clorofila-*a*

Los valores de las variables ambientales difirieron tanto temporal como espacialmente. Excepto en el caso de la temperatura cuyos valores estacionales variaron entre 5,2°C (invierno) y 9,3°C (verano) pero no se registraron diferencias importantes entre sitios de muestreo (Fig. 10a). Las mayores y menores salinidades se observaron en invierno y en verano, respectivamente. Se verificaron mínimos de salinidad en la costa durante la mayor parte del ciclo estacional: sitio 1 (verano), 2 (primavera) y 4 (otoño y primavera) (Fig. 10b).

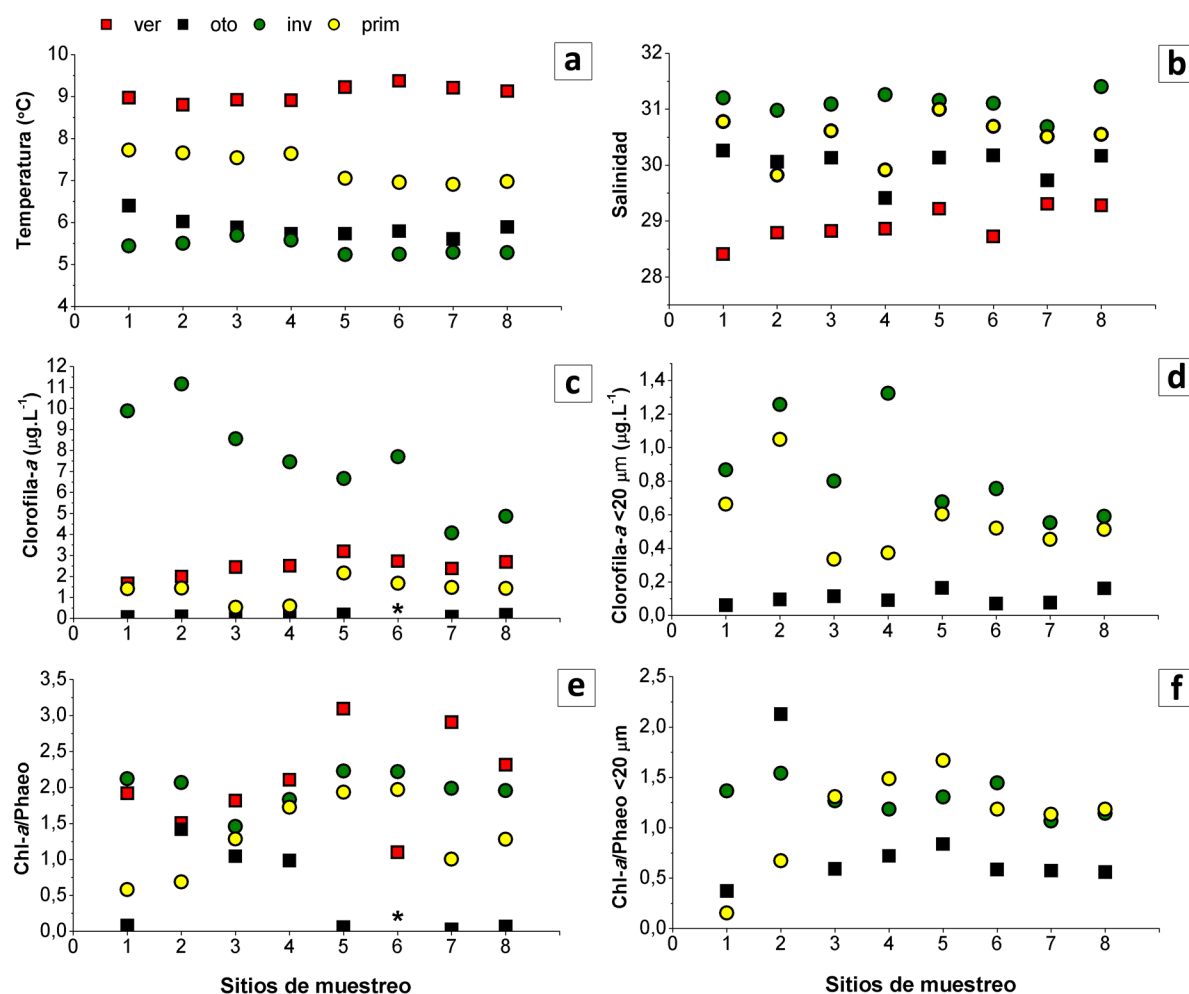


Figura 10. Variación espacial y estacional de a) temperatura, b) salinidad, c) clorofila-*a*, d) clorofila-*a* fraccionada (< 20 µm), e) relación clorofila-*a* sobre feofitina (Chl-*a*/Phaeo) y f) relación clorofila-*a* sobre feofitina fraccionada (< 20 µm). * Datos faltantes.

Las mayores concentraciones de clorofila-*a* se registraron en invierno tardío (hasta 11,17 µg.L⁻¹), contrastando fuertemente con aquellas observadas en otras épocas del año (< 3,2 µg.L⁻¹). Las concentraciones más bajas se registraron en otoño (< 0,16 µg.L⁻¹) (Fig. 10c, d). Las variaciones espaciales más importantes en la distribución de la clorofila-*a* ocurrieron en invierno; registrándose máximos de clorofila-*a* total en los sitios 1 y 2 y mínimos en los sitios 7 y 8 (Fig. 10c). Con respecto a la clorofila-*a* < 20 µm, en invierno y primavera, la misma representó, en promedio, 11-46 % de la clorofila-*a* total; alcanzando máximos en los sitios 2 y 4 (Fig. 10d). En cambio, en otoño, las concentraciones de clorofila-*a* < 20 µm y clorofila-*a* total fueron muy

similares; posiblemente indicando la dominancia de las fracciones de tamaño más pequeñas del fitoplancton durante esta época (Fig. 10c, d). En general, la relación Chl-*a*/Pheo fue < 1 en otoño; mientras que en invierno y verano se observó el patrón opuesto. Durante primavera, dicha relación fue < 1 sólo en los sitios 1 y 2 (Fig. 10e, f).

3.3.2. Variación espacio-temporal de las asociaciones mesozooplancónicas y su relación con las variables ambientales

La abundancia total del mesozooplankton mostró importantes variaciones estacionales; registrándose los máximos valores en primavera y los mínimos en verano. Los valores costeros de abundancia total fueron, en general, menores a los observados en la zona externa (sitios 5-8) (Fig. 11). Se detectó un efecto significativo de la interacción entre la época del año y la zona de estudio sobre esta variable. Las abundancias mesozooplancónicas más altas ocurrieron en la zona externa durante primavera (Tabla 13).

En cuanto a los índices de diversidad, los mayores y menores valores de riqueza de taxa se observaron en primavera y verano, respectivamente (Fig. 11). La riqueza de taxa presentó valores mínimos en el sitio 4 durante todo el ciclo estacional. Asimismo, se registraron mínimos en los sitios 1 y 5 en verano e invierno. El índice de equitatividad mostró un rango de variación similar entre épocas del año ($\approx 0,35-0,7$); siendo sus valores invernales inferiores a 0,55. Excepto en otoño, la equitatividad fue mínima en el sitio 1. Otros mínimos se registraron en los sitios 3 (verano), 5 (otoño y primavera), 4 (invierno) y 2 (primavera). Los índices de Shannon y de Simpson siguieron un patrón espacio-temporal similar al observado para el índice de

equitatividad (Fig. 11). Se detectaron diferencias estacionales significativas en los valores de estos cuatro índices (Tabla 13).

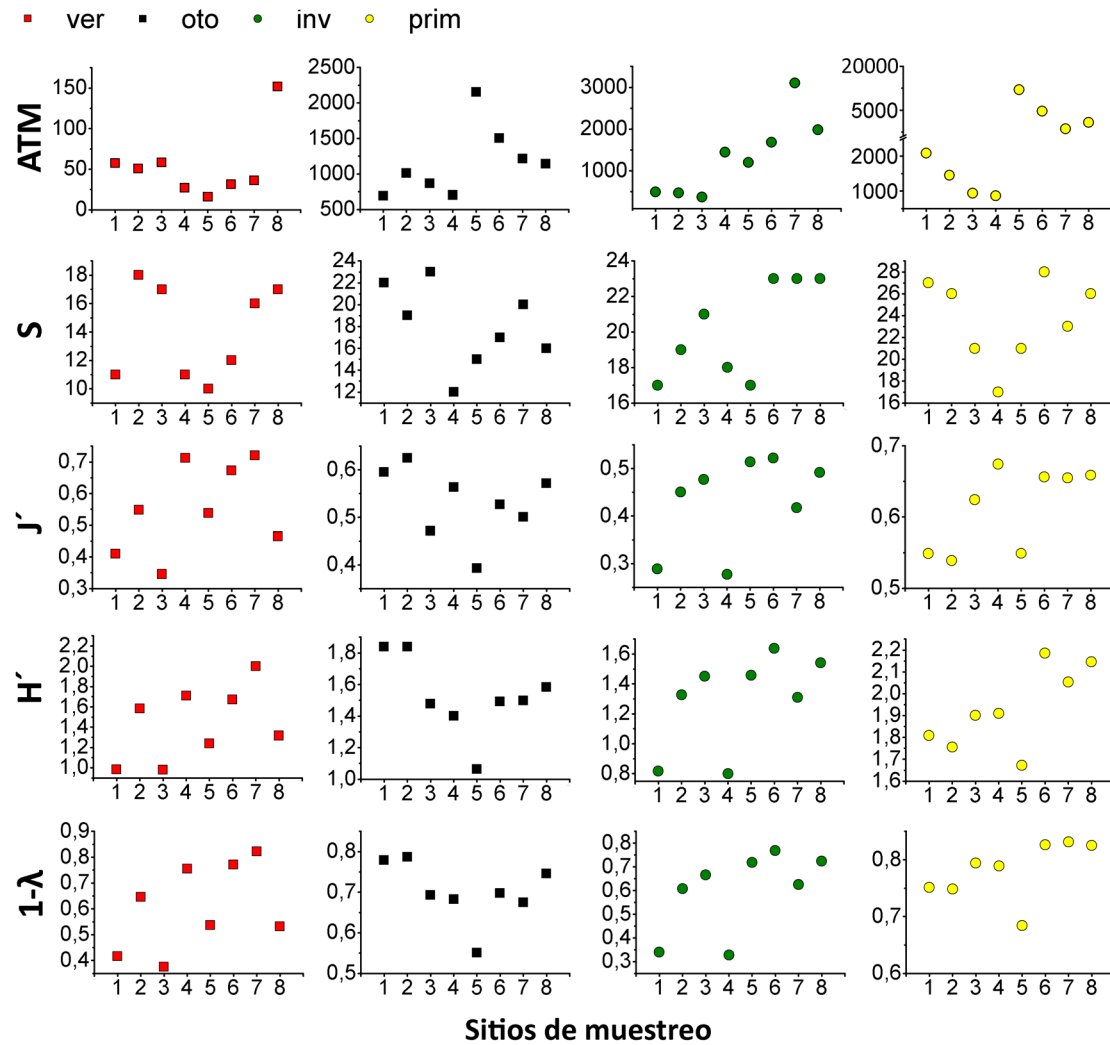


Figura 11. Variación espacial de la abundancia total mesozooplancónica (ATM), la riqueza de taxa (S), el índice de equitatividad (J') y los índices de Shannon (H') y de Simpson (1-λ) a lo largo del ciclo estacional.

Tabla 13. ANOVA de dos factores y comparaciones múltiples correspondientes a los datos de abundancia total mesozooplanctónica (ATM), riqueza de taxa (S), equitatividad (J'), índice de Shannon (H') e índice de Simpon (1-λ). Se muestran los valores p asociados al efecto de cada factor (zona de estudio/época del año) y a la interacción entre ambos factores (zona x época del año); destacando en negrita aquellos < 0,05. En "Comparaciones múltiples" se indican las medias estacionales de los datos agrupados o separados por zona de estudio. ZC, zona costera; ZE, zona externa. Medias con letras diferentes son significativamente distintas (p < 0,05).

Variable	Zona de estudio	Época del año	Zona x época del año	Comparaciones múltiples
ATM	<0,0001	<0,0001	0,0002	verano (ZC): 48,36 A verano (ZE): 58,83 A invierno (ZC): 696,02 B otoño (ZC): 819,02 B primavera (ZC): 1334,82 B otoño (ZE): 1504,23 B invierno (ZE): 1995,03 B primavera (ZE): 14669 C
S	0,6892	0,0001	0,5288	verano: 14 A otoño: 18 A B invierno: 20,13 B C primavera: 23,63 C
J'	0,2000	0,0065	0,2472	invierno: 0,43 A otoño: 0,53 A B verano: 0,55 A B primavera: 0,61 B
H'	0,1456	0,0006	0,1511	invierno: 1,29 A verano: 1,43 A otoño: 1,52 A primavera: 1,93 B
1-λ	0,1895	0,0044	0,2164	verano: 0,52 A otoño: 0,69 A B primavera: 0,73 B invierno: 0,75 B

El análisis espacial de la estructura de la comunidad mesozooplanctónica en cada época del año reveló que las asociaciones de taxa fueron similares en los distintos sitios de muestreo; detectándose diferencias importantes entre sitios sólo durante primavera. Contrariamente, en una escala estacional, las asociaciones mesozooplanctónicas difirieron notablemente (Figs. 12-15).

En verano, todos los sitios de muestreo se caracterizaron por la dominancia de *Fritillaria borealis*; representando esta especie más de un 75% de la abundancia total en los sitios costeros 1 y 3. Otros taxa importantes fueron *Ctenocalanus citer* y *Oithona similis*. El sitio 4 así como los sitios externos (particularmente, 6 y 7) se distinguieron por altos porcentajes de *Eurytemora americana*. En los sitios 5 y 7 también se registraron altos porcentajes de huevos de invertebrados no identificados (Fig. 12).

En otoño, la bahía estuvo dominada por *O. similis* seguida de *Oncaea curvata*, *C. citer* y *F. borealis*. Como patrón general, *O. curvata* tuvo una mayor representación en los sitios costeros y *F. borealis* en los externos. Los sitios 1 y 2 se distinguieron por la presencia de huevos de Ascidiacea (Fig. 13).

En invierno tardío, la bahía estuvo dominada por estadios larvales de Cirripedia y Echinodermata. En los sitios 1 y 4, las nauplii de Cirripedia representaron más de un 75% de la abundancia total. Los sitios externos también presentaron altos porcentajes de *F. borealis* (Fig. 14).

En primavera, los sitios costeros (1-4) estuvieron dominados por los cladóceros *Evadne nordmanni* y *Podon leuckarti* así como también larvas pediveliger de Bivalvia. En cambio, en los sitios externos (5-8), varios taxa/estadios de desarrollo, tales como *F. borealis*, copepoditos de Calanidae, nauplii de Copepoda y larvas de Echinodermata y Bivalvia, contribuyeron significativamente a la abundancia total. Los mayores porcentajes correspondieron a *F. borealis* (19,53-45,83 %) (Fig. 15).

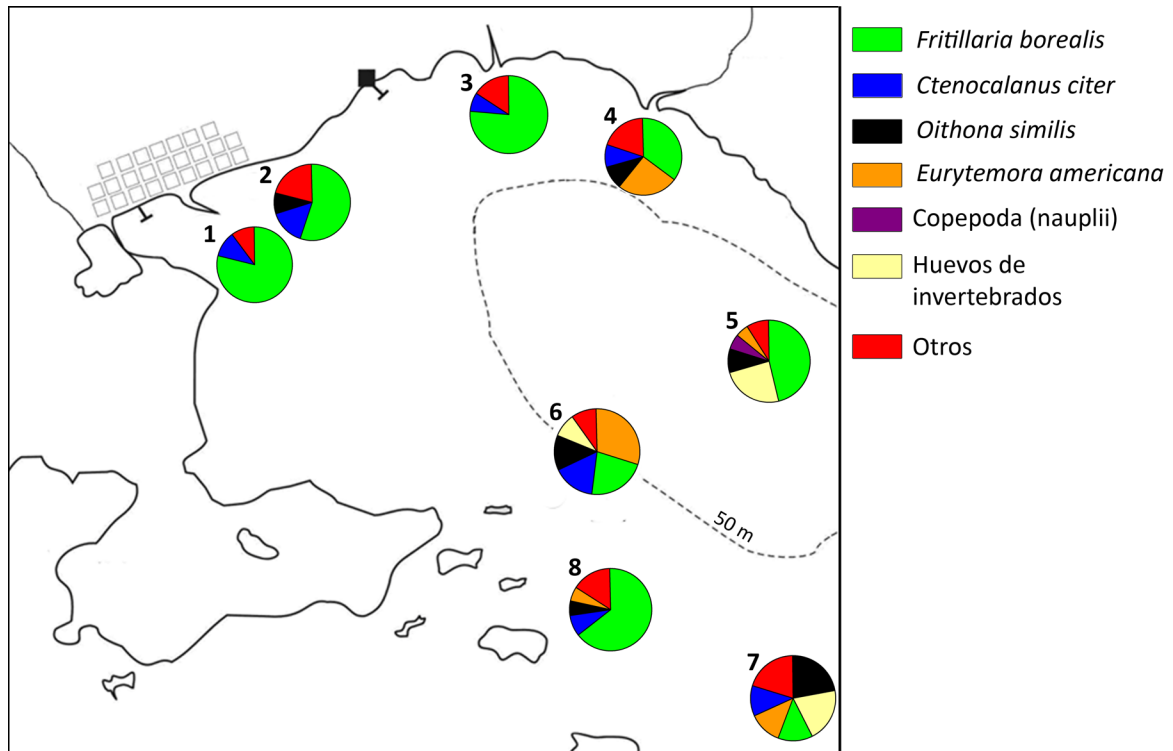


Figura 12. Variación espacial de la abundancia relativa de taxa mesozooplancónicos en Bahía Ushuaia durante verano. Como “Otros” se agruparon los taxa con abundancias relativas < 5 %.

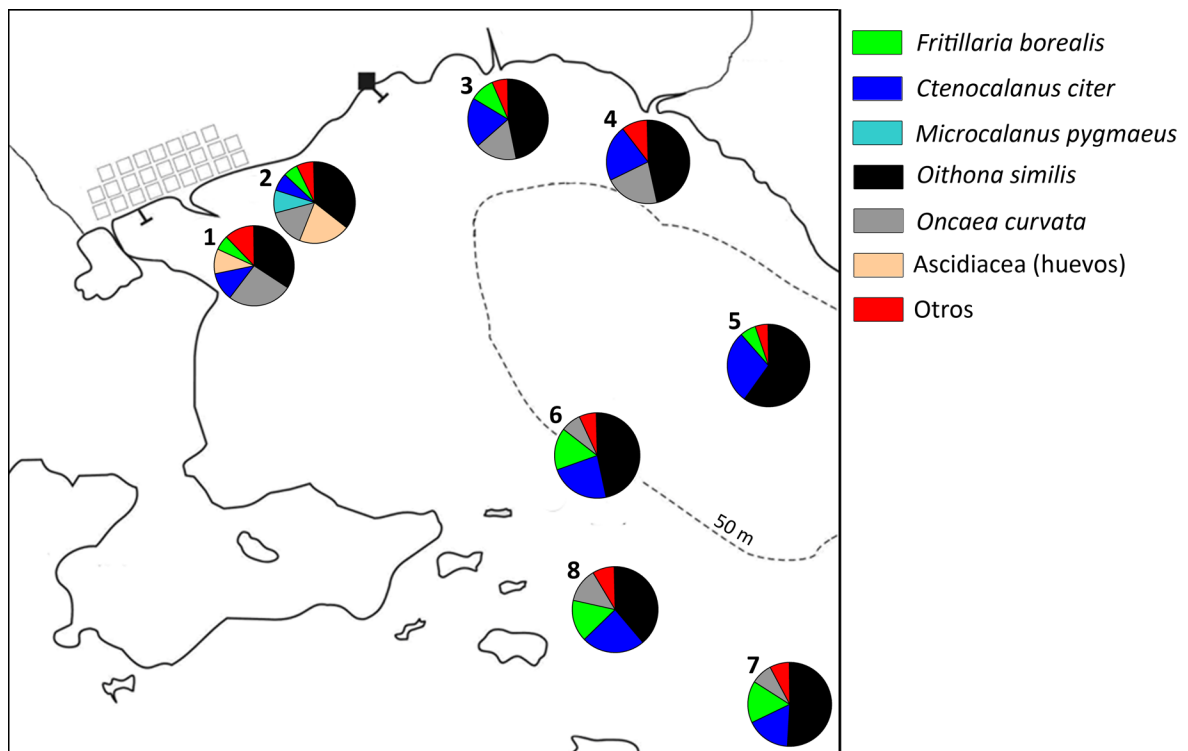


Figura 13. Variación espacial de la abundancia relativa de taxa mesozooplancónicos en Bahía Ushuaia durante otoño. Como “Otros” se agruparon los taxa con abundancias relativas < 5 %.

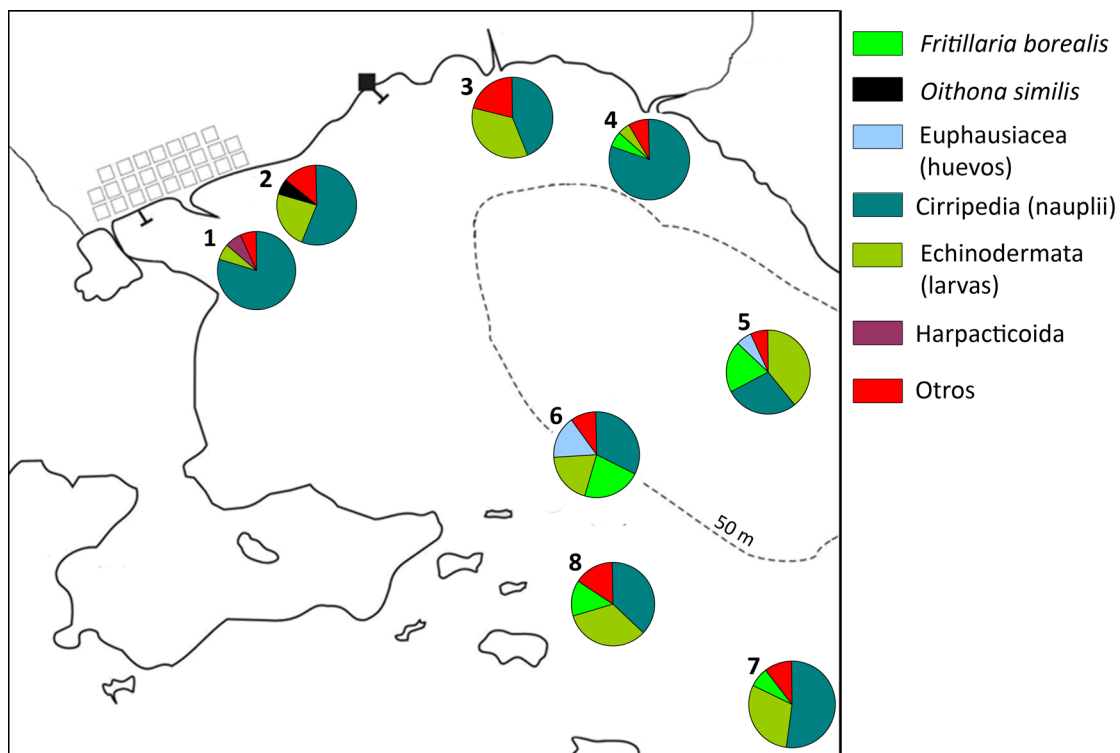


Figura 14. Variación espacial de la abundancia relativa de taxa mesozooplancónicos en Bahía Ushuaia durante invierno. Como “Otros” se agruparon los taxa con abundancias relativas < 5 %.

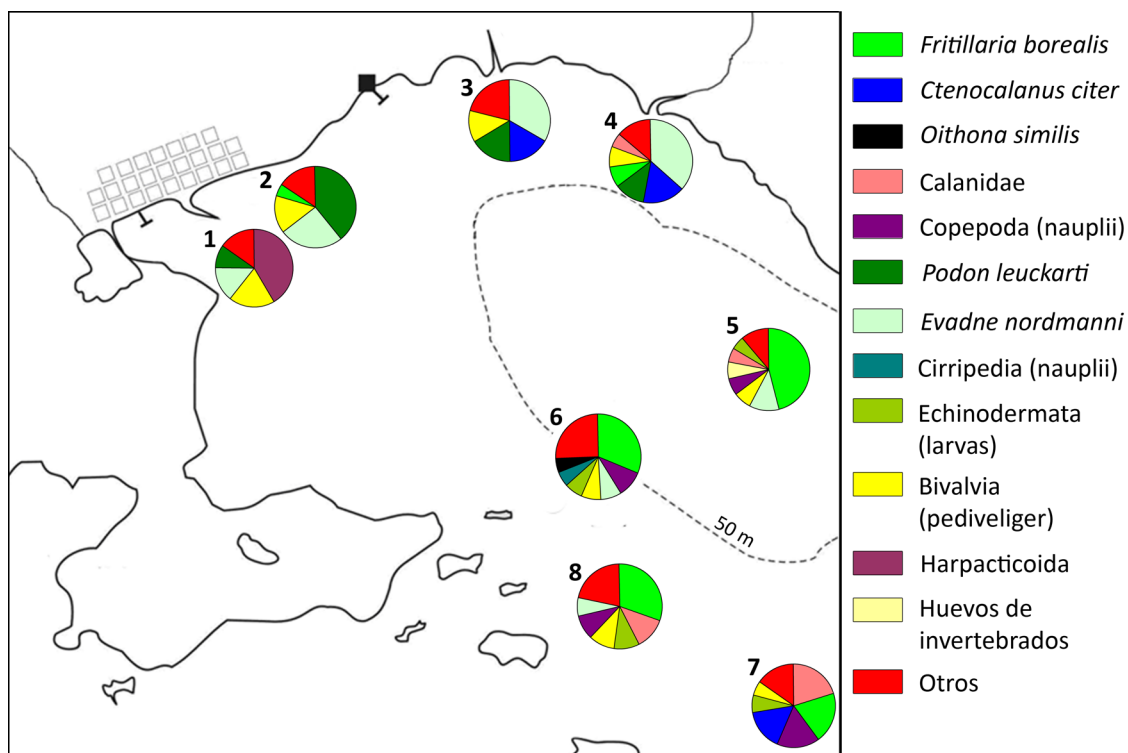


Figura 15. Variación espacial de la abundancia relativa de taxa mesozooplancónicos en Bahía Ushuaia durante primavera. Como “Otros” se agruparon los taxa con abundancias relativas < 5 %.

De acuerdo a los resultados del PCA de datos biológicos y ambientales, las dos primeras componentes principales explicaron el 60,6 % de la variación total (Fig. 16). La salinidad, la temperatura, las larvas de Cirripedia y Echinodermata y la riqueza de taxa presentaron los mayores porcentajes de contribución a la componente 1 (32,02 %); mientras que *C. citer*, *O. similis*, *O. curvata* y la clorofila-*a* contribuyeron notablemente a la componente 2 (28,6 %) (Tabla 14). Se registraron importantes correlaciones significativas entre las variables analizadas (Tabla 15), de las cuales, se destacarán aquellas observadas entre las variables biológicas y las variables ambientales. *F. borealis* se correlacionó positivamente con la salinidad y negativamente con la temperatura. Un patrón similar se observó para la riqueza de taxa, las larvas de Cirripedia y Echinodermata y la abundancia total del mesozooplankton. Asimismo, las larvas meroplanctónicas presentaron correlaciones positivas con la clorofila-*a* < 20 µm. *P. leuckarti* y *J'* se correlacionaron positivamente con la temperatura. En cambio, *O. similis* y *O. curvata* mostraron correlaciones negativas con esta variable. Estas dos últimas especies junto con *C. citer*, *H'* and *J'* también se correlacionaron negativamente con la clorofila-*a*. En general, todos los taxa fueron más abundantes en la zona externa. Sin embargo, sólo la abundancia total y las abundancias de *F. borealis* y *O. similis* mostraron correlaciones significativas con la zona de estudio (Fig. 16, Tabla 15).

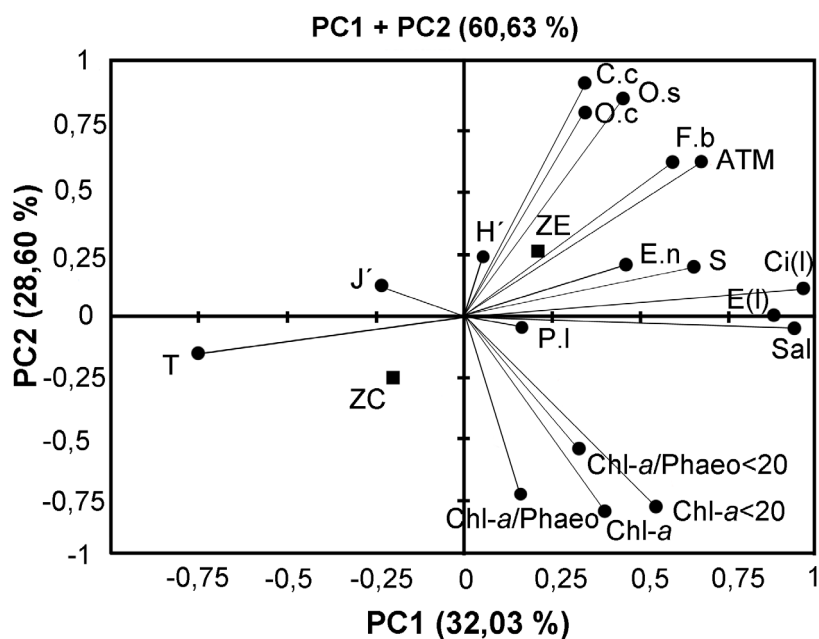


Figura 16. PCA de datos biológicos y ambientales (luego de aplicar rotación Quartimax). Las zonas de estudio se incluyeron como variables suplementarias. T, temperatura; Sal, salinidad; Chl-*a*, clorofila-*a*; Chl-*a* < 20, clorofila-*a* < 20 μ m; Chl-*a*/Phaeo, relación clorofila-*a*/feofitinas; Chl-*a*/Phaeo < 20, relación clorofila-*a*/feofitinas < 20 μ m; ZC, zona costera; ZE, zona externa; Ci(I), larvas de Cirripedia; C. c, *Ctenocalanus citer*; E(I), larvas de Echinodermata; E. n, *Evadne nordmanni*; F. b, *Fritillaria borealis*; O. c, *Oncaea curvata*; O. s, *Oithona similis*; P. l, *Podon leuckarti*, ATM, abundancia total del mesozooplancton; H', índice de Shannon; J', índice de equitatividad; S, riqueza de taxa.

Tabla 14. PCA. Contribuciones (%) de las variables biológicas y ambientales a las componentes principales 1 y 2 tras rotación Quartimax. Se indican en negrita las variables que más contribuyeron a cada componente.

Variables	PC1	PC2
<i>F. borealis</i>	6,046	6,417
<i>O. similis</i>	3,043	14,830
<i>O. curvata</i>	1,436	12,347
<i>C. citer</i>	1,474	16,170
<i>P. leuckarti</i>	0,415	0,033
<i>E. nordmanni</i>	3,615	0,616
Cirripedia (L)	16,212	0,194
Echinodermata (L)	13,987	0,000
Riqueza de taxa (S)	8,061	0,922
Equitatividad (J')	0,892	0,415
Índice de Shannon (H')	0,078	1,095
ATM	9,370	6,264
Temperatura	9,888	0,591
Salinidad	15,503	0,130
Chl- <i>a</i>	2,737	12,345
Chl- <i>a</i> < 20	5,032	11,786
Chl- <i>a</i> /Phaeo	0,360	9,945
Chl- <i>a</i> /Phaeo < 20	1,851	5,899

Los análisis de agrupamiento y ordenamiento permitieron diferenciar cuatro grupos principales de muestras de acuerdo a la época del año (Figs. 17 y 18). Estas diferencias estacionales en la composición y abundancia de las asociaciones mesozooplancónicas resultaron significativas (ANOSIM R global=0,992; p=0,001). Asimismo, durante primavera, las asociaciones costeras difirieron significativamente de aquellas halladas en la zona externa de la bahía (ANOSIM R global=1; p=0,029). Si bien la composición de taxa fue similar en ambas zonas, estas diferencias espaciales se debieron fundamentalmente a la presencia de mayores abundancias mesozooplancónicas en la zona externa. De acuerdo a los análisis SIMPER, *F. borealis* y *O. similis* siempre contribuyeron significativamente a la similitud dentro de los grupos (> 5%) (Tabla 16). En la tabla 17, se muestran los porcentajes de disimilitud entre los distintos grupos identificados.

Tabla 15. Matriz de correlación por rangos de Spearman correspondiente al PCA. Se muestran únicamente los coeficientes de las correlaciones significativas ($p < 0,05$). T, temperatura; Sal, salinidad; Chl-*a*, clorofila-*a*; Chl-*a* < 20, clorofila-*a* < 20 μm ; Chl-*a*/Phaeo, relación clorofila-*a*/feofitinas; Chl-*a*/Phaeo < 20, relación clorofila-*a*/feofitinas < 20 μm ; ZC, zona costera; ZE, zona externa; Ci(l), larvas de Cirripedia; C. c, *Ctenocalanus citer*; E(l), larvas de Echinodermata ; E. n, *Evadne nordmanni*; F. b, *Fritillaria borealis*; O. c, *Oncaea curvata*; O. s, *Oithona similis*; P. l, *Podon leuckarti*; ATM, abundancia total del mesozooplankton; H', índice de Shannon; J', índice de equitatividad; S, riqueza de taxa.

Variable	F. b	O. s	O. c	C. c	P. l	E. n	Ci (l)	E (l)	S	J'	H'	ATM	T	Sal	Chl-a	Chl-a<20	Chl-a/Phaeo	Chl-a/Phaeo<20
F. b																		
O. s	0,705	1																
O. c	0,495	0,806	1															
C. c	0,727	0,918	0,690	1														
P. l	...	...	...	...	1													
E. n	0,516	0,382	...	0,443	0,717	1												
Ci (l)	0,642	0,512	...	0,407	...	0,424	1											
E (l)	0,562	0,408	...	...	...	0,559	0,862	1										
S	0,539	0,484	...	0,439	0,424	0,640	0,645	0,590	1									
J'	...	...	...	...	...	0,411	...	...	...	1								
H'	...	...	...	0,386	0,429	0,648	...	...	0,444	0,887	1							
ATM	0,864	0,809	0,537	0,762	...	0,639	0,794	0,716	0,685	...	...	1						
T	-0,397	-0,434	-0,474	...	0,394	...	-0,746	-0,551	...	0,442	...	-0,484	1					
Sal	0,428	...	...	...	...	...	0,858	0,774	0,553	...	...	0,613	-0,755	1				
Chl-a	...	-0,497	-0,452	-0,624	...	...	...	...	...	-0,368	-0,372	...	...	0,404	1			
Chl-a<20	...	-0,590	-0,711	-0,694	...	...	0,602	0,542	...	-0,409	...	...	...	0,698	0,898	1		
Chl-a/Phaeo	...	-0,519	-0,443	-0,580	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	0,756	0,586	1	
Chl-a/Phaeo<20	...	...	-0,418	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	0,475	0,463	0,694	1
ZC	-0,555	-0,352	...	...	...	...	...	...	...	...	...	-0,393	...	...	...	...	...	...
ZE	0,555	0,352	...	...	...	...	...	...	...	...	...	0,393	...	...	...	...	...	...

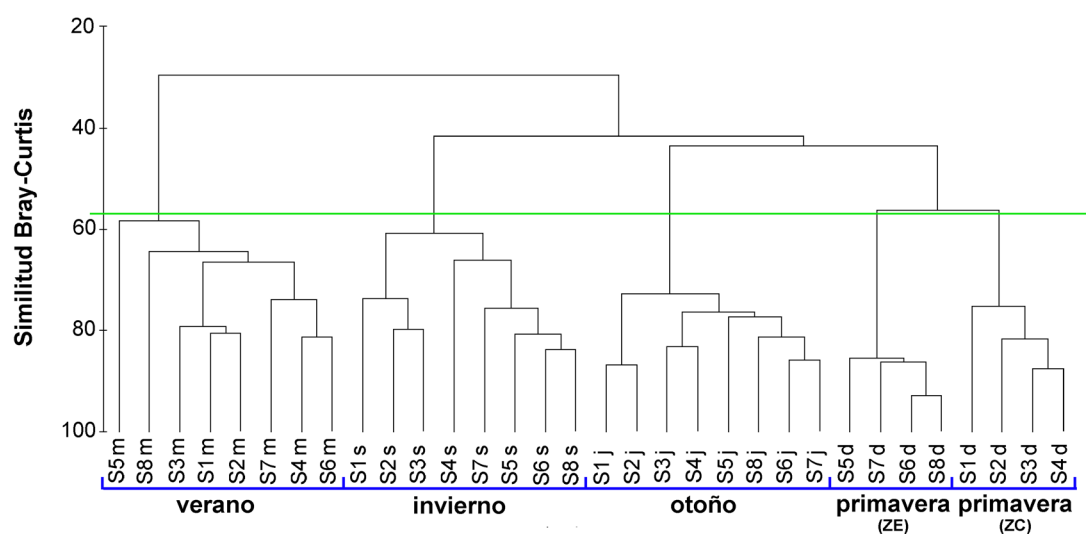


Figura 17. Análisis de agrupamiento (CLUSTER) realizado a partir de los datos de abundancia mesozooplanctónica correspondientes al set completo de muestras obtenido durante el ciclo estacional 2012. Se utilizó un criterio de corte de aproximadamente 55 %. S, sitio; m, marzo; j, junio; s, septiembre; d, diciembre. ZC, zona costera; ZE, zona externa.

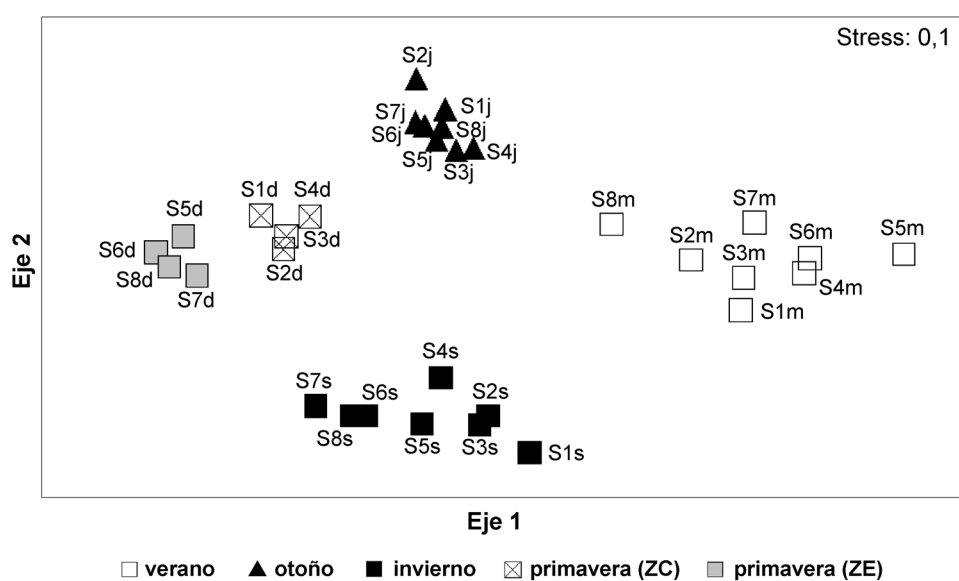


Figura 18. Ordenamiento en dos dimensiones (MDS) realizado a partir de los datos de abundancia mesozooplanctónica correspondientes al set completo de muestras obtenido durante el ciclo estacional 2012. S, sitio; m, marzo; j, junio; s, septiembre; d, diciembre; ZC, zona costera; ZE, zona externa.

Tabla 16. SIMPER. Abundancia promedio (ind-m⁻³), cociente $\bar{S}_i/DE(S_i)$, porcentaje de contribución (%) y contribución acumulada (% acum.) de los taxa/estadios que explicaron el 75 % o más de la similitud dentro de cada grupo. ZC, zona costera; ZE, zona externa.

Grupo	Similitud promedio (%)	Taxa/estadios	Ind.m ⁻³	$\bar{S}_i/DE(S_i)$	%	% acum.
verano	66,5	<i>F. borealis</i>	30,05	3,5	27,4	27,4
		<i>O. similis</i>	4,36	5,66	14,65	42,05
		<i>C. citer</i>	5,38	1,9	13,85	55,9
		<i>E. americana</i>	4,24	2,2	11,03	66,93
		Copepoda (nauplii)	1,42	3,48	6,68	73,61
		Huevos de invertebrados	2,31	0,87	5,65	79,26
otoño	77,3	<i>O. similis</i>	547,2	12,08	17,12	17,12
		<i>C. citer</i>	238,33	6,94	14,13	31,25
		<i>O. curvata</i>	128,51	6,4	13,17	44,42
		<i>F. borealis</i>	123,43	7,39	12,01	56,43
		<i>D. forcipatus</i>	12,73	4,23	6,19	62,62
		Copepoda (nauplii)	8,35	3,76	5,44	68,06
		<i>M. pygmaeus</i>	27,12	1,62	4,82	72,88
		Cirripedia (nauplii)	5,79	7,19	4,76	77,64
invierno	66,96	Cirripedia (nauplii)	647,62	5,81	19,26	19,26
		Echinodermata (larvas)	347,11	6,48	15,53	34,8
		<i>F. borealis</i>	154,98	3,77	11,24	46,04
		<i>O. similis</i>	32,54	5,92	9,94	55,98
		Calanidae (copepoditos)	15,42	5,23	7,41	63,39
		<i>C. citer</i>	19,85	4,74	6,67	70,06
		Copepoda (nauplii)	8,14	3,49	5,21	75,27
		Euphausiacea (huevos)	54,1	1,64	5,15	80,42
primavera (ZC)	79,05	<i>E. nordmanni</i>	647,62	5,81	19,26	19,26
		<i>P. leuckarti</i>	347,11	6,48	15,53	34,8
		Bivalvia (larvas pediveliger)	154,98	3,77	11,24	46,04
		<i>F. borealis</i>	32,54	5,92	9,94	55,98
		<i>O. similis</i>	15,42	5,23	7,41	63,39
		Calanidae (copepoditos)	19,85	4,74	6,67	70,06
		Copepoda (nauplii)	8,14	3,49	5,21	75,27
primavera (ZE)	86,96	<i>F. borealis</i>	4823,3	21,01	7,19	7,19
		Copepoda (nauplii)	1497,97	19,47	6,33	13,53
		Calanidae (copepoditos)	1634,82	20,12	6,29	19,82
		Echinodermata (larvas)	1025,23	19,28	6,06	25,88
		Bivalvia (larvas pediveliger)	1082,22	20,06	6,04	31,92
		<i>E. nordmanni</i>	1140,6	14,44	5,74	37,66
		<i>O. similis</i>	628,31	19,31	5,57	43,23
		<i>P. leuckarti</i>	470,94	11,28	5	48,23
		<i>C. citer</i>	819,76	10,62	4,99	53,23
		Cirripedia (nauplii)	514,4	12,47	4,98	58,21
		Huevos de invertebrados	473,37	6,73	4,46	62,67
		<i>D. forcipatus</i>	85,55	13,53	3,8	66,47
		<i>M. pygmaeus</i>	70,51	18,86	3,61	70,08
		<i>C. brachiatus</i>	69,4	10,17	3,26	73,33
		<i>O. curvata</i>	45,84	12,27	3,18	76,51

Tabla 17. Análisis de porcentajes de similitud (SIMPER). Se muestra el porcentaje de disimilitud promedio entre los grupos formados. ZC, zona costera; ZE, zona externa.

Grupo	otoño	invierno	primavera (ZC)	primavera (ZE)
verano	65,66	67,57	71,07	84,44
otoño		58,29	54,63	57,19
invierno			57,87	58,42
primavera (ZC)				43,67

Se encontró una correlación significativa entre el primer eje de ordenamiento del gráfico del MDS y la salinidad ($p=0,54$; $p=0,0013$). Este eje separó, principalmente, las muestras de verano (con valores mínimos de salinidad) de las muestras restantes (Fig. 18). Asimismo, el eje 2 de ordenamiento mostró correlaciones significativas con la salinidad y la clorofila-*a*; siendo esta última más importante ($p=0,44$; $p=0,01$ y $p=0,86$; $p<0,001$, respectivamente). Este eje separó las muestras en tres grupos principales: otoño (concentraciones mínimas de clorofila-*a*), primavera-verano (concentraciones intermedias de clorofila-*a*) e invierno (concentraciones máximas de clorofila-*a*) (Fig. 18).

3.4. DISCUSIÓN

Este capítulo permitió obtener información más reciente acerca del estado de las asociaciones mesozooplanctónicas en Bahía Ushuaia y puso en evidencia importantes cambios en su composición y estructura en relación a los reportes provenientes de campañas realizadas en 2004-05 (Biancalana, 2008; Biancalana *et al.*, 2014) y en 2006-07 (Capítulo II, esta tesis).

3.4.1. Asociaciones mesozooplanctónicas en Bahía Ushuaia a lo largo del ciclo estacional 2012

En una escala estacional, las asociaciones mesozooplanctónicas presentaron diferencias tanto en composición como en abundancia de taxa. Si bien la apendicularia *Fritillaria borealis* y el copépodo *Oithona similis* estuvieron bien representados a lo largo de todo el ciclo estacional, durante invierno tardío-primavera, el advenimiento de condiciones ambientales favorables (*i.e.*, mayores salinidades y aumento de la temperatura y la disponibilidad de fitoplancton), se vio reflejado en altas abundancias de estadios larvales de organismos holo- y meroplanctónicos así como en la presencia de los cladóceros *Evadne nordmanni* y *Podon leuckarti*. Los mínimos valores de equitatividad tuvieron lugar a fines de invierno; coincidiendo con el inicio del bloom fitoplanctónico y la dominancia de larvas meroplanctónicas, principalmente de Cirripedia y Echinodermata (> 50 % de la abundancia total).

Excepto en primavera, las asociaciones mesozooplanctónicas no mostraron diferencias espaciales importantes. La composición de taxa resultó similar entre sitios de muestreo; observándose las mayores diferencias en los patrones de abundancia. Estos resultados contrastaron fuertemente con los reportes realizados por Biancalana *et al.* (2014) y serán discutidos en la siguiente sección. La abundancia total mesozooplanctónica y las abundancias de los taxa dominantes fueron generalmente menores en los sitios costeros de la bahía (1-4). Asimismo, en todas las épocas del año, se registraron valores mínimos de riqueza de taxa en el sitio 4, directamente influenciado por las descargas del Río Olivia. De acuerdo a los resultados del PCA, la salinidad fue la variable con mayor porcentaje de contribución a la primera

componente principal; verificándose correlaciones positivas entre esta variable y las abundancias de algunos taxa dominantes (*F. borealis*, Cirripedia y Echinodermata), la abundancia total y la riqueza de taxa. Considerando lo expuesto, las salinidades más bajas en la costa podrían estar modulando, directa o indirectamente, los patrones de abundancia del mesozooplankton. Como se propusiera en el capítulo II de esta tesis, los valores de abundancia consistentemente menores en la costa también podrían estar asociados al desarrollo de condiciones ambientalmente estresantes para el plancton debido al aporte de contaminantes de origen urbano, industrial y portuario al sistema de la bahía. Entre los mismos, podemos citar metales pesados e hidrocarburos (Amin *et al.*, 1996; Commendatore *et al.*, 2012), cuyos efectos disruptivos sobre el ciclo de vida de especies zooplanctónicas han sido ampliamente documentados (*e.g.*, Marcus, 2004; Jiang *et al.*, 2010). Durante invierno tardío y primavera, los sitios 1 y 2 (zona noroeste) se caracterizaron por máximas concentraciones de clorofila-*a*. Estas observaciones fueron coherentes con el enriquecimiento en nutrientes que tiene lugar en esta zona a través de Bahía Encerrada y del Arroyo Rodríguez. En el sitio 1 también se registraron valores mínimos de equitatividad durante la mayor parte del ciclo estacional; denotando la dominancia de unos pocos taxa bajo tales condiciones ambientales.

3.4.2. Comparación de las asociaciones mesozooplanctónicas halladas en 2012 con aquellas observadas en periodos de estudio previos: ¿la dominancia de pequeñas especies omnívoras representa una tendencia más actual?

Contrariamente a lo observado durante el ciclo estacional 2012, casi una década antes (entre los años 2001 y 2004) los copépodos Clausocalanidae

Ctenocalanus citer y *Drepanopus forcipatus* fueron dominantes en la zona externa de Bahía Ushuaia; mientras que la zona costera noroeste se caracterizó por la presencia y dominancia de *Eurytemora americana* y *Acartia tonsa* (Fernández-Severini y Hoffmeyer, 2005; Biancalana *et al.*, 2007; 2014).

Al comparar los datos de abundancia obtenidos en 2012 a nivel de zonas de muestreo (costera/externa) con aquellos provenientes de estudios metodológicamente similares efectuados en 2004-05 (Biancalana, 2008; Biancalana *et al.*, 2014), se pone de manifiesto que el drástico cambio en las relaciones de dominancia observado entre ambos periodos se debió principalmente a incrementos en la abundancia de pequeñas especies del zooplancton (Fig. 19). *Fritillaria borealis* presentó mayores abundancias a lo largo de todo el ciclo estacional 2012; mientras que *Oithona similis* y *Oncaea curvata* fueron más abundantes en otoño y primavera. Asimismo, se registraron abundancias marcadamente superiores de los cladóceros *Evadne nordmanni* y *Podon leuckarti* (este último en la zona externa). Conjuntamente con esto, se observó, en general, una menor representación de los copépodos calanoideos *E. americana*, *A. tonsa* y *D. forcipatus* (Fig. 19).

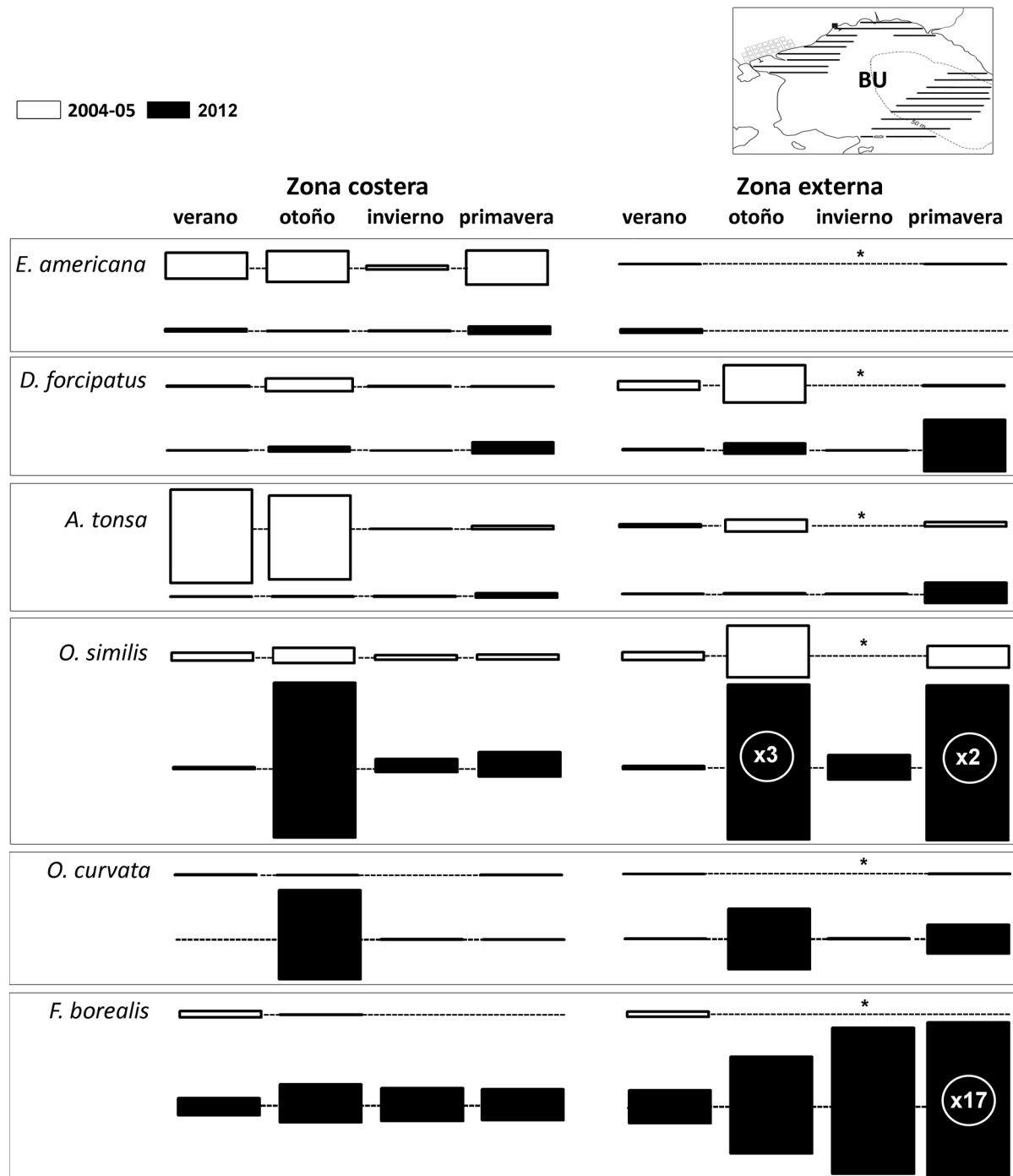
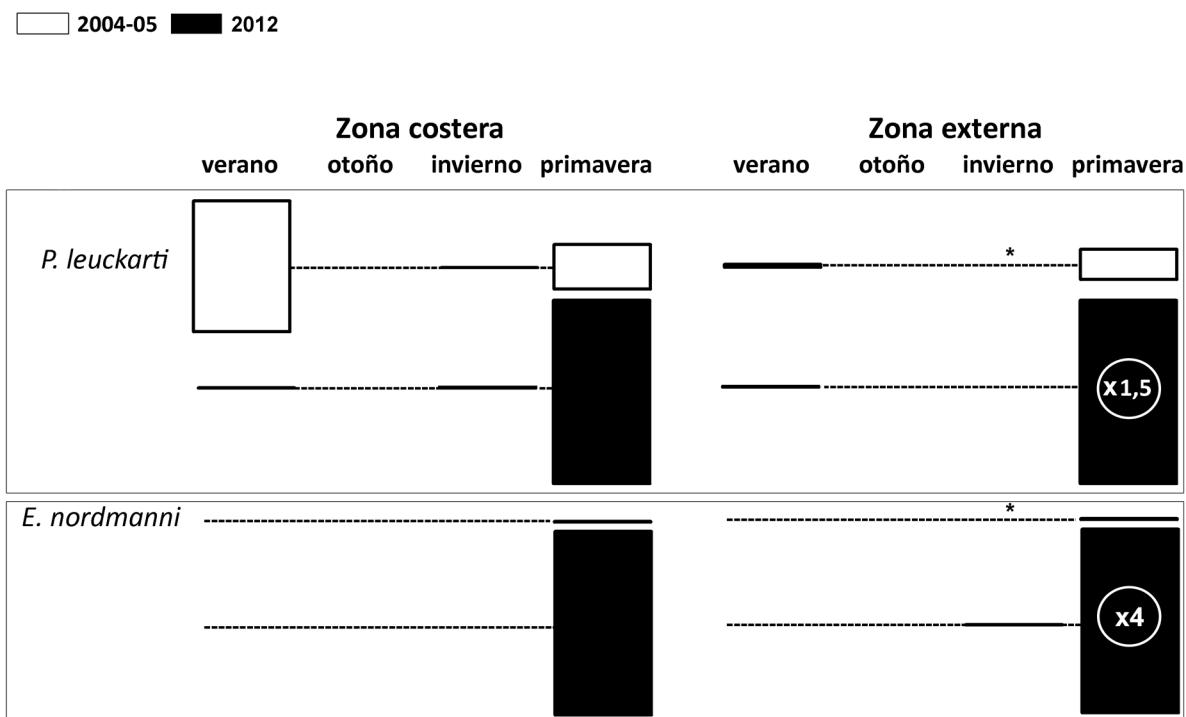


Figura 19. Análisis comparativo de la abundancia de especies mesozooplanctónicas en las zonas costera y externa de Bahía Ushuaia durante 2004-05 y 2012. El largo de las barras representa la abundancia de cada especie en cada zona y época del año. Los datos correspondientes a 2004-05 se obtuvieron de Biancalana (2008) y Biancalana *et al.* (2014). En el mapa se indican con rayas ambas zonas de Bahía Ushuaia (BU). * Datos faltantes.



Cont. Figura 19. Análisis comparativo de la abundancia de especies mesozooplanctónicas en las zonas costera y externa de Bahía Ushuaia durante 2004-05 y 2012. El largo de las barras representa la abundancia de cada especie en cada zona y época del año. Los datos correspondientes a 2004-05 se obtuvieron de Biancalana (2008) y Biancalana *et al.* (2014). En el mapa se indican con rayas ambas zonas de Bahía Ushuaia (BU). * Datos faltantes.

Por otro lado, al comparar los datos de abundancia mesozooplanctónica obtenidos en el marco de esta tesis en los sitios fijos 1 (zona costera noroeste) y 6 (zona externa) durante 2006-2007 y 2012, se verificó un patrón similar al anteriormente descrito; observándose, en 2012, abundancias marcadamente mayores de *O. curvata* y *F. borealis* (en otoño y primavera), *P. leuckarti* (en el sitio 6) y *E. nordmanni*. Sin embargo, dado que en el año 2007 ya se registraban importantes picos de abundancia de ciertos zoopláncteres pequeños como *F. borealis*, la diferencia más notable entre ambos periodos de estudio fue la presencia de menores abundancias de *E. americana* y *D. forcipatus* en 2012 (Fig. 20).

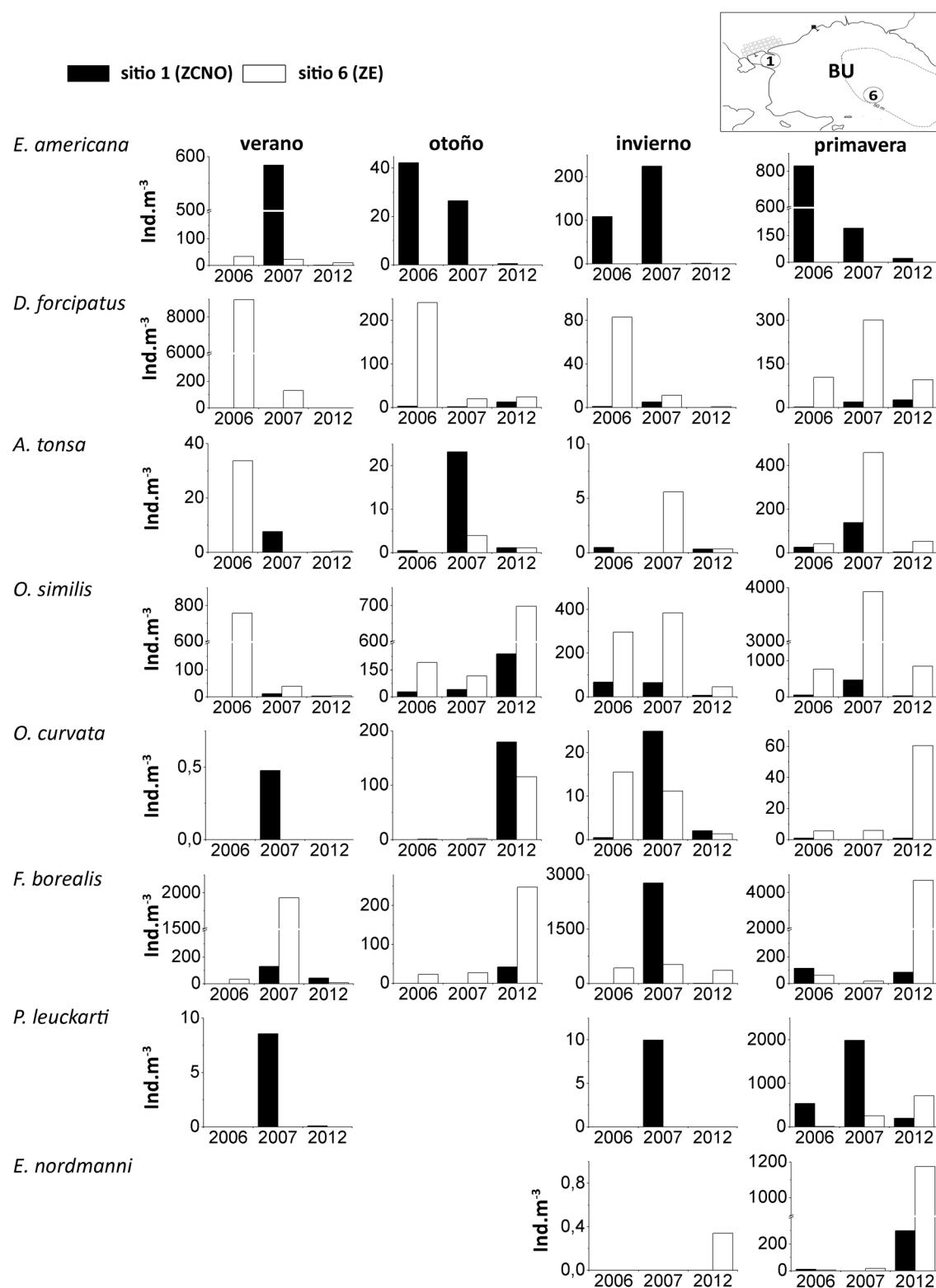


Figura 20. Análisis comparativo de las abundancias de especies mesozooplanctónicas en los sitios fijos 1 y 6 de Bahía Ushuaia durante los años 2006, 2007 y 2012. Se emplearon datos correspondientes a fechas de muestreo similares. En el caso de *P. leuckarti* y *E. nordmanni* se muestran únicamente las épocas del año en las cuales estuvieron presentes en el plancton. BU, Bahía Ushuaia; ZCNO, zona costera noroeste; ZE, zona externa.

Cabe destacar que el plancton adventicio también tuvo una muy escasa representación respecto de 2006-07; lo cual probablemente pueda asociarse a diferencias en el arrastre de la red durante la recolección de las muestras (siendo oblicuo en 2012 y vertical en 2006-07).

Las especies de apendicularias, copépodos ciclopoideos y cladóceros que dominaron Bahía Ushuaia en 2012 son capaces de consumir eficientemente micro- y nanopartículas de alimento. En particular, *F. borealis* se alimenta óptimamente de pico- y nanoplancton, e incluso de partículas coloidales $< 0,2 \mu\text{m}$ (Flood *et al.*, 1992). Por otro lado, la dieta de *Oncaea* spp., como la de *O. similis*, se constituye de microflagelados autótrofos y heterótrofos, dinoflagelados y ciliados e incluso pellets fecales de otros zoopláncteres (Turner, 2004). Asimismo, ciertas especies del género *Oncaea* desempeñan un importante rol en la degradación de las casas descartadas por las apendicularias (Nishibe *et al.*, 2015); pudiendo contribuir esto a la relación positiva observada entre las abundancias de *F. borealis* y *O. curvata*. Con respecto a los cladóceros, *P. leuckarti* se alimentaría selectivamente de ciliados, nanoflagelados heterótrofos y dinoflagelados (Sánchez *et al.*, 2011); mientras que en el caso de *E. nordmanni* se han medido coeficientes de pastoreo altos para partículas cercanas a $10 \mu\text{m}$ (Katechakis y Stibor, 2004). Como sugieren las concentraciones relativamente altas de clorofila-*a* de la fracción $< 20 \mu\text{m}$ en 2012, la prevalencia de estos hábitos alimenticios omnívoros podría estar asociada a un cambio en la oferta trófica con un aumento de la disponibilidad de nano- y picoplancton. Esta hipótesis se ve sustentada por concentraciones de clorofila-*a* $< 20 \mu\text{m}$ en 2012 comparables a las de clorofila-*a* total registradas durante el periodo 2006-08 (Capítulo II, estas tesis).

Por varias décadas, Bahía Ushuaia ha estado sujeta a un enriquecimiento en nutrientes de origen antropogénico. Como agravante de esta situación, esta bahía se localiza en el sector interno del Canal Beagle que debido a su carácter semi-cerrado, es presumiblemente vulnerable a la eutrofización y a la contaminación química. En la figura 21 se representa un modelo conceptual de eutrofización costera donde pueden verse de forma integrada los efectos directos e indirectos más comunes del enriquecimiento en nutrientes, indicando los cambios previsibles en la comunidad mesozooplancónica. Si bien la mayoría de los estudios realizados en Bahía Ushuaia consideraron únicamente determinados compartimentos del ecosistema, varias de las respuestas señaladas en este modelo pudieron ser verificadas por otros autores, a saber: aumento de la biomasa fitoplanctónica, deterioro de la calidad del agua y los sedimentos de fondo, etc. (ver referencias en secciones 1.2 y 1.3, Capítulo I) o en el marco de esta tesis (*i.e.*, cambios en la estructura y patrones espacio-temporales del mesozooplancton).

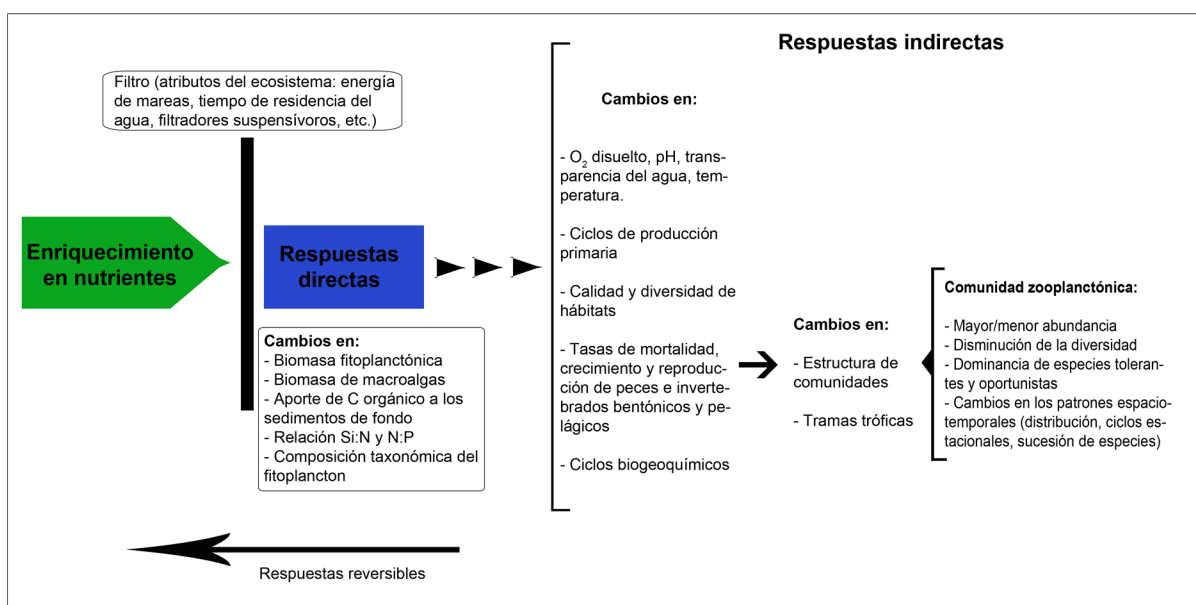


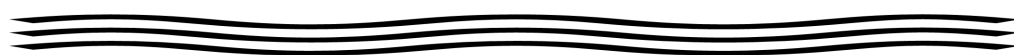
Figura 21. Modelo conceptual de eutrofización costera. Los atributos físicos y biológicos de cada ecosistema modulan los efectos del enriquecimiento en nutrientes. La aplicación de

estrategias de manejo ambiental, principalmente en etapas tempranas del proceso, puede conducir a una rehabilitación del ecosistema. Adaptado de Cloern (2001).

Teniendo en cuenta lo anteriormente expuesto como así también las evidencias de un deterioro ambiental creciente en Bahía Ushuaia obtenidas en la década del 2000 (Giarratano *et al.*, 2011; Schvezov y Amin, 2011), los resultados de este capítulo podrían estar reflejando los efectos directos del enriquecimiento en nutrientes sobre la disponibilidad y la composición del fitoplancton y sus consecuencias sobre los consumidores planctónicos primarios y secundarios. Las características de las asociaciones mesozooplancónicas observadas en 2012 resultaron consistentes con las tendencias a largo plazo reportadas en ambientes eutrofizados de latitudes altas y templadas (Uye, 1994; Finni *et al.*, 2001; Suikkanen *et al.*, 2013). En estos ecosistemas, se ha observado una disminución de las abundancias de copépodos calanoideos y un aumento relativo de la abundancia de pequeñas especies zooplanctónicas, tales como *Oithona* spp., como consecuencia de cambios en la calidad del hábitat (composición y abundancia del fitoplancton, niveles de oxígeno, interacciones biológicas, etc.). Sin embargo, debido a las características de este estudio, no es posible descartar la influencia de la variabilidad interanual natural en las condiciones ambientales sobre las poblaciones de especies planctónicas como así tampoco cambios en la presión de predación ejercida sobre el mesozooplancton por consumidores pelágicos de mayor tamaño. En relación a esto, la comparación de los valores de temperatura superficial registrados en 2004-05 y 2006-07 con aquellos registrados en 2012 indica que este último año fue más frío, con temperaturas primaverales hasta 2°C menores. Por lo tanto, el escaso desarrollo poblacional de *D. forcipatus*, *E. americana* y *A. tonsa* en 2012 también pudo estar asociado a las bajas temperaturas registradas ese año y su

conocido efecto sobre la reproducción de estas especies (Sabatini *et al.*, 2016; Capítulo IV, esta tesis). Se requiere un monitoreo de las comunidades planctónicas de Bahía Ushuaia así como de niveles tróficos superiores para corroborar si los resultados de este capítulo representan o no una tendencia de cambio en el régimen del ecosistema asociada a la contaminación crónica que padece el área.

Capítulo IV



**Dinámica y estructura
poblacional de especies
mesozooplancónicas
dominantes en Bahía Ushuaia**

4.1. INTRODUCCIÓN

De acuerdo a lo expuesto en los capítulos II y III de esta tesis, Copepoda y Appendicularia (particularmente, *Fritillaria borealis*) constituyen grupos dominantes en el holoplancton de Bahía Ushuaia. Dentro de Copepoda se destacaron, en la zona costera, el calanoideo estuarial *Eurytemora americana* por su potencial rol bioindicador y su presunto carácter de especie invasora (Biancalana *et al.*, 2014); y en las afueras de la bahía, *Drepanopus forcipatus*, un clausocalanido típico de aguas subantárticas con importantes abundancias en el Canal Beagle (Aguirre *et al.*, 2012) y en la plataforma patagónica austral (Sabatini, 2008; Sabatini *et al.*, 2012; 2016).

El ciclo de vida de *E. americana* y *D. forcipatus* comprende, como en otros copépodos de vida libre, 6 estadios *nauplius* y 5 estadios *copepodito* hasta llegar al adulto. La fecundación ocurre de forma interna; transfiriendo el macho uno o más espermátóforos al segmento genital de la hembra (Boltovskoy, 1981). Las hembras de ambas especies incuban sus huevos en sacos.

Las tasas de crecimiento y reproducción de los copépodos se encuentran estrechamente asociadas a la temperatura y la disponibilidad de alimento (Hirst y Bunker, 2003). En ambientes de altas latitudes, caracterizados por una marcada estacionalidad de las condiciones ambientales (temperatura, fotoperiodo, producción primaria, etc.), estos organismos pueden exhibir una diversidad de estrategias de vida que permiten el mantenimiento de sus poblaciones aún bajo condiciones ambientales adversas. Se han reportado estrategias tales como: huevos de dormancia, diapausa, migración vertical estacional, bajas tasas metabólicas y almacenamiento de sustancias

de reserva (Varpe, 2012). Asimismo, las estrategias del ciclo de vida pueden diferir ampliamente entre poblaciones que se desarrollan en ambientes diferentes debido a la existencia de plasticidad fenotípica o de diferencias genéticas como resultado de una evolución divergente (Swadling *et al.*, 2004; Beyrend-Dur *et al.*, 2009).

En el caso de *E. americana*, los resultados mostrados en el capítulo II de esta tesis indican que en el Canal Beagle esta especie podría presentar una estrategia de vida distinta a la reportada en latitudes templadas del hemisferio sur. En la zona costera noroeste de Bahía Ushuaia, *E. americana* se encontró presente en el plancton a lo largo de todo el periodo 2006-08. Sin embargo, en el Estuario de Bahía Blanca (38°44'-39°27'S y 61°45'-62°30'W), donde es invasora, la especie desarrolla un único pulso planctónico de invierno a principios de primavera (*i.e.*, junio-julio-octubre) (Hoffmeyer, 1994; Hoffmeyer *et al.*, 2000). Al finalizar el mismo, la población queda latente como huevos de diapausa en los sedimentos de fondo (Berasategui *et al.*, 2009).

En cuanto a *D. forcipatus*, existe información valiosa acerca de su estrategia de vida en la plataforma patagónica austral (Sabatini, 2008; Antacli *et al.*, 2014; Sabatini *et al.*, 2016). En esa región, se registran altas abundancias de adultos y estadios copepodito tempranos (I-III) durante primavera; mientras que, a fines de verano, la población se encuentra dominada por copepoditos IV y V con reservas lipídicas. Esto último indicaría que la especie se prepara para invernar. Se ha propuesto un mecanismo de “diapausa activa” según el cual la actividad metabólica de los copepoditos se reduce notablemente aunque continúan alimentándose, en menor medida, en la columna de agua.

Por otro lado, la apendicularia *F. borealis*, una especie cosmopolita muy frecuente en aguas antárticas y subantárticas mostró picos de abundancia en las afueras de Bahía Ushuaia en primavera-verano tardío de 2006/2007 y dominó en toda la bahía durante el ciclo estacional 2012. Las apendicularias presentan un ciclo de vida relativamente sencillo. El desarrollo es directo y la fecundación ocurre externamente. Con excepción de una especie (*Oikopleura dioica*), son hermafroditas protándricas; siendo la morfología y disposición de las gónadas características de cada especie (Fenaux, 1967). En *F. borealis*, el ovario es esférico y el testículo se ubica detrás de este sobre el mismo eje longitudinal (Fenaux, 1967; Martinucci *et al.*, 2005). Al ser liberados los ovocitos, la pared del cuerpo se rompe y el animal muere. Por lo tanto, son semélparas. Las apendicularias se caracterizan por presentar una importante plasticidad fenotípica en la fecundidad. El tamaño de la puesta aumenta rápidamente en respuesta a un aumento en la disponibilidad de alimento; mientras que el tiempo generacional depende fuertemente de la temperatura y tiene una base hereditaria muy importante (Deibel y Lowen, 2011; Lobon *et al.*, 2011).

En mi conocimiento, el único estudio publicado acerca del ciclo de vida *F. borealis* fue realizado por Wyatt (1973). La carencia de más estudios probablemente pueda atribuirse a su pequeño tamaño y fragilidad como a una significativa subestimación de su abundancia generada por el uso de redes de malla grande (>100 μ m). Si bien Wyatt (1973) se centró en la distribución espacial de las apendicularias del Mar del Norte, incluyó también una descripción del desarrollo gonadal de *F. borealis* a partir de la observación de un total de 402 ejemplares recolectados entre mediados de invierno y principios de primavera. En base a la morfología de las gónadas, este autor

definió cuatro estadios de madurez. El estadio I comprendió juveniles sin diferenciación gonadal. El estadio II comprendió tanto juveniles con una diferenciación gonadal temprana como individuos adultos con el testículo maduro; mientras que en el estadio III, se clasificaron los adultos con el ovario maduro. En el estadio IV, este autor clasificó a los individuos con ambas gónadas descargadas; aunque los mismos mueren inmediatamente después que ocurre este evento.

Considerando la relevancia ecológica de los copépodos *E. americana* y *D. forcipatus* y de la apendicularia *F. borealis* en el mesozooplancton de Bahía Ushuaia así como la escasez de conocimiento acerca de las estrategias de sus ciclos de vida en el Canal Beagle, los **objetivos específicos** de este capítulo fueron:

1. Determinar la estructura y dinámica de estadios de desarrollo de *E. americana* (zona costera noroeste) y *D. forcipatus* (zona externa) (con énfasis en los estadios copepodito III-V y adultos) a lo largo de los ciclos anuales 2006-07 y 2007-08. Analizar, asimismo, el patrón de variación estacional en la talla de los copepoditos y adultos de ambas especies de copépodos.
2. Redefinir los estadios de madurez de *F. borealis* en base a la morfología y morfometría de las gónadas; enfatizando en obtener una diferenciación clara entre los individuos juveniles y los individuos maduros, a partir de las muestras obtenidas en 2012.
3. Determinar la estructura de estadios de madurez de *F. borealis* durante el ciclo estacional 2012 en las zonas costera noroeste y externa de Bahía Ushuaia;

analizando, asimismo, el patrón de variación estacional en la talla y el desarrollo gonadal de esta especie.

Sobre la base de los antecedentes expuestos, se formularon las siguientes **hipótesis** de trabajo:

- En la zona costera noroeste, *E. americana* produce huevos normales durante todo el año.
- En la zona externa, *D. forcipatus* presenta un pico de actividad reproductiva durante primavera-verano.
- La estructura de estadios de madurez de *F. borealis* difiere entre las zonas costera y externa de Bahía Ushuaia a lo largo de todo el ciclo estacional como resultado de las características ambientales particulares de cada una de las mismas (temperatura, salinidad, disponibilidad de alimento fitoplanctónico, grado de influencia antrópica).
- A fines de invierno/inicios de primavera, las tres especies estudiadas alcanzan mayores tallas; reflejando el efecto combinado sobre su crecimiento de una alta disponibilidad de alimento fitoplanctónico y bajas temperaturas.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1. Recolección y procesamiento de las muestras

- Estructura y dinámica de los estadios de desarrollo de los copépodos *Eurytemora americana* y *Drepanopus forcipatus*

Este estudio se llevó a cabo a partir de las muestras de mesozooplankton recolectadas mensualmente en Bahía Ushuaia entre marzo 2006 y febrero 2008, periodo en el cual ambas especies de copépodos estuvieron bien representadas. La descripción de los sitios de muestreo seleccionados, la metodología empleada para la recolección de las muestras y la obtención de los datos ambientales se detallan en la sección 2.2 (“Materiales y Métodos”) del capítulo II de esta tesis. Los estadios copepodito (I-V) y los adultos de *E. americana* y *D. forcipatus* obtenidos de las muestras recolectadas en las zonas costera y externa, respectivamente, se identificaron y contabilizaron bajo microscopio estereoscópico Zeiss SV8 y microscopio óptico Olympus BH2 provistos de ocular micrométrico. Se utilizó la literatura taxonómica más relevante para cada especie (e.g., Grice, 1971; Hulsemann, 1991). Cuando la muestra resultó muy abundante, el recuento se realizó a partir de alícuotas extraídas al azar de la muestra previamente homogeneizada hasta completar el 10 % de la misma; contabilizándose, en la mayoría de los casos, al menos 300 individuos del estadio dominante. Los datos de abundancia se expresaron en ind.m^{-3} o $\log (\text{ind.m}^{-3} + 1)$. Se ha demostrado que el uso de redes de malla grande (150-200 μm) subestima la abundancia de los copepoditos I de *D. forcipatus*, una especie de tamaño mediano (Antaccli *et al.*, 2010). Es esperable que esta misma situación ocurra con los estadios tempranos I-II de *E. americana*. Por lo tanto, se asume que los datos de abundancia de los primeros estadios (I-II) de ambos copépodos están subestimados.

Con el propósito de estudiar el patrón estacional en la talla de ambas especies, se realizaron mediciones del largo total de los estadios copepodito y adultos en cada época del año. En el caso de *E. americana*, se emplearon las muestras correspondientes a mayo

(otoño) 2006, junio (otoño tardío) 2006/07, septiembre (invierno tardío) 2006/07, diciembre (primavera tardía) 2006 y marzo (verano tardío) 2007. En el caso de *D. forcipatus*, las muestras analizadas fueron las correspondientes a abril-mayo (otoño), julio (invierno) y noviembre (primavera) de 2006 y a enero (verano) y marzo (verano tardío) de 2007. La selección de muestras para cada especie se realizó procurando, siempre que fue posible, conseguir una buena representación de los distintos estadios de desarrollo. Los ejemplares fueron fotografiados con una cámara Sony DSC P-200 adosada a un microscopio estereoscópico Leica S6D. Las mediciones de talla se realizaron mediante el procesador de imágenes Leica (LAS 1.8.0). Adicionalmente, se obtuvieron datos del largo y del ancho del prosoma a fin de complementar el análisis morfométrico. Todas las mediciones se expresaron en mm. Se verificó la presencia de reservas lipídicas en los estadios copepodito de *D. forcipatus* mediante microscopio estereoscópico Zeiss SV8 y microscopio óptico Olympus BH2.

- *Estructura de estadios de madurez de la apendicularia Fritillaria borealis a lo largo de un ciclo estacional*

Este estudio se llevó a cabo a partir de las muestras de mesozooplankton recolectadas estacionalmente durante el año 2012 en el sitio 2 ubicado en la zona costera noroeste de Bahía Ushuaia (ZCNO) y en el sitio 6 ubicado en la zona externa (ZE). Con el objeto de obtener una buena representación de la abundancia de esta pequeña especie (Di Mauro *et al.*, 2009), se emplearon muestras recolectadas con una red cónica de 67 μm de apertura de malla. La descripción de los sitios de muestreo seleccionados, la metodología empleada para la recolección de las muestras y la

obtención de los datos ambientales se detalla en la sección 3.2 (“Materiales y Métodos”) del capítulo III de esta tesis.

El recuento de *F. borealis* se realizó bajo microscopio estereoscópico Zeiss SV 8. Cuando la muestra resultó muy abundante, se emplearon alícuotas extraídas al azar según se describe en la sección anterior. Los datos de abundancia se expresaron en ind.m⁻³. A fin de caracterizar los estadios de madurez de *F. borealis* y analizar las variaciones estacionales en la estructura de estadios de esta especie en ambas zonas de estudio, se empleó, para cada zona y época del año, una submuestra de al menos 100 individuos. Se midió el largo del tronco y el largo y el ancho máximo de la gónada de los ejemplares bajo microscopio óptico Olympus BH2 provisto de ocular micrométrico. Las medidas de talla se expresaron en mm. Las fotografías correspondientes a cada estadio de madurez fueron tomadas con una cámara Sony DSC P-200 adosada al microscopio óptico.

4.2.2. Análisis de datos

La talla de los estadios de desarrollo de las tres especies (medida como largo total en el caso de los copépodos y largo del tronco en el caso de *F. borealis*) se comparó entre épocas del año mediante análisis de la varianza (ANOVA) de un factor y comparaciones múltiples de Tukey; aplicando, en este último análisis, la modificación propuesta por Tukey-Cramer para tamaños de muestra (N) desiguales. El ANOVA también se empleó para evaluar diferencias en la talla de *F. borealis* entre zonas de estudio. Cuando fue necesario, las variables se transformaron según $\log(X)$ o X^5 a fin de cumplir con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. La relación entre las abundancias

de los estadios de desarrollo de cada especie y los valores de temperatura y clorofila-*a* se estudió mediante análisis de correlación por rangos de Spearman.

El desarrollo gonadal (medido como largo de la gónada) de los individuos correspondientes a cada estadio de madurez de *F. borealis* se comparó entre zonas de estudio mediante análisis de la covarianza (ANCOVA); utilizando el largo de tronco como covariable. Previamente, se verificaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas de los términos de error del modelo así como el supuesto de homogeneidad de pendientes (*i.e.*, no interacción entre la covariable y la variable categórica). Se procuró utilizar rangos de la covariable similares en todos los tratamientos.

El análisis estadístico de los datos se realizó mediante los programas Statistica 7 e Infostat/E. En todos los casos, se consideró un nivel de significación de 0,05.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Estructura y dinámica de los estadios de desarrollo de *Eurytemora americana* en la ZCNO

Los patrones de variación de la abundancia de copepoditos y adultos de *E. americana* mostraron importantes diferencias entre los dos ciclos anuales analizados (Fig. 22a). Durante 2006-07, la estructura de estadios estuvo dominada por copepoditos (Fig. 22). Las mayores abundancias de adultos se registraron en verano (diciembre-enero) (hembras: 35,49-36,05 ind.m⁻³; machos: 76,33-107,68 ind.m⁻³). En el caso de los machos, también se observaron altos valores de abundancia en otoño (mayo) (67,64 ind.m⁻³). Durante los meses restantes, los adultos fueron muy escasos. Los estadios copepodito mejor representados a lo largo del ciclo anual fueron los CII,

CIII y CIV. Los CI se detectaron en la mayoría de las muestras aunque, generalmente, presentando baja abundancia (Fig. 22a). Los mayores porcentajes de primeros estadios copepodito (I y II) se registraron en otoño (abril-mayo), invierno (agosto) y a mediados de primavera (noviembre) (Fig. 22b).

El ciclo anual 2007-08 se caracterizó por mayores abundancias de adultos en relación al ciclo anterior; constituyendo éstos el estadio dominante en mayo-agosto (otoño-invierno) y en octubre-noviembre (primavera) (Fig. 22). Sus valores más altos de abundancia se observaron en otoño (mayo) (hembras: 54,30 ind.m⁻³, machos: 32,86 ind.m⁻³), primavera (octubre) (hembras: 31,63 ind.m⁻³, machos: 29,71 ind.m⁻³) y principalmente a fines de verano (febrero) (hembras: 259,50 ind.m⁻³, machos: 3263,83 ind.m⁻³) (Fig. 22a). Los mayores porcentajes de primeros estadios copepodito se registraron a inicios de otoño (marzo-abril), fines de invierno (septiembre) y mediados de verano (enero); alcanzando los mismos una representación de 62,17 % en septiembre. Durante los meses restantes, los estadios CIII y CIV fueron dominantes (Fig. 22b). Al considerar el periodo de estudio completo (2006-2008), se encontraron correlaciones positivas significativas entre las abundancias de los estadios copepodito III, IV y V y la temperatura. En cambio, no se detectaron asociaciones significativas con los valores de clorofila-*a* (Fig. 22a, Tabla 18). Con excepción de abril de 2007, el porcentaje de hembras ovígeras y/o llevando espermatóforos fue mayor a 65 %. La relación de sexos (♂/♀) frecuentemente fue > 1; con una abundancia de machos hasta 12 veces superior a la de hembras en febrero de 2008 (Fig. 23).

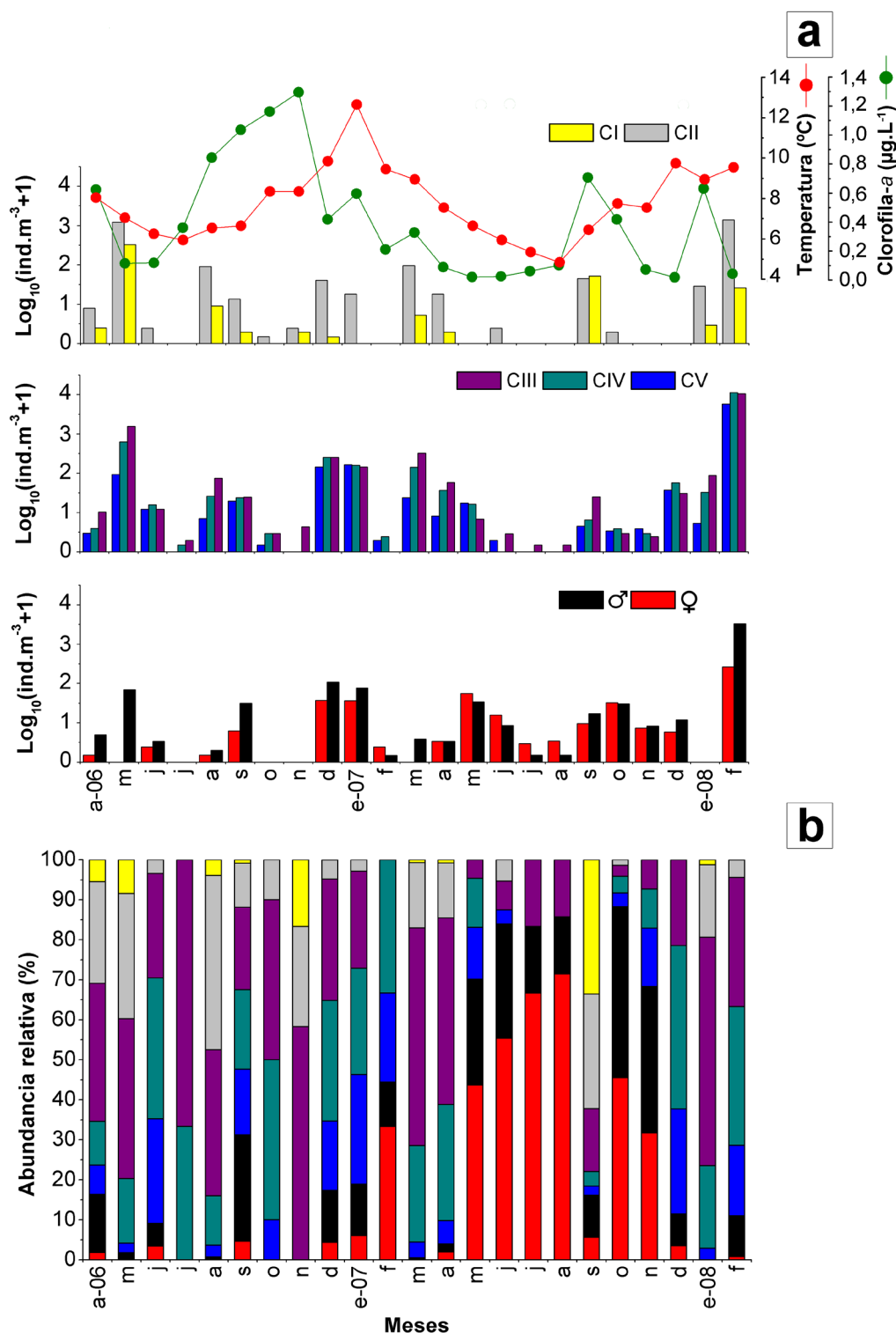


Figura 22. Variación mensual de la abundancia (a) y de la abundancia relativa (b) de los estadios de desarrollo de *Eurytemora americana* durante abril 2006-febrero 2008 en la zona costera noroeste de Bahía Ushuaia. En a) también se incluye la variación mensual de la temperatura y de la clorofila-*a*. CI-CV, estadios copepodito; ♂, machos adultos; ♀, hembras adultas.

Tabla 18. Análisis de correlación por rangos de Spearman entre las abundancias de los estadios de desarrollo de *Eurytemora americana* y las variables temperatura (T), clorofila-*a* (Chl-*a*) y clorofila-*a* considerando un mes de retraso en la respuesta numérica de la población [Chl-*a* (1 mes)]. Se muestran los coeficientes de las correlaciones significativas ($p < 0,05$). ns, no significativo.

Estadio	T	Chl- <i>a</i>	Chl- <i>a</i> (1 mes)
CI	ns	ns	ns
CII	ns	ns	ns
CIII	0,51	ns	ns
CIV	0,58	ns	ns
CV	0,54	ns	ns
Adulto ♂	ns	ns	ns
Adulto ♀	ns	ns	ns

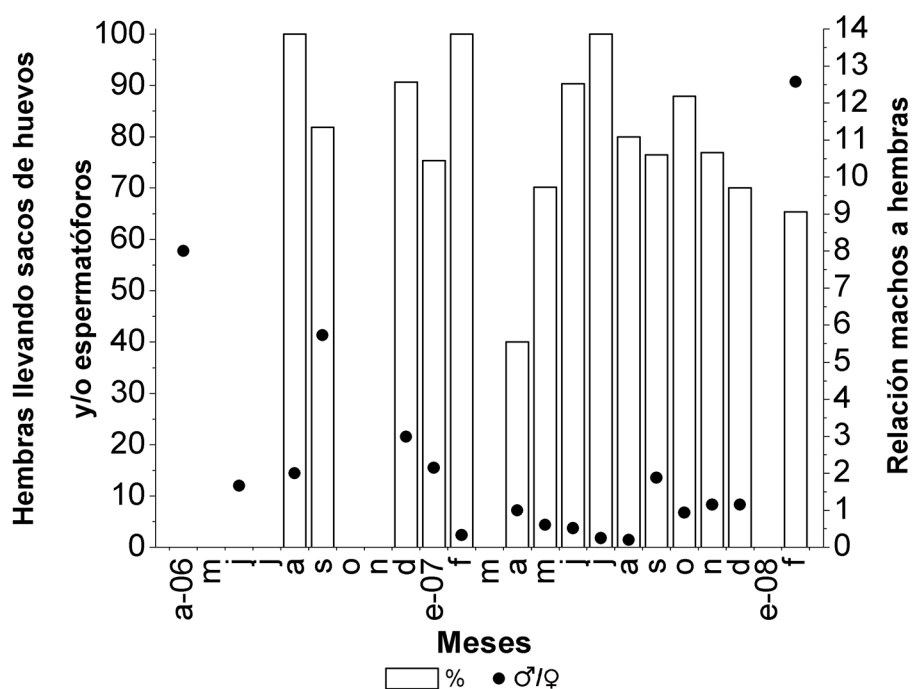


Figura 23. Variación mensual del porcentaje de hembras de *Eurytemora americana* llevando sacos de huevos y/o espermatóforos (%) y de la relación machos a hembras (♂/♀) en la zona costera noroeste durante abril 2006-febrero 2008.

La talla (medida como largo total) de los estadios de desarrollo de *E. americana* difirió entre épocas del año. Como patrón general, tanto los copepoditos II-V como los machos y hembras adultos presentaron tallas significativamente mayores en invierno tardío. Asimismo, en el caso de los adultos, las menores tallas se registraron en otoño (Fig. 24).

En la tabla 19 se presentan las medidas resumen correspondientes al set completo de datos de talla obtenido para cada estadio de desarrollo. Se observa que las hembras adultas y en estadio CV presentan, en promedio, un mayor tamaño (tanto en largo total como en ancho de prosoma) que los machos correspondientes a esos mismos estadios.

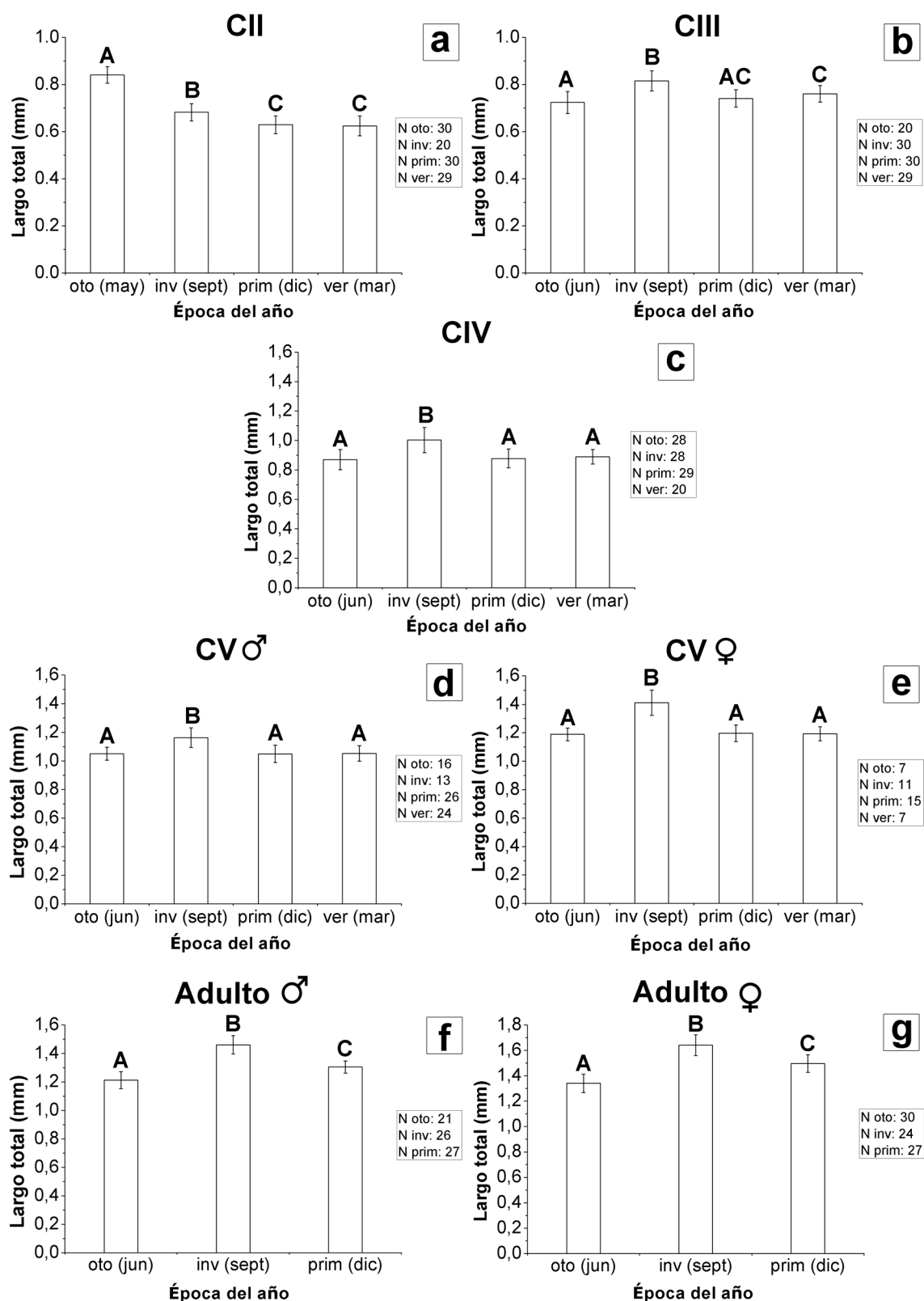


Figura 24. Variación estacional de la talla media $\pm$ desvío estándar de los estadios de desarrollo de *Eurytemora americana* en la zona costera noroeste. a-e, estadios copepodito II-V; f-g, adultos. Para cada estadio se muestran los resultados del ANOVA y del test de comparaciones múltiples. En todos los casos, valor p de $F_{ANOVA} < 0,0001$. Medias con una letra en común no difieren significativamente ($p > 0,05$).

Tabla 19. Promedio (Prom), desvío estándar (DE), valores mínimo (Mín) y máximo (Máx) correspondientes al largo total, largo de prosoma y ancho máximo de prosoma de los estadios de desarrollo de *Eurytemora americana*. En el caso de los CI, se emplearon datos correspondientes a mayo de 2006 debido a su escaso número en el resto de las muestras.

Estadio	Largo total (mm)					Largo de prosoma (mm)					Ancho de prosoma (mm)				
	N	Prom	D.E.	Mín	Máx	N	Prom	D.E.	Mín	Máx	N	Prom	D.E.	Mín	Máx
CI	46	0,54	0,03	0,47	0,6	34	0,39	0,02	0,35	0,44	15	0,17	0,01	0,15	0,19
CII	109	0,7	0,1	0,5	0,9	38	0,51	0,1	0,24	0,66	41	0,2	0,02	0,16	0,25
CIII	110	0,76	0,05	0,66	0,89	62	0,53	0,04	0,46	0,62	38	0,21	0,02	0,17	0,25
CIV	105	0,91	0,09	0,76	1,16	67	0,6	0,06	0,48	0,74	44	0,23	0,02	0,19	0,28
CV ♂	79	1,07	0,07	0,9	1,27	62	0,66	0,04	0,56	0,77	26	0,26	0,01	0,24	0,29
CV ♀	40	1,25	0,12	1,08	1,63	40	0,79	0,06	0,69	0,99	14	0,32	0,02	0,28	0,37
Adulto ♂	74	1,33	0,12	1,07	1,59	72	0,77	0,05	0,63	0,9	24	0,29	0,02	0,25	0,33
Adulto ♀	81	1,5	0,18	1,12	2,01	70	0,98	0,13	0,77	1,27	30	0,38	0,05	0,3	0,47

4.3.2. Estructura y dinámica de estadios de desarrollo de *Drepanopus forcipatus* en la ZE

Los valores de abundancia de copepoditos y adultos de *D. forcipatus* mostraron un patrón de variación similar durante ambos ciclos anuales. La estructura de estadios de desarrollo estuvo dominada por copepoditos (Fig. 25). Con excepción de marzo-abril de 2006 cuando la especie presentó un pico de abundancia (hembras: 1386,85-338,07 ind.m⁻³, machos: 338,07-50,71 ind.m⁻³), los adultos estuvieron muy poco representados (Fig. 25a). El periodo otoño-invierno se caracterizó por la dominancia de estadios CIII y CIV. Los estadios copepodito temprano I y II estuvieron muy poco representados en las muestras de este periodo ($\leq 1,81\%$ y $\leq 4,45\%$, respectivamente) (Fig. 25b). A fines de invierno (agosto-septiembre), se registró una disminución en la abundancia de CIII y CIV acompañada por un aumento en la abundancia de adultos/copepoditos tempranos (Fig. 25a). Durante primavera-inicio de otoño (septiembre/octubre-abril), la población estuvo dominada por CI-III; registrándose sus mayores valores de abundancia en enero y febrero (Fig. 25). La abundancia de machos adultos y las abundancias de los estadios copepodito I, II y III estuvieron positivamente correlacionadas con la temperatura. Asimismo, la abundancia de CII mostró una correlación positiva significativa con la clorofila-*a* cuando se consideró un mes de retraso en la respuesta numérica de la población (Fig. 25a, Tabla 20).

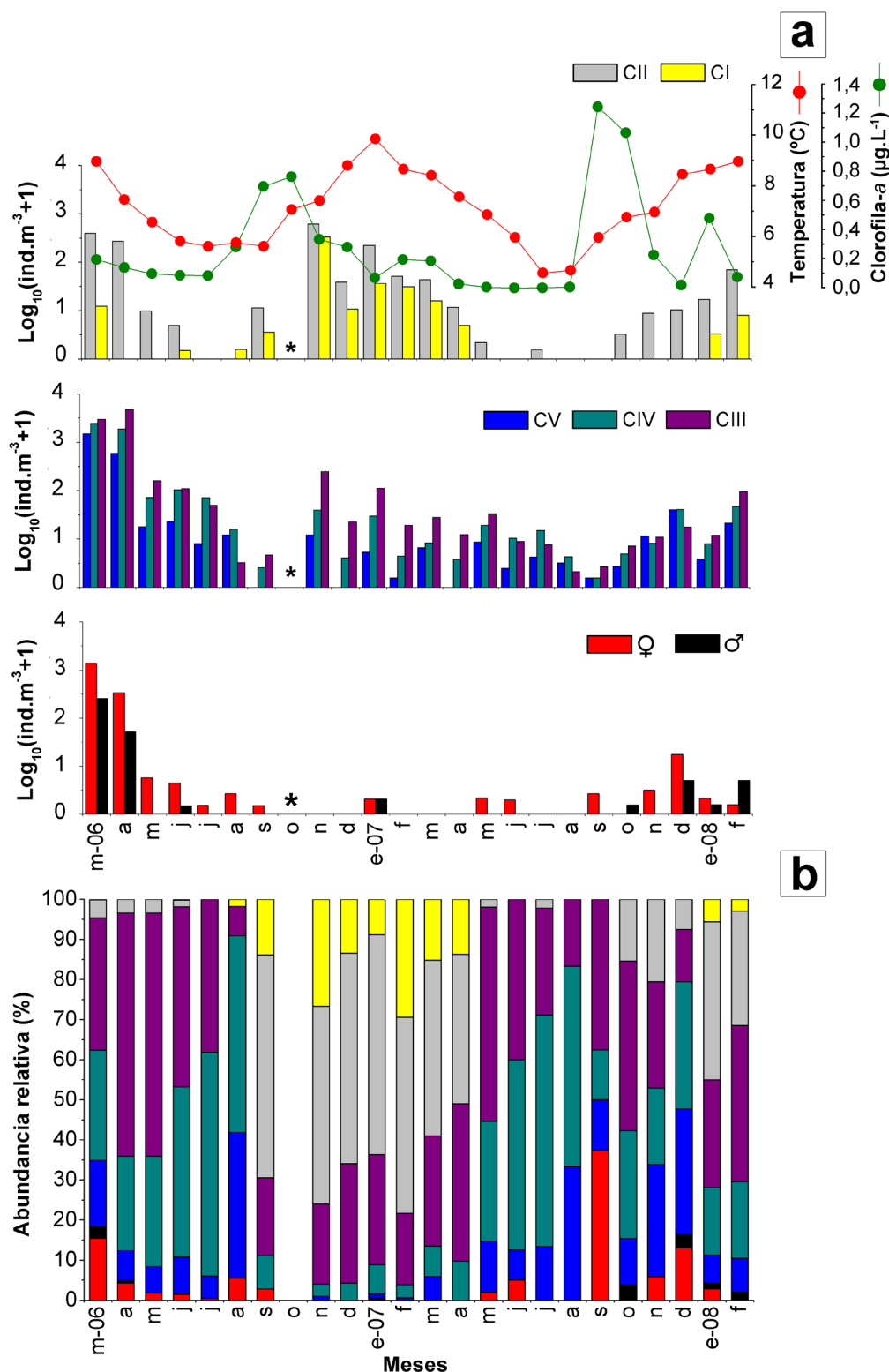


Figura 25. Variación mensual de la abundancia (a) y de la abundancia relativa (b) de los estadios de desarrollo de *Drepanopus forcipatus* durante abril 2006-febrero 2008 en la zona externa de Bahía Ushuaia. En a) también se incluye la variación mensual de temperatura y de clorofila-a. CI-CV, estadios copepodito; ♂, machos adultos; ♀, hembras adultas.

Tabla 20. Análisis de correlación por rangos de Spearman entre las abundancias de los estadios de desarrollo de *Drepanopus forcipatus* y las variables temperatura (T), clorofila-*a* (Chl-*a*) y clorofila-*a* considerando un mes de retraso en la respuesta numérica de la población [Chl-*a* (1 mes)]. Se muestran los coeficientes de las correlaciones significativas (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; ns, no significativa).

Estadio	T	Chl- <i>a</i>	Chl- <i>a</i> (1 mes)
CI	0,62**	ns	ns
CII	0,79**	ns	0,58**
CIII	0,52*	ns	ns
CIV	ns	ns	ns
CV	ns	ns	ns
Adulto ♂	0,55*	ns	ns
Adulto ♀	ns	ns	ns

La talla (medida como largo total) de los estadios copepodito de *D. forcipatus* difirió entre épocas del año. Los copepoditos III, IV y V presentaron tallas significativamente mayores durante el periodo cálido (primavera-verano tardío). Además, los CIII y CIV mostraron menores tallas a mediados de verano en comparación con las observadas en primavera y verano tardío; siendo esta diferencia significativa en el caso de los CIII. Los estadios copepodito temprano I-II para los cuales sólo se pudieron comparar datos correspondientes al periodo cálido, también presentaron tallas significativamente menores a mediados de verano (Fig. 26). No se observaron reservas de lípidos en los ejemplares estudiados.

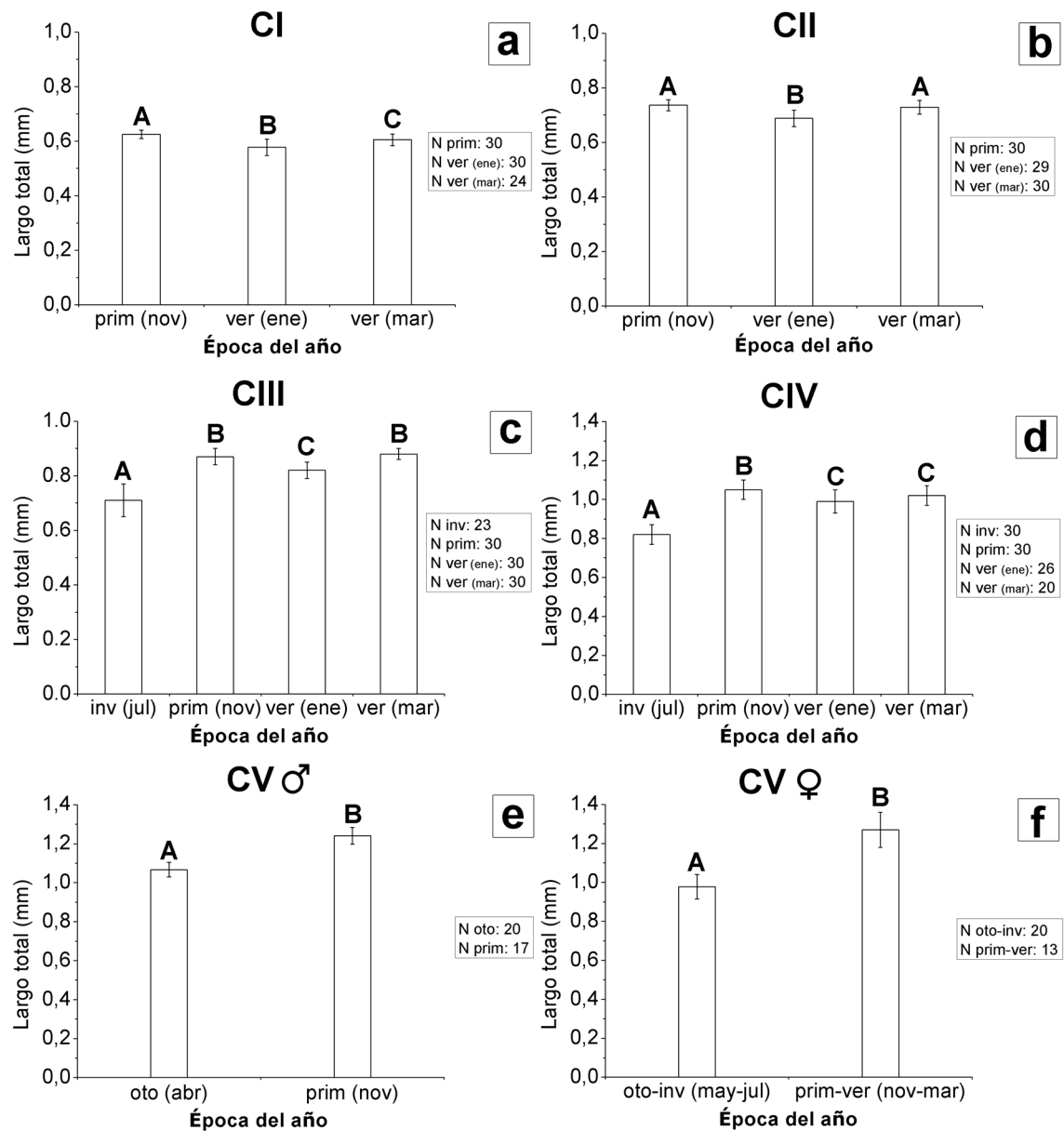


Figura 26. Variación estacional de la talla media $\pm$ desvío estándar de los estadios de desarrollo de *Drepanopus forcipatus* en la zona externa. a-e, estadios copepodito I-V. Para cada estadio se muestran los resultados del ANOVA y del test de comparaciones múltiples. En todos los casos, valor p de $F_{ANOVA} < 0,0001$. Medias con una letra en común no difieren significativamente ($p > 0,05$).

En la tabla 21 se presentan las medidas resumen correspondientes al set completo de datos de talla obtenidos para cada estadio de desarrollo de *D. forcipatus*.

Tabla 21. Promedio (Prom), desvío estándar (DE), valores mínimo (Mín) y máximo (Máx) correspondientes al largo total, largo de prosoma y ancho máximo de prosoma de los estadios de desarrollo de *Drepanopus forcipatus*. En el caso de los CV machos y de los adultos, la mayoría de los datos empleados corresponden a abril de 2006 debido a su escaso número en el resto de las muestras.

Estadio	Largo total (mm)					Largo de prosoma (mm)					Ancho de prosoma (mm)				
	N	Prom	D.E.	Mín	Máx	N	Prom	D.E.	Mín	Máx	N	Prom	D.E.	Mín	Máx
CI	84	0,6	0,03	0,51	0,68	44	0,46	0,02	0,42	0,49	8	0,16	0,01	0,15	0,17
CII	94	0,72	0,03	0,63	0,77	65	0,55	0,03	0,48	0,6	14	0,19	0,01	0,17	0,2
CIII	118	0,83	0,07	0,64	0,94	86	0,65	0,04	0,51	0,71	16	0,2	0,01	0,17	0,21
CIV	115	0,97	0,11	0,75	1,16	97	0,72	0,07	0,57	0,84	15	0,24	0,03	0,18	0,29
CV ♂	46	1,14	0,1	0,97	1,32	44	0,8	0,06	0,69	0,92	7	0,28	0,03	0,25	0,33
CV ♀	33	1,09	0,16	0,91	1,45	30	0,78	0,1	0,65	0,99	4	0,26	0,04	0,21	0,32
Adulto ♂	19	1,09	0,14	0,93	1,43	14	0,7	0,08	0,61	0,86	15	0,32	0,03	0,29	0,4
Adulto ♀	42	1,27	0,13	1,06	1,69	38	0,85	0,08	0,7	1,11	16	0,29	0,02	0,26	0,33

4.3.3. Estructura de estadios de madurez de *Fritillaria borealis* a lo largo de un ciclo estacional en ambas zonas de estudio

Las mayores abundancias de *F. borealis* se registraron durante primavera y verano tanto en la ZCNO como en la ZE; siguiendo el aumento de la temperatura y de la biomasa fitoplanctónica (en términos de clorofila-*a*) (Fig. 27). De acuerdo a los datos obtenidos a partir de la red de 67 µm de apertura de malla, los valores de abundancia en la ZCNO variaron entre un máximo de 1224,2 ind.m⁻³ en verano y un mínimo de 8,5 ind.m⁻³ en otoño. En la ZE, los máximos y mínimos de abundancia se registraron en primavera (4758,4 ind.m⁻³) y en invierno (35,8 ind.m⁻³), respectivamente. Los valores de abundancia de *F. borealis* siempre fueron mayores en la ZE (Fig. 27d).

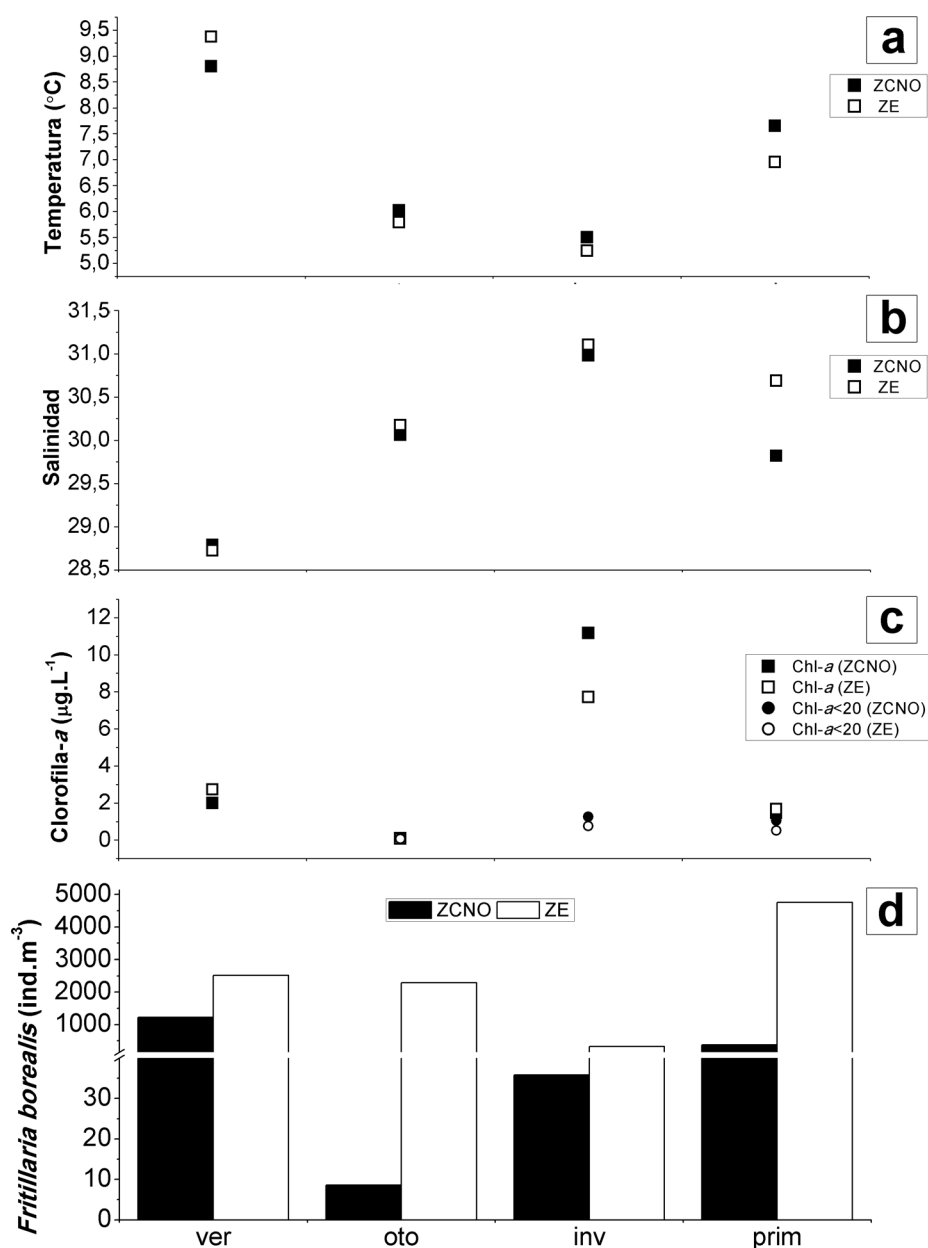


Figura 27. Variación estacional de la temperatura (a), salinidad (b), clorofila-*a* total, clorofila-*a* < 20 µm (c) y abundancia de *Fritillaria borealis* (d) en la zonas costera noroeste (ZCNO) y externa (ZE) de Bahía Ushuaia durante 2012.

En base a la observación de 1048 ejemplares de *F. borealis* recolectados a lo largo del ciclo estacional 2012 en ambas zonas de estudio, se describieron las distintas etapas del ciclo de vida de esta especie (Fig. 28). El estadio juvenil temprano (I) presenta un saco genital laxo y transparente detrás del estómago, el cual puede encontrarse vacío o mostrando un escaso desarrollo de tejido gonadal (Fig. 28a, b). En

etapas sucesivas, la gónada, aún no diferenciada o con una diferenciación muy incipiente, se desarrolla hasta llenar el saco genital (Fig. 28c-e). En un estadio juvenil avanzado (II) tiene lugar la diferenciación gonadal; pudiendo observarse claramente la presencia de ovario y testículo (Fig. 28f-h). Los individuos que presentan una madurez temprana (III) se caracterizan por un incremento notable del tamaño del ovario y por un crecimiento marcado de las expansiones laterales del saco genital (Fig. 28i-k). Estas expansiones también están presentes en estadios juveniles. Sin embargo, en el estadio III resultan claramente conspicuas. En estos individuos, fue posible observar una hendidura en forma de “V” en el extremo posterior de la pared del testículo por donde podría comenzar a producirse la evacuación de los espermatozoides (Fig. 28i). Asimismo, se verificaron casos en los que al romperse la pared del testículo, su contenido se esparce ocupando las expansiones laterales de la cavidad gonadal (Fig. 28k). En un estadio de madurez avanzado (IV), el testículo se encuentra parcial o totalmente descargado y se produce la ruptura de la pared del ovario; ocupando su contenido la totalidad del saco genital (Fig. 28l-n). En una etapa tardía y muy breve del desarrollo, la gónada presenta únicamente oocitos maduros (Fig. 28n). Una vez que se ha producido la descarga de los oocitos, el individuo muere y la gónada se encuentra representada por un saco genital amplio, transparente y laxo; completamente vacío o con presencia de tejido gonadal residual (Fig. 28o).

En la tabla 22 se presentan las medidas resumen correspondientes al set completo de datos de talla obtenidos para cada estadio de madurez de *F. borealis*.

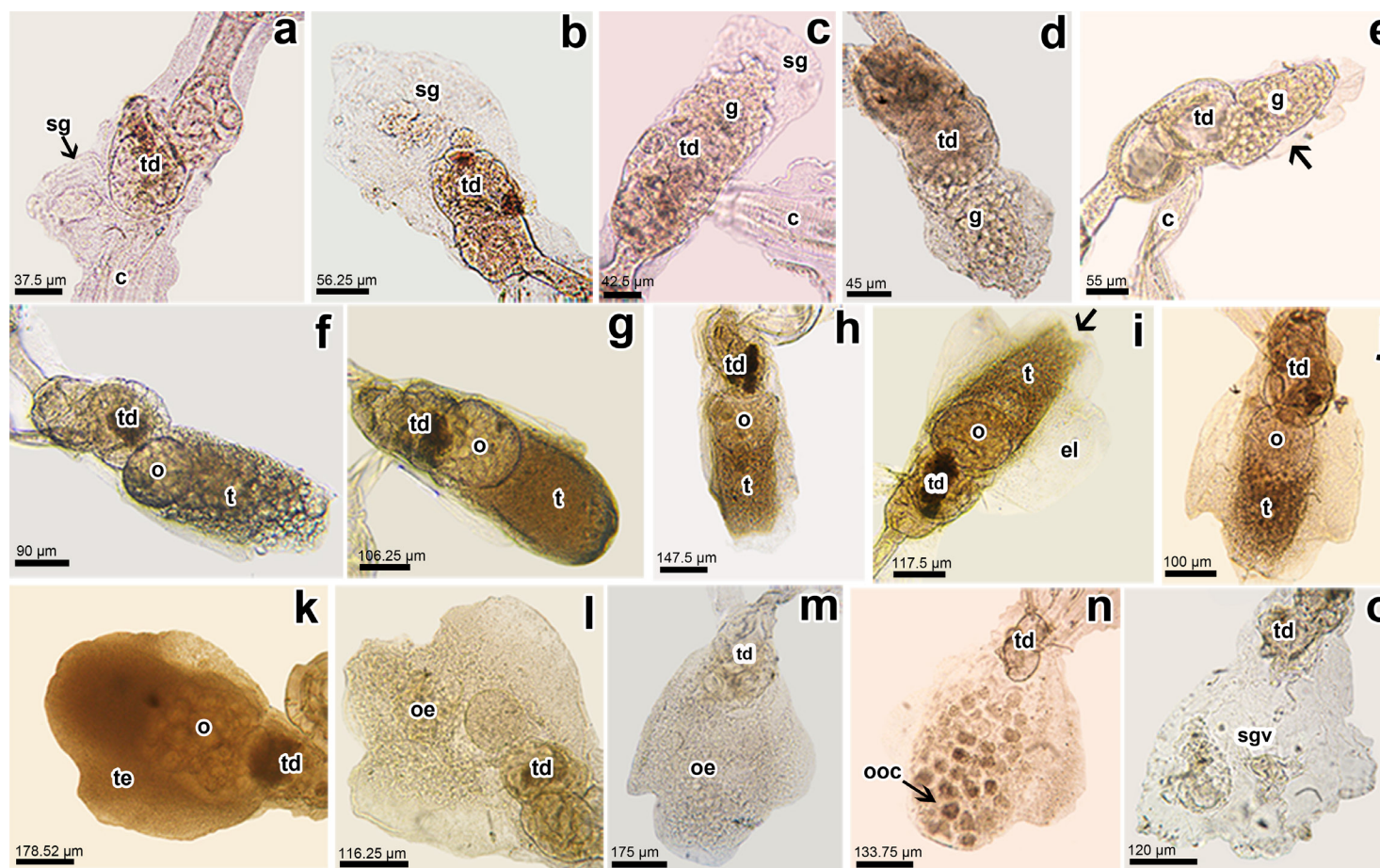


Figura 28. Estadios de madurez de *Fritillaria borealis*. Los estadios I (a-e) y II (f-h) corresponden a individuos juveniles y los estadios III (i-k) y IV (l-o) corresponden a individuos maduros. **c**, cola; **el**, expansiones laterales; **g**, gónada; **o**, ovario; **oe**, ovario expandido; **ooc**, oocitos; **sg**, saco genital; **sgv**, saco genital vacío; **t**, testículo; **td**, tracto digestivo; **te**, testículo expandido. Las flechas indican la diferenciación gonadal incipiente (e) y el surco en forma de “V” en la pared posterior del testículo de los individuos en estadio III (i).

En general, el patrón estacional en la estructura de estadios de *F. borealis* difirió entre zonas de estudio. En verano, la ZCNO presentó porcentajes similares de juveniles I (36,3 %) y de maduros (45,4 %); mientras que en la ZE los juveniles (I) constituyeron el estadio dominante (77,3 %) (Fig. 29a, b). Dada la abundancia extremadamente baja de *F. borealis* observada durante otoño en la ZCNO, no fue posible determinar su estructura de estadios. En la ZE, los juveniles I fueron dominantes (62,9 %) (Fig. 29c). Contrariamente a lo observado en verano y en otoño, en invierno el porcentaje de juveniles (I y II) fue mayor en la ZCNO (81 %); mientras que en la ZE se observaron porcentajes similares de juveniles y de maduros (50,9 % y 49,03 %, respectivamente) (Fig. 29d, e). En primavera, los porcentajes de juveniles (I y II) y de maduros resultaron similares en ambas zonas (ZCNO: 52,6 % y 47,3 %; ZE: 58,7 % y 41,2 %, respectivamente) (Fig. 29f, g).

Tabla 22. Promedio (Prom), desvío estándar (D.E.), valores mínimo (Mín) y máximo (Máx) correspondientes al largo de tronco y largo de gónada de los estadios de madurez de *Fritillaria borealis*. Para los estadios III y IV también se incluyen medidas resumen del ancho de gónada.

Estadio	Largo de tronco (mm)					Largo de gónada (mm)					Ancho de gónada (mm)				
	N	Prom	D.E.	Mín	Máx	N	Prom	D.E.	Mín	Máx	N	Prom	D.E.	Mín	Máx
I	452	0,37	0,12	0,11	0,68	450	0,11	0,05	0,01	0,26	...	...	...	...	...
II	217	0,62	0,13	0,31	1,01	217	0,25	0,07	0,09	0,45	...	...	...	...	...
III	114	0,8	0,14	0,52	1,18	114	0,38	0,09	0,18	0,59	112	0,28	0,1	0,1	0,55
IV	130	0,75	0,13	0,45	1,18	130	0,35	0,08	0,17	0,6	117	0,25	0,08	0,1	0,47

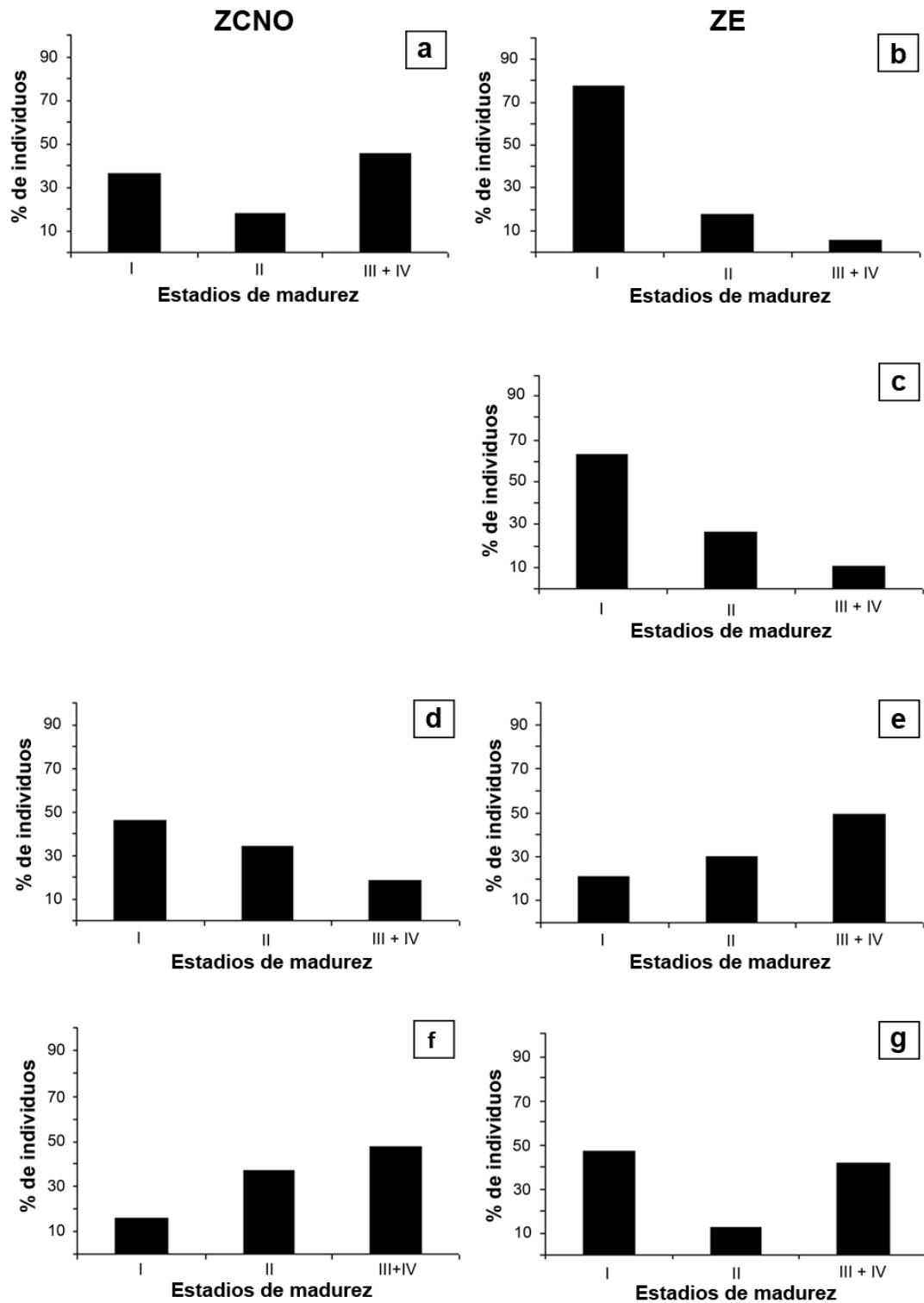


Figura 29. Porcentaje de juveniles (I y II) e individuos maduros (III + IV) de *Fritillaria borealis* en la zona costera noroeste (ZCNO) (columna izquierda) y en la zona externa (ZE) (columna derecha) de Bahía Ushuaia durante verano (a, b), otoño (c), invierno (d, e) y primavera (f, g).

La talla (medida como largo de tronco) de los estadios de madurez de *F. borealis* varió de acuerdo a la época del año. En ambas zonas, los juveniles (I y II) mostraron tallas significativamente menores en verano. Este patrón también se observó en el caso de los maduros (III y IV). Sin embargo, dado el escaso número de individuos maduros hallados durante verano en la ZE, estas diferencias sólo pudieron corroborarse estadísticamente en la ZCNO (Figs. 30 y 31).

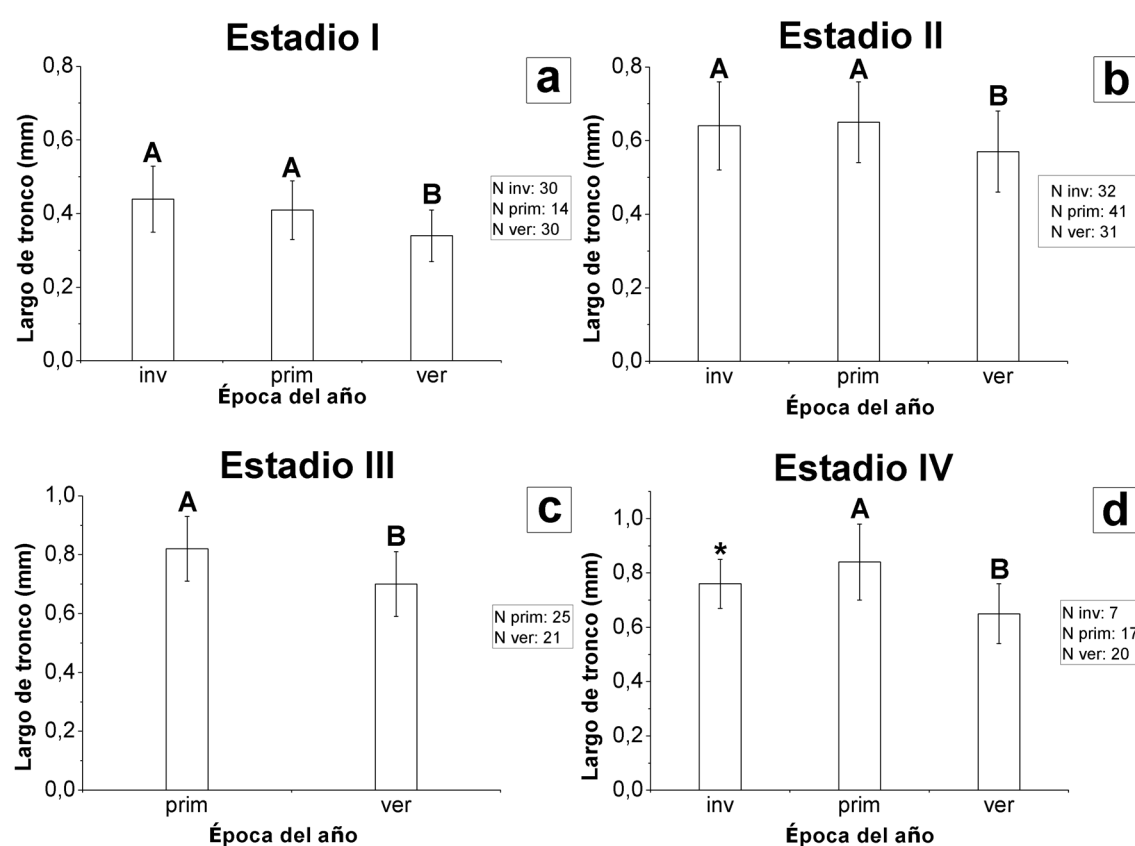


Figura 30. Variación estacional de la talla media $\pm$ desvío estándar de los estadios de madurez de *Fritillaria borealis* en la zona costera noroeste. a-b, estadios juveniles; c-d, estadios maduros. Para cada estadio se muestran los resultados del ANOVA y del test de comparaciones múltiples. Valor p de $F_{ANOVA} < 0,001$; excepto en el caso del estadio II ($p = 0,01$). Medias con una letra en común no difieren significativamente ($p > 0,05$). *Datos no incluidos en el análisis estadístico debido a bajo N.

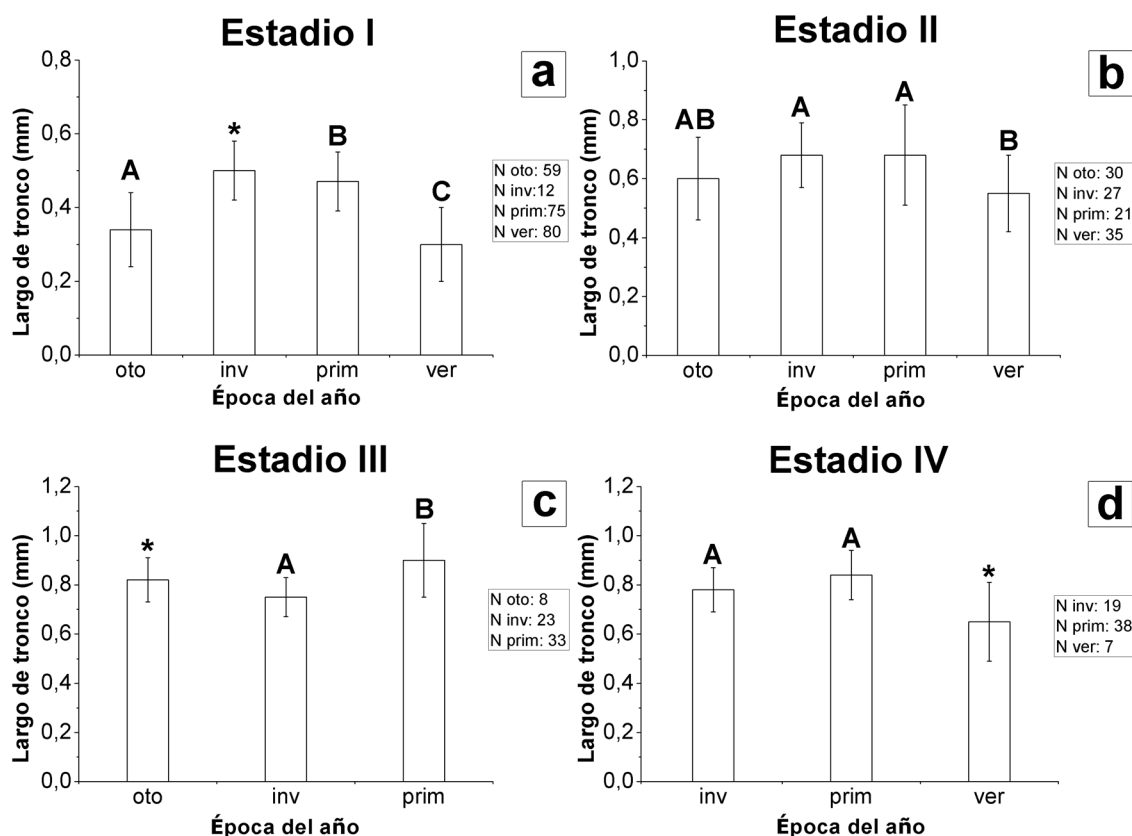


Figura 31. Variación estacional de la talla media $\pm$ desvío estándar de los estadios de madurez de *Fritillaria borealis* en la zona externa. Para cada estadio se muestran los resultados del ANOVA y del test de comparaciones múltiples. Valor p de $F_{ANOVA} < 0,001$; excepto en el caso del estadio IV ($p = 0,15$). Medias con una letra en común no difieren significativamente ($p > 0,05$).
*Datos no incluidos en el análisis estadístico debido a bajo N.

Al comparar los datos de talla a nivel de zonas de estudio, la talla media de los estadios de madurez de *F. borealis* resultó, en general, levemente mayor en la ZE; siendo esta diferencia significativa sólo en el caso del estadio III (Tabla 23). Por otro lado, el desarrollo gonadal (medido como largo de gónada) mostró diferencias significativas entre zonas sólo en el caso de los juveniles I; siendo su largo gonadal levemente mayor en la ZCNO (Fig. 32).

Tabla 23. Talla media (medida como largo de tronco) $\pm$ desvío estándar (DE) de los estadios de madurez de *Fritillaria borealis* en la zonas costera noroeste (ZCNO) y externa (ZE) de Bahía Ushuaia. Se indica el valor p de F_{ANOVA} ; destacando en negrita aquellos $< 0,05$.

Estadio	ZCNO	DE	ZE	DE	Valor p
I	0,37	0,09	0,39	0,12	0,1831
II	0,62	0,13	0,63	0,15	0,77
III	0,81	0,12	0,9	0,16	0,0121
IV	0,79	0,13	0,77	0,12	0,4512

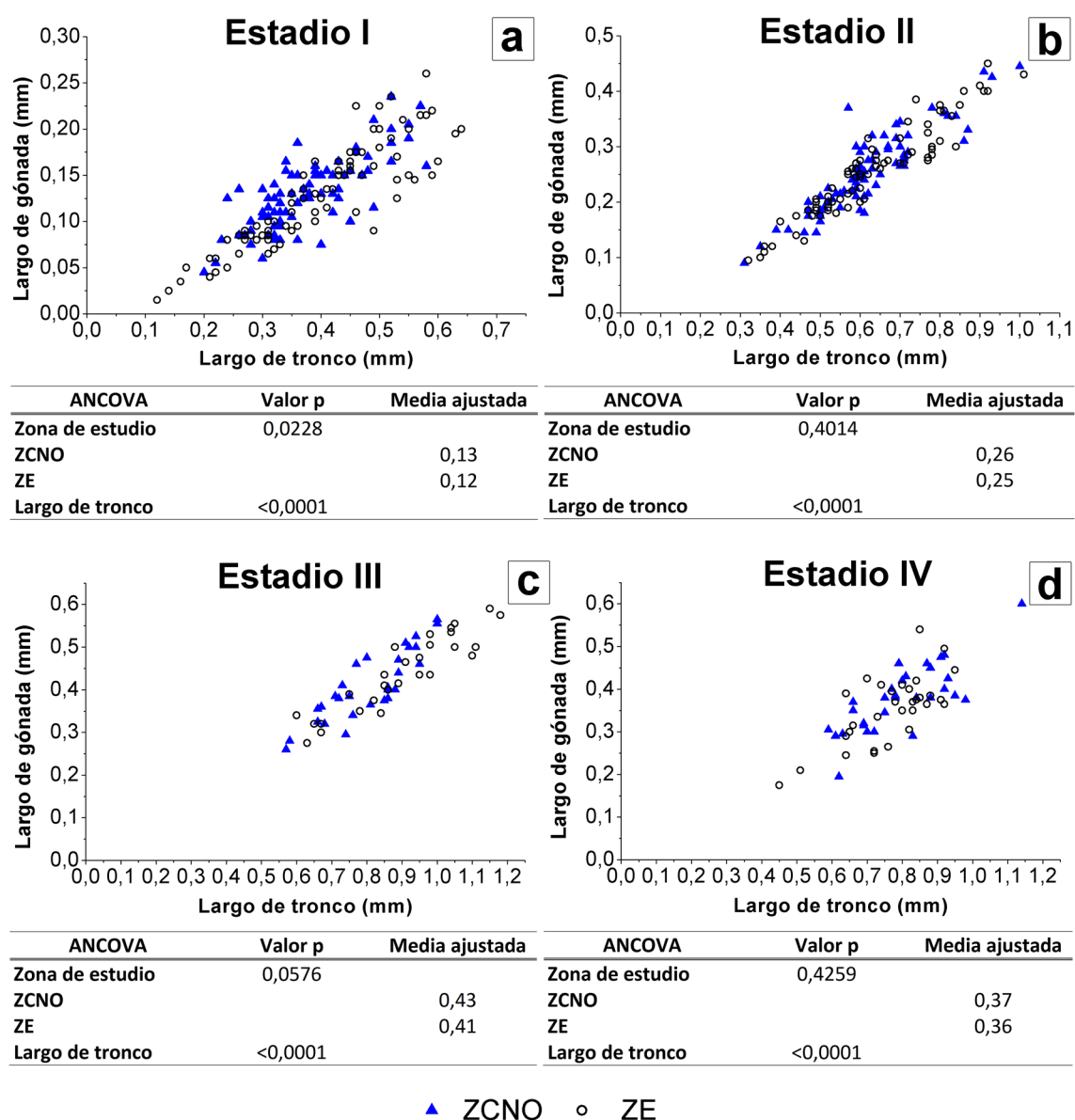


Figura 32. Variación estacional del largo de gónada de los estadios de madurez de *Fritillaria borealis* en relación al largo de tronco en las zonas costera noroeste (ZCNO) y externa (ZE) de Bahía Ushuaia. Para cada estadio se muestran los resultados del ANCOVA.

4.4. DISCUSIÓN

4.4.1. Aspectos de las estrategias de vida de los copépodos *Eurytemora americana* y *Drepanopus forcipatus*

El copépodo *E. americana* habita diversos estuarios del hemisferio norte (Kos, 1977). Sus poblaciones se desarrollan en aguas de temperaturas frías a intermedias y salinidades intermedias (Avent, 1998). Se ha sugerido que, en ese hemisferio, el ciclo de vida de esta especie podría incluir la producción de huevos de dormancia (Marcus, 1984) como ocurre con su congénere *E. affinis*. Este tipo de estrategia ha sido demostrada para *E. americana* en latitudes templadas del hemisferio sur (Estuario de Bahía Blanca, EBB) donde su ciclo de vida ha sido profundamente estudiado (Hoffmeyer, 1994; Hoffmeyer *et al.*, 2000; Berasategui *et al.*, 2009). Durante invierno-inicio de primavera, mientras las condiciones ambientales son favorables (temperaturas < 7-12°C, salinidades entre 32-37 y valores de clorofila-*a* > 8,07 µg.L⁻¹), las hembras de *E. americana* producen huevos normales con una alta tasa de eclosión. Cuando las condiciones se vuelven desfavorables (temperaturas > 12°C y hasta 14-15°C y menos alimento disponible), las hembras comienzan a producir huevos diapáusicos. En primavera-verano, la especie no se encuentra en la columna de agua; permaneciendo bajo la forma de huevos de dormancia en los sedimentos de fondo hasta que las condiciones favorables se restituyen (Berasategui *et al.*, 2009). Contrariamente, los datos obtenidos mensualmente en la costa de Bahía Ushuaia entre abril 2006 y febrero 2008 indicarían que allí *E. americana* representa un componente permanente del plancton. Asimismo, la coexistencia de hembras ovígeras y estadios

copepodito a lo largo del ciclo estacional completo sugiere que esta población es capaz de mantenerse sólo a partir de huevos normales.

En Bahía Ushuaia, los picos de abundancia de los copepoditos de *E. americana* estuvieron asociados con las mayores temperaturas y frecuentemente también coincidieron con incrementos en la concentración de clorofila-*a*. En el EBB, la abundancia de sus estadios de desarrollo se correlaciona positivamente con la clorofila-*a*. No obstante, allí se verifica una correlación negativa con la temperatura (Hoffmeyer *et al.*, 2009). En relación a esto, cabe destacar que el rango de temperatura favorable para el desarrollo de la especie en el EBB durante invierno-primavera coincide aproximadamente con el rango anual de temperatura en Bahía Ushuaia ($\approx 5\text{-}12^{\circ}\text{C}$). Por lo tanto, si bien las condiciones ambientales en este ecosistema de altas latitudes serían aptas para *E. americana* a lo largo de todo el ciclo anual (debido, al menos en parte, a las menores temperaturas y su rango de variación más estrecho), los resultados de este capítulo indican que la especie alcanza un mayor desarrollo poblacional en los meses cálidos cuando también existe una mayor disponibilidad de alimento fitoplanctónico. Dado que se encontraron hembras ovígeras a lo largo de todo el año, esto podría asociarse a un aumento de la producción de huevos y/o a un mayor reclutamiento de sus estadios larvales durante dichos meses.

Los patrones de variación de la abundancia de los adultos y los estadios copepodito de *E. americana* difirieron notablemente entre años. El ciclo anual 2007-08 se caracterizó por un mayor porcentaje de adultos asociado principalmente a una disminución en la abundancia de copepoditos. La ocurrencia de menores temperaturas así como de menores valores de biomasa fitoplanctónica en 2007 (con un máximo

primaveral de clorofila-*a* casi dos veces menor que el registrado en 2006) pudo haber tenido un impacto negativo sobre el reclutamiento de esta especie. El extraordinario pico de abundancia de *E. americana* registrado en febrero de 2008 (32.094 ind.m⁻³) siguiendo un segundo pico en la concentración de clorofila-*a*, sugiere la existencia de mecanismos que permiten un incremento rápido de la tasa de reclutamiento bajo condiciones ambientales óptimas. En relación a esto, en otras poblaciones de este copépodo, se han observado un aumento del número de huevos por puesta y de la tasa de eclosión de los mismos (Berasategui *et al.*, 2009).

En cuanto a *D. forcipatus*, en coincidencia con los reportes realizados para las poblaciones de plataforma patagónica austral (Antacli *et al.*, 2014), la temperatura y la disponibilidad de alimento fitoplanctónico constituyen dos principales moduladores de su dinámica poblacional en Bahía Ushuaia. La dominancia de estadios copepodito tempranos (I-II) en primavera-verano tardío evidenció que esta especie presenta un pico de actividad reproductiva durante dicho periodo. Asimismo, la coexistencia de copepoditos I-III y, aunque en baja abundancia, de adultos durante invierno sugiere que, en el sector interno del Canal Beagle, *D. forcipatus* exhibe cierto nivel de reproducción aún bajo condiciones ambientales poco favorables (clorofila-*a* < 0,1 µg.L⁻¹, temperatura < 5°C). Considerando esto como así también la ausencia de reservas lipídicas en los estadios copepodito, esta población no hibernaría. Aunque la dieta de *D. forcipatus* consiste preferentemente de diatomeas y dinoflagelados, se ha reportado que en condiciones de alimento sub-óptimo es capaz de consumir de forma oportunista partículas ultra- y nanoplanctónicas (< 10 µm) (Antacli *et al.*, 2014). Este consumo de fuentes de alimento alternativas podría permitirle mantener la

reproducción en la zona externa de Bahía Ushuaia durante el periodo invernal, cuando, según Almandoz *et al.* (2011), pequeños fitoflagelados (2-15 μm) dominan las aguas del canal.

El comienzo de la diapausa ontogenética en los copépodos frecuentemente esta acompañado por el descenso de los copepoditos avanzados hacia zonas más profundas de la columna de agua (Varpe, 2012). En el Canal Beagle, este comportamiento podría estar limitado por la escasa profundidad como también ocurriría en aguas de plataforma (Sabatini, 2008). Sin embargo, es sabido que la metodología de muestreo empleada en este estudio (arrastre vertical fondo-superficie) tiende a subestimar los estratos más profundos donde podrían encontrarse los copepoditos diapáusicos. Considerando esto, la aparente ausencia de hibernación en la población de *D. forcipatus* del canal debería ser corroborada mediante la implementación de muestreos estratificados de toda la columna de agua; garantizando, de este modo, una buena representación de la población.

El análisis estacional de la talla de *E. americana* y *D. forcipatus* mostró, como patrón general, que sus estadios de desarrollo alcanzan un mayor tamaño durante invierno tardío- mediados de primavera; en coincidencia con el bloom fitoplanctónico. Estas mayores tallas probablemente estén reflejando mejores condiciones alimenticias en la bahía como se ha demostrado experimentalmente para otras especies de copépodos (Breteler y Gonzalez, 1988). La disminución de la talla en generaciones posteriores (verano) podría asociarse al efecto positivo del incremento de la temperatura sobre las tasas de crecimiento y de muda (Hirst y Bunker, 2003); sumado al declive del bloom fitoplanctónico hacia finales de la primavera.

La comparación de las medidas del largo de prosoma de las hembras adultas de *E. americana* con medidas reportadas para este estadio en el EBB (Berasategui *et al.*, 2009), indicaría que las mismas presentan tallas levemente mayores en la población del canal (Bahía Ushuaia: $0,86 \pm 0,05$ - $1,12 \pm 0,08$ mm; EBB: $0,67 \pm 0,012$ - $1,14 \pm 0,009$ mm). En Bahía Ushuaia, las hembras con tallas cercanas al límite inferior del rango se encontraron durante otoño-invierno. En el EBB, estas hembras pequeñas también se encuentran en condiciones ambientales desfavorables (septiembre-octubre) pero su presencia esta claramente ligada a la producción de huevos de diapausa (Berasategui *et al.*, 2009). En ambos casos, las hembras de gran tamaño coinciden con el periodo de máxima concentración de alimento fitoplanctónico.

Las medidas de talla de los adultos de *D. forcipatus* presentadas en esta tesis corresponden principalmente a ejemplares recolectados en abril de 2006. La comparación de los datos de largo de prosoma de hembras adultas con aquellos reportados para este estadio durante marzo en aguas de plataforma aledañas a la desembocadura del Canal Beagle (Sabatini, 2008), indicaría que las hembras del canal presentan menores tallas (Canal Beagle: 0,7-1,11 mm; plataforma austral: 0,75-1,32 mm). La presencia de menores tallas en la población del canal también se constató al comparar los datos del largo total de copepoditos avanzados obtenidos en esta tesis con aquellos reportados por Antacli *et al.* (2010). En cambio, los estadios tempranos (I-II) fueron más grandes en el canal lo cual podría atribuirse al sesgo introducido por el uso de la malla de 200 μ m.

Hasta el momento sólo se discutieron los efectos reguladores de la temperatura y de la disponibilidad de alimento (control bottom-up) sobre los patrones

temporales de la abundancia y la talla de ambos copépodos. Sin embargo, el frecuente sesgo observado en la relación de sexos de *E. americana* (con una abundancia de machos muy superior a la de hembras en la mayoría de los meses estudiados) podría indicar la existencia de una regulación top-down sobre esta especie. Las hembras de *E. americana* presentaron un mayor tamaño que los machos y la mayoría de ellas se encontraban llevando puestas. Estas características, como ha sido reportado para las hembras ovígeras de *E. affinis* (Mahjoub *et al.*, 2011), las harían más susceptibles frente a predadores visuales, tales como la sardina *Sprattus fuegensis*, una especie muy abundante en aguas del canal (Hansen, 1999). De modo similar, la existencia de una mayor presión de predación sobre estadios de desarrollo avanzados de *D. forcipatus* también podría contribuir a explicar las bajas abundancias de CV y adultos observadas en esta tesis.

4.4.2. Aspectos de la estrategia de vida de la apendicularia *Fritillaria borealis*

El desacople hallado en la estructura poblacional y en el patrón estacional de abundancias de *F. borealis* entre las zonas costera noroeste y externa de Bahía Ushuaia sugiere la existencia de dos diferentes subpoblaciones asociadas a las características ambientales particulares de cada una de las mismas. Debido a su escasa profundidad, la presencia de densos bosques de macroalgas (*Macrocystis pyrifera*) en la zona costera podría contribuir a la retención del zooplancton. Las variables ambientales consideradas en esta tesis, temperatura, salinidad y clorofila-*a*, mostraron un fuerte patrón estacional. Sin embargo, las diferencias detectadas entre zonas de estudio resultaron menos importantes. La ZCNO presentó, en general, menores salinidades y mayores temperaturas que la ZE. Estas diferencias se explicarían principalmente por el

mayor aporte de aguas continentales sobre la franja costera. La relación de los valores de clorofila-*a* entre zonas varió de acuerdo a la época del año.

El porcentaje de juveniles (I y II) fue mayor en la ZE, excepto en invierno, cuando su porcentaje fue superior en la ZCNO; coincidiendo con valores de clorofila-*a* marcadamente mayores en esta zona. Esto último podría atribuirse a un mayor reclutamiento de *F. borealis* en ambientes donde el alimento (fitoplancton) resulta más abundante. En relación a esto, las mayores abundancias de *F. borealis* en primavera-verano posiblemente estén reflejando su respuesta poblacional al bloom fitoplanctónico de fines de invierno/inicio de primavera. Esta regulación de tipo bottom-up ha sido reportada en otras poblaciones de apendicularias (Båmstedt *et al.*, 2005).

Además de los procesos de regulación bottom-up anteriormente mencionados, las poblaciones de apendicularias pueden estar sujetas a una regulación top-down. Estudios en mesocosmos han demostrado que los copépodos calanoideos pueden alimentarse de huevos y juveniles de apendicularias; constatándose una relación inversa entre las abundancias de estos dos grupos (Sommer *et al.*, 2003; Stibor *et al.*, 2004). Las observaciones realizadas durante el ciclo estacional 2012 a partir de las muestras recolectadas con la red de 200 µm de poro, mostraron que las abundancias de copépodos calanoideos fueron, en general, muy inferiores a las de *F. borealis* (Capítulo III, esta tesis), lo cual sugiere una baja presión de predación al menos por parte de este grupo. Sin embargo, no es posible descartar la existencia de predación por larvas de peces y otros zoopláncteres de mayor tamaño (Capitanio *et al.*, 1997; 2005; Purcell *et al.*, 2005) que no fueron considerados en esta tesis.

Los datos de talla de *F. borealis* no mostraron un patrón claro en relación a las zonas de estudio. En cambio, en una escala temporal, se observaron individuos de menor tamaño en verano; sugiriendo que durante esta época sus generaciones maduran más rápidamente. Si bien entre fines de invierno y primavera se registraron concentraciones hasta varias veces superiores de clorofila-*a*, los valores de temperatura en ese periodo fueron entre 2 y 4°C inferiores a los registrados en verano. Estos resultados estarían reflejando el fuerte efecto positivo de la temperatura sobre la tasa de crecimiento y el tiempo generacional (*i.e.*, tiempo desde la producción de huevos hasta el desove) de estos organismos (Lombard *et al.*, 2009a, b). Dado que la fecundidad se relaciona estrechamente con el tamaño de las apendicularias (Deibel y Lowen, 2011), la producción de huevos sería más alta en invierno tardío-primavera cuando se encuentran los individuos de mayor tamaño.

La clasificación de estadios de madurez empleada en esta tesis presenta algunas modificaciones respecto de la propuesta por Wyatt (1973). Por ejemplo, los individuos con el ovario maduro y aquellos con ambas gónadas descargadas antes clasificados como III y IV, respectivamente, se presentaron de forma conjunta en el estadio IV. Dada la corta duración de esta última etapa de la madurez y considerando que la gran fragilidad de los individuos totalmente maduros dificulta su cuantificación en las muestras, la redefinición de los estadios aquí propuesta podría resultar más representativa del estado de madurez de las poblaciones de *F. borealis*.

El gran solapamiento de tallas observado entre los juveniles II y los individuos maduros (III y IV) indicaría que la talla (medida como largo del tronco) no es un buen indicador de madurez en estas etapas avanzadas del desarrollo. Al madurar el

testículo, la gónada experimenta un notable crecimiento en ancho, por lo cual, esta medida podría resultar un mejor indicador de madurez. Los individuos en el último estadio de madurez (IV) presentaron una talla media menor que la observada en individuos con un estado de madurez previo (III). En la apendicularia *Oikopleura dioica*, el tronco es lentamente reabsorbido durante el proceso de maduración; produciéndose, hacia el término de su ciclo de vida, autólisis de células oikoplásticas y digestivas. El material reabsorbido sería invertido en la maduración de las gónadas (Lombard *et al.*, 2009a). Este proceso descrito en *O. dioica* podría ser compatible con nuestras observaciones en los individuos maduros de *F. borealis*.

Capítulo V



Conclusiones generales y perspectivas a futuro

En virtud de los resultados obtenidos en esta tesis a partir del análisis de muestras de plancton y datos ambientales recolectados en Bahía Ushuaia (Canal Beagle) durante los periodos 2006-08 y 2012, se concluye que:

1- A partir de las muestras recolectadas mensualmente entre marzo 2006 y febrero 2008, se estudió por primera vez la sucesión anual del mesozooplancton en el Canal Beagle y en particular, en Bahía Ushuaia, un ecosistema sometido a múltiples presiones antrópicas. Los atributos de la comunidad mesozooplanctónica (*i.e.* composición y estructura) y la sucesión anual de taxa reflejaron las condiciones ambientales particulares de cada zona de estudio. La zona costera noroeste de Bahía Ushuaia estuvo dominada por especies eurihalinas y generalistas, tales como *Eurytemora americana*, *Acartia tonsa* y *Podon leuckarti*. En cambio, la zona externa de la bahía, bajo la influencia directa de aguas del Canal Beagle, estuvo dominada por *Drepanopus forcipatus* y *Ctenocalanus citer*, especies comúnmente halladas en áreas subantárticas. Estos resultados fueron consistentes con los reportes de estudios previos realizados en el canal.

2- En ambas zonas de estudio, la sucesión del mesozooplancton estuvo modulada por la marcada estacionalidad del ambiente. En la zona externa, se observó un patrón de sucesión claro y fuertemente asociado con la disponibilidad de fitoplancton durante los dos años de estudio. La dominancia de meroplancton durante invierno tardío-primavera en coincidencia con el bloom fitoplanctónico; junto con la sincronización observada entre los máximos larvales de ciertos taxa meroplanctónicos y los picos de clorofila-*a*,

evidenciaron la existencia de un fuerte acoplamiento bento-pelágico en el Canal Beagle.

3- A partir de las muestras recolectadas en 2006-08, se estudió la dinámica poblacional de *E. americana* y *D. forcipatus*. Si bien este análisis debió centrarse en los copepoditos III-V y adultos debido al sesgo introducido por el uso de una red de 200 μm de poro, fue posible obtener, por primera vez, información sobre las estrategias de vida de estas especies en el Canal Beagle.

4- La estrategia del ciclo de vida de *E. americana* difirió notablemente de aquella reportada para latitudes templadas de Argentina (Estuario de Bahía Blanca), donde esta especie presenta un único pulso planctónico en invierno-primavera. En Bahía Ushuaia, *E. americana* se encontró en la columna de agua a lo largo del ciclo anual completo. La coexistencia de hembras ovígeras y primeros estadios copepodito sugiere que esta población es capaz de mantenerse mediante la producción de huevos normales.

5- La dominancia de estadios copepodito III y estadios tempranos I-II de *D. forcipatus* durante primavera-verano evidenció que esta especie presenta un pico de actividad reproductiva durante dicho periodo. Asimismo, la coexistencia de copepoditos y adultos en otoño-invierno junto con la ausencia de reservas lipídicas en los ejemplares analizados sugiere que esta población no hiberna y continúa reproduciéndose, en cierta medida, bajo condiciones ambientales menos favorables. No obstante, estos resultados deberían ser corroborados mediante muestreos estratificados de la columna de agua.

6- En base a las observaciones realizadas sobre ejemplares de *Fritillaria borealis* recolectados en 2012 se distinguieron cuatro estadios de madurez: I) gónada indiferenciada, II) testículo y ovario diferenciado, III) testículo expandido, IV) testículo descargado, ovario expandido. Esta clasificación, con algunas modificaciones respecto de la originalmente propuesta para la especie, podría resultar más representativa del estado de madurez de las poblaciones de *F. borealis*.

7- El desacople hallado en la estructura de estadios de madurez de *F. borealis* entre las zonas costera noroeste y externa de Bahía Ushuaia sugiere la existencia de dos diferentes subpoblaciones asociadas a las características ambientales particulares de cada una de las mismas (dilución salina, disponibilidad de fitoplancton, predadores, etc.).

8- En 2012, Bahía Ushuaia estuvo dominada por especies capaces de consumir eficientemente micro- y nanopartículas de alimento (e.g. *F. borealis*, *Oithona similis*, *Oncaea curvata*, *Podon leuckarti* y *Evadne nordmanni*). Como indican los valores relativamente altos de clorofila-*a* ($< 20 \mu\text{m}$), esto podría asociarse a un cambio en la oferta trófica con un aumento de la disponibilidad de nano- y picoplancton.

9- La dominancia de pequeñas especies mesozooplancónicas junto con la escasa abundancia de los copépodos calanoideos *D. forcipatus*, *E. americana* y *Acartia tonsa* durante 2012 contrastaron fuertemente con los reportes de estudios realizados en 2004-05 (Biancalana, 2008; Biancalana *et al.*, 2014) y en

2006-07 (Capítulo II, esta tesis). Estas diferencias podrían atribuirse al efecto de la variabilidad interanual natural de las condiciones ambientales sobre las poblaciones de especies planctónicas. Sin embargo, considerando la contaminación crónica en la bahía, estas diferencias también podrían estar reflejando los efectos directos del enriquecimiento en nutrientes antropogénicos sobre la disponibilidad y composición del fitoplancton y sus consecuencias sobre los consumidores planctónicos. En tal sentido, las características de las asociaciones mesozooplanctónicas halladas en Bahía Ushuaia durante 2012 resultaron consistentes con las tendencias a largo plazo observadas en ecosistemas eutrofizados de latitudes altas y templadas.

10- Tanto en 2006-08 como en 2012, los sitios de muestreo costeros presentaron abundancias mesozooplanctónicas e índices de diversidad bajos en comparación con los sitios localizados en la boca de la bahía. Estos patrones en la abundancia y diversidad del mesozooplancton podrían estar asociados al efecto de dilución en la costa pero también al desarrollo de condiciones ambientales estresantes debido a la presencia de contaminantes tóxicos, tales como metales pesados e hidrocarburos. Esto último se ve sustentado por las importantes variaciones año a año en la sucesión del mesozooplancton costero observadas durante 2006-08. Lamentablemente, dado que en esta tesis no se efectuaron mediciones *in situ* de contaminantes, no fue posible establecer una relación causal entre los patrones del mesozooplancton y sus concentraciones en la bahía. A fin de complementar y esclarecer estos resultados, se recomienda la realización de estudios experimentales (a campo y/o en el

laboratorio) que permitan evaluar los efectos de factores ambientales y antrópicos sobre las principales especies mesozooplanctónicas del área. La predación como principal regulación top-down no puede ser desestimada y también debería ser evaluada.

➤ En 2014, como resultado de la causa judicial iniciada por organizaciones no gubernamentales y vecinos de la ciudad de Ushuaia, se emitió un fallo que estableció la reparación y puesta en funcionamiento del sistema cloacal (hasta entonces en desuso), su ampliación y el saneamiento de Bahía Encerrada. A mediados del 2016 comenzó a funcionar la antigua red cloacal que comprende aproximadamente la mitad de la ciudad. Los efluentes cloacales son pre-tratados y enviados a un emisario submarino ubicado en la cabecera del aeropuerto. Sin embargo, en varios sectores de la ciudad este sistema no funciona correctamente; mientras que otros carecen aún de conexión a la red, por lo cual siguen ocurriendo vertidos clandestinos. El monitoreo frecuente de las comunidades planctónicas de Bahía Ushuaia resulta indispensable para evaluar las respuestas del ecosistema ante las obras de mitigación y saneamiento que se han puesto en marcha. En tal sentido, los datos proporcionados por esta tesis constituyen una importante línea de base. Dicho monitoreo permitiría, asimismo, determinar si los hallazgos realizados en 2012 representan o no una tendencia de cambio en el régimen del ecosistema asociada a la contaminación crónica que ha estado padeciendo el área.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adami, M. L. & Gordillo, S. (1999). Structure and dynamics of the biota associated with *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta) from the Beagle Channel, Tierra del Fuego. *Scientia Marina*, 63(1), 183-191.

Aguirre, G. E., Capitanio, F. L., Lovrich, G. A. & Esnal, G. B. (2012). Seasonal variability of metazooplankton in coastal sub-Antarctic waters (Beagle Channel). *Marine Biology Research*, 8(4), 341-353.

Almandoz, G. O., Hernando, M. P., Ferreyra, G. A., Schloss, I. R. & Ferrario, M. E. (2011). Seasonal phytoplankton dynamics in extreme southern South America (Beagle Channel, Argentina). *Journal of Sea Research*, 66(2), 47-57.

Amin, O. A. (1995). Toxicidad para invertebrados marinos de algunos metales pesados detectados en la zona costera próxima a Ushuaia, Tierra del Fuego. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires.

Amin, O. A. & Comoglio, L. (2002). Toxicidad del petróleo diesel en el primer estadio larval de la centolla (*Lithodes santolla*) y del centellón (*Paralomis granulosa*). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 37(2), 139-144.

Amin, O. A. & Comoglio, L. (2010). Effects of copper on the physiological responses of the commercial crab *Lithodes santolla* (Decapoda: Anomura) larvae. *Scientia Marina*, 74(2), 215-221.

Amin, O., Comoglio, L., Spetter, C., Duarte, C., Asteasuain, R., Freije, R. H. & Marcovecchio, J. (2011). Assessment of land influence on a high-latitude marine

coastal system: Tierra del Fuego, southernmost Argentina. *Environmental Monitoring and Assessment*, 175, 63-73.

Amin, O. A., Ferrer, L. & Marcovecchio, J. (1996). Heavy metal concentrations in littorals sediments from the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Environmental Monitoring and Assesment*, 41(3), 219-231.

Antaclí, J. C., Hernández, D. & Sabatini, M. E. (2010). Estimating copepods' abundance with paired nets: Implications of mesh size for population studies. *Journal of Sea Research*, 63(1), 71-77.

Antaclí, J. C., Sabatini, M. E., Silva, R. I., Hernández, D. R., Jaureguizar, A. J. & Akselman, R. (2014). Feeding and reproductive activity of the copepods *Drepanopus forcipatus* and *Calanus australis* during late summer on the southern Patagonian shelf (Argentina, 47°-55° S). *Brazilian Journal of Oceanography*, 62(4), 295-314.

Avent, S. R. (1998). Distribution of *Eurytemora americana* (Crustacea, Copepoda) in the Duwamish River Estuary, Washington. Report of Project results, School of Oceanography, University of Washington, USA.

Balestrini, C., Manzella, G. & Lovrich, G. A. (1998). Simulación de corrientes en el Canal Beagle y Bahía Ushuaia, mediante un modelo bidimensional. Servicio de Hidrografía Naval, Departamento de Oceanografía, Informe Técnico, 98, 1-58.

Balestrini, C., Vinuesa, J. H., Lovrich, G. A., Mattenet, C. E., Cantú, C. E. & Medina, P. V. (1990). Estudio de las corrientes marinas en los alrededores de la Península Ushuaia. CADIC, Comunicación Científica Nº 10, 1-33.

Båmstedt, U., Fyhn, H. J., Martinussen, M. B., Mjaavatten, O. & Grahl-Nielsen, O. (2005). Seasonal distribution, diversity and biochemical composition of appendicularians in Norwegian fjords. En: Gorsky, G., Youngbluth, M. J., Deibel, D. (eds.). *Response of Marine Ecosystems to Global Change: Ecological Impact of Appendicularians*. Contemporary Publishing International, París, pp. 227-254.

Barría de Cao, M. S., Abbate, M. L., Pettigrosso, R. E. & Hoffmeyer, M. S. (2013). The planktonic ciliate community and its relationship with the environmental conditions and water quality in two bays of the Beagle Channel, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(7), 1753-1760.

Barry, J. P. & Dayton, P. K. (1991). Physical heterogeneity and the organization of marine communities. En: Kolasa, J., Pickett, S. T. (eds.). *Ecological heterogeneity*. Springer, New York, pp. 270-320.

Bax, N., Williamson, A., Agüero, M., Gonzalez, E. & Geeves, W. (2003). Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Marine Policy*, 27(4), 313-323.

Bellas, J. & Thor, P. (2007). Effects of selected PAHs on reproduction and survival of the calanoid copepod *Acartia tonsa*. *Ecotoxicology*, 16(6), 465-474.

Berasategui, A. A., Biancalana, F., Fricke, A., Fernandez-Severini, M. D., Ubrig, R., Dutto, M. S., Marcovecchio, J., Calliari, D. & Hoffmeyer, M. S. (2017). The impact of sewage effluents on the fecundity and survival of *Eurytemora americana* in an eutrophic estuary of Argentina. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.08.034>

Berasategui, A. A., Hoffmeyer, M. S., Biancalana, F., Severini, M. F. & Menendez, M. C. (2009). Temporal variation in abundance and fecundity of the invading copepod *Eurytemora americana* in Bahía Blanca Estuary during an unusual year. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85(1), 82-88.

Beyrend-Dur, D., Souissi, S., Devreker, D., Winkler, G. & Hwang, J. S. (2009). Life cycle traits of two transatlantic populations of *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida): salinity effects. *Journal of Plankton Research*, 31(7), 713-728.

Biancalana, F. (2008). Dinámica del mesozooplancton y su regulación ambiental en las bahías Ushuaia y Golondrina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.

Biancalana, F., Barría de Cao, M. S. & Hoffmeyer, M. S. (2007). Micro and mesozooplankton composition during winter in Ushuaia and Golondrina bays (Beagle Channel, Argentina). *Brazilian Journal of Oceanography*, 55(2), 83-95.

Biancalana, F., Diodato, S. L. & Hoffmeyer, M. S. (2012b). Seasonal and spatial variation of mesozooplankton biomass in Ushuaia and Golondrina bays (Beagle Channel, Argentina). *Brazilian Journal of Oceanography*, 60(1), 99-106.

Biancalana, F., Dutto, M. S., Berasategui, A. A., Kopprio, G. & Hoffmeyer, M. S. (2014). Mesozooplankton assemblages and their relationship with environmental variables: a study case in a disturbed bay (Beagle Channel, Argentina). *Environmental Monitoring and Assessment*, 186(12), 8629-8647.

Biancalana, F., Menéndez, M. C., Berasategui, A. A., Fernández-Severini, M. D. & Hoffmeyer, M. S. (2012a). Sewage pollution effects on mesozooplankton structure in a shallow temperate estuary. *Environmental Monitoring and Assessment*, 184(6), 3901-3913.

Biancalana, F. & Torres, A. I. (2011). Variations of mesozooplankton composition in a eutrophicated semi-enclosed system (Encerrada Bay, Tierra del Fuego, Argentina). *Brazilian Journal of Oceanography*, 59(2), 195-199.

Bianchi, F., Acri, F., Aubry, F. B., Berton, A., Boldrin, A., Camatti, E., Cassin, D. & Comaschi, A. (2003). Can plankton communities be considered as bio-indicators of water quality in the Lagoon of Venice?. *Marine Pollution Bulletin*, 46(8), 964-971.

Boltovskoy, D. (1981). Características biológicas del Atlántico Sudoccidental. En: Boltovskoy, D. (Ed.). *Atlas del zooplancton de Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, pp. 239-248.

Boltovskoy, D. 1999. *South Atlantic Zooplankton*. Leiden, Backhuys Publishers, Leiden, 1706 pp.

Bradford, J. M., Ohman, M. D. & Jillett, J. B. (1988). Larval morphology and development of *Neocalanus tonsus*, *Calanoides macrocarinatus*, and *Calanus australis* (Copepoda: Calanoida) in the laboratory. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 22, 301-320.

Breteler, W. K. & Gonzalez, S. R. (1988). Influence of temperature and food concentration on body size, weight and lipid content of two calanoid copepod species. *Hydrobiologia*, 167(1), 201-210.

Calbet, A., Garrido, S., Saiz, E., Alcaraz, M. & Duarte, C. M. (2001). Annual zooplankton succession in coastal NW Mediterranean waters: the importance of the smaller size fractions. *Journal of Plankton Research*, 23(3), 319-331.

Calliari, D., Borg, M. C. A., Thor, P., Gorokhova, E. & Tiselius, P. (2008). Instantaneous salinity reductions affect the survival and feeding rates of the co-occurring copepods *Acartia tonsa* Dana and *A. clausi* Giesbrecht differently. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 362(1), 18-25.

Capitanio, F. L., Pájaro, M. & Esnal, G. B. (1997). Appendicularians in the diet of anchovy *Engraulis anchoita* in the Argentine Sea. *Scientia Marina*, 61(1), 9-15.

Capitanio, F. L., Pájaro, M. & Esnal, G. B. (2005). Appendicularians: an important food supply for the Argentine anchovy *Engraulis anchoita* in coastal waters. *Journal of Applied Ichthyology*, 21(5), 414-419.

Capriulo, G. M., Smith, G., Troy, R., Wikfors, G. H., Pellet, J. & Yarish, C. (2002). The planktonic food web structure of a temperate zone estuary, and its alteration due to eutrophication. *Hydrobiologia*, 475/476, 263-333.

Commendatore, M. G., Nievas, M. L., Amin, O. & Esteves, J. L. (2012). Sources and distribution of aliphatic and polyaromatic hydrocarbons in coastal sediments

from the Ushuaia Bay (Tierra del Fuego, Patagonia, Argentina). *Marine Environmental Research*, 74, 20-31.

Conti, M. E., Stripeikis, J., Finoia, M. G. & Tudino, M. B. (2011). Baseline trace metals in bivalve molluscs from the Beagle Channel, Patagonia (Argentina). *Ecotoxicology*, 20(6), 1341-1353.

Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (2001). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, (2^{da} Ed.). PRIMER-E Ltd, Plymouth. pp. 1-171.

Cloern, J. E. (2001). Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series*, 210, 223-253.

Daly, K. L. & Smith Jr, W. O. (1993). Physical-biological interactions influencing marine plankton production. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 555-585.

Defren-Janson, K., Schnack-Schiel, S. B. & Richter, C. (1999). Mesozooplankton communities in the Magellan region. *Scientia Marina*, 63(1), 43-50.

Deibel, D. & Lowen, B. (2011). A review of the life cycles and life-history adaptations of pelagic tunicates to environmental conditions. *ICES journal of marine science*, 69(3), 358-369.

Di Mauro, R., Capitanio, F. & Viñas, M. D. (2009). Capture efficiency for small dominant mesozooplankters (Copepoda, Appendicularia) off Buenos Aires Province (34°S-41°S), Argentine Sea, using two plankton mesh sizes. *Brazilian Journal of Oceanography*, 57(3), 205-214.

Diodato, S. L. (2008). Incorporación del fitoplancton y microzooplancton por el mesozooplancton en Bahía Ushuaia, Tierra del Fuego. Tesina de Licenciatura, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.

Diodato, S. 2013. Respuesta de especies locales a procesos de eutrofización en la zona costera próxima a la ciudad de Ushuaia, Tierra del Fuego. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Buenos Aires.

Diodato, S., Comoglio, L., Camilión, C. & Amin, O. (2012). Responses of the resident rocky crab (*Halicarcinus planatus*, Decapoda) to natural stressors and effluent discharges in Ushuaia Bay, Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 436, 11-18.

Duarte, C. A., Giarratano, E., Amin, O. A. & Comoglio, L. I. (2011). Heavy metal concentrations and biomarkers of oxidative stress in native mussels (*Mytilus edulis chilensis*) from Beagle Channel coast (Tierra del Fuego, Argentina). *Marine Pollution Bulletin*, 62(8), 1895-1904.

Duarte, C. A., Giarratano, E. & Gil, M. N. (2012). Trace metal content in sediments and autochthonous intertidal organisms from two adjacent bays near Ushuaia, Beagle Channel (Argentina). *Marine Environmental Research*, 79, 55-62.

Dutto, M. S., López Abbate, M. C., Biancalana, F., Berasategui, A. A. & Hoffmeyer, M. S. (2012). The impact of sewage on environmental quality and the mesozooplankton community in a highly eutrophic estuary in Argentina. *ICES Journal of Marine Science*, 69(3), 399-409.

Esteves, J. L. & Amin, O. (2001). Evaluación de la Contaminación Urbana de las Bahías de Ushuaia, Encerrada y Golondrina (Provincia de Tierra del Fuego, Antártica e Islas del Atlántico Sud). Consolidación e Implantación del Plan de la Zona Costera Patagónica (PMZCP) – ARG/02/G31 – GEF/PNUD. CD-ROM.

Esteves, J. L., Commendatore, M. G., Nievas, M. L., Paletto, V. M. & Amin O. A. (2006). Hydrocarbon pollution in coastal sediments of Tierra del Fuego Islands, Patagonia Argentina. *Marine Pollution Bulletin*, 52(5), 582-590.

Fenaux, R. (1967). *Les Appendiculaires des mers d'Europe et du Bassin Méditerranéen*. Masson et Cie Editeurs, París, pp. 113.

Fernández-Severini, M. D. & Hoffmeyer, M. S. (2005). Mesozooplankton assemblages in two bays in the Beagle Channel (Argentina) during January 2001. *Scientia Marina*, 69(2), 27-37.

Finni, T., Laurila, S. & Laakkonen, S. (2001). The history of eutrophication in the sea area of Helsinki in the 20th century: long-term analysis of plankton assemblages. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 30(4), 264-271.

Flood, P. R., Deibel, D. & Morris, C. C. (1992). Filtration of colloidal melanin from sea water by planktonic tunicates. *Nature*, 355, 630-632.

Fransz, H. G., Gonzalez, S. R., Cadée, G. C. & Hansen, F. C. (1992). Long-term change of *Temora longicornis* (Copepoda, Calanoida) abundance in a Dutch tidal inlet (Marsdiep) in relation to eutrophication. *Netherlands Journal of Sea Research*, 30, 23-32.

Giarratano, E., Duarte, C. A. & Amin, O. A. (2010). Biomarkers and heavy metal bioaccumulation in mussels transplanted to coastal waters of the Beagle Channel. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 73(3), 270-279.

Giarratano, E., Gil, M. N. & Malanga, G. (2011). Seasonal and pollution-induced variations in biomarkers of transplanted mussels within the Beagle Channel. *Marine Pollution Bulletin*, 62(6), 1337-1344.

Gil, M. N., Torres, A. I., Amin, O. & Esteves, J. L. (2011). Assessment of recent sediment influence in an urban polluted subantarctic coastal ecosystem. Beagle Channel (Southern Argentina). *Marine Pollution Bulletin*, 62(1), 201-207.

Gislason, A. & Astthorsson, O. S. (1995). Seasonal cycle of zooplankton southwest of Iceland. *Journal of Plankton Research*, 17(10), 1959-1976.

Gislason, A. & Astthorsson, O. S. (1998). Seasonal variations in biomass, abundance and composition of zooplankton in the subarctic waters north of Iceland. *Polar Biology*, 20(2), 85-94.

Greve, W., Reiners, F., Nast, J. & Hoffmann, S. (2004). Helgoland Roads meso- and macrozooplankton time-series 1974 to 2004: lessons from 30 years of single spot, high frequency sampling at the only off-shore island of the North Sea. *Helgoland Marine Research*, 58(4), 274-288.

Grice, G. D. (1971). The developmental stages of *Eurytemora americana* Williams, 1906, and *Eurytemora Herdmani* Thompson & Scott, 1897 (Copepoda, Calanoida) 1. *Crustaceana*, 20(2), 145-158.

Hansen, J. E. (1999). Estimación de parámetros poblacionales del efectivo de sardina fueguina (*Sprattus fuegensis*) de la costa continental Argentina. INIDEP Informe Técnico 27. 28 pp.

Heip, C., Vincx, M. & Vranken, G. (1985). The ecology of marine nematodes. *Oceanography and Marine Biology, an Annual Review*, 26, 399-489.

Hernando, M. P. (2006). Efectos de la radiación solar sobre el fitoplancton de aguas antárticas y sub-antárticas. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Heron, G. A. & Bowman, T. E. (1971). Postnaupliar developmental stages of the copepod crustaceans *Clausocalanus laticeps*, *C. brevipes*, and *Ctenocalanus citer* (Calanoida: Pseudocalanidae). En: Llano, G. U., Wallen, I. E. (eds.). *Biology of the Antarctic seas IV, American Geophysical Union*, 17, 141-165.

Highfield, J. M., Eloire, D., Conway, D. V., Lindeque, P. K., Attrill, M. J. & Somerfield, P. J. (2010). Seasonal dynamics of meroplankton assemblages at station L4. *Journal of Plankton Research*, 32(5), 681-691.

Hirst, A. G. & Bunker, A. J. (2003). Growth of marine planktonic copepods: global rates and patterns in relation to chlorophyll a, temperature, and body weight. *Limnology and Oceanography*, 48(5), 1988-2010.

Hoffmeyer, M. S. (1994). Seasonal succession of Copepoda in the Bahía Blanca estuary. En: Ferrari, F. D., Bradley, B. P. (eds.), *Ecology and Morphology of Copepods*, D H 102, *Hydrobiologia*, 292/293, 303-308.

Hoffmeyer, M. S. (2004). Decadal change in zooplankton seasonal succession in the Bahía Blanca estuary, Argentina, following introduction of two zooplankton species. *Journal of Plankton Research*, 26(2), 181-189.

Hoffmeyer, M. S., Berasategui, A. A., Beigt, D. & Piccolo, M. C. (2009). Environmental regulation of the estuarine copepods *Acartia tonsa* and *Eurytemora americana* during coexistence period. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(2), 355-361.

Hoffmeyer, M. S., Frost, B. W., & Castro, M. B. (2000). *Eurytemora americana* Williams, 1906, not *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880), inhabits the Bahía Blanca estuary, Argentina. *Scientia Marina*, 64(1), 111-113

Hoffmeyer, M. S. & Prado-Figueroa, M. (1997). Integumental structures in the oral field of *Eurytemora americana* and *Acartia tonsa* (Copepoda, Calanoida) in relation to their trophic habits. *Crustaceana*, 70, 257-271.

Holm-Hansen, O. & Riemann, B. (1978). Chlorophyll-*a* determination: improvements in methodology. *Oikos*, 30(3), 438-447.

Holste, L. & Peck, M. A. (2006). The effects of temperature and salinity on egg production and hatching success of Baltic *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida): a laboratory investigation. *Marine Biology*, 148(5), 1061-1070.

Hopcroft, R. R., Roff, J. C., & Chavez, F. P. (2001). Size paradigms in copepod communities: a re-examination. *Hydrobiologia*, 453(1), 133-141.

Hopcroft, R. R., Roff, J. C. & Lombard, D. (1998). Production of tropical copepods in Kingston Harbour, Jamaica: the importance of small species. *Marine Biology*, 130(4), 593-604.

Howarth, R. W., & Marino, R. (2006). Nitrogen as the limiting nutrient for eutrophication in coastal marine ecosystems: evolving views over three decades. *Limnology and Oceanography*, 51(1, part. 2), 364-376.

Hulsemann, K. (1991). The copepodid stages of *Drepanopus forcipatus* Giesbrecht, with notes on the genus and a comparison with others members of the family Clausocalanidae (Copepoda Calanoida). *Helgoländer Meeresunters*, 45, 199-224.

Intxausti, L., Villate, F., Uriarte, I., Iriarte, A. & Amezttoy, I. (2012). Size-related response of zooplankton to hydroclimatic variability and water-quality in an organically polluted estuary of the Basque coast (Bay of Biscay). *Journal of Marine Systems*, 94, 87-96.

Isla, F., Bujalesky, G. & Coronato, A. (1999). Procesos estuarinos en el Canal Beagle, Tierra del Fuego. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 54(4), 307-318.

Iturraspe, R., Sottini, R., Schroeder, C. & Escobar, J. (1989). Generación de información hidroclimática en Tierra del Fuego. Hidrología y variables climáticas del Territorio de Tierra del Fuego. Información básica. CADIC-CONICET, Publicación Científica Nº7.

Jiang, Z., Huang, Y., Xu, X., Liao, Y., Shou, L., Liu, J., Chen, Q. & Zeng, J. (2010). Advance in the toxic effects of petroleum water accommodated fraction on marine plankton. *Acta Ecologica Sinica*, 30(1), 8-15.

Katechakis, A. & Stibor, H. (2004). Feeding selectivities of the marine cladocerans *Penilia avirostris*, *Podon intermedius* and *Evadne nordmanni*. *Marine Biology*, 145(3), 529-539.

Kos, M.S. (1977). Species of the genus *Eurytemora* (Copepoda, Calanoida) in northern part of the Pacific Ocean: systematics, distribution, variability. *Issled Fauny Morei*, 20(28), 20-53.

Livingston, R. J. (2007). Phytoplankton bloom effects on a gulf estuary: water quality changes and biological response. *Ecological Applications*, 17(5), 110-128.

Lobon, C. M., Acuña, J. L., López-Álvarez, M. & Capitanio, F. L. (2011). Heritability of morphological and life history traits in a pelagic tunicate. *Marine Ecology Progress Series*, 422, 145-154.

Lombard, F., Renaud, F., Sainsbury, C., Sciandra, A. & Gorsky, G. (2009a). Appendicularian ecophysiology I: Food concentration dependent clearance rate, assimilation efficiency, growth and reproduction of *Oikopleura dioica*. *Journal of Marine Systems*, 78 (4), 606-616.

Lombard, F., Sciandra, A. & Gorsky, G. (2009b). Appendicularian ecophysiology II: Modeling nutrition, metabolism, growth and reproduction of the appendicularian *Oikopleura dioica*. *Journal of Marine Systems*, 78 (4), 617-629.

Longhurst, A. R. (1991). Role of the marine biosphere in the global carbon cycle. *Limnology and Oceanography*, 36(8), 1507-1526.

Lovrich, G. A. (1999). Seasonality of larvae of Brachyura and Anomura (Crustacea decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. *Scientia Marina*, 63(1), 347-354.

Luchini, L. & Wicki, G. A. (2002). Evaluación del potencial para acuicultura en la Provincia de Tierra del Fuego. Información Básica. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos (SAGPyA), 29 pp.

Mahjoub, M. S., Souissi, S., Michalec, F. G., Schmitt, F. G. & Hwang, J. S. (2011). Swimming kinematics of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) reproductive stages and differential vulnerability to predation of larval *Dicentrarchus labrax* (Teleostei, Perciformes). *Journal of Plankton Research*, 33(7), 1095-1103.

Marcus, N. H. (1984). Recruitment of copepod nauplii into the plankton: importance of diapause eggs and benthic processes. *Marine Ecology Progress Series*, 47-54.

Marcus, N. (2004). An overview of the impacts of eutrophication and chemical pollutants on copepods of the coastal zone. *Zoological Studies*, 43(2), 211-217.

Marcus, N. H., Richmond, C., Sedlacek, C., Miller, G. A. & Oppert, C. (2004). Impact of hypoxia on the survival, egg production and population dynamics of *Acartia tonsa* Dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 301(2), 111-128.

Martinucci, G., Brena, C., Cima, F. & Burighel, P. (2005). Synchronous spermatogenesis in appendicularians. En: Gorsky, G., Youngbluth, M. J., Deibel, D. (eds.). *Response of Marine Ecosystems to Global Change: Ecological Impact of Appendicularians*. Contemporary Publishing International, París, pp. 113-125.

Mazzocchi, M. G. & d'Alcalà, M. R. (1995). Recurrent patterns in zooplankton structure and succession in a variable coastal environment. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 52(3-4), 679-691.

McManus, M. A., Cheriton, O. M., Drake, P. J., Holliday, D. V., Storlazzi, C. D., Donaghay, P. L. & Greenlaw, C. F. (2005). Effects of physical processes on structure and transport of thin zooplankton layers in the coastal ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 301, 199-215.

Mozetič, P., Umani, S. F., Cataletto, B. & Malej, A. (1998). Seasonal and inter-annual plankton variability in the Gulf of Trieste (northern Adriatic). *ICES Journal of Marine Science*, 55(4), 711-722.

Niehoff, B., Schnack-Schiel, S., Cornils, A. & Brichta, M. (2002). Reproductive activity of two dominant Antarctic copepod species, *Metridia gerlachei* and *Ctenocalanus citer*, in late autumn in the eastern Bellingshausen Sea. *Polar Biology*, 25(8), 583-590.

Nikolioudakis, N., Palomera, I., Machias, A. & Somarakis, S. (2011). Diel feeding intensity and daily ration of the sardine *Sardina pilchardus*. *Marine Ecology Progress Series*, 437, 215-228.

Nishibe, Y., Takahashi, K., Ichikawa, T., Hidaka, K., Kurogi, H., Segawa, K. & H. Saito. (2015). Degradation of discarded appendicularian houses by oncaeid copepods. *Limnology and Oceanography*, 60(3), 967-976.

Purcell, J. E., Sturdevant, M. V. & Galt, C. P. (2005) A review of appendicularians as prey of fish and invertebrate predators. En: Gorsky, G., Youngbluth, M. J., Deibel, D. (eds). *Response of marine ecosystems to global change: ecological impact of appendicularians*. Contemporary Publishing International, París, pp. 359-435.

Quinn, G. P. & Keough, M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press. New York, 557 pp.

Rabalais, N. N., Turner, R. E., Díaz, R. J. & Justić, D. (2009). Global change and eutrophication of coastal waters. *ICES Journal of Marine Science*, 66(7), 1528-1537.

Rabassa, J. O., Heusser, C. & Stuckenrath, R. (1986). New data on Holocene sea transgression in the Beagle Channel: Tierra del Fuego, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 4: 291-309.

Ruhl, H. A. & Smith, K. L. (2004). Shifts in deep-sea community structure linked to climate and food supply. *Science*, 305(5683), 513-515.

Rysgaard, S., Nielsen, T. G. & Hansen, B. W. (1999). Seasonal variation in nutrients, pelagic primary production and grazing in a high-Arctic coastal marine ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland. *Marine Ecology Progress Series*, 179, 13-25.

Sabatini, M. E. (2008). Life history trends of copepods *Drepanopus forcipatus* (Clausocalanidae) and *Calanus australis* (Calanidae) in the southern Patagonian shelf (SW Atlantic). *Journal of Plankton Research*, 30(9), 981-996.

Sabatini, M. E., Akselman, R., Reta, R., Negri, R. M., Lutz, V. A., Silva, R. I., Segura, V., Gil, M. N., Santinelli, N. H., Sastre, A. V., Daponte, M. C. & Antaccli, J. C. (2012). Spring plankton communities in the southern Patagonian shelf: Hydrography, mesozooplankton patterns and trophic relationships. *Journal of Marine Systems*, 94, 33-51.

Sabatini, M. E., Escribano, R. & Hidalgo, P. (2009). Mesozooplankton. En: Alder, V. A., Morales, C. E. (eds.). *Manual de métodos para el estudio de sistemas planctónicos marinos* (1^{ra} Ed.). Eudeba, Buenos Aires, pp. 139-171.

Sabatini, M. E., Reta, R., Lutz, V. A., Segura, V. & Daponte C. (2016). Influence of oceanographic features on the spatial and seasonal patterns of mesozooplankton in the southern Patagonian shelf (Argentina, SW Atlantic). *Journal of Marine Systems*, 157, 20-38.

Sánchez, N., González, H. E. & Iriarte, J. L. (2011). Trophic interactions of pelagic crustaceans in Comau Fjord (Chile): their role in the food web structure. *Journal of Plankton Research*, 33(8), 1212-1229.

Sieburth, J. M., Smetacek, V. & Lenz, J. (1978). Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography*, 23(6), 1256-1263.

Siokou-Frangou, I. (1996). Zooplankton annual cycle in a Mediterranean coastal area. *Journal of Plankton Research*, 18(2), 203-223.

Siokou-Frangou, I. & Papathanassiou, E. (1991). Differentiation of zooplankton populations in a polluted area. *Marine Ecology Progress Series*, 76, 41-51.

Siokou-Frangou, I., Shiganova, T., Christou, E. D., Kamburska, L., Gubanova, A., Konsulov, A., Musaeva, E., Skryabin, V. & Khoroshilov, V. (2004). Mesozooplankton communities in the Aegean and Black Seas: a comparative study. *Marine Biology*, 144(6), 1111-1126.

Sommer, F., Hansen, T., Feuchtmayr, H., Santer, B., Tökle, N. & Sommer, U. (2003). Do calanoid copepods suppress appendicularians in the coastal ocean? *Journal of Plankton Research*, 25(7), 869-871.

Suikkanen, S., Pulina, S., Engström-Öst, J., Lehtiniemi, M., Lehtinen, S. & Brutemark, A. (2013). Climate change and eutrophication induced shifts in northern summer plankton communities. *PLoS one*, 8(6), e66475. doi: 10.1371/journal.pone.0066475.g001

Schnack-Schiel, S. B. & Isla, E. (2005). The role of zooplankton in the pelagic-benthic coupling of the Southern Ocean. *Scientia Marina*, 69(2), 39-55.

Schvezov, N. & Amin, O. (2011). Biochemical response of amphipods (Gammarid: Paramorea) in a sediment laboratory exposure from Ushuaia Bay, Beagle Channel. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 74(3), 394-402.

Skovgaard, A. & Saiz, E. (2006). Seasonal occurrence and role of protistan parasites in coastal marine zooplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 327, 37-49.

Smith, V. H., Joye, S. B. & Howarth, R. W. (2006). Eutrophication of freshwater and marine ecosystems. *Limnology and Oceanography*, 51(1, part 2), 351-355.

Spinelli, M. L., Pájaro, M., Martos, P., Esnal, G. B., Sabatini, M. & Capitanio, F. L. (2012). Potential zooplankton preys (Copepoda and Appendicularia) for *Engraulis anchoita* in relation to early larval and spawning distributions in the Patagonian frontal system (SW Atlantic Ocean). *Scientia Marina*, 76(1), 39-47.

Starr, M., Himmelman, J. H. & Therriault, J. C. (1991). Coupling of nauplii release in barnacles with phytoplankton blooms: a parallel strategy to that of spawning in urchins and mussels. *Journal of Plankton Research*, 13, 561-571.

Stibor, H., Vadstein, O., Lippert, B., Roederer, W. & Olsen, Y. (2004). Calanoid copepods and nutrient enrichment determine population dynamics of the appendicularian *Oikopleura dioica*: a mesocosm experiment. *Marine Ecology Progress Series*, 270, 209-215.

Swadling, K. M., McKinnon, A. D., De'ath, G. & Gibson, J. A. E. (2004). Life cycle plasticity and differential growth and development in marine and lacustrine populations of an Antarctic copepod. *Limnology and Oceanography*, 49(3), 644-655.

Tan, Y., Huang, L., Chen, Q. & Huang, X. (2004). Seasonal variation in zooplankton composition and grazing impact on phytoplankton standing stock in the Pearl River Estuary, China. *Continental Shelf Research*, 24(16), 1949-1968.

Temperoni, B. & Viñas, M. D. (2013). Food and feeding of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*) larvae in the Patagonian nursery ground. *Fisheries Research*, 148, 47-55.

Torres, A. I., Gil, M. N., Amin, O. A. & Esteves, J. L. (2009). Environmental characterization of a eutrophicated semi-enclosed system: nutrient budget (Encerrada Bay, Tierra del Fuego Island, Patagonia, Argentina). *Water, Air, and Soil Pollution*, 204, 259-270.

Turner, J. T. (2004). The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. *Zoological Studies*, 43(2), 255-266.

Uriarte, I. & Villate, F. (2004). Effects of pollution on zooplankton abundance and distribution in two estuaries of the Basque coast (Bay of Biscay). *Marine Pollution Bulletin*, 49(3), 220-228.

Uye, S. I. (1994). Replacement of large copepods by small ones with eutrophication of embayments: cause and consequence. *Hydrobiologia*, 292(1), 513-519.

Uye, S. I. (2011). Human forcing of the copepod–fish–jellyfish triangular trophic relationship. *Hydrobiologia*, 666(1), 71-83.

Uye, S. I., & Sano, K. (1995). Seasonal reproductive biology of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet. *Marine Ecology Progress Series*, 118, 121-128.

Varpe, Ø. (2012). Fitness and phenology: annual routines and zooplankton adaptations to seasonal cycles. *Journal of Plankton Research*, 34(4), 267-276.

Verity, P. G. & Smetacek, V. (1996). Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 130, 277-293.

Viñas, M. D., Ramírez, F. C., Santos, B. A. & Marrari, M. (2007). Spatial and temporal distribution patterns of Cladocera in the Argentine Sea. *Hydrobiologia*, 594(1), 59-68.

Wyatt, T. (1973). The biology of *Oikopleura dioica* and *Fritillaria borealis* in the Southern Bight. *Marine Biology*, 22, 137-158.

PUBLICACIONES DERIVADAS DE ESTA TESIS

Presta, M. L., Hoffmeyer, M. S. & Capitanio, F. L. (2015). Population structure and maturity stages of *Fritillaria borealis* (Appendicularia, Tunicata): Seasonal cycle in Ushuaia Bay (Beagle Channel). *Brazilian Journal of Oceanography*, 63(3), 279-288.