



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Influencia de los témpanos sobre la composición y abundancia fitoplanctónica en aguas abiertas antárticas

Cefarelli, Adrián Oscar

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Vernet, María

Co-dirección: Ferrario, Martha

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2014

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20140424001341>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

INFLUENCIA DE LOS TÉMPANOS SOBRE LA COMPOSICIÓN Y ABUNDANCIA FITOPLANCTÓNICA EN AGUAS ABIERTAS ANTÁRTICAS

TRABAJO DE TESIS PARA OPTAR POR EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES
AÑO 2014

AUTOR: ADRIÁN OSCAR CEFARELLI

DIRECTORES: MARÍA VERNET Y MARTHA FERRARIO



Al niño que fui

*La ciencia será siempre una búsqueda, jamás un descubrimiento real.
Es un viaje, nunca una llegada.*

Karl Popper

AGRADECIMIENTOS

A mi directora de tesis María Vernet, por haberme permitido participar de este ambicioso proyecto de investigación, asegurando mi inclusión en las expediciones antárticas, la toma de muestra, y el acceso a toda la información necesaria. Por el asesoramiento, observaciones y correcciones que realizó sobre esta tesis y sobre las publicaciones derivadas de la misma.

A mi codirectora de tesis Martha Ferrario, por brindarme la posibilidad de trabajar a su lado permitiendo y ayudándome a crecer para acceder finalmente a la investigación. Por participarme en sus proyectos, por transmitirme su interés en el estudio de las diatomeas, por su asesoramiento permanente y por su calidez como persona.

A mi codirectora de becas de la Universidad Nacional de La Plata, Silvia Sala, quien posibilitó mi inserción en la División Ficología del Museo de La Plata, quien se preocupó y ocupó permanentemente de mis situaciones laborales y personales con extrema calidez y afecto.

A mis compañeros de laboratorio de la División Ficología del Museo de La Plata, Gastón Almandoz, José María Guerrero, Anabel Lamaro y Amelia Vouilloud, por brindarme sus consejos, enseñanzas, experiencia y buen compañerismo.

A los integrantes de la División Ficología del Museo de La Plata, Anabella Aguilera, Adrián Atencio, Andrés Boltovskoy, María Gabriela Cano, María Adela Casco, Analía Dos Santos, Ricardo Echenique, Elena Fabro, Sebastián Guarrera, Andrea Lavigne, Soledad Lofeudo, María Elicia Mac Donagh, Eugenia Sar, Laura Scafati, Inés Sunesen, Ernesto Toubes y Andrea Trifiletti, por el tiempo destinado a responder mis innumerables consultas.

A todos los integrantes de las dos expediciones antárticas a bordo del buque rompehielos ARSV Nathaniel B. Palmer. Particularmente a Bruce Robison, Rob Sherlock y Ken Smith, por facilitar las muestras e imágenes tomadas con el ROV. A Alison Murray y Benjamin Twining, por facilitar los datos químicos relacionados a los experimentos de cultivos. A Marcela Charo y Gordon Stephenson, por su ayuda en el análisis e interpretación de los perfiles de CTD. A Diane Chakos, Lindsey Ekern, Alison Kelley y Karie Sines, por su buen compañerismo y ayuda en las tareas de laboratorio. A Debbie Nail Meyer, por facilitar algunas de las fotografías que forman parte de esta tesis.

A Patricia Sarmiento del Servicio de Microscopía Electrónica del Museo de La Plata, por su predisposición para alcanzar las mejores imágenes al MEB.

A Rodrigo Altamirano, Sergio Bramardi, Gabriela Campana y John Jairo Ramírez Restrepo, por su colaboración en el tratamiento estadístico de los datos.

A Ana Silvia Cifuentes de la Torre, por su ayuda en la aplicación e interpretación de los índices de crecimiento microalgal.

A Hernan Isbert Perlender, por su ayuda en la elaboración de los mapas.

A Diana Martínez, por su ayuda en la traducción del resumen.

A la Universidad Nacional de La Plata, por haberme otorgado las becas de Perfeccionamiento y Formación Superior en la Investigación, haciendo posible que me dedicara casi exclusivamente a la realización de esta tesis durante los últimos cuatro años.

A mi sobrina Delfina Cefarelli, por sus permanentes demostraciones de cariño.

Y muy especialmente, agradezco a Oscar Cefarelli y a Norma Cometto por ser mis padres.

ÍNDICE

Resumen en castellano	6
Resumen en inglés (abstract)	9
Capítulo 1: Introducción general	12
Capítulo 2: Materiales y métodos	19
2.1- Diseño general de muestreo, obtención de las muestras y datos de campo	20
2.2- Análisis microscópico cualitativo	23
2.3- Análisis microscópico cuantitativo	24
2.4- Concentración de pigmentos	25
2.5- Concentración de macronutrientes	25
2.6- Análisis estadísticos	26
Capítulo 3: Flora diatomológica	27
3.1- Introducción	28
3.2- Resultados y discusión	29
3.2.1- Análisis de la composición diatomológica asociada a las paredes sumergidas de los témpanos	29
3.2.2- Análisis de la composición diatomológica del plancton-Expedición de otoño	47
3.2.2.1- Diatomeas frecuentes y/o abundantes	49
3.2.2.2- Diatomeas poco frecuentes y/o abundantes	55
3.2.3- Análisis de la composición diatomológica del plancton-Expedición de invierno	57
3.2.3.1- Diatomeas frecuentes y/o abundantes	59

3.2.3.2- Diatomeas poco frecuentes y/o abundantes	62
3.2.4- Descripción taxonómica de particulares especies de diatomeas encontradas en el plancton	65
3.3- Conclusiones	71
Capítulo 4: Abundancia fitoplanctónica	74
4.1- Introducción	75
4.2- Análisis de los datos	77
4.3- Resultados	82
4.3.1- Expedición de otoño	82
4.3.1.1- Parámetros físico-químicos de la columna de agua	82
4.3.1.2- Abundancia y clorofila <i>a</i> fitoplanctónica en la columna de agua	86
4.3.1.3- Distribución del fitoplancton en la columna de agua en relación a las variables ambientales	90
4.3.1.4- Mapeo superficial cercano al témpano. Distribución del fitoplancton en relación a las variables ambientales	93
4.3.2- Expedición de invierno	97
4.3.2.1- Parámetros físico-químicos de la columna de agua	97
4.3.2.2- Abundancia y clorofila <i>a</i> fitoplanctónica en la columna de agua	100
4.3.2.3- Distribución del fitoplancton en la columna de agua en relación a las variables ambientales	102
4.3.2.4- Mapeo superficial cercano a los témpanos	105
4.4- Discusión	107
4.4.1- Efectos de los témpanos sobre las comunidades fitoplanctónicas y las condiciones ambientales	107

4.4.2- Mapeos superficiales	115
4.5- Conclusiones	117
Capítulo 5: Crecimiento del fitoplancton en cultivos enriquecidos con hierro y otros metales traza	119
5.1- Introducción	120
5.2- Análisis de los datos	121
5.3- Resultados	124
5.3.1- Cinética del crecimiento celular	124
5.3.2- Variación en la concentración de clorofila a	128
5.3.3- Variación en la concentración de nutrientes	131
5.3.4- Crecimiento de la comunidad diatomológica	133
5.3.5- Crecimiento de la comunidad del microzooplancton (ciliados)	135
5.4- Discusión	135
5.4.1- Crecimiento fitoplanctónico, aporte y consumo de nutrientes, ante la presencia de un témpano y la adición de micronutrientes	135
5.4.2- Respuesta de la comunidad diatomológica bajo la influencia de un témpano y la adición de micronutrientes	140
5.5- Conclusiones	143
Capítulo 6: Principales aportes de esta tesis doctoral	145
Referencias	148
Anexos	163

RESUMEN

Influencia de los témpanos sobre la composición y abundancia fitoplanctónica en aguas abiertas antárticas

Durante las últimas décadas se ha evidenciado un calentamiento atmosférico regional alrededor de la Península Antártica. Este fenómeno produjo la retracción y desaparición de distintas barreras de hielo a ambos lados de la Península y, en consecuencia, el incremento de grandes témpanos tabulares, principalmente en los mares de Ross y Weddell. Considerando el aumento de estos eventos, en frecuencia y en magnitud, es importante conocer el impacto ecológico que los témpanos pueden infligir sobre los ecosistemas pelágicos adyacentes.

El presente trabajo de tesis doctoral tiene como objetivo analizar la influencia que los témpanos pueden ejercer sobre la composición y abundancia de la comunidad fitoplanctónica en aguas abiertas antárticas durante diferentes estaciones del año. Además, caracterizar taxonómicamente las comunidades diatomológicas vinculadas a los témpanos y, bajo la hipótesis de los témpanos como fuente de nutrientes, evaluar la respuesta del fitoplancton al enriquecimiento con hierro.

El estudio se realizó mediante observaciones, muestreos, mapeos superficiales y experiencias de cultivos microalgales llevados a cabo durante dos expediciones, una en el Mar de Weddell (otoño de 2009) y otra en el Mar de Scotia (invierno de 2008). Las muestras fueron tomadas en superficie y a través de la columna de agua, en áreas diferencialmente afectadas por los témpanos. Asimismo, se examinaron y muestrearon los flancos sumergidos de los témpanos utilizando un vehículo submarino operado a control remoto. La composición y abundancia del fitoplancton, estimada a través de la densidad celular y concentración de clorofila *a*, se estudió en relación a las variables ambientales (temperatura, salinidad, nutrientes). El análisis en laboratorio comprendió la determinación y cuantificación de los organismos planctónicos usando microscopía óptica y electrónica de barrido.

En ambas estaciones del año la comunidad fitoplanctónica estuvo dominada por las fracciones del pico y nanoplancton, confirmando la preponderancia de las mismas en aguas oceánicas y bajo condiciones ambientales menos óptimas que las de verano. Durante el otoño, las diatomeas, ampliamente representadas por *Fragilariopsis nana*, dominaron numéricamente la capa de mezcla de la columna de agua. Durante el invierno, por el contrario, pequeños organismos fitoflagelados/cocales taxonómicamente no identificados, dominaron la totalidad de la columna de agua.

Los efectos impartidos por los témpanos estuvieron modulados por las variaciones estacionales, las características fisicoquímicas de la columna de agua y el tamaño propio de

cada témpano. En otoño, en aguas aledañas a un témpano de grandes dimensiones, se evidenció un efecto negativo sobre la comunidad fitoplanctónica, reflejado en menores niveles de clorofila *a* total y atribuido básicamente a condiciones más bajas de temperatura y a la dilución producto del deshielo. Además, la presencia del témpano modificó la estructura del fitoplancton alterando la contribución porcentual de los distintos grupos algales. En invierno los resultados fueron diferentes, un témpano de grandes dimensiones benefició el desarrollo de la comunidad fitoplanctónica aledaña, produciendo una mayor estabilidad de la columna de agua entre superficie y los 50 m de profundidad.

A través de mapeos superficiales y confirmando previos estudios, se evidenciaron temperaturas y salinidades más bajas en torno a los témpanos y la permanencia del cambio de estas propiedades durante al menos nueve días. Además, este trabajo aportó evidencias sobre cambios en la estructura del fitoplancton tras el desplazamiento de uno de los témpanos. Por otra parte, un témpano de medianas dimensiones, no pareció alterar las propiedades físicas del agua de superficie.

Sobre las paredes sumergidas de los témpanos de otoño, se encontraron comunidades de diatomeas que constituyen una fuente de producción primaria nueva para la ciencia. *Thalassioneis signyensis*, *Synedropsis lata* var. *angustata*, *S. recta* y *Attheya gaussii* fueron las especies más conspicuas de estas comunidades, dándose a conocer nuevos caracteres diagnósticos para cada uno de los taxa. Adicionalmente, en este trabajo se discute sobre la terminología apropiada para usar en relación a estos organismos.

A través del análisis de muestras tomadas en aguas aledañas a los témpanos, se confirmó la importancia del género *Fragilariopsis* en el fitoplancton antártico, considerándolo uno de los taxa de diatomeas más representativos en términos de distribución y abundancia. El análisis realizado con microscopía electrónica de barrido corroboró la estrecha similitud morfológica existente entre *F. nana* y *F. cylindrus*, la primera de ellas tipificada recientemente a partir de *F. cylindrus*. Además, se considera la posibilidad de que ejemplares previamente identificados como *F. cylindrus* correspondan a cualquiera de estas dos entidades. Por lo tanto, especies diferentes podrían ser dominantes o codominantes en aguas antárticas.

Con respecto a *Fragilariopsis*, se propone además transferir *Nitzschia barbieri* al género *Fragilariopsis*, así como justificar debidamente la transferencia ya realizada de *N. peragallii*.

Las especies *Biddulphia alternans* y *Coscinodiscus concinnus* son citadas por primera vez para aguas antárticas. Taxa de diatomeas poco comunes en el plancton, aunque con baja frecuencia, ocurrieron en aguas influenciadas por los témpanos: *B. alternans*, *Delphineis minutissima*, *Licmophora gracilis*, *Luticola cohnii*, *Pinnularia quadratarea*, *Psammodictyon*

panduriforme var. *minor*, *Pseudogomphonema kamtschaticum*, *Rhaphoneis amphiceros*, *Synedropsis recta*, *Thalassioneis signyensis*, *Cocconeis* sp., *Opephora* sp., *Pinnularia* sp. y *Plagiogramma* sp. Por lo tanto, se plantea la posibilidad de que exista un tipo de intercambio o transporte de especies entre los distintos ambientes y comunidades australes, considerando a los témpanos como potenciales agentes físicos que realizan transporte de organismos desde su ambiente natural hacia aguas oceánicas.

Tomando en cuenta el posible aporte de nutrientes por parte de los témpanos, con la capacidad de influir positivamente sobre el desarrollo fitoplanctónico, los resultados obtenidos desde experiencias de cultivo no brindaron las evidencias suficientes para sustentar esta hipótesis. No obstante, la adición de hierro ejerció un efecto estimulante, particularmente sobre el crecimiento de las diatomeas. Además, se pudo concluir que las concentraciones naturales de hierro en el área de estudio no fueron limitantes como para afectar el normal desarrollo fitoplanctónico.

ABSTRACT

The influence of icebergs on phytoplankton composition and abundance in Antarctic open waters

Regional warming around the Antarctic Peninsula has been reported during the last decades. This phenomenon has led to the retraction and disappearance of different ice shelves on both sides of the Peninsula and consequently to the increase of large tabular icebergs, mainly in the Ross and Weddell Seas. Taking into account that these events are increasing, in frequency and magnitude, it is important to understand the ecological impact that the icebergs may cause on the adjacent pelagic ecosystems.

The main goals of this thesis are: to analyze the influence that icebergs can have over the composition and abundance of phytoplankton community in Antarctic open waters during different seasons; to characterize taxonomically diatom communities associated to icebergs and to assess the response of phytoplankton to iron enrichment, under the hypothesis of icebergs as a source of iron.

This research has been conducted through sampling, surface mapping and microalgal cultures carried out during two expeditions, one of them in the Weddell Sea (fall 2009) and the other in the Scotia Sea (winter 2008). Samples were taken in surface and through the water column, in areas differentially affected by icebergs. Furthermore, the submerged flanks of the icebergs were examined and sampled with a remotely operated vehicle. Phytoplankton composition and abundance, estimated by cell and chlorophyll *a* concentration, were studied in relation to environmental variables (temperature, salinity, nutrients). The laboratory analysis included identification and quantification of planktonic organisms using light and scanning electron microscopy.

Phytoplankton community was dominated by the pico- and nanoplankton fractions during both seasons, confirming their preponderance in oceanic waters, and under worse environmental conditions than in summer. In fall, diatoms and among them *Fragilariopsis nana* dominated numerically in the mixed layer. In contrast, during winter, small phytoflagellates taxonomically unidentified dominated the complete water column.

The effects caused by the icebergs were modulated by the seasonal variations, the physicochemical characteristics of the water column and the size of each iceberg. During fall, in waters close to a large iceberg, a negative effect was evidenced on phytoplankton community, reflected in lower total chlorophyll *a* levels. It was basically attributed to lower temperature conditions and to dilution by meltwater. In addition, the iceberg's presence modified the structure of phytoplankton altering the contribution of different algal groups. The results were different in winter; a large iceberg benefited the development of the surrounding

phytoplankton community producing greater water column stability between the surface and 50 m depth.

Through surface mapping and confirming previous studies lower water temperatures and salinities were evidenced near icebergs, conditions that persisted for at least nine days. Furthermore, this work provides evidences about changes in the phytoplankton structure after the displacement of one of the icebergs. On the other hand, a smaller iceberg did not seem to alter the physical properties of the surface waters.

Communities of diatoms were found growing on the submerged flanks of icebergs during fall. These algae attached to the icebergs represent a new source of primary production. *Thalassioneis signyensis*, *Synedropsis lata* var. *angustata*, *S. recta* and *Attheya gaussii* were the most conspicuous species in these communities. New diagnostic characters were identified for each of them. Additionally, in this paper we will discuss about the proper terminology to use in relation to these organisms.

By the analysis of phytoplankton samples collected in waters surrounding the icebergs, the present work confirms the importance of the genus *Fragilariopsis* in the Antarctic phytoplankton, considering it one of the most representative diatom taxa, taking into account its distribution and abundance. Taxonomic analysis based on scanning electron microscopy corroborated the close similarity between *F. nana* and *F. cylindrus*, the former recently typified from *F. cylindrus*. We consider the possibility that specimens previously identified as *F. cylindrus* could belong to either species. Therefore two different species could be dominant or co-dominant in Antarctic waters.

With respect to *Fragilariopsis*, this thesis also proposes to properly justify the *Nitzschia peragallii* transference, the *N. barbieri* transference and both to the genus *Fragilariopsis*.

The species *Biddulphia alternans* and *Coscinodiscus concinnus* are mentioned for the first time in Antarctic waters. Low presence of diatom taxa, not common in the plankton, was found in waters under the influence of icebergs: *B. alternans*, *Delphineis minutissima*, *Licmophora gracilis*, *Luticola cohnii*, *Pinnularia quadratarea*, *Psammodictyon panduriforme* var. *minor*, *Pseudogomphonema kamtschaticum*, *Rhaphoneis amphiceros*, *Synedropsis recta*, *Thalassioneis signyensis*, *Cocconeis* sp., *Opephora* sp., *Pinnularia* sp. and *Plagiogramma* sp. Consequently, according to this research, an interchange of diatom species may exist among the different environments and austral communities, icebergs being considered as potential physical agents that transport organisms from their natural habitat to oceanic waters.

Taking into account that icebergs may be a source of nutrients with the ability to affect positively on the phytoplanktonic growth, evidences obtained through culture experiences did

not suffice to confirm this hypothesis. Nevertheless, iron addition had a stimulant effect, particularly over diatom growth. Finally, natural iron concentrations were deemed non-limiting to affect the normal phytoplanktonic development in the studied areas.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL



1- INTRODUCCIÓN GENERAL

El Océano Antártico cubre un área aproximada de 36 millones de km²; rodea al Continente Antártico y a sus barreras de hielo, limitando al norte con un fenómeno oceanográfico denominado Frente Polar, el cual se manifiesta como un abrupto gradiente de temperatura en pocas millas de extensión. Esta configuración, a modo de un extenso y continuo cinturón, entre los 55° y 75° S, es única en el Océano Mundial (Priddle 1990). El movimiento de las aguas alrededor de la Antártida está dominado por la Corriente Circumpolar Antártica (CCA), la cual fluye en sentido horario. Una circulación más compleja sucede cercana al continente, aproximadamente al sur de los 65° S, y comprende a la Corriente Costera Antártica, que fluye en sentido antihorario, y a dos importantes sistemas de giros oceánicos, Giro de Weddell y Giro de Ross, que ocurren en el Mar de Weddell y el Mar de Ross, donde las aguas vuelven a rotar en el sentido de las agujas del reloj (Priddle 1990, Knox 2007). Estos dos mares adquieren su mayor relevancia en los procesos de formación y distribución de importantes masas de agua, las que luego de alcanzar características específicas de temperatura y salinidad participan en la circulación termohalina global, conocida también como cinta transportadora oceánica.

El Mar de Weddell es una extensa bahía que cubre aproximadamente unos 2,8 millones de km²; limita al oeste con la Península Antártica y la Barrera de Hielo Larsen, al este con la Tierra de Coats, y al sur con las Barreras de Hielo Filchner y Ronne. Desde el punto de vista oceanográfico es más adecuado considerar al Mar de Weddell como una celda con régimen de circulación ciclónico pero dinámicamente conectada, debido a que su límite norte (Frente de Weddell) marca la transición entre las aguas del Giro de Weddell y las aguas de la Corriente Circumpolar Antártica (Fahrbach & Beckmann 2001).

Las barreras de hielo comunes en Antártida, principalmente en los mares de Ross y Weddell, son extensas plataformas de hielo de origen glaciar que flotan sobre las aguas costeras, manteniendo vinculación con el terreno. Sus líneas de conexión con la tierra son de gran importancia ya que a través de ellas se exporta al océano la mayor parte del hielo continental (De Angelis & Skvarca 2003). Estas barreras interactúan con el resto de la capa de hielo que yace sobre el continente, con los glaciares que las alimentan y con el agua de mar donde el hielo acaba fusionándose o desprendiéndose en forma de “escombros” o de grandes témpanos (Doake 2001).

Más allá de las diferentes tendencias existentes sobre el incremento o disminución de la capa de hielo continental y de la cobertura de hielo marino en las regiones polares, y en relación a las fluctuaciones climáticas en una amplia gama de escalas temporales y espaciales (Manabe et al. 1992, Zwally et al. 2002, Zwally et al. 2005, Overpeck et al. 2006),

existen fehacientes evidencias de un calentamiento atmosférico regional elevado alrededor de la Península Antártica, puesto de manifiesto durante las últimas décadas (Thompson & Solomon 2002, Vaughan et al. 2001). Este fenómeno ha sido relacionado con la retracción y desaparición de distintas barreras de hielo a ambos lados de la Península (Vaughan & Doake 1996, Rott et al. 1998). Al respecto, la desintegración de los sectores A y B de la Barrera de Hielo Larsen, ubicada sobre la costa oriental de la Península Antártica, fueron los eventos más significativos de los últimos años, ocurriendo el primero de ellos en 1996 y el segundo en 2002 (Skvarca et al. 1998, De Angelis & Skvarca 2003, Domack et al. 2005, Marshall et al. 2006), y coincidiendo ambos eventos con las temperaturas estivales más elevadas registradas hasta la fecha en esa región (Marshall et al. op. cit.). Diferentes mecanismos explican los procesos de ruptura o desintegración de las barreras de hielo. Un incremento de la fusión basal del hielo, causado por mayores temperaturas del agua de mar, provocaría, el adelgazamiento de las barreras, una consiguiente pérdida de masa y, por lo tanto, una mayor propensión a la fracturación (Shepherd et al. 2003, Pritchard et al. 2012). Sin desestimar esta explicación, otros autores (Scambos et al. 2000, Marshall et al. 2006) sugieren que el principal mecanismo que conlleva a la ruptura sería la percolación del agua de fusión superficial a través de grietas existentes sobre las barreras de hielo (propagación de grietas), fenómeno producido también a consecuencia de una mayor temperatura atmosférica.

Por tales motivos, un claro incremento de grandes témpanos tabulares, provenientes de distintas barreras de hielo, ocurre principalmente en los mares de Ross y Weddell (Bindschadler & Rignot 2001, Ballantyne 2002, Long et al. 2002). Los témpanos desprendidos de las Barreras Filchner-Ronne y Larsen sobre el Mar de Weddell, se desplazan entre los 20° y 50° W hacia el norte, a lo largo de un trayecto conocido como “Iceberg Alley”. Por su parte, los témpanos que se liberan al Mar de Ross, desde la Barrera de Hielo Ross, navegan hacia el oeste alrededor del continente impulsados por la Corriente Costera Antártica, recalando muchos de ellos también en el Mar de Weddell (Ballantyne 2002). Estas masas de hielo alcanzan desde unos pocos cientos de metros, a 100 km de longitud, y alrededor de unos 200-300 m de espesor (Knox 2007).

Teniendo en cuenta los frecuentes desprendimientos producidos desde las barreras de hielo antárticas y la evidencia de que estos eventos están *in crescendo*, el conocimiento del impacto ecológico que los témpanos pueden infligir sobre los ecosistemas pelágicos es aún escaso (Jacobs et al. 1979, Arrigo et al. 2002). La mayoría de los estudios sobre témpanos antárticos (ej. Neshyba 1977, Gladstone et al. 2001, Ballantyne 2002, Schodlok et al. 2006, Romanov et al. 2011) analizan principalmente procesos físico-químicos, muchos de ellos modelando la estructura de los bloques de hielo y describiendo su trayectoria a través del

tiempo y el espacio. La sugerencia de que los témpanos podrían aportar hierro al océano, fue señalada por primera vez en inmediaciones del Frente Polar y de la Confluencia Weddell-Scotia (de Baar et al. 1990, de Baar et al. 1995). Los témpanos pueden afectar también las características biológicas de los ecosistemas pelágicos adyacentes; estudios previos han demostrado efectos tanto negativos (Arrigo et al. 2002) como positivos (Smith et al. 2007). De acuerdo con Schwarz & Schodlok (2009), estos efectos podrían depender de las características oceánicas y ecológicas iniciales de las aguas por las que transitan los témpanos, así como de la estructura de cada témpano en particular. Por ejemplo, un témpano cuya quilla atravesara aguas estratificadas con alta concentración celular en superficie, podría producir mezcla por turbulencia diluyendo la densidad celular en una capa de mezcla consecuentemente más profunda. Contrariamente, atravesando una nutriclina y pycnoclina profunda, el mismo témpano también por turbulencia, podría liberar nutrientes hacia aguas superficiales favoreciendo el desarrollo fitoplanctónico en los estratos superiores de la columna de agua. Otro de los factores a considerar es el efecto que genera la fusión del hielo. El agua dulce y menos densa, producto de la fusión a profundidad, generaría un efecto “upwelling” alrededor del témpano acarreando nuevamente nutrientes a la superficie (Neshyba 1977). Lo contrario puede ocurrir con el deshielo superficial, el cual altera la densidad de las aguas menos profundas. En ausencia de fuertes vientos, el agua de fusión formaría una capa estable de baja salinidad, capaz de mantener comunidades planctónicas bajo condiciones lumínicas favorables, dando por resultado un incremento en la biomasa fitoplanctónica de superficie (Schwarz & Schodlok 2009). El efecto neto causado por la presencia de témpanos en el mar, será entonces función del balance entre el crecimiento del fitoplancton y los forzantes físicos, químicos y biológicos dominantes.

La presencia de un témpano de aproximadamente 10.000 km² al suroeste del Mar de Ross, evidenció durante primavera y verano una notable disminución de la concentración de clorofila *a* y producción primaria, afectando la dinámica estacional de la cobertura de hielo marino y restringiendo en consecuencia la entrada de luz (Arrigo et al. 2002). Por el contrario, Smith et al. (2007) reportaron en primavera, al noroeste del Mar de Weddell, una mayor concentración de clorofila *a* en aguas aledañas a dos diferentes témpanos, donde la comunidad fitoplanctónica estuvo dominada por diatomeas de la fracción microplanctónica (> 20 µm). Los autores sugieren que algunos procesos físico-químicos, tales como mezcla o liberación de micronutrientes al océano a través de la fusión del hielo continental, podrían estimular los niveles de producción primaria. Asimismo, durante los meses de mayor desarrollo fitoplanctónico, Schwarz & Schodlok (2009) observaron en aguas de superficie y a través de monitoreos satelitales, un incremento de la concentración de clorofila tras el pasaje de témpanos de mediano tamaño (aproximadamente 1 km de longitud).

Recientemente también se han descubierto comunidades algales sobre los flancos sumergidos de los témpanos. Se trata de diatomeas adheridas a pequeños minerales incrustados en el hielo (Smith et al. 2007, Robison et al. 2011).

La productividad primaria del fitoplancton en el Océano Antártico es espacialmente muy variable y está regida por pulsos estacionales estrechos. En términos generales y en comparación a otras regiones del mundo, las tasas máximas de crecimiento fitoplanctónico resultan escasas a pesar de la alta disponibilidad de nutrientes. Distintos factores han sido propuestos para dar respuesta a esta paradoja: a) la escasez de algunos nutrientes particulares, tales como amonio y hierro, b) las limitaciones físicas, tales como bajos niveles de irradiancia, bajas temperaturas, extensas coberturas de hielo e inestabilidad de la columna de agua por turbulencia, y c) las interacciones biológicas, tales como el pastoreo por parte del zooplancton (El-Sayed & Fryxell 1993, Knox 2007).

La mayor biomasa fitoplanctónica y las tasas más elevadas de producción primaria en el Mar de Weddell han sido reportadas en aguas adyacentes al margen de hielo, sobre aguas costeras o en regiones frontales (Garrison et al. 1987, Estrada & Delgado 1990, Kang & Fryxell 1993, Park et al. 1999). Diatomeas nano y microplanctónicas (2-20 y > 20 μm , respectivamente), así como primnesiofíceas del género *Phaeocystis*, comúnmente se encuentran asociadas a estas áreas productivas (Fryxell 1989, Kang & Fryxell 1993, Cefarelli et al. 2010). Criptofíceas, prasinofíceas y pequeños organismos fitoflagelados no identificados taxonómicamente, son también importantes constituyentes del fitoplancton antártico, y han sido frecuentemente relacionados con condiciones inestables de la columna de agua (Kopczynska 1988, 1992). En tal sentido, nanoflagelados y pequeños dinoflagelados desnudos se han encontrado dominando en aguas abiertas al norte de la Península Antártica, en contraposición a colonias de *Phaeocystis antarctica* y de diatomeas que dominan en áreas cercanas al hielo marginal (Kang et al. 2001).

El hielo marino, originado por el congelamiento de las aguas superficiales del mar, constituye un carácter remarcable del Océano Antártico. Un sinnúmero de investigaciones efectuadas en diferentes zonas marginales al hielo marino, han demostrado los efectos que imprimen los procesos estacionales de avance y retroceso del hielo sobre la estructura de las comunidades planctónicas (Smith & Nelson 1985, Garrison et al. 1987, Park et al. 1999, Garibotti et al. 2005). Básicamente, el derretimiento del hielo disminuye la salinidad y densidad del agua superficial, aumenta su estabilidad, e inocula organismos, detritos y nutrientes al océano, al tiempo que los mantiene bajo condiciones más favorables en los estratos superiores de la columna de agua (El-Sayed & Fryxell 1993, Knox 2007, Taylor et al. 2013); algo parecido a lo sugerido para el agua de deshielo de origen glaciar. Como resultado de estos fenómenos se desarrollan en primavera los mayores “blooms”

fitoplanctónicos antárticos, los cuales pueden extenderse desde 50 a 250 km más allá del borde de hielo. Además, el hielo en sí mismo representa un hábitat para una enorme variedad de organismos (Garrison 1991). En contraposición, las áreas antárticas oceánicas permanentemente libres de hielo estacional, aunque ricas en nutrientes, rara vez presentan floraciones algales, y los procesos turbulentos de mezcla vertical se mantienen activos durante todo el año (Priddle et al. 1994, Knox 2007, Taylor et al. 2013).

Desde 1839 (Hooker 1847) a la actualidad, numerosos trabajos han abordado el estudio del fitoplancton antártico en distintas áreas y bajo diferentes condiciones, no obstante, tal como fuera mencionado anteriormente, sólo en escasos y en su mayoría recientes trabajos se ha estudiado el posible efecto de los témpanos sobre las comunidades planctónicas adyacentes. Asimismo, ninguno de los trabajos conocidos hasta la fecha intentó caracterizar taxonómica y cuantitativamente la composición fitoplanctónica en relación a los témpanos libres del pack de hielo estacional. La proliferación de témpanos en la Antártida durante las últimas décadas demanda respuestas a potenciales efectos sobre el ecosistema pelágico circundante.

Bajo estas premisas, el presente trabajo de tesis doctoral, enmarcado dentro de un proyecto interdisciplinario más amplio, tiene como objetivo general analizar la influencia que los témpanos pueden ejercer sobre la composición y abundancia de la comunidad fitoplanctónica en aguas abiertas antárticas durante dos estaciones del año diferentes, con especial énfasis en el grupo de las diatomeas (Bacillariophyceae). Cabe resaltar la permanente intención de este trabajo de determinar y explicar las posibles relaciones existentes entre las diferentes variables analizadas, de manera que se puedan establecer relaciones causa-efecto entre las mismas. No obstante, tratándose de un tema u objeto de estudio casi desconocido para la ciencia, se reconoce en cierta parte, el carácter exploratorio de esta investigación.

Los objetivos específicos de este estudio son:

- Caracterizar taxonómicamente la flora diatomológica adherida a los flancos sumergidos de los témpanos, así como aquellos taxa más relevantes encontrados en aguas adyacentes.
- Determinar y comparar la composición de la comunidad fitoplanctónica, con especial énfasis en las diatomeas, en cada sitio y estación anual de muestreo.
- Analizar comparativamente la estructura de la comunidad fitoplanctónica en relación a la presencia-ausencia de témpanos, la distancia a los mismos y la época del año.
- Determinar el efecto de los témpanos sobre las propiedades fisicoquímicas de la

columna de agua, considerando el tamaño de los témpanos y la época del año.

- Analizar comparativamente la estructura de la comunidad fitoplanctónica en relación a las propiedades físicas, químicas y biológicas imperantes en cada sitio de muestreo.
- Establecer la importancia del hierro para el fitoplancton antártico a través de experiencias de cultivo, teniendo en cuenta el posible aporte de nutrientes por parte de los témpanos.

CAPÍTULO 2

MATERIALES Y MÉTODOS



2- MATERIALES Y MÉTODOS

2.1- DISEÑO GENERAL DE MUESTREO, OBTENCIÓN DE LAS MUESTRAS Y DATOS DE CAMPO

El presente trabajo de tesis se realizó dentro del marco de un proyecto interdisciplinario denominado “Free-drifting icebergs as proliferating dispersion sites of iron enrichment, organic carbon production and export in the Southern Ocean”, financiado por la National Science Foundation de Estados Unidos, que fue diseñado para estudiar la física, química y biología de las aguas antárticas afectadas por témpanos.

Los datos y muestras a partir de los cuales se desarrolló este trabajo, provienen de dos expediciones antárticas realizadas a bordo del buque rompehielos ARSV Nathaniel B. Palmer, durante invierno de 2008 (7-25 de junio) y otoño de 2009 (10 de marzo - 7 de abril). Por una cuestión práctica, y priorizando la cronología estacional, de ahora en adelante se mencionará y/o describirá en primer lugar la expedición de otoño y luego la de invierno.

El área de estudio comprendió la Cuenca Powell (al noroeste del Mar de Weddell) durante la expedición de otoño, y el Mar de Scotia (al norte de las Islas Orcadas del Sur) durante la expedición de invierno (Fig. 2.1). Allí se seleccionaron témpanos flotantes, libres del pack de hielo estacional y estructuralmente estables, considerando el grado potencial de fragmentación a través de grietas visualmente detectables. El diseño de muestreo contempló analizar básicamente dos campos, uno cercano y otro lejano al témpano elegido. Operacionalmente el campo cercano comprendió la superficie propiamente dicha del témpano y las aguas adyacentes a éste, en un radio no mayor a 1 km de distancia. El área lejana incluyó las aguas presentes a más de 10 km de distancia, asegurando la ausencia de cualquier influencia fisicoquímica por parte de los témpanos.

En otoño, el muestreo giró en torno a un témpano tabular de aproximadamente 35 km de largo y 6 km de ancho, denominado C-18a. Además, se estudió un Sitio de Control, 150 km al este de C-18a, y un sitio poblado de numerosos y pequeños témpanos, denominado Corredor de los Témpanos (Iceberg Alley), ubicado al sur de la Cuenca Powell. En esta última área, un témpano tabular de pequeñas dimensiones, IA-4, fue examinado en detalle. En invierno, los estudios se efectuaron en torno a dos témpanos tabulares, SS1, de medianas dimensiones (4,5 km de largo), y A-43k, de mayor tamaño (38 km de largo y 14 km de ancho).

En cada área se fijaron las estaciones de muestreo, cuya numeración guarda relación con la numeración secuencial de las diversas actividades de investigación desarrolladas desde el comienzo de cada expedición, y es común para los distintos grupos de trabajo que integran el proyecto. Se le agrega además, un prefijo que denota el área de estudio o el nombre del

témpano, y la distancia relativa al mismo (cerca o lejos).

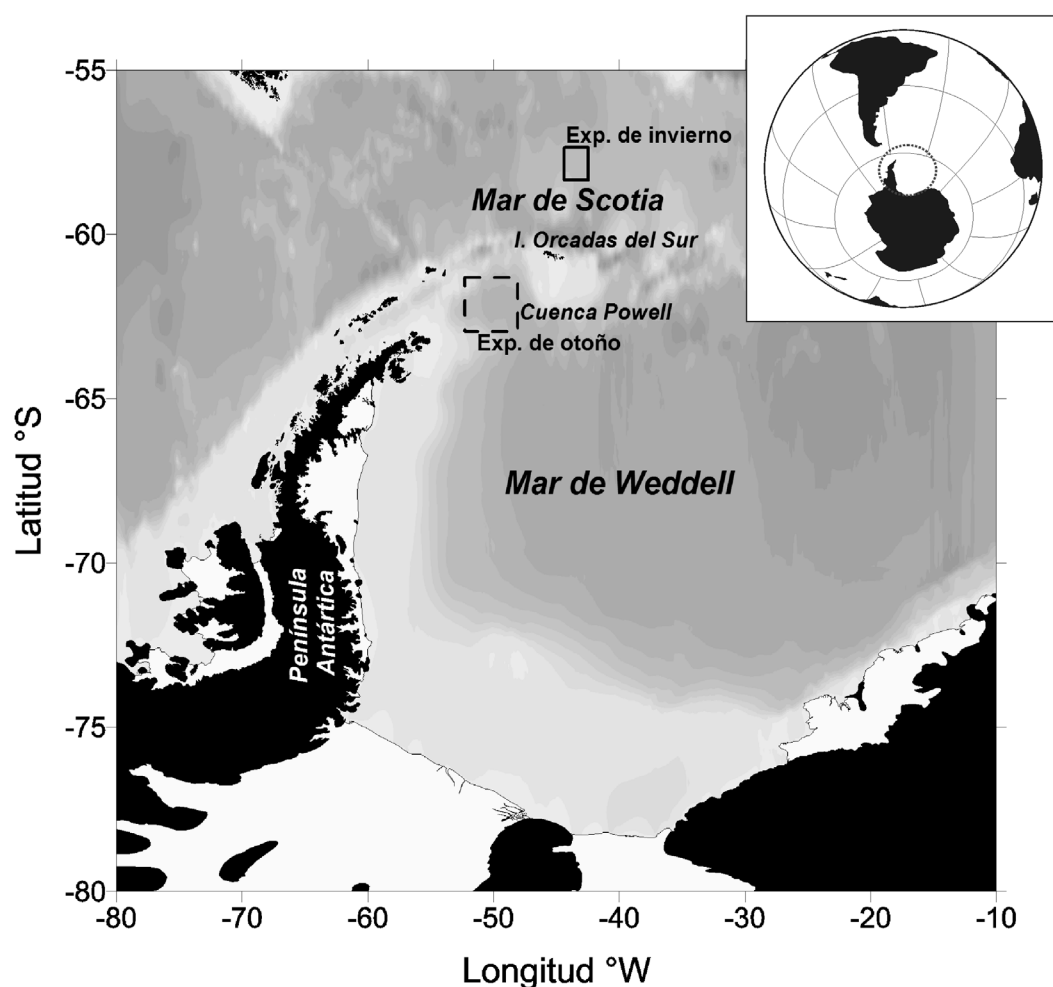


Figura 2.1. Ubicación geográfica del área de estudio. Expedición de otoño, al noroeste del Mar de Weddell-Cuenca Powell, entre los 61,37° - 62,86° S y los 48,44° - 51,96° W (rectángulo en línea discontinua). Expedición de invierno, Mar de Scotia, entre los 57,46° - 58,24° S y los 42,81° - 44,12° W (rectángulo en línea continua).

El mapa base es cortesía de Hernan Isbert Perlender.

La superficie sumergida de los témpanos fue examinada con un vehículo submarino operado a control remoto (ROV-Phantom S 2), equipado con CTD, fluorómetro, cámara de video, colectores biológicos y bomba de succión (Hobson et al. 2011) (Fig. 2.2). Este instrumento proporcionó imágenes ópticas detalladas de la estructura física de los témpanos y de los organismos asociados a los flancos sumergidos de los mismos, permitiendo obtener muestras cualitativas de esta comunidad.

Cerca y lejos de los témpanos, así como en el Sitio de Control y en Iceberg Alley, se realizaron perfiles verticales de conductividad, temperatura y profundidad (CTD), combinados con muestreos de agua. Para tal fin, se utilizó una roseta equipada con un sensor SeaBird SBE-45 (CTD), 24 botellas Niskin de 8,5 litros cada una, fluorómetro ECO Wet Labs y transmisómetro C-Star Wet Labs (Fig. 2.3), operada por personal de Raytheon

Polar Services, bajo supervisión del grupo de investigación a cargo de la Dra. María Vernet. De este modo se obtuvieron muestras a distintos niveles de profundidad.

Las muestras fueron destinadas a la cuantificación y determinación microscópica del fitoplancton, la cuantificación de la concentración de clorofila *a* y feopigmentos, y la cuantificación de la concentración de nutrientes. Además, en las mismas estaciones en que fuera desplegada la roseta-CTD, se tomaron muestras fitoplanctónicas cualitativas con red de 20 μm de malla, desde el agua proveniente de la toma que posee el buque a 9 m de profundidad.



Figura 2.2. Maniobras de muestreo empleando un vehículo submarino operado a control remoto (ROV-Phantom S 2).



Figura 2.3. Maniobras de muestreo empleando una roseta-CTD equipada con 24 botellas Niskin de 8,5 litros cada una. Fotografías cortesía de Debbie Nail Meyer.

Otro tipo de muestreo, denominado mapeo superficial, se hizo circunnavegando los

témpanos y a través de un sistema de grillas dispuestas en aguas adyacentes a los mismos (Helly et al. 2011). Durante este mapeo se registró en forma automática y continua la temperatura y salinidad del agua de superficie, usando un termosalinógrafo marca Sea-Bird Electronics modelo SBE 45. En determinadas estaciones de las grillas, se obtuvieron también muestras fitoplanctónicas cuantitativas y muestras destinadas a la determinación de nutrientes, ambas provenientes desde la toma de agua del buque.

En todos los casos, el material biológico cuantitativo se preservó en solución de Lugol, y el cualitativo en formaldehído al 4 %.

2.2- ANÁLISIS MICROSCÓPICO CUALITATIVO

Un primer análisis de las muestras fitoplanctónicas tomadas con red de plancton, se realizó a bordo del buque usando un microscopio óptico Nikon E800 (MO) equipado con cámara fotográfica digital SPOT RT1 Slider. De este modo se hicieron determinaciones preliminares de los taxa presentes en preparados microscópicos frescos o temporales. Las identificaciones más precisas se llevaron a cabo en los laboratorios de la División Ficología “Dr. Sebastián A. Guarrera” del Museo de La Plata, usando un microscopio óptico Leica DM 2500 (MO) equipado con contraste de fases y cámara fotográfica digital Leica DFC420, y un microscopio electrónico de barrido Jeol JSM-6360 LV (MEB) del Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido del Museo de La Plata. Con esta finalidad se realizaron preparados microscópicos fijos o permanentes, tratados y no tratados, de acuerdo a la metodología descrita por Ferrario et al. (1995) y Prygiel & Coste (2000), las cuales se resumen a continuación.

Una alícuota de cada muestra fue colocada en tubo de ensayo, completando la capacidad del tubo con agua destilada. Posteriormente se centrifugó el contenido a aproximadamente 2.000 rpm durante 15 minutos, al cabo de los cuales se extrajo el líquido sobrenadante para su descarte. Este proceso se repitió al menos cinco veces con el propósito de eliminar el agua de mar, sales y preservante. Una fracción de este material así lavado, y denominado “sin tratar”, se destinó al montaje de preparados permanentes.

Otra fracción del material fue expuesta a un tratamiento oxidativo, a los fines de remover la materia orgánica y lograr una mejor visualización de las valvas de diatomeas. La oxidación se efectuó adicionando peróxido de hidrógeno (100 volúmenes) al material, manteniéndolo en estufa (90 °C) durante aproximadamente 3 horas. Al término de este periodo, la muestra se centrifugó y lavó de acuerdo a lo indicado anteriormente. El material obtenido, denominado en este caso “tratado”, se destinó también al montaje de preparados permanentes. En ambos casos, el montaje se efectuó con Naphrax, resina sintética con alto

índice de refracción. Los dos tipos de preparados, debidamente rotulados, fueron incorporados a la Colección de Diatomeas (LPC) de la División Ficología “Dr. Sebastián A. Guarrera”, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Por otro lado, cuando fue necesario confirmar la identificación de determinados organismos o realizar descripciones acabadas al MEB, se depositó una o dos gotas de material tratado y/o sin tratar sobre pequeños portaobjetos cuadrangulares de vidrio. Previo secado naturalmente o sobre placa térmica, se procedió a la metalización con oro-paladio.

En el caso de determinadas diatomeas con estructuras débilmente silicificadas y/o las agrupadas en colonia, que colapsaron o se resquebrajaron debido a las fuerzas de tensión superficial, se recurrió al proceso de deshidratación y secado según el método del punto crítico descrito en Boltovskoy (1995). Para su realización, se concentró material sobre filtros de membrana de policarbonato de 1 y 5 μm de poro, el agua presente se sustituyó por acetona, y luego se utilizó dióxido de carbono como fluido de transición para el secado definitivo. Posteriormente el material fue también metalizado con oro-paladio.

A través de un examen minucioso al MO de los preparados tratados correspondientes a cada una de las áreas de estudio, se llevó a cabo la identificación y estimación de la abundancia relativa de los taxa de diatomeas presentes en los mismos. Con dicho fin, se realizaron observaciones a 1000X de magnificación, desplazando horizontalmente la platina del microscopio, con movimientos en zig-zag tras alcanzar los límites del cubreobjetos. Este procedimiento se repitió las veces que fuera necesario hasta llegar a contabilizar un mínimo de 500 valvas de diatomeas por preparado. Los resultados se expresaron en porcentaje. Asimismo, este examen permitió el cálculo de la riqueza específica (S), el índice de diversidad de Shannon (H') y el índice de equidad de Pielou (J') (Zar 2010).

2.3- ANÁLISIS MICROSCÓPICO CUANTITATIVO

Para estimar la abundancia celular, las muestras cuantitativas fueron examinadas según la técnica de Utermöhl (1958), utilizando un microscopio invertido Iroscop SI-PH equipado con contraste de fases. Previamente, 100 ml de cada muestra se colocaron en cámara de sedimentación durante 48 hs.

Con el propósito de obtener una completa representación de la variedad de tamaños e individuos presentes, los recuentos celulares se realizaron a dos niveles de magnificación. A 100X, se examinó la superficie total de la cámara de sedimentación, contabilizando los organismos mayores a 10 μm , y a 400X se contaron los organismos menores a 10 μm presentes en campos de visión distribuidos al azar, hasta alcanzar un mínimo de 300

individuos. Se tuvieron en cuenta sólo las células con contenido citoplasmático. Los resultados fueron expresados en número de células por litro de agua de mar (células l⁻¹).

La identificación de los organismos fue realizada al menor nivel taxonómico posible. La mayor parte de las diatomeas y silicoflagelados pudieron ser definidos a nivel de especie, mientras que dinoflagelados, criptofíceas y prasinofíceas, salvo algunas excepciones, fueron definidos a nivel de género. Por otra parte, pequeños organismos flagelados y/o cocales < 7 µm, difíciles de identificar taxonómicamente a través de microscopía óptica, fueron agrupados en la categoría “fitoflagelados/cocales”.

2.4- CONCENTRACIÓN DE PIGMENTOS

La concentración de clorofila *a* (clf *a*) y feopigmentos (feopig) se estimó por fluorimetría (Holm-Hansen et al. 1965) en los laboratorios del buque. Alícuotas de agua (100-2000 ml) de cada muestra se filtraron a través de filtros de membrana de polycarbonato Nucleopore de 0,2, 3,0 y 20,0 µm de poro, concentrando de esta manera el material fitoplanctónico sobre la superficie de los filtros. Inmediatamente se colocaron los filtros dentro de frascos de vidrio y se almacenaron en refrigerador a -80 °C. Posteriormente, y con 24 hs. de antelación a las lecturas de fluorescencia, se adicionó acetona al 90% y se llevó el material a -20 °C, propiciando la extracción de los pigmentos. Luego de este periodo, y tras adquirir la temperatura ambiente, se procedió al análisis de los extractos, estimando las concentraciones de clf *a* y feopig con un fluorómetro digital Turner Designs Modelo AU10. Este instrumento fue previamente calibrado con clf *a* pura (SIGMA co.) disuelta en acetona al 90%, cuya concentración fue estimada espectrofotométricamente (Jeffrey & Humphrey 1975).

La clf *a* retenida en los filtros de 0,2 µm de poro, fue considerada como la concentración total de clf *a*, y es expresada en µg por litro de agua (µg l⁻¹). Por otro lado, las concentraciones de clf *a* correspondientes a las distintas fracciones del fitoplancton (0,2-3,0; 3,0-20,0 µm) fueron calculadas por substracción de la biomasa retenida en los filtros de poro consecutivamente mayores.

2.5- CONCENTRACIÓN DE MACRONUTRIENTES

Los análisis de los nutrientes fosfatos, nitritos, nitratos, amonio y silicatos, presentes en las muestras de agua, se hicieron por medio de un analizador de inyección de flujo LACHAT modelo QuickChem 8000. El trabajo fue realizado a bordo del buque por un técnico químico, y los resultados estuvieron a disposición de los diferentes grupos de investigación que

integraron las expediciones. Las concentraciones de cada nutriente se expresaron en μM . Para más detalles ver Vernet et al. (2011).

2.6- ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Los contrastes entre las muestras, biológicas y fisicoquímicas, correspondientes a las distintas áreas bajo consideración, se realizaron a través del test no paramétrico *U*-Test de Mann-Whitney (Zar 2010). Los niveles de significación considerados fueron de 0,05 y 0,10.

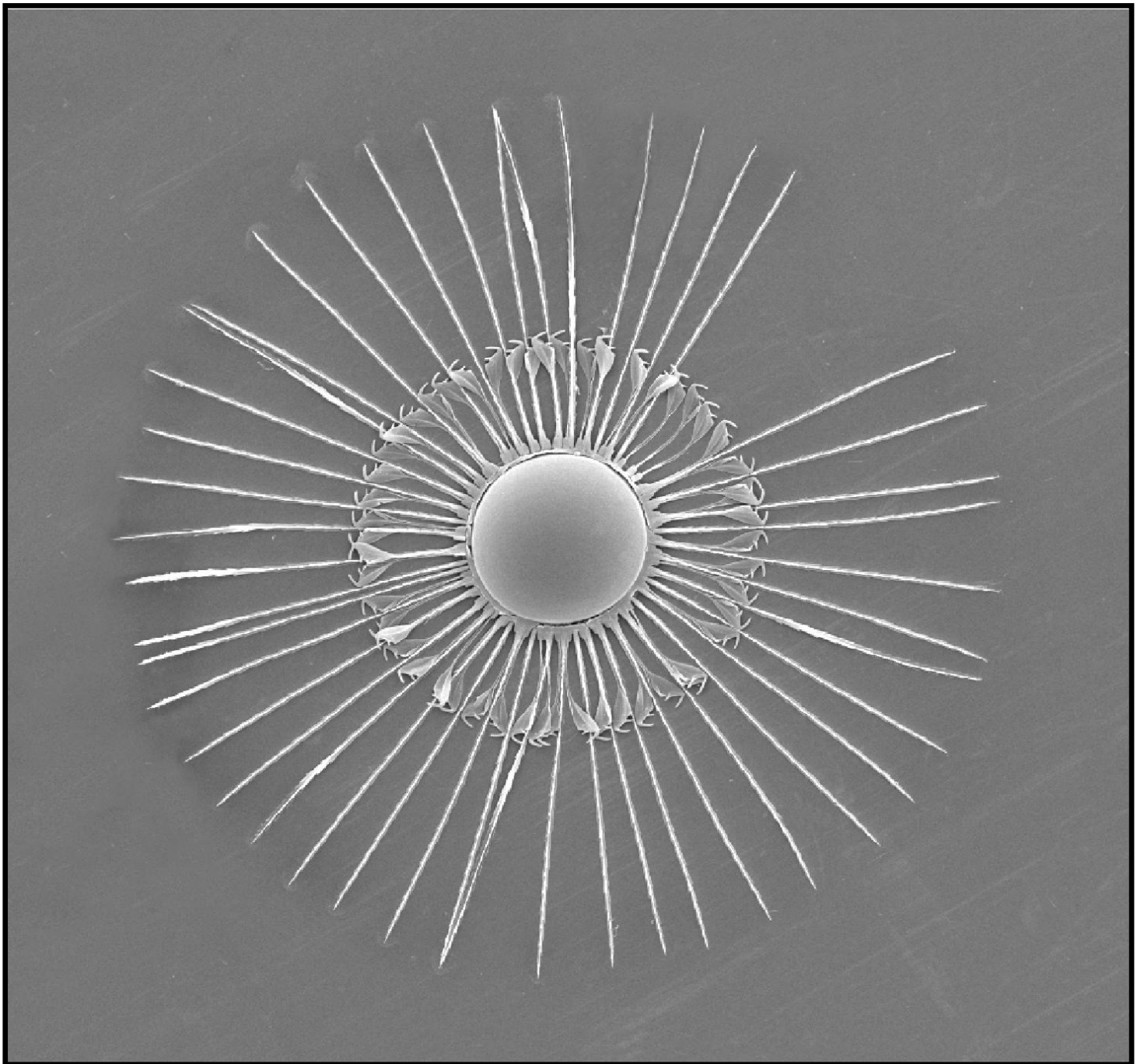
El grado de relación existente entre las variables biológicas y fisicoquímicas se evaluó a través del coeficiente de correlación de Pearson (r). Por otro lado, con la finalidad de considerar gran parte de la información disponible simultáneamente (interacción entre varias variables), se realizaron Análisis de Componentes Principales (ACP). El ACP y los gráficos subsecuentes, permitieron examinar todos los datos en un espacio de menor dimensión que el espacio original de las variables. Así fue posible identificar asociaciones entre las observaciones, entre las variables y entre las variables y las observaciones (Balzarini et al. 2008, Guisande González et al. 2011). Las variables utilizadas para este análisis durante la expedición de otoño fueron: diatomeas $< 10 \mu\text{m}$ (diatomeas pequeñas, particularmente *Fragilariopsis nana* y *F. pseudonana*), diatomeas $> 10 \mu\text{m}$, fitoflagelados/cocales, dinoflagelados, criptofíceas, prasinofíceas, silicoflagelados, clf a 0,2-3,0 μm , clf a 3-20 μm , clf a $> 20 \mu\text{m}$, temperatura, salinidad, fosfatos, nitritos, nitratos, amonio y silicatos. Mientras que para la expedición de invierno las variables fueron: diatomeas, fitoflagelados/cocales, dinoflagelados, criptofíceas, prasinofíceas, silicoflagelados, clf a 0,2-3,0 μm , clf a $> 3 \mu\text{m}$, temperatura, salinidad, fosfatos, nitritos, nitratos, amonio y silicatos.

Similarmente, con el objetivo de asociar y agrupar las diferentes áreas de estudio (entiéndase por área de estudio, cada área a los diferentes niveles de profundidad donde se obtuvieron las muestras), se realizaron Análisis de Conglomerados-Dendrogramas a través de las mismas variables arriba mencionadas. El criterio de agrupación adoptado fue el de Encadenamiento Promedio o UPGMA (Sokal & Michener 1958), y la distancia Euclídea. Previo al análisis, todos los datos fueron estandarizados.

El software estadístico utilizado fue Statistica 7.

CAPÍTULO 3

FLORA DIATOMOLÓGICA



3- FLORA DIATOMOLÓGICA

3.1- INTRODUCCIÓN

Las diatomeas constituyen probablemente el grupo de organismos eucariotas acuáticos más numeroso, contribuyendo sustancialmente a la productividad primaria global a través de la fotosíntesis (Graham & Wilcox 2000). En términos de biomasa y número de especies, las diatomeas representan uno de los grupos más conocidos y abundantes del fitoplancton marino. Están presentes en todos los océanos, con mayor abundancia en las regiones templadas y polares. Como organismos ubicuos, ocurren en ambientes marinos, salobres y continentales, en el plancton y en el bentos, en el hielo marino, en los sedimentos y en el aire. Pueden ser epífitas, endófitas, epizoicas o endozoicas (Horner 2002). Si bien las estimaciones son dispares, Sournia et al. (1991) considera 164 géneros marinos actuales y entre 1.365 y 1.783 especies.

Los primeros estudios fitoplanctónicos en Antártida se realizaron entre los años 1839 y 1843 durante la expedición Erebus y Terror (Hooker 1847). Desde entonces a la actualidad el estudio de las diatomeas del Océano Austral está muy bien documentado. Sin embargo, nuevos taxa siguen descubriéndose (entre otros, Hasle et al. 1994, Fernandes et al. 2007) y la posición sistemática de la mayoría de ellos permanece bajo permanente revisión.

Las áreas productivas antárticas, tales como el Mar de Weddell (Fryxell & Kendrick 1988, Kang & Fryxell 1993), el Mar de Bellingshausen (Barlow et al. 1998, van Leeuwe et al. 1998) y el Mar de Ross (Arrigo et al. 1999), son en general ricas en diatomeas (Kopczynska et al. 2007, Kozłowski 2008). Géneros tales como *Chaetoceros*, *Corethron*, *Eucampia*, *Fragilariopsis* y *Thalassiosira*, están entre los más conspicuos de Antártida (Knox 2007). Por ejemplo, algunas especies de *Fragilariopsis*, pueden dominar las comunidades fitoplanctónicas y/o diatomológicas del hielo marino y de la columna de agua, particularmente en aguas adyacentes al margen de hielo (Estrada & Delgado 1990, Kang & Fryxell 1992, 1993, Socal et al. 1997, Hegseth & von Quillfeldt 2002, Cefarelli et al. 2010).

Asimismo, aunque existen numerosos estudios taxonómicos y ecológicos referidos a las comunidades algales que viven asociadas al hielo marino (Horner et al. 1988, Garrison 1991, Horner et al. 1992, Arrigo et al. 2010), sólo en escasos y principalmente en recientes trabajos se han reportado diatomeas como organismos asociados a las paredes sumergidas de los témpanos originados a partir del desprendimiento del hielo continental (Whitaker 1977, Smith et al. 2007, Robison et al. 2011).

En este capítulo se caracteriza taxonómicamente la comunidad de diatomeas hallada sobre los flancos sumergidos de los témpanos y se discute sobre la terminología apropiada para usar en relación a estos organismos. Se determina y compara la composición diatomológica

del plancton para cada sitio y estación anual de muestreo. Se calcula la abundancia relativa de las especies planctónicas, el índice de diversidad de Shannon (H') y el índice de equidad de Pielou (J'). Adicionalmente, se realiza la caracterización taxonómica de aquellos taxa del plancton que pudieron ser analizados en profundidad.

3.2- RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.2.1- Análisis de la composición diatomológica asociada a las paredes sumergidas de los témpanos

Durante la expedición de otoño densas matas filamentosas de diatomeas fueron encontradas sobre los flancos sumergidos de los témpanos C-18a (témpano tabular de aproximadamente 35 km de largo) y IA-4 (témpano tabular pequeño de aproximadamente 1,5 km de largo). El hielo sumergido mostró innumerables concavidades de unos 6 a 8 cm de diámetro y 1 a 2 cm de profundidad (Robison et al. 2011). Sobre los bordes de cada una de estas concavidades, los cuales forman ligeras elevaciones a modo de crestas, se observaron las matas de diatomeas (Fig. 3.1). Las mismas aparecieron entre los 20 y 145 m de profundidad, con mayor densidad entre los 20 y 55 m (Robison et al. 2011). La temperatura y salinidad del agua variaron entre -1,19 y 0,04 °C y 33,796 y 34,487 psu, respectivamente. Cabe destacar que durante la expedición de invierno no se detectaron comunidades algales sobre los témpanos examinados (SS1 y A-43k), pese a las exploraciones que se realizaron. Presumiblemente, un ciclo estacional de estos organismos, sumado a la presión de pastoreo por parte del krill, no les permitiría mantener su desarrollo durante el invierno.

Del análisis llevado a cabo sobre el material colectado, fue posible detectar la presencia de los siguientes géneros de diatomeas: *Amphora*, *Attheya*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Synedropsis* y *Thalassioneis*.

A continuación se describen y discuten en primer lugar y en detalle los taxa con mayor representación en la comunidad microalgal: *Thalassioneis*, *Synedropsis* y *Attheya*. Seguidamente se mencionan aquellos encontrados con menor frecuencia: *Navicula*, *Amphora* y *Nitzschia*, acompañados de breves diagnósis y comentarios.



Figura 3.1. Superficie sumergida del témpano C-18a mostrando matas de diatomeas alrededor de las concavidades presentes en el hielo. Fotografías cortesía de Ken Smith, Bruce Robison y Rob Sherlock.

***Thalassioneis* Round amend M. E. Ferrario, A. O. Cefarelli & M. Vernet**

El género monoespecífico *Thalassioneis* fue establecido por Round en 1990 desde muestras de hielo marino colectadas en cercanías de la Isla Signy, archipiélago de las Orcadas del Sur. Su descripción original se basó únicamente en características morfológicas de la valva. Para este trabajo de tesis se analizó material fresco al MO y material tratado y sin tratar tanto al MO como al MEB. Esta posibilidad de observación permitió ofrecer una nueva descripción y enmienda del género, la cual completa y amplía la descripción original hecha por Round (1990), dando a conocer por primera vez el tipo de plástidos, la ultraestructura del cingulo, un hábito colonial, así como la ecología de este taxón (Ferrario et al. 2012).

***Thalassioneis signyensis* Round amend M. E. Ferrario, A. O. Cefarelli & M. Vernet**

Las células están unidas entre sí por uno de sus ápices a través de notable cantidad de mucílago (Fig. 3.2c) formando largas cadenas curvadas, generalmente con una disposición alternada de los frústulos (Fig. 3.2a, b). Los plástidos son pequeños y discoides, numerosos, distribuidos a lo largo de toda la célula (Fig. 3.2b). Las valvas son variables en forma y tamaño: linear a lanceoladas con inflación central y ápices rostrados a capitados, en los especímenes más grandes; ovaladas con ápices ampliamente redondeados, en los especímenes más pequeños (Fig. 3.2d). La superficie valvar es plana y tiene estrías uniseriadas, usualmente irregulares, arregladas en hileras opuestas y/o alternas en una misma valva, perpendiculares a un esternón angosto, el cual a menudo se hace imperceptible (Figs. 3.2e y 3.4b). Las estrías están compuestas de areolas casi circulares (4-5 en 1 μm), externamente ocluidas por un velo domado fácilmente removible, y se extienden hacia el manto valvar (Fig. 3.2f). Los campos de poros apicales son conspicuos y están demarcados por varias hileras lineares de pequeños poros, usualmente en dirección oblicua con respecto al eje apical de la valva (Fig. 3.3b-e). Uno de los campos de poros está situado dentro de una depresión de la superficie valvar (Fig. 3.3a, b), mientras que el otro está posicionado sobre el manto apical y se extiende a veces sobre la cara valvar (Fig. 3.3d). El primero de ellos está comprometido en la unión de las células para formar la colonia (Fig. 3.2c). El cingulo está compuesto por tres a cuatro bandas abiertas (Fig. 3.4a). La valvocópula posee dos o tres hileras de poroides irregulares, una de ellas en posición advalvar y el resto en una posición media. Las otras bandas son estructuralmente similares, con tres a cinco hileras de poroides, de las cuales una también en posición advalvar (Fig. 3.4a). Un único proceso labiado, observable con MEB, está situado sobre la superficie valvar, desplazado hacia uno de los polos apicales y a un lado del esternón. El mismo está orientado perpendicular o ligeramente oblicuo respecto al esternón (Figs. 3.2e y 3.4b, c).

Datos morfométricos: el eje apical varía entre 12,5 y 60,0 μm (\bar{x} = 32,0 μm) y el eje transapical entre 5,0 y 9,5 μm (\bar{x} = 7,0 μm). La cantidad de estrías en 10 μm varía entre 11 y 21 (\bar{x} = 16) en el centro de la valva, y entre 12 y 28 (\bar{x} = 19) hacia los ápices. Las estrías y los campos de poros apicales son discernibles al MO sólo cuando se trabaja con material tratado. Total de individuos analizados: 225 (159 al MO y 66 al MEB).

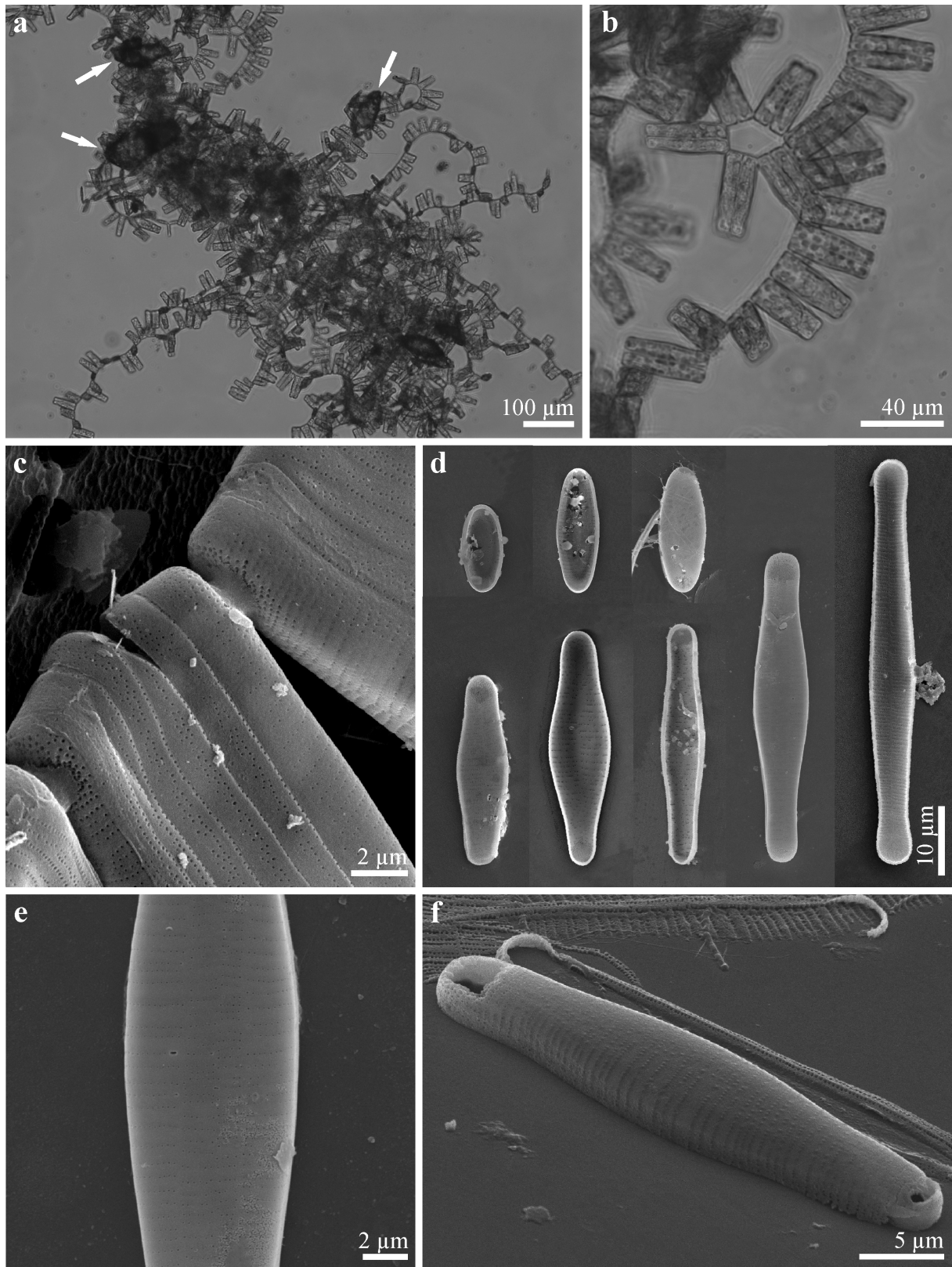


Figura 3.2. *Thalassioneis signyensis*. **a** Células formando densas colonias (MO). Note las células adheridas a pequeños minerales (flechas). **b** Células en cadenas curvadas, en parte con una disposición alterna, mostrando numerosos plástidos discoides (MO). **c** Frústulos unidos por uno de sus ápices a través de mucílago (MEB). **d** Variabilidad en la forma y tamaño valvar de una población tipo de *T. signyensis* (MEB). **e** Detalle de la superficie valvar en vista externa (MEB). Note tipo y disposición de las estrías, esternón angosto o imperceptible y proceso labiado. **f** Valva en vista externa mostrando las areolas extendidas hacia el manto y ocluidas por un velo (MEB).

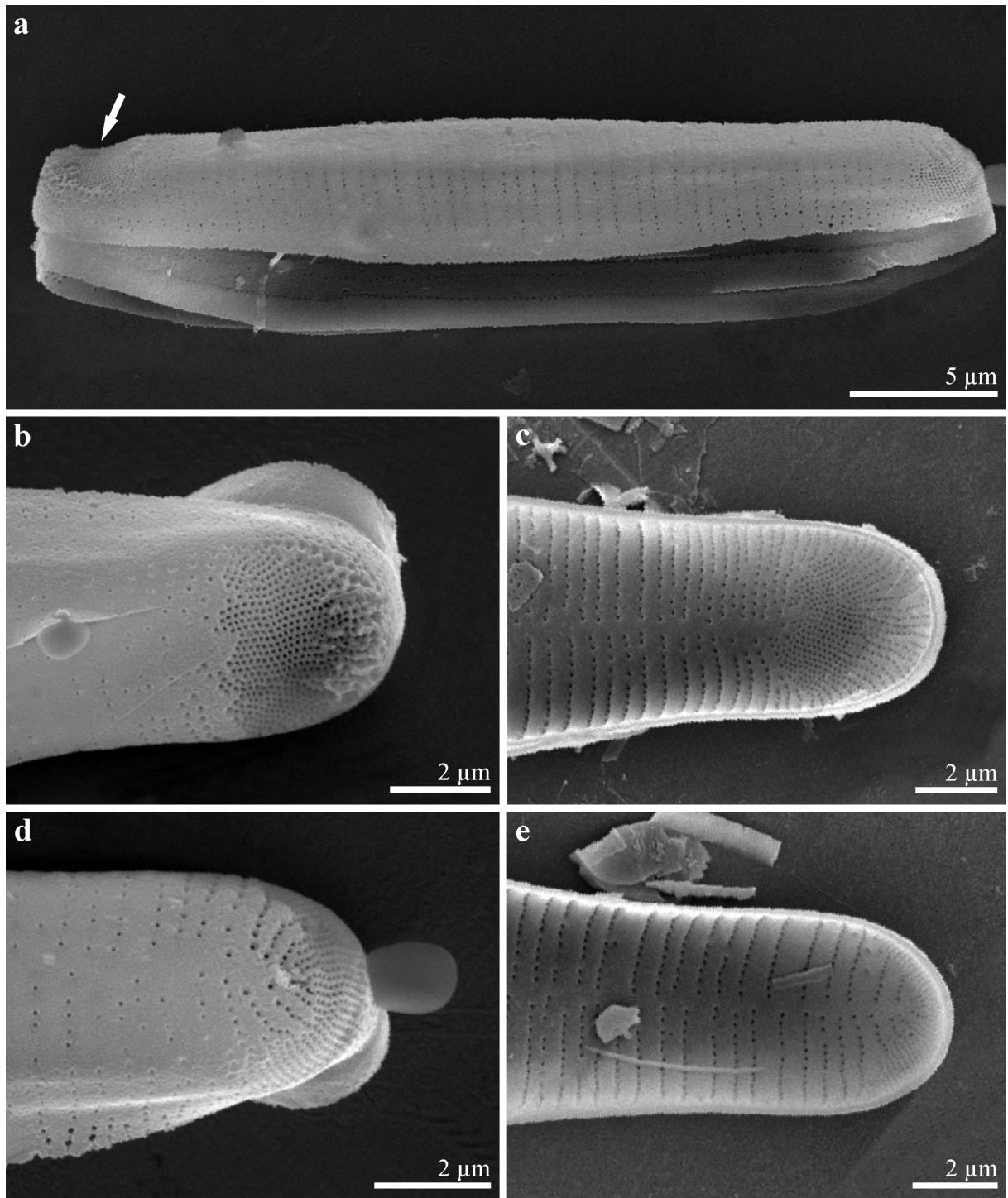


Figura 3.3. *Thalassioneis signyensis*. **a** Valva en vista externa mostrando una depresión constituida por uno de los campos de poros apicales (flecha) (MEB). **b, c** Detalle del campo de poros apical localizado sobre la superficie valvar y comprometido en la unión de las células; vista valvar externa e interna, respectivamente (MEB). **d, e** Detalle del campo de poros apical localizado sobre el manto valvar; vista valvar externa e interna, respectivamente (MEB).

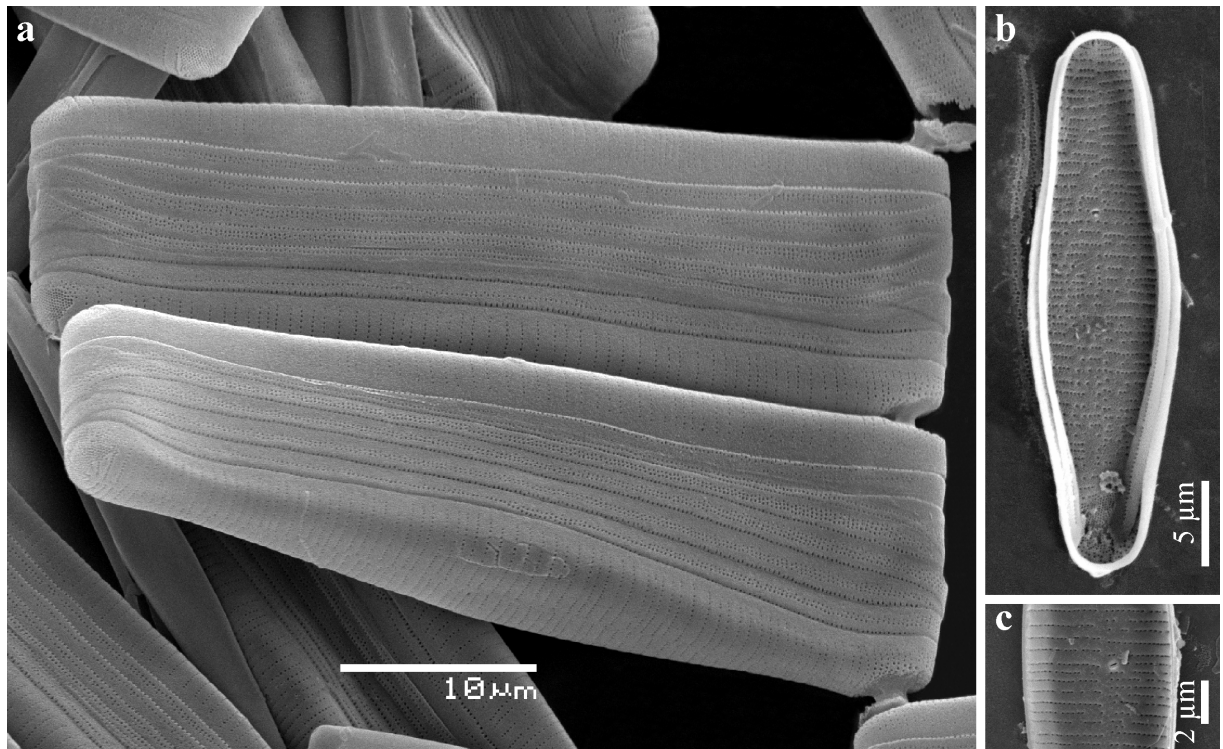


Figura 3.4. *Thalassioneis signyensis*. **a** Frústulos en vista cingular mostrando las bandas abiertas y perforadas (MEB). **b** Valva en vista interna con proceso labiado orientado transapicalmente y desplazado hacia uno de los polos apicales (MEB). **c** Detalle de una valva en vista interna mostrando el proceso labiado con orientación oblicua (MEB).

Género	<i>Brandinia</i> (a)	<i>Fossula</i> (b)	<i>Fragilaria</i> (c)	<i>Rimoneis</i> (d)	<i>Synedropsis</i> (e)	<i>Thalassioneis</i> (f)	<i>Ulnaria</i> (g)
Cloroplastos	Dos	Dos	Dos	Sin datos	Dos, raramente uno	Numerosos	Dos
Células	Solitarias	Colonias acintadas	Generalmente colonias acintadas	Colonias acintadas	Solitarias, colonias estrelladas, en ramillete, escalonadas, raramente acintadas	Generalmente colonias curvadas con disposición alternada de los frústulos	Generalmente colonias estrelladas o acintadas
Bandas	Abiertas, con una hilera de poroides	Abiertas, con una a cuatro hileras de poroides	Abiertas, con una hilera de poroides	Abiertas, sin hileras de poroides	Abiertas, con una hilera de poroides	Abiertas, con dos a cuatro hileras de poroides	Cerradas, una hilera de poroides (valvocópula) o dos hileras de poroides (en las cópulas de algunas especies)
Proceso labiado	Dos, sobre la superficie valvar	Uno, sobre el manto valvar	Uno, sobre la superficie valvar	Ausente	Uno, sobre la superficie valvar	Uno, sobre la superficie valvar	Dos, sobre la superficie valvar
Campo apical	Ocelolimbus	Dos hileras de poros elongados sobre el manto valvar	Ocelolimbus	Campo apical compuesto de "slits", dos "slits" longitudinales en cada ápice valvar	Campo apical compuesto de "slits", dos a ocho "slits" longitudinales sobre el manto de cada ápice valvar, en algunos casos desplazados sobre la superficie valvar	Campo de poros apical (no un verdadero ocelolimbus), uno sobre el manto y otro extendido sobre parte de la superficie valvar, dentro una depresión	Ocelolimbus
Estrías	Uniseriadas	Uniseriadas	Uniseriadas	Uniseriadas	Uniseriadas	Uniseriadas, ampliamente separadas y usualmente irregulares	Uni o biseriadas en la misma valva
Espinas	Ausentes	Ausentes	Presente	Presente	Ausentes	Ausentes	Pueden o no estar presentes
Distribución	Antártica	Ártica	Cosmopolita	Tropical y subtropical	Ártica y Antártica. Regiones tropicales (Brasil-Golfo de México)	Antártica	Cosmopolita
Hábitat	Hielo marino, epilíton	Marino planctónico	Agua dulce, excepto <i>F. striatula</i>	Agua dulce y salobre	Hielo marino y aguas salobres, comúnmente epífitas	Hielo, epilíton	Agua dulce

Tabla 3.1. Comparación entre características morfológicas y ecológicas del género *Thalassioneis* y géneros similares.

(a) Fernandes et al. (2007). (b) Hasle et al. (1996), von Quillfeldt (2001). (c) Williams & Round (1987), Silva & Hasle (2006). (d) Garcia (2010). (e) Hasle et al. (1994), Prasad & Livingston (2005), presente estudio. (f) Round et al. (1990), presente estudio. (g) Tuji (2009), Morales (2003).

Observaciones y comentarios

Comparando los caracteres diagnósticos de *Thalassioneis* con los de los géneros más afines, el mismo podría ubicarse cercano al género *Fragilaria*. No obstante, *Thalassioneis* se diferencia de *Fragilaria* no sólo ecológicamente, sino también en la naturaleza de las estrías, la posición del proceso labiado, la forma de los campos de poros apicales y la carencia de espinas (Round et al. 1990). Por otro lado, *Fragilaria* usualmente forma colonias lineares y presenta sólo dos plástidos, uno a cada lado de la célula. Williams & Round (1987) hicieron una revisión de *Fragilaria*, a partir de la cual restringieron dentro de este género a las especies de agua dulce. Sin embargo, la especie marina *F. striatula* se mantiene aún dentro del género.

Aunque de hecho *Thalassioneis* pertenece a la familia Fragilariaceae, dentro de las diatomeas arrafidales con una disposición pennada de las estrías, se observó que algunos especímenes difieren en relación a la presencia del esternón, el cual a veces fue un carácter difícil de diferenciar (Fig. 3.2e).

Teniendo en cuenta los datos morfológicos y morfométricos de los especímenes analizados, que muestran un alto grado de variabilidad en el tamaño y en el contorno valvar (Fig. 3.2d), se considera que los mismos no son caracteres aplicables para diferenciar a *Thalassioneis* de los géneros allegados. Aquí se propone que la presencia y posición del proceso labiado, la estructura de los campos de poros apicales y del cingulo, son caracteres diagnósticos que permiten distinguir a *Thalassioneis* de otros géneros arrafidales similares tales como *Brandinia*, *Fossula*, *Fragilaria*, *Rimoneis*, *Synedropsis* y *Ulnaria* (Tabla 3.1).

Aunque el tipo de muestreo no permitió realizar un análisis cuantitativo de las muestras colectadas desde los témpanos, se puede afirmar que *T. signyensis* fue la especie dominante de estas comunidades algales; la misma se encontró formando densas matas filamentosas adheridas a pequeños minerales contenidos en el hielo (Fig. 3.2a). Similarmente, Robison et al. (2011) reportaron comunidades algales sobre las paredes sumergidas de dos témpanos en cercanías de la Isla Clarence, al noreste de las Islas Shetland del Sur, durante la primavera de 2005, señalando a *T. signyensis* como la especie dominante. Por otro lado, en base a los mismos muestreos, Smith et al. (2007) identificaron a *Biddulphia* cf. *punctata* y *Nitzschia* cf. *decipiens* como los taxa predominantes. En esa oportunidad, los autores se refieren a diatomeas bentónicas adheridas a pequeños fragmentos de roca volcánica contenidos en las paredes de los témpanos. Con anterioridad, Whitaker (1977) encontró sobre un témpano conectado a la Isla Signy, un “desarrollo de diatomeas extraordinariamente denso”, formando montículos de hasta 5 cm de espesor sobre una superficie horizontal del témpano a 5-8 m de profundidad. Según el autor, *Biddulphia punctata* fue la especie de diatomea más abundante. También señaló un

desarrollo menos prolífico de diatomeas sobre las paredes verticales del témpano a 17 m de profundidad. En ese trabajo, Whitaker (1977) adoptó el término “sympagic” (simpágico), que en inglés significa “con hielo”, para estos organismos en particular, así como para otros organismos (plantas y animales) que viven en o asociados con el hielo. Esta terminología fue adoptada como la más correcta en posteriores estudios, ya que no conlleva presunciones sobre el origen de los organismos o de sus características fisiológicas (Garrison 1991, Horner et al. 1992). Alternativamente, el agregado de “hielo” a las categorías taxonómicas o ecológicas, ej. “algas de hielo”, es también aceptable según Horner et al. (op. cit.). Además, tanto los hábitats como las comunidades relacionados con el hielo marino, reciben distintos nombres según su posición en el bloque de hielo, básicamente: superficie, interior, fondo y sub-hielo; cada uno de ellos a su vez con respectivas subdivisiones (Horner et al. 1988, 1992). Cabe recordar que las comunidades de diatomeas analizadas en el presente estudio, si bien se encontraron sobre el hielo y en un ambiente marino, el origen del hielo de los témpanos no es marino sino continental. Dentro de este contexto, se puede considerar a *T. signyensis* como una especie simpágica, ya que este término incluye taxa del hielo marino y/o glaciar. Asimismo, teniendo en cuenta que las colonias de *T. signyensis* fueron encontradas adheridas a pequeños minerales (sustrato rocoso) podría ser también considerada como una especie epilítica. Por otro lado, la escasa información existente sobre hábitats y comunidades exclusivos de los témpanos, dificulta el uso de una terminología en particular al respecto; consecuentemente este estudio se refiere a “comunidades algales o comunidades de diatomeas asociadas a los flancos sumergidos de los témpanos” y propone el término simpágico como posible de aplicar en futuros estudios, en relación a este tipo de hábitat hasta el momento casi desconocido.

Finalmente, se plantea un gran interrogante concerniente al origen y destino de estas comunidades. Distintos mecanismos son propuestos para describir el enriquecimiento de los organismos dentro del hielo marino (Spindler 1994, Arrigo et al. 2010), sin embargo, para el caso de los organismos vinculados al hielo de los témpanos, y en particular para *T. signyensis*, sólo Robison et al. (2011) sugieren una hipótesis de colonización. Debido a que la especie fue descrita en principio desde muestras de hielo marino (Round et al. 1990), los autores proponen que las células podrían ser inoculadas sobre las paredes de los témpanos cuando éstos entran en contacto con el pack de hielo. Asimismo, y de acuerdo también con Robison et al. (op. cit.), esta especie también podría tener su origen en las barreras de hielo que dan lugar a los témpanos, los que eventualmente podrían transportar a las comunidades algales en su desplazamiento hacia aguas oceánicas. Por lo tanto se puede considerar a *T. signyensis* como una diatomea exclusiva del hábitat que conforman las paredes sumergidas de los témpanos y del hielo marino, o como se mencionara anteriormente, una especie

epilítica, probablemente de ambientes costeros y accidentalmente contenida y transportada por las distintas masas de hielo, sean estas de origen continental o marino. Por último, su hallazgo en raras ocasiones como valvas aisladas en las muestras de plancton tratadas en este estudio, en proximidades de los témpanos C-18a (otoño) y SS1 (invierno), y en el área definida como Iceberg Alley (otoño), la señalan también como una especie ticoplanctónica: organismos desprendidos accidentalmente de un sustrato y encontrados en el plancton.

***Synedropsis* Hasle, Medlin & Syvertsen**

El género *Synedropsis*, perteneciente al grupo de las diatomeas arrafidales, fue establecido por Hasle, Medlin & Syvertsen en 1994. El mismo se caracteriza principalmente por la estructura de los campos apicales compuestos de “slits” (ranuras o hendiduras longitudinales separadas por barras silíceas). La mayoría de las especies están asociadas al hielo marino en las regiones polares, muchas veces como epífitas de otras diatomeas (Hasle et al. 1994).

En nuestro material se observaron dos especies de este género, *S. lata* var. *angustata* y *S. recta*.

***Synedropsis lata* var. *angustata* Hasle, Medlin & Syvertsen**

Las células están unidas entre sí a través de mucílago constituyendo colonias escalonadas (Fig. 3.5a, b). Las valvas son estrechamente elípticas, generalmente con una ligera dilatación en la parte central y leves constricciones cerca de los ápices (Fig. 3.5c). Las estrías, uniseriadas, son evidentes sólo en los márgenes de la valva y el manto, mientras que el esternón ocupa casi completamente toda la superficie valvar, adquiriendo una apariencia poco estructurada (Fig. 3.5b-e). Un proceso labiado ocurre cerca de uno de los ápices, en la segunda o tercera estría, y está orientado perpendicular o ligeramente oblicuo respecto al eje apical (Fig. 3.5d). Los campos apicales tienen distinto número de “slits” en cada ápice de una misma valva: dos “slits” en el ápice con proceso labiado, los cuales están desplazados hacia el manto valvar; y cuatro a cinco “slits” en el ápice sin proceso, los cuales ocupan principalmente la superficie valvar (Fig. 3.5c-e). Estos últimos están comprometidos en la unión de las células para formar colonias (Fig. 3.5b). El cingulo está compuesto por dos bandas abiertas, perforadas por una hilera irregular de poroides ubicada hacia el lado advalvar (Fig. 3.5b).

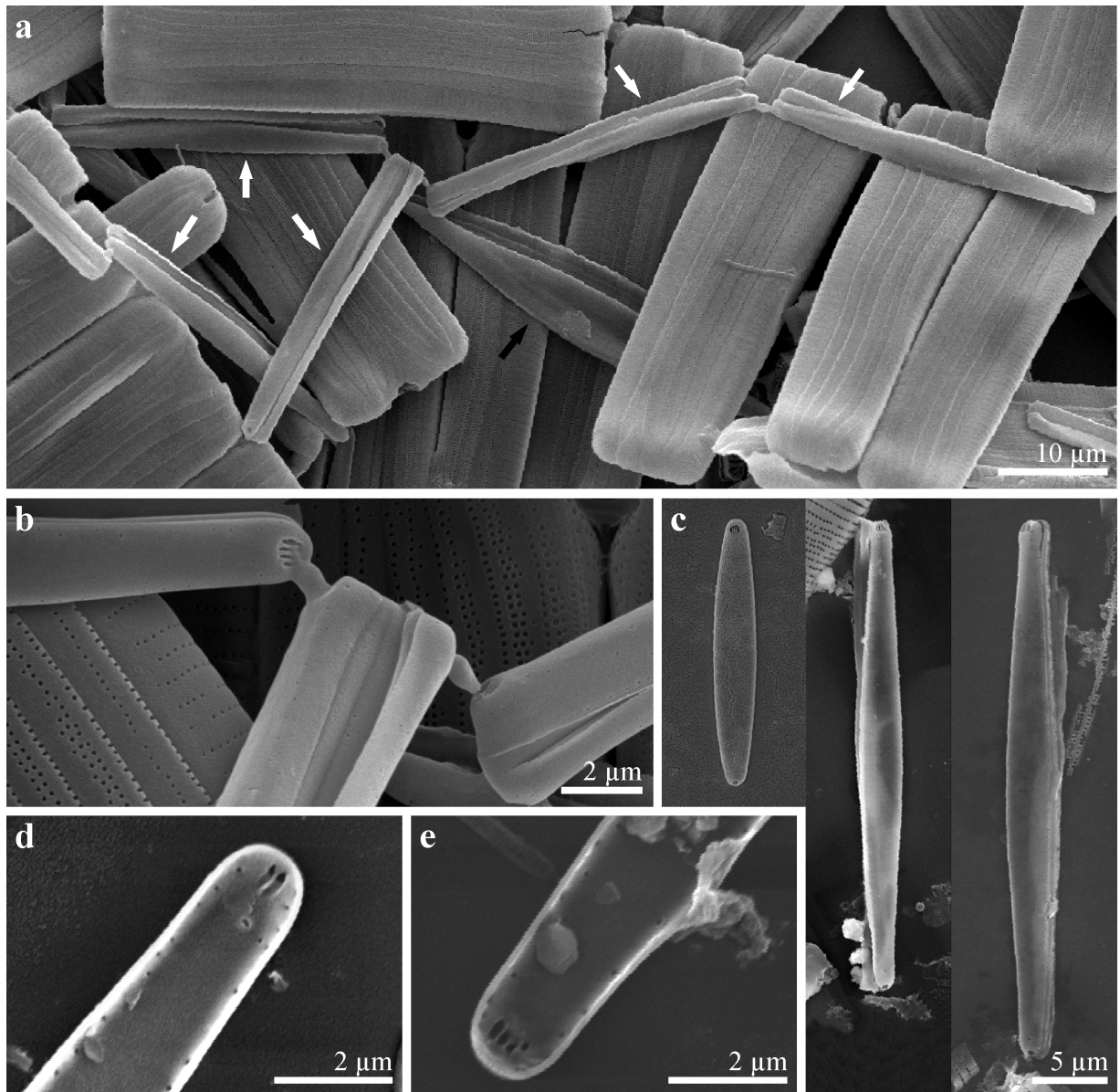


Figura 3.5. *Synedropsis lata* var. *angustata*. **a** Células formando colonias escalonadas (flechas blancas) entre frústulos de *Thalassioneis signyensis* (MEB). Note la presencia de un frústulo de *S. recta* (flecha negra). **b** Ápices celulares con mayor número de “slits” unidos entre sí a través de mucilago (MEB). Note en detalle la vista valvar y cingular. **c** Distintas formas y tamaños valvares (MEB). **d** Ápice en vista valvar interna mostrando el proceso labiado y el campo apical con menor número de “slits” (MEB). Note el amplio esternón y las estrías sólo evidentes en los márgenes. **e** Igual que en **d** pero sin proceso labiado y con mayor número de “slits” (MEB).

Datos morfométricos: el eje apical varía entre 18,0 y 35,5 μm ($\bar{x} = 30,0 \mu\text{m}$) y el eje transapical entre 2,1 y 2,9 μm ($\bar{x} = 2,6 \mu\text{m}$). Las estrías (16-20 en 10 μm) son difícilmente discernibles al MO. Total de individuos analizados al MEB: 13.

***Synedropsis recta* Hasle, Medlin & Syvertsen**

Las células se observaron solitarias, o en número de dos a seis unidas por los ápices formando colonias en ramillete, epífitas de *T. signyensis* y de *Attheya gaussii* (Fig. 3.6a-d).

Las valvas son linear-lanceoladas con ápices suavemente capitados y estrías sólo evidentes en los márgenes valvares y el manto (Figs. 3.6e-g y 3.7a). El esternón ocupa gran parte de la superficie valvar. Un proceso labiado ocurre cerca de uno de los ápices, en la segunda, tercera o excepcionalmente cuarta estría, y está orientado perpendicular o ligeramente oblicuo respecto al eje apical (Fig. 3.7b-d). Los campos apicales están compuestos por cinco a seis “slits” en cada ápices (Fig. 3.7b, d). El cingulo consta de una valvocópula abierta, aparentemente lisa, y de al menos dos bandas abiertas y perforadas por una hilera de poroides ubicada hacia el lado advalvar (Fig. 3.7a, e).

Datos morfométricos: el eje apical varía entre 19,5 y 51,5 μm ($\bar{x} = 35,0 \mu\text{m}$) y el eje transapical entre 3,4 y 5,0 μm ($\bar{x} = 4,4 \mu\text{m}$). Las estrías (12-18 en 10 μm) son discernibles al MO (Fig. 3.6e). Total de individuos analizados al MEB: 34.

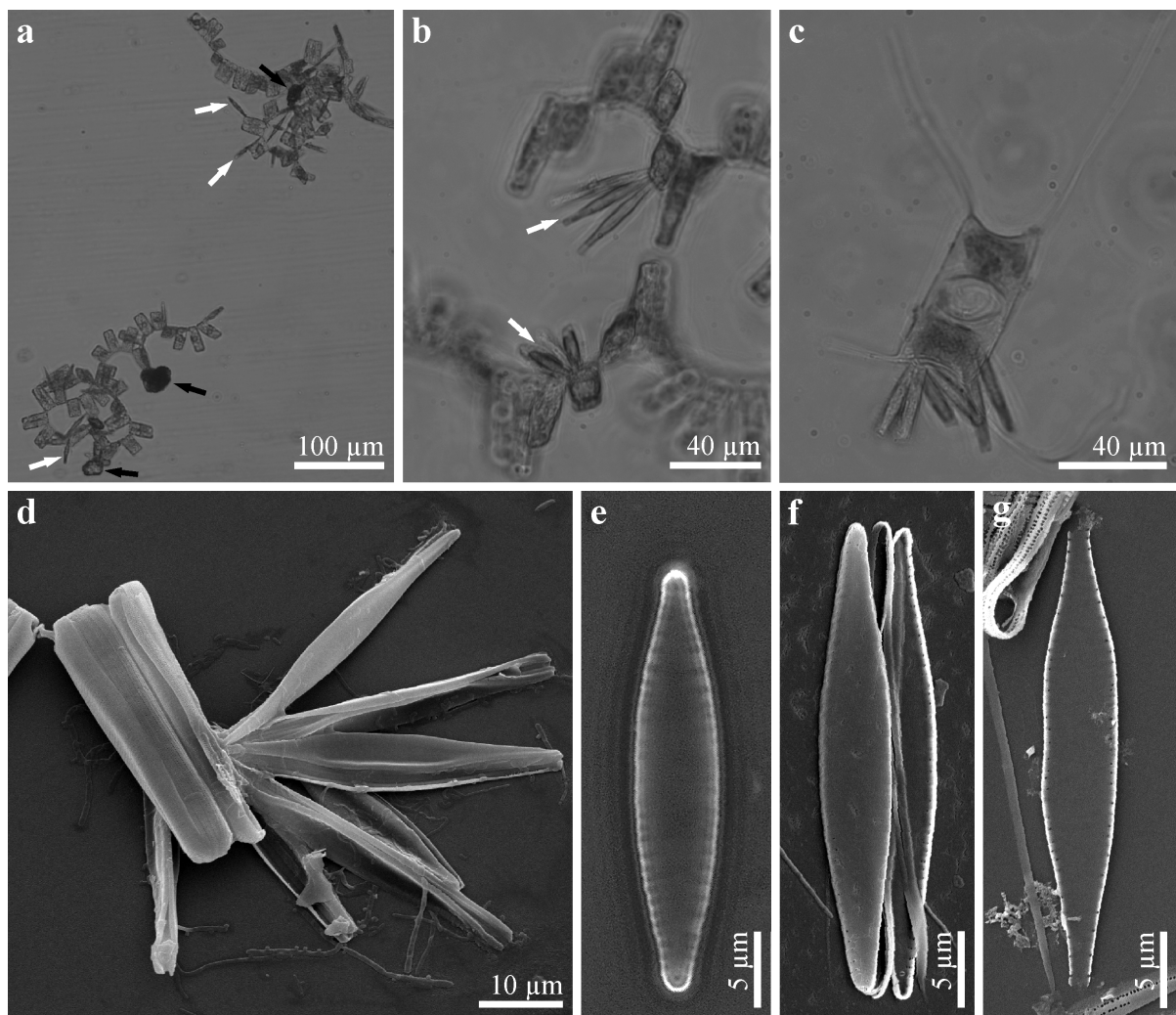


Figura 3.6. *Synedropsis recta*. **a** Células de *S. recta* (flechas blancas) epifitando colonias de *Thalassioneis signyensis* adheridas a pequeños minerales (flechas negras) (MO). **b** Colonias de *S. recta* (flechas) epifitas de *T. signyensis* (MO). **c** Colonias de *S. recta* epifitas de *Attheya gaussii* (MO). **d** Colonia de *S. recta* epifita de *T. signyensis* (MEB). **e** Célula en vista valvar (MO). **f** Valvas en vista interna y externa (MEB). **g** Valva en vista interna (MEB).

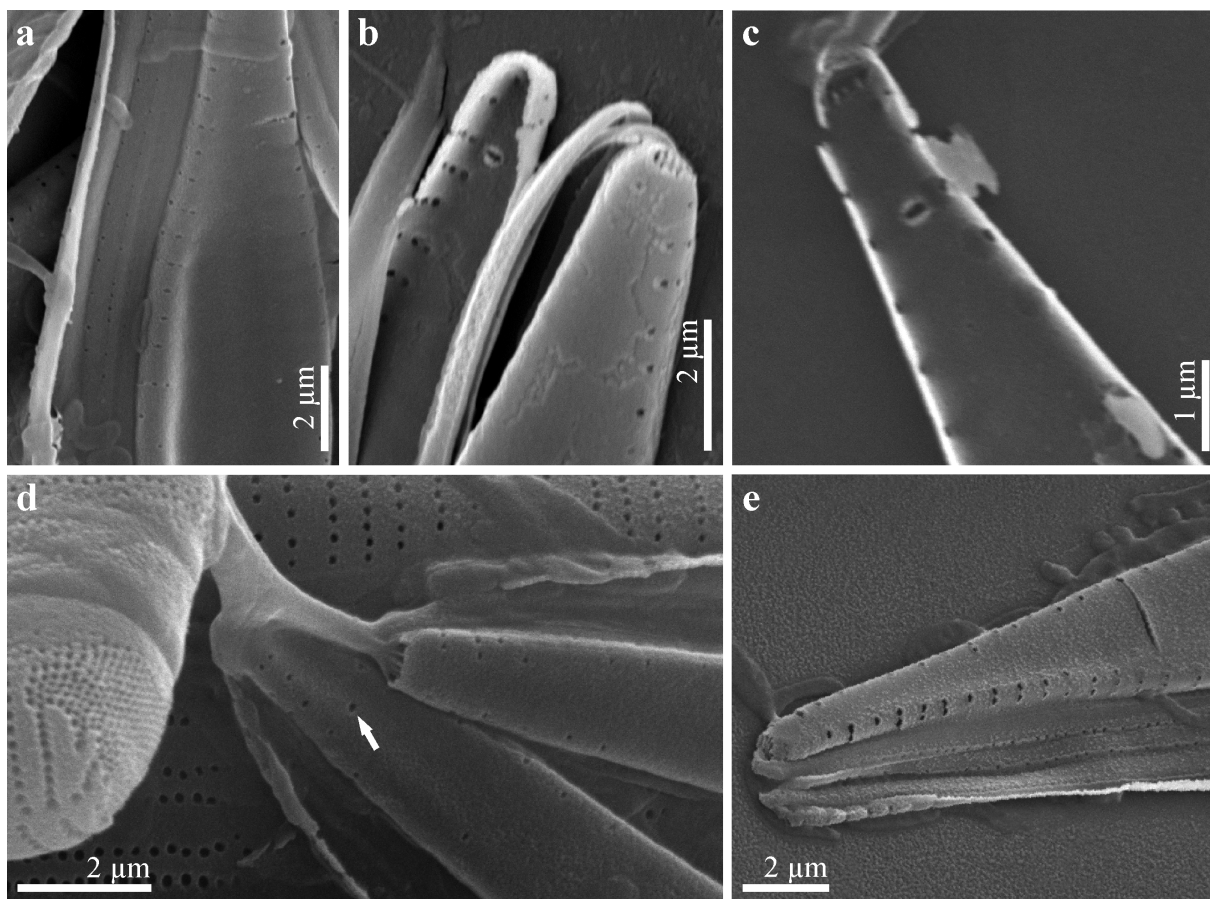


Figura 3.7. *Synedropsis recta*. **a** Detalle del frústulo en vista valvar y conectival (MEB). **b** Ápices mostrando el proceso labiado y los "slits" del campo apical (MEB). **c** Ápice en vista interna mostrando el proceso labiado (MEB). **d** Detalle de células epífitas sobre *Thalassioneis signyensis* (MEB). Note el campo apical con tractos mucilaginosos y el proceso labiado en vista externa (flecha). **e** Parte de un frústulo en vista conectival (MEB).

Observaciones y comentarios

Synedropsis es un género relativamente nuevo y poco conocido, descrito en base a muestras de hielo marino. En el pasado, organismos de este género probablemente han sido registrados como especies de *Fragilaria* o *Synedra*, dada su semejanza, o posiblemente ignorados (Hasle et al. 1994). Estas diatomeas arrafidales se caracterizan por la presencia de campos apicales. Pero mientras que *Fragilaria* y *Synedra* poseen ocellulimbus (placa de poros en el manto valvar polar con una malla de porelli densamente empaquetados en hileras lineares y regulares), *Synedropsis* posee campos apicales compuestos de "slits". Además, y a diferencia de los géneros allegados, *Synedropsis* presenta una alta variabilidad en la forma y tamaño del esternón, el cual puede llegar a ocupar prácticamente la totalidad de la superficie valvar.

En este trabajo, *S. lata* var. *angustata* es descrita por primera vez en vista conectival y como especie formadora de colonia (Fig. 3.5a, b). Además, los ejemplares analizados presentaron un menor tamaño de la valva en relación a lo señalado por Hasle et al. (1994). La principal

característica que diferencia a *S. lata* del resto de las especies del género es el desigual número de “slits” en cada ápice.

S. recta fue considerada colonial, en forma de ramillete, debido a que unas pocas células fueron observadas unidas por los ápices (Hasle et al. 1994). En el presente estudio se documenta a esta especie como epífita de otras diatomeas. Por otro lado, y similarmente a lo señalado por Al-Handal & Wulff (2008a), la densidad de estrías de los ejemplares analizados en este trabajo fue mayor que la presentada en la descripción original de la especie (12-18 vs. 11-14 en 10 μm). Los márgenes rectos en el sector medio de la valva y los ápices suavemente capitados, son los caracteres más visibles que permiten separar a *S. recta* del resto de las especies del género.

En cuanto a la ecología y distribución del género, a excepción de *S. roundii*, descrita en una laguna costera al sureste de Brasil (Melo et al. 2003), y de *S. karsteteri*, descrita en aguas salobres del Golfo de México (Prasad & Livingston 2005), *Synedropsis* es básicamente un taxón marino con distribución en aguas polares. *S. hyperborea* es la única especie ártica, la cual puede ser hallada en el plancton, sobre el hielo o epífita de otras diatomeas, especialmente de *Melosira artica*. Las restantes seis especies de este género son antárticas, encontradas principalmente en comunidades que se desarrollan sobre el fondo del hielo marino (Hasle et al. 1994, Hasle & Syvertsen, 1997). Algunas de ellas, tales como *S. hyperboreoides* y *S. fragilis*, fueron también reportadas como epífitas de diatomeas bentónicas y simpágicas (Hasle et al. 1994, Scott & Thomas 2005). *S. hyperboreoides* y *S. recta* además, han sido encontradas en el plancton cercano al hielo marino (Hasle & Syvertsen, 1997). Particularmente *S. recta*, fue señalada como especie rara, epífita de macroalgas rojas en la zona sublitoral de Caleta Potter-Isla 25 de Mayo (Al-Handal & Wulff 2008a), y sobre la superficie de hidroides y briozoos calcáreos asociados a estas mismas macroalgas, en ambientes costeros de la Bahía Terra Nova-Mar de Ross (Majewska et al. 2013). En el presente estudio, *S. recta* también se observó como especie rara en muestras de plancton tomada en aguas aledañas al témpano C-18a (otoño). Cabe mencionar que el material tipo de *S. lata* corresponde a la Isla Signy, material colectado por Whitaker desde la superficie horizontal y sumergida de un témpano, similarmente a lo indicado en este trabajo de tesis.

Tanto *S. lata* var. *angustata* como *S. recta* se pudieron determinar fehacientemente desde material tratado y sin tratar. Debido a la cantidad de material mucilaginoso embebiendo las células, enmascarando las estrías y los campos apicales, no fue posible hacer una determinación precisa de otros organismos presumiblemente también pertenecientes al género *Synedropsis*, por lo tanto no se descarta la presencia de otros taxa afines.

***Attheya gaussii* (Heiden) Crawford**

Especímenes de *A. gaussii* se observaron estrechamente asociados a colonias de *T. signyensis* y adheridos a pequeñas partículas minerales (Fig. 3.8a, b). Algunas células, en número de dos a seis, se observaron compartiendo un mismo sustrato, pero nunca formando verdaderas colonias (Fig. 3.8a). Un único plástido laminar ocupa casi toda la célula y se pliega sobre los márgenes (Fig. 3.8c). En vista cingular las células son cuadrangulares a rectangulares, con numerosas bandas lisas (10 a 12) (Fig. 3.8b, d-f). El eje perivalvar está muy desarrollado, y sólo excepcionalmente es de menores dimensiones que el eje apical (Fig. 3.8b). En vista valvar las células son de forma elíptica, estrechas, con superficie cóncava (Fig. 3.8g), y con largos cuernos ondulados que emergen de los ápices (Fig. 3.8d-g).

Datos morfométricos: el eje perivalvar varía entre 28,5 y 66,0 μm ($\bar{x} = 43.5 \mu\text{m}$) y el eje apical entre 23,5 y 66,0 μm ($\bar{x} = 36.0 \mu\text{m}$). Total de individuos analizados: 26 (MO y MEB).

Observaciones y comentarios

A. gaussii fue inicialmente descrita como *Chaetoceros gaussii* por Heiden en Heiden & Kolbe (1928). Posteriores estudios demostraron diferencias entre ambos géneros, principalmente en la estructura de las setas y de las bandas. Las setas de *Chaetoceros* son tubos de sílice perforados, poseen un patrón reticular bien definido y los ápices son cerrados; mientras que en *Attheya* los cuernos están formados por una serie de fibras silíceas circulares o espiraladas soportadas por otras fibras longitudinales; además, generalmente son abiertos o perforados en sus ápices. Por otro lado, el cingulo de *Chaetoceros* está compuesto usualmente por medias bandas, mientras que *Attheya* tiene bandas completas y abiertas (Evensen & Hasle 1975, Crawford et al. 1994). Otra característica del género ocurre durante la división celular. Según Crawford et al. (2000), después de la citocinesis se produce un espacio entre los dos protoplastos resultantes, dentro del cual se desarrollan los nuevos cuernos. Esta particularidad pudo constatarse en este estudio tal como se muestra en la figura 3.6c. En base a las características mencionadas, Crawford et al. (2000) transfirieron *C. gaussii* al género *Attheya*, sin embargo Scott & Thomas (2005) consideran aún a este taxón como *C. gaussii*. Respecto a los cuernos, independientemente de la división celular, los autores además señalan un enrollamiento de los mismos que ocurre cuando la célula pierde turgencia. Por lo tanto, la excesiva ondulación o torsión encontrada en especímenes examinados al MEB (Fig. 3.8f) es atribuida a este proceso.

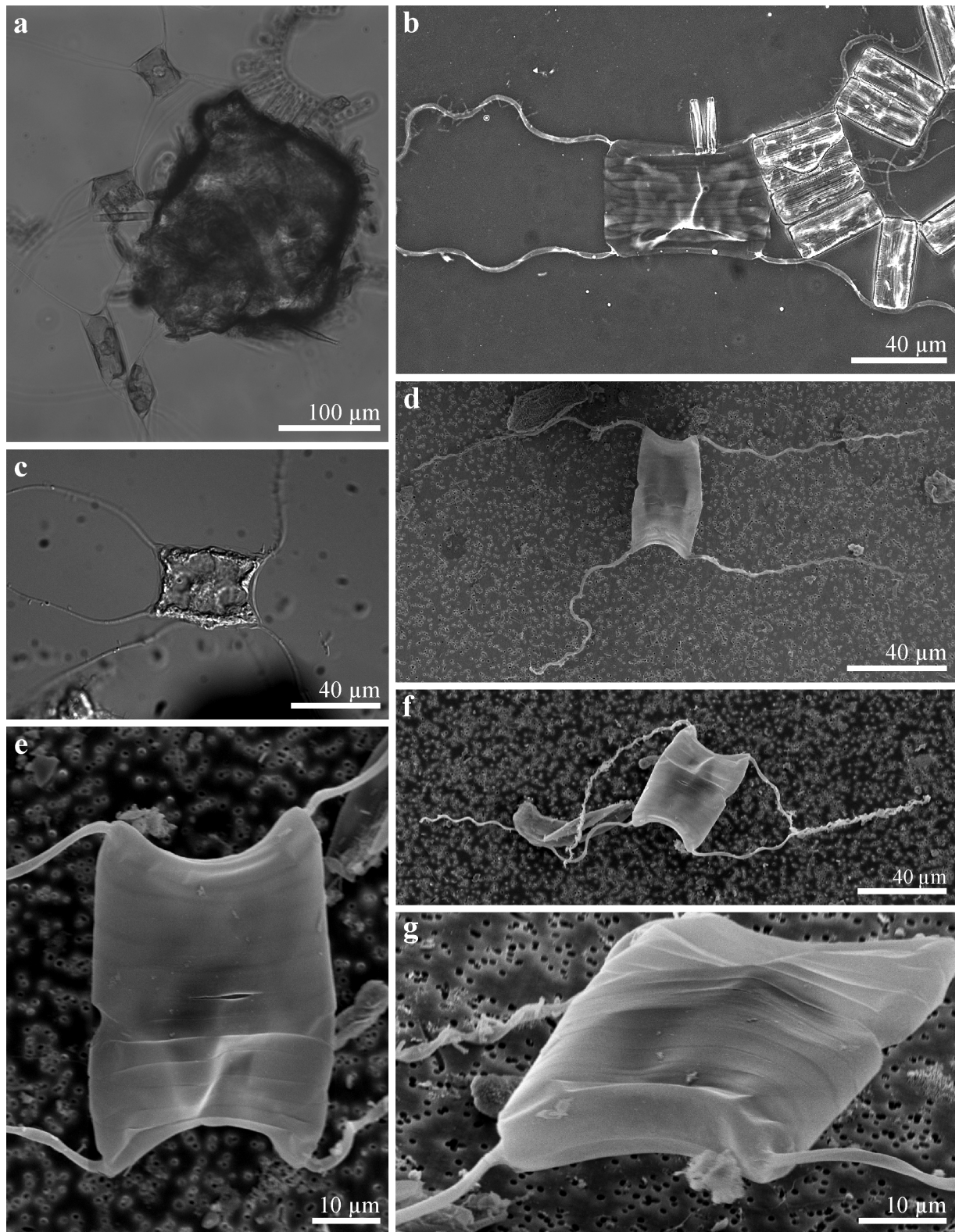


Figura 3.8. *Attheya gaussii*. **a** Distintas células adheridas a una partícula mineral (MO). **b** Célula de *A. gaussii* epifitada por *Synedropsis* sp. y vinculada a una colonia de *Thalassioneis signyensis* (MO). **c** Célula mostrando un único plástido laminar el cual se pliega sobre los márgenes (MO). **d-f** Frústulos en vista cingular mostrando numerosas bandas y largos cuernos ondulados (MEB). **g** Frústulo mostrando la superficie valvar, inserción de los cuernos y bandas (MEB).

Los ejemplares analizados permiten extender los rangos morfométricos dados por Crawford et al. (2000) para la transferencia de este taxón. Sin embargo, Scott & Thomas (2005) presentan rangos aún mayores, 88 μm para el eje pervalvar y 78 μm para el eje apical.

Un carácter ecológico distintivo del género *Attheya*, y que también lo diferencia del género *Chaetoceros* caracterizado como planctónico, es su hábito bentónico, ocurriendo sobre sustratos tales como granos de arena, hielo marino u otras diatomeas (Crawford et al. 1994, Crawford et al. 2000). Si bien estos autores reportaron a *A. gaussii* sólo desde aguas adyacentes al hielo, o particularmente desde una polynya (área superficial de agua rodeada por hielo marino), también infieren para este taxón un hábito bentónico, sin descartar tampoco el hábito planctónico.

En este trabajo se presenta por primera vez evidencias de la especie hallada *in situ*: especímenes vinculados a colonias de *T. signyensis* y/o adheridos a pequeñas partículas minerales contenidas en los témpanos, confirmando así su hábito simpágico y/o epífito.

Navicula Bory

Una única especie del género *Navicula*, identificada como *N. cf. perminuta*, fue encontrada durante los análisis realizados con MEB. Las valvas son lanceoladas, con ápices obtusamente redondeados. El área central está demarcado por el acortamiento del par de estrías centrales opuestas, las que se reducen a sólo una o dos lineolas. La fisura apical externa del rafe adquiere la forma de gancho redondeado, con la misma orientación en ambos extremos (Fig. 3.9a).

Datos morfométricos: el eje apical varía entre 12,0 y 18,0 μm y el eje transapical entre 3,5 y 3,8 μm . Las estrías (16-17 en 10 μm) son ligeramente radiales. Total de individuos analizados al MEB: 5.

Observaciones y comentarios

Navicula es el género de diatomeas más amplio, con 1860 especies aceptadas (Mann 1986, Hasle & Syvertsen 1997). La mayoría de las especies marinas de *Navicula* han sido reportadas para el Hemisferio Norte, principalmente en aguas frías. Aquellas de hábito solitario encontradas en el plancton, son principalmente resuspendidas desde el fondo o desprendidas desde algún tipo de sustrato (Hasle & Syvertsen 1997). Particularmente *N. perminuta* Grunow es reconocida como cosmopolita, presente a lo largo de la costa y en áreas salobres de los ríos (Lange-Bertalot 2001). No obstante, la entidad de esta diatomea es bastante confusa. Su descripción original está basada sobre observaciones al MO, con escaso nivel de detalle de su estructura valvar. Busse & Snoeijjs (2002) la ilustraron tanto

con MO como con MEB, sin embargo sus resultados no coincidieron exactamente con aquellos especímenes establecidos como lectotipo, por lo que se necesitarían nuevos estudios para establecer la correcta identidad de la especie (Al-Handal & Wulff 2008b). Adoptando el mismo criterio de estos autores, en este trabajo de tesis los organismos son registrados como *N. cf. perminuta*.

Similarmente a los ejemplares analizados para esta tesis, Al-Handal & Wulff (2008a, b) reportaron a *N. cf. perminuta* en Caleta Potter, desde comunidades bentónicas y como epífita de macroalgas. Recientemente, Majewska et al. (2013) encontraron también a este taxón (= *N. perminuta*) en regiones costeras de la Bahía Terra Nova, señalándolo como una de las especies dominantes de las diferentes comunidades de diatomeas establecidas sobre rodófitas, así como sobre la superficie de la fauna sésil asociada a estas algas.

***Amphora* Ehrenberg ex Kützinger**

Unos pocos especímenes del género *Amphora* fueron analizados en este estudio, sin ser posible su identificación a nivel específico debido a la escasez del material (Fig. 3.9b).

Datos morfométricos: El eje apical varía entre 29,0 y 34,0 μm y el eje transapical entre 4,3 y 4,7 μm . Las estrías dorsales (12-13 en 10 μm) son biseriadas y radiales, con 40-47 areolas en 10 μm .

Observaciones y comentarios

Amphora es un género muy heterogéneo, representado en ambientes marinos, salobres y continentales, de hábito epífito, epilítico o epipélico, (Round et al. 1990, Sala et al. 2007). El género ha sido reportado en diferentes regiones antárticas e inclusive en el hielo marino (Scott & Thomas 2005). Particularmente en Caleta Potter, distintas especies fueron encontradas en comunidades bentónicas y como epífitas de macroalgas (Al-Handal & Wulff 2008a, b).

***Nitzschia* Hassall**

Distintos especímenes del género *Nitzschia* fueron observados, siendo sólo posible la identificación a nivel específico de *N. medioconstricta* Hustedt. Las valvas son lanceoladas, con una notable constricción central y estrías uniseriadas. El cingulo está compuesto por numerosas bandas perforadas (Fig. 3.9c, d).

Datos morfométricos: eje apical alrededor de 80 μm . Estrías en número de 28-30 en 10 μm y fíbulas en número de 9-10 en 10 μm .

Observaciones y comentarios

El género *Nitzschia* incluye tanto especies marinas como de agua dulce, solitarias y coloniales. Las especies vinculadas al hielo marino han sido reportadas en su mayoría para el Ártico, mientras unas pocas para Antártida (Medlin & Hasle 1990, Scott & Thomas 2005). Particularmente *N. medioconstricta*, fue muy rara vez mencionada desde su descripción en 1958 (Hustedt 1958). Si bien Scott & Thomas (2005) ilustraron y describieron esta especie a través de microscopía electrónica, hasta el momento nunca había sido señalada para un ambiente simpágico.

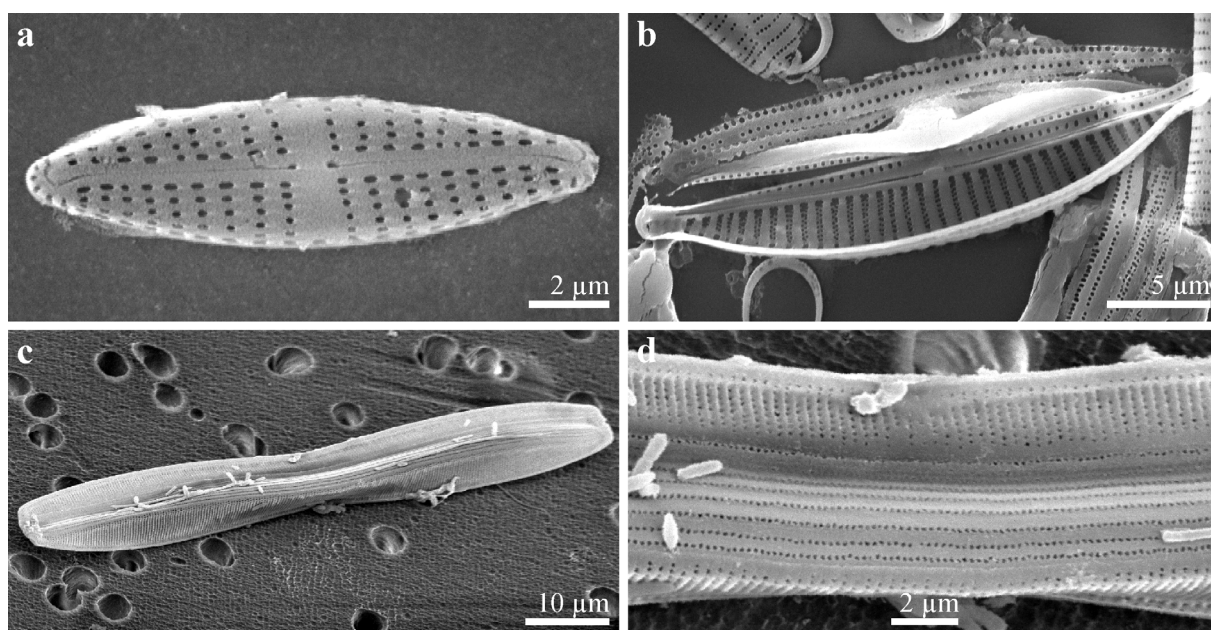


Figura 3.9. **a** Valva de *Navicula* cf. *perminuta* en vista externa (MEB). **b** Valva de *Amphora* sp. en vista interna (MEB). **c** Frústulo de *Nitzschia medioconstricta* (MEB). **d** Detalle del cíngulo de *N. medioconstricta* (MEB). Note las numerosas bandas perforadas.

3.2.2- Análisis de la composición diatomológica del plancton-Expedición de otoño

Las diatomeas fueron el grupo numéricamente dominante en la mayoría de las muestras de la columna de agua por encima de los ~40 m de profundidad. Aunque con densidades comparativamente diferentes, la dominancia de diatomeas sobre los demás grupos fitoplanctónicos pudo comprobarse en las cuatro áreas estudiadas (cerca y lejos C-18a, Iceberg Alley y Sitio de Control). Un total de 72 taxa fueron registrados (Anexo 1).

Taxa de diatomeas	Área			
	cerca C-18a	lejos C-18a	Iceberg Alley	Sitio de Control
	Abundancia relativa (%)			
<i>Actinocyclus actinochilus</i> (Ehrenberg) Simonsen	0,079	0,873	0,000	0,000
<i>Actinocyclus curvatus</i> Janisch	0,238	0,000	0,000	0,121
<i>Actinocyclus</i> sp.	0,000	0,125	0,000	0,000
<i>Asteromphalus hookeri</i> Ehrenberg	1,269	2,618	0,246	0,363
<i>Asteromphalus hyalinus</i> Karsten	1,190	0,998	0,491	1,635
<i>Asteromphalus parvulus</i> Karsten	0,000	0,125	0,000	0,242
<i>Biddulphia alternans</i> (Bailey) Van Heurck	0,000	0,125	0,000	0,000
<i>Chaetoceros atlanticus</i> Cleve	0,159	0,000	0,000	0,000
<i>Chaetoceros bulbosus</i> (Ehrenberg) Heiden	0,079	0,000	0,491	0,000
<i>Chaetoceros concavicornis</i> Mangin	0,000	0,000	0,246	0,000
<i>Chaetoceros convolutus</i> Castracane	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Chaetoceros criophilus</i> Castracane	0,317	0,374	1,229	0,606
<i>Chaetoceros dichæta</i> Ehrenberg	0,476	4,364	1,229	0,061
<i>Chaetoceros flexuosus</i> Mangin	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Chaetoceros neglectus</i> Karsten	0,000	0,125	0,000	0,000
<i>Chaetoceros</i> cf. <i>socialis</i>	0,000	0,000	1,229	0,000
<i>Chaetoceros</i> sp. 1	0,238	0,748	0,246	0,000
<i>Chaetoceros</i> sp. 2	0,159	0,000	0,000	0,000
<i>Cocconeis</i> sp.	0,000	0,125	0,000	0,000
<i>Corethron pennatum</i> (Grunow) Ostenfeld	22,125	52,369	11,548	7,511
<i>Coscinodiscus asteromphalus</i> Ehrenberg	0,079	0,000	0,000	0,000
<i>Coscinodiscus oculoides</i> Karsten	0,000	0,249	0,000	0,000
<i>Dactyliosolen tenuijunctus</i> (Manguin) Hasle	0,079	0,000	0,000	0,242
<i>Delphineis minutissima</i> (Hustedt) Simonsen	0,000	0,374	0,246	0,000
<i>Eucampia antarctica</i> var. <i>recta</i> (Mangin) Fryxell & Prasad	0,079	0,125	0,000	0,061
<i>Fragilariopsis curta</i> (van Heurck) Hustedt	3,569	3,491	11,302	9,085
<i>Fragilariopsis cylindrus</i> (Grunow ex Cleve) Frenguelli	0,238	0,000	0,491	0,303
<i>Fragilariopsis kerguelensis</i> (O'Meara) Hustedt	1,983	8,728	0,246	0,121
<i>Fragilariopsis nana</i> (Steeemann Nielsen) Paasche	49,247	3,616	47,666	58,692
<i>Fragilariopsis obliquecostata</i> (van Heurck) Heiden	0,317	0,249	0,246	0,061
<i>Fragilariopsis pseudonana</i> (Hasle) Hasle	4,600	0,125	7,125	14,597
<i>Fragilariopsis rhombica</i> (O'Meara) Hustedt	2,300	0,374	4,177	2,968
<i>Fragilariopsis ritscheri</i> Hustedt	0,079	0,000	0,000	0,000
<i>Fragilariopsis separanda</i> Hustedt	0,238	0,125	0,000	0,000
<i>Haslea</i> sp.	0,317	0,000	0,246	0,363
<i>Licmophora gracilis</i> (Ehrenberg) Grunow	0,159	0,000	0,000	0,000
<i>Membraneis challengerii</i> (Grunow) Paddock	0,000	0,000	0,000	0,061
<i>Navicula</i> spp.	0,000	0,000	0,246	0,061
<i>Odontella litigiosa</i> (Van Heurck) Hoban	0,000	0,374	0,000	0,000
<i>Odontella weissfloguii</i> (Grunow) Grunow	0,476	0,000	0,246	0,000
<i>Pinnularia</i> sp.	0,000	0,000	0,246	0,000
<i>Plagiotropis gaussii</i> (Heiden) Paddock	0,000	0,000	0,000	0,061
<i>Porosira pseudodenticulata</i> (Hustedt) Jousé	0,079	0,125	0,491	0,061
<i>Proboscia inermis</i> (Castracane) Jordan & Ligowski	0,159	0,249	0,000	0,061
<i>Pseudo-nitzschia</i> cf. <i>turgiduloides</i>	0,476	0,000	0,000	0,000
<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.	0,000	0,000	0,491	0,121
<i>Rhaphoneis amphiceros</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	0,000	0,125	0,000	0,000
<i>Rhizosolenia</i> sp.	0,238	0,623	0,491	0,182
<i>Stellarima microtrias</i> (Ehrenberg) Hasle & Sims	0,079	0,000	0,000	0,000
<i>Synedra</i> sp.	0,000	0,000	0,000	0,061
<i>Synedropsis recta</i> Hasle, Medlin & Syvertsen	0,159	0,000	0,000	0,000
<i>Thalassioneis signyensis</i> Round	0,159	0,000	0,246	0,000
<i>Thalassionema nitzschoides</i> (Grunow) Mereschkowsky	0,079	0,249	0,000	0,000
<i>Thalassiosira gracilis</i> (Karsten) Hustedt var. <i>gracilis</i>	1,269	0,998	0,983	0,242
<i>Thalassiosira gracilis</i> var. <i>expecta</i> (Van Landingham) Fryxell & Hasle	2,696	0,623	2,211	0,727
<i>Thalassiosira lentiginosa</i> (Janisch) Fryxell	0,317	3,242	0,000	0,000
<i>Thalassiosira oliveriana</i> (O'Meara) Makarova & Nikolajev	0,000	0,873	0,000	0,000
<i>Thalassiosira ritscheri</i> (Hustedt) Hasle	0,079	0,000	0,000	0,000
<i>Thalassiosira</i> sp.	0,079	0,000	0,246	0,303
<i>Thalassiothrix antarctica</i> Schimper ex Karsten	3,886	11,970	5,405	0,969
Central no identificada 1	0,079	0,125	0,000	0,061
Central no identificada 2	0,079	0,000	0,000	0,000

Tabla 3.2. Expedición de otoño. Abundancia relativa (%) de los taxa de diatomeas presentes en las muestras cualitativas tratadas, para cada área de estudio.

Índice	Área			
	cerca C-18a	lejos C-18a	Iceberg Alley	Sitio de Control
S	42	34	29	30
H'	2,670	2,735	2,818	2,149
J'	0,495	0,538	0,580	0,438

Tabla 3.3. Expedición de otoño. Riqueza específica (S), índice de diversidad de Shannon (H') e índice de equidad de Pielou (J'), calculados en base a los taxa de diatomeas presentes en las muestras cualitativas tratadas, para cada área de estudio.

Con el objetivo de obtener una medida ponderada de la diversidad, teniendo en cuenta las cantidades relativas de los taxa de diatomeas registrados, en las tablas 3.2 y 3.3 se presentan respectivamente los valores de abundancia relativa y del índice de diversidad de Shannon (H'), calculados para cada una de las áreas de estudio. Si bien cerca C-18a presentó la mayor riqueza específica (S = 42), los valores de H' resultaron similares entre cerca, lejos C-18a y Iceberg Alley y significativamente diferentes en relación al Sitio de Control (p < 0,05). En esta última área, el índice H' refleja un menor número de taxa y sobre todo, una desigual distribución de los mismos en términos de equidad (J' = 0,438), hecho dado por la elevada abundancia relativa de *Fragilariopsis nana* (58,69 %) en desmedro del resto de las especies.

A continuación se detallan las diatomeas presentes con mayor frecuencia y/o abundancia, seguido de aquellas que, aunque poco comunes en el plancton, se encontraron igualmente en este estudio. En ambos casos acompañado de observaciones y comentarios taxonómicos y de distribución.

3.2.2.1- Diatomeas frecuentes y/o abundantes

Fragilariopsis fue el género de diatomeas mejor representado, con *F. nana* como especie predominante (Fig. 3.10a-d), representando en la capa de mezcla el 58,3 y 81,1 % de la densidad media de fitoplancton y de diatomeas respectivamente. *F. pseudonana*, *F. curta* (Fig. 3.10b, e-h) y *F. rhombica* fueron también numéricamente importantes, mientras que *F. kerguelensis* se observó solamente en muestras de red (Fig. 3.11a-d). Pequeñas diatomeas céntricas, 9-18 µm de diámetro, fueron también abundantes, con *Thalassiosira gracilis* var. *expecta* y *T. gracilis* var. *gracilis* como características de este grupo. Otras especies céntricas, tales como *Asteromphalus hookeri* y *A. hyalinus* estuvieron bien representadas. *Chaetoceros* fue el género con mayor riqueza específica, con *C. dictyota* (Fig. 3.12a) y *C. curvatus* (Fig. 3.12b-d) entre las más prominentes, aunque todas ellas presentes en bajas densidades. *Chaetoceros criophilus* (Fig. 3.12e) junto con *Corethron pennatum* (= *C. criophilum*) (Fig. 3.12f, g), aunque parecieron ser las especies dominantes cuando se

analizaron las muestras cualitativas en preparaciones en fresco, finalmente alcanzaron concentraciones celulares relativamente bajas. *C. pennatum*, particularmente, se observó en diferentes estadios de reproducción (Fig. 3.12f). Otros taxa presentes en las cuatro áreas de estudio fueron *Haslea* sp. (Fig. 3.12h-j), numéricamente bien representada, y *Dactyliosolen tenuijunctus*, ocurriendo normalmente en forma solitaria (Fig. 3.12k, l).

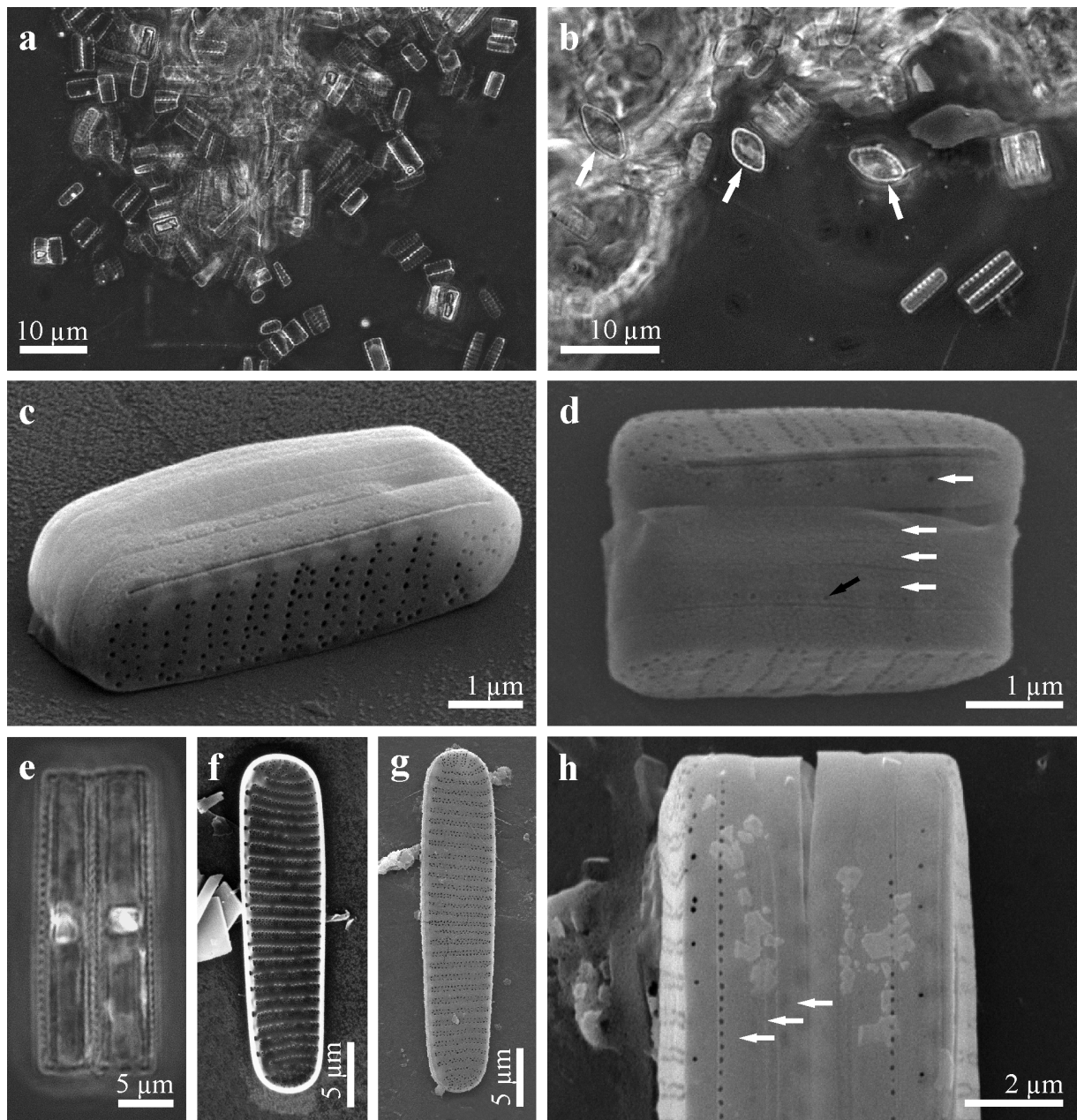


Figura 3.10. **a** Células de *Fragilariopsis nana* en gran densidad (MO). **b** Células de *F. nana* y *F. pseudonana* (flechas) (MO). **c** Frústulo de *F. nana* en vista valvar y conectival (MEB). **d** Frústulos de *F. nana* en vista conectival mostrando detalles del manto valvar y las tres bandas (flechas blancas); la valvocópula con una hilera de poroides (flecha negra) (MEB). **e** Células de *F. curta* unidas por la totalidad de la superficie valvar formando colonia (MO). **f, g** Valvas de *F. curta* en vista interna y externa (MEB). **h** Frústulos de *F. curta* en vista conectival (MEB). Note en detalle el manto valvar y las tres bandas, valvocópula con una hilera de poroides y dos cópulas no perforadas (flechas).

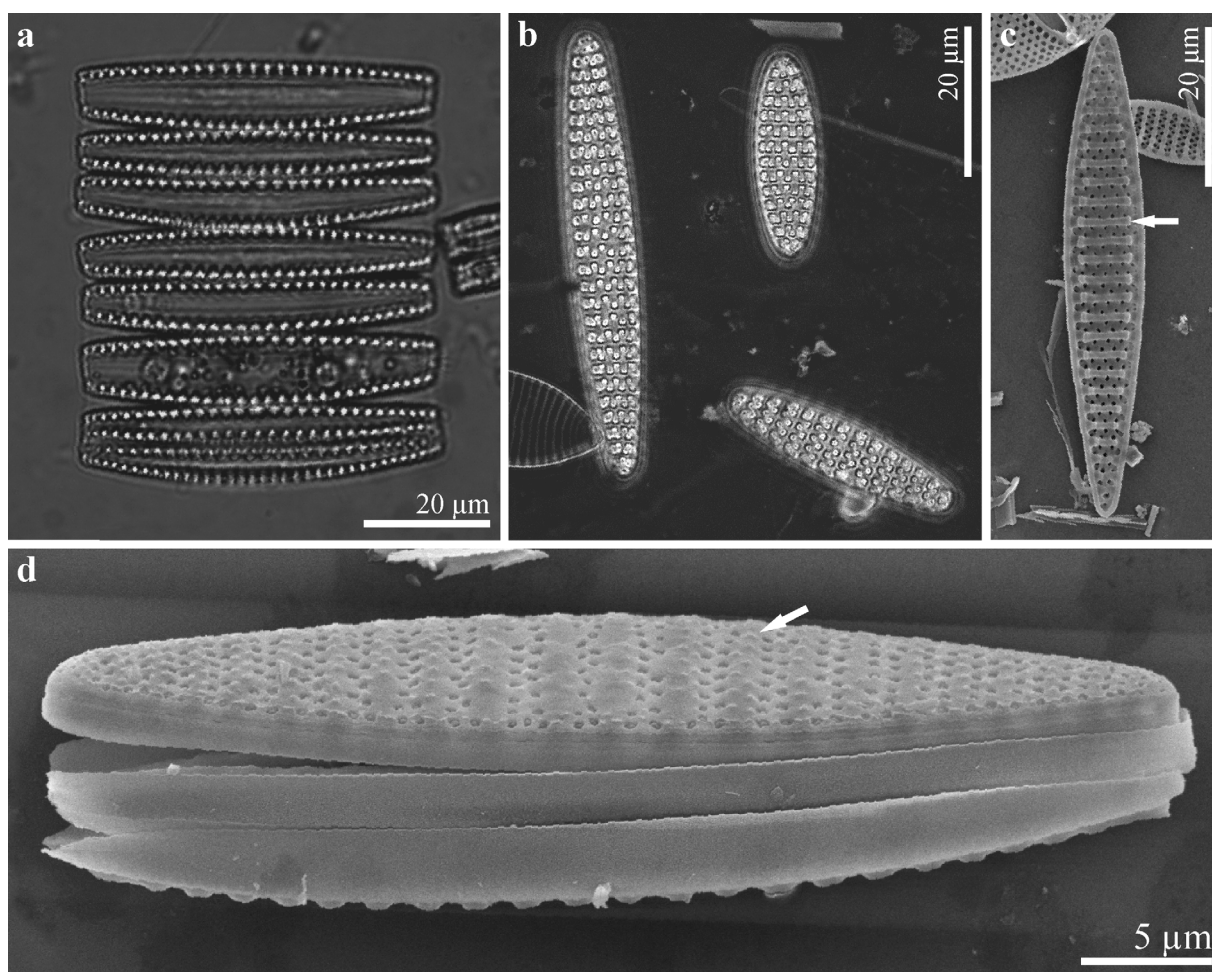


Figura 3.11. *Fragilariopsis kerguelensis*. **a** Células unidas por parte de la superficie valvar formando una colonia acintada (MO). **b** Distintas valvas mostrando la variabilidad en la forma y el tamaño (MO). Note la marcada estriación. **c** Valva en vista interna (MEB). Note el tipo de interestrias con protuberancias en sus extremos (flecha). **d** Frústulo mostrando el manto, la valvocópula y una cópula (MEB). Note la presencia de pequeñas protuberancias en las interestrias (flecha).

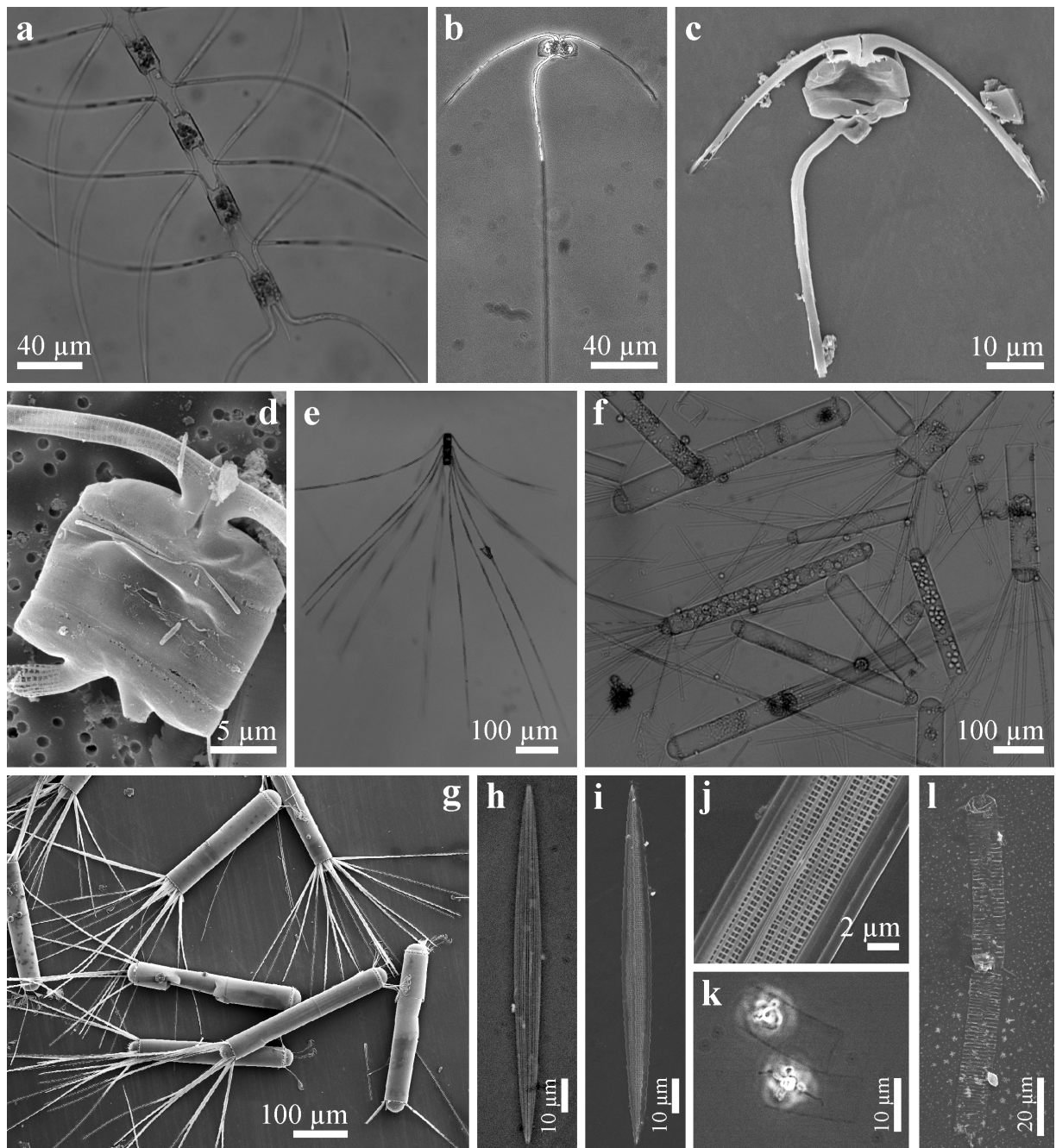


Figura 3.12. **a** Células de *Chaetoceros dicaeta* en cadena (MO). **b** Célula solitaria de *C. curvatus* (MO). Note la presencia de cloroplastos en las setas. **c** Frústulo de *C. curvatus* (MEB). Note las pequeñas espinas en las setas. **d** Detalle de un frústulo de *C. curvatus* (MEB). Note el punto de origen de las setas, en el centro de cada valva, así como su delicada ornamentación. **e** Células de *C. criophilus* en cadena (MO). **f** Células de *Corethron pennatum*. Note los frústulos conteniendo espermatocitos (MO). **g** Vista general de *C. pennatum* (MEB). **h, i** Valvas de *Haslea* sp. (MO y MEB, respectivamente). **j** Detalle de una valva de *Haslea* sp. mostrando las estrías (MEB). **k** Células de *Dactyliosolen tenuijunctus*. Note los prominentes núcleos (MO). **l** Frústulos de *D. tenuijunctus* ligeramente silicificados (MEB).

Observaciones y comentarios

El género *Fragilariopsis* está muy bien representado en Antártida (Hasle & Medlin 1990, Round et al. 1990, Cefarelli et al. 2010), y numerosos estudios (Kang & Fryxell 1992, 1993, Socal et al. 1997, Hegseth & von Quillfeldt 2002) han demostrado que poblaciones de este

género pueden dominar el fitoplancton y/o las comunidades de diatomeas, tanto en el hielo marino como en la columna de agua, particularmente en cercanías del margen de hielo. El-Sayed & Fryxell (1993) han sugerido que *F. curta*, *F. cylindrus* y el género *Phaeocystis* (primnesiofícea) son taxa frecuentemente dominantes debajo del hielo marino y en aguas costeras, pero que debido a su pequeño tamaño son fáciles de desestimar durante los muestreos y análisis de laboratorio. La extensa distribución de *Fragilariopsis* spp. en Antártida puede ser atribuida a su amplio rango de tolerancia a las diferentes condiciones ambientales. Por ejemplo *F. cylindrus*, dominante o codominante en muestras de hielo (Lizotte 2001), es considerada una especie con ventajas competitivas capaz de crecer en condiciones extremas (bajas concentraciones de carbono inorgánico disuelto, saturación de oxígeno, pH alcalino) en el hielo marino (Gleitz et al. 1996, Lizotte 2001).

Teniendo en cuenta que *F. nana* y *F. cylindrus* fueron consideradas una misma entidad taxonómica, previo a los estudios realizados por Lundholm & Hasle (2008), los resultados presentados aquí sobre la presencia y abundancia de *F. nana* podrían ser consistentes con aquellos resultados presentados durante previas investigaciones en el Mar de Weddell (Kang & Fryxell 1992, 1993, Socal et al. 1997, Lizotte 2001), los que señalan a *F. cylindrus* como una de las especies de diatomeas más abundantes (ver sección 3.2.4).

Las especies de *Thalassiosira* identificadas, la mayoría de ellas como células solitarias, son conocidas por su amplia distribución en el Mar de Weddell. Bianchi et al. (1992) reportaron durante primavera largas colonias de diatomeas céntricas, principalmente *T. gravida* y *Chaetoceros neglectus*, dominando el fitoplancton al noroeste del Mar de Weddell, en la zona de transición entre el margen de hielo y aguas abiertas. Por otra parte, Fryxell (1989) reportó especies de *Thalassiosira* (*T. tumida* y *T. ritscheri*, entre otras) con múltiples procesos centrales formando largas cadenas, como así también agregados coloniales gelatinosos de *T. gravida*. La autora destacó las diferencias en el hábito y la abundancia del mismo género en otoño, cuando sólo unos pocos especímenes estuvieron presentes y *T. australis* formando esporas de resistencia. Aunque en este estudio no se hallaron especies de *Thalassiosira* en largas cadenas, tampoco se hallaron esporas de resistencia, como sería de esperar si las condiciones del medio fueran desfavorables (Hasle & Syvertsen 1997).

Chaetoceros, el género con mayor riqueza específica en este trabajo, es casi exclusivamente una diatomea marina, con alta diversidad y amplia distribución en aguas neríticas y oceánicas (Hasle & Syvertsen 1997, Rines & Hargraves 1988). La mayor parte de las especies conocidas son formas coloniales, y unas pocas aparecen como células solitarias (Sunesen et al. 2008). *Chaetoceros aequatorialis* y *C. curvatus* se encontraron aquí en forma solitaria, siendo esta última una de las especies mejor representadas dentro del género. *C. curvatus* es un taxón poco conocido y escasamente reportado, descrito e

ilustrado por Scott & Thomas (2005). El mismo pudo ser fácil de identificar al MO en base al punto de origen de las setas, ambos ubicados en la parte central de cada valva (Fig. 3.12b-d). Otra de las especies de *Chaetoceros*, *C. criophilus*, junto con *C. pennatum*, fueron las taxa más prominentes en muestras de red. De acuerdo con Fryxell & Hasle (1971) y Fryxell (1989) la abundancia de *Corethron* spp. suele ser sobreestimada con el uso de la red de plancton, ya que el tamaño, forma y sobre todo la presencia de espinas incrementan la retención de los organismos. *C. pennatum* fue observado en diferentes estadios: como células vegetativas, células en división, gametangios masculinos conteniendo distinto número de espermatoцитos (Fig. 3.12f) y, en menor medida, formando auxosporas. En algunas ocasiones también se observaron espermatoцитos libres, es decir, fuera de la teca parental. Según Crawford (1995), *Corethron* puede desarrollar grandes poblaciones de células vegetativas bajo condiciones ambientales favorables y, eventualmente, es de esperar también una considerable producción de gametangios. Estos eventos liberarían importantes cantidades de valvas y frústulos vacíos, activando el flujo vertical de sílice hacia los sedimentos, donde la formación de capas monoespecíficas de este taxón es común en el Océano Antártico.

La observación de diferentes estadios de *C. pennatum*, en coincidencia con lo recientemente expuesto, lleva a considerar al menos no desfavorables las condiciones ambientales imperantes durante la expedición de otoño. Por otra parte, la ocurrencia de *C. pennatum* y *F. nana* como especies de diatomeas dominantes en trampas de sedimentos desplegadas a ~600 m de profundidad (Smith et al. 2011), durante el mismo periodo y área de estudio, además de confirmar el flujo vertical de sílice a través de organismos que estuvieron bien representados en superficie, podría ser otro punto en común respecto a lo señalado por Crawford (1995).

En Antártida, la especie reconocida del género *Haslea* es *H. trompii* (Hasle & Syvertsen 1997, Scott & Thomas 2005). No obstante, los individuos de *Haslea* analizados en nuestro trabajo difieren en la medida del eje transapical y en el número de estrías transversales en 10 μm , respecto a los datos recabados en la bibliografía de referencia (5-9 μm de longitud y 25-26 estrías en 10 μm en este estudio vs. 10-14 μm de longitud y 28-30 estrías en 10 μm en la bibliografía consultada). En consecuencia, se considera necesario llevar a cabo un estudio más profundo para la correcta determinación de estos organismos.

Entre el resto de las especies analizadas, cabe mencionar a *Dactyliosolen tenuijunctus* (Fig. 3.12k, l), diatomea débilmente silicificada y consecuentemente difícil de visualizar durante los recuentos celulares. En la mayoría de los casos los especímenes fueron identificados a través de su prominente núcleo de posición central, el cual resulta más evidente que el frústulo mismo.

3.2.2.2- Diatomeas poco frecuentes y/o abundantes

En esta sección se mencionan algunas taxa de diatomeas poco comunes en el plancton y que, aunque con muy baja frecuencia y sólo desde las muestras cualitativas, ocurrieron exclusivamente en las áreas de estudio con posible influencia de témpanos (cerca y lejos C-18a y Iceberg Alley). *Licmophora gracilis* se encontró cerca C-18a; *Biddulphia alternans* (Fig. 3.13b, c), *Plagiogramma* sp. (Fig. 3.13a), *Cocconeis* sp. (Fig. 3.13d) y *Rhaphoneis ampiceros* (Fig. 3.13e) lejos C-18a; *Pinnularia* sp. en Iceberg Alley; mientras que *Delphineis minutissima* (Fig. 3.13f) ocurrió tanto cerca y lejos C-18a como en Iceberg Alley. De estos taxa, sólo *D. minutissima* pudo ser analizada al MEB.

Observaciones y comentarios

Los géneros *Delphineis* y *Rhaphoneis* pertenecen a la familia Rhaphoneidaceae, la cual incluye diatomeas de aguas someras costeras, sobre playas, marismas y bancos de arena, y que pueden ocurrir adheridas a granos de arena o a otras partículas, o integrando el plancton cuando son removidas por aguas turbulentas (Hasle & Syvertsen 1997, Sar et al. 2007). *D. minutissima*, especie identificada en este estudio, fue considerada por Ferrario et al. (2003) como un taxón común en los sedimentos y el ticoplancton. A su vez, Witkowski et al. (2000) la describieron como una especie probablemente cosmopolita extendida sobre el litoral marítimo. Igualmente, *R. ampiceros* también es señalada como especie nerítica, probablemente cosmopolita (Hasle & Syvertsen 1997, Sar et al. 2007).

Otros de los taxa aquí encontrados en el plancton, tales como *L. gracilis* y *Cocconeis* spp., son considerados epífitos y/o bentónicos. Los mismos fueron reportados por Al-Handal & Wulff (2008a, b) como epífitos de macroalgas y en sedimentos poco profundos de Caleta Potter-Antártida. *B. alternans*, especie igualmente señalada como epífita de macroalgas (Hoban 1983), pudo ser identificada en base a la presencia de pseudocelos en los vértices de la valva, delimitados internamente por notorias costillas, y en base a la presencia de costillas curvadas sobre la superficie valvar, ambas estructuras visibles al MO (Fig. 3.13b, c). El registro de *B. alternans* en este trabajo sería una nueva cita para la región antártica.

Como fuera expuesto en las secciones anteriores, *Synedropsis recta* y *Thalassioneis signyensis*, dos especies que aparecieron vinculadas a las paredes de los témpanos, ocurrieron también en las muestras planctónicas, aunque con muy baja frecuencia; cerca C-18a la primera y tanto cerca C-18a como en Iceberg Alley la segunda. Por lo tanto, si bien es difícil de comprobar, se puede pensar en la posibilidad de que exista un tipo de intercambio de especies entre los distintos ambientes y comunidades mencionados: costa, bentos, perífiton, barreras de hielo, témpanos, plancton.

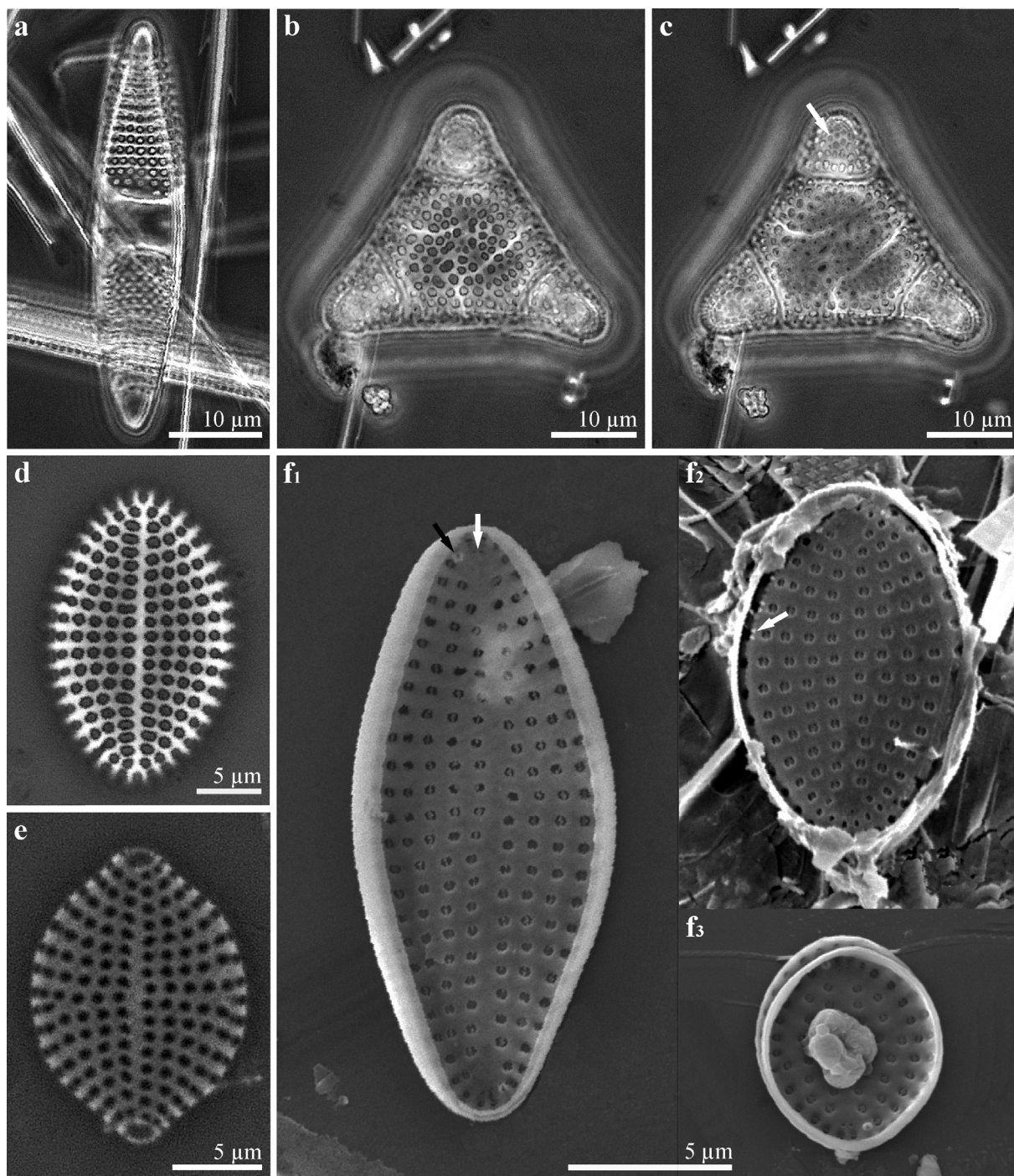


Figura 3.13. **a** Valva de *Plagiogramma* sp. (MO). Note el espacio hialino central. **b, c** Una misma valva de *Biddulphia alternans* en dos planos focales diferentes (MO). **(b)** Detalle del patrón de areolación. **(c)** Detalle de los pseudocelos en cada vértice (flecha) delimitados por costillas internas. Note además, la presencia de costillas curvadas en la región central de la valva. **d** Valva de *Cocconeis* sp. (MO). **e** Valva de *Rhaphoneis amphiceros* (MO). Note en cada extremo la presencia de campos de poros apicales. **f** Distintas valvas de *Delphineis minutissima* mostrando la variabilidad en la forma y el tamaño (MEB). Note en **(f₁)** la presencia de los dos pequeños poros apicales (flecha blanca) y del proceso labiado (flecha negra). Note en **(f₂)** los pequeños gránulos silíceos entre la superficie valvar y el manto (flecha).

3.2.3- Análisis de la composición diatomológica del plancton-Expedición de invierno

En términos de densidad, las diatomeas estuvieron escasamente representadas durante la expedición de invierno, por debajo de los fitoflagelados/cocales y dinoflagelados, sin embargo, su riqueza específica fue alta y mayor que en otoño, 85 vs. 72 taxa (Anexos 1 y 2).

La abundancia relativa de cada taxón de diatomea, así como los índices de diversidad obtenidos en las distintas áreas de estudio (cerca y lejos SS1, cerca y lejos A-43k) son presentados en las tablas 3.4 y 3.5, respectivamente. Lejos SS1 alcanzó la mayor riqueza específica (S), en tanto cerca A-43k alcanzó el valor mayor del índice de diversidad (H'). De acuerdo a las diferentes pruebas de t realizadas, la diversidad de cada área fue significativamente diferente a la de las otras tres ($p < 0,05$) y, en relación a las dos expediciones efectuadas, fue más elevada en invierno que en otoño, corroborando que la diversidad del fitoplancton marino es generalmente una función unimodal de la biomasa fitoplanctónica (Irigoien et al. 2004).

En esta oportunidad, las especies de mayor abundancia relativa fueron *Corethron pennatum* y *Fragilariopsis kerguelensis*. Cabe recordar que la obtención de los índices H' y J' , así como el cálculo de la abundancia relativa de diatomeas, se hicieron sobre la base de material de red, tratado y montado en preparados permanentes, por lo tanto puede existir cierta discordancia con los resultados obtenidos desde el análisis cuantitativo realizado a través de la técnica de Utermöhl. En tal sentido, uno de los taxa numéricamente dominantes durante este último análisis, *Haslea* sp. (ver siguiente sección), aparece escasamente representado en la tabla de abundancia relativa 3.4. Como fuera mencionado anteriormente, ciertos organismos pueden ser sub o sobreestimados desde las muestras de red. Además, durante el tratamiento del material diatomológico, dependiendo del tamaño, peso y grado de silicificación de las valvas, existe la posibilidad de pérdida de alguna de las mismas.

Taxa de diatomeas	Área			
	cerca SS1	lejos SS1	cerca A-43k	lejos A-43k
	Abundancia relativa (%)			
<i>Actinocyclus actinochilus</i> (Ehrenberg) Simonsen	1,196	0,348	0,509	0,599
<i>Actinocyclus curvatulus</i> Janisch	0,747	0,348	0,679	0,200
<i>Asteromphalus hookeri</i> Ehrenberg	0,448	0,348	0,340	0,399
<i>Asteromphalus hyalinus</i> Karsten	0,299	0,348	1,358	1,996
<i>Azpeitia tabularis</i> (Grunow) Fryxell & Sims	0,598	0,000	0,170	0,798
<i>Chaetoceros aequatorialis</i> Cleve	0,000	0,000	0,000	0,200
<i>Chaetoceros atlanticus</i> Cleve	0,598	1,045	1,698	2,196
<i>Chaetoceros bulbosus</i> (Ehrenberg) Heiden	0,000	0,000	0,340	0,200
<i>Chaetoceros convolutus</i> Castracane	0,000	0,174	0,679	0,798
<i>Chaetoceros criophilus</i> Castracane	0,000	0,348	0,679	0,200
<i>Chaetoceros dictyota</i> Ehrenberg	0,598	1,045	1,698	0,998
<i>Chaetoceros neglectus</i> Karsten	0,000	0,000	0,509	0,000
<i>Chaetoceros</i> sp. 1	0,598	0,000	0,170	0,200
<i>Chaetoceros</i> sp. 2	0,000	0,000	0,170	0,000
<i>Cocconeis</i> sp.	0,000	0,174	0,170	0,000
<i>Corethron pennatum</i> (Grunow) Ostenfeld	23,617	13,763	24,958	37,725
<i>Coscinodiscus asteromphalus</i> Ehrenberg	0,149	0,174	0,000	0,000
<i>Coscinodiscus concinnus</i> Smith	0,000	0,000	0,170	0,000
<i>Dactylosolen antarcticus</i> Castracane	0,149	0,348	0,170	0,000
<i>Delphineis minutissima</i> (Hustedt) Simonsen	0,747	3,484	1,358	0,000
<i>Eucampia antarctica</i> var. <i>recta</i> (Mangin) Fryxell & Prasad	0,299	0,174	0,170	0,200
<i>Fragilariopsis curta</i> (van Heurck) Hustedt	6,726	10,801	6,282	0,798
<i>Fragilariopsis cylindrus</i> (Grunow ex Cleve) Frenguelli	0,598	0,871	0,679	0,000
<i>Fragilariopsis kerguelensis</i> (O'Meara) Hustedt	31,689	26,307	14,092	24,152
<i>Fragilariopsis nana</i> (Steemann Nielsen) Paasche	1,644	3,659	1,528	1,796
<i>Fragilariopsis obliquecostata</i> (van Heurck) Heiden	1,943	4,181	1,358	0,200
<i>Fragilariopsis pseudonana</i> (Hasle) Hasle	0,897	1,394	2,547	1,397
<i>Fragilariopsis rhombica</i> (O'Meara) Hustedt	6,129	5,749	5,772	9,980
<i>Fragilariopsis ritscheri</i> Hustedt	1,495	1,394	1,358	0,000
<i>Fragilariopsis separanda</i> Hustedt	1,046	0,697	0,679	0,399
<i>Fragilariopsis sublinearis</i> (van Heurck) Heiden	1,644	2,787	0,849	0,399
<i>Haslea</i> sp.	0,000	0,174	0,849	0,200
<i>Leptocylindrus mediterraneus</i> (Peragallo) Hasle	1,046	0,000	2,716	1,198
<i>Melosira</i> sp.	0,149	0,174	0,000	0,200
<i>Membraneis challengerii</i> (Grunow) Paddock	0,149	0,000	0,000	0,000
<i>Navicula</i> sp. 1	0,149	0,348	0,340	0,000
<i>Navicula</i> sp. 2	0,000	0,871	0,170	0,000
<i>Nitzschia bicaudata</i> Cleve	0,149	1,045	0,000	0,000
<i>Nitzschia braarudii</i> Hasle	0,000	0,348	0,170	0,000
<i>Nitzschia</i> sp.	0,000	0,000	0,170	0,000
<i>Odontella litigiosa</i> (Van Heurck) Hoban	0,149	0,000	0,000	0,000
<i>Opephora</i> sp.	0,000	0,000	0,000	0,200
<i>Pinnularia quadratarea</i> (Schmidt) Cleve	0,000	0,174	0,000	0,000
<i>Plagiotropis gaussii</i> (Heiden) Paddock	0,448	0,174	0,509	0,000
<i>Pleurosigma</i> sp.	0,000	0,000	0,340	0,000
<i>Porosira glacialis</i> (Grunow) Jorgensen	0,000	0,174	0,000	0,000
<i>Porosira pseudodenticulata</i> (Hustedt) Jousé	0,747	0,523	1,358	0,200
<i>Pseudogomphonema kamtschaticum</i> (Grunow) Medlin	0,000	0,174	0,000	0,000
<i>Pseudo-nitzschia turgiduloides</i> (Hasle) Hasle	1,644	0,000	0,509	0,000
<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.	0,747	0,523	0,170	0,599
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Mereschkowsky	0,000	0,523	0,170	0,000
<i>Thalassiosira gracilis</i> (Karsten) Hustedt var. <i>gracilis</i>	3,438	7,317	11,205	4,990
<i>Thalassiosira gracilis</i> var. <i>expecta</i> (Van Landingham) Fryxell & Hasle	0,598	3,136	3,226	2,994
<i>Thalassiosira gravida</i> Cleve	0,000	0,697	0,000	0,000
<i>Thalassiosira lentiginosa</i> (Janisch) Fryxell	1,943	1,394	1,188	0,599
<i>Thalassiosira oliveriana</i> (O'Meara) Makarova & Nikolajev	0,747	0,174	0,000	0,000
<i>Thalassiosira perpusilla</i> Kozlova	0,000	0,174	0,000	0,000
<i>Thalassiosira tumida</i> (Janisch) Hasle	1,794	0,523	2,037	0,998
<i>Thalassiothrix antarctica</i> Schimper ex Karsten	2,242	1,394	3,396	1,996
Central no identificada 1	0,000	0,000	0,170	0,000
Central no identificada 2	0,000	0,000	0,170	0,000

Tabla 3.4. Expedición de invierno. Abundancia relativa (%) de los taxa de diatomeas presentes en las muestras cualitativas tratadas, para cada área de estudio.

Índice	Área			
	cerca SS1	lejos SS1	cerca A-43k	lejos A-43k
S	39	45	39	33
H'	3,546	3,943	4,092	3,062
J'	0,671	0,718	0,774	0,607

Tabla 3.5. Expedición de invierno. Riqueza específica (S), índice de diversidad de Shannon (H') e índice de equidad de Pielou (J'), en base a los taxa de diatomeas presentes en las muestras cualitativas tratadas, para cada área de estudio.

A continuación se detallan los taxa más relevantes, teniendo en cuenta la frecuencia y/o abundancia con la que fueron observados. Seguidamente, se presentan ciertas especies de diatomeas poco citadas o "raras" para el área de estudio.

3.2.3.1- Diatomeas frecuentes y/o abundantes

Corethron pennatum y *Haslea* sp. fueron las diatomeas numéricamente dominantes. Integrando el total de la columna de agua muestreada, *C. pennatum* representó el 1,25 y 21,63 % de la densidad media de fitoplancton y de diatomeas respectivamente. *Haslea* sp., por su parte, lo hizo en un 1,08 y 18,58 %. A diferencia del otoño, *C. pennatum* fue encontrado generalmente como células vegetativas.

Thalassiosira gracilis var. *gracilis* (Fig. 3.14a, b), *Fragilariopsis kerguelensis* y *F. curta* fueron los taxa que siguieron en orden de importancia numérica. Nuevamente, los géneros *Thalassiosira* y *Fragilariopsis* estuvieron muy bien representados, con *T. gracilis* var. *expecta* (Fig. 3.14c), *T. lentiginosa* (Fig. 3.14d, e), *T. tumida* (Fig. 3.14 f, g) y *F. rhombica* como especies prominentes. Asimismo, *Actinocyclus actinochilus* (Fig. 3.14h), *A. curvatulus* (Fig. 3.14i), *Asteromphalus hookeri* (Fig. 3.15a, b) y *A. hyalinus* (Fig. 3.15c, d) estuvieron entre las especies céntricas más características. El género *Chaetoceros*, aunque con alta riqueza específica ocurrió otra vez en bajas densidades. *Leptocylindrus mediterraneus* (Fig. 3.15e-g), numéricamente escasa, estuvo presente en las cuatro áreas estudiadas. *D. minutissima*, mencionada como especie rara en otoño, ocurrió esta vez con mayor frecuencia.

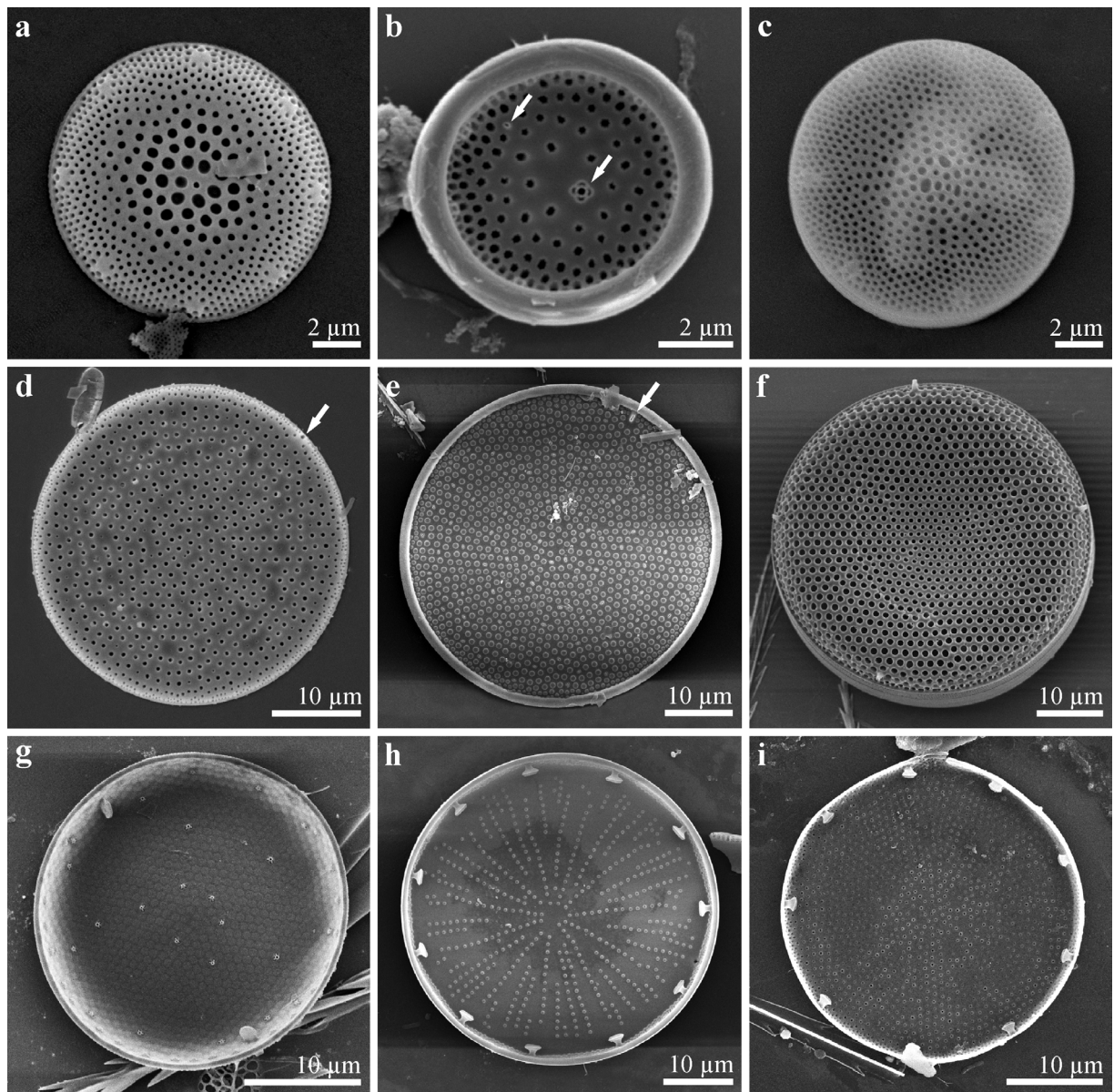


Figura 3.14. **a** Valva de *Thalassiosira gracilis* var. *gracilis* en vista externa (MEB). Note en el centro el mayor tamaño de las areolas. **b** Valva de *T. gracilis* var. *gracilis* en vista interna (MEB). Note el proceso reforzado en posición excéntrica (flecha) y el proceso labiado cerca del manto (flecha). **c** Valva de *T. gracilis* var. *expecta* en vista externa (MEB). **d, e** Valvas de *T. lentiginosa* en vista externa e interna (MEB). Note la presencia de un único proceso labiado marginal (flechas) y de procesos reforzados esparcidos uniformemente sobre la superficie valvar. **f** Frústulo de *T. tumida* con cuatro procesos labiados marginales (MEB). **g** Valva de *T. tumida* en vista interna mostrando dos procesos labiados marginales, procesos reforzados esparcidos sobre la superficie valvar y anillos marginales de procesos reforzados (MEB). **h** Valva de *Actinocyclus actinochilus* en vista interna (MEB). **i** Valva de *A. curvatulus* en vista interna (MEB). Note en (**h**) e (**i**) el anillo marginal de procesos labiados.

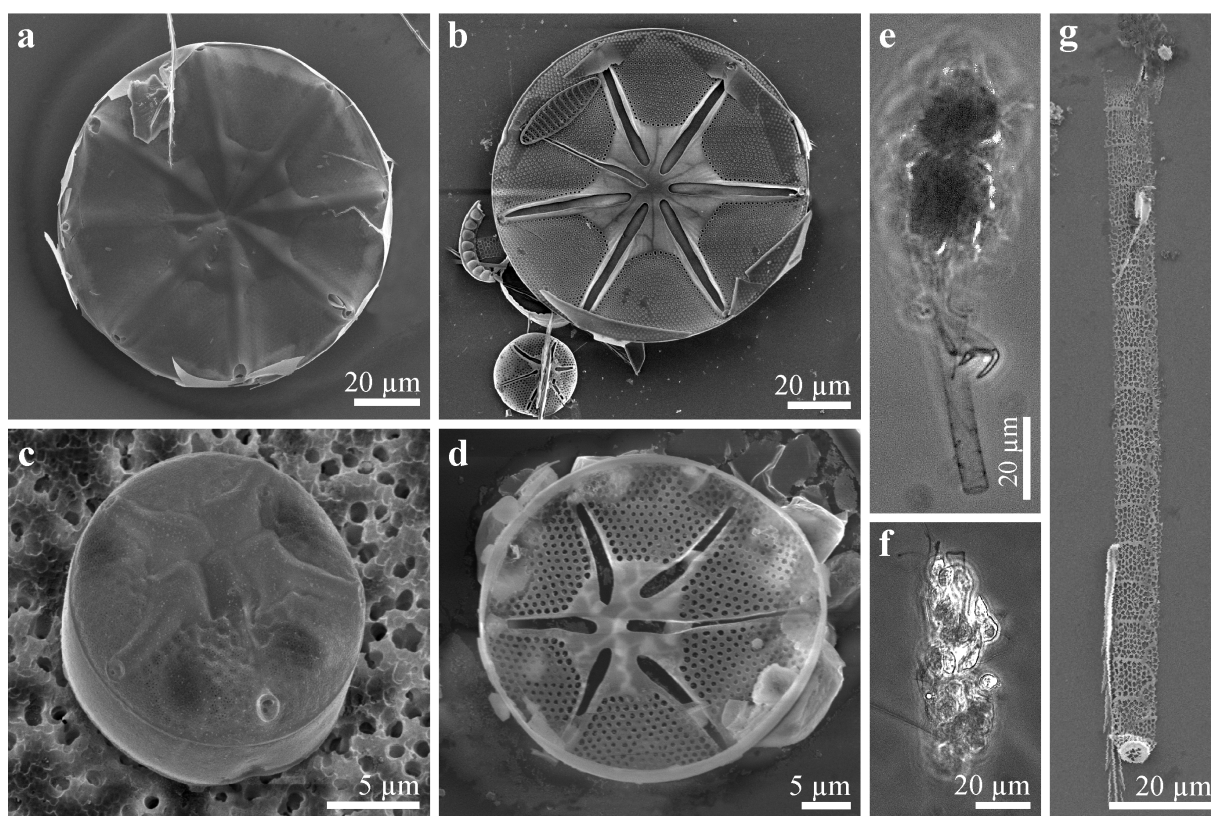


Figura 3.15. **a, b** Valvas de *Asteromphalus hookeri* de aproximadamente 100 µm de diámetro en vista externa e interna (MEB). Note en **(b)** la diferencia de tamaño respecto a un individuo de la especie *A. hyalinus*. **c** Frústulo de *A. hyalinus* (MEB). **d** Valva de *A. hyalinus* en vista interna (MEB). **e, f** Frústulos de *Leptocylinthus mediterraneus* cubiertos en distinto grado por flagelados epífitos (MO). **g** Frústulo de *L. mediterraneus* (MEB). Note las numerosas medias bandas que constituyen el cingulo.

Observaciones y comentarios

Los individuos identificados como *Haslea* sp., tal como ocurrió en otoño, no pudieron ser identificados a nivel de especie. La medida del eje transapical ($\bar{x} = 7 \mu\text{m}$) y la cantidad de estrías transversales en 10 µm ($\bar{x} = 26$) resultaron notablemente inferiores respecto a lo indicado en la bibliografía de referencia para *H. trompii*, especie reconocida para Antártida (Hasle & Syvertsen 1997, Scott & Thomas 2005).

En relación al género *Thalassiosira*, en este estudio, más precisamente durante la expedición de invierno, 10 taxa fueron fehacientemente identificados desde material tratado y con ayuda de la microscopía electrónica. Con más de 100 especies reconocidas, *Thalassiosira* es uno de los géneros de diatomeas marinas mejor estudiado (Hasle & Syvertsen 1997). De acuerdo con Johansen & Fryxell (1985) es posibles hallar alrededor de 20 especies de *Thalassiosira* en aguas antárticas, algunas de ellas asociadas al margen de hielo. *T. gracilis* var. *gracilis*, uno de los taxa más prominentes, se describe más adelante en la sección 3.2.4.

Con respecto a otros taxa menos abundantes, se señalan ciertas particularidades de *A. hookeri* y *L. mediterraneus*. Varios individuos de *A. hookeri* (Fig. 3.15a, b) superaron en diámetro al máximo señalado en la bibliografía consultada, 103 μm en este estudio vs. 78 μm en la referencia (Hernández-Becerril 1991). Por otro lado, aunque posible de ocurrir formando cortas cadenas de dos o tres células (Scott & Thomas 2005), en nuestro material se observaron especímenes únicamente de manera solitaria.

L. mediterraneus es una especie fácil de identificar por la presencia de flagelados epífitos fijados a las bandas del cingulo (Fig. 3.15e, f); generalmente se encuentra sin cloroplasto y su posición taxonómica sigue siendo cuestionada (Hasle & Syvertsen 1997). De forma cilíndrica y considerable longitud del eje pervalvar, debido al elevado número de medias bandas (Fig. 3.15g), las células pueden aparecer solitarias o en colonias, unidas por la superficie valvar (Scott & Thomas 2005). Esta especie tiene una distribución cosmopolita, y de acuerdo con Fryxell (1989) es frecuentemente encontrada en aguas antárticas, incluso bajo el hielo o a profundidad. Mientras Scott & Thomas (2005) reconocen a la especie de flagelado epífita como *Rhizomonas setigera*, Gómez (2007) prefiere retener el nombre *Solenicola setigera* y llamar a la asociación entre ambos organismos, consorcio *Solenicola-Leptocylindrus*.

3.2.3.2- Diatomeas poco frecuentes y/o abundantes

En esta sección se tratan ciertos taxa de diatomeas caracterizados, ya sea por la escasa frecuencia con que se hallaron, por ser poco comunes en aguas pelágicas o en la zona de estudio, e incluso por ser poco conocidos para la ciencia. *Fragilariopsis peragallii* (Fig. 3.16a) ocurrió cerca A-43k, *Nitzschia barbieri* (Fig. 3.16b) lejos SS1. *Pleurosigma directum* ocurrió cerca SS1 y cerca A-43k; otras especies de este género fueron también registradas sin ser posible su determinación taxonómica. Entre las especies raras para Antártida, cabe mencionar a *Actinoptychus senarius* (Ferrario & Ferreyra 1987), *Coscinodiscus concinnus* (Fig. 3.16c) y *Hemidiscus cuneiformis* (Fig. 3.16d), y entre las especies raras de hallar en muestras de plancton, a *Luticola cohnii* (Fig. 3.16f), *Pinnularia quadratarea* (Fig. 3.16e), *Psammodictyon panduriforme* var. *minor*, *Pseudogomphonema kamtschaticum* (Fig. 3.16g), *Rhaphoneis amphiros* y *Opephora* sp. (Anexo 2).

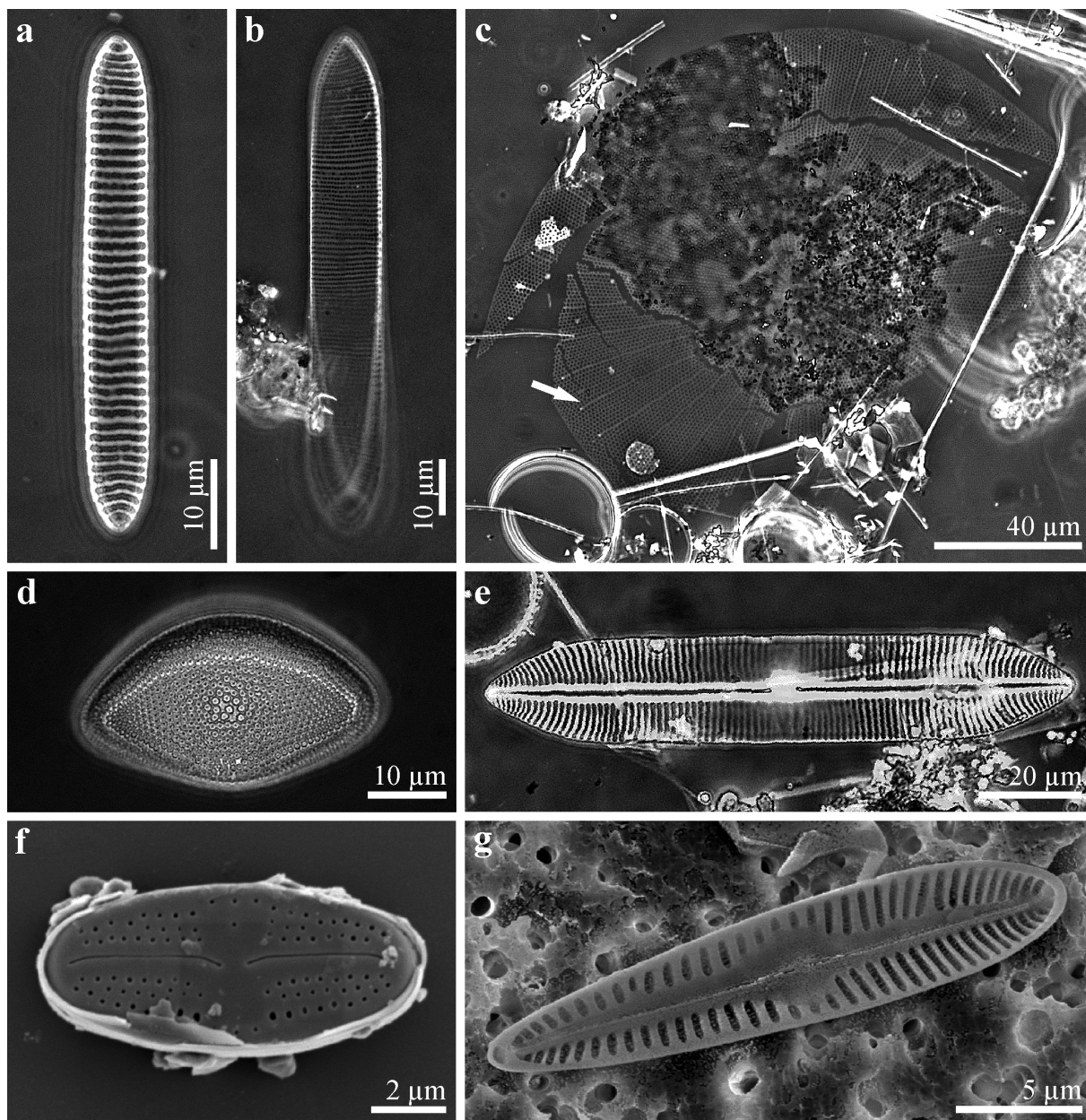


Figura 3.16. a Valva de *Fragilariopsis peragallii* (MO). b Valva de *Nitzschia barbieri* (MO). c Valva rota de *Coscinodiscus concinnus* con restos de materia orgánica (MO). Note los distintivos rayos hialinos que corren desde el centro de la valva hasta los procesos labiados marginales (flecha). d Valva de *Hemidiscus cuneiformis* (MO). e Valva de *Pinnularia quadratarea* (MO). f *Luticola cohnii* en vista valvar externa (MEB). g *Pseudogomphonema kamtschaticum* en vista valvar interna (MEB).

Observaciones y comentarios

En cuanto a las especies raras para Antártida y encontradas en este estudio, *C. concinnus* pudo ser fehacientemente determinada (Fig. 3.16c). La especie tiene una amplia distribución, posiblemente cosmopolita, con amplia tolerancia de temperatura (Hasle & Syvertsen 1997) y hasta el momento aparentemente no registrada en regiones antárticas (Hasle & Lange 1992). Por otra parte, *H. cuneiformis* es principalmente una especie de regiones templadas y cálidas (Round et al. 1990, Hasle & Syvertsen 1997), aunque con

amplia distribución en todos los océanos (Simonsen 1974). Es reportada por Hargraves (1968) en aguas subantárticas a 5,7 °C de temperatura, considerando su hallazgo como un hecho fortuito. Más recientemente Scott & Thomas (2005) la ilustran y describen para aguas antárticas. Un único espécimen fue hallado en el presente estudio (Fig. 3.16d); el mismo muestra menores dimensiones que las documentadas en la bibliografía mencionada, eje apical de 37 µm y eje transapical de 22 µm vs. 40-288 µm por 30-158 µm, respectivamente.

Entre las especies poco comunes en el plancton, *L. cohnii* ocurrió en el área cerca A-43k. *Luticola* es un género de agua dulce a ligeramente salobres, estuarinas, más común en suelo o hábitats subaéreos (Round et al.1990). La especie *L. cohnii* tiene una amplia distribución en la región antártica y subantártica, en distintos tipos de ambientes continentales, incluyendo el hielo. La misma fue reportada para la Isla Decepción y otras islas antárticas desde muestras de suelo (Kellogg & Kellogg 2002, van de Vijver & Mataloni 2008). *Pinnularia*, por su parte, es un género ampliamente representado, principalmente epipélico y de agua dulce (Round et al. 1990). Las especies marinas árticas son caracterizadas como perifíticas, muy comunes sobre el fondo del hielo marino (Poulin 1990). Particularmente, distintas variedades de *P. quadratarea* son citadas también para Antártida (Frenguelli & Orlando 1958, Poulin 1990, Kellogg & Kellogg 2002, Scott & Thomas 2005, Al-Handal & Wulff 2008b). Sólo un individuo de este taxón fue encontrado en este estudio, sin haberse podido determinar a qué variedad corresponde (Fig. 3.16e). Otro de los taxa raros en el plancton, eventualmente registrado, fue *P. kamtschaticum*. Esta especie es considerada como epífita de macroalgas y diatomeas, o común sobre la parte inferior del hielo marino, en aguas templadas frías y polares (Medlin 1990, Scott & Thomas 2005). *Psammodictyon*, género marino, por lo general episámico (Round et al. 1990), ocurrió lejos SS1. Por último, escasos individuos del género *Opephora*, otro taxón epífita o más comúnmente episámico, de aguas marinas y/o salobres (Round et al. 1990, Sabbe & Vyverman 1995), fueron hallados solamente lejos A-43k. Cabe destacar que muchas especies en principio atribuidas a *Opephora*, han sido o deberían ser transferidas a otros géneros afines (Morales 2002).

F. peragallii y *N. barbieri*, ambas con distribución austral, han sido escasamente señaladas después de su descripción original. Estas dos especies se describen y discuten en la sección 3.2.4.

Como fuera sugerido anteriormente, aunque difícil de comprobar, este trabajo advierte sobre la posible existencia de un intercambio entre diatomeas de diferentes ambientes antárticos. Sea a corto o mediano plazo, todo material biológico vivo o muerto, así como las partículas minerales presentes en las barreras de hielo (lagunas de deshielo, grietas, columna sólida de hielo, flancos sumergidos, etc.) y en los témpanos que éstas originan, serán liberados al

océano tras el ulterior proceso de fusión. Kellogg & Kellogg (1987), si bien estudiando la Barrera de Hielo McMurdo-Mar de Ross, la cual es de origen marino y no glaciar, y en un estudio enfocado a grandes escalas de tiempo, proporcionan evidencias sobre la producción de una flora sedimentaria mixta (marina y continental) sobre la superficie del hielo. Los autores explican este hecho a través del transporte de material marino desde la base de la barrera de hielo hacia su superficie, por procesos de congelación basal y erosión superficial, y atribuyen la adición del material continental al desarrollo de lagunas estivales de deshielo sobre la superficie de la barrera.

3.2.4- Descripción taxonómica de particulares especies de diatomeas encontradas en el plancton

En esta sección se describen las especies *Fragilariopsis nana*, *F. curta*, *F. kerguelensis*, *Thalassiosira gracilis* var. *gracilis*, *T. gracilis* var. *expecta* y *Delphineis minutissima*, por la posibilidad que se tuvo de analizar en profundidad su ultraestructura, aportando y/o confirmando algunos de sus caracteres diagnósticos. Por otro lado, se incluyen también en esta sección a *Fragilariopsis peragallii* y *Nitzschia barbieri*, debido a los escasos registros, discutida posición taxonómica y falta de información que existe sobre estas especies.

***Fragilariopsis nana* (Steeemann Nielsen) Paasche**

Las células son solitarias o están unidas por su cara valvar formando cortas colonias, generalmente en dobletes (Fig. 3.10a). La valva es linear e isopolar con ápices ampliamente redondeados (Fig. 3.10a, c). La superficie valvar es plana y posee estrías rectas bi o triseriadas (54-80 areolas en 10 μm) (Fig. 3.10c, d). Sobre los ápices, las hileras de areolas se disponen de un modo radial o paralelo respecto al eje apical (Fig. 3.10c). El manto valvar está perforado por una irregular hilera de poroides, más evidente sobre la cara proximal. El cingulo consiste de tres bandas, una amplia valvocópula con poroides en posición advalvar, y dos cópulas (Fig. 3.10d).

Datos morfométricos: El eje apical varía entre 3,0 y 9,5 μm (\bar{x} = 5,1 μm) y el eje transapical entre 1,5 y 2,0 μm (\bar{x} = 1,7 μm). La cantidad de estrías y fíbulas en 10 μm varía entre 14 y 20 (\bar{x} = 17). Total de individuos analizados: 65 (38 al MO y 27 al MEB).

Observaciones y comentarios

F. nana es una especie marina, planctónica y simpágica presente en regiones polares y subpolares del Ártico y la Antártida (Lundholm & Hasle 2008). Estos autores, trabajando con información morfológica y genética de material inicialmente considerado como *F. cylindrus*,

diferenciaron y tipificaron dos especies diferentes: *F. cylindrus* y *F. nana*. Debido a la estrecha similitud existente entre estas especies, especímenes previamente registrados como *F. cylindrus* podrían corresponder a *F. nana* (Lundholm & Hasle 2008). Los caracteres morfológicos que las distinguen muchas veces se superponen; *F. nana* se diferencia de *F. cylindrus* principalmente por la longitud menor de su eje transapical y por su mayor densidad de areolas. Además, *F. nana* suele presentar un mayor número de hileras de areolas en las estrías (Lundholm & Hasle 2008, Cefarelli et al. 2010). Por todo lo expuesto, resulta muy difícil distinguir ambas especies usando solamente microscopía óptica. En este trabajo se confirmó fehacientemente la identificación de *F. nana* a través de microscopía electrónica de barrido.

***Fragilariopsis curta* (van Heurck) Hustedt**

Las células están unidas por la totalidad de la superficie valvar formando colonias acintadas (Fig. 3.10e). La valva es linear y heteropolar, con un extremo más ancho que el otro, y ambos ampliamente redondeados (Fig. 3.10f, g). Las estrías son rectas a ligeramente oblicuas, y curvas cerca de los ápices. Cada una de ellas está perforada por dos hileras de areolas, muy ocasionalmente sólo una o tres hileras. Sobre los ápices, las hileras de areolas se disponen de un modo radial o paralelo respecto al eje apical (Fig. 3.10f, g). El manto está estructurado semejante a la superficie valvar, con una hilera de poroides distribuida irregularmente. El cingulo está compuesto por la valvocópula, la cual posee una hilera de poroides de posición advalvar, y por dos cópulas no perforadas. La primera de las cópulas es considerablemente más angosta que la otra (Fig. 3.10h).

Datos morfométricos: El eje apical varía entre 12,5 y 54,5 μm ($\bar{x} = 26,0 \mu\text{m}$) y el eje transapical entre 4,0 y 6,5 μm ($\bar{x} = 5,5 \mu\text{m}$). La cantidad de estrías y fíbulas en 10 μm varía entre 10 y 14 ($\bar{x} = 12$). La cantidad de areolas en 10 μm varía entre 30 y 39. Total de individuos analizados: 33 (10 al MO y 23 al MEB).

Observaciones y comentarios

Los datos morfométricos recabados sobre algunos especímenes de *F. curta* difieren ligeramente de aquellos previamente publicados, principalmente mayor longitud del eje apical y mayor densidad de estrías y de areolas.

F. curta es una especie marina, tanto planctónica como simpágica, presente en aguas australes, neríticas y oceánicas (Manguin 1960, Hasle & Syvertsen 1997). Es conocida como una de las especies de diatomeas dominante en el Mar de Weddell (Kang & Fryxell 1993, Hegseth & von Quillfeldt 2002).

***Fragilariopsis kerguelensis* (O'Meara) Hustedt**

Las células, unidas por parte de la superficie valvar a través de material mucilaginoso, forman conspicuas colonias visibles al MO en vista conectival (Fig. 3.11a). Los frústulos están fuertemente silicificados y tienen la superficie valvar ligeramente curvada (Fig. 3.11a). La forma de la valva, en los especímenes más grandes, es lanceolada, con ápices redondeados y principalmente heteropolar, mientras que en algunos de los especímenes más pequeños, la valva es elíptica, isopolar y con los ápices más redondeados (Fig. 3.11b, c). Las estrías son rectas o ligeramente oblicuas, ocasionalmente curvas cerca de los ápices (Fig. 3.11b, c). Están perforadas por dos hileras de grandes areolas, claramente visibles al MO, y dispuestas de modo alternado (Fig. 3.11b). En algunos especímenes una tercera e incompleta hilera de areolas ocurre cercana a los bordes de la valva. Las interestrías penetran considerablemente dentro de la valva y en ocasiones presentan pequeñas protuberancias, tanto en vista interna como externa (Fig. 3.11c, d). El manto valvar es no perforado. El cingulo está compuesto por la valvocópula y por una cópula lisa (Fig. 3.11d); la valvocópula suele tener una fina hilera de poroides.

Datos morfométricos: El eje apical varía entre 20,0 y 82,0 μm ($\bar{x} = 43,5 \mu\text{m}$) y el eje transapical entre 6,0 y 11,5 μm ($\bar{x} = 9,0 \mu\text{m}$). La cantidad de estrías y fíbulas en 10 μm varía entre 4 y 7 ($\bar{x} = 5$). La cantidad de areolas en 10 μm varía entre 7 y 14. Total de individuos analizados: 29 (19 al MO y 10 al MEB).

Observaciones y comentarios

Debido a su notable silicificación, tamaño de las areolas y marcada estriación, *F. kerguelensis* es muy fácil de reconocer al MO, tanto en vista valvar como conectival. Los especímenes analizados en este trabajo expanden ligeramente algunos de los datos morfométricos previamente reportados (longitud del eje apical y densidad de areolas).

F. kerguelensis es una especie planctónica, característica de aguas frías australes (Hasle & Syvertsen 1997), considerada un contribuyente importante en el ciclo global del silicio en estas aguas limitadas en hierro (Cortese & Gersonde 2007). Al suroeste del Océano Atlántico, la especie ha sido encontrada dominando comunidades de diatomeas, tanto en la columna de agua como en los sedimentos (Romero & Hensen 2002, Olguín et al. 2006).

***Fragilariopsis peragallii* (Hasle) Cremer in Cremer et al.**

La valva es linear e isopolar, con ápices más o menos puntiagudos. Las estrías son rectas, curvas cerca de los ápices, con dos hileras de areolas (Fig. 3.16a). Los especímenes fueron muy escasos y analizados sólo al MO.

Datos morfométricos: El eje apical es de 55,0 μm y el eje transapical de 7,5 μm ; 7 estrías en 10 μm .

Observaciones y comentarios

Hasle (1965) erigió a *Nitzschia peragallii* (= *F. peragallii*) a partir de una variedad de *N. barbieri* (*N. barbieri* var. *latestriata*), considerando los siguientes caracteres: ápices más redondeados, menor longitud del eje transapical, menor densidad de estrías y areolación más gruesa. Hargraves (1968) por su parte, considera insuficientes estas diferencias como para establecer dos especies separadas, argumentando que estos caracteres varían ampliamente y que podrían corresponder por igual a una y otra entidad. Hasle (op. cit.) destacó además que ambos taxa sólo fueron observados como células solitarias, en contraposición al hábito colonial del género *Fragilariopsis*. Asimismo, aunque a través de un análisis realizado con microscopía óptica, la autora reconoce una estructura valvar similar a la de *Fragilariopsis*. Posteriormente, Medlin & Sims (1993) hacen referencia a las observaciones de Hasle añadiendo que aunque solitarias, *N. peragallii* y *N. barbieri* poseen la misma estructura valvar de otras especies de *Fragilariopsis*. Sin embargo, en una enmienda de la diagnosis de *Fragilariopsis*, Hasle (1993) no incluye a *N. peragallii* ni a *N. barbieri* dentro de este género. Por último, Cremer en Cremer et al. (2003) transfiere *N. peragallii* al género *Fragilariopsis*, pero sin argumentar las razones de dicha transferencia.

Aunque en este estudio se observaron pocos espécimen de cada uno de estos taxa en cuestión, los mismos son suficientemente diferentes entre sí como para ser considerados una misma entidad taxonómica tal como propone Hargraves (1968). La areolación de *N. barbieri* es notablemente más delicada y las estrías son uniseriadas (Fig. 3.16a, b). En cuanto a su posición genérica, si bien este trabajo de tesis propone mayores estudios que ayuden a clarificar el problema, tales como estudios de cultivo y análisis moleculares, todo parece indicar que ambas especies pueden ser bien consideradas dentro del género *Fragilariopsis* y no dentro de *Nitzschia*. La falta de evidencia de organismos formando colonias, puede deberse a la escasa frecuencia con que aparecen en las muestras, teniendo en cuenta además, que los especímenes fotografiados provienen de material tratado, y que dicho tratamiento remueve toda materia orgánica separando las valvas de sus respectivos frústulos y posibles colonias.

Respecto a su ecología y distribución, *F. peragallii* es una especie marina, presente en aguas frías australes, tanto en el plancton como en el hielo marino (Cremer et al. 2003). Como especie aparentemente rara, ha sido citada muy pocas veces desde su descripción original (Scott & Thomas 2005). Cefarelli et al. (2010) encontraron a *F. peragallii* como la especie menos frecuente y abundante de *Fragilariopsis* en el Mar de Weddell, entre

temperaturas de -1,33 y -1,15 °C y salinidades de 33,17 y 33,33 psu. Asimismo, estos autores documentaron por primera vez la especie a través de microscopía electrónica.

***Nitzschia barbieri* Peragallo**

La valva es linear e isopolar, con ápices puntiagudos. Las estrías son rectas, curvas cerca de los ápices, con una hilera de areolas (Fig. 3.16b). Los especímenes fueron muy escasos y analizados únicamente con microscopía óptica.

Datos morfométricos: El eje apical es de 87,5 µm y el eje transapical de 12,5 µm; 12 estrías y 9 fíbulas en 10 µm; 20 areolas en 10 µm.

Observaciones y comentarios

N. barbieri, tal como *F. peragallii*, es una especie escasamente reportada (Scott & Thomas 2005). Hasle (1965) la caracteriza como una diatomea del hielo antártico. Ha sido señalada por Hargraves (1968) aproximadamente a los 65°S-115°W, en el pack de hielo y en número muy escaso. Aspectos taxonómicos de este taxón ya fueron discutidos en los párrafos anteriores dedicados a *F. peragallii*.

Thalassiosira gracilis* (Karsten) Hustedt var. *gracilis

Las células son generalmente solitarias, de forma discoidea y fuertemente silicificadas. La superficie valvar es plana y presenta en el centro areolas distintivamente más grandes que en el resto de la valva (\bar{x} = 0,4 µm de diámetro), ampliamente espaciadas y con arreglo irregular (8-14 en 10 µm). Hacia los márgenes y en el manto, las areolas decrecen paulatinamente de tamaño (15-23 en 10 µm) (Fig. 3.14a). El límite entre la superficie valvar y el manto es relativamente difuso. Un proceso reforzado ocurre ligeramente excéntrico y el proceso labiado cercano al manto (Fig. 3.14b). El manto presenta un anillo de procesos reforzados, los cuales poseen extensiones internas (Fig. 3.14a, b).

Datos morfométricos: El diámetro varía entre 6,5 y 20,5 µm (\bar{x} = 11,5 µm). Total de individuos analizados al MEB: 13.

Observaciones y comentarios

T. gracilis var. *gracilis* es fácilmente reconocible al MO dada su notable silicificación y mayor tamaño de las areolas del centro de la valva. Este taxón está ampliamente distribuido en los sectores antárticos de los Océanos Atlántico, Índico y Pacífico, ocurriendo también en aguas subantárticas e incluso subtropicales (Johansen & Fryxell 1985).

***Thalassiosira gracilis* var. *expecta* (Van Landingham) Fryxell & Hasle**

Las células son generalmente solitarias, de forma discoidea y fuertemente silicificadas. La superficie valvar es plana y presenta en el centro areolas más grandes que en el resto de la valva (15-20 en 10 μm). Hacia los márgenes y en el manto, las areolas decrecen paulatinamente de tamaño (22-26 en 10 μm) (Fig. 3.14c). Un proceso reforzado ocurre ligeramente excéntrico y el proceso labiado cercano al manto. El manto presenta un anillo de procesos reforzados (Fig. 3.14c).

Datos morfométricos: El diámetro varía entre 8,5 y 17,5 μm (\bar{x} = 12 μm). Total de individuos analizados al MEB: 10.

Observaciones y comentarios

T. gracilis var. *expecta* difiere de la variedad nominal por tener una estructura valvar más delicada, así como por la presencia de areolas más pequeñas en el centro de la valva. En este estudio fue también un componente importante, aunque presente en menor abundancia que la variedad *gracilis*. Tal como mencionan Johansen & Fryxell (1985), es común encontrar ambos taxa asociados entre sí.

***Delphineis minutissima* (Hustedt) Simonsen**

La valva tiene forma elíptica a lanceolada, es isopolar y con ápices redondeados. La superficie valvar es plana con estrías uniseriadas dispuestas en forma radial, principalmente hacia los extremos (Fig. 3.13f). El esternón es estrecho, y en algunos especímenes resulta difícil de visualizar. Sobre los ápices de la valva, en ambos extremos del esternón, se ubican dos poros pequeños. También en cada ápice y a cada lado del esternón ocurre un proceso labiado, prominente en vista interna (Fig. 3.13f₁, f₃). Las areolas (12-17 en 10 μm) están cubiertas por un velo de tipo "rota". Externamente, entre la superficie valvar y el manto, la valva está irregularmente delimitada por pequeños gránulos silíceos (Fig. 3.13f₂).

Datos morfométricos: El eje apical varía entre 6,0 y 18,0 μm y el eje transapical entre 5,5 y 8,0 μm . La cantidad de estrías en 10 μm varía entre 13 y 17. Total de individuos analizados al MEB: 6.

Observaciones y comentarios

Los datos morfométricos (densidad de areolas y de estrías) obtenidos para *D. minutissima* poseen rangos mayores que los presentados en la descripción original de la especie (Hustedt 1939). Los mismos se asemejan más a aquellos dados por Sar et al. (2007) para especímenes estudiados en la costa atlántica bonaerense (Argentina). Asimismo, los

primeros análisis de esta especie realizados con microscopía electrónica se llevaron a cabo sobre muestras de la costa argentina (Ferrario et al. 2003).

3.3- CONCLUSIONES

El análisis taxonómico efectuado en base al material obtenido durante las dos expediciones, considerando los muestreos planctónicos así como los realizados sobre los témpanos, permitió la determinación de un total de 106 taxa de diatomeas, de los cuales 81 se resolvieron a nivel de especie.

En este estudio se comprobó la existencia de una flora diatomológica propia de las paredes sumergidas de los témpanos, que constituye una fuente de producción primaria poco conocida para la ciencia. Esta flora particular estuvo presente únicamente durante la estación de otoño. Presumiblemente, un ciclo estacional de los organismos, sumado a la presión de pastoreo por parte del krill, no le permitiría mantener su desarrollo durante el invierno. La presencia y abundancia de krill durante los mismos periodos y sitios de muestreo fue documentada en cercanías de los témpanos, concretamente más abundante en torno a las comunidades algales (Robison et al. 2011).

La especie numéricamente dominante y sostén de estas comunidades resultó ser *Thalassioneis signyensis*. Otras especies de diatomeas representativas fueron *Synedropsis lata* var. *angustata*, *S. recta* y *Attheya gaussii*, y con menor frecuencia los géneros *Amphora*, *Navicula* y *Nitzschia*.

El análisis en detalle de *Thalassioneis* permitió dar a conocer por primera vez el tipo de plástidos, la ultraestructura del cingulo, un hábito colonial, así como la ecología de este taxón, hecho que permitió ofrecer una nueva descripción y la enmienda del género y de su única especie *T. signyensis*. Por otro lado, se determinó que la presencia y posición del proceso labiado, la estructura de los campos de poros apicales y del cingulo son caracteres diagnósticos estables para distinguir a *Thalassioneis* de los géneros afines.

Respecto a *S. lata* var. *angustata*, la misma fue descrita por primera vez en vista conectival y caracterizada como especie formadora de colonia; se corroboró además el desigual número de “slits” presente en cada ápice como principal característica que diferencia a *S. lata* del resto de las especies del género. *S. recta* fue documentada como epífita de otras diatomeas.

A. gaussii pudo ser confirmado como un organismo vinculado a diferentes sustratos, partículas minerales y otras diatomeas, carácter ecológico distintivo del género *Attheya*.

Se destaca asimismo la relevancia de formas coloniales y/o epífitas, sugiriendo que estos dos tipos de hábitos son lo suficientemente importantes como para permitir el desarrollo exitoso de las diatomeas sobre las paredes de hielo, a diferencia de aquellas comunidades desarrolladas dentro del hielo.

En este trabajo se propone el término simpágico para referenciar a las comunidades algales o comunidades de diatomeas asociadas a los flancos sumergidos de los témpanos, un tipo de hábitat recientemente descubierto en el marco del proyecto que sostuvo esta tesis. Este hallazgo sólo fue posible de alcanzar mediante la aplicación de modernas técnicas de muestreo.

En aguas aledañas a los témpanos, se confirmó para el fitoplancton antártico la importancia del género *Fragilariopsis*, con *F. nana* como taxón numéricamente dominante en la expedición de otoño. El análisis realizado con microscopía electrónica de barrido corroboró la estrecha similitud morfológica existente entre *F. nana* y *F. cylindrus*, la primera de ellas recientemente tipificada a partir de *F. cylindrus*. Además, se establece la posibilidad de que ejemplares previamente designados como *F. cylindrus* podrían corresponder a cualquiera de estas dos entidades taxonómicas. Por lo tanto, cualquiera de las dos especies podría ser dominante o codominante en aguas antárticas. *F. curta* y *F. kerguelensis* fueron descritas por primera vez en vista cingular. Asimismo, se propone la transferencia de *Nitzschia barbieri* al género *Fragilariopsis* y la debida justificación de la transferencia recientemente realizada de *N. peragallii* a este mismo género.

Biddulphia alternans y *Coscinodiscus concinnus* son citadas por primera vez para aguas antárticas.

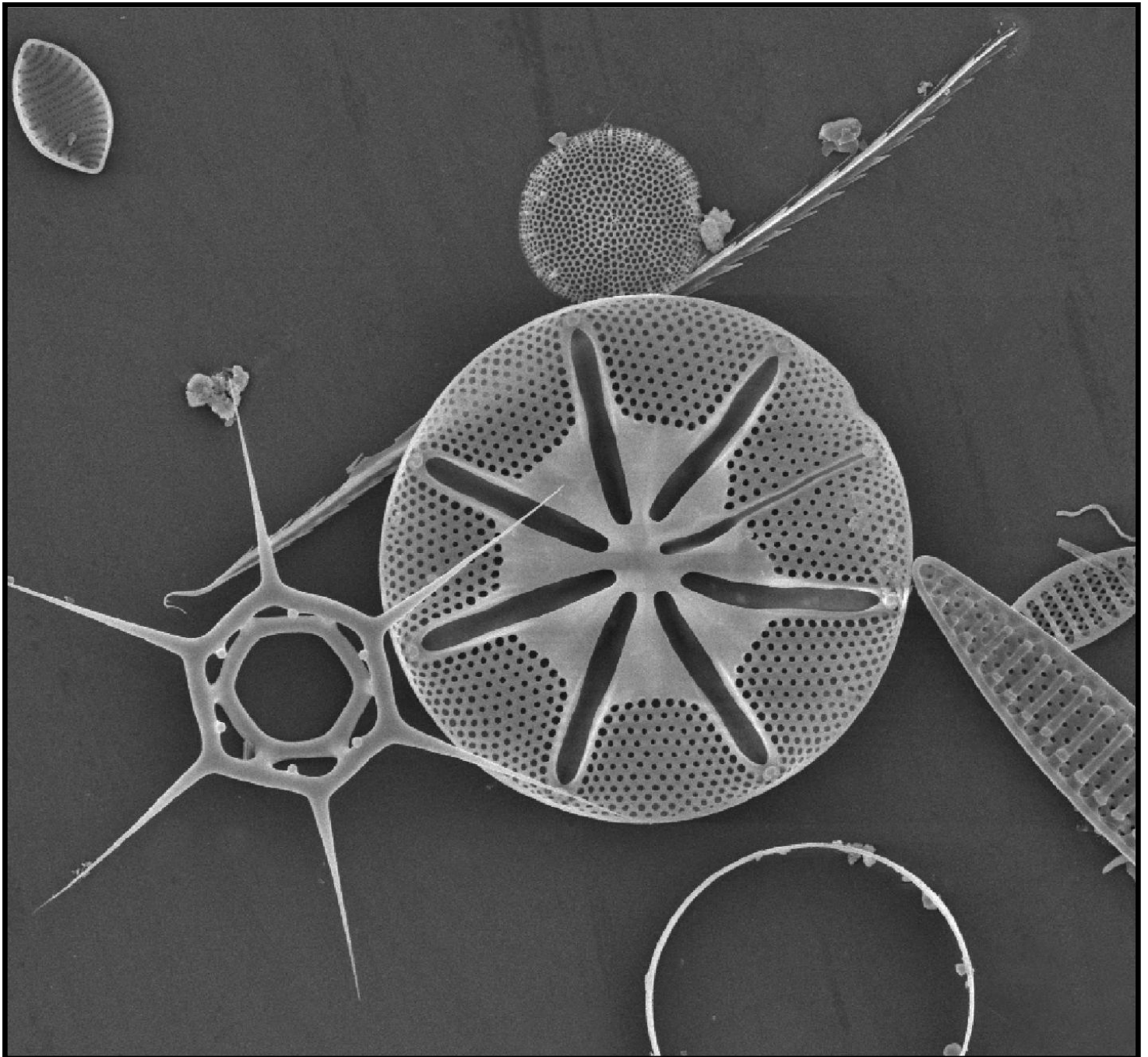
Taxa de diatomeas poco comunes en el plancton, aunque con baja frecuencia, ocurrieron en aguas con influencia de témpanos: *B. alternans*, *Delphineis minutissima*, *Licmophora gracilis*, *Luticola cohnii*, *Pinnularia quadratarea*, *Psammodictyon panduriforme* var. *minor*, *Pseudogomphonema kamtschaticum*, *Rhaphoneis ampiceros*, *Cocconeis* sp., *Opephora* sp., *Plagiogramma* sp. y *Pinnularia* sp. Por otro lado y también con muy baja frecuencia, *S. recta* y *T. signyensis*, dos especies encontradas sobre las paredes de los témpanos, ocurrieron además en el plancton. Por lo tanto, se propone en esta tesis la posibilidad de que exista una especie de intercambio de organismos, en este caso diatomeas, entre los distintos ambientes y comunidades australes: costa, bentos, perifiton, barreras de hielo, témpanos, plancton.

En términos de abundancia celular fitoplanctónica, comparativamente, durante la expedición de otoño las diatomeas dominaron la columna de agua por encima de los 40 m de profundidad. Por el contrario, durante el invierno, aunque la riqueza específica fue mayor, la

densidad de diatomeas estuvo por debajo de la de fitoflagelados/cocales y dinoflagelados. Los géneros numéricamente mejor representados en el invierno fueron *Corethron*, *Haslea*, *Fragilariopsis* y *Thalassiosira*.

CAPÍTULO 4

ABUNDANCIA FITOPLANCTÓNICA



4- ABUNDANCIA FITOPLANCTÓNICA

4.1- INTRODUCCIÓN

El océano Mundial funciona como el mayor reservorio de carbono del planeta, ayudando a controlar la concentración de dióxido de carbono atmosférico. El secuestro de este gas está mediado por fenómenos físico-químicos y biológicos (Siegenthaler & Sarmiento 1993, Froneman et al. 2001, Coale et al. 2004). El fitoplancton, principal componente autótrofo de los ambientes acuáticos, desempeña un rol preponderante en la cadena trófica marina, introduciendo carbono orgánico al medio a través de la fotosíntesis. La mayor parte de este carbono es reutilizado o devuelto a la atmosfera a través de los procesos respiratorios, mientras que una pequeña pero significativa fracción es retenida a profundidad en la columna de agua y en los sedimentos oceánicos, en forma de pellets fecales, agregados de células autótrofas muertas, carbono orgánico disuelto, etc. Este proceso es comúnmente conocido como “bomba biológica” (Priddle et al. 1992, Siegenthaler & Sarmiento 1993, Falkowski et al. 1998). En tal sentido, las comunidades fitoplanctónicas revisten una sustancial importancia ecológica, por lo tanto, el conocimiento de su composición y dinámica, así como el de los factores que regulan su desarrollo, son de singular interés científico.

Las aguas antárticas están generalmente caracterizadas como oligotróficas debido a los bajos niveles de biomasa fitoplanctónica y productividad primaria, a pesar de la alta disponibilidad de macronutrientes. Los principales factores propuestos como limitantes en el desarrollo del fitoplancton austral son: a) la inestabilidad de la columna de agua, b) la presión de pastoreo, c) la escasez de ciertos micronutrientes tales como el hierro, y d) la variación estacional de la radiación solar (El-Sayed & Fryxell 1993, Froneman et al. 2001, Knox 2007). No obstante, existe una notable variabilidad espacial y temporal de la biomasa y productividad fitoplanctónica. Valores relativamente bajos son a menudo reportados en aguas oceánicas, mientras que altos niveles son señalados en áreas costeras y de plataforma (Estrada & Delgado 1990, El-Sayed & Fryxell 1993, Garibotti et al. 2003). Las aguas adyacentes al margen del hielo marino son también significativamente productivas (Garrison et al. 1987, Kang et al. 2001, Taylor et al. 2013).

La variabilidad se ve también reflejada en la distribución de los distintos grupos fitoplanctónicos. Durante las primeras expediciones antárticas, desde muestras tomadas con red de plancton, se consideraba a las diatomeas como el principal componente autótrofo (Marchant & Murphy 1994). Si bien el fitoplancton se encuentra habitualmente dominado por diatomeas en las áreas de elevada productividad (Fryxell 1989, Kang & Fryxell 1993, Kopczynska et al. 2007), importantes contribuciones de otros grupos taxonómicos son

también muy frecuentes. Criptofíceas, prasinofíceas, primnesiofíceas y pequeños organismos fitoflagelados taxonómicamente no identificados, pueden dominar la columna de agua, aunque muchas veces haciendo un aporte menor a la biomasa autótrofa total, en relación al realizado por las diatomeas microplanctónicas (Garibotti et al. 2003). Por otro lado, ciertos estudios (Weber & El-Sayed 1987, Smetacek et al. 1990, Schloss & Estrada 1994) consideran a la fracción nanoplanctónica capaz de sostener la mayor parte de la biomasa y producción primaria del fitoplancton austral, destacando además la sustancial participación de la fracción picoplanctónica muchas veces desestimada. Las diatomeas, en cambio, serían un componente particular de las floraciones estacionales y regionales, posibles de desarrollarse sólo ante condiciones favorables de estabilidad y luz. No obstante, pequeñas diatomeas pennales tales como *Fragilariopsis cylindrus* y *F. pseudonana*, están contenidas también dentro de la fracción nanoplanctónica junto a los organismos nanoflagelados autótrofos (Weber & El-Sayed 1987).

Así y todo, la variabilidad espaciotemporal en la abundancia absoluta y relativa de los diferentes taxa es muy común tanto en aguas neríticas como oceánicas (ej. Estrada & Delgado 1990, Villafañe et al. 1995, Garibotti et al. 2003, Almandoz et al. 2008), y probablemente esté relacionado con cambios en las características ambientales de las masas de agua, las cuales propician favorables o desfavorables condiciones para los diferentes grupos de organismos (Kopczynska 1988, 1992, Bianchi et al. 1992, Helbling et al. 1994). Distintos factores físicos que influyen simultáneamente sobre las características del Océano Antártico afectan también el desarrollo de las comunidades fitoplanctónicas: la temperatura, el viento, la estabilidad de la columna de agua, el avance y retroceso del hielo marino, el agua proveniente de los deshielos continentales, las variaciones de las corrientes marinas, los fenómenos de surgencias (upwellings), remolinos oceánicos (eddies) y frentes, son algunos de los ejemplos más frecuentes. Asimismo, como fuera mencionado, la disponibilidad de nutrientes y ciertos procesos biológicos tales como el pastoreo del zooplancton, también modifican diferencialmente la abundancia y dominancia de las diferentes asociaciones taxonómicas (Knox 2007).

Los efectos que los témpanos a la deriva pueden ejercer sobre las comunidades biológicas adyacentes, y en particular sobre las comunidades fitoplanctónicas, es un tema desarrollado en recientes investigaciones (Smith et al. 2007, Schwarz & Schodlok 2009), y por lo tanto el conocimiento es aún muy limitado. Por el contrario, los procesos físicos vinculados a los témpanos y su relación con las aguas oceánicas, han sido mayormente estudiados. Neshyba (1977), Donaldson (1978), Gladstone et al. (2001), Schodlok et al. (2006), por ejemplo, modelaron el desplazamiento y distribución de los témpanos antárticos, el origen y

tamaño de los mismos, así como los efectos producidos por el agua de deshielo sobre la columna de agua.

De acuerdo a diversas investigaciones (Donaldson 1978, Huppert & Turner 1980, Helly et al. 2011, Stephenson et al. 2011), la fusión de hielo de los témpanos podría producir básicamente tres efectos diferentes sobre las aguas adyacentes: 1) El aporte de agua de deshielo desde las paredes del témpano y que no llega a arrastrar junto a ella un volumen considerable de agua de mar, generaría una lente de agua dulce propagándose en superficie. 2) Agua de deshielo desde las paredes y base del témpano que arrastra volúmenes importantes de agua de mar, provocaría mezcla entre estas aguas de diferente origen y su subsecuente transporte vertical. En este proceso el agua ambiente utiliza calor en la fusión del hielo, por lo tanto disminuye su temperatura y aumenta su densidad. Al mismo tiempo, la dilución que provoca el agua de deshielo disminuye la salinidad y densidad del agua de mezcla. La reducción de salinidad es el fenómeno dominante, convirtiendo al agua resultante positivamente flotante y capaz de elevarse a niveles superiores de profundidad. 3) Agua de deshielo proveniente de las paredes laterales del témpano podría extenderse horizontalmente formando capas estratificadas a diferentes niveles de profundidad.

Junto a estos fenómenos físicos que los témpanos pueden provocar sobre las aguas colindantes, más el posible aporte de nutrientes, tales como hierro y nitratos contenidos en el hielo y entregados al océano por ablación y fusión glaciaria, sumado a los efectos de surgencia y arrastre de aguas profundas también ricas en nutrientes (Neshyba 1977, de Baar et al. 1990, 1995, Löscher et al. 1997, Smith et al. 2007), es de esperar en consecuencia, distintas respuestas de las comunidades biológicas aledañas.

En el presente capítulo de la tesis se determina la estructura y los patrones de distribución y abundancia de la comunidad fitoplanctónica en relación a las variables ambientales, en áreas diferencialmente afectadas por témpanos, durante diferentes estaciones (otoño e invierno). Se evalúan comparativamente los efectos sobre el fitoplancton de acuerdo a la presencia-ausencia de témpanos, la distancia a los mismos y la época del año. Además, se considera el efecto de los témpanos sobre las propiedades físicas del agua, conforme a su tamaño. Los escasos antecedentes sobre el tema en cuestión (fitoplancton-témpanos), son tomados como referencia, así como los estudios complementarios realizados durante las expediciones que sustentaron este trabajo.

4.2- ANÁLISIS DE LOS DATOS

La expedición de otoño de 2009 se realizó en aguas de la Cuenca Powell, al noroeste del

Mar de Weddell. El diseño de muestreo giró en torno a un témpano tabular de aproximadamente 35 km de largo y 6 km de ancho, denominado C-18a. Este témpano se originó a partir de un desprendimiento frontal de la Barrera de Hielo Ross, en el año 2003. Posteriormente monitoreado por satélite, C-18a fue arrastrado por la Corriente Costera Antártica, en sentido anti horario, hasta recalar en el Mar de Weddell (Helly et al. 2011, Smith 2011).

En relación a C-18a, se establecieron cuatro áreas de estudio: cerca C-18a (0,32-0,71 km de distancia); lejos C-18a (~18 km de distancia); un Sitio de Control sin ocurrencia de témpanos (150 km en dirección este); y Iceberg Alley, un área con alta densidad de témpanos de pequeñas dimensiones (entre 15 m y 2 km de largo) (130 km, al sur de la Cuenca Powell). En cada una de estas áreas se fijaron las estaciones de muestreo (Fig. 4.1- Tabla 4.1), donde se realizaron perfiles verticales de la columna de agua (CTD), combinados con muestreos de agua a distintas profundidades (superficie, ~25, ~40 y ~100 m).

De las estaciones muestreadas lejos C-18a, sólo se consideraron aquellas que, a través de posteriores análisis de los perfiles de CTD, no evidenciaron intrusionas de surgencia provocadas por el agua de deshielo proveniente del témpano (Stephenson et al. 2011). Es decir, estaciones cuya columna de agua no mostrara influencia física por parte del témpano.

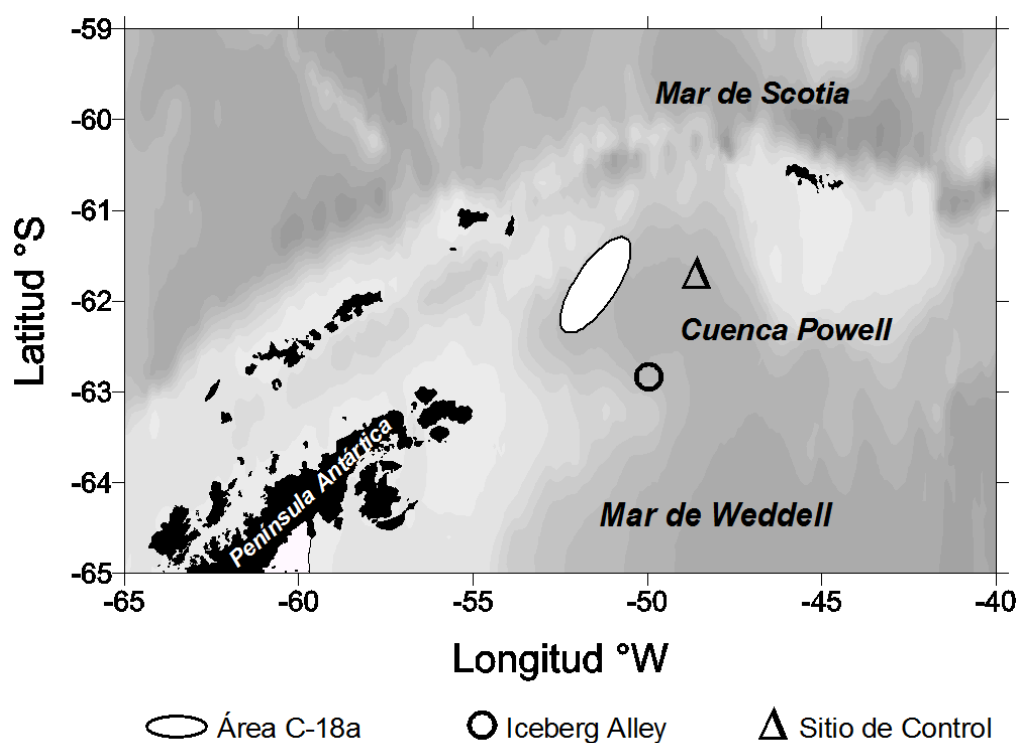


Figura 4.1. Expedición de otoño. Ubicación geográfica de las áreas estudiadas al noroeste del Mar de Weddell-Cuenca Powell. El área C-18a incluyó dos subáreas: cerca C-18a y lejos C-18a.

Área	Estación	Latitud (°S)	Longitud (°W)	Fecha	Distancia al témpano (km)	Prof. de la capa de mezcla (m)
cerca C-18a	3	62,256	51,690	10/03/09	0,58	59
	29	62,072	51,405	16/03/09	0,49	59
	39	61,792	51,598	17/03/09	0,71	27
	101	61,370	50,715	29/03/09	0,32	34
lejos C-18a	46	61,562	51,484	18/03/09	17,8	24
	56	61,500	51,520	20/03/09	18,5	44
	65	61,513	51,535	20/03/09	18,0	*
	121	61,446	50,637	01/04/09	17,8	74
Iceberg Alley	147	62,805	49,882	04/04/09	~130	50
	154	62,858	50,073	05/04/09	~130	34
Sitio de Control	141	61,687	48,638	03/04/09	~150	59
	170	61,794	48,441	07/04/09	~150	50

Tabla 4.1. Expedición de otoño. Posición geográfica de las estaciones de muestreo (CTD) correspondientes a cada área de estudio. Se presenta además la fecha, la distancia aproximada al témpano C-18a y la profundidad de la capa de mezcla para cada estación.

La profundidad de la capa de mezcla se determinó a partir de los perfiles verticales de densidad (σ_t), considerando su límite inferior a aquella profundidad en la cual el cambio de σ_t es mayor a $0,05 \text{ kg m}^{-3}$ en un intervalo de 5 m (Mitchell & Holm-Hansen 1991).

Aguas aledañas a C-18a fueron examinadas también de manera continua, desde aproximadamente 24 km de distancia, hacia las inmediaciones del témpano, registrando temperatura y salinidad a través de un termosalinógrafo. Este estudio, denominado mapeo superficial 1, fue diseñado por Helly et al. (2011) y constó de una serie de grillas orientadas a 45° respecto a la superficie lateral del témpano (sistema de grillas sur), y otras con igual orientación, pero respecto a uno de sus extremos (sistema de grillas norte). Durante el mapeo, se establecieron estaciones de muestreo dispuestas en ocho transectas perpendiculares a las grillas, donde se tomaron datos puntuales de temperatura y salinidad, y muestras de agua para la determinación y cuantificación de nutrientes. Con el objetivo de evaluar la influencia del témpano sobre las propiedades físico-químicas del agua, se consideraron las transectas más cercanas al témpano (1-9 km) como cerca C-18a, y las más distantes (12-23 km) como lejos C-18a. Asimismo, sobre dos transectas posicionadas a una distancia intermedia (10-15 km), se tomaron también muestras fitoplanctónica cuantitativas de superficie (Fig. 4.2).

Para evaluar la persistencia de los efectos impartidos por el témpano tras su desplazamiento del lugar, al cabo de nueve días se realizó un segundo mapeo o remuestreo (mapeo superficial 2) sobre el sistema de grillas norte. Durante este mapeo se respetó el mismo plan de muestreo señalado anteriormente.

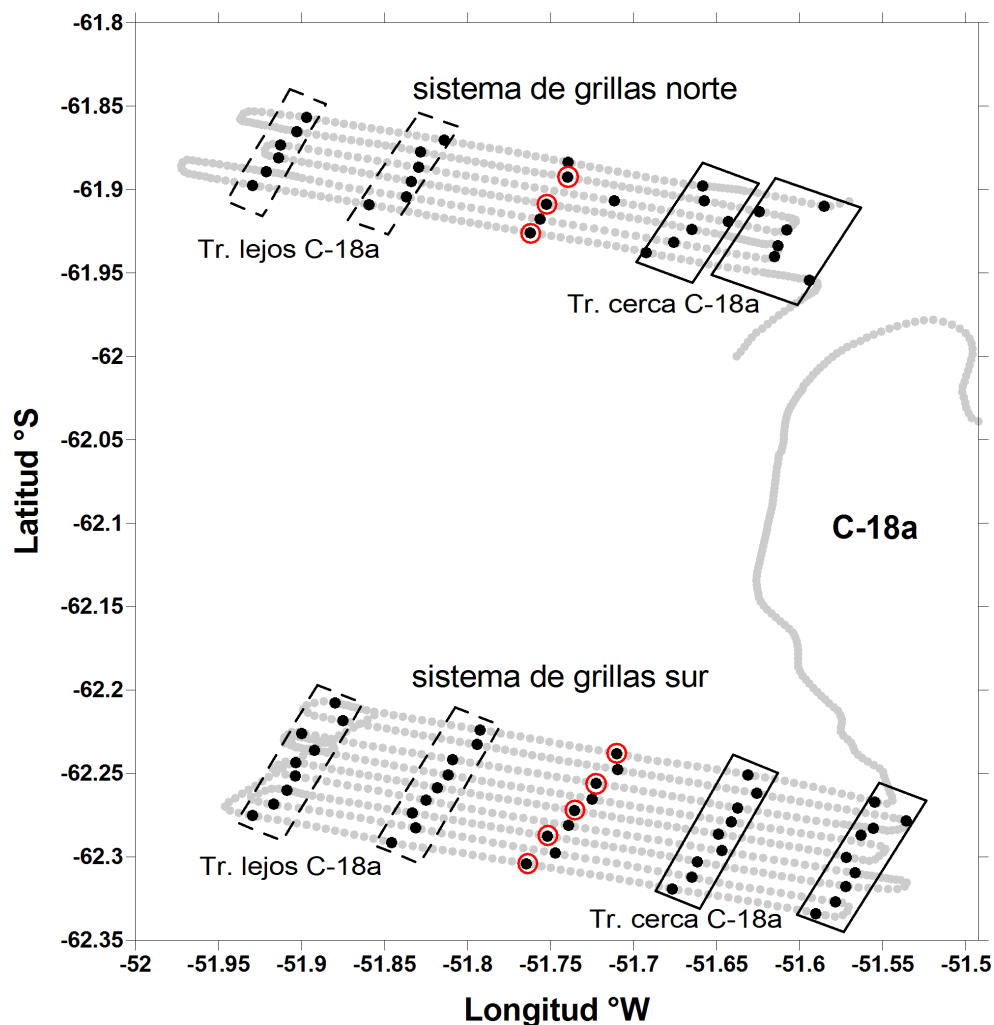


Figura 4.2. Expedición de otoño. Mapeo superficial continuo delimitando la superficie del témpano C-18a, dos sistemas de grillas (norte y sur), transectas lejos C-18a (rectángulos en línea discontinua), transectas cerca C-18a (rectángulos en línea continua), y estaciones de muestreo fitoplanctónico (círculos rojos).

La expedición de invierno de 2008 se desarrolló en el Mar de Scotia, al norte de las Islas Orcadas del Sur. En esta oportunidad los estudios se efectuaron en torno a dos témpanos tabulares, SS1, de medianas dimensiones (4,5 km de largo), y A-43k, de 38 km de largo y 14 km de ancho. Este último, originado en la Barrera de Hielo Ronne (Smith 2011).

Los muestreos llevados a cabo en relación a SS1 se hicieron sobre aguas superficiales cercanas al mismo (0,43-0,83 km de distancia). Aguas aledañas a A-43k, en cambio, fueron muestreadas cerca (0,23-0,41 km de distancia) y lejos del témpano (~10 km de distancia), y a diferentes niveles de profundidad (CTD de superficie, 30, 50 y 100 m) (Fig. 4.3-Tabla 4.2). Cerca A-43k incluyó dos estaciones posicionadas aguas abajo del desplazamiento del témpano, y una estación adentrada en una caleta formada por el propio témpano. Lejos A-43k incluyó dos estaciones aguas arriba respecto a su desplazamiento.

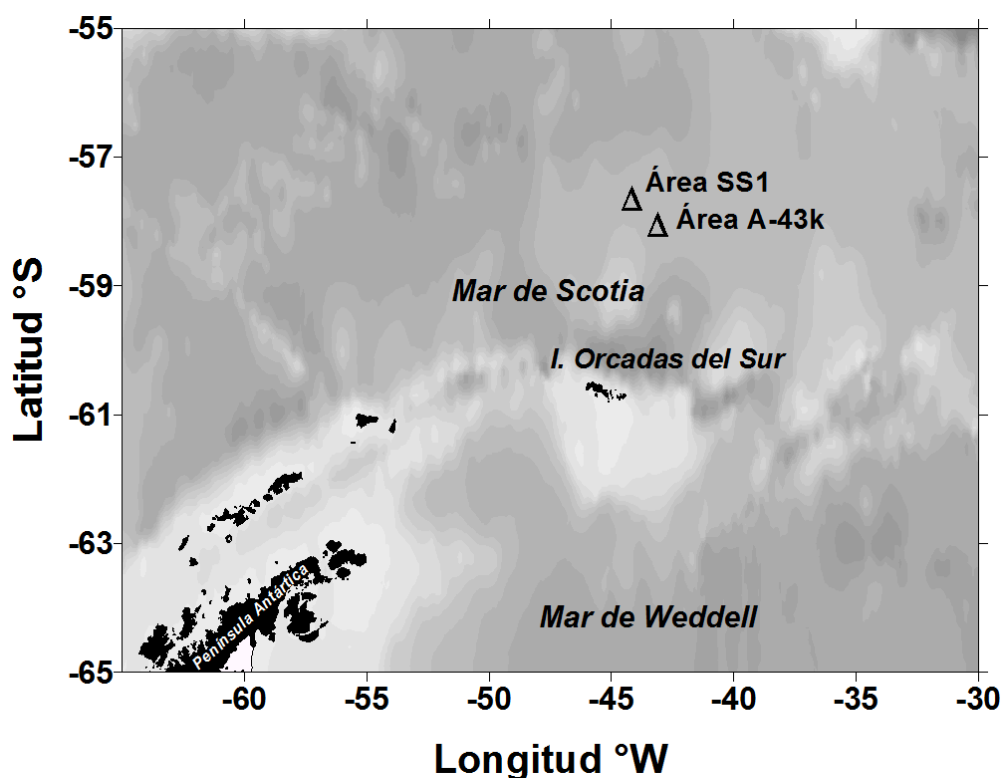


Figura 4.3. Expedición de invierno. Ubicación geográfica de las áreas estudiadas en el Mar de Scotia. El área A-43k incluyó dos subáreas: cerca A-43k y lejos A-43k.

Área	Estación	Latitud (°S)	Longitud (°W)	Fecha	Distancia al témpano (km)
cerca SS1	30	57,775	44,478	08/06/08	0,43
	37	57,689	44,357	09/06/08	0,63
	45	57,662	44,285	10/06/08	0,83
	57	57,608	44,028	12/06/08	0,43
cerca A-43k	100a	58,163	43,426	17/06/08	0,38
	108	58,057	43,320	18/06/08	0,23
	155	58,129	43,105	23/06/08	0,41
lejos A-43k	122	58,033	43,096	19/06/08	10,4
	136	58,076	42,805	21/06/08	10,4

Tabla 4.2. Expedición de invierno. Posición geográfica de las estaciones de muestreo (muestras de superficie para SS1 y CTD para A-43k) correspondientes a cada área de estudio. Se presenta además la fecha y la distancia a los témpanos SS1 y A-43k.

Un mapeo superficial con el sistema de grillas antes descrito se desarrolló alrededor de SS1, registrando de manera continua la temperatura y la salinidad del agua. El témpano A-43k fue perimetrado en su totalidad.

4.3- RESULTADOS

4.3.1- Expedición de otoño

4.3.1.1- Parámetros físico-químicos de la columna de agua

A partir del análisis de las propiedades hidrográficas obtenidas de los distintos perfiles de CTD, y a profundidades de interés para este estudio, se pudo detectar básicamente la presencia de dos masas de agua: Agua Antártica de Superficie (AAS), la cual constituye la capa superior de agua en el área estudiada, y Agua de Invierno (AI), capa de agua que se presenta como un mínimo de temperatura por debajo del AAS. El AI es remanente de la última estación de invierno y subyace bajo aguas superficiales que fueron templadas durante el verano (Hofmann & Klinck 1998). Entre estas dos masas de agua, se evidenció además la termoclina estacional de verano. De acuerdo con Stephenson et al. (2011), el AI presentó temperaturas entre -1,7 y -1,3 °C y salinidades alrededor de 34,4 psu. En este estudio la capa de AI fue identificada a diferentes niveles de profundidad, entre los 60 y 190 m, y con temperaturas que variaron entre -1,6 y -0,8 °C. A mayores profundidades, se evidenciaron además, la termoclina permanente y el Agua Profunda Circumpolar (APC) (Fig. 4.4).

Comparando los distintos perfiles de sigma t (no ilustrados), se observó variación en la profundidad alcanzada por la capa de mezcla. La zona en que la densidad aumenta rápidamente con la profundidad determina la pycnoclina, y ésta a su vez, determina el límite inferior de la capa de mezcla. Además, de acuerdo al grado de variación de la densidad se puede establecer la estabilidad de la columna de agua (Valdez 1981, Pickard & Emery 1990). La existencia de una capa de mezcla relativamente poco profunda (entre la superficie y 24-27 m de profundidad) fue evidenciada en estaciones cerca y lejos C-18a. Alcanzando profundidades intermedias (34-44 m), en estaciones referidas a C-18a y a Iceberg Alley, y a profundidades relativamente elevadas (50-59 m) en estaciones correspondientes a las cuatro áreas estudiadas; destacándose la estación 121-lejos C-18a donde la capa de mezcla se extendió hasta los 74 m de profundidad (Tabla 4.1).

En la tabla 4.3 se presentan los valores promedio de las distintas variables ambientales (temperatura, salinidad y nutrientes) para cada nivel de profundidad y para cada área de estudio. A profundidades comprendidas entre la superficie y los 40 m, se encontró un gradiente ascendente de temperatura en el sentido Iceberg Alley - cerca C-18a - lejos C-18a - Sitio de Control, con diferencias significativas entre las áreas comparadas. Perfiles verticales de la temperatura promedio cerca y lejos C-18a se muestran en la figura 4.5. La salinidad, en cambio, resultó más homogénea en relación a estos cuatro sitios. Y en el

sentido vertical, tal como era de esperar, la mayor salinidad se observó a profundidad, con los registros más altos a ~100 m, particularmente en Iceberg Alley ($p < 0,1$).

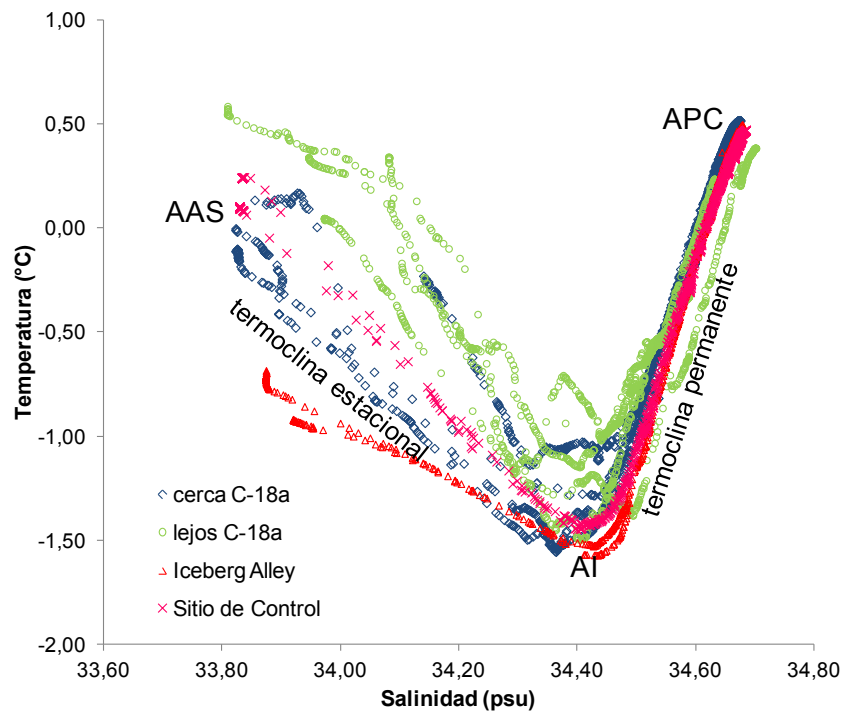


Figura 4.4. Expedición de otoño. Diagrama T-S adaptado de Stephenson et al. (2011) representando los valores de temperatura y salinidad obtenidos en las cuatro áreas de estudio entre superficie y ~500 m de profundidad. **AAS** Agua Antártica de Superficie. **AI** Agua de Invierno. **APC** Agua Profunda Circumpolar.

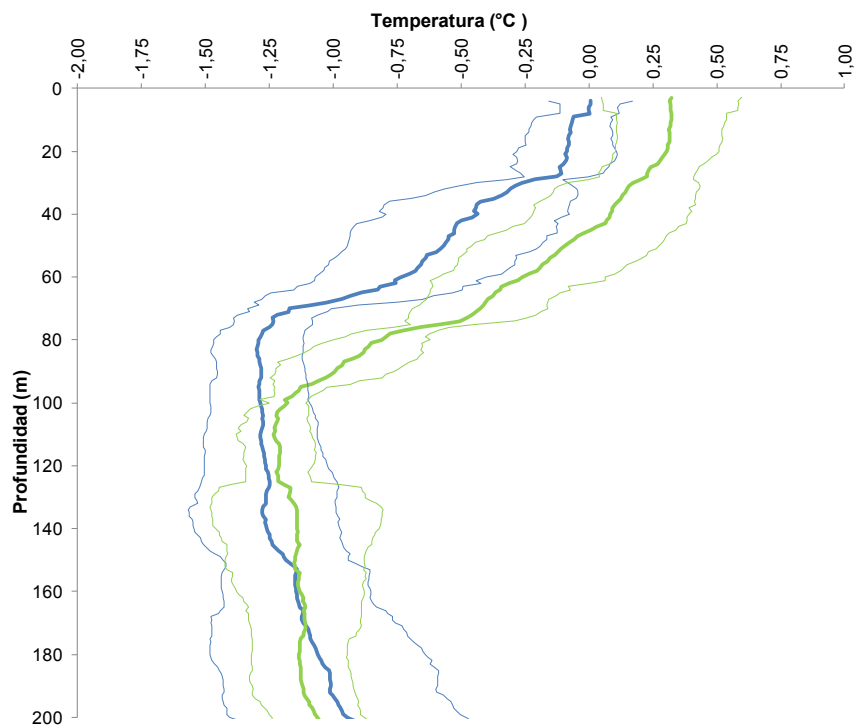


Figura 4.5. Expedición de otoño. Perfiles verticales de temperatura para cerca C-18a (celeste) y lejos C-18a (verde). Las líneas gruesas expresan los valores promedios y las líneas delgadas expresan la desviación estándar.

Área	Profundidad (m)	Salinidad (psu)	Temperatura (°C)	Fosfato (µM)	Nitrito (µM)	Nitrato (µM)	Amonio (µM)	Silicato (µM)
Promedio ± desviación estándar								
cerca C-18a	superficie	33,906 ± 0,164	-0,051 ± 0,210	1,741 ± 0,031	0,202 ± 0,018	26,918 ± 1,230	1,106 ± 0,173	58,378 ± 3,625
	~25	33,981 ± 0,198	-0,376 ± 0,360	1,803 ± 0,041	0,194 ± 0,021	27,521 ± 1,102	1,078 ± 0,291	60,158 ± 4,093
	~40	34,025 ± 0,218	-0,601 ± 0,465	1,847 ± 0,073	0,185 ± 0,021	28,155 ± 1,224	1,003 ± 0,278	61,568 ± 4,294
	~100	34,376 ± 0,059	-1,294 ± 0,192	2,039 ± 0,067	0,140 ± 0,027	31,210 ± 1,481	0,402 ± 0,239	72,817 ± 4,273
lejos C-18a	superficie	33,958 ± 0,114	0,319 ± 0,204 (**)	1,722 ± 0,043	0,208 ± 0,005	25,832 ± 0,505	0,947 ± 0,100	58,320 ± 3,660
	~25	34,010 ± 0,091	0,117 ± 0,292 (*)	1,773 ± 0,050	0,200 ± 0,010	26,340 ± 1,047	1,000 ± 0,072	58,883 ± 4,031
	~40	34,083 ± 0,104	-0,121 ± 0,365	1,814 ± 0,064	0,191 ± 0,011	26,806 ± 1,297	0,933 ± 0,090	60,945 ± 5,390
	~100	34,351 ± 0,062	-1,125 ± 0,223	2,026 ± 0,043	0,172 ± 0,035	29,583 ± 0,460 (**)	0,532 ± 0,129	69,083 ± 2,657
Iceberg Alley	superficie	33,903 ± 0,042	-0,843 ± 0,132 (*)	1,714 ± 0,141	0,218 ± 0,015	26,827 ± 0,559	1,338 ± 0,017 (*)	66,275 ± 0,658 (*)
	~25	34,043 ± 0,066	-1,014 ± 0,113 (*)	1,785 ± 0,103	0,201 ± 0,018	27,989 ± 0,796	1,107 ± 0,019	67,775 ± 2,242 (*)
	~40	34,202 ± 0,042	-1,236 ± 0,065 (*)	1,913 ± 0,042	0,180 ± 0,029	29,175 ± 0,956	0,783 ± 0,116	69,915 ± 3,429 (*)
	~100	34,486 ± 0,025 (*)	-1,304 ± 0,143	2,063 ± 0,021	0,113 ± 0,029	31,692 ± 0,771	0,077 ± 0,000	77,915 ± 4,872
Sitio de Control	superficie	33,830 ± 0,006	0,185 ± 0,071	1,731 ± 0,008	0,197 ± 0,001	25,578 ± 0,785	0,982 ± 0,098	62,365 ± 1,365
	~25	33,831 ± 0,004	0,169 ± 0,105 (*)	1,723 ± 0,032 (*)	0,197 ± 0,000	25,508 ± 0,827 (*)	1,020 ± 0,159	62,120 ± 0,834
	~40	33,833 ± 0,002	0,165 ± 0,111 (*)	1,720 ± 0,028 (*)	0,195 ± 0,003	25,495 ± 0,845 (*)	1,021 ± 0,156	62,070 ± 1,216
	~100	34,345 ± 0,083	-1,325 ± 0,133	2,038 ± 0,018	0,179 ± 0,020 (*)	29,876 ± 1,726	0,559 ± 0,320	73,495 ± 5,989

Tabla 4.3. Expedición de otoño. Propiedades físico-químicas de la columna de agua a las profundidades en que se analizó el fitoplancton. Los resultados se presentan en promedios para cada profundidad y para cada área de estudio. (**) y (*) indican profundidades con resultados significativamente diferentes respecto a aguas cerca C-18a, con $p < 0,05$ y $p < 0,10$, respectivamente.

Área	Profundidad (m)	Fitoplancton total	Diatomeas	Fitoflagelados/cocales no identificados <7 µm	Dinoflagelados	Criptofíceas	Prasinofíceas	Silicoflagelados
Promedio ± desviación estándar en células l ⁻¹								
cerca C-18a	superficie	930.341 ± 422.955	728.093 ± 430.357	148.285 ± 29.924	22.104 ± 6.499	25.684 ± 9.095	6.175 ± 8.149	80 ± 50
	~25	954.836 ± 630.990	695.672 ± 572.238	202.913 ± 50.905	32.523 ± 26.474	20.762 ± 10.810	2.966 ± 3.429	54 ± 42
	~40	475.954 ± 372.174	336.841 ± 306.815	102.019 ± 64.493	18.927 ± 7.884	12.544 ± 7.921	5.623 ± 2.506	82 ± 37
	~100	94.570 ± 16.711	21.620 ± 2.803	57.595 ± 17.172	7.216 ± 1.954	5.908 ± 3.656	1.891 ± 1.089	142 ± 102
lejos C-18a	superficie	972.401 ± 478.493	602.985 ± 459.139	292.454 ± 75.389 (**)	20.046 ± 12.767	44.566 ± 18.507 (*)	12.349 ± 5.589	106 ± 27
	~25	716.480 ± 336.941	398.579 ± 275.072	218.060 ± 52.806	41.375 ± 17.585	47.481 ± 28.850	10.555 ± 5.947 (**)	139 ± 56 (*)
	~40	499.141 ± 174.907	249.248 ± 142.502	178.909 ± 25.662	30.283 ± 22.850	38.727 ± 23.364 (*)	3.973 ± 5.449	206 ± 129
	~100	75.434 ± 31.132	16.229 ± 8.315	45.790 ± 22.505	7.750 ± 2.631	4.232 ± 1.651	1.327 ± 1.280	70 ± 68
Iceberg Alley	superficie	371.564 ± 86.060	184.708 ± 20.249	134.593 ± 76.947	20.762 ± 1.013	17.183 ± 8.100	14.319 ± 2.024	16 ± 8
	~25	296.750 ± 76.441	160.367 ± 38.474	100.587 ± 29.868 (*)	26.131 ± 9.618	6.801 ± 506 (*)	2.864 ± 2.025	0
	~40	236.408 ± 70.077	78.394 ± 47.080	137.227 ± 19.417	14.958 ± 1.411	4.679 ± 2.061 (*)	1.151 ± 108 (*)	5 ± 7 (*)
	~100	47.377 ± 11.971 (*)	4.700 ± 3.073 (*)	35.375 ± 10.720	5.218 ± 1.912	1.150 ± 197	935 ± 107	88 ± 51
Sitio de Control	superficie	1.656.644 ± 718.851	1.344.502 ± 654.053	230.527 ± 42.524 (*)	31.501 ± 0 (*)	47.251 ± 22.274	2.864 ± 0	26 ± 37
	~25	2.097.652 ± 378.663 (*)	1.828.466 ± 370.563 (*)	174.685 ± 24.299	28.637 ± 8.099	64.433 ± 22.274 (*)	0	31 ± 14
	~40	1.673.826 ± 204.518 (*)	1.470.504 ± 151.870 (*)	114.548 ± 32.399	32.933 ± 10.125	55.842 ± 10.124 (*)	0 (*)	26 ± 22
	~100	66.673 ± 2.300 (*)	18.573 ± 4.397	38.854 ± 5.193	6.075 ± 86	2.547 ± 1.866	624 ± 274 (*)	129 ± 37

Tabla 4.4. Expedición de otoño. Abundancia fitoplanctónica expresada en células l⁻¹. Los resultados se presentan en promedios para cada profundidad y para cada área de estudio. (**) y (*) indican profundidades con resultados significativamente diferentes respecto a aguas cerca C-18a, con $p < 0,05$ y $p < 0,10$, respectivamente.

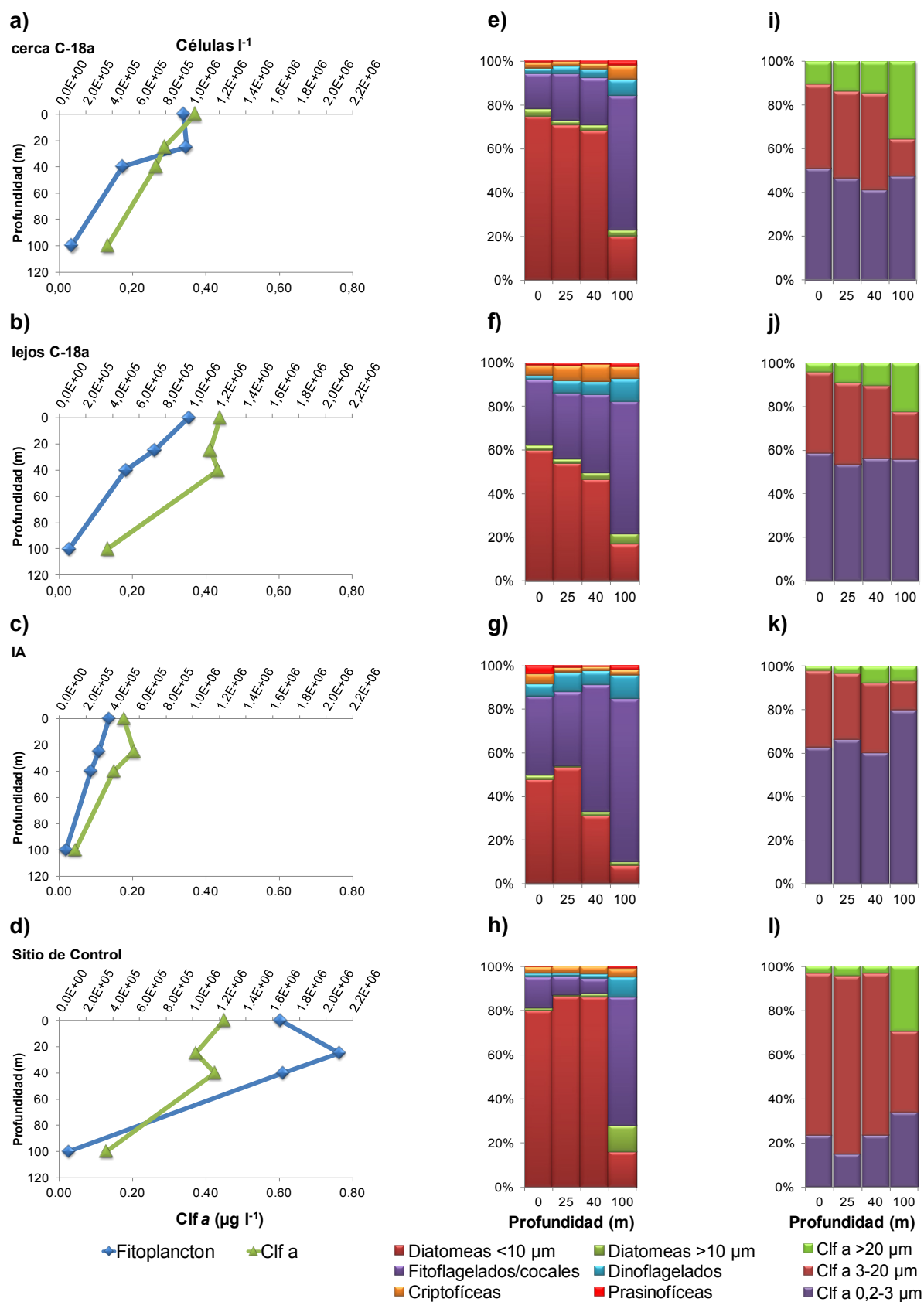


Figura 4.6. Expedición de otoño. Gráficos de concentraciones absolutas y relativas de fitoplancton y chl a para las distintas áreas de estudio-valores promedio. **a-d** Perfiles verticales de concentración fitoplanctónica y chl a. **e-h** Abundancia relativa (%) de los principales grupos fitoplanctónicos a las diferentes profundidades. **i-l** Concentración relativa (%) de chl a para las distintas fracciones del fitoplancton a las diferentes profundidades.

En cuanto a la concentración de nutrientes, los valores registrados estuvieron dentro de los rangos óptimos en suficiencia y esperables para aguas antárticas, e incluso por encima de previos registros en el área (Priddle et al. 1994, Knox 2007). Especialmente fosfatos y nitratos tuvieron las concentraciones más bajas en el Sitio de Control ($p < 0,1$), entre los ~25 y 40 m de profundidad. Las concentración de nitratos también fue menor ($p < 0,05$) lejos C-18a a ~100 m de profundidad, en comparación a cerca C-18a. Para el resto de los nutrientes las diferencias se observaron en Iceberg Alley, con mayores concentraciones de amonio en superficie y de silicatos en la capa de mezcla ($p < 0,1$).

4.3.1.2- Abundancia y clorofila a fitoplanctónica en la columna de agua

La abundancia fitoplanctónica total varió considerablemente de acuerdo a la profundidad (superficie, ~25, ~40 y ~100 m) y a las cuatro áreas estudiadas (cerca y lejos C-18a, Iceberg Alley y Sitio de Control-Tabla 4.4-Fig. 4.6a-d). Los valores variaron desde un mínimo de 38.912 células l^{-1} a 100 m de profundidad en Iceberg Alley, a un máximo de 2.365.407 células l^{-1} a 26 m de profundidad en el Sitio de Control. Las mayores concentraciones ocurrieron generalmente en aguas de superficie (en ocho de las doce estaciones), mientras que las concentraciones más bajas ocurrieron a ~100 m de profundidad (en las doce estaciones).

Dentro de la capa de mezcla (correspondiendo a las profundidades muestreadas de 0, ~25 y ~40 m) la densidad fitoplanctónica total fue más baja en Iceberg Alley que en las otras tres áreas ($\bar{x} = 301.574$ células l^{-1}). Valores intermedios se registraron lejos y cerca C-18a ($\bar{x} = 729.341$ y 787.043 células l^{-1} , respectivamente), mientras que las mayores concentraciones ocurrieron en el Sitio de Control ($\bar{x} = 1.809.374$ células l^{-1} , $p < 0,1$). Un patrón diferente se observó a ~100 m de profundidad, donde las concentraciones más bajas fueron también en Iceberg Alley ($\bar{x} = 47.377$ células l^{-1} , $p < 0,1$), pero las intermedias ocurrieron en el Sitio de Control ($\bar{x} = 66.673$ células l^{-1} , $p < 0,1$) y lejos C-18a ($\bar{x} = 75.434$ células l^{-1}), y las mayores cerca C-18a ($\bar{x} = 94.570$ células l^{-1}) (Tabla 4.4).

Las diatomeas fueron el grupo dominante en la capa de mezcla, con concentraciones que variaron entre 38.660 y 2.090.493 células l^{-1} ; con valores promedio de 141.156 para Iceberg Alley, 416.938 para lejos C-18a, 586.869 para cerca C-18a y 1.547.824 células l^{-1} para el Sitio de Control (Tabla 4.4). En cada uno de estos sitios, la contribución media de las diatomeas a la densidad fitoplanctónica total fue de 46,8; 57,2; 74,6 y 85,5 %, respectivamente (Fig. 4.6e-h). Comparativamente, la concentración fue significativamente mayor ($p < 0,1$) en el Sitio de Control que cerca C-18a. En particular para C-18a, la densidad fue 40,8 % mayor cerca que lejos del témpano. *Fragilariopsis nana*, una especie

nanoplanctónica (eje apical medio = 5,1 μm -eje transapical medio = 1,7 μm), fue el taxón dominante, representando en la capa de mezcla el 58,3 y 81,1 % de la densidad promedio de fitoplancton y de diatomeas respectivamente. A ~100 m de profundidad, el patrón de abundancia fue distinto, con las mayores densidades registradas cerca C-18a (\bar{x} = 21.620 células l^{-1}) y diferencias significativas ($p < 0,1$) respecto a Iceberg Alley.

Pequeños organismos cloróticos taxonómicamente no identificados ($< 7 \mu\text{m}$), denominados aquí como fitoflagelados/cocales, dominaron a ~100 m de profundidad (22.766-80.624 células l^{-1}), en toda la columna de agua en algunas ocasiones (estaciones 101 y 65, cerca y lejos C-18a, respectivamente) y a ~40 m de profundidad en Iceberg Alley (Fig. 4.6e-h). Comparando entre las distintas áreas, y dentro de la capa de mezcla, la densidad mayor de estos organismos ocurrió lejos C-18a (\bar{x} = 229.808 células l^{-1}), con diferencia significativa en superficie respecto a cerca C-18a (Tabla 4.4). Un reconocimiento fiable de estos pequeños organismos requiere estudios de cultivo y análisis combinados con microscopía electrónica de barrido y de transmisión. La mayoría de ellos probablemente pertenecen a grupos tales como Chrysophyceae, Cryptophyceae y Prasinophyceae, pero los estudios adicionales no fueron posibles de realizar para dar una identificación precisa de los mismos.

En relación a los grupos no dominantes y dentro de la capa de mezcla, las criptofíceas (flagelados criptomonadales) presentaron las mayores y menores densidades en el Sitio de Control y en Iceberg Alley, respectivamente (\bar{x} = 55.842 y 9.554 células l^{-1}), con diferencias significativas a ~25 y 40 m de profundidad para ambas áreas. Por el contrario, las prasinofíceas (*Pyramimonas* spp.) presentaron en el Sitio de Control los valores de concentración más bajos. Los dinoflagelados, por su parte, mostraron diferentes patrones, sin embargo la abundancia relativa de este grupo se incrementó con la profundidad (Tabla 4.4-Fig. 4.6e-h). *Gyrodinium* y *Gymnodinium sensu lato* fueron los géneros de dinoflagelados más conspicuos. *Amphidinium hadai* estuvo también bien representado. Organismos de dinoflagelados tecados fueron registrados pero en baja concentración, entre ellos *Preperidinium* cf. *perlutum*, *Prorocentrum* sp. y *Protoperidinium* spp. *Dictyocha speculum* (silicoflagelado) ocurrió en mayor abundancia en las áreas referidas a C-18a, y en general, con los mayores registros a ~100 m de profundidad (Tabla 4.4). En el anexo 1 se presentan los diferentes taxa identificados y registrados para cada área de estudio.

Considerando exclusivamente las aguas alrededor del témpano, y en la capa de mezcla, criptofíceas, silicoflagelados, prasinofíceas, y dinoflagelados tuvieron concentraciones 121,7; 108,7; 82,1; y 24,7 % mayores lejos del témpano que cerca del mismo; con diferencias significativas, excepto para dinoflagelados. A 100 m de profundidad la tendencia fue inversa para silicoflagelados, prasinofíceas y criptofíceas, con 102,9; 42,5 y 39,6 % mayor abundancia cerca C-18a (Tabla 4.4).

La concentración de clf *a* total alcanzó también los mayores valores en superficie o a profundidades comprendidas dentro de la capa de mezcla (Tabla 4.5-Fig. 4.6a-d). Las diferencias entre las distintas áreas fueron evidentes principalmente al comparar con las bajas concentraciones registradas en Iceberg Alley ($p < 0,1$). Asimismo, lejos C-18a y en el Sitio de Control, entre superficie y ~40 m de profundidad, la clf *a* fue respectivamente 39,4 y 35,1 % mayor que lo evidenciado cerca C-18a, con diferencias significativas a determinadas profundidades (Tabla 4.5). Un análisis más detallado se pudo lograr considerando las distintas fracciones fitoplanctónicas. Dentro de la capa de mezcla, la fracción picoplanctónica (0,2-3,0 μm) presentó en el Sitio de Control los valores más bajos ($\bar{x} = 0,087 \mu\text{g l}^{-1}$), representando el 21,0 % del total de clf *a* registrado en esa área. Para esta misma fracción los valores fueron más altos en Iceberg Alley ($\bar{x} = 0,111 \mu\text{g l}^{-1}$), cerca C-18a ($\bar{x} = 0,144 \mu\text{g l}^{-1}$) y lejos C-18a ($\bar{x} = 0,249 \mu\text{g l}^{-1}$), con contribuciones promedio del 63,3; 47,0 y 58,1 %, respectivamente, a las concentraciones totales de clf *a*. En contraposición, la fracción nanoplanctónica (3-20 μm) fue significativamente más elevada en el Sitio de Control ($\bar{x} = 0,312 \mu\text{g l}^{-1}$, $p < 0,1$ - 75,2 % del total), intermedia cerca y lejos C-18a ($\bar{x} = 0,125$ y $0,163 \mu\text{g l}^{-1}$, respectivamente) y más baja en Iceberg Alley ($\bar{x} = 0,057 \mu\text{g l}^{-1}$) (Tabla 4.5-Fig. 4.6i-l). Estos resultados, junto a los de abundancia celular, destacan el aporte mayor del nanoplancton (constituido principalmente por la diatomea *F. nana*) en la capa de mezcla del Sitio de Control. Para el resto de las áreas, y más notoriamente lejos C-18a y en Iceberg Alley, el picoplancton sería la fracción que realizó el aporte mayor a la concentración total de clf *a*.

A ~100 m de profundidad, en relación a la clf *a* picoplanctónica, las diferencias entre las áreas fueron menos evidentes, registrándose los mayores valores lejos C-18a ($\bar{x} = 0,075 \mu\text{g l}^{-1}$). En tanto, la fracción nanoplanctónica estuvo nuevamente mejor representada en el Sitio de Control ($\bar{x} = 0,047 \mu\text{g l}^{-1}$) y escasamente representada en Iceberg Alley ($\bar{x} = 0,009 \mu\text{g l}^{-1}$) (Tabla 4.5).

Por su parte, la concentración de clf *a* correspondiente a la fracción microplanctónica (> 20 μm), resultó escasa en las cuatro áreas. Las concentraciones alcanzadas en la capa de mezcla fueron mayores cerca y lejos C-18a ($\bar{x} = 0,037 \mu\text{g l}^{-1}$), intermedias en el Sitio de Control ($\bar{x} = 0,016 \mu\text{g l}^{-1}$, $p < 0,1$) y bajas en Iceberg Alley ($\bar{x} = 0,007 \mu\text{g l}^{-1}$, $p < 0,1$). En las áreas vinculadas a C-18a, particularmente en superficie, la fracción microplanctónica fue mayor cerca del témpano ($p < 0,1$). A ~100 m de profundidad, los valores registrados en el Sitio de Control alcanzaron aproximadamente aquellos correspondientes a C-18a (Tabla 4.5).

En cada área, la relación porcentual de las fracciones fitoplanctónicas se vio modificada en distinta forma con la profundidad (Fig. 4.6i-l). Cerca y lejos C-18a la tendencia fue similar: el picoplancton se mantuvo más o menos constante, el nanoplancton disminuyó y el microplancton incrementó notablemente. En Iceberg Alley la fracción picoplanctónica aumentó en detrimento del nanoplancton. Por último, en el Sitio de Control el nanoplancton disminuyó considerablemente, al tiempo que el pico y microplancton incrementaron su concentración relativa, codominando en esta área a profundidad las tres fracciones fitoplanctónicas.

En la tabla 4.6 se muestra la razón entre la concentración de feopigmentos y la concentración de clf a.

Área	Profundidad (m)	Clf a total	Clf a 0,2-3 µm	Clf a 3-20 µm	Clf a >20 µm
Promedio ± desviación estándar en µg l ⁻¹					
cerca C-18a	superficie	0,371 ± 0,080	0,189 ± 0,101	0,142 ± 0,040	0,040 ± 0,019
	~25	0,287 ± 0,051	0,135 ± 0,048	0,116 ± 0,044	0,040 ± 0,013
	~40	0,263 ± 0,066	0,108 ± 0,019	0,116 ± 0,056	0,039 ± 0,004
	~100	0,132 ± 0,036	0,066 ± 0,009	0,024 ± 0,014	0,049 ± 0,045
lejos C-18a	superficie	0,439 ± 0,216	0,295 ± 0,181	0,187 ± 0,058	0,023 ± 0,010 (*)
	~25	0,412 ± 0,036 (**)	0,220 ± 0,059 (*)	0,154 ± 0,031	0,038 ± 0,005
	~40	0,434 ± 0,058 (**)	0,243 ± 0,032 (**)	0,146 ± 0,035	0,045 ± 0,011
	~100	0,133 ± 0,084	0,075 ± 0,067	0,030 ± 0,017	0,030 ± 0,009
Iceberg Alley	superficie	0,175 ± 0,048 (*)	0,110 ± 0,043	0,061 ± 0,006 (*)	0,004 ± 0,000 (*)
	~25	0,203 ± 0,027 (*)	0,134 ± 0,030	0,061 ± 0,003	0,007 ± 0,001 (*)
	~40	0,147 ± 0,015 (*)	0,089 ± 0,017	0,047 ± 0,001	0,011 ± 0,003 (*)
	~100	0,043 ± 0,029 (*)	0,051 ± 0,000	0,009 ± 0,001	0,004 ± 0,001 (*)
Sitio de Control	superficie	0,449 ± 0,013	0,106 ± 0,011	0,328 ± 0,013 (*)	0,015 ± 0,010 (*)
	~25	0,372 ± 0,038	0,056 ± 0,005 (*)	0,298 ± 0,030 (*)	0,018 ± 0,003 (*)
	~40	0,424 ± 0,077 (*)	0,099 ± 0,065	0,310 ± 0,009 (*)	0,015 ± 0,003 (*)
	~100	0,127 ± 0,056	0,043 ± 0,033	0,047 ± 0,016	0,038 ± 0,007

Tabla 4.5. Expedición de otoño. Concentración de clf a expresada en µg l⁻¹. Los resultados se presentan en promedios para cada profundidad y para cada área de estudio.

(**) y (*) indican profundidades con resultados significativamente diferentes respecto a aguas cerca C-18a, con p < 0,05 y p < 0,10, respectivamente.

Área	Profundidad (m)	feopig / clf a promedio
cerca C-18a	superficie~40	0,20
	~100	0,47
lejos C-18a	superficie~40	0,17
	~100	0,38
Iceberg Alley	superficie~40	0,15
	~100	0,48
Sitio de Control	superficie~40	0,17
	~100	0,57

Tabla 4.6. Expedición de otoño. Razón entre la concentración total de feopigmentos y la concentración total de clf a.

4.3.1.3- Distribución del fitoplancton en la columna de agua en relación a las variables ambientales

En la tabla 4.7 se presentan los coeficientes de correlación (r) calculados entre las variables biológicas y ambientales. La correlación resultó negativa para salinidad, fosfatos, nitratos y silicatos; y positiva para temperatura, nitritos y amonio. Los valores mayores de r (> 70) se dieron entre pequeñas diatomeas vs. temperatura y salinidad; fitoflagelados/cocales vs. temperatura; criptofíceas vs. temperatura y nitratos; y la fracción de clf a nanoplanctónica vs. temperatura, salinidad, fosfatos y nitratos. En resumen, los resultados sugieren una mayor concentración celular y de clf a nanoplanctónica en respuesta a una mayor temperatura, menor salinidad y menor concentración de nitratos. Aunque menos evidente, algo parecido ocurrió también en relación a fosfatos y silicatos.

	Salinidad	Temperatura	Fosfato	Nitrito	Nitrato	Amonio	Silicato
Diatomeas < 10 μm	-0,77	0,70	-0,62	0,30	-0,67	0,42	-0,56
Diatomeas > 10 μm □	-0,60	0,59	-0,50	0,30	-0,46	0,40	-0,57
Fitoflagelados/cocales □	-0,59	0,78	-0,68	0,56	-0,69	0,44	-0,67
Dinoflagelados	-0,62	0,58	-0,57	0,48	-0,53	0,43	-0,64
Criptofíceas	-0,60	0,80	-0,65	0,41	-0,75	0,36	-0,60
Prasinofíceas	-0,29	0,29	-0,37	0,28	-0,33	0,35	-0,34
Silicoflagelados	0,24	0,06	0,15	-0,05	0,11	-0,17	0,01
Clf a 0,2-3 μm	-0,13	0,46	-0,40	0,30	-0,34	0,21	-0,34
Clf a 3-20 μm	-0,78	0,84	-0,71	0,35	-0,80	0,46	-0,61
Clf a > 20 μm	0,17	0,04	0,14	-0,10	0,05	0,00	-0,20

Tabla 4.7. Expedición de otoño. Coeficiente de correlación de Pearson (r) entre las variables biológicas y ambientales. Los cálculos se realizaron considerando los datos de las cuatro áreas de estudio. En negrita: $p < 0,05$.

El Análisis de Componentes Principales (ACP) y los gráficos subsecuentes permitieron evaluar la interdependencia de las diferentes variables, tanto físico-químicas como biológicas, identificar asociaciones entre las áreas de estudio y entre las áreas y las variables (entiéndase por área de estudio, cada área a los cuatro diferentes niveles de profundidad donde se obtuvieron las muestras). Las dos primeras componentes explicaron respectivamente el 61,90 y 14,67 % de la variabilidad total del sistema; juntas explican el 76,57 %. La primera componente estuvo significativamente correlacionada con trece de las diecisiete variables: diatomeas < 10 μm , diatomeas > 10 μm , fitoflagelados/cocales, dinoflagelados, criptofíceas, clf a 3-20 μm , temperatura, amonio, nitritos, nitratos, salinidad, fosfatos y silicatos (las primeras nueve variables negativamente correlacionadas). La segunda componente, en tanto, estuvo significativamente correlacionada con las variables silicoflagelados, clf a 0,2-3,0 μm y clf a > 20 μm (todas ellas negativamente correlacionadas) (Tabla 4.8).

	Factor 1	Factor 2
Diatomeas < 10 µm	-0,229	0,320
Diatomeas > 10 µm □	-0,251	-0,021
Fitoflagelados/cocales □	-0,258	-0,155
Dinoflagelados	-0,266	-0,009
Criptofíceas	-0,267	0,062
Prasinofíceas	-0,124	-0,330
Silicoflagelados	0,051	-0,519
Clf a 0,2-3 µm	-0,181	-0,440
Clf a 3-20 µm	-0,256	0,205
Clf a > 20 µm	0,006	-0,446
Salinidad	0,295	-0,124
Temperatura	-0,289	-0,053
Fosfato	0,295	-0,060
Nitrato	-0,253	-0,036
Nitrato	0,303	-0,048
Amonio	-0,255	0,010
Silicato	0,284	0,177

Tabla 4.8. Expedición de otoño. Análisis de componentes principales (ACP) considerando los cuatro sitios de muestreo a las diferentes profundidades: Los autovectores representan los coeficientes con que cada variable fue ponderada para conformar las componentes 1 y 2. En negrita aquellos que presentaron una correlación significativa.

De modo similar, el Análisis de Conglomerados permitió relacionar las diferentes áreas estudiadas, de acuerdo a las mismas variables utilizadas para el ACP. La representación gráfica de sendos análisis (Figs. 4.7 y 4.8) mostraron resultados similares, a partir de los cuales se infirieron cuatro asociaciones: Grupo I, constituido por las cuatro áreas a 100 m de profundidad. Grupo II, constituido por Iceberg Alley a 0, 25 y 40 m de profundidad. Grupo III, constituido por las dos áreas referidas a C-18a entre superficie y ~40 m de profundidad. Grupo IV, formado por el Sitio de Control entre superficie y ~40 m de profundidad.

La primera componente del ACP permitió distinguir un gradiente de abundancia de los diferentes grupos fitoplanctónicos (excepto prasinofíceas y silicoflagelados) y de la fracción nanoplanctónica de clf a, el cual incrementó desde el Grupo I a los Grupos II, III y IV, en orden de relevancia, a lo largo de un gradiente creciente de temperatura y decreciente de algunos nutrientes (nitratos, fosfatos y silicatos) y salinidad (Fig. 4.7). La segunda componente, por su parte, distinguió la mayor concentración de silicoflagelados, clf a 0,2-3,0 µm y clf a > 20 µm cerca y lejos del témpano.

Básicamente, el Grupo I refleja la temperatura mínima de profundidad, un incremento de salinidad también con la profundidad, la menor concentración fitoplanctónica, y en consecuencia, una mayor concentración de ciertos nutrientes, tales como fosfatos, nitratos y silicatos. El Grupo II se caracteriza por los mayores niveles de ciertos nutrientes, principalmente silicatos, las temperaturas más bajas registradas en la capa de mezcla y las bajas concentraciones celulares y de clf a.

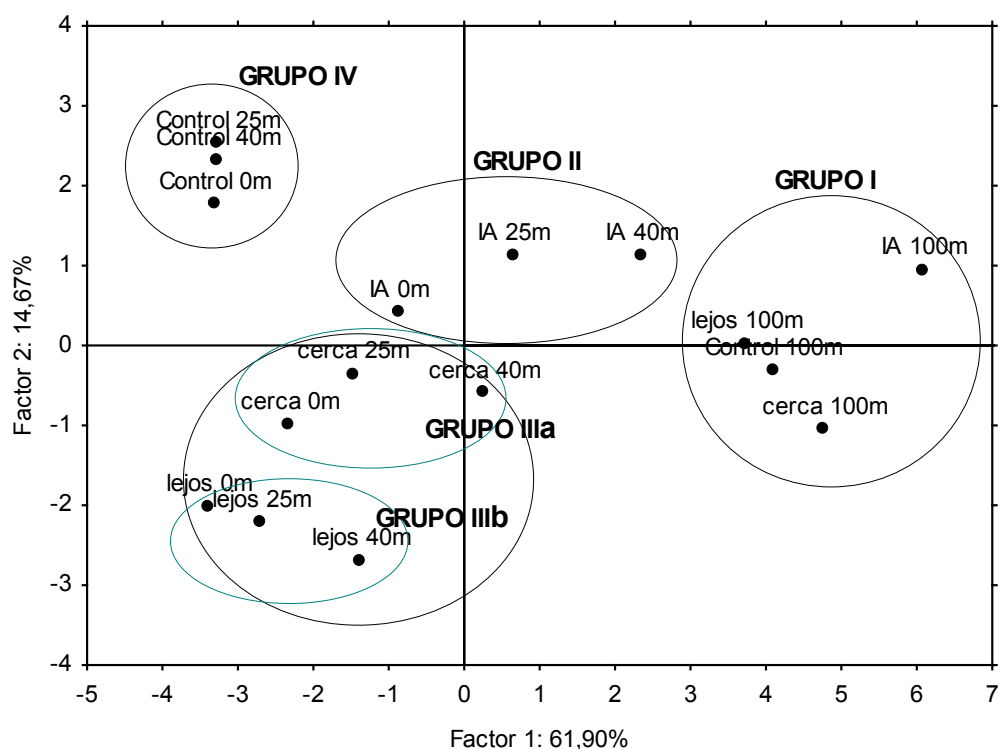


Figura 4.7. Expedición de otoño. Análisis de componentes principales (ACP)-Representación gráfica: asociaciones establecidas entre los sitios de muestreo a diferentes profundidades, según las variables físico-químicas y biológicas.

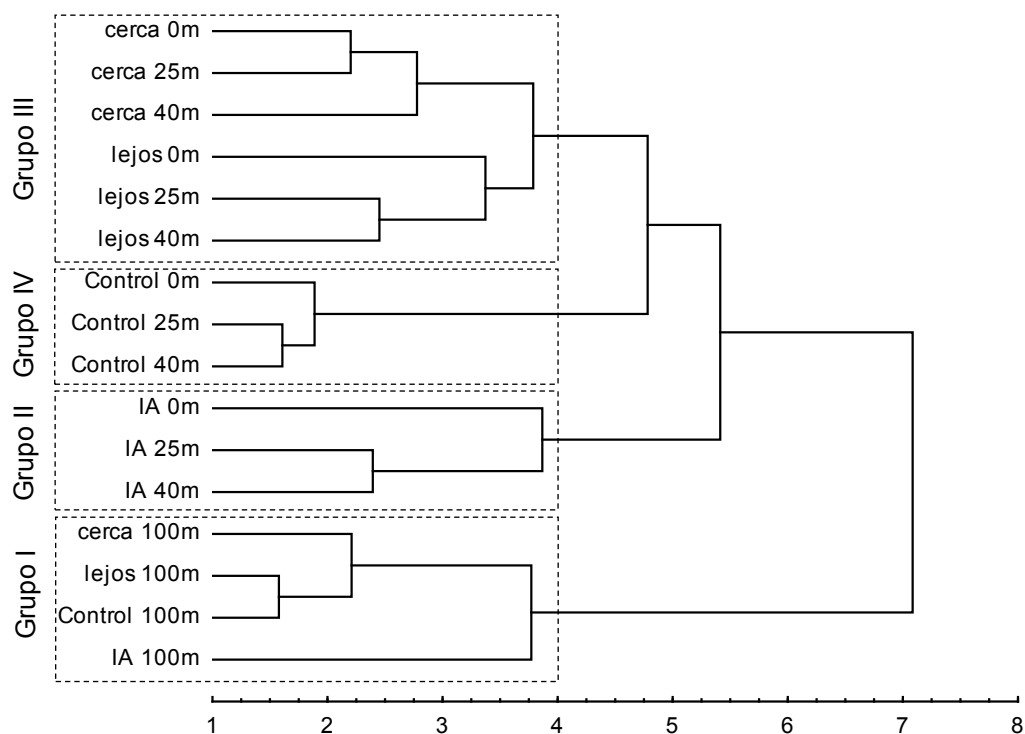


Figura 4.8. Expedición de otoño. Análisis de Conglomerados-Dendrograma: agrupaciones establecidas entre los sitios de muestreo a diferentes profundidades, según las variables físico-químicas y biológicas. Línea de referencia trazada en la distancia 4. Método de agrupación: Encadenamiento promedio y distancia Euclídea.

Los Grupos III y IV expresan un incremento de la abundancia fitoplanctónica asociado a un incremento de la temperatura en la capa de mezcla. Esta aseveración está respaldada por la correlación más alta obtenida entre las variables biológicas fitoplancton total y clf a total, y una variable ambiental (temperatura), la cual fue de 0,78 y 0,85, respectivamente.

Particularmente el grupo IV, está caracterizado por las mayores concentraciones de pequeñas diatomeas, criptofíceas y de clf a nanoplanctónica. El Grupo III, también con elevada densidad celular, como fuera mencionado, se diferencia especialmente por su mayor concentración de silicoflagelados, clf a pico y microplanctónica, definido a través de la segunda componente.

El análisis permitió además distinguir dos subgrupos dentro del Grupo III: aquellos constituidos por cerca y lejos del témpano entre superficie y ~40 m de profundidad (Figs. 4.7 y 4.8); evidenciando las mayores temperaturas y concentraciones de fitoflagelados/cocales, silicoflagelados y clf a picoplanctónica presentes lejos C-18a.

4.3.1.4- Mapeo superficial cercano al témpano. Distribución del fitoplancton en relación a las variables ambientales

El primer mapeo superficial (mapeo superficial 1), efectuado en aguas adyacentes a C-18a, evidenció la influencia del témpano sobre las propiedades físicas del agua. Las figuras 4.9 y 4.10 muestran un progresivo descenso de temperatura y salinidad desde aguas abiertas (aproximadamente 24 km de distancia) hacia las inmediaciones del témpano. Las cuatro transectas más cercanas al témpano (Tr. cerca C-18a), y orientadas perpendicularmente con respecto a las grillas norte y sur del mapeo, arrojaron para la mayoría de sus variables, resultados significativamente diferentes a aquellos recabados de las cuatro transectas dispuestas en igual sentido pero lejanas al témpano (Tr. lejos C-18a) (Fig. 4.9-Tabla 4.9). Como fuera mencionado, la temperatura y la salinidad presentaron los registros más bajos cerca C-18a ($p < 0,05$). Con respecto a los nutrientes, las concentraciones de nitritos y nitratos fueron menores cerca C-18a ($p < 0,05$), mientras que las concentraciones de amonio y silicatos fueron mayores ($p < 0,1$ y $p < 0,05$, respectivamente).

Los recuentos celulares se hicieron a partir de muestras tomadas a lo largo de dos transectas (Fig. 4.9), ambas posicionadas sobre una notable transición de las variables ambientales (características éstas evidenciadas a posteriori) y a 10-15 km del témpano. Los resultados, presentados en la Tabla 4.10, arrojaron una concentración promedio de 1.478.469 células l^{-1} para el fitoplancton total, con *Fragilariopsis nana* nuevamente como taxón dominante. Cabe notar que no se encontraron diferencias en la abundancia y composición fitoplanctónica entre estas dos transectas.

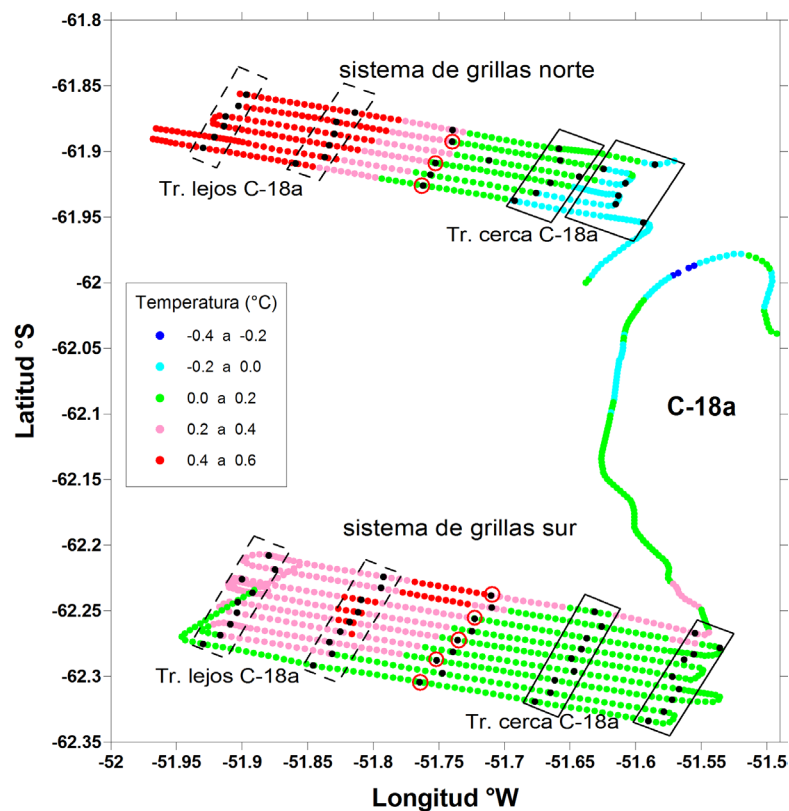


Figura 4.9. Expedición de otoño. Mapeo superficial 1-Temperatura en aguas aledañas a C-18a a través de dos sistemas de grillas (norte y sur). Transectas lejos C-18a (rectángulos en línea discontinua). Transectas cerca C-18a (rectángulos en línea continua). Estaciones de muestreo fitoplanctónico (círculos rojos).

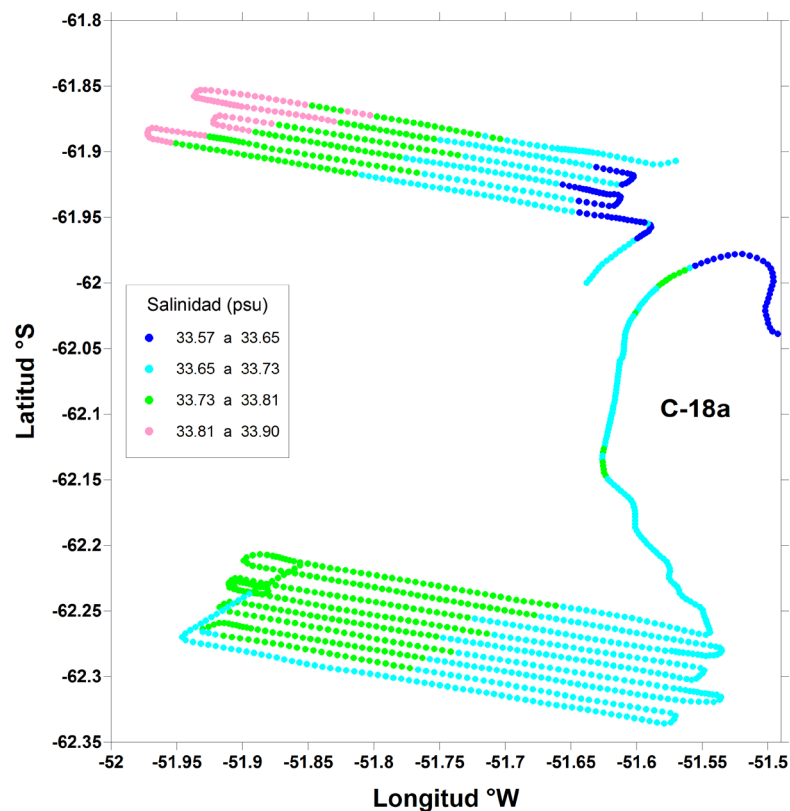


Figura 4.10. Expedición de otoño. Mapeo superficial 1-Salinidad en aguas aledañas a C-18a a través de dos sistemas de grillas (norte y sur).

Evento	Transectas	Salinidad (psu)	Temperatura (°C)	Fosfato (μM)	Nitrito (μM)	Nitrato (μM)	Amonio (μM)	Silicato (μM)
Promedio ± desviación estándar								
mapeo 1	cerca C-18a	33,691 ± 0,052 (**)	0,051 ± 0,075 (**)	1,628 ± 0,136	0,193 ± 0,010 (**)	26,947 ± 0,464 (**)	1,212 ± 0,284 (*)	57,732 ± 2,109 (**)
	lejos C-18a	33,772 ± 0,033 (**)	0,384 ± 0,146 (**)	1,638 ± 0,127	0,201 ± 0,009 (**)	27,544 ± 0,684 (**)	1,055 ± 0,080 (*)	55,819 ± 0,986 (**)

Tabla 4.9. Expedición de otoño-mapeo superficial 1. Propiedades físico-químicas del agua de superficie. Los resultados se presentan en promedios para las cuatro transectas más cercanas a C-18a y para las cuatro más lejanas.

(**) y (*) indican resultados significativamente diferentes entre cerca y lejos del témpano, con $p < 0,05$ y $p < 0,10$, respectivamente.

Evento	Fitoplancton total	Diatomeas	Fitoflagelados/cocales	Dinoflagelados	Criptoficeas	Prasinoficeas	Silicoflagelados
Promedio ± desviación estándar en células l ⁻¹							
mapeo 1	1.478.469 ± 317.913	1.010.882 ± 220.115 (**)	399.932 ± 99.218	26.758 ± 5.411 (**)	36.870 ± 18.610 (**)	4.027 ± 3.833	67 ± 41
mapeo 2	1.243.449 ± 380.829	591.173 ± 259.429 (**)	518.256 ± 159.731	53.050 ± 13.055 (**)	72.702 ± 12.893 (**)	8.269 ± 7.200	139 ± 92

Tabla 4.10. Expedición de otoño-mapeo superficial 1 y 2. Abundancia fitoplanctónica expresada en células l⁻¹. Los resultados se presentan en promedios para cada evento realizado.

(**) y (*) indican resultados significativamente diferentes entre ambos eventos, con $p < 0,05$ y $p < 0,10$, respectivamente.

Evento	Transectas	Salinidad (psu)	Temperatura (°C)	Fosfato (μM)	Nitrito (μM)	Nitrato (μM)	Amonio (μM)	Silicato (μM)
Promedio ± desviación estándar								
mapeo 2	cerca C-18a	33,779 ± 0,042 (**)	0,399 ± 0,122	1,692 ± 0,038	0,210 ± 0,014	26,121 ± 0,338	1,318 ± 0,145 (**)	57,160 ± 1,419 (**)
	lejos C-18a	33,849 ± 0,005 (**)	0,447 ± 0,075	1,681 ± 0,038	0,212 ± 0,012	25,918 ± 0,519	1,081 ± 0,127 (**)	55,233 ± 1,329 (**)

Tabla 4.11. Expedición de otoño-mapeo superficial 2. Propiedades físico-químicas del agua de superficie. Los resultados se presentan en promedios para las dos transectas más cercanas a C-18a y para las dos más lejanas.

(**) y (*) indican resultados significativamente diferentes entre cerca y lejos del témpano, con $p < 0,05$ y $p < 0,10$, respectivamente.

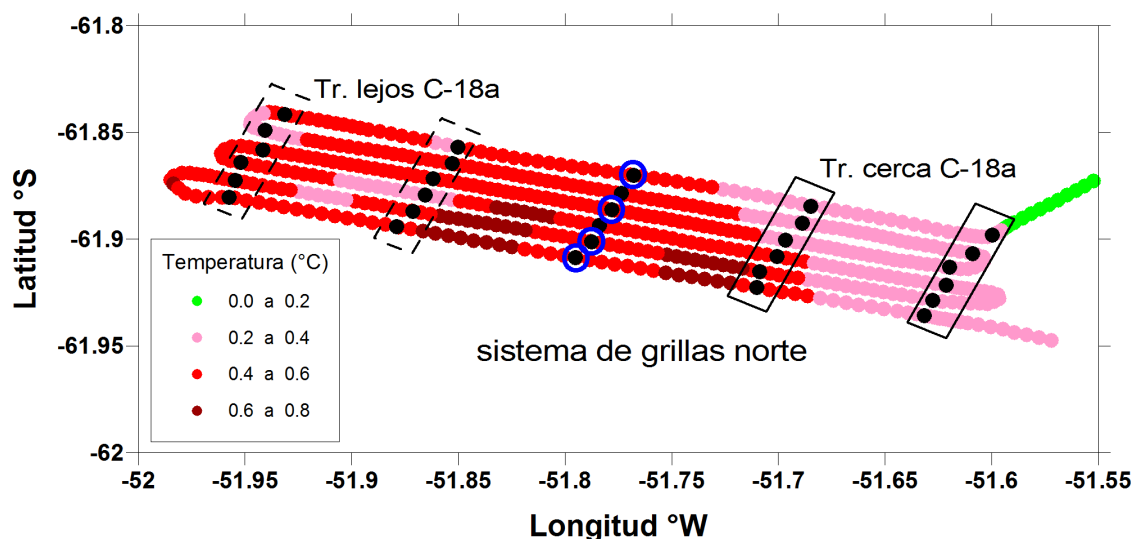


Figura 4.11. Expedición de otoño. Mapeo superficial 2-Temperatura del agua tras el desplazamiento de C-18a. Sistema de grillas norte.

Transectas lejos C-18a (rectángulos en línea discontinua). Transectas cerca C-18a (rectángulos en línea continua). Estaciones de muestreo fitoplanctónico (círculos azules).

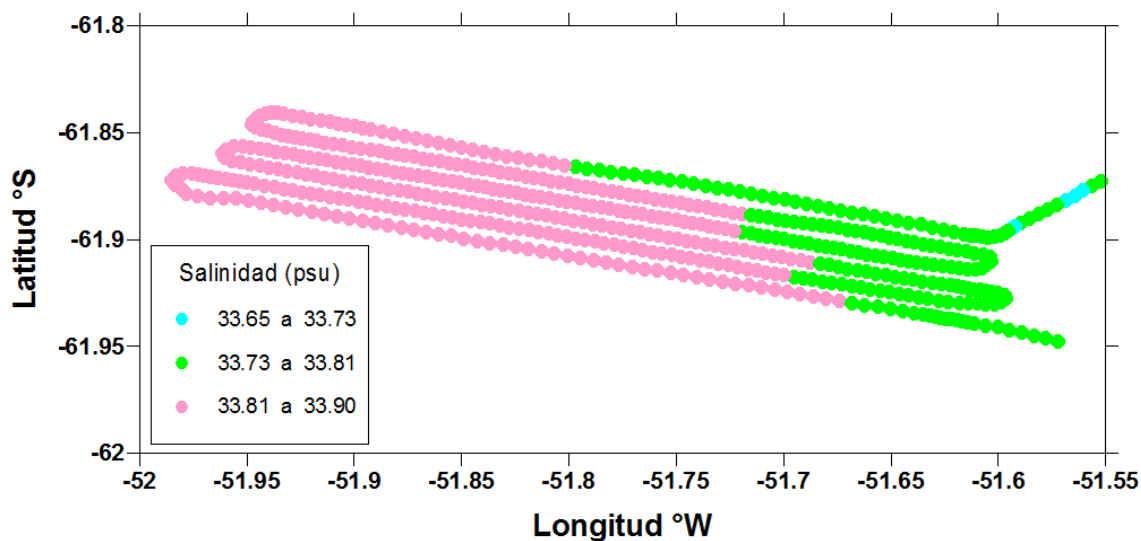


Figura 4.12. Expedición de otoño. Mapeo superficial 2-Salinidad del agua tras el desplazamiento de C-18a. Sistema de grillas norte.

Durante el segundo mapeo o remuestreo (mapeo superficial 2), realizado nueve días después sobre las mismas grillas norte del muestreo inicial y tras el desplazamiento del témpano, las condiciones ambientales y de nutrientes evidenciaron cambios significativos ($p < 0,05$) para todas las variables, excepto para fosfatos y nitritos. Particularmente, la temperatura y la salinidad aumentaron tras el alejamiento de C-18a (Figs. 4.11 y 4.12-Tabla 4.11), restableciéndose las condiciones imperantes previas a su presencia. Sin embargo, las diferencias encontradas entre lo que fuera cerca y lejos del témpano, se mantuvieron para la

salinidad así como para silicatos y amonio. Asimismo, la temperatura también conservó diferencias entre cerca y lejos, aunque no estadísticamente significativas (Figs. 4.11 y 4.12-Tabla 4.11).

El fitoplancton, remuestreado después de los nueve días sobre una de las transectas anteriores (transecta norte), mantuvo su concentración más o menos estable en relación al muestreo inicial ($\bar{x} = 1.243.449$ células l⁻¹), no obstante la estructura de la comunidad varió notablemente, seguramente restableciendo también su condición original. Mientras que las diatomeas disminuyeron su concentración ($p < 0,05$), lo opuesto ocurrió con el resto de los grupos estudiados, con diferencias significativas en la concentración de dinoflagelados y criptofíceas (Tabla 4.10). Aun así, las diatomeas continuaron dominando numéricamente.

4.3.2- Expedición de invierno

4.3.2.1- Parámetros físico-químicos de la columna de agua

El Mar de Scotia, aunque definido básicamente por la Corriente Circumpolar Antártica (CCA) que fluye hacia el este, recibe un importante aporte de agua de superficie proveniente del sector norte del Mar de Weddell. La interacción de estas corrientes con la topografía del lecho oceánico, genera procesos de mezcla e intensas modificaciones en la masa de agua (Brandon et al. 2004, Knox 2007). En la tabla 4.12 se presentan de modo comparativo los valores promedio de las distintas variables ambientales (temperatura, salinidad y nutrientes), para cada nivel de profundidad y para las dos áreas de estudio vinculadas al témpano A-43k.

El efecto de A-43k sobre las condiciones físicas del agua, en relación a la fusión de la masa de hielo, se evidenció tanto en la temperatura como en la salinidad y densidad de la columna de agua, particularmente en los estratos superiores (Tabla 4.12-Fig. 4.13). Los perfiles de CTD demostraron diferencias entre aguas cercanas y lejanas a A-43k. Lejos del témpano, termoclinas, haloclinas y picnoclinas coincidieron entre sí y comenzaron a desarrollarse a profundidades de entre 105 y 125 m. Cerca A-43k, en cambio, presentó un aumento casi continuo de los valores de cada variable a través de la profundidad, o evidenciado a niveles menores de profundidad, y los estratos fueron difusos, difíciles de determinar y en algunos casos más superficiales (Fig. 4.13). La capa de mezcla, de acuerdo al criterio usado para definirla, sólo pudo ser establecida en la estación 108-cerca A-43k, a 115 m de profundidad.

Área	Profundidad (m)	Salinidad (psu)	Temperatura (°C)	Fosfato (μM)	Nitrato (μM)	Nitrato (μM)	Amonio (μM)	Silicato (μM)
Promedio ± desviación estándar								
cerca A-43k	superficie	34,013 ± 0,072 (*)	-1,027 ± 0,504 (*)	2,003 ± 0,038	0,318 ± 0,060	30,882 ± 2,108	0,475 ± 0,023	69,833 ± 1,701
	30	34,041 ± 0,065 (*)	-0,959 ± 0,586 (*)	2,047 ± 0,108	0,317 ± 0,061	31,216 ± 2,770	0,444 ± 0,034	71,200 ± 3,000
	50	34,074 ± 0,064	-0,820 ± 0,696	2,017 ± 0,055	0,320 ± 0,051	31,314 ± 2,815	0,437 ± 0,024	71,400 ± 2,905
	100	34,194 ± 0,058	-0,141 ± 0,197 (*)	2,083 ± 0,085	0,229 ± 0,121	32,271 ± 3,059	0,267 ± 0,174	74,100 ± 3,601
lejos A-43k	superficie	34,132 ± 0,013 (*)	-0,504 ± 0,071 (*)	1,985 ± 0,049	0,374 ± 0,006	30,176 ± 0,065	0,463 ± 0,036	69,050 ± 1,344
	30	34,132 ± 0,014 (*)	-0,503 ± 0,063 (*)	1,980 ± 0,028	0,373 ± 0,005	30,278 ± 0,076	0,378 ± 0,091	69,350 ± 1,626
	50	34,133 ± 0,015	-0,508 ± 0,050	1,970 ± 0,028	0,373 ± 0,002	30,078 ± 0,069	0,423 ± 0,052	68,900 ± 0,707
	100	34,144 ± 0,023	-0,478 ± 0,044 (*)	2,025 ± 0,007	0,346 ± 0,016	30,054 ± 0,581	0,417 ± 0,019	69,100 ± 2,546

Tabla 4.12. Expedición de invierno-Áreas A-43k. Propiedades físico-químicas de la columna de agua a las profundidades en que se analizó el fitoplancton. Los resultados se presentan en promedios para cada profundidad y para cada área de estudio.

(*) indica profundidades con resultados significativamente diferentes entre cerca y lejos A-43k, con $p < 0,10$.

Área	Profundidad (m)	Fitoplancton total	Diatomeas	Fitoflagelados/cocales no identificados <7 μm	Dinoflagelados	Criptofíceas	Prasinofíceas	Silicoflagelados
Promedio ± desviación estándar en células l ⁻¹								
cerca A-43k	superficie	71.490 ± 28.438	3.527 ± 3.679	56.610 ± 25.278	8.787 ± 2.504	3.155 ± 971	907 ± 825	85 ± 129
	30	76.295 ± 58.493	5.570 ± 5.206	58.175 ± 45.701	11.713 ± 9.074	2.324 ± 1.827 (*)	296 ± 512	96 ± 101
	50	65.875 ± 10.514 (*)	4.524 ± 3.632	52.597 ± 11.861	8.660 ± 3.654	2.130 ± 1.740	197 ± 341	32 ± 28 (*)
	100	32.479 ± 15.642	1.187 ± 608 (*)	23.211 ± 14.241	6.259 ± 3.011 (*)	1.155 ± 536	148 ± 256	14 ± 6 (*)
lejos A-43k	superficie	48.396 ± 8.035	3.533 ± 100	34.716 ± 2.935	7.092 ± 3.761	2.156 ± 1.339	423 ± 28	122 ± 68
	30	44.689 ± 4.502	2.737 ± 828	35.562 ± 9.261	6.246 ± 2.564	403 ± 570 (*)	0	85 ± 30
	50	47.026 ± 11.227 (*)	3.582 ± 230	37.798 ± 6.725	5.823 ± 3.676	1.713 ± 712	222 ± 313	176 ± 37 (*)
	100	65.079 ± 33.338	3.815 ± 31 (*)	46.370 ± 30.244	14.910 ± 3.989 (*)	1.324 ± 977	317 ± 448	112 ± 37 (*)

Tabla 4.13. Expedición de invierno-Áreas A-43k. Abundancia fitoplanctónica expresada en células l⁻¹. Los resultados se presentan en promedios para cada profundidad y para cada área de estudio.

(*) indica profundidades con resultados significativamente diferentes entre cerca y lejos A-43k, con $p < 0,10$.

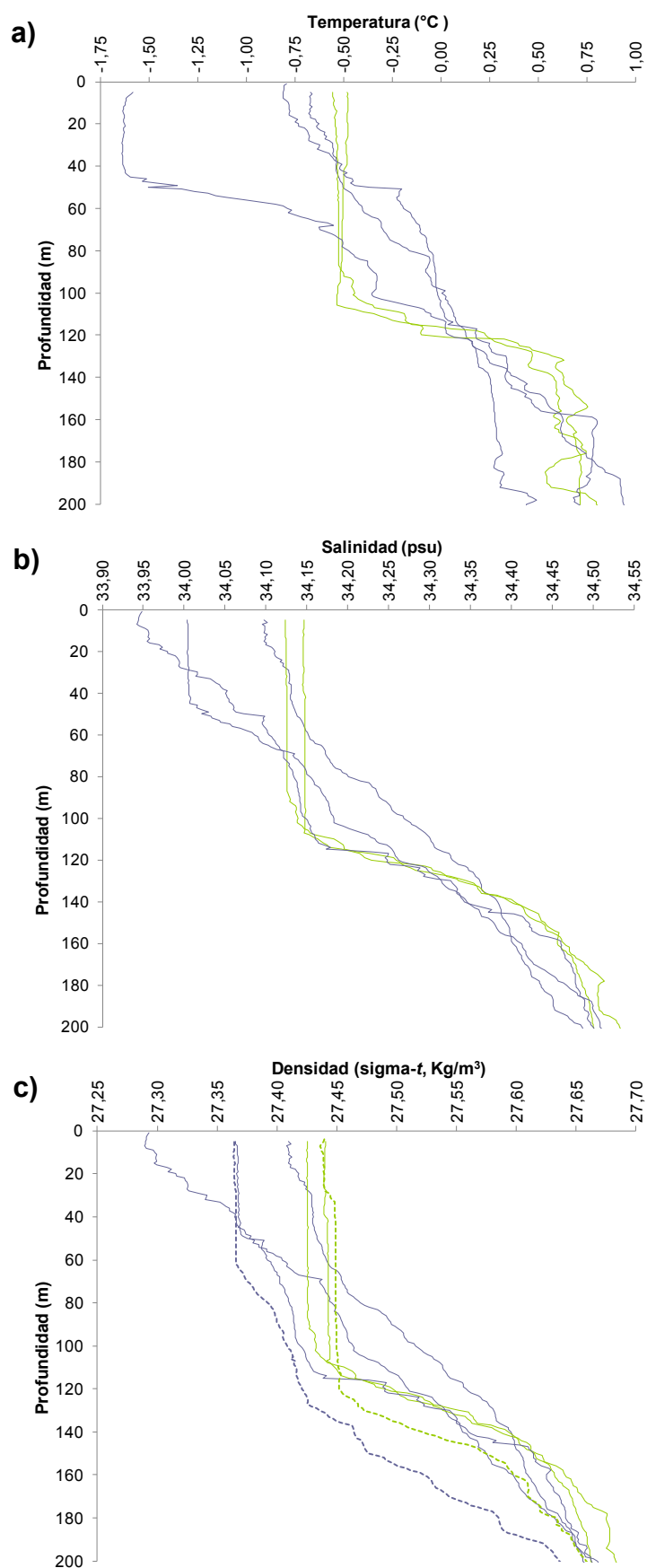


Figura 4.13. Expedición de invierno. Perfiles verticales de temperatura **(a)**, salinidad **(b)** y densidad **(c)**. Estaciones cerca A-43k (línea celeste), lejos A-43k (línea verde). En el gráfico **(c)** se adicionaron dos perfiles (uno cerca y otro lejos A-43k) de estaciones que no fueron biológicamente muestreadas (líneas discontinuas).

Teniendo en cuenta la disimilitud entre las dimensiones de los dos témpanos examinados en invierno, A-43k y SS1 (730 vs. 0,85 km² de área superficial, respectivamente), era de esperar efectos diferenciales sobre las propiedades físicas del agua, tales como los observados. Cerca a los respectivos témpanos, las diferencias encontradas en aguas de superficie fueron altamente significativas ($p < 0,05$), con registros de temperaturas y salinidades más bajas en A-43k ($\bar{x} = -1,027$ °C y 34,013 psu) y más elevadas en SS1 ($\bar{x} = -0,197$ °C y 34,136 psu, respectivamente) (ver sección 4.3.2.4-Mapeo superficial).

La concentración de nutrientes fue elevada y mayor que en otoño, en relación a la menor demanda fitoplanctónica propia de los periodos invernales.

4.3.2.2- Abundancia y clorofila a fitoplanctónica en la columna de agua

La densidad fitoplanctónica, como era de esperar debido a la época del año, fue significativamente más escasa en relación a la expedición de otoño. En el área referida a A-43k, los valores variaron desde un mínimo de 22.969 células l⁻¹ a 100 m de profundidad, a un máximo de 141.844 células l⁻¹ a 30 m de profundidad cerca A-43k. El gradiente de abundancia a través de la profundidad no presentó un patrón regular, decreciendo, manteniéndose constante e incluso aumentando a 100 m de profundidad. En promedio, la densidad fitoplanctónica total fue de 57.440 células l⁻¹.

La composición del fitoplancton, por su parte, varió también notablemente con respecto a lo encontrado durante la expedición de otoño. Mientras que en otoño las diatomeas dominaron numéricamente la columna de agua comprendida entre la superficie y ~40 m de profundidad, en invierno fueron los organismos denominados como fitoflagelados/cocales los que dominaron la totalidad de la columna de agua muestreada (superficie-100 m de profundidad), con un promedio de 44.033 células l⁻¹ y una contribución del 76,7 % a la densidad fitoplanctónica general (Fig. 4.14). Por otra parte y en orden de importancia numérica, dinoflagelados y diatomeas representaron el 15,2 y 6,2 %, respectivamente, de la abundancia fitoplanctónica total. Nuevamente *Gyrodinium* y *Gymnodinium sensu lato* fueron los géneros de dinoflagelados más abundantes, con *Gyrodinium glaciale* como especie más fácil de identificar. El género *Amphidinium* también estuvo bien representado y, entre los dinoflagelados tecados, el género *Protoperidinium*, con *P. defectum* como taxón representativo.

En el caso de las diatomeas, si bien ocurrieron en bajas densidades, la riqueza específica fue alta y mayor que en otoño, con *Corethron pennatum* y *Haslea* sp. como taxa más prominentes. En el anexo 2 se presentan los diferentes taxa registrados en cada área de estudio.

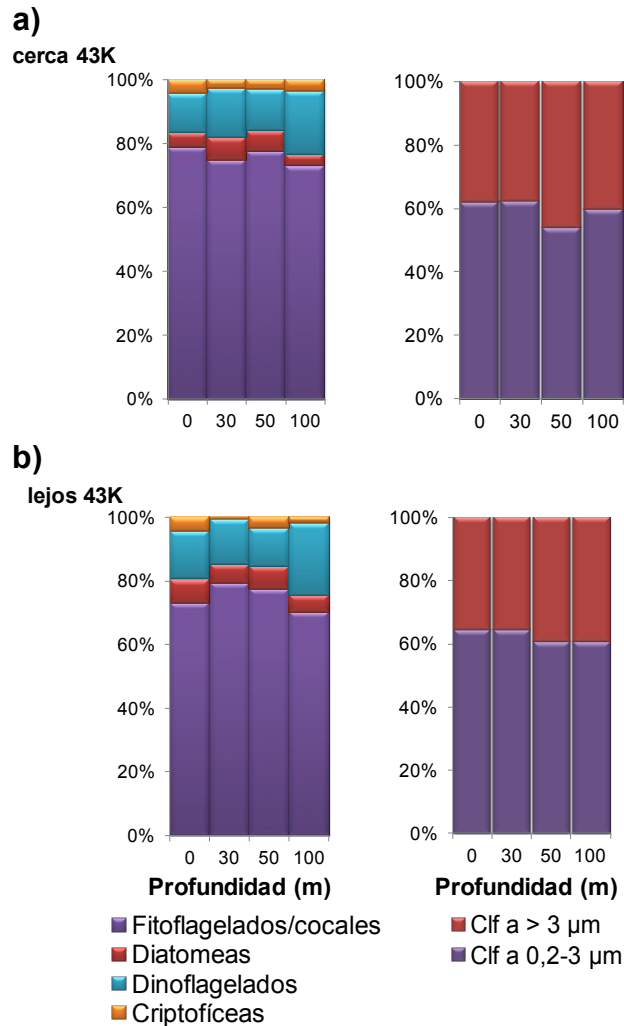


Figura 4.14. Expedición de invierno. Gráficos de concentraciones relativas de fitoplancton y clf a para el área A-43k-valores promedio. **a, b** Cerca y lejos A-43k, respectivamente. Abundancia relativa (%) de los principales grupos fitoplanctónicos y concentración relativa (%) de clf a para las distintas fracciones del fitoplancton a las diferentes profundidades.

Área	Profundidad (m)	Clf a total	Clf a 0,2-3 µm	Clf a > 3 µm
		Promedio ± desviación estándar en µg l ⁻¹		
cerca A-43k	superficie	0,100 ± 0,055	0,062 ± 0,025	0,038 ± 0,029
	30	0,099 ± 0,057	0,061 ± 0,030	0,037 ± 0,028
	50	0,080 ± 0,059	0,043 ± 0,037	0,037 ± 0,025
	100	0,039 ± 0,029	0,023 ± 0,018	0,016 ± 0,011 (*)
lejos A-43k	superficie	0,112 ± 0,014	0,072 ± 0,017	0,040 ± 0,003
	30	0,113 ± 0,006	0,072 ± 0,011	0,041 ± 0,005
	50	0,105 ± 0,007	0,063 ± 0,007	0,041 ± 0,000
	100	0,100 ± 0,042	0,061 ± 0,039	0,039 ± 0,003 (*)

Tabla 4.14. Expedición de invierno-Áreas A-43k. Concentración de clf a expresada en µg l⁻¹. Los resultados se presentan en promedios para cada profundidad y para cada área de estudio.

(*) indica profundidades con resultados significativamente diferentes entre cerca y lejos A-43k, con $p < 0,10$.

Al comparar las dos subáreas (cerca A-43k vs. lejos A-43k), en términos generales hubo una tendencia de mayor concentración celular cerca, para superficie-50 m, y mayor concentración celular lejos del témpano, para 100 m de profundidad, con diferencias significativas a 50 m para el fitoplancton total (Tabla 4.13).

En congruencia con el periodo invernal, los valores de *chl a* fueron muy bajos, sin embargo, resultaron más o menos homogéneos con la profundidad (Tabla 4.14). Mientras que en otoño la relación máx. *chl a* : mín. *chl a* (máximas concentraciones promedio de la capa de mezcla : concentraciones promedio a 100 m de profundidad) varió entre 2,81 y 4,72, en invierno esta misma relación fue más estrecha, variando entre 1,13 y 2,56.

Contrastando las dos subáreas, los resultados fueron ambiguos en relación a aquellos provenientes de la densidad celular; no obstante, diferencias significativas en la concentración de *chl a* se evidenciaron sólo a los 100 m de profundidad, donde la fracción nano-microplanctónica ($> 3 \mu\text{m}$) fue mayor lejos que cerca A-43k (Tabla 4.14). En términos generales el picoplancton dominó la totalidad de la columna de agua, representando alrededor del 60 % de la concentración de *chl a*. (Fig. 4.14).

En cuanto a la razón *feopig* / *chl a*, los valores resultantes fueron más elevados que aquellos obtenidos en otoño (Tabla 4.15).

Área	Profundidad (m)	<i>feopig</i> / <i>chl a</i>
		promedio
cerca A-43k	superficie-50	0,86
	100	1,67
lejos A-43k	superficie-50	0,83
	100	0,59

Tabla 4.15. Expedición de invierno. Razón entre la concentración total de *feopigmentos* y la concentración total de *chl a*.

4.3.2.3- Distribución del fitoplancton en la columna de agua en relación a las variables ambientales

La matriz de correlación generada en base a las variables biológicas y ambientales correspondientes al total de información (área A-43k), presentó un menor número de variables significativamente correlacionadas en comparación a lo observado durante la expedición de otoño (Tabla 4.16). Cada una de las variables biológicas estuvo significativamente correlacionada con la temperatura, destacándose diatomeas y la fracción de *chl a* $> 3 \mu\text{m}$ ($r = -0,85$ y $-0,81$, respectivamente). En contraposición al otoño, en esta

oportunidad la relación resultó negativa, indicando un mayor desarrollo fitoplanctónico hacia la superficie, donde la temperatura fue más baja. Aunque sin significancia, las variables biológicas también mostraron una relación inversa con la salinidad. Para clf a, se destaca además una correlación negativa con fosfatos y nitratos, tal como ocurriera en los muestreos de otoño.

	Salinidad	Temperatura	Fosfato	Nitrato	Nitrato	Amonio	Silicato
Diatomeas □	-0,41	-0,85	-0,31	0,05	-0,34	0,33	0,08
Fitoflagelados/cocales □	-0,41	-0,62	-0,32	0,09	-0,20	0,46	0,04
Dinoflagelados	-0,18	-0,50	-0,06	-0,11	-0,10	0,20	0,15
Criptofíceas	-0,39	-0,50	-0,17	-0,06	0,02	0,38	0,07
Prasinofíceas	-0,16	-0,46	-0,14	-0,25	0,07	0,15	0,21
Silicoflagelados	-0,16	-0,48	-0,51	0,31	-0,46	0,28	-0,21
Clf a 0,2-3 µm	-0,38	-0,68	-0,58	0,37	-0,58	0,33	-0,36
Clf a > 3 µm	-0,34	-0,81	-0,52	0,23	-0,51	0,36	-0,13

Tabla 4.16. Expedición de invierno-Áreas A-43k. Coeficiente de correlación de Pearson (r) entre las variables biológicas y ambientales. En negrita: $p < 0,05$.

El ACP mostró resultados explicativos para A-43k. La primera y segunda componentes explicaron respectivamente el 52,49 y 28,50 % de la variabilidad total del sistema. La primera de ellas, presentó una correlación significativa con once de las quince variables (diatomeas, fitoflagelados/cocales, silicoflagelados, clf a 0,2-3 µm, clf a > 3 µm, amonio y nitritos, negativamente; mientras que temperatura, fosfatos, nitratos y silicatos, positivamente correlacionados), y excluyó a los muestreos de 100 m de profundidad cercanos al témpano del resto de las asociaciones (Tabla 4.17-Fig. 4.15). Por consiguiente, cerca A-43k-100m estuvo caracterizado por bajas concentraciones de clf a, diatomeas, fitoflagelados/cocales y silicoflagelados, concentraciones más elevadas de fosfatos, nitratos y silicatos, y una mayor temperatura de profundidad. Respecto a los nutrientes mencionados, lo mismo ocurrió con los muestreos de profundidad durante el otoño. La segunda componente, que estuvo significativa y negativamente correlacionada con las variables fitoflagelados/cocales, criptofíceas, prasinofíceas, fosfatos y nitratos, y positivamente con temperatura, salinidad y nitritos, permitió inferir dos grandes grupos: Grupo I, constituido por lejos A-43k y Grupo II constituido por cerca A-43k entre superficie y 50 m de profundidad (Tabla 4.17-Fig. 4.15). El Grupo I se establece en relación a temperaturas, salinidades y concentraciones de nitritos mayores, principalmente entre superficie y 50 m de profundidad, y asociado a la menor densidad celular en ese estrato de la columna de agua (excepto silicoflagelados). Por su parte, el Grupo II manifiesta especialmente una mayor concentración de fitoflagelados/cocales, criptofíceas y prasinofíceas, así como de los nutrientes fosfatos y nitratos; con condiciones de temperaturas y salinidades más bajas.

El dendrograma resultante del Análisis de Conglomerados (Fig. 4.16) generó agrupaciones análogas a aquellas obtenidas a través del ACP; ambos análisis convalidaron los resultados obtenidos.

	Factor 1	Factor 2
Diatomeas	-0,257	-0,207
Fitoflagelados/cocales	-0,233	-0,336
Dinoflagelados	-0,103	-0,189
Criptoficeas	-0,164	-0,352
Prasinoficeas	-0,158	-0,260
Silicoflagelados	-0,250	0,232
Clf a 0,2-3 µm	-0,307	0,183
Clf a > 3 µm	-0,341	0,107
Salinidad	0,223	0,346
Temperatura	0,242	0,328
Fosfato	0,263	-0,262
Nitrito	-0,291	0,268
Nitrato	0,273	-0,291
Amonio	-0,336	-0,119
Silicato	0,308	-0,225

Tabla 4.17. Expedición de invierno-Áreas A-43k. Análisis de componentes principales (ACP) considerando los muestreos a las diferentes profundidades: Los autovectores representan los coeficientes con que cada variable fue ponderada para conformar las componentes 1 y 2. En negrita aquellos que presentaron una correlación significativa.

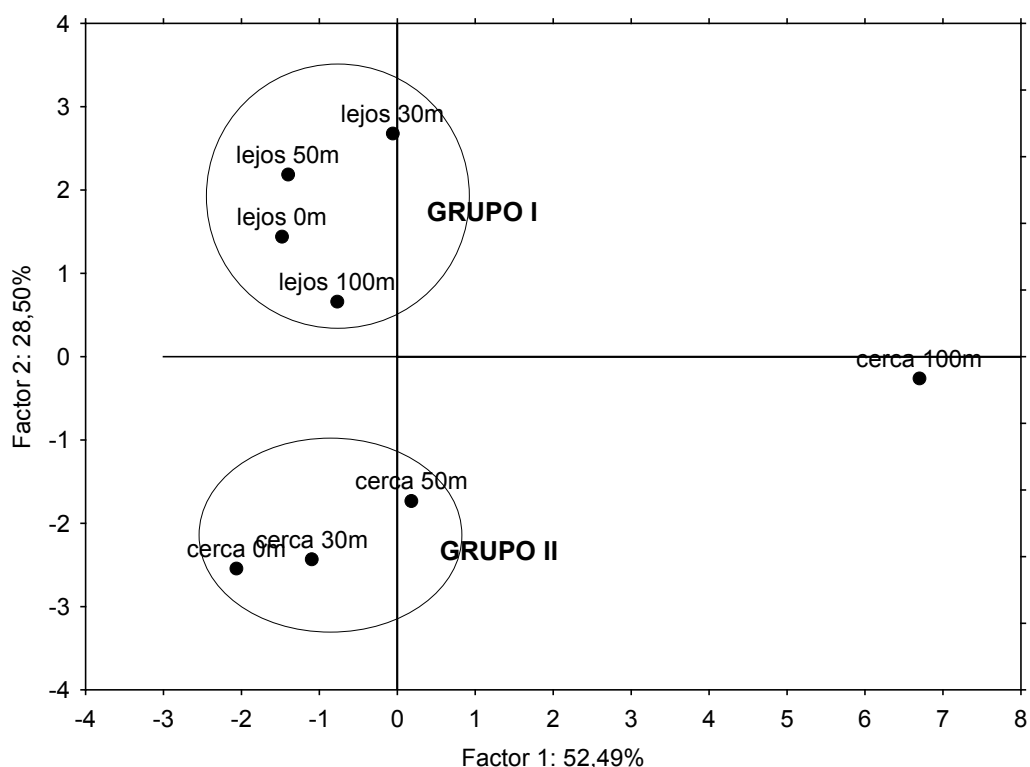


Figura 4.15. Expedición de invierno-Áreas A-43k. Análisis de componentes principales (ACP)-Representación gráfica: asociaciones establecidas entre los sitios de muestreo a diferentes profundidades, según las variables físico-químicas y biológicas.

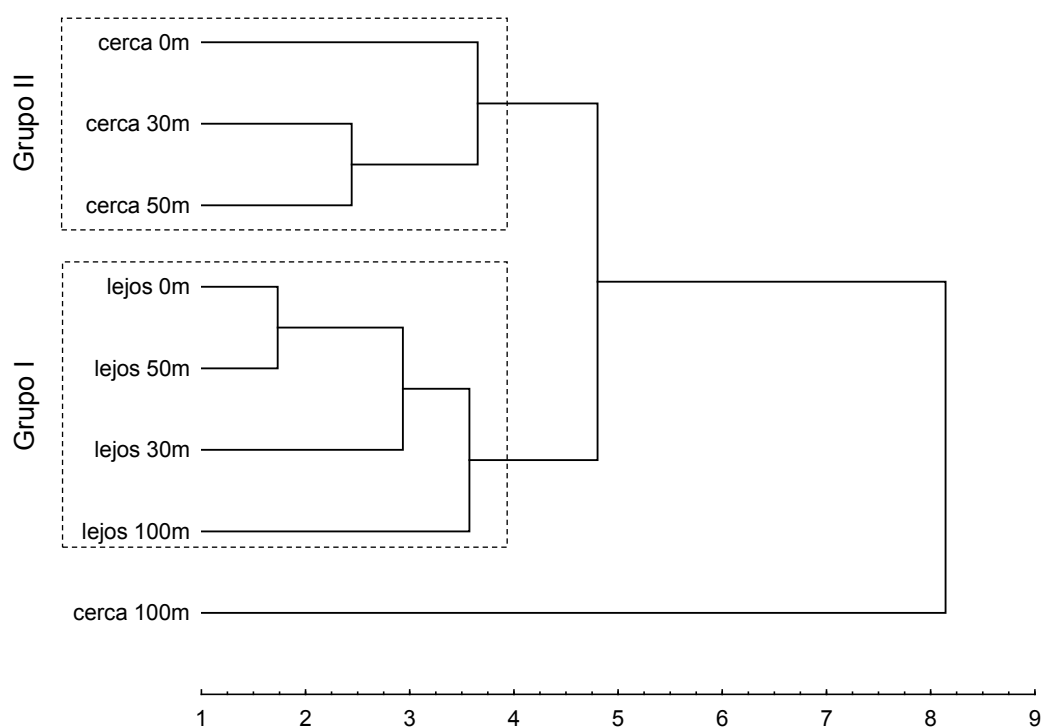


Figura 4.16. Expedición de invierno-Áreas A-43k. Análisis de Conglomerados-Dendrograma: agrupaciones establecidas entre los sitios de muestreo a diferentes profundidades, según las variables físico-químicas y biológicas. Línea de referencia trazada en la distancia 4. Método de agrupación: Encadenamiento promedio y distancia Euclídea.

4.3.2.4- Mapeo superficial cercano a los témpanos

En las figuras 4.17 y 4.18 se representa el mapeo superficial efectuado en aguas adyacentes a SS1, el trayecto hacia A-43k y su posterior circunnavegación. El témpano SS1, de medianas dimensiones, no mostró influencia alguna sobre las propiedades físicas del agua (temperatura y salinidad), apenas unos registros de menor salinidad en cercanías de su lateral noroeste y de su extremo sur. En cambio, A-43k presentó en sus alrededores valores de temperatura y salinidad inferiores que aquellos observados a 30 km de distancia, en dirección noroeste, y valores aún más bajos que los observados en el área SS1 ($p < 0,05$). Sin embargo, a través de los muestreo superficiales realizados cerca SS1 y cerca A-43k, la abundancia fitoplanctónica y concentración de clf a resultantes no mostraron diferencias significativas entre ambas áreas, $\bar{x} = 64.498$ vs. 71.490 células l^{-1} y $0,104$ vs. $0,100$ μg l^{-1} , respectivamente).

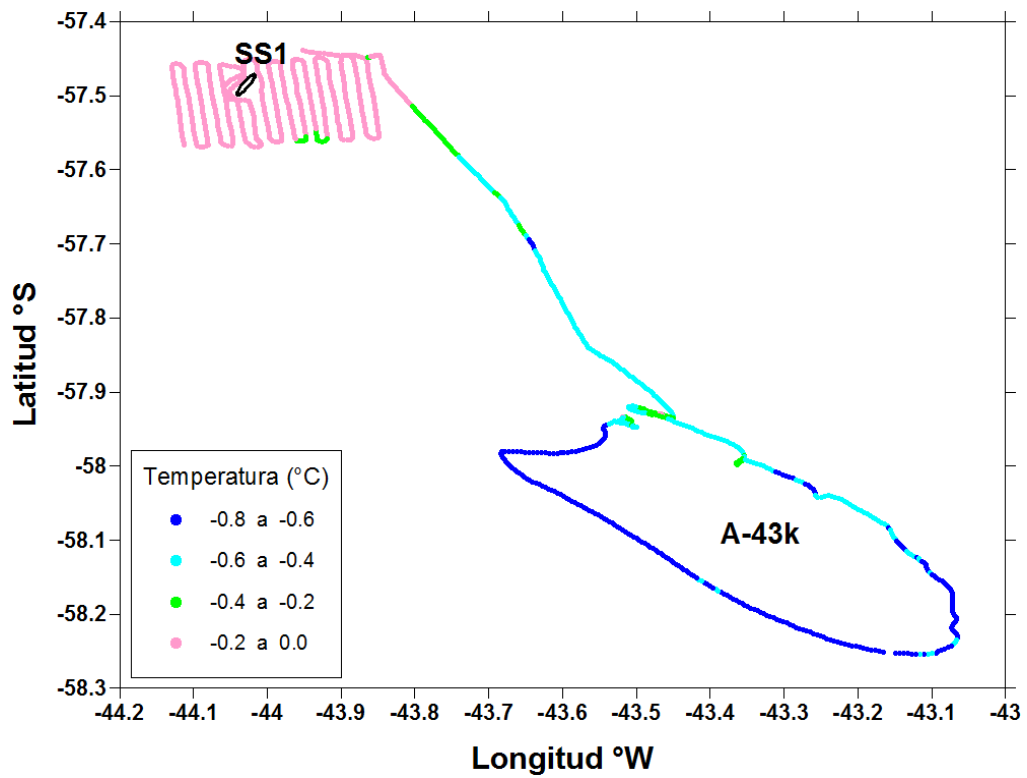


Figura 4.17. Expedición de invierno. Mapeo superficial-Temperatura en aguas aledañas a SS1 y A-43k.

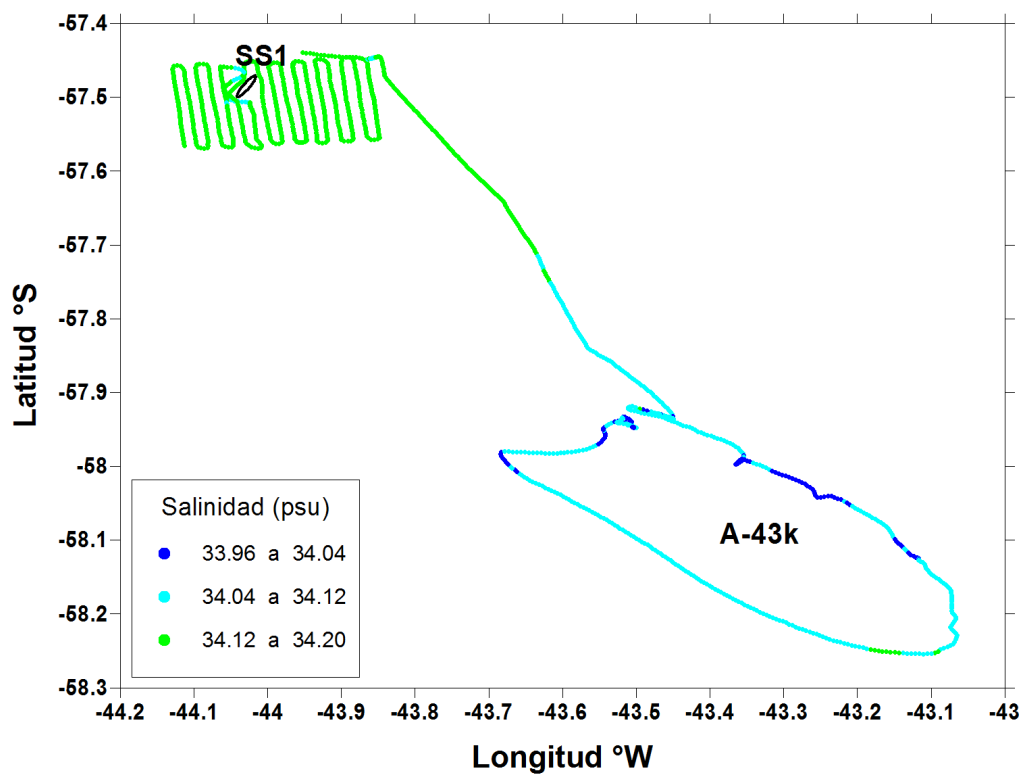


Figura 4.18. Expedición de invierno. Mapeo superficial-Salinidad en aguas aledañas a SS1 y A-43k.

4.4- DISCUSIÓN

4.4.1- Efectos de los témpanos sobre las comunidades fitoplanctónicas y las condiciones ambientales

Los témpanos pueden influir sobre la distribución, abundancia y composición del fitoplancton antártico. Los efectos impartidos estarán además modulados por las variaciones estacionales, las características fisicoquímicas de la columna de agua, así como por la fisonomía y el tamaño propio de cada témpano (Schwarz & Schodlok 2009). Durante el otoño, en aguas aledañas a un témpano de grandes dimensiones (C-18a), se detectó un efecto negativo sobre la comunidad fitoplanctónica, reflejado en menores niveles de *chl a* total, y atribuido básicamente a condiciones más bajas de temperatura y dilución producto del deshielo. La presencia del témpano, además, modificó la estructura del fitoplancton. Mayores diferencias se observaron con la distancia, a través de las distintas áreas de estudio, y a lo largo de un gradiente de temperatura. Para esta estación del año las diatomeas dominaron numéricamente en la capa de mezcla y fitoflagelados/cocales dominaron a ~100 m de profundidad. Durante el invierno, los resultados fueron diferentes, el efecto del témpano A-43k benefició el desarrollo de la comunidad fitoplanctónica aledaña, produciendo una mayor estabilidad de la columna de agua entre superficie y 50 m de profundidad. Por otra parte, SS1, de medianas dimensiones, no pareció alterar las propiedades físicas del agua de superficie. En esta oportunidad, los pequeños organismos denominados fitoflagelados/cocales dominaron la totalidad de la columna de agua (0~100 m de profundidad). Para ambas expediciones la concentración de *chl a* correspondiente a las fracciones pico y nanoplanctónica fue la predominante.

De los múltiples factores que afectan positiva o negativamente el desarrollo del fitoplancton en Antártida, se resaltan la escasa disponibilidad de hierro, la marcada estacionalidad austral, las bajas temperaturas, la estabilidad de la columna de agua, el avance y retroceso de extensas coberturas de hielo marino y la presión de pastoreo (Fiala & Oriol 1990, Martin et al. 1990a, b, Bianchi et al. 1992, El-Sayed & Fryxell 1993, Knox 2007). Más allá de este sinnúmero de variables que logran inducir una respuesta sobre el fitoplancton, aquí se hace hincapié en aquellas que fueron analizadas con relación a los témpanos. Otras variables, que por carencia de información o por falta de acceso a las mismas no pudieron ser incluidas, son también tomadas en cuenta desde los antecedentes bibliográficos o desde los trabajos paralelos realizados en el área de estudio.

En muchas oportunidades, si bien se detectaron desigualdades entre los valores promedio de las distintas variables para las distintas áreas de estudio, la ausencia de significancia en dichas desigualdades puede ser atribuida al pequeño tamaño de algunas de las muestras.

Además, el movimiento de los témpanos, sumado al hecho de que los muestreos han sido realizados durante diferentes periodos de tiempo, pudo haber incidido en el aumento de la variabilidad. Por otro lado, es posible que la variabilidad propia del sistema oceánico haya enmascarado en parte aquellas modificaciones en el sistema producidas exclusivamente por los témpanos.

Durante la expedición de otoño se encontró una notable diferencia entre las cuatro áreas muestreadas (cerca C-18a, lejos C-18a, Iceberg Alley y Sitio de Control), tanto en la densidad celular como en la concentración de *chl a*, con valores superiores en el Sitio de Control e inferiores en Iceberg Alley y una alta correlación positiva con la temperatura del agua. Estos resultados fueron opuestos a lo esperado; Iceberg Alley es una zona afectada por numerosos pequeños témpanos, y previos estudios (Smith et al. 2007, Schwarz & Schodlok 2009) han indicado una influencia positiva de los témpanos sobre las comunidades fitoplanctónicas. Al respecto, existen dos explicaciones; Smith et al. (2007) presentaron evidencias positivas para la estación de primavera, y Schwarz & Schodlok (2009) lo hicieron para los meses de noviembre, diciembre y enero. Estos últimos autores no encontraron influencias significativas sobre la concentración de *chl a* durante los meses de octubre, febrero y marzo. Los datos recabados para esta tesis provienen de las estaciones de otoño e invierno; además, como fuera mencionado anteriormente, los témpanos observados en Iceberg Alley fueron de pequeño tamaño, y en este estudio tampoco se comprobó efecto de SS1 (un témpano de medianas dimensiones) sobre las propiedades físicas del agua de superficie. Por lo tanto, nuestros resultados evidencian la variabilidad existente en respuesta a la estación del año y al tamaño de los témpanos muestreados.

El gradiente fitoplanctónico observado entre las cuatro áreas estuvo fuertemente vinculado al gradiente de temperatura, hecho sustentado por la alta correlación existente entre la mayor parte de las variables biológicas y la temperatura del agua, y por los resultados del ACP. Es así que la correlación encontrada entre abundancia fitoplanctónica y temperatura, puede interpretarse como un efecto fisiológico. Si bien son reconocidas la variedad de respuestas adaptativas al frío de las comunidades antárticas, la baja temperatura del agua puede llegar a reducir la tasa fotosintética del fitoplancton, afectando la eficiente absorción de nutrientes (Tilzer et al. 1986, Reay et al. 2001, Knox 2007). Un estudio de cultivo (Fiala & Oriol 1990) llevado a cabo con siete especies de diatomeas australes, demostró, bajo diferentes condiciones de luz, que la temperatura óptima de crecimiento está entre los 3° y 5°C. No obstante, estos valores suelen ser superiores a los registrados en ambientes antárticos naturales. Nuestros registros de temperaturas promedio de la capa de mezcla presentaron una diferencia máxima de 1,555°C entre -1,236°C en IA y 0,319°C lejos C-18a.

El ACP también reflejó una tendencia en los niveles de nutrientes (fosfatos, nitratos y silicatos), aumentando desde las áreas y/o profundidades ricas en fitoplancton hacia las más pobres. Debido al consumo de los organismos autótrofos, las concentraciones de nutrientes en aguas superficiales del medio oceánico generalmente presentan una relación inversa con respecto a la biomasa fitoplanctónica (Kang et al. 2001, Reay et al. 2001). Por ejemplo, los niveles más bajos de fosfatos y nitratos se observaron en la capa de mezcla del Sitio de Control, área con mayor densidad celular. Por otra parte, las concentraciones más altas de silicatos ocurrieron en Iceberg Alley, sitio de menor actividad fotosintética y mayor abundancia porcentual de flagelados, organismos que no consumen silicatos. En concordancia con nuestros resultados, Reay et al. (2001) sugieren que bajo óptimas condiciones, el aumento de 1 a 2°C de la temperatura en aguas antárticas, puede implicar mayores tasas de utilización de nitratos y de crecimiento microalgal. Estos autores también sugieren que a bajas temperaturas, cuando las concentraciones de amonio exceden a 1 μM , el fitoplancton tiende a consumir esta forma del nitrógeno. Nuestro estudio se ve limitado para confirmar esta última apreciación, ya que si bien las concentraciones de amonio estuvieron positivamente correlacionadas con la temperatura, como era de esperar según lo expuesto, también estuvieron positivamente correlacionadas con las variables biológicas del fitoplancton.

Considerando particularmente las áreas afectadas por el témpano, cerca C-18a presentó menor temperatura, concentración de *chl a* y densidad celular en relación al Sitio de Control, y menor temperatura y concentración de *chl a* y una diferente composición fitoplanctónica en relación a lejos C-18a. Distintos procesos y efectos han sido atribuidos a la presencia de hielo continental en aguas oceánicas, desde físicos a biológicos. Para aguas aledañas a C-18a, Helly et al. (2011) y Stephenson et al. (2011) comprobaron tanto efectos en superficie como a través de la profundidad: aguas superficiales más frías y menos salinas cerca C-18a, así como el transporte vertical y mezcla del agua de deshielo con el agua de mar. La respuesta de la temperatura del agua se evidenció también en nuestro estudio (Fig. 4.5). Por otro lado, la menor concentración de *chl a* y de ciertos grupos taxonómicos dentro de la capa de mezcla, puede ser interpretada como producto de la dilución del agua cercana a C-18a.

En cuanto a la composición fitoplanctónica de la capa de mezcla cerca y lejos del témpano, excepto las diatomeas, que por la dominancia de *Fragilariopsis nana* bien podría considerarse dentro de la fracción de *chl a* nanoplanctónica, el resto de los grupos taxonómicos fueron más abundantes lejos C-18a, con diferencias significativas en ciertos casos. Algunos de estos grupos estarían contenidos en parte dentro de la fracción picoplanctónica (por ejemplo fitoflagelados/cocales) y otros dentro de la nanoplanctónica. Una alta abundancia de criptofíceas ha sido atribuida al aporte de agua de deshielo glaciar y

baja salinidad en la costa oeste de la Península Antártica (Moline et al. 2004). Por su parte, Kopczynska (1988), durante primavera y en aguas de la Confluencia Weddell-Scotia, relacionó la dominancia de fitoflagelados sobre diatomeas, con los procesos intensivos de mezcla y compleja hidrografía. La autora hace referencia principalmente a picoflagelados de entre 1 y 3 μm , considerando también a criptofíceas y prasinofíceas, a los que supone favorecidos por su capacidad de movimiento activo. Coincidiendo con ello, Helbling et al. (1994) señalaron también la dominancia de pequeños flagelados en aguas de menor estabilidad, y dominancia de diatomeas bajo condiciones más estables, pero estos autores relacionaron esta particularidad con la supuesta mayor resistencia de las diatomeas a la radiación ultravioleta en aguas subsuperficiales. Estas teorías no explican nuestros resultados discutidos hasta el momento, ya que mayor turbulencia y menor salinidad es de esperar cerca C-18a, donde los organismos flagelados fueron más escasos y las diatomeas más abundantes.

Tozzi et al. (2004), sin embargo, señalan a las diatomeas con la capacidad de dominar bajo regímenes turbulentos con aportes de nutrientes, debido a la alta tasa de absorción que poseen estos organismos. Por otra parte y de acuerdo con Rodríguez et al. (2001), el efecto de la fuerza hidrodinámica prevalecería sobre el efecto que pudiera provocar la disponibilidad de nutrientes, beneficiándose la fracción fitoplanctónica de mayor tamaño durante los fenómenos de surgencia.

Kopczynska (1992), también asoció la dominancia de fitoflagelados (1,5 a 20,0 μm) sobre las diatomeas, con la ocurrencia de krill. Aparentemente, el krill sería menos eficiente sobre partículas de pequeño tamaño, tales como los flagelados, y más eficiente sobre las diatomeas microplanctónicas (Kopczynska 1992, Ross et al. 2000). Kaufmann et al. (2011) encontraron alta densidad y biomasa de macrozooplancton y micronecton cerca C-18a en comparación a aguas 9 km más distantes, destacando la predominancia de krill adulto (*Euphausia superba*) y de salpas (*Salpa thompsoni*). Los autores señalan el mayor consumo de diatomeas microplanctónicas por parte del krill. Por otro lado, las mayores concentraciones de pigmentos fitoplanctónicos en el contenido estomacal de krill y salpa, fueron encontradas a 1,85 km del témpano, área no muestreada para esta tesis pero donde se localizó un máximo de concentración fitoplanctónica (Vernet et al. 2011).

De acuerdo a estas premisas, hubiera sido lógico hallar mayor concentración celular y clorofílica pico y nanoplanctónicas cerca C-18a, hecho que en general no ocurrió. Como ya fuera mencionado, los pequeños organismos flagelados fueron más escasos cerca que lejos C-18a. En contraposición, las diatomeas, altamente representadas por *F. nana*, fueron más abundantes cerca del témpano. Esta especie de diatomea es por un lado considerada como taxón tolerado dentro de la dieta de *E. superba* (Opalinski et al. 1997) y por el otro, como un

taxón mayormente segregado de su dieta (Kawamura 1981, Kawamura & Ichikawa 1984, Meyer & El-Sayed 1983). Según Kaufmann et al. (2011) las salpas se alimentan de células fitoplanctónicas $< 10 \mu\text{m}$, lo cual podría explicar un pastoreo más intenso sobre los flagelados cerca C-18a, pero no explicaría la mayor abundancia de *F. nana*, también $< 10 \mu\text{m}$. Por último, la fracción de clf a microplanctónica ($>20 \mu\text{m}$), atribuida a diatomeas de mayor tamaño y supuesta dieta preferida del krill, al menos en superficie fue significativamente mayor cerca del témpano, observación igualmente en desacuerdo con lo predicho por Kopczynska (1992) pero de acuerdo con Rodríguez et al. (2001) y Tozzi et al. (2004).

La abundancia del mesozooplankton (0,2-20,0 mm), representado entre otros por copépodos, no fue cuantificada, sin embargo Kaufmann et al. (2011) y Sherlock et al. (2011) indicaron su presencia cerca C-18a. La herbivoría sobre el fitoplancton produce la degradación de la clorofila *a* a feopigmentos (Shuman & Lorenzen 1975, Bidigare et al. 1986), por lo tanto, la razón entre la concentración de feopig y de clf *a* puede ser considerada, bajo ciertas condiciones, como indicadora de la proporción de biomasa fitoplanctónica consumida por el zooplankton (Garibotti 2003, Krell et al. 2005). Este índice refleja principalmente la actividad herbívora del micro y mesozooplankton, excluyendo a los organismos del macrozooplankton-micronekton (krill y salpas), ya que estos últimos producen pellets fecales de mayor tamaño que sedimentan con rapidez sin dejar evidencia en los estratos superiores de la columna de agua (Garibotti op. cit.). Krell et al. (2005) encontraron una alta presión de pastoreo por parte de copépodos durante el otoño, al comienzo de la formación del hielo marino en el Mar de Weddell. En nuestro estudio, la razón feopig / clf *a* obtenida en la capa de mezcla, tuvo un valor promedio de 0,17, muy por debajo de lo reportado por Krell et al. (op. cit.): $\bar{x} = 0,64$. Además, respecto a esta variable, no se encontraron diferencias estadísticas entre cerca y lejos del témpano, por lo que la influencia de este tipo de actividad herbívora no es considerada de mayor importancia en nuestro trabajo. Por otro lado, la relación feopig / clf *a* puede indicar también el estado fisiológico del fitoplancton (Priddle et al. 1986, Krell et al. 2005). En el área de estudio y al respecto, Vernet et al. (2011) comprobaron una óptima fisiología fitoplanctónica a través de la eficiencia en la asimilación de carbono dentro de la zona eufótica (0-76 m). Sin embargo, una mayor relación feopig / clf *a* fue registrada a 100 m de profundidad ($\bar{x} = 0,46$), la cual puede ser atribuida al proceso lógico de sedimentación y acumulación de células en senescencia por debajo de la zona eufótica.

Otra de las razones importantes para esperar mayor actividad fitoplanctónica en aguas bajo la influencia de témpanos, es el posible aporte de material terrígeno a través de la fusión del hielo. Los témpanos han sido mencionados como potencial fuente de micronutrientes, tales

como el hierro (de Baar et al. 1990, 1995, Löscher et al. 1997, Smith et al. 2007), siendo este nutriente reconocido como limitante en la proliferación fitoplanctónicas antártica (Martin et al. 1990a, Buma et al. 1991, Boyd et al. 2000, Coale et al. 2004). Estimaciones de hierro disuelto efectuadas en proximidades de C-18a arrojaron variados resultados, pero sin evidenciar concretamente mayores concentraciones cerca C-18a (Lin et al. 2011). En determinadas estaciones o transectas la concentración de hierro disuelto incluso fue menor cerca del témpano. Una de las posibles explicaciones sería la dilución de nutrientes en aguas superficiales por afluencia de aguas profundas, en respuesta a la fusión basal del témpano (Lin et al. op. cit.). Por otro lado, los autores reportaron elevadas concentraciones de hierro en inmediaciones a un pequeño témpano en el área identificada como Iceberg Alley, así como en inmediaciones a A-43k durante la expedición de invierno.

Nuestros registros sobre la composición y abundancia fitoplanctónica y de chl *a* cerca C-18a son congruentes con los principales procesos de fusión, mezcla y disminución de temperatura, asociados a la presencia del témpano. Estos procesos no habrían permitido sostener una mayor concentración fitoplanctónica en la capa de mezcla, a excepción de las diatomeas y de la fracción de chl *a* microplanctónica de superficie. Estas excepciones serían consistentes con aguas enriquecidas en hierro (Buma et al. 1991, Coale et al. 2004) y con aguas de menor estabilidad afectadas por fuerzas verticales ascendentes (Rodríguez et al. 2001, Tozzi et al. 2004). Similarmente, y a pesar de los bajos niveles de chl *a* total, Vernet et al. 2011 relacionaron una mayor productividad encontrada cerca del témpano con las óptimas condiciones ambientales presentes en el área (riqueza de nutrientes y fenómenos de surgencia).

Con respecto a la expedición de invierno, básicamente ésta se diferenció de la llevada a cabo en otoño, por su baja concentración celular y clorofílica, dominada esta vez por fitoflagelados/cocales, y por la menor brecha existente entre los registros de superficie y los de profundidad, en correspondencia a las propiedades físicas de la columna de agua también más homogéneas.

La baja densidad de diatomeas registrada, corroboraría la teoría de que en general, la producción primaria anual en áreas oceánicas australes estaría sostenida por fitoflagelados y otros grupos de organismos cocales del pico y nanofitoplancton, conformando comunidades más estables y/o constantes en tiempo y espacio (Weber & El-Sayed 1987, Smetacek et al. 1990, Marchant & Murphy 1994).

En cuanto a las diferencias encontradas debido a la influencia del témpano (cerca vs. lejos A-43k), la mayor concentración celular cerca del témpano entre superficie y 50 m de profundidad, puede ser atribuida a las condiciones más estables de la columna de agua en

esta área. El deshielo superficial puede alterar la densidad de las aguas menos profundas, formando una capa estable de baja salinidad capaz de mantener a la comunidad fitoplanctónica bajo condiciones lumínicas más favorables (Schwarz & Schodlok 2009). Asimismo, Kopczynska (1992), quien advirtió sobre la dominancia de fitoflagelados (1,5 a 20,0 μm) sobre diatomeas en aguas de mayor mezcla vertical, reconoce también a la inestabilidad del agua como un componente que afecta el desarrollo general de las comunidades fitoplanctónicas.

Si bien las propiedades físicas de la columna de agua exhiben mayor homogeneidad durante el invierno, y especialmente en las regiones polares (Valdez 1981, Pickard & Emery 1990), esto se hizo más evidente lejos del témpano, donde los perfiles de temperatura, salinidad y densidad presentaron una linealidad casi perfecta hasta aproximadamente los 100 m de profundidad, a partir de donde se manifestaron las respectivas clinas. Caso contrario ocurrió cerca del témpano, donde los cambios de las condiciones físicas del agua fueron más graduales, y ocurrieron desde la superficie o desde menor profundidad (Fig. 4.13). El transporte vertical de agua de deshielo desde la base y las paredes del témpano habrían provocado una mayor estabilidad cerca A-43k. El efecto “upwelling” alrededor de los témpanos fue primeramente señalado por Neshyba (1977). La fusión del témpano a profundidad, podría generar surgencia desde aguas por debajo de la pycnoclina. De esta manera, además de acarrear nutrientes hacia la superficie, una cantidad significativa de energía potencial de flotación sería liberada en los estratos superiores de la columna de agua (Neshyba op. cit.). Según Gladstone et al. (2001), el efecto “upwelling” podría producir varios estratos de agua más calida y salina, sin afectar la estabilidad de la columna de agua, o una mezcla resultante de menor densidad capaz de ascender hacia la superficie, en cuyo último caso es esperable un aumento en la estabilidad, tal como lo observado. En consecuencia, y con el respaldo de los registros de menor salinidad y densidad cerca A-43k, entre superficie y 50 m, se explicaría la tendencia de la mayor concentración celular registrada cerca del témpano a estos niveles de profundidad. El ACP también corroboró lo anteriormente expresado, asociando la mayor concentración de ciertos grupos algales (fitoflagelados/cocales, criptofíceas y prasinofíceas) cerca A-43k, con condiciones ambientales de menor salinidad y temperatura, así como con los mayores niveles de fosfatos y nitratos; estos últimos como una probable consecuencia del efecto de surgencia generado por el témpano.

La clf a, si bien mostró una mayor concentración lejos A-43k, las diferencias en las proporciones fueron muy bajas, excepto a 100 m de profundidad, donde también se encontró una diferencia importante en la densidad celular. Allí, las concentraciones totales de células fitoplanctónicas y de clf a, fueron 100,4 y 156,4 %, respectivamente, mayores

lejos A-43k. Es de esperar que la abrupta picnoclina lejos del témpano, localizada aproximadamente a partir de los 100 m (profundidad correspondiente a la base de la capa de mezcla de invierno), actuara como barrera de acumulación de las células del plancton minimizando su tasa de hundimiento a esa profundidad. El ACP, a través de la primera componente, segregó también a cerca A-43k-100m del resto de las áreas, por las bajas concentraciones clorofílicas y celulares, y los niveles ligeramente superiores de los nutrientes fosfatos, nitratos y silicatos; esto último en respuesta a los menores requerimientos de un fitoplancton más escaso (Kang et al. 2001, Reay et al. 2001), o probablemente como una consecuencia del efecto de surgencia antes señalado.

Nuevamente el macrozooplancton-micronecton estuvo dominado por poblaciones de krill y salpas (Kaufmann et al. 2011), con valores de biomasa considerablemente inferiores a los registros de otoño, y aparentemente sin ningún patrón de asociación en relación a la proximidad al témpano. Por otro lado, aunque no fue posible recabar información sobre la presencia-ausencia de organismos correspondientes al mesozooplancton, es bien conocido que las poblaciones de copépodos (principales representantes de esta comunidad), pasan la estación de invierno a profundidad y en estado de inactividad (Smetacek et al. 1990), por lo tanto la relación feopig / clf a relativamente alta ($\bar{x} = 0,95$), es atribuible a una deficiencia en el estado fisiológico de las células autótrofas común de acontecer durante los meses de invierno (Vernet et al. 2011).

Con respecto al posible aporte de hierro por parte de los témpanos visitados en invierno, Lin et al. (2011) reportaron en aguas de superficie, menores concentraciones de hierro disuelto cerca de SS1 que aquellas observadas a mayor distancia. Por otro lado, para A-43k, la tendencia fue de mayor concentración cerca del témpano, coincidiendo estos resultados con la mayor densidad celular allí encontrada.

En base a los resultados obtenidos durante las dos expediciones, es de destacar la disimilitud observada en la correlación de las variables biológicas con la temperatura del agua. Aunque en ambas expediciones la correlación fue alta, la misma resultó positiva en otoño y negativa en invierno. La relación positiva de otoño fue ampliamente justificada (Tilzer et al. 1986, Fiala & Oriol 1990, Reay et al. 2001, Knox 2007), y ocurrió a través de un gradiente de temperatura entre las cuatro áreas de estudio. La relación negativa de invierno, ocurrió cerca y lejos A-43k, y es atribuida por nosotros a efectos generados por la presencia-ausencia del témpano, tales como modificaciones en la salinidad y densidad de la columna de agua, variables que siguieron la misma estructura de los perfiles verticales de temperatura y que estuvieron altamente correlacionadas entre sí ($r = 75$). La disminución de salinidad y densidad en niveles superiores de la columna de agua cercana al témpano, habría propiciado condiciones físicas más estables permitiendo el mayor desarrollo algal.

Por último, y en relación a los registros de macronutrientes (fosfatos, nitritos, nitratos, amonio y silicatos), los mismos se encontraron en altas concentraciones durante las dos expediciones. Valores por debajo de los nuestros han sido reportados en otros estudios antárticos (Holm-Hansen & Mitchell 1991, Priddle et al. 1994, Knox 2007). Cabe destacar además, que los niveles de nutrientes fueron significativamente más elevados en invierno que en otoño, en estrecha relación a una comunidad de invierno empobrecida en densidad y estado fisiológico. La única excepción fue el amonio, cuyas concentraciones de invierno demedieron las de otoño. Esta forma del nitrógeno, bajo determinadas condiciones ambientales, suele ser consumida por el fitoplancton (Reay et al. 2001), especialmente por las fracciones nano y picoplanctónicas (Holm-Hansen 1985, Probyn & Painting 1985). Como ya fuera señalado, aun dominando el nano y picoplancton, en este estudio no se encontró una relación negativa con el amonio, tal como fuera de esperar según las referencias citadas, y tal como sucedió con los nitratos, fosfatos y silicatos. Además, de haber sido significativamente requerido por la comunidad algal, su concentración hubiera aumentado en invierno bajo la menor presión de consumo. Por lo tanto se puede concluir que el fitoplancton no hizo uso significativo del amonio en ninguna de las estaciones del año estudiadas, y las observaciones realizadas sobre su distribución espacial y temporal son atribuidas en consecuencia a la actividad zooplanctónica, mayor en la capa de mezcla que en profundidad y mayor en otoño que en invierno (Kaufmann et al. 2011).

4.4.2- Mapeos superficiales

El mapeo superficial, realizado en parte alrededor del témpano C-18a, y desde éste hacia aguas más distantes, permitió contrastar propiedades físicas, químicas y biológicas a diferentes escalas, tanto espaciales como temporales.

Las características hidrográficas de superficie en torno a C-18a mostraron sin lugar a dudas la incidencia del agua de deshielo. Una notable transición de aguas más frías y menos salinas hacia las condiciones opuestas de temperatura y salinidad, se evidenció claramente a una distancia de 10-15 km del témpano, corroborando las observaciones hechas por Helly et al. (2011). El estudio complementario efectuado para esta tesis, incluyó variables biológicas y químicas obtenidas *in situ*. Helly et al. (op. cit.) estimaron la concentración de clf *a* por fluorometría in vivo. Los autores señalaron una concentración de clf *a* relativamente más elevada sobre el sistema de grillas sur del primer mapeo. Nuestros análisis, sin embargo, no sustentaron los mismos resultados, ya que no se encontraron diferencias en la abundancia y composición fitoplanctónica entre los dos sistemas de grillas.

En cuanto a los macronutrientes, el mapeo presentó concentraciones más bajas de nitratos y más altas de silicatos cerca C-18a. En esta área cercana al témpano, con mayor abundancia de diatomeas, es de esperar una relación inversa con los niveles de nitratos, no así con los niveles de silicatos. Contrario a estos resultados, Vernet et al. (2011) encontraron una mayor concentración de nitratos cerca del témpano, hecho que relacionaron con el derretimiento del hielo de origen continental, considerando a las barreras de hielo depositarios de nitrógeno inorgánico de origen atmosférico. Por otro lado, la mayor concentración de amonio en aguas cercanas al témpano, registrada durante el mapeo, puede interpretarse como consecuencia de una mayor actividad de pastoreo zooplanctónico en dichas aguas (Kaufmann et al. 2011).

Durante el remuestreo sobre las grillas norte nueve días después, la temperatura, salinidad y *chl a* mostraron un patrón de distribución más homogéneo, pero manteniendo diferencias entre lo que fuera cerca y lejos del témpano para la temperatura y la salinidad, y aumentando en un 15 % la concentración de *chl a* (Helly et al. 2011). Los análisis realizados para esta tesis coincidieron sólo en cierta parte con lo expuesto, encontrando diferencias significativas entre cerca y lejos C-18a para la salinidad y para las concentraciones de silicatos y amonio. Por su parte, la densidad fitoplanctónica total no presentó cambios relevantes pasados los nueve días luego del primer muestreo, sin embargo se evidenció una modificación en la estructura de la comunidad que puede ser adjudicada a C-18a. Tras el desplazamiento del témpano, nueve días después, el fitoplancton habría restablecido su estructura original (aquella imperante previa a la presencia del témpano), con mayor representación de los organismos flagelados, tal como fuera observado en los muestreos convencionales lejos C18a (sección 4.3.1.2).

El mapeo de invierno, por su parte, fue de menor envergadura. Sin embargo permitió evidenciar el efecto diferencial de SS1 y A-43k sobre las propiedades físicas del agua. SS1, el témpano de medianas dimensiones (0,85 km²), no mostró influencia sobre la temperatura y salinidad de las aguas aledañas. Por otro lado, las concentraciones de hierro disuelto en cercanías de SS1 fueron significativamente bajas en relación a los registros realizados a mayores distancias, siendo esperable una menor contribución de agua de deshielo y potencialmente una menor concentración de hierro en comparación a A-43k (Lin et al. 2011). Aunque no fue posible realizar un mapeo en inmediaciones a A-43k, durante la circunnavegación de este témpano se registraron niveles de temperatura y salinidad inferiores a aquellos registrados en aguas más distantes.

Es lógico esperar que los efectos sobre las aguas adyacentes sean menos pronunciados o difíciles de detectar en los témpanos más pequeños, sobre todo durante los meses de otoño e invierno, cuando los procesos de ablación se tornan más lentos.

4.5- CONCLUSIONES

En ambas estaciones del año (otoño e invierno) la comunidad fitoplanctónica estuvo dominada por las fracciones pico y nanoplanctónica, confirmando la preponderancia de las mismas en aguas oceánicas y bajo condiciones ambientales menos óptimas que las de verano.

Dos componentes diferentes de las comunidades fitoplanctónicas antárticas (las diatomeas y los pequeños organismos fitoflagelados), mostraron tener distinta distribución espacial y temporal, pero en nuestro estudio, y especialmente en otoño, ambos integrando la misma fracción: el nanoplancton. Mientras que las diatomeas, ampliamente representadas por *Fragilariopsis nana*, dominaron la capa de mezcla de la columna de agua durante el otoño, organismos fitoflagelados/cocales dominaron a ~100 m de profundidad y la totalidad de la columna de agua (superficie-100 m de profundidad), en otoño e invierno, respectivamente.

Los principales factores que influyeron sobre la distribución y abundancia fitoplanctónica fueron la estabilidad de la columna de agua y la temperatura. Los macronutrientes, por su lado, si bien presentaron diferentes niveles de concentración de acuerdo a las áreas y estaciones del año estudiadas, y de acuerdo a un consumo diferencial, en ningún caso fueron considerados como limitantes. Por lo tanto se corrobora la clasificación de las aguas antárticas como “altas en nutrientes y bajas en clorofila”.

El presente trabajo demostró distintos efectos de los témpanos sobre el fitoplancton, aunque éstos fueron menos pronunciados y diferentes a lo que se esperaba según investigaciones previas. En otoño, la dilución debida al agua de deshielo y las temperaturas más bajas cerca del témpano afectaron negativamente el desarrollo de los organismos flagelados dentro de la capa de mezcla, así como la concentración de chl *a* correspondiente a las fracciones pico y nanoplanctónica. Por el contrario, las diatomeas nano y microplanctónicas no resultaron igualmente afectadas, posiblemente a consecuencia del aporte de hierro por parte del témpano y a los fenómenos de surgencia.

Los efectos del témpano sobre las propiedades físicas del agua fueron altamente confirmados durante el mapeo superficial, evidenciándose no sólo temperaturas y salinidades más bajas cerca C-18a, sino también la permanencia del cambio en las propiedades durante al menos nueve días. Además, a través del mapeo, este trabajo aportó evidencias sobre cambios en la estructura fitoplanctónica tras el desplazamiento del témpano.

En invierno, la mayor densidad del fitoplancton cerca A-43k, estuvo asociada a una mayor estabilidad de la columna de agua entre superficie y los 50 m de profundidad, como resultado del aporte de agua de deshielo menos salina y potencialmente flotante. Por el

contrario, la mayor concentración celular y clorofílica lejos del témpano a 100 m de profundidad, respondió a la marcada picnoclina allí desarrollada, la que actuara como barrera de acumulación del plancton.

Durante el mapeo de invierno, un témpano de medianas dimensiones no mostró influencias sobre la temperatura y salinidad del agua de superficie. En tal sentido el efecto sobre el fitoplancton dependerá no sólo de la época del año, sino también del tamaño de cada témpano.

En resumen, el presente estudio demostró que la ocurrencia de témpanos en aguas abiertas antárticas puede alterar el balance entre el crecimiento y la pérdida del fitoplancton, siendo esta señal modulada estacionalmente.

CAPÍTULO 5

CRECIMIENTO DEL FITOPLANCTON EN CULTIVOS ENRIQUECIDOS CON HIERRO Y OTROS METALES TRAZA



5- CRECIMIENTO DEL FITOPLANCTON EN CULTIVOS ENRIQUECIDOS CON HIERRO Y OTROS METALES TRAZA

5.1- INTRODUCCIÓN

La productividad en el Océano Antártico es relativamente baja en relación a lo que se podría esperar dadas las altas concentraciones de nutrientes en el agua. Nitratos, fosfatos y silicatos, por ejemplo, rara vez ocurren en cantidades limitantes como para llegar a impedir un sostenido y eficiente desarrollo fitoplanctónico (Holm-Hansen 1985, Martin et al. 1990a). Esta anomalía que combina los elevados niveles de nutrientes en aguas superficiales con la escasa producción algal, se ha dado en llamar “paradoja antártica” (Tréguer & Jacques 1986) o “alto en nutriente-bajo en clorofila”, “HNLC” en su sigla inglesa (El-Sayed & Fryxell 1993, Knox 2007). Entre las distintas teorías formuladas para dar respuesta a esta paradoja, la baja concentración en el agua de ciertos micronutrientes tales como el hierro, ha sido sostenida y debatida en las últimas décadas, y es considerada una de las más probables (Martin et al. 1990a, b, Boyd et al. 2000, Coale et al. 2004). Estos mismos autores postulan que la escasez de hierro, dificulta el desarrollo de sostenidas floraciones fitoplanctónicas en la Antártida, y por lo tanto, los niveles de macronutrientes se mantienen en exceso, aun durante los meses de mayor actividad fotosintética. Por otra parte, posturas más reservadas consideran prematuro señalar al hierro como el principal factor limitante, capaz de regular la producción fitoplanctónica en aguas antárticas; aunque sin dejar de reconocer su relevancia en dicha producción (de Baar et al. 1990, Buma et al. 1991, Brandini 1993).

El hierro es un elemento esencial para numerosas funciones celulares del fitoplancton, como por ejemplo la síntesis de clorofila, la respiración y la fijación del nitrógeno (Hudson & Morel 1990, Raven 1990, Geider & La Roche 1994). Estudios experimentales sobre cultivos algales enriquecidos con hierro, han mostrado respuestas de crecimiento y consumo de macronutrientes altamente positivos (de Baar et al. 1990, Martin et al. 1990a, Timmermans et al. 1998, Feng et al. 2010). Similares resultados han sido obtenidos también a través de las fertilizaciones oceánicas (Boyd et al. 2007, Smetacek et al. 2012). Sin embargo, los distintos grupos o categorías fitoplanctónicas (pico, nano y microplancton) respondieron diferencialmente durante estos experimentos efectuados en Antártida. Los organismos de pequeñas dimensiones estarían limitados en menor medida por la disponibilidad de hierro, mientras que los organismos más grandes, principalmente diatomeas, presentarían tasas más altas de crecimiento al ser expuestos a los ensayos de fertilización (Hudson & Morel 1990, Buma et al. 1991, Boyd et al. 2000).

El suministro de hierro a las aguas superficiales oceánicas es realizado a través de diferentes procesos: a) aporte vertical desde los sedimentos y aguas profundas (upwelling),

b) aporte de polvo atmosférico, c) aporte lateral desde los márgenes continentales, y d) aporte por ablación y fusión de las barreras de hielo y de los témpanos (Löscher et al. 1997). Estos mismos procesos involucran también a otros micro y macronutrientes en el océano.

A través de los fenómenos erosivos y de deposición eólica, el hielo continental transporta hacia el mar diferentes minerales que pueden finalmente servir de nutrientes al fitoplancton (de Baar et al. 1990, Westerlund & Öhman 1991, Dierssen et al. 2002, Abele et al. 2008). La presencia de considerables concentraciones de hierro en bloques de hielo de origen glaciar ha sido confirmada para Antártida (Martin et al. 1990b, Löscher et al. 1997). Asimismo, en aguas aledañas a un témpano, de Baar et al. (1995) encontraron mayores concentraciones de hierro y cl⁻ a que aquellas registradas en aguas más distantes. Similarmente, las barreras de hielo pueden aportar al océano significativas cantidades de nitrógeno fijado, en forma de nitrato y amonio (Parker et al. 1978).

Ante estas perspectivas, bajo el supuesto de los témpanos como fuente de nutrientes (especialmente hierro), con la posibilidad de influenciar positivamente sobre el desarrollo del fitoplancton, el presente trabajo tiene como objetivo evaluar la respuesta de la comunidad fitoplanctónica al enriquecimiento de hierro en aguas del Mar de Scotia afectadas por témpanos. Con este propósito, se analizó la evolución de diferentes cultivos de muestras y aguas colectadas cercanas y lejanas a un témpano, ambas enriquecidas y no enriquecidas con hierro y otros metales traza.

Al respecto, se plantearon las siguientes hipótesis:

- Los cultivos llevados a cabo con muestras cercanas al témpano tendrán una mayor respuesta fitoplanctónica que aquellos desarrollados con muestras lejanas al témpano.
- Los cultivos enriquecidos cercanos al témpano tendrán en su respuesta un menor efecto diferencial en relación al control que aquellos lejanos al témpano.
- Los distintos grupos fitoplanctónicos responden diferencialmente a la adición de micronutrientes.

5.2- ANÁLISIS DE LOS DATOS

Dos experimentos de cultivo se desarrollaron a bordo del buque rompehielos ARSV Nathaniel B. Palmer durante la expedición de invierno de 2008. Las muestras de agua para llevar a cabo los cultivos fueron tomadas en el Mar de Scotia, al norte de las Islas Orcadas del Sur, en el área referida al témpano SS1 (Fig. 4.3).

El primero de estos experimentos (lejos SS1) se desarrolló entre el 11 y 25 de junio, con agua de mar colectada a 18,5 km de distancia del témpano, aguas arriba respecto a su desplazamiento. El segundo (cerca SS1), se desarrolló entre el 13 y 25 de junio, con agua colectada a 0,46 km del témpano, aguas abajo de su desplazamiento.

En ambos casos el agua se tomó con mangueras de vinilo conectadas a un remolcador pescante (towfish), y fue bombeada al laboratorio del buque a través de una bomba de diafragma. Para evitar la contaminación del agua con el casco del buque, este instrumento se mantuvo a 5 m de distancia de los laterales del barco y aproximadamente a 3 m de profundidad. Asimismo, todo el equipamiento destinado a la colección y almacenamiento de las muestras (mangueras, botellas, etc.) fue lavado cuidadosamente con ácido clorhídrico 10% (Lin et al. 2011).

Diferentes tratamientos y controles se llevaron a cabo por triplicado en botellas de policarbonato de 4 litros, las que fueron colocadas sobre estantes de acrílico transparente bajo una intensidad lumínica de $188 \pm 43 \mu\text{E m}^{-2} \text{ seg}^{-1}$ (luz artificial de lámparas fluorescentes), fotoperiodo regular de 12 horas día, y temperatura de 1 °C. Condiciones obtenidas en un laboratorio especialmente acondicionado para cultivos microalgales.

Los medios de cultivo se prepararon con el agua de mar colectada a 3 m de profundidad y, debido a la escasa densidad fitoplanctónica natural, fue necesario adicionar mayor cantidad de material biológico (390 ml lejos SS1 y 260 ml cerca SS1) concentrado con red de plancton de 5 μm de malla. Posteriormente, se llenaron las botellas con aproximadamente 4 litros del cultivo resultante. Los tratamientos fueron finalmente enriquecidos con hierro 2 nM (tratamiento +Fe), y con hierro 2 nM, cinc 5 nM y cobalto 0,5 nM (tratamiento +Metales Traza, o +MT). Estos metales, en solución estándar de ácido nítrico al 2 %.

Todas las botellas fueron muestreadas con una bomba peristáltica en los días 7, 10 y 14 (lejos SS1), y en los días 7, 10 y 12 (cerca SS1), después del inicio de cada experimento. Las muestras fueron destinadas a la cuantificación y determinación microscópica del fitoplancton, la cuantificación de la concentración total de clf *a*, y la cuantificación de la concentración de los nutrientes fosfatos, nitritos y silicatos.

Para estimar clf *a*, alícuotas de 100 ml provenientes de cada botella, se filtraron a través de filtros de membrana de policarbonato Nucleopore de 0,2 μm de poro (ver más detalles en Capítulo 2-Materiales y Métodos). Por su parte, las muestras cuantitativas destinadas a los recuentos celulares (Utermöhl 1958), se obtuvieron completando envases de 225 ml, con alícuotas de 70 ml provenientes de cada una de las tres botellas de cada tratamiento. Estas muestras fueron preservadas en solución de Lugol (ver más detalles en Capítulo 2-Materiales y Métodos).

Los cálculos de las tasas de crecimiento o duplicación (k), se realizaron según la fórmula de Guillard (1973):

$$k = \frac{\log_2 (N_f/N_0)}{t_f - t_0}$$

Siendo k el número de divisiones o duplicaciones por día (div. día⁻¹), N_f la densidad celular en el tiempo f , N_0 la densidad celular en el tiempo 0, y $t_f - t_0$ el intervalo de tiempo considerado.

La tasa máxima (k máxima) fue el valor de k más alto obtenido durante los distintos periodos de muestreo (ej. día 0 a día 7, día 7 a día 10, día 10 a día 14). La tasa promedio (k promedio) fue calculada entre el inicio y el final de los cultivos (ej. día 0 a día 14).

El tiempo de duplicación (Td), se calculó como recíproco de k :

$$Td = 1/k \text{ (días div}^{-1}\text{)}$$

Las tasas de crecimiento se aplicaron al fitoplancton total (total de células fitoplanctónicas contabilizadas) y, en particular, a los grupos mejor representados: diatomeas y organismos fitoflagelados/cocales. En esta última categoría, se consideró tanto a los pequeños organismos flagelados y/o cocales <7 µm, como a los flagelados criptomonadales y a *Pyramimonas* spp.

Con el objetivo de determinar si existieron diferencias en el tiempo en los niveles de clf *a*, y si estas posibles diferencias variaron en función del tratamiento, se realizó un análisis de varianza con medidas repetidas (ANOVA con medidas repetidas). La variable dependiente fue la concentración de clf *a*, el tiempo fue un factor intra-sujetos (con medidas repetidas) y el tratamiento fue un factor inter-sujetos (sin medidas repetidas).

Entre los requisitos y pasos necesarios para realizar el ANOVA:

1. Se constató la homogeneidad de varianzas entre los niveles del factor tratamiento a través del test de Levene ($p < 0,05$).
2. Se testearon posibles diferencias en los niveles de clf *a*, a través del tiempo, entre los distintos tratamientos, y en la interacción tiempo-tratamiento, usando el estadístico F univariado ($p < 0,05$).
3. Se testeó la hipótesis de esfericidad a través del test de esfericidad de Mauchley ($p < 0,05$).
4. Se comparó dos a dos los niveles de los distintos factores (tiempo, tratamiento, interacción tiempo-tratamiento) a través del test “post-hoc” de Bonferroni.

La bibliografía consultada para aplicar estos métodos estadísticos corresponde a Zar (2010) y Guisande González et al. (2011). El software utilizado fue Statistica 7.

La concentración de los macronutrientes fosfatos, nitratos y silicatos, durante el transcurso de los cultivos, se determinó por medio de un analizador de inyección de flujo LACHAT modelo QuickChem 8000 (Vernet et al. 2011). Los niveles iniciales de hierro disuelto se estimaron por inyección en flujo y quimioluminiscencia (Lin et al. 2011). Ambos análisis realizados por personal químico especializado.

Por último, el consumo de nutrientes en los distintos tratamientos, se obtuvo de la diferencia entre la concentración inicial y la concentración final de cada uno de los nutrientes de interés.

5.3- RESULTADOS

5.3.1- Cinética del crecimiento celular

El material fitoplanctónico cultivado estuvo numéricamente dominado por pequeños organismos cloróticos taxonómicamente no identificados ($< 7 \mu\text{m}$), designados aquí como fitoflagelados/cocales, considerando también dentro de esta categoría a flagelados criptomonadales (8,5 a 16,0 μm de largo) y a *Pyramimonas* spp. (~6,5 μm de largo). Este grupo significó aproximadamente el 80 % de la densidad fitoplanctónica inicial. Las diatomeas, escasamente representadas en el comienzo (~4 %), aumentaron significativamente su abundancia absoluta y relativa durante el tiempo que duraron los ensayos; por el contrario, los flagelados/cocales disminuyeron su representatividad. Cada experimento comenzó con una relación aproximada de flagelados/cocales : diatomeas igual a 20:1, finalizando con relaciones de 4,3:1, 3,0:1 y 2,3:1 cerca SS1-Control, +Fe y +MT, respectivamente (día 12), y de 1,3:1 y 1,2:1 lejos SS1-Control y +Fe, respectivamente (día 14) (Tablas 5.1 y 5.2).

Cerca SS1 exhibió las mayores tasas de crecimiento o duplicación (k), y valores de k acumulado similares e incluso más altos que los evidenciados lejos SS1, aun habiéndose desarrollado el primero de estos experimentos durante un lapso de tiempo menor (Tablas 5.1 y 5.2).

Considerando el fitoplancton total dentro de cada experiencia, cerca SS1 evidenció un incremento al comienzo de cada uno de los tratamientos, deteniéndose ligeramente durante el segundo período de muestreo, especialmente +Fe, y retomando el crecimiento exponencial en la última etapa de cultivo. El grupo Control finalmente presentó la máxima respuesta positiva, siguiendo +Fe y +MT en orden de relevancia (Fig. 5.1a-Tabla 5.1). Lejos

SS1, por su parte, mostró una larga fase de adaptación en el Control, durante los primeros diez días, mientras que en +Fe la curva de crecimiento declinó en el primer periodo y se mantuvo exponencial durante el resto del experimento, alcanzando al final del mismo la mayor concentración celular y valores de k (Fig. 5.1b-Tabla 5.2).

Las cinéticas de crecimiento de los dos grupos algales evaluados, difirieron significativamente entre sí. Los fitoflagelados/cocales, como organismos numéricamente dominantes, básicamente mostraron un comportamiento muy similar al descrito para el fitoplancton total, desarrollando al comienzo fases de adaptación e incluso de declive, y respondiendo positivamente durante la última etapa de los tratamientos. Nuevamente, cerca del témpano prevaleció el desarrollo del grupo Control y lejos del témpano el desarrollo de +Fe (Fig. 5.2).

Las diatomeas, en cambio, presentaron un sostenido y permanente incremento exponencial durante el tiempo que duraron los ensayos, y respuestas muy similares entre los dos experimentos, con mayores concentraciones en el Control durante la primera etapa de cultivo, y mayores concentraciones y tasas de duplicación en +Fe durante la segunda y tercera etapa. Particularmente el tratamiento +MT no difirió del Control (Fig. 5.3).

En congruencia con las tasas de crecimiento obtenidas, los tiempos de duplicación (T_d), recíprocos de k , fueron más prolongados lejos SS1, especialmente para los organismos flagelados, con un máximo de $17,74 \text{ días div}^{-1}$ en el grupo Control. No obstante, cerca SS1+MT arrojó también T_d relativamente prolongados (Tablas 5.1 y 5.2).

En resumen, el fitoplancton total y los fitoflagelados/cocales sólo mostraron una ligera respuesta positiva a la adición de hierro lejos SS1, aunque con velocidades de crecimiento muy bajas. Las diatomeas presentaron en ambos casos una leve tendencia creciente en respuesta al agregado de hierro, con valores de k más altos cerca SS1. Por último, la adición de los metales traza cinc y cobalto, no influyó de un modo diferencialmente positivo en el crecimiento fitoplanctónico (Tablas 5.1 y 5.2).

	Tratamiento	Concentración celular inicial (células l ⁻¹)	Concentración celular final (células l ⁻¹)	<i>k</i> máxima (div. día ⁻¹)	<i>k</i> promedio (div. día ⁻¹)	<i>Td</i> (días div. ⁻¹)
Fitoplancton total	Control	60.869	297.986	0,51***	0,19	5,24
	Fe	60.869	263.459	0,54***	0,18	5,68
	MT	60.869	185.177	0,28***	0,13	7,48
Diatomeas	Control	2.265	54.724	0,50**	0,38	2,61
	Fe	2.265	62.785	0,66**	0,40	2,50
	MT	2.265	53.002	0,61**	0,38	2,64
Fitoflagelados/ cicales	Control	49.058	233.844	0,56***	0,19	5,33
	Fe	49.058	188.964	0,60***	0,16	6,17
	MT	49.058	124.008	0,26***	0,11	8,97

Tabla 5.1. Cerca SS1. Abundancia fitoplanctónica inicial y final expresada en células l⁻¹, tasas de crecimiento (*k* máxima y *k* promedio) y tiempo de duplicación (*Td*). La cantidad de asteriscos indica en que periodo de muestreo (primero, segundo o tercero) ocurrió la tasa de crecimiento máxima.

	Tratamiento	Concentración celular inicial (células l ⁻¹)	Concentración celular final (células l ⁻¹)	<i>k</i> máxima (div. día ⁻¹)	<i>k</i> promedio (div. día ⁻¹)	<i>Td</i> (días div. ⁻¹)
Fitoplancton total	Control	189.898	496.137	0,25***	0,10	10,10
	Fe	189.898	615.721	0,32***	0,12	8,25
Diatomeas	Control	7.826	212.998	0,43***	0,34	2,94
	Fe	7.826	268.807	0,44***	0,36	2,74
Fitoflagelados/ cicales	Control	156.463	270.408	0,17***	0,06	17,74
	Fe	156.463	335.034	0,31**	0,08	12,74

Tabla 5.2. Lejos SS1. Abundancia fitoplanctónica inicial y final expresada en células l⁻¹, tasas de crecimiento (*k* máxima y *k* promedio) y tiempo de duplicación (*Td*). La cantidad de asteriscos indica en que periodo de muestreo (primero, segundo o tercero) ocurrió la tasa de crecimiento máxima.

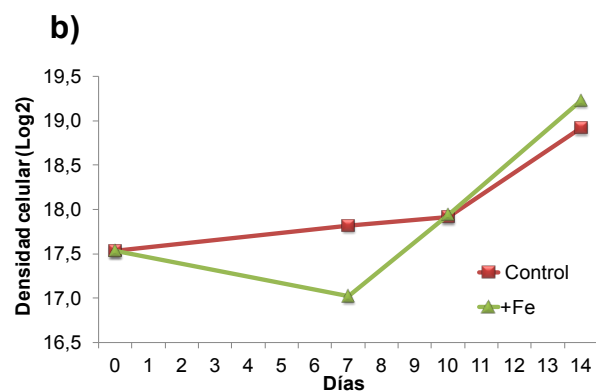
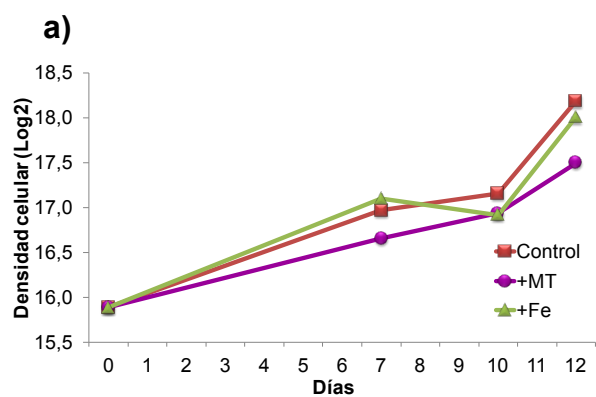


Figura 5.1. a, b Cerca y lejos SS1, respectivamente. Curvas de crecimiento celular del fitoplancton total en cada tratamiento.

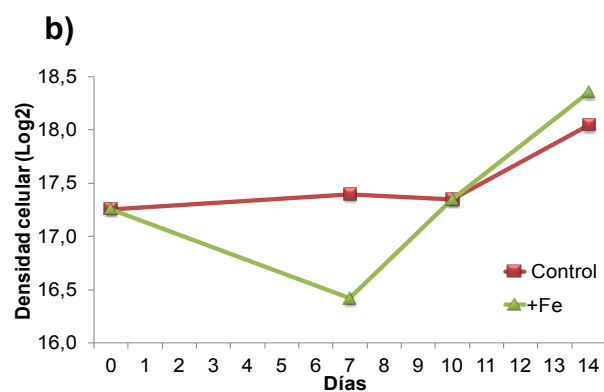
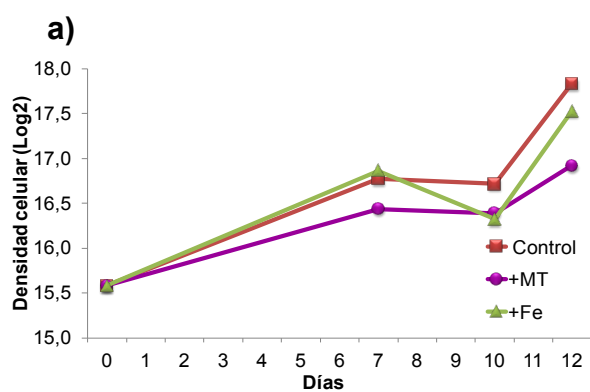


Figura 5.2. a, b Cerca y lejos SS1, respectivamente. Curvas de crecimiento celular de los organismos fitoflagelados/cocales en cada tratamiento.

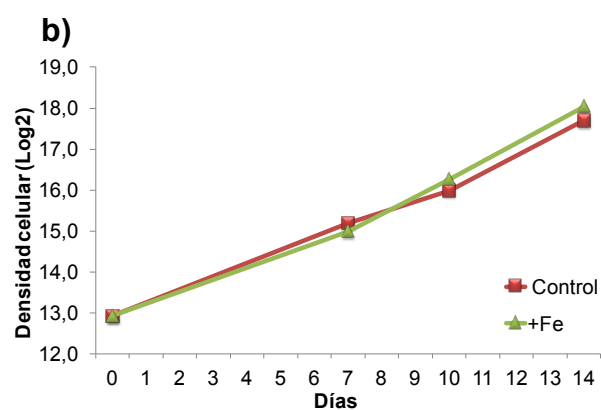
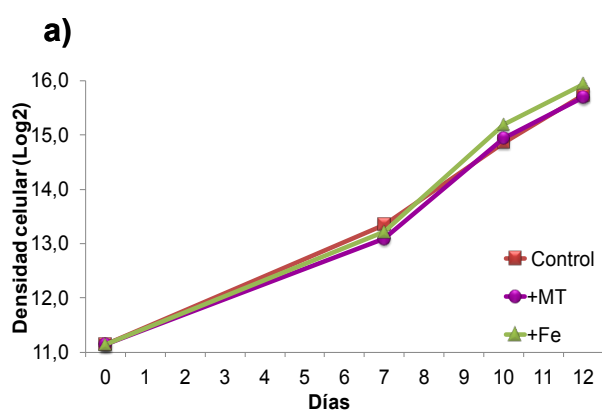


Figura 5.3. a, b cerca y lejos SS1, respectivamente. Curvas de crecimiento celular de las diatomeas en cada tratamiento.

5.3.2- Variación en la concentración de clorofila a

Debido a que la concentración de clf *a* se obtuvo a través de filtraciones realizadas con filtros de apenas 0,2 µm de poro, los valores resultantes son considerados como representativos de la biomasa fitoplanctónica total. Vale la pena también recordar que cada experimento de cultivo se inició con diferentes concentraciones celulares, por lo tanto las comparaciones entre los mismos se infieren desde parámetros derivados de las tasas de crecimiento.

Las mayores tasas de crecimiento promedio se registraron lejos SS1 ($k = 0,27$ y $0,26$ div. día⁻¹, +Fe y Control, respectivamente). Cerca SS1 arrojó valores de k promedio de $0,21$, $0,20$ y $0,18$ div. día⁻¹ (Control, +Fe y MT, respectivamente) (Tablas 5.3 y 5.4).

Analizando la cinética de cada experimento en particular, cerca SS1 mostró una variación temporal de la clf *a* más o menos similar en cada uno de sus tratamientos. Los tratamientos iniciaron con una fase de adaptación, manteniendo durante los primeros siete días concentraciones estables. En la segunda y tercera etapa, las curvas de crecimiento volvieron notoriamente exponenciales en todos los casos, presentando +MT las menores concentraciones finales ($\bar{x} = 1,060$ µg l⁻¹), y +Fe y Control las concentraciones más elevadas ($\bar{x} = 1,319$ y $1,455$ µg l⁻¹, respectivamente) (Fig. 5.4a-Tabla 5.3).

Los dos tratamientos correspondientes a lejos SS1, respondieron de un modo diferente en los primeros siete días. El Control comenzó con una ligera declinación, y +Fe con una leve tendencia de aumento. Durante las siguientes etapas del experimento, ambos tratamientos mantuvieron un crecimiento exponencial, arrojando valores de clf *a* muy similares entre sí. Las concentraciones de clf *a* promedio al final del cultivo fueron de $4,962$ µg l⁻¹ para el Control y de $5,143$ µg l⁻¹ para +Fe (Fig. 5.4b-Tabla 5.4).

El análisis estadístico mediante un ANOVA de medidas repetidas, realizado para ambos experimentos, indicó diferencias significativas en la concentración de clf *a* a través del tiempo; no obstante, no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos, ni en la interacción tiempo-tratamientos (Tablas 5.5 y 5.6-Fig. 5.5). Por lo tanto, los cambios observados en el tiempo en la concentración de clf *a*, no fueron suficientemente diferentes entre los ensayos correspondientes a cada experimento.

	Tratamiento	Concentración clf a inicial ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Concentración clf a final ($\mu\text{g l}^{-1}$)	k máxima (div. día $^{-1}$)	k promedio (div. día $^{-1}$)	Td (días div. $^{-1}$)
Fitoplancton total	Control	0,246	1,455 \pm 0,186	0,53**	0,21	4,68
	Fe	0,246	1,319 \pm 0,171	0,57**	0,20	4,95
	MT	0,246	1,060 \pm 0,036	0,46**	0,18	5,69

Tabla 5.3. Cerca SS1. Concentración de clf a inicial y final expresada en $\mu\text{g l}^{-1}$, tasas de crecimiento (k máxima y k promedio) y tiempo de duplicación (Td). La cantidad de asteriscos indica en que periodo de muestreo (primero, segundo o tercero) ocurrió la tasa de crecimiento máxima.

	Tratamiento	Concentración clf a inicial ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Concentración clf a final ($\mu\text{g l}^{-1}$)	k máxima (div. día $^{-1}$)	k promedio (div. día $^{-1}$)	Td (días div. $^{-1}$)
Fitoplancton total	Control	0,391	4,962 \pm 0,736	0,94**	0,26	3,82
	Fe	0,391	5,143 \pm 0,860	0,40** ***	0,27	3,77

Tabla 5.4. Lejos SS1. Concentración de clf a inicial y final expresada en $\mu\text{g l}^{-1}$, tasas de crecimiento (k máxima y k promedio) y tiempo de duplicación (Td). La cantidad de asteriscos indica en que periodo de muestreo (primero, segundo o tercero) ocurrió la tasa de crecimiento máxima.

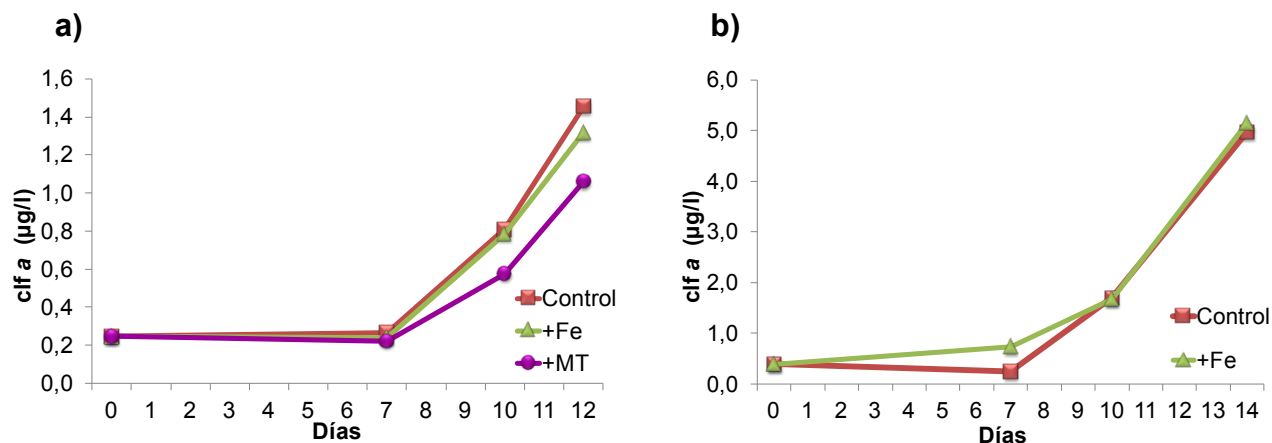


Figura 5.4. a, b cerca y lejos SS1, respectivamente. Variación en la concentración de clf a durante los distintos tratamiento

Fuente de variación	Grados de libertad	F	Probabilidad
Tratamiento	2	4,00	0,077
Tiempo	2	172,70	< 0,001
Tiempo : Tratamiento	4	1,80	0,191

Tabla 5.5. Cerca SS1. Análisis estadístico (ANOVA de medidas repetidas) para evaluar si los niveles de clf a variaron en el tiempo, considerando además cada tratamiento (Control, +Fe y + MT).

Fuente de variación	Grados de libertad	F	Probabilidad
Tratamiento	1	0,80	0,424
Tiempo	2	134,40	< 0,001
Tiempo : Tratamiento	2	0,40	0,689

Tabla 5.6. Lejos SS1. Análisis estadístico (ANOVA de medidas repetidas) para evaluar si los niveles de clf a variaron en el tiempo, considerando además cada tratamiento (Control y +Fe).

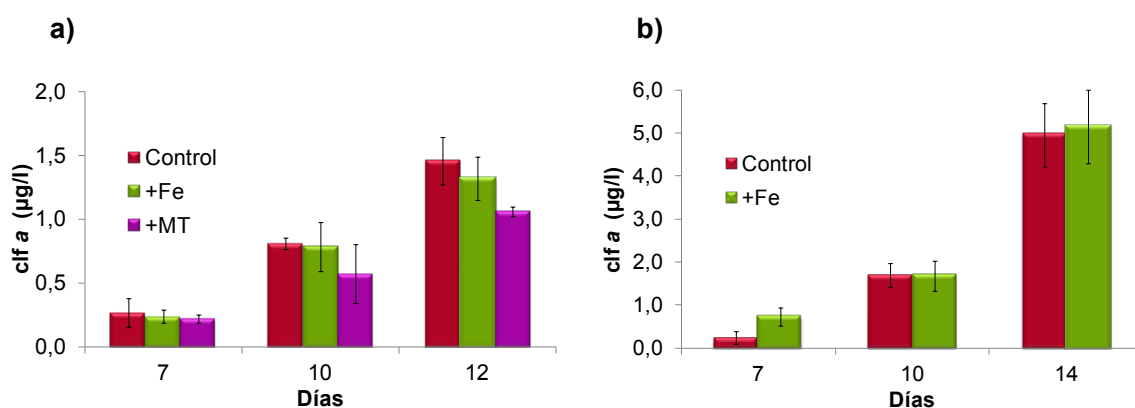


Figura 5.5. a, b cerca y lejos SS1, respectivamente. Concentraciones de clf a alcanzadas para cada día de muestreo en los distintos tratamientos. Las barras delgadas representan las correspondientes desviaciones estándar.

Considerando los dos tipos de valoraciones, concentración celular y concentración de clf a, hubieron coincidencias y divergencias entre las mismas. Los recuentos celulares posicionaron al grupo cerca SS1-Control como aquel con mayor crecimiento para el fitoplancton total. Por el contrario, según las estimaciones de clf a, lejos SS1 habría tenido las mayores respuestas de crecimiento. Particularmente para el experimento cerca del témpano, ambas valoraciones coincidieron en presentar concentraciones más elevadas en el Control, intermedias en +Fe y más bajas en +MT, al menos durante el último periodo de observación. Por otro lado, para lejos SS1, tanto la concentración celular como la de clf a fueron más elevadas en el tratamiento +Fe, sobre el final de este experimento.

5.3.3- Variación en la concentración de nutrientes

Contrario a lo esperado, la concentración inicial de hierro disuelto resultó idéntica en los dos grupos Control (aguas colectadas cerca y lejos SS1), y fue de 1,2 nM. Cabe aclarar que estos resultados fueron dados a conocer con posterioridad al diseño experimental.

Por otra parte, el nivel inicial de nitratos fue 17,9 % mayor cerca que lejos del témpano.

En la figura 5.6 se muestra el consumo de nitratos, fosfatos y silicatos, registrado durante los dos experimentos de cultivo. Diferencias entre los tratamientos, así como algunas peculiaridades, se observaron principalmente cerca del témpano. La utilización de fosfatos, y particularmente la de nitratos, fue superior en los tratamientos enriquecidos. En relación a los silicatos, se destaca un aumento en las concentraciones al cabo de los primeros siete días de experimentación. Su consumo, a los días 10 y 12 de muestreo, fue mayor en el grupo Control. Similarmente, lejos del témpano, el consumo de silicatos fue también ligeramente mayor en el Control que en el tratamiento +Fe, durante los catorce días de cultivo.

La relación establecida entre las cantidades totales de nutrientes consumidas se presentan en la tabla 5.7.

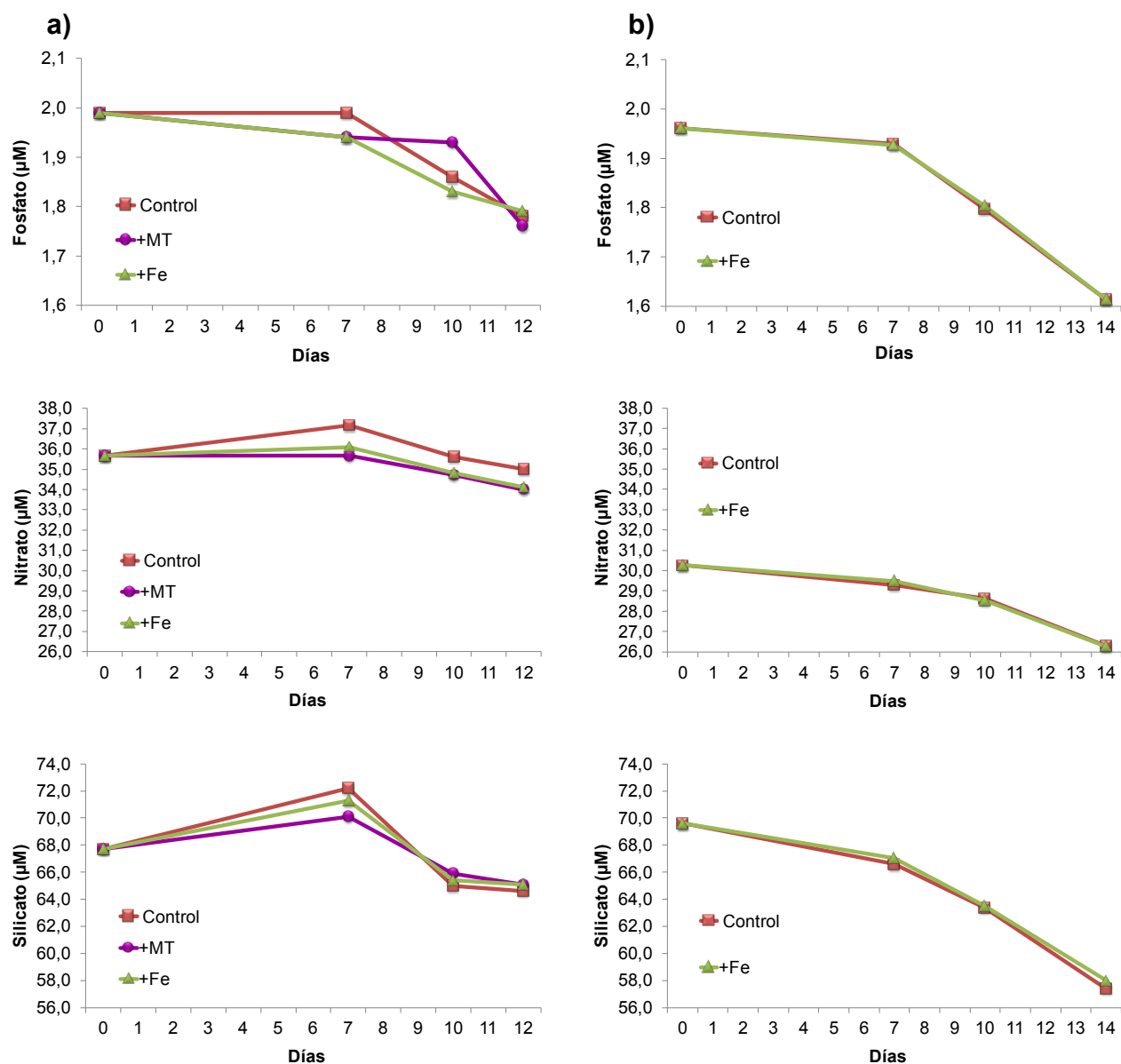


Figura 5.6. a, b cerca y lejos SS1, respectivamente. Variación en la concentración de los macronutrientes disueltos (fosfatos, nitratos y silicatos) durante los distintos tratamientos.

Experimento	Tratamiento	silicato:nitrato	silicato:fosfato
cerca SS1	Control	4,61	14,88
	Fe	1,67	13,13
	MT	1,57	11,41
lejos SS1	Control	3,08	35,02
	Fe	2,91	33,30

Tabla 5.7. Cerca y lejos SS1. Relación de consumo de macronutrientes disueltos al cabo de los distintos tratamientos.

5.3.4- Crecimiento de la comunidad diatomológica

La estructura de la comunidad diatomológica se vio modificada a través del tiempo que duraron los cultivos. Estas modificaciones sucedieron paralela y similarmente en cada uno de los tratamientos de cada experimento.

Tal como ocurriera con los muestreos estándares (Capítulo 4), *Corethron pennatum* fue el taxón más abundante en la etapa inicial de los ensayos, representando el 32 y el 40 % de la densidad total de diatomeas, lejos y cerca SS1, respectivamente. *Haslea* sp., otro de los taxa dominantes en los muestreos originales, no se observó aquí en cantidades tan significativas. Pequeñas diatomeas céntricas, entre ellas *Thalassiosira gracilis* var. *gracilis* como la más prominente, representaron entre el 6 y 10 % de la concentración inicial. Distintas especies de *Fragilariopsis* estuvieron bien representadas en la fase inicial lejos SS1 (19 %). Lo mismo ocurrió con *Chaetoceros* spp., pero en ambos cultivos (13 a 17 %). Particularmente las concentraciones iniciales de *Chaetoceros neglectus* estuvieron por encima de las de otras especies del género (4 a 8 %), pero muy por debajo de las densidades del taxón dominante *C. pennatum* (Fig. 5.7).

Durante el tiempo que duraron los ensayos y al cabo de los mismos, las pequeñas diatomeas céntricas incrementaron su abundancia relativa, principalmente cerca SS1, donde adquirieron porcentajes del 27 y 29 % (Control y +Fe, respectivamente) y del 43 % (+MT). *Fragilariopsis* spp., las cuales inicialmente estuvieron por debajo del límite de detección cerca SS1, aparecieron bien representadas al final del cultivo (10 y 11 % en Control y +MT, respectivamente, y 21 % en +Fe), e incluso por encima de lo registrado lejos SS1 (8 a 13 %). En todos los casos, las distintas especies de *Chaetoceros* disminuyeron su abundancia relativa, excepto *C. neglectus* que la incrementó notablemente, transformándose en el taxón numéricamente dominante lejos SS1. La abundancia relativa de *C. neglectus* estuvo entre un 48 y 58 %, lejos SS1, y entre un 20 y 23 %, cerca SS1. Por el contrario, la contribución de *C. pennatum* decreció a través del tiempo, adquiriendo representatividades de entre 12 y 17 % al final de los cultivos. *Haslea* sp. disminuyó en porcentaje cerca SS1 y lo acrecentó ligeramente lejos SS1. Por último, el resto de los taxa menores, agrupados en la categoría “otros”, redujo su abundancia en ambos experimentos, aunque de un modo más evidente lejos SS1 (Fig. 5.7).

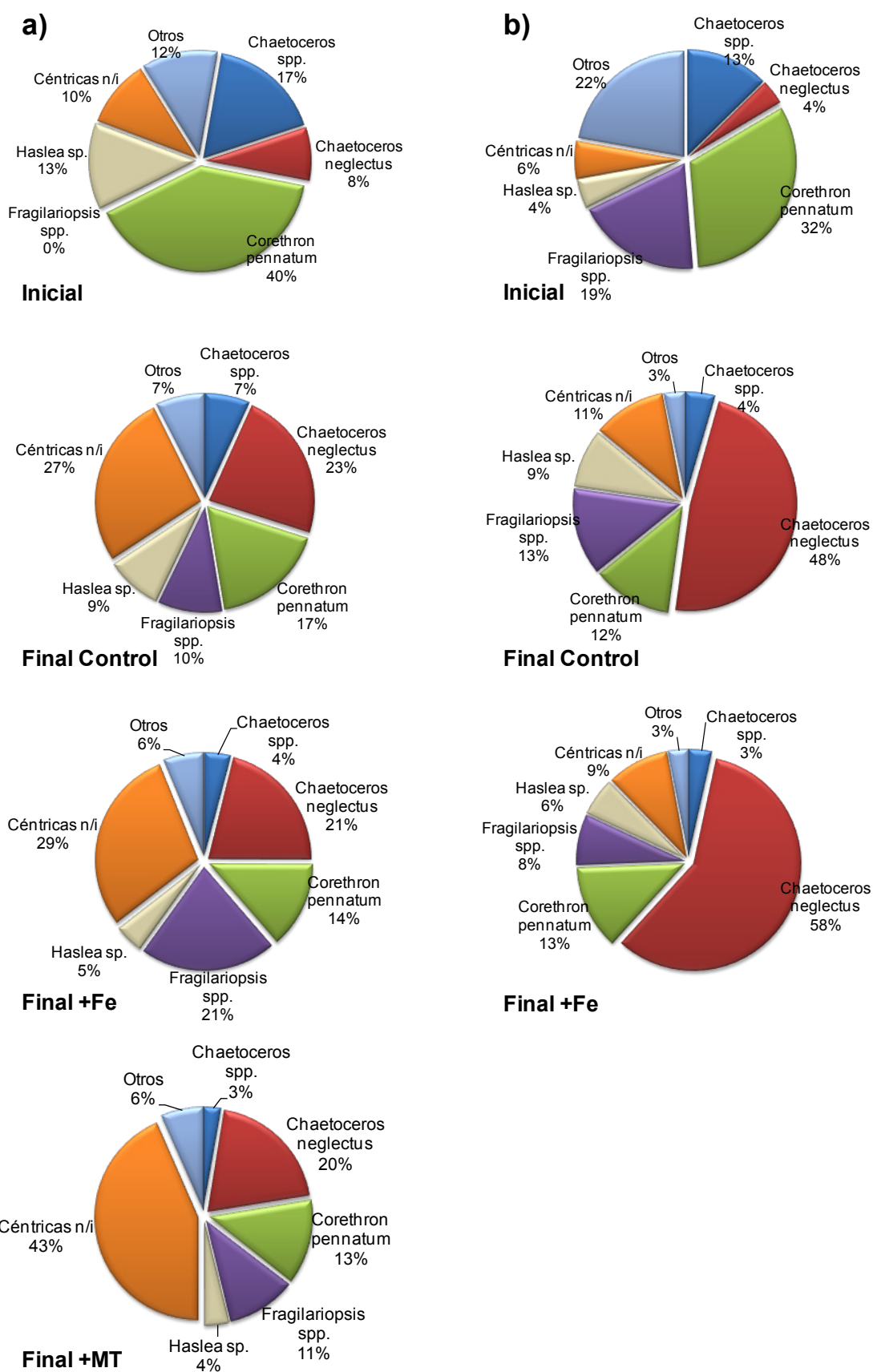


Figura 5.7. a, b cerca y lejos SS1, respectivamente. Abundancia relativa (%) de los taxa de diatomeas numéricamente más relevantes, registrados al inicio y final de los distintos tratamientos.

Céntricas n/i: pequeñas diatomeas céntricas taxonómicamente no identificadas en su totalidad.

Experimento	Tratamiento	<i>C. pennatum</i>	<i>C. neglectus</i>	Céntricas n/i
		<i>k</i> promedio (div. día ⁻¹)		
cerca SS1	Control	0,28	0,51	0,50
	Fe	0,27	0,51	0,52
	MT	0,25	0,49	0,55
lejos SS1	Control	0,24	0,60	0,41
	Fe	0,27	0,65	0,42

Tabla 5.8. Cerca y lejos SS1. Tasa de crecimiento promedio para las diatomeas más abundantes.

Céntricas n/i: pequeñas diatomeas céntricas taxonómicamente no identificadas en su totalidad.

En la tabla 5.8 se muestra la tasa de crecimiento promedio de las diatomeas o grupo de diatomeas mejor representadas al inicio (*C. pennatum*) o al final de los experimentos (*C. neglectus* y pequeñas céntricas no identificadas en su totalidad). Destacando el mayor desarrollo de *C. neglectus* y de las pequeñas céntricas cerca del témpano, y el desarrollo de *C. neglectus* lejos del témpano. Consecuentemente, en los dos tratamientos de este último sitio, disminuyó marcadamente la equitabilidad (*J'*) de la comunidad diatomológica: *J'* inicial = 0,780, *J'* final Control = 0,580, *J'* final +Fe = 0,505.

5.3.5- Crecimiento de la comunidad del microzooplancton (ciliados)

Los organismos ciliados contabilizados durante los recuentos celulares, no fueron identificados taxonómicamente, no obstante, aunque se constató la presencia tanto de individuos lorizados como alorizados, la mayoría de ellos correspondieron al orden Tintinnida.

Con densidades iniciales de ~700 y 1000 células l⁻¹ (cerca y lejos SS1, respectivamente), los ciliados disminuyeron en abundancia durante el primer y segundo período de muestreo, similarmente en cada tratamiento y en cada uno de los experimentos. En algunos casos, al día 10, estuvieron por debajo del límite de detección. Al final del estudio, este grupo incrementó ligeramente su concentración, sin recuperar en ningún caso los valores iniciales de densidad.

5.4- DISCUSIÓN

5.4.1- Crecimiento fitoplanctónico, aporte y consumo de nutrientes, ante la presencia de un témpano y la adición de micronutrientes

Existen evidencias que dan cuenta de una mayor concentración de hierro en aguas afectadas por témpanos. De Baar et al. (1995), por ejemplo, reportaron cantidades

significativas de este nutriente en muestras próximas a un témpano antártico, acompañado además de una mayor densidad nanoplanctónica y de *chl a*. Similarmente, concentraciones de hierro más altas que los valores de referencia, fueron encontradas tras el agua de deshielo dejada por un témpano en la región del Frente Polar (Smetacek et al. 1997). En este sentido, con el hielo de los témpanos como posible fuente de hierro y de otros nutrientes, era de esperar para nuestro estudio una mayor concentración de hierro disuelto cerca SS1, así como una mayor respuesta fitoplanctónica y un menor efecto diferencial entre los tratamientos enriquecidos y el Control, en comparación con lejos SS1.

Aunque los niveles de hierro en los dos grupos Control no difirieron entre sí, y aunque el desarrollo del fitoplancton no aportó las evidencias suficientes como para aceptar las hipótesis de investigación, las mismas no pueden ser totalmente desestimadas. Al menos desde los recuentos celulares el fitoplancton total tuvo su mayor crecimiento cerca del témpano. Asimismo, la respuesta fitoplanctónica (densidad celular y *chl a*) cerca SS1, fue mayor en el Control que en los tratamientos +Fe y +MT.

Lin et al. (2011) reportaron desde muestreos de campo, menores concentraciones de hierro disuelto cerca SS1, en relación a los registros efectuados a mayores distancias. Según los autores, tratándose de un témpano de medianas dimensiones, los volúmenes de deshielo así como los aportes de hierro hacia el entorno, podrían resultar moderados en comparación a lo señalado para otros témpanos antárticos. Además, la concentración de hierro alrededor de un témpano, puede verse diluida como resultado de su propio deshielo, o de la afluencia de aguas profundas en respuesta a la fusión basal (Lin et al. 2011, Stephenson et al. 2011). Ante lo expuesto, y con las variables disponibles y analizadas en este estudio, en principio no sería posible considerar un aporte de hierro por parte del témpano. Sin embargo, la fracción particulada de hierro, no cuantificada, es factible de incidir también favorablemente sobre el fitoplancton (Smith et al. 2007). Análisis de los sedimentos contenidos en los témpanos revelaron la presencia de nanopartículas de hierro, biodisponibles tras los procesos de disolución, reducción fotoquímica o pastoreo de protozoos (Raiswell et al. 2008, Raiswell 2011). Por lo tanto, distintas formas de hierro pudieron estar presentes originalmente en el medio de cultivo, y volverse disponibles durante el transcurso de los ensayos. Probablemente, este hecho influyó de modo favorable en el desarrollo de los cultivos cerca SS1.

Por otra parte, para lejos SS1, sin la influencia del témpano, se pensaba encontrar una menor concentración de hierro y, para la experiencia de cultivo, una respuesta superior en el tratamiento +Fe que en el Control, tal como sucedió, aunque en menor medida que lo esperado y principalmente sobre el final del experimento. Asimismo, la concentración de *chl a* no arrojó diferencias significativas entre los tratamientos de estos experimentos.

Es importante tener en cuenta que los niveles iniciales de hierro de ambos controles (1,2 nM), como así también aquellos obtenidos desde los registros realizados en el área de estudio durante esta misma expedición (Lin et al. 2011), no indicaron concentraciones limitantes como aquellas señaladas para otras regiones antárticas (Martin et al. 1990b, Takeda & Watanabe 1997, Timmermans et al. 1998).

En relación a los niveles iniciales de macronutrientes, la concentración de nitratos fue 17,9 % mayor cerca que lejos del témpano. Vernet et al. (2011), ante condiciones similares, señalaron tres posibles respuestas: aporte de nitratos a través del agua de deshielo, arrastre de aguas profundas ricas en nutrientes, o disminución del consumo debido a la escasa demanda fitoplanctónica. Un témpano cuya quilla es lo suficientemente profunda para alcanzar la picnoclina, podría llegar a remover nutrientes hacia aguas superficiales, dependiendo sin embargo de su topografía y velocidad de desplazamiento (Schwarz & Schodlok 2009). Del mismo modo, la fusión del hielo a profundidad, generaría un efecto de surgencia alrededor de los témpanos, permitiendo el ascenso de las aguas profundas enriquecidas en nutrientes (Neshyba 1977, Jenkins 1999). Para nuestro estudio, estos efectos, así como aquellos en respuesta a una menor demanda fitoplanctónica, son poco posibles de suponer, ya que junto a las mayores concentraciones de nitratos cerca del témpano deberían haber ocurrido también mayores concentraciones de otros nutrientes, tales como fosfatos y silicatos (Vernet et al. 2011), cosa que no sucedió. Por lo tanto, los mayores niveles de nitratos cerca SS1 pueden serles adjudicados al témpano, el cual hiciera su aporte a través del agua de fusión (Parker, et al. 1978, Jacobs et al. 1979). Las barreras de hielo antárticas aportan al océano considerables concentraciones de nitratos y amonio de origen atmosférico, ya sea a través de la fusión basal de las mismas, o a través del desprendimiento de los témpanos hacia aguas abiertas (Parker, et al. op. cit.). Esta contribución podría influir significativamente sobre la productividad oceánica. Por otra parte, si bien lejos SS1 mostró más bajos niveles de nitratos, cabe notar que éstos no fueron valores limitantes para el normal desarrollo del fitoplancton. En cuanto a los restantes nutrientes (fosfatos y silicatos), no revistieron diferencias comparando los dos sitios de muestreo.

Al considerar los tres tratamientos cerca SS1, es difícil interpretar ciertos resultados. Como fuera mencionado, se esperaba una respuesta similar del grupo Control en relación a +Fe, pero nunca una respuesta mayor como la observada. El agregado de hierro, cinc y cobalto, distinguió a estos medios de cultivo por el hecho de presentar concentraciones adicionales de esos elementos, lo que puede hacer presumir que los mismos ejercieron un efecto negativo sobre el desarrollo fitoplanctónico, aunque difícil de comprobar. Pareciera además, existir un efecto sinérgico al combinar los tres micronutrientes juntos. Sin embargo, el

sistema de transporte de hierro es altamente selectivo, siendo inhibido experimentalmente sólo por el cobre (Hudson & Morel 1990).

Si bien el ANOVA de medidas repetidas no mostró diferencias significativas entre las estimaciones de $\text{chl } a$, hubo una reiterada tendencia de mayor respuesta en el grupo Control, intermedia con la adición de hierro, y menor respuesta con la adición de hierro, cinc y cobalto juntos; exceptuando los recuentos de diatomeas. De Baar et al. (1990), Martin et al. (1990a), Buma et al. (1991), van Leeuwe et al. (1997), Feng et al. (2010), por ejemplo, durante experimentos similares, encontraron siempre un mayor crecimiento fitoplanctónico y consumo de macronutrientes en los tratamientos enriquecidos con hierro que en aquellos utilizados como control. Al menos esto último también ocurrió en nuestro estudio, principalmente con los nitratos. Es decir, tanto +Fe como +MT, tuvieron un consumo de nitratos superior que el Control.

El crecimiento del fitoplancton demanda mayores requerimientos de hierro cuando utiliza nitratos que cuando utiliza otras formas reducidas del nitrógeno (Coale et al. 2004, Takeda 1998). De acuerdo a los resultados presentados por Takeda (op. cit.), las diatomeas evidencian una relación de consumo silicatos:nitratos y silicatos:fosfatos dos veces mayor ante la deficiencia de hierro (0,16 nM) que ante concentraciones óptimas de este elemento (1,20 nM), revelando que la escasez de hierro conlleva al aumento de los requerimientos celulares de sílice y a la reducción de los niveles celulares de nitrógeno y fósforo, así como a la reducción del consumo de nitratos. Nuestros resultados también mostraron situaciones parecidas: la relación de consumo silicatos:nitratos fue casi tres veces mayor en el grupo Control que en los tratamientos +Fe y +MT. Aunque en menor medida, las proporciones silicatos:fosfatos también fueron mayores en el Control. Si bien lo anteriormente expresado no relaciona los resultados con la influencia del témpano, de alguna manera justifica los efectos del hierro. Aun en aguas no limitadas de este micronutriente, su adición pudo influir positivamente sobre el crecimiento de las diatomeas y sobre el consumo de macronutrientes. En ambos experimentos, las diatomeas presentaron las tasas más altas de duplicación en los tratamientos +Fe.

Lejos SS1, por su parte, tampoco evidenció diferencias estadísticamente significativas para los niveles de $\text{chl } a$, y tanto este parámetro como las densidades celulares fueron apenas ligeramente superiores con la adición de hierro. El consumo de nutrientes, en este caso, mostró escasas diferencias entre los cultivos +Fe y Control, indicando suficientes concentraciones de hierro para el área estudiada. Las relaciones de consumo silicatos:nitratos y silicatos:fosfatos fueron aproximadamente un 5 % mayores en el Control. Van Leeuwe et al. (1997), por ejemplo, reportaron para aguas limitadas de hierro, así como para aguas con elevadas concentraciones de este nutriente, tasas de síntesis de $\text{chl } a$

superiores (~30 % más), una vez adicionados 2 nM de hierro a diferentes cultivos. Las más altas respuestas de crecimiento y consumo de hierro se observaron cerca del Frente Polar, donde las concentraciones naturales de hierro fueron superiores. Los autores asociaron este hecho a la presencia de diatomeas neríticas, conocidas por tener mayores demandas de micronutrientes. En nuestro caso (lejos SS1), las velocidades de crecimiento calculadas a partir de la concentración de chl *a*, difirieron en menos de un 4 % (+Fe vs. Control), y aunque inicialmente la comunidad estuvo dominada por fitoflagelados, las diatomeas también aquí alcanzaron las tasas de crecimiento más importantes, si bien la diferencia entre +Fe y Control no fue tanto mayor como era de esperar. Asimismo, aguas al norte del Mar de Ross limitadas de micronutrientes y fertilizadas con 5 nM de hierro durante 10-13 días, presentaron niveles de clorofila 2 a 8 veces mayores que los grupos control, y consumos de nitratos hasta 5 veces más altos (Martin et al. 1990a). Específicamente, uno de estos ensayos que inició con un nivel de clorofila de $0,4 \mu\text{g l}^{-1}$ (similar a lejos SS1), presentó al cabo de 11 días una concentración final de $11,8 \mu\text{g l}^{-1}$, mientras que el control produjo sólo $1,4 \mu\text{g l}^{-1}$. En nuestro estudio y al día 14 de experimentación, +Fe y Control arrojaron valores de chl *a* muy similares entre sí ($5,14$ y $4,96 \mu\text{g l}^{-1}$, respectivamente), evidenciando que aún sin la influencia del témpano y sin la adición de hierro, existió la potencialidad suficiente para sustentar un óptimo desarrollo fitoplanctónico. Es probable que los niveles de clorofila y las velocidades de crecimiento más bajos alcanzados en este estudio, se deban a la escasa productividad del plancton durante los meses de invierno, en donde la mayoría de las células cultivadas, aunque viables, no están inicialmente en las mejores condiciones de producción. Es importante destacar que a diferencia de nuestro trabajo, la mayoría de los estudios antárticos sobre enriquecimiento de nutrientes se han llevado a cabo durante los meses de primavera y verano. Timmermans et al. (1998), no obstante, realizaron durante el otoño, ensayos de enriquecimiento con hierro en la región pacífica del Océano Antártico, al sur del Frente Polar. Estos ensayos de corta duración (72 hs.), arrojaron resultados similares a los presentados por nosotros, bajas tasas de crecimiento ($0,10$ a $0,14 \text{ div. día}^{-1}$), dominancia numérica de fitoflagelados, concentraciones iniciales de chl *a* que no excedieron los $0,2 \mu\text{g l}^{-1}$, ausencia de diferencia significativa entre las respuestas de los tratamientos, y mayor consumo de nitratos en los tratamientos +Fe.

Ante los diversos indicios que señalan a los témpanos australes como posible fuente de hierro y otros nutrientes (Westerlund & Öhman 1991, de Baar et al. 1995, Löscher et al. 1997), Smith et al. (2007) evaluaron la biodisponibilidad de metales traza desde material terrígeno extraído de los fragmentos de un témpano. Los autores comprobaron experimentalmente que la diatomea *Thalassiosira weissflogii* es capaz de alcanzar tasas de crecimiento moderadas, con un tiempo de duplicación de 1,4 días, al ser cultivada en un

medio de cultivo libre de metales traza pero enriquecido con el material terrígeno antes mencionado. Por el contrario, la misma población de diatomea, en un cultivo sin metales y sin ningún material adicional, mantuvo un corto periodo de crecimiento exponencial, declinando luego del tercer día de incubación. Aunque el material de origen continental pudo aportar nutrientes a un medio inocuo, y mantener un crecimiento celular sostenido, no se experimentó allí con agua de mar colectada *in situ*, ni con agua de mar enriquecida con las partículas extraídas del hielo, a los fines de establecer similitudes y diferencias entre tratamientos en el medio natural. En nuestro caso, y particularmente para las diatomeas, la relación $k + \text{Fe} : k \text{ Control}$, fue la misma cerca que lejos SS1, desestimando en este sentido un efecto diferencial provocado por el témpano. Por otra parte, el mismo comportamiento observado en los tratamientos cerca SS1-Control y +MT, sugiere que las diatomeas no están limitadas por carencia de estos metales traza (hierro, cinc y cobalto) en el área de estudio, o menos probablemente, que el hielo continental hubiera hecho un aporte suficiente de los mismos. Sin embargo, aunque considerados por Scharek et al. (1997) como micronutrientes de menor importancia, los autores encontraron ligeras respuestas positivas en cultivos antárticos enriquecidos con cinc y cobalto. Por otra parte, la combinación de estos metales con el hierro, no significó rendimientos de clorofila significativamente más altos que aquellos obtenidos en los tratamientos enriquecidos solamente con hierro. En nuestro estudio, la combinación de los tres micronutrientes, produjo un rendimiento incluso menor.

5.4.2- Respuesta de la comunidad diatomológica bajo la influencia de un témpano y la adición de micronutrientes

Las especies de diatomeas mejor representadas, *Corethron pennatum* y *Chaetoceros neglectus*, no difirieron en sus tasas de crecimiento entre cerca SS1-Control y +Fe, siendo estas tasas más elevadas que las correspondientes al tratamiento +MT. Lejos SS1, por el contrario, las mismas diatomeas tuvieron un mayor crecimiento en el tratamiento +Fe que en el Control. En tal sentido y precisamente en este caso, existiría cerca SS1 la posibilidad del menor efecto diferencial antes mencionado.

Las tasas de duplicación de *C. pennatum* aproximadamente coincidieron con aquellas señaladas para la especie bajo una intensidad lumínica de $140 \mu\text{E m}^{-2} \text{ seg}^{-1}$, fotoperiodo invernal de 4:20 horas día:noche, y temperatura de 2°C (Ferreira et al. 1993). En esa experiencia, cuando se modificó el fotoperiodo a 12 horas día, *C. pennatum* alcanzó valores de k cercanos a $0,5 \text{ div. día}^{-1}$, superando así nuestros resultados. Buma et al. (1991) reportaron también para el Mar de Scotia y la zona de la Confluencia Weddell-Scotia, a las

diatomeas *C. neglectus* y *C. pennatum* como los taxa con mayores respuestas de crecimiento durante dos experimentos, obteniendo para ambas especies tasas de división más elevadas que las nuestras (*C. neglectus*: 0,71 y 0,95 div. día⁻¹ en los controles, y 0,75 y 1,00 div. día⁻¹ en +Fe. *C. pennatum*: 0,67 y 0,68 div. día⁻¹ en los controles, y 0,72 y 0,73 div. día⁻¹ en +Fe). En uno de los experimentos, hallaron además diferencias significativas en el crecimiento de estas especies para los tratamientos enriquecidos con hierro disuelto. *C. neglectus* fue también el taxón con mayor respuesta en nuestro estudio. Esta diatomea colonial, de pequeñas dimensiones y débil silicificación, es característica de aguas antárticas, abundante en la columna de agua y generalmente ausente en el pack de hielo (Garrison et al. 1987, Hasle & Syvertsen 1997). De acuerdo a la escasa representatividad de *C. neglectus* durante los recuentos celulares iniciales y durante los recuentos realizados desde los muestreos estándares (Capítulos 3 y 4), la especie podría ser considerada como restringida ante condiciones ambientales adversas propias del invierno, pero con notable capacidad de resiliencia cuando las condiciones del medio se tornan repentinamente más favorables, como en este caso volviéronse más favorables las condiciones ambientales de los experimentos respecto a aquellas imperantes en el medio natural: una mayor temperatura del agua (aproximadamente 1,2 °C más) y un fotoperiodo con más horas de luz. Otras especies del género *Chaetoceros*, e incluso *C. pennatum*, numéricamente dominante al comienzo, no mostraron esta capacidad, disminuyendo su abundancia relativa a través del tiempo que duraron los ensayos. Situaciones sin duda contrastantes, ya que de hecho, si las condiciones de los cultivos resultaron más beneficiosas, esto debería haber favorecido más o menos a todos los organismos por igual, sobre todo tratándose de integrantes de una misma comunidad. Hudson & Morel (1990) proponen que el requerimiento de una célula por un determinado nutriente es proporcional al cubo de su radio, mientras que la capacidad de difusión del nutriente hacia el interior de la célula, aumenta linealmente en relación a su tamaño. Por lo tanto, la eficiencia en la captación de nutrientes es inversamente proporcional al tamaño celular. Estudios experimentales han sugerido que las células más grandes (ej. las diatomeas en general, o particularmente las diatomeas de mayor tamaño) serían especialmente restringidas en su crecimiento bajo condiciones de escasos niveles de hierro, en comparación a las pequeñas células pico y nanoplanctónicas (Banse 1990, Hudson & Morel 1990, Buma et al. 1991). Bajo este criterio, las células pequeñas (ej. *C. neglectus* y las pequeñas diatomeas céntricas) se habrían visto favorecidas ante las de mayor tamaño (ej. *C. pennatum*), pero en nuestro estudio las concentraciones de nutrientes no fueron limitantes durante el transcurso de los experimentos; además, la tendencia de declinación en la abundancia relativa de *C. pennatum* tampoco se vio revertida en los tratamientos +Fe. Siendo *Corethron* una de las diatomeas planctónicas de mayores dimensiones en Antártida, era de esperar que la misma se hubiese beneficiado ante la

adición de hierro. Asimismo, bajo esta misma perspectiva, los fitoflagelados, también de escasas dimensiones, no deberían haber disminuido su representatividad tal como aconteció, aun en los grupos Control.

Experimentos similares a los desarrollados para este trabajo de tesis (Buma et al. 1991, Boyd et al. 1996, Takeda 1998), así como otros en donde la fertilización con hierro fuera realizada a escalas mayores (Boyd et al. 2000, Coale et al. 2004), destacaron también el aumento de la concentración de diatomeas, principalmente microplanctónicas, en detrimento de la concentración de nanoflagelados (primnesiofíceas, prasinofíceas y criptofíceas). Particularmente la fertilización de un eddy en aguas del Frente Polar produjo el crecimiento poblacional de distintas especies de diatomeas microplanctónicas, las cuales significaron el 97 % del aumento de los niveles de clorofila (Smetacek et al. 2012). Buma et al. (1991), a través de diferentes ensayos de laboratorio, interpretaron que el enriquecimiento en diatomeas pudo deberse a una fuerte presión de pastoreo ejercida por el microzooplancton (ciliados) sobre las fracciones fitoplanctónicas más pequeñas. Además, la ausencia de meso y macrozooplancton (copépodos y krill) en los cultivos, pudo también haber beneficiado el desarrollo de las diatomeas, así como el del microzooplancton antes mencionado, el cual presentó elevadas tasas de duplicación. También Boyd et al. (2000) encontraron cuadruplicada la densidad de ciliados luego de la fertilización con hierro a gran escala, en tanto que el fitoplancton respondió diferencialmente, con el aumento de picoeucariotas y flagelados durante los primeros días y con el aumento de la densidad de grandes diatomeas, principalmente colonias de *Fragilariopsis kerguelensis*, después del sexto día de fertilización. Según los autores, el suministro de hierro junto con la dinámica de pastoreo, condujo a un cambio en la composición fitoplanctónica, resultando en un florecimiento algal dominado por diatomeas. En nuestro estudio, el posible efecto de pastoreo llevado a cabo por los organismos ciliados ha sido descartado. Con concentraciones iniciales comparables a las señaladas por Buma et al. (1991), los ciliados disminuyeron su abundancia durante los dos primeros periodos de experimentación, incrementando sólo ligeramente al final de los tratamientos. Tampoco es posible relacionar la evolución de las diatomeas con el agregado de nutrientes, ya que resultados similares se observaron en los controles. Probablemente, la causa que explique el mayor crecimiento de las diatomeas por sobre los fitoflagelados/cocales, sea la supresión del macrozooplancton y micronecton (krill y salpas) en los cultivos (Buma et al. 1991, Scharek et al. 1997, van Leeuwe et al. 1997), comunidades reportadas por Kaufmann et al. (2011) para el mismo periodo y área de muestreo.

5.5-CONCLUSIONES

A la luz de los resultados obtenidos en este trabajo, en base a uno de los témpanos presentes en el área de estudio y bajo el supuesto de los mismos como fuente de nutrientes (especialmente hierro) con la capacidad de influir sobre el crecimiento fitoplanctónico, no existieron evidencias suficientes como para aceptar las hipótesis de investigación. Las concentraciones de hierro en los grupos control, cerca y lejos del témpano, no difirieron entre sí. Además, dichas concentraciones no fueron limitantes como para afectar el normal desarrollo fitoplanctónico, como aquellas reportadas en otras regiones antárticas. Los análisis estadísticos efectuados en base a los niveles de *clf a*, no arrojaron diferencias significativas entre los distintos tratamientos. Asimismo, la mayor respuesta del fitoplancton total (densidad celular y *clf a*) en el grupo Control, en comparación con los tratamientos enriquecidos, no pudo ser explicado para cerca SS1.

Sin embargo, se obtuvieron particulares resultados que aportan información al estudio del fitoplancton marino antártico y al estudio del hierro como posible factor limitante de esta comunidad, en una época del año durante la cual existe una menor información al respecto.

La escasa diferencia encontrada entre el desarrollo celular de los tratamientos enriquecidos y el de los controles, nos lleva a concluir que las células del fitoplancton no están nutricionalmente limitadas en el área de estudio; sin embargo, la adición de hierro parece tener un efecto estimulante sobre las mismas (de Baar et al. 1990, Buma et al. 1991), observado principalmente en el comportamiento de las diatomeas. El agregado de hierro provocó también mayor consumo de nitratos cerca SS1, en comparación al Control, aunque este hecho se vio contradicho por la menor respuesta del fitoplancton total y *clf a*.

Las tasas de crecimiento celular más altas cerca del témpano no pueden ser atribuidas a una mayor concentración de hierro disuelto; no obstante, otras formas de hierro no evaluadas, tales como la fracción particulada, podrían haber estado presentes en el medio de cultivo y volverse biodisponibles durante el transcurso de los ensayos. Si bien entre las variables analizadas se encontró una mayor concentración de nitratos cerca SS1, se considera ésta como una explicación poco factible, debido al exceso de macronutrientes en el resto del área estudiada. Sin embargo, el aporte de nitratos por parte del témpano no es un hecho menor y se destaca en este trabajo como una contribución al conocimiento preexistente (Parker et al. 1978, Jacobs et al. 1979, Vernet et al. 2011).

En relación a la mayor parte de los trabajos consultados, la velocidad de crecimiento del fitoplancton fue relativamente baja, hecho vinculado a la época del año en que se llevaron a cabo los experimentos. La escasa respuesta ante la adición de hierro o la imposibilidad de

detectar efectos mayores, también pueden ser adjudicados al periodo invernal y a las poblaciones invernales con las que se trabajó.

Finalmente, la exclusión en los cultivos del macrozooplancton y micronecton explicaría el mayor crecimiento de las diatomeas observado en los diferentes tratamientos y controles, en detrimento de los pequeños organismos flagelados/cocales. Al respecto, se subraya el particular desarrollo de la diatomea *Chaetoceros neglectus* y su alta capacidad de resiliencia.

CAPÍTULO 6

PRINCIPALES APORTES DE ESTA TESIS DOCTORAL



6- PRINCIPALES APORTES DE ESTA DE TESIS DOCTORAL

- El uso de tecnología moderna permitió acceder al conocimiento de comunidades biológicas nuevas para la ciencia. A través de imágenes y muestras tomadas desde los flancos sumergidos de los témpanos, y de posteriores análisis microscópicos, se pudo caracterizar taxonómicamente comunidades de diatomeas adheridas a pequeños minerales contenidos en el hielo. Exámenes al MEB permitieron dar a conocer nuevos caracteres diagnósticos para las especies *Thalassioneis signyensis*, *Synedropsis lata* var. *angustata*, *S. recta* y *Attheya gaussii*. Asimismo, se estableció y/o confirmó el hábito de estos taxa, y se propone el término simpágico como posible de aplicar en relación a esta flora. La enmienda del género *Thalassioneis* y de su única especie *T. signyensis* (Ferrario et al. 2012) se efectuó sobre la base de material colectado para la realización de esta tesis.
- Diatomeas de origen continental, de aguas salobres, costeras, bentónicas, epilíticas, epífitas y simpágicas, fueron encontradas en el plancton en áreas afectadas por los témpanos. Al respecto, el presente trabajo de tesis plantea la posibilidad de que exista un tipo de intercambio o transporte de especies entre los distintos ambientes y comunidades australes, considerando a los témpanos como potenciales agentes físicos capaces de transportar y distribuir organismos en aguas oceánicas.
- Este estudio confirmó la importancia del género *Fragilariopsis* para el fitoplancton antártico, considerando su amplia distribución y abundancia. Exámenes al MEB corroboraron la estrecha similitud morfológica existente entre *F. nana* (taxón dominante durante el otoño) y *F. cylindrus*, estableciendo la posibilidad de que ejemplares previamente identificados como *F. cylindrus* podrían corresponder a cualquiera de estas dos entidades. Por lo tanto, dos especies diferentes podrían ser dominantes o codominantes en aguas antárticas. Por otra parte, se propone la transferencia de *Nitzschia barbieri* al género *Fragilariopsis* y la debida justificación de la transferencia ya realizada de *N. peragallii* a este mismo género.
- Las especies de diatomeas *Biddulphia alternans* y *Coscinodiscus concinnus* son nuevas citas para aguas antárticas.
- En ambas estaciones del año (otoño e invierno) el fitoplancton estuvo dominado por las fracciones pico y nanoplanctónica, corroborando la preponderancia de las mismas en aguas oceánicas y bajo condiciones ambientales menos óptimas que las de verano. Dos componentes diferentes de las comunidades fitoplanctónicas antárticas (diatomeas y pequeños fitoflagelados), presentaron una desigual distribución espacial y temporal. No obstante, en otoño, ambos integraron la misma fracción del plancton: el nanoplancton.

- Las células del fitoplancton no están nutricionalmente limitadas en el área de estudio, sin embargo la adición de hierro tuvo un efecto estimulante sobre el crecimiento de las diatomeas.
- Los témpanos afectan la distribución, abundancia y composición del fitoplancton antártico. Los efectos impartidos por los témpanos sobre las propiedades fisicoquímicas de la columna de agua y sobre las comunidades fitoplanctónicas aledañas son difíciles de desentrañar. Los mismos están modulados, además, por las variaciones estacionales, las características estructurales propias de cada témpano y las características de las masas de agua por las que transitan. Un efecto negativo sobre el fitoplancton se detectó durante el otoño en cercanías del témpano C-18a, y fue atribuido básicamente a condiciones más bajas de temperatura y dilución producto del deshielo. Este efecto se vio reflejado en menores niveles de *chl a* correspondiente a las fracciones pico y nanoplanctónica, así como en concentraciones celulares más bajas de organismos flagelados dentro de la capa de mezcla. Por el contrario, las diatomeas nano y microplanctónicas no resultaron igualmente afectadas. Durante el invierno, la presencia del témpano A-43k benefició el desarrollo de la comunidad fitoplanctónica aledaña, produciendo una mayor estabilidad de la columna de agua entre superficie y 50 m de profundidad, hecho atribuido al aporte de agua de deshielo menos salina y potencialmente flotante.
- Este estudio corroboró la incidencia del agua de deshielo y la alteración de las características hidrográficas de superficie en torno a los témpanos de grandes dimensiones (aguas más frías y menos salinas). Tras el desplazamiento del témpano C-18a, nueve días después del muestreo inicial, se evidenció además, una modificación en la estructura de la comunidad fitoplanctónica. Por el contrario, SS1, un témpano de medianas dimensiones, no mostró influencia sobre la temperatura y salinidad del agua de superficie.
- Considerando a las barreras de hielo como depositarios de nitrógeno inorgánico de origen atmosférico, este trabajo advierte sobre el posible aporte de nitratos al océano por parte de los témpanos, a través de los procesos de fusión.
- El presente trabajo de tesis ayuda a comprender la estructura y respuesta de las comunidades microalgales en un sistema oceánico casi desconocido por la ciencia.

REFERENCIAS

- Abele, D., Atencio, A., Dick, D., Gonzalez, O., Kriews, M., Meyer, S., Philipp, E. & Stölting, I. 2008. Iron, copper and manganese discharge from glacial melting into Potter Cove and metal concentrations in *Laternula elliptica* shells. En: Wiencke, C., Ferreyra, G. A., Abele, D. & Marensi, S. (Eds), The Antarctic ecosystem of Potter Cove, King-George Island (Isla 25 de Mayo). Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Bremerhaven. pp. 39-46.
- Al-Handal, A. Y. & Wulff, A. 2008a. Marine epiphytic diatoms from the shallow sublittoral zone in Potter Cove, King George Island, Antarctica. *Botanica Marina* 51:411-435.
- Al-Handal, A. Y. & Wulff, A. 2008b. Marine benthic diatoms from Potter Cove, King George Island, Antarctica. *Botanica Marina* 51:51-68.
- Almandoz, G.O., Ferreyra, G. A., Schloss, I. R., Dogliotti, A. I., Rupolo, V., Paparazzo, F. E., Esteves, J. L. & Ferrario, M. E. 2008. Distribution and ecology of *Pseudo-nitzschia* species (Bacillariophyceae) in surface waters of the Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biology* 31:429-442.
- Arrigo, K. R., Robinson, D. H., Worthen, D. L., Dunbar, R. B., DiTullio, G. R., VanWoert, M. & Lizotte, M. P. 1999. Phytoplankton community structure and the drawdown of nutrients and CO₂ in the Southern Ocean. *Science* 283:365-367.
- Arrigo, K. R., van Dijken, G. L., Ainley, D. G., Fahnestock, M. A. & Markus, T. 2002. Ecological impact of a large Antarctic iceberg. *Geophysical Research Letters* 29:1-4.
- Arrigo, K. R., Mock, T., Lizotte, M. P. 2010. Primary producers and sea ice. En: Thomas, D. N. & Dieckmann, G. S. (Eds.), *Sea Ice*. Wiley-Blackwell, Oxford. doi:10.1002/9781444317145.ch8.
- Ballantyne, J. 2002. A multidecadal study of the number of Antarctic icebergs using scatterometer data. BYU: <http://www.scp.byu.edu/data/iceberg/IcebergReport.pdf>.
- Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M., Casanoves, F., Di Rienzo, J. A. & Robledo, C. W. 2008. Manual del Usuario. Editorial Brujas. Córdoba, Argentina. pp. 336.
- Banse, K. 1990. Does iron really limit phytoplankton production in the offshore subarctic Pacific? *Limnology and Oceanography* 35:772-775.
- Barlow, R. G., Mantoura, R. F. C. & Cummings, D. G. 1998. Phytoplankton pigment distributions and associated fluxes in the Bellingshausen Sea during the austral spring 1992. *Journal of Marine Systems* 17:97-113.
- Bianchi, F., Boldrin, A., Cioce, F., Dieckmann, G., Kuosa, H., Larsson, A.-M., Nöthig, E.-M., Sehlstedt, P.-I., Socal, G. & Syvertsen, E. E. 1992. Phytoplankton distribution in relation to sea ice, hydrography and nutrients in the northwestern Weddell Sea in early spring 1988 during EPOS. *Polar Biology* 12:225-235.
- Bidigare, R. R., Frank, T. J., Zastrow, C. & Brooks, J. M. 1986. The distribution of algal chlorophylls and their degradation products in the Southern Ocean. *Deep-Sea Research Part A* 33:923-937.
- Bindschadler, R. A. & Rignot, E. 2001. "Crack" in the polar night. *EOS, Transactions American Geophysical Union* 82 (43):497-505.

- Boltovskoy, A. 1995. Técnicas de microscopía electrónica de barrido: aplicación a las microalgas. En: Alveal, K., Ferrario, M. E., Oliveira, E. C. & Sar, E. A. (Eds.), Manual de Métodos Ficológicos. Universidad de Concepción, Concepción. pp. 119-138.
- Boyd, P. W., Muggli, D. L., Varela, D. E., Goldblatt, R. H., Chretien, R., Orians, K. J. & Harrison, P. J. 1996. In vitro iron enrichment experiments in the NE subarctic Pacific. Marine Ecology Progress Series 136:179-193.
- Boyd, P. W., Watson, A. J., Law, C. S., Abraham, E. R., Trull, T., Murdoch, R., Bakker, D. C. E., Bowie, A. R., Buesseler, K. O., Chang, H., Charette, M., Croot, P., Downing, K., Frew, R., Gall, M., Hadfield, M., Hall, J., Harvey, M., Jameson, G., LaRoche, J., Liddicoat, M., Ling, R., Maldonado, M. T., McKay, R. M., Nodder, S., Pickmere, S., Pridmore, R., Rintoul, S., Safi, K., Sutton, P., Strzepek, R., Tanneberger, K., Turner, S., Waite, A. & Zeldis, J. 2000. A mesoscale phytoplankton bloom in the polar Southern Ocean stimulated by iron fertilization. Nature 407:695-702.
- Boyd, P. W., Jickells, T., Law, C. S., Blain, S., Boyle, E. A., Buesseler, K. O., Coale, K. H., Cullen, J. J., de Baar, H. J. W., Follows, M., Harvey, M., Lancelot, C., Levasseur, M., Owens, N. P. J., Pollard, R., Rivkin, R. B., Sarmiento, J., Schoemann, V., Smetacek, V., Takeda, S., Tsuda, A., Turner, S. & Watson, A. J. 2007. Mesoscale Iron Enrichment Experiments 1993–2005: Synthesis and Future Directions. Science 315:612-617.
- Brandini, F. P. 1993. Phytoplankton biomass in an Antarctic coastal environment during stable water conditions - implications for the iron limitation theory. Marine Ecology Progress Series 93:267-275.
- Brandon, M. A., Naganobu, M., Demer, D. A., Chernyshkov, P., Trathan, P. N., Thorpe, S. E., Kameda, T., Berezhinskiy, O. A., Hawker, E. J. & Grant, S. 2004. Physical oceanography in the Scotia Sea during the CCAMLR 2000 survey, austral summer 2000. Deep-Sea Research II 51:1301-1321.
- Buma, A. G. J., de Baar, H. J. W., Nolting, R. F. & van Bennekom, A. J. 1991. Metal enrichment experiments in the Weddell-Scotia Seas: Effects of iron and manganese on various plankton communities. Limnology and Oceanography 36: 1865-1878.
- Busse, S. & Snoeijs, P. 2002. *Navicula sjoersii* sp. nov., *N. bossvikensis* sp. nov. and *N. perminuta* Grunow from the Baltic Sea. Diatom Research 17:271-282.
- 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.
- Coale, K. H., Johnson, K. S., Chavez, F. P., Buesseler, K. O., Barber, R. T., Brzezinski, M. A., Cochlan, W. P., Millero, F. J., Falkowski, P. G., Bauer, J. E., Wanninkhof, R. H., Kudela, R. M., Altabet, M. A., Hales, B. E., Takahashi, T., Landry, M. R., Bidigare, R. R., Wang, X., Chase, Z., Strutton, P. G., Friederich, G. E., Gorbunov, M. Y., Lance, V. P., Hilting, A. K., Hiscock, M. R., Demarest, M., Hiscock, W. T., Sullivan, K. F., Tanner, S. J., Gordon, R. M., Hunter, C. N., Elrod, V. A., Fitzwater, S. E., Jones, J. L., Tozzi, S., Koblizek, M., Roberts, A. E., Herndon, J., Brewster, J., Ladizinsky, N., Smith, G., Cooper, D., Timothy, D., Brown, S. L., Selph, K. E., Sheridan, C. C., Twining, B. S. & Johnson, Z. I. 2004. Southern ocean iron enrichment experiment: Carbon cycling in high-and low-Si waters. Science 304:408-414.

- Cortese, G. & Gersonde, R. 2007. Morphometric variability in the diatom *Fragilariopsis kerguelensis*: Implications for Southern Ocean paleoceanography. *Earth and Planetary Science Letters* 257:526-544.
- Crawford, R. M. 1995. The role of sex in the sedimentation of a marine diatom bloom. *Limnology and Oceanography* 40:200-204.
- Crawford, R. M., Gardner, C. & Medlin, L. K. 1994. The genus *Attheya*. I. A description of four new taxa, and the transfer of *Gonioceros septentrionalis* and *G. armatas*. *Diatom Research* 9:27-51.
- Crawford, R. M., Hinz, F. & Koschinski, P. 2000. The combination of *Chaetoceros gaussii* (Bacillariophyta) with *Attheya*. *Phycologia* 39:238-244.
- Cremer, H., Roberts, D., McMin, A., Gore, D. & Melles, M. 2003. The Holocene diatom flora of marine bays in the Windmill Islands, East Antarctica. *Botanica Marina* 46:82-106.
- De Angelis, H. D. & Skvarca, P. 2003. Glacier surge after ice shelf collapse. *Science* 299:1560-1562.
- de Baar, H. J. W., Buma, A. G. J., Nolting, R. F., Cadée, G. C., Jacques, G. & Tréguer, P. J. 1990. On iron limitation of the Southern Ocean: experimental observations in the Weddell and Scotia Seas. *Marine Ecology Progress Series* 65:105-122.
- de Baar, H. J. W., de Jong, J. T. M., Bakker, D. C. E., Löscher, B. M., Veth, C., Bathmann, U. & Smetacek, V. 1995. Importance of iron for plankton blooms and carbon dioxide drawdown in the Southern Ocean. *Nature* 373:412-415.
- Dierssen, H. M., Smith, R. C. & Vernet, M. 2002. Glacial meltwater dynamics in coastal waters west of the Antarctic peninsula. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:1790-1795.
- Doake, C. S. M. 2001. Ice-shelf stability. doi:10.1006/rwos.2001.0005.
- Domack, E., Duran, D., Leventer, A., Ishman, S., Doane, S., McCallum, S., Amblas, D., Ring, J., Gilbert, R. & Prentice, M. 2005. Stability of the Larsen B ice shelf on the Antarctic Peninsula during the Holocene epoch. *Nature* 436:681-685.
- Donaldson, P. B. 1978. Melting of Antarctic icebergs. *Nature* 275:305-306.
- El-Sayed, S. Z. & Fryxell, G. A. 1993. Phytoplankton. En: Friedmann, E. I. (Ed.), *Antarctic Microbiology*. Wiley-Liss, New York. pp. 65-122.
- Estrada, M. & Delgado, M. 1990. Summer phytoplankton distributions in the Weddell Sea. *Polar Biology* 10:441-449.
- Evensen, D. L. & Hasle, G. R. 1975. The morphology of some *Chaetoceros* (Bacillariophyceae) species as seen in the electron microscope. *Nova Hedwigia, Beiheft* 53:153-184.
- Fahrbach, E. & Beckmann, A. 2001. Weddell Sea circulation. doi:10.1006/rwos.2001.0371.
- Falkowski, P. G., Barber, R. T. & Smetacek, V. 1998. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science* 281:200-206.

- Feng, Y., Hare, C. E., Rose, J. M., Handy, S. M., DiTullio, G. R., Lee, P. A., Smith Jr., W. O., Peloquin, J., Tozzi, S., Sun, J., Zhang, Y., Dunbar, R. B., Long, M. C., Sohst, B., Lohan, M. & Hutchins, D. A. 2010. Interactive effects of iron, irradiance and CO₂ on Ross Sea phytoplankton. *Deep-Sea Research I* 57:368-383.
- Fernandes, L. F., Prokopiak, L. K. & Portinho, D. 2007. *Brandinia mosimanniae* gen. nov. et sp. nov., a new marine epilithic diatom from the Antarctic coasts. *Diatom Research* 22:45-56.
- Ferrario, M. E. & Ferreyra, G. A. 1987. Diatoms of the South Orkney Islands. *Biomass Scientific Series* 7:39-52.
- Ferrario, M. E., Sar, E. A. & Sala, S. E. 1995. Metodología básica para el estudio del fitoplancton con especial referencia a las diatomeas. En: Alveal, K., Ferrario, M. E., Oliveira, E. C. & Sar, E. A. (Eds.), *Manual de Métodos Ficológicos*. Universidad de Concepción, Concepción. pp. 1-23.
- Ferrario, M. E., Almandoz, G., Garibotti, I. & Licea, S. 2003. Nuevos registros de diatomeas típicas de sedimento en el plancton de la costa del Mar Argentino. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 38:123-129.
- Ferrario, M. E., Cefarelli, A. O., Robison, B. & Vernet, M. 2012. *Thalassioneis signyensis* (Bacillariophyceae) from Northwest Weddell Sea icebergs, an emendation of the generic description. *Journal of Phycology* 48:222-230.
- Ferreyra, G. A., Sar, E. A. & Ferrario, M. E. 1993. Respuesta de *Corethron criophilum* (Bacillariophyceae) a diferentes condiciones de iluminación. *Darwiniana* 32:293-298.
- Fiala, M. & Oriol, L. 1990. Light-temperature interactions on the growth of Antarctic diatoms. *Polar Biology* 10:629-636.
- Frenguelli, J. & Orlando, H. A. 1958. Diatomeas y silicoflagelados del Sector Antártico Sudamericano. *Instituto Antártico Argentino* 5:1-191.
- Froneman, P. W., Laubscher, R. K. & McQuaid, C. D. 2001. Size-fractionated primary production in the south Atlantic and Atlantic sector of the Southern Ocean. *Journal of Plankton Research* 23:611-622.
- Fryxell, G. A. 1989. Marine phytoplankton at the Weddell Sea ice edge: Seasonal changes at the specific level. *Polar Biology* 10:1-18.
- Fryxell, G. A. & Hasle, G. R. 1971. *Corethron criophilum* Castracane: Its distribution and structure. En: Llano, G. A. & Wallen, I. E. (Eds.), *Biology of the Antarctic Seas*, vol. IV. American Geophysical Union. pp. 335-346.
- Fryxell, G. A. & Kendrick, G. A. 1988. Austral spring microalgae across the Weddell Sea ice edge: spatial relationships found along a northward transect during AMERIEZ 83. *Deep-Sea Research* 35:1-20.
- Garcia, M. 2010. A new diatom: *Rimoneis* M.Garcia (Fragilariaceae, Bacillariophyceae): a new hyaline araphid genus based on observations of frustules from Southern Brazil. *Diatom* 26:1-9.
- Garibotti, I. A. 2003. Fitoplancton marino de la plataforma continental de la costa oeste de la Península Antártica: dinámica espacial e interanual. Tesis doctoral. Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue.

- 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. 2005. Annually recurrent phytoplanktonic assemblages during summer in the seasonal ice zone west of the Antarctic Peninsula (Southern Ocean). *Deep-Sea Research I* 52:1823-1841.
- Garrison, D. L. 1991. Antarctic sea ice biota. *American Zoologist* 31:17-33.
- Garrison, D. L., Buck, K. R. & Fryxell, G. A. 1987. Algal assemblages in Antarctic pack ice and in ice-edge plankton. *Journal of Phycology* 23:564-572.
- Geider, R. J. & La Roche, J. 1994. The role of iron in phytoplankton photosynthesis, and the potential for iron-limitation of primary productivity in the sea. *Photosynthesis Research* 39:275-301.
- Gladstone, R. M., Bigg, G. R. & Nicholls, K. W. 2001. Iceberg trajectory modeling and meltwater injection in the Southern Ocean. *Journal of Geophysical Research* 106:903-915.
- Gleitz, M., Kukert, H., Riebesell, U. & Dieckmann, G. S. 1996. Carbon acquisition and growth of Antarctic sea ice diatoms in closed bottle incubations. *Marine Ecology Progress Series* 135:169-177.
- Gómez, F. 2007. The Consortium of the Protozoan *Solenicola setigera* and the Diatom *Leptocylindrus mediterraneus* in the Pacific Ocean. *Acta Protozoologica* 46:15-24.
- Graham, L. E. & Wilcox, L. W. 2000. *Algae*. Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ. pp. 640.
- Guillard, R. R. L. 1973. Division rates. En: Stein, J. R. (Ed.), *Handbook of phycological methods: culture methods and growth measurements*. University Press, Cambridge. pp. 289-320.
- Guisande González, C., Vaamonde Liste, A. & Barreiro Felpeto, A. 2011. Tratamiento de datos con R, STATISTICA y SPSS. Díaz de Santos (Eds.). Madrid. pp. 978.
- Hargraves, P. E. 1968. Species composition and distribution of net plankton diatoms in the Pacific Sector of the Antarctic Ocean. Ph.D. thesis, The Faculty of the School of Marine Science. The College of William and Mary in Virginia.
- Hasle, G. R. 1965. *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. Part III. The genus *Fragilariopsis*. Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo. I. Matematisk-Naturvidenskapelig Klasse. Ny Serie 21:1-49.
- Hasle, G. R. 1993. Nomenclatural notes on marine planktonic diatoms. The family Bacillariaceae. *Nova Hedwigia, Beiheft* 106:315-321.
- Hasle, G. R. & Medlin, L. K. 1990. Family Bacillariaceae: the genus *Nitzschia* section *Fragilariopsis*. En: Medlin, L. K. & Priddle, J. (Eds.), *Polar Marine Diatoms*. British Antarctic Survey. Natural Environment Research Council, Cambridge. pp. 181-196.
- Hasle, G. R. & Lange, C. B. 1992. Morphology and distribution of *Coscinodiscus* species from the Oslofjord, Norway, and the Skagerrak, North Atlantic. *Diatom Research* 7:37-68.

- Hasle, G. R., Medlin, L. K. & Syvertsen, E. E. 1994. *Synedropsis* gen. nov., a genus of araphid diatoms associated with sea ice. *Phycologia* 33:248-70.
- Hasle, G. R., Syvertsen, E. E. & von Quillfeldt, C. H. 1996. *Fossula arctica* gen. nov., spec. nov., a marine Arctic araphid diatom. *Diatom Research* 11:261-272.
- Hasle, G. R. & Syvertsen, E. E. 1997. Marine diatoms. En: Tomas, C. R. (Ed.), *Identifying marine phytoplankton*. Academic Press, San Diego. pp. 5-385.
- Hegseth, E. N. & von Quillfeldt, C. H. 2002. Low phytoplankton biomass and ice algal blooms in the Weddell Sea during the ice-filled summer of 1997. *Antarctic Science* 14:231-243.
- Heiden, H. & Kolbe, R. W. 1928. Die marinen Diatomeen der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. *Deutschen Südpolar-Expedition*, 8. *Botanik* 5:450-715.
- Helbling, E. W., Villafañe, V. & Holm-Hansen, O. 1994. Effects of ultraviolet radiation on Antarctic marine phytoplankton photosynthesis with particular attention to the influence of mixing. *Antarctic Research Series* 62:207-227.
- Helly, J. J., Kaufmann, R. S., Stephenson, G. R. & Vernet, M. 2011. Cooling, dilution and mixing of ocean water by free-drifting icebergs in the Weddell Sea. *Deep-Sea Research II* 58:1346-1363.
- Hernández-Becerril, D. U. 1991. The morphology and taxonomy of species of the diatom genus *Asteromphalus* Her. *Bibliotheca Diatomologica*, Band 23.
- Hoban, M. A. 1983. Biddulphioid diatoms II: The morphology and systematics of the pseudocellate species, *Biddulphia biddulphiana* (Smith) Boyer, *B. alternans* (Bailey) Van Heurck, and *Trigonium arcticum* (Brightwell) Cleve. *Botanica Marina* 26:271-284.
- Hobson, B. W., Sherman, A. D. & McGill, P. R. 2011. Imaging and sampling beneath free-drifting icebergs with a remotely operated vehicle. *Deep-Sea Research II* 58:1311-1317.
- Hofmann, E. E. & Klinck, J. M. 1998. Thermohaline variability of the waters overlying the west Antarctic Peninsula continental shelf. En: Jacobs, S. & Weiss, R. (Eds.), *Ocean, ice and atmosphere: interactions at the Antarctic continental margin*. American Geophysical Union, Washington DC. pp. 67-81.
- Holm-Hansen, O. 1985. Nutrient cycles in Antarctic marine ecosystems. En: Siegfried, W. R., Condy, P. R. & Laws, R. M. (Eds.), *Antarctic nutrient cycles and food webs*. Springer. Berlin. pp. 6-10.
- Holm-Hansen, O., Lorenzen, C., Holmes, R. & Strickland, J. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. *Journal du Conseil* 30:3-15.
- Holm-Hansen, O. & Mitchell, B. G. 1991. Spatial and temporal distribution of phytoplankton and primary production in the western Bransfield Strait. *Deep-Sea Research* 38:961-980.
- Hooker, J. D. 1847. The botany of the Antarctic voyage of H. M. Discovery Ships Erebus and Terror in the years 1839-1843. I. *Flora Antarctica*. Reprinted 1963, J. Cramer, Weinheim. pp. 503-519.
- Horner, R. A. 2002. *A taxonomic guide to some common marine phytoplankton*. Biopress Ltd., Bristol. pp. 195.

- Horner, R. A., Syvertsen, E. E., Thomas, D. P. & Lange, C. 1988. Proposed terminology and reporting units for sea ice algal assemblages. *Polar Biology* 8:249-253.
- Horner, R. A., Ackley, S. F., Dieckmann, G. S., Guiliksen, B., Hoshia, T., Legendre, L., Melnikov, I. A., Reeburgh, W. S., Spindler, M. & Sullivan, C. W. 1992. Ecology of sea ice biota. 1. Habitat, terminology, and methodology. *Polar Biology* 12:417-427.
- Hudson, R. J. M. & Morel, F. M. M. 1990. Iron transport in marine phytoplankton: Kinetics of cellular and medium coordination reactions. *Limnology and Oceanography* 35:1002-1020.
- Huppert, H. E. & Turner, J. S. 1980. Ice blocks melting into a salinity gradient. *Journal of Fluid Mechanics* 100:367-384.
- Hustedt, F. 1939. Die Diatomeenflora des Küstengebietes der Nordsee vom Dollart bis zur Elbemündung. I. Abhandlungen Naturwissenschaftlicher Verein zu Bremen 31:572-677.
- Hustedt, F. 1958. Diatomeen aus der Antarktis und dem Südatlantik. *Deutsche Antarktische Expedition 1938/39* 2:103-191.
- Irigoin, X., Huisman, J. & Harris, R. P. 2004. Global biodiversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton. *Nature* 429:863-867.
- Jacobs, S. S., Gordon, A. L. & Amos, A. F. 1979. Effect of glacial ice melting on the Antarctic Surface Water. *Nature* 277:469-471.
- Jeffrey, S. W. & Humphrey, G. F. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae, and natural phytoplankton. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen* 167:191-194.
- Jenkins, A. 1999. The impact of melting ice on ocean waters. *Journal of Physical Oceanography* 29:2370-2381.
- Johansen, J. R. & Fryxell, G. A. 1985. The genus *Thalassiosira* (Bacillariophyceae): studies on species occurring south of the Antarctic Convergence Zone. *Phycologia* 24 (2):155-179.
- Kang, S-H. & Fryxell, G. A. 1992. *Fragilariopsis cylindrus* (Grunow) Krieger: The most abundant diatom in water column assemblages of Antarctic marginal ice-edge zones. *Polar Biology* 12:609-627.
- Kang, S-H. & Fryxell, G. A. 1993. Phytoplankton in the Weddell Sea, Antarctica: composition, abundance and distribution in water-column assemblages of the marginal ice-edge zone during austral autumn. *Marine Biology* 116:335-348.
- 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: 333-352.
- Kaufmann, R. S., Robison, B. H., Sherlock, R. E., Reisenbichler, K. R. & Osborn, K. J. 2011. Composition and structure of macrozooplankton and micronekton communities in the vicinity of free-drifting Antarctic icebergs. *Deep-Sea Research II* 58:1469-1484.

- Kawamura, A. 1981. Food habits of *Euphausia superba* and the diatom community. En: El-Sayed, S. Z. (Ed.), Selected contributions to the Woods Hole conference on living resources of the Southern Ocean. BIOMASS Scientific Series 2:65-68.
- Kawamura, A. & Ichikawa, T. 1984. Distribution of diatoms in a small area in the Indian Sector of the Antarctic. En: Hoshiai, T. & Fukuchi, M. (Eds.), Proceedings of the 6th Symposium on Polar Biology. Memoirs of National Institute of Polar Research. Special Issue 32:25-37.
- Kellogg, D. E. & Kellogg, T. B. 1987. Diatoms of the McMurdo ice shelf, Antarctica: implications for sediment and biotic reworking. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 60:77-96.
- Kellogg, T. B. & Kellogg, D. E. 2002. Non-marine and littoral diatoms from Antarctic and subantarctic region. Distribution and update taxonomy. *Diatom monographs* 1:1-795.
- Knox, G. A. 2007. *Biology of the Southern Ocean*. CRC Press, Boca Raton 621. pp. 608.
- Kopczynska, E. E. 1988. Spatial structure of phytoplankton in the Scotia Front west Elephant Island (BIOMASS III, October-November 1986). *Polish Polar Research* 9:231-242.
- Kopczynska, E. E. 1992. Dominance of microflagellates over diatoms in the Antarctic areas of deep vertical mixing and krill concentrations. *Journal of Plankton Research* 14:1031-1054.
- Kopczynska, E. E., Savoye, N., Dehairs, F., Cardinal, D. & Elskens, M. 2007. Spring phytoplankton assemblages in the Southern Ocean between Australia and Antarctica. *Polar Biology* 31:77-88.
- Kozlowski, W. A. 2008. Pigment derived phytoplankton composition along the Western Antarctic Peninsula. Thesis, Master of Science, San Diego State University.
- Krell, A., Schnack-Schiel, S. B., Thomas, D. N., Kattner, G., Zipan, W. & Dieckmann, G. S. 2005. Phytoplankton dynamics in relation to hydrography, nutrients and zooplankton at the onset of sea ice formation in the eastern Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biology* 28:700-713.
- Lange-Bertalot, H. 2001. *Navicula sensu strictu*, 10 genera separated from *Navicula sensu lato* *Frustulia*. *Diatoms of Europe* 2:1-526.
- Lin, H., Rauschenberg, S., Hexel, C. R., Shaw, T. J. & Twining, B. S. 2011. Free-drifting icebergs as sources of iron to the Weddell Sea. *Deep-Sea Research II* 58:1392-1406.
- Lizotte, M. P. 2001. The contributions of sea ice algae to Antarctic marine primary production. *American Zoologist* 41:57-73.
- Long, D. G., Ballantyne, J. & Bertoia, C. 2002. Is the number of icebergs around Antarctica really increasing? *EOS, Transactions American Geophysical Union* 83 (42):469-474.
- Löscher, B. M., de Baar, H. J. W., de Jong, J. T. M., Veth, C. & Dehairs, F. 1997. The distribution of Fe in the Antarctic Circumpolar Current. *Deep-Sea Research II* 44:143-187.
- Lundholm, N. & Hasle, G. R. 2008. Are *Fragilariopsis cylindrus* and *Fragilariopsis nana* bipolar diatoms? Morphological and molecular analyses of two sympatric species. *Nova Hedwigia, Beiheft* 133:231-250.

- Majewska, R., Gambi, M. C., Totti, C. M., Pennesi, C. & De Stefano, M. 2013. Growth form analysis of epiphytic diatom communities of Terra Nova Bay (Ross Sea, Antarctica). *Polar Biology* 36:73-86.
- Manabe, S., Spelman, M. J. & Stouffer, R. J. 1992. Transient responses of a coupled ocean-atmosphere model to gradual changes of atmospheric CO₂. Part II: seasonal response. *Journal of Climate* 5:105-126.
- Manguin, E. 1960. Les diatomées de la Terre Adélie. Campagne du Commandant Charcot 1949-1950. *Annales des Sciences Naturelles Botanique* 12:223-363.
- Mann, D. G. 1986. *Nitzschia* subgenus *Nitzschia* (Notes for a monograph of the Bacillariaceae 2). En: Ricard, M. (Ed.), Proceedings of the 8th International Diatom Symposium 215-226. Koeltz, O., Koenigstein.
- Marchant, H. J. & Murphy, E. J. 1994. Interactions at the base of the Antarctic food web. En: El-Sayed, S. Z. (Eds.), Southern Ocean ecology: the BIOMASS perspective. Cambridge University Press. New York. pp. 267-285.
- Marshall, G. J., Orr, A., van Lipzig, N. P. M & King, J. C. 2006. The Impact of a Changing Southern Hemisphere Annular Mode on Antarctic Peninsula Summer Temperatures. *Journal of Climate* 19:5388-5404.
- Martin, J. H., Fitzwater, S. E. & Gordon, R. M. 1990a. Iron deficiency limits phytoplankton growth in Antarctic waters. *Global Biogeochemical Cycles* 4:5-12..
- Martin, J. H., Fitzwater, S. E. & Gordon, R. M. 1990b. Iron in Antarctic waters. *Nature* 345:156-158.
- Medlin, L. K. 1990. Family Naviculaceae: The genus *Pseudogomphonema*. En: Medlin, L. K. & Priddle, J. (Eds.), Polar Marine Diatoms. British Antarctic Survey. Natural Environment Research Council, Cambridge. pp. 157-158.
- Medlin, L. K. & Hasle, G. R. 1990. Family Auriculaceae and family Bacillariaceae. En: Medlin, L. K. & Priddle, J. (Eds.), Polar Marine Diatoms. British Antarctic Survey. Natural Environment Research Council, Cambridge. pp. 159-168.
- Medlin, L. K. & Sims, P. A. 1993. The transfer of *Pseudoeunotia doliolus* to *Fragilariopsis*. *Nova Hedwigia*, Beiheft 106:323-334.
- Melo, S., Torgan, L. C., Menezes, M., Huszar, V. L. M., Dias Corrêa Jr. J. & Bozelli, R. L. 2003. Taxonomy and ecology of *Synedropsis roundii* sp. novo (Bacillariophyta) from a tropical brackish coastal lagoon, south-eastern Brazil. *Phycologia* 42:71-79.
- Meyer, M. A. & El-Sayed, S. Z. 1983. Grazing of *Euphausia superba* Dana on natural phytoplankton populations. *Polar Biology* 1:193-197.
- Mitchell, B. G. & Holm-Hansen, O. 1991. Observations and modeling of the Antarctic phytoplankton crop in relation to mixing depth. *Deep-Sea Research* 38:981-1007.
- 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* 10:1973-1980.

- Morales, E. A. 2002. Studies in selected fragilarioid diatoms of potential indicator value from Florida (USA) with notes on the genus *Opephora* PETIT (Bacillariophyceae). *Limnologica* 32:102-113.
- Morales, E. A. 2003. *Fragilaria pennsylvanica*, a new diatom (Bacillariophyceae) species from North America, with comments on the taxonomy of the genus *Synedra* Ehrenberg. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 153:155-166.
- Neshyba, S. 1977. Upwelling by icebergs. *Nature* 267:507-508.
- Olguín, H. F., Boltovskoy, D., Lange, C. B. & Brandini, F. 2006. Distribution of spring phytoplankton (mainly diatoms) in the upper 50 m of the Southwestern Atlantic Ocean (30-61°S). *Journal of Plankton Research* 28:1107-1128.
- Opalinski, K. W., Maciejewska, K. & Georgieva, L. V. 1997. Notes on food selection in the Antarctic krill, *Euphausia superba*. *Polar Biology* 17:350-357.
- Overpeck, J. T., Otto-Bliesner, B. L., Miller, G. H., Muhs, D. R., Alley, R. B. & Kiehl, J. T. 2006. Paleoclimatic evidence for future ice-sheet instability and rapid sea-level rise. *Science* 311:1747-1750.
- Park, M. G., Yang, S. R., Kang, S-H., Chung, K. H. & Shim, J. H. 1999. Phytoplankton biomass and primary production in the marginal ice zone of the northwestern Weddell Sea during austral summer. *Polar Biology* 21:251-261.
- Parker, B. C., Heiskell, L. E., Thompson, W. J. & Zeller, E. J. 1978. Non-biogenic fixed nitrogen in Antarctica and some ecological implications. *Nature* 271:651-652.
- Pickard, G. L. & Emery, W. J. 1990. *Descriptive Physical Oceanography: An Introduction*. Library of congress cataloguing in publication data. London. pp. 320.
- Poulin, M. 1990. Family Naviculaceae: Arctic species. En: Medlin, L. K. & Priddle, J. (Eds.), *Polar Marine Diatoms*. British Antarctic Survey. Natural Environment Research Council, Cambridge. pp. 137-149.
- Prasad, A. K. S. K. & Livingston, R. J. 2005. Fine structure and taxonomy of *Synedropsis karsteteri* sp. nov. (Fragilariaceae, Bacillariophyta), a bloom-forming, brackish-water, planktonic, araphid diatom from Perdido Bay, northeastern Gulf of Mexico. *Diatom Research* 20:145-162.
- Priddle, J. 1990. The Antarctic planktonic ecosystem. En: Medlin, L. K. & Priddle, J. (Eds.), *Polar Marine Diatoms*. British Antarctic Survey. Natural Environment Research Council, Cambridge. pp. 181-196.
- Priddle, J., Heywood, R. B. & Theriot, E. 1986. Some environmental factors influencing phytoplankton in the Southern Ocean around South Georgia. *Polar Biology* 5:65-79.
- Priddle, J., Smetacek, V. & Bathmann, U. 1992. Antarctic marine primary production, biogeochemical carbon cycles and climatic change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 338:289-297.
- Priddle, J., Brandini, F., Lipski, M., & Thorley, M. R. 1994. Pattern and variability of phytoplankton biomass in the Antarctic Peninsula region: an assessment of the BIOMASS cruises. En: El-Sayed, S. Z. (Eds.), *Southern Ocean ecology: the BIOMASS perspective*. Cambridge University Press. New York. pp. 49-61.

- Pritchard, H. D., Ligtenberg, S. R. M., Fricker, H. A., Vaughan, D. G., van den Broeke, M. R. & Padman, L. 2012. Antarctic ice-sheet loss driven by basal melting of ice shelves. *Nature* 484:502-505.
- Probyn, T. A. & Painting, S. J. 1985. Nitrogen uptake by size-fractionated phytoplankton populations in Antarctic surface waters. *Limnology and Oceanography* 30:1327-1332.
- Prygiel, J. & Coste, M. 2000. Guide Méthodologique pour la mise en oeuvre de l'Indice Biologique Diatomées. Agence de l'Eau, Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, Direction de l'Eau & CEMAGREF, France. pp. 134.
- Raiswell, R. 2011. Iceberg-hosted nanoparticulate Fe in the Southern Ocean: mineralogy, origin, dissolution kinetics and source of bioavailable Fe. *Deep-Sea Research II* 58:1364-1375.
- Raiswell, R., Benning, L. G., Tranter, M. & Tulaczyk, S. 2008. Bioavailable iron in the Southern Ocean: the significance of the iceberg conveyor belt. *Geochemical Transactions* 9. doi:10.1186/1467-4866-9-7.
- Raven, J. H. 1990. Predictions of Mn and Fe use efficiencies of phototrophic growth as a function of light availability for growth and of C assimilation pathway. *New Phytologist* 116:1-18.
- Reay, D. S., Priddle, J., Nedwell, D. B., Whitehouse, M. J., Ellis-Evans, J. C., Deubert, C. & Connelly, D. P. 2001. Regulation by low temperature of phytoplankton growth and nutrient uptake in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 219:51-64.
- Rines, J. E. B. & Hargraves, P. E. 1988. The *Chaetoceros* Ehrenberg (Bacillariophyceae) flora of Narragansett Bay, Rhode Island, U.S.A. *Bibliotheca Phycologica* 79:1-196.
- Robison, B. H., Vernet, M. & Smith Jr., K. L. 2011. Algal communities attached to free-drifting, Antarctic icebergs. *Deep-Sea Research II* 58:1451-1456.
- Rodríguez, J., Tintoré, J., Allen, J. T., Blanco, J. M., Gomis, D., Reul, A., Ruiz, J., Rodríguez, V., Echevarría, F. & Jiménez-Gómez, F. 2001. Mesoscale vertical motion and the size structure of phytoplankton in the ocean. *Nature* 410:360-363.
- Romanov, Y. A., Romanova, N. A. & Romanov, P. 2011. Shape and size of Antarctic icebergs derived from ship observation data. *Antarctic Science* 1-11.
- Romero, O. & Hensen, C. 2002. Oceanographic control of biogenic opal and diatoms in surface sediments of the Southwestern Atlantic. *Marine Geology* 186:263-280.
- Ross, R. M., Quetin, L. B., Baker, K. S., Vernet, M. & Smith, R. C. 2000. Growth limitation in young *Euphausia superba* under field conditions. *Limnology and Oceanography* 45:31-43.
- Rott, H., Rack, W., Nagler, T. & Skvarca, P. 1998. Climatically induced retreat and collapse of northern Larsen Ice Shelf, Antarctic Peninsula. *Annals of Glaciology* 27:86-92.
- Round, F. E., Crawford, R. M. & Mann, D. G. 1990. The diatoms, biology and morphology of the genera. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 747.
- Sabbe, K. & Vyverman, W. 1995. Taxonomy, morphology and ecology of some widespread representatives of the diatom genus *Opephora*. *European Journal of Phycology* 30:235-249.

- Sala, S. E., Guerreiro, J. M. & Coste, M. 2007. Valve morphology of *Amphora chilensis* Hustedt (Bacillariophyceae). *Nova Hedwigia* 85:353-364.
- Sar, E. A., Sunesen, I. & Fernández, P. V. 2007. Marine diatoms from Buenos Aires coastal waters (Argentina). II. Thalassionemataceae and Raphoneidaceae. *Revista Chilena de Historia Natural* 80:63-79.
- Scambos, T. A., Hulbe, C., Fahnestock, M. & Bohlander, J. 2000. The link between climate warming and break-up of ice shelves in the Antarctic Peninsula. *Journal of Glaciology* 46:516-530.
- Scharek, R., van Leeuwe, M. A. & de Baar, H. J. W. 1997. Responses of Southern Ocean phytoplankton to the addition of trace metals. *Deep-Sea Research II* 44:209-227.
- Schloss, I. & Estrada, M. 1994. Phytoplankton composition in the Weddell-Scotia Confluence area during austral spring in relation to hydrography. *Polar Biology* 14:77-90.
- Schodlok, M. P., Hellmer, H. H., Rohardt, G. & Fahrbach, E. 2006. Weddell Sea iceberg drift: Five years of observations. *Journal of Geophysical Research* 111:1-14.
- Schwarz, J. N. & Schodlok, M. P. 2009. Impact of drifting icebergs on surface phytoplankton biomass in the Southern Ocean: Ocean colour remote sensing and *in situ* iceberg tracking. *Deep-Sea Research I* 56:1727-1741.
- Scott, F. J. & Thomas, D. P. 2005. Diatoms. En: Scott, F. J. & Marchant, H. J. (Eds.), *Antarctic marine protists*. Australian Biological Resources Study, Canberra. pp. 13-201.
- Shepherd, A., Wingham, D., Payne, T. & Skvarca, P. 2003. Larsen Ice Shelf has progressively thinned. *Science* 302:856-859.
- Sherlock, R. E., Reisenbichler, K. R., Bush, S. L., Osborn, K. J. & Robison, B. H. 2011. Near-field zooplankton, ice-face biota and proximal hydrography of free-drifting Antarctic icebergs. *Deep-Sea Research II* 58:1457-1468.
- Shuman, F. R. & Lorenzen, C. J. 1975. Quantitative degradation of chlorophyll by a marine herbivore. *Limnology and Oceanography* 20:580-586.
- Siegenthaler, U. & Sarmiento, J. L. 1993. Atmospheric carbon dioxide and the ocean. *Nature* 365:119-125.
- Silva, P. C. & Hasle, G. R. 2006. Taxonomic and nomenclatural history of *Fragilaria* (Bacillariophyceae). *Taxon* 51:200-202.
- Simonsen, R. 1974. The diatom plankton of the Indian Ocean expedition of R V "Meteor" 1964-1965. "Meteor Forschungsergebnisse", Reihe D 19:1-66.
- Skvarca, P., Rack, W., Rott, H. & Ibarzábal y Donángelo, T. 1998. Evidence of recent climatic warming on the Eastern Antarctic Peninsula. *Annals of Glaciology* 27:629-632.
- Smetacek, V., Scharek, R. & Nöthig, E. -M. 1990. Seasonal and regional variation in the pelagial and its relationship to the life history cycle of krill. En: Kerry, K. R. & Hempel, G. (Eds.), *Antarctic ecosystems, ecological change and conservation*. Springer. Berlin. pp. 103-114.
- Smetacek, V., de Baar, H. J. W., Bathmann, U. V., Lochte, K. & Rutgers van der Loeff, M. M. 1997. Ecology and biogeochemistry of the Antarctic Circumpolar Current during austral

spring: a summary of Southern Ocean JGOFS cruise ANT X/6 of R.V. *Polavstern*. Deep-Sea Research II 44:1-21.

- Smetacek, V., Klaas, C., Strass, V. H., Assmy, P., Montresor, M., Cisewski, B., Savoye, N., Webb, A., d'Ovidio, F., Arrieta, J. M., Bathmann, U., Bellerby, R., Berg, G. M., Croot, P., Gonzalez, S., Henjes, J., Herndl, G. J., Hoffmann, L. J., Leach, H., Losch, M., Mills, M. M., Neill, C., Peeken, I., Röttgers, R., Sachs, O., Sauter, E., Schmidt, M. M., Schwarz, J., Terbrüggen, A. & Wolf-Gladrow, D. 2012. Deep carbon export from a Southern Ocean iron-fertilized diatom bloom. *Nature* 487:313-319.
- 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* 227:163-166.
- Smith Jr., K. L. 2011. Free-drifting icebergs in the Southern Ocean: An overview. *Deep-Sea Research II* 58:1277-1284.
- Smith Jr., K. L., Robison, B. H., Helly, J. J., Kaufmann, R. S., Ruhl, H. A., Shaw, T. J., Twining, B. S. & Vernet, M. 2007. Free-drifting icebergs: hot spots of chemical and biological enrichment in the Weddell Sea. *Science* 317:478-482.
- Smith Jr., K. L., Sherman, A. D., Shaw, T. J., Murray, A. E., Vernet, M. & Cefarelli, A. O. 2011. Carbon export associated with free-drifting icebergs in the Southern Ocean. *Deep-Sea Research II* 58:1485-1496.
- Socal, G., Nöthig, E. M., Bianchi, F., Boldrin, A., Mathot, S. & Rabitti, S. 1997. Phytoplankton and particulate matter at the Weddell/Scotia Confluence (47°W) in summer 1989, as a final step of a temporal succession (EPOS project). *Polar Biology* 18:1-9.
- Sokal, R. R. & Michener, C. D. 1958. A Statistical Methods for Evaluating Systematic Relationships. *University of Kansas Science Bulletin* 38:1409-1438.
- Sournia, A., Chrétiennot-Dinet, M-J. & Ricard, M. 1991. Marine Phytoplankton: How many species in the World? *Journal of Plankton Research* 13:1093-1099.
- Spindler, M. 1994. Notes on the biology of sea ice in the Arctic and Antarctic. *Polar Biology* 14:319-324.
- Stephenson, G. R., Sprintall, J., Gille, S. T., Vernet, M., Helly, J. J. & Kaufmann, R. S. 2011. Subsurface melting of a free-floating Antarctic iceberg. *Deep-Sea Research II* 58: 1336-1345.
- Sunesen, I., Hernández-Becerril, D. U. & Sar, E. A. 2008. Marine diatoms from Buenos Aires coastal waters (Argentina). V. Species of the genus *Chaetoceros*. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43:303-326.
- Taylor, M. H., Losch, M. & Bracher, A. 2013. On the drivers of phytoplankton blooms in the Antarctic marginal ice zone: A modeling approach. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 118:63-75.
- Takeda, S. 1998. Influence of iron availability on nutrient consumption ratio of diatoms in oceanic waters. *Nature* 393:774-777.
- Takeda, S. & Watanabe, K. 1997. Growth response of Antarctic phytoplankton to iron enrichment. *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology* 10:14-24.

- Thompson, D. W. J. & Solomon, S. 2002. Interpretation of recent southern hemisphere climate change. *Science* 296:895-899.
- Tilzer, M. M., Elbrächter, M., Gieskes, W. W. & Beese, B. 1986. Light-temperature interactions in the control of photosynthesis in Antarctic phytoplankton. *Polar Biology* 5:105-111.
- Timmermans, K. R., van Leeuwe, M. A., de Jong, J. T. M., McKay, R. M. L., Nolting, R. F., Witte, H.J., van Ooyen, J., Swagerman, M. J. W., Kloosterhuis, H. & de Baar, H. J. W. 1998. Iron stress in the Pacific region of the Southern Ocean: evidence from enrichment bioassays. *Marine Ecology Progress Series* 166:27-41.
- Tozzi, S., Schofield, O. & Falkowski, P. 2004. Historical climate change and ocean turbulence as selective agents for two key phytoplankton functional groups. *Marine Ecology Progress Series* 274:123-132.
- Tréguer, P. J. & Jacques, G. 1986. L'Océan Antarctique. *Recherche* 178:746-755.
- Tuji, A. 2009. The transfer of two Japanese *Synedra* species (Bacillariophyceae) to the genus *Ulnaria*. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science. Series B* 35:11-16.
- Utermöhl, H. 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik. *Mitteilungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 9:1-38.
- Valdez, A. J. 1981. *Oceanografía Física*. Servicio de Hidrografía Naval, Armada Argentina. Publicación H. 662. pp. 204.
- van de Vijver, B. & Mataloni, G. 2008. New and interesting species in the genus *Luticola* D.G. Mann (Bacillariophyta) from Deception Island (South Shetland Islands). *Phycologia* 47(5):451-467.
- van Leeuwe, M. A., Scharek, R., de Baar, H. J. W., de Jong, J. T. M. & Goeyens, L. 1997. Iron enrichment experiments in the Southern Ocean: physiological responses of plankton communities. *Deep-Sea Research II* 44:189-207.
- van Leeuwe, M. A., de Baar, H. J. W. & Veldhuis M. J. W. 1998. Pigment distribution in the Pacific region of the Southern Ocean (autumn 1995). *Polar Biology* 19:348-353.
- Vaughan, D. G. & Doake, C. S. M. 1996. Recent atmospheric warming and retreat of ice shelves on the Antarctic Peninsula. *Nature* 379:328-331.
- Vaughan, D. G., Marshall, G. J., Connolley, W. M., King, J. C. & Mulvaney, R. 2001. Devil in the detail. *Science* 293:1777-1779.
- Vernet, M., Sines, K., Chakos, D., Cefarelli, A. O. & Ekern, L. 2011. Impacts on phytoplankton dynamics by free-drifting icebergs in the NW Weddell Sea. *Deep-Sea Research II* 58:1422-1435.
- Villafañe, V. E., Helbling, E. W. & Holm-Hansen, O. 1995. Spatial and temporal variability of phytoplankton biomass and taxonomic composition around Elephant Island, Antarctica, during the summers of 1990-1993. *Marine Biology* 123:677-686.
- von Quillfeldt, C. H. 2001. Identification of some easily confused common diatom species in Arctic spring blooms. *Botanica Marina* 44:375-389.

- Weber, L. H. & El-Sayed, S. Z. 1987. Contributions of the net, nano- and picoplankton to the phytoplankton standing crop and primary productivity in the Southern Ocean. *Journal of Plankton Research* 9:973-994.
- Westerlund, S. & Öhman, P. 1991. Iron in the water column of the Weddell Sea. *Marine Chemistry* 35:199-217.
- Whitaker, T. M. 1977. Sea ice habits of Signy Island (South Orkneys) and their primary productivity. En: Llano, G. A. (Ed.), *Adaptations within Antarctic Ecosystems*. Smithsonian Institution, Washington, D.C. pp. 75-82.
- Williams, D. M. & Round, F. E. 1987. Revision of the genus *Fragilaria*. *Diatom Research* 2:267-288.
- Witkowski, A., Lange-Bertalot, H. & Metzeltin, D. 2000. Diatom flora of marine coasts I. *Iconographia Diatomologica* 7:1-925.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*, fifth edition. Prentice Hall. New Jersey. pp. 944.
- Zwally, H. J., Comiso, J. C., Parkinson, C. L., Cavalieri, D. J. & Gloersen, P. 2002. Variability of Antarctic sea ice 1979-1998. *Journal of Geophysical Research* 107(C5):9-1–9-19.
- Zwally, H. J., Giovinetto, M. B., Li, J., Cornejo, H. G., Beckley, M. A., Brenner, A. C., Saba, J. L. & Yi, D. 2005. Mass changes of the Greenland and Antarctic ice sheets and shelves and contributions to sea-level rise: 1992-2002. *Journal of Glaciology* 51: 509-527.

ANEXOS

Taxa	Área			
	cerca C-18a	lejos C-18a	Iceberg Alley	Sitio de Control
Diatomeas				
<i>Actinocyclus actinochilus</i> (Ehrenberg) Simonsen	+	+	+	+
<i>Actinocyclus curvatulus</i> Janisch	+	+		+
<i>Actinocyclus</i> sp.		+		
<i>Asteromphalus hookeri</i> Ehrenberg	+	+	+	+
<i>Asteromphalus hyalinus</i> Karsten	+	+	+	+
<i>Asteromphalus parvulus</i> Karsten	+	+		+
<i>Biddulphia alternans</i> (Bailey) Van Heurck		+		
<i>Chaetoceros aequatorialis</i> Cleve	+	+	+	+
<i>Chaetoceros atlanticus</i> Cleve	+	+		+
<i>Chaetoceros bulbosus</i> (Ehrenberg) Heiden	+	+	+	+
<i>Chaetoceros concavicornis</i> Mangin	+	+	+	+
<i>Chaetoceros convolutus</i> Castracane	+	+	+	
<i>Chaetoceros criophilus</i> Castracane	+	+	+	+
<i>Chaetoceros curvatus</i> Castracane	+	+	+	+
<i>Chaetoceros dictyota</i> Ehrenberg	+	+	+	+
<i>Chaetoceros flexuosus</i> Mangin	+			
<i>Chaetoceros neglectus</i> Karsten	+	+	+	+
<i>Chaetoceros</i> cf. <i>socialis</i>			+	
<i>Cocconeis</i> sp.		+		
<i>Corethron pennatum</i> (Grunow) Ostfeld	+	+	+	+
<i>Coscinodiscus asteromphalus</i> Ehrenberg	+			
<i>Coscinodiscus oculoides</i> Karsten		+		+
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reimann & Lewin	+			
<i>Dactyliosolen tenuijunctus</i> (Manguin) Hasle	+	+	+	+
<i>Delphineis minutissima</i> (Hustedt) Simonsen	+	+	+	
<i>Eucampia antarctica</i> var. <i>recta</i> (Mangin) Fryxell & Prasad		+		+
<i>Fragilariopsis curta</i> (van Heurck) Hustedt	+	+	+	+
<i>Fragilariopsis cylindrus</i> (Grunow ex Cleve) Frenguelli	+		+	+
<i>Fragilariopsis kerguelensis</i> (O'Meara) Hustedt	+	+	+	+
<i>Fragilariopsis nana</i> (Steemann Nielsen) Paasche	+	+	+	+
<i>Fragilariopsis obliquecostata</i> (van Heurck) Heiden	+	+	+	+
<i>Fragilariopsis pseudonana</i> (Hasle) Hasle	+	+	+	+
<i>Fragilariopsis rhombica</i> (O'Meara) Hustedt	+	+	+	+
<i>Fragilariopsis ritscheri</i> Hustedt	+		+	+
<i>Fragilariopsis separanda</i> Hustedt	+	+		
<i>Fragilariopsis sublinearis</i> (van Heurck) Heiden			+	+
<i>Haslea</i> sp.	+	+	+	+
<i>Leptocylindrus mediterraneus</i> (Peragallo) Hasle	+	+		+
<i>Licmophora gracilis</i> (Ehrenberg) Grunow	+			
<i>Membraneis challengerii</i> (Grunow) Paddock	+	+	+	+
<i>Navicula</i> spp.	+	+	+	+
<i>Nitzschia bicapitata</i> Cleve				+
<i>Nitzschia</i> sp.	+			
<i>Odontella litigiosa</i> (Van Heurck) Hoban		+		
<i>Odontella weissflogii</i> (Grunow) Grunow	+	+	+	
<i>Pinnularia</i> sp.			+	
<i>Plagiogramma</i> sp.		+		
<i>Plagiotropis gaussii</i> (Heiden) Paddock	+	+	+	+
<i>Porosira pseudodenticulata</i> (Hustedt) Jousé			+	+
<i>Proboscia inermis</i> (Castracane) Jordan & Ligowski	+	+	+	+
<i>Proboscia truncata</i> (Karsten) Nöthig & Ligowski	+	+	+	+
<i>Pseudo-nitzschia turgiduloides</i> (Hasle) Hasle	+			
<i>Pseudo-nitzschia</i> spp. (morfo tipo angosto)		+	+	+
<i>Pseudo-nitzschia</i> spp. (morfo tipo ancho)	+	+	+	+
<i>Rhaphoneis amphiceros</i> (Ehrenberg) Ehrenberg		+		
<i>Rhizosolenia</i> sp.	+	+	+	+
<i>Stellarima microtrias</i> (Ehrenberg) Hasle & Sims	+	+	+	+
<i>Synedra</i> sp.				+
<i>Synedropsis recta</i> Hasle, Medlin & Syvertsen	+			
<i>Thalassioneis signyensis</i> Round	+		+	
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Mereschkowsky	+	+		
<i>Thalassiosira gracilis</i> (Karsten) Hustedt var. <i>gracilis</i>	+	+	+	+
<i>Thalassiosira gracilis</i> var. <i>expecta</i> (Van Landingham) Fryxell & Hasle	+	+	+	+
<i>Thalassiosira lentiginosa</i> (Janisch) Fryxell	+	+		
<i>Thalassiosira oliveriana</i> (O'Meara) Makarova & Nikolajev		+	+	
<i>Thalassiosira perpusilla</i> Kozlova	+	+	+	+
<i>Thalassiosira ritscheri</i> (Hustedt) Hasle	+			
<i>Thalassiosira tumida</i> (Janisch) Hasle	+	+		
<i>Thalassiothrix antarctica</i> Schimper ex Karsten	+	+	+	+
cf. <i>Manguinea</i> sp.	+	+		+
Centrales no identificadas	+	+	+	+
Pennales no identificadas	+	+		+

Taxa	Área			
	cerca C-18a	lejos C-18a	Iceberg Alley	Sitio de Control
Fitoflagelados/cocales taxonómicamente no identificados				
Células flageladas o cocales < 7 µm	+	+	+	+
Dinoflagelados				
<i>Alexandrium</i> sp.		+		
<i>Amphidinium hadai</i> Balech	+	+	+	+
<i>Gonyaulax</i> sp.	+			
<i>Gymnodinium</i> spp.	+	+	+	+
<i>Gyrodinium lachryma</i> (Meunier) Kofoid & Swezy	+	+	+	+
<i>Gyrodinium</i> spp.	+	+	+	+
<i>Preperidinium</i> cf. <i>perlatum</i>		+	+	
<i>Prorocentrum</i> sp.			+	
<i>Protoperidinium</i> spp.	+	+		+
Silicoflagelados				
<i>Dictyocha antarctica</i> Lohmann		+		
<i>Dictyocha speculum</i> Ehrenberg	+	+	+	+
Criptofíceas				
Flagelados criptomonadales	+	+	+	+
Prasinofíceas				
<i>Pyramimonas</i> cf. <i>tychotreta</i>	+	+	+	+
<i>Pyramimonas</i> spp.	+	+	+	+
Primnesiofíceas				
<i>Phaeocystis</i> sp. (en colonia)	+	+		
Cianobacterias				
cf. <i>Anabaena</i> sp.		+		+
Total número de taxa en cada área:	72	71	55	58
Total número de taxa de diatomeas en cada área:	60	56	44	47

Anexo 1. Expedición de otoño. Presencia-ausencia de los taxa encontrados en el plancton en las muestras examinadas para cada área de estudio.

Taxa	Área			
	cerca SS 1	lejos SS 1	cerca 43 K	lejos 43 K
Diatomeas				
<i>Actinocyclus actinochilus</i> (Ehrenberg) Simonsen	+	+	+	+
<i>Actinocyclus curvatulus</i> Janisch	+	+	+	+
<i>Actinoptychus senarius</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	+	+		
<i>Amphora</i> sp.	+			
<i>Asteromphalus hookeri</i> Ehrenberg	+	+	+	+
<i>Asteromphalus hyalinus</i> Karsten	+	+	+	+
<i>Azpeitia tabularis</i> (Grunow) Fryxell & Sims	+	+	+	+
<i>Chaetoceros aequatorialis</i> Cleve	+	+	+	+
<i>Chaetoceros atlanticus</i> Cleve	+	+	+	+
<i>Chaetoceros atlanticus</i> var. <i>neapolitanus</i> (Schroeder) Hustedt	+	+		
<i>Chaetoceros bulbosus</i> (Ehrenberg) Heiden	+		+	+
<i>Chaetoceros castracanei</i> Karsten		+		
<i>Chaetoceros concavicornis</i> Mangin	+			
<i>Chaetoceros convolutus</i> Castracane	+	+	+	+
<i>Chaetoceros criophilus</i> Castracane	+	+	+	+
<i>Chaetoceros curvatus</i> Castracane	+		+	+
<i>Chaetoceros dichæta</i> Ehrenberg	+	+	+	+
<i>Chaetoceros flexuosus</i> Mangin			+	
<i>Chaetoceros neglectus</i> Karsten	+	+	+	+
<i>Chaetoceros pendulus</i> Karsten			+	+
<i>Chaetoceros peruvianus</i> Brightwell	+			
<i>Chaetoceros</i> spp.	+	+	+	+
<i>Cocconeis</i> sp.	+	+	+	
<i>Corethron pennatum</i> (Grunow) Ostenfeld	+	+	+	+
<i>Coscinodiscus asteromphalus</i> Ehrenberg	+	+		
<i>Coscinodiscus concinnus</i> Smith			+	
<i>Dactylosolen antarcticus</i> Castracane	+	+	+	+
<i>Delphineis minutissima</i> (Hustedt) Simonsen	+	+	+	+
<i>Eucampia antarctica</i> var. <i>recta</i> (Mangin) Fryxell & Prasad	+	+	+	+
<i>Fragilariopsis curta</i> (van Heurck) Hustedt	+	+	+	+
<i>Fragilariopsis cylindrus</i> (Grunow ex Cleve) Frenguelli	+	+	+	+
<i>Fragilariopsis kerguelensis</i> (O'Meara) Hustedt	+	+	+	+
<i>Fragilariopsis nana</i> (Steemann Nielsen) Paasche	+	+	+	+
<i>Fragilariopsis obliquecostata</i> (van Heurck) Heiden	+	+	+	+
<i>Fragilariopsis peragalli</i> (Hasle) Cremer			+	
<i>Fragilariopsis pseudonana</i> (Hasle) Hasle	+	+	+	+
<i>Fragilariopsis rhombica</i> (O'Meara) Hustedt	+	+	+	+
<i>Fragilariopsis ritscheri</i> Hustedt	+	+	+	
<i>Fragilariopsis separanda</i> Hustedt	+	+	+	+
<i>Fragilariopsis sublinearis</i> (van Heurck) Heiden	+	+	+	+
<i>Haslea</i> sp.		+	+	+
<i>Haslea</i> cf. <i>crucigeroides</i>	+		+	
<i>Hemidiscus cuneiformis</i> Wallich			+	
<i>Leptocylindrus mediterraneus</i> (Peragallo) Hasle	+	+	+	+
<i>Luticola cohnii</i> (Hilse) Mann			+	
<i>Melosira</i> sp.	+	+		+
<i>Membraneis challengerii</i> (Grunow) Paddock	+	+	+	+
<i>Navicula</i> spp.	+	+	+	+
<i>Nitzschia barbieri</i> Peragallo		+		
<i>Nitzschia bicapitata</i> Cleve	+	+		
<i>Nitzschia braarudii</i> Hasle		+	+	
<i>Nitzschia</i> sp.			+	
<i>Odontella litigiosa</i> (Van Heurck) Hoban	+			
<i>Opephora</i> sp.				+
<i>Pinnularia quadratarea</i> (Schmidt) Cleve		+		
<i>Plagiotropis gaussii</i> (Heiden) Paddock	+	+	+	+
<i>Pleurosigma directum</i> Grunow	+		+	
<i>Pleurosigma</i> sp.	+	+	+	+
<i>Porosira glacialis</i> (Grunow) Jorgensen		+		
<i>Porosira pseudodenticulata</i> (Hustedt) Jousé	+	+	+	+
<i>Proboscia truncata</i> (Karsten) Nöthig & Ligowski	+			+
<i>Psammodictyon panduriforme</i> var. <i>minor</i> (Gregory) Haworth & Kelly		+		
<i>Pseudogomphonema kamtschaticum</i> (Grunow) Medlin		+		
<i>Pseudo-nitzschia turgiduloides</i> (Hasle) Hasle	+		+	
<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.	+	+	+	+
<i>Rhaphoneis amphiceros</i> (Ehrenberg) Ehrenberg		+		
<i>Rhizosolenia</i> sp.	+	+	+	+
<i>Stellarima microtrias</i> (Ehrenberg) Hasle & Sims		+		
<i>Thalassioneis signyensis</i> Round	+			
<i>Thalassionema nitzschiioides</i> (Grunow) Mereschkowsky		+	+	
<i>Thalassiosira dichotomica</i> (Kozlova) Fryxell & Hasle	+			+
<i>Thalassiosira gracilis</i> (Karsten) Hustedt var. <i>gracilis</i>	+	+	+	+
<i>Thalassiosira gracilis</i> var. <i>expecta</i> (Van Landingham) Fryxell & Hasle	+	+	+	+
<i>Thalassiosira gravida</i> Cleve	+	+		
<i>Thalassiosira lentiginosa</i> (Janisch) Fryxell	+	+	+	+
<i>Thalassiosira maculata</i> Fryxell & Johansen	+			+
<i>Thalassiosira oliveriana</i> (O'Meara) Makarova & Nikolajev	+	+	+	
<i>Thalassiosira perpusilla</i> Kozlova		+		
<i>Thalassiosira tumida</i> (Janisch) Hasle	+	+	+	+
<i>Thalassiothrix antarctica</i> Schimper ex Karsten	+	+	+	+
cf. <i>Banquisia belgicae</i>	+		+	+
cf. <i>Manguinea fusiformis</i>	+			
cf. <i>Leptocylindrus</i> sp.		+	+	+
Centrales no identificadas	+	+	+	+
Pennales no identificadas	+	+	+	+

Taxa	Área			
	cerca SS 1	lejos SS 1	cerca 43 K	lejos 43 K
Fitoflagelados/cocales taxonómicamente no identificados				
Células flageladas o cocales < 7 µm	+	+	+	+
Dinoflagelados				
<i>Amphidinium hadai</i> Balech		+	+	+
<i>Amphidinium</i> sp.	+		+	+
<i>Gymnodinium</i> spp.	+	+	+	+
<i>Gyrodinium glaciale</i> Hada	+	+	+	+
<i>Gyrodinium lachryma</i> (Meunier) Kofoed & Swezy				+
<i>Gyrodinium</i> spp.	+		+	+
<i>Prorocentrum</i> sp.	+			+
<i>Protoperidinium defectum</i> (Balech) Balech	+		+	
<i>Protoperidinium</i> cf. <i>applanatum</i>	+			
<i>Protoperidinium</i> cf. <i>bellulum</i>				+
<i>Protoperidinium</i> cf. <i>cruciferum</i>	+			
<i>Protoperidinium</i> spp.	+	+	+	+
Quistes	+		+	+
Silicoflagelados				
<i>Dictyocha antarctica</i> Lohmann	+			
<i>Dictyocha fibula</i> Ehrenberg		+		
<i>Dictyocha speculum</i> Ehrenberg	+	+	+	+
Criptoficeas				
Flagelados criptomonadales	+	+	+	+
Prasinoficeas				
<i>Pyramimonas</i> spp.	+	+	+	+
Euglenoficeas				
cf. <i>Eutreptiella</i> sp.	+			
Euglenoide sp.	+			
Cloroficeas				
<i>Chlamydomonas</i> sp.	+			
Parmales				
<i>Tetraparma pelagica</i> Booth & Marchant		+	+	
<i>Triparma</i> sp.	+	+		
Total número de taxa en cada área:	85	73	73	65
Total número de taxa de diatomeas en cada área:	66	62	60	51

Anexo 2. Expedición de invierno. Presencia-ausencia de los taxa encontrados en el plancton en las muestras examinadas para cada área de estudio.

Anexo 3. Artículos vinculados a esta tesis.

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.

Cefarelli, A. O., Vernet, M. & Ferrario, M. E. 2011. Phytoplankton composition and abundance in relation to free-floating Antarctic icebergs. *Deep-Sea Research II* 58:1436-1450.

Ferrario, M. E., **Cefarelli, A. O.**, Robison, B. & Vernet, M. 2012. *Thalassioneis signyensis* (Bacillariophyceae) from Northwest Weddell Sea icebergs, an emendation of the generic description. *Journal of Phycology* 48:222-230.

Smith Jr., K. L., Sherman, A. D., Shaw, T. J., Murray, A. E., Vernet, M. & **Cefarelli, A. O.** 2011. Carbon export associated with free-drifting icebergs in the Southern Ocean. *Deep-Sea Research II* 58:1485-1496.

Vernet, M., Sines, K., Chakos, D., **Cefarelli, A. O.** & Ekern, L. 2011. Impacts on phytoplankton dynamics by free-drifting icebergs in the NW Weddell Sea. *Deep-Sea Research II* 58:1422-1435.