



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

La estructura del plancton marino y sus variaciones a distintas escalas temporales en un ecosistema costero polar (bahía Scotia, Isla Laurie, Orcadas del Sur)

Tesis presentada para optar por el título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas

Lic. Noelia Lorena Trifoglio

Directora de Tesis: Dra. Viviana Andrea Alder
Co-Director de Tesis: Dr. Héctor Fernando Olguín Salinas
Consejera de Estudios: Dra. Irina Izaguirre

Lugar de trabajo: Laboratorio de Ecología Marina Microbiana, Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Buenos Aires, 2023

La estructura del plancton marino y sus variaciones a distintas escalas temporales en un ecosistema costero polar (bahía Scotia, Isla Laurie, Orcadas del Sur)

Resumen

El estudio de los cambios temporales en la estructura del plancton marino antártico y de los procesos que determinan su variabilidad es esencial para entender las fluctuaciones de la biodiversidad, la productividad biológica y la dinámica del carbono. Esta tesis abordó el análisis de la distribución temporal del plancton en aguas de bahía Scotia, ubicada en la costa sur de Isla Laurie, bajo la influencia del Mar de Scotia y del Mar de Weddell. Se examinó la densidad y el aporte en carbono de diecisiete grupos de organismos unicelulares eucariotas y del zooplancton, incluyendo las asociaciones de las especies dominantes de diatomeas y tintínidos. Se enfatizó en la escala estacional y mensual durante más de un ciclo anual (15 meses; febrero 2016-abril 2017) y en una escala interanual que involucra cinco años consecutivos (abril 2015-marzo 2020) con el fin de conocer en qué medida la distribución temporal del plancton se vincula con procesos ambientales locales y regionales asociados a cambios en variables meteorológicas, temperatura del agua, concentración de macronutrientes, cobertura y persistencia del hielo marino, al fenómeno de El Niño Oscilación del Sur y al Modo Anular del Sur. El ciclo anual incluyó un período rico, con una pirámide de biomasa clásica y dominio del fitoplancton (especialmente de las diatomeas *Odontella weissflogii*, *Chaetoceros socialis*, *Eucampia antarctica*, *Thalassiosira tumida*), y un periodo de baja biomasa con predominio de protozoos y zooplancton, con una pirámide invertida y evidencia de una trama trófica microbiana. En la escala interanual, la estructura del plancton resultó altamente variable. Los dos mayores registros de biomasa total, incluyendo una floración masiva de diatomeas en enero 2017 con condiciones de baja velocidad del viento, se asociaron con el fenómeno de El Niño 2015/2016. Desde el 2018 al 2020 las floraciones fitoplanctónicas fueron de menor magnitud y vinculadas a un aumento significativo de la temperatura del aire y a una menor duración de la cobertura de hielo en la bahía. Este estudio constituye un primer abordaje integral del plancton de bahía Scotia considerando los niveles de base de la trama trófica marina, los cuales condicionan la distribución y abundancia de organismos pelágicos en una región biológicamente muy productiva.

Palabras clave

Fitoplancton, protozoos, zooplancton, asociaciones de diatomeas y tintínidos, biomasa, ciclo anual, variabilidad interanual, hielo marino, Antártida

The structure of marine plankton and its variations at different time scales in a polar coastal ecosystem (Scotia Bay, Laurie Island, South Orkney Islands)

Abstract

The study of temporal changes in the structure of Antarctic marine plankton and the processes that determine its variability is essential to understand fluctuations in biodiversity, biological productivity and carbon dynamics. This thesis addressed the analysis of the temporal distribution of plankton in the waters of Scotia Bay, located on the southern coast of Laurie Island, under the influence of the Scotia Sea and the Weddell Sea. The density and carbon input of seventeen groups of eukaryotic unicellular organisms and zooplankton were examined, including associations of the dominant diatom and tintinnid species. Emphasis was placed on the seasonal and monthly scale for more than one annual cycle (15 months; February 2016-April 2017) and on an interannual scale that involves five consecutive years (April 2015-March 2020) in order to know to what extent the temporal distribution of plankton is linked to local and regional environmental processes associated with changes in meteorological variables, water temperature, macronutrient concentration, sea ice cover and persistence, El Niño Southern Oscillation phenomenon and the Southern Annular Mode. The annual cycle included a rich period, with a classical biomass pyramid and dominance of phytoplankton (especially the diatoms *Odontella weissflogii*, *Chaetoceros socialis*, *Eucampia antarctica*, *Thalassiosira tumida*), and a period of low biomass with a predominance of protozoa and zooplankton, with an inverted pyramid and evidence of a microbial food web. On the interannual scale, the plankton structure was highly variable. The two largest total biomass records, including a massive diatom bloom in January 2017 with low wind speed conditions, were associated with the 2015/2016 El Niño phenomenon. From 2018 to 2020, phytoplanktonic blooms were of lesser magnitude and linked to a significant increase in air temperature and a shorter duration of ice cover in the bay. This study constitutes a first integrated approach to Scotia Bay plankton considering the base levels of the marine food web, which condition the distribution and abundance of pelagic organisms in a biologically very productive region.

Keywords

Phytoplankton, protozoans, zooplankton, associations of diatoms and tintinnids, biomass, annual cycle, interannual variability, sea ice, Antarctica

Agradecimientos

Quisiera comenzar agradeciendo a mis directores de tesis, por confiar en mí y de quienes he recibido una enorme dedicación y esfuerzo sin los cuales este trabajo no hubiera sido posible.

A mi directora Viviana A. Alder por su generosidad y profundo compromiso con esta Tesis.

A mi director Héctor F. Olgún Salinas, por su constante curiosidad y alegría, y estar siempre dispuesto a ayudar en lo que sea, y cuya ausencia se siente.

A Claudio Franzosi por haberme instruido en el manejo del microscopio invertido y haber sido el compañero ideal de campaña.

A Luz Abedutto por las horas compartidas codo a codo y bien temprano en los microscopios.

A Guido Bértola gracias por existir! Agradeceré por siempre que hayamos coincidido en lugar y tiempo.

A Mariela por la accesoria y material bibliográficos del zooplancton, y por la buena onda que siempre traes al labo.

A los guardaparques nacionales y biólogos que año a año realizan los muestreos biológicos en Orcadas, en especial aquellos que se encargaron de los muestreos entre 2015-2020 en base a los cuales realicé esta tesis. Particularmente, a las guardaparques Lorena Ojeda Gómez y Carina Rivas que tuve la suerte de conocer.

A mis amigos Chompo, Guido, Celes, Emi, Flor, Xime, Cami, Tone y Vanu. Y especialmente a Marcia por acompañarme, por la ayuda y el aliento, la música, y por tanto disfrute juntas.

A mis tíos, Lore y Dunki, y primos Jorge y Victor, que aun en la distancia siempre los siento cercanos.

A mis hermanos, Fede, Mati, Ale, y a mi vieja.

Gracias a todes. ¡Les quiero!

Parte de la información presentada en esta tesis está publicada en el siguiente artículo:

Trifoglio, N. L., Salinas, H. F. O., Franzosi, C. A., & Alder, V. A. (2022). Annual cycle of phytoplankton, protozoa and diatom species from Scotia Bay (South Orkney Islands, Antarctica): Community structure prior to, during and after an anomalously low sea ice year. *Progress in Oceanography*, 204, 102807.

Esta tesis se realizó mediante el siguiente financiamiento:

Becas:

- Beca Interna Doctoral CONICET (2017-2023)

Subsidios:

- FONCYT-IAA (PICTO 2010-0128): Monitoreo del plancton marino antártico y subantártico.

- Universidad de Buenos Aires (UBACYT 20020170100664BA): Fluctuaciones temporales del fitoplancton en dos ambientes marinos someros y contrastantes del Arco de Scotia: Banco Burdwood y Bahía Scotia.

- Ambos proyectos contaron con financiamiento y soporte logístico y del personal científico-técnico del Instituto Antártico Argentino y de la Dirección Nacional del Antártico, (MRECIC).

Índice general

Resumen	I
Abstract	II
Agradecimientos	III
Publicación vinculada a la presente tesis	IV
Becas y subsidios	IV
Índice general	V
Índice de figuras	VII
Índice de tablas	X
CAPÍTULO 1: Introducción	1
1.1 El plancton en los ecosistemas costeros	1
1.2 El plancton de los ecosistemas marinos antárticos costeros	4
1.3 Cambio global: contexto y desafíos del estudio del plancton antártico	5
1.4 Contexto regional del archipiélago de las islas Orcadas del Sur y antecedentes sobre el plancton marino costero	6
1.5 Objetivo general	9
Objetivos específicos	9
Hipótesis y predicciones	9
CAPÍTULO 2: Materiales y Métodos	11
2.1 Características de bahía Scotia	11
2.2 Selección de los sitios de estudios, mediciones y muestreos en bahía Scotia	11
2.3 Concentración de clorofila y de macronutrientes	13
2.4 Estimaciones de densidad y biomasa del plancton	14
2.5 Rangos de tamaño y modos tróficos	16
2.6 Variables locales y regionales: condiciones meteorológicas, hielo marino, SAM y ENSO	16
2.7 Análisis de datos	17
2.7.1 OBJETIVO 1. Escala estacional: El plancton marino (protistas y zooplancton) y especies de diatomeas y tintínidos en relación con las condiciones ambientales locales (15 meses: 2016-2017)	18
2.7.1.A Variables meteorológicas	18
2.7.1.B Columna de agua	18
2.7.1.B.1 Variables físicas, químicas y clorofila	18
2.7.1.B.2 Plancton	18
2.7.2 OBJETIVO 2. Escala interanual: El plancton marino unicelular (protistas) y especies de diatomeas y tintínidos durante cinco años consecutivos (2016-2020)	19
2.7.2.A Variables meteorológicas	19
2.7.2.B Columna de agua	19
2.7.3 OBJETIVO 3. Escala interanual: El plancton marino (protistas y zooplancton) durante cinco veranos consecutivos (2016-2020)	20
2.7.4 Programas y criterios estadísticos	20
CAPÍTULO 3: Características ambientales y del plancton en bahía Scotia durante un ciclo anual	22
3.1 Condiciones ambientales y estructura del plancton	22
3.1.1 Variables ambientales y clorofila- <i>a</i>	22
3.1.2 Distribución temporal de la densidad y biomasa del plancton	25
3.1.3 Relaciones entre comunidades planctónicas, clorofila y variables abióticas	29
3.1.4 Cambios temporales de las fracciones de tamaño	30
3.1.5 Modos tróficos y pirámide de biomasa durante el ciclo anual	31
3.1.6 Cambios temporales de la estructura del plancton	32

3.2 Distribución temporal de las especies de diatomeas y tintínidos	34
3.2.1 Asociación de diatomeas dominantes en biomasa	34
3.2.2 Asociación de especies de tintínidos	35
3.3 Variabilidad espacial de los protistas, zooplancton y especies de diatomeas y tintínidos	36
3.3.1 Variabilidad espacio-temporal del plancton durante el verano y primavera	36
3.3.2 Distribución vertical de los protistas durante marzo y junio-septiembre 2016	39
3.4 Discusión	41
3.4.1 Tendencias temporales ambientales y de la estructura del plancton: períodos ricos, pobres y de transición del ciclo anual 2016-2017	41
3.4.2 Relaciones tróficas entre el fitoplancton, protozoos y zooplancton	46
3.4.3 Inicio, climax y colapso de la floración de diatomeas en el verano 2017	49
CAPÍTULO 4: Variabilidad interanual ambiental y del plancton	53
4.1 Variabilidad interanual de los forzantes climáticos y de las condiciones ambientales regionales y locales	53
4.1.1 Forzantes climáticos: El Niño Oscilación del Sur (ENSO) y Modo Anular del Sur (SAM)	53
4.1.2 Variaciones ambientales de la temperatura del aire, del viento y del hielo marino local y regional	54
4.2 Variabilidad interanual de la temperatura del mar, nutrientes, clorofila y plancton unicelular, y su vinculación con los forzantes locales y regionales	56
4.2.1 Temperatura del mar, clorofila y nutrientes	56
4.2.2 Variabilidad interanual del plancton unicelular	59
4.2.3 Relación de los protistas con las variables ambientales locales y los forzantes climáticos	65
4.3 Variabilidad interanual de las asociaciones de especies de diatomeas y tintínidos	66
4.3.1 Cambios temporales en las especies de diatomeas dominantes en biomasa	66
4.3.2 Cambios temporales en las especies de tintínidos	72
4.4 Variabilidad del plancton unicelular y del zooplancton durante cinco veranos consecutivos 2016-2020	76
4.5 Discusión	79
4.5.1 Tendencias temporales en las condiciones del hielo marino, los forzantes climáticos y el plancton de bahía Scotia	79
4.5.2 Comparación de las variables ambientales y biológicas entre bahías de las Islas Orcadas del Sur	85
4.5.3 Comparación de las variables biológicas de bahía Scotia y otros sectores antárticos: oeste de la Península Antártica, mar de Ross y mar de Weddell	88
CAPÍTULO 5: Conclusiones generales	93
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	97
APÉNDICES	114
Apéndice I	114
Apéndice II	116
Apéndice III	121

Índice de figuras

Figura 1.1	Diagrama de las escalas espacio-temporales en las que operan algunos procesos físicos oceánicos. Modificada de Schofield et al. (2012).	1
Figura 1.2	Esquema cualitativo que representa las distintas vías por las cuales fluye la producción primaria a través de la trama trófica marina. Las vías señaladas por la fecha roja y verde predominan bajo condiciones limitantes de recursos, y la amarilla con mayor disponibilidad de recursos. Modificado de Boyce et al. (2015).	3
Figura 1.3	A: Ubicación del archipiélago de las islas Orcadas del Sur (recuadro rojo) y del Área Marina Protegida de la Plataforma Sur de las islas Orcadas del Sur (sombreado violeta). B: Detalle del archipiélago de las islas Orcadas del Sur, incluyendo a la base Orcadas señalada (punto amarillo) y la ubicación de las bahías Borge y Scotia.	7
Figura 2.1	Mapa general del área de estudio con la ubicación de los sitios de muestreo. Distancia entre sitios: S3 y S4: 460 m; S3 y S8: 320 m; S4 y S8: 700 m.	11
Figura 2.2	Grupos de organismos unicelulares identificados, rasgos principales utilizados para su reconocimiento, y ejemplificación de la aplicación de formas geométricas para el cálculo del volumen. Escala de 10 μm para organismos del panel superior, y 5 μm para nanoflagelados pigmentados y no pigmentados.	16
Figura 2.3	Medidas aplicadas para la estimación de biomasa (Apéndice II Tabla 8) de a: larvas nauplii, b: copépodos, c: apendicularias, d: poliquetos, e: quetognatos, f: medusas, g: anfípodos, h: krill, i: ctenóforos. Las líneas rojas representan la medición del largo y las azules el ancho.	16
Figura 3.1	A: Rosa de los vientos con la dirección ($^{\circ}$) de los vientos máximos y su velocidad promedio diaria (m s^{-1}). B: Velocidad del viento promedio diario y dirección del viento máximo diario desde el 14 de diciembre de 2016 al 7 de febrero de 2017. Cada vector señala la magnitud (largo de la flecha) y la dirección (orientación de la flecha) hacia la cual el viento se dirige. Los vectores en rojo comprenden el periodo de vientos del SE. C: Boxplots de la velocidad del viento (m s^{-1}) mensual. D: Boxplots de la temperatura promedio diaria del aire ($^{\circ}\text{C}$) mensual. E: Temperatura superficial del mar. F: Relación N/P y Si/N. G: Concentración de la clorofila- <i>a</i> .	23
Figura 3.2	Análisis de Componentes Principales basado en la clorofila- <i>a</i> y las variables ambientales. La varianza explicada (%) está incluida en cada eje.	24
Figura 3.3	Izquierda: Distribución temporal de la densidad total (cél l^{-1}) y biomasa total ($\mu\text{gC l}^{-1}$) unicelular (A), y de cada grupo (B-H). Derecha: Distribución temporal de la densidad total (ind l^{-1}) y biomasa total ($\mu\text{gC l}^{-1}$) del zooplancton (I), y de cada grupo (J-O). Meses subrayados: sin datos de nanoflagelados y zooplancton.	26
Figura 3.4	Cambios temporales en las contribuciones de los taxones a la biomasa total del plancton. En "Otros" se incluyen los taxones cuyo aporte fue menor al 10%. En los meses con varias fechas de muestreo se graficó el promedio.	28
Figura 3.5	Cambios temporales en la contribución relativa de las fracciones de tamaño a la densidad (A) biomasa (B) total y sus valores absolutos en el sitio S4 de bahía Scotia entre febrero 2016 y enero 2017. Se incluyen las diferencias en los órdenes de magnitud de la densidad de las fracciones.	31
Figura 3.6	A: Contribución relativa a la biomasa total de los organismos autótrofos, heterótrofos y potenciales mixótrofos durante el ciclo anual (febrero 2016-enero 2017). B: Pirámides con el aporte promedio de los modos tróficos a la	32

biomasa total. Los meses fueron agrupados según la dominancia de los distintos modos tróficos.

Figura 3.7	Dendrogramas derivados de los análisis de agrupamiento basados en la densidad (cél l ⁻¹) (A) y biomasa (µgC l ⁻¹) (B) del plancton. Se indican las contribuciones promedio de los taxones más importantes en la definición de los grupos (SIMPER). Las densidades fueron pre-transformadas con LOG(x+1) debido a la amplia diferencia en órdenes de magnitud entre taxones.	33
Figura 3.8	Biomasa de las diatomeas dominantes en el sitio S4 de bahía Scotia entre febrero 2016 y abril 2017.	34
Figura 3.9	Biomasa de las especies de tintínidos en el sitio S4 de bahía Scotia entre febrero 2016 y abril 2017.	36
Figura 3.10	Distribución espacial y temporal de la clorofila- <i>a</i> , proporción de nutrientes y biomasa del fitoplancton, potenciales mixótrofos, protozoos y zooplancton, y de los taxones de diatomeas y tintínidos en febrero (A) y marzo (B) 2016 en los tres sitios investigados en bahía Scotia. Se ilustran solo las cinco especies de diatomeas de mayor contribución a la biomasa de cada sitio.	37
Figura 3.11	Distribución espacial y temporal de la biomasa de los taxones de protistas, diatomeas y tintínidos entre octubre y diciembre 2016 en bahía Scotia. Se ilustran solo las cinco especies de diatomeas de mayor aporte a la biomasa en cada sitio.	39
Figura 3.12	Distribución vertical de la clorofila- <i>a</i> , y la biomasa de los protistas (excluyendo nanoflagelados) en los tres sitios investigados simultáneamente en bahía Scotia en marzo 2016. Z eu: profundidad de la capa eufótica determinada mediante disco de Secchi.	40
Figura 3.13	Cambios temporales en la concentración de nutrientes y biomasa de protistas en la columna de agua (0,5 y 5 m) de S4 en bahía Scotia de junio a septiembre.	41
Figura 3.14	Ciclo anual del plancton de bahía Scotia entre febrero 2016 y enero 2017.	42
Figura 4.1	Cobertura de hielo en bahía Scotia y tendencias de los Índices MEI y SAM desde abril 2015 hasta marzo 2020.	53
Figura 4.2	Anomalías de la temperatura promedio mensual (°C) derivadas de mediciones en la estación meteorológica de la base Orcadas. Se incluye la temperatura del aire promedio anual de cada año.	55
Figura 4.3	Anomalías viento promedio mensual (m s ⁻¹). Se incluye el viento promedio anual de cada año.	55
Figura 4.4	Promedio mensual de la temperatura del aire y temperatura superficial del mar (A), concentración de nutrientes (B), y concentración de clorofila total y contribución de los tipos de clorofila (C) entre abril 2015 y marzo 2020 en bahía Scotia.	57
Figura 4.5	Análisis de Componentes Principales basado en la clorofila total, nutrientes y temperatura del mar. La varianza explicada (%) está presente en cada eje.	58
Figura 4.6	Cambios temporales de la densidad (log10 cél l ⁻¹) (A) y biomasa (µgC l ⁻¹) (B) de las comunidades que integran el plancton unicelular eucariota (excluyendo nanoflagelados) de bahía Scotia (2015-2020).	59
Figura 4.7	Contribución a la densidad (A) y biomasa (B) del plancton unicelular eucariota (excluyendo nanoflagelados) de bahía Scotia (2015-2020).	60
Figura 4.8	Dendrogramas derivados de los análisis de cluster basados en la densidad (A) y biomasa (B) de diatomeas, dinoflagelados, ciliados desnudos, tintínidos y silicoflagelados.	63
Figura 4.9	Concentración de nutrientes y de clorofila- <i>a</i> fraccionada y biomasa de los	65

protistas en la columna de agua en dos profundidades (5 y 15 m) de S4 en bahía Scotia de enero a marzo 2018.

Figura 4.10	Análisis de Correspondencia Canónico (CCA) basado en la biomasa del plancton unicelular en bahía Scotia (sitio S4) desde abril 2015 a marzo 2020.	66
Figura 4.11	Contribución (%) de las especies, géneros y taxones no identificados de diatomeas a la densidad total de diatomeas de bahía Scotia (2015-2020).	67
Figura 4.12	Evolución temporal de las especies de diatomeas dominantes en biomasa en todo el periodo de estudio.	69
Figura 4.13	Dendrograma derivado del análisis de cluster basado en la biomasa de las especies de diatomeas. Criterio de corte: salto máximo.	70
Figura 4.14	Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) en base a la biomasa de las especies de diatomeas.	71
Figura 4.15	Evolución temporal de las especies de tintínidos en base a la densidad (A), contribución (%) a la densidad (B) y biomasa (C) en bahía Scotia (2015-2020).	73
Figura 4.16	Dendrograma derivado del análisis de cluster basado en la biomasa de las especies de tintínidos.	74
Figura 4.17	Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) en base a la biomasa de las especies de tintínidos.	75
Figura 4.18	Densidad (A) y porcentaje de contribución a la densidad (B), y biomasa (C) y contribución a la biomasa (D).	77
Figura 4.19	Análisis de Correspondencia Canónico (CCA) en base a la biomasa de los grupos planctónicos presentes en bahía Scotia durante los veranos.	79
Figura 4.20	Compilación fotográfica que ilustra el retroceso temporal de aprox. 200 m de las laderas frontales de los glaciares Ameghino y Sobral adyacentes a la base Orcadas.	84

Índice de tablas

Tabla 2.1	Resumen del total de muestras recolectadas y procesadas en los tres sitios fijos (S3, S4 y S8) de bahía Scotia en el periodo febrero 2016-marzo 2020.	13
Tabla 3.1	Frecuencia de aparición (%), rangos de densidad (cél l ⁻¹ , ind l ⁻¹), biomasa (µgC l ⁻¹) y de tamaño (µm) de los distintos grupos planctónicos.	25
Tabla 3.2	Correlaciones de Spearman entre la densidad y biomasa de cada grupo de organismos planctónicos (n=10 para nanoflagelados y zooplancton, n=19 para los restantes).	27
Tabla 3.3	Correlaciones de Spearman entre el plancton unicelular, clorofila- <i>a</i> (Clo), temperatura superficial del mar (TSM), temperatura del aire promedio diaria (TA) y nutrientes (Nitrito+nitrato=N, Fosfato=F, Silicato=Si).	29
Tabla 4.1	Temperatura del aire promedio anual y del verano (diciembre, enero y febrero), fechas de formación y duración temporal del hielo marino local (cobertura 100%), y viento promedio anual de bahía Scotia desde 2010 a 2020.	56
Tabla 4.2	Análisis no-paramétrico de la varianza de la velocidad promedio diaria del viento en los distintos años. Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p<0,05).	56
Tabla 4.3	Resultados de las correlaciones de Spearman entre la densidad y biomasa de cada grupo unicelular (n=55) analizado en bahía Scotia desde abril 2015 hasta marzo 2020.	60
Tabla 4.4	Resultados de las correlaciones de Spearman entre los grupos unicelulares analizados en bahía Scotia desde abril 2015 hasta marzo 2020 en base a la densidad y biomasa (n=55).	61
Tabla 4.5	Resultado del análisis SIMPER en base a los principales grupos formados en los clusters basados en diatomeas, dinoflagelados, ciliados desnudos, tintínidos y silicoflagelados (Figura 4.8).	64
Tabla 4.6	Comparación de los rangos de temperatura (Temp.) del mar, nutrientes y clorofila- <i>a</i> entre bahía Scotia (S4, Is. Laurie) y bahía Borge (Is. Signy) ubicadas en el archipiélago de las Islas Orcadas del Sur.	86
Tabla 4.7	Comparación de las densidades (cél l ⁻¹) y biomasa (µgC l ⁻¹) registradas para las comunidades fitoplanctónicas y protozoos en bahía Scotia (BS, Is. Laurie) en un sitio fijo (S4) desde abril 2015 a marzo 2020 (60 meses, presente estudio) y en bahía Borge (BB, Is. Signy) desde abril 1990 a junio 1991 (15 meses, Clarke & Leakey 1996; Leakey et al. 1994).	87
Tabla 4.8	Comparación de los rangos o valores máximos de densidad (cél o ind l ⁻¹) y biomasa (µgC l ⁻¹) de los grupos taxonómicos abordados en este estudio durante con los reportados en artículos publicados basados en ciclos anuales de ecosistemas costeros antárticos (incluidos en Apéndice I, Tabla 1).	89
Tabla 4.9	Comparación de los rangos y/o valores máximos (cél o ind l ⁻¹) y biomasa (µgC l ⁻¹) de los grupos taxonómicos abordados en la presente tesis con los valores reportados en estudios publicados en los últimos 7 años en ecosistemas costeros antárticos del oeste de la Península Antártica durante los veranos.	91

Capítulo 1

INTRODUCCIÓN

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

1.1. El plancton en los ecosistemas marinos

El conocimiento del plancton marino y de los cambios en su estructura a distintas escalas espaciales y temporales es crucial para comprender la dinámica del carbono y de los ciclos biogeoquímicos, especialmente en un escenario de cambio global (Stukel et al. 2011). El plancton, además, determina los niveles de productividad biológica de los océanos y la biomasa de recursos pesqueros. La extensión de sus ciclos de vida puede ser desde algunas horas a varios meses, y sus tamaños cubren ocho órdenes de magnitud (entre $0,2 \mu\text{m}$ y $>20 \text{ cm}$). Se trata de un conjunto de organismos muy diversos, tanto desde el punto de vista taxonómico como funcional. En numerosidad y biomasa predominan los organismos unicelulares, comúnmente clasificados como bacterioplancton, fitoplancton y protozooplancton. El nivel trófico más alto está representado por el zooplancton, con organismos que habitan la columna de agua en forma permanente (holoplancton) o solo temporaria (meroplancton).

La distribución espacial y temporal del plancton marino no es constante ni homogénea debido a los cambios en las condiciones ambientales y a las interacciones bióticas que operan en diferentes escalas (Figura 1.1) (Scheffer et al. 2003, Schofield et al. 2012). Según la escala espacio-temporal a analizar, serán relevantes los procesos biológicos, atmosféricos y oceánicos. En los ambientes marinos costeros en particular, el plancton se desarrolla bajo condiciones altamente dinámicas debido a que, además de la acción de factores marinos y atmosféricos (Cloern & Jassby 2010), se suman los procesos terrestres vinculados al ingreso de aguas continentales y a la acción de mareas, viento y oleaje.

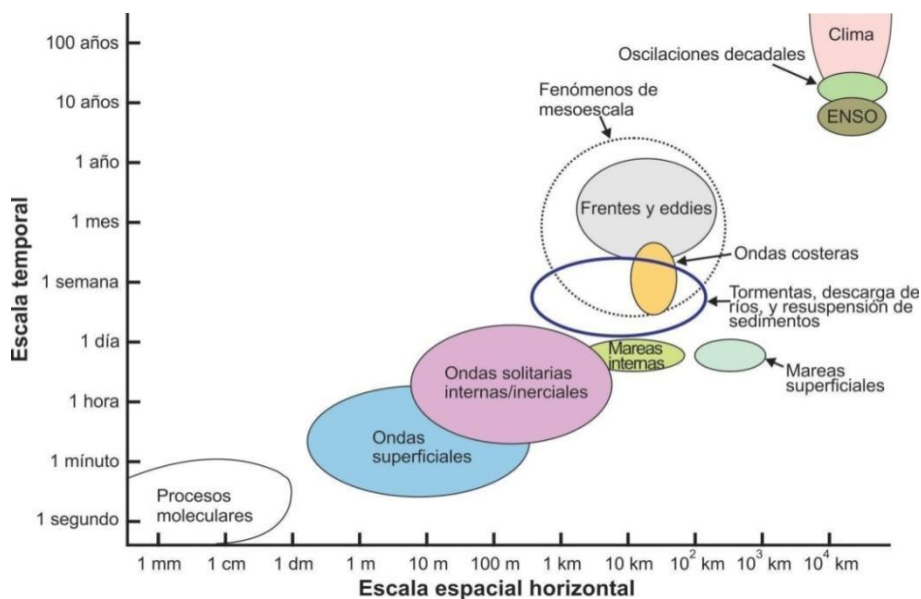


Figura 1.1 Diagrama de las escalas espacio-temporales en las que operan algunos procesos físicos oceánicos. Modificada de Schofield et al. (2012).

El plancton presenta una distribución agregada o en parches (Durham & Stoecker 2012, McManus & Woodson 2012), lo cual responde principalmente a procesos físicos y biológicos. Por ejemplo, las áreas con disponibilidad y calidad de luz y nutrientes favorecerán el desarrollo de parches de fitoplancton, los cuales atraerán al zooplancton, generándose una merma por consumo. Fuera del parche, la menor concentración de zooplancton permitirá la formación de nuevos parches. La extensión de los parches puede variar de centímetros a kilómetros en la dimensión horizontal, pero hasta solo algunos metros en la dimensión vertical. Esta asimetría se debe principalmente a que la columna de agua por lo general se encuentra estratificada, lo cual limita la movilidad de los organismos y a la atenuación exponencial de la radiación fotosintéticamente activa con la profundidad (McManus & Woodson 2012).

Los movimientos verticales del plancton también son clave para comprender su distribución en la columna de agua y para interpretar algunos de los cambios temporales a distintas escalas. Muchos organismos planctónicos pueden desplazarse en la columna de agua, destacándose las migraciones verticales diarias y estacionales del zooplancton (Atkinson 1998, Greer et al. 2013, Berge et al. 2014, Conroy et al. 2020). A su vez, los organismos planctónicos tienen distintas profundidades óptimas para su desarrollo. Los movimientos de las masas de agua pueden alterar esta distribución, por ejemplo con el ingreso de organismos procedentes de mayores profundidades o del bentos (Lange et al. 2018).

Los cambios estacionales o fenológicos del plancton marino se manifiestan en la densidad y biomasa de las poblaciones y/o comunidades, la estructura de tamaños, la composición de especies, y el estado reproductivo, así como en el momento y duración de los periodos de latencia estacional y de la floración primaveral (Ji et al. 2010). En este sentido, los estudios fenológicos contribuyen a comprender los cambios temporales de la trama trófica y viceversa.

Las tramas tróficas planctónicas son complejas dado que existen varios eslabones entre las células más pequeñas y el zooplancton, con variaciones según las condiciones del ambiente (Stibor et al. 2004, Jeong et al. 2010). En este sentido, cuando la luz y/o los nutrientes son limitantes dominan organismos unicelulares de la fracción picoplanctónica (0,2-2 μm), tales como algas pequeñas, cianobacterias y bacterias heterótrofas, o bien flagelados y ciliados nanoplanctónicos (2-20 μm) (Figura 1.2). El predominio de estos organismos se debe a su mayor eficiencia en la asimilación de nutrientes y luz, cobrando mayor relevancia en las tramas tróficas microbianas donde la materia y la energía provienen de la descomposición de materia orgánica por parte de las bacterias (Azam et al. 1991, Gilbert & Mitra 2022). Los organismos pequeños pueden permanecer en suspensión en la capa eufótica regenerando nutrientes, y son consumidos por protozoos, principalmente flagelados pequeños, ciliados y dinoflagelados, los cuales contribuyen a mantener sus niveles de biomasa relativamente estables pero no pueden ser eficientemente incorporados por el meso-, macro- y megazooplancton (Marañón 2009, Kocum 2020, Gilbert & Mitra 2022). Cuando los recursos son más abundantes, dominan las células más grandes (microplanctónicas: 20-200 μm), con

tasas más altas de hundimiento, rutas tróficas más simples, y una alta transferencia de materia y energía a los niveles tróficos superiores (Figura 1.2). En este caso, los consumidores de mayor porte del mesozooplankton (200-2000 μm) tienen una tasa reproductiva más lenta que la del fitoplancton, lo que permite la acumulación de biomasa y la generación de floraciones fitoplanctónicas (Marañón 2009, Kocum 2020).

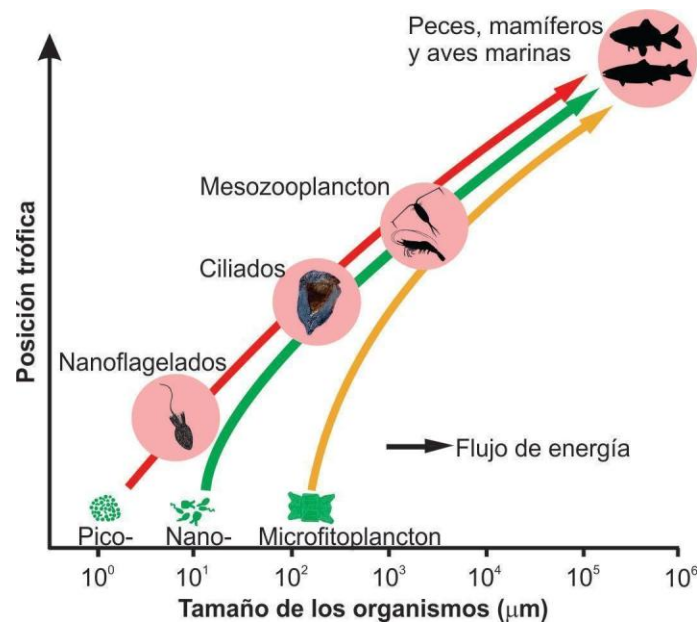


Figura 1.2 Esquema cualitativo que representa las distintas vías por las cuales fluye la producción primaria a través de la trama trófica marina. Las vías señaladas por la fecha roja y verde predominan bajo condiciones limitantes de recursos, y la amarilla con mayor disponibilidad de recursos. Modificado de Boyce et al. (2015).

La fenología del plancton también puede cambiar de un año a otro debido a la variabilidad ambiental (ej. temperatura, dirección e intensidad del viento, procesos climáticos de amplia escala espacio-temporal) y debido a que las especies no siempre responden del mismo modo ante los cambios (Ji et al. 2010). A nivel de especie, se destacan los cambios fenológicos de diatomeas y tintínidos, importantes integrantes del fitoplancton y de la comunidad de protozoos, respectivamente (Visser & Both 2005, Hinder et al. 2012). Las diatomeas son consideradas uno de los grupos de organismos más importantes del fitoplancton marino, por desempeñar una función clave en la productividad primaria, los ciclos de nutrientes y el bombeo biológico de carbono (Tréguer et al. 2018). Los tintínidos, por su parte, son consumidores del pico- y nanoplancton, por lo tanto son un importante nexo entre la trama trófica microbiana y la trama trófica clásica (Dolan et al. 2010). A su vez, al estar provistos de estructuras de protección celular que facilita su conservación y determinación a nivel específico, son fundamentales como indicadores de cambios ambientales, oceanográficos y climáticos actuales y como herramientas para la reconstrucción paleoambiental (Baumgartner et al. 1989, Hays et al. 2005).

Cobra singular importancia en la fenología del plancton el efecto del acople o desacople entre el fitoplancton y el zooplancton (Ji et al. 2010, Boyce et al. 2017) y su consecuente impacto en los ciclos biogeoquímicos y en la estructura de la trama trófica.

Los estudios sobre el acople-desacople entre niveles tróficos y sobre las interacciones tróficas son escasos debido a la carencia de datos simultáneos de distintos componentes planctónicos (Thackeray 2012) y a la dificultad de observar las interacciones tróficas. Esto conduce al uso de indicadores que permitan inferir las interacciones, tales como el coeficiente de correlación, que asume que el consumidor y la presa están tróficamente conectados en espacio y tiempo, y que sus cambios no responden a un efecto independiente. Boyce et al. (2015) postulan que si la correlación entre las abundancias de posibles presas y consumidores es positiva a lo largo de una serie temporal (o espacial), el control es por recursos, y si es negativa se asume que el control es por consumo. Para inferir estos vínculos de una forma consistente y representativa son necesarias, por lo tanto, series temporales y/o espaciales de datos simultáneos de densidad y/o biomasa de los grupos taxonómicos de interés.

1.2 El plancton de los ecosistemas marinos antárticos costeros

Dentro de los organismos unicelulares eucariotas, los grupos que proliferan en los ecosistemas costeros antárticos son las diatomeas, dinoflagelados, criptofitas, prasinofitas, primnesiofitas, silicoflagelados y ciliados (aloricados y lorricados) (ej. Annett et al. 2010, Rozema et al. 2017, Monti-Birkenmeier et al. 2021). En el mesozooplancton, los copépodos suelen ser los organismos de mayor densidad y biomasa, seguidos por las apendicularias, los pterópodos, las larvas nauplii y, en menor medida, quetognatos, poliquetos y algunos otros grupos (Pane et al. 2004, Garcia et al. 2016, Spinelli et al. 2018, Garcia et al. 2020).

Uno de los principales factores que afectan la distribución espacial y temporal del plancton antártico en todas sus escalas es la dinámica estacional en la extensión, concentración y persistencia invernal del hielo marino (Massom & Stammerjohn 2010, Constable et al. 2014). Durante el periodo cubierto por hielo marino los organismos planctónicos utilizan distintas estrategias para afrontar las condiciones menos favorables para su desarrollo (ej. formación de esporas, diapausa, desplazamientos, migraciones), lo cual es acompañado por una caída general de sus abundancias (Gilbert 1991a, Clarke & Leakey 1996, Biggs et al. 2020). En este sentido, hacia finales del invierno las comunidades que han persistido en el hielo y en la columna de agua tienen una gran influencia en los cambios de la estructura del plancton, determinando en gran medida la comunidad inicial primaveral (Sommer et al. 2012, Fang & Sommer 2017). No obstante, a pesar de la relevancia del invierno en la sucesión planctónica, las investigaciones en dicho período son notablemente más escasas que los estudios desarrollados durante el periodo estival, tal como se resume en la Tabla 1 del Apéndice I.

El retroceso primaveral del hielo marino permite la penetración de la luz en la columna de agua, coincidiendo con un aumento del fotoperiodo y de la temperatura del mar. La zona del

borde de hielo, además, facilita el desarrollo de floraciones fitoplanctónicas ligadas a la estratificación de la columna de agua generada por el aporte de agua de deshielo de baja salinidad (Smith Jr et al. 1987, Kang et al. 2001), lo cual favorece la retención del fitoplancton en la zona eufótica y genera un efecto de siembra de especies y de esporas que luego pueden proliferar en la columna de agua (Smith & Nelson 1985, Venables et al. 2013, Saba et al. 2014). De este modo, las diferencias interanuales en los ensambles de especies y comunidades planctónicas usualmente se asocian al comportamiento del hielo marino local y regional (ej. Annett et al. 2010, Saba et al. 2014, Wasilowska et al. 2015, Rozema et al. 2017, Thibodeau et al. 2020).

Otros forzantes que controlan la densidad y biomasa de los organismos durante el periodo productivo son el viento y el ingreso de agua de derretimiento glaciar, ya que modifican las propiedades físicas y químicas de la columna de agua y afectan su estratificación (ej. Ahn et al. 1997, Kopczyńska 2008, Annett et al. 2010, Schloss et al. 2014, van Leeuwe et al. 2020). En particular, los periodos breves con vientos leves ($<10 \text{ m s}^{-1}$) se asocian a una columna de agua estable que puede favorecer la acumulación de biomasa, mientras que el viento con cierta dirección e intensidad favorece la dispersión o retención del plancton, en especial en lugares protegidos como bahías y fiordos (Moline & Prézelin 1996, Fitch & Moore 2007, Schloss et al. 1997). El efecto del ingreso de agua de deshielo glaciar sobre el plancton aún no es claro. Esto se debe, en parte, a que las variables involucradas de forma directa e indirecta generan condiciones bajo las cuales algunas especies son favorecidas y otras perjudicadas. Entre estas condiciones merecen destacarse el aumento de la temperatura del mar, el descenso de la salinidad, una menor disponibilidad lumínica por el aporte de sedimento glaciar, y un aumento de la concentración de hierro (Moline et al. 2004, Garcia et al. 2019, Höfer et al. 2019).

1.3 Cambio global: contexto y desafíos del estudio del plancton antártico

Desde 1950 hasta 2014, el campo de hielo marino antártico reflejó un aumento significativo de su extensión aunque con magnitudes y tendencias espacialmente heterogéneas (Meehl et al. 2019, Parkinson 2019, Rahaman et al. 2019). Los cambios parecen coincidir con alteraciones del forzante atmosférico conocido como Modo Anular del Sur (SAM = Southern Annular Mode). El SAM controla el movimiento latitudinal y la intensidad de los vientos del oeste que circundan el polo sur, e induce cambios en el comportamiento del hielo marino (Stammerjohn et al. 2008, Deppeler & Davidson 2017). Desde la década del 70 se ha observado un incremento de la fase positiva del SAM (SAM+), la cual genera un desplazamiento de los vientos del oeste hacia el sur y un aumento de su intensidad, mientras que la fase negativa del SAM tiene el efecto contrario. La criósfera antártica ha mostrado respuestas regionalmente contrastantes al SAM+. Por ejemplo, mientras que en el mar de Bellingshausen ocurre una reducción de la duración y concentración del hielo marino, contrariamente en el mar de Ross se observa un incremento (Stammerjohn et al. 2008, Verfaillie et al. 2022). A su vez, el SAM interactúa con el Niño Oscilación del Sur (ENSO = El Niño Southern Oscillation), intensificándose en los casos SAM+/La Niña y SAM-/El Niño y

debilitándose en las combinaciones opuestas (Stammerjohn et al. 2008). Se predice que la tendencia del SAM+ se mantendrá a futuro (Van de Broeke 2007).

En este contexto, en las últimas décadas el estudio sobre la fenología del plancton se ha centrado en comprender su vínculo con los forzantes climáticos (SAM y ENSO) y el hielo marino sobre la base de escalas temporales amplias. No obstante, los estudios a largo plazo en costas antárticas se basan principalmente en la clorofila (Clarke et al. 2008, Schloss et al. 2012, Kim et al. 2018), y en algunos casos (Lee et al. 2015, Rozema et al. 2017, van Leeuwe et al. 2020) incluyen estimaciones de fitoplancton y/o protozoos y zooplancton, o bien enfatizan desde los predadores hacia la clorofila y plancton (Cimino et al. 2023) (Apéndice I, Tabla 1). Se destacan tres ecosistemas costeros ubicados en distintas latitudes del oeste de la Península Antártica con más de una década de mediciones ambientales y de clorofila: bahía Guardia Nacional (base Carlini), costa de la isla Anvers (base Palmer) y bahía Margarita (base Rothera). Si bien estos tres sitios están bajo la influencia de similares forzantes climáticos como el SAM y el ENSO, Kim et al. (2018) observaron distintas tendencias en la clorofila, con aumentos en las inmediaciones de los 62°23'S y 64°77'S (a la latitud de las bases antárticas Carlini y Palmer, respectivamente) y descensos en 67°34'S (base Rothera), que responderían a la acción de factores locales.

Estos antecedentes indican que el estudio integrado del fitoplancton, los protozoos y el zooplancton es imprescindible para comprender los cambios en los niveles de base de los organismos que componen la trama trófica antártica, destacan la importancia de considerar las variables ambientales que operan a distintas escalas espaciales y temporales, tal como se trató en la Sección 1.1 del presente Capítulo, con el fin de entender los procesos que condicionan la fenología del plancton y sus cambios interanuales. Además, cuando las series temporales se basan en especies y/o en comunidades, la información recabada sobre estos cambios resulta más detallada que aquella derivada de valores de clorofila (Ji et al. 2010). Debido a esto, es necesario ahondar en el conocimiento integral de los distintos grupos taxonómicos que integran el plancton antártico y su vínculo con la dinámica del hielo marino, más aún en el contexto de cambio global, y especialmente en sectores que han sido poco o nulamente estudiados, tal como ocurre con la mayoría de los ecosistemas costeros de las Islas Orcadas del Sur.

1.4 Contexto regional del archipiélago de las islas Orcadas del Sur y antecedentes sobre el plancton marino costero

El archipiélago de las islas Orcadas del Sur (61°S, 45°O) se encuentra 600 km al noreste de la península Antártica, entre el mar de Weddell y el mar de Scotia, y 800 km al sur del Frente Polar, entre el Frente Sur de la Corriente Circumpolar Antártica y el brazo norte del giro de Weddell (Figura 1.3 A). Es el sector continental de la porción sur del Arco de Scotia con mayor extensión (Dickens et al. 2014). Las islas más importantes son Coronación, Laurie, Powell y Signy, siendo en total unas cuarenta islas e islotes que suman una superficie aproximada de 1.000 km². El relieve del archipiélago ha sido moldeado casi exclusivamente

por erosión glaciaria. Al este del archipiélago se produce un importante ingreso desde el mar de Weddell al mar de Scotia, de Agua del Fondo Antártico (Antarctic Bottom Water) fría y rica en nutrientes, la cual tiene un papel clave en la ventilación del océano profundo y en la regulación climática global (Meredith et al. 2014).

Las condiciones meteorológicas de las islas Orcadas del Sur son extremas, con bajas temperaturas y fuertes vientos, principalmente del NO y N y también del SE y SO. Dentro del archipiélago, se destaca la base Orcadas, ubicada en el Istmo de Iburguren de isla Laurie, por ser la primera base antártica de Argentina (Figura 1.3B). A partir de las mediciones realizadas en dicha base se generó la serie ininterrumpida de datos meteorológicos más extensa de la Antártida, la cual evidenció un aumento significativo de la temperatura del aire con un incremento de las mínimas temperaturas invernales en el periodo 1950-2008 (Zazulie et al. 2010). El archipiélago en particular ha experimentado, desde 1950, un incremento significativo de la temperatura del aire a razón de $0,26^{\circ}\text{C}/10$ años (Beylich et al. 2016) y una reducción en la persistencia invernal del hielo marino, con una formación más tardía y una ruptura más temprana (Murphy et al. 1995, Murphy et al. 2014). Aún se desconoce en qué medida estos cambios impactan en la estructura del plancton.

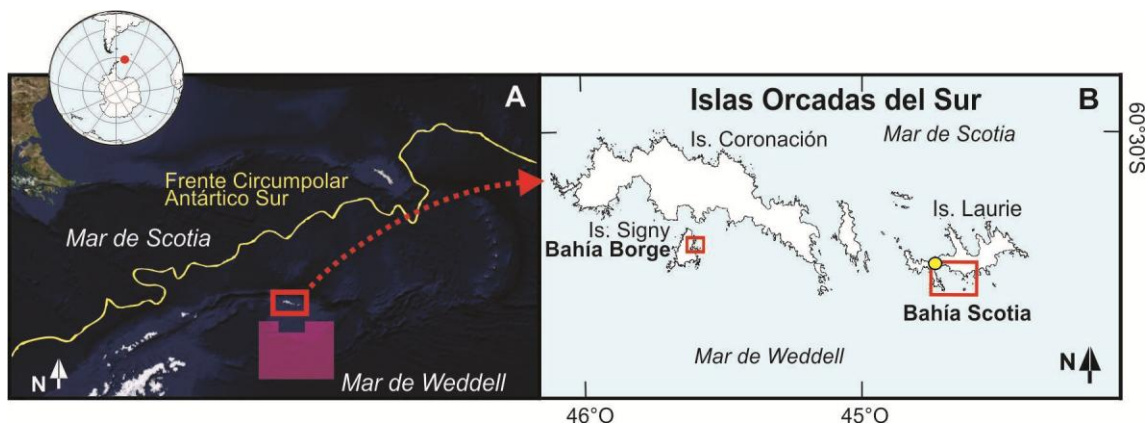


Figura 1.3 A: Ubicación del archipiélago de las islas Orcadas del Sur (recuadro rojo) y del Área Marina Protegida de la Plataforma Sur de las islas Orcadas del Sur (sombreado violeta). B: Detalle del archipiélago de las islas Orcadas del Sur, incluyendo a la base Orcadas señalada (punto amarillo) y la ubicación de las bahías Borge y Scotia.

En la plataforma continental de las islas Orcadas del Sur, que se destaca por albergar una excepcional biodiversidad bentónica (Barnes et al. 2009, Barnes et al. 2016), se creó en 2009 el Área Marina Protegida de la Plataforma Sur de las islas Orcadas del Sur, la cual cubre parte de la plataforma sur del archipiélago y altamar con 94.000 km^2 (Figura 1.3B). Es la primera Área Marina Protegida de la Región Antártica y la primera establecida en alta mar en escala global (Trathan & Grant 2020).

El plancton costero y las condiciones ambientales y meteorológicas de las islas Orcadas del Sur fueron mayormente investigados en inmediaciones de la isla Signy (bahía Borge; Figura 1.3 B) entre los años 1966 y 1994. Estos estudios abordaron la producción primaria (Horne et al. 1969, Whitaker 1982, Gilbert 1991b), las variaciones temporales de la clorofila-*a* (Clarke

et al. 1988, Gilbert 1991a, Clarke & Leakey 1996), ciclos anuales de la temperatura del mar, salinidad, macronutrientes, un ciclo anual de especies de ciliados desnudos y tintínidos, y densidad y biomasa del fitoplancton y protozoos (Clarke et al. 1988, Leakey et al. 1994, Clarke & Leakey 1996). A pesar de las señales evidentes de cambios ambientales, estos estudios no fueron continuados.

Por otra parte, en las bahías adyacentes a la Isla Laurie, tal como bahía Scotia (Figura 1.3B), y exceptuando un estudio vinculado con la densidad relativa de especies de diatomeas y silicoflagelados en plancton y bentos (Frenguelli & Orlando 1958), las investigaciones sobre el plancton comenzaron a desarrollarse recién en el año 2014, abordándose el estudio ecológico del zooplancton durante el verano (Spinelli et al. 2018), el plancton unicelular durante un ciclo anual, desarrollado en el marco del presente trabajo de Tesis (Trifoglio et al. 2022) y resultados preliminares sobre el ciclo anual del picoplancton y microplancton, la variabilidad espacial del fitoplancton, protozoos y mesozooplancton en el verano (ej. Alder et al. 2016, Franzosi & Alder 2019), y cambios interanuales de las asociaciones de diatomeas planctónicas y bentónicas (Olguín et al. 2018, Abbeduto et al. 2018). Por lo tanto, las únicas investigaciones sobre el plancton marino costero en inmediaciones del archipiélago se están desarrollando en bahía Scotia, representando esta tesis el primer estudio que abarca los cambios temporales del plancton unicelular y del zooplancton en distintas escalas.

1.5 Objetivo general

El objetivo general de la presente tesis es analizar la estructura del plancton en base a los principales grupos taxonómicos y fracciones de tamaño de bahía Scotia (Isla Laurie, Orcadas del Sur) con el fin de detectar la existencia de patrones en distintas escalas temporales en relación con procesos locales y regionales.

Objetivos específicos

1. Analizar en una escala anual (febrero 2016-abril 2017) los cambios en la densidad, biomasa y estructura (taxonómica, de tamaños y modos tróficos) del fitoplancton, protozoos y del zooplancton, y de las especies de diatomeas y tintínidos en relación con las condiciones ambientales locales.
2. Analizar en una escala interanual (2015-2020) los cambios en la densidad y biomasa de la comunidad planctónica eucariota unicelular y de las especies de diatomeas y tintínidos teniendo en cuenta fluctuaciones en las condiciones ambientales, el hielo marino, el SAM y el ENSO.
3. Analizar las diferencias entre los veranos 2016-2020 en la estructura taxonómica del fitoplancton, protozoos y zooplancton.

Hipótesis y predicciones

- Dado que en los ecosistemas marinos costeros antárticos las diatomeas suelen ser el principal grupo fitoplanctónico durante el periodo productivo, con una rápida respuesta a las condiciones óptimas del ambiente:

H 1 Las diatomeas dominan en biomasa durante el periodo libre de hielo marino.

P 1 Las diatomeas tendrán los mayores aportes de biomasa respecto de los restantes protistas durante el periodo libre de hielo marino.

- Dado que en condiciones de baja disponibilidad lumínica las células de menor tamaño tienen una ventaja competitiva respecto a las de mayor tamaño:

H 2 Durante el periodo cubierto por hielo marino domina la fracción nanoplanctónica.

P 2 El nanoplancton supera en biomasa al micro- y mesoplancton durante el periodo cubierto por hielo marino.

- Dado que la estructura taxonómica y de tamaños del plancton depende de la dinámica local y regional del hielo marino:

H 3 La persistencia temporal del hielo marino condiciona la estructura del plancton de bahía Scotia.

P 3 Los años con mayores diferencias en la duración del hielo marino en la bahía exhiben diferencias en la estructura del plancton.

Capítulo 2

MATERIALES Y MÉTODOS

CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Características de bahía Scotia

Bahía Scotia, ubicada al sur de la isla Laurie, tiene una profundidad inferior a 150 m y 13,7 km² de superficie, con una orientación SE-NO (Figura 2.1), y posee un régimen de marea mixto preponderantemente semidiurno. Se conecta con el mar de Weddell por una boca de 5 km de ancho y se encuentra demarcada por el istmo Ibaguren de 350 m de ancho. Este istmo separa la bahía Scotia de la bahía Uruguay y sirve de asiento a la base Orcadas (Argentina). Sobre su costa oeste, la bahía está limitada por la península Mossman, donde se encuentra el monte del mismo nombre (110 m.s.n.m., con una marcada pendiente hacia la bahía) y, en su extremo, una colonia de pingüinos. La costa este se caracteriza por la presencia de glaciares en casi toda su extensión, los cuales aportan agua de deshielo en primavera-verano, especialmente entre punta Moreno y punta Davis. La circulación de las aguas en el interior de la bahía es desconocida.

Las condiciones meteorológicas son extremas, con bajas temperaturas (promedio anual -3,8°C, mín. -44°C), y vientos con una intensidad promedio anual entre 3,9 y 5,6 m s⁻¹ y ráfagas marcadamente mayores (promedio 20 m s⁻¹), siendo habitual que superen los 27,8 m s⁻¹ (serie de datos meteorológicos de 2010-2017 del Servicio Meteorológico Nacional).

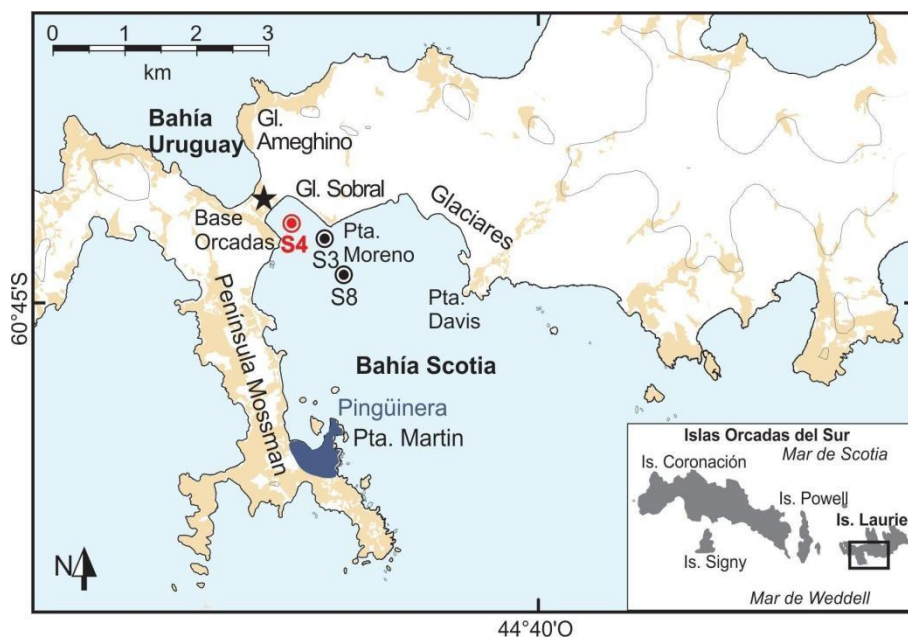


Figura 2.1 Mapa general del área de estudio con la ubicación de los sitios de muestreo. Distancia entre sitios: S3 y S4: 460 m; S3 y S8: 320 m; S4 y S8: 700 m.

2.2 Selección de los sitios de estudios, mediciones y muestreos en bahía Scotia

Para el presente estudio, las mediciones de las condiciones abióticas y los muestreos de plancton en la columna de agua se realizaron principalmente en un sitio fijo, S4, y ocasionalmente en otros dos sitios complementarios, S3 y S8 (Figura 2.1).

Sitio 4 (60° 44' 22,89"S, 44° 43' 49,46"O): se ubica en el interior de la caleta a una distancia de alrededor de 300 m de la costa de la base Orcadas y costas laterales. La profundidad del fondo marino es de 14-17 m. Fue seleccionado para el estudio debido a su proximidad a la base Orcadas, cuyo soporte logístico permite concretar los muestreos durante todo el año, y porque en base a las observaciones realizadas con anterioridad a la presente Tesis, es representativo de la estructura del plancton de dicha bahía. Por ende, S4 es el sitio de muestreo más importante de este estudio y sobre el cual se basan los análisis de las escalas temporales.

Adicionalmente, para examinar la variabilidad espacial (subsUPERficial y vertical) se seleccionaron otros dos sitios, S3 y S8 (Figura 2.1).

Sitio 3 (60° 44' 29,79"S, 44° 43' 22,14"O): ubicado a 700 m de la costa de la base Orcadas y a 170 m de punta Moreno. Fue seleccionado para observar de forma más directa la influencia del ingreso de agua de derretimiento glaciario, dado que es posible observar en algunas ocasiones lenguas superficiales de agua glaciaria de color turquesa y/o restos de desprendimientos del glaciar. La profundidad aproximada del fondo es de 20-30 m.

Sitio 8 (60° 44' 40,07"S, 44° 43' 19,40"O): ubicado a 1000 m de la costa de la base Orcadas, posee una profundidad de 25-35 m. Es el sitio más alejado de la costa y el más expuesto al ingreso de agua desde el exterior de la bahía. La costa más cercana, punta Moreno, se encuentra a 450 m.

Para la distribución espacial subsUPERficial (5 m) se muestrearon los sitios S3, S4 y S8 en febrero y marzo 2016, y S4 y S8 entre junio-septiembre 2016. Para la distribución vertical se realizaron muestreos en S3, S4 y S8 en marzo 2016 (0, 5, 10 y 15 m), S4 y S8 entre junio-septiembre 2016 (0,5 y 5 m), y S4 entre enero-marzo 2018 (5 y 15 m). Cabe señalar que las dificultades asociadas a los cambios repentinos en las condiciones meteorológicas de bahía Scotia impiden explorar con mayor frecuencia la escala espacial, más aún considerando que el trabajo de campo se realiza desde un bote neumático.

En periodos de aguas libres de hielo, todos los muestreos se realizaron desde un bote neumático tipo Zodiac bajo buenas condiciones meteorológicas y vientos menores a $10,3 \text{ m s}^{-1}$, mientras que durante el periodo invernal los muestreos se realizaron a través de perforaciones en el campo de hielo marino. Durante los veranos los muestreos y las mediciones se realizaron con mayor frecuencia, abarcando un mayor número de grupos planctónicos comprendidos en el fitoplancton, protozooplancton y zooplancton.

La temperatura del agua de mar fue medida mediante un termómetro digital en la profundidad de colecta de la muestra y en superficie. La profundidad del disco de Secchi (D) fue usada para estimar la profundidad de la zona eufótica (Z_{eu}) mediante el factor de conversión de Lind (1979) de 2,7 veces D.

En todos los muestreos se recolectaron 10 litros de agua mediante botella Niskin. El volumen de agua fue fraccionado para estimar la concentración de clorofila (*a*, *b*, *c*), macronutrientes y para las estimaciones cualitativas y cuantitativas de los grupos de organismos que componen el fitoplancton, protozoos, las especies de diatomeas y tintínidos y, en algunos casos, para realizar estimaciones cuantitativas de larvas nauplii y analizar la estrategia trófica de células flageladas nanoplanctónicas. En algunos pocos casos, entre octubre y diciembre 2016, se tomaron 500 ml de forma directa en superficie para realizar solo las estimaciones cualitativas y cuantitativas de fitoplancton y protozoos, y de especies de diatomeas y tintínidos.

Para la cuantificación del zooplancton, en todos los veranos y durante el ciclo anual 2016, se realizaron lances verticales con redes de 100 μm (ciclo anual 2016) o 200 μm (restantes veranos) de poro desde la cercanía del fondo hasta la superficie. Los volúmenes filtrados (rango: 683-1414 l) fueron estimados considerando el diámetro de la red y la distancia recorrida.

El total de mediciones y muestras recolectadas en la columna de agua en cada sitio se resumen en el Apéndice II, Tabla 1. Las metodologías de colecta y conservación de submuestras para las distintas comunidades y variables estudiadas se resumen en la Tabla 2.1. Para los nanoflagelados, adicionalmente se filtraron por duplicado 20 ml de muestra teñidas con DAPI (c.f. 5 $\mu\text{g ml}^{-1}$) por filtros de policarbonato negros de 0,8 μm de poro según el método de Porter & Feig (1980).

Tabla 2.1 Resumen del total de muestras recolectadas y procesadas en los tres sitios fijos (S3, S4 y S8) de bahía Scotia en el periodo febrero 2016-marzo 2020.

Comunidad / variable	N° muestras			Método de colecta	Volumen de muestra y fijación / preservación
	S3	S4	S8		
Nanoflagelados pigmentados y no pigmentados	2	27	2	Botella Niskin	20 ml con glutaraldehído 0,5% (c.f.) filtrados por filtro de policarbonato negro de 0,8 μm / Freezer -20°C
Microplancton	5	66	9	Botella Niskin	500 ml con formol neutralizado 2% (c.f.) / Oscuridad
Larvas nauplii	2	21	2	Botella Niskin	2-5 l filtrados por tamiz de 18 μm . Concentración de ~200 ml con formol 4% (c.f.) / Oscuridad
Zooplancton	2	21	2	Red de zooplancton	300 ml con formol 4% (c.f.) / Oscuridad
Clorofila	5	61	5	Botella Niskin	1-3 l filtrados por filtro de 0,7, 2 y 10 μm / Freezer -20°C
Nutrientes	2	57	2	Botella Niskin	100 ml derivados del agua de mar filtrada para clorofila / Freezer -20°C

2.3 Concentración de clorofila y de macronutrientes

La extracción de pigmentos se realizó bajo penumbra con el agregado de 4-5 ml de acetona 90% a cada filtro por 24 hs, posterior centrifugación (500 rpm, 2 minutos) e inmediata

medición con espectrofotómetro en las longitudes de onda de 630, 647, 664 y 750 nm para estimar las concentraciones de clorofila-*a*, *b* y *c* de acuerdo a las ecuaciones de Jeffrey & Humphrey (1975). Se usó una celda de cuarzo de 1 cm para las mediciones. Al inicio, y cada 15 mediciones, se midió el blanco (acetona 90%). Las mediciones de clorofila se hicieron en las semanas siguientes a la llegada al laboratorio de la carga con las muestras colectadas durante el año, entre febrero-marzo de cada año.

La concentración de macronutrientes (nitrito+nitrato, fosfato y silicato) fue analizada mediante un autoanalizador Skalar San Plus. Los análisis se realizaron en los laboratorios del CESIMAR-CONICET.

2.4 Estimaciones de densidad y biomasa del plancton

Para el reconocimiento de los taxones se consultó bibliografía especializada (unicelulares generales: Tomas 1997, Scott & Marchant 2005; zooplancton: Boltovskoy 1981, Boltovskoy 1999, Todd et al. 2009; dinoflagelados: Dodge 1985, Balech 1988; ciliados desnudos: Santoferrara 2007; diatomeas: Cupp 1943, Hustedt 1958, Simonsen 1974, Priddle & Fryxell 1985, Round et al. 1990, Tomas 1997, Scott & Marchant 2005; tintínidos: Alder 1995, 1999). La determinación de las especies de diatomeas se basó en observaciones morfológicas bajo microscopio invertido y en observaciones bajo microscopio con contraste de fase (Olympus CX3) de alícuotas o de preparados permanentes montados en naphrax de material oxidado (Simonsen 1974) a 1000x. Las diatomeas que no pudieron ser asignadas a un género o especie fueron agrupadas bajo las categorías de Pennadas o Céntricas. En este estudio se aplica el término “protistas” con fines exclusivamente operativos, para mencionar a los organismos eucariotas unicelulares que componen el fitoplancton y el protozooplancton.

Los nanoflagelados pigmentados y no pigmentados fueron diferenciados y cuantificados bajo microscopio de epifluorescencia (Olympus BX41, 1000x) equipado con lámpara de mercurio de 100W y filtros ópticos para excitación UV (330-385 nm), azul (450-480 nm) y verde (510-550 nm) (n=31). El conteo de células se realizó mediante observación directa en 10 campos seleccionados al azar por preparado (20 campos por muestra debido al duplicado), cada uno de los cuales fue sucesivamente excitado con los filtros UV, azul y verde. Luego de la excitación del preparado bajo filtro azul, los nanoflagelados con pigmentos fueron reconocidos por la coloración rojiza de sus cloroplastos y permitieron diferenciar a criptofitas, prasinofitas y primnesiofitas. En la Figura 2.2 se especifican los rasgos que se consideraron para identificar a los nanoflagelados y restantes grupos taxonómicos. Los nanoflagelados que no mostraron la coloración rojiza fueron clasificados como no pigmentados, pudiendo diferenciarse sólo a los coanoflagelados. Los nanoflagelados pigmentados y no-pigmentados que no pudieron identificarse fueron clasificados como no identificados. Las categorías de pigmentados y no-pigmentados fue preferida por sobre autótrofos y heterótrofos, debido a que no es factible diferenciar entre autótrofos y mixótrofos mediante la metodología aplicada (Zubkov & Tarran 2008, Figueiras et al. 2020). Las densidades de los nanoflagelados (cél l⁻¹) fueron calculadas con la fórmula de Cuevas et

al. (2009). No se realizaron recuentos de nanoflagelados bajo microscopio invertido debido a su pequeño tamaño y difícil distinción, exceptuando el análisis de una muestra recolectada en el mes de enero de 2020, dado que el material permitió la observación bajo microscopio de fluorescencia e invertido con el fin de comparar los recuentos derivados de ambas metodologías.

Los recuentos de diatomeas, dinoflagelados, ciliados desnudos, tintínidos, silicoflagelados, y de las especies dominantes de diatomeas y de tintínidos fueron realizados bajo microscopio invertido (Olympus CKX41) usando cámaras de sedimentación de 1, 10 o 25 ml por triplicado siguiendo el método Uthermöhl (1958) (n=80). El conteo de células se realizó en la totalidad de la superficie de las cámaras para los grupos poco abundantes, o en media cámara para los más numerosos. Cuando las densidades fueron muy altas, se seleccionaron campos al azar. Durante los recuentos, los frústulos vacíos de diatomeas fueron diferenciados pero no fueron considerados en las estimaciones de densidad y biomasa. En el caso del zooplancton, se observó la totalidad del fondo de la cámara en todos los casos. Los ejemplares que sedimentaron rápidamente en la cámara debido a su gran tamaño, fueron cuantificados a simple vista y medidos bajo lupa.

Para la biomasa de todos los protistas (fitoplancton y protozoos) se estimó el volumen celular promedio de cada grupo por muestra aplicando las fórmulas de los cuerpos geométricos más próximos a la morfología celular (Figura 2.2). Para los nanoflagelados se tomaron fotografías bajo cada filtro de los campos usados para la estimación de la densidad, y se midieron todas las células mediante el software Image-Pro Plus (Media Cybernetics). Para las diatomeas, dinoflagelados y silicoflagelados se utilizaron las formas sugeridas por Sun & Liu (2003). Todas las células fueron medidas cuando la densidad del grupo fue baja. En cambio, en los casos de grupos de mayor abundancia se midió un número mínimo de 30 células, a excepción de las diatomeas, de las cuales se midieron al menos 50 células debido a la mayor variabilidad de formas y tamaños. Las cilias, los flagelos y las espinas no fueron incluidos en las estimaciones de biomasa. El volumen celular se transformó a carbono aplicando factores de conversión específicos para cada grupo (Apéndice II, Tabla 7). Luego se obtuvo el promedio celular de carbono de cada grupo por muestra, el cual se multiplicó por su respectiva densidad obteniéndose así su biomasa expresada en carbono ($\mu\text{gC l}^{-1}$). La biomasa del zooplancton derivada de mediciones fue estimada para larvas nauplii, copépodos, apendicularias, poliquetos, quetognatos, medusas, anfípodos y krill. En cambio, la biomasa de estadios larvales de ascidias, poliquetos y de taxones no identificados no pudo estimarse dado que no se hallaron factores de conversión a carbono vinculados con la medición de ejemplares. Cabe destacar que estos grupos no fueron dominantes en los materiales examinados. Las medidas corporales y fórmulas utilizadas para la estimación de biomasa se detallan en la Tabla 8 del Apéndice II y Figura 2.3. Para todos los grupos zooplanctónicos se aplicó un factor de corrección de 0,3 por la pérdida de peso generada por el formol (Böttger-Schanck 1985).



Figura 2.2 Grupos de organismos unicelulares identificados, rasgos principales utilizados para su reconocimiento, y ejemplificación de la aplicación de formas geométricas para el cálculo del volumen. Escala de 10 μm para organismos del panel superior, y 5 μm para nanoflagelados pigmentados y no pigmentados.

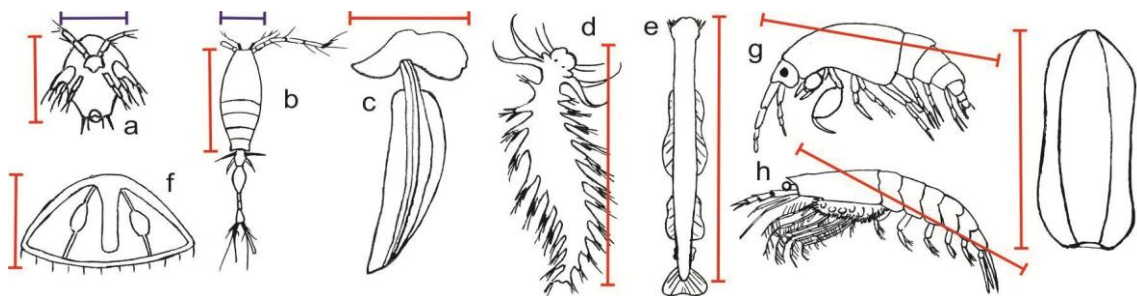


Figura 2.3 Medidas aplicadas para la estimación de biomasa (Apéndice II Tabla 8) de a: larvas nauplii, b: copépodos, c: apendicularias, d: poliquetos, e: quetognatos, f: medusas, g: anfípodos, h: krill, i: ctenóforos. Las líneas rojas representan la medición del largo y las azules el ancho.

2.5 Rangos de tamaño y modos tróficos

Cada una de las comunidades planctónicas fueron clasificadas por su tamaño según los criterios de Sieburth et al. (1978) en nanoplancton (2-20 μm), microplancton (20-200 μm), mesoplancton (0,2-20 mm) y macroplancton (2-20 cm). También se clasificaron según su modo trófico en autótrofos, heterótrofos y potenciales mixótrofos. Se consideraron autótrofos a las diatomeas y silicoflagelados, heterótrofos a los ciliados aloricados, tintínidos y nanoflagelados no pigmentados, y potenciales mixótrofos a los dinoflagelados y nanoflagelados pigmentados. Una de las limitaciones en este aspecto fue no haber podido evaluar la estrategia trófica de los dinoflagelados debido al bajo número de células que pudieron observarse en los preparados de fluorescencia.

2.6 Variables locales y regionales: condiciones meteorológicas, hielo marino, SAM y ENSO

La serie de datos meteorológicos medidos en la base Orcadas abarcó el periodo comprendido entre 1 de enero de 2010 y el 31 de marzo de 2020. La misma fue provista por

el Servicio Meteorológico Nacional, con datos diarios de velocidad promedio y máxima del viento, dirección del viento máximo, y temperatura del aire promedio, máxima y mínima.

La cobertura de hielo de bahía Scotia fue provista por el Servicio de Hidrografía Naval y responde a las observaciones visuales realizadas dos veces por semana por el personal invernante de la base Orcadas. La cobertura fue clasificada en porcentajes, donde 100% significa cobertura total de hielo y 0% sin hielo visible. A fin de comparar la extensión del hielo marino en los alrededores del archipiélago de las islas Orcadas del Sur se analizaron imágenes satelitales descargadas de la página <https://nsidc.org/> (fecha de descarga de imágenes 21/02/2021) con intervalos de aproximadamente un mes abarcando todo el periodo de estudio (Apéndice III, Figura 1).

Para analizar las fases del ENSO (El Niño Oscilación del Sur) se utilizó el índice MEI (*Multivariate ENSO Index*), el cual considera seis variables (presión a nivel del mar, componente zonal y meridional del viento en superficie, temperatura superficial del aire, temperatura superficial del mar y nubosidad total del cielo), e incorpora así el vínculo atmósfera-océano en su cálculo. Valores negativos de este índice se corresponden con La Niña y valores positivos con El Niño (fuente y más información: <https://www.esrl.noaa.gov/psd/enso/mei/index.html>).

A su vez, las fases del Modo Anular del Sur (SAM) se exploraron por medio del índice SAM (*Marshall Southern Annular Mode*), el cual se basa en la diferencia de presión zonal de las latitudes 40° S y 65° S. Valores positivos se corresponden con un incremento de los vientos del oeste entre 50-70° S, mientras que valores negativos a un debilitamiento de los vientos entre los 30-50° S (fuente y más información en: <https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/marshall-southern-annular-mode-sam-index-station-based>).

2.7 Análisis de datos

Con el fin de comprender los cambios temporales en la estructura del plancton y en los ensambles de especies de diatomeas y tintínidos en relación con las variables bióticas y abióticas, se realizaron diversos análisis considerando principalmente dos escalas temporales conforme a los objetivos específicos de la presente Tesis:

- La escala anual abordando prácticamente todos los grupos de organismos que conforman el plancton marino (unicelular y zooplancton) y las especies de diatomeas y tintínidos en relación con diversas variables ambientales en S4 durante 15 meses (desde febrero 2016 hasta abril 2017; **Objetivo 1**)

- La escala interanual del plancton marino unicelular y de las especies de diatomeas y tintínidos en S4 durante cinco años (desde abril 2015 hasta marzo de 2020; **Objetivo 2**).

- La escala interanual del plancton marino eucariota (unicelular y zooplancton) durante cinco veranos consecutivos (2016-2020, **Objetivo 3**).

2.7.1 OBJETIVO 1. Escala estacional: El plancton marino (protistas y zooplancton) y especies de diatomeas y tintínidos en relación con las condiciones ambientales locales (15 meses: 2016-2017)

Se analizó el sitio S4 con una frecuencia aproximadamente mensual. Las fechas de cada muestreo, la profundidad y el tipo de muestras colectadas se incluyen en el Apéndice II, Tabla 2.

2.7.1.A Variables meteorológicas

El viento y la temperatura del aire fueron analizados mediante la estimación de sus valores medios mensuales y análisis de boxplot. Para el viento en particular, se aplicó un análisis de varianza no paramétrico de una vía (Kruskal Wallis) para determinar diferencias en la temperatura del aire entre meses particulares. Además, se calculó el percentil 99 (P_{99}) de la velocidad del viento para identificar los eventos raros de vientos fuertes por encima de dicho valor.

2.7.1.B Columna de agua

2.7.1.B.1 Variables físicas, químicas y clorofila

Con los datos del Sitio 4 (0 ó 5 m) se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA, Legendre & Legendre 2012) con las variables ambientales (clorofila-*a*, nitrito+nitrato, fosfato, silicato, temperatura del mar, temperatura del aire promedio diaria, velocidad del viento medio diario) previamente estandarizadas (promedio 0, desvío estándar 1) para evaluar sus tendencias en el ciclo anual. Debido a que los muestreos se realizaron en condiciones de baja intensidad del viento, se utilizó el viento promedio de siete días (día de muestreo + seis días previos) en los análisis estadísticos debido a la influencia que puede tener el viento en la acumulación del plancton en un periodo comprendido entre los 7-10 días (Moline & Prézelin 1996, Schloss et al. 1997).

2.7.1.B.2 Plancton

Para los nanoflagelados y el zooplancton, los datos abarcaron hasta enero 2017, mientras que para los restantes grupos hasta abril 2017. Para el análisis de las especies de diatomeas se consideraron sólo aquellas dominantes en biomasa, considerando como criterio un aporte $\geq 0,5 \mu\text{gC l}^{-1}$ en al menos un mes.

Se hicieron análisis de correlación de Spearman entre:

- la densidad y biomasa de cada taxón, entre taxones y con las variables ambientales de (temperatura atmosférica y del mar, nutrientes y clorofila-*a*);
- la biomasa de las fracciones de tamaño (nanoplancton, microplancton y mesoplancton), y las variables ambientales mencionadas.

La estructura de las comunidades fue explorada mediante un análisis de agrupamiento (*cluster*) jerárquico, empleando una matriz de similitud de Bray-Curtis (Bray & Curtis 1957) y el método de ligamiento por promedios (UPGMA; Romesburg 2004). Estos análisis se realizaron considerando a todas las comunidades estudiadas. La densidad de cada grupo fue

transformada previamente con $\log(x+1)$ debido a la amplia diferencia en el orden de magnitud entre los distintos grupos examinados. Posteriormente se aplicó un Análisis Porcentual de Similitud (SIMPER, Clarke 1993) en función de los agrupamientos resultantes de cada análisis de cluster, con el fin de diferenciar los grupos de organismos que contribuyen en mayor proporción a la disimilitud entre muestras, determinar el porcentaje de similitud interna entre las muestras de cada agrupamiento y el porcentaje de disimilitud entre los agrupamientos.

2.7.2 OBJETIVO 2. Escala interanual: El plancton marino unicelular y especies de diatomeas y tintínidos durante cinco años consecutivos (2016-2020)

En el Apéndice II, la Tabla 4 resume los datos utilizados en el análisis para S4 desde abril de 2015 hasta marzo de 2020.

2.7.2.A Variables meteorológicas

Para detectar diferencias en las temperaturas promedio diarias anuales y de los veranos (dic-ene-feb), se realizó un análisis de la varianza ANOVA, o en su defecto Kruskal Wallis en caso de no cumplir el supuesto de normalidad. Estos análisis se realizaron considerando el periodo 2010-2020 con el fin de poner en contexto las condiciones de las Islas Orcadas del Sur durante el período de estudio. A su vez, se estimaron las anomalías mensuales de la temperatura del aire promedio y de la velocidad del viento utilizando el promedio climático de 10 años (enero 2010 - diciembre 2019) de las mismas variables.

2.7.2.B Columna de agua

Se realizaron:

Análisis de correlación de Spearman:

- entre los pigmentos de clorofila-*a*, *b* y *c* con la clorofila total, con el objetivo de utilizar la clorofila-*a* para los análisis y descripciones en caso de una asociación positiva significativa.
- entre las densidades y biomasa de los taxones.

Análisis de Componentes Principales (PCA) en base a la clorofila, nutrientes y temperatura del mar, previamente estandarizadas, para evaluar sus tendencias en el periodo de estudio.

Análisis de agrupamiento jerárquico, uno basado en la densidad y otro en la biomasa de diatomeas, dinoflagelados, ciliados desnudos, tintínidos y silicoflagelados, con el objetivo de evidenciar similitudes y diferencias entre las muestras colectadas en todo el periodo de estudio. Para estos se empleó una matriz de similitud de Bray-Curtis y el método de ligamiento por promedios sobre los datos sin transformar de las variables biológicas. Se realizó con ellas un análisis SIMPER para determinar la contribución de los taxones a la similitud interna de las agrupaciones, así como los taxones que determinaron la separación entre las agrupaciones. Aplicando la misma metodología se realizó un análisis de agrupamiento en base a la biomasa de las especies de diatomeas, y otro en base a la biomasa de las especies de tintínidos.

Un análisis BIO-ENV (BIOticENVironment, Clarke & Ainsworth 1993) entre las matrices de densidad y biomasa de los grupos de protistas y la matriz abiótica de S4, con el fin de analizar la combinación de variables abióticas (temperatura del aire diaria promedio, temperatura superficial de mar, velocidad promedio diaria del viento, Zeu Secchi, índice MEI, índice SAM, nutrientes) y clorofila-*a* que mejor explica los cambios temporales observados en las variables biológicas. El BIO-ENV permite determinar el subconjunto del conjunto de variables explicativas de la matriz de distancia Euclidiana que maximiza la correlación (Spearman) con la matriz de Bray-Curtis de las variables biológicas, es decir, permite determinar el mejor conjunto de variables explicativas. Previo al análisis, las variables explicativas fueron normalizadas.

Un análisis de Correspondencia Canónico (CCA, Legendre & Legendre 2012) en base a la densidad y biomasa considerando las mismas variables que en el BIO-ENV. Los factores de inflación de la varianza (VIF, de sus siglas en inglés) fueron calculados para cuantificar la multicolinealidad entre las variables independientes (Borcard et al. 2018). En los casos de alta colinealidad (VIF>20), el CCA fue repetido descartando aquellas variables con altos VIFs. La significancia global, de los ejes, y de las variables explicativas del CCA fueron evaluadas mediante test de permutación (Borcard et al. 2018). Se utilizó R ajustado para determinar los porcentajes de explicación global y de los ejes. El mismo análisis y procedimiento se aplicó a las especies de diatomeas y tintínidos en base a su biomasa.

2.7.3 OBJETIVO 3. Escala interanual: El plancton marino (protistas y zooplancton) durante cinco veranos consecutivos (2016-2020)

La comparación de la estructura del plancton unicelular (primnesiofitas, prasinofitas, criptofitas, coanoflagelados, nanoflagelados no identificados, diatomeas, dinoflagelados, ciliados desnudos, tintínidos, silicoflagelados) y del zooplancton (copépodos, apendicularias, quetognatos, poliquetos, medusas, ctenóforos, larvas nauplii, larvas de krill) de los veranos 2016, 2017, 2018, 2019 y 2020 (enero, febrero y marzo) se basó en la información incluida en la Tabla 5 del Apéndice II. No se realizaron análisis estadísticos debido al bajo número de muestras recolectadas en cada verano.

2.7.4 Programas y criterios estadísticos

Los análisis de ANOSIM, SIMPER y BIO-ENV fueron realizados con el programa PRIMER (versión 6.1.6). Las correlaciones de Spearman y los ANOVA no-paramétricos (Kruskal Wallis) se hicieron en Infostat. Para los restantes análisis se utilizó el software R (versión 3.5.1, R CoreTeam 2018) mediante los paquetes: vegan (Oksanen et al. 2018) para PCA, CCA (RDA); stats (R CoreTeam 2018) para los análisis de agrupamiento; clif (Seers 2019) para la rosa de los vientos; y graphics (R CoreTeam 2018) para los boxplots. El criterio de significancia aplicado en todos los análisis fue de $p=0,05$.

Capítulo 3

CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES Y DEL PLANCTON EN BAHÍA SCOTIA DURANTE UN CICLO ANUAL

CAPÍTULO 3. CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES Y DEL PLANCTON EN BAHÍA SCOTIA DURANTE UN CICLO ANUAL

En el presente capítulo se aborda el Objetivo 1, vinculado con los cambios temporales en la estructura del plancton (unicelular y zooplancton) y en las especies de diatomeas y tintínidos, y su relación con las condiciones ambientales locales en un sitio fijo (S4) de bahía Scotia durante 15 meses.

3.1. Condiciones ambientales y estructura del plancton

3.1.1 Variables ambientales y clorofila- α

Los vientos predominantes durante el periodo de febrero 2016-abril 2017 fueron del NO y, secundariamente, del SE (Figura 3.1A). La velocidad del viento promedio mensual de todo el periodo fue de $6,22 \text{ m s}^{-1}$, con un máximo ($7,54 \text{ m s}^{-1}$) y mínimo ($4,96 \text{ m s}^{-1}$) registrados en septiembre 2016 y mayo 2016, respectivamente. En la mayoría de los días (71%), la velocidad promedio del viento fue inferior a $7,5 \text{ m s}^{-1}$. Los registros de los restantes días estuvieron entre $7,5\text{-}10 \text{ m s}^{-1}$ (19,2%) y $10\text{-}14 \text{ m s}^{-1}$ (8,8%). Los eventos de fuertes vientos ($>14 \text{ m s}^{-1}$) tuvieron lugar en solo tres ocasiones (1% de los días): el 6 y 18 de abril 2016 con dirección NO y SE, respectivamente, y el 23 de diciembre 2016 desde el S, este último seguido por un evento atípico de vientos moderados (media: $5,3 \text{ m s}^{-1}$) del SE de dos semanas entre el 24 de diciembre al 6 de enero (Figura 3.1B). No se evidenció una tendencia estacional en los vientos promedio diarios (Figura 3.1C).

La temperatura promedio mensual del aire durante los meses estivales (enero, febrero y marzo) fue de $0,74^\circ\text{C}$ en 2016 y $1,33^\circ\text{C}$ en 2017, mientras que en los restantes meses fue de $-4,28^\circ\text{C}$ (abril-diciembre 2016) (Figura 3.1D). Un aumento en el rango de la temperatura ocurrió desde abril 2016 hasta agosto 2016, y en abril 2017. Los registros más bajos de temperatura diaria correspondieron al periodo mayo-agosto (mínimo: $-24,3^\circ\text{C}$, en julio). La temperatura del aire promedio diaria fue significativamente mayor en enero 2017 (Kruskal Wallis, $H=7,57$, $p=0,006$) y febrero 2017 (Kruskal Wallis, $H=9,66$, $p=0,002$) respecto a los mismos meses de 2016. No se detectaron diferencias entre marzo 2016 y marzo 2017 (Kruskal Wallis, $H=0,33$, $p=0,56$).

Desde diciembre 2015 hasta abril 2016, las aguas de bahía Scotia estuvieron libres de hielo marino. Su formación comenzó en mayo 2016 y su retroceso durante septiembre con vientos predominantes del NO (velocidad mensual promedio $7,53 \text{ m s}^{-1}$) y con un incremento de la temperatura del aire promedio mensual de $-11,3^\circ\text{C}$ en agosto a $-0,8^\circ\text{C}$ en septiembre, con la final ruptura el 1 de octubre 2016. La bahía mantuvo sus aguas abiertas hasta abril 2017 inclusive.

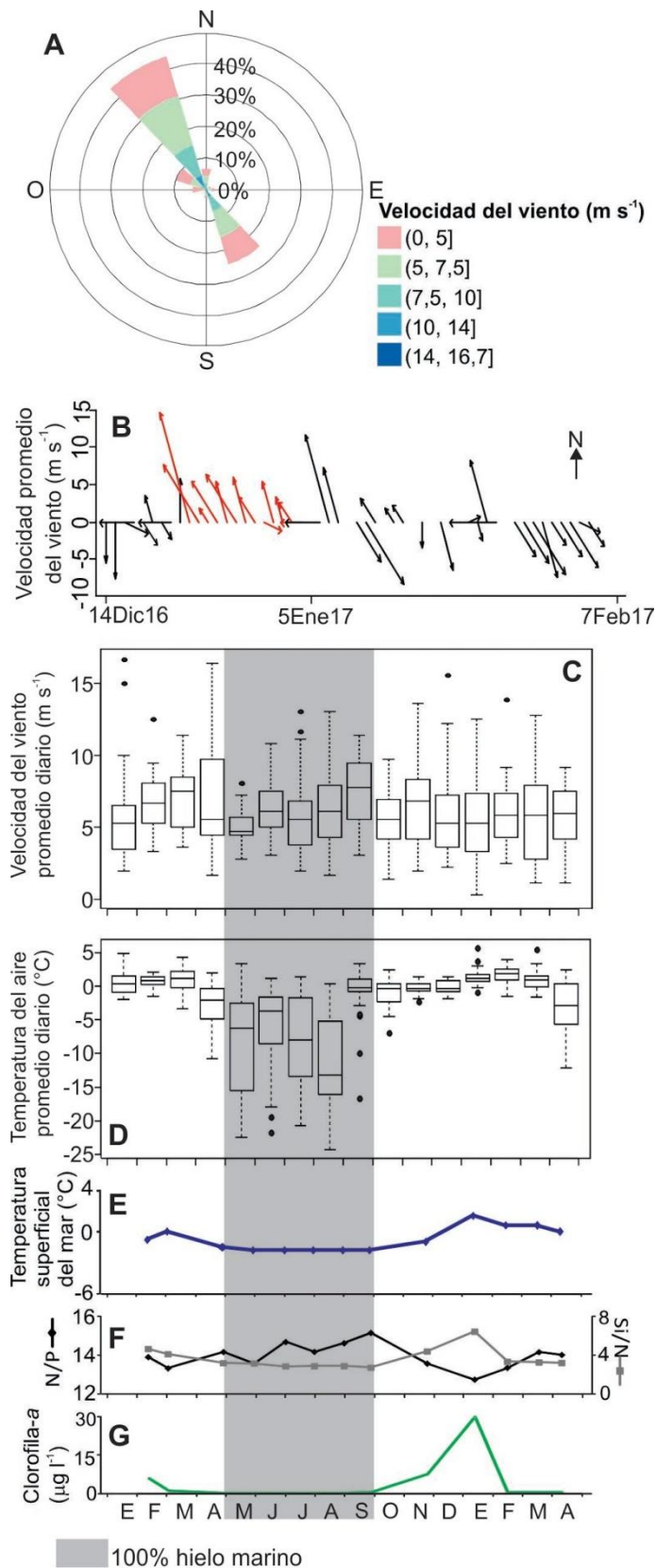


Figura 3.1 A: Rosa de los vientos con la dirección ($^{\circ}$) de los vientos máximos y su velocidad promedio diaria (m s^{-1}). B: Velocidad del viento promedio diario y dirección del viento máximo diario desde el 14 de diciembre de 2016 al 7 de febrero de 2017. Cada vector señala la magnitud (largo de la flecha) y la dirección (orientación de la flecha) hacia la cual el viento se dirige. Los vectores en rojo comprenden el periodo de vientos del SE. C: Boxplots de la velocidad del viento (m s^{-1}) mensual. D: Boxplots de la temperatura promedio diaria del aire ($^{\circ}\text{C}$) mensual. E: Temperatura superficial del mar. F: Relación N/P y Si/N. G: Concentración de la clorofila-a.

La temperatura del mar superficial (rango: -1,8 a 1,5°C) no superó los 0°C en la mayoría de los meses, excepto marzo 2016 y enero-abril 2017, con la máxima temperatura en enero 2017 (Figura 3.1E).

La concentración promedio y rango del nitrito+nitrato (N), fosfato (P) y silicato (Si) fue 22,4 μM (9,95-28,79 μM), 1,59 μM (0,78-1,94 μM) y 76,33 μM (63,98-84,06 μM), respectivamente. La proporción máxima de N/P fue en septiembre (15,2:1) y la mínima (12,7:1) en enero 2017. La proporción Si/N fue más estable que N/P, y fue máxima en enero 2017 (6,4:1) (Figura 3.1F).

Las concentraciones de clorofila-*a* fueron $<1 \mu\text{g l}^{-1}$ durante la mayor parte del periodo, desde valores no detectables entre abril y agosto 2016 hasta valores intermedios en febrero y noviembre 2016 (5,59 $\mu\text{g l}^{-1}$ y 7,15 $\mu\text{g l}^{-1}$) con un máximo (29,68 $\mu\text{g l}^{-1}$) en enero 2017 (Figura 3.1G).

En el análisis de componentes principales realizado con las variables ambientales y la clorofila-*a* (Figura 3.2), solo el eje 1 explicó adecuadamente la variación total de los datos. En este eje, los meses con altas clorofilas y temperatura superficial del mar y los mínimos de nutrientes se ubicaron hacia la izquierda, agrupando a la primavera tardía y verano; hacia la derecha se ubicaron los meses del otoño, invierno y primavera temprana con tendencias opuestas de las mismas variables; y en el centro marzo 2016 y 2017 con valores intermedios.

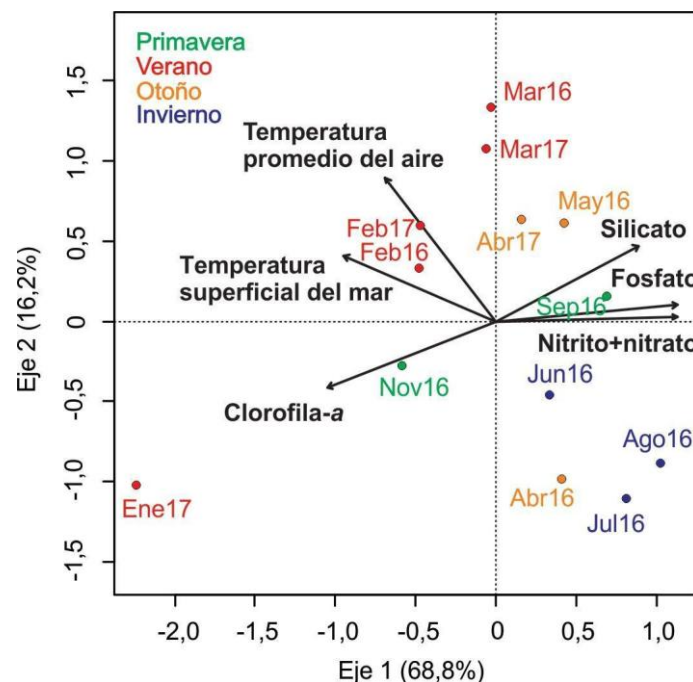


Figura 3.2 Análisis de Componentes Principales basado en la clorofila-*a* y las variables ambientales. La varianza explicada (%) está incluida en cada eje.

3.1.2 Distribución temporal de la densidad y biomasa del plancton

Se determinó un total de 16 grupos de organismos planctónicos unicelulares y del zooplancton, además de nanoflagelados pigmentados y no pigmentados no identificados y de larvas nauplii. Su frecuencia de aparición y los valores de densidad y biomasa se resumen en la Figura 3.3 y en la Tabla 3.1. Sólo los nanoflagelados no identificados (pigmentados y no pigmentados), diatomeas, dinoflagelados, ciliados desnudos, larvas nauplii y copépodos se hallaron en el 100% de las muestras, mientras que para los restantes grupos su frecuencia de aparición varió entre 80 y 40% (primnesiofitas, coanoflagelados, tintínidos, apendicularias y poliquetos y larvas no identificadas) o bien entre 30 y 10% (prasinofitas, criptofitas, silicoflagelados, anfípodos, quetognatos y larvas de ascidias y poliquetos). Los rangos de tamaño variaron en 5 órdenes de magnitud (Tabla 3.1).

Los valores de densidad total y de biomasa total, considerando a los organismos unicelulares y del zooplancton, variaron en siete y dos órdenes de magnitud, respectivamente (Tabla 3.1). Los mínimos de biomasa total se detectaron en junio 2016 y de densidad en agosto 2016, mientras que para ambas variables, los máximos se registraron en enero 2017.

Tabla 3.1 Frecuencia de aparición (%), rangos de densidad (cél l⁻¹, ind l⁻¹), biomasa (µgC l⁻¹) y de tamaño (µm) de los distintos grupos planctónicos. En el zooplancton se incluyen solo los grupos cuyas biomazas pudieron ser estimadas. NP= nanoflagelados pigmentados, NNP= nanoflagelados no pigmentados, Total =unicelulares + zooplancton. *largo del tronco.

	Frecuencia de aparición	Rango de densidad	Rango de biomasa	Rango de tamaños
Unicelulares				
NP totales	100	1,7-9,6 x10 ⁵	0,24-4,44	2-9
NNP totales	100	0,6-14,8 x10 ⁵	0,10-6,29	2-10
Primnesiofitas	80	0-3,8 x10 ⁵	0-0,6	2-4,5
Prasinofitas	10	0-2,2 x10 ⁴	0-0,1	3-4,5
Criptofitas	10	0-4,4 x10 ⁴	0-0,7	7-9
Coanoflagelados	50	0-2,6 x10 ⁵	0-1,7	6-10
NP no identificados	100	0,9-9,6 x10 ⁵	0,12-4,44	2-9
NNP no identificados	100	0,7-12,2 x10 ⁵	0,10-5,84	2-10
Diatomeas	100	0,0007-99,8 x10 ⁵	0,03-686,76	6-800
Dinoflagelados	100	67-21.368	0,06-22,07	8-155
Ciliados desnudos	100	33-1.500	0,09-23,16	10-80
Tintínidos	68	0-2.267	0-6,17	35-200
Silicoflagelados	16	0-333	0-0,33	20-40
Zooplancton				
Nauplii	100	0,02-5,67	0,002-2,04	70-630
Copépodos	100	0,12-2,18	0,13-26,09	205-4425
Apendicularias	50	0-0,83	0-0,18	130-900*
Poliquetos	40	0-0,016	0-4,48	5-22,8x10 ³
Quetognatos	30	0-0,002	0-0,20	7-12x10 ³
Anfípodos	20	0-0,001	0-0,98	5-7x10 ³
Larvas krill	10	0-0,007	0-1,72	5-11x10 ³
Total		2,6 - 117,7 x10⁵	1,2 - 725,6	

Cada uno de los grupos de organismos unicelulares y zooplancton tuvieron una alta correlación significativa positiva entre sus densidades y biomasa, salvo los nanoflagelados pigmentados, particularmente los no identificados, y los copépodos (Tabla 3.2).

Al inicio del periodo de estudio (febrero 2016), se observaron valores intermedios de densidad y biomasa total del plancton unicelular y una posterior caída en marzo, mientras que el zooplancton tuvo un incremento de biomasa en marzo de 2016. Esto fue seguido por un periodo de pobreza que duró hasta octubre, y que alcanzó sus valores más bajos en junio (Figura 3.3A). A inicios de septiembre, una semana previa a la liberación de hielo marino de la bahía, la comunidad unicelular inició un periodo de crecimiento, excepto los ciliados desnudos que decayeron, y el zooplancton tuvo su máximo de densidad. En enero 2017, los organismos unicelulares alcanzaron sus máximos de densidad y biomasa y el zooplancton de biomasa, luego de los máximos los unicelulares decayeron abruptamente (no reflejado en la Figura 3.3).

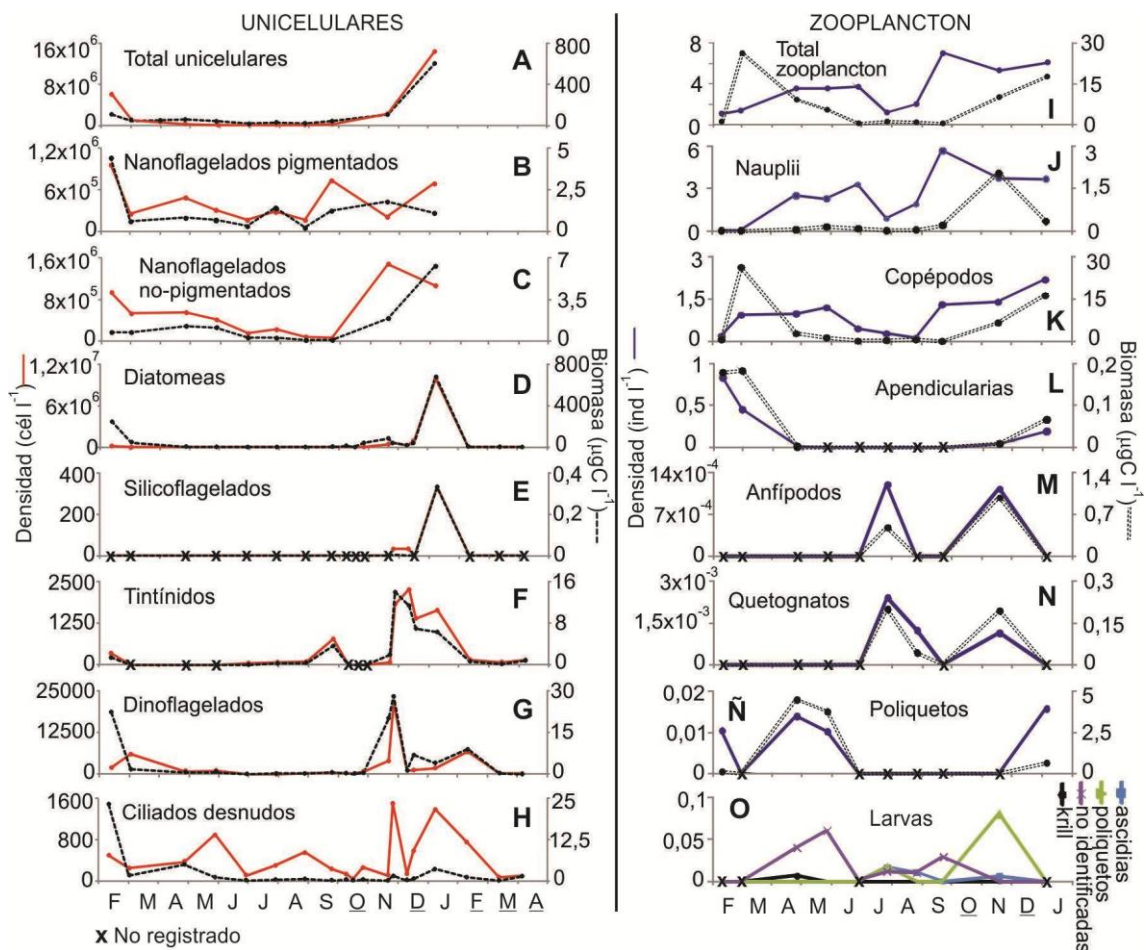


Figura 3.3 Izquierda: Distribución temporal de la densidad total (cél l⁻¹) y biomasa total (µgC l⁻¹) unicelular (A), y de cada grupo (B-H). Derecha: Distribución temporal de la densidad total (ind l⁻¹) y biomasa total (µgC l⁻¹) del zooplancton (I), y de cada grupo (J-O). Meses subrayados: sin datos de nanoflagelados y zooplancton.

Tabla 3.2 Correlaciones de Spearman entre la densidad y biomasa de cada grupo de organismos planctónicos (n=10 para nanoflagelados y zooplancton, n=19 para los restantes). Las prasinofitas, criptofitas, silicoflagelados, quetognatos, anfípodos y larvas de krill no fueron incluidos en la correlación debido a su baja frecuencia de aparición. NP= nanoflagelados pigmentados, NNP= nanoflagelados no pigmentados *valor significativo.

	Índice de Spearman	p-valor
Unicelulares		
NP totales	0,62	0,0558
NNP totales	0,9	0,0067*
Primnesiofitas	0,99	<0,0001*
Coanoflagelados	0,93	0,0001*
NP no identificados	0,61	0,066
NNP no identificados	0,90	0,0067*
Diatomeas	0,91	0,0001*
Dinoflagelados	0,94	<0,0001*
Ciliados desnudos	0,71	0,007*
Tintínidos	0,97	<0,0001*
Zooplancton		
Nauplii	0,93	0,0054*
Copépodos	0,39	0,2373
Apendicularias	0,99	<0,0001*
Poliquetos	0,92	0,0001*

En coincidencia con las tendencias generales, todos los organismos unicelulares y las apendicularias tuvieron sus máximos de densidad y biomasa en primavera-verano, con diferencias en las magnitudes y meses (Tabla 3.1, Figura 3.3).

Los nanoflagelados totales generaron los principales cambios en la densidad de los unicelulares. Dentro de los nanoflagelados, los pigmentados y no pigmentados fueron relativamente equitativos en sus densidades (Figura 3.3C) en todo el periodo salvo septiembre y noviembre 2016, cuando dominaron pigmentados y no pigmentados, respectivamente. Los nanoflagelados pigmentados no identificados fueron dominantes en densidad en siete de los diez meses con sus máximos valores en verano y otoño. Las primnesiofitas fueron el grupo más frecuente en su aparición (Tabla 3.1), con una contribución de entre 5-75% a la densidad del grupo, principalmente en mayo, junio, septiembre 2016, y su máximo en enero 2017 (4×10^5 cél l⁻¹). En cambio, las criptofitas y prasinofitas fueron observadas con un bajo aporte (<8%) a la densidad en julio y septiembre 2016, respectivamente. En biomasa, la contribución de nanoflagelados pigmentados y no pigmentados fue más variable, con una dominancia de pigmentados en febrero y julio-septiembre 2016, y no pigmentados en marzo-mayo 2016 y enero 2017, y una similar contribución en julio y noviembre 2016 (Figura 3.4).

Las diatomeas dominaron los cambios de biomasa de los unicelulares. Los dinoflagelados (Figura 3.3E) mostraron incrementos en sus abundancias en sincronía o con un mes de demora respecto de las diatomeas. Los ciliados desnudos (Figura 3.3F) no mostraron un marcado contraste entre sus valores invernales y estivales, lo cual los diferenció de los restantes taxones, aunque sus máximos de densidad se registraron en noviembre 2016 y

enero 2017 y de biomasa en febrero 2016. Los silicoflagelados (Figura 3.3H) se hallaron sólo entre noviembre 2016 y enero 2017, destacando su máximo también en enero 2017.

Las larvas nauplii fueron las principales generadoras de los cambios temporales en densidad y los copépodos en biomasa del zooplancton. Estos dos grupos tuvieron sus máximos registros de densidad en enero 2017, mientras que los restantes taxones del zooplancton mostraron incrementos en densidad y/o biomasa en el otoño e invierno. Las larvas de ascidias se observaron en julio-agosto y noviembre 2016, y larvas de poliquetos en julio y noviembre. Las larvas de krill (estadio furcilia) se registraron en muy baja densidad en abril 2016.

Al considerar los aportes a la biomasa total del plancton se observó un dominio de los organismos unicelulares en la mayoría de los meses (Figura 3.4) y del zooplancton en abril, mayo y agosto.

Por otro lado, y exceptuando a los nanoflagelados y zooplancton cuya frecuencia de muestreo fue mensual, es interesante señalar que entre septiembre y enero, con una mayor frecuencia de muestreo (entre 5-25 días, no graficado), se evidenciaron cambios marcados en las densidades y biomásas del plancton unicelular. Expresando estos cambios en términos de porcentaje diario promedio, los mayores cambios en densidad de todos los taxones ocurrieron entre noviembre y diciembre: se destacó el periodo del 18 al 23 de noviembre por un aumento de dinoflagelados, tintínidos y ciliados desnudos (39, 93 y 72%, respectivamente) y el período del 7 al 14 de diciembre por un aumento de diatomeas (20%). Para la biomasa, en cambio, las mayores contribuciones se detectaron entre el 14 y 24 de octubre para diatomeas (24%) y dinoflagelados (28%) y entre el 18 y 23 de noviembre para tintínidos y ciliados desnudos (50 y 68%, respectivamente).

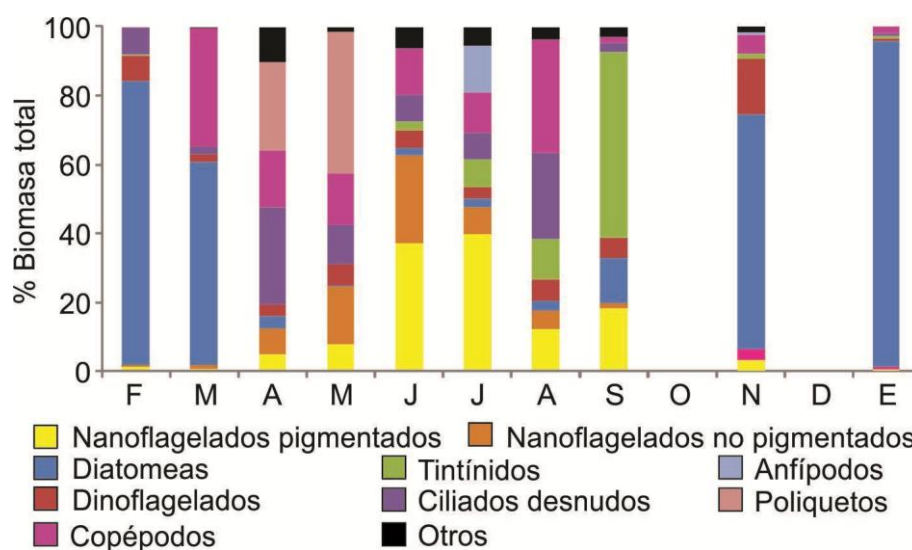


Figura 3.4 Cambios temporales en las contribuciones de los taxones a la biomasa total del plancton. En “Otros” se incluyen los taxones cuyo aporte fue menor al 10%. En los meses con varias fechas de muestreo se graficó el promedio.

3.1.3 Relaciones entre comunidades planctónicas, clorofila y variables abióticas

Los resultados de las correlaciones de Spearman entre las variables ambientales y clorofila- α y las densidades y biomasa de las comunidades planctónicas evidenciaron asociaciones que se resumen en la Tabla 3.3.

Tabla 3.3 Correlaciones de Spearman entre el plancton unicelular, clorofila- α (Clo), temperatura superficial del mar (TSM), temperatura del aire promedio diaria (TA) y nutrientes (Nitrito+nitrato=N, Fosfato=F, Silicato=Si). Entre febrero 2016 y enero 2017 para nanoflagelados y zooplancton (n=10), y entre febrero 2016 y abril 2017 demás taxones (n=19 para TA, n=13 para restantes variables). P=nanoflagelados pigmentados, NP=nanoflagelados no pigmentados, Diat=diatomeas, Dino=dinoflagelados, Tin=tintínidos, Cil=Ciliados desnudos, Nau=nauplii, Cop=copépodos, Ape=apendicularias, Pol=poliquetos, Asc=larvas de ascidias. *valor significativo.

Densidad	P	NP	Diat	Dino	Tin	Cil	Nau	Cop	Ape	Pol	Asc
NP	0,23										
Diat	0,48	0,75*									
Dino	0,27	0,73*	0,65*								
Tin	0,41	-0,01	0,49*	0,38							
Cil	0,37	0,16	0,22	0,56*	0,35						
Nau	0,02	-0,08	0,21	-0,13	0,29	-0,31					
Cop	0,30	0,41	0,56	0,39	0,13	-0,04	0,76*				
Ape	0,38	0,82*	0,80*	0,84*	0,11	0,12	-0,32	0,14			
Pol	0,63*	0,48	0,35	0,27	0,12	0,70*	-0,04	0,29	0,44		
Asc	-0,53	-0,13	-0,26	-0,34	0,11	-0,10	-0,13	-0,35	-0,34	-0,50	
Clo	0,38	0,68*	0,89*	0,69*	0,48	0,03	0,20	0,52	0,77*	0,26	-0,21
TSM	0,33	0,81*	0,60*	0,52	0,33	0,04	-0,14	0,34	0,94*	0,5	-0,34
TA	0,34	0,46	0,37	0,63*	0,06	0,19	-0,12	0,43	0,59	0,28	-0,62
N	-0,21	-0,96*	-0,78*	-0,73*	-0,10	-0,18	0,04	-0,43	-0,83*	-0,57	0,28
F	-0,36	-0,89*	-0,83*	-0,70*	-0,14	-0,13	0	-0,43	-0,88*	-0,58	0,46
Si	-0,06	-0,44	-0,35	-0,09	-0,24	-0,07	-0,52	-0,43	-0,08	-0,36	0,07
Biomasa	P	NP	Diat	Dino	Tin	Cil	Nau	Cop	Ape	Pol	Asc
NP	0,35										
Diat	0,64	0,53									
Dino	0,64	0,71*	0,74*								
Tin	0,58	0,10	0,37	0,49*							
Cil	0,16	0,38	0,30	0,46	0,09						
Nau	0,08	0,45	0,09	0,07	0,45	-0,45					
Cop	0,02	0,72*	0,54	0,67*	-0,15	0,50	0,07				
Ape	0,21	0,50	0,63	0,63	-0,16	0,72*	-0,23	0,78*			
Pol	0,09	0,62	0,10	0,36	-0,23	0,72*	0,07	0,36	0,19		
Clo	0,54	0,55	0,94*	0,70*	0,59	0,24	0,29	0,54	0,75*	-0,01	
TSM	0,30	0,68*	0,74*	0,40	0,27	0,29	-0,03	0,82*	0,96*	0,27	
TA	0,15	0,50	0,47*	0,53*	0,03	0,16	0,05	0,59	0,62	0,26	
N	-0,37	-0,89*	-0,82*	-0,76*	-0,23	-0,46	-0,16	-0,82*	-0,82*	-0,40	
F	-0,43	-0,83*	-0,83*	-0,76*	-0,26	-0,43	-0,12	-0,69*	-0,85*	-0,38	
Si	-0,31	-0,55	-0,27	-0,24	-0,35	0,10	-0,52	-0,02	0,03	-0,20	

Los dinoflagelados tuvieron el mayor número de correlaciones con otros grupos: en densidad y biomasa con las diatomeas y nanoflagelados no pigmentados, en densidad con ciliados desnudos y apendicularias, y en biomasa con tintínidos y copépodos. Además, en densidad las diatomeas se asociaron significativamente con nanoflagelados no pigmentados, tintínidos y apendicularias, los copépodos con larvas nauplii, apendicularias y nanoflagelados

no-pigmentados, y los poliquetos con los ciliados desnudos y nanoflagelados pigmentados. En biomasa los copépodos se asociaron significativamente con nanoflagelados no-pigmentados y apendicularias, y los ciliados desnudos con poliquetos y apendicularias.

Se registraron correlaciones positivas significativas entre la clorofila-*a* y la densidad y biomasa de diatomeas, dinoflagelados y apendicularias, y densidad de nanoflagelados no-pigmentados; entre la temperatura superficial del mar con la densidad y biomasa de las diatomeas, nanoflagelados no-pigmentados y apendicularias, y biomasa de copépodos; y entre la temperatura promedio diaria con la densidad y biomasa de los dinoflagelados y biomasa de diatomeas. Por otro lado, asociaciones negativas significativas ocurrieron entre la concentración de nitrito+nitrato y fosfato con la densidad y biomasa de diatomeas, dinoflagelados, nanoflagelados no pigmentados y apendicularias, y biomasa de copépodos. Además, las correlaciones se realizaron considerando en forma independiente el periodo de aguas abiertas y cubierto por hielo marino. En el caso del periodo libre de hielo marino (n=5), no hubo ninguna correlación significativa, mientras que en el cubierto por hielo marino (n=5), hubo correlaciones negativas significativas entre la densidad de las larvas de ascidias y nauplii ($r=-0,89$, $p=0,04$), y positivas y significativas entre la biomasa de las diatomeas y tintínidos ($r=0,95$, $p=0,01$).

3.1.4 Cambios temporales de las fracciones de tamaño

Se registraron organismos comprendidos en el nanoplancton (2 -20 μm), microplancton (20 - 200 μm) y mesoplancton (0,2 mm - 20 mm). En el nanoplancton quedaron comprendidos los nanoflagelados, diatomeas, dinoflagelados y ciliados desnudos. En el microplancton diatomeas, dinoflagelados, ciliados desnudos, tintínidos, silicoflagelados y larvas nauplii, y en el mesoplancton algunas especies de diatomeas (ej. *Thalassiothrix antarctica*, *Trichotoxon reinboldii*), larvas nauplii y zooplancton (Tabla 3.1, Sección 3.1.2).

En densidad, la fracción nanoplanctónica fue marcadamente dominante (promedio: 97,7% de la densidad total, Figura 3.5A) durante todo el ciclo. Las fracciones nano- y microplanctónicas mostraron una tendencia clara a un aumento en los meses de primavera y verano (máximos en enero 2017 de $11,3 \times 10^6 \text{ cél l}^{-1}$ y $4 \times 10^5 \text{ ind l}^{-1}$, respectivamente), y relativos bajos valores en otoño-invierno (mínimos en agosto 2016: $2,6 \times 10^5 \text{ cél l}^{-1}$ y 629 ind l^{-1} , respectivamente) (Figura 3.5A). La fracción mesoplanctónica, en cambio, mostró una tendencia menos clara, con densidades relativamente estables en verano-otoño (febrero-mayo 2016), mínimos registros en invierno (mínimo en agosto 2016: $0,14 \text{ ind l}^{-1}$), y un máximo en noviembre 2016 ($5,3 \text{ ind l}^{-1}$), previo al máximo de las fracciones más pequeñas.

La tendencia en biomasa fue más heterogénea (Figura 3.5B), con un dominio marcado del microplancton en los meses primaverales y estivales (septiembre-marzo: 77,2% promedio de la biomasa total). En los restantes meses los aportes fueron más equitativos, aunque con un predominio de la fracción mesoplanctónica en abril-mayo (51,3% promedio de la biomasa total), de la nanoplanctónica en junio-julio (55,7% promedio de la biomasa total) y de la

microplanctónica en agosto (38,3% de la biomasa total). El nano- y microplancton tuvieron un comportamiento similar entre sí y similar a sus respectivas densidades, mientras que el mesoplancton tuvo un comportamiento distinto al de su densidad hacia el inicio y finales del ciclo anual (Figura 3.5B). En este sentido, el mesoplancton se distinguió por tener un pico en marzo 2016 (26,28 $\mu\text{gC l}^{-1}$), un mes más tardío respecto al del nano- y microplancton en febrero 2016 y por un pico (17,14 $\mu\text{gC l}^{-1}$) en enero 2017, en coincidencia con los máximos registros de las fracciones nanoplanctónica (151,45 $\mu\text{gC l}^{-1}$) y microplanctónica (556,99 $\mu\text{gC l}^{-1}$). Los mínimos aportes de carbono se registraron en agosto para la fracción nanoplanctónica (0,52 $\mu\text{gC l}^{-1}$), en junio para la microplanctónica (0,29 $\mu\text{gC l}^{-1}$) y en septiembre para la mesoplanctónica (0,13 $\mu\text{gC l}^{-1}$).

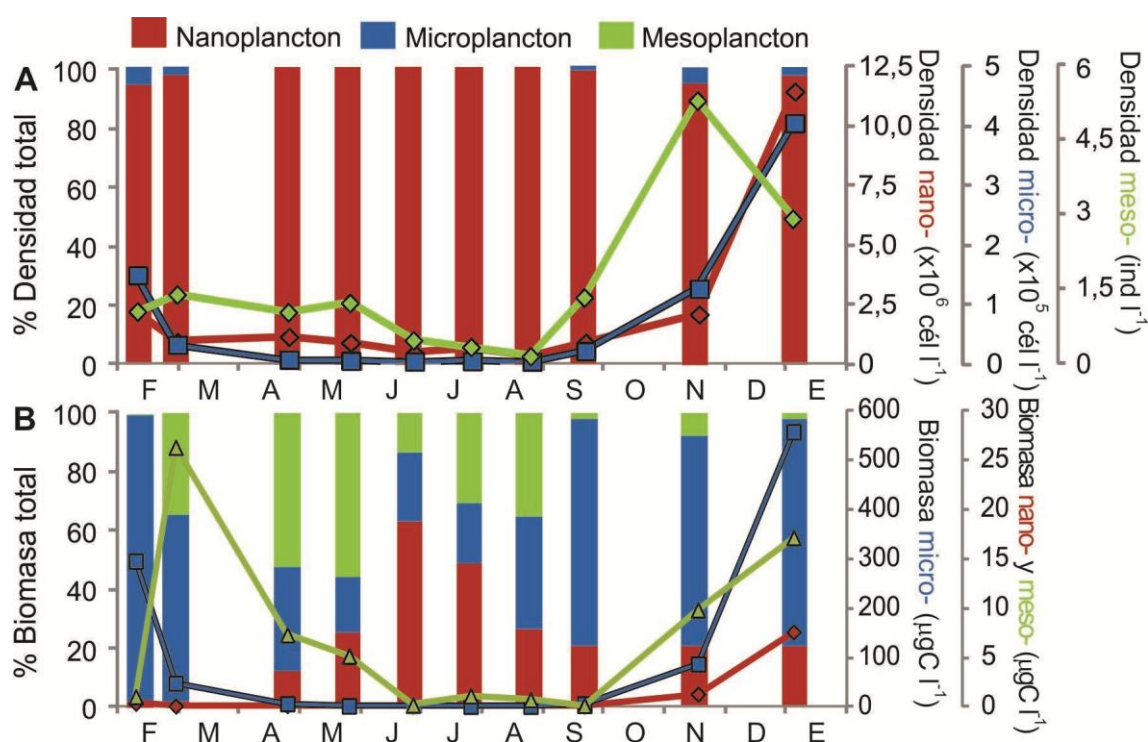


Figura 3.5 Cambios temporales en la contribución relativa de las fracciones de tamaño a la densidad (A) biomasa (B) total y sus valores absolutos en el sitio S4 de bahía Scotia entre febrero 2016 y enero 2017. Se incluyen las diferencias en los órdenes de magnitud de la densidad de las fracciones.

La biomasa de la fracción nanoplanctónica se asoció positivamente con todas las fracciones de la clorofila-*a* y total ($a+b+c$) (correlación de Spearman, $p < 0,05$), con la única excepción de la fracción más pequeña ($0,7-2 \mu\text{m}$). La biomasa microplanctónica se asoció positivamente (correlación de Spearman, $p < 0,05$) con todas las fracciones de tamaño de la clorofila-*a* y de la total. Opuestamente, la biomasa de la fracción mesoplanctónica no mostró asociación con la clorofila.

3.1.5 Modos tróficos y pirámide de biomasa durante el ciclo anual

Tal como se detalló en el Capítulo II (Sección 2.5), los grupos taxonómicos se clasificaron según su estrategia trófica en autótrofos (diatomeas y silicoflagelados), heterótrofos (nanoflagelados no-pigmentados, ciliados desnudos, tintínidos y zooplancton) y potenciales

mixótrofos (nanoflagelados pigmentados y dinoflagelados), y se evaluaron sus aportes de biomasa (Figura 3.6). Su dominancia varió temporalmente (Figura 3.6A): en los meses de verano, febrero y marzo 2016 y noviembre 2016 a enero 2017, dominaron marcadamente los autótrofos (>50%); mientras que en el otoño e invierno (abril-septiembre 2016) dominaron los heterótrofos. Los potenciales mixótrofos tuvieron en general un bajo aporte a la biomasa (<25%), con las únicas excepciones de los meses de junio y julio (~42,6%).

Al agrupar los meses mencionados según las dominancias en biomasa y estimando los aportes promedio de cada modo trófico (Figura 3.6B), se evidenció una pirámide clásica en los veranos (autótrofos > heterótrofos) y una invertida en el otoño-invierno (autótrofos < heterótrofos). Las diatomeas generaron casi la totalidad de los aportes de los autótrofos a lo largo de todo el ciclo anual, siendo irrelevante la contribución de los silicoflagelados (<0,1%). Las contribuciones de biomasa de los organismos heterótrofos fueron altamente variables, aunque los copépodos, nanoflagelados, ciliados desnudos y tintínidos tuvieron en general los mayores aportes. En el caso de los potenciales mixótrofos, los dinoflagelados dominaron en los veranos (febrero y marzo 2016 y noviembre 2016-enero 2017) y los nanoflagelados en el otoño-invierno (abril-septiembre).

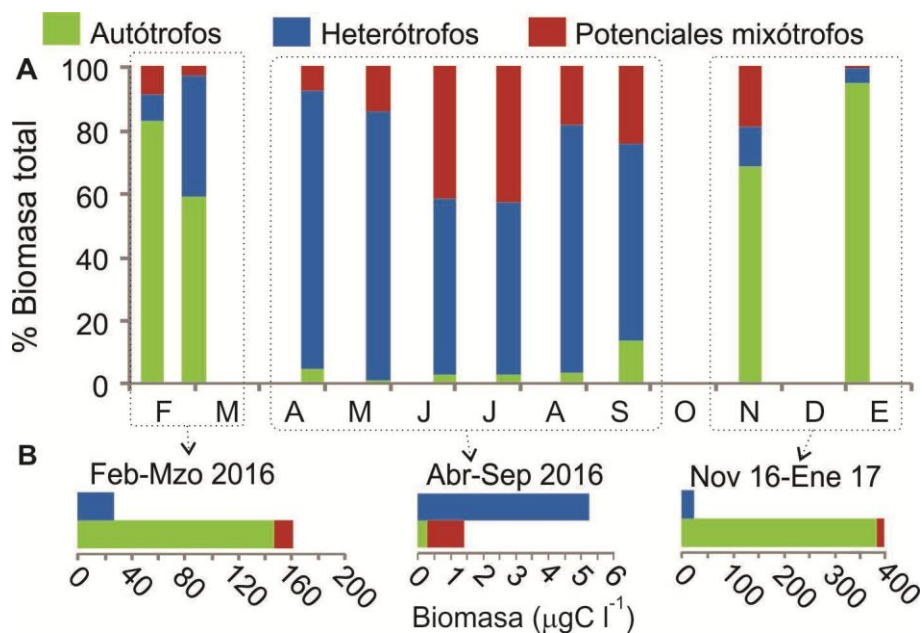


Figura 3.6 A: Contribución relativa a la biomasa total de los organismos autótrofos, heterótrofos y potenciales mixótrofos durante el ciclo anual (febrero 2016-enero 2017). B: Pirámides con el aporte promedio de los modos tróficos a la biomasa total. Los meses fueron agrupados según la dominancia de los distintos modos tróficos.

3.1.6 Cambios temporales de la estructura del plancton

El análisis de conglomerados basado en la densidad de todos los taxones planctónicos (Figura 3.7A) definió dos agrupamientos principales (Grupo I y II) con dominio de nanoflagelados. La separación de estos dos agrupamientos fue generada por los aportes de los restantes grupos unicelulares (SIMPER). El zooplancton no fue relevante en la definición

de los agrupamientos, aun habiendo transformado los datos con $\log(x+1)$. El Grupo I integró los meses de primavera-verano con una mayor densidad de unicelulares respecto al zooplancton, y un dominio y similar contribución de diatomeas y nanoflagelados; el Grupo II abarcó los meses otoñales-invernales con un mayor aporte relativo de los restantes taxones en detrimento de las diatomeas. Ambos grupos abarcaron un periodo aproximado de 6 meses.

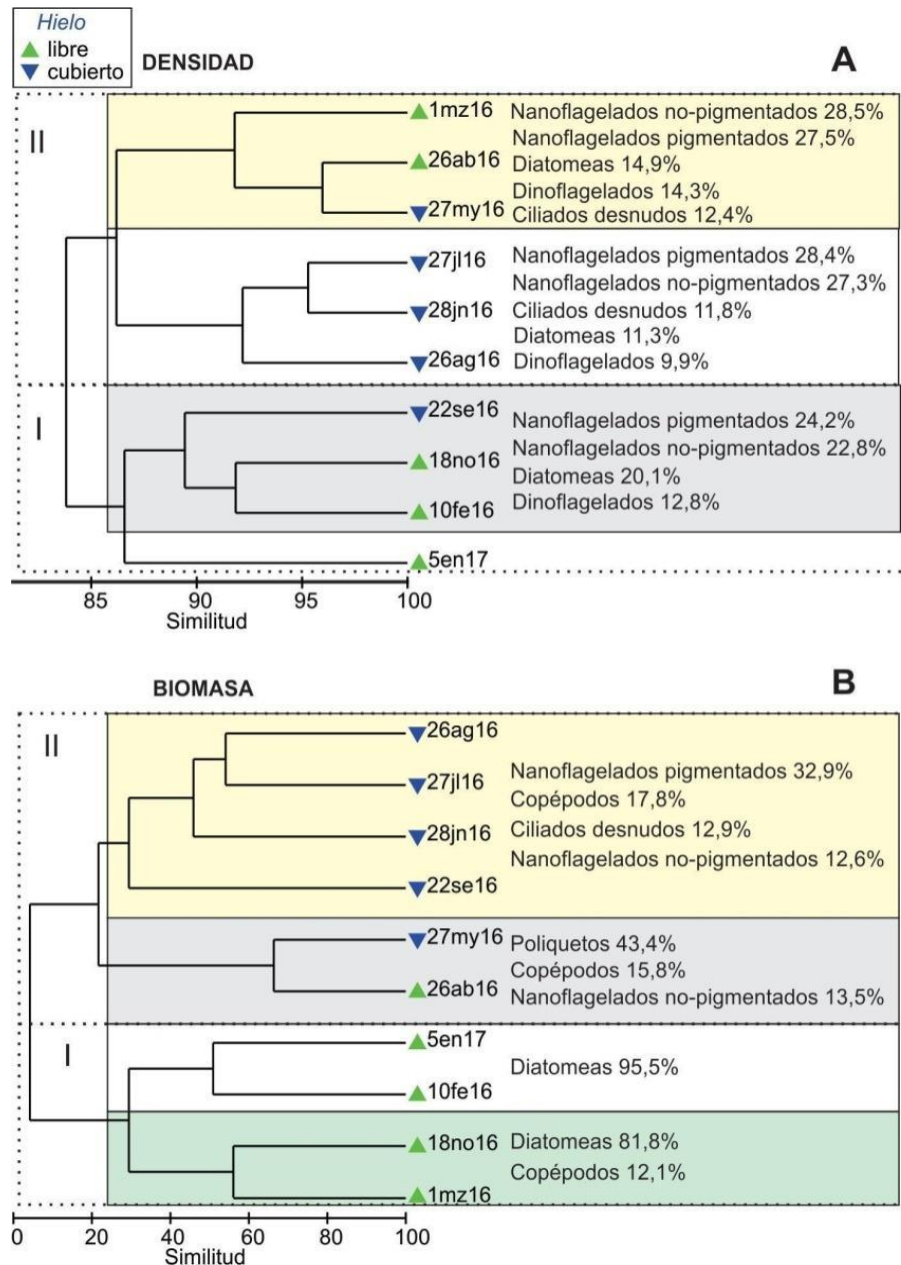


Figura 3.7 Dendrogramas derivados de los análisis de agrupamiento basados en la densidad (cél l^{-1}) (A) y biomasa ($\mu\text{gC l}^{-1}$) (B) del plancton. Se indican las contribuciones promedio de los taxones más importantes en la definición de los grupos (SIMPER). Las densidades fueron pre-transformadas con $\text{LOG}(x+1)$ debido a la amplia diferencia en órdenes de magnitud entre taxones.

El análisis basado en la biomasa (Figura 3.7B) también definió dos agrupamientos principales: el Grupo I que abarcó cinco meses y el Grupo II con ocho meses. Ambos grupos fueron similares a los de densidad en cuanto a las fechas de muestreo, exceptuando marzo y

septiembre 2016 que se intercambiaron entre grupos. En el Grupo I las diatomeas tuvieron la mayor contribución y en el Grupo II los nanoflagelados y copépodos fueron los más relevantes en su definición, mientras que la contribución de las diatomeas fue similar a la de los ciliados desnudos y dinoflagelados (SIMPER), con una variabilidad en los dominios de los taxones.

3.2 Distribución temporal de las especies de diatomeas y tintínidos

En esta sección se abordan los cambios temporales durante el ciclo anual de los ensambles de especies de diatomeas y tintínidos en el sitio fijo S4, con énfasis en las contribuciones de carbono (biomasa) de las especies.

3.2.1 Asociación de diatomeas dominantes en biomasa

Se registró un total de 15 especies de diatomeas y taxones no determinados cuya biomasa fue $\geq 0,5 \mu\text{gC l}^{-1}$ en al menos un mes. La mayoría fueron microplanctónicas y formadoras de cadenas, especialmente las de mayor dominancia. En orden decreciente de biomasa promedio se registraron: *Odontella weissflogii*, *Thalassiosira tumida*, *Chaetoceros socialis*, *Eucampia antarctica*, *Thalassiosira gracilis*, diatomeas céntricas no identificadas, diatomeas pennadas no identificadas, *Trichotoxon reinboldii*, *Membraneis challengeri*, *Fragilariopsis curta*, *Corethron pennatum*, *Plagiotropis gausii*, *Proboscia/Rhizosolenia*, *Licmophora/Pseudogomphonema* y *Fragilariopsis* spp. (Figura 3.8).

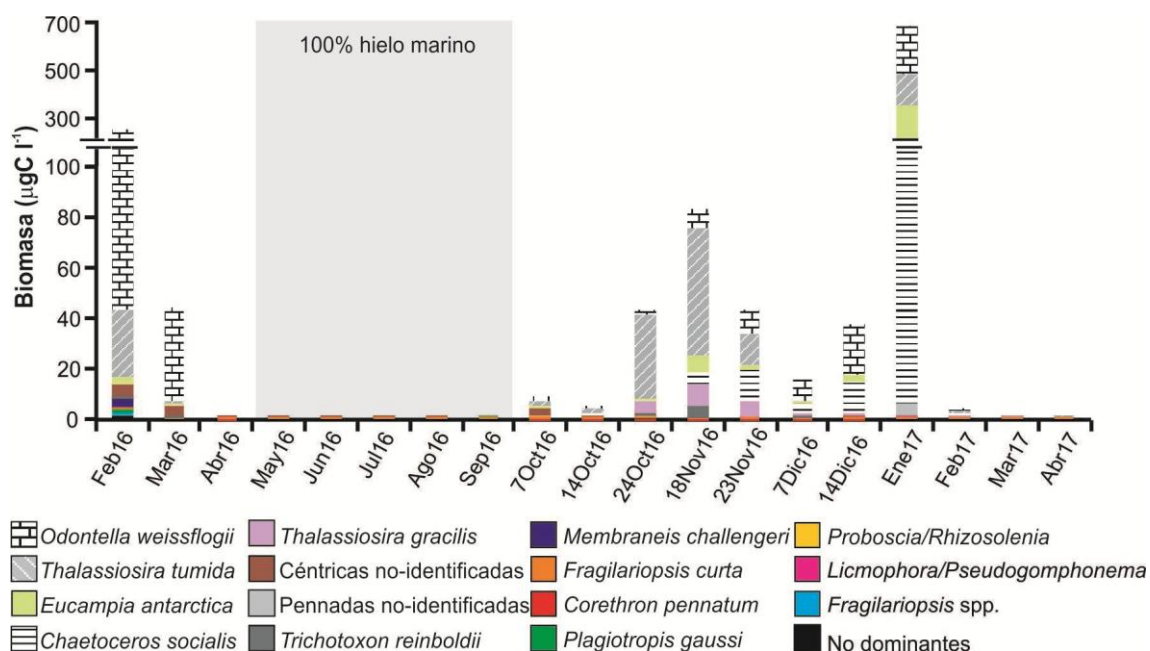


Figura 3.8 Biomasa de las diatomeas dominantes en el sitio S4 de bahía Scotia entre febrero 2016 y abril 2017.

Todas las especies tuvieron una aparición esporádica, excepto *F. curta*, que fue la única presente en todas las muestras con una contribución importante a la biomasa de diatomeas (promedio anual: 12,7%). En febrero y marzo 2016, *O. weissflogii* fue dominante (>80%) y tuvo una importante caída entre ambos meses desde 250 a 44 $\mu\text{gC l}^{-1}$ (Figura 3.8). Luego, entre abril y septiembre, la biomasa total de diatomeas fue $<1 \mu\text{gC l}^{-1}$, aunque en septiembre se detectó un incremento en relación a agosto (0,9 vs. 0,06 $\mu\text{gC l}^{-1}$) debido fundamentalmente a *F. curta* (0,76 $\mu\text{gC l}^{-1}$).

Un segundo cambio en la dominancia tuvo lugar durante la primera semana de octubre 2016, una semana previa a la ruptura del hielo marino en la bahía, con la aparición de diatomeas céntricas no-identificadas (32,2%), *T. tumida* (31,3%) y *O. weissflogii* (21,1%) aunque con una relativa baja biomasa (2-3 $\mu\text{gC l}^{-1}$ en cada caso). Esta condición fue seguida por la dominancia de *T. tumida* (promedio: 66,3%) hasta mediados de noviembre; esta especie junto con *T. gracilis*, *E. antarctica*, *C. socialis*, *T. reinboldii* y *O. weissflogii* contribuyeron a duplicar la biomasa total de diatomeas (desde 43 a 83 $\mu\text{gC l}^{-1}$). Una semana después (23 de noviembre) ocurrió una caída abrupta del ~50% de la biomasa debido a una disminución de *T. tumida*. A inicios de diciembre 2016 ocurrió una nueva caída de todas las especies exceptuando *O. weissflogii*, la cual incrementó en 1 orden de magnitud su biomasa (de 19,7 a 204 $\mu\text{gC l}^{-1}$) desde mediados de diciembre hasta la primera semana de enero 2017. En enero, *C. socialis*, *E. antarctica* y *T. tumida* experimentaron un incremento de sus biomásas de uno a tres órdenes de magnitud (168, 184 y 125 $\mu\text{gC l}^{-1}$, respectivamente), destacándose *C. socialis* por su excepcional densidad ($9,5 \times 10^6 \text{ cél l}^{-1}$). En febrero 2017 la biomasa decayó abruptamente, alcanzando un valor invernal en marzo 2017, mientras que *T. tumida* nuevamente fue dominante hasta abril 2017 (promedio 69,5%).

3.2.2 Asociación de especies de tintínidos

Se halló un total de 5 especies de tintínidos y una categoría. Según sus aportes promedio a la biomasa se registraron, en orden decreciente, *Codonellopsis balechi*, *Cymatocylis drygalskii*, *Salpingella/Amphorides*, *Laackmaniella naviculaefera*, *Codonellopsis gaussi* y *Cymatocylis convallaria*. *C. balechi* y *Salpingella/Amphorides* fueron los taxones de aparición más frecuente (52,6% y 47,4%, respectivamente) (Figura 3.9).

En febrero 2016 (Figura 3.9) hubo una relativa baja biomasa de tintínidos aportada por *L. naviculaefera*, *C. balechi* y *Salpingella/Amphorides*. De marzo a mayo inclusive no se registraron tintínidos. En junio se halló a *Salpingella/Amphorides*, acompañada en julio y agosto por *C. balechi*, en todos los casos con bajas biomásas ($<0,3 \mu\text{gC l}^{-1}$ de cada especie). El primer incremento luego del invierno, al igual que las diatomeas, se registró en septiembre previo a la inminente ruptura del hielo marino de la bahía, destacándose *C. balechi* por su absoluta dominancia. Durante las distintas fechas investigadas en el mes de octubre no se registró ningún ejemplar, mientras que en noviembre se alcanzó el máximo de biomasa generado fundamentalmente por *C. balechi* seguido por *C. drygalskii* y *Salpingella/Amphorides*. En diciembre y enero 2017 se reflejó un descenso paulatino de la

biomasa debido a *C. balechi*, la cual mantuvo su presencia hasta abril 2017 inclusive, salvo marzo donde no fue registrada y *C. gaussi* fue la única especie hallada. Desde febrero hasta abril 2017 la biomasa de los tintinidos reveló valores muy bajos y homogéneos ($<0,5 \mu\text{gC l}^{-1}$).

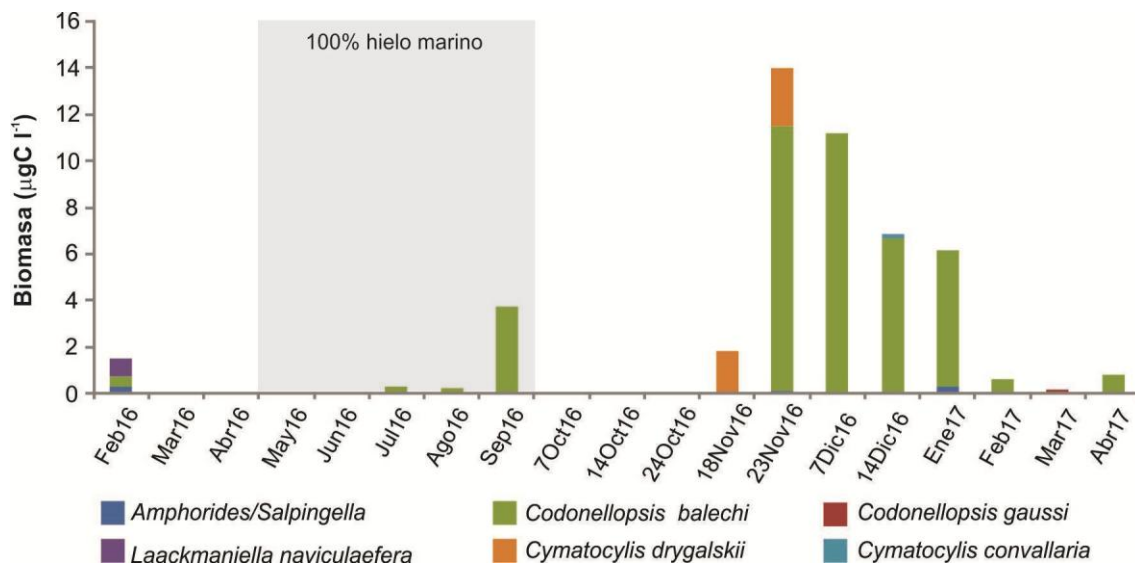


Figura 3.9 Biomasa de las especies de tintinidos en el sitio S4 de bahía Scotia entre febrero 2016 y abril 2017.

3.3 Variabilidad espacial de los protistas, zooplancton y especies de diatomeas y tintinidos

El objetivo de esta sección fue reflejar los cambios espaciales y/o espacio-temporales en el plancton mediante el muestreo en dos o tres sitios diferentes de bahía Scotia (Materiales y Métodos, Sección 2.2) abordando el sitio fijo del sector interno de la bahía que es el objetivo central de esta tesis (S4), y otros dos sitios complementarios que fueron seleccionados por su cercanía a glaciares (S3) o por ser el más externo de la bahía (S8) y en todos los casos con distinta profundidad del fondo. Tal como se mencionó en el Capítulo 2 (Sección 2.2) las condiciones meteorológicas en bahía Scotia cambian muy repentinamente, razón por la cual los muestreos en distintos sitios o bien en la columna de agua solo pueden ser ocasionales. Por lo tanto, los resultados brindan un panorama general sobre la distribución espacial y/o vertical del plancton en general, o bien de los protistas. No se realizaron comparaciones estadísticas porque la cantidad de muestreos se consideró insuficiente.

3.3.1 Variabilidad espacio-temporal del plancton durante el verano y primavera

Protistas, zooplancton y especies de diatomeas y tintinidos en febrero y marzo 2016

Se analizaron simultáneamente tres sitios (S3, S4 y S8) a 5 m de profundidad en febrero y marzo, con una diferencia de 20 días entre las fechas de muestreo. Las tendencias generales observadas fueron las siguientes (Figura 3.10):

- En los tres sitios, la profundidad de la zona eufótica (Zeu) superó a la profundidad del fondo (>20 m);
- El sitio próximo al glaciar (S3) se caracterizó por las menores concentraciones de macronutrientes (Figura 3.10A), por la biomasa total más elevada de protistas atribuida al fitoplancton (principalmente a la diatomea *Odontella weissflogii*) y, secundariamente, a potenciales mixótrofos, y por las menores biomásas de zooplancton (Figura 3.10B y C);
- En la escala espacial y temporal, se observó una tendencia opuesta entre la biomasa de los copépodos y la de diatomeas;

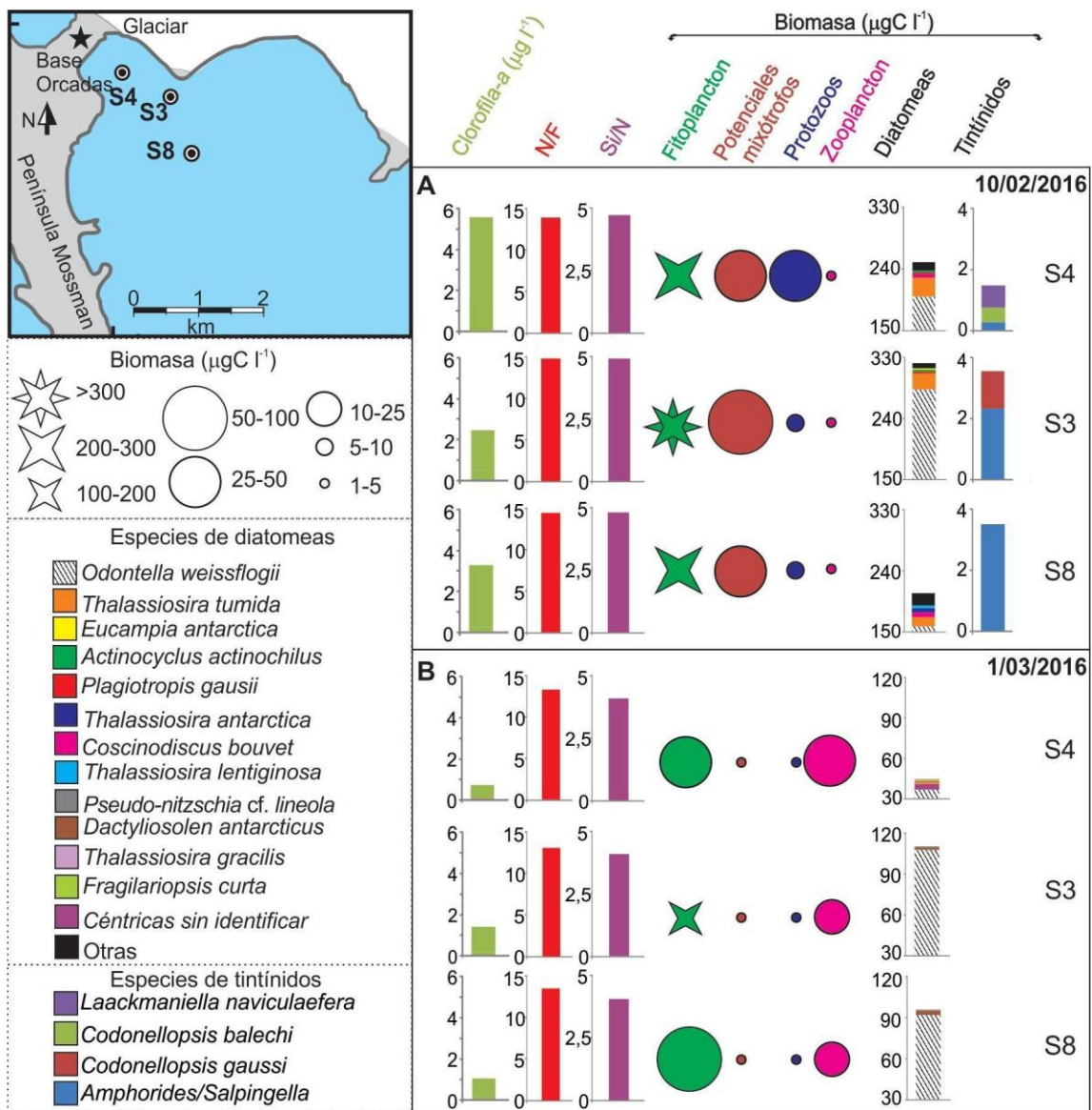


Figura 3.10 Distribución espacial y temporal de la clorofila-*a*, proporción de nutrientes y biomasa del fitoplancton, potenciales mixótrofos, protozoos y zooplancton, y de los taxones de diatomeas y tintínidos en febrero (A) y marzo (B) 2016 en los tres sitios investigados en bahía Scotia. Se ilustran solo las cinco especies de diatomeas de mayor contribución a la biomasa de cada sitio.

- Los sitios de mayor concentración de clorofila-*a* no coincidieron con aquellos con mayor biomasa fitoplanctónica;

- En febrero no se registraron silicoflagelados en ninguno de los tres sitios. Los protozoos (ciliados) tuvieron su máxima densidad y biomasa en S4, mientras que las especies también reflejaron una importante variabilidad espacial en sus contribuciones relativas de densidad y carbono. El sitio más externo (S8) fue el más disímil, debido a una menor contribución de *Thalassiosira tumida*, *Eucampia antarctica* y *Plagiotropis gausii*, mientras que *Thalassiosira antarctica*, *Coscinodiscus oculooides*, *Coscinodiscus bouvet* y *Thalassiosira lentiginosa* estuvieron en mayor densidad y biomasa, y también mayores valores de *Amphorides/Salpingella*. El sitio interno (S4) se caracterizó por el registro de *Codonellopsis balechi* y *Laackmaniella naviculaefera*, aunque en bajo número ($<100 \text{ cél l}^{-1}$), mientras que el sitio glaciar (S3) tuvo el único registro de *Codonellopsis gausii*;
- Entre febrero y marzo, se produjo una marcada caída de la clorofila y biomasa de los unicelulares e incremento del zooplancton en los tres sitios;
- Durante marzo no se registraron tintínidos en ninguno de los tres sitios. Además, el sitio glaciar (S3) se destacó por ser el único donde se registraron silicoflagelados y por la máxima biomasa de zooplancton, y el sitio fijo (S4) por la máxima biomasa fitoplanctónica.

Cambios espaciales de la biomasa de protistas y de las especies de diatomeas y tintínidos en aguas superficiales en la escala mensual desde octubre a diciembre 2016

Se analizaron simultáneamente los sitios interno y externo (S4 y S8) a 0 m de profundidad en cuatro fechas diferentes (octubre a diciembre). La biomasa total de protistas y el aporte de los distintos taxones en ambos sitios mostraron una tendencia similar en la escala espacial, aunque con fluctuaciones en la temporal (Figura 3.11).

Las mayores diferencias espaciales estuvieron ligadas a los aportes de carbono de las diatomeas, dinoflagelados y tintínidos a fines de noviembre y primera semana de diciembre. Las diatomeas, dinoflagelados y especies de diatomeas no tuvieron un patrón espacial consistente en el tiempo (Figura 3.11). En particular ambos sitios se caracterizaron por dominancias similares de especies de diatomeas, las cuales siguieron el patrón temporal de dominancia tratado en la Sección 3.2.1.

En contraste, en noviembre y diciembre los tintínidos (Figura 3.11) alcanzaron una mayor densidad, biomasa y contribución relativa a la biomasa en el sitio interno (S4; \bar{X} : 1811 cél l^{-1} , $10,7 \mu\text{gC l}^{-1}$) respecto a sitio externo (S8; \bar{X} : 389 cél l^{-1} , $2,7 \mu\text{gC l}^{-1}$), atribuida a *Codonellopsis balechi* (en octubre los tintínidos fueron registrados en bajo número en ambos sitios) y a *Cymatocylis drygaskii*, este último presente solo en noviembre en S4. En noviembre, la densidad de los dinoflagelados (no ilustrada) fue un orden de magnitud mayor en el sitio interno (S4), aunque las biomasa fueron similares en ambos sitios debido que en S8 se registraron en mayor número ejemplares microplanctónicos ($>100 \mu\text{m}$ de largo) del género *Gyrodinium*. En la primera semana de diciembre, y no obstante la relativa similitud alcanzada por la densidad de dinoflagelados en ambos sitios, su biomasa en S8 superó marcadamente

a la de S4 por el mayor tamaño de los ejemplares registrados. Estos resultados indican que las diferencias en la distribución espacial son temporalmente dinámicas.

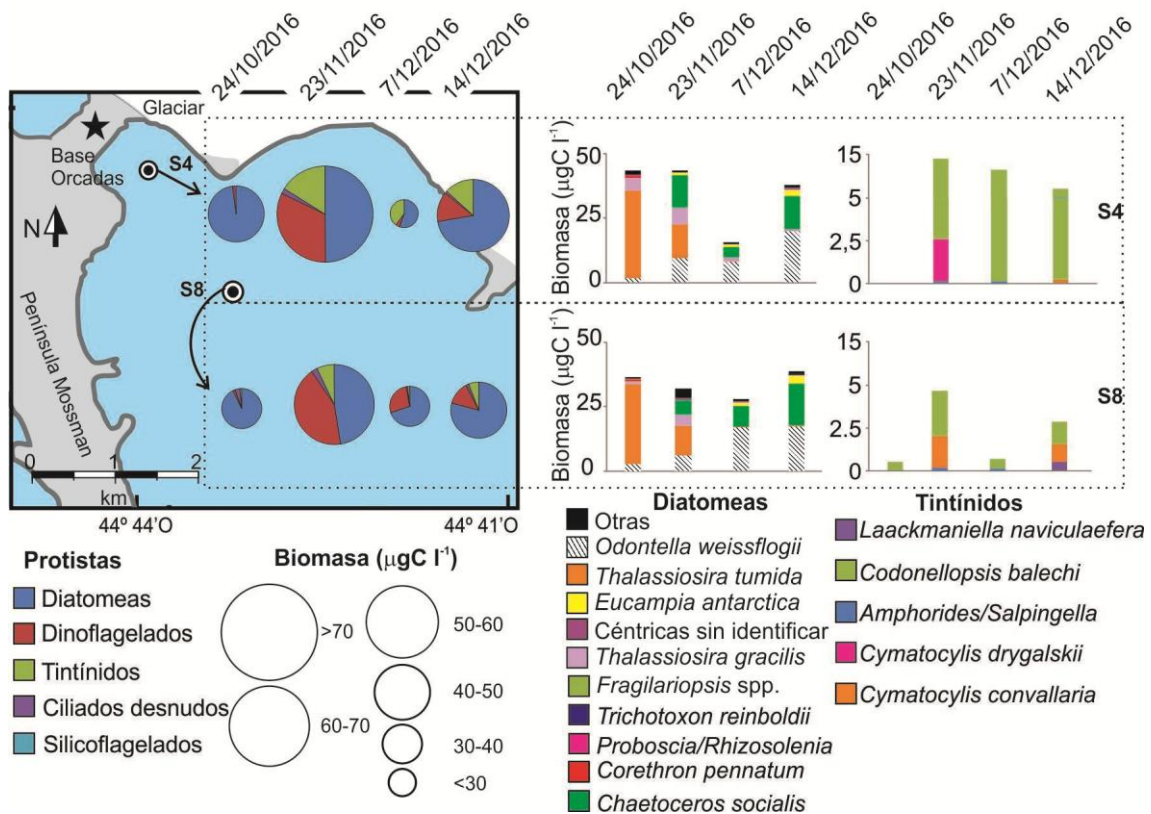


Figura 3.11 Distribución espacial y temporal de la biomasa de los taxones de protistas, diatomeas y tintínidos entre octubre y diciembre 2016 en bahía Scotia. Se ilustran solo las cinco especies de diatomeas de mayor aporte a la biomasa en cada sitio.

Las condiciones del viento en las distintas fechas analizadas no parecen haber tenido un efecto determinante en las variaciones espaciales observadas en la comunidad planctónica.

3.3.2 Distribución vertical de los protistas durante marzo y junio-septiembre 2016

Distribución vertical de los protistas en S3, S4 y S8 en marzo 2016

Las cuatro profundidades consideradas (0, 5, 10 y 15 m) no reflejaron diferencias relevantes de las temperaturas (ΔT 0,01°C) en ninguno de los tres sitios analizados. La clorofila-*a* tuvo los mínimos registros a los 0 m en los tres sitios, aunque no hubo diferencias marcadas en la columna de agua, con la excepción del sitio cercano al glaciar (S3) a 5 m, donde su valor casi duplicó al registrado en las restantes profundidades, y fue el máximo registro de marzo 2016 (Figura 3.12). La profundidad de la zona eufótica en los tres sitios fue similar. No se evidenció una clara correspondencia entre la distribución de la clorofila-*a* y la biomasa del fitoplancton, principalmente en el sitio glaciar (S3).

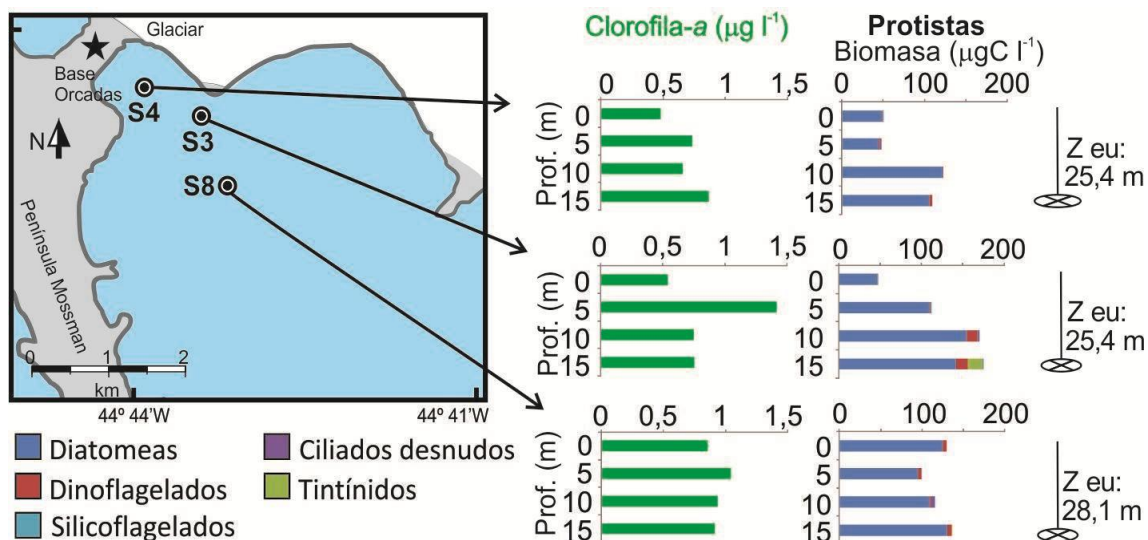


Figura 3.12 Distribución vertical de la clorofila-*a*, y la biomasa de los protistas (excluyendo nanoflagelados) en los tres sitios investigados simultáneamente en bahía Scotia en marzo 2016. Z eu: profundidad de la capa eufótica determinada mediante disco de Secchi.

Los protistas tuvieron mayores valores absolutos de biomasa en aguas próximas a la costa (S3 y S4) y a mayores profundidades (10 y 15 m). En cambio, en el sitio externo (S8) los valores fueron más homogéneos (Figura 3.12). Las diferencias se atribuyeron a las diatomeas (principalmente a la especie *O. weissflogii*).

Los restantes grupos planctónicos no mostraron un incremento notorio en ninguna de las profundidades estudiadas, con la excepción de los dinoflagelados y tintínidos (debido a *Laackmaniella naviculaefera* y *Cymatocylis convallaria*), que incrementaron en los estratos más profundos (10 y 15 m) del sitio próximo al glaciar (S3). Este sitio se destacó por los valores relativamente elevados de densidad y biomasa de silicoflagelados (promedio 942 cél l⁻¹, 1,02 µgC l⁻¹) y fue el único en que estos organismos se registraron en todas las profundidades.

Distribución vertical de los protistas en S4 entre junio y septiembre 2016

Las dos profundidades analizadas (0,5 y 5 m) en el sitio S4 mostraron, a los 5 m, valores levemente mayores de silicato (con excepción del mes de junio) y de nitrato+nitrato, y de fosfato en agosto-septiembre (Figura 3.13). No hubo diferencias destacables en la composición y aportes de biomasa de las especies de diatomeas y tintínidos (no ilustrado). La clorofila-*a* tuvo valores inferiores a 0,08 µg l⁻¹ y, en la mayoría de los casos, por debajo del umbral de detección, aunque con más frecuencia a los 5 m (no ilustrada). En síntesis, en cada mes se observó una relativa homogeneidad espacial y temporal de todas las variables investigadas y, tal como fue descrito en la Sección 3.1.2 del presente Capítulo, se destacó el aumento de la biomasa de protistas en septiembre con dominio de los tintínidos a los 5 m (debido a *Codonellopsis balechi*) y de los nanoflagelados pigmentados a los 0,5 m, siendo esta la diferencia vertical más evidente. En la escala temporal, la escasez de diatomeas fue marcadamente evidente en ambos estratos desde junio hasta agosto.

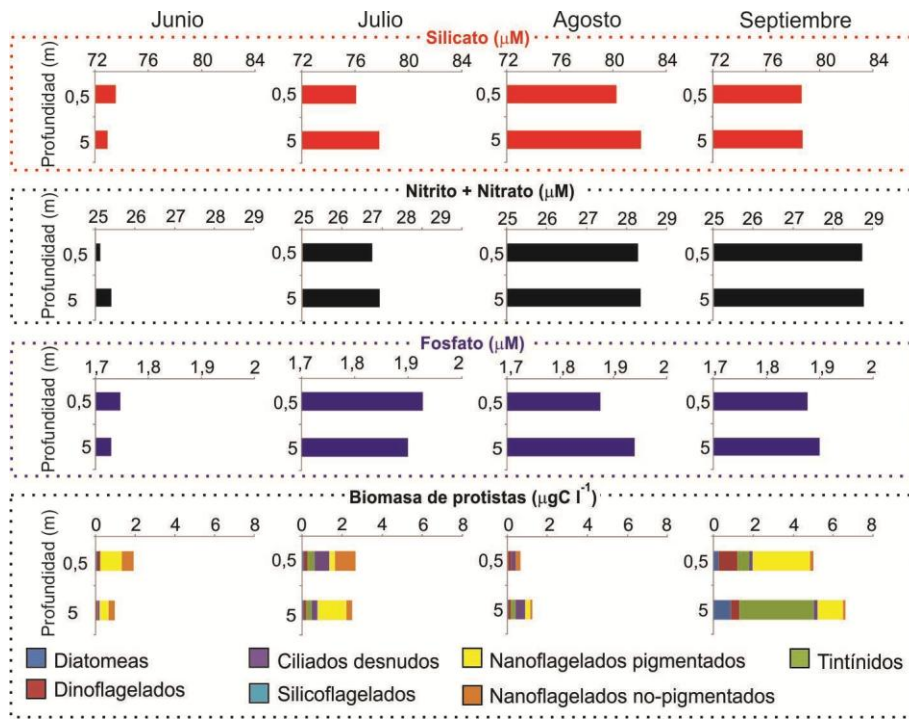


Figura 3.13 Cambios temporales en la concentración de nutrientes y biomasa de protistas en la columna de agua (0,5 y 5 m) de S4 en bahía Scotia de junio a septiembre.

3.4. Discusión

3.4.1 Tendencias temporales ambientales y de la estructura del plancton: períodos ricos, pobres y de transición del ciclo anual 2016-2017

En la escala temporal, la densidad y biomasa total del plancton, nutrientes y la temperatura del agua de bahía Scotia revelaron una marcada estacionalidad con la distinción de dos claros periodos, uno rico y otro pobre (Figura 3.14) y dos fases de transición: una corta y abrupta del verano al otoño (marzo a abril 2016 y enero a febrero 2017), y otra más gradual del invierno tardío a la primavera temprana (septiembre a octubre 2016).

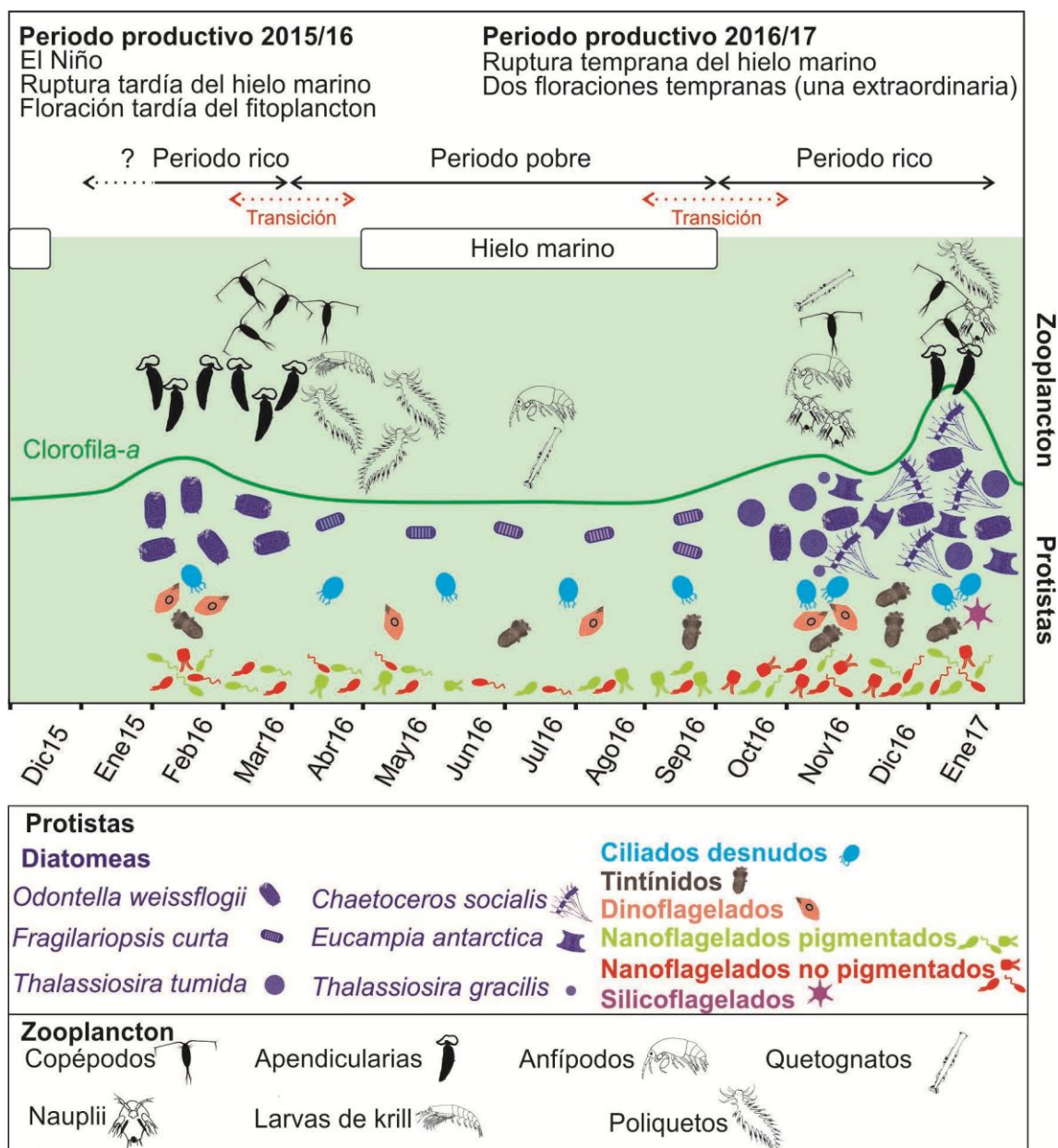


Figura 3.14 Ciclo anual del plancton de bahía Scotia entre febrero 2016 y enero 2017.

Periodo rico 2016

Este periodo se destacó por un desfase temporal entre el pico de organismos unicelulares (protozoos y fitoplancton) en febrero, particularmente generado por las diatomeas en términos de biomasa, y del zooplancton en marzo 2016, atribuido a los copépodos. Todos los muestreos se hicieron durante la mañana o mediodía, cuando se supone que, por su ritmo diario, el zooplancton se encuentra a mayores profundidades (Berge et al. 2014), por lo que el sesgo que pudo haber generado el horario de los muestreos fue constante. Teniendo en cuenta este aspecto, la diferencia temporal entre los máximos del fitoplancton y zooplancton posiblemente sea una manifestación de dos procesos. En primer lugar, el tiempo de demora que existe desde que el fitoplancton alcanza el umbral de biomasa necesario para el crecimiento poblacional, y el inicio del crecimiento de la biomasa de los consumidores (Thackeray 2012). El zooplancton adulto necesita más tiempo tanto para asimilar la materia y energía e invertirla en la reproducción, como para que los huevos y

juveniles se desarrollen. En segundo lugar, una vez superado este umbral, es esperable que la separación de los picos responda también a que la tasa de crecimiento de los copépodos es menor a la de los unicelulares (Marañón 2009).

En la escala espacial, a pesar de la relativa cercanía entre los tres sitios estudiados (entre 320-700 m de distancia) fue evidente la heterogeneidad en todas las variables biológicas examinadas en febrero y marzo 2016 (Sección 3.3.1). En este sentido, las mayores biomásas de fitoplancton se correspondieron con las menores biomásas de zooplancton y, en general, con menores concentraciones de nutrientes. Estas observaciones podrían responder a una manifestación espacial de los vínculos tróficos del plancton asociado al consumo de los copépodos sobre el nano- y microfitoplancton. La distribución espacial del mesozooplancton de bahía Scotia de los veranos 2014 y 2015, también reveló diferencias en las densidades y biomásas de los copépodos entre sitios (Spinelli et al. 2018) sin una consistencia entre los dos veranos, ni con las observaciones realizadas en esta tesis, lo que indica una alta variabilidad espacial del zooplancton en la bahía. La heterogeneidad espacial del fitoplancton y zooplancton entre sitios relativamente cercanos también se ha reportado en la bahía del Almirantazgo (Lange et al. 2007) y en la bahía Guardia Nacional (García et al. 2016). En la escala temporal, los cambios de las variables biológicas y ambientales entre febrero y marzo 2016 tuvieron la misma tendencia entre sitios, lo que sugiere que el muestreo realizado en el sitio fijo (S4) es un buen indicador de la dinámica del plancton de la bahía.

El incremento en biomasa de la diatomea microplanctónica *Odontella weissflogii* en mayores profundidades en el mes de marzo (Sección 3.3.2) respondería a la sedimentación de estas células debido a su gran tamaño. No obstante, la homogeneidad en la distribución vertical observada para esta especie en el sitio más externo (S8), y su mayor biomasa en proximidades del glaciar (S3), señala condiciones ambientales locales distintas entre sitios. La mayor concentración en la proximidad del glaciar (S3) indicaría condiciones favorables vinculadas a la estabilidad de la columna de agua por la influencia del ingreso en la bahía de agua de deshielo, siendo que existen reportes de esta especie bajo condiciones de baja salinidad que coincide con su buena adaptación a condiciones de estratificación (Gomi et al. 2005, Annett et al. 2010). Esto último también lo revela el registro de silicoflagelados en todas las profundidades analizadas solo en proximidades del glaciar (S3), posiblemente en respuesta a su afinidad por aguas estratificadas de baja salinidad (Fragoso & Smith Jr. 2012, Lee et al. 2016).

El tintínido *Codonellopsis balechi* mostró un predominio numérico en el sitio más próximo a la costa (S4). Esto coincide con la distribución descrita para esta especie, dado que prolifera en aguas neríticas antárticas, bajo condiciones de alta turbulencia que favorecen el desarrollo de especies con lórigas cubiertas por partículas no biogénicas (Alder & Boltovskoy 1991, García 2015, Monti-Birkenmeier et al. 2021). Al contrario, los restantes sitios de la bahía (S3 y S8) estuvieron caracterizados por *Codonellopsis gaussi* y *Amphorides/Salpingella*. La especie *C. gaussi* y los géneros *Amphorides* y *Salpingella* han sido reportados en el norte

de la Península Antártica y en el mar de Weddell, sugiriendo su afinidad por aguas de características más oceánicas (Boltovskoy & Alder 1992, Monti-Birkenmeier et al. 2021).

Si bien no se realizaron análisis explorando la relación entre la clorofila y la biomasa total del fitoplancton en los distintos sitios analizados y en la columna de agua, no se evidencia un vínculo consistente entre ambas variables. Esto podría responder a que la concentración de clorofila puede ser un estimador sesgado de la biomasa fitoplanctónica debido a cambios fisiológicos en los pigmentos intracelulares en respuesta a diferentes condiciones ambientales (luz, nutrientes, temperatura) (Behrenfeld & Boss 2006).

Transición verano-otoño 2016

Entre marzo y abril 2016 hubo un cambio marcado y rápido en la estructura de biomasa reflejado en un incremento en la equitatividad de las contribuciones de los taxones, debido a los nanoflagelados pigmentados y no-pigmentados, ciliados desnudos y el zooplancton (Figura 3.4), lo que determinó una pirámide trófica invertida (Figura 3.6) dominada por organismos heterótrofos nanoplanctónicos y mesoplanctónicos. Coincidentemente, el dominio de una pirámide invertida, con la biomasa del mesozooplancton superando a la del fitoplancton, ha sido recientemente reportado para un amplio sector oceánico antártico que comprende a las Islas Orcadas y el oeste de la Península Antártica (Yang et al. 2022). Esto sugiere que el cambio observado hacia una pirámide invertida muy posiblemente refleje una condición regional en la estructura de la biomasa planctónica. Por otro lado, la desaparición marcada de los tintínidos en la columna de agua durante marzo, que se sostuvo hasta mediados del período pobre (junio) a los 5 m de profundidad, puede responder a su estrategia de enquistamiento durante periodos ambientales no favorables (Kamiyama 2012) incluyendo la presencia de potenciales predadores, como el zooplancton.

Período pobre 2016

Este período se extendió desde abril a septiembre 2016, y comenzó un mes previo a la formación de hielo en la bahía. Se mantuvo la pirámide trófica invertida del periodo de transición, salvo en septiembre donde el microplancton autótrofo volvió a dominar, con una relativa alta contribución de nanoflagelados pigmentados (Sección 3.1.5). Estas características son las esperables bajo condiciones de recursos limitantes, en este caso la luz.

La relevancia de los nanoflagelados y ciliados desnudos (microplanctónicos) en el período pobre se explica por sus variados hábitos nutricionales y tasas metabólicas (Laybourn-Parry & Parry 2000, Wetzel 2001) y porque pueden desplazarse en la columna de agua y proliferar donde la disponibilidad de luz, nutrientes y presas sean óptimas. El aumento de los nanoflagelados pigmentados (potenciales mixótrofos) se vincula a su mayor eficiencia bajo condiciones de baja disponibilidad lumínica respecto a los organismos más grandes (ej. autosombreado generado por las propias organelas), y a su capacidad de cambiar su modo nutricional de acuerdo a la disponibilidad de recursos (Marañón 2009, Figueiras et al. 2020). Por su parte, los ciliados desnudos tienen una contribución importante a la biomasa del nano- y microzooplancton en altas latitudes (Froneman & Perissinotto 1996, Christaki et al.

2021) e incluso, han sido registrados en el hielo marino del mar de Weddell (Monti-Birkenmeier et al. 2017). No obstante, los resultados permiten aceptar parcialmente la Hipótesis 2 vinculada con la dominancia en biomasa del nanoplancton durante el periodo cubierto por hielo marino (mayo-septiembre), dado que fue superada entre ~2 y 4 veces en mayo y septiembre por el mesoplancton y el microplancton, respectivamente.

Además, en este periodo la única especie dominante de diatomeas, por su frecuencia de aparición y aporte de biomasa, fue *Fragilariopsis curta* (Sección 3.2.1), en consonancia con su habilidad de dividirse en temperaturas por debajo del punto de congelación (Bayer-Giraldi et al. 2010), por habitar tanto en el plancton como en el hielo marino (Gleitz & Thomas 1993, Cefarelli et al. 2010), y por tener una buena tolerancia a condiciones cambiantes de luz (Heiden et al. 2018).

Transición invierno-primavera 2016

El primer indicio del fin del período pobre se detectó el 22 de septiembre, antes de la ruptura del hielo marino de la bahía (1 de octubre). En el lapso de esta semana se reflejó un incremento de la clorofila-*a* (desde valores no detectables a $0,05 \mu\text{g l}^{-1}$), de la densidad de diatomeas (tres órdenes de magnitud, atribuido mayormente a *F. curta*), de la biomasa de nanoflagelados pigmentados y tintínidos (un orden de magnitud), y de la densidad de larvas nauplii y copépodos, siendo esta fecha la correspondiente al máximo de densidad del zooplancton de todo el ciclo estudiado. En particular, el incremento de *F. curta* sugiere su inoculación desde el hielo. Esto coincide con observaciones previas que indican que las diatomeas pennadas, particularmente del género *Fragilariopsis*, son típicas del último estadio de la sucesión que se desarrolla dentro del hielo (Kauko et al. 2018). La liberación de células a la columna de agua, junto con condiciones más favorables de luz, pudo haber favorecido la proliferación de nanoflagelados pigmentados y diatomeas (Lizotte 2001), mientras que la disponibilidad de presas, el incremento de protozoos. Esto denota una rápida respuesta de la comunidad unicelular y del zooplancton a las condiciones asociadas a la ruptura del hielo marino; por otro lado, resalta la importancia de la composición invernal como inóculo en la columna de agua (van Leeuwe et al. 2020), un aspecto que no siempre es considerado en los modelos predictivos (Eilertsen & Wyatt 2000). La mayor concentración de tintínidos en septiembre a los 5 m vs 0,5 m de profundidad se condice con una mayor abundancia de estos organismos en estratos más profundos de la columna de agua (Boltovskoy & Alder 1992, Alder 1999, Wang et al. 2019).

Periodo rico 2016-2017

Este periodo comenzó en octubre 2016 y duró hasta enero 2017, en correspondencia con altos valores de clorofila-*a*, temperatura de aire y mar, y bajas concentraciones de nutrientes respecto al período pobre (Sección 3.1.1 y 3.1.2). El máximo de biomasa planctónica total duplicó al del periodo rico previo (febrero 2016: $343 \mu\text{gC l}^{-1}$, enero 2017: $726 \mu\text{gC l}^{-1}$).

Las diatomeas aportaron la mayor parte de carbono del plancton total (74,8%), con una pirámide trófica clásica y dominio del microplancton. Su biomasa fue generada por especies

recurrentes en los ensamblajes costeros antárticos (ej. Annett et al. 2010), con su pico máximo en la primera semana de enero de 2017. A su vez, la alta contribución de primnesiofitas a los nanoflagelados pigmentados, coincide con la tendencia reportada de este grupo y su contribución a la clorofila-*a* en la plataforma sur de las Islas Orcadas del Sur durante el verano 2015 (Nunes et al. 2019). El incremento de organismos unicelulares en enero 2017 fue acompañado por incrementos en densidad y biomasa de poliquetos, apendicularias y copépodos.

Los cambios observados en la densidad y carbono de los distintos taxones unicelulares en la escala de días-semanas analizada durante este período (Sección 3.1.2) responderían al desplazamiento vertical, a cambios en las condiciones físicas de la columna (ej. estratificación, ingreso de masas de aguas del mar de Weddell), al consumo y otros procesos. En otras bahías antárticas también se han observado importantes cambios en cortas escalas temporales. Por ejemplo, Kang et al. (2002), en muestras diarias (bahía Guardia Nacional, isla 25 de Mayo, ciclo anual enero-febrero 1996) observaron cambios abruptos en la densidad total de microalgas totales, diatomeas y nanoflagelados. En bahía Scotia, Spinelli et al. (2018) registraron fluctuaciones en la composición y biomasa de copépodos y apendicularias en la escala semanal.

De modo similar a lo observado en el periodo rico 2016, la similitud en las tendencias temporales del plancton de los sitios S4 y S8 entre octubre y diciembre 2016 (Sección 3.3.1) reafirma la selección del sitio fijo (S4) como representativo de la dinámica del plancton de bahía Scotia.

Transición verano-otoño 2017

Entre enero y febrero la densidad y biomasa de todos los grupos de unicelulares (excepto dinoflagelados) disminuyeron abruptamente, ~100 veces la clorofila-*a*, 3 veces la temperatura superficial del mar, e incrementó 2 veces el nitrato + nitrito y fosfato. Es decir, hubo un rápido cambio en las condiciones ambientales y estructura del plancton. En aguas antárticas, es común la observación de un brusco descenso en la biomasa fitoplanctónica luego de la floración (Gleitz et al. 1994, Smith Jr et al. 2000, Yang et al. 2019). No se contó con muestreos de zooplancton de las fechas inmediatamente posteriores a la floración para poder inferir sus tendencias.

3.4.2 Relaciones tróficas entre el fitoplancton, protozoos y zooplancton

Las correlaciones positivas entre posibles presas y predadores sugieren el efecto de un control abajo-arriba, donde la presa limita el crecimiento del consumidor, y las negativas un control arriba-abajo donde el consumidor controla la abundancia de la presa (Boyce et al. 2015). Para utilizar las correlaciones como indicadores del tipo de control, se deben tener en cuenta los tamaños de las posibles presas y predadores, dado que son críticos en la determinación de los vínculos tróficos (Marañón 2019). No obstante, cabe señalar que el uso de correlaciones para inferir el efecto del control abajo-arriba/arriba-abajo tiene algunas

limitaciones: por un lado brinda una estimación estática de la interacción y, por otro, no ofrece información sobre los cambios temporales de la misma; además, ambos efectos operan de forma simultánea, con mayor o menor relevancia de cada uno según las condiciones ambientales (Rogers et al. 2020). En este sentido, las asociaciones alimenticias que se discuten aquí tienen en cuenta los rangos de tamaño y las limitaciones de la metodología abordada.

En este estudio, la estructura del plancton en la escala temporal, señala una sucesión trófica con periodos de dominancia del efecto del control arriba-abajo (febrero-marzo 2016 y octubre 2016-enero 2017: libre de hielo marino) y del efecto del control abajo-arriba (abril-septiembre 2016: mayormente cubierto por hielo marino).

Los copépodos y apendicularias fueron los principales representantes del mesozooplancton de bahía Scotia durante los veranos. Estos organismos ocupan una posición central en las tramas tróficas como nexo entre los productores y consumidores superiores (Bradford-Grieve et al. 1999, Esnal 1999). En términos generales, los copépodos abarcan un amplio espectro de presas. Pueden consumir organismos cuyo tamaño oscila de 2 a 200 micrones y seleccionan sus presas en base a la concentración, tamaño, toxicidad y calidad nutricional de las mismas (Kleppel 1993, Kleppel & Hazzard 2000, Lauritano et al. 2012). A su vez, las apendicularias restringen su alimentación al pico y nanoplancton, generando una vía para que las pequeñas células pueden ser transportadas fuera de la capa eufótica, cobrando así una mayor relevancia en el flujo vertical de carbono que el atribuido al consumo de copépodos (ej. Pasaje de Drake: Kalarus & Panasiuk 2021). A su vez, la presencia de copépodos y la ausencia de apendicularias durante el periodo pobre posiblemente se vinculen a la mayor plasticidad alimenticia de los primeros.

En los meses de mayor biomasa de autótrofos y con una pirámide clásica (diciembre-febrero) (Figura 3.6), se manifestó un posible efecto del control arriba-abajo de los copépodos mesoplanctónicos sobre el fitoplancton y protozoos fundamentalmente microplanctónicos, evidenciado por el desacople entre sus biomásas. Contrariamente a lo mencionado previamente, las correlaciones positivas (Sección 3.1.6) entre la biomasa de los copépodos con los nanoflagelados no-pigmentados y con los dinoflagelados detectadas durante todo el ciclo anual indicarían un posible efecto del control abajo-arriba, mientras que las correlaciones acotadas al periodo libre y cubierto de hielo no brindaron información sobre el vínculo de los copépodos y sus posibles presas debido posiblemente al bajo número de muestras.

La relevancia del consumo de los copépodos sobre el fitoplancton y protozoos está ampliamente documentada en aguas antárticas (Latasa et al. 2014, Garcia et al. 2020). Se demostró experimentalmente que *Oithona similis*, especie dominante en bahía Scotia en los veranos 2014 y 2015, tiene preferencia por los nanoflagelados por sobre diatomeas (Spinelli et al. 2018). Esta tendencia se corrobora en este estudio por la correlación positiva entre los copépodos y los nanoflagelados no-pigmentados (Tabla 3.3). Similarmente, otro estudio

sobre *Oithona* realizado en el mar de Scotia (Pond & Ward 2011) demostró que dicha especie contiene una alta proporción de marcadores de ácidos grasos de protozoos y bacterias, sugiriendo la ocurrencia de una trama microbiana vinculada al reciclado de detritos y pellets fecales. Dicho estudio, al igual que otras investigaciones sobre el tema (Atkinson 1998, Balazy et al. 2021) concuerdan en destacar que la dieta de *O. similis* se compone mayormente de protozoos y está acoplada al rizo microbiano.

Las apendicularias reflejaron un alto acople con diatomeas, dinoflagelados y protozoos (nanoflagelados no-pigmentados y ciliados desnudos) sugiriendo un aparente efecto de control abajo-arriba sobre la fracción nanoplanctónica, evidenciado también por su correlación positiva con la clorofila-*a* y la temperatura del mar. La asociación entre las apendicularias y la temperatura del mar registrada en este estudio también es consistente con observaciones previas (Gorsky et al. 1987, Spinelli et al. 2018, Kalarus & Panasiuk 2021). El relativo alto acople de las apendicularias con el fitoplancton, a diferencia de lo observado con los copépodos, puede atribuirse, en parte, a la alta tasa de crecimiento de las apendicularias en respuesta al incremento en la disponibilidad de alimento (Hopcroft et al. 1998, Esnal 1999).

Durante el periodo pobre con relativa baja biomasa de copépodos y ausencia de apendicularias y, por lo tanto, una menor presión de consumo sobre los unicelulares, la interacción entre protozoos y el fitoplancton no fue igual para todos los grupos de organismos analizados y tampoco fue consistente en el tiempo, aunque en términos generales predominó un acople entre los organismos reflejado en las correlaciones positivas significativas entre todos los grupos al considerar todo el ciclo anual (Tabla 4.2) y entre diatomeas y tintínidos en el periodo cubierto por hielo marino, lo que indica un predominio del efecto abajo-arriba. Los organismos microzooplanctónicos tienen tiempos generacionales similares a los del fitoplancton, y por lo tanto son capaces de responder a corto plazo a rápidos incrementos del fitoplancton (Schmoker et al. 2013). De este modo, el efecto del control abajo-arriba predominó durante el periodo cubierto por hielo marino.

Un estudio realizado sobre los tintínidos de la bahía Almirantazgo (Is. 25 de Mayo/Rey Jorge, Shetland del Sur; Wasik & Mikolajczyk 1994) describe una correlación positiva entre la biomasa de dicho grupo con el fitoplancton, hecho que implicaría el efecto de un acoplamiento abajo-arriba. En nuestro caso, *Codonellopsis balechi*, el tintínido dominante de este estudio (Figura 3.9, Sección 3.2.2), presentó una lóriga cuyo diámetro oral es de ~35 μm . Considerando que el tamaño de presa óptimo sería de 25% del diámetro oral (Dolan et al. 2002), *C. balechi* sería un consumidor de presas menores a 10 μm , destacando la importancia del nanoplancton para esta especie microplanctónica. A su vez, esta y otras especies de tintínidos serían presas apropiadas para varios de los componentes mesozooplanctónicos de la bahía, principalmente copépodos, quetognatos, ctenóforos, medusas, anfípodos y larvas.

La asociación positiva entre los nanoflagelados no pigmentados con las diatomeas, dinoflagelados y clorofila-*a* podría representar una asociación indirecta mediada por las

bacterias heterótrofas. El aumento de materia orgánica generado por las diatomeas y dinoflagelados es asimilado por las bacterias (Leakey et al. 1996, Pearce et al. 2007) que a su vez son consumidas por los nanoflagelados heterótrofos; así el carbono queda disponible para niveles tróficos superiores (Azam et al. 1983, Sherr et al. 1988).

En resumen, el periodo rico y mayormente libre de hielo marino, se caracterizó por una alta biomasa fito- y zooplanctónica con un desfase entre sus máximos, y un alto consumo de nutrientes. Estos resultados sugieren la prevalencia de una trama trófica clásica con dominio de un efecto del control arriba-abajo. Dentro del zooplancton, la relevancia en densidad y biomasa de las larvas nauplii y en especial de los copépodos, los destaca como los principales mediadores en la transferencia de biomasa entre los productores primarios y los niveles tróficos superiores de bahía Scotia. En el período pobre cubierto por hielo marino, en cambio, prevaleció una pirámide de biomasa invertida atribuida mayormente al dominio en biomasa de nanoflagelados y ciliados desnudos y un alto acople de productores y consumidores, que estaría asociado a una baja pérdida de biomasa por sedimentación y a una trama trófica microbiana, que implica una menor eficiencia en la transferencia de materia y energía a niveles tróficos superiores (Marañón 2009, Kocum 2020).

3.4.3 Inicio, climax y colapso de la floración de diatomeas en el verano 2017

El florecimiento de diatomeas en enero 2017 en bahía Scotia estuvo codominado por cuatro especies: tres microplanctónicas *Odontella weissflogii*, *Eucampia antarctica* y *Thalassiosira tumida*, y una nanoplanctónica *Chaetoceros socialis*. Estas especies no fueron detectadas en la columna de agua desde febrero a septiembre 2016, y aparecieron juntas en octubre, lo que denota su fuerte capacidad de sobrevivir en el invierno bajo condiciones de baja disponibilidad lumínica. Esta habilidad es un factor clave para el éxito de las especies primaverales (Fang & Sommer 2017). *C. socialis* es considerada una especie oportunista que aparece en ventanas temporales estrechas y bien definidas (Eilertsen & Wyatt 2000) con biomasa superiores a $500 \mu\text{gC l}^{-1}$ (en el Ártico; Booth et al. 2002). En aguas antárticas, esta especie ha sido mencionada por exhibir altas tasas de crecimiento bajo condiciones de alta disponibilidad de nutrientes, alta turbulencia e incremento de la temperatura (Annett et al. 2010, Antoni et al. 2020). *T. tumida* suele generar floraciones ($9 \times 10^5 \text{ cél l}^{-1}$) en el mar de Weddell en panqueques de hielo marrón y en aguas abiertas cercanas a la plataforma de hielo Ronne (Hasle et al. 1971). *E. antarctica* fue reportada como dominante en aguas más oceánicas circundantes a las Is. Orcadas en verano (Nunes et al. 2019), y se sugiere que es una especie típica de condiciones de alto-Si/alto-Nitrato/bajo-Fe (Meyerink et al. 2017).

La dominancia de *O. weissflogii* en términos de biomasa en bahía Scotia durante febrero 2016 coincidió con un incremento masivo de la misma especie en el estrecho de Gerlache (oeste de la Península Antártica), el cual ocurrió en asociación con valores $>46 \mu\text{g l}^{-1}$ de clorofila-*a* y un secuestro de carbono oceánico $>60 \text{ mmol m}^2 \text{ d}^{-1}$ (Costa et al. 2020). Más aún, en la bahía Scotia, *O. weissflogii* tuvo un valor de biomasa casi idéntico en enero 2017 y febrero 2016, destacando la relevancia de esta especie en la dinámica del carbono de bahía

Scotia, y la ocurrencia de un evento particular en enero 2017 que favoreció el desarrollo de otras tres especies.

Los vientos fuertes generan un incremento en la turbulencia de la columna de agua y permiten la ocurrencia de incrementos episódicos de nutrientes (Annett et al. 2010). Cuando estos episodios son seguidos por ventanas (3-7 días) de vientos leves ($<10 \text{ m s}^{-1}$) se favorece la estratificación de la columna de agua y se generan condiciones óptimas para el incremento del fitoplancton (van Leeuwe et al. 2020, Wasilowska et al. 2022). En bahía Scotia, las condiciones ambientales relacionadas con la floración incluyeron un evento previo (23 de diciembre 2016) de fuertes vientos del sur (media: $15,6 \text{ m s}^{-1}$) con ráfagas de hasta $27,7 \text{ m s}^{-1}$ seguidos por dos semanas (24 de diciembre al 6 de enero) de vientos del sudeste de baja intensidad (media: $5,3 \text{ m s}^{-1}$) (Figura 3.1B, Sección 3.1.1). El abrupto desarrollo de diatomeas, particularmente de *C. socialis*, podría haber respondido a un proceso de resuspensión (esporas y nutrientes) debido a los fuertes vientos registrados en diciembre en concurrencia con el máximo de temperatura superficial del mar y de temperatura del aire promedio. Más aún, el máximo de diatomeas fue detectado bajo condiciones de alta proporción Si:N y baja de N:P. Es también probable que el dominio del viento del S-SE haya contribuido a la retención de la floración fitoplanctónica dentro de la bahía. En coincidencia con los resultados de este estudio, Höfer et al. (2019) observaron en dos sitios del oeste de la Península Antártica durante el mismo verano (enero y febrero 2017) que, luego de 2 a 3 días de vientos débiles, la comunidad fitoplanctónica duplica su biomasa presumiblemente como resultado de un enriquecimiento de nutrientes y de la estratificación de la columna producida por ingreso de agua de deshielo glaciar.

Tres aspectos pueden destacarse a partir de la floración. Primero, la magnitud alcanzada por *C. socialis* en términos de densidad ($9,5 \times 10^6 \text{ cél l}^{-1}$) no ha sido reportada previamente en la Región Antártica. Segundo, los registros de floraciones fitoplanctónicas cuyas biomásas alcanzaron una magnitud similar al presente estudio son inusuales. Por ejemplo, en el oeste de la Península Antártica se han reportado: $\sim 520 \text{ } \mu\text{gC l}^{-1}$ en bahía Margarita en 1997 (Garibotti et al. 2003); $>700 \text{ } \mu\text{gC l}^{-1}$ y $>5 \times 10^6 \text{ cél l}^{-1}$ en bahía Ryder (isla Belgrano) en 2007 (Annett et al. 2010), $>500 \text{ } \mu\text{gC l}^{-1}$ en bahía Guardia Nacional (Is. 25 de Mayo) en 2010 (Jeon et al. 2021), $804,6 \text{ } \mu\text{gC l}^{-1}$ y $7 \times 10^6 \text{ cél l}^{-1}$ en bahía Paraíso en 2018 (Mascioni et al. 2023), y hasta $1563 \text{ } \mu\text{gC l}^{-1}$ en el margen del hielo costero en 1996 (Garibotti et al. 2005). Por último, en otras zonas investigadas en el verano 2017 se detectaron altos valores de clorofila y de biomasa de diatomeas. La floración de bahía Scotia ocurrió sincrónicamente con picos de clorofila ($>15 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$) detectados en dos bahías del norte y oeste de la Península Antártica en enero y febrero 2017 atribuidos a diatomeas (Höfer et al. 2019): bahía South (Is. Doumer, Archipiélago de Palmer) dominado por *Licmophora* y *Pseudo-nitzschia*, y bahía Guardia Nacional dominada por *Thalassiosira* y *Chaetoceros*. En el mismo verano, se reportó una floración de dinoflagelados ($10,4 \times 10^6 \text{ cél l}^{-1}$ y $1686,9 \text{ } \mu\text{gC l}^{-1}$) cerca de la Is. Danco en diciembre de 2016 (Mascioni et al. 2019, Mascioni et al. 2023), y un máximo de clorofila-*a* ($>30 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$) en bahía Ryder ($\sim 67^\circ\text{S}$, oeste de la Península Antártica) en enero 2017 (van

Leeuwe et al. 2020) de similar magnitud y en el mismo mes del máximo fitoplanctónico registrado en bahía Scotia.

La caída abrupta de la biomasa de diatomeas observada en bahía Scotia, desde $687 \mu\text{gC l}^{-1}$ en enero hasta $3,3 \mu\text{gC l}^{-1}$ en febrero 2017, no parece haber sido iniciada por una limitación de macronutrientes o hierro. Las concentraciones de nutrientes no alcanzan valores límites (Lipski 1987), y la biodisponibilidad de hierro en aguas costeras Antárticas es relativamente alta, particularmente en la vecindad de las Islas Orcadas del Sur (Nielsdóttir et al. 2012). El colapso del florecimiento estuvo probablemente ligado a una infección viral y exportación masiva de carbono, como previamente fue reportado para *C. socialis* (Pelusi et al. 2020), y/o al pastoreo de copépodos y larvas nauplii dada su relativa alta densidad y biomasa en enero 2017 de modo similar a lo que fue observado para el fitoplancton de bahía Ryder durante el periodo productivo (Biggs et al. 2021). Más aún, el carbono pudo haber sido canalizado a través del rizo microbiano (Evans et al. 2021).

Los cambios en la composición específica de diatomeas en respuesta a la disponibilidad lumínica y la dirección del viento (desde el NO cinco días luego del máximo registro) son también condiciones que podrían haber contribuido al colapso de la floración. En este sentido, el papel del viento en áreas costeras antárticas ha sido destacado como un factor de control de la producción primaria (Brandini & Rebello 1994, Lange et al. 2015) y, junto con los cambios en la cobertura del hielo marino, son considerados los principales factores ambientales causales de los cambios de los ensamblajes fitoplanctónicos en cortas escalas temporales, en coincidencia con lo reportado en estudios previos (Montes-Hugo et al. 2009, Schloss et al. 2012, Lange et al. 2015).

Capítulo 4

VARIABILIDAD INTERANUAL AMBIENTAL Y DEL PLANCTON

CAPÍTULO 4. VARIABILIDAD INTERANUAL AMBIENTAL Y DEL PLANCTON

El objetivo del presente Capítulo fue analizar las tendencias temporales de las condiciones ambientales, del plancton y de las especies de diatomeas y tintínidos en un sitio fijo (S4) a lo largo de cinco años (abril 2015-marzo 2020, 60 meses), en un contexto local y regional.

El capítulo comprende cuatro secciones. En la Sección 4.1 se analizarán los forzantes climáticos del ENSO (El Niño Oscilación del Sur) y del SAM (Modo Anular del Sur), la cobertura del hielo marino, la temperatura del aire y condiciones del viento. En la Sección 4.2 se analizarán los patrones temporales de la clorofila, nutrientes y del plancton unicelular (excluyendo nanoflagelados) y el vínculo con las variables tratadas en la Sección 4.1. En la Sección 4.3 se tratará la variación en las asociaciones de las especies de diatomeas y tintínidos en base a su densidad y biomasa. Finalmente, en la Sección 4.4 se analizará la variabilidad del plancton total durante los veranos (incluyendo nanoflagelados y zooplancton).

4.1 Variabilidad interanual de los forzantes climáticos y de las condiciones ambientales regionales y locales

4.1.1 Forzantes climáticos: El Niño Oscilación del Sur (ENSO) y Modo Anular del Sur (SAM)

Durante el 2014, año previo al comienzo del periodo de estudio de esta tesis, y hasta abril 2015 el ENSO fue neutro. A partir de mayo 2015 y hasta mayo 2016 se desarrolló El Niño fuerte 2015/2016. Posteriormente, hubo un ENSO-neutral hasta el desarrollo de La Niña desde julio 2017 hasta junio 2018, con los mínimos valores del índice MEI (Multivariate ENSO Index, por sus siglas en inglés) en abril y mayo 2018 (Figura 4.1).

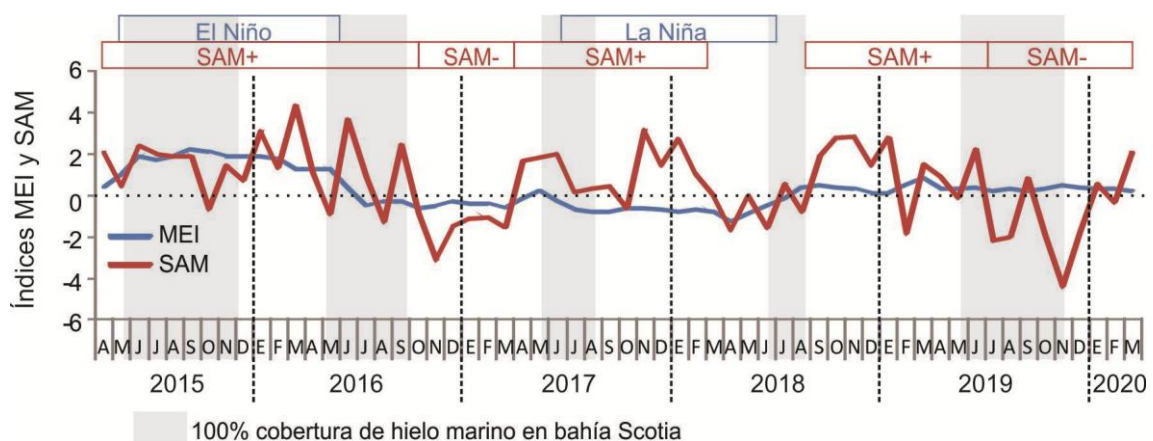


Figura 4.1 Cobertura de hielo en bahía Scotia y tendencias de los Índices MEI y SAM desde abril 2015 hasta marzo 2020.

Por su parte, el forzante climático SAM que acompañó a El Niño 2015/2016 fue positivo. Se manifestó un SAM negativo en el verano 2016/2017, seguido por un SAM-positivo desde abril 2017 hasta marzo 2018, que abarcó la mayor parte del evento La Niña 2017/2018. Nuevamente se desarrolló una fase SAM positiva entre septiembre 2018 y junio 2019, seguida de una negativa hasta el final del periodo de estudio de esta tesis.

4.1.2 Variaciones ambientales de la temperatura del aire, del viento y del hielo marino local y regional

Las variaciones más destacadas en las condiciones locales de la temperatura del aire, del hielo marino y del viento, fueron las siguientes:

- Los años 2017 y 2018 tuvieron mayores anomalías positivas en la temperatura mensual, en coincidencia con el evento La Niña y SAM positivos (Figura 4.2).

- En el verano 2018 (diciembre-enero-febrero) la temperatura promedio del aire fue significativamente mayor que en los veranos 2015, 2016 y 2019, con un aumento de la temperatura anual de 1,8°C respecto al 2015 (Tabla 4.1). Vale señalar que, para la serie de datos de temperatura del aire del 2018, hubo 25 días sin mediciones (entre noviembre y diciembre). En consecuencia, muy probablemente la temperatura promedio del aire pudo haber sido mayor. Además, durante abril 2018 ocurrió la caída de la ladera del glaciar Sobral (en marcado retroceso en las últimas décadas), evento que implicó a fines de agosto 2018 la expansión de la superficie de una laguna glaciar represada por una morrena contigua al mismo, y la unión intermitente (principalmente durante marea alta) de las bahías Scotia y Uruguay.

- Una tendencia gradual a una ruptura más temprana del hielo marino de bahía Scotia entre el año 2015 (diciembre) y el 2018 (agosto) (Tabla 4.1, Figura 4.2).

- La cobertura y liberación del hielo marino en la bahía ocurrieron un mes posterior o el mismo mes en los que se produjo el avance y retroceso del hielo marino regional.

- En todos los inviernos la extensión del hielo marino regional sobrepasó el norte de las islas Orcadas del Sur, con la única excepción del 2018 (Apéndice III, Figura 1). En dicho año, las Is. Orcadas del Sur se encontraron en la zona del borde del hielo marino, con periodos fuera y dentro de la misma entre junio y noviembre.

- En el verano 2019 hubo un cambio en la tendencia observada en la temperatura del aire y en el comportamiento del hielo marino de la bahía con condiciones similares a las del verano 2015 (Tabla 4.1).

- Las menores intensidades del viento siempre fueron registradas durante los veranos. La velocidad promedio diaria del viento fue inferior a 10 m s⁻¹ el 93,2% de los días. Los eventos de vientos muy fuertes (≥ 36 m s⁻¹) con promedios diarios iguales o mayores a 14 m s⁻¹ fueron raros, alcanzando un máximo de cinco días durante el año 2016. El año 2017 fue atípico debido a un evento de fuertes vientos seguido por un extenso periodo de vientos moderados de dirección predominante sur, tal como fue descrito y discutido en el Capítulo 3 (Sección 3.4.2). En los restantes años investigados (2016 y 2018-2020), no se registraron condiciones del viento con dichas características durante el periodo libre de hielo marino. El año 2018 se destacó por ser el único sin eventos de vientos fuertes, y el año 2019 porque las

velocidades promedio del viento fueron significativamente menores que en los restantes años (Tablas 4.1 y 4.2) siendo el año de mayores anomalías negativas en la velocidad mensual promedio del viento (Figura 4.3).

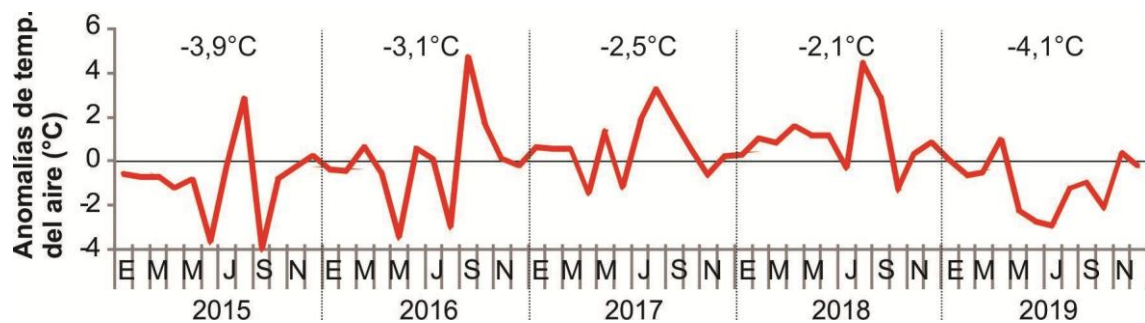


Figura 4.2 Anomalías de la temperatura promedio mensual (°C) derivadas de mediciones en la estación meteorológica de la base Orcadas. Se incluye la temperatura del aire promedio anual de cada año.



Figura 4.3 Anomalías viento promedio mensual (m s^{-1}). Se incluye el viento promedio anual de cada año.

Con el fin de contextualizar en una escala temporal más amplia los resultados derivados de la temperatura del aire, velocidad del viento y cobertura de hielo del periodo 2015-2020, se analizó un periodo de diez años de datos (Tabla 4.1, enero 2010-febrero 2020). En este marco, el periodo estudiado en esta tesis se destacó por:

- Abarcar los años de mayor y menor duración de cobertura total de hielo marino (100%) de la bahía, ya mencionados anteriormente (2015 y 2018, respectivamente);
- Alcanzar en 2018 temperaturas relativamente elevadas y similares a las registradas en los años 2010 y 2011, y registrar las menores temperaturas en el año 2019, seguido del 2015;
- Presentar una velocidad promedio anual del viento dentro del rango del período previo 2010-2014, aunque en este último la velocidad fue marcadamente mayor en los primeros años en coincidencia con uno de los mayores eventos La Niña (mayo 2010-marzo 2012) de los que se tiene registro (Tabla 4.1).

Tabla 4.1 Temperatura del aire promedio anual y del verano (diciembre, enero y febrero), fechas de formación y duración temporal del hielo marino local (cobertura 100%), y viento promedio anual de bahía Scotia desde 2010 a 2020. Las diferencias anuales entre las temperaturas promedio diarias fueron testeadas con Kruskal-Wallis, mientras que los veranos mediante ANOVA. En cada fila (año), los promedios con la misma letra mayúscula no son significativamente diferentes. Negrita: Años que incluyen el periodo de estudio. *Sin datos disponibles para diciembre 2010.

Año	Temp. aire anual (°C) Kruskal-Wallis H=106,73 p<0,001				Hielo marino		Temp. aire verano (°C) ANOVA F=21,48 p<0,001		Viento anual (m s ⁻¹)		
	Mín.	Mes Máx.	\bar{X}		Fechas Inicio-Fin	Duración (días)	\bar{X}		\bar{X}		
2010	-22,6	Jul	5,8	Nov	-2,01	D	11/5-21/10	160	1,08*	D E	9,04
2011	-25,5	Ago	5,1	Mar	-2,62	D	6/6-15/11	159	1,91	F	9,23
2012	-28,4	Jul	4,1	Mar	-3,76	A	31/5-16/10	136	1,06	D E	6,74
2013	-25,4	Ago	4,1	Mar	-3,17	A	21/5-12/12	201	-0,36	A	6,36
2014	-27,4	Ago	3,8	Feb	-3,52	A	20/7-1/1	161	-0,05	A B	5,68
2015	-23,0	Sep	4,8	Ene	-3,85	A	28/4-6/12	218	0,13	B	5,94
2016	-24,3	Ago	4,9	Ene	-3,06	B C	5/5-1/10	146	0,54	C	6,28
2017	-20,9	Jul	5,7	Ene	-2,46	C	30/5-3/10	123	0,96	D E	5,83
2018	-28,6	Jul	8,0	Feb	-2,14	C D	26/6-28/8	62	1,23	E	5,84
2019	-26,3	Jun	4,7	Nov	-4,07	A B	23/5-26/11	183	0,77	C D	5,41
2020	-	-	-	-	-	-	-	-	0,93	D E	6,00

Tabla 4.2 Análisis no-paramétrico de la varianza de la velocidad media diaria del viento en los distintos años. Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p<0,05).

Kruskal Wallis, H = 27,67, p < 0,0001		
Año	Medias	
2015	5,94	B C
2016	6,28	C
2017	5,83	B
2018	5,84	B
2019	5,41	A

4.2 Variabilidad interanual de la temperatura del mar, nutrientes, clorofila y plancton unicelular, y su vinculación con los forzantes locales y regionales

4.2.1 Temperatura del mar, clorofila y nutrientes

La temperatura superficial del mar, al igual que la temperatura del aire, pareció reflejar mayores valores en los veranos posteriores al 2015/2016, pero los relativos pocos datos de esta variable (n=69, Apéndice I Tabla 1) y las diferencias en la cantidad y distribución de los datos medidos en los distintos años, impidieron analizar estadísticamente esta tendencia (Figura 4.4A). No obstante, los veranos 2018, 2019 y 2020 se asociaron a mayores temperaturas, tal como se reflejó en el cuadrante superior derecho del análisis de componentes principales (PCA, Figura 4.5).

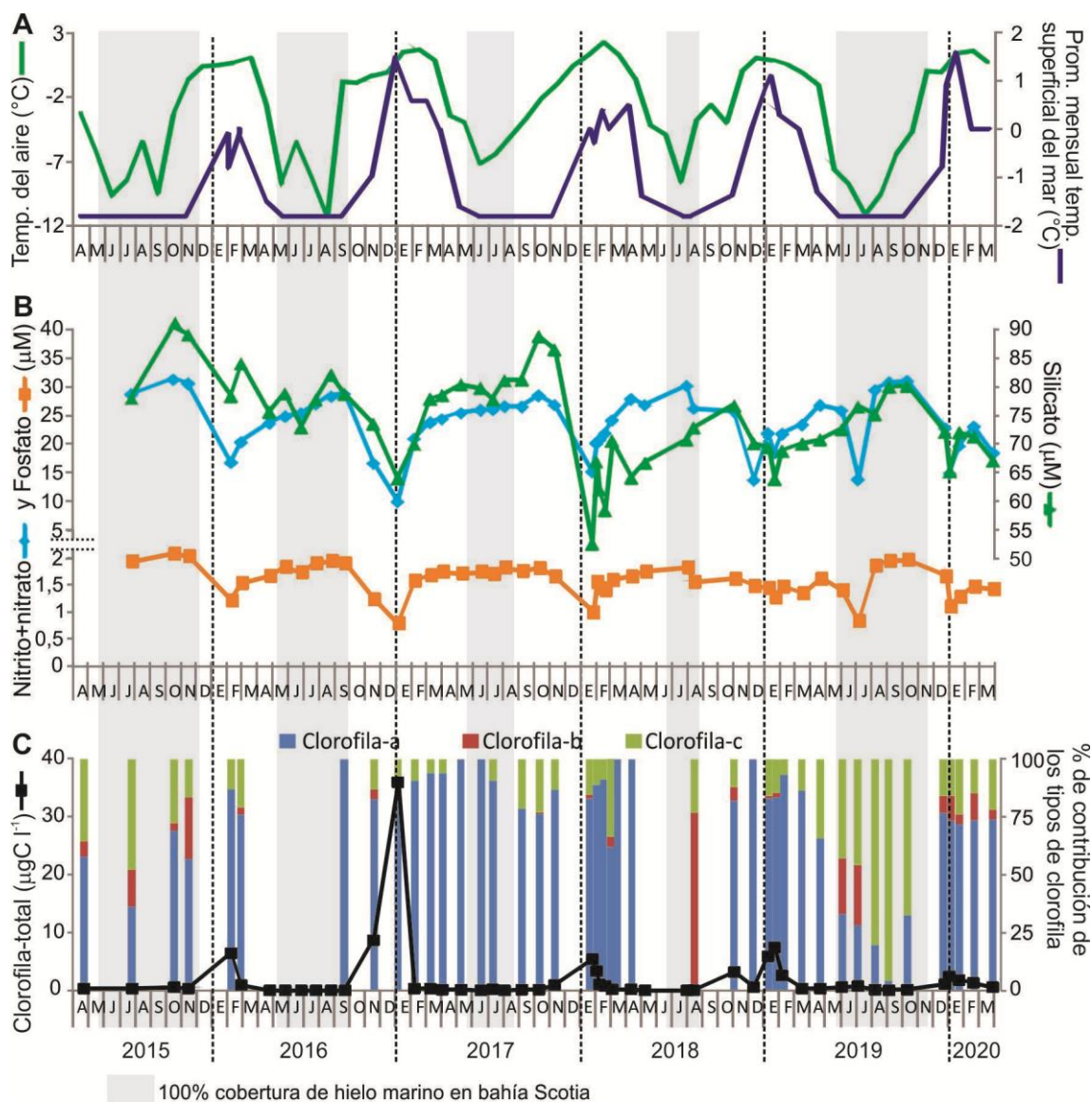


Figura 4.4 Promedio mensual de la temperatura del aire y temperatura superficial del mar (A), concentración de nutrientes (B), y concentración de clorofila total y contribución de los tipos de clorofila (C) entre abril 2015 y marzo 2020 en bahía Scotia.

El nitrito+nitrato tuvo un rango de 9,95-31,3 μM , el fosfato 0,78-2,08 μM , y el silicato 52,62-90,48 μM , mostrando un claro patrón de incremento en otoño-invierno, y descenso en primavera-verano, con variabilidad entre años en los momentos de inicio y fin de esos períodos y en los rangos (Figura 4.4B). En el extremo inferior derecho del PCA, se destacó enero 2017 con los mínimos más bajos de nitrito + nitrato y fosfato respecto a los otros veranos (Figura 4.5). La mínima concentración de silicato, en cambio, se detectó en enero de 2018 (extremo superior derecho del PCA). A su vez, los máximos registros de todos los nutrientes se detectaron en octubre 2015, mes que se asoció positivamente a los nutrientes en el PCA ubicándose hacia la izquierda del ordenamiento.

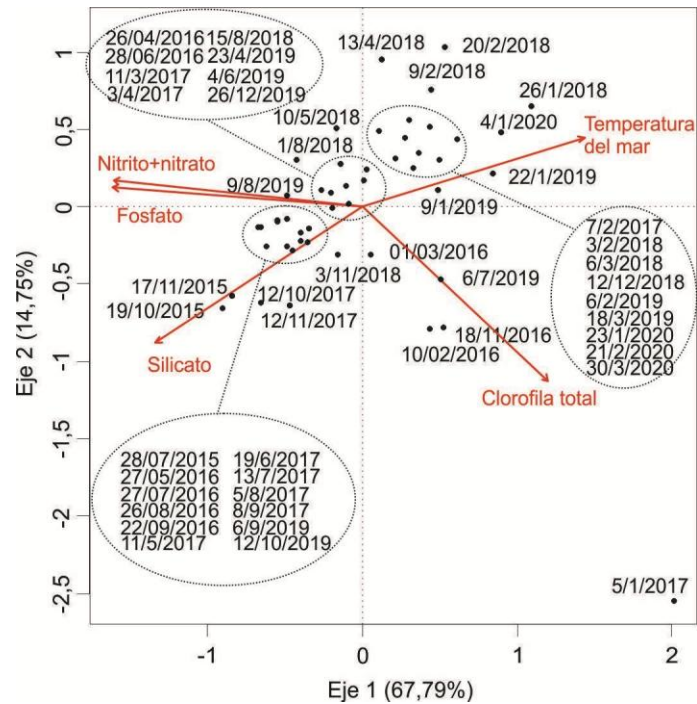


Figura 4.5 Análisis de Componentes Principales basado en la clorofila total, nutrientes y temperatura del mar. La varianza explicada (%) está presente en cada eje.

El nitrito+nitrato y el fosfato, a pesar de la diferencia en la magnitud de sus valores, presentaron un comportamiento especular en sus aumentos y descensos (Figura 4.4B). El silicato, si bien coincidió con las tendencias generales mencionadas, presentó una mayor variabilidad entre meses. Estas diferencias en los comportamientos se reflejaron en el mayor grado de asociación entre el nitrito + nitrato y el fosfato en el PCA (Figura 4.5).

La clorofila total ($a+b+c$) varió desde valores no detectables hasta un máximo de $35,98 \mu\text{g l}^{-1}$, en enero 2017 (Figura 4.4C), el cual coincidió con los mínimos de nitrito+nitrato y fosfato. Dicho máximo tuvo una amplia diferencia con los máximos de otras primaveras-veranos, los cuales fueron $<9 \mu\text{g l}^{-1}$. Los valores más elevados se detectaron en el mes de enero (2017, 2018 y 2020), exceptuando enero 2015 y 2016 dado que no se realizaron muestreos en dicho mes. El verano 2019-2020 se destacó por los valores de clorofila máximos más bajos ($2,39 \mu\text{g l}^{-1}$) de los cinco años analizados. Particularmente, en julio 2019 se registró un leve incremento de la clorofila total ($0,80 \mu\text{g l}^{-1}$), con una nueva caída posterior. Tras los máximos de verano, se detectaron valores inferiores a $0,5 \mu\text{g l}^{-1}$ entre marzo y abril, salvo en el verano 2017 que se detectó en febrero, indicando un fin más temprano del periodo productivo.

La clorofila- a tuvo el mayor coeficiente de correlación con la clorofila total ($r=1$) y dominó ($>50\%$; Figura 4.4C) en la mayor parte de los cinco años, siendo incluso la única medida en algunos meses. En líneas generales, la clorofila- b presentó la menor contribución ($<10\%$), aunque se destacó en noviembre 2015, agosto 2018, y junio-julio 2019 por aportar $>24\%$, aunque su valor más atípico fue en agosto 2018, debido a su neta dominancia (76,5%) junto con la clorofila- c (23,5%). Por su parte, la clorofila- c aportó el 10-20% en la mayoría de los meses, aunque incrementó en abril 2015 (35,6%) y, en julio del mismo año (47,4%).

Llamativamente, a partir de abril 2019 se observó un aumento gradual en su contribución alcanzando hasta 95,4% en septiembre siendo aún dominante en octubre, hasta retomar su aporte normal en noviembre.

La clorofila total y los nutrientes tuvieron una sincronía en sus cambios, claramente evidentes en las caídas de los nutrientes y aumentos de la clorofila de los veranos, y que también se reveló en el vínculo negativo entre estas variables en el PCA (Figura 4.5). Se destaca en la Figura 4.4 un descenso atípico en la concentración de nutrientes junto con el aumento de la clorofila en julio 2019 ya mencionado (casi imperceptible en la figura), evento que no fue registrado en los años previos.

4.2.2 Variabilidad interanual del plancton unicelular

La observación conjunta de la densidad y biomasa del plancton unicelular eucariota (excluyendo nanoflagelados) en el sitio fijo (S4) desde abril de 2015 a marzo de 2020 evidenció una marcada variabilidad en los aportes de las cinco comunidades investigadas en la escala intra- e interanual (Figura 4.6 y 4.7).

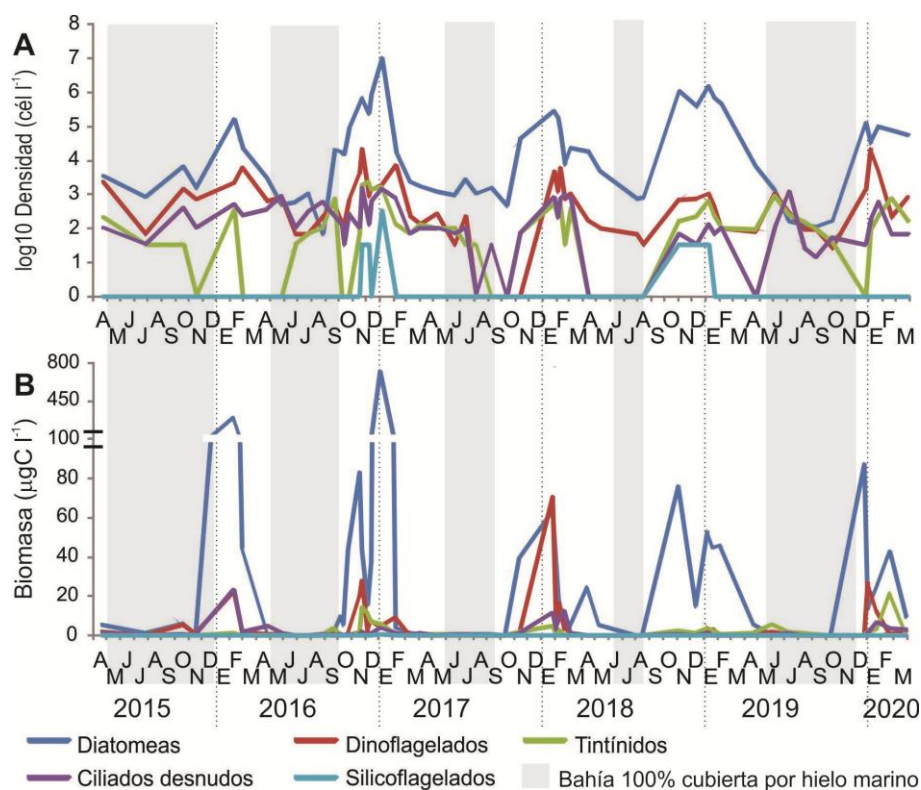


Figura 4.6 Cambios temporales de la densidad ($\log_{10} \text{cél l}^{-1}$) (A) y biomasa ($\mu\text{gC l}^{-1}$) (B) de las comunidades que integran el plancton unicelular eucariota (excluyendo nanoflagelados) de bahía Scotia (2015-2020).

Todas las correlaciones entre la densidad y biomasa de cada grupo taxonómico (Tabla 4.3) y en base a la densidad y la biomasa entre grupos fueron positivas y significativas (Tabla 4.4).

Teniendo en cuenta que en este análisis no se incluyen nanoflagelados y que, tal como fue tratado en el Capítulo 3 (Sección 3.1.2), la densidad de estos organismos supera en varios órdenes de magnitud a los restantes organismos unicelulares (Figura 4.6A), aunque sus biomazas más altas son uno a dos órdenes de magnitud inferiores (Figura 4.6B), el análisis basado en la densidad destacó el dominio permanente de las diatomeas a excepción de algunos meses en los que la bahía estuvo cubierta por hielo marino y dominaron los ciliados aloricados (mayo y agosto 2016, y julio 2019) y lorricados (agosto 2019) (Figura 4.7A).

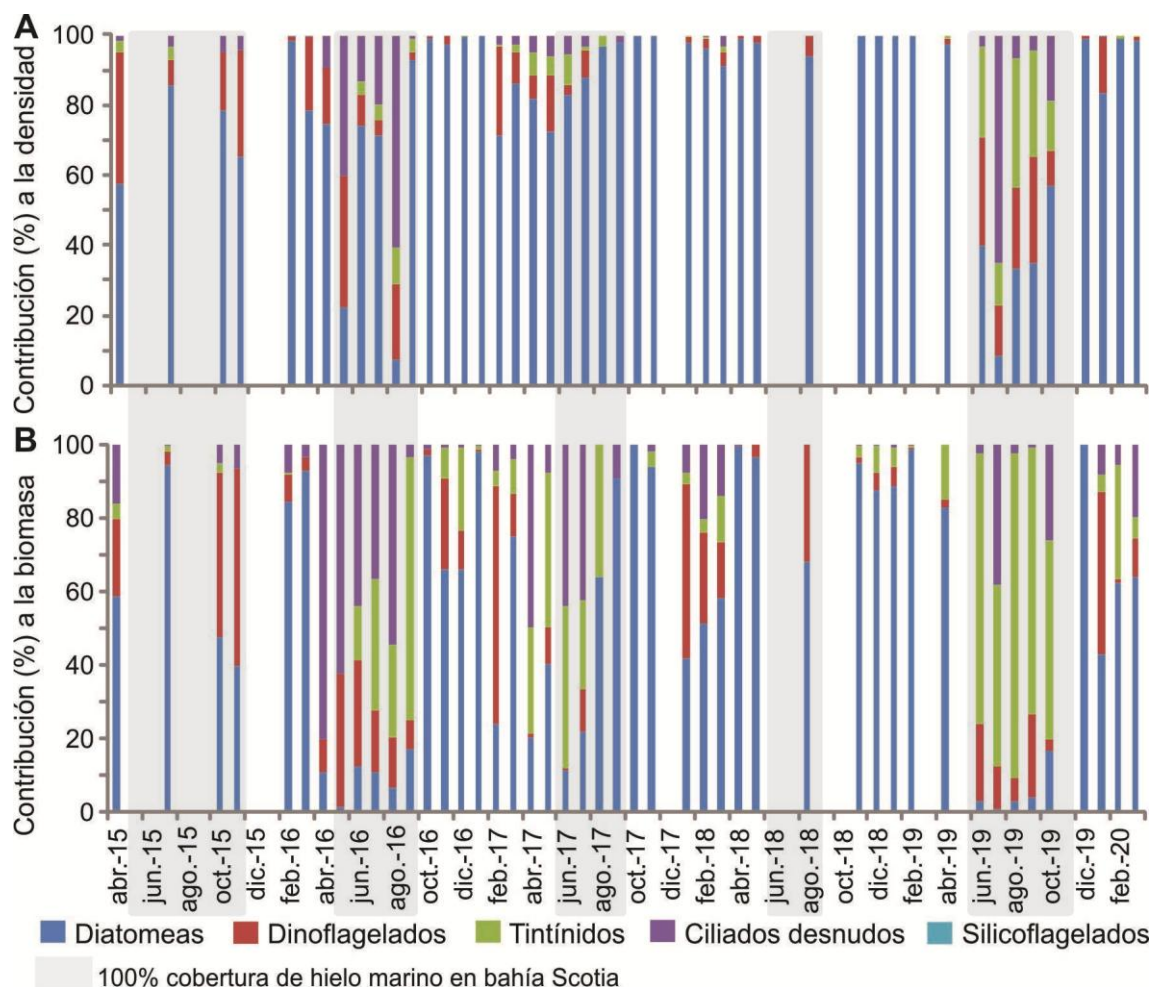


Figura 4.7 Contribución a la densidad (A) y biomasa (B) del plancton unicelular eucariota (excluyendo nanoflagelados) de bahía Scotia (2015-2020).

Tabla 4.3 Resultados de las correlaciones de Spearman entre la densidad y biomasa de cada grupo unicelular (n=55) analizado en bahía Scotia desde abril 2015 hasta marzo 2020. *valor significativo.

	Índice de Spearman	p-valor
Diatomeas	0,94	<0,0001*
Dinoflagelados	0,89	<0,0001*
Ciliados desnudos	0,81	<0,0001*
Tintínidos	0,94	<0,0001*
Silicoflagelados	1	<0,0001*

Tabla 4.4 Resultados de las correlaciones de Spearman entre los grupos unicelulares analizados en bahía Scotia desde abril 2015 hasta marzo 2020 en base a la densidad y biomasa (n=55). *valor significativo.

<i>DENSIDAD</i>	Dinoflagelados	Ciliados desnudos	Tintínidos
Diatomeas	0,61*	0,29*	0,48*
Dinoflagelados		0,68*	0,46*
Ciliados desnudos			0,43*
<i>BIOMASA</i>	Dinoflagelados	Ciliados desnudos	Tintínidos
Diatomeas	0,54*	0,33*	0,41*
Dinoflagelados		0,64*	0,56*
Ciliados desnudos			0,43*

En biomasa, las diatomeas también fueron el grupo que dominó en la mayoría de los meses libres de hielo marino (Figura 4.7B). En general, y luego del florecimiento estival su dominancia se sostuvo hasta marzo o abril de los distintos años, retomando los incrementos luego del retroceso del hielo marino de la bahía.

Las excepciones se detectaron en el año 2018: las diatomeas fueron dominantes en el invierno y, a su vez, los meses de abril y mayo de dicho año se destacaron por valores inusualmente elevados ($24,3 \mu\text{gC l}^{-1}$, $5,4 \mu\text{gC l}^{-1}$, respectivamente), mientras que los otros grupos de organismos unicelulares tuvieron un comportamiento similar al de los restantes años ($<0,2 \mu\text{gC l}^{-1}$).

Los valores absolutos de biomasa de diatomeas tuvieron una alta variación interanual, superando $200 \mu\text{gC l}^{-1}$ en los veranos 2015/2016 y 2016/2017, durante y con posterioridad al evento El Niño respectivamente (Figura 4.6B); mientras que en los años subsiguientes fueron marcadamente menores ($60-90 \mu\text{gC l}^{-1}$). A su vez, en los veranos 2015/2016 y 2017/2018 se evidenció una única floración de diatomeas, mientras que en los restantes primaveras-veranos (2016/2017, 2018/2019, 2019/2020) se observaron dos entre noviembre y febrero, con uno o dos meses de separación y en general del mismo orden de magnitud. En cuanto a las fechas en que se dieron los máximos absolutos de cada año, entre el 2015 y 2019 inclusive hubo una tendencia a un adelantamiento (10/2/2016, 5/1/2017, 26/1/2018, 3/11/2018) que acompañó la dinámica del hielo marino (Figura 4.6A, B). Además, los segundos máximos o los años con los picos más tardíos del verano (10/2/2016 y 21/2/2020) coincidieron con la ruptura más tardía del hielo marino de la bahía.

Los dinoflagelados (Figura 4.6) tuvieron una contribución elevada ($>40\%$) al total de la biomasa de unicelulares en la primavera 2015 (octubre y noviembre), febrero 2017, enero y agosto 2018 (Figura 4.7B). Este grupo usualmente exhibió entre uno y tres picos de incremento entre octubre y febrero de $5-30 \mu\text{gC l}^{-1}$ y $>4000 \text{ cél l}^{-1}$, destacándose el máximo aporte de carbono registrado en enero 2018 ($70,3 \mu\text{gC l}^{-1}$), generado por la presencia de dinoflagelados microplanctónicos de gran tamaño de los géneros *Oxytoxum*, *Protoperdinium* y, principalmente, de *Gyrodinium*, siendo el único caso de un aporte similar

(47%) al de diatomeas durante su floración. Opuestamente, en el verano 2018/2019 este grupo tuvo sus mínimos registros estivales ($<3,5 \mu\text{gC l}^{-1}$ y $<1200 \text{ cél l}^{-1}$).

Los ciliados desnudos y los tintínidos (Figura 4.6) fueron los organismos más relevantes en biomasa en los inviernos, con dominio de ciliados desnudos entre abril-agosto 2016 (promedio 55,4%), y una importante contribución de tintínidos (promedio 36,7%) entre junio-septiembre 2016 (Figura 4.7B). De forma similar, ambos grupos fueron dominantes entre abril-junio 2017 (promedio 35,4% cada uno) mientras que, entre junio-octubre 2019 sólo los tintínidos fueron dominantes ($>40\%$). Los tintínidos y ciliados desnudos tuvieron picos por lo general mayores a 500 cél l^{-1} y $3 \mu\text{gC l}^{-1}$. Se destacó un inusual pico de tintínidos en junio ($844,4 \text{ cél l}^{-1}$, $5,3 \mu\text{gC l}^{-1}$) y de ciliados desnudos en julio 2019 ($1253,3 \text{ cél l}^{-1}$, $1,20 \mu\text{gC l}^{-1}$). Estos incrementos de ciliados coincidieron espacial y temporalmente con el pico de clorofila y caída de nutrientes descritos en la sección anterior (4.2.1). Los tintínidos presentaron dos aumentos en la mayoría de los años, y los ciliados desnudos uno. Los máximos aportes de carbono fueron en general $<15 \mu\text{gC l}^{-1}$, salvo una única excepción en ambos grupos: los ciliados desnudos con un máximo de $23,2 \mu\text{gC l}^{-1}$ en febrero 2016, mientras que en el mismo verano 2015/2016 los tintínidos tuvieron sus más bajos registros estivales ($<400 \text{ cél l}^{-1}$ y $<2 \mu\text{gC l}^{-1}$), y los tintínidos registraron un máximo en febrero 2020 ($21,4 \mu\text{gC l}^{-1}$). Los silicoflagelados solo fueron hallados ($<400 \text{ cél l}^{-1}$) en los veranos 2016/2017 y 2018/2019.

Con el fin de evidenciar similitudes y diferencias interanuales en la densidad y biomasa de diatomeas, dinoflagelados, ciliados desnudos, tintínidos y silicoflagelados, se realizaron dos análisis de cluster (Figura 4.8).

El análisis basado en la densidad aisló a enero 2017 y generó dos agrupamientos principales (Figura 4.8A): Uno integrado casi exclusivamente por meses de verano y primavera de relativas altas densidades, y el otro incluyó todos los inviernos y la mayoría de los meses otoñales con bajas densidades (Tabla 4.5A). Las diatomeas fueron el grupo a las que se le atribuyen las diferencias entre los agrupamientos de alta y baja densidad (SIMPER, Tabla 4.5A). El verano tardío y el otoño temprano del 2018 mostraron una tendencia diferente a la de los restantes años, dado que el mes de febrero 2018 quedó incluido en el agrupamiento de baja densidad, mientras que marzo y abril 2018 en el de alta densidad, indicando así un incremento tardío durante un otoño avanzado.

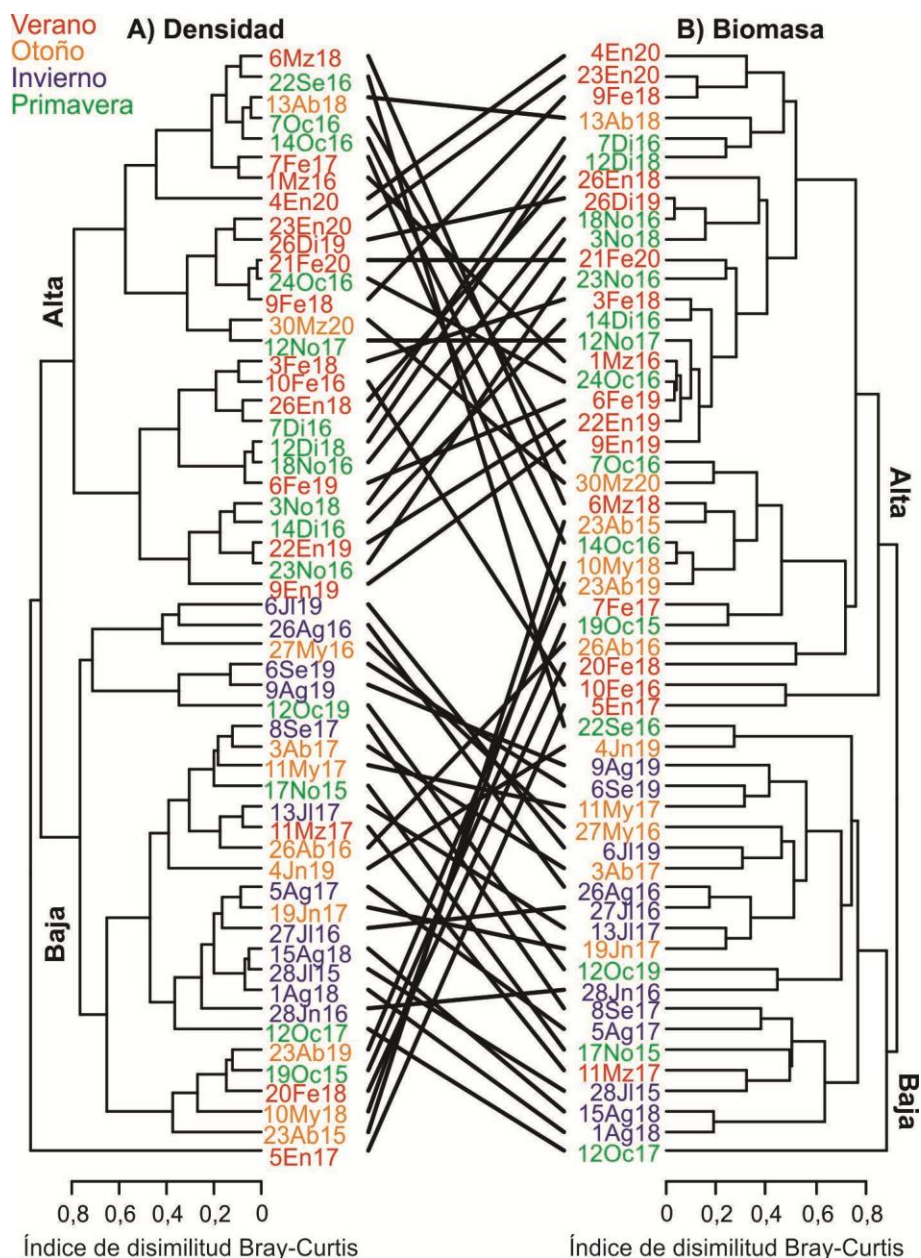


Figura 4.8 Dendrogramas derivados de los análisis de cluster basados en la densidad (A) y biomasa (B) de diatomeas, dinoflagelados, ciliados desnudos, tintínidos y silicoflagelados. Las líneas entre los dendrogramas señalan la ubicación del mismo mes. Los colores indican la estación del año.

El análisis basado en la biomasa (Figura 4.8B), nuevamente diferenció dos grupos principales de alta y baja biomasa. Los meses que integraron estos grupos coincidieron en gran medida con los de densidad. No obstante, en la mayoría de los años el periodo de altas biomosas se extendió hacia el otoño, salvo el verano 2017 que se destacó por reflejar una caída de biomasa más temprana, con valores próximos a los valores invernales. Enero 2017 y febrero 2016 se agruparon debido a ser los dos máximos registros de biomasa absoluta del periodo de estudio. Al igual que la tendencia reflejada por la densidad, las diatomeas explicaron las diferencias entre los agrupamientos de baja y alta biomasa (SIMPER, Tabla 4.5B). El mes de enero 2017 tuvo una disimilitud >94% en ambos clusters, generada casi exclusivamente por diatomeas (no mostrado en Tabla 4.5A). Los dinoflagelados, ciliados desnudos y tintínidos

tuvieron una contribución más importante y equitativa en la determinación de los agrupamientos de biomasa respecto a los agrupamientos de densidad.

Tabla 4.5 Resultado del análisis SIMPER en base a los principales grupos formados en los clusters basados en diatomeas, dinoflagelados, ciliados desnudos, tintínidos y silicoflagelados (Figura 4.8). Se indica el porcentaje de disimilitud total promedio entre los grupos de “alta” y “baja” densidades, y la contribución de cada taxón a la disimilitud total.

A. DENSIDAD		% Disimilitud: 93,11		
	Densidad promedio (cél l ⁻¹)		% Contribución relativa	% Contribución acumulada
	Alta	Baja		
Diatomeas	281431	1910	88,21	94,74
Dinoflagelados	3265	355	4,02	99,06
Ciliados desnudos	309	212	0,49	99,59
Tintínidos	407	90	0,38	~100
Silicoflagelados	6	0	<0,001	100
B. BIOMASA		% Disimilitud: 92,18		
	Biomasa promedio (µg l ⁻¹)		% Contribución relativa	% Contribución acumulada
	Alta	Baja		
Diatomeas	55,82	0,34	64,34	69,80
Dinoflagelados	8,13	0,23	13,85	84,82
Ciliados desnudos	2,74	0,30	7,51	92,97
Tintínidos	2,78	0,74	6,48	~100
Silicoflagelados	0,01	0	<0,001	100

Distribución vertical del plancton unicelular durante el verano 2018

Las condiciones meteorológicas del verano 2018 (enero, febrero y marzo) permitieron explorar la distribución vertical del plancton unicelular y de las variables abióticas en dos profundidades de la columna de agua (5 y 15 m) del sitio S4 con una frecuencia aproximadamente semanal.

Se observaron diferencias entre profundidades en los nutrientes solo en una fecha (20 de febrero; Figura 4.9), con una mayor concentración a los 5 m. La clorofila-*a* total fue homogénea en todas las fechas, pero la fracción de 2-10 µm tuvo un aporte marcadamente mayor a los 15 m en el mes de enero en detrimento de la fracción >10 µm.

La biomasa total de protistas mostró una tendencia hacia una mayor o similar concentración a los 5 m de profundidad respecto a los 15 m (Figura 4.9). El 20 de febrero las mayores biomásas de 5 m coincidieron con mayores nutrientes. Las diatomeas, dinoflagelados y ciliados desnudos fueron los principales generadores de estas diferencias. Los silicoflagelados no fueron hallados en ninguna de las fechas y profundidades. Los nanoflagelados mostraron aportes similares en ambas profundidades.

La fracción nanoplanctónica de autótrofos y potenciales mixótrofos en su conjunto aportó una relativa baja biomasa respecto a la microplanctónica tanto a los 5 m (<20 µm: 8 µgC l⁻¹, >20 µm: 129 µgC l⁻¹) como a los 15 m (<20 µm: 3 µgC l⁻¹, >20 µm: 71 µgC l⁻¹), sin corresponderse con lo observado en las fracciones de clorofila.

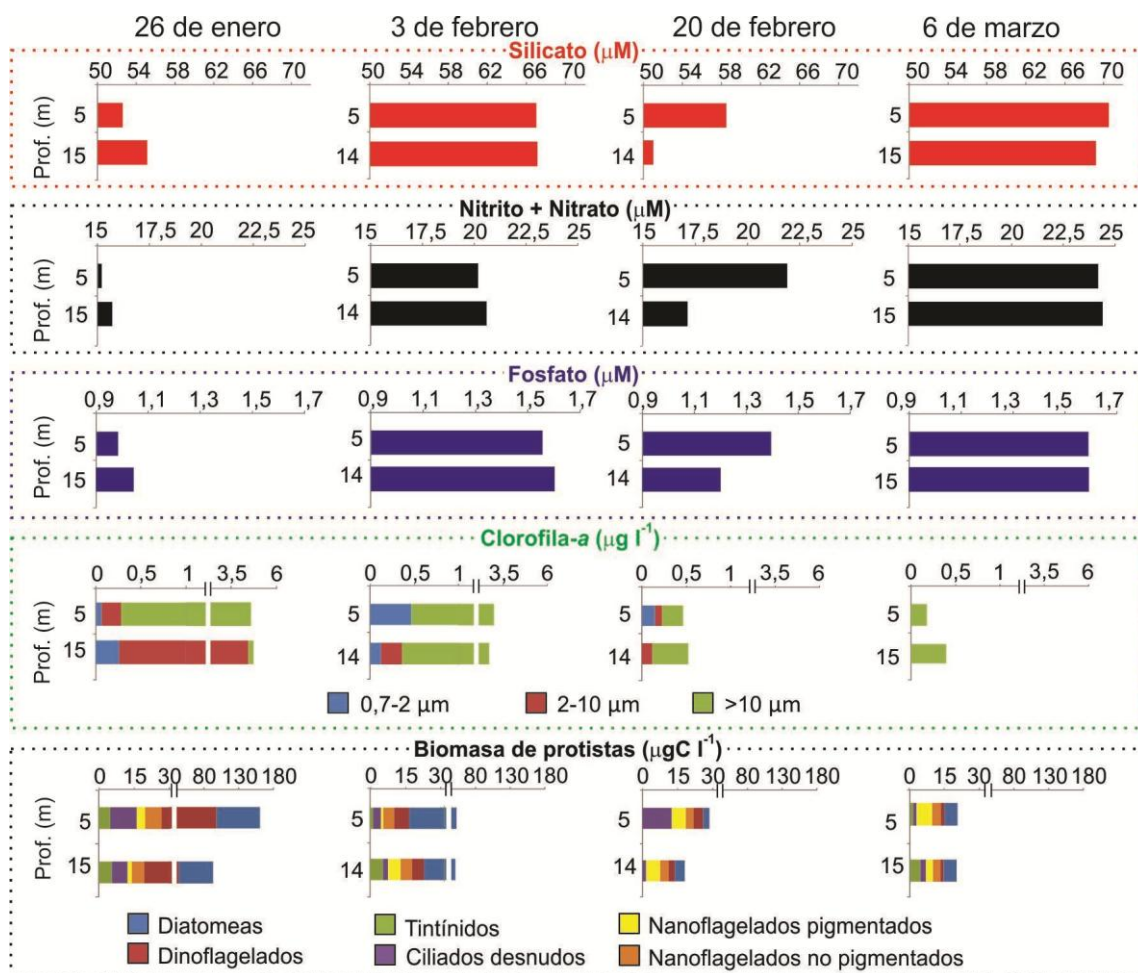


Figura 4.9 Concentración de nutrientes y de clorofila-*a* fraccionada y biomasa de los protistas en la columna de agua en dos profundidades (5 y 15 m) de S4 en bahía Scotia de enero a marzo 2018.

4.2.3 Relación de los protistas con las variables ambientales locales y los forzantes climáticos

Según los resultados de los análisis de BIO-ENV, la clorofila-*a*, la temperatura del mar y los nutrientes fueron las variables que mejor explicaron las variaciones temporales en la densidad y la biomasa de los grupos taxonómicos unicelulares en los cinco años de estudio.

El CCA basado en densidad no fue significativo (no ilustrado). En el CCA de biomasa se seleccionaron solo las variables explicativas significativas ($p < 0,05$) y con baja colinealidad ($VIF < 20$). Solo el eje 1, la clorofila-*a*, el nitrito+nitrato y el índice SAM fueron significativos (Figura 4.10). El CCA en su totalidad explicó el 20% de la variabilidad de las matrices originales. La clorofila-*a* tuvo una asociación negativa con el índice SAM y el nitrito+nitrato, mientras que estas últimas se asociaron positivamente entre ellas. El MEI, la temperatura de aire y mar, Zeu y el viento no fueron significativos. Las diatomeas y silicoflagelados se vincularon positivamente con la clorofila-*a*, siendo las primeras el principal grupo causal de los cambios en la biomasa fitoplanctónica, y negativamente con el SAM y los nutrientes, en los meses principalmente de primavera-verano. Contrariamente, los restantes grupos,

ciliados y dinoflagelados, se asociaron a valores menores de clorofila-*a* y mayores de índice SAM y nutrientes, con una mayor relevancia en los meses otoñales e invernales.

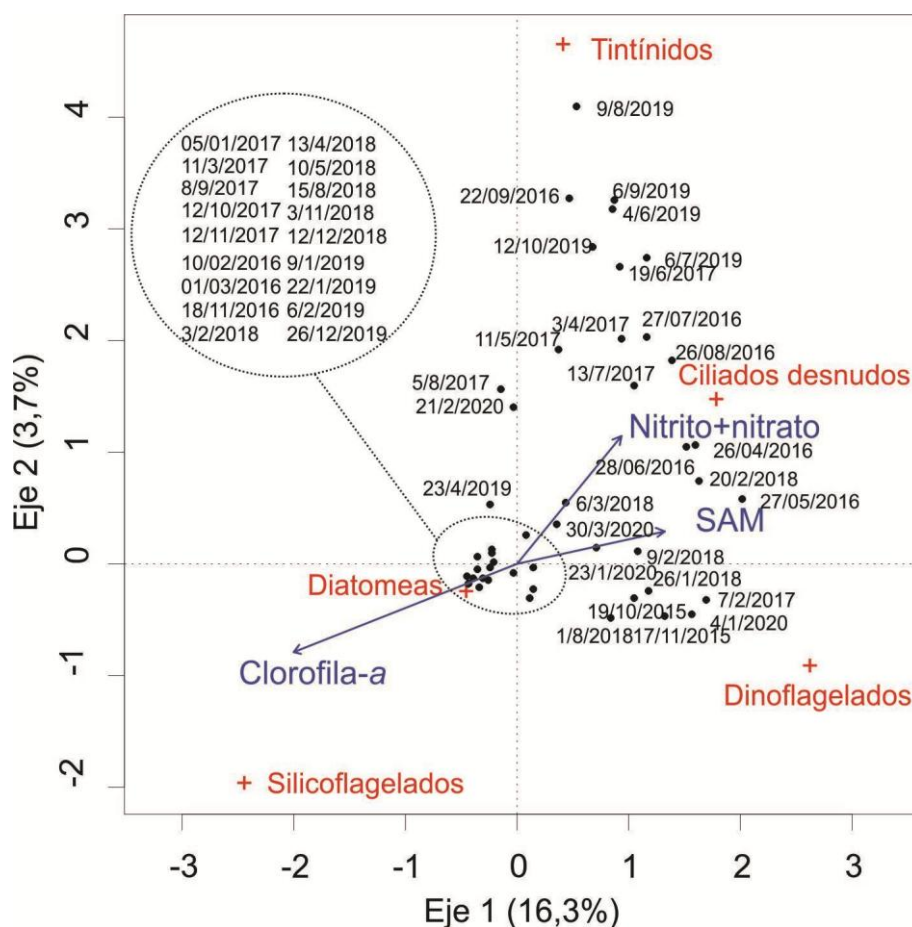


Figura 4.10 Análisis de Correspondencia Canónico (CCA) basado en la biomasa del plancton unicelular en bahía Scotia (sitio S4) desde abril 2015 a marzo 2020. En paréntesis: porcentaje de la variabilidad de los datos explicada por los ejes.

4.3 Variabilidad interanual de las asociaciones de especies de diatomeas y tintínidos

4.3.1 Cambios temporales en las especies de diatomeas dominantes en biomasa

Se registró un total de 44 taxones de diatomeas: 27 especies, más 11 géneros y 6 categorías que no pudieron identificarse a nivel específico. Las tendencias observadas revelaron una gran variabilidad en la escala interanual y un recambio en los ensambles de las especies dominantes en densidad y biomasa, principalmente asociado a la cobertura del hielo marino (Figura 4.11). La mayoría de las especies mostraron una clara reducción de su densidad y biomasa con anterioridad a la formación del hielo marino en la bahía y hasta la ruptura del mismo.

Tal como se refleja en la contribución relativa de los 44 taxones de diatomeas a la densidad total, en todos los años se observaron especies y/o géneros del periodo cubierto por hielo marino en el inicio del periodo de aguas abiertas, aunque revelando diferencias en la composición específica en la escala interanual (Figura 4.11). El género *Fragilariopsis*, en especial *F. curta*, fue el más común en todos los periodos de transición. En el 2015 se destacaron *Eucampia antarctica*, *Fragilariopsis* spp. y *Thalassiosira tumida* mientras que en el 2016 *F. curta* y en el 2017 *Pseudo-nitzschia* cf. *lineola*. En el 2018 la similitud entre los ensamblajes fue mayor, compartiendo 6 especies/géneros *Fragilariopsis* spp., *F. curta*, *Manguinea fusiforme*, *P. cf. lineola*, *T. tumida*, *Chaetoceros socialis*; y en el 2019 *Fragilariopsis* spp., *Amphora*, *Corethron pennatum*, y *Cylindrotheca closterium*.

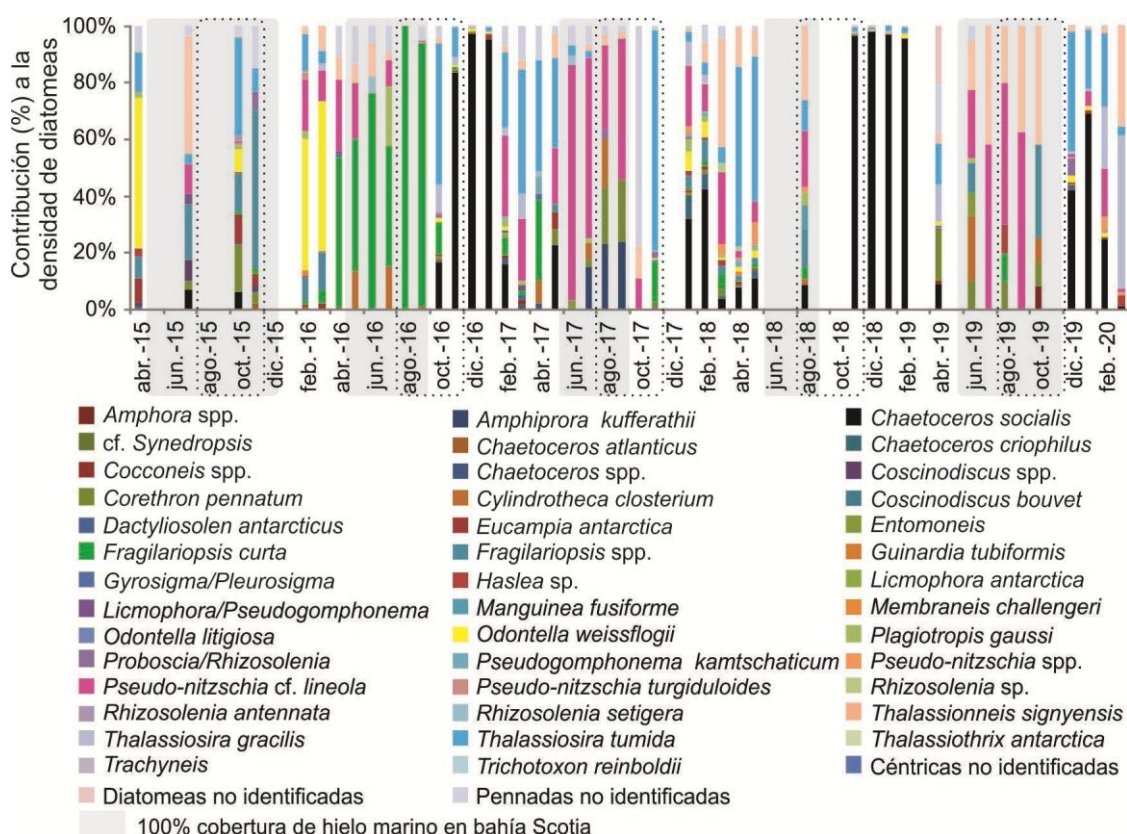


Figura 4.11 Contribución (%) de las especies, géneros y taxones no identificados de diatomeas a la densidad total de diatomeas de bahía Scotia (2015-2020). Recuadro punteado: transición invierno-primavera

Durante el periodo libre de hielo y considerando como criterio el aporte de $\geq 0,5 \mu\text{gC l}^{-1}$ en al menos un mes, 24 taxones fueron dominantes en biomasa. Entre ellos se destacaron:

- *Thalassiosira tumida* por su mayor frecuencia de aparición (74,5%, Figura 4.11) y de dominancia en biomasa (Figura 4.12A). No obstante, en términos de densidad y biomasa sus valores máximos en primavera y verano fueron en general relativamente bajos ($< 60.000 \text{ cél l}^{-1}$, $< 34 \mu\text{gC l}^{-1}$), con tres únicas excepciones ($> 100.000 \text{ cél l}^{-1}$, $> 50 \mu\text{gC l}^{-1}$) en noviembre 2016, enero 2017 y diciembre 2019;

- *Odontella weissflogii* tuvo sus máximos registros de densidad y biomasa en febrero 2016 y enero 2017, mientras que en los sucesivos veranos mostró una tendencia a su descenso,

alcanzando sus más bajos valores en el 2019/2020 (Figura 4.11, 4.12A). Enfatizando en su biomasa, en los veranos 2016 y 2017 tuvo altos valores $\sim 200 \mu\text{gC l}^{-1}$, mientras que en 2018 y 2019 tuvo una importante contribución a la biomasa de las diatomeas llegando a aportar el $\sim 40\%$, pero sus valores absolutos fueron marcadamente menores ($< 30 \mu\text{gC l}^{-1}$). En el 2020 alcanzó su menor contribución ($\sim 11\%$). Casi no fue hallada en presencia de hielo marino en la bahía;

- *Chaetoceros socialis* si bien no alcanzó nuevamente los valores de la floración extraordinaria de enero 2017 descrita en el Capítulo 3 (Sección 3.2.1), superó numéricamente a las restantes especies, en especial en los meses de enero 2018, 2019 y 2020 donde se dieron siempre sus máximos (2015 y 2016 sin datos de enero). Alcanzó altos valores ($> 1 \times 10^6 \text{ cél l}^{-1}$ $> 15 \mu\text{gC l}^{-1}$) entre noviembre 2018 y enero 2019, siendo sus mayores registros luego de enero 2017 y el periodo estival más prolongado en el cual superó en biomasa a *O. weissflogii*. En los veranos 2017/2018 y 2019/2020 sus biomásas fueron bajas ($< 2 \mu\text{gC l}^{-1}$). El 2018 fue el único año con la presencia constante de *C. socialis* incluso en el invierno (Figura 4.11);

- *Corethron pennatum* por su comportamiento más atípico respecto a las restantes especies analizadas, dada su consistente ausencia durante los mayores registros de biomasa de diatomeas (febrero 2016 y enero 2017), y en las fechas de mayores densidades de *C. socialis*. Sobresalen sus incrementos en abril 2016 y 2019, sus valores relativamente altos en el invierno 2017 (promedio 200 cél l^{-1} , entre julio-septiembre) y sus máximas densidades durante el subsiguiente verano 2017/2018 ($> 1.500 \text{ cél l}^{-1}$) con el máximo registro en febrero 2018 (2.349 cél l^{-1} , $1,8 \mu\text{gC l}^{-1}$) aunque su biomasa récord se dio en noviembre del mismo año debido al gran tamaño de las células ($14,7 \mu\text{gC l}^{-1}$). Las altas biomásas de esta especie se dieron en el año 2018, y los veranos próximos (2017/2018 y 2018/2019). Se observó de forma recurrente una amplia variación en sus tamaños, estadios de reproducción sexual y células recientemente separadas de su célula hermana;

- *Amphiprora kufferathii* sólo fue hallada entre julio-diciembre 2017 (Figura 4.12B);

- *Fragilariopsis curta* por su frecuencia de aparición durante todo el ciclo anual 2016 y 2018, aunque su biomasa nunca superó $1 \mu\text{gC l}^{-1}$ (Figura 4.12B).

Las especies y géneros que no fueron dominantes en biomasa tuvieron una aparición ocasional. La mayoría fueron registradas en solo 1-5 meses y sin un patrón evidente de aumento primaveral-estival en densidad o biomasa. Estas fueron: *Chaetoceros* spp., *Pseudonitzschia* spp., *Amphiprora kufferathii*, *Gyrosygma/Pleurosygma*, *Manguinea fusiforme*, *Thalassiothrix antarctica*, *Thalassioneis signyensis*, *Amphora* spp., *Rhizosolenia setigera*, *Entomoneis* spp., *Odontella litigiosa*, *Cylindrotheca closterium*, *Rhizosolenia antennata*, *Guinardia tubiformis*, *Dactyliosolen antarcticus*, cf. *Synedropsis* y diatomeas no identificadas.

El dendrograma derivado del análisis de biomasa (Figura 4.13) destacó dos grandes agrupamientos, diferenciando dos períodos: uno rico, integrado mayormente por meses de aguas abiertas (Grupo I) y uno pobre, mayormente cubierto por el hielo marino (Grupo II). Cada uno de estos agrupamientos definió a su vez, tres subgrupos (A, B y C).

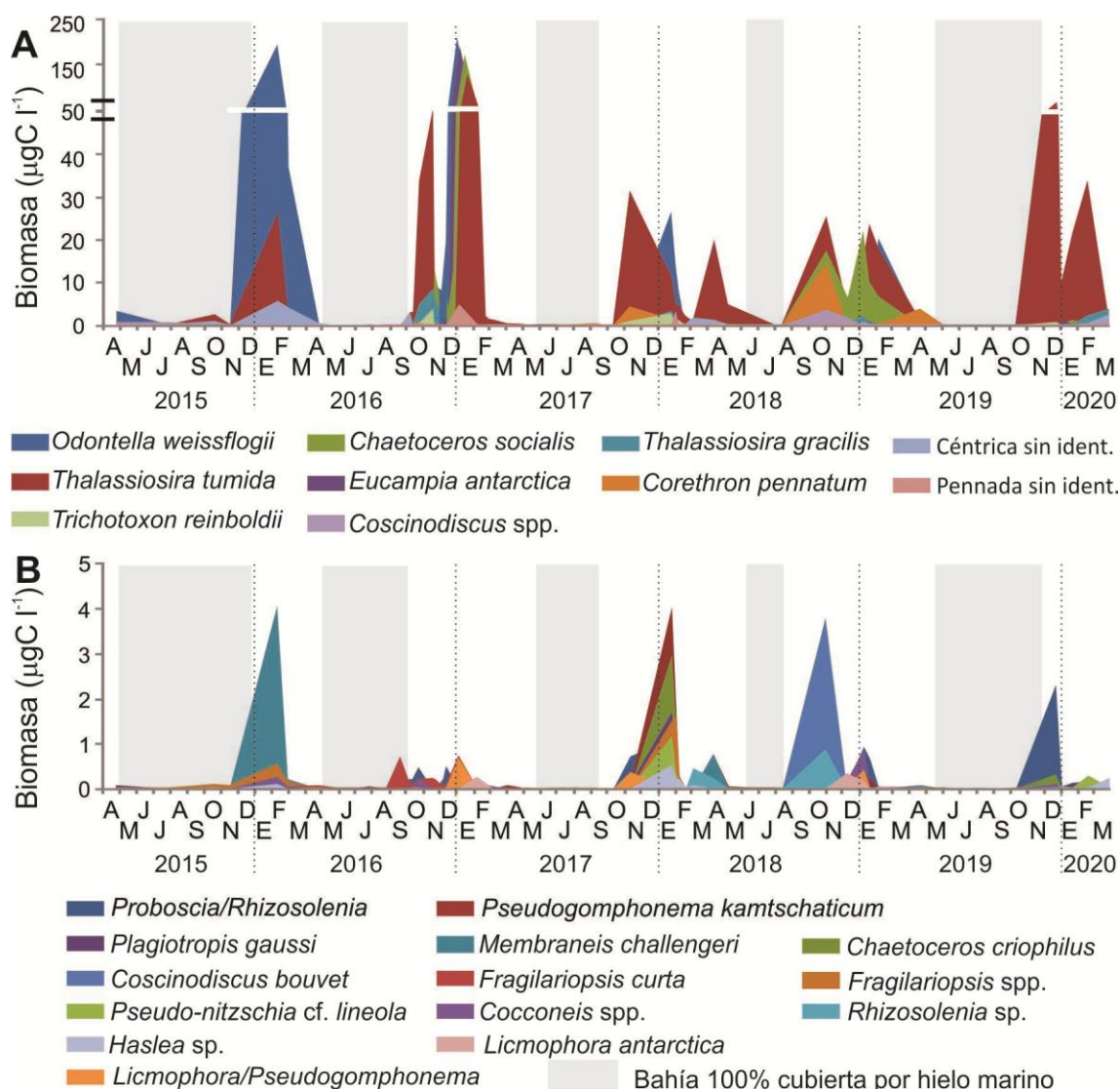


Figura 4.12 Evolución temporal de las especies de diatomeas dominantes en biomasa en todo el periodo de estudio. Para facilitar la observación, en el panel (A) se muestran los diez taxones con mayor aporte total de biomasa y en el panel (B) las siguientes catorce cuya biomasa no superó los $4 \mu\text{gC l}^{-1}$.

Dentro del Grupo I, el mes de mayo 2018 fue el más avanzado del otoño en integrarlo debido a un decaimiento más leve y tardío del florecimiento estival, con mayores densidades y biomasa en el invierno respecto a la misma estación de los restantes años. Se destacó *T. tumida* por tener un aporte sustancial a la biomasa total de diatomeas (>40%) en algún momento de todos los periodos productivos y en todos los SubGrupos (A, B y C Figura 4.11):

- SubGrupo A: integrado por los dos meses de mayor biomasa de diatomeas, con dominio de *O. weissflogii* debido a sus altos aportes de carbono ($\sim 200 \mu\text{gC l}^{-1}$);

- SubGrupo B: caracterizado por un aporte más equitativo, aunque en bajas densidades de *T. tumida* y *O. weissflogii* y por la especie nanoplanctónica *C. socialis*. Esta última estuvo presente en todos los veranos con una contribución importante de carbono solo en algunos momentos;

- SubGrupo C: *T. tumida* superó marcadamente el aporte de carbono en comparación con las restantes especies.

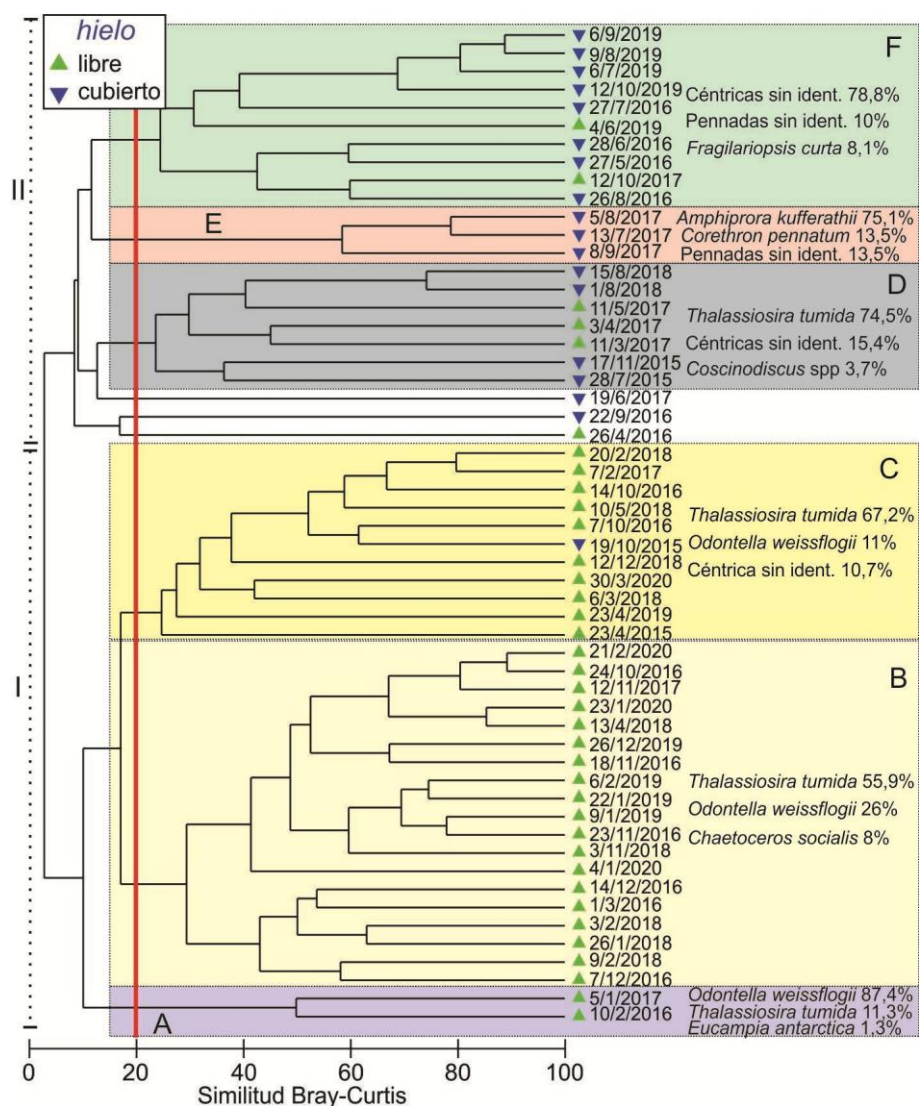


Figura 4.13 Dendrograma derivado del análisis de cluster basado en la biomasa de las especies de diatomeas. Criterio de corte: salto máximo. Se indican las contribuciones promedio de las tres especies más importantes en la definición de los grupos (SIMPER).

El Grupo II, con prevalencia de meses cubiertos por hielo marino, se caracterizó por una heterogeneidad más marcada en la dominancia de diatomeas respecto al Grupo I.

- SubGrupo D: agrupó meses libres de hielo con bajas densidades y biomasa total de diatomeas y meses cubiertos por hielo marino con dominio de *T. tumida*;
- SubGrupo E: incluyó sólo el periodo julio-septiembre 2017, con dominio de *Amphiprora kufferathii* y *C. pennatum*;
- SubGrupo F: se agruparon los meses con predominio de diatomeas céntricas y pennadas no identificadas y de *F. curta*, especie de importancia en particular durante los meses de mayo-agosto 2016.

Por otro lado, numerosas especies de diatomeas mostraron diferencias en su distribución vertical (5 y 15 m) durante el verano 2018 (enero-marzo), en especial en enero y primera semana de febrero. En este sentido se destacaron en términos de densidad y biomasa mayores valores a los 5 m en comparación con 15 m de profundidad: 1) *C. pennatum*, *F. curta* y *Fragilariopsis* spp. en todas las fechas; 2) *T. tumida*, *Plagiotropis gausi* y

Proboscia/Rhizosolenia en enero; 3) *C. socialis* en enero y febrero y 4) *Chaetoceros criophilus*, *O. weissflogii*, *Pseudogomphonema kamtschaticum* y *Thalassiosira gracilis* en enero y primera semana de febrero. En cambio, *Trichotoxon reinboldii* y *M. fusiforme* alcanzaron mayores valores a los 15 m en todos los meses del verano 2018.

Vínculo entre las especies de diatomeas y las variables ambientales

El CCA en base a la biomasa de los 44 taxones de diatomeas y 6 variables ambientales (Figura 4.14) fue globalmente significativo y explicó el 15,4% de la variabilidad de los datos originales.

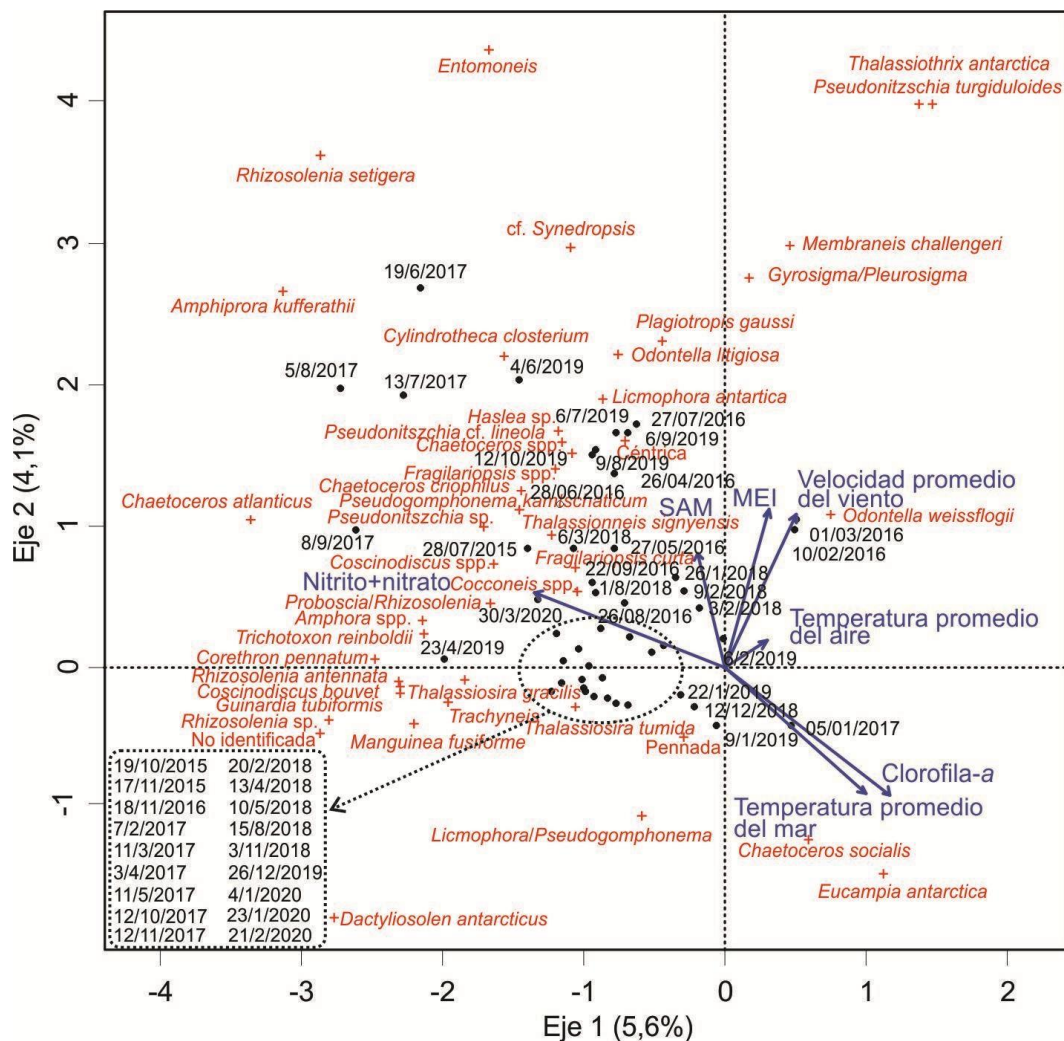


Figura 4.14 Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) en base a la biomasa de las especies de diatomeas. Entre paréntesis: porcentaje de la variabilidad de los datos explicada por los ejes. Se eliminó el fosfato por alta colinealidad con el nitrato+nitrato (VIF>20), así como también la profundidad de la zona eufótica y silicato por la no significancia del análisis y su alto p-valor >0,5.

El Eje 1 fue marginalmente significativo $p=0,05$, y las variables significativas fueron la temperatura del mar superficial y el viento promedio diario, las cuales se asociaron positivamente al eje 1 pero en bajo grado. Hacia la derecha del ordenamiento se ubicaron ocho especies/géneros cuyas mayores biomazas se registraron con temperaturas y velocidad del viento relativamente altas e intensas en los veranos 2016 y 2017, estas fueron *O.*

weissflogii, *E. antarctica*, *C. socialis*, *P. turgiduloides*, *T. antarctica*, *M. challengerii* y *Gyrosigma/Pleurosigma*. Las restantes especies, que representaron el mayor número, evidenciaron mayores biomásas en condiciones opuestas de las mismas variables ambientales, ubicándose hacia la izquierda del ordenamiento.

4.3.2 Cambios temporales en las especies de tintínidos

En total, se registraron 5 especies (incluidas en 4 géneros), un género y una categoría: *Codonellopsis balechi*, *Codonellopsis gaussii*, *Cymatocylis convallaria*, *Cymatocylis drygalski*, *Laackmaniella naviculaefera* y *Salpingella* sp. En el 25% de las muestras se hallaron ejemplares que no pudieron asignarse de forma fehaciente al género *Amphorides* o *Salpingella*, por lo cual se agruparon como *Amphorides/Salpingella*. La distribución temporal de las especies reveló una gran variabilidad en la escala interanual, tanto en su frecuencia de aparición como en sus densidades, biomásas y dominancias (Figura 4.15).

Codonellopsis balechi fue el tintínido más frecuente en todas las estaciones del año (52,7% de las muestras) (Figura 4.15B). Los valores más altos de densidad y biomasa ocurrieron con anterioridad y durante el máximo de diatomeas de enero 2017, incluso superando $>1.200 \text{ cél l}^{-1}$ entre noviembre 2016 y enero 2017 (máximos: 2.200 cél l^{-1} en diciembre; $11,34 \mu\text{gC l}^{-1}$ noviembre); por fuera de este incremento tuvo un relativo alto número y biomasa en enero 2019. Durante el periodo cubierto por hielo marino esta especie fue hallada ocasionalmente y en baja densidad y biomasa ($<150 \text{ cél l}^{-1}$, $<0,85 \mu\text{gC l}^{-1}$) con la excepción de dos marcados picos de densidad y biomasa ($>600 \text{ cél l}^{-1}$, $>3 \mu\text{gC l}^{-1}$) en septiembre 2016, que ya fue mencionado en la Sección 3.2.2, y en junio 2019, siendo este último el más inusual por ocurrir semanas después de cubrirse la bahía por hielo marino y con una baja biomasa de diatomeas. Fue la especie de mayor dominancia en biomasa a lo largo de todo el periodo de estudio (Figura 4.15C).

Cymatocylis convallaria fue la segunda especie más frecuente (27,3 % de las muestras) y dominante (Figura 4.15B). Su aparición ocasional se dio principalmente en condiciones de aguas libres de hielo y con densidades relativamente bajas ($<120 \text{ cél l}^{-1}$). Junto con *C. balechi*, fue la única especie en superar las 500 cél l^{-1} , aunque solo en el verano 2019/2020 (Figura 4.15A). Aunque fue registrada en enero y febrero de 2020, su máximo lo alcanzó en febrero (733 cél l^{-1}). Debido al mayor tamaño/volumen de esta especie respecto a *C. balechi*, generó el máximo registro de biomasa de tintínidos a lo largo de los cinco años, superando ampliamente al segundo máximo registro del 2016 asociado a *C. balechi* (21,4 vs. $14 \mu\text{gC l}^{-1}$, Figura 4.15C). La distribución temporal de esta especie pareció ser antagónica a la de *C. balechi*, y fue más evidente al observarse los aportes de biomasa de ambas especies.

Codonellopsis gaussii fue registrada en bajas densidades y biomásas (máximos 233 cél l^{-1} , $0,8 \mu\text{gC l}^{-1}$) y de forma ocasional (21,8% de las muestras), pero siempre entre enero y abril, siendo el 2016 el único año en que no fue registrada.

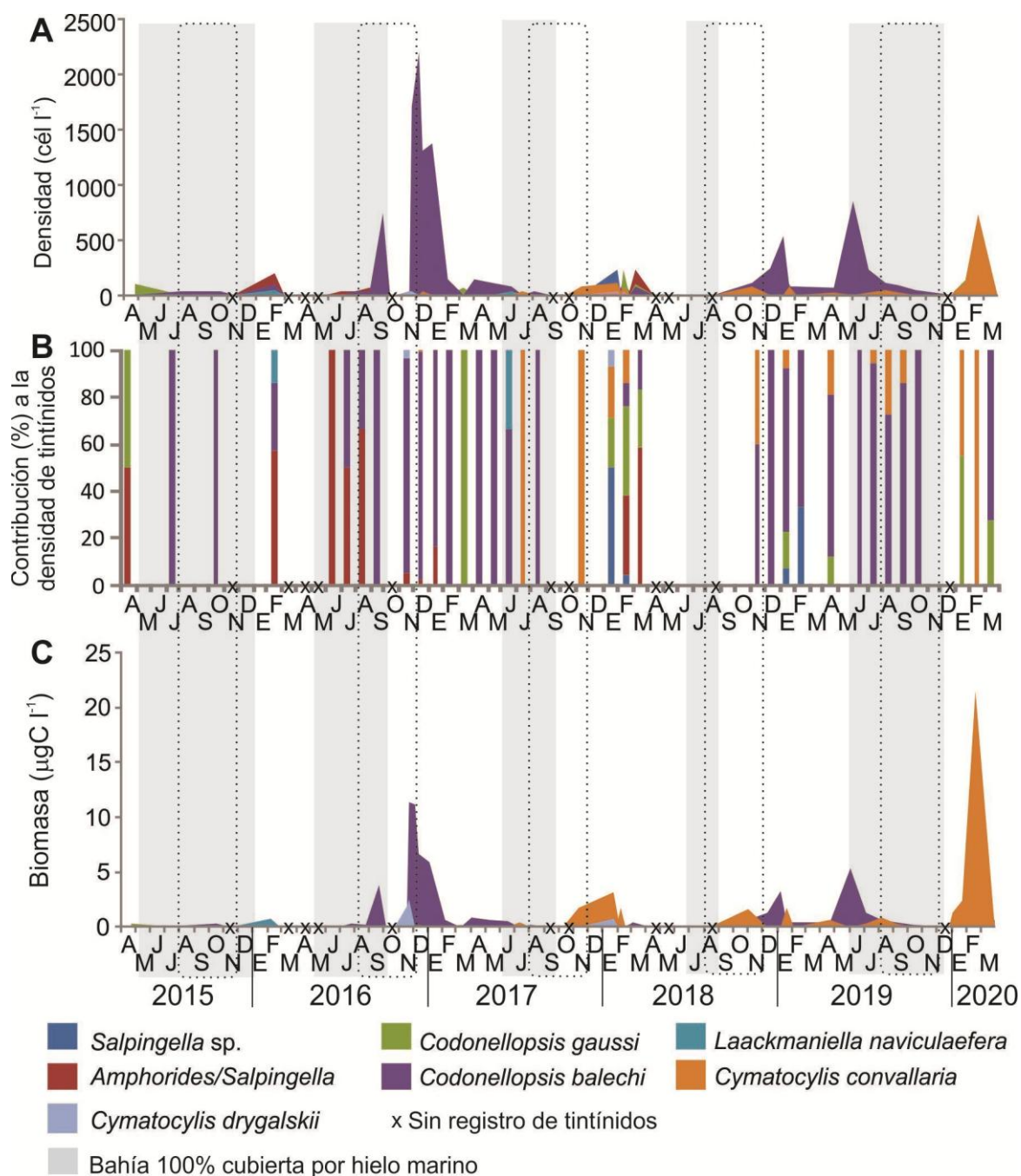


Figura 4.15 Evolución temporal de las especies de tintínidos en base a la densidad (A), contribución (%) a la densidad (B) y biomasa (C) en bahía Scotia (2015-2020). Recuadro punteado: transición invierno-primavera.

Amphorides/Salpingella fue hallada más habitualmente en el ciclo anual 2016 en meses con y sin cobertura de hielo marino. En los restantes años se registró sólo en períodos libres de hielo, salvo 2019 y 2020 donde no se encontraron ejemplares.

Las restantes especies sólo fueron registradas en dos meses y en baja densidad (<50 cél l⁻¹): *Laackmaniella naviculaefera* en febrero 2016 y junio 2017, *Cymatocylis drygalskii* en noviembre 2016 y enero 2018 y *Salpingella* sp. en enero y febrero de 2018 y 2019.

El análisis de cluster basado en la biomasa de los taxones de tintínidos reveló cinco agrupamientos (A-E; Figura 4.16). A diferencia de lo observado para las especies de diatomeas, el análisis no mostró una clara distinción entre los periodos de aguas libres y cubiertas por hielo, ni una tendencia según las distintas estaciones y años: Los Grupos A y B presentaron un dominio casi absoluto de *C. balechi*, aunque el Grupo B comprendió *Amphorides/Salpingella* con baja contribución; el Grupo C se destacó por un alto aporte relativo de *C. convallaria* y los Grupo D y E por los dominios absolutos de *Amphorides/Salpingella* y *C. gaussi*, respectivamente.

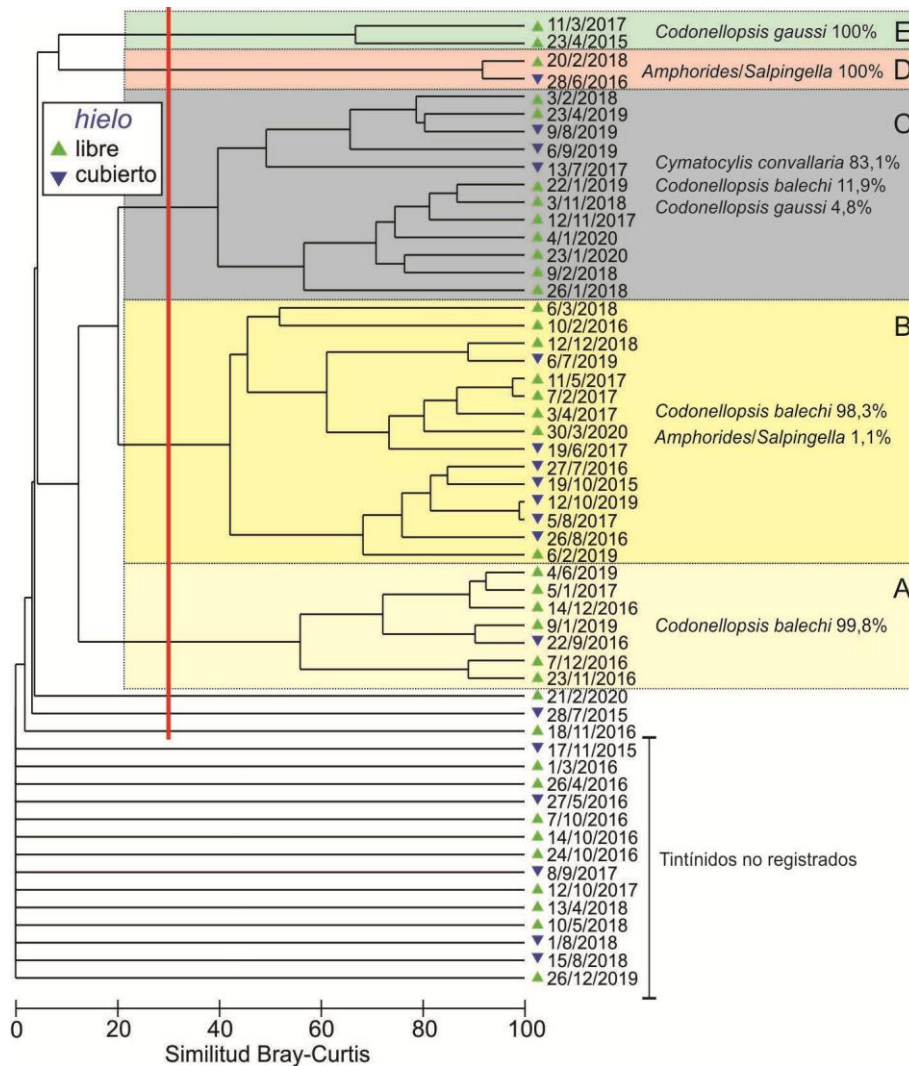


Figura 4.16 Dendrograma derivado del análisis de cluster basado en la biomasa de las especies de tintínidos. Criterio de corte: salto máximo. Se indican las contribuciones promedio de especies más importantes en la definición de los grupos (SIMPER).

Complementariamente, durante el verano 2018 (enero-marzo) se exploró la distribución vertical de las especies, y las tendencias (no ilustradas) revelaron en forma consistente que *C. balechi*, *L. naviculaefera* y *C. convallaria* alcanzaron en todos los casos, igual o mayor densidad y biomasa (hasta ocho veces) a los 15 m que a los 5 metros de profundidad.

Vínculo entre las especies de tintínidos y las variables ambientales

Los resultados del CCA (Figura 4.17) realizado en base a la biomasa de las especies de tintínidos, de seis variables ambientales y de los índices MEI y SAM, reveló que el análisis global fue significativo, así como el eje 1, y explicó un el 34,5% de la variabilidad original de los datos. Se optó por no eliminar ninguna de las variables explicativas dado que no hubo evidencia de colinealidad ($VIF < 20$) y por la significancia del análisis.

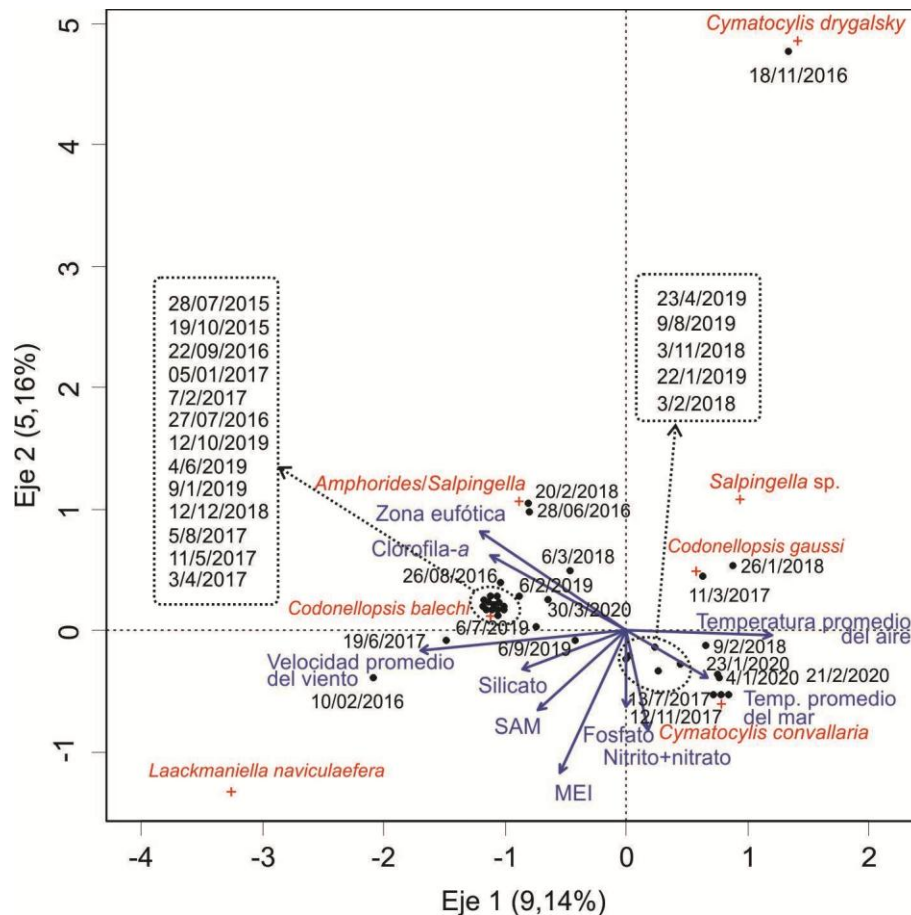


Figura 4.17 Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) en base a la biomasa de las especies de tintínidos. Entre paréntesis: porcentaje de la variabilidad de los datos explicada por los ejes. Las fechas sin registros de tintínidos no fueron incluidas en el análisis. Las variables ambientales incluidas fueron: profundidad de la capa eufótica, temperatura del aire promedio, temperatura superficial del mar, clorofila- α , índice SAM, índice MEI, viento promedio y macronutrientes.

La velocidad promedio del viento diario y los índices SAM y MEI fueron significativos y se asociaron negativamente al eje 1. Las especies *C. balechi*, *L. naviculaefera* y *Amphorides/Salpingella* evidenciaron mayores biomazas bajo condiciones de vientos más fuertes e índices más altos, particularmente en el año 2015 y el verano 2016. Contrariamente, *C. drygalskii*, *Salpingella*, *C. gaussi* y *C. convallaria* tuvieron mayores valores de biomasa bajo condiciones de vientos más moderados y menores valores de los índices SAM y MEI, en especial durante la segunda mitad del ciclo anual 2017 y el verano 2018.

4.4 Variabilidad del plancton unicelular y del zooplancton durante cinco veranos consecutivos 2016-2020

En esta sección se trata la estructura del plancton observada en el sitio fijo S4 durante 5 veranos (2016-2020), considerando la densidad y biomasa de protistas incluyendo nanoflagelados (con y sin pigmentos) y zooplancton, dado que las condiciones ambientales durante dicho período permitieron concretar muestreos con redes, abordando así un mayor número de grupos del plancton. A diferencia de las secciones previas de este Capítulo, donde el verano se refería a los meses de diciembre, enero y febrero, en esta sección y dado que no se colectaron muestras de nanoflagelados y zooplancton en diciembre pero sí en marzo, el verano hace referencia a los meses de enero, febrero y marzo.

En términos generales, tanto en densidad como en biomasa, se evidenció una alta variabilidad en las contribuciones relativas y los valores absolutos de los distintos grupos taxonómicos y en los valores totales del plancton en los distintos veranos (Figura 4.18).

En densidad, los nanoflagelados dominaron prácticamente en todos los veranos, salvo en enero 2017 donde las diatomeas los superaron ampliamente (Figura 4.18A y B), mientras que en el 2019 las diatomeas y los nanoflagelados alcanzaron el mismo orden de magnitud, incluso superándolos a finales de enero. Los restantes componentes del plancton tuvieron densidades marcadamente menores a las diatomeas y nanoflagelados: el zooplancton de un orden de magnitud, los ciliados y dinoflagelados de cuatro órdenes y los silicoflagelados de tres órdenes de magnitud.

Dentro de los nanoflagelados pigmentados se reconocieron primnesiofitas, criptofitas y prasinofitas y entre los no-pigmentados coanoflagelados. Las primnesiofitas fueron los organismos más frecuentes (83%), aportando en promedio el 50% de la densidad y 42% de la biomasa de nanoflagelados pigmentados. La contribución de estos grupos fue muy variable entre veranos. En el 2016 se destacaron los flagelados no identificados, en los veranos 2018-2020 aumentó la contribución de primnesiofitas y, en el 2020, las criptofitas tuvieron una alta densidad relativa (Figura 4.18A y B). Las diatomeas, dinoflagelados, ciliados desnudos y tintínidos tuvieron una alta frecuencia de aparición (>90%), mientras los silicoflagelados fueron ocasionales. Dentro del zooplancton, los copépodos, apendicularias y larvas nauplii fueron los taxones más relevantes por su frecuencia de aparición (100%, 100%, 75%, respectivamente) y por sus aportes a la densidad y biomasa. Otros taxones ocasionales fueron quetognatos, poliquetos, medusas, larvas de krill, larvas de ascidias, ctenóforos y larvas no identificadas.

En biomasa, las diatomeas se destacaron por su alta contribución (55% promedio), con dominio casi absoluto (>80%) en los veranos 2016, 2017 y 2019 (Figura 4.18C y D). Los nanoflagelados generaron aportes importantes de carbono en marzo 2018, mientras que el máximo valor de las criptofitas fue en enero 2020 y superó ampliamente al aporte de las diatomeas (55 vs 25 $\mu\text{gC l}^{-1}$). Dentro del zooplancton, la mayor contribución en densidad se

atribuyó a las larvas nauplii, apendicularias y principalmente copépodos. En marzo 2016 los copépodos tuvieron su mayor aporte a la biomasa (35%), mientras que en el verano 2018 los tres grupos alcanzaron biomasa relativamente elevadas, con el máximo de nauplii y apendicularias. Opuestamente, en enero 2020 el zooplancton tuvo sus mínimos valores generales.

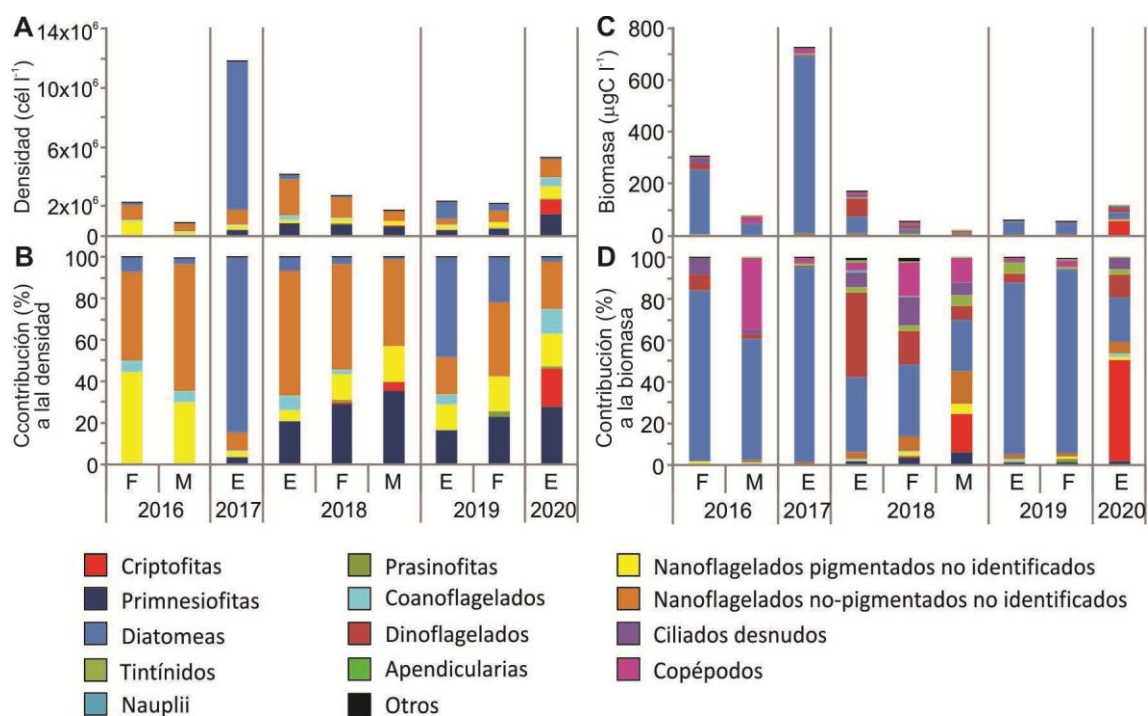


Figura 4.18 Densidad (A) y porcentaje de contribución a la densidad (B), y biomasa (C) y contribución a la biomasa (D). Aquellos grupos taxonómicos con un aporte menor al 1% por mes, o que fueron hallados en solo 1 o 2 meses del verano fueron agrupados en “Otros”, esta categoría tuvo siempre <2% de contribución (silicoflagelados, larvas de ascidias, larvas de krill, larvas de poliquetos, larvas no identificadas, medusas, ctenóforos, poliquetos, quetognatos).

De los resultados del verano, hay dos aspectos metodológicos a destacar. En primer lugar, en enero de 2020, el incremento en la densidad de criptofitas y prasinofitas, y su tamaño (aprox. 8-12 y 5-6 μm , respectivamente) permitieron su estimación durante los recuentos bajo microscopio invertido y equipado con fluorescencia. Las densidades estimadas por ambos métodos alcanzaron el mismo orden de magnitud, pero los valores absolutos fueron, en el caso de las criptofitas, superiores bajo invertido ($3,4 \times 10^6$ vs 1×10^6 cél l^{-1}) y de las prasinofitas superiores bajo fluorescencia ($5,4 \times 10^4$ vs $2,6 \times 10^4$ cél l^{-1}). Las primnesiofitas no pudieron ser identificadas bajo microscopio invertido a pesar de ser las más numerosas bajo fluorescencia debido a su pequeño tamaño (aprox. 2-4 μm). Por lo tanto, se observó un marcado contraste en las estimaciones cuantitativas derivadas de la observación bajo distintos métodos. En segundo lugar, los muestreos del zooplancton de los veranos 2016 y 2017 se hicieron con una red de 100 μm de tamaño de poro y desde el 2018 en adelante con una red de 200 μm (Apéndice II, Tabla 1), esperándose por lo tanto, un sesgo en los resultados. No obstante, los máximos de densidad de larvas nauplii, apendicularias y copépodos de todo el periodo de estudio se registraron en el verano 2018, cuando se

hubiera esperado una reducción en su densidad por mayor pérdida de organismos debido al mayor tamaño de poro de la red. Esto permite suponer que las tendencias generales de los principales grupos del zooplancton de bahía Scotia fueron registradas, no obstante los cambios en el método de muestreo.

En los veranos 2018 y 2019 que contaron con un mayor número de muestras se observaron dos condiciones sobre los cambios temporales del zooplancton y de los organismos unicelulares: en 2018, tal como se observó en el verano 2016 (Sección 3.4.1), volvió a observarse un desfase entre el pico de biomasa de los copépodos en febrero y el pico de diatomeas y de dinoflagelados en enero, mientras que en los meses enero y febrero 2019 no se observaron cambios destacables en las biomásas de los grupos unicelulares y zooplancton. Estos resultados sustentan los tratados en el Capítulo 3 (Sección 3.3.1) sobre el desfase temporal entre el fitoplancton y zooplancton y, a su vez, destacan que en algunos veranos la tendencia puede ser diferente.

Se realizó un CCA en base a la biomasa de todos los organismos unicelulares y del zooplancton y variables explicativas (clorofila- α , temperatura del aire, temperatura del agua, macronutrientes, índice MEI y SAM) de los veranos (Figura 4.19). Se eliminó el silicato y fosfato por una alta colinealidad (VIF>70). El CCA fue estadísticamente significativo, con solo el eje 1 y las variables clorofila- α y temperatura promedio del aire y del mar significativas ($p<0,05$). Se diferenciaron:

- El verano 2018 y enero 2020 (hacia el lado izquierdo del eje 1), por estar asociados a mayores biomásas de nanoflagelados, particularmente criptofitas, a menores biomásas de dinoflagelados, larvas nauplii y copépodos, y a mayores temperaturas del aire y menor concentración de clorofila- α .

- Los veranos 2016, 2017 y 2019 (hacia el lado derecho del eje 1) se asociaron a mayores biomásas de diatomeas y copépodos, concentraciones de clorofila- α y temperatura del mar.

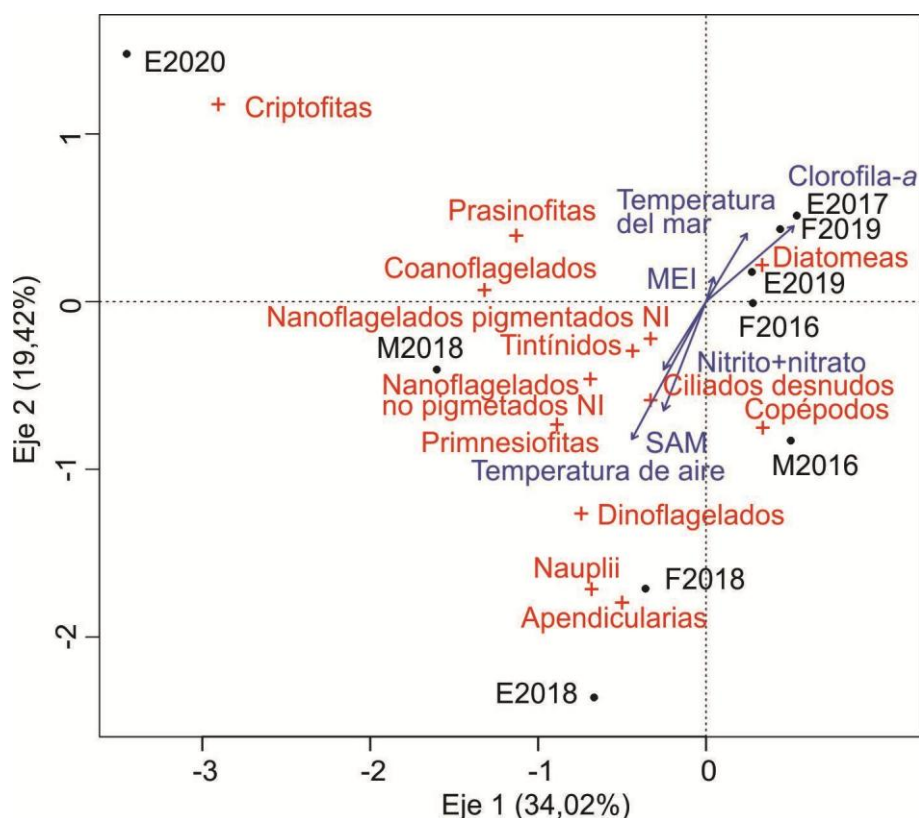


Figura 4.19 Análisis de Correspondencia Canónico (CCA) en base a la biomasa de los grupos planctónicos presentes en bahía Scotia durante los veranos. Entre paréntesis: porcentaje de la variabilidad de los datos explicada por los ejes. E: enero. F: febrero. M: marzo. NI: no identificados.

4.5 Discusión

4.5.1 Tendencias temporales en las condiciones del hielo marino, los forzantes climáticos y el plancton de bahía Scotia

Durante los cinco años de estudio abordados en esta Tesis, se observaron importantes cambios en las condiciones ambientales, incluyendo el comportamiento del hielo marino local y regional, la temperatura del aire, la magnitud, el desarrollo y la caída de la floración primaveral-estival, la estructura de la comunidad planctónica unicelular, y en las asociaciones de las especies dominantes de diatomeas y tintínidos.

Se evidenció una progresiva reducción en el tiempo de duración del hielo marino de bahía Scotia: 7 meses en 2015, 5 meses en 2016, 4 meses en 2017 y 2 meses en 2018, incrementando a 6 meses en el 2019 (Sección 4.1.1). La temperatura del aire anual promedio tuvo un comportamiento opuesto a la del hielo marino, con su máximo valor en el 2018, año en el cual la mayoría de los meses tuvieron registros comparativamente más altos que los restantes años.

Este comportamiento del hielo marino local no solo coincidió con las tendencias regionales tal como lo revelaron las imágenes satelitales examinadas en esta tesis (Apéndice III, Figura

1), sino también con las tendencias descritas para el mar de Weddell en los mismos años. El periodo de máxima persistencia invernal del hielo marino en bahía Scotia en el año 2015 y la progresiva reducción en la duración del hielo marino que se observó en los años posteriores, coincidió con la máxima extensión de hielo marino del mar de Weddell del 2015 y su drástica reducción entre 2015-2018, alcanzando en 2018 el segundo mínimo de la serie 1979-2019 (Kumar et al. 2021). La temperatura superficial del mar de bahía Scotia presentó la misma tendencia, pero en sentido inverso (correlación negativa significativa) con la duración del hielo marino, acompañando el patrón de la temperatura del aire de las Islas Orcadas del Sur. Estas observaciones coinciden con lo señalado en estudios previos (Murphy et al. 1995, Murphy et al. 2014), los cuales indican que el hielo marino de bahía Scotia está correlacionado con el avance y retroceso del hielo marino regional, aunque suele tener un desfase temporal. Además, destaca la importancia de la posición latitudinal de la zona del borde de hielo, no solo por su variación en la escala regional, sino también en la estacional e interanual y como proceso que condiciona el momento de la floración fitoplanctónica, su magnitud y la composición específica.

El evento El Niño 2015/2016 (Huang et al. 2016) coincidió con el año (2015) de mayor cobertura de hielo marino en bahía Scotia y con los dos mayores registros de biomasa total y de clorofila-*a* y los mínimos de nutrientes: febrero 2016 y enero 2017 (Figura 4.4). No obstante, la comparación de los meses de febrero de ambos veranos, en condiciones asociadas a El Niño 2015/2016, mostró marcadas diferencias. Febrero 2016 se destacó por la alta biomasa y dominio de diatomeas mientras que febrero 2017 tuvo valores de densidad y biomasa próximos a los invernales, y la estructura de la comunidad experimentó un giro hacia los dinoflagelados a expensas de las diatomeas.

También se observaron diferencias en la composición de diatomeas, con *Odontella weissflogii* dominando en biomasa en febrero 2016 y *Thalassiosira tumida* en febrero 2017, y un mayor registro de la temperatura del aire y del mar en el 2017. Estas condiciones coincidieron con un periodo productivo más extenso en bahía Scotia (octubre 2016-enero 2017 vs. enero-marzo 2016), posiblemente vinculado a las condiciones de un retroceso más temprano del hielo marino.

A partir del análisis de una serie temporal de clorofila de 21 años obtenida de mediciones en inmediaciones de la base Palmer (oeste de la Península Antártica; 64,77°S), Saba et al. (2014) concluyen que cada 4-6 años, la clorofila presenta anomalías positivas. Peloquin & Smith Jr (2007), por su parte, describen un incremento de clorofila en el mar de Ross en el mes de febrero cada 2-4 años, lo que genera pulsos de carbono a la plataforma. Estas tendencias coinciden con lo registrado en este estudio, dado que se detectó un pulso de clorofila de magnitud relevante en el marco de cinco años y otros de magnitud relativamente menor.

Por el contrario, La Niña 2017/2018 coincidió con una liberación más temprana del hielo marino de bahía Scotia en 2017 y 2018 y con un SAM positivo (efecto sinérgico). En el verano la Niña 2017/2018 y en los dos veranos posteriores que fueron neutros, los valores máximos

de biomasa planctónica total y de clorofila-*a* fueron marcadamente menores a los veranos previos asociados a El Niño. Aún teniendo en cuenta que durante el periodo de este estudio ocurrió solo un evento el Niño y uno de la Niña, el comportamiento del hielo marino y de la clorofila coincidió con la tendencia descrita por Saba et al. (2014). En base a la serie de clorofila de 21 años tratada anteriormente, estos autores describen anomalías positivas durante el verano con condiciones de SAM negativo/El Niño en el invierno y primavera previos, y anomalías opuestas bajo SAM positivo/La Niña. Sin embargo, se han descripto otras tendencias entre la clorofila y estos forzantes climáticos en inmediaciones de la Península Antártica. Por ejemplo, en las cercanías de la isla Elefante, ubicada en el extremo norte de la PA, el SAM positivo se asocia a mayores clorofilas (Zhang et al. 2020) mientras que en bahía Ryder (67,34°S, base Rothera) se observó una tendencia a menores clorofilas entre el 2007-2012 que no se asocian al SAM y ENSO (Kim et al. 2018). Esto evidencia una compleja y espacialmente variable relación entre los forzantes climáticos y el plancton antártico.

El rango de clorofila-*a* registrado en bahía Scotia (0 - 29,68 $\mu\text{g l}^{-1}$) durante los cinco años examinados en este estudio, coincidió con los valores de las series temporales más extensas de clorofila-*a* (>18 años) analizadas en ecosistemas costeros de caleta Potter (Is. 25 de Mayo: 0,01 - 21,98 $\mu\text{g l}^{-1}$), Isla Anvers (0,01 - 29,86 $\mu\text{g l}^{-1}$) e Isla Belgrano (0,003 - 28,59 $\mu\text{g l}^{-1}$). Estos resultados implican que, no obstante el periodo temporal más corto aquí analizado en comparación con el estudio de Kim et al. (op. cit.), las principales tendencias de los valores máximos y mínimos de la clorofila pudieron ser detectadas en aguas subsuperficiales de bahía Scotia.

Sin embargo, el análisis de correspondencia canónico (CCA) basado en la biomasa de los grupos de organismos unicelulares durante los cinco años de estudio (Figura 4.10) no mostró una asociación clara del índice MEI (ENSO) con la clorofila ni con ninguno de los grupos taxonómicos, pero sí hubo una asociación negativa del índice SAM con la clorofila, diatomeas y silicoflagelados, y positiva con los restantes eucariotas unicelulares. Asimismo, los CCAs basados en los cinco años analizados revelaron que, para los ensambles de las especies de tintínidos, los índices SAM y MEI fueron relevantes (Figura 4.17, Sección 4.3.2) mientras que los ensambles de las especies de diatomeas (Figura 4.14, Sección 4.3.1) y de los protistas y zooplancton de los veranos (Figura 4.19, Sección 4.4) no evidenciaron un vínculo entre sus cambios temporales y los forzantes climáticos. El índice SAM parece tener un mejor valor predictivo para la comunidad planctónica de bahía Scotia, posiblemente debido al efecto regional directo del SAM en los vientos del oeste, el hielo marino y la estabilidad de la columna de agua, en comparación al ENSO (MEI) que es un fenómeno tropical, y siendo que el índice SAM es afectado por su interacción con el ENSO y por tanto incluye parte de su variabilidad (Barrucand et al. 2018). Cabe destacar que las relaciones observadas entre los índices climáticos y el plancton no implican causalidad, en especial debido a que los índices SAM y MEI resumen la variabilidad asociada a fenómenos de amplia escala y no representan necesariamente la variabilidad local de la bahía Scotia.

Teniendo estas observaciones en cuenta, los menores registros de clorofila y de biomasa total del plancton unicelular en los veranos 2017/2018 y 2018/2019 asociados a inviernos con una relativa corta duración del hielo marino en bahía Scotia podrían responder a una menor estratificación en el siguiente periodo primavera-verano debido a un menor volumen de hielo marino disponible para derretimiento, lo que reduce la estratificación de la columna de agua (Venables et al. 2013, Saba et al. 2014, Rozema et al. 2017). A su vez, el vínculo negativo del índice SAM con la clorofila y los componentes fitoplanctónicos coincide con esta tendencia y con las observaciones de Saba et al. (2014) de una asociación del SAM positivo con un descenso en la extensión y duración del hielo marino en el invierno y condiciones desfavorables para el fitoplancton en la primavera/verano. Cabe señalar que el año (2015) de mayor duración del hielo marino coincidió con un SAM positivo, no obstante el efecto antagónico del fuerte evento El Niño 2015/2016 habría favorecido una mayor extensión y duración del hielo marino, tal como fue discutido previamente en esta sección.

En general, los estudios interanuales, basados mayormente en la concentración de clorofila y en menor medida en estimaciones de densidad y/o biomasa fitoplanctónica (ej. Rozema et al. 2017, van Leeuwe et al. 2020; Apéndice I, Tabla 1), destacan que los años con menor duración de hielo marino coinciden con años de menor desarrollo fitoplanctónico (densidad, biomasa) y baja clorofila. Por ejemplo, Rozema et al. (2017) durante 15 años de estudio en bahía Margarita (oeste de la PA) observaron una caída estadísticamente significativa de la biomasa fitoplanctónica en el 38,5% en los veranos y en el 33,3% en los inviernos, junto con un descenso de diatomeas e incremento de criptofitas y primnesiofitas asociados a una menor persistencia temporal del hielo marino. En este estudio, el año 2019, sin embargo, no se ajustó a estas tendencias, dado que la persistencia invernal del hielo marino fue relativamente prolongada y similar a la del año 2015, y los valores de las clorofilas y de biomasa del verano 2019/2020 fueron bajos.

En la mayoría de los años investigados en bahía Scotia se observaron dos incrementos de biomasa fitoplanctónica, uno cercano al momento de la ruptura del hielo de la bahía, y un segundo incremento en el verano (enero o febrero). En los dos años en los que el retroceso del hielo marino en bahía Scotia fue más tardío, diciembre 2015 y noviembre 2019, y las temperaturas del aire más bajas, ocurrieron incrementos en la biomasa en enero tardío y febrero, mientras que en los restantes veranos los incrementos se registraron en enero. Es decir, hubo una aparente relación entre la ocurrencia temporal de los incrementos de biomasa con la persistencia invernal del hielo marino y la temperatura atmosférica de bahía Scotia. La variabilidad interanual en la magnitud y en el número de incrementos y temporalidad de las floraciones es habitual en las aguas antárticas (ej. Peloquin & Smith Jr 2007, Clarke et al. 2008, Annett et al. 2010). No obstante, en bahía Borge (Is. Signy, Is. Orcadas del Sur) Clarke et al. (1988) no detectaron ninguna correlación entre el inicio del florecimiento fitoplanctónico y la fecha de ruptura del hielo marino de la bahía.

Considerando todo el periodo de estudio, se destacaron:

1) El año 2018, debido a:

a) El comportamiento más anómalo del hielo marino y de la temperatura del aire, y por la unión de las bahías Scotia y Uruguay incrementando la superficie del cuerpo de agua resultante del retroceso glaciario (Figura 4.20) que comenzó a mediados de los 80s, con posterioridad a un aumento significativo de la temperatura del aire superficial promedio y de sus extremos en los 70s. Dado el socavamiento actual en la base de ambos glaciares es probable que su retroceso continúe.

b) El comportamiento atípico del plancton a lo largo del ciclo anual tal como lo revelaron los niveles relativamente bajos de clorofila y biomasa de diatomeas y, contrariamente, el registro récord de densidad y biomasa de apendicularias, nauplii y el segundo máximo de biomasa y record de densidad de copépodos durante el verano (Sección 4.4), hecho que habría favorecido un mayor flujo vertical de partículas (pellets fecales de ambos grupos y casas filtradoras de apendicularias) respecto a los restantes veranos.

c) La presencia de *Chaetoceros socialis* durante todo el año (Figura 4.11A) que estaría vinculada a la mayor turbulencia de la columna de agua (Annett et al. 2010) asociada a la menor duración de la cobertura del hielo marino.

d) El incremento más tardío de diatomeas generado por *Thalassiosira tumida* entre marzo y mayo (Figura 4.11A) acompañado con una caída de silicatos. *T. tumida* mantuvo una alta contribución a la biomasa de diatomeas incluso durante el invierno de este año, en concordancia con su éxito en el hielo costero (Armand et al. 2005) y en el fitoplancton antártico (ej. Brandini & Rebello 1994, Olguín & Alder 2011), características que explican su alta frecuencia de aparición y dominancia en los análisis derivados de la presente tesis (Figura 4.13). Esta floración se habría favorecido por las mayores temperaturas y la disponibilidad lumínica en ausencia de hielo marino.

2) El invierno 2019, caracterizado por una duración relativamente extensa del hielo marino, se destacó por un incremento atípico (junio 2019) del tintínido *Codonellopsis balechi* (Figura 4.6). Esto llama la atención dado que durante los períodos invernales investigados, los tintínidos se registraron en la columna de agua aunque en bajo número, en coincidencia con lo reportado durante el invierno en el mar de Weddell (Monti-Birkenmeier et al. 2017). De hecho, este incremento fue el máximo de densidad de tintínidos de ese año y ocurrió junto el incremento de clorofila, en particular la clorofila *b* y *c* (Sección 4.2.1). Dentro de los nanoflagelados identificados en este estudio, las prasinofitas (y solo algunos dinoflagelados) poseen clorofila-*b*, y las criptofitas y primnesiofitas clorofila-*c* (Zapata & Garrido 1999). Esto sugiere una respuesta de los tintínidos a un posible incremento de nanoflagelados mixótrofos y autótrofos (Sección 3.4.1), dado que las diatomeas alcanzaron su mínimo anual en ese mismo mes (junio).

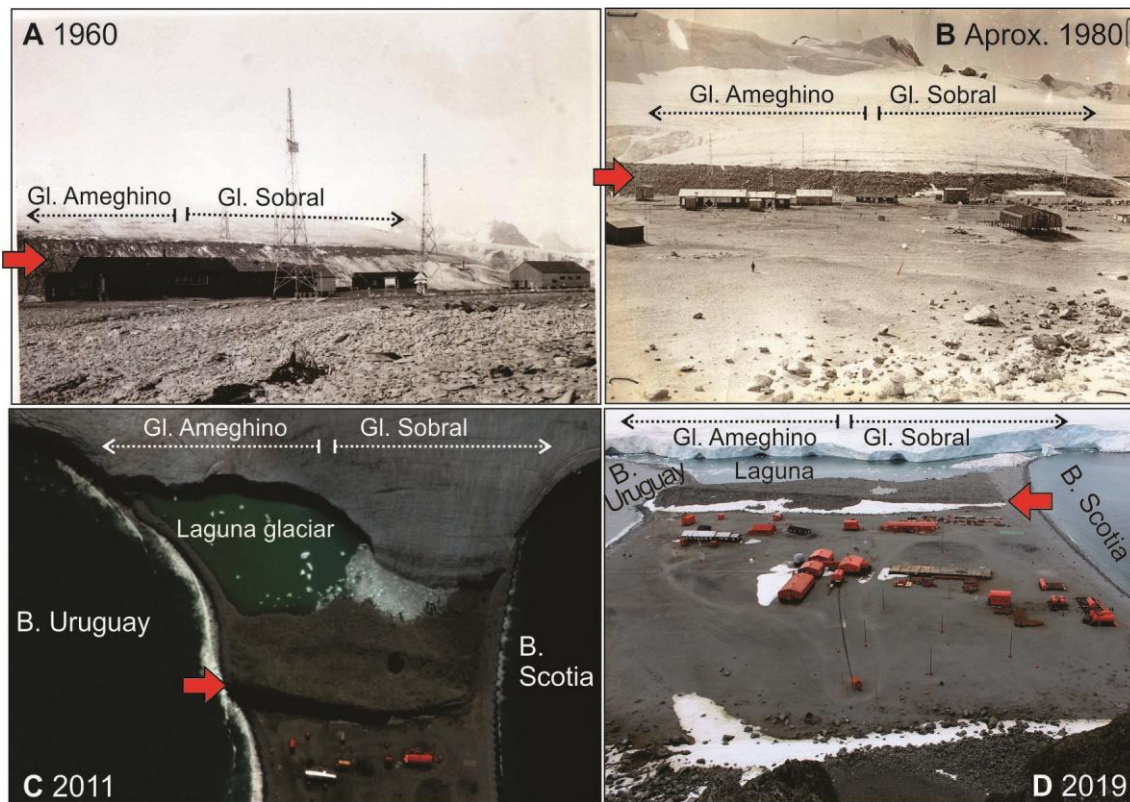


Figura 4.20 Compilación fotográfica que ilustra el retroceso temporal de aprox. 200 m de las laderas frontales de los glaciares Ameghino y Sobral adyacentes a la base Orcadas. A y B: Previo a 1980 el frente de ambos glaciares se extiende hasta la morrena (flecha roja). C: Retroceso del glaciar Ameghino debido a su mayor exposición a los vientos predominantes y más cálidos del NO (Imagen satelital tomada de Google Earth). D: Tras la caída del fragmento remanente de la ladera del glaciar Sobral en abril del 2018 (fotografías compartidas por Pablo Fontana).

3) El verano 2019/2020, en el cual ocurrió el único caso de una floración de diatomeas seguida por una floración de criptofitas. Cabe señalar que las criptofitas también fueron dominantes en bahía Scotia en enero y febrero del 2015, con anterioridad al inicio de este estudio (Alder et al. 2016). Por tanto, el evento registrado no se trataría de un evento aislado, aunque sí esporádico. Por otro lado, las relativas bajas biomásas de este verano y la relevancia de las criptofitas pareció afectar negativamente al zooplancton, dado que se registraron los valores mínimos de densidad y biomasa de los principales componentes (nauplii, copépodos y apendicularias) (Sección 4.4), mientras que habría favorecido a *Cymatocylis convallaria*, con el record de biomasa de tintínidos. Esta variabilidad interanual en las abundancias de los distintos niveles tróficos del plancton podría tener un importante impacto en los predadores topos (Cimino et al. 2023).

En aguas de plataforma y costas del oeste de la PA, se ha observado la segregación espacial (ej. Garibotti et al. 2003) y temporal (Schloss et al. 2014, Schofield et al. 2017, Nardelli et al. 2023) de diatomeas y criptofitas. La transición espacial/temporal desde un dominio de diatomeas hacia un dominio de criptofitas se relaciona con una baja salinidad del agua (Moline et al. 2004, Rozema et al. 2017). El dominio de las criptofitas estaría asociado a condiciones de mayor estratificación de la columna de agua, y a la reducción en la

disponibilidad de nutrientes luego del florecimiento primaveral de diatomeas (Buma et al. 1992, Moline et al. 2004, Meredith et al. 2008, Rozema et al. 2017); condiciones bajo las cuales, la mixotrofia y su mayor tolerancia a la luz las favorecería (Marshall & Laybourn-Parry 2002, Moreau et al. 2010). Teniendo estas preferencias en cuenta, llama la atención la floración de criptofitas en bahía Scotia en el verano 2020, dado el retroceso relativamente tardío del hielo marino y las relativas bajas temperaturas del aire y mar observadas, y por no hallarse las Islas Orcadas en la zona del borde del hielo marino regional durante el mes en que se desarrolló la floración, condiciones que no parecen señalar una mayor estratificación de la columna de agua. Por lo tanto, el incremento de las criptofitas parece responder a condiciones locales particulares que podrían vincularse (o no) con la dinámica del hielo marino.

Por otro lado, observaciones *in situ* y análisis experimentales sobre el impacto del retroceso glaciar sobre el plancton antártico han arrojado evidencias contrastantes, habiéndose registrado tanto floraciones de criptofitas como de diatomeas asociadas al aporte de agua de deshielo glaciar (Moline et al. 2004, Hernando et al. 2018, Höfer et al. 2019, Antoni et al. 2020). En el capítulo anterior, se planteó la posibilidad de influencia glaciar para explicar parte de la variabilidad espacial observada en la bahía Scotia. Estos resultados, junto con el evidente cambio temporal de los glaciares aledaños a la bahía Scotia, evidencian la necesidad de abordar en mayor detalle su impacto sobre el plancton.

En base a los resultados discutidos y considerando las hipótesis planteadas en la Sección 1.5 del Capítulo 1:

Se acepta la Hipótesis 1, dado que los resultados generales indican que las diatomeas son dominantes en las floraciones primaverales-estivales durante el periodo libre de hielo marino en todos los años investigados, aunque también reflejan la ocasional relevancia de las criptofitas.

Se acepta la Hipótesis 3, que postula que los años con mayor diferencia en la duración del hielo marino exhiben diferencias en la estructura del plancton.

4.5.2 Comparación de las condiciones ambientales y del plancton unicelular entre bahías de las Islas Orcadas del Sur

De todas las islas que conforman el archipiélago de las Orcadas del Sur, solo en la Isla Signy e Isla Laurie se han desarrollado bases antárticas que brindan soporte a la investigación científica: La base Signy (Reino Unido) en la isla Signy y la base Orcadas (Argentina) en la Is. Laurie. Estas dos islas se encuentran en la misma latitud, a 48 km de distancia la una de la otra, sujetas a dinámicas oceánicas, climáticas y a la interacción del hielo marino similares. No obstante, sus características topográficas disímiles conducen a importantes diferencias: la Is. Signy se localiza a sotavento de la Is. Coronación, y se encuentra frecuentemente bajo el efecto de los vientos cálidos föhn (Turner et al. 2021) que excepcionalmente pueden

generar temperaturas máximas superiores a 19,8°C (King et al. 2017). En contraste, la bahía Scotia, localizada al sur del istmo de la Is. Laurie, se encuentra expuesta directamente al mar de Scotia y al mar de Weddell y el campo de hielo marino tiene una mayor persistencia invernal (en promedio 23 días más; Murphy et al. 2014).

Las variables físicas y químicas y un ciclo anual del fitoplancton y protozoos han sido analizados en bahía Borge (Isla Signy) entre las décadas del 60s y 90s (Clarke et al. 1988, Leakey et al. 1994, Clarke & Leakey 1996). En este contexto, y a pesar de las diferencias en la cobertura temporal de este estudio y los realizados en bahía Borge, se manifiesta que ambas bahías alcanzan rangos similares de macronutrientes, clorofila-*a* y temperatura del mar (Tabla 4.6).

Tabla 4.6 Comparación de los rangos de temperatura (Temp.) del mar, nutrientes y clorofila-*a* entre bahía Scotia (S4, Is. Laurie) y bahía Borge (Is. Signy) ubicadas en el archipiélago de las Islas Orcadas del Sur. *promedio mensual.

	Bahía Scotia	Bahía Borge	
	Este estudio	Clarke & Leakey 1996	Clarke et al. 1988
Periodo de estudio	Abr 2015 - Mar 2020	Dic 1988 - Ago 1994: Temp. del mar y clorofila Abril 1990 - Junio 1991: Nutrientes	1969 - 1982: Temp. del mar 1971/72 - 1982: Nutrientes y clorofila
Temp. del mar (°C)	-1,8 - +1,6	<-1,86 - +1,6	*-1,78 - +0,14
Nitrato+nitrato (µM)	9,95 - 31,30	Nitrato: 10,19 - 32,52 Nitrito: 0,15 - 0,47	Nitrato: 13 - 30* Nitrito: 0,2 - 0,4*
Fosfato (µM)	0,78 - 2,08	0,90 - 2,19	1,2- 2*
Silicato (µM)	52,62 - 90,48	59,60 - 93,28	65 - 85*
Clorofila-<i>a</i> (µg l⁻¹)	0 - 29,68	>20 µm: <0,05 - 39; 2-20 µm: ? -1,99	<0,001 - 50,9

Al comparar los máximos registros de clorofila-*a* de la presente tesis con las series de datos de 8 y 10 años disponibles para bahía Borge (Tabla 4.6) se desprenden las siguientes tendencias:

a) Ambas bahías poseen una alta variabilidad interanual que se refleja también en las mediciones de productividad primaria realizadas en bahía Borge desde enero 1972 a febrero 1974 (Horne et al. 1969, Whitaker 1982);

b) El criterio definido para el inicio del florecimiento microfitoplanctónico de Is. Signy fue asumir valores de clorofila-*a* superiores a 1 µg l⁻¹ o de niveles de microclorofila-*a* superiores a 0,5 µg l⁻¹ (Clarke & Leakey 1996), condición que suele ocurrir entre noviembre y diciembre. En cambio, en bahía Scotia el inicio del florecimiento (ej. el incremento de la biomasa total fitoplanctónica y clorofila-*a*) fue registrado entre octubre y noviembre. Este comienzo más temprano del periodo productivo en bahía Scotia se atribuiría a una respuesta a los forzantes meteorológicos y al comportamiento del hielo marino previamente descriptos.

c) Mientras que en bahía Borge se registraron picos elevados de clorofila-*a* (>20 µg l⁻¹) de forma habitual en un 50% de los veranos examinados durante más de una década de estudio 1971-1982 (Tabla 4.4), en los cinco veranos analizados en este estudio, o bien durante siete veranos considerando mediciones de los años 2014 y 2015 derivados de estudios previos en

bahía Scotia (Alder et al. 2016, Olgúin et al. 2018, Franzosi & Alder 2019) solo se registró un caso (enero 2017: 29,68 $\mu\text{g l}^{-1}$, Capítulo 3, Sección 3.4.2). Estas diferencias plantean la posibilidad de distintas dinámicas entre ambas bahías vinculadas a los aspectos topográficos previamente mencionados, o bien una disminución en las magnitudes de los incrementos fitoplanctónicos. A su vez, sugieren la ocurrencia de intensas floraciones fitoplanctónicas en las Islas Orcadas del Sur que generan fuertes pulsos de biomasa para la comunidad pelágica y bentónica de consumidores, sosteniendo lo postulado por Barnes et al. (2016) sobre el papel de estas islas como “hotspot” para la inmovilización de carbono en el bentos.

La comparación de los cambios temporales (Tabla 4.7), en las densidades y biomásas del plancton eucariota unicelular estudiados por 60 meses en el presente trabajo y por 15 meses en bahía Borge, reflejan similitudes en los valores promedio de biomasa estival y en los mínimos invernales ($<1 \mu\text{gC l}^{-1}$) para todos los grupos unicelulares, y oscilaciones en la biomasa de diatomeas y nanoflagelados.

Tabla 4.7 Comparación de las densidades (cél l^{-1}) y biomásas ($\mu\text{gC l}^{-1}$) registradas para las comunidades fitoplanctónicas y protozoos en bahía Scotia (BS, Is. Laurie) en un sitio fijo (S4) desde abril 2015 a marzo 2020 (60 meses, presente estudio) y en bahía Borge (BB, Is. Signy) desde abril 1990 a junio 1991 (15 meses, Clarke & Leakey 1996; Leakey et al. 1994). Los silicoflagelados fueron incluidos en el total de los nanoflagelados en Clarke & Leakey (1996), pero no en el presente estudio. NF: nanoflagelados. S/D: sin datos. T: total.

Valores	Fecha/mes	Diatomeas	Dinoflagelados	NF Totales	Ciliados desnudos	Tintínidos	Ciliados T	
DENSIDAD								
Mínimo invernal	BS	67	0	261×10^3	0	0	0	
	BB	5000	2000	690×10^2	247	0	200	
Máximo estival	BS	998×10^4	214×10^2	517×10^4	1500	2267	3300	
		mes	Ene 17	Nov 16	Ene 20	Nov 16	Dic 16	Nov 16
	BB	738×10^3	380×10^2	159×10^4	1420	1627	2300	
		mes	Ene tardío	Feb	Feb	Nov	Ene tardío	Ene
BIOMASA								
Promedio estival	BS	Dic-Ene-Feb	92,7 (74%)	11,9 (9%)	12,1 (9%)	4,9 (4%)	4,5 (4%)	9,4 (7%)
	BB	5 y 23 Ene, 10 Feb 90	95,7 (74%)	12,9 (10%)	12,3(10%)	2,7 (2%)	5,3 (4%)	8,1 (6%)
Máximo estival	BS	mes	686,8	70,3	66,6	23,2	21,4	25,1
			Ene 17	Ene 18	Ene 20	Feb 16	Feb 20	Feb 20
	BB	mes	206	S/D	S/D	S/D	9,4	12,6
			Ene tardío	S/D	S/D	S/D	Dic	Dic
Mínimo	BS	12 Oct 17	0,05 (100%)	0	0	0	0	0
	BB	Jun 90	0,7 (24%)	0,7 (23%)	0,8 (26%)	0,8 (26%)	0	0,8 (26%)

Otras características destacadas en bahía Scotia respecto a bahía Borge son (Tabla 4.7): una mayor amplitud de los valores de densidad y biomasa debido, probablemente, al más extenso periodo examinado que incluyen: mínimos más bajos (en uno o dos órdenes de

magnitud) de densidad de diatomeas, dinoflagelados y ciliados desnudos; un máximo de densidad de diatomeas un orden de magnitud mayor y un máximo de biomasa en enero 2017 tres veces mayor al reportado en enero de 1991; una menor biomasa de la mayoría de los grupos y menor equitatividad entre grupos en el invierno.

Ambas bahías mostraron la prevalencia de los mismos géneros de diatomeas desde diciembre a enero (*Thalassiosira*, *Odontella* y *Chaetoceros*). Sin embargo, algunos géneros reportados para bahía Borge (ej. *Corethron* y *Proboscia*) no prevalecieron en bahía Scotia. En el caso particular de *Corethron*, Clarke & Leakey (1996) reportaron un incremento en mayo 1991 que coincide con los incrementos tardíos de esta especie en bahía Scotia en abril 2016 y 2019 (Sección 4.3.1). Entre las especies de tintínidos de bahía Borge, Leakey et al. (1994) registraron a *Codonellopsis balechi*, *Cymatocylis convallaria*, *Laackmaniella naviculaefera* y *Salpingella* sp. y otras dos especies no identificadas durante un ciclo anual (abril 1990-junio 1991). Todas estas especies fueron halladas en bahía Scotia. No obstante, en bahía Borge *Salpingella* sp. fue la especie más frecuente y *Cymatocylis convallaria* fue la de mayor aporte de biomasa, lo que contrasta con la mayor frecuencia de aparición y aporte de densidad y carbono de *C. balechi* durante este estudio en bahía Scotia.

4.5.3 Comparación entre la densidad y biomasa del plancton de bahía Scotia y otros ecosistemas costeros antárticos, con énfasis en el oeste de la Península Antártica

Las tendencias generales de la abundancia y biomasa de los grupos taxonómicos de bahía Scotia fueron comparadas con estudios que han abordado escalas temporales en inmediaciones de la Península Antártica (PA), mar de Ross y mar de Weddell. No obstante, la comparación se ve limitada, dado que los estudios que han cubierto ciclos anuales son escasos (Tabla 4.8), y/o bien se aplican metodologías (ej. marcadores químicos de pigmentos, citometría de flujo) o incluyen información que impide la comparación (ej. van Leeuwe et al. 2020, Trefault et al. 2021, Cimino et al. 2023). Los estudios centrados en el plancton costero que abordan el verano, en cambio, permiten un análisis con mayor detalle (Tabla 4.9).

Los ciclos anuales (Tabla 4.8) se han centrado principalmente en distintos ecosistemas costeros de la Isla 25 de Mayo (Rey Jorge/King George) e implican desde 1 hasta 12 años de cobertura temporal (Lee et al. 2015). Asimismo, sólo en un caso se reportan valores de biomasa para algunos grupos que fueron un orden de magnitud mayor para copépodos, del mismo orden de magnitud para larvas nauplii y tintínidos, y un orden de magnitud menor para los ciliados desnudos (García et al. 2020) respecto a los observados en bahía Scotia. Las densidades reportadas para el zooplancton de la bahía Guardia Nacional (Fuentes et al. 2008) fueron entre uno y cinco órdenes de magnitud menores a las de bahía Scotia, con la única excepción de los quetognatos; mientras que los organismos flagelados (prasinofitas, primnesiofitas, criptofitas, dinoflagelados) en la misma bahía (Lee et al. 2015) y en la bahía Almirantazgo (Kopczyńska 2008) coinciden o son un orden de magnitud mayor a los reportados en este trabajo. El máximo de densidad de tintínidos de bahía Scotia fue tres

órdenes de magnitud mayor al reportado para bahía Almirantazgo (Wasik & Mikolajczyk 1994). Los picos de los tintínidos fueron registrados, en general, entre noviembre y febrero en coincidencia con la tendencia descrita para bahía del Almirantazgo (Wasik & Mikolajczyk 1994) mientras que en caleta Potter (Garcia et al. 2020) los valores más elevados de biomasa se detectaron en abril y fueron del mismo orden de magnitud al del presente estudio. A su vez, el máximo en densidad de diatomeas superó a otros registros debido a la floración ocurrida en enero 2017 y discutida con mayor profundidad en la Sección 3.4.3.

Tabla 4.8 Comparación de los rangos o valores máximos de densidad (cél o ind l⁻¹) y biomasa (µgC l⁻¹) de los grupos taxonómicos abordados en este estudio durante con los reportados en artículos publicados basados en ciclos anuales de ecosistemas costeros antárticos (incluidos en Apéndice I, Tabla 1). D: Densidad, B: Biomasa, Único valor en el casillero: valor máximo. Referencias: 1-Presente estudio; 2-Garcia et al. 2020; 3-Lee et al. 2015; 4-Fuentes et al. 2008; 5-Kang et al. 2002; 6-Wasik & Mikolajczyk 1994; 7-Kopczyńska 2008

Archipiélago	Orcadas del Sur. Is. Laurie		Shetland del Sur. Is. 25 de Mayo				
Bahía	Bahía Scotia		Bahía Guardia Nacional/bahía Fildes/ bahía Maxwell			Bahía del Almirantazgo	
Referencia	1	2	3	4	5	6	7
Nº años estudio	5	1	12	2	1	1	6
Periodo	2015 - 2020	2010 - 11	1996; 1998 - 2008	2002 - 03	1996	1990 - 91	1996 -98, 2003 -05
Grupo	D	B	B	D	D	D	D
Prasinofitas	0 - 6,6x10 ⁴	0 - 0,8		3,8x10 ⁵		70000	9,7x10 ⁵
Primnesiofitas	0 - 1,47x10 ⁶	0 - 2,7		2,2x10 ⁴			4,1x10 ⁶
Criptofitas	0 - 9,7x10 ⁵	0 - 54,7		1,0x10 ⁶			1,3x10 ⁶
Dinoflagelados	0 - 21368	0 - 70,3					1,3x10 ⁵
Diatomeas	67 - 9,98x10 ⁶	0,03 - 686,8		8,1x10 ⁵		~4,5x10 ⁵	9,8x10 ⁵
Ciliados desnudos	0 - 1500	0 - 23,2	0 - 7,2				
Tintínidos	0 - 2267	0 - 21,4	0 - 82,6				<0,5 - 5
Nauplii	0 - 5,67	0 - 2,04	0 - 3,08		0 - 2,5x10 ⁻⁵		
Copépodos	0,02 - 2,76	0,01 - 26,1	0 - 254		0 - 4,7x10 ⁻³		
Apendicularias	0 - 5,24	0 - 1,7			0 - 2,8x10 ⁻³		
Medusas	0 - 0,004	0 - 2,1			0 - 5x10 ⁻⁵		
Ctenóforos	0 - 0,03	0 - 1,8			0 - 1,8x10 ⁻⁴		
Poliquetos	0 - 0,02	0 - 4,48			0 - 4,7x10 ⁻³		
Anfípodos	0 - 0,001	0 - 1,00			0 - 4,7x10 ⁻⁴		
Quetognatos	0 - 0,002	0 - 0,55			0 - 1,4x10 ⁻³		
Larvas eufáusidos	0 - 0,007	0 - 1,72			0 - 1,5x10 ⁻⁴		

Durante los veranos en particular (Tabla 4.9), las diatomeas, criptofitas y primnesiofitas fueron los principales grupos fitoplanctónicos de bahía Scotia en términos de densidad, en coincidencia con observaciones realizadas en diversos ecosistemas costeros del oeste de la PA (Egas et al. 2017, Mendes et al. 2018, Nardelli et al. 2023). Sin embargo, y a diferencia de lo observado en esta tesis, los dinoflagelados y las prasinofitas suelen ser dominantes en otros sectores antárticos. En este estudio, los máximos de densidad y biomasa de las

prasinofitas fueron dos y tres órdenes de magnitud menores, respectivamente, a los reportados por Mascioni et al. (2019, 2023). El máximo de las criptofitas fue aprox. 50% menor en biomasa y un orden de magnitud menor en densidad a los valores reportados en el oeste de la PA (Egas et al. 2017, Mascioni et al. 2019, 2023). Las primnesiofitas, si bien evidenciaron aportes importantes a la densidad del fitoplancton total de bahía Scotia, no tuvieron un rol destacado en biomasa. Sin embargo, estos organismos pueden aportar biomasa relevante durante el verano, tal como ha sido reportado para el mar de Weddell (Kang et al. 2002; Tabla 4.6) y en el mar de Ross (DiTullio et al. 2000, Umani et al. 2005), superando en un orden de magnitud a los valores de densidad y biomasa registrados en esta tesis.

Los valores de densidad de dinoflagelados fueron congruentes con la densidad máxima promedio de dinoflagelados heterótrofos en la bahía Guardia Nacional pero marcadamente menores a la floración de dinoflagelados registrado en el oeste de la PA (Mascioni et al. 2019). Los tintínidos tuvieron el mismo orden de magnitud en densidad y biomasa a los máximos valores del mar de Ross (Monti-Birkenmeier et al. 2022: 4980 ind l⁻¹, 36 µgC l⁻¹). El rango de densidad de los copépodos en este estudio fue similar al reportado previamente por Spinelli et al. (2018) para bahía Scotia (Tabla 4.9) y por Pane et al. (2004) para la bahía Terra Nova (mar de Ross, 0,05-3,97 ind l⁻¹), aunque estos valores superaron en dos o tres órdenes de magnitud a los estimados en la bahía Guardia Nacional (Egas et al. 2017). La densidad de las larvas nauplii fueron un orden de magnitud mayores a las registradas previamente en bahía Scotia (Spinelli et al. 2018).

Las densidades promedio y máximas de apendicularias de este trabajo superaron a las registradas por Spinelli et al. (2018) en bahía Scotia (Tabla 4.9), y mostraron una variabilidad entre veranos similar a la reportada por los mismos autores en los veranos 2014 y 2015 (media: 0,19 vs 0,008 ind l⁻³, respectivamente): el verano 2016 se destacó por una densidad que superó a lo reportado en los veranos previos (media: 0,64 ind l⁻³), con una caída en el 2017 (0,19 ind l⁻³) y alcanzando los registros records de la bahía en el verano 2018 (media: 2,12 ind l⁻³). En dicho verano, las apendicularias duplicaron a la densidad de copépodos aun cuando estos tuvieron simultáneamente sus máximos registros de densidad. En el verano 2018/2019 tuvieron un registro marcadamente menor (media: 0,07 ind l⁻³), siendo aún más bajo en el verano 2019/2020 (media: 0,04 ind l⁻³). En otros sectores costeros (Tabla 4.8 y 4.9) y en la zona de hielo estacional de Antártida Oriental (máx. 0,33 ind l⁻³, Tsujimoto et al. 2006) los máximos registros de apendicularias fueron entre uno y tres órdenes de magnitud menores a los del presente estudio. No obstante, cabe señalar que se reportan densidades marcadamente mayores en aguas oceánicas antárticas del Pasaje Drake (media: >2,2 ind l⁻³, máx.: >47 ind l⁻³, Kalarus & Panasiuk 2021).

En resumen, los grupos de organismos unicelulares y del zooplancton identificados en bahía Scotia coinciden con los reportados en el plancton marino antártico, mientras que las similitudes y diferencias observadas en los rangos de densidad y biomasa son registradas frecuentemente en los ecosistemas costeros antárticos.

Tabla 4.9 Comparación de los rangos y/o valores máximos (cél o ind l⁻¹) y biomasa (µgC l⁻¹) de los grupos taxonómicos abordados en la presente tesis con los valores reportados en estudios publicados en los últimos 7 años en ecosistemas costeros antárticos del oeste de la Península Antártica durante los veranos. D: densidad, B: biomasa, Cy: cyclopoideos, Ca: calanoideos, H: heterótrofos. Único valor en el casillero: valor máximo. Referencias: 1-Presente estudio; 2-Spinelli et al. 2018; 3-Mascioni et al. 2023; 4-García et al. 2019; 5-Mascioni et al. 2019; 6-Egas et al. 2017

Sector	Islas Orcadas		Oeste de la Península Antártica									
	Ubicación	Bahía Scotia	Costa del Estrecho de Gerlache		Bahía Guardia Nacional y bahía Esperanza	Fiordos y canales 63°54'-66°53'S		Bahía Guardia Nacional				
Referencias	1		2		3		4		5		6	
VERANO	2016-2020		2014 y 2015		2016/17, 2017/18, 2018/19		2013		2016-2017		2012	
GRUPO	D	B	D	D	B	D promedio máximo	D	B	D	B	D	
Prasinofitas	0 - 6,6x10 ⁴	0 - 0,85		7x10 ⁶	804,6				40 - 1,4x10 ⁶	0,01 - 327		
Criptofitas	0 - 9,7x10 ⁵	0 - 54,72		7x10 ⁶	97,5	442			20 - 6,4x10 ⁶	0,01 - 97,5	0,09 - 1,66x10 ⁶	
Diatomeas	7767 - 9,9x10 ⁶	2,69 - 686,76				3758			194 - 8,5x10 ⁵	0,1 - 357		
Dinoflagelados	100 - 6000	0,12 - 70,26		10,4x10 ⁶	1686,9	230 (H)			40 - 10,4x10 ⁶	0,06 - 1686,9		
Copépodos	0,02 - 2,76	0,01 - 26,09	Cy: 0,009 - 1,46; Ca: 0,003 - 0,30			0,027						
Apendicularias	0,004 - 5,24	<0,001 - 1,75	0 - 0,27									
Nauplii	0 - 5,12	0 - 2,03	0,002 - 0,71									

Capítulo 5

CONCLUSIONES GENERALES

5. Conclusiones generales

La presente tesis es el primer estudio que aborda aspectos fenológicos del plancton costero de bahía Scotia (Isla Laurie, Islas Orcadas del Sur, Antártida) en distintas escalas temporales, abarcando uno de los eventos de mayor anomalía negativa en la extensión del hielo marino del mar de Weddell durante el 2016. A su vez, y considerando la importancia histórica de la base Orcadas desde el año 1904, el estudio contribuye a los más de 110 años de datos científicos generados por la Argentina en la Antártida.

Las principales conclusiones son las siguientes:

Sobre todo el estudio:

- Una rápida respuesta del plancton unicelular ante el aumento de la temperatura del aire y mar y en la transición del periodo cubierto por hielo marino al de aguas abiertas, que dieron inicio al periodo de alta biomasa.
- Las especies de diatomeas dominantes en biomasa durante la transición invierno-primavera evidencian un efecto de siembra asociado a la comunidad invernal durante el retroceso del hielo marino.
- Los cambios temporales en la biomasa fitoplanctónica estimada mediante la concentración de clorofila, confirma que esta variable es buena estimadora de la biomasa fitoplanctónica en aguas subsuperficiales, pero parece no reflejar la variabilidad espacial, principalmente en la columna de agua.

Sobre la variabilidad temporal del plancton durante un ciclo anual:

- El estudio representa los primeros resultados sobre la relación entre las condiciones ambientales y la estructura de tamaños, modos tróficos, y aportes de carbono en base al análisis de 17 grupos de organismos planctónicos, los cuales son analizados de forma aislada en los estudios del plancton costero antártico. Además, es la primera evaluación sobre la contribución a la densidad y biomasa de nanoflagelados pigmentados y no pigmentados y de las especies de diatomeas y tintínidos.
- El estudio destaca la importancia del desarrollo de un periodo de alta biomasa asociado a diatomeas, con una pirámide de biomasa clásica y un efecto del control arriba-abajo, y un periodo de baja biomasa con dominio de protozoos y zooplancton con una pirámide invertida y control abajo-arriba, sugiriendo la prevalencia de una trama trófica clásica y microbiana, respectivamente.

Sobre la variabilidad interanual del plancton eucariota unicelular durante cinco años:

- Un importante cambio en la estructura del plancton (en densidad y biomasa) y en las asociaciones específicas de diatomeas y tintínidos, en relación al comportamiento del viento, la duración del hielo marino local y regional, y los forzantes climáticos, con una marcada similitud a las tendencias descritas para aguas del oeste de la Península Antártica donde se ha hecho hincapié en los últimos años en el cambio global.
- Una única floración masiva de diatomeas con magnitudes atípicas ($>600 \mu\text{gC l}^{-1}$) en enero 2017, asociada a condiciones de viento calmo de dirección sur, que favoreció el desarrollo y acumulación en el interior de la bahía de *Odontella weissflogii*, *Chaetoceros socialis*, *Eucampia antarctica*, *Thalassiosira tumida*.
- La coincidencia del evento El Niño 2015/2016 con la mayor duración del hielo marino y los mayores registros de biomasa de unicelulares y clorofila. La Niña 2017/2018, en cambio, concordó con una menor duración del hielo marino y menores registros de biomasa y clorofila.
- Una disminución en la magnitud de las floraciones fitoplanctónicas desde el 2018 al 2020 vinculadas a un aumento significativo de la temperatura del aire y a una menor duración de la cobertura de hielo en la bahía. No obstante, los resultados no permitieron establecer una relación consistente entre el comportamiento del hielo marino y los aspectos fenológicos abordados, pero sí revelaron una clara sensibilidad del plancton de bahía Scotia a las condiciones ambientales.

En la escala espacial:

- Se reflejan diferencias entre los tres sitios investigados, que indican condiciones ambientales distintivas asociadas a la distancia a la costa, profundidad e influencia glaciaria, y una manifestación espacial de los vínculos tróficos. Asimismo, los protistas y las especies de diatomeas y tintínidos, en especial durante el periodo libre de hielo marino, indican una distribución diferencial en la columna de agua.

Sobre la variabilidad interanual del plancton en el verano:

- Las diatomeas son el grupo dominante en biomasa de la comunidad planctónica durante los veranos, aunque las criptofitas ocasionalmente también pueden ser relevantes.
- Las larvas nauplii, los copépodos y las apendicularias son los componentes dominantes del zooplancton, con una importante variabilidad entre veranos en sus aportes de densidad y biomasa.

- Se evidencia un desfase temporal entre los máximos valores de los unicelulares y el zooplancton que se asociaría a las diferencias en sus tiempos de respuesta a la disponibilidad de recursos y sus ciclos de vida.

FUTUROS ESTUDIOS

Con el fin de avanzar en la comprensión de la variabilidad temporal del plancton de bahía Scotia, los futuros estudios podrían centrarse en los siguientes aspectos:

- Continuar con el estudio con el fin de ampliar la serie de datos ambientales y biológicos y poder elaborar modelos en base a una serie temporal más extensa.
- Incrementar la resolución temporal en los muestreos de plancton para comprobar el desfase entre los incrementos del fitoplancton y del zooplancton observado en este estudio.
- Analizar la influencia del ingreso de aguas derivadas del derretimiento glaciar sobre la estructura del plancton, teniendo en cuenta los cambios observados en la persistencia invernal del hielo marino en bahía Scotia, el retroceso glaciar evidente desde la década del 80' y el aumento de la temperatura del aire en las Islas Orcadas del Sur.
- Estudiar la circulación de las aguas en la bahía y su influencia en la distribución espacial del plancton.
- Analizar la materia orgánica disuelta y particulada y el bacterioplancton con el fin de avanzar en la comprensión sobre la estructura de las tramas tróficas pelágicas de los ecosistemas marinos costeros de Isla Laurie.
- Examinar las estrategias tróficas de los dinoflagelados con la finalidad de comprender la función del plancton mixotrófico y su influencia en la estructura de la trama trófica.
- Analizar la influencia de las características del hielo fijo sobre la distribución del plancton en el período de transición primavera-verano, dado que podría afectar la estructura taxonómica y de tamaños del fitoplancton previo al inicio de la floración primaveral.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Referencias bibliográficas

- Abbeduto, M. L., Trifoglio, N. L., Olguín Salinas, H. F., & Alder, V. A. (2018). Comparación entre el plancton unicelular del litoral e interior de la Bahía Scotia durante el verano (isla Laurie, Orcadas del Sur). X Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar-XVIII Coloquio Nacional de Oceanografía. Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Pág. 65.
- Ahn, I. Y., Chung, H., Kang, J. S., & Kang, S. H. (1997). Diatom composition and biomass variability in nearshore waters of Maxwell Bay, Antarctica, during the 1992/1993 austral summer. *Polar Biology*, 17(2), 123-130.
- Alder, V. A. (1995). Ecología y sistemática de Tintinnina (protozoa, ciliata) y microzoopláncteres asociados de aguas antárticas. Universidad de Buenos Aires. Tesis doctoral.
- Alder, V. A., & Boltovskoy, D. (1991). The ecology and biogeography of tintinnid ciliates in the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Marine Chemistry*, 35(1-4), 337-346.
- Alder, V. A. (1999). Tintinninea. En: Boltovskoy, D. (Ed) South Atlantic Zooplankton vol. 1. Backhuys Publishers, Leiden, pp 321-384.
- Alder, V. A., Franzosi, A. C., Olguín Salinas, H. F., Paparazzo, F. E., Spinelli, M. L., Capitanio, F., Yaya, M., Hoermann, I., Santoferrara, L. (2016). The changing nature of the planktonic community structure and biomass in coastal waters of Scotia Bay (Laurie Island, South Orkney). The Scientific Committee on Antarctic Research. Abstract Book, pag. 430.
- Annett, A. L., Carson, D. S., Crosta, X., Clarke, A., & Ganeshram, R. S. (2010). Seasonal progression of diatom assemblages in surface waters of Ryder Bay, Antarctica. *Polar Biology*, 33(1), 13-29.
- Antoni, J. S., Almandoz, G. O., Ferrario, M. E., Hernando, M. P., Varela, D. E., Rozema, P. D., ... & Schloss, I. R. (2020). Response of a natural Antarctic phytoplankton assemblage to changes in temperature and salinity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 532, 151444.
- Armand, L. K., Crosta, X., Romero, O., & Pichon, J. J. (2005). The biogeography of major diatom taxa in Southern Ocean sediments: 1. Sea ice related species. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 223(1-2), 93-126.
- Atkinson, A. (1998). Life cycle strategies of epipelagic copepods in the Southern Ocean. *Journal of Marine Systems*, 15(1-4), 289-311.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A., & Thingstad, F. (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 257-263.
- Azam, F., Smith, D. C., & Hollibaugh, J. T. (1991). The role of the microbial loop in Antarctic pelagic ecosystems. *Polar Research*, 10(1), 239-244.
- Balazy, K., Boehnke, R., Trudnowska, E., Søreide, J. E., & Błachowiak-Samołyk, K. (2021). Phenology of *Oithona similis* demonstrates that ecological flexibility may be a winning trait in the warming Arctic. *Scientific Reports*, 11(1), 1-13.
- Balech, E. (1988). Los dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental. Ministerio de agricultura, pesca y alimentación, Madrid.

- Barnes, D. K., Kaiser, S., Griffiths, H. J., & Linse, K. (2009). Marine, intertidal, freshwater and terrestrial biodiversity of an isolated polar archipelago. *Journal of Biogeography*, 36(4), 756-769.
- Barnes, D. K., Ireland, L., Hogg, O. T., Morley, S., Enderlein, P., & Sands, C. J. (2016). Why is the South Orkney Island shelf (the world's first high seas marine protected area) a carbon immobilization hotspot?. *Global Change Biology*, 22(3), 1110-1120.
- Barrucand, M. G., Zitto, M. E., Piotrkowski, R., Canziani, P., & O'Neill, A. (2018). Historical SAM index time series: linear and nonlinear analysis. *International Journal of Climatology*, 38, e1091-e1106.
- Baumgartner, T. R., Michaelsen, J., Thompson, L. G., Shen, G. T., Souta, A., & Casey, R. E. (1989). The recording of interannual climatic change by high-resolution natural systems: tree-rings, coral bands, glacial ice layers, and marine varves. *Aspects of Climate Variability in the Pacific and the Western Americas*, 55, 1-14.
- Bayer-Giraldi, M., Uhlig, C., John, U., Mock, T., & Valentin, K. (2010). Antifreeze proteins in polar sea ice diatoms: diversity and gene expression in the genus *Fragilariopsis*. *Environmental Microbiology*, 12(4), 1041-1052.
- Behrenfeld, M. J., & Boss, E. (2006). Beam attenuation and chlorophyll concentration as alternative optical indices of phytoplankton biomass. *Journal of Marine Research*, 64(3), 431-451.
- Berge, J., Cottier, F., Varpe, Ø., Renaud, P. E., Falk-Petersen, S., Kwasniewski, S., ... & Majaneva, S. (2014). Arctic complexity: a case study on diel vertical migration of zooplankton. *Journal of Plankton Research*, 36(5), 1279-1297.
- Beylich, A. A., Dixon, J. C., Zwoliński, Z.; & Mickiewicz, A. (2016). Source-to-Sink Fluxes in Undisturbed Cold Environments. Cambridge University Press, Cambridge.
- Biggs, T. E., Brussaard, C. P., Evans, C., Venables, H. J., & Pond, D. W. (2020). Plasticity in dormancy behaviour of *Calanoides acutus* in Antarctic coastal waters. *ICES Journal of Marine Science*.
- Biggs, T. E., Huisman, J., & Brussaard, C. P. (2021). Viral lysis modifies seasonal phytoplankton dynamics and carbon flow in the Southern Ocean. *The ISME Journal*, 15(12), 3615-3622.
- Boltovskoy, D. (1981). Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. INIDEP, Mar del Plata.
- Boltovskoy, D. (1999). South Atlantic Zooplankton. Backhuys Publishers, Leiden.
- Boltovskoy, D., & Alder, V. A. (1992). Microzooplankton and tintinnid species-specific assemblage structures: patterns of distribution and year-to-year variations in the Weddell Sea (Antarctica). *Journal of Plankton Research*, 14(10), 1405-1423.
- Booth, B. C., Larouche, P., Bélanger, S., Klein, B., Amiel, D., & Mei, Z. P. (2002). Dynamics of *Chaetoceros socialis* blooms in the North Water. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(22-23), 5003-5025.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2018). Numerical Ecology with R. Second edition. Springer, Ebook.

- Böttger-Schnack, R. (1985). Untersuchungen zur Verteilung der kleinen Metazoa im Plankton des Roten Meeres, unter besonderer Berücksichtigung cyclopoider und harpacticoider Copepoden. *Ph. D. Dissertation, Universität Hamburg, 248.*
- Boyce, D. G., Frank, K. T., & Leggett, W. C. (2015). From mice to elephants: overturning the 'one size fits all' paradigm in marine plankton food chains. *Ecology Letters, 18*(6), 504-515.
- Boyce, D. G., Petrie, B., Frank, K. T., Worm, B., & Leggett, W. C. (2017). Environmental structuring of marine plankton phenology. *Nature Ecology & Evolution, 1*(10), 1484-1494.
- Bradford-Grieve, J. M., Markhaseva, E. L., Rocha, C. E. F., & Abiahy, B. (1999). Copepoda. En: Boltovskoy, D. (Ed) South Atlantic Zooplankton vol. 1. Backhuys Publishers, Leiden, pp 869-1098.
- Brandini, F. P., & Rebello, J. (1994). Wind field effect on hydrography and chlorophyll dynamics in the coastal pelagial of Admiralty Bay, King George Island, Antarctica. *Antarctic Science, 6*, 433-433.
- Bray, J. R., & Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs, 27*(4), 325-349.
- Buma, A. G. J., Gieskes, W. W. C., & Thomsen, H. A. (1992). Abundance of Cryptophyceae and chlorophyll b-containing organisms in the Weddell-Scotia Confluence area in the spring of 1988. En: Hempel, G. (Ed) Weddell Sea Ecology. Springer, Berlin, pp 43-52.
- Cefarelli, A. O., Ferrario, M. E., Almandoz, G. O., Atencio, A. G., Akselman, R., & Vernet, M. (2010). Diversity of the diatom genus *Fragilariopsis* in the Argentine Sea and Antarctic waters: morphology, distribution and abundance. *Polar Biology, 33*, 1463-1484.
- Cimino, M. A., Conroy, J. A., Connors, E., Bowman, J., Corso, A., Ducklow, H., ... & Stammerjohn, S. (2023). Long-term patterns in ecosystem phenology near Palmer Station, Antarctica, from the perspective of the Adélie penguin. *Ecosphere, 14*(2), e4417.
- Christaki, U., Skouroliakou, I. D., Delegrange, A., Irion, S., Courcot, L., Jardillier, L., & Sassenhagen, I. (2021). Microzooplankton diversity and potential role in carbon cycling of contrasting Southern Ocean productivity regimes. *Journal of Marine Systems, 219*, 103531.
- Clarke, A., Holmes, L. J., & White, M. G. (1988). The annual cycle of temperature, chlorophyll and major nutrients at Signy Island, South Orkney Islands, 1969-82. *British Antarctic Survey Bulletin, 80*, 65-86.
- Clarke, A., & Leakey, R. J. (1996). The seasonal cycle of phytoplankton, macronutrients, and the microbial community in a nearshore Antarctic marine ecosystem. *Limnology and Oceanography, 41*(6), 1281-1294.
- Clarke, A., Meredith, M. P., Wallace, M. I., Brandon, M. A., & Thomas, D. N. (2008). Seasonal and interannual variability in temperature, chlorophyll and macronutrients in northern Marguerite Bay, Antarctica. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 55*(18-19), 1988-2006.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology, 18*(1), 117-143.

- Clarke, K. R., & Ainsworth, M. (1993). A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology-Progress Series*, 92, 205-219.
- Cloern, J. E., & Jassby, A. D. (2010). Patterns and scales of phytoplankton variability in estuarine–coastal ecosystems. *Estuaries and Coasts*, 33(2), 230-241.
- Conroy, J. A., Steinberg, D. K., Thibodeau, P. S., & Schofield, O. (2020). Zooplankton diel vertical migration during Antarctic summer. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 162, 103324.
- Constable, A. J., Melbourne-Thomas, J., Corney, S. P., Arrigo, K. R., Barbraud, C., Barnes, D. K., ... & Davidson, A. T. (2014). Climate change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. *Global Change Biology*, 20(10), 3004-3025.
- Costa, R. R., Mendes, C. R. B., Tavano, V. M., Dotto, T. S., Kerr, R., Monteiro, T., ... & Secchi, E. R. (2020). Dynamics of an intense diatom bloom in the Northern Antarctic Peninsula, February 2016. *Limnology and Oceanography*, 65(9), 2056-2075.
- Cuevas, L. A., Alder, V. A., & Santoferrara, L. F. (2009). Nanoplankton. En: Manual de métodos para el estudio de sistemas planctónicos marinos. Eudeba, Buenos Aires, pp 65-93.
- Cupp, E. E. (1943). Marine plankton diatoms of the west coast of North America. University of California Press, Berkeley.
- Daly, K. L. (1990). Overwintering development, growth, and feeding of larval *Euphausia superba* in the Antarctic marginal ice zone. *Limnology and Oceanography*, 35(7), 1564-1576.
- Deppeler, S. L., & Davidson, A. T. (2017). Southern Ocean phytoplankton in a changing climate. *Frontiers in Marine Science*, 4, 40.
- Dickens, W. A., Graham, A. G., Smith, J. A., Dowdeswell, J. A., Larter, R. D., Hillenbrand, C. D., ... & Kuhn, G. (2014). A new bathymetric compilation for the South Orkney Islands region, Antarctic Peninsula (49–39 W to 64–59 S): Insights into the glacial development of the continental shelf. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 15(6), 2494-2514.
- DiTullio, G. R., Grebmeier, J. M., Arrigo, K. R., Lizotte, M. P., Robinson, D. H., Leventer, A., ... & Dunbar, R. B. (2000). Rapid and early export of *Phaeocystis antarctica* blooms in the Ross Sea, Antarctica. *Nature*, 404(6778), 595-598.
- Dodge, J. D. (1985). Atlas of Dinoflagellates: A Scanning Electron Microscope Survey. Farrand Press, London.
- Dolan, J. R., Claustre, H., Carlotti, F., Plounevez, S., & Moutin, T. (2002). Microzooplankton diversity: relationships of tintinnid ciliates with resources, competitors and predators from the Atlantic Coast of Morocco to the Eastern Mediterranean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 49(7), 1217-1232.
- Dolan, J. (2010). Morphology and ecology in tintinnid ciliates of the marine plankton: correlates of lorica dimensions. *Acta Protozoologica*, 49, 235-244.
- Durham, W. M., & Stocker, R. (2012). Thin phytoplankton layers: characteristics, mechanisms, and consequences. *Annual Review of Marine Science*, 4, 177-207.
- Edler, L. (1979). Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea, phytoplankton and chlorophyll. *Publication-Baltic Marine Biologists*, 5, 1-38.

- Egas, C., Henríquez-Castillo, C., Delherbe, N., Molina, E., Dos Santos, A. L., Lavin, P., ... & Trefault, N. (2017). Short timescale dynamics of phytoplankton in Fildes Bay, Antarctica. *Antarctic Science*, 29(3), 217-228.
- Eilertsen, H. C., & Wyatt, T. (2000). Phytoplankton models and life history strategies. *South African Journal of Marine Science*, 22(1), 323-338.
- Esnal, G. B. (1999). Appendicularia. En: Boltovskoy, D. (Ed) South Atlantic Zooplankton vol. 1. Backhuys Publishers, Leiden, pp 1375-1399.
- Evans, C., Brandsma, J., Meredith, M. P., Thomas, D. N., Venables, H. J., Pond, D. W., & Brussaard, C. P. (2021). Shift from carbon flow through the microbial loop to the viral shunt in coastal Antarctic Waters during Austral Summer. *Microorganisms*, 9(2), 460.
- Fang, X., & Sommer, U. (2017). Overwintering effects on the spring bloom dynamics of phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 39(5), 772-780.
- Feller, R. J., & Warwick, R. M. (1988). 13. Energetics. En: Higgins, R. P., & Thiel, H. (Eds) Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington, pp 181-196.
- Figueiras, F. G., Arbones, B., Castro, C. G., Froján, M., & Teixeira, I. G. (2020). About pigmented nanoflagellates and the importance of mixotrophy in a coastal upwelling system. *Frontiers in Marine Science*, 7, 144.
- Fitch, D. T., & Moore, J. K. (2007). Wind speed influence on phytoplankton bloom dynamics in the Southern Ocean Marginal Ice Zone. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 112(C8).
- Fragoso, G. M., & Smith Jr, W. O. (2012). Influence of hydrography on phytoplankton distribution in the Amundsen and Ross Seas, Antarctica. *Journal of Marine Systems*, 89(1), 19-29.
- Franzosi, C. A., & Alder, V. A. (2019). Relación entre bacterioplancton, nanoflagelados y clorofila en Bahía Scotia (Isla Laurie, Orcadas del Sur, Antártida). XVIII Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar-COLACMAR 2019. Mar del Plata. Pág. 328.
- Frenquelli, J., & Orlando, H. A. (1958). Diatomeas y silicoflagelados del sector antártico sudamericano. Instituto Antártico Argentino, publicación N°5, Buenos Aires.
- Froneman, P., & Perissinotto, R. (1996). Microzooplankton grazing in the Southern Ocean: Implications for the carbon cycle. *Marine Ecology*, 17(1-3), 99-115.
- Fuentes, V. L., Schnack-Schiel, S. B., Schloss, I. R., & Esnal, G. G. (2008). Mesozooplankton of Potter Cove: Community composition and seasonal distribution in 2002 and 2003. *Rep Pol Mar Res*, 571, 75-84.
- García, M. D. (2015). Dinámica espacial y temporal del micro y mesozooplancton en Caleta Potter (Isla 25 de Mayo-Shetland del Sur-Antártida) y su relación con el derretimiento glaciar. Universidad Nacional del Sur. Tesis doctoral.
- García, M. D., Hoffmeyer, M. S., Abbate, M. C. L., de Cao, M. S. B., Pettigrosso, R. E., Almandoz, G. O., ... & Schloss, I. R. (2016). Micro-and mesozooplankton responses during two contrasting summers in a coastal Antarctic environment. *Polar Biology*, 39(1), 123-137.
- García, M. D., Severini, M. D. F., Spetter, C., Abbate, M. C. L., Tartara, M. N., Nahuelhual, E. G., ... & Hoffmeyer, M. S. (2019). Effects of glacier melting on the planktonic

- communities of two Antarctic coastal areas (Potter Cove and Hope Bay) in summer. *Regional Studies in Marine Science*, 30, 100731.
- Garcia, M. D., Dutto, M. S., Chazarreta, C. J., Berasategui, A. A., Schloss, I. R., & Hoffmeyer, M. S. (2020). Micro-and mesozooplankton successions in an Antarctic coastal environment during a warm year. *Plos One*, 15(5), e0232614.
- Garibotti, I. A., Vernet, M., Ferrario, M. E., Smith, R. C., Ross, R. M., & Quetin, L. B. (2003). Phytoplankton spatial distribution patterns along the western Antarctic Peninsula (Southern Ocean). *Marine Ecology Progress Series*, 261, 21-39.
- Garibotti, I. A., Vernet, M., & Ferrario, M. E. (2005). Annually recurrent phytoplanktonic assemblages during summer in the seasonal ice zone west of the Antarctic Peninsula (Southern Ocean). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 52(10), 1823-1841.
- Gilbert, N. S. (1991a). Microphytobenthic seasonality in near-shore marine sediments at Signy Island, South Orkney Islands, Antarctica. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 33(1), 89-104.
- Gilbert, N. S. (1991b). Primary production by benthic microalgae in nearshore marine sediments of Signy Island, Antarctica. *Polar Biology*, 11(5), 339-346.
- Gleitz, M., & Thomas, D. N. (1993). Variation in phytoplankton standing stock, chemical composition and physiology during sea-ice formation in the southeastern Weddell Sea, Antarctica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 173(2), 211-230.
- Gleitz, M., Bathmann, U. V., & Lochte, K. (1994). Build-up and decline of summer phytoplankton biomass in the eastern Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biology*, 14, 413-422.
- Glibert, P. M., & Mitra, A. (2022). From webs, loops, shunts, and pumps to microbial multitasking: Evolving concepts of marine microbial ecology, the mixoplankton paradigm, and implications for a future ocean. *Limnology and Oceanography*, 67(3), 585-597.
- Gomi, Y., Umeda, H., Fukuchi, M., & Taniguchi, A. (2005). Diatom assemblages in the surface water of the Indian Sector of the Antarctic Surface Water in summer of 1999/2000.
- Gorsky, G., Palazzoli, I., & Fenaux, R. (1987). Influence of temperature changes on oxygen uptake and ammonia and phosphate excretion, in relation to body size and weight, in *Oikopleura dioica* (Appendicularia). *Marine Biology*, 94(2), 191-201.
- Gradinger, R., Friedrich, C., & Spindler, M. (1999). Abundance, biomass and composition of the sea ice biota of the Greenland Sea pack ice. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 46(6-7), 1457-1472.
- Greer, A. T., Cowen, R. K., Guigand, C. M., McManus, M. A., Sevadjan, J. C., & Timmerman, A. H. (2013). Relationships between phytoplankton thin layers and the fine-scale vertical distributions of two trophic levels of zooplankton. *Journal of Plankton Research*, 35(5), 939-956.
- Hasle, G. R., Heimdal, B. R., & Fryxell, G. A. (1971). Morphologic variability in fasciculated diatoms as exemplified by *Thalassiosira tumida* (Janisch) Hasle, comb. nov. *Biology of the Antarctic Seas IV*, 17, 313-333.

- Hays, G. C., Richardson, A. J., & Robinson, C. (2005). Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution*, *20*(6), 337-344.
- Heiden, J. P., Thoms, S., Bischof, K., & Trimborn, S. (2018). Ocean acidification stimulates particulate organic carbon accumulation in two Antarctic diatom species under moderate and high natural solar radiation. *Journal of Phycology*, *54*(4), 505-517.
- Hernando, M., Schloss, I. R., Almandoz, G. O., Malanga, G., Varela, D. E., & De Troch, M. (2018). Combined effects of temperature and salinity on fatty acid content and lipid damage in Antarctic phytoplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *503*, 120-128.
- Hinder, S. L., Manning, J. E., Gravenor, M. B., Edwards, M., Walne, A. W., Burkill, P. H., & Hays, G. C. (2012). Long-term changes in abundance and distribution of microzooplankton in the NE Atlantic and North Sea. *Journal of Plankton Research*, *34*(1), 83-91.
- Höfer, J., Giesecke, R., Hopwood, M. J., Carrera, V., Alarcón, E., & González, H. E. (2019). The role of water column stability and wind mixing in the production/export dynamics of two bays in the Western Antarctic Peninsula. *Progress in Oceanography*, *174*, 105-116.
- Hopcroft, R. R., Roff, J. C., & Bouman, H. A. (1998). Zooplankton growth rates: the larvaceans Appendicularia, Fritillaria and Oikopleura in tropical waters. *Journal of Plankton Research*, *20*(3), 539-555.
- Horne, A. J., Fogg, G. E., & Eagle, D. J. (1969). Studies in situ of the primary production of an area of inshore Antarctic Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, *49*(2), 393-405.
- Huang, B., L'Heureux, M., Hu, Z. Z., & Zhang, H. M. (2016). Ranking the strongest ENSO events while incorporating SST uncertainty. *Geophysical Research Letters*, *43*(17), 9165-9172.
- Hustedt, F. (1958). Diatomeen aus der Antarktis und dem Südatlantik. Geographisch-Kartographische Anstalt, Hamburg.
- Jaspers, C., Nielsen, T. G., Carstensen, J., Hopcroft, R. R., & Møller, E. F. (2009). Metazooplankton distribution across the Southern Indian Ocean with emphasis on the role of Larvaceans. *Journal of Plankton Research*, *31*(5), 525-540.
- Jeffrey, S. T., & Humphrey, G. F. (1975). New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochimie und Physiologie der Pflanzen*, *167*(2), 191-194.
- Jeon, M., Iriarte, J. L., Yang, E. J., Kang, S. H., Lee, Y., Joo, H. M., ... & Park, S. J. (2021). Phytoplankton succession during a massive coastal diatom bloom at Marian Cove, King George Island, Antarctica. *Polar Biology*, *44*(10), 1993-2010.
- Jeong, H. J., Du Yoo, Y., Kim, J. S., Seong, K. A., Kang, N. S., & Kim, T. H. (2010). Growth, feeding and ecological roles of the mixotrophic and heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic food webs. *Ocean Science Journal*, *45*(2), 65-91.
- Ji, R., Edwards, M., Mackas, D. L., Runge, J. A., & Thomas, A. C. (2010). Marine plankton phenology and life history in a changing climate: current research and future directions. *Journal of Plankton Research*, *32*(10), 1355-1368.

- Kalarus, M., & Panasiuk, A. (2021). Spatial Distribution Patterns of Appendicularians in the Drake Passage: Potential Indicators of Water Masses?. *Diversity*, 13(7), 286.
- Kamiyama, T. (2012). Comparative biology of tintinnid cysts. En: Dolan, J. R., Montagnes, D. J. S., Agatha, S., Coats, D. W., Stoecker, D. K. (Eds) *The Biology and Ecology of Tintinnid Ciliates: Models for Marine Plankton*. Wiley-Blackwell, USA, pp 171-185.
- Kang, S. H., Kang, J. S., Lee, S., Chung, K. H., Kim, D., & Park, M. G. (2001). Antarctic phytoplankton assemblages in the marginal ice zone of the northwestern Weddell Sea. *Journal of Plankton Research*, 23(4), 333-352.
- Kang, J. S., Kang, S. H., Lee, J. H., & Lee, S. (2002). Seasonal variation of microalgal assemblages at a fixed station in King George Island, Antarctica, 1996. *Marine Ecology Progress Series*, 229, 19-32.
- Kauko, H. M., Olsen, L. M., Duarte, P., Peeken, I., Granskog, M. A., Johnsen, G., ... & Assmy, P. (2018). Algal colonization of young Arctic sea ice in spring. *Frontiers in Marine Science*, 5, 199.
- Kim, H., Ducklow, H. W., Abele, D., Ruiz Barlett, E. M., Buma, A. G., Meredith, M. P., ... & Schloss, I. R. (2018). Inter-decadal variability of phytoplankton biomass along the coastal West Antarctic Peninsula. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 376(2122), 20170174.
- King, J. C., Bannister, D., Hosking, J. S., & Colwell, S. R. (2017). Causes of the Antarctic region record high temperature at Signy Island, 30th January 1982. *Atmospheric Science Letters*, 18(12), 491-496.
- Kleppel, G. S. (1993). On the diets of calanoid copepods. *Marine Ecology-Progress Series*, 99, 183-183.
- Kleppel, G. S., & Hazzard, S. E. (2000). Diet and egg production of the copepod *Acartia tonsa* in Florida Bay. II. Role of the nutritional environment. *Marine Biology*, 137(1), 111-121.
- Kocum, E. (2020). Autotrophic nanoplankton dynamics is significant on the spatio-temporal variation of phytoplankton biomass size structure along a coastal trophic gradient. *Regional Studies in Marine Science*, 33, 100920.
- Kopczyńska, E. E. (2008). Phytoplankton variability in Admiralty Bay, King George Island, South Shetland Islands: six years of monitoring. *Polish Polar Research*, 117-139.
- Kumar, A., Yadav, J., & Mohan, R. (2021). Seasonal sea-ice variability and its trend in the Weddell Sea sector of West Antarctica. *Environmental Research Letters*, 16(2), 024046.
- Lange, P. K., Tenenbaum, D. R., de Santis Braga, E., & Campos, L. S. (2007). Microphytoplankton assemblages in shallow waters at Admiralty Bay (King George Island, Antarctica) during the summer 2002–2003. *Polar Biology*, 30, 1483-1492.
- Lange, P. K., Tenenbaum, D. R., Tavano, V. M., Paranhos, R., & Campos, L. D. S. (2015). Shifts in microphytoplankton species and cell size at Admiralty Bay, Antarctica. *Antarctic Science*, 27(3), 225-239.
- Lange, P. K., Ligowski, R., & Tenenbaum, D. R. (2018). Phytoplankton in the embayments of King George Island (Antarctic Peninsula): a review with emphasis on diatoms. *Polar Record*, 54(2), 158-175.
- Latasa, M., Henjes, J., Scharek, R., Assmy, P., Röttgers, R., & Smetacek, V. (2014). Progressive decoupling between phytoplankton growth and microzooplankton grazing during an

- iron-induced phytoplankton bloom in the Southern Ocean (EIFEX). *Marine Ecology Progress Series*, 513, 39-50.
- Lauritano, C., Carotenuto, Y., Miralto, A., Procaccini, G., & Ianora, A. (2012). Copepod population-specific response to a toxic diatom diet. *Plos One*, 7(10), e47262.
- Lavaniegos, B. E., & Ohman, M. D. (2007). Coherence of long-term variations of zooplankton in two sectors of the California Current System. *Progress in Oceanography*, 75(1), 42-69.
- Laybourn-Parry, J., & Parry, J. (2000). Flagellates and the microbial loop. In: Leadbeater, B. S. C., & Green, J. C. (Eds) *The Flagellates. Unity, diversity and evolution*. Taylor & Francis, London, pp 216-239.
- Leakey, R. J. G., Fenton, N., & Clarke, A. (1994). The annual cycle of planktonic ciliates in nearshore waters at Signy Island, Antarctica. *Journal of Plankton Research*, 16(7), 841-856.
- Leakey, R. J., Archer, S. D., & Grey, J. (1996). Microbial dynamics in coastal waters of East Antarctica: bacterial production and nanoflagellate bacterivory. *Marine Ecology Progress Series*, 142, 3-17.
- Lee, S. H., Joo, H. M., Joo, H., Kim, B. K., Song, H. J., Jeon, M., & Kang, S. H. (2015). Large contribution of small phytoplankton at Marian Cove, King George Island, Antarctica, based on long-term monitoring from 1996 to 2008. *Polar Biology*, 38, 207-220.
- Lee, Y., Yang, E. J., Park, J., Jung, J., Kim, T. W., & Lee, S. (2016). Physical-biological coupling in the Amundsen Sea, Antarctica: Influence of physical factors on phytoplankton community structure and biomass. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 117, 51-60.
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Lind, O. T. (1979). *Handbook of Common Methods in Limnology*. C.V. Mosby Company, London.
- Lipski, M. (1987). Variations of physical conditions, nutrients and chlorophyll α contents in Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands, 1979). *Polish Polar Research*, 8(4).
- Lizotte, M. P. (2001). The contributions of sea ice algae to Antarctic marine primary production. *American Zoologist*, 41(1), 57-73.
- Marañón, E. (2009). Phytoplankton size structure. In: Steele, J., Thorpe, A., & Turekian, K. (Eds) *Elements of physical oceanography: A derivative of the encyclopedia of ocean sciences*, 1st edition. Academic Press, Italy, pp 599-605.
- Marshall, W., & Laybourn-Parry, J. (2002). The balance between photosynthesis and grazing in Antarctic mixotrophic cryptophytes during summer. *Freshwater Biology*, 47(11), 2060-2070.
- Mascioni, M., Almandoz, G. O., Cefarelli, A. O., Cusick, A., Ferrario, M. E., & Vernet, M. (2019). Phytoplankton composition and bloom formation in unexplored nearshore waters of the western Antarctic Peninsula. *Polar Biology*, 42(10), 1859-1872.
- Mascioni, M., Almandoz, G. O., Cusick, A., Pan, B. J., & Vernet, M. (2023). Phytoplankton dynamics in nearshore regions of the western Antarctic Peninsula in relation to a variable frontal zone in the Gerlache Strait. *Frontiers in Marine Science*, 10, 768.

- Massom, R. A., & Stammerjohn, S. E. (2010). Antarctic sea ice change and variability—physical and ecological implications. *Polar Science*, 4(2), 149-186.
- McManus, M. A., & Woodson, C. B. (2012). Plankton distribution and ocean dispersal. *Journal of Experimental Biology*, 215(6), 1008-1016.
- Meehl, G. A., Arblaster, J. M., Chung, C. T., Holland, M. M., DuVivier, A., Thompson, L., ... & Bitz, C. M. (2019). Sustained ocean changes contributed to sudden Antarctic sea ice retreat in late 2016. *Nature Communications*, 10(1), 1-9.
- Menden-Deuer, S., & Lessard, E. J. (2000). Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography*, 45(3), 569-579.
- Mendes, C. R. B., Tavano, V. M., Dotto, T. S., Kerr, R., De Souza, M. S., Garcia, C. A. E., & Secchi, E. R. (2018). New insights on the dominance of cryptophytes in Antarctic coastal waters: a case study in Gerlache Strait. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 149, 161-170.
- Meredith, M. P., Brandon, M. A., Wallace, M. I., Clarke, A., Leng, M. J., Renfrew, I. A., ... & King, J. C. (2008). Variability in the freshwater balance of northern Marguerite Bay, Antarctic Peninsula: results from $\delta^{18}O$. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(3-4), 309-322.
- Meredith, M. P., Jullion, L., Brown, P. J., Naveira Garabato, A. C., & Coudrey, M. P. (2014). Dense waters of the Weddell and Scotia Seas: recent changes in properties and circulation. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 372(2019), 20130041.
- Meyerink, S. W., Ellwood, M. J., Maher, W. A., Dean Price, G., & Strzepek, R. F. (2017). Effects of iron limitation on silicon uptake kinetics and elemental stoichiometry in two Southern Ocean diatoms, *Eucampia antarctica* and *Proboscia inermis*, and the temperate diatom *Thalassiosira pseudonana*. *Limnology and Oceanography*, 62(6), 2445-2462.
- Moline, M. A., & Prézelin, B. B. (1996). Long-term monitoring and analyses of physical factors regulating variability in coastal Antarctic phytoplankton biomass, in situ productivity and taxonomic composition over subseasonal, seasonal and interannual time scales. *Marine Ecology Progress Series*, 145, 143-160.
- Moline, M. A., Claustre, H., Frazer, T. K., Schofield, O., & Vernet, M. (2004). Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend. *Global Change Biology*, 10(12), 1973-1980.
- Montes-Hugo, M., Doney, S. C., Ducklow, H. W., Fraser, W., Martinson, D., Stammerjohn, S. E., & Schofield, O. (2009). Recent changes in phytoplankton communities associated with rapid regional climate change along the western Antarctic Peninsula. *Science*, 323(5920), 1470-1473.
- Monti-Birkenmeier, M., Diociaiuti, T., Umani, S. F., & Meyer, B. (2017). Microzooplankton composition in the winter sea ice of the Weddell Sea. *Antarctic Science*, 29(4), 299-310.
- Monti-Birkenmeier, M., Diociaiuti, T., Badewien, T. H., Schulz, A. C., Friedrichs, A., & Meyer, B. (2021). Spatial distribution of microzooplankton in different areas of the northern Antarctic Peninsula region, with an emphasis on tintinnids. *Polar Biology*, 44(9), 1749-1764.

- Monti-Birkenmeier, M., Diociaiuti, T., Castagno, P., Budillon, G., & Fonda Umani, S. (2022). Pluridecadal Temporal Patterns of Tintinnids (Ciliophora, Spirotrichea) in Terra Nova Bay (Ross Sea, Antarctica). *Diversity*, *14*(8), 604.
- Murphy, E. J., Clarke, A., Symon, C., & Priddle, J. (1995). Temporal variation in Antarctic sea-ice: analysis of a long term fast-ice record from the South Orkney Islands. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, *42*(7), 1045-1062.
- Murphy, E. J., Clarke, A., Abram, N. J., & Turner, J. (2014). Variability of sea-ice in the northern Weddell Sea during the 20th century. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *119*(7), 4549-4572.
- Nardelli, S. C., Gray, P. C., Stammerjohn, S. E., & Schofield, O. (2023). Characterizing coastal phytoplankton seasonal succession patterns on the West Antarctic Peninsula. *Limnology and Oceanography*, *9999*, 1-17.
- Nielsdóttir, M. C., Bibby, T. S., Moore, C. M., Hinz, D. J., Sanders, R., Whitehouse, M., ... & Achterberg, E. P. (2012). Seasonal and spatial dynamics of iron availability in the Scotia Sea. *Marine Chemistry*, *130*, 62-72.
- Nozais, C., Gosselin, M., Michel, C., & Tita, G. (2001). Abundance, biomass, composition and grazing impact of the sea-ice meiofauna in the North Water, northern Baffin Bay. *Marine Ecology Progress Series*, *217*, 235-250.
- Nunes, S., Latasa, M., Delgado, M., Emelianov, M., Simó, R., & Estrada, M. (2019). Phytoplankton community structure in contrasting ecosystems of the Southern Ocean: South Georgia, South Orkneys and western Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, *151*, 103059.
- Olguín, H. F., & Alder, V. A. (2011). Species composition and biogeography of diatoms in antarctic and subantarctic (Argentine shelf) waters (37–76 S). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *58*(1-2), 139-152.
- Olguín, H. F., Franzosi, C. A., Trifoglio, N. L., Abbeduto, M. L., & Alder, V. A. (2018). Cambios interanuales en la estructura de tamaños y abundancias de las asociaciones de diatomeas en un ecosistema antártico costero (Isla Laurie, Orcadas del Sur). X Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Universidad, Ciencia y Sociedad: estrategias de hoy para sostener el mañana. Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Pág. 113.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... Wagner, H. (2018). *vegan: Community Ecology Package* (R package version 2.4-6).
- Peloquin, J. A., & Smith Jr, W. O. (2007). Phytoplankton blooms in the Ross Sea, Antarctica: Interannual variability in magnitude, temporal patterns, and composition. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *112*(C8).
- Pane, L., Feletti, M., Francomacaro, B., & Mariottini, G. L. (2004). Summer coastal zooplankton biomass and copepod community structure near the Italian Terra Nova Base (Terra Nova Bay, Ross Sea, Antarctica). *Journal of Plankton Research*, *26*(12), 1479-1488.
- Parkinson, C. L. (2019). A 40-y record reveals gradual Antarctic sea ice increases followed by decreases at rates far exceeding the rates seen in the Arctic. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *116*(29), 14414-14423.

- Pearce, I., Davidson, A. T., Bell, E. M., & Wright, S. (2007). Seasonal changes in the concentration and metabolic activity of bacteria and viruses at an Antarctic coastal site. *Aquatic Microbial Ecology*, 47(1), 11-23.
- Pelusi, A., Margiotta, F., Passarelli, A., Ferrante, M. I., Ribera d'Alcala, M., & Montresor, M. (2020). Density-dependent mechanisms regulate spore formation in the diatom *Chaetoceros socialis*. *Limnology and Oceanography Letters*, 5(5), 371-378.
- Pond, D. W., & Ward, P. (2011). Importance of diatoms for *Oithona* in Antarctic waters. *Journal of Plankton Research*, 33(1), 105-118.
- Porter, K. G., & Feig, Y. S. (1980). The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora 1. *Limnology and Oceanography*, 25(5), 943-948.
- Priddle, J., & Fryxell, G. (1985). Handbook of the Common Plankton Diatoms of the Southern Ocean. Cambridge: Cambridge University Press.
- Putt, M., & Stoecker, D. K. (1989). An experimentally determined carbon: volume ratio for marine "oligotrichous" ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnology and Oceanography*, 34(6), 1097-1103.
- Rahaman, W., Chatterjee, S., Ejaz, T., & Thamban, M. (2019). Increased influence of ENSO on Antarctic temperature since the Industrial Era. *Scientific Reports*, 9(1), 1-12.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rogers, T. L., Munch, S. B., Stewart, S. D., Palkovacs, E. P., Giron-Nava, A., Matsuzaki, S. I. S., & Symons, C. C. (2020). Trophic control changes with season and nutrient loading in lakes. *Ecology Letters*, 23(8), 1287-1297.
- Romesburg, H. C. (2004). Cluster Analysis for Researchers. Lulu Press, Raleigh.
- Round, F. E., Crawford, R. M., & Mann, D. G. (1990). Diatoms: Biology and Morphology of the Genera. Cambridge University Press, New York.
- Rozema, P. D., Venables, H. J., Van De Poll, W. H., Clarke, A., Meredith, M. P., & Buma, A. G. J. (2017). Interannual variability in phytoplankton biomass and species composition in northern Marguerite Bay (West Antarctic Peninsula) is governed by both winter sea ice cover and summer stratification. *Limnology and Oceanography*, 62(1), 235-252.
- Saba, G. K., Fraser, W. R., Saba, V. S., Iannuzzi, R. A., Coleman, K. E., Doney, S. C., ... & Stammerjohn, S. E. (2014). Winter and spring controls on the summer food web of the coastal West Antarctic Peninsula. *Nature Communications*, 5(1), 1-8.
- Santoferrara, L. F. (2007). Estudio sistemático y ecológico de los ciliados (Protista, Ciliophora) planctónicos del Mar Argentino y Pasaje Drake. Universidad de Buenos Aires. Tesis doctoral.
- Scheffer, M., Rinaldi, S., Huisman, J., & Weissing, F. J. (2003). Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. *Hydrobiologia*, 491(1-3), 9-18.
- Schofield, O., Glenn, S. M., Moline, M. A., Oliver, M., Irwin, A., Chao, Y., & Arrott, M. (2012). Ocean observatories and information: building a global ocean observing network. En: Orcutt, J. (Ed) Earth System Monitoring. Springer, New York, pp 319-336.
- Schofield, O., Saba, G., Coleman, K., Carvalho, F., Couto, N., Ducklow, H., ... & Waite, N. (2017). Decadal variability in coastal phytoplankton community composition in a

- changing West Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 124, 42-54.
- Schloss, I. R., Klöser, H., Ferreyra, G. A., Mercuri, G., & Pinola, E. (1997). Factors governing phytoplankton and particulate matter variation in Potter Cove, King George island, Antarctica. *Antarctic Communities*, 135-141.
- Schloss, I. R., Abele, D., Moreau, S., Demers, S., Bers, A. V., González, O., & Ferreyra, G. A. (2012). Response of phytoplankton dynamics to 19-year (1991–2009) climate trends in Potter Cove (Antarctica). *Journal of Marine Systems*, 92(1), 53-66.
- Schloss, I. R., Wasilowska, A., Dumont, D., Almandoz, G. O., Hernando, M. P., Michaud-Tremblay, C. A., ... & Koczyńska, E. E. (2014). On the phytoplankton bloom in coastal waters of southern King George Island (Antarctica) in January 2010: An exceptional feature?. *Limnology and Oceanography*, 59(1), 195-210.
- Schmoker, C., Hernández-León, S., & Calbet, A. (2013). Microzooplankton grazing in the oceans: impacts, data variability, knowledge gaps and future directions. *Journal of Plankton Research*, 35(4), 691-706.
- Scott, F. J., & Marchant, H.J. (2005). Antarctic marine protists. Australian Biological Resources Study, Canberra.
- Seers, Blake (2019). clifro: Easily Download and Visualise Climate Data from CliFlo (R package version 3.2-2).
- Sherr, B. F., Sherr, E. B., & Hopkinson, C. S. (1988). Trophic interactions within pelagic microbial communities: indications of feedback regulation of carbon flow. *Hydrobiologia*, 159(1), 19-26.
- Sieburth, J. M., Smetacek, V., & Lenz, J. (1978). Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions 1. *Limnology and Oceanography*, 23(6), 1256-1263.
- Simonsen, R. (1974). The diatom plankton of the Indian Ocean Expedition of RV "Meteor", 1964–1965. Borntraeger, Berlin.
- Sommer, U., Adrian, R., De Senerpont Domis, L., Elser, J. J., Gaedke, U., Ibelings, B., ... & Van Donk, E. (2012). Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 429-448.
- Smith, W. O., & Nelson, D. M. (1985). Phytoplankton bloom produced by a receding ice edge in the Ross Sea: spatial coherence with the density field. *Science*, 227(4683), 163-166.
- Smith Jr, W. O., Baumann, M. E., Wilson, D. L., & Aletsee, L. (1987). Phytoplankton biomass and productivity in the marginal ice zone of the Fram Strait during summer 1984. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 92(C7), 6777-6786.
- Smith Jr, W. O., Marra, J., Hiscock, M. R., & Barber, R. T. (2000). The seasonal cycle of phytoplankton biomass and primary productivity in the Ross Sea, Antarctica. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 47(15-16), 3119-3140.
- Spinelli, M. L., Franzosi, C., Salinas, H. O., Capitano, F. L., & Alder, V. A. (2018). Appendicularians and copepods from Scotia Bay (Laurie island, South Orkney, Antarctica): fluctuations in community structure and diversity in two contrasting, consecutive summers. *Polar Biology*, 41(4), 663-678.

- Stammerjohn, S. E., Martinson, D. G., Smith, R. C., Yuan, X., & Rind, D. (2008). Trends in Antarctic annual sea ice retreat and advance and their relation to El Niño–Southern Oscillation and Southern Annular Mode variability. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *113*(C3).
- Stibor, H., Vadstein, O., Diehl, S., Gelzleichter, A., Hansen, T., Hantzsche, F., ... & Roederer, W. (2004). Copepods act as a switch between alternative trophic cascades in marine pelagic food webs. *Ecology Letters*, *7*(4), 321-328.
- Stukel, M. R., Landry, M. R., Benitez-Nelson, C. R., & Goericke, R. (2011). Trophic cycling and carbon export relationships in the California Current Ecosystem. *Limnology and Oceanography*, *56*(5), 1866-1878.
- Sun, J., & Liu, D. (2003). Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, *25*(11), 1331-1346.
- Thackeray, S. J. (2012). Mismatch revisited: what is trophic mismatching from the perspective of the plankton?. *Journal of Plankton Research*, *34*(12), 1001-1010.
- Thibodeau, P. S., Steinberg, D. K., McBride, C. E., Conroy, J. A., Keul, N., & Ducklow, H. W. (2020). Long-term observations of pteropod phenology along the Western Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, *166*, 103363.
- Todd, C. D., Laverack, M. S., & Boxshall, G. A. (2009). *Coastal Marine Zooplankton: A Practical Manual for Students*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tomas, C. R. (1997). *Identifying marine phytoplankton*. Elsevier, San Diego.
- Trathan, P. N., & Grant, S. M. (2020). The South Orkney Islands Southern Shelf Marine Protected Area: Towards the establishment of marine spatial protection within international waters in the Southern Ocean. En: Humphreys, J., & Clark, R. (Eds) *Marine Protected Areas*. Elsevier, Ebook, pp 67-98.
- Trefault, N., De la Iglesia, R., Moreno-Pino, M., Lopes dos Santos, A., Gérikas Ribeiro, C., Parada-Pozo, G., ... & Vaultot, D. (2021). Annual phytoplankton dynamics in coastal waters from Fildes Bay, Western Antarctic Peninsula. *Scientific Reports*, *11*(1), 1-16.
- Tréguer, P., Bowler, C., Moriceau, B., Dutkiewicz, S., Gehlen, M., Aumont, O., ... & Pondaven, P. (2018). Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nature Geoscience*, *11*(1), 27-37.
- Trifoglio, N. L., Salinas, H. F. O., Franzosi, C. A., & Alder, V. A. (2022). Annual cycle of phytoplankton, protozoa and diatom species from Scotia Bay (South Orkney Islands, Antarctica): Community structure prior to, during and after an anomalously low sea ice year. *Progress in Oceanography*, *204*, 102807.
- Tsujimoto, M., Takahashi, K. T., Hirawake, T., & Fukuchi, M. (2006). Unusual abundance of appendicularians in the seasonal ice zone (140 E) of the Southern Ocean.
- Turner, J., Lu, H., King, J., Marshall, G. J., Phillips, T., Bannister, D., & Colwell, S. (2021). Extreme temperatures in the Antarctic. *Journal of Climate*, *34*(7), 2653-2668.
- Umani, S. F., Monti, M., Bergamasco, A., Cabrini, M., De Vittor, C., Burba, N., & Del Negro, P. (2005). Plankton community structure and dynamics versus physical structure from Terra Nova Bay to Ross Ice Shelf (Antarctica). *Journal of Marine Systems*, *55*(1-2), 31-46.

- Utermöhl, H. (1958). Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik: mit 1 Tabelle und 15 abbildungen im Text und auf 1 Tafel. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Mitteilungen*, 9(1), 1-38.
- Uye, S. I. (1982). Length-weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. *Journal of the Oceanographical Society of Japan*, 38(3), 149-158.
- Van de Broeke, M. (2007). Climate Oscillations. En: Riffenburgh, B. (Ed) *Encyclopedia of the Antarctic* (Vol 1). Routledge, New York, pp 261-263.
- Van Leeuwe, M. A., Webb, A. L., Venables, H. J., Visser, R. J., Meredith, M. P., Elzenga, J. T. M., & Stefels, J. (2020). Annual patterns in phytoplankton phenology in Antarctic coastal waters explained by environmental drivers. *Limnology and Oceanography*, 9999, 1-18.
- Venables, H. J., Clarke, A., & Meredith, M. P. (2013). Wintertime controls on summer stratification and productivity at the western Antarctic Peninsula. *Limnology and Oceanography*, 58(3), 1035-1047.
- Verfaillie, D., Pelletier, C., Goosse, H., Jourdain, N. C., Bull, C. Y., Dalaiden, Q., ... & Wille, J. D. (2022). The circum-Antarctic ice-shelves respond to a more positive Southern Annular Mode with regionally varied melting. *Communications Earth & Environment*, 3(1), 139.
- Verity, P. G., & Lagdon, C. (1984). Relationships between lorica volume, carbon, nitrogen, and ATP content of tintinnids in Narragansett Bay. *Journal of Plankton Research*, 6(5), 859-868.
- Visser, M. E., & Both, C. (2005). Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1581), 2561-2569.
- Wasik, A., & Mikolajczyk, E. (1994). Annual cycle of tintinnids in Admiralty Bay with an emphasis on seasonal variability in *Cymatocylis affinis/convallaria* lorica morphology. *Journal of Plankton Research*, 16(1), 1-8.
- Wasiłowska, A., Koczyńska, E. E., & Rzepecki, M. (2015). Temporal and spatial variation of phytoplankton in Admiralty Bay, South Shetlands: the dynamics of summer blooms shown by pigment and light microscopy analysis. *Polar Biology*, 38(8), 1249-1265.
- Wasiłowska, A., Tatur, A., & Rzepecki, M. (2022). Massive diatom bloom initiated by high winter sea ice in Admiralty Bay (King George Island, South Shetlands) in relation to nutrient concentrations in the water column during the 2009/2010 summer. *Journal of Marine Systems*, 226, 103667.
- Wetzel, R. G. (2001). Protists: key ecosystem regulators. *BioScience*, 51(12), 997-997.
- Whitaker, T. M. (1982). Primary production of phytoplankton off Signy Island, South Orkneys, the Antarctic. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 214(1195), 169-189.
- Yang, E. J., Lee, Y., & Lee, S. (2019). Trophic interactions of micro-and mesozooplankton in the Amundsen Sea polynya and adjacent sea ice zone during austral late summer. *Progress in Oceanography*, 174, 117-130.
- Yang, G., Atkinson, A., Pakhomov, E. A., Hill, S. L., & Racault, M. F. (2022). Massive circumpolar biomass of Southern Ocean zooplankton: Implications for food web

- structure, carbon export, and marine spatial planning. *Limnology and Oceanography*, 67(11), 2516-2530.
- Zapata, M., & Garrido, J. L. (1999). La diversidad pigmentaria del fitoplancton marino: Implicaciones ecológicas. En: López, C. H. & Alonso, J. A. (Eds) Biotecnología y aplicaciones de microorganismos pigmentados. Universidade da Coruña, España, pp 75-94.
- Zazulie, N., Rusticucci, M., & Solomon, S. (2010). Changes in climate at high southern latitudes: A unique daily record at Orcadas spanning 1903–2008. *Journal of Climate*, 23(1), 189-196.
- Zhang, Z., Hofmann, E. E., Dinniman, M. S., Reiss, C., Smith Jr, W. O., & Zhou, M. (2020). Linkage of the physical environments in the northern Antarctic Peninsula region to the Southern Annular Mode and the implications for the phytoplankton production. *Progress in Oceanography*, 188, 102416.
- Zubkov, M. V., & Tarran, G. A. (2008). High bacterivory by the smallest phytoplankton in the North Atlantic Ocean. *Nature*, 455(7210), 224-226.

APÉNDICES

Apéndice I

Tabla 1 Estudios centrados en la escala temporal sobre clorofila y plancton (protistas y zooplancton) de ecosistemas marinos costeros de Antártida. D: densidad. B: biomasa. PAR: radiación fotosintéticamente activa. T: Temperatura, Prof: profundidad. Zoo: zooplancton. Fito: fitoplancton. Ref: referencia.

ISLA 25 DE MAYO. SHETLAND DEL SUR. NOR-OESTE DE LA PENÍNSULA ANTÁRTICA Bahía Guardia Nacional (bahía Fildes/bahía Maxwell)					
Base antártica (país) (# años: fecha)	Bahía/ Caleta	Método muestreo/p rof.	Variables biológicas (método)	Variables físicas	Ref.
Profesor JULIO ESCUDERO (Chile) (1 año: 2014-15)	Bahía Guardia Nacional	Botella/ 5m	Clorofila-<i>a</i> (flurómetro); D: piceocariotas, nanoeucariotas, criptofitas (citometría de flujo)	T mar, salinidad, PAR, nutrientes	Trefault et al. 2021
CARLINI (Argentina) (1 año: 2010-11)	Bahía Guardia Nacional / Caleta Potter	Red 20 y 200 mm S1: 5 y 20m; S2: 10 y 30m	Clorofila-<i>a</i> (espectrofotómetro) D (Utermöhl) y B (volumen, conversión a carbono) del microzooplancton ; D (lupa) y B (relación peso seco/húmedo o ecuaciones carbono) del mesozoplancton; D y B de especies	T mar y aire, velocidad del viento, salinidad, turbidez	Garcia et al. 2020
KING SEJONG (Korea) (12 años: 1996 y 1998-2008)	Bahía Guardia Nacional / Caleta Marian	¿?/ 0,5m	Clorofila-<i>a</i> (espectrofotómetro) D y biovolumen (filtros montados en portaobjetos con metacrilato de 2-hidroxipropilo, HPMA)	T mar, salinidad	Lee et al. 2015
CARLINI (Argentina) (19 años: 1991-2009)	Bahía Guardia Nacional / Caleta Potter	Botella/0, 5, 10, 20, 30m	Clorofila-<i>a</i> (espectrofotómetro)	T mar y aire, salinidad, cobertura del hielo marino (satelital)	Schloss et al. 2012
CARLINI (Argentina) (2 años: 2002-03)	Bahía Guardia Nacional / Caleta Potter	Red 80 y 200 mm /5m	D: (lupa) y B: mesozoplancton (analizador Carlo Elba)	Sin datos	Fuentes et al. 2008
KING SEJONG (Korea) (1 año: 1996)	Bahía Guardia Nacional / Caleta Marian	Botella/ 0,5m	Clorofila-<i>a</i> fraccionada (espectrofotómetro); D y B: nanoflagelados autótrofos y diatomeas (filtros montados en portaobjetos con metacrilato de 2-hidroxipropilo, HPMA) especies de diatomeas	T mar y aire, salinidad, nutrientes, velocidad del viento	Kang et al. 2002
ARCTOWSKI (Polonia) (1 año: 1990-91)	Bahía del Almirantazgo	Red 50 µm / 50m-sup.	D: especies de tintínidos (microscopio invertido)	Sin datos	Wasik & Mikolajczyk 1994
ARCTOWSKI (Polonia) (6 años: 1996-98, 2003-05)	Bahía del Almirantazgo	Balde/Costa : 1m, centro bahía, 4m	D: diatomeas, dinoflagelados, criptofitas, prasinofitas, primnesiofitas, picoplancton; especies de diatomeas y dinoflagelados (microscopio invertido)	Velocidad del viento, presión atmosférica	Kopczyńska 2008

Tabla 1 Continuación.

CENTRO-OESTE DE PENÍNSULA ANTÁRTICA					
Base antártica (país) (# años: fecha)	Bahía/ Caleta	Método colecta/ prof.	Variables biológicas (método)	Variables físicas	Ref.
PALMER (US) (28 años:1991-2018, clorofila) (2 años: 2017-2018, zoo.). (23 años: 1992-2014, fito.)	Isla Anvers	Botella y arrastre oblicuo de redes (200 y 700 µm). 0-50 m	Clorofila-a (extracción). D y B fitoplancton (CHEMTAX). D y B Zooplancton (conversión de biovolumen a carbono)	T mar, profundidad de la capa de mezcla, nutrientes	Cimino et al. 2023
ROTHERA (Reino Unido) (5 años: 2012-2017)	Bahía Margarita-Caleta Mandisovi/bahía a Ryder	Botella/5, 15, 25 y 40m, invierno: solo 15m	Clorofila-a fraccionada (pigmentos). D y B fitoplancton : diatomeas, dinoflagelados, criptofitas, haptofitas, prasinofitas, clorofitas (CHEMTAX). Densidad de especies (Utermöhl)	T mar, salinidad, PAR, profundidad de la capa de mezcla, cobertura de hielo marino, nutrientes	van Leeuwe et al. 2020
ROTHERA (Reino Unido) (15 años: 1997-2012)	Bahía Margarita-Caleta Mandisovi/bahía a Ryder	Botella/15 m	Clorofila-a fraccionada (CHEMTAX). D y B fitoplancton : diatomeas, dinoflagelados, criptofitas, haptofitas, prasinofitas, clorofitas (CHEMTAX)	T mar, profundidad de la capa de mezcla, hielo fijo	Rozema et al. 2017
ROTHERA (Reino Unido) (8 años: 1997-2006)	Bahía Margarita-Caleta Mandisovi/bahía a Ryder	Botella/15 m	Clorofila-a fraccionada (fluorómetro)	T mar, nutrientes, salinidad, PAR, profundidad de la capa de mezcla, hielo fijo	Clarke et al. 2008
CENTRO-OESTE DE PENÍNSULA ANTÁRTICA e ISLA 25 DE MAYO					
CARLINI, AR (25 años: 1992-2016)	Caleta Potter, costa próxima a la base Palmer,	Botella/ Carlini: 5m,	Clorofila (Carlini y Palmer) Fluorescencia (Rothera)	No consideran variables físicas locales	Kim et al. 2018
PALMER, US (25 años: 1992-2016)	Caleta Mandisovi/bahía a Ryder	Palmer y Rothera 6m			
ROTHERA, UK (19 años: 1998-2016)					

Apéndice II

Tabla 1 Resumen del total de muestras cuali-cuantitativas de plancton recolectadas en bahía Scotia y medición de variables ambientales. S: sitio. Prof: profundidad de colecta (m). Frac: clorofila fraccionada. Tot: clorofila total. Nut: nutrientes. TS: temperatura superficial. TM: temperatura en la profundidad de muestreo, Sec: disco de Secchi. Inv: muestra para protistas (microscopio invertido). Fl: muestra para nanoflagelados (fluorescencia). Lar: muestra para larvas (filtrada por tamiz de 18 μm). Zoo=muestra para zooplancton y tamaño de poro de la red (μm).

S	Fecha	Hora	Prof	Frac	Tot	Nut	TS	TM	Sec	Inv	Fl	Lar	Zoo
S4	23/4/2015	9:30	5	x			x		x	x			
S4	28/7/2015	10:30	5	x		x	x		x	x			
S4	19/10/2015	10:00	5	x		x	x		x	x			
S4	17/11/2015	10:00	5	x		x	x		x	x			
S3	10/2/2016	11:00	5	x		x		x	x	x	x	x	100
S4	10/2/2016	10:30	5	x		x		x	x	x	x	x	100
S8	10/2/2016	10:30	5	x		x		x	x	x	x	x	100
S3	1/3/2016	11:30	0		x		x	x		x			
S3	1/3/2016	11:30	5	x		x	x	x	x	x	x	x*	100
S3	1/3/2016	11:30	10		x		x	x		x			
S3	1/3/2016	11:30	15		x		x	x		x			
S4	1/3/2016	12:30	0		x		x	x		x			
S4	1/3/2016	12:30	5	x		x	x	x	x	x	x	x*	100
S4	1/3/2016	12:30	10		x		x	x		x			
S4	1/3/2016	12:30	15		x		x	x		x			
S8	1/3/2016	10:30	0		x		x	x		x			
S8	1/3/2016	10:30	5	x		x	x	x	x	x	x	x*	100
S8	1/3/2016	10:30	10		x		x	x		x			
S8	1/3/2016	10:30	15		x		x	x		x			
S4	26/4/2016	12:00	5	x		x	x		x	x	x	x	100
S4	27/5/2016	10:30	5	x		x	x		x	x	x	x	100
S4	28/6/2016	15:00	0,5	x		x	x			x	x		
S4	28/6/2016	15:00	5	x		x	x		x	x	x	x	100
S4	27/7/2016	10:30	0,5	x		x	x			x	x		
S4	27/7/2016	10:30	5	x		x	x		x	x	x	x	100
S4	26/8/2016	10:30	0,5	x		x	x			x	x		
S4	26/8/2016	10:30	5	x		x	x		x	x	x	x	100
S4	22/9/2016	10:00	0,5	x		x	x			x	x		
S4	22/9/2016	10:00	5	x		x	x		x	x	x	x	100
S4	7/10/2016	15:30	0							x			
S4	14/10/2016	14:00	0							x			
S4	24/10/2016	13:15	0							x			
S8	24/10/2016	13:10	0							x			
S4	18/11/2016	9:30	5	x		x	x		x	x	x	x	100
S4	23/11/2016	13:00	0							x			
S8	23/11/2016	12:55	0							x			
S4	7/12/2016	13:30	0							x			
S8	7/12/2016	13:20	0							x			
S4	14/12/2016	12:35	0							x			
S8	14/12/2016	12:30	0							x			

Tabla 1 Continuación.

S	Fecha	Hora	Prof	Frac	Tot	Nut	TS	TM	Sec	Inv	Fl	Lar	Zoo
S8	3/1/2017	13:00	0							x			
S4	5/1/2017	9:30	5	x		x	x		x	x	x	x	100
S4	7/2/2017	14:20	0		x	x	x	x	x	x			
S4	11/3/2017	15:54	0		x	x	x	x	x	x			
S4	3/4/2017	15:50	0		x	x	x	x	x	x			
S4	11/5/2017	12:30	0		x	x	x	x	x	x			
S4	19/6/2017	12:30	0		x	x	x	x	x	x			
S4	13/7/2017	13:30	0		x	x	x	x	x	x			
S4	5/8/2017	12:15	0		x	x	x	x	x	x			
S4	8/9/2017	12:45	0		x	x	x	x	x	x			
S4	12/10/2017	11:40	0		x	x	x	x	x	x			
S4	12/11/2017	14:00	0		x	x	x	x	x	x			
S4	26/1/2018	9:06	5	x		x	x	x	x	x	x	x	200
S4	26/1/2018	9:06	15	x		x	x	x		x	x	x	
S4	3/2/2018	10:35	5	x		x	x	x	x	x	x	x	200
S4	3/2/2018	10:35	14	x		x	x	x		x	x	x	
S4	9/2/2018	10:15	5	x		x	x	x	x	x	x	x	200
S4	20/2/2018	8:57	5	x		x	x	x	x	x	x	x	200
S4	20/2/2018	8:57	14	x		x	x	x		x	x	x	
S4	6/3/2018	9:29	5	x		x	x	x	x	x	x	x	200
S4	6/3/2018	9:29	15	x		x	x	x		x	x	x	
S4	13/4/2018	9:10	5	x		x	x	x	x	x			
S4	10/5/2018	9:36	5	x		x	x	x	x	x			
S4	1/8/2018	11:30	5	x		x	x	x	x	x			
S4	15/8/2018	11:00	5	x		x	x	x	x	x			
S4	3/11/2018	10:09	5	x		x	x	x	x	x			
S4	12/12/2018	9:15	5	x		x	x	x	x	x			
S4	9/1/2019	10:45	5	x		x	x	x	x	x	x	x	200
S4	22/1/2019	10:10	5	x		x	x	x	x	x	x	x	200
S4	6/2/2019	10:56	5	x		x	x	x	x	x	x	x	200
S4	18/3/2019	10:44	5	x		x	x	x	x	x			
S4	23/4/2019	14:00	5	x		x	x	x	x	x			
S4	4/6/2019	10:57	5	x		x	x	x	x	x			
S4	6/7/2019	11:30	5	x		x	x	x	x	x			
S4	9/8/2019	12:45	5	x		x	x	x	x	x			
S4	6/9/2019	10:40	5	x		x	x	x	x	x			
S4	12/10/2019	12:40	5	x		x	x	x	x	x			
S4	26/12/2019	14:53	5	x		x	x	x	x	x			
S4	4/1/2020	10:40	5	x		x	x	x	x	x			
S4	23/1/2020	10:30	5	x		x	x	x	x	x	x	x	200
S4	21/2/2020	8:48	5	x		x	x	x	x	x		x	200
S4	30/3/2020	9:22	5	x		x	x	x	x	x		x	200

Tabla 2 Fechas de los muestreos realizados con una frecuencia mensual en el sitio fijo S4 durante el ciclo 2016-2017. Completo (C): implica muestreos a 5 m para análisis cuali-cuantitativo de organismos unicelulares, larvas, clorofila, nutrientes y zooplancton. Parcial (P): similar al muestreo completo, pero sin muestras de nanoflagelados y zooplancton. Adicional (A): muestreos a 0 m para análisis de organismos unicelulares.

Año Mes	2016														2017				
	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A				
Día	10	1	26	27	28	27	26	22	7	14	24	18	23	7	14	5	7	11	3
Tipo de muestreo	C	C	C	C	C	C	C	C	A	A	A	C	A	A	A	C	P	P	P

Tabla 3 Muestras utilizadas para evaluar la variabilidad espacial del plancton. Los datos del disco de Secchi y del zooplancton, por no responder a una profundidad específica, se señalan en la profundidad de 5 m. S: sitio. Prof: profundidad de colecta (m). Frac: clorofila fraccionada. Tot: clorofila total. Nut: nutrientes. TS: temperatura superficial. TM: temperatura en profundidad de muestreo, Sec: disco de Secchi. Inv: muestra para protistas (microscopio invertido). FI: muestra para nanoflagelados (fluorescencia). Lar: muestra para larvas (filtrada por tamiz de 18 μm). Zoo=muestra para zooplancton y tamaño de poro de la red (μm). *muestra recolectada con red de 18 μm .

S	Fecha	Hora	Prof	Frac	Tot	Nut	TS	TM	Sec	Inv	FI	Lar	Zoo
S3	10/2/2016	11:00	5	x		x		x	x	x	x	x	100
S4	10/2/2016	10:30	5	x		x		x	x	x	x	x	100
S8	10/2/2016	10:30	5	x		x		x	x	x	x	x	100
S3	1/3/2016	11:30	5	x		x	x	x	x	x	x	x*	100
S4	1/3/2016	12:30	5	x		x	x	x	x	x	x	x*	100
S8	1/3/2016	10:30	5	x		x	x	x	x	x	x	x*	100
S4	24/10/2016	13:15	0							x			
S8	24/10/2016	13:10	0							x			
S4	23/11/2016	13:00	0							x			
S8	23/11/2016	12:55	0							x			
S4	7/12/2016	13:30	0							x			
S8	7/12/2016	13:20	0							x			
S4	14/12/2016	12:35	0							x			
S8	14/12/2016	12:30	0							x			

Tabla 4 Meses con datos disponibles de los grupos planctónicos unicelulares destinados al análisis de la densidad y biomasa en la escala temporal interanual (abril 2015 a marzo 2020) en S4. Guión: sin datos.

	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
2015				x	-	-	x	-	-	x	x	
2016		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
2017	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
2018	x	x	x	x	x	-		x	-	-	x	x
2019	x	x	x	x	-	x	x	x	x	x		x
2020	x	x	x									

Tabla 5 Resumen de las muestras de plancton recolectadas en el Sitio 4 y analizadas para los cinco veranos (enero, febrero y marzo). Prof: profundidad de colecta (m). Frac: clorofila fraccionada. Tot: clorofila total. Nut: nutrientes. TS: temperatura superficial. TM: temperatura en profundidad de muestreo. Sec: disco de Secchi. Inv: muestra para protistas (microscopio invertido). Fl: muestra para nanoflagelados (fluorescencia). Lar: muestra para larvas (filtrada por tamiz de 18 μm). Zoo=muestra para zooplancton y tamaño de poro de la red (μm). *Se empleó una muestra tomada con red de 18 μm .

Fecha	Prof	Frac	Tot	Nut	TS	TM	Sec	Inv	Fl	Lar	Zoo
10/2/2016	5	x		x		x	x	x	x	x	100
1/3/2016	5	x		x	x	x	x	x	x	x*	100
5/1/2017	5	x		x	x		x	x	x	x	100
7/2/2017	0		x	x	x	x	x	x			
11/3/2017	0		x	x	x	x	x	x			
26/1/2018	5	x		P	x	x	x	x	x	x	200
3/2/2018	5	x		p	x	x	x	x	x	x	200
9/2/2018	5	x		P	x	x	x	x	x	x	200
20/2/2018	5	x		P	x	x	x	x	x	x	200
6/3/2018	5	x		P	x	x	x	x	x	x	200
9/1/2019	5	x		P	x	x	x	x	x	x	200
22/1/2019	5	x		P	x	x	x	x	x	x	200
6/2/2019	5	x		P	x	x	x	x	x	x	200
23/1/2020	5	x		P	x	x	x	x	x	x	200
21/2/2020	5	x		P	x	x	x	x		x	200
30/3/2020	5	x		P	x	x	x	x		x	200

Tabla 6 Muestras utilizadas para evaluar la distribución vertical de las comunidades planctónicas. S: sitio. Prof: profundidad de colecta (m). Frac: clorofila fraccionada. Tot: clorofila total. Nut: nutrientes. TS: temperatura superficial. TM: temperatura en profundidad de muestreo, Sec: disco de Secchi. Inv: muestra para protistas (microscopio invertido). Fl: muestra para nanoflagelados (fluorescencia). Lar: muestra para larvas (filtrada por tamiz de 18 μm). Zoo=muestra para zooplancton y tamaño de poro de la red (μm). *Se empleó una muestra tomada con red de 18 μm .

S	Fecha	Hora	Prof	Frac	Tot	Nut	TS	TM	Sec	Inv	Fl	Lar	Zoo
S3	1/3/2016	11:30	0		x		x	x		x			
S3	1/3/2016	11:30	5	x		x	x	x	x	x	x	x*	100
S3	1/3/2016	11:30	10		x		x	x		x			
S3	1/3/2016	11:30	15		x		x	x		x			
S4	1/3/2016	12:30	0		x		x	x		x			
S4	1/3/2016	12:30	5	x		x	x	x	x	x	x	x*	100
S4	1/3/2016	12:30	10		x		x	x		x			
S4	1/3/2016	12:30	15		x		x	x		x			
S8	1/3/2016	10:30	0		x		x	x		x			
S8	1/3/2016	10:30	5	x		x	x	x	x	x	x	x*	100
S8	1/3/2016	10:30	10		x		x	x		x			
S8	1/3/2016	10:30	15		x		x	x		x			
S4	28/6/2016	15:00	0,5	x		x	x			x	x		
S4	28/6/2016	15:00	5	x		x	x		x	x	x	x	100
S4	27/7/2016	10:30	0,5	x		x	x			x	x		
S4	27/7/2016	10:30	5	x		x	x		x	x	x	x	100
S4	26/8/2016	10:30	0,5	x		x	x			x	x		
S4	26/8/2016	10:30	5	x		x	x		x	x	x	x	100
S4	22/9/2016	10:00	0,5	x		x	x			x	x		
S4	22/9/2016	10:00	5	x		x	x		x	x	x	x	100
S4	26/1/2018	9:06	5	x		P	x	x	x	x	x	x	200
S4	26/1/2018	9:06	15	x		P	x	x		x	x	x	

Tabla 6 Continuación.

S	Fecha	Hora	Prof	Frac	Tot	Nut	TS	TM	Sec	Inv	Fl	Lar	Zoo
S4	3/2/2018	10:35	5	x		p	x	x	x	x	x	x	200
S4	3/2/2018	10:35	14	x		P	x	x		x	x	x	
S4	20/2/2018	8:57	5	x		P	x	x	x	x	x	x	200
S4	20/2/2018	8:57	14	x		P	x	x		x	x	x	
S4	6/3/2018	9:29	5	x		P	x	x	x	x	x	x	200
S4	6/3/2018	9:29	15	x		P	x	x		x	x	x	

Tabla 7 Factores de conversión aplicados para estimar la biomasa (μgC) de los diferentes grupos de organismos unicelulares a partir del volumen promedio.

Grupo taxonómico	Ecuación	Referencia
Nanoflagelados	$C = \text{volumen}^{0,939} (\mu\text{m}^3) * 0,216 \text{ pgC } \mu\text{m}^{-3}$	Menden-Deuer & Lessard 2000
Diatomeas	$C = \text{volumen}^{0,811} (\mu\text{m}^3) * 0,288 \text{ pgC } \mu\text{m}^{-3}$	
Dinoflagelados	$C = \text{volumen}^{0,819} (\mu\text{m}^3) * 0,76 \text{ pgC } \mu\text{m}^{-3}$	
Ciliados desnudos	$C = \text{volumen} (\mu\text{m}^3) * 0,19 \text{ pgC } \mu\text{m}^{-3}$	Putt & Stoecker 1989
Tintínidos	$C = \text{volumen} (\mu\text{m}^3) * 0,053 \text{ pgC } \mu\text{m}^{-3} + 444,5 \text{ pgC}$	Verity & Langdon 1984
Silicoflagelados	$C = \text{volumen} (\mu\text{m}^3) * 0,11 \text{ pgC } \mu\text{m}^{-3}$	Edler 1979

Tabla 8 Fórmulas empleadas para estimar el peso húmedo (WW), peso seco (DW) y/o carbono (C) de los taxones del zooplancton.

Taxón	Fórmulas	Referencia
Nauplii	$WW (\mu\text{g}) = L * B^2 * 360$; $DW (\mu\text{g}) = 0,225 \text{ de } WW$; $C (\mu\text{gC}) = 0,40 \text{ DW}$ B: ancho (mm), L: largo (mm)	
Copépodos semicilíndricos	$WW (\mu\text{g}) = 0,9 * L * B^2 * 560 * 1,13 \mu\text{g nl}^{-1}$ $DW (\mu\text{g}) = 0,225 \text{ WW}$ $C (\mu\text{gC}) = 0,40 \text{ DW}$ B: 0,5 del ancho (mm); L: largo (mm)	Feller & Warnick 1988, Gradinger et al. 1999, Nozais et al. 2001
Copépodos piriformes	$WW (\mu\text{g}) = 0,9 * L * B^2 * 400 * 1,13 \mu\text{g nl}^{-1}$; $DW (\mu\text{g}) = 0,225 \text{ WW}$ $C (\mu\text{gC}) = 0,40 \text{ DW}$. B: 0,5 del ancho (mm); L: largo (mm)	
Apendicularias	$\text{Log } C (\mu\text{gC}) = 2,455 \mu\text{g } \mu\text{m}^{-1} * \text{log } L - 6,96 \mu\text{g}$ L: largo del tronco (μm)	Jasper et al. 2009
Quetognatos	$\text{Log } C (\mu\text{gC}) = 3,16 \mu\text{g } \text{mm}^{-1} * \text{log } L - 1,29 \mu\text{g}$ L: largo total (mm)	Uye 1982
Anfípodos	$\text{log } DW (\text{mg}) = -2,314 + 2,957 (\text{log } L)$; $C (\text{mgC}) = 0,365 \text{ DW}$ L: largo total (mm)	
Poliquetos	$C (\mu\text{gC}) = L^{1,3848} * 7,5 \mu\text{g } \text{mm}^{-1}$ L: largo total (mm)	Lavaniegos & Ohman 2007
Medusas	$C (\mu\text{gC}) = 1,8885 (L)^{2,619}$ L: alto de la umbrella (mm)	
Ctenóforos	$C (\text{mgC}) = 0,0048 (L)^{1,775}$ L: largo total (mm)	
Larvas de krill	$WW (\text{mg}) = 1,02 * 10^{-3} L^{3,49}$; $DW = 0,216 \text{ WW}$; $C (\text{mgC}) = 0,411 \text{ DW}$ L: largo total (mm)	Daly 1990

Apéndice III

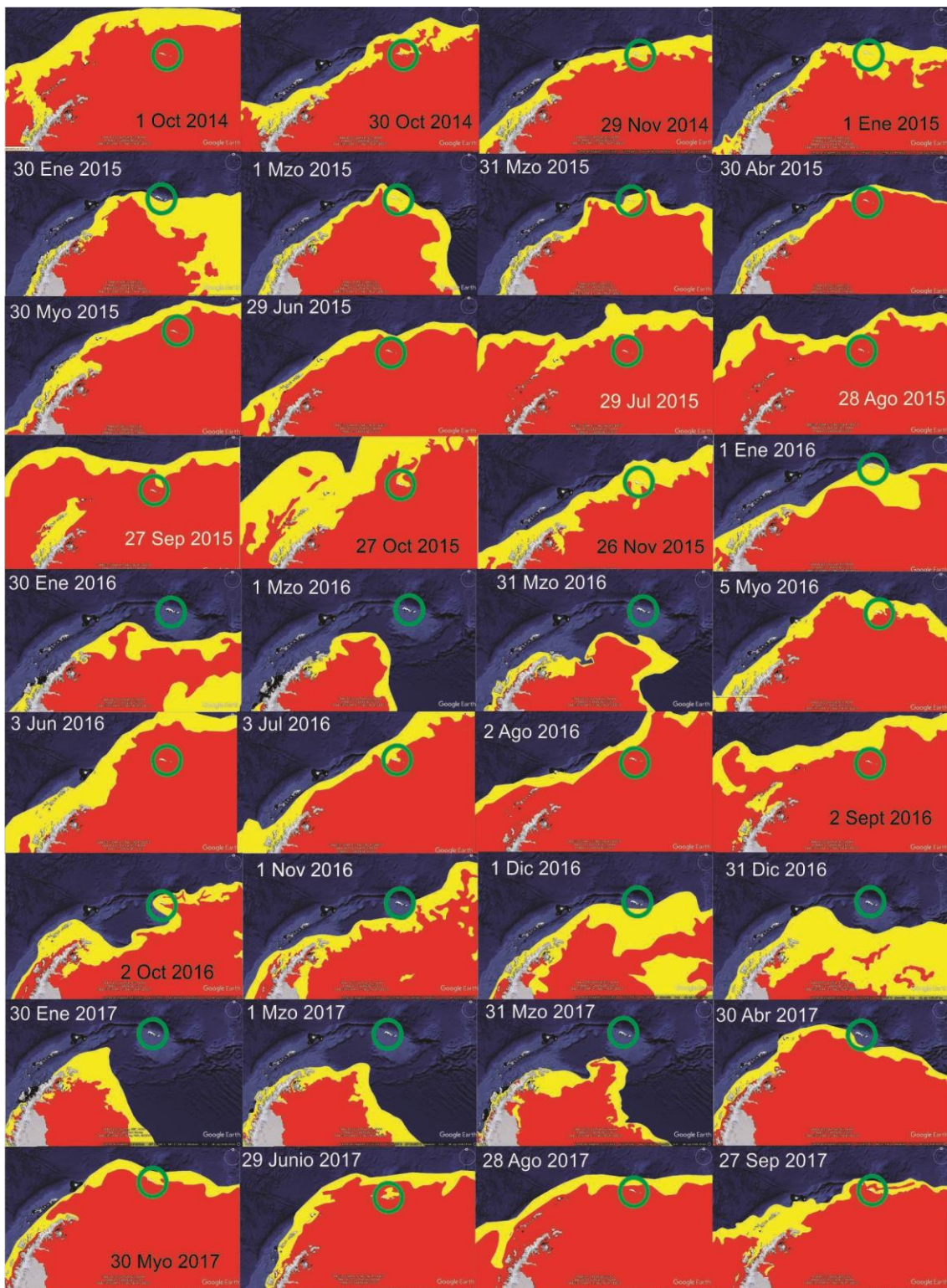


Figura 1 Extensión mensual del hielo marino en los alrededores de las Is. Orcadas del Sur (círculo verde) desde octubre 2014 a marzo 2020. En rojo: se señala el hielo marino consolidado con una concentración de 80-100%. En amarillo: se indica la zona marginal o zona del borde de hielo con una concentración de 10-80%.

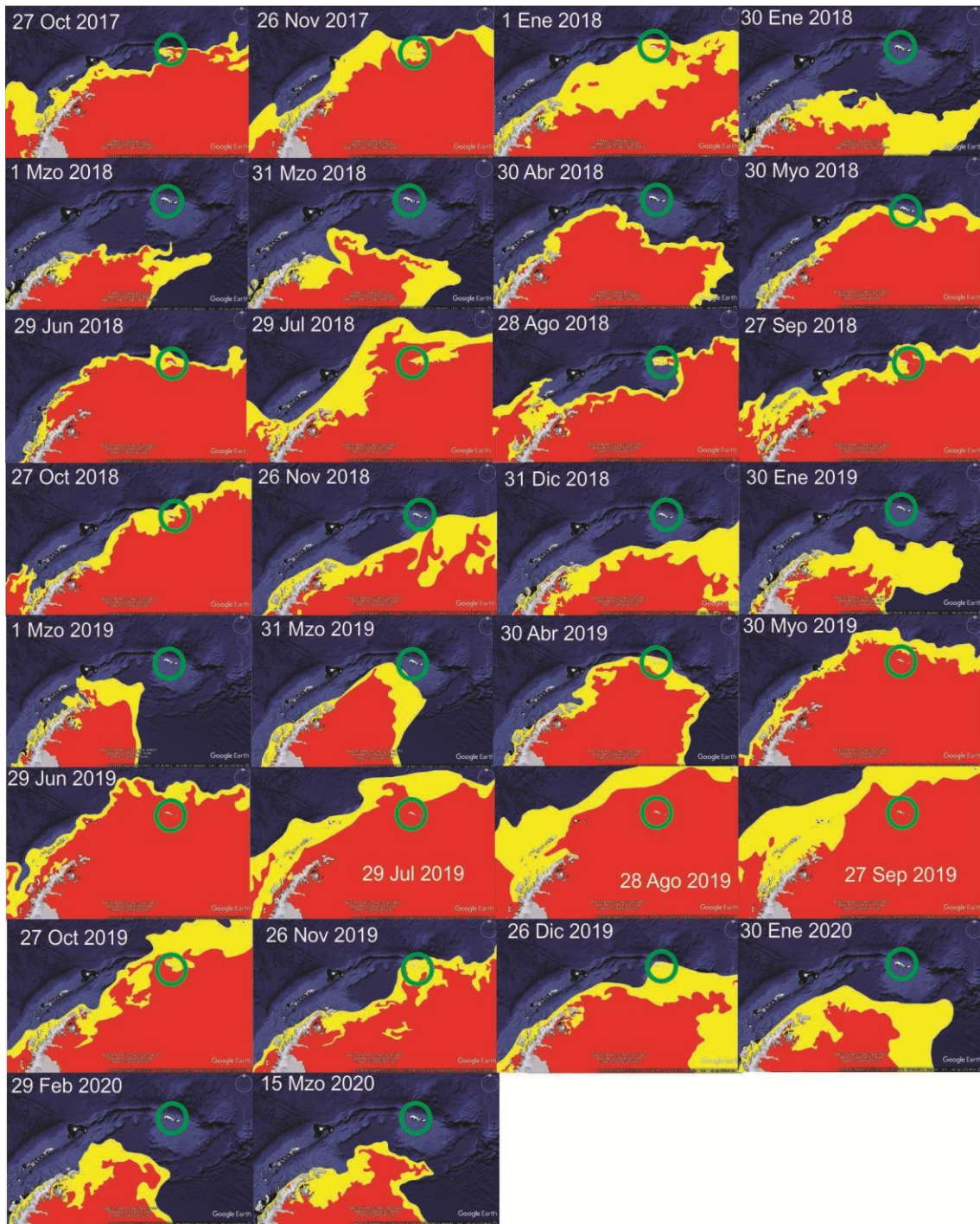


Figura 1 Continuación.