

Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Biblioteca Digital FCEN-UBA

Ciclo de vida y distribución espacial de Gondogeneia antarctica Chevreux (Crustacea, Amphipoda)

Momo, Fernando Roberto
1995

Tesis Doctoral

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Universidad de Buenos Aires

www.digital.bl.fcen.uba.ar

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Fuente / source:

Biblioteca Digital de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales - Universidad de Buenos Aires

Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Tema de Tesis

Ciclo de Vida y Distribución Espacial de
Gondogeneia antarctica Chevreux
(Crustacea, Amphipoda)

Autor

Fernando Roberto Momo

Directores de Tesis

Jean-Claude Brêthes

Graciela Beatriz Esnal

Lugar de Trabajo

Universidad Nacional de Luján

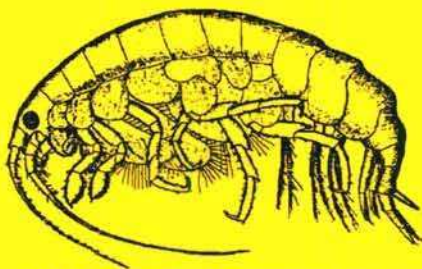


Fig. 46. *Pentapropia antarctica*. — Femele, vue de côté gauche, x 7.

*Tesis presentada para optar al título de
Doctor en Ciencias Biológicas
1995*

1995

52

Hace ya más de seis años que inicié el estudio de la ecología de *Gondogeneia antarctica*, un pequeño organismo, cuya historia de vida terminó por fascinarme a medida que los datos que obtuve me empezaron a revelar de qué manera se las arregla para sobrevivir y prosperar en las costas antárticas.

La elaboración final de esta tesis me fue llevando también a interpretar mis observaciones en un contexto teórico y a comparar el ciclo de vida de "mi" anfípodo con los de otros que medran en ambientes similares y hacen frente a parecidas presiones selectivas.

El resultado de este trabajo se presenta en las próximas páginas, intentando que, además de la información nueva, la tesis sea de utilidad para quienes encaren el estudio del bentos antártico; es así que se incluyen algunas consideraciones generales sobre estos sistemas y los organismos que los habitan.

El panorama que tengo acerca del ciclo de vida, las migraciones locales, la producción secundaria, el crecimiento individual y, en fin, la ecología de este anfípodo, se exponen aquí como una contribución a las ciencias biológicas. La presentación de esta tesis en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires, me emociona y me llena de alegría porque esta es la facultad que me formó como biólogo y le debo mucho de lo que soy como profesional y ser humano.

Muchas veces se interpreta que una tesis de doctorado representa la culminación de un trabajo individual. Nada más alejado de la realidad. Si bien constituye el final de un largo recorrido académico que en gran medida se hace solo, su confección está signada por el intercambio y la interacción con muchas personas.

Aunque existe el riesgo de cometer olvidos, es necesario agradecer a algunas de esas personas que colaboraron en distintas etapas de mi tarea.

A los hombres rana del Instituto Antártico Argentino que realizaron los muestreos a costa de un gran riesgo personal: Santiago de la Vega, Daniel Gaona, Guillermo Mércuri, Pablo Ljumberg. A quien me enseñara algunos elementos de la sistemática de los anfípodos: Guillermo Díaz. También a la Dra. Gloria Alonso, del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" que identificó material de Jubany. A todo el equipo de ecología costera del IAA, especialmente a Silvina Fernández Giuliano, Irene Schloss y Liliana Quartino.

Un agradecimiento especial a quien me sugiriera el tema de trabajo y de quien he aprendido mucho de lo que sé de los ambientes antárticos: el Dr. Gustavo Adolfo Ferreyra.

Gracias también a Demetrio Boltovskoy y a Juan López Gappa por sus correcciones previas al manuscrito ya que lo mejoraron sustancialmente y me obligaron a pensar muchas cosas con mayor profundidad.

También a Eugenia Bogazzi, por su trabajo infatigable en el procesamiento de las muestras de Jubany.

Por supuesto, tengo que destacar a mi jefe y mis compañeros de trabajo de la Universidad Nacional de Luján, con quienes comparto desde hace más de diez años las alegrías y sinsabores que supone trabajar en investigación en una universidad argentina, y con quienes he discutido mis datos y conclusiones, aprendiendo siempre de su perspicacia.

A mi director, Jean Claude Brêthes, quien, a pesar de la distancia, pudo corregir mi plan y orientar mi trabajo en sus diferentes etapas.

Y, muy especialmente, a mi codirectora y consejera de estudios, la Dra. Graciela Esnal, quien me apoyó cotidianamente, me orientó y animó, solucionó sin excepción todos los problemas que le planteé y, por sobre todo, me brindó su calidad humana extraordinaria, sólo comparable a su calidad profesional.

A mis dos familias, la que me formó y la que formé.

Entonces a mis padres y a mi hermana.

A mi mujer y a mis hijos.

"Éste será el conocimiento pleno, la intuición de lo singular."

Umberto Eco. "El Nombre de la Rosa".

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

Los sistemas antárticos tienen un especial encanto para el biólogo. La pregunta que surge inmediatamente para quien ve este ambiente por primera vez es: **¿existen organismos que vivan en estas condiciones?**. Como dice Arnaud (1977) no sólo existen sino que son muy numerosos y variados. Investigar su dinámica y los mecanismos que les permiten sobrevivir y prosperar es un interesante objetivo científico.

En la Antártida, los sistemas marinos y, en particular, el bentos costero, están sometidos a grandes perturbaciones y estrés y a severas limitaciones energéticas.

Dunbar (1968) sugiere que la evolución de los sistemas marinos polares está influenciada por dos procesos selectivos antagónicos: uno que favorece la estabilización de la comunidad y otro que selecciona fenotipos adaptados a las oscilaciones estacionales; el primero da como resultado la proliferación de especies con baja fecundidad específica, ya sea con pequeño tamaño corporal y pocos huevos pequeños y de rápido crecimiento, o con tamaño corporal grande con unos pocos huevos también grandes y de crecimiento lento; el segundo tiene como consecuencia la proliferación de organismos semélparos de ciclo anual, bajas velocidades de crecimiento individual, poblaciones grandes con alta fecundidad específica y un pequeño número de especies. Estas ideas son discutibles y no coinciden totalmente con las de otros autores (por ejemplo Arnaud, op. cit.); además, los dos procesos no son necesariamente excluyentes o antagónicos (White 1977).

a. El bentos de los ambientes polares

Según Huston (1994), los sistemas bentónicos pueden tener una productividad alta y una baja diversidad, especialmente en regiones polares donde reciben materia orgánica de las aguas superficiales altamente productivas. En el mar de Bering se ha comprobado la existencia de una correlación positiva básica entre la biomasa bentónica y la cantidad de materia orgánica que sedimenta desde las aguas someras (Rowe 1971, Grebmeier *et al.* 1988). No obstante, debemos agregar que, dadas sus características, el bentos costero sufre una presión importantísima por acción de las fluctuaciones ambientales. Tomando la granulometría del sedimento como un buen indicador de la intensidad de las perturbaciones sobre el fondo, Huston (1994) observa que cuando las comunidades están poco perturbadas (sedimento fino) hay una correlación negativa entre la diversidad y la biomasa total, mientras que cuando la perturbación es intensa (sedimento grueso) la diversidad y la biomasa se correlacionan positivamente.

La oferta alimentaria para los herbívoros en los ambientes polares es sumamente cambiante y estacional (Richardson y Whitaker 1979) y variable en el espacio; varios autores hablan de una "oligotrofia invernal" con producciones primarias que son del orden de los 50 g de carbono.m⁻².año⁻¹, comparables a las de un desierto terrestre, y una "eutrofia primaveral" con producciones que alcanzan los 300 g de carbono.m⁻².año⁻¹, valores comparables con los de un cultivo de trigo. Esto se ha señalado tanto para el ártico (Rowe 1971) como para el antártico (White 1977, Matsuda *et al.* 1990).

Por otra parte, el avance y retroceso del hielo costero sobre el fondo marino provoca perturbaciones de tipo casi catastrófico (Sagar 1980) constituyendo una suerte de experimento natural de remoción (en el sentido de Connell 1975) con recolonización posterior. La influencia del hielo favorece una variedad de adaptaciones de la flora y la fauna de las regiones polares y determina que el bentos de aguas someras esté restringido a

ambientes resguardados y presente una zonación característica (White 1977). Una respuesta evolutiva posible a condiciones tan extremas es la protección de las larvas, e incluso la aparición del desarrollo directo o el acortamiento extremo de las etapas larvales de vida libre; sin embargo, estos fenómenos limitan la dispersión de la especie y podrían ser en parte responsables del alto grado de endemismo observado en sistemas antárticos. Los animales tienen también otros mecanismos que les permiten hacer frente a estas presiones ambientales: una población puede presentar estabilidad en su abundancia regional aunque sufra extinciones locales si dispone de varios "parches" o manchones con diferente oferta de alimentos o con distinta disponibilidad de refugios y puede escapar de uno a otro cuando las condiciones son adversas; así, la heterogeneidad espacial aumenta la supervivencia de la especie y genera una dinámica más estable que la que tendría lugar en un ambiente homogéneo (Fahrig y Merriam 1985, Taylor 1990, Solé *et al.* 1992).

Otro efecto ambiental importante en las zonas polares es la enorme variación anual de la insolación, reforzada por la presencia del hielo que reduce la penetración de la luz. Tenemos así algas epónticas que viven a una temperatura de $-1.8\text{ }^{\circ}\text{C}$, con el 0.4% de la luz que llega a la cara superior del hielo y en aguas que pueden llegar a tener cinco veces la salinidad del océano (Stevens 1995); sin embargo, en el hielo podemos hallar entre 2000 y 5000 veces más organismos que en la columna de agua subyacente. Además, la cantidad total de hielo marino y costero en la Antártida alcanza a los 19 millones de kilómetros cuadrados hacia fines de septiembre, una superficie equivalente a cinco veces la de Argentina.

Una variante interesante de comunidad bentónica muy productiva en aguas polares someras es la que se asocia a la cara inferior del hielo. En este caso existe una alta producción de algas epónticas (Dunbar 1968, Alexander 1974, Tremblay *et al.* 1989); junto con estas algas encontramos una alta densidad de macroinvertebrados, sobre todo anfípodos gamarideos, que son comidos por peces, focas y aves marinas.

Arnaud (1977) desarrolla una serie de consideraciones acerca de los mecanismos de adaptación de los organismos bentónicos a las condiciones polares en general y antárticas en particular. Las adaptaciones que menciona incluyen tanto a aquellas que son propias de la vida bentónica, tales como la flotabilidad negativa, la resistencia a la presión o las adaptaciones morfológicas al sustrato, como las que son particulares de ambientes polares con una irregular producción de alimentos; estas últimas incluyen modificaciones en los procesos nutritivos (aparición de dietas omnívoras u oportunistas, necrofagia regular o estacional, adaptaciones de los suspensívoros); en los procesos reproductivos (protección de las crías, sincronización de los ciclos vitales con la producción primaria); en los procesos metabólicos (cambios en la fisiología respiratoria, velocidades de crecimiento y requerimientos de calcio y sílice, presencia de anticongelantes). Arnaud señala que el punto crítico que gobierna todos estos procesos de adaptación es el aumento de eficiencia en la conservación y uso de la energía.

El bentos de la Antártida oriental (entre 90 y 160 °E) presenta una extraordinaria concentración de comunidades suspensívoras (Arnaud 1977), con biomásas medias que llegan a más de 1300 g.m⁻². Estos organismos reciben muy poco alimento en invierno y sobreviven en estado vegetativo consumiendo sus reservas. Arnaud (1970) sostiene que muchos invertebrados bentónicos antárticos son potencialmente carroñeros o necrófagos y adoptan esa dieta en invierno; su variedad en la Antártida es mayor que en el ártico. Otros organismos comen "lo que hay", es decir son totalmente oportunistas en su dieta.

Un ejemplo ampliamente citado de algunas de estas adaptaciones es el isópodo gigante *Glyptonotus antarcticus*, con un ciclo reproductivo totalmente acoplado a las fluctuaciones ambientales (White 1977) y una dieta que incluye ofiuroideos, gastrópodos, isópodos, equinoideos, poliquetos, pelecípodos, ectoproctos, picnogónidos, esponjas, crinoideos, braquiópodos, algas y anfipodos (Dearborn 1967).

En resumen, las adaptaciones, entendidas como cambios direccionales en respuesta a factores preexistentes, que encontramos en los poiquiloterms bentónicos antárticos les

permiten hacer frente a temperaturas extremadamente bajas, a la acción mecánica del hielo y a la oligotrofia estacional. Más adelante veremos en qué medida estos factores pueden ser importantes para *Gondogeneia antarctica* y de qué manera los enfrenta.

b. Los anfipodos

Los anfipodos constituyen una de las fracciones más importantes de la biomasa bentónica en casi todas las costas del mundo y en la Antártida en particular (Barnard 1959, Knox y Lowry 1977, Griffiths y Dillinger 1981, Boustfield 1983, Carey 1985, Boudrias y Carey 1988). Son en general organismos dioicos, con fecundación externa, y los embriones son llevados por las hembras en una cámara incubatriz ventral llamada marsupio (Schram 1986, Sainte-Marie 1991).

En las costas antárticas se encuentran alrededor de 600 especies distribuidas en aproximadamente 200 géneros de 40 familias (Klages y Gutt 1990a). Habitan fondos blandos (Gallardo *et al.* 1977, Richardson y Hedgpeth 1977, Nerini y Oliver 1983), rocosos (Sagar 1980, Momo y Ferreyra 1993), macroalgas (Bone 1972); aparecen bien representados en muchas muestras de plancton costero (Nagata 1986) e incluso se los encuentra en el hielo de donde consumen algas epónticas u otros organismos (Whitaker 1977, Momo y Ferreyra 1993, Stevens 1995).

Los anfipodos son importantes en todas las zonas costeras de altas latitudes. En el fondo arenoso del norte del mar de Bering, por ejemplo, encontramos densas matas de tubos de *Ampelisca macrocephala* con hasta 22000 individuos.m⁻² y biomásas que alcanzan los 941 g.m⁻² (Nerini y Oliver 1983); esta es la zona de alimentación de la ballena gris de California que migra allí anualmente. Los anfipodos son importantes en las redes tróficas antárticas (Daniels 1982, Agnew y Moore 1986) pues son comidos por pingüinos, peces y aves voladoras y se alimentan tanto de algas como de animales o detritus. En el mar Báltico, *Monoporeia affinis*, un anfipodo muy activo con alta tasa de respiración, y *Pontoporeia*

femorata, capaz de regular su consumo de oxígeno según la oferta de alimento, aprovechan el crecimiento explosivo de las diatomeas en primavera para acumular lípidos en su cuerpo hasta más de un 20 % de su peso seco (Hill et al. 1992); los adultos de ambas especies maduran sexualmente en otoño y tienen juveniles que son liberados en marzo y abril (primavera). *Pontoporeia hoyi* en el lago George (New York) se reproduce en invierno y libera los juveniles a principios de la primavera; son presa de coregónidos y salmónidos y pueden alcanzar densidades superiores a los 2500 individuos.m⁻² (Siegfried 1985). Skadsheim (1984) describe los ciclos vitales de *Gammarus oceanicus* y *G. salinus* en los fiordos de Oslo; estos anfipodos habitan la zona intertidal y viven sólo 15 meses sufriendo la influencia del agua dulce y con temperaturas que oscilan entre 1 y 2 °C en invierno y 2 a 17 °C entre marzo y mayo; aquí el principal factor de estrés lo constituyen las variaciones de salinidad (entre 18 y 30 ‰) y el frío pasa a segundo término. *Pseudalibrotus litoralis* habita entre los 5 y los 25 m de profundidad en los fondos arenosos del mar de Beaufort, en la costa de Alaska; tiene un ciclo bianual y aprovecha tanto la columna de agua, como el fondo y el hielo (Boudrias y Carey 1988). En primavera explotan el rápido crecimiento de algas en el hielo realizando un trueque entre el alto costo de alimentarse allí (consumo de energía en la natación, fluctuación de la salinidad, exposición a los depredadores) y el beneficio que otorga el alimento disponible. Su abundancia en el hielo llega a ser de 77 individuos.m⁻².

En la Antártida, la diversidad de los anfipodos y su variedad de adaptaciones es enorme; tenemos así especies como *Waldeckia obesa* que es necrófaga en invierno pero que come diatomeas, otras microalgas bentónicas y detritus planctónico el resto del año; u *Orchomene plebs* y *O. rossi* que habitan el mar de Ross y son necrófagas todo el año en aguas profundas (de más de 100 m), pero en aguas costeras sólo tienen esta alimentación en invierno cuando existe cobertura de hielo (Arnaud 1970). *Eusirus perdentatus*, anfipodo carnívoro costero del mar de Weddell que habita entre los 150 y los 600 m de profundidad, tiene un ciclo de vida semélparo, con nacimiento de los juveniles hacia el final del verano (Klages 1993). *Bovallia gigantea*, probablemente el anfipodo costero más grande,

depredador omnívoro distribuido por toda la costa antártica, fue estudiado entre otros por Bone (1972) quien ha demostrado que la disponibilidad de alimentos tiene una influencia mayor que la temperatura sobre el crecimiento de este animal. Su máximo desarrollo de oocitos y juveniles se produce en verano, se reproducen más de una vez en la vida, las hembras comienzan a hacerlo a los 40 meses de edad y los machos a los 18 meses. *B. gigantea* es depredado por peces (como *Notothenia neglecta*), por isópodos (como el mencionado *Glyptonotus antarcticus*) y, según pudimos observar personalmente, por aves, sobre todo en primavera cuando el oleaje rompe trozos de hielo y los da vuelta exponiendo la fauna asociada a su cara inferior. Klages y Gutt (1990a) que tanto *B. gigantea* como *Eusirus perdentatus* son depredadores que prefieren alimento fresco y nunca o casi nunca detritos; estos autores estudiaron también el comportamiento alimentario de otros anfipodos antárticos (Klages y Gutt 1990b). En Cabo Bird, el anfipodo dominante entre 0 y 15 m de profundidad parece ser *Paramoera walkeri* que libera los juveniles a fines del verano aunque su reproducción se realiza en invierno (Sagar 1980). Esta especie habita fondos rocosos de olivina que tienen asociada una rica flora de diatomeas. La temperatura del agua oscila entre -1.7 y -1.4 °C y, en primavera, los individuos de *P. walkeri* aprovechan el alimento de la cara inferior del hielo y son depredados por focas, peces y pingüinos. Otros ejemplos son *Hippomedon kergeleni*, detritívoro carroñero con reproducción continua (Bregazzi 1972, Thurston 1972); *Parathemisto gaudichaudi*, herbívoro de ciclo anual con rápido crecimiento en el verano (Kane 1963, 1966) y *Cheirimedon femoratus* (Bregazzi 1972, Thurston 1972), con un ciclo de vida típico de dos años o más y un crecimiento que presenta máximos que coinciden con los picos de producción del fitoplancton. En todas estas especies se reconoce que existe un acoplamiento de los patrones reproductivos con las ofertas alimentarias.

Gondogeneia antarctica ocupa en la Antártida un lugar preponderante por su abundancia y por constituir un eslabón esencial entre la producción primaria y los carnívoros superiores tales como los anfipodos *Cheirimedon femoratus* y *Paramoera walkeri* o los peces *Trematomus newnesi* o *Notothenia coriiceps neglecta* (Whitaker 1977). *P. antarctica*

es uno de los herbívoros más abundantes encontrados en las comunidades asociadas al hielo (Whitaker 1977, Richardson y Whitaker 1979, Momo y Ferreyra 1991, Fernández Giuliano *et al.* 1994). Sin embargo no existían hasta el momento estudios completos sobre su dinámica poblacional, su ciclo de vida y su relación con el sustrato y la oferta de alimentos. White (1977) propone un esquema de estrategias reproductivas en invertebrados antárticos adaptados a un ambiente oscilante; en dicho esquema divide las especies en dos grupos. El primero contiene aquellas con un ciclo reproductivo no estacional, liberación de juveniles a lo largo de todo el año y adultos y juveniles independizados de la alta producción del verano. El segundo agrupa las especies con una marcada estacionalidad en su reproducción, que muestran un desarrollo rápido en la estación favorable y que pueden liberar los juveniles en invierno o en verano dependiendo de la dieta de los mismos. Según este autor, la mayoría de los depredadores y carroñeros con dieta adaptable caen en el primero de estos grupos.

Los datos que presentamos en esta tesis muestran que *Gondogeneia antarctica* no parece encajar exactamente en ninguno de estos dos grupos. Nuestra hipótesis (Momo y Ferreyra 1991) es que su estrategia reproductiva y su comportamiento de migración vertical le permiten amortiguar las fluctuaciones del medio aprovechando ofertas de alimento alternativas sin por ello cambiar su dieta fundamentalmente herbívora .

c. Objetivos de esta tesis

* Presentar la primera descripción completa del ciclo anual de *Gondogeneia antarctica* en la bahía Hope (norte de la Península Antártica).

* Describir su dinámica poblacional sobre la base de un muestreo anual y presentar los primeros datos referentes a su patrón de migraciones sobre el fondo.

* Complementar los datos de la bibliografía acerca de la relación de *G. antarctica* con las algas epónticas y discutirlos en el marco de la teoría ecológica de las perturbaciones y sobre la base de la idea de trueques entre riesgos y beneficios.

CAPÍTULO 2

SITIO DE ESTUDIO Y MÉTODOS DE TRABAJO

a. La península Antártica

La Antártida tiene una superficie estimada de unos 14 millones de km² lo cual representa aproximadamente un décimo de todas las tierras emergidas del mundo. El 98 % del área está cubierta de hielo todo el año. Es el lugar en que se dan las temperaturas medias anuales más bajas de la Tierra y también las mínimas absolutas. La Península Antártica (figura 2.1) es el accidente geográfico más importante de la Antártida occidental. Se prolonga más al norte que ninguna otra parte de la Antártida y es la zona más cercana a otro continente, ya que dista solamente 1000 km del extremo sur de América. La cadena montañosa de los Antartandes recorre la península en toda su extensión. Estas montañas son de la misma edad que la cordillera de los Andes, a la cual están vinculadas por un arco insular.

Sobre la península abundan las zonas libres de hielo donde las temperaturas del verano se elevan como consecuencia de la radiación calórica proveniente de las rocas expuestas. Por otra parte, en las regiones cercanas a las costas y azotadas por los vientos, pueden registrarse temperaturas más bajas que las que esperaríamos de acuerdo con la latitud.

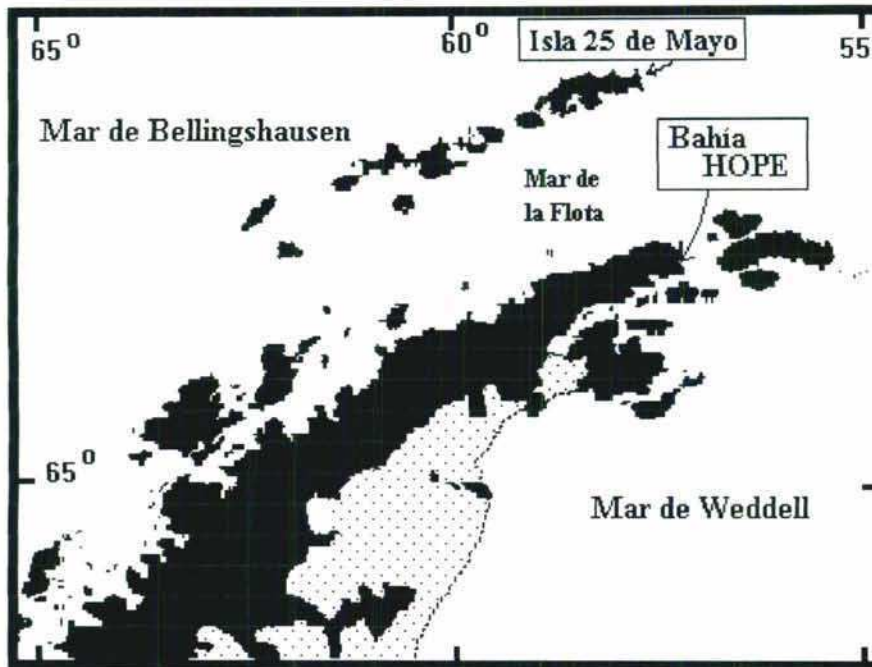


Figura 2.1. Esquema de la península Antártica y ubicación de los sitios de muestreo (Bahía Hope y Caleta Potter en la Isla 25 de Mayo).

b. Lugar y métodos de muestreo

Los muestreos para el estudio de la dinámica poblacional de *Gondogeneia antarctica* se planearon con periodicidad mensual entre marzo de 1987 y febrero de 1988 en la costa de la Base Antártica Esperanza, Bahía Hope, 63° 18' S, 56° 55' W. Las condiciones climáticas no siempre permitieron mantener esta frecuencia como se explica más abajo. En el apéndice I se incluyen mapas en detalle de los lugares de muestreo.

La ubicación de esta bahía la hace especialmente interesante para estudios ecológicos ya que, prácticamente, se encuentra en el extremo de la península constituyéndose en una suerte de punto de transición entre las dos costas (oriental y occidental) y recibiendo influencia de los tres mares que rodean la zona; el mar de Weddell al este, el mar del Scotia al norte y el mar de la Flota (Estrecho de Bransfield) al oeste; así como también del hielo continental.

El área se caracteriza por fuertes vientos ya que está localizada en el borde sur del sistema subpolar de baja presión; la máxima velocidad del viento de la que se tiene registro histórico es de 333 km/hora (Brêthes *et al.* 1994); durante el periodo de estudio la máxima velocidad se observó en enero con 160 km/hora. Estos vientos originan oleajes intensos que tienen fuerte influencia sobre el bentos costero. La amplitud promedio de mareas fue de 2.08 m en las mareas vivas y de 0.36 m en las mareas muertas.

La temperatura media del aire se mantiene bajo cero entre marzo y diciembre, y bajo el punto de fusión del agua de mar entre abril y octubre inclusive. En diciembre y enero la isoterma media que pasa por este punto es la de 0 °C; en junio y agosto la de -10 °C. El mes más frío es junio, con un promedio de -12 °C, pero las mínimas absolutas se registran en julio con -31.8 °C. Las variaciones diarias de temperatura, principalmente por acción de los vientos, pueden ser de hasta 20 °C. La tabla 2.I compara las amplitudes térmicas estacionales de diferentes puntos de la península y sus alrededores. La figura 2.2 muestra las temperaturas del agua en el lugar de muestreo durante la primera parte del período de estudio. En los últimos meses hubo un desperfecto en el sistema de registro y los valores no están disponibles. Durante el periodo de muestreo la temperatura del agua osciló entre -0.9 y -1.9 °C.

Tabla 2.I. *Amplitudes térmicas de varios puntos de la Antártida. Se comparan la temperaturas medias mensuales más bajas y más altas, promedios entre 1980 y 1990.*

ESTACIÓN	Longitud W	Latitud S	Tmínima	Tmáxima
Islas Georgias del Sur	36° 33'	54° 14'	-2	6
Islas Orcadas del Sur	44° 43'	60° 45'	-9	1
Decepción	60° 42'	62° 59'	-8	0
Bahía Esperanza	57° 00'	63° 24'	-13	0
Base Matienzo	60° 06'	64° 58'	-22	-2
Base Belgrano	38° 32'	77° 46'	-34	-6

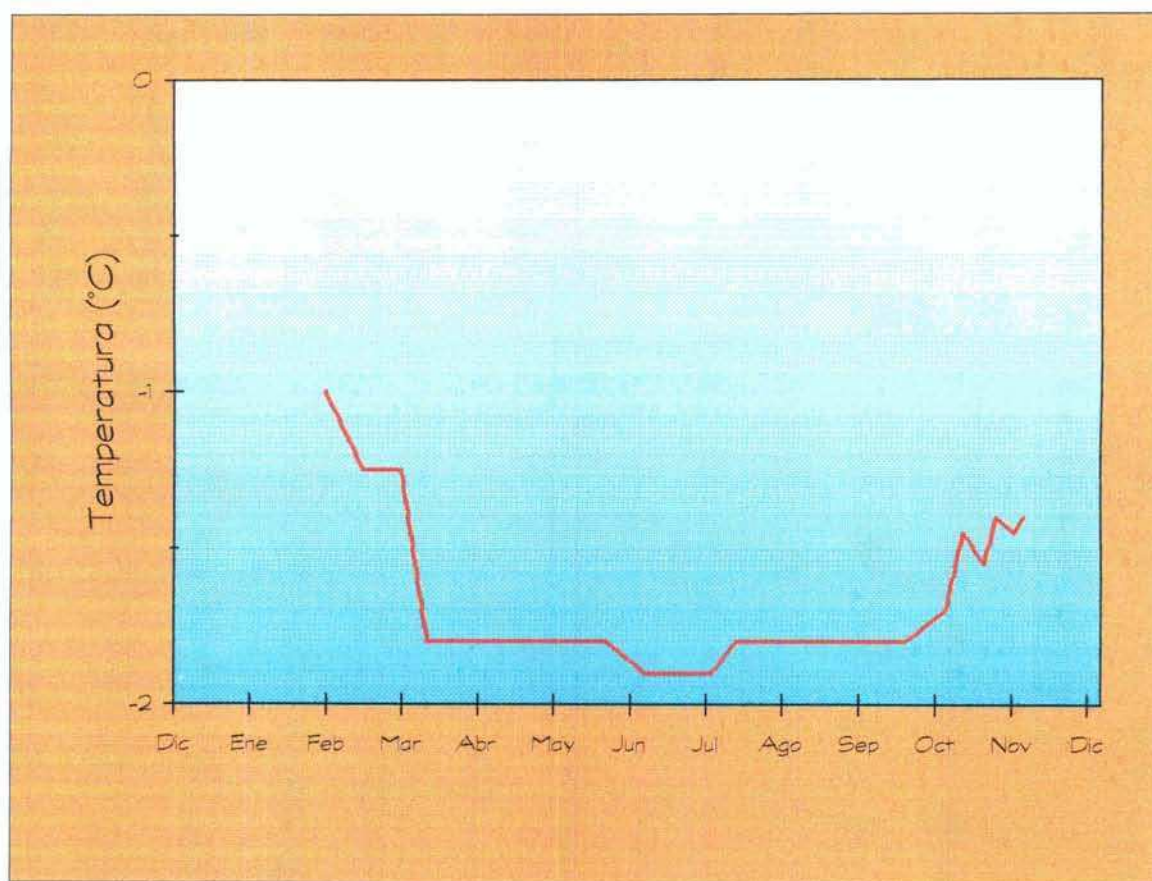


Figura 2.2. Temperaturas del agua en Bahía Hope durante el período de muestreo.

Se eligió una zona de fondos rocosos con algunas acumulaciones locales de sedimentos finos originados en los glaciares circundantes. En estos fondos la diversidad de anfipodos es muy alta y se colocaron trampas a tres profundidades. Las trampas utilizadas (figura 2.3) son de acrílico con medidas efectivas de 0.30 x 0.30 m de fondo y 0.15 m de profundidad. Se rellenaron con rocas obtenidas de la zona en que se colocaron y se dejaron colonizar durante un mes por lo menos. Este tiempo de colonización se determinó en ensayos previos mediante comparación con trampas de luz y dragados, tomando como criterio de optimización que el número de anfipodos presentes se estabilizara (variación quincenal menor del 10 %) y que no hubiese un sesgo marcado en la presencia de los diferentes estadios (Guillermo Díaz, comunicación personal).

Las trampas están provistas de una tapa corrediza que permite cerrarlas antes de su extracción ya sea en forma manual, por los buzos, o en forma automática desde el bote.

Para este muestreo se colocaron trampas a 5, 10 y 15 m de profundidad a partir del límite inferior de las bajamares. Inicialmente se instalaron 5 trampas a cada profundidad pero nunca se pudieron recuperar todas ya que el avance del hielo y las malas condiciones meteorológicas produjeron algunas veces la rotura y otras, directamente la pérdida de algunas trampas. Tampoco se pudo mantener estrictamente la periodicidad mensual de las extracciones de trampas (apéndice I). Durante el verano se realizaron también algunos muestreos en el intermareal con la misma metodología. En los meses de agosto, septiembre, octubre y noviembre, los juveniles se alimentan en la cara inferior del pie de hielo. En esos meses se realizó un muestreo por raspaje de esa zona con un marco rectangular unido a una red que los buzos arrastraban a lo largo de unos 15 m capturando los ejemplares. Cabe aclarar que en las trampas se obtenían ejemplares de varias especies de anfípodos y las abundancias de *G. antarctica* pueden ser muy bajas en algunos casos aunque la abundancia total de anfípodos fuese alta. Fueron procesados un total de 1598 ejemplares (196 hembras inmaduras, 307 hembras maduras, 411 machos y 684 juveniles).

Los ejemplares fueron separados manualmente y fijados en agua de mar-formol al 5 % para su posterior tratamiento.

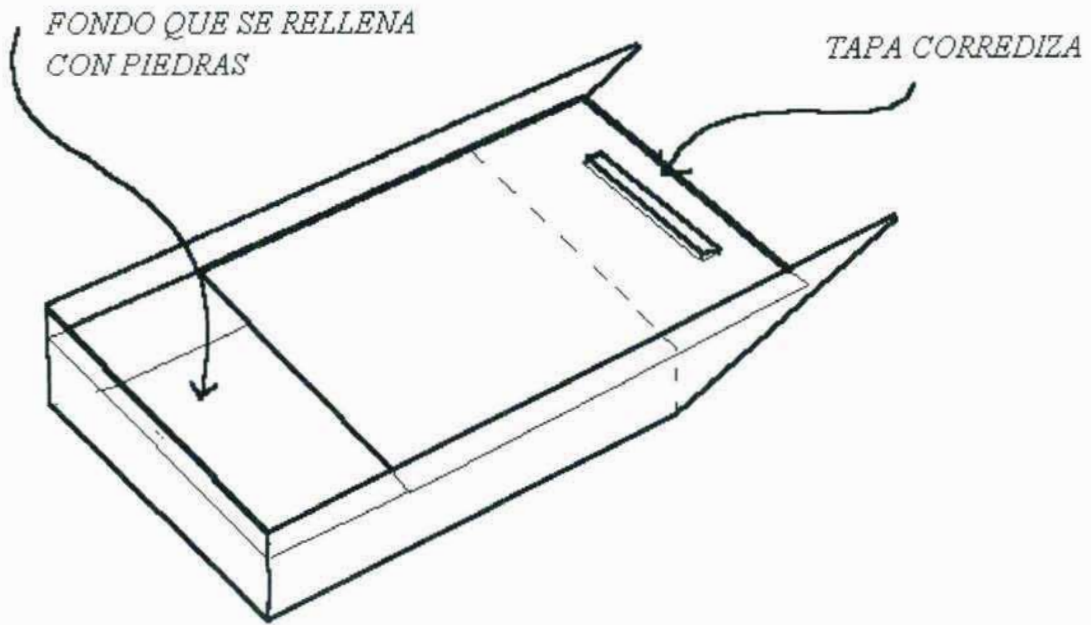


Figura 2.3. Esquema de las trampas utilizadas para el muestreo de anfípodos. Las trampas se rellenaban con piedras del fondo y se dejaban colonizar. Al colocar las del período siguiente se cerraba la tapa y se retiraba manualmente mediante buceo autónomo.

Además de este muestreo, se realizó otro durante febrero de 1992 en caleta Potter con fines confirmatorios y para poner a prueba varias hipótesis surgidas del trabajo previo.

Caleta Potter (ver apéndice I) es un pequeño fiordo y la zona de muestreo posee fondos rocosos alternados con pequeñas bahías arenosas (Klöser 1994). En el verano recibe aportes importantes de aguas dulces de deshielo y la circulación del agua está predominantemente controlada por el viento. Existen grandes algas laminares sobre el fondo tales como *Himantothallus grandifolius*, *Desmarestia anceps* y *D. menziesii* (Quartino 1994). En este lugar las trampas se colocaron a 5, 10 y 20 m de profundidad y se dejaron colonizar entre 5 y 10 días, tiempo que demostró en el estudio anterior ser suficiente para asegurar un muestreo representativo. Además, en razón de las observaciones previas sobre el ciclo de vida de *G. antarctica* (Momo y Ferreyra 1993), se realizaron muestreos de macroalgas (*Desmarestia sp.*) y los anfípodos encontrados sobre ellas. Estos muestreos eran realizados por los buzos utilizando grandes bolsas de polietileno para envolver los ejemplares

de algas y retirarlos enteros. En laboratorio se separaban los anfípodos y el alga se media y pesaba. Posteriormente se obtenía el peso seco luego de 48 horas en estufa a 60 °C.

c. El hielo

Como es lógico, dadas las características del sitio de estudio, el hielo es uno de los principales factores abióticos que estructuran la comunidad y que determinan la dinámica de las poblaciones del lugar.

En la costa de bahía Hope, como en la mayoría de las costas antárticas, se observa una fuerte interacción entre el hielo continental, el hielo marino y el fondo rocoso. Podríamos decir que el hielo tiene, para los invertebrados bentónicos, una doble función: por un lado es un factor perturbador en tanto que el pie de hielo continental prácticamente arrasa con el fondo destruyendo el hábitat de estos organismos; por otra parte, entre principios de agosto y mediados de noviembre el hielo alberga una enorme oferta de alimento en forma de algas epónticas que pueden ser aprovechadas por los invertebrados herbívoros como veremos más abajo. La figura 2.4 muestra perfiles del pie de hielo representativos de los meses de junio y julio (la época de mayor cobertura), septiembre y noviembre.

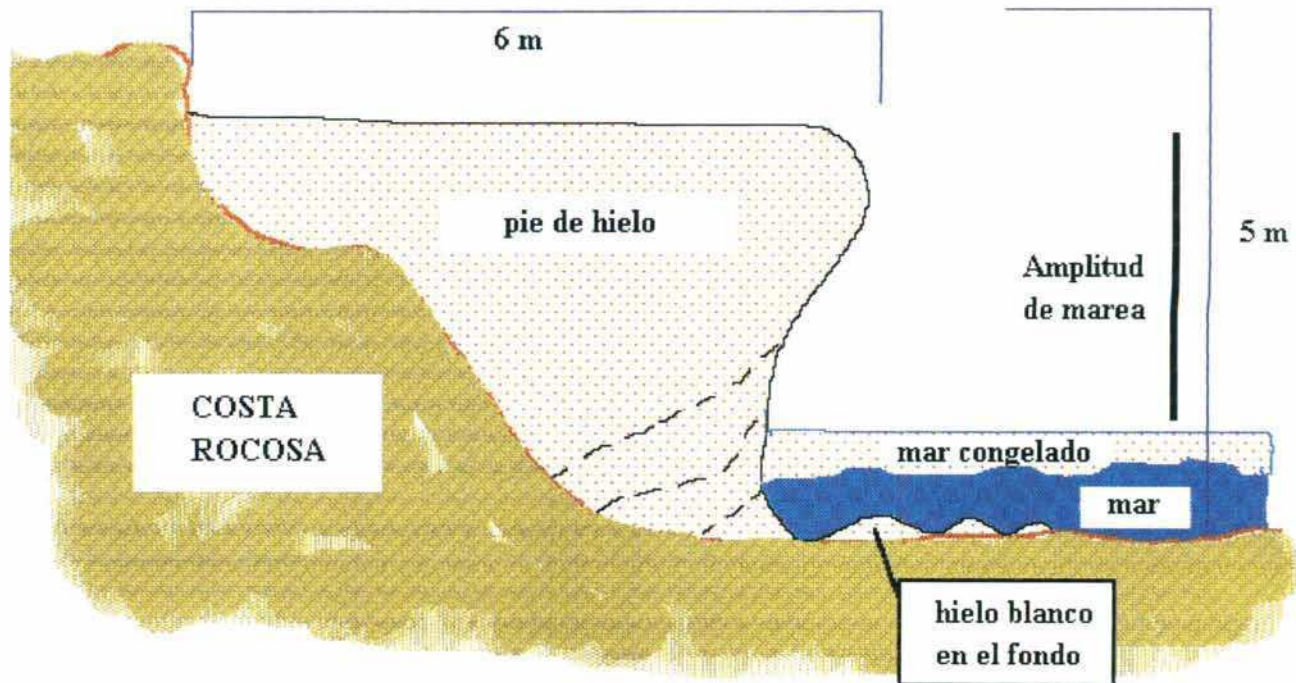


Figura 2.4.a. Perfil de hielo típico de junio-julio. En el invierno no se detecta la presencia de microalgas en el pie de hielo y hay una capa continua de más de 0.60 m de espesor de mar congelado y una capa de hielo sobre el fondo inmediatamente adyacente al pie de hielo costero.

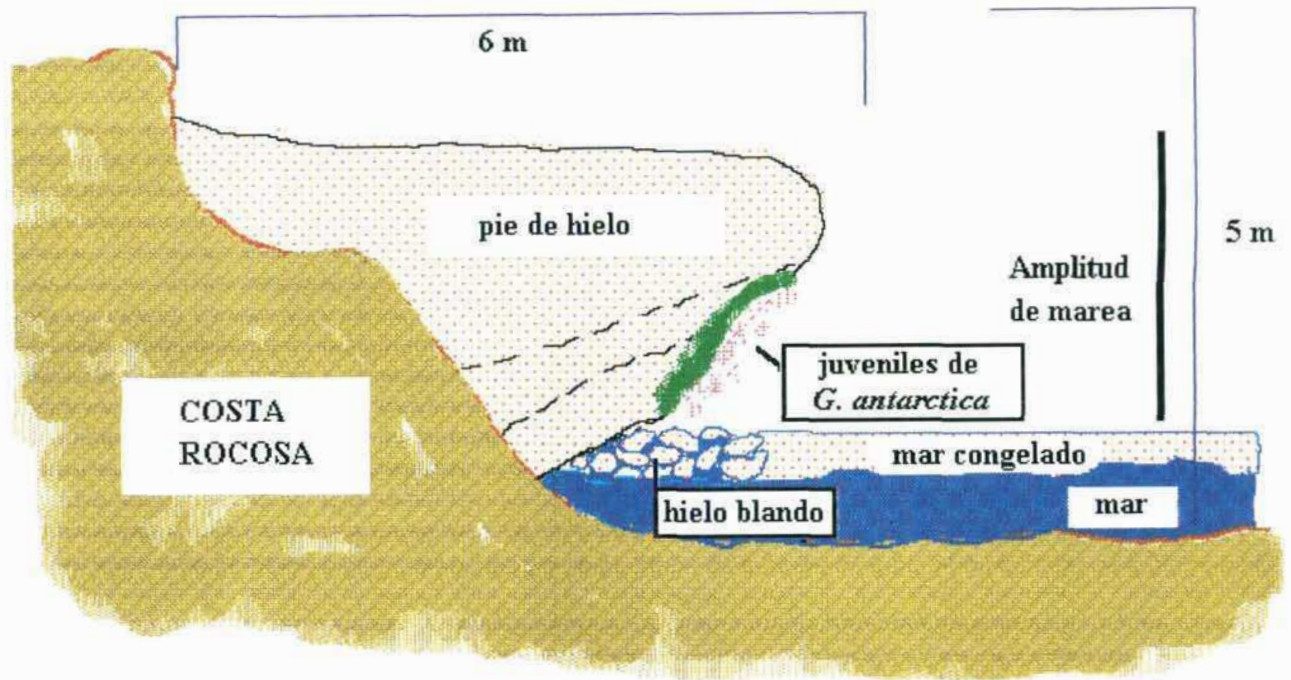


Figura 2.4.b. Perfil de hielo típico del mes de septiembre. En esta época el hielo marino es blando, el pie de hielo continental ha retrocedido y sobre él existe un gran desarrollo (desde agosto) de diatomeas epónticas de las cuales se alimentan los juveniles de *Gondogeneia antarctica* cuando la marea sube. Un fenómeno similar fue observado Richardson y Whitaker (1979) en las islas Orcadas del Sur. El hielo marino cercano a la costa también se fragmenta bastante dejando expuesta una considerable cantidad de algas que se desarrollan en su interior durante el invierno.

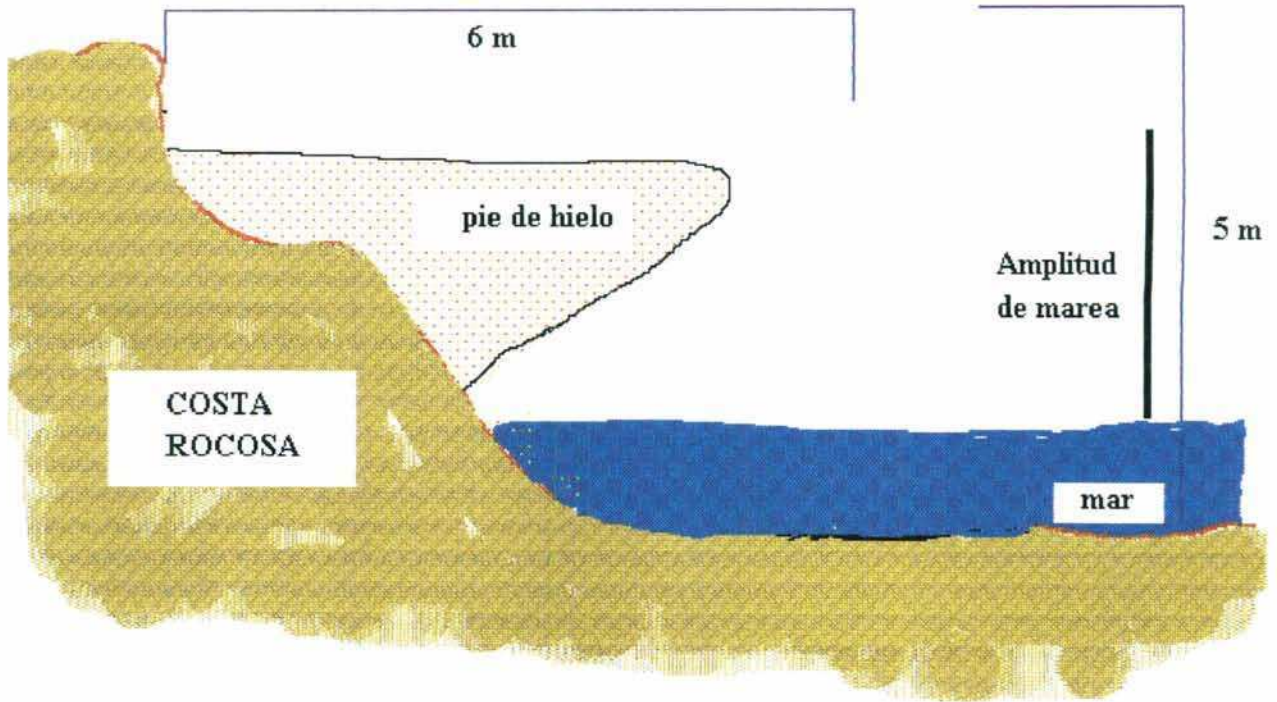


Figura 2.4.c. Perfil de hielo típico de noviembre. El hielo marino ha desaparecido y el retroceso del pie de hielo es muy grande. No se observan microalgas en su superficie.

d. La producción primaria

Los datos sobre biomasa algal me fueron suministrados originalmente por Gustavo Ferreyra, del Instituto Antártico Argentino; más tarde aparecieron en una publicación en la que Ferreyra es coautor (Brêthes *et al.* 1994); la biomasa de algas se midió a partir de la clorofila a usando espectrofotometría con la ecuación de Strickland y Parsons (1984); las suspensiones se filtraron en filtros Whatman GF/F de fibra de vidrio y los pigmentos se extrajeron, previa homogeneización, con acetona al 90 %.

La biomasa de microalgas disponible para la alimentación de *G. antarctica* se localiza básicamente en tres interfases: 1. la interfase agua-fondo; 2. la interfase agua-hielo; 3. la interfase agua-macroalgas. Las muestras de microfitorbentos se hicieron por cuadruplicado y a tres profundidades (2, 5 y 10 m), como no hubo diferencias significativas entre profundidades se utilizan aquí los promedios; las muestras de algas epónticas se obtuvieron a partir del pie de hielo en número de 8 cores por vez usando cilindros metálicos. No se pudieron tomar datos de las algas en la interfase agua-macroalgas, pero citas bibliográficas y de observación en ambientes similares apoyan la idea de que esta tercera oferta predomina durante el invierno. Este tema se discutirá en el capítulo 5.

Los datos de biomasa algal se muestran en la figura 2.5. En la interfase agua-fondo, la biomasa algal tiene un promedio máximo en el mes de marzo de 17 mg de clorofila a/m², descendiendo luego a valores que oscilan alrededor de los 3 mg de clorofila a/m². La biomasa de algas epónticas está disponible entre fines de julio y principios de noviembre, llegando a valores de 9.4 mg de clorofila a/m² en la segunda mitad de agosto.

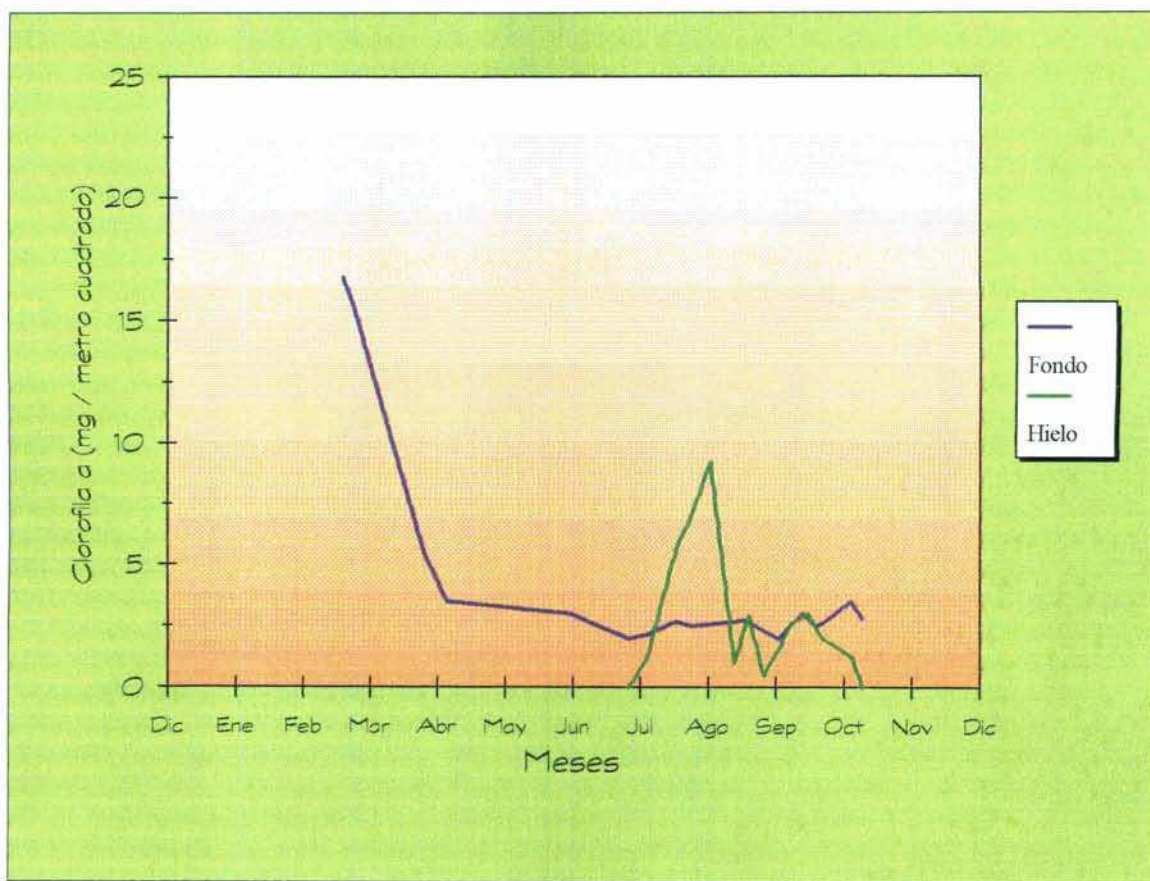


Figura 2.5. La biomasa de algas en las dos interfases principales. Puede observarse que la interfase agua-fondo presenta su pico a principios de marzo, mientras que el pico de algas epónticas se produce en agosto con máximos locales en septiembre y octubre (las marcas en el eje x indican en fin del mes consignado).

e. Métodos de trabajo con Gondogeneia antarctica

Una vez separados los ejemplares de *G. antarctica* se los clasificó por estadios según sus características morfológicas (Richardson y Whitaker 1979, Barnard 1981, Boudrias y Carey Jr. 1988) en juveniles, machos adultos, hembras inmaduras, maduras y ovigeras. La clasificación en estadios se realizó según los siguientes criterios (Sagar 1980, Boudrias y Carey 1988): los anfipodos se consideraron juveniles cuando no son evidentes características sexuales secundarias, machos adultos cuando pueden observarse ventralmente

las papilas genitales masculinas, hembras inmaduras cuando tienen oostegitos pequeños y desprovistos de sedas, hembras maduras que poseen oostegitos totalmente desarrollados y setosos, y hembras ovígeras con huevos o embriones en su cámara incubatriz; en razón de que, por la manipulación de las muestras y su transporte, es común que las hembras ovígeras pierdan sus huevos, las hembras maduras y ovígeras se tratan como un grupo único.

Luego se contaron todos los ejemplares, midiendo en cada uno la longitud de la cabeza, el cuarto pereionito y el primer artejo de la anténula con el fin de explorar posibles relaciones alométricas (apéndice II). Cada ejemplar se secó en estufa a 70 °C hasta peso constante y se obtuvo así su peso seco que se utilizó para los cálculos de producción secundaria (Winberg *et al.* 1971), si bien muchos autores usan longitudes y estiman el peso por regresión, nos pareció más adecuado usar directamente el peso y de esta forma eliminar una fuente de error en la estimación de la producción y el crecimiento. Para determinar los pesos modales se utilizó el método de Petersen que es esencialmente equivalente al método del papel probabilístico pero de más fácil aplicación. Se grafican las diferencias de los logaritmos de frecuencias sucesivas en función de las marcas de clase. Si se supone una distribución polimodal con distribuciones normales alrededor de cada moda se obtiene que:

$$\Delta \ln f = \ln f(x_{i+1}) - \ln f(x_i) = -(1/s_i^2) x_i + m_i / s_i^2$$

donde las x_i son las marcas de clase. De esta forma se pueden determinar las medias de cada clase mediante regresiones lineales.

Sobre la base de la evolución temporal de los tamaños de las cohortes se estimó una curva de crecimiento según un modelo de von Bertalanffy (von Bertalanffy 1984, Klages 1993, Brêthes *et al.* 1994) según se desarrolla en el capítulo 6.

CAPÍTULO 3

ORGANISMO DE ESTUDIO: ASPECTOS TAXONÓMICOS Y ECOLÓGICOS

a. Aspectos taxonómicos

El género *Gondogeneia* fue creado por Barnard en 1972 (Alonso 1986) sobre la base del estudio de algunas especies del género *Pontogeneia* Boeck, 1871.

No obstante, *Gondogeneia antarctica* figura como *Pontogeneia antarctica* en buena parte de la literatura ecológica posterior a aquel año (véanse por ejemplo Richardson 1978, Richardson y Whitaker 1979, Fernández Giuliano *et al.* 1994). Inclusive en el exhaustivo trabajo de Thurston (1972) se consigna al género *Pontogeneia* con 26 especies, subdivididas en 15 cuyo telson está hendido hasta la mitad o más y 11 en las cuales el telson está hendido en un tercio o menos de su longitud total; este trabajo incluye, además de una clave, una útil tabla de caracteres morfológicos para diferenciar las distintas especies.

El género original incluía un gran número de especies de amplia distribución mundial y gran variedad. En trabajos antiguos como el de Stebbing (1906) el género aparece incluido en la familia Pontogeneiidae, pero actualmente, *Gondogeneia* se incluye en la familia Eusiridae.

La diagnosis genérica de Barnard (1972) es la siguiente: *Labio inferior sin lóbulos internos, telson hendido sin espinas largas en el ápice, maxila 2 sin sedas submarginales pero típicamente portando 2-3 sedas mediomarginales alargadas en la cara interna con pequeñas sedas ocasionales entre ellas; flagelo accesorio presente o no, el artículo 3 del*

pedúnculo de la antena 1 usualmente con una protuberancia que indica la fusión del flagelo accesorio; las sedas de la cara interior de la maxila 1 confinadas principalmente hacia el ápice; rostro corto y romo.

Bellan-Santini y Ledoyer (1973) discuten la distinción de cuatro géneros distintos dentro de lo que llaman *Pontogeneia* "sensu lato". En su clasificación el género *Gondogeneia* se define por *la ausencia de lóbulos internos en los labios posteriores, lóbulos internos de la maxila 2 sin fila submarginal de sedas, ausencia de flagelo accesorio en la antena 1, rostro corto y obtuso y 2 o 3 sedas medio-marginales gruesas sobre el lóbulo interno de la maxila 2.*

Gondogeneia antarctica fue descrito originalmente por Chevreux (1906). La figura 3.1 reproduce el dibujo original de este autor en su trabajo acerca de los anfípodos antárticos.

Así, la clasificación completa de nuestro organismo de estudio es la que sigue:

Phylum Arthropoda

Subphylum Mandibulata

Clase Crustacea

Subclase Malacostraca

Serie Eumalacostraca

División Peracarida

Orden Amphipoda

Suborden Gammaridea

Familia Eusiridae

Género *Gondogeneia*

Gondogeneia antarctica

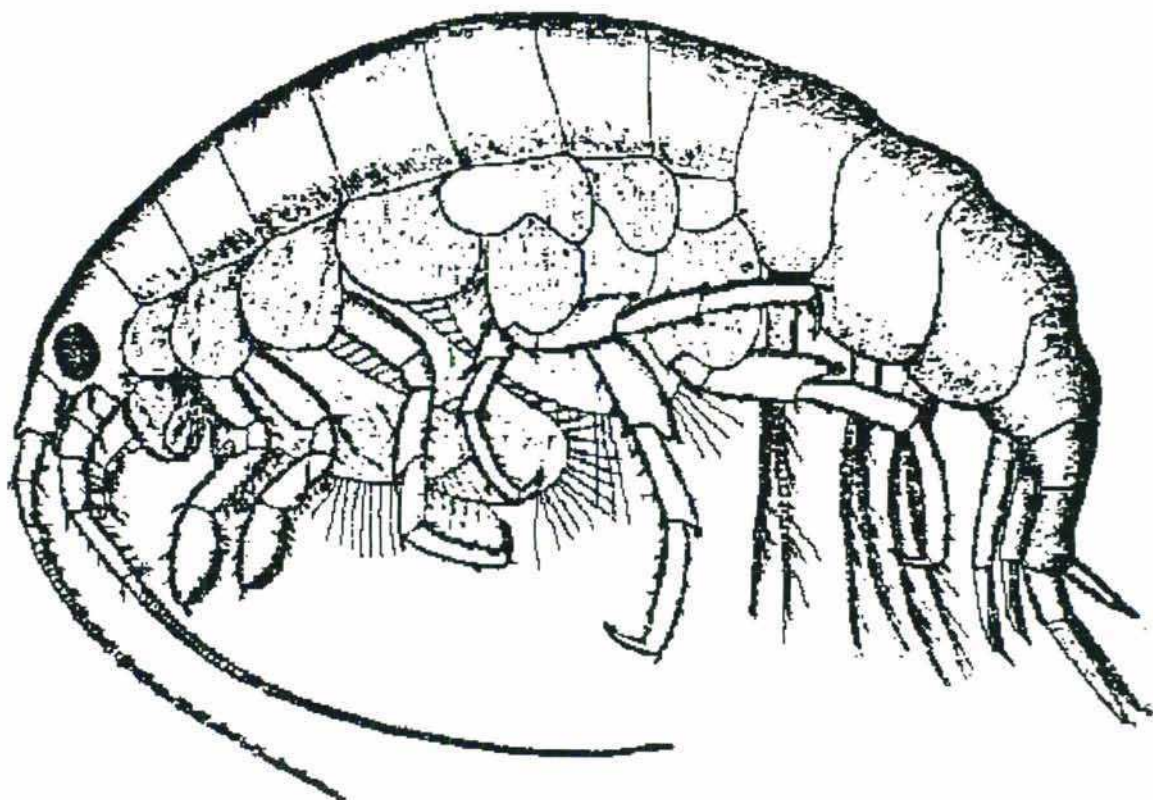


Fig. 40. *Pontogeneia antarctica*. — Femelle, vue du côté gauche, $\times 7$.

Figura 3.1. Reproducción del dibujo original de Chevreux (1906). La figura corresponde a una hembra.

b. Aspectos ecológicos

G. antarctica es uno de los herbívoros más abundantes registrados en varias costas antárticas (Thurston 1972, Whitaker 1977, Jazdzewski *et al.* 1991), y uno de los principales organismos bentónicos en cuanto al aprovechamiento del hielo.

Sin embargo, esta capacidad está bastante extendida entre los anfípodos. Según Boudrias y Carey (1988), en Alaska existen al menos cinco especies que usan el hielo como principal hábitat en primavera; estas son *Pseudalibrotus litoralis*, *Halirages mixtus*, *Lagunogammarus setosus*, *Aphereusa glacialis* y *Weyprechtia pinguis*.

En las comunidades llamadas "de hielo rápido" (Whitaker 1977) en la Antártida, encontramos a *Paramoera walkeri* que come también en la cara inferior del hielo en cuanto tiene diatomeas disponibles y vuelve al fondo en octubre (Sagar 1980). Los juveniles de esta especie tienen fototaxia positiva y ascienden al hielo ni bien eclosionan (Gruzov 1977, Sagar 1980). Sobre este organismo hay varias observaciones interesantes que son comparables a las realizadas sobre *G. antarctica*. El trabajo de Sagar (1980) se localizó en Cabo Bird, a una latitud mayor que bahía Hope y allí se observó que *P. walkeri* es uno de los anfípodos más abundantes entre los 0 y 15 m de profundidad y que, según este autor, se alimenta principalmente de diatomeas que, a partir de agosto, obtiene de la cara inferior del hielo. Su peso y contenido de lípidos aumentaría junto con la microflora de verano (Rakusa-Suszczewski y Dominas 1974) y su máxima tasa de crecimiento coincide con el pico de fitoplancton, lo que sugiere que se alimenta en gran parte a partir de las algas sedimentadas.

Según Richardson y Whitaker (1979), en las islas Orcadas del sur (Signy Island), *P. walkeri* actúa en el hielo como un depredador sobre los juveniles de *G. antarctica*; papel que comparte con *Cherimedon femoratus*. Según estos autores, además de las tres últimas especies mencionadas, en el hielo se puede encontrar al anfípodo detritívoro *Lepidopecreum cingulatum* Barnard. No obstante, sostienen que el anfípodo predominante aquí es *G. antarctica*, que representa el 60 % de los anfípodos en muestras de fondo y es casi

excluyente en el hielo. Según estos autores, *G. antarctica* se alimenta en el hielo exclusivamente de diatomeas como discutiremos más adelante. Un trabajo reciente (Iken 1994) demuestra que, al menos en Caleta Potter, *G. antarctica* utiliza en gran medida a las macroalgas como fuente de alimentación. Este punto tiene singular importancia para entender el ciclo de vida como se explicará en el capítulo 5.

G. antarctica es netamente herbívoro, lo cuál es poco común entre los anfípodos antárticos que son más bien oportunistas o, eventualmente, carnívoros.

Los anfípodos pueden clasificarse según sus hábitos alimentarios en tres grandes grupos ecológicos: detritívoros, carnívoros y herbívoros. Dentro de esos grupos pueden hacerse distinciones más sutiles. Una lista meramente indicativa de algunos de ellos es la que sigue:

DETRITÍVOROS:

Cheirimedon femoratus, *Tryphosella kergeleni*, *Orchromene plebs* (necrófago o carroñero como lo son en general los anfípodos de este género), *Ampelisca richardsoni* (sedimentívoro y detritívoro), *Waldeckia obesa* (necrófago).

CARNÍVOROS:

Bovallia gigantea (un importante depredador de *G. antarctica*), *Epimeria spp.*, *Eusirus spp.*

HERBÍVOROS:

Paramoera walkeri (aunque como vimos puede ser omnívoro), *Gondogeneia antarctica* (aunque Richardson 1978 lo define como un "omnívoro no selectivo").

CAPÍTULO 4 **CICLO DE VIDA**

a. Distribución de pesos a lo largo del año

La distribución de pesos en *G. antarctica* para el mes de marzo es trimodal (figura 4.1); esto es indicativo de que los organismos de esta población se reproducen dos veces por año (Peer *et al.* 1986). Existe un aporte diferencial de los distintos estadios a los grupos modales, como puede verse en la figura 4.2: los machos y juveniles aportan principalmente a la primera moda, mientras que la segunda tiene un número preponderante de machos con algunos juveniles y la tercera está constituida exclusivamente por hembras. La distribución se torna unimodal en invierno (figura 4.3) con una muy baja abundancia total de anfipodos sobre el fondo y siendo los machos el único estadio registrado. Veremos más adelante que este cambio se debe fundamentalmente a que *G. antarctica* abandona durante el invierno la franja de fondo muestreada y se refugia en las macroalgas que están en aguas algo más profundas (más de 20 m). En primavera, con la reproducción postinvernal la distribución de pesos se torna bimodal y se mantiene así hasta el verano (figura 4.4), aunque la segunda moda, más pequeña, fluctúa mucho y desaparece alternadamente en las muestras. Esta bimodalidad indica que la siguiente reproducción tiene lugar entre febrero y marzo, cuando la distribución volvería a ser trimodal.

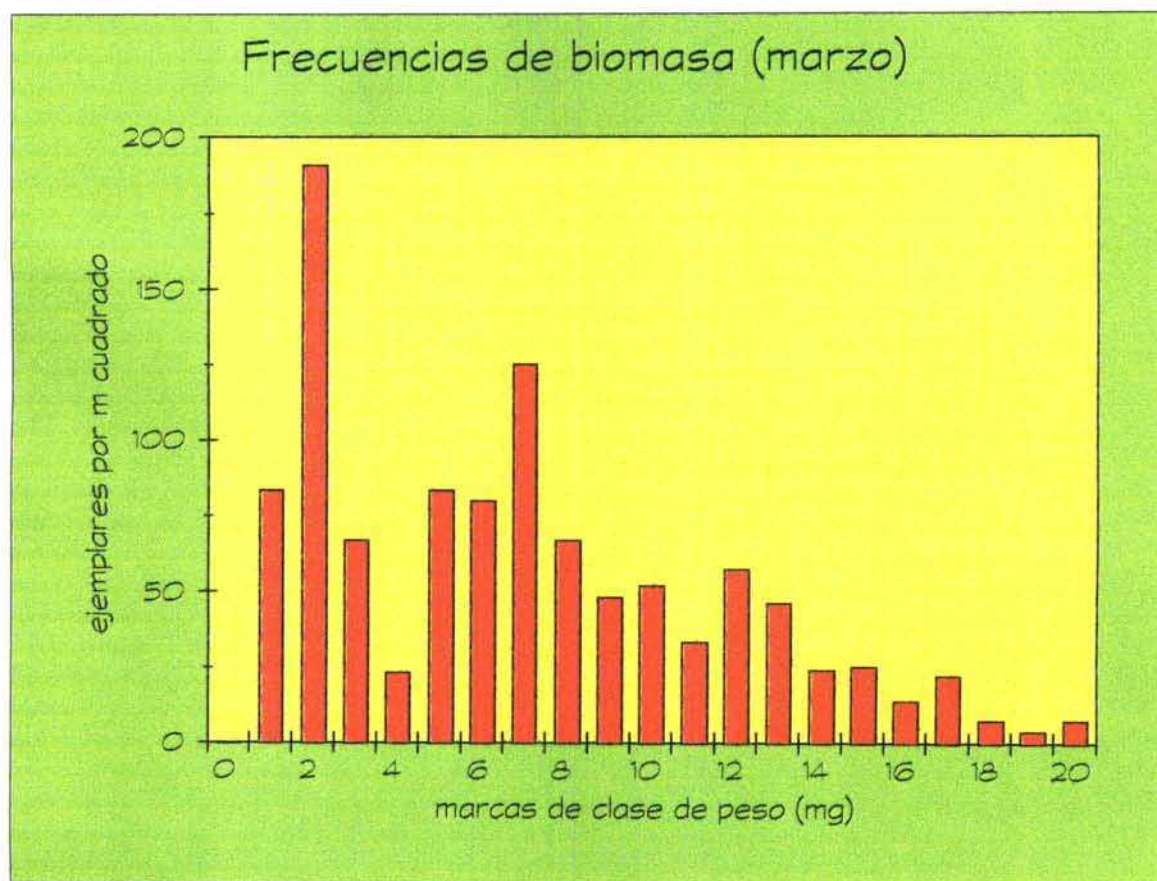


Figura 4.1: Histograma de frecuencias de pesos totales en marzo. Se observan tres modas definidas en 2, 7 y 12 miligramos de peso seco respectivamente.

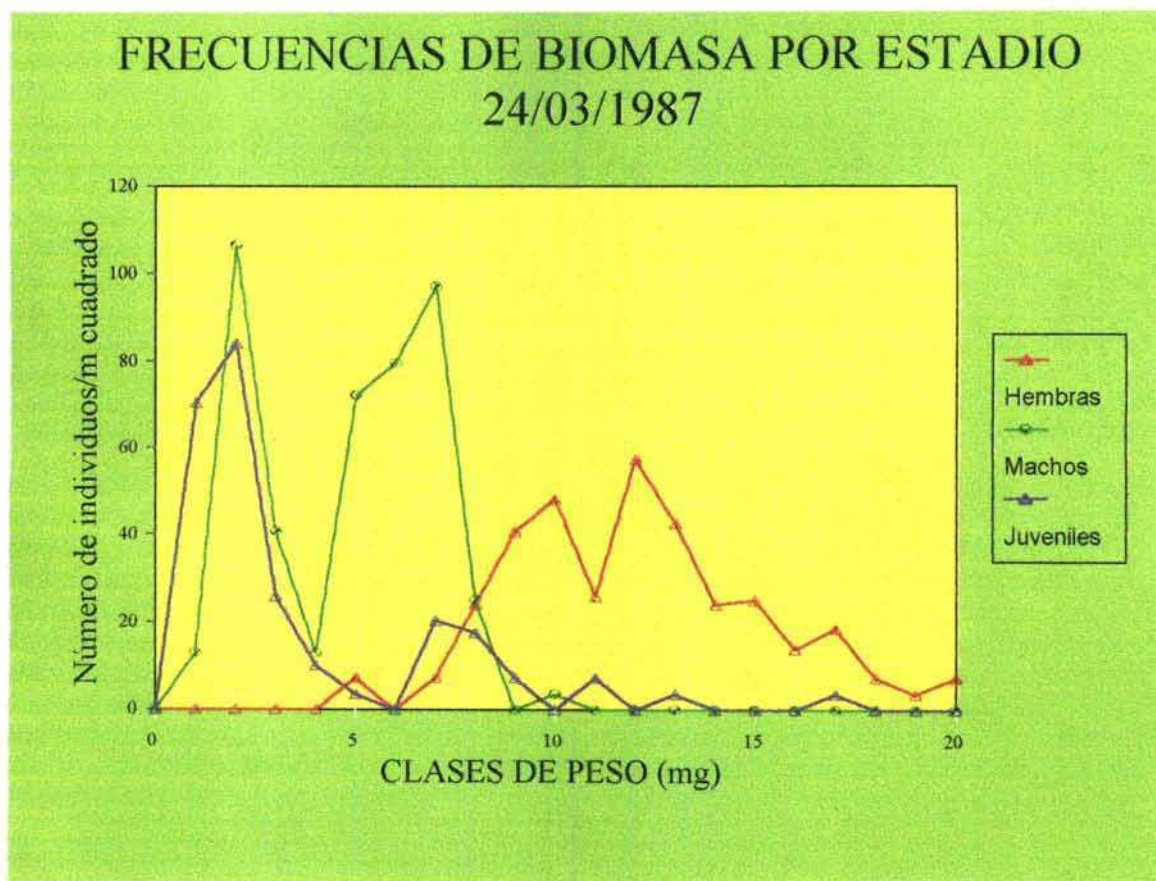


Figura 4.2: Abundancias de hembras, machos y juveniles de diferentes pesos en el mes de marzo. La distribución general es trimodal. Puede observarse que el peso de las hembras es mayor en promedio que el de los machos.

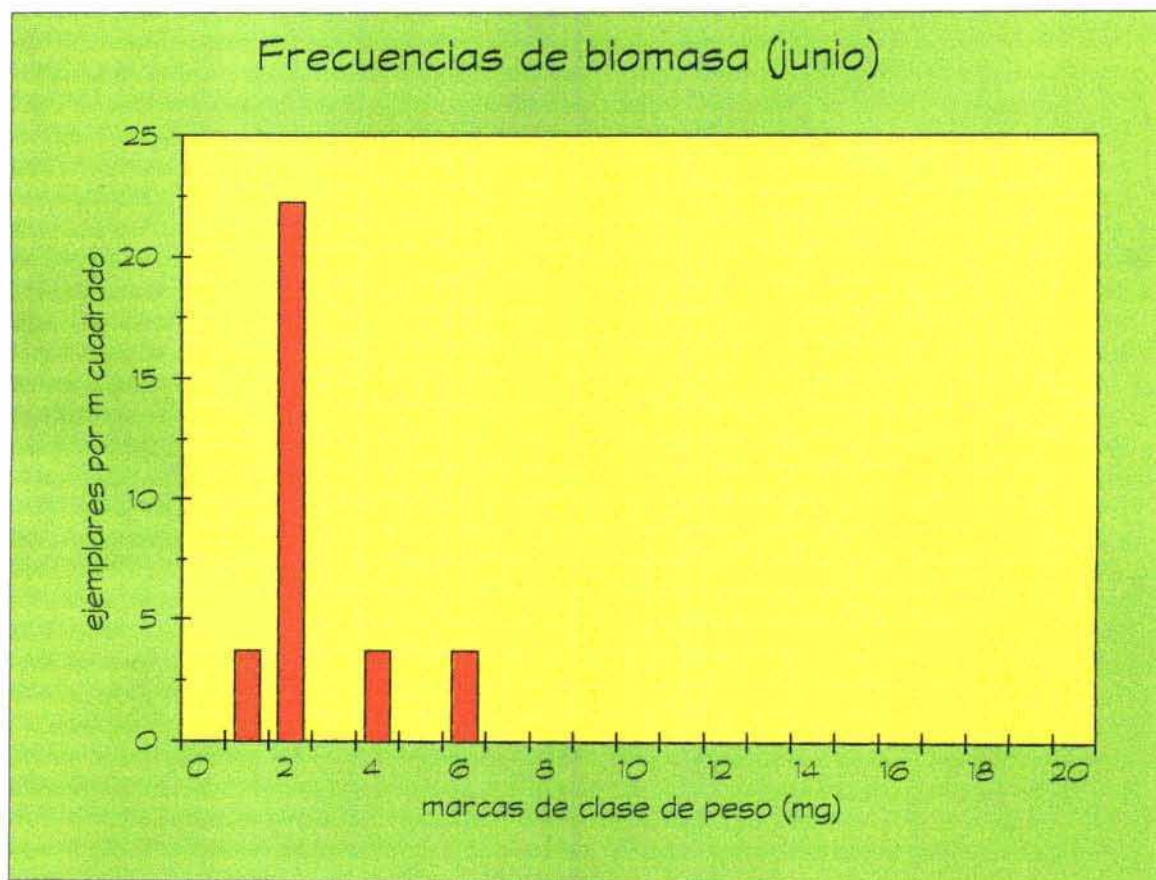


Figura 4.3: Frecuencias por peso en invierno. Nótese la baja abundancia total por metro cuadrado en comparación con los datos de marzo.

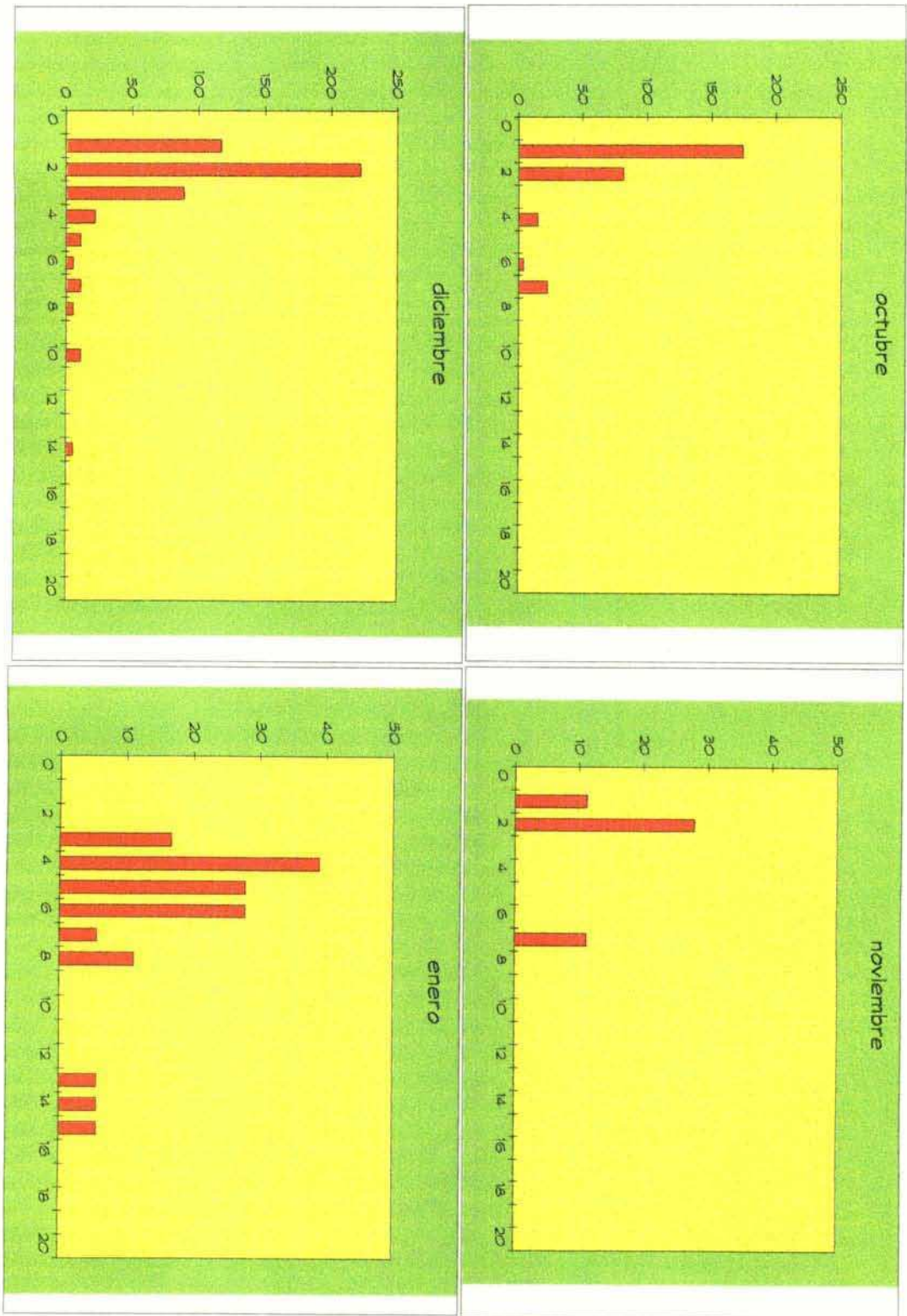


Figura 4.4: Histogramas de frecuencias de peso en los meses de primavera y verano

A partir de estas observaciones se comprende que *G. antarctica* tiene dos episodios reproductivos durante el año, el primero a fines de febrero y el segundo a fines de septiembre. La clase modal más baja del histograma de frecuencias del mes de marzo representa a los juveniles nacidos en febrero, mientras que la más alta está constituida por las hembras ovigeras; es decir que el proceso reproductivo continúa hasta fines de marzo. En invierno se produce una alta mortalidad, como se evidencia por la aparición de una cantidad grande de anfipodos fragmentados o semidescompuestos sobre el fondo, acompañada de una migración masiva hacia las macroalgas que se encuentran a profundidades de unos 20 metros. Este fenómeno se ha observado en otras especies (Bone 1972). Skadsheim (1984) comenta las migraciones invernales hacia aguas profundas de *Gammarus oceanicus* y *G. salinus*. Estas migraciones se relacionan con dos fenómenos: por un lado un descenso en la oferta alimentaria de microalgas en la interfase agua-fondo; por otro el avance del pie de hielo que produce prácticamente una destrucción del hábitat ya que arrastra piedras y va cubriendo y dragando el fondo. En septiembre, después del pico de abundancia de algas epónticas, hay una reproducción muy importante y un enorme número de juveniles aparecen en los meses que siguen sobre la cara inferior del hielo, tanto marino como continental, alimentándose de estas algas (ver figura 2.5.b). En octubre quedan muy pocas hembras, de las clases de peso más bajas, y un gran número de juveniles con densidades mayores que las de marzo. En el mes de diciembre se registran muchas hembras inmaduras, de tamaño similar al de los juveniles, y también machos pequeños. Los juveniles de marzo, habiendo crecido en base al alimento obtenido en las macroalgas, aparecen como machos adultos o hembras juveniles en este mes. Los juveniles de septiembre aparecerán como machos adultos o hembras juveniles en los meses del otoño.

b. Ciclo de vida

Se sabe que la oferta de alimentos tiene una fuerte influencia sobre la reproducción de los anfípodos (Clarke *et al.* 1985, Kevrekidis y Koukouras 1988/89, Skadsheim 1990) y que la mortalidad postreproductiva de las hembras es muy grande. También es conocido el hecho de que uno de los factores desencadenantes de la ovulación y de la reproducción es el estado nutricional de las hembras y especialmente el tenor de lípidos (Skadsheim 1990). Estos hechos combinados con los datos llevan a la conclusión de que, de las hembras inmaduras que aparecen en diciembre, aquellas que llegan a obtener una ingesta suficiente como para alcanzar el tamaño crítico reproductivo, se reproducen en febrero y hasta fines de marzo. En ese mes se observan bastantes hembras maduras pero no ovígeras. Estas hembras emigran a las macroalgas donde completan su ganancia de peso durante el invierno, y son las que se reproducen en septiembre muriendo poco después. La figura 4.5 resume esquemáticamente el ciclo así descrito.

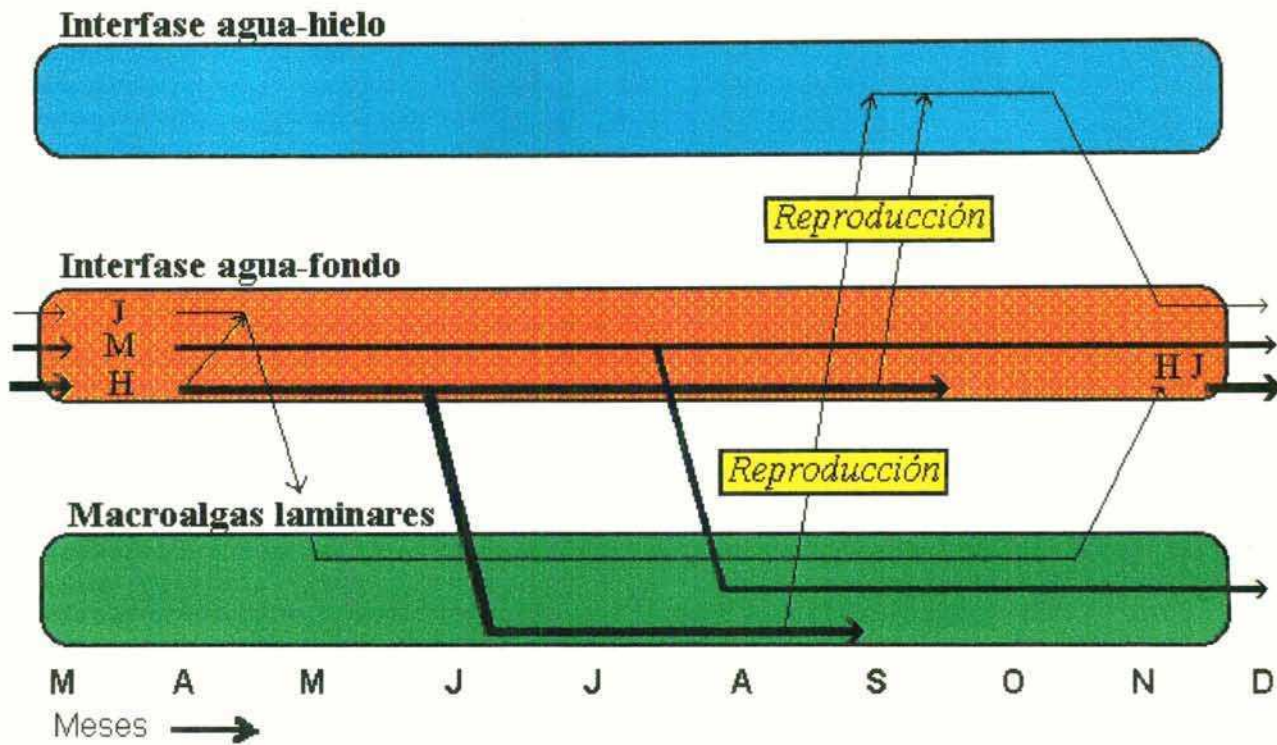


Figura 4.5. Esquema del ciclo de vida de *Gondogeneia antarctica* y su aprovechamiento alternativo de las ofertas de alimento en las diferentes interfaces implicadas. En cada época del año, la población aprovecha una oferta diferente que maximiza el trueque entre beneficios y riesgos. (J = juveniles, M = machos, H = hmebras maduras, HJ = hembras inmaduras).

Richardson y Whitaker (1979) ya señalaban la masiva migración de juveniles hacia el hielo durante la primavera. Este comportamiento, dado por la fototaxia positiva de los juveniles recién liberados, tiene un impacto grande sobre las biomasa de algas epónticas (Schloss *et al.* 1993) y conlleva un alto costo fisiológico, ya que sobre el hielo la temperatura es de alrededor de $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$ y hay importantes variaciones de salinidad que pueden limitar fuertemente la supervivencia (Pollock y Beyers 1981, Kevrekidis y Koukouras 1988/89), y también existe riesgo de depredación a cambio de la oferta de alimento (Boudrias y Carey 1988). *G. antarctica* posee probablemente anticongelantes en la hemolinfa como muchos otros anfipodos (Sagar 1980). Hemos observado una gran cantidad de peces, anfipodos e isópodos carnívoros alimentándose de los juveniles de *G. antarctica*, e incluso aves, que aprovechan los trozos de pack que se dan vuelta. Esto señala que los juveniles que están

sobre el hielo afrontan un verdadero "trueque" entre los beneficios alimentarios que obtienen y los costos y riesgos que corren.

¿Qué similitudes y diferencias encontramos entre el ciclo de vida de *Gondogeneia antarctica* y los ciclos de vida de otros anfípodos sometidos a similares presiones ambientales?

Entre los anfípodos antárticos *Paramoera walkeri* tiene un ciclo vital muy parecido, según los estudios llevados a cabo por Sagar (1980) en cabo Bird, a 77° 13' S, 166° 27' E, es decir, a una latitud mayor que Esperanza. Este anfípodo tiene también dos episodios reproductivos en el año, uno a fines del verano y otro a principios de octubre, y sus hembras también mueren poco después de liberar los juveniles; éstos aprovechan las algas del hielo hasta fines de octubre, presentando su velocidad máxima de crecimiento en diciembre, cuando la abundancia de fitoplancton es mayor, lo cual indicaría que se alimentan de material sedimentado; más tarde los individuos aprovechan la rica microflora que crece sobre las piedras del fondo. La temperatura del agua en esta zona es menor que la de Esperanza ya que no supera nunca los -1.4 °C. *P. walkeri* posee linfa hiperosmótica respecto al agua de mar lo que evita que se congele. Como ya se comentó en el capítulo 1, este anfípodo constituye una importante presa para peces y aves. Aunque estos datos son interesantes, debemos hacer notar que el trabajo de Sagar se basa en un período de muestreo muy corto (diciembre-enero) y los complementa con observaciones propias y de otros autores como Gruzov (1977) quien halló *P. walkeri* en las islas Haswell (isla Zykov, 66° 32' S, 93° E) donde aparece alimentándose en el hielo acompañado de *Orchomene cavimanus*. En el caso que reporta Gruzov, quienes se alimentan en el hielo son principalmente individuos adultos, sobre todo hembras ovigeras, mientras que en el trabajo de Sagar se sostiene que son los juveniles, poseedores de fototaxia positiva, quienes aprovechan las diatomeas epónticas, como pasa con *G. antarctica* en Esperanza. Sagar no menciona la existencia o importancia que puedan tener las macroalgas en la zona de su estudio.

Bovallia gigantea es otro anfipodo antártico cuyo ciclo de vida está bien estudiado (Thurston 1968, 1970, Bone 1972) y se lo menciona como un "depredador omnívoro", aunque Klages y Gutt (1990) señalan que prefiere alimento fresco antes que detritus y que es básicamente carnívoro. Nuestras propias observaciones indican que es un importante depredador de *G. antarctica*, alimentándose tanto de juveniles como de adultos, sobre todo en caleta Potter donde hemos coleccionado ejemplares de tamaño mayor que el reportado por la bibliografía para esta especie (8 cm contra 5.3 cm que da Thurston como máximo tamaño de la especie en las islas Orcadas). *B. gigantea* es muy abundante hasta los 30 m de profundidad y habita sobre el fondo y entre las macroalgas de los géneros *Desmarestia* y *Phyllogigas*. Según Bone, en noviembre y diciembre coloniza zonas donde crece rápidamente el alga *Adenocystis utricularis*. La disponibilidad de alimento gobierna el crecimiento y reproducción de esta especie. Se reproduce a fines del verano y una hembra puede hacerlo varias veces en su vida, estimada en unos 4 años.

Eusirus perdentatus es un anfipodo costero del mar de Wedell, que vive sobre el fondo entre los 150 m y los 600 m de profundidad; es un carnívoro que caza al acecho, probablemente como una forma de economizar energía (Klages y Gutt 1990a), y se alimenta de poliquetos, anfipodos y otros crustáceos. Es semelparo, con liberación de juveniles hacia el final del verano. Su reproducción tiene un desfase considerable respecto a la abundancia de algas, lo cual es lógico por tratarse de un carnívoro; este fenómeno no se da en *G. antarctica* donde la reproducción está sincronizada con los máximos de biomasa algal en las interfases. *E. perdentatus* llega a medir más de 8 cm y los machos son de menor tamaño que las hembras; éstas mueren poco después de liberar los juveniles a los que llevan en el marsupio durante 12 meses.

No hay más estudios relativos a ciclos de vida en anfipodos antárticos, probablemente debido a la dificultad en obtener muestras de cierta periodicidad. En el hemisferio norte, principalmente en el ártico, existen varias especies de cuyos ciclos de vida se asemejan al de *G. antarctica*. La más notoria es *Pseudalibrotus litoralis* que también

aprovecha las ofertas del hielo y alcanza abundancias del orden de 500 ind/m² en el fondo (*G. antarctica* llega a 949). En el capítulo 6 se incluye una tabla comparativa de varias características de poblaciones de anfipodos, de manera que no vale la pena extenderse más aquí.

c. Aspectos termodinámicos del ciclo de vida

La dinámica poblacional y el ciclo de vida de *Gondogeneia antarctica* pueden comprenderse mejor si se enfocan desde el punto de vista termodinámico. Clásicamente, la aproximación termodinámica hace hincapié en los balances de energía de las poblaciones, comunidades o ecosistemas; en este caso trataremos de introducir también el concepto de entropía para obtener un panorama conceptual que, sin dejar de ser simplista, se acerque un poco más a los modernos desarrollos de la física.

Los ecosistemas, las poblaciones y, en general los sistemas biológicos son estructuras disipativas. Esto es, sistemas termodinámicos abiertos, alejados del equilibrio pero que mantienen un estado más o menos estacionario a costa de un intercambio permanente de materia y energía con el exterior (Iacobas 1993, Margalef 1995). Según Prigogine (1967), un sistema de estas características tiene una tendencia natural a minimizar su producción de entropía por unidad de tiempo dS/dt . ¿Cómo lo hace? De acuerdo al teorema de fluctuación-disipación, el sistema alcanza el estado estacionario disipando el exceso de entropía a través de fluctuaciones. Estas fluctuaciones siguen preferentemente los "modos naturales" de oscilación del sistema. En las poblaciones, una forma natural de responder a la disponibilidad de energía del medio, es decir, a la cantidad de energía (en forma de alimento) que fluye a través de la población, es variar la proporción invertida en diferentes actividades (crecimiento, reproducción).

La cantidad de energía que debe invertirse en el crecimiento de una hembra, normalmente es diferente de la que debe invertirse en el crecimiento de un macho; el número

de juveniles producidos por hembra, depende de la cantidad de alimento disponible durante el período de maduración ovárica (Clarke *et al.* 1985). En nuestras muestras el promedio de juveniles fué de 12.4 por individuo ($N = 18$, $\text{min} = 6$, $\text{máx} = 31$). Thurston (1972) encontró un promedio de 49.0 en las islas Orcadas del Sur (Signy Island) mientras que, en el mismo sitio de estudio, Richardson y Whitaker (1979) dan un promedio de 65.4. En varios anfipodos se ha constatado que la proporción de sexos (medida como hembras/machos) es generalmente mayor que 1 (Peer *et al.* 1986, Kevrekidis y Koukouras 1988/89). En nuestro caso, solamente entre mediados de octubre y mediados de noviembre la proporción de sexos es notablemente mayor que 1 mientras que en el resto de los meses es mucho menor. En los momentos en que se observan muchos juveniles recién liberados hay también una cantidad grande de hembras con signos de debilidad extrema (oostegitos degradados, color pálido, bajo peso en relación al tamaño) y esto se correlaciona con la alta mortalidad postreproductiva que ya mencionamos. Todo esto lleva al suponer que los dos sexos tendrán diferentes probabilidades de sobrevivir a nivel individual. El resultado serán variaciones en la proporción de sexos según la energía disponible.

Para modelizar esta situación, consideramos que la población de adultos es un macroestado con dos microestados elementales posibles: macho o hembra. Si no tomáramos el valor energético, la probabilidad de ambos microestados sería igual y valdría $1/2$.

Considerando un pequeño desvío del valor medio (m) podemos estudiar su probabilidad:

$$N_1 = (N / 2) + m$$

$$N_2 = (N / 2) - m$$

o sea que:

$$N_1 - N_2 = 2 m$$

Pero ese desvío depende de la energía del sistema como:

$$\text{ENERGÍA} = - m H (N/2 + m)$$

Si asignamos a los dos microestados elementales energías diferentes (lo que implica probabilidades diferentes) y sabiendo que no hay independencia entre las elecciones individuales (la probabilidad de cada individuo de ser hembra o macho depende de las "elecciones" de los demás) obtenemos que la proporción entre microestados (HEMBRAS/MACHOS = β) depende sólo de la diferencia energética entre ambos: 2ε (equivalente a $2 m$ en la formulación equiprobable). Entonces:

$$\beta = e^{-2 \varepsilon / T}$$

Donde el parámetro T se relaciona con la energía media U del sistema (población) mediante:

$$dS / dU = 1 / T$$

Pero podemos escribir:

$$dS / dU = (dS/dt) / (dU/dt)$$

Aquí, el denominador (derivada de la energía respecto del tiempo) es la producción bruta del sistema; y el numerador (derivada de la entropía respecto del tiempo) es la velocidad de disipación, es decir, una medida de la ineficiencia del sistema, ya que mide su velocidad de producción de entropía.

Cada sistema ecológico tenderá a minimizar el cociente dS / dt ; en qué valor lo consigue depende de restricciones genéticas y fisiológicas y de la disponibilidad energética del medio (su producción). Sistemas inmersos en un ambiente rico (mayor dU/dt) podrán mantener estados estacionarios con valores mayores de disipación.

La energía media $\langle E \rangle$ de una población en función de ε , viene dada por:

$$\langle E \rangle = \varepsilon \{ [\exp(-\varepsilon/T)] - [\exp(\varepsilon/T)] \} / \{ [\exp(-\varepsilon/T)] + [\exp(\varepsilon/T)] \}$$

El modelo se aplicó al estudio de la población de *Gondogeneia antarctica*; parametrizando el costo energético en proporción a las biomásas corporales. Como se ve en la figura 4.6, la proporción de sexos (hembras/machos) responde a la disponibilidad de alimento algal con un desfase de 73 días (2.43 meses). Dado que en el período observado las biomásas de machos y hembras varían, la eficiencia de la población en el uso de la energía no es constante.

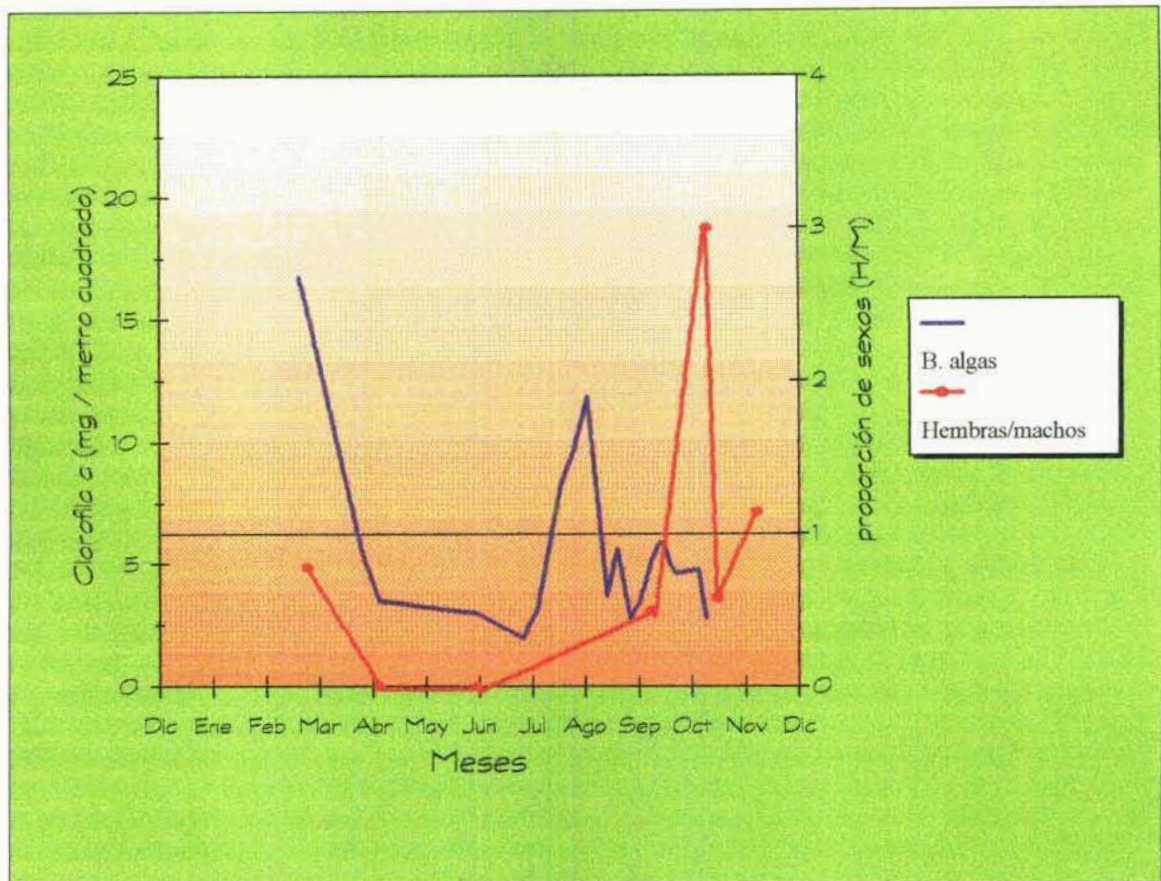


Figura 4.6: Disponibilidad de energía en forma de algas para *G. antarctica* y proporción de sexos a lo largo del año. Puede verse que las mayores proporciones Hembras/Machos se dan en relación a la mayor oferta de algas y que el pico máximo responde con un retraso temporal algo mayor que dos meses.

Calculamos el valor de $1/T$ para el período considerado. Como se ve en la figura 4.7, la máxima ineficiencia poblacional relativa se produce durante el invierno (fines de junio a principios de octubre), cuando el estado nutricional es peor; mientras que en el pico de mayor abundancia de hembras, el cociente entre producción de entropía y consumo energético es aproximadamente 0.5.

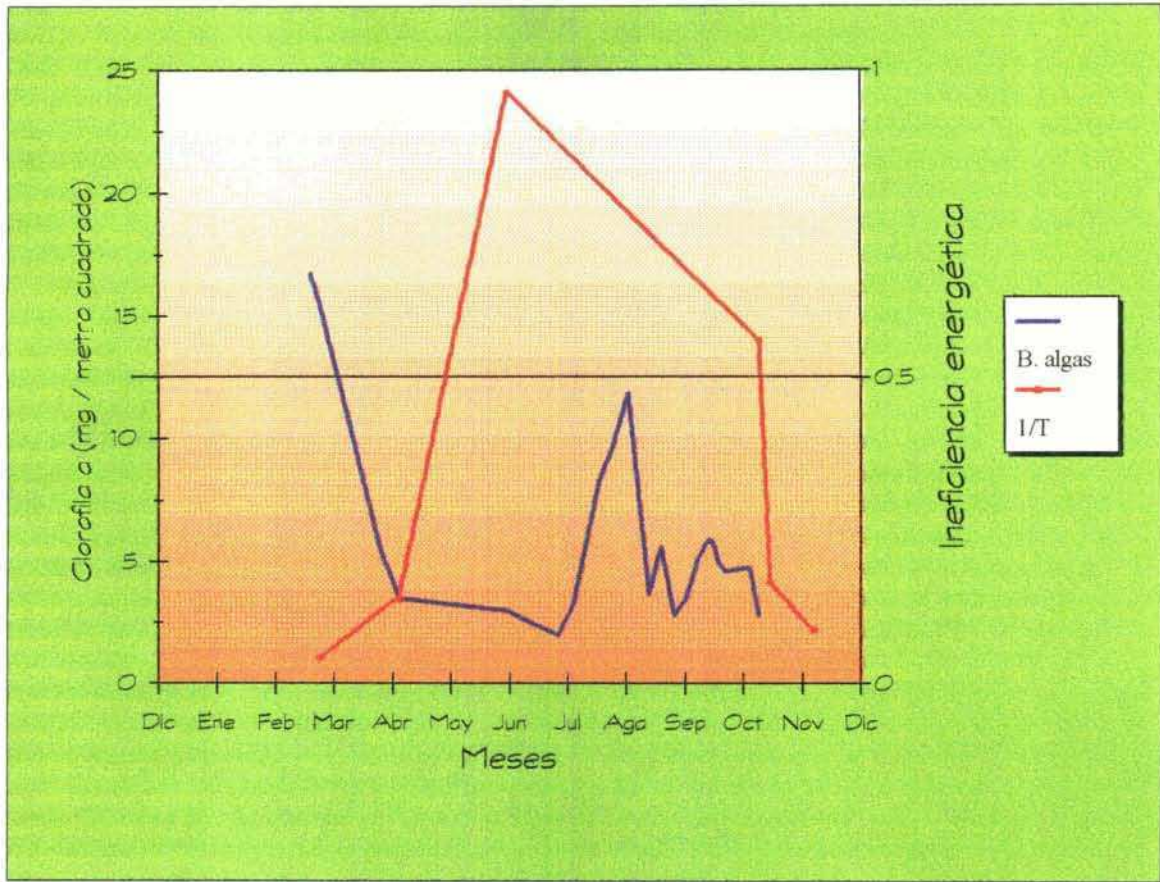


Figura 4.7: Velocidad de producción de entropía en *Gondogeneia antarctica* y biomasa algal a lo largo del tiempo. La mayor disipación de energía (alta ineficiencia) se produce en el invierno (día 200) cuando el estado nutricional de la población es más pobre en promedio.

En las poblaciones, consideradas como macroestados, los microestados elementales son los estadios de diferente edad o tamaño. En ese caso, la entropía de la comunidad viene dada por el conocido índice de Shannon-Wiener pero aplicado a la diversidad de estadios. La fórmula del índice es equivalente a la definición de entropía de Boltzman:

$$H = - \sum p_i \log p_i$$

Por el teorema de fluctuación-disipación sabemos que existe una relación entre las variaciones de la entropía en el tiempo, el flujo de energía en el sistema y una "fuerza" de flujo o propiedad intensiva:

$$dS / dt = X \ dQ / dt$$

es decir que podemos estudiar los cambios en la estructura de edades o de estadios de las poblaciones en relación con la producción bruta (dQ/dt) y obtener así valores para la fuerza de flujo X .

Esta fuerza nos da una medida de la sensibilidad que la población manifiesta con respecto a la energía, es decir que debería estar relacionada con su inestabilidad intrínseca o sensibilidad ante las perturbaciones. La población de *G. antarctica* que estamos estudiando aparece como estresada, con un estado nutricional malo y una alta tasa de disipación de energía. Veremos en el capítulo 7 que, aún así, se mantiene estable merced a sus adaptaciones etológicas.

SIMBOLOS UTILIZADOS EN EL CAPÍTULO:

S = entropía, t = tiempo, N_1 = número de hembras, N_2 = número de machos, $N = N_1 + N_2$,
 m = constante de proporcionalidad, $b = N_1 / N_2$, $e = N_1 - N_2$, $U = Q$ = energía.

CAPÍTULO 5

DINÁMICA POBLACIONAL Y RELACIONES CON EL MEDIO

a. Números y biomasa totales sobre el fondo.

Como ya se ha comentado, las fluctuaciones de biomasa algal en las interfases agua-fondo y agua-hielo son el factor determinante principal para la distribución espacial y los episodios reproductivos de *G. antarctica*; dicha biomasa acompaña a su vez los cambios en las condiciones ambientales, especialmente el avance y retroceso del hielo. La biomasa de microalgas tiene un máximo en la interfase agua-fondo en el mes de marzo (un promedio de 17 mg de clorofila a / m²). Entre fines de julio y fines de octubre, la mayor biomasa microalgal se localiza en la interfase agua-hielo, llegando a un promedio de 9.4 mg de clorofila a / m² a mediados de agosto. En todos los casos, el número total de anfípodos se correlaciona con la biomasa de algas (figura 5.1); los picos de biomasa de algas preceden en el tiempo a los de abundancia de *G. antarctica*, cuyos máximos de abundancia corresponden, en orden decreciente, a marzo, noviembre y septiembre. Durante el avance invernal del hielo (entre mayo y julio) *G. antarctica* prácticamente desaparece del fondo y del hielo y se refugia en las grandes algas (*Desmarestia* spp., *Himantothallus grandifolius*) a mayor profundidad como comentamos en el capítulo anterior.

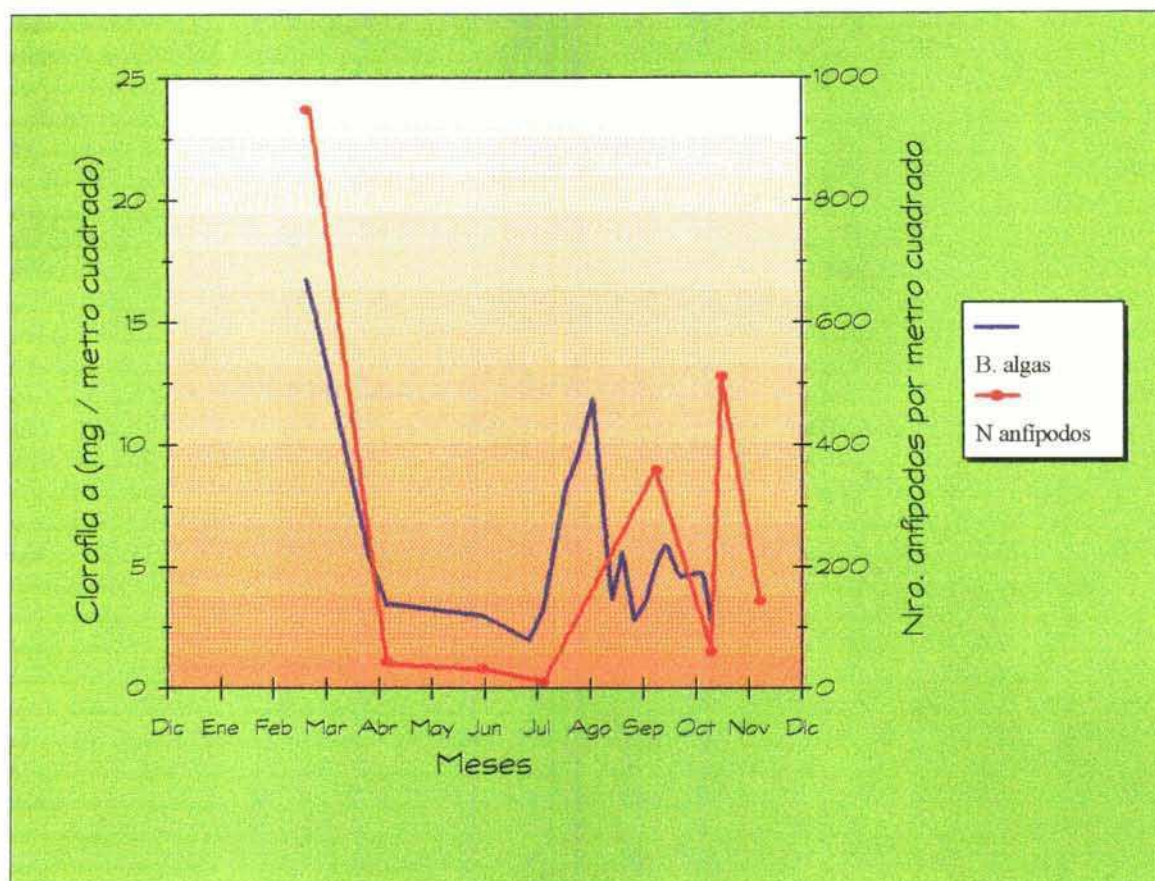


Figura 5.1. Biomasa de algas (suma de las dos interfases principales, agua-fondo y agua-hielo) a lo largo del año y número de ejemplares de *G. antarctica* sobre el fondo sin desglosar por profundidad. Los picos de abundancia se relacionan con la oferta de algas pero con un desfase de 24 días aproximadamente.

La biomasa total de anfipodos no responde de la misma manera que el número: el único pico apreciable de biomasa de anfipodos es en marzo (figura 5.2). En este mes, las hembras representan el doble que los machos en biomasa y éstos el triple que los juveniles aproximadamente, debido a la diferencia entre las biomasa media individuales de los diferentes estadios. Los picos de abundancia de septiembre y noviembre están producidos sobre todo por juveniles recién liberados en el caso del primero, y por hembras inmaduras, juveniles y machos pequeños en el segundo.

En las dos épocas de mayor oferta de algas, los anfípodos tienen diferente estado nutricional y, por lo tanto, su eficiencia de asimilación no debe ser la misma (ver capítulo anterior); también podría ser distinto el efecto de la depredación, que es mayor en la época primaveral según hemos observado, sobre todo porque al nadar hacia el hielo y alimentarse allí, los individuos se exponen más.

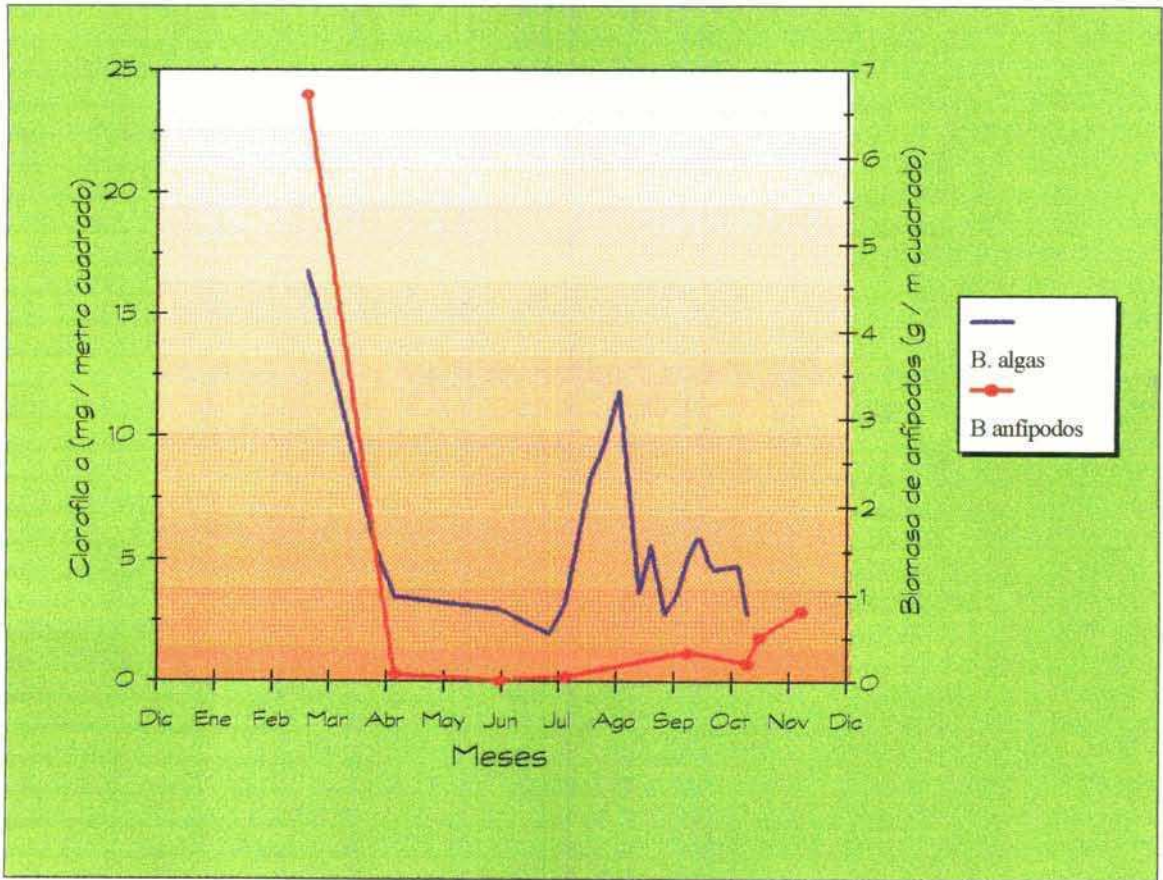


Figura 5.2. Biomasa de algas (suma de las dos interfases principales, agua-fondo y agua-hielo) a lo largo del año y número de ejemplares de *G. antarctica* sobre el fondo sin desglosar por profundidad.

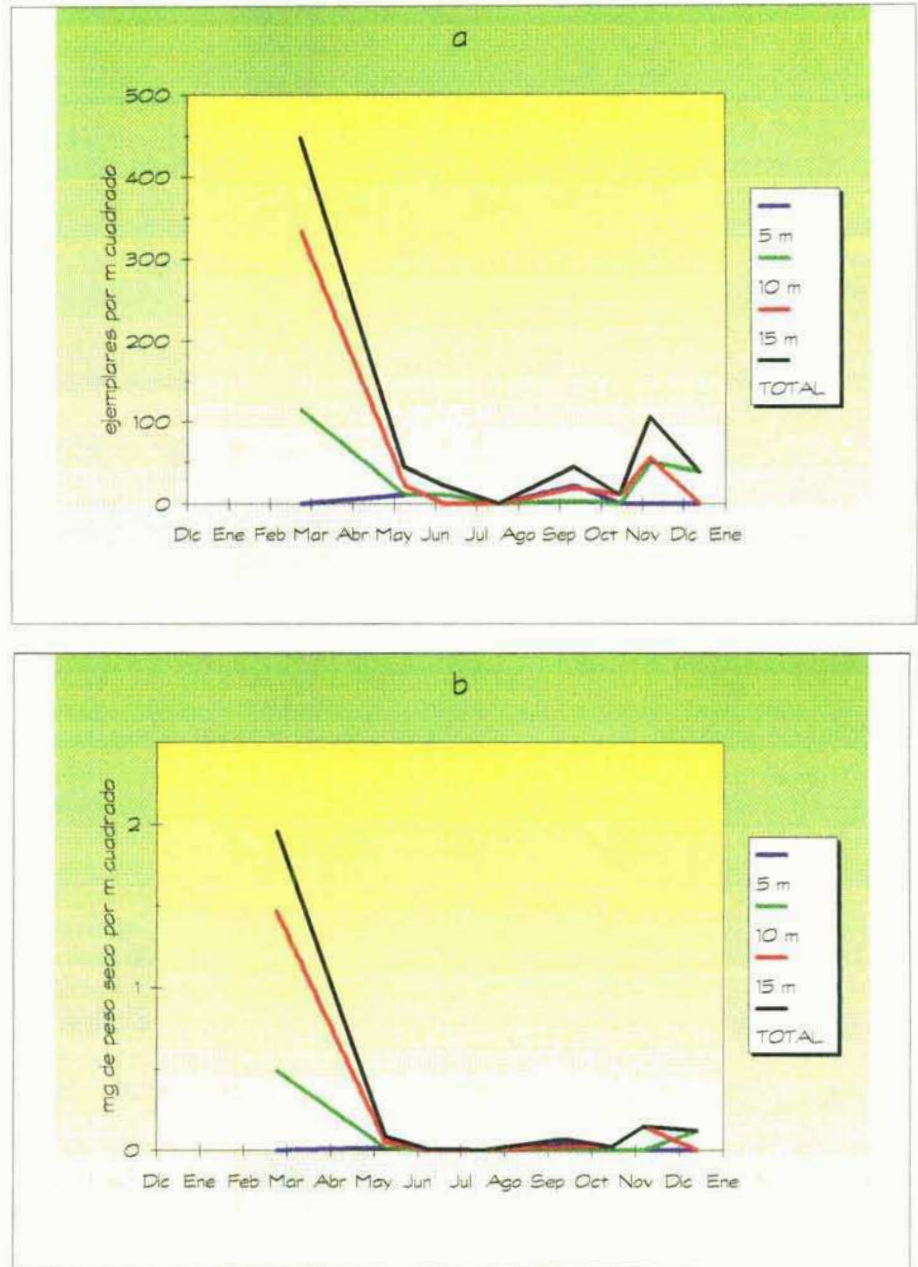


Figura 5.3. Número (a) y Biomasa (b) de machos de *G. antarctica* vs tiempo a las diferentes profundidades. Se nota claramente la preferencia por los 10-15 m de profundidad.

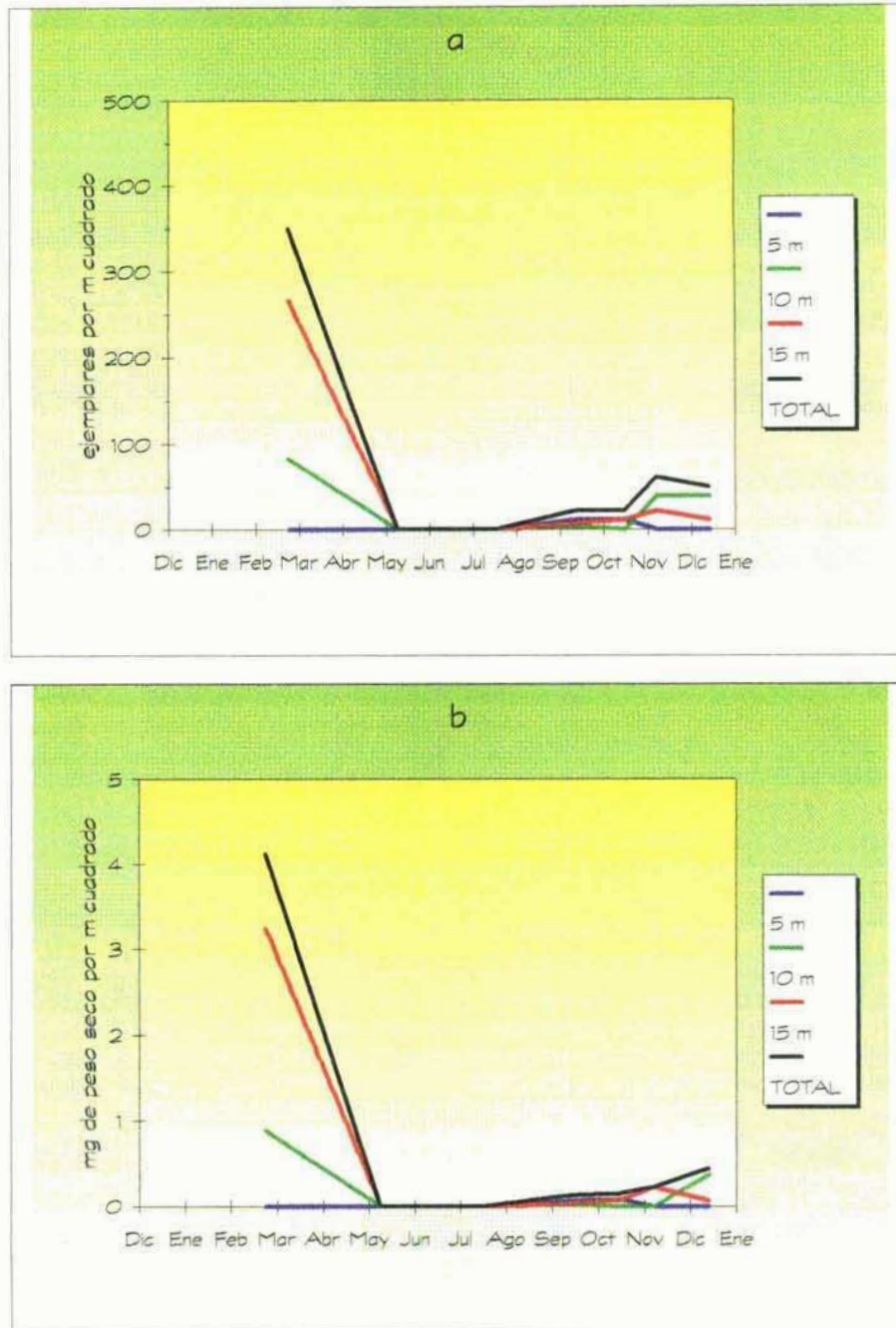


Figura 5.4. Número (a) y Biomasa (b) de hembras maduras y ovígeras de *G. antarctica* vs tiempo por profundidades y totales. Como se ve, el patrón general es similar al de los machos, salvo que los números son menores y las biomazas totales mayores (por la mayor biomasa individual de las hembras).

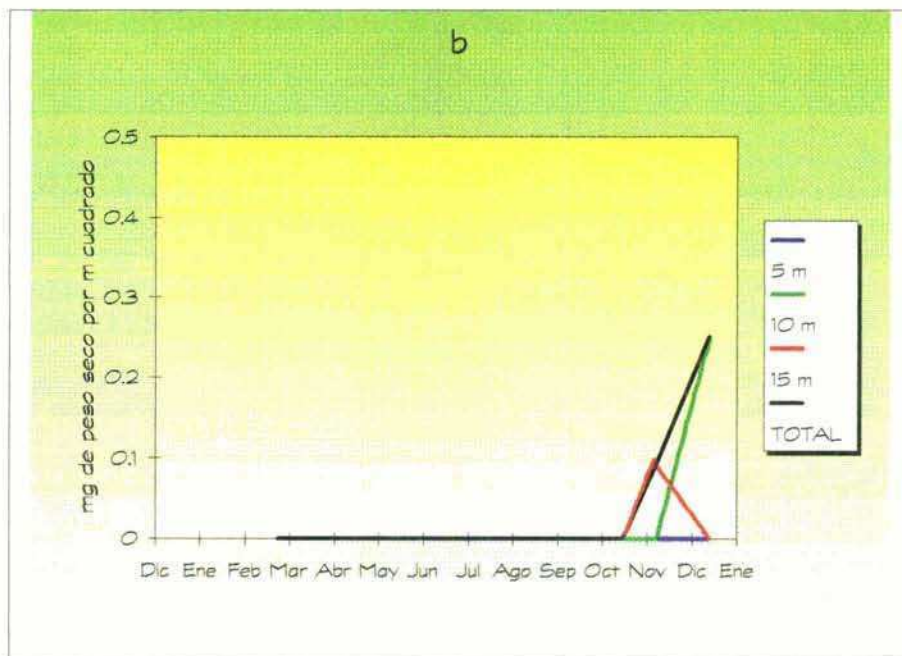
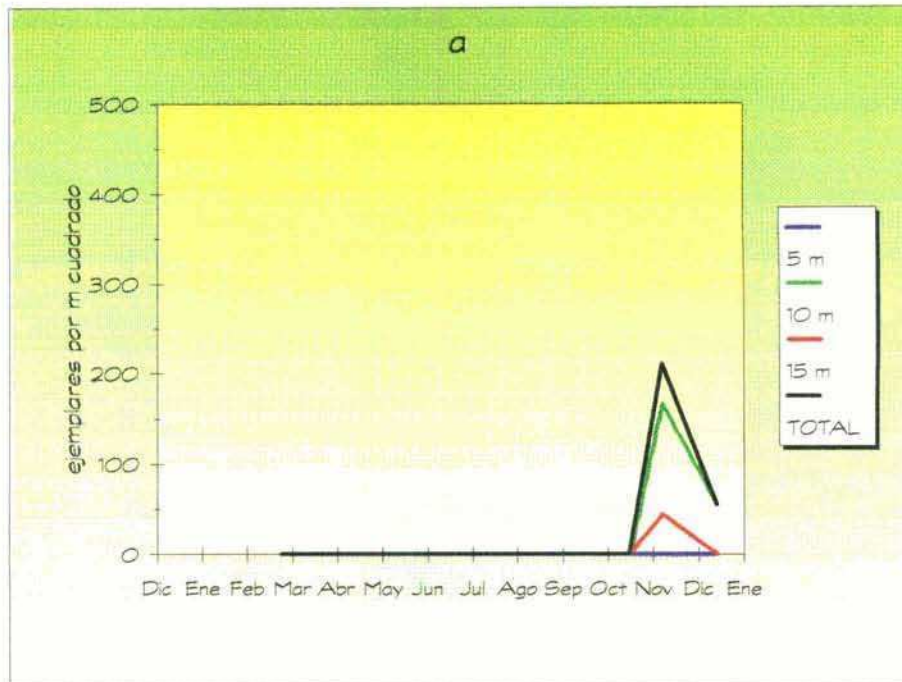


Figura 5.5. Número (a) y Biomasa (b) de hembras inmaduras de *G. antarctica* vs tiempo por profundidades y totales. Este estadio se hace abundante sólo en diciembre, alcanzando su biomasa máxima en enero. Tienen una marcada preferencia por los 10 m de profundidad.

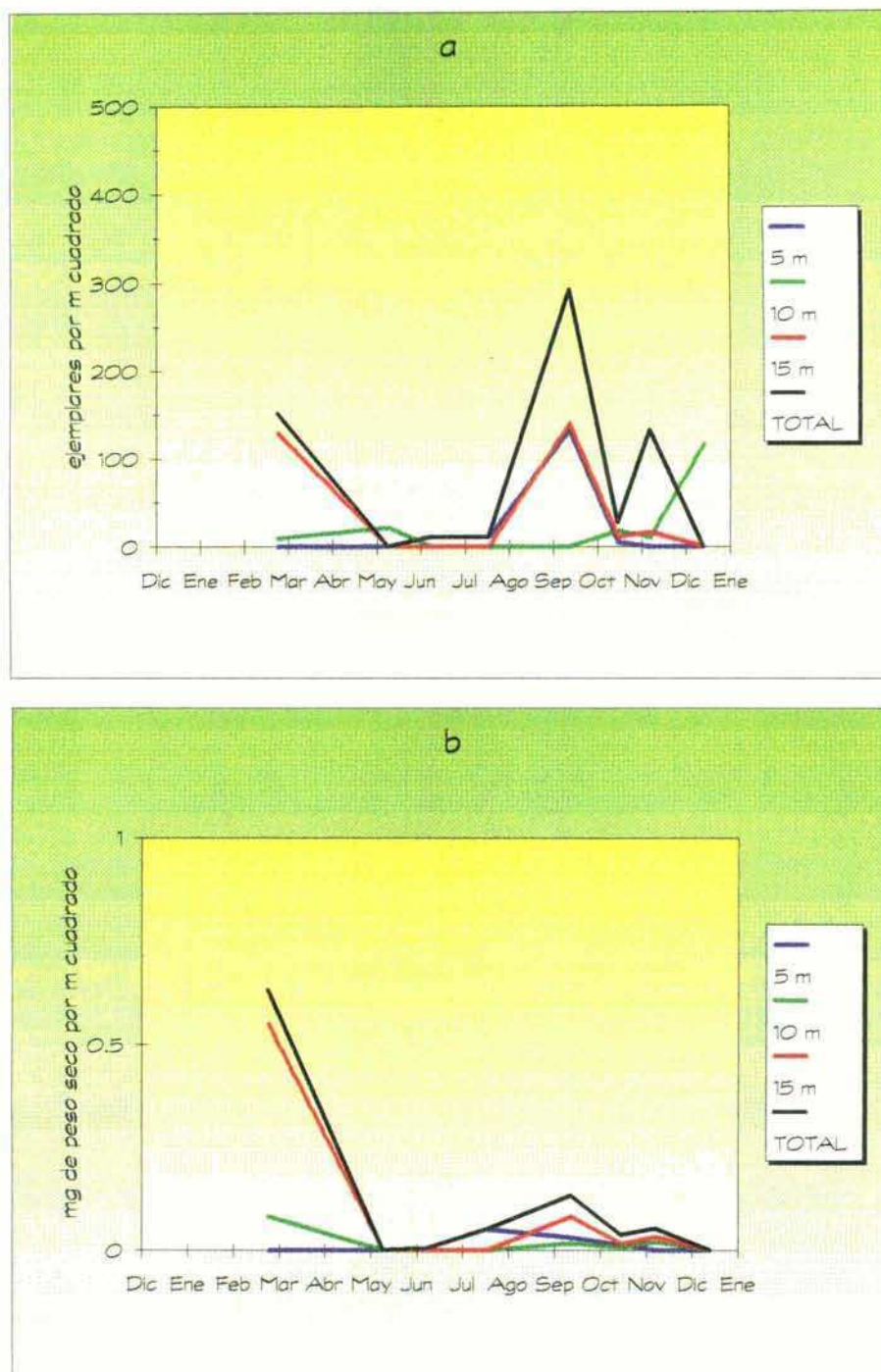


Figura 5.6. Número (a) y Biomasa (b) de juveniles de *G. antarctica* vs tiempo por profundidades y totales. Podemos observar que el número máximo se da entre septiembre y octubre, pero la biomasa máxima es en marzo, ya que los juveniles en esta época son de mayor tamaño medio. El pico de septiembre tiene que ver con la segunda reproducción anual y esos juveniles aprovechan las algas epónticas.

b. Números, biomasa y preferencias de los distintos estadios

Observando los gráficos de biomasa por profundidad en función del tiempo, podemos ver que los machos prefieren la franja de los 10-15 m de profundidad y están prácticamente ausentes a 5 m (figura 5.3.a).

En marzo hay una alta proporción de hembras maduras, en muchos casos ovígeras y se las encuentra preferentemente a los 15 m y en menor medida a los 10 m de profundidad (figura 5.4.a). Las hembras de diciembre tienen menor biomasa individual que las de marzo. Entre diciembre y enero el crecimiento es muy rápido merced a la abundancia de alimento del período anterior (agosto - octubre) y es probable que las hembras más grandes lleguen a desovar a fines del verano. Algo similar se observa con las hembras inmaduras que en enero tienen una biomasa individual media significativamente mayor que en diciembre (test t de Student, $P < 0.05$), aunque su número es menor, lo cual sugiere que serían las sobrevivientes a la competencia y la depredación las que aprovechan fuertemente el alimento disponible y lo materializan en crecimiento. Éstas se localizan sobre todo a los 10 m de profundidad. La figura 5.7 muestra la comparación entre los pesos secos de las hembras de esos meses.

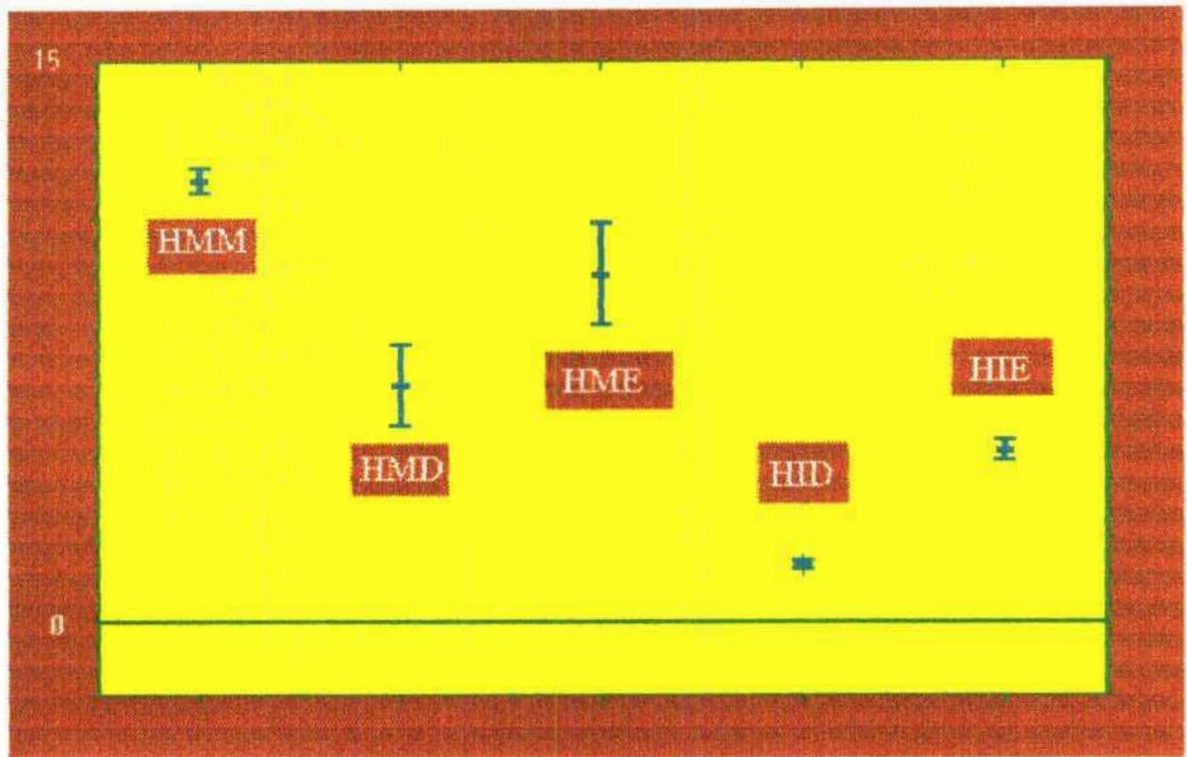


Figura 5.7: Pesos secos (en mg) de las hembras (promedio \pm un desvío estándar). HMM = hembras maduras y ovígeras de marzo, HMD = ídem diciembre, HME = ídem enero, HID = hembras inmaduras de diciembre, HIE = ídem enero.

Los juveniles tienen su pico de abundancia en septiembre y dos picos secundarios en noviembre y en marzo respectivamente (figura 5.6.a). La biomasa total (figura 5.6.b), sin embargo, es mucho mayor en marzo ya que se trata de juveniles de estadios más avanzados de crecimiento y, por lo tanto, de mayor tamaño. En los meses inmediatamente anteriores al aumento explosivo de juveniles recién liberados, no se observa una gran abundancia de hembras grávidas en el hielo ni en el fondo, es decir que probablemente las madres de estos juveniles se encuentren a profundidades mayores de 15 m, casi seguramente en las algas laminares.

c. Ejemplares en el hielo.

Para visualizar la proporción entre ejemplares del fondo y el hielo se calculó y graficó la proporción (tanto por uno) del número de ejemplares sobre el hielo en referencia al total (fondo + hielo); lo mismo se hizo para las biomásas. Como el área de las muestras de hielo no es equivalente a la de las trampas, se refirieron todos los valores a individuos por metro cuadrado. Como puede verse (figuras 5.8.a y b) este índice, calculado sobre la base del número de ejemplares, es mayor que 0.5 solamente en el mes de noviembre con una preponderancia de juveniles y hembras inmaduras en el hielo. El índice de octubre, calculado para las biomásas de juveniles, es igual a 0.5; sin embargo, calculado para los números de juveniles es menor, lo que indica que los juveniles de mayor tamaño migran al hielo antes que los pequeños, o bien que la liberación de juveniles tiene su apogeo entre octubre y noviembre. Los juveniles recién liberados presentan una fototaxia positiva muy notable (Richardson y Whitaker 1979) y nadan hacia arriba encontrándose con el hielo. El riesgo que corren estos juveniles es grande por la abundancia de depredadores que los pueden atacar allí, pero el beneficio que obtienen en cuanto a alimentación supera ampliamente el riesgo y el costo energético asociado.

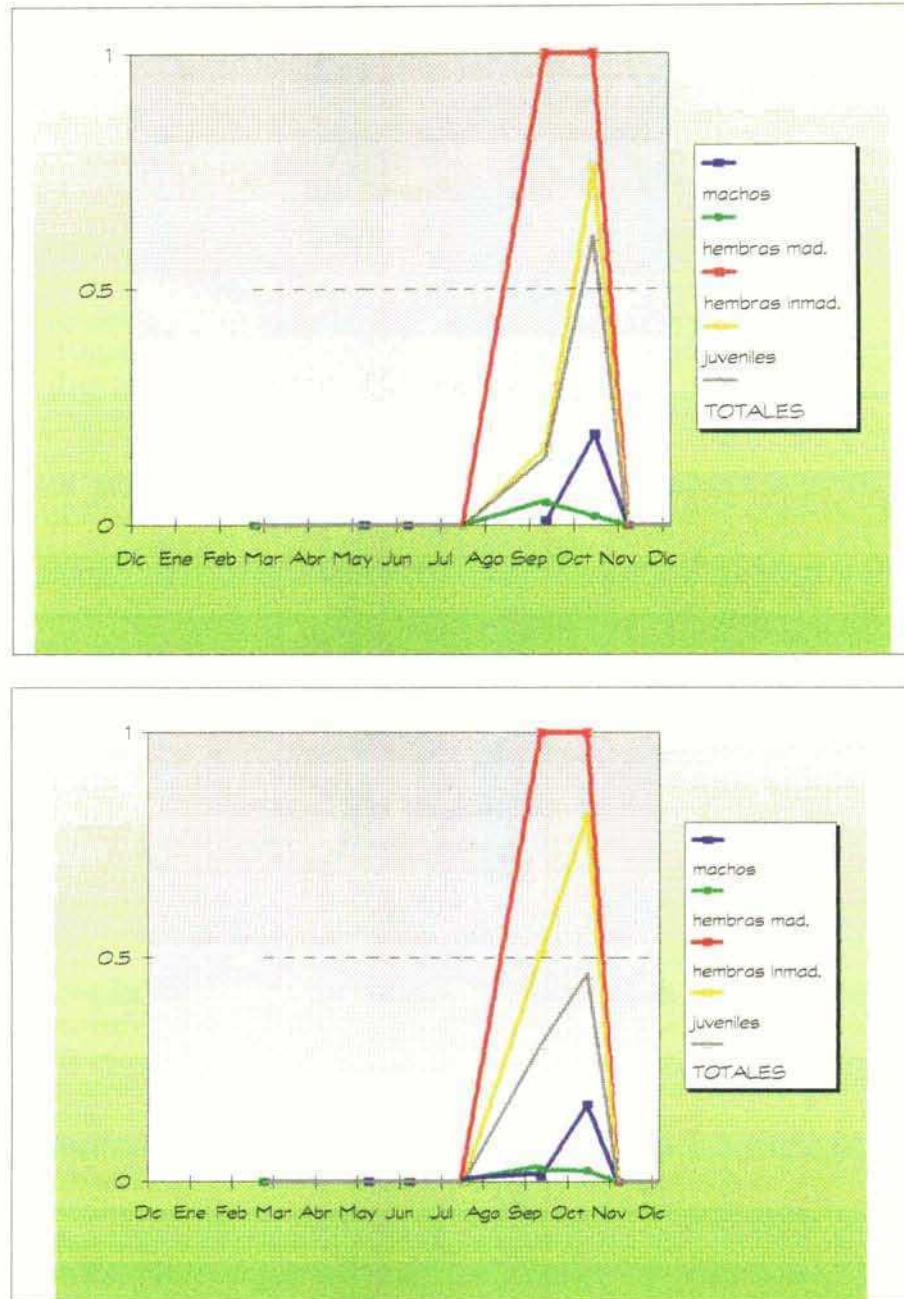


Figura 5.8: Proporción (tanto por uno) de ejemplares en el hielo en base a los números (a) y biomazas (b). Cuando la proporción es mayor que 0.5 representa que el número de individuos o la biomasa total es mayor en el hielo que en el fondo. Podemos ver que los valores mayores que 0.5 se dan en el mes de noviembre y que los juveniles y las hembras inmaduras son los estadios que prefieren francamente el hielo, de donde obtienen abundante alimento. A esa preferencia podría sumarse el efecto de los depredadores sobre los estadios más grandes en el hielo.

d. Migraciones verticales

Las fluctuaciones en la profundidad preferida por los anfipodos, nos muestran también el impacto de las fuerzas ambientales a las que tiene que hacer frente *G. antarctica* buscando un compromiso entre la obtención de alimento energéticamente rico en aguas someras y la evasión de las perturbaciones físicas.

La profundidad, ponderada por números, para cada estadio (figura 5.9) nos muestra que los juveniles tienen, sobre el fondo, una marcada preferencia por las profundidades menores y una mayor fluctuación de su distribución vertical en la zona muestreada. Las hembras maduras por su parte son las que menos fluctúan y tienen una preferencia intermedia. Los machos, de menores exigencias energéticas, prefieren la zona más profunda.

La aparente preferencia por zonas más someras en los meses de invierno, es en realidad un artefacto producido por el hecho de que, en esta época del año, la mayoría de los individuos no se encuentran sobre el fondo sino sobre las macroalgas como ya señalamos; de modo que lo que vemos en la figura 5.9 es, para ese período, un panorama de los remanentes y no una representación de las preferencias globales de la población.

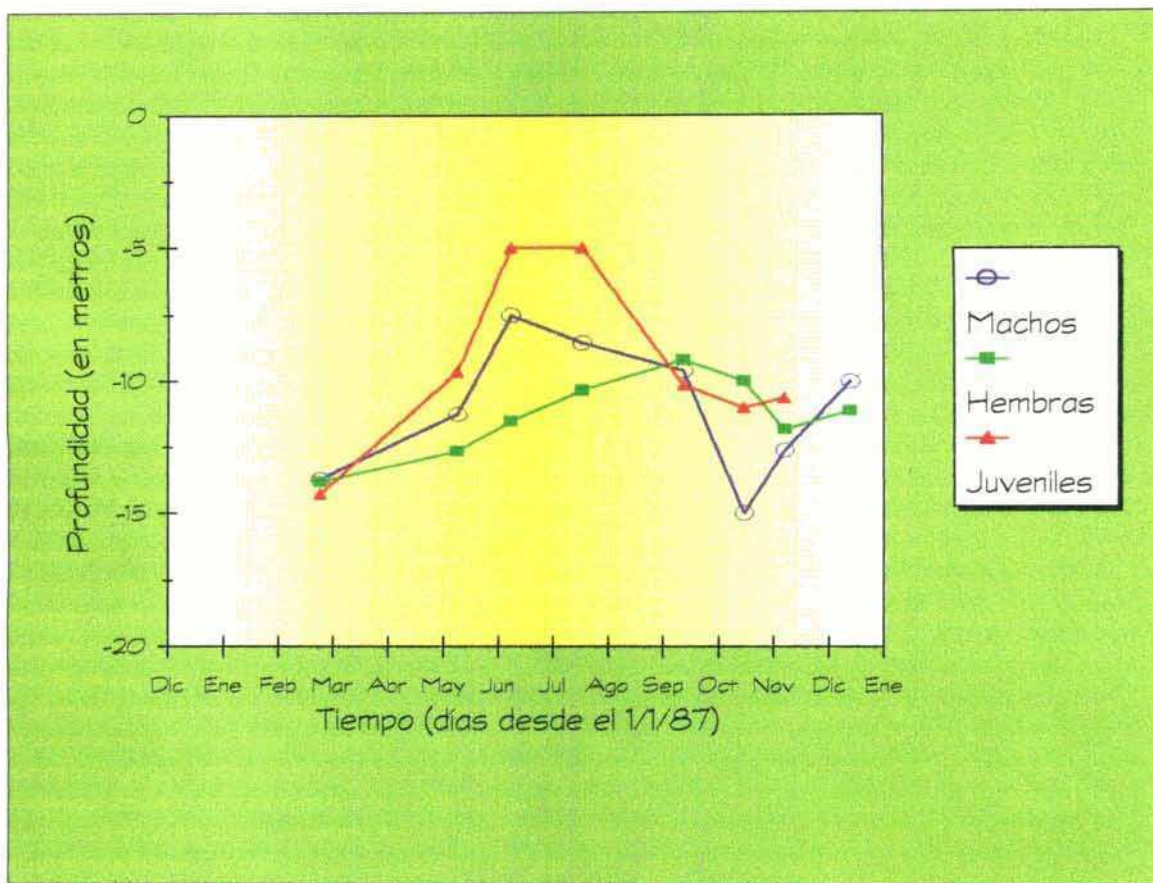


Figura 5.9: Profundidad ponderada sobre la base de números. Se observa que los juveniles prefieren en general las aguas más someras, los machos fluctúan pero dominan las profundidades mayores en octubre y noviembre; las hembras son las que menos varían sus preferencias, aunque debemos recordar la existencia de migraciones invernales de todos los individuos hacia aguas más profundas, no sopesadas en esta representación.

e. La comunidad acompañante en caleta Potter

Por cuestiones logísticas no disponemos de datos acerca de las especies acompañantes en bahía Hope; sin embargo, se realizó un muestreo posterior en caleta Potter, donde se extrajeron, durante el mes de febrero, tres trampas a 5 m, dos a 10 m y tres a 20 m, así como también algunas muestras en las macroalgas. Este muestreo aporta alguna información a nivel de comunidad. Hasta la fecha se han identificado 21 especies

acompañantes en caleta Potter. El resto de las especies se han separado por su morfología externa pero se está en proceso de identificación taxonómica.

Las confirmadas hasta ahora son:

Fam. Amphilochoidae

Gitanopsis antarctica

Fam. Dexaminidae

Paradexiamine fissicauda

Fam. Eusiridae

Bovallia gigantea

Djerboa furcipes

Eurymera monticulosa

Gondogeneia sp.

Oradaera rossi

Oradarea walkeri

Oradarea ocellata

Pontogeneiella longicornis

Prostebbingia sp.

Schraderia gracilis var. *gracilis*

Schraderia gracilis var. *calceolata*

Fam. Iphimeniidae

Pariphimedia integricauda

Fam. Ischiroceridae

Jassa wandeli

Fam. Lysianassidae

Cheirimedon dentimanus

Orchromenella acanthura

Valettia coheres

Waldeckia obesa

Fam. Stenothoidae

Metopoides walkeri

Fam. Thaumatelsonidae

Thaumatelson walkeri

Algunas de ellas se hallaron sólo en las algas. Las abundancias de las que se encuentran sobre el fondo se resumen en la tabla 5.I. Las especies más abundantes son *Bovallia gigantea*, *Pariphimedia integricauda*, *Schraderia gracilis* var. *gracilis* y *Valettia coheres*. Su distribución en el fondo no es homogénea (figura 5.10) y podemos observar una

segregación espacial de los anfípodos; la mayor abundancia de *Bovallia gigantea* se da a los 5 y 10 m, *Pariphimedia integricauda* presenta un máximo en las trampas de los 10 m, *Valettia coheres* se reparte en la franja de 10 a 20 m, mientras que *Schraderia gracilis* var. *gracilis* se encuentra exclusivamente en las muestras de 20 m. La mayor biomasa la aportan *Bovallia gigantea*, *Eurymera monticulosa* y *Pariphimedia integricauda*. También consignamos en la tabla la necromasa sedimentada en las trampas ya que constituye una oferta de alimento nada despreciable para los detritívoros como *Cheirimedon dentimanus* y *Orchromenella acanthura*.

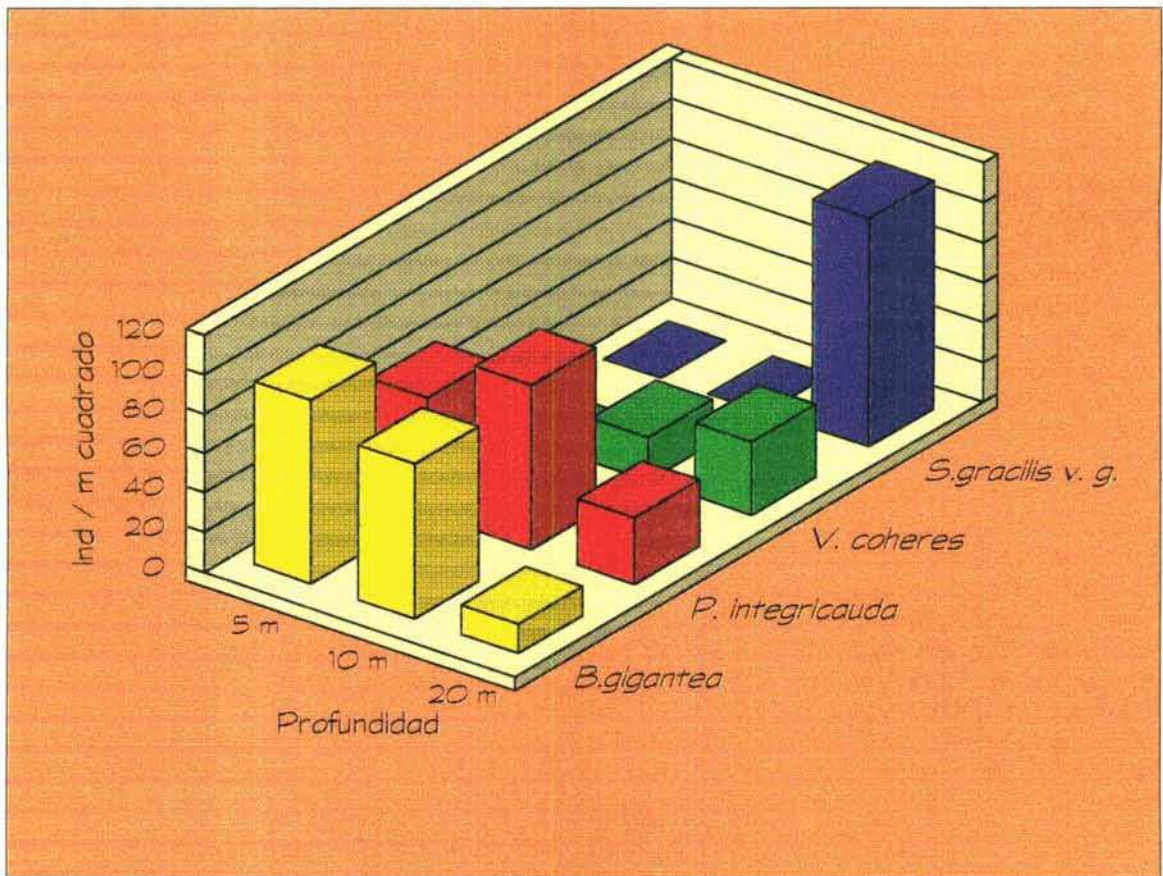


Figura 5.10: Distribución por profundidades de los cinco anfípodos más abundantes en Caleta Potter en el mes de febrero.

Tabla 5.1.: Abundancias de anfípodos en Caleta Potter

Especie	NUMEROS				BIOMASAS			
	Profundidad				Profundidad			
	5 m	10 m	20 m	TOTAL	5 m	10 m	20 m	TOTAL
<i>Bovallia gigantea</i>	92.59	77.78	14.81	185.19	7.27	1.05	0.72	9.04
<i>Paripimedia integricauda</i>	59.26	83.33	33.33	175.93	0.31	0.34	0.23	0.88
<i>Schraderia gracilis</i> var. <i>gracilis</i>	0.00	0.00	114.81	114.81	0.00	0.00	0.07	0.07
<i>Valletia coheres</i>	0.00	22.22	37.04	59.26	0.00	0.01	0.04	0.05
<i>Schraderia gracilis</i> var. <i>calceolata</i>	0.00	0.00	55.56	55.56	0.00	0.00	0.04	0.04
Especie no identificada	0.00	0.00	51.85	51.85	0.00	0.00	0.02	0.02
<i>Eurymera monticulosa</i>	22.22	5.56	14.78	42.56	0.31	0.07	0.25	0.63
<i>Jassa wandeli</i>	0.00	0.00	40.74	40.74	0.00	0.00	0.04	0.04
<i>Oradarea walkeri</i>	0.00	0.00	33.33	33.33	0.00	0.00	0.04	0.04
<i>Metopoides walkeri</i>	3.67	5.56	18.52	27.74	s/dat	s/dat	0.01	0.02
<i>Cheirimedon dentimanus</i>	3.67	22.22	0.00	25.89	0.01	0.01	0.00	0.02
<i>Oradarea ocellata</i>	0.00	0.00	22.22	22.22	0.00	0.00	0.06	0.06
<i>Oradarea rossi</i>	0.00	0.00	14.81	14.81	0.00	0.00	0.04	0.04
<i>Gondogeneia antarctica</i>	11.11	0.00	3.67	14.78	0.02	0.00	s/dat	0.02
<i>Orchromenella acanthura</i>	7.33	0.00	7.33	14.67	0.02	0.00	s/dat	0.02
<i>Pontogeneiella longicornis</i>	0.00	0.00	11.11	11.11	0.00	0.00	0.05	0.05
<i>Paradexiamine fissicauda</i>	0.00	0.00	3.67	3.67	0.00	0.00	s/dat	s/dat
<i>Gitanopsis antarctica</i>	0.00	0.00	3.67	3.67	0.00	0.00	s/dat	s/dat
NECROMASA					0.17	0.48	1.27	1.93
Diversidad específica (bits /individuo)	1.98	2.01	2.81	3.51				

La diversidad específica se calculó con el índice de Shannon-Wiener, sobre la base de los números para las muestras totales y para cada profundidad Pielou (1975). Como podemos ver, la diversidad calculada globalmente es la más alta (3.51 bits/ind) y, separando por profundidad, encontramos la diversidad mayor en las muestras de 20 m (2.81 bits/ind). Estos resultados, si bien son preliminares, son sugerentes pues se observan algunas regularidades tales como las sugeridas por Huston (1994): 1) la diversidad específica global del ambiente no se distribuye en forma espacialmente uniforme, es decir que hay una riqueza de patrón en la distribución sobre el fondo que se agrega a la riqueza específica. 2) La diversidad es mayor en la zona que probablemente sufre menos perturbación (20 m). 3) Los depredadores y las presas de dieta amplia como *B. gigantea*, *E. monticulosa* o *P. integricauda* tienen una amplitud de distribución espacial mayor que los anfipodos de alimentación especializada o rangos de tolerancia estrechos; algo similar ocurre con *C. dentimanus*, por lo que sabemos, un detritívoro generalista.

CAPÍTULO 6

CRECIMIENTO Y PRODUCCIÓN SECUNDARIA

a. Crecimiento individual

El crecimiento individual de *G. antarctica* se estudió mediante el seguimiento de las cohortes identificadas por el análisis de las modas de tamaño (ver apéndice II), complementado por algunas observaciones directas y algunas suposiciones que se explicitarán.

En primer lugar, sabemos (capítulo 4) que *G. antarctica* se reproduce dos veces por año, pero que cada hembra se reproduce una sola vez en su vida ya que luego de la liberación de los juveniles se las encuentra muy debilitadas, sufren degeneración cuticular y el ataque de patógenos, hecho común a otras especies de anfipodos (Bone 1972, Carrasco y Arcos 1984); probablemente en esta etapa sean también más vulnerables a la depredación. Dado que nuestro muestreo abarca casi 1 año y tenemos el fenómeno de las migraciones invernales (capítulo 4), podemos seguir el crecimiento de las cohortes sólo en forma parcial a través de los pesos modales (tabla 6.1); sin embargo, suponiendo que el crecimiento año a año es similar, podemos empalmar los diferentes tramos de la curva de crecimiento, para realizar este empalme debemos suponer un desfase de entre 5 y 7 meses, que es el esperado para el ciclo de vida que describimos, ya que es el que corresponde a una liberación de juveniles

entre febrero y marzo y otra entre septiembre y octubre. Los cálculos de ajuste a la curva de crecimiento se realizaron con los datos empalmados.

Tabla 6.1. Pesos modales (en mg de peso seco) por mes para los diferentes estadios. Se llegaron a identificar 11 cohortes, de las cuáles llegan a coexistir, en marzo, un máximo de 9. Esto indica que la longevidad máxima posible para *G. antarctica* es de 4 años, aunque es posible que se la esté sobreestimando. Cuando falta un estadio significa que el número de ejemplares del mismo era muy bajo en ese mes.

Marzo:	HEMBRAS:	11.92 12.97 15.07 20.7 21.0
	MACHOS:	3.00 6.82
	JUVENILES:	1.74 5 8.5 11.5 13.5
Junio:	MACHOS:	2.36 4.50
Julio:	MACHOS:	0.70
	JUVENILES:	0.50
Octubre:	HEMBRAS:	8.41
	MACHOS:	0.74
	JUVENILES:	1.16
Noviembre:	HEMBRAS:	6.70
	MACHOS:	1.60
Diciembre:	HEMBRAS:	2.43 6.93 10.5
	MACHOS:	3.26
	JUVENILES:	2.21
Enero:	HEMBRAS:	6.0 14.0
	MACHOS:	4

Sobre la base de la evolución temporal de las cohortes se estimó una curva de crecimiento según un modelo de von Bertalanffy (Bertalanffy 1984, Klages 1993, Brêthes *et al.* 1994). Dicho modelo postula para el crecimiento en longitud una función del tipo:

$$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-K(t-\tau)})$$

donde L_t es la longitud en un tiempo dado, L_∞ es la longitud máxima del organismo, K es una constante y τ es una edad ficticia a la cual la longitud es cero.

Análogamente, el peso se puede expresar como:

$$P_t = (P_\infty^{1/3} (1 - e^{-K(t-\tau)}))^3$$

Para obtener la constante K y el valor de P_∞ se recurre a la relación de Ford-Walford (Winberg *et al.* 1971) realizando una regresión lineal entre el peso en tiempo t y el peso en tiempo $t-1$ (figura 6.2); llamando A a la pendiente y B a la ordenada al origen, se puede obtener K como:

$$K = - \ln A$$

y P_∞ como:

$$P_\infty = (B / (1 - A))^3$$

Finalmente, luego de ajustar la ecuación de crecimiento, se obtuvo:

$$P_t = (22.87^{1/3} (1 - e^{-0.152(t - 2.23)}))^3$$

con el peso expresado en miligramos de peso seco y el tiempo en meses. Ahora bien, como se ve en la curva *a* (figura 6.2) esta fórmula no ajusta demasiado bien a los datos originales (suma de cuadrados residuales = 25.25, $N = 10$) y por cierto, arroja un valor absurdo para τ . Esto puede ser debido a la escasa eficiencia del método de estimación o al tipo de modelo elegido ya que, como el propio Bertalanffy comenta (Bertalanffy 1984), en los invertebrados este tipo de crecimiento no suele ser común, sino que puede haber un crecimiento exponencial o sigmoideo de la masa que es interrumpido por las mudas; esto daría, en el ajuste global, una curva cóncava hacia arriba y no cóncava hacia abajo como la del modelo original. Para mejorar el ajuste, se partió del modelo ajustado en primera instancia y se realizó una

regresión no lineal de los datos minimizando la suma de cuadrados de los errores (Wallach y Goffinet 1989). Los parámetros así obtenidos generan una función que ajusta mucho mejor a los datos (figura 6.3, curva b), de manera que la ecuación final obtenida para el crecimiento de *G. antarctica* es:

$$P_t = (30.20^{1/3} (1 - e^{-0.077(t + 1.77)}))^3$$

con un mejor ajuste (suma de cuadrados residuales = 4.11, N = 10) y un valor de peso asintótico bastante razonable si consideramos que el peso seco máximo observado en las muestras fue de 31.7 mg y es muy probable que el peso máximo teórico rara vez se alcance a campo por los diversos agentes de mortalidad que están en juego.

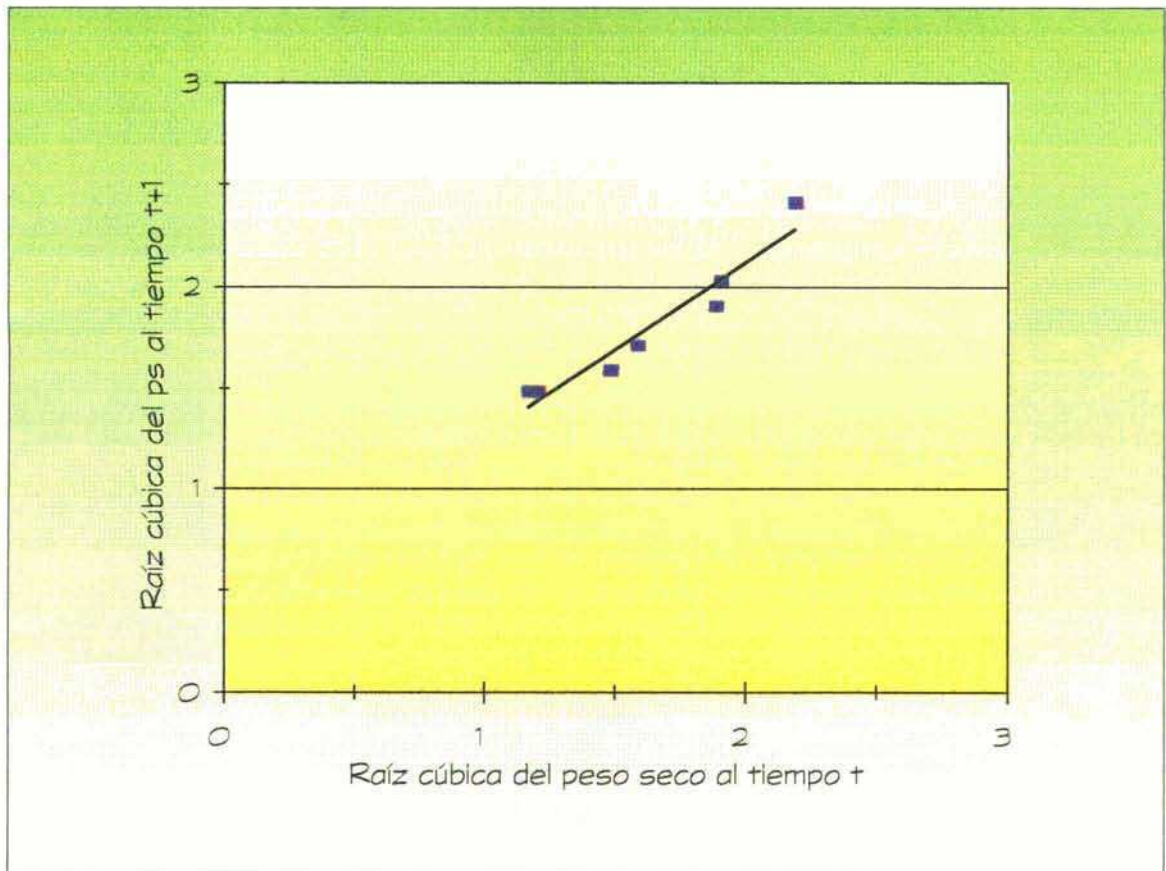


Figura 6.1. Curva de Ford-Walford para el cálculo de las constantes de la ecuación de von Bertalanffy. La pendiente de la curva se relaciona con la constante de crecimiento **K** y el peso máximo puede calcularse a partir de la pendiente y la ordenada al origen (ver explicación en el texto).

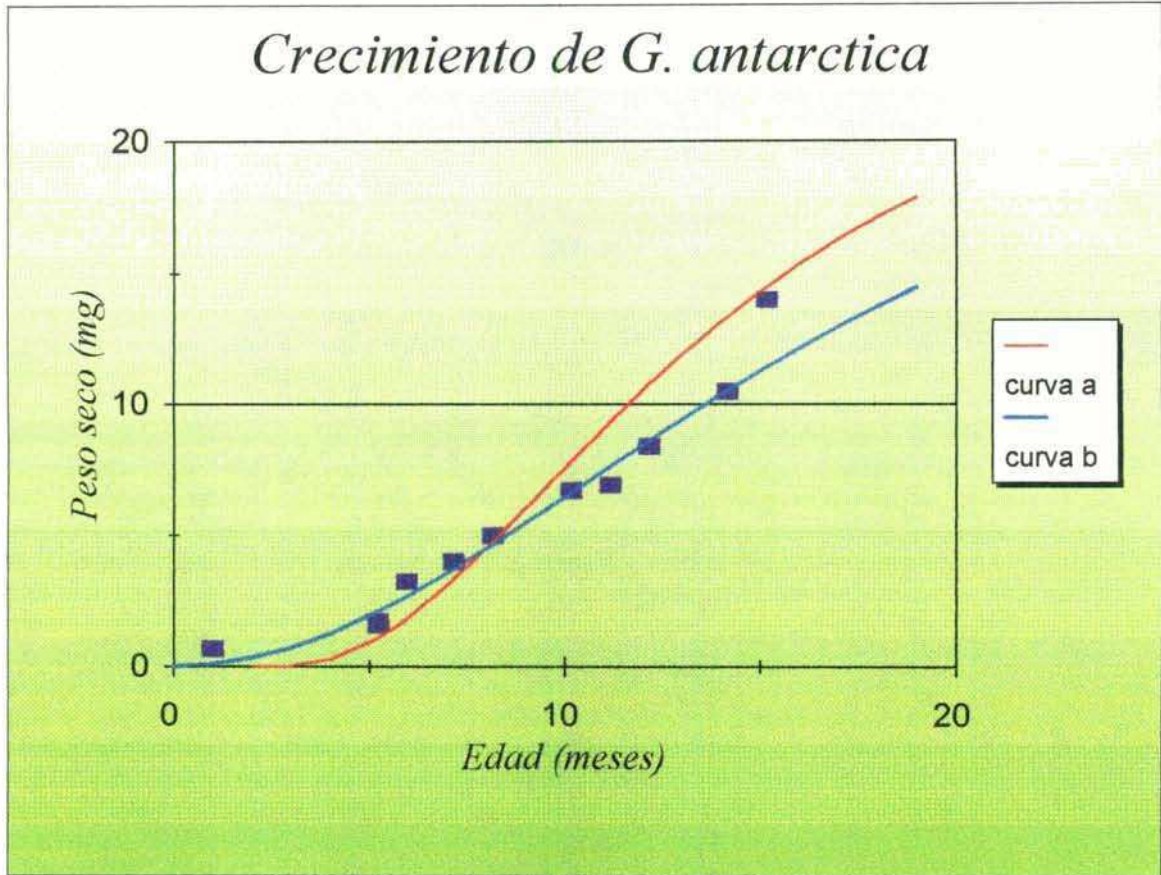


Figura 6.3. Crecimiento de *Gondogeneia antarctica* ajustado al modelo de von Bertalanffy. El ajuste de la curva a corresponde a los parámetros estimados con el método de Ford-Walford; el ajuste de la curva b es el que se obtiene minimizando la suma de cuadrados de los errores (regresión no lineal). Este último ajuste es notablemente mejor.

b. Crecimiento isométrico y estimación de la biomasa

Aunque en el presente trabajo se midió directamente el peso seco de cada ejemplar para los cálculos de biomasa y de producción secundaria, es útil conocer las relaciones del peso con algunas medidas corporales las cuáles pueden ser utilizadas en ulteriores estudios para estimar el peso seco en forma indirecta.

Con ese fin, en algunas submuestras de individuos previamente separados en machos, hembras y juveniles, se tomaron medidas corporales antes del secado, a saber: longitud de la cabeza (desde la base al extremo rostral), longitud dorsal del cuarto pereionito y longitud del primer artejo de la antena I. No se tomó el largo estándar porque los ejemplares se curvan mucho con la fijación y esto hace muy engorrosa una medición del largo total. Las mediciones se hicieron por separado para los dos sexos y para los juveniles porque estos organismos suelen tener crecimiento alométrico, vale decir que la relación entre la longitud de las distintas partes del cuerpo varía con la maduración sexual; por lo tanto, es necesario realizar ajustes separados para las tres categorías mencionadas, asegurándose de esta manera relaciones isométricas (de proporcionalidad constante).

Dado que la relación entre el peso seco P_s y las diferentes longitudes L_j es del tipo

$$P_s = L_j^b$$

con b del orden de 3, los gráficos y las regresiones se hicieron poniendo $\log P_s$ en función de $\log L_j$.

En el apéndice II se muestran los gráficos y las regresiones del peso seco y las diferentes medidas para cada estadio.

c. Producción secundaria

Las grandes dificultades en este campo no son generalmente de cálculo sino de recolección de datos (Winberg *et al.* 1971) lo cual nos coloca en una situación privilegiada ya que la mayoría de los estudios sobre anfipodos antárticos, incluso los que incluyen cálculos de producción secundaria, se han hecho en muy pocos meses de muestreo. Por ejemplo Sagar (1980) muestrea entre octubre y febrero para estudiar el ciclo de vida de *Paramoera walkeri*; Boudrias y Carey (1988) estudian el ciclo de vida de *Pseudalibrotus*

litoralis muestreando entre abril y junio; Skadsheim (1989) colecta anfipodos de los fiordos noruegos entre enero y abril; en todos los casos, las condiciones climáticas hacen que los muestreos deban restringirse al verano, época libre de hielos y de más fácil acceso, salvo en el trabajo de Skadsheim que estudia particularmente la perturbación invernal.

La producción secundaria (PS) nos da una medida de la cantidad de biomasa elaborada por unidad de tiempo y área. Como los distintos métodos de cálculo arrojan resultados ligeramente diferentes para los mismos datos (Carrasco y Arcos 1984, Siegfried 1985) se optó por el método de las sumas de incrementos que es básicamente el menos cuestionado (Winberg *et al.* 1971, Collie 1985); este método calcula la producción de cada cohorte como el producto de la variación de peso modal por el promedio de abundancia entre el inicio y el fin del período considerado, dividido por la duración del período (Δ); la fórmula es:

$$PS = \sum (P_{t+\Delta} - P_t) (N_{t+\Delta} + N_t) / (2 * \Delta)$$

la producción total del año se calcula sumando las producciones de todas las cohortes.

Como nos manejamos con un máximo posible de 11 cohortes, no todas representadas todos los meses, se obtuvieron varios valores de producción secundaria mensuales que se promediaron ponderados por la duración del período de cálculo. Los resultados se muestran en la figura 6.4. Como vemos, el período más productivo es el correspondiente a diciembre-enero, seguido por el de noviembre-diciembre y luego por marzo-junio. Esto está mostrando que los momentos de mayor acumulación de biomasa en la población son los que siguen a las mayores ofertas de alimento, y que se producen luego de los picos reproductivos (de liberación de juveniles).

En la tabla 6.2 vemos una comparación de la producción secundaria de *G. antarctica* con algunos valores encontrados en la literatura. Es notable que nuestros valores promedio son bastante altos y superan la magnitud de la producción secundaria en anfipodos

subantárticos (*Ampelisca araucana*) y del hemisferio norte. Esto coincide con nuestros comentarios acerca del alto grado de adaptación de *G. antarctica* a un ambiente muy adverso, lo que le permite, a pesar de hallarse en estrés, aprovechar al máximo las ofertas de alimento y transformarlas eficientemente en biomasa.

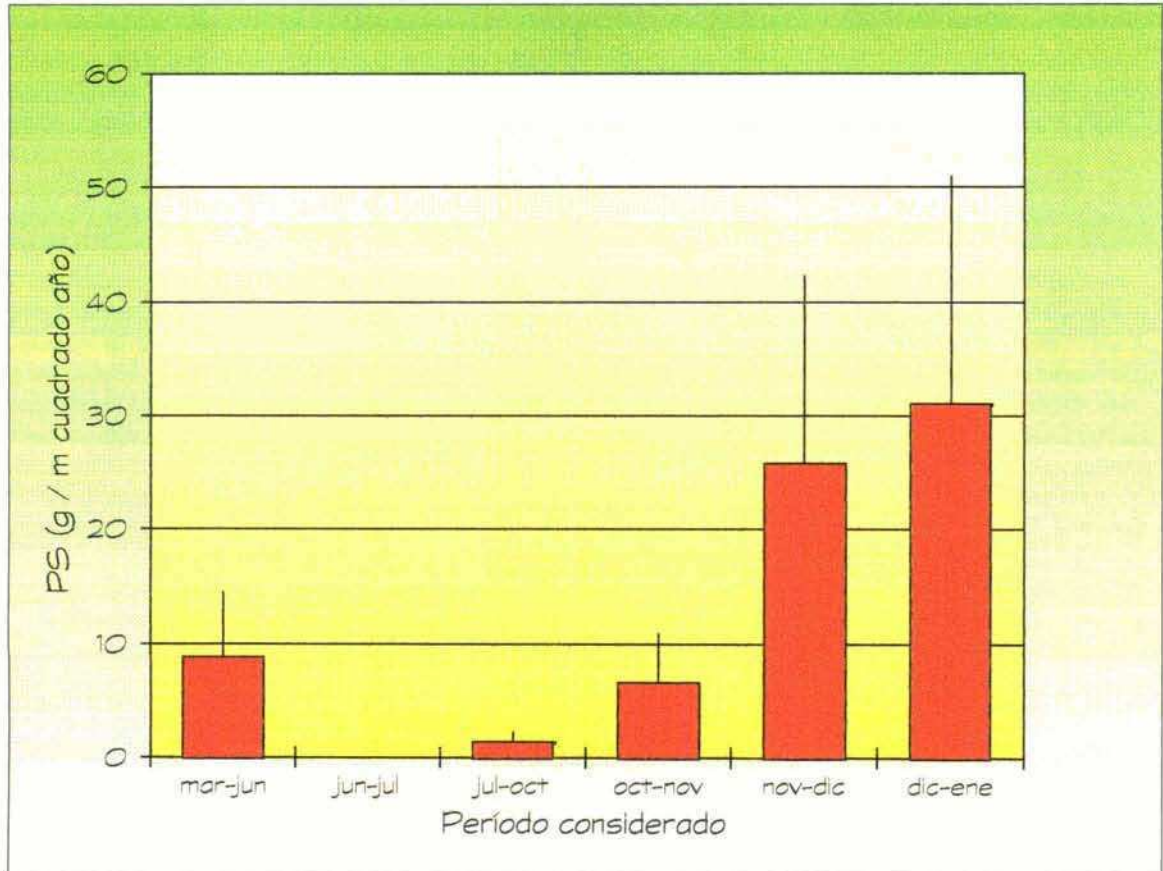


Figura 6.4. Producción secundaria de *G. antarctica*. Las barras verticales representan un error estadístico medio. Para el período junio-julio no había material suficiente para la estimación.

Tabla 6.2. Producción secundaria de *G. antarctica* comparada con la de organismos similares. (La PS se expresa en g peso seco / año.m², la letra M indica un valor máximo, SD = sin datos).

Organismo o grupo fuente	PRODUCCIÓN SECUNDARIA			Abundancia ind/m ² cuad	P/B	Lugar
	promedio	mínimo	máximo			
1 <i>Gondogeneia antarctica</i>	14.55	0.09	72.62	M 949	0.9	Bahía Hope, Antártida
2 <i>Ampelisca armoricana</i>	10.37	SD	SD	12121	1.66-2.74	Mancha Occidental
3 <i>Ampelisca araucana</i>	SD	8	12.5	M 12000	4.45	Costa central de Chile
4 <i>Ampelisca tenuicornis</i>	SD	0.7	1.68	120-3962	3.12-4.20	Mancha Occidental
5 <i>Ampelisca típica</i>	SD	0.073	0.16	M 1296	4.06-4.36	Mancha Occidental
6 <i>Casco bigelovi</i>	1.21				2.5	Bahía de Fundy, Canada
7 <i>Eogammarus confervicolus</i>	13.6	6.12	21.65	4679	3.28-5.94	British Columbia
8 <i>Gammarus aequicauda</i>	22.4	SD	SD	3127.7	5.28	Mar Mediterráneo
9 <i>Gammarus mucronatus</i>	12.9	SD	SD	SD	36.8-76.8	Estuario del río York
10 <i>Haploops fundiensis</i>	0.505	SD	SD	SD	1.3	Bahía de Fundy, Canada
11 <i>Harpinia propinqua</i>	0.066	SD	SD	SD	31	Bahía de Fundy, Canada
12 <i>Haustorius canadensis</i>	2.45	SD	SD	SD	1.48	Golfo de Maine
13 <i>Photis reinhardi</i>	0.37	SD	SD	SD	2.8	Bahía de Fundy, Canada
14 <i>Pontoporeia affinis</i>	2	SD	SD	2-2052	SD	Mar Báltico
15 <i>Pontoporeia hoyi</i>	SD	1.8	15	2500	SD	Lago George, N.Y.
16 <i>Gammarus (agua dulce)</i>	SD	4	5.6	SD	SD	
17 Bentos de río	SD	0.5	25	SD	SD	

FUENTES:

- 1 Esta tesis
- 2 Dauvin 1988c
- 3 Carrasco y Arcos 1984
- 4 Dauvin 1988a
- 5 Dauvin 1988b
- 6, 10, 11 y 13 Wildish 1984
- 7 Stanhope y Levings 1985
- 8 Kevrekidis y Lazaridov-Dimitiadou 1988
- 9 Fredette y Díaz 1986
- 12 Donn y Croker 1986
- 14 Carlsson 1983
- 15 Siegfried 1985
- 16 y 17 Margalef 1974

CAPÍTULO 7

ECOLOGÍA DE *Gondogeneia antarctica*

a. Ciclo de vida y ambiente

Queda claro a partir de los datos aportados en la presente tesis, que el ciclo de vida de *G. antarctica* aparece acoplado básicamente a las ofertas alimentarias (Capítulo 5), pero con una respuesta etológica a las presiones del medio; dicha respuesta de la población a las ofertas de alimento tiene diferente magnitud según se enfoque la atención en su biomasa, o más precisamente en su producción secundaria, o en su número. También hemos visto que las macroalgas constituyen un refugio invernal de gran importancia. La figura 7.1 esquematiza el ciclo anual y su relación con la biomasa algal de las interfases agua-fondo y agua-hielo y las macroalgas. La adaptación de *G. antarctica* a su medio escapa del esquema propuesto por White (1977) para las adaptaciones de los poiquiloterms a los ambientes polares. Este autor sugiere que la forma de independizarse de la alta producción estacional de fines del verano, es una dieta altamente variable que aproveche las ofertas de detritos o presas en distintos momentos del año. Según hemos demostrado *G. antarctica* logra independizarse relativamente de los ciclos de producción sin dejar de mantener una dieta casi exclusivamente herbívora. Esta especie compensa los cambios ambientales mediante las migraciones verticales y el uso de diferentes hábitats. En invierno utiliza como refugio las macroalgas que son, con mucho, las más abundantes en los fondos antárticos: los géneros *Desmarestia* y *Phyllogigas* (DeLaca y Lipps 1976, Moe y DeLaca 1976). El hecho de que

las hembras puedan reproducirse una vez en su vida solamente, según hemos observado y como consigna también Sainte-Marie (1991) como característica del género y aún como lo más frecuente en la superfamilia Eusiroidea, sin embargo no determina que la población como un todo sea semelpara ya que, como hemos visto, algunas hembras se reproducen en primavera y otras en verano dependiendo probablemente de cómo se hayan alimentado y cuánto hayan crecido.

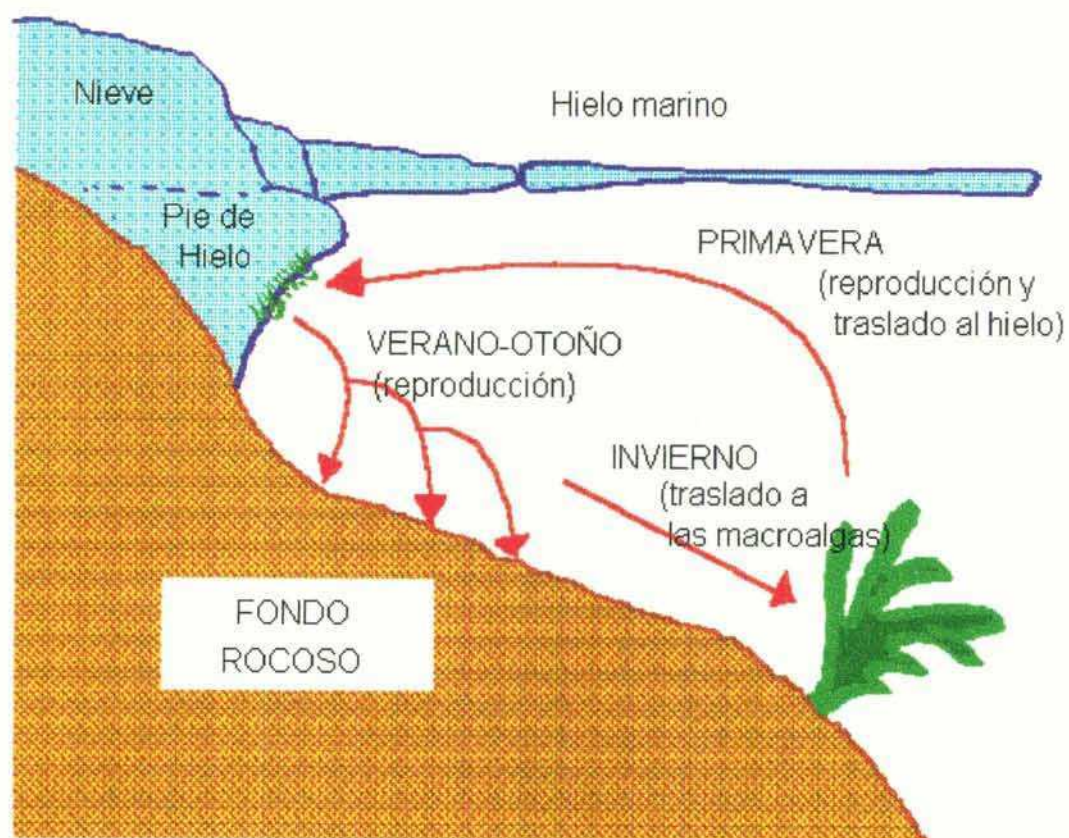


Figura 7.1. Representación del ciclo anual de *G. antarctica*.

Hermos mencionado variadas evidencias de que la población estudiada está sometida a grandes presiones por la dureza del medio físico. En primer lugar, existe un fenómeno de gigantismo (tamaño significativamente mayor que el promedio del género)

señalado por De Broyer (1977) que no puede ser totalmente explicado por los factores que este autor considera. En efecto, según De Broyer las causas del gigantismo en ambientes polares estarían dadas por 1) un retardo en la maduración sexual y en la velocidad de crecimiento, debidos a las bajas temperaturas, que resultarían en organismos que alcanzan su estado reproductivo con tamaños mayores; 2) la disponibilidad directa o indirecta de alimento proveniente del fitoplancton que incrementaría el crecimiento; 3) efectos selectivos producidos por la competencia interespecífica; 4) una presión selectiva a favor de tamaños grandes en el caso de los depredadores y 5) una baja presión de depredación en el caso de las presas lo que aumentaría su longevidad.

El primer mecanismo es reconocido como una de las causas generales de que los anfípodos de altas latitudes tiendan a ser mayores que los de zonas más templadas; Barnard (1962) y Sainte-Marie (1991) lo comentan como una tendencia y Poulin y Hamilton (1995) han demostrado que existen diferencias significativas de tamaño a favor de los anfípodos de altas latitudes respecto a los de latitudes bajas, dentro de los mismos géneros o familias; en *G. antarctica* este efecto no ha sido investigado. El cuarto mecanismo no se aplica aquí por ser *G. antarctica* un herbívoro. Ninguno de los otros resulta una explicación demasiado plausible para el tamaño relativamente grande de esta especie. Los análisis de contenidos estomacales (Richardson y Whitaker 1979, Iken 1994) y de pastoreo (Fernández Giuliano *et al.* 1994) indican un aporte nulo o despreciable del fitoplancton a la dieta de *G. antarctica*; es decir que este factor no lo afecta. Tanto la competencia interespecífica (factor 3) como la presión de depredación (factor 5) tendrían un efecto contrario sobre el tamaño. En el caso de la competencia, ésta es principalmente por refugios (ver apéndice III) y selecciona más bien tamaños pequeños o intermedios. En el caso de la depredación, De Broyer sostiene que es baja en general para los anfípodos, pero hemos señalado que en el caso de *G. antarctica*, sucede lo contrario, siendo esta especie un ítem importante en la dieta de peces tales como *Trematomus newnesi* y *Notothenia coriiceps neglecta* (Whitaker 1977), pingüinos (Coria, comunicación personal y observaciones propias) e invertebrados tales como el isópodo

Glyptonotus antarcticus (Arnaud 1977) o los anfipodos *Bovallia gigantea* (observaciones propias), *Cheirimedon femoratus* y *Paramoera walkeri* (Whitaker 1977). Entonces, el gigantismo de *G. antarctica* podría ser una respuesta a las fluctuaciones dramáticas del medio que seleccionan favorablemente anfipodos de mayor tamaño con una capacidad natatoria importante y capaces de soportar la disipación energética producida por las bajas temperaturas.

Las biomásas algales medidas, son importantes (hasta 17 mg de clorofila a/m² en el fondo y 9.4 mg de clorofila a/m² en el pie de hielo); Whitaker (1977) reporta 148 mg de clorofila a/m² en el hielo rápido y 8.5 mg de clorofila a/m² en el pie de hielo para las islas Orcadas con predominio de *Navicula glaciei* y *Nitzschia curta*, pero no queda claro si tal biomasa está o no disponible para los herbívoros, Matsuda *et al.* (1990) reportan entre 0.4 y 25 mg de clorofila a/m² en el hielo del mar del Wedell; mientras que Homer (1980) consigna para Alaska, donde hemos visto que existen también anfipodos que aprovechan esta oferta, entre 1 y 30 mg de clorofila a/m² con presencia de las diatomeas *Nitzschia frigida*, *N. cylindrus* y *Navicula marina*. Estos datos nos dan idea de que *G. antarctica* tiene en bahía Hope una oferta de alimento algal comparable a la que utilizan los anfipodos en ambientes similares y que aprovecha mejor en cuanto a conversión en producción secundaria, la oferta cuantitativamente menor (la del hielo).

El número de juveniles por hembra, que es una medida de la energía destinada a la reproducción, es menor en nuestra población que los reportados para la misma especie en las islas Orcadas: Thurston (1972) y Sainte-Marie (1991) dan un promedio de 49 juveniles por hembra, Richardson y Whitaker (1979) reportan 65.4 juveniles por hembra para el mismo sitio; nosotros encontramos un promedio de 12.4 juveniles por hembra con un máximo de 31. Esto abona la idea de que *G. antarctica* en bahía Esperanza está sometida a un alto nivel de estrés. ¿Dónde debemos buscar la "respuesta" ecológica a ese estrés?

b. Ciclo de vida y trueques energéticos

Según Pulliam (1989) la distribución de los individuos de una población en el espacio, depende de la velocidad de consumo de recursos en cada hábitat, la cuál a su vez depende de la oferta de recursos en dicho hábitat y la densidad poblacional en él. Si a estas consideraciones le sumamos los costos y riesgos que los individuos afrontan en cada hábitat, obtendremos una visión más completa de la realidad. Además, debemos considerar que los hábitats rara vez son constantes lo cual provoca que la distribución espacial de la que hablamos cambie continuamente en función de las variaciones en el balance entre beneficios y costos. Holt (1985) señala que los eventos etológicos, tales como la selección de hábitat, ocurren más rápido que los eventos demográficos envueltos en la regulación poblacional. La superposición de ambos fenómenos genera el patrón final de distribución, el cual tiende a minimizar el cociente entre costos y beneficios totales por unidad de tiempo.

Según los datos que se presentan en esta tesis, el balance para *G. antarctica* en cada hábitat es diferente según la época del año y se puede resumir como sigue: en verano y otoño, la alta oferta de alimento en el fondo y el retroceso del hielo hacen que los beneficios sean mucho mayores que los costos en las aguas someras (hasta 5 m de profundidad) en el caso de los juveniles; los adultos no experimental lo mismo ya que su mayor tamaño los convierte en presas más visibles y apetecibles en esta zona, lo cual hace que se concentren preferentemente a mayores profundidades (figura 7.2).

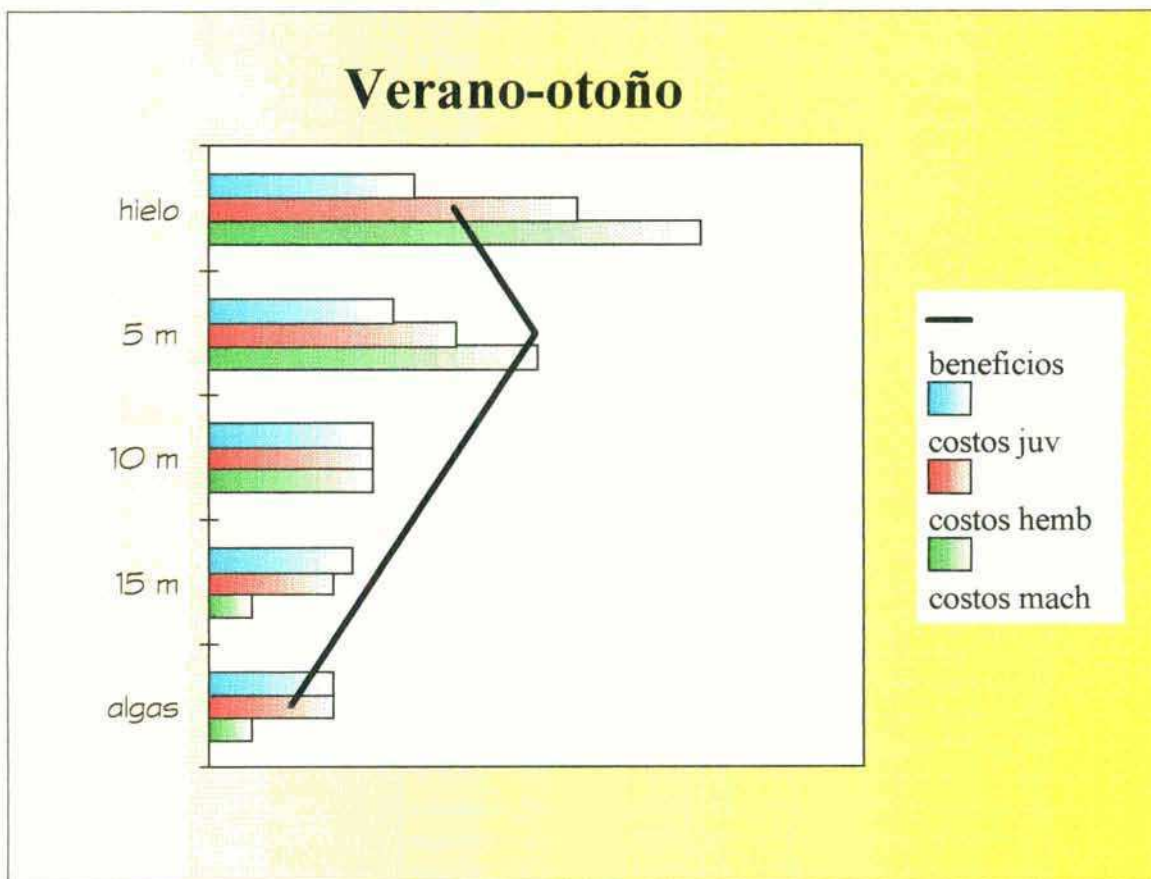


Figura 7.2. Balance entre beneficios (línea llena) y costos para los diferentes estadios en los distintos hábitats en el período verano-otoño (escala arbitraria). La abundancia de cada estadio en cada hábitat es proporcional a la diferencia entre beneficios y costos. Cuando los costos superan a los beneficios la abundancia tiende a cero.

En invierno, el descenso de la producción primaria por la baja disponibilidad de luz y el aumento del estrés térmico por el avance del hielo provocan un aumento de los costos y una disminución de los beneficios en aguas someras; esto se manifiesta con especial potencia en las hembras, que son las que sufren más críticamente por la falta de alimento ya que necesitan acumular lípidos que serán destinados a la reproducción; la consecuencia de esto es que encontramos pocos anfípodos en el fondo, básicamente a 15 m de profundidad y que la mayoría, sobre todo las hembras, se localizan sobre las macroalgas a más de 20 m (figura 7.3).

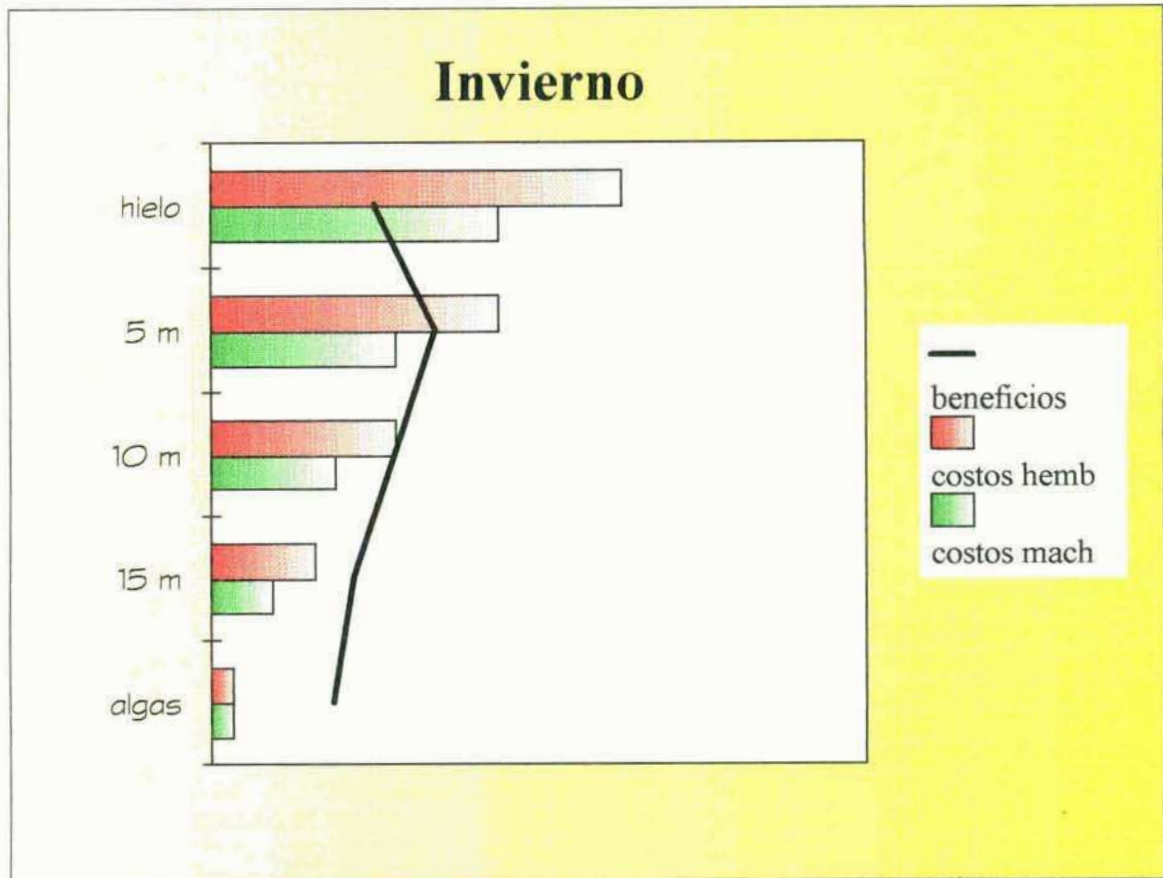


Figura 7.3. Balance entre beneficios (línea llena) y costos para los diferentes estadios en los distintos hábitats en el período invernal (escala arbitraria). la presencia de juveniles es casi nula.

Por último, en primavera, cuando comienza el deshielo y la disponibilidad de algas epónticas es máxima, los beneficios son muy altos en aguas someras y en la cara inferior del hielo; allí, los costos son bajos para los juveniles que pueden refugiarse de los depredadores en las pequeñas concavidades del hielo y aprovechar al máximo la biomasa algal (figura 7.4).

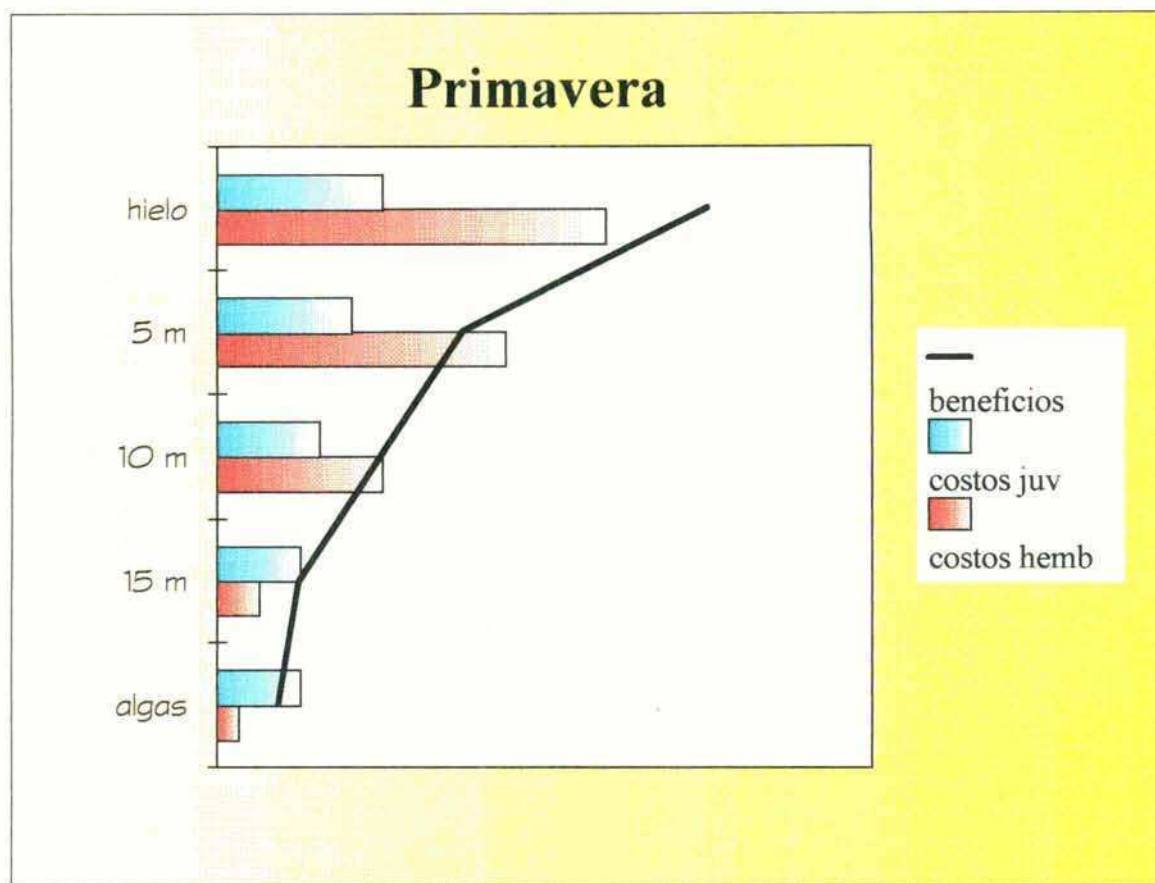


Figura 7.4. Balance entre beneficios (línea llena) y costos para los diferentes estadios en los distintos hábitats en el período primaveral (escala arbitraria). La presencia de machos es despreciable.

Existen ejemplos de trueques parecidos en otros anfipodos. Ya señalamos el ejemplo que dan Carey y Boudrias (1987) con el anfipodo de Alaska *Pseudalibrotus litoralis* que afronta un intercambio similar entre los altos costos fisiológico, producido por la natación y el descenso de salinidad, y ecológico, por una mayor exposición a la depredación, que le representa trasladarse al hielo a comer, y el beneficio energético que le supone aprovechar la gran biomasa microalgal y de fauna asociada que tiene como oferta allí. Sugerentemente, estos autores indican que la estabilización de la proporción de sexos (hembras/machos) se da en coincidencia con el pico de máxima producción primaria en el ambiente. Este hecho puede estar asociado al estado termodinámico de la población tal como se explicó en el capítulo 4. Sagar (1980) menciona también el aprovechamiento de la oferta de alimentos en el hielo por

parte de *Paramoera walkeri*, otro herbívoro, que, sin embargo, no tiene una oferta de macroalgas como refugio invernal. Este autor da cuenta de variaciones en la proporción de sexos que se relacionan con la energía disponible. En *Bovallia gigantea* la importancia de las macroalgas como refugio y fuente de alimento está demostrada también (Bone 1972).

Según Lawrence (1976) y Hill *et al.* (1992), la acumulación de lípidos en el cuerpo permite a los invertebrados marinos de ambientes polares y subpolares regular las fluctuaciones ambientales, también señalan que se necesita un nivel crítico de lípidos en el cuerpo para alcanzar la reproducción; cuando ese nivel crítico no se alcanza, la reproducción puede demorarse; este podría ser un mecanismo regulador de la dinámica poblacional en *G. antarctica*. Por otra parte; existen modelos teóricos que muestran que el bivoltinismo y el retraso en la reproducción cuando las condiciones nutricionales son malas, pueden ser buenas estrategias de supervivencia en ambientes fluctuantes (Tuljapurkar 1989, 1990); esto también coincide con los patrones observados en *G. antarctica* que tiene dos periodos anuales de reproducción sin la existencia de subpoblaciones.

c. Consideraciones finales

Contestando a las dudas planteadas al comienzo podemos decir que el hecho de que en los ambientes antárticos exista tal cantidad y variedad de formas de vida, especialmente en el mar, es un desafío a nuestra capacidad, como biólogos, de explicar los mecanismos de adaptación de los seres vivos a tales condiciones.


El caso de *Gondogeneia antarctica* es paradigmático en más de un sentido ya que los distintos niveles de adaptación, etológico, fisiológico, ecológico, se acoplan en una especie de ajedrez vital que permite a este animal acercarse a un aprovechamiento óptimo del ambiente. Por supuesto, tal aprovechamiento se da a nivel poblacional y, eventualmente, a nivel específico, aunque significa el sacrificio de muchos individuos que son víctimas tanto

de la depredación como del clima o la falta de suficiente alimento. Las poblaciones de *G. antarctica* se insertan así en la red trófica de las costas antárticas como un nudo energético de primera importancia.

Permitaseme terminar esta tesis con una frase del mismo autor con que la inaugurara, Umberto Eco en "El Nombre de la Rosa": *Porque de tres cosas depende la belleza: en primer lugar, de la integridad o perfección, y por eso consideramos feo lo que está incompleto; luego, de la justa proporción, o sea de la consonancia; por último, de la claridad y la luz, y, en efecto, decimos que son bellas las cosas de colores nítidos.*

Espero de todo corazón haber hecho honor a la completitud, el equilibrio y la claridad.

Open Door, 19 de diciembre de 1995.



Graciela Escal

Referencias

- Agnew, D. J. y P. G. Moore 1986. The feeding ecology of two littoral amphipods (Crustacea) *Echinogammarus pirloti* (Sexton & Spooner) and *E. obtusatus* (Dahl). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 103:203-216.
- Alexander, V. 1974. Primary productivity regimes of the nearshore Beaufort Sea, with reference to the potential roles of the ice biota. En J. C. Read y J. E. Sater (ed.) *The Coast and Shelf of the Beaufort Sea*. 609-626. Arctic Institute of North America, Calgary, Canada.
- Alonso, G. M. 1986. Dos especies nuevas del género *Gondogeneia* Barnard (Amphipoda, Eusiridae). *Physis* (Buenos Aires), Secc. A, 44: 1-7.
- Arnaud, P. M. 1970. Frequency and ecological significance of necrophagy among the benthic species of antarctic coastal waters. En M. W. Holdgate (ed.) *Antarctic Ecology*, vol.1, 297-304. Academic Press, London.
- Arnaud, P. M. 1977. Adaptations within the Antarctic marine ecosystem. En *Adaptations within Antarctic Ecosystems*, G. A. Llano (ed.), 135-157. Smithsonian Institution, Washington.
- Barnard, J. L. 1959. Epipelagic and under ice amphipods of the central Arctic Basin. En Bushnell, V.C. (ed.). *Scientific studies at Fletcher's ice island. T-3, 1952-1955*. Bedford, Mass., Geophysics Research Directorate. U.S. Air Force Cambridge Research Center, 1:115-152.
- Barnard, J. L. 1962. South Atlantic abyssal amphipods collected by R. V. Verma. *Abyssal Crustacea*, Verma Research Service, 1: 1-78.
- Barnard, J. L. 1972. Gammaridean Amphipoda of Australia. Part I. *Smithsonian Contribution Zoology*, 103: 1-333.
- Barnard, J. L. 1981. The Families and genera of Marine Gammaridean Amphipoda. *United States National Museum Bulletin*, 271.
- Bellan-Santini, D. y M. Ledoyer 1974. Gammariens (Crustacea - Amphipoda) des Iles Kerguelen et Crozet. *Tethys* 5(4): 635-708.
- Bertalanffy, L. von 1984. *Teoría General de Sistemas: Fundamentos, desarrollo y aplicaciones*. Fondo de Cultura Económica, México, 311 pp. (1a edición en español, 4ta reimpresión).
- Bone, D. G. 1972. Aspects of the biology of the Antarctic Amphipod *Bovallia gigantea* Pfeffer at Signy Island, SouthOrkney Islands. *British Antarctic Survey Bulletin*, 27: 105-122.
- Boudrias, M. A. y Carey, Jr., A. G. 1988. Life history of *Pseudalibrotus litoralis* (Crustacea: Amphipoda) on the inner continental shelf, SW Beaufort Sea. *Marine Ecology - Progress Series* 40: 249-257.
- Boustfield, E. 1983. An updated phyletic classification and palaeohistory of the amphipoda. En Schram, F. (ed.), *Crustacean Phylogeny*. Balkema, Rotterdam: 257-277.

- Brêthes, J-C.; G. Ferreyra y S. de la Vega. 1994. Distribution, growth and reproduction of the limpet *Nacella* (*Patinigera*) *concinna* (Strebel 1908) in relation to potential food availability, in Esperanza Bay (Antarctic Peninsula). *Polar Biology*, 14: 161-170.
- Bregazzi, P. K. 1972. Life cycles and seasonal movements of *Cheirimedon femoratus* (Pfeffer) and *Tryphosella kergueleni* (Miers) (Crustacea: Amphipoda). *British Antarctic Survey Bulletin*, 30: 1-34.
- Carey, A. G. Jr 1985. Marine ice fauna: Artic. En Horner, R. A. (ed.) *Sea Ice Biota*. CRC Press, Boca Ratón FL, pp.: 173-190.
- Carlsson, R. 1983. Population dynamics, reproduction and production of *Pontoporeia affinis* (Crustacea, Amphipoda) in a meromictic bay in the northern Alan Islands, Baltic Sea. *Memoranda Society Fauna Flora Fennica*. 59: 53-60.
- Carrasco, F.D. y D. F. Arcos. 1984. Life history and production of a cold-temperate population of the sublittoral amphipod *Ampelisca araucana*. *Marine Ecology-Progress Series*, 14: 245-252.
- Chevreaux, E. 1906. Crustacés amphipodes. En *Expédition antarctique française (1903-1905) commandé par le Dr. Jean Charcot*. *Sciences Naturelles, Documents scientifiques*, Paris: 1-100.
- Clarke, A.; A. Skadsheim y L. Holmes. 1985. Lipid biochemistry and reproductive biology in two species of Gammaridae (Crustacea: Amphipoda). *Marine Biology*, 88: 247-263.
- Collie, J. S. 1985. Life history and production of three amphipod species on Georges Bank. *Marine Ecology - Progress Series*, 22: 229-238.
- Connell, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. En Cody, M. L y J. Diamond (Eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press; pp.: 460-490.
- Daniels, R. A. 1982. Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula. *Fish. Bull.*, 80: 575-588.
- Dauvin, J. C. 1988a. Biologie, dynamique, et production de populations de crustacés amphipodes de Manche occidentale. 1. *Ampelisca tenuicornis* Liljeborg. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 118: 55-84.
- Dauvin, J. C. 1988b. Biologie, dynamique, et production de populations de crustacés amphipodes de Manche occidentale. 3. *Ampelisca typica* (Bate). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 121:1-22.
- Dauvin, J. C. 1988c. Life cycle, dynamics, and productivity of Crustacea-Amphipoda from the Western English Channel. 4. *Ampelisca armoricana* Bellan-Santini et Dauvin. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 123: 235-252.
- Dearborn, J. H. 1967. Food and reproduction of *Glyptonotus antarcticus* (Crustacea:Isopoda) at McMurdo Sound, Antarctica. *Transactions of the Royal Society of New Zealand Zoology*, 8: 163-168.
- De Broyer, C. 1977. Analysis of the gigantism and dwarfness of Antarctic and Subantarctic Gammaridean Amphipoda. En Llano, G. A. (ed.) *Adaptations within Antarctic Ecosystems*. Proceedings of the 3rd SCAR Symposium on Antarctic Biology. Washington: Smithsonian Institution, 327-334.

DeLaca, T. E. y J. H. Lipps 1976. Shallow-water marine associations, Antarctic Peninsula. *Antarctic Journal*, 11(1): 12-20.

Donn, T. E., Jr. y R. Croker 1986. Seasonal patterns of production in the Sandy-Beach Amphipod *Haustorius canadensis*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 22: 675-687.

Dunbar, M. J. 1968 *Ecological Development in Polar Regions: A Study in Evolution*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

Fahrig, L. y G. Merriam 1985. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, 66(6): 1762-1768.

Fernández Giuliano, S.; G. Ferreyra; A. Giorgi; I. Schloss y A. Curtosi. 1994. Estudios preliminares sobre estrategias de pastoreo del anfípodo bentónico *Pontogeneia antarctica* (Chevreux, 1906). Dirección Nacional del Antártico, Contribuciones n° 419: 60-65.

Fredette, T. J. y R. J. Díaz 1986. Secondary production of *Gammarus mucronatus* Say (Amphipoda: Gammaridae) in warm temperate estuarine habitats. York River, Virginia. *Journal of Crustacean Biology*, 6: 729-774.

Gallardo, V. A., J. G. Castillo, M. A. Retamal, A. Yáñez, H. I. Moyano y J. G. Hermosilla 1977. Quantitative studies on the Soft-bottom macrobenthic animal communities of shallow Antarctic bays. En Llano, G. A. (ed.) *Adaptations within Antarctic Ecosystems. Proceedings of the 3rd SCAR Symposium on Antarctic Biology*. Washington: Smithsonian Institution, 361-387.

Grebmeier, J. M.; C. P. McRoy y H. M. Ferder 1988. Pelagic-benthic coupling on the shelf of the northern Bering and Chukchi Seas. I. Food supply and benthic biomass. *Marine Ecology Progress Series*, 48: 57-67.

Griffiths, E. y R. Dillinger. 1981. Beaufort Sea barrier island-lagoon ecological processes studies: final report, Simpson lagoon. En OCSEAP, Final Rep., vol. 8, Biological Studies. US Dept. Commerce, NOAA, Juneau, A., pp 1-198.

Gruzov, E. N. 1977. Seasonal alterations in coastal communities in the Davis Sea. En Llano, G. A. (ed.) *Adaptations within Antarctic Ecosystems. Proceedings of the 3rd SCAR Symposium on Antarctic Biology*. Washington: Smithsonian Institution, 263-278.

Hill, C., M. A. Quigley; J. F. Cavaletto y W. Gordon 1992. Seasonal Changes in lipid content and composition in the benthic amphipods *Monoporeia affinis* and *Pontoporeia femorata*. *Limnology and Oceanography*, 37: 1280-1289.

Holt, R. D. 1985. Population dynamics in two-patch environments: Some anomalous consequences of optimal habitat selection. *Theoretical Population Biology* 28: 181-208.

Huston, M. *Biological Diversity. The coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press, 1994. 681 pp.

Iacobas, A. D. 1993. *Medical Biophysics Lectures, Part I: Concepts and Methodology*. "Ovidius" University press. 60 pp.

Iken, K. 1994. Relaciones tróficas entre macroalgas y animales herbívoros en un sistema de aguas someras (Caleta Potter, Isla 25 de mayo / King George Island) Dirección Nacional del Antártico, Contribuciones n° 419: 51-59.

Jazdzewski, K.; C. De Broyer; W. Teodorczyk y A. Konopacka 1991. Survey and distributional patterns of the amphipod fauna of Admiralty Bay, King George Island, South Shetland Islands. *Polish Polar Research*. 12(3): 461-472.

Kevrekidis, T. y A. Koukouras. 1988/89. Life cycle and reproduction of *Gammarus aequicauda* (Crustacea: Amphipoda) in the Evros Delta (NE Greece). *Israel Journal of Zoology*, 35: 137-149.

Kevrekidis, T. y M. Lazaridou-Dimitriadou 1988. Relative growth and secondary production of the amphipod *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931) in the Evros Delta (N. Aegean Sea). *Ahiers de Biologie Marine*, 29: 483-495.

Klages, M. 1993. Distribution, reproduction and population dynamics of the Antarctic gammaridean amphipod *Eusirus perdentatus* Chevreux, 1912 (Crustacea). *Antarctic Science*, 5: 349-359.

Klages, M. y J. Gutt 1990a. Observations on the feeding behaviour of the Antarctic Gammarid *Eusirus perdentatus* Chevreux, 1912 (Crustacea: Amphipoda) in aquaria. *Polar Biology*, 10: 359-364.

Klages, M. y J. Gutt 1990b. Comparative studies on the feeding behaviour of high Antarctic amphipods (Crustacea) in laboratory. *Polar Biology*, 11: 73-79.

Klöser, H. 1994. Descripción básica de Caleta Potter y costas abiertas adyacentes. Dirección Nacional del Antártico, Contribuciones n° 419: 5-16.

Knox, G. y J. Lowry. 1977. A comparison between the benthos of the Southern Ocean and the North Polar Ocean with special reference to the amphipoda and the polychaeta. En Dunbar, M. (ed.). *Polar Oceans*. Calgary: Arctic Institute of North America, 423-462.

Lawrence, J. M. 1976. Patterns of lipid storage in post-metamorphic marine invertebrates. *Annals of Zoology*. 16: 747-762.

Margalef, R. 1974. *Ecología*. Omega, Barcelona.

Margalef, R. 1995. La Ecología, entre la vida real y la física teórica. *Investigación y Ciencia*, 224 (junio 1995): 66-73.

Matsuda, O., S. Ishikawa y K. Kawaguchi 1990. Seasonal variations of particulate organic matter under the antarctic fast ice and its importance to benthic life. En K. R. Kerry y G. Hempel (eds.) *Antarctic ecosystems. Ecological Change and Conservation*, 143-148. Springer-Verlag, Berlin.

Moe, R. L. y T. E. DeLaca 1976. Occurrence of macroscopic algae along the Antarctic Peninsula. *Antarctic Journal*, 11(1): 20-24.

Momo, F. y G. Ferreyra 1991. Ciclo de vida de *Pontogeneia antarctica* (Crustacea, Amphipoda) y su relación con la oferta alimentaria. XV Reunión Argentina de Ecología.

Momo, F. y G. Ferreyra 1993. Ciclo de vida de *Pontogeneia antarctica* (Crustacea, Amphipoda). Segundas Jornadas de Comunicaciones sobre Investigaciones Antárticas. 85-86.

Nagata, K. 1986. Amphipod crustaceans from surface waters of the southern ocean during 1983-84 summer. *Memories of the National Institute of Polar Research (Japón), Special Issue*, 40: 259-276.

- Nerini, M. K. y J. S. Oliver 1983. Gray whales and the structure of the Bering Sea benthos. *Oecologia*, 59: 224-225.
- Peer, D.; L. Linkletter y P. Hicklin 1986. Life history and reproductive biology of *Corophium volutator* (Crustacea: Amphipoda) and the influences of shorebird predation on population structure in Chigneto Bay, Bay of Fundy, Canadá. *Netherland Journal of Sea Research* 20: 359-373.
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological Diversity*. Wiley, New York.
- Pollock, D. y C. Beyers. 1981. Environment, distribution and growth rates of west coast rock-lobster *Jasus lalandii* (H. Milne Edwards). *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 44, Part. 3.
- Poulin, R. y W. Hamilton 1995. Ecological determinants of body size and clutch size in amphipods: a comparative approach. *Functional Ecology*, 9: 364-370.
- Prigogine, I. 1967. *Introduction to Thermodynamics of Irreversible Processes*. Interscience Publishers, New York. 147 pp.
- Pulliam, H. R. 1989. Individual behavior and the produrement of essential resources. En J. Roughgerden, R. May y S. Levin (eds.). *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 25-38.
- Quartino, L. 1994. Algas marinas bentónicas de caleta Potter. *Dirección Nacional del Antártico, Contribuciones n° 419: 42-46..*
- Rakusa-Suszczewski, S. y H. Dominas. 1974. Chemical composition of the Antarctic Amphipoda *Paramoera walkeri* Stebbing and cromatographic analysis of its lipids. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 21: 261-268.
- Richardson, M. G. 1978. The ecology (including physiological aspects) of selected antarctic marine invertebrates associated with inshore macrophytes. Ph D. Thesis.
- Richardson, M. D. y J. W. Hedgpeth 1977. Antarctic soft-bottom, macrobenthic community adaptations to a cold, stable, highly productive, glacially affected environment. En Llano, G. A. (ed.) *Adaptations within Antarctic Ecosystems*. Proceedings of the 3rd SCAR Symposium on Antarctic Biology. Washington: Smithsonian Institution, 181-196.
- Richardson, M. G. y T. M. Whitaker 1979. An antarctic fast-ice food chain: Observations on the interaction of the amphipod *Pontogeneia antarctica* Chevreux with ice-associated microalgae. *Bulletin of British Antarctic Survey*, 47: 107-115.
- Rowe, G. T. 1971. Benthic biomass and surface productivity. En J. D. Costlow (ed.) *Fertility in the Sea*, Vol. 2, 441-454. Gordon and Breach, New York.
- Sagar, P. M. 1980. Life cycle and growth of the Antarctic Gammarid Amphipod *Paramoera walkeri* (Stebbing, 1906). *Journal of the Royal Society of New Zealand* 10(3): 259-270.
- Sainte-Marie, B. 1991. A review of the reproductive bionomics of aquatic gammaridean amphipods: variation of life history traits with latitude, depth, salinity and superfamily. *Hydrobiologia*, 223: 189-227.

- Schloss, I.; G. Ferreyra; H. Klöser; G. Mercuri; A. Curtosi y F. Laturus. 1993. Phytoplankton development during spring in Potter Cove (King George Island, South Shetland Islands, Antarctica). ASLO/SWS Annual Meeting.
- Schram, F. 1986. Crustacea. Oxford University Press, New York, 606 pp.
- Siegfried, C. A. 1985. Life history, population dynamics and production of *Pontoporeia hoyi* (Crustacea, Amphipoda) in relation to the trophic gradient of Lake George, New York. *Hydrobiologia*, 122: 175-180.
- Skadsheim, A. 1984. Life cycle of *Gammarus oceanicus* and *G. salinus* (Amphipoda) in the Oslofjord, Norway. *Holarctic ecology*, 7: 262-270.
- Skadsheim, A. 1989. Regional variation in amphipod life history: effects of temperature and salinity on breeding. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 127: 25-42.
- Skadsheim, A. 1990. A cohort life table for *Gammarus salinus* (Amphipoda). *Oikos*, 57: 207-214.
- Solé, R. D., J. Bascompte y J. Valls 1992. Stability and complexity of spatially extended top-species competition. *Journal of Theoretical Biology*, 159: 469-480.
- Stanhope, M. J. y C. D. Levings 1985. Growth and production of *Eogammarus confervicolus* (Amphipoda: Anisogammaridae) at a Log Storage site and in areas of undisturbed habitat within the Squamish Estuary, British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 42: 1733-1740.
- Stebbing, T. 1906. Amphipoda. I. Gammaridea. *Das Tierreich*, 21: 806 pp.
- Stevens, J. E. 1995. The Antarctic pack-ice ecosystem. *BioScience*, 45(3): 128-132.
- Strickland, J. D. H. y T. R. Parsons 1984. A practical handbook of sea water analysis (2da edición). Fisheries Research Board Canadian Bulletin, 167:307.
- Taylor, A. D. 1990. Metapopulations, dispersal, and predator-prey dynamics: an overview. *Ecology*, 71: 429-433.
- Thurston, M. H. 1968. Notes on the life history of *Bovallia gigantea* (Pfeffer) (Crustacea: Amphipoda). *British Antarctic Survey Bulletin*, 16: 57-64.
- Thurston, M. H. 1970. Growth in *Bovallia gigantea* Pfeffer (Crustacea: Amphipoda). En Holdgate, M. W. (ed). *Antarctic Ecology*, 269-278. Academic Press, London.
- Thurston, M. H. 1972. The Crustacea Amphipoda of Signy Island, South Orkney Islands. *British Antarctic Survey. Scientific Reports. N° 71*, 1-133.
- Tremblay, C.; J. A. Runge y L. Legendre 1989. Grazing and sedimentation of the ice algae during and immediately after a bloom at the ice-water interface. *Marine Ecology Progress Series*, 56: 291-300.
- Tuljapurkar, S. 1989. Population dynamics in variable environments. VII. The demography and evolution of iteroparity. *The American naturalist*, 133(6): 901-923.
- Tuljapurkar, S. 1990. Delayed reproduction and fitness in variable environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 87:1139-1143.

Wallach, D. y B. Goffinet 1989. Mean squared error of prediction as a criterion for evaluating and comparing system models. *Ecological Modelling*, 44: 299-306.

Whitaker, T. M. 1977. Sea ice habitats of Signy Islans (South Orkneys) and their primary productivity. En Llano, G. A. (ed.) *Adaptations within Antarctic Ecosystems. Proceedings of the 3rd SCAR Symposium on Antarctic Biology*. Washington: Smithsonian Institution, 75 - 82.

White, M. G. 1977. Ecological adaptations by Antarctic poikilotherms to the polar marine environment. En Llano, G. A. (ed.) *Adaptations within Antarctic Ecosystems. Proceedings of the 3rd SCAR Symposium on Antarctic Biology*. Washington: Smithsonian Institution, 197-208.

Wildish, D. J. 1984. Secondary production of four sublittoral, soft-sediment amphipod populations in the Bay of Fundy. *Canadian Journal of Zoology*, 62: 1027-1033.

Winberg, G.; K. Patalas; J. Wright; A. Hillbricht-Ilkowska; W. Cooper y K. Mann. 1971. Methods for calculating productivity. En Edmonson, W. y G. Winberg (Eds.). *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters*. Blackwell-Oxford.

Apéndice I

MAPAS DETALLADOS DE LOS LUGARES DE MUESTREO

Se tomaron a partir de las cartas de navegación del Servicio de Hidrografía Naval.

Para Bahía Esperanza (Hope Bay) se utilizaron las cartas H-713 (1:300000) y H-757 (1:10000); para Caleta Potter y la Isla 25 de Mayo (King George Island) se utilizó la carta H-711 (1:200000).

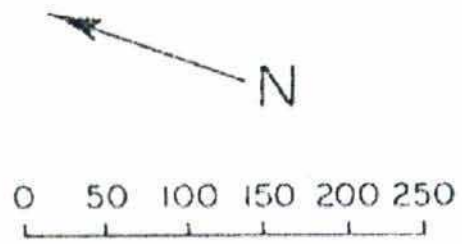
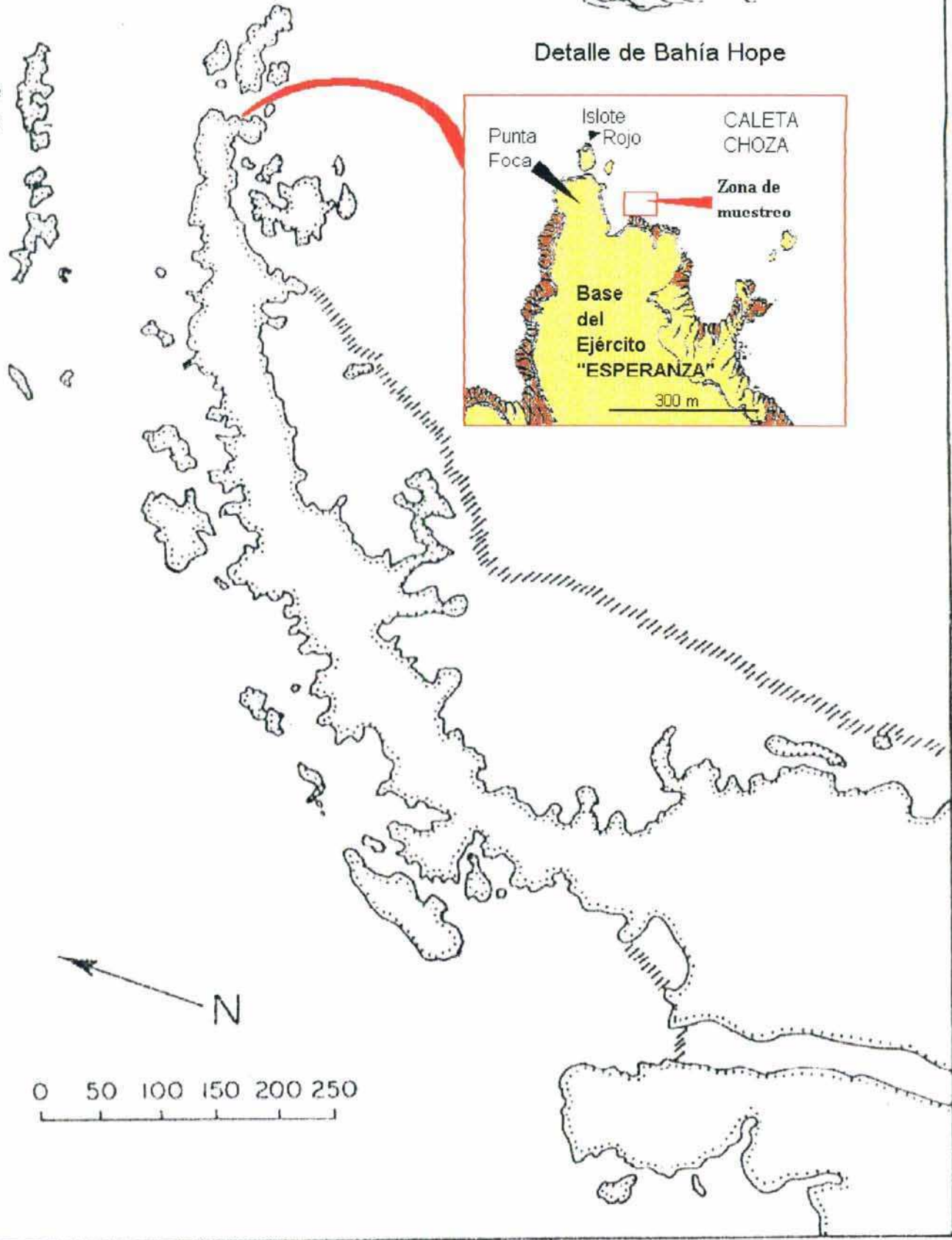
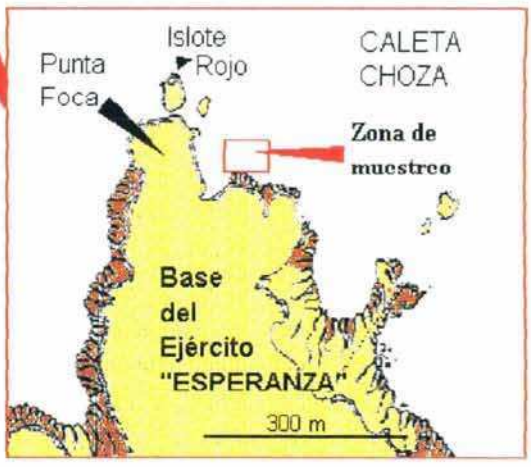
LISTA DE MUESTRAS

Se consigna una tabla con el número de trampas extraídas por fecha en Esperanza y el número de ejemplares de *Gondogeneia antarctica* encontrados en ellas.



Detalle de Bahía Hope

Isla
25 de
Mayo



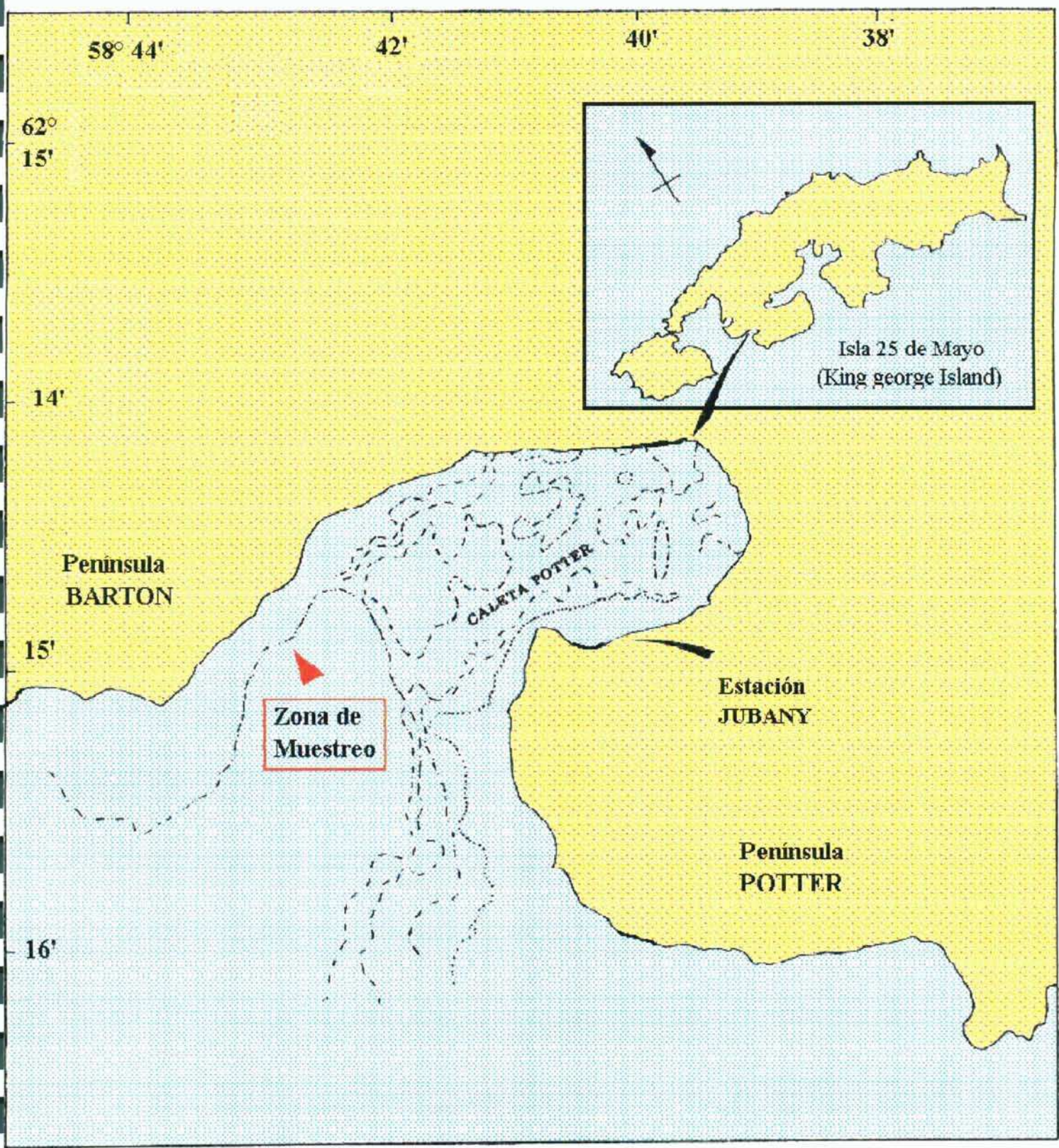


Tabla I.1. NÚMERO DE TRAMPAS RECUPERADAS POR FECHA

Fecha	Profundidad (metros)	Número de trampas	EJEMPLARES TOTALES PROCESADOS			
			Machos	Hembras maduras	Juveniles	Hembras inmaduras
24-Mar-87	5	3	0	0	0	0
	10	4	41	26	5	0
	15	3	91	78	60	0
07-Jun-87	5	1	0	0	0	0
	10	1	1	0	0	0
	15	3	6	0	0	0
06-Jul-87	5	1	1	0	1	0
	10	1	0	0	0	0
	15	1	0	0	0	0
14-Ago-87	5	1	0	0	0	0
	10	1	0	0	0	0
	15	1	0	0	0	0
08-Oct-87	5	1	2	1	2	0
	10	1	1	1	5	0
	15	3	5	2	37	0
10-Nov-87	5	2	0	0	1	0
	10	1	0	0	1	0
	15	1	1	1	1	0
02-Dic-87	5	1	0	0	0	0
	10	2	9	7	21	30
	15	2	10	4	1	8
07-Ene-88	5	1	0	0	0	0
	10	2	7	7	0	10
	15	1	0	1	0	0

MUESTRAS DE RASPAJE DE HIELO (15 metros de raspaje)

Fecha	Hora	Altura de marea	Machos	Hembras maduras	Juveniles	Hembras inmaduras
04-Oct-87	00:30	1.0 m	12	2	134	27
02-Nov'87	16:45	2.8 m	2	5	41	4
09-Nov'87	20:10	2.8 m	3	13	81	19

INTERTIDAL

Fecha	Hora	Altura de marea	Machos	Hembras maduras	Juveniles	Hembras inmaduras
26-Feb-87	ND*	ND	9	7	89	2

Apéndice II

ESTIMACIÓN DE PESO SECO A PARTIR DE LONGITUDES

La medición del peso seco de los ejemplares es un proceso engorroso para realizar rutinariamente; por esta razón, se acostumbra estimar la relación existente entre aquel y diversas longitudes corporales de más sencilla medición. En el caso de *G. antarctica*, al no existir estudios previos que den cuenta de estas relaciones, fue necesario medir directamente el peso seco de los ejemplares para el cálculo de la producción secundaria. Sin embargo, se procedió a explorar las relaciones entre el peso seco y tres longitudes corporales: la de la cabeza, la del primer artejo de la anténula y la del cuarto somito. Las relaciones se estudiaron por separado para hembras, machos y juveniles, en el entendimiento de que pueden presentar crecimiento alométrico con diferente coeficiente después de la maduración sexual. Se realizaron regresiones del peso seco versus cada una de las longitudes, utilizando ambas variables en escala logarítmica. La existencia de crecimiento alométrico significa que la relación entre el peso de los ejemplares (W) y una longitud dada (L) es del tipo:

$$W = a L^b$$

de donde se obtiene:

$$\log W = \log a + b \log L$$

es decir que, en una regresión lineal con escala doble logarítmica, la pendiente representa al coeficiente alométrico b y la ordenada al origen es el logaritmo de a .

El nivel de significación de los coeficientes de correlación se cuantificó mediante un test de t de Student, usando la fórmula:

$$t = R [(N - 2) / (1 - R^2)]^{1/2}$$

donde R es el coeficiente y N el número de observaciones (pares). El valor de t se contrasta con el valor crítico con $N - 2$ grados de libertad y se consideró significativo cuando la probabilidad de que se deba al azar es menor que 0.05.

Se observó que todas las regresiones resultaron significativas salvo una (Tabla I.1).

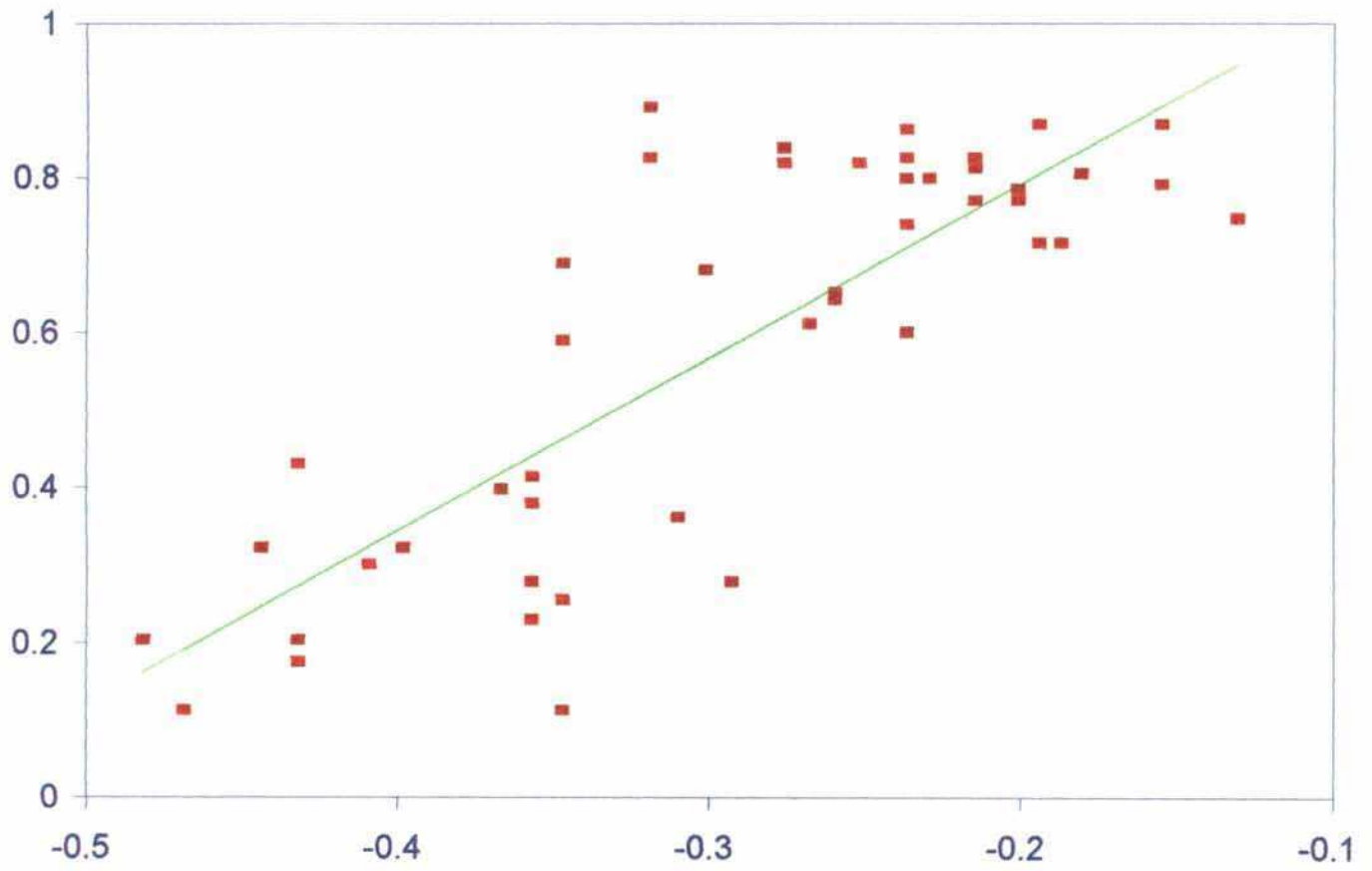
Se observó que todas las regresiones resultaron significativas salvo una (Tabla I.1).

TABLA II.1. Parámetros de las regresiones log Peso Seco versus log (L)

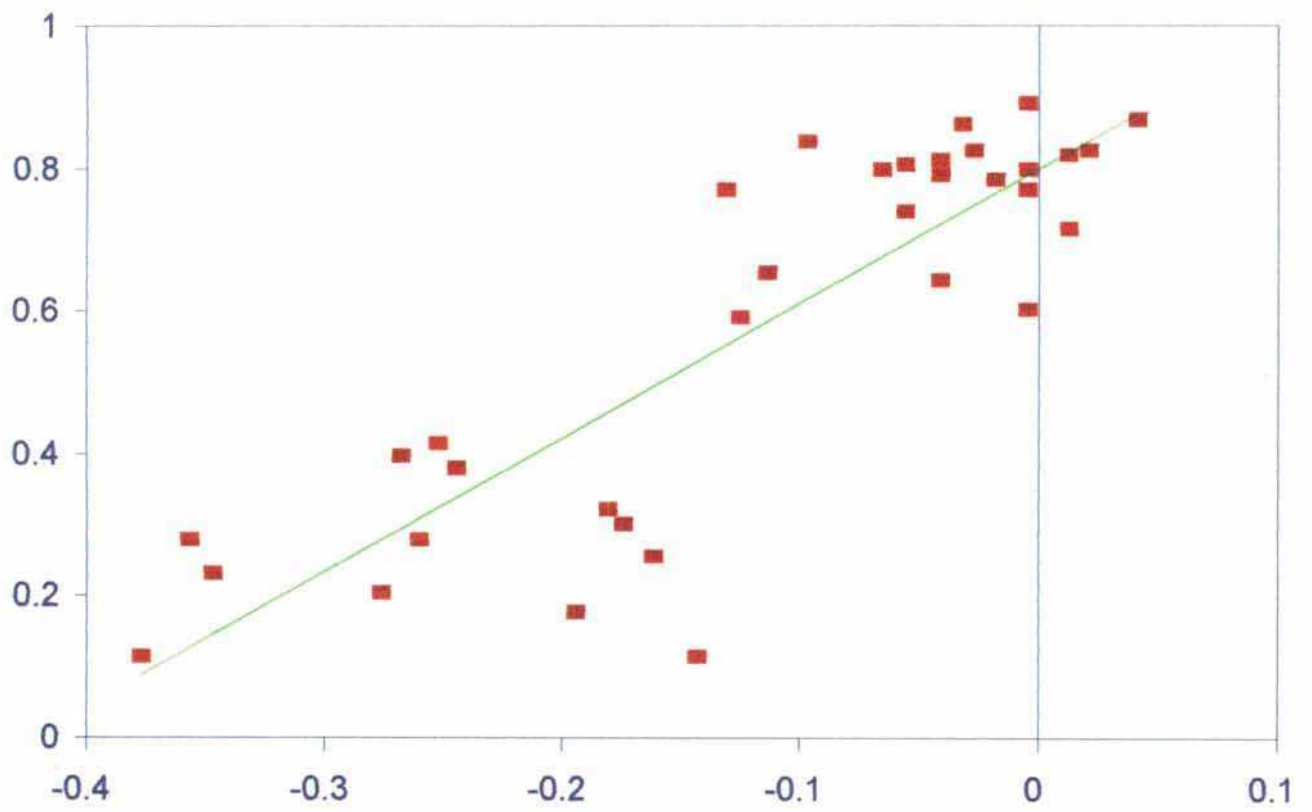
	Longitud	a	b	R cuadrado	N° de observaciones	probabilidad
MACHOS	Cabeza	4.28	2.10	0.725	46	< 0.01
	Antenito 1	17.46	2.24	0.658	46	< 0.01
	Somito 4	6.36	1.89	0.733	35	< 0.01
HEMBRAS	Cabeza	12.04	0.36	0.080	45	NS
	Antenito 1	16.48	0.46	0.102	45	< 0.05
	Somito 4	11.04	1.13	0.456	33	< 0.01
JUVENILES	Cabeza	1.77	1.22	0.221	41	< 0.01
	Antenito 1	3.62	1.19	0.211	41	< 0.01
	Somito 4	3.70	2.16	0.801	27	< 0.01

regresiones. No se consignan unidades puesto que se grafican los logaritmos del peso seco (en miligramos) en función de los logaritmos de las longitudes (en milímetros). El uso de estas relaciones permitirá en posteriores trabajos estimar el peso seco de los ejemplares de *Gondogeneia antarctica* a partir de las medidas corporales.

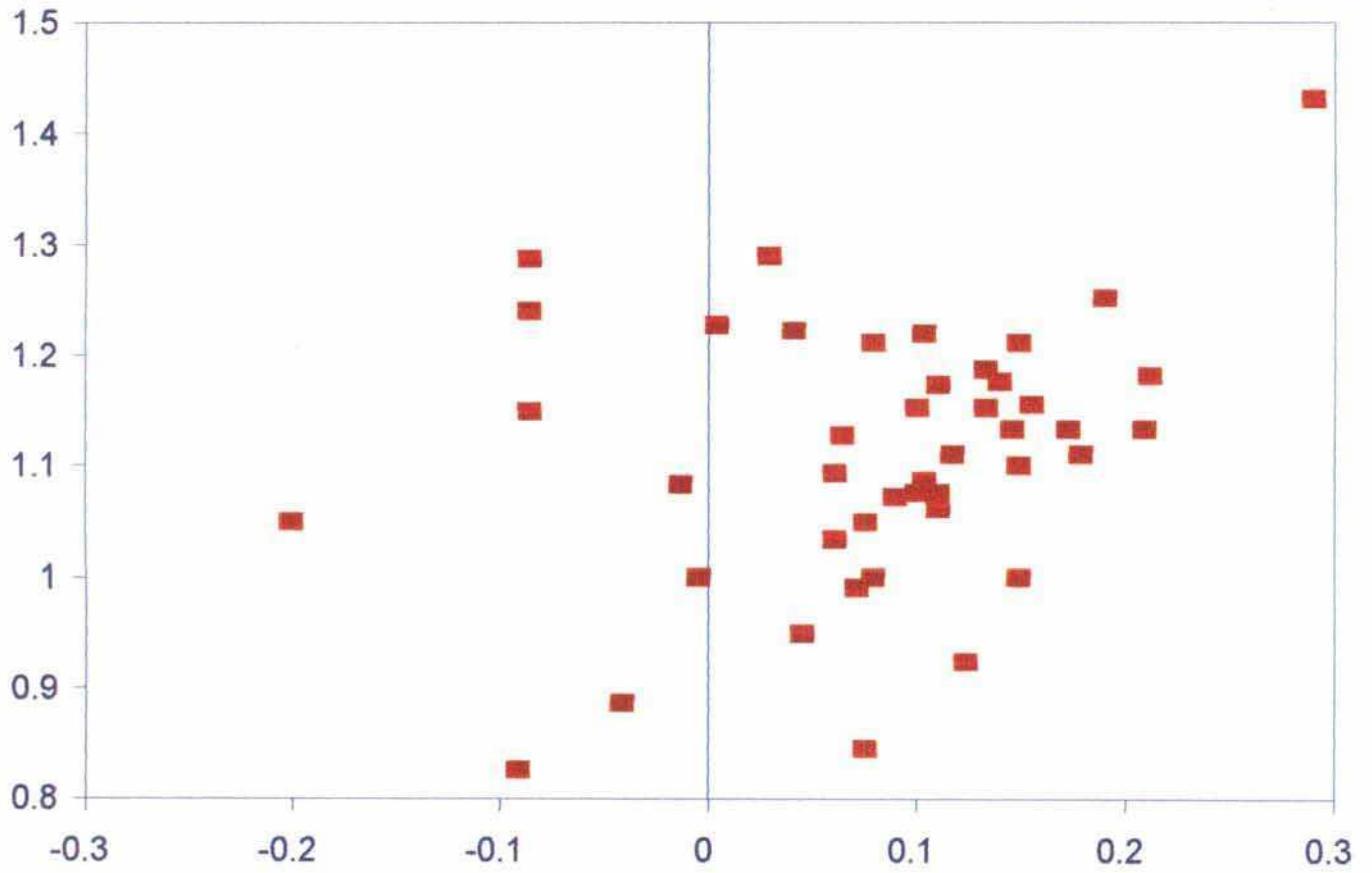
LOG PESO VS. LOG ANTENITO 1- Machos



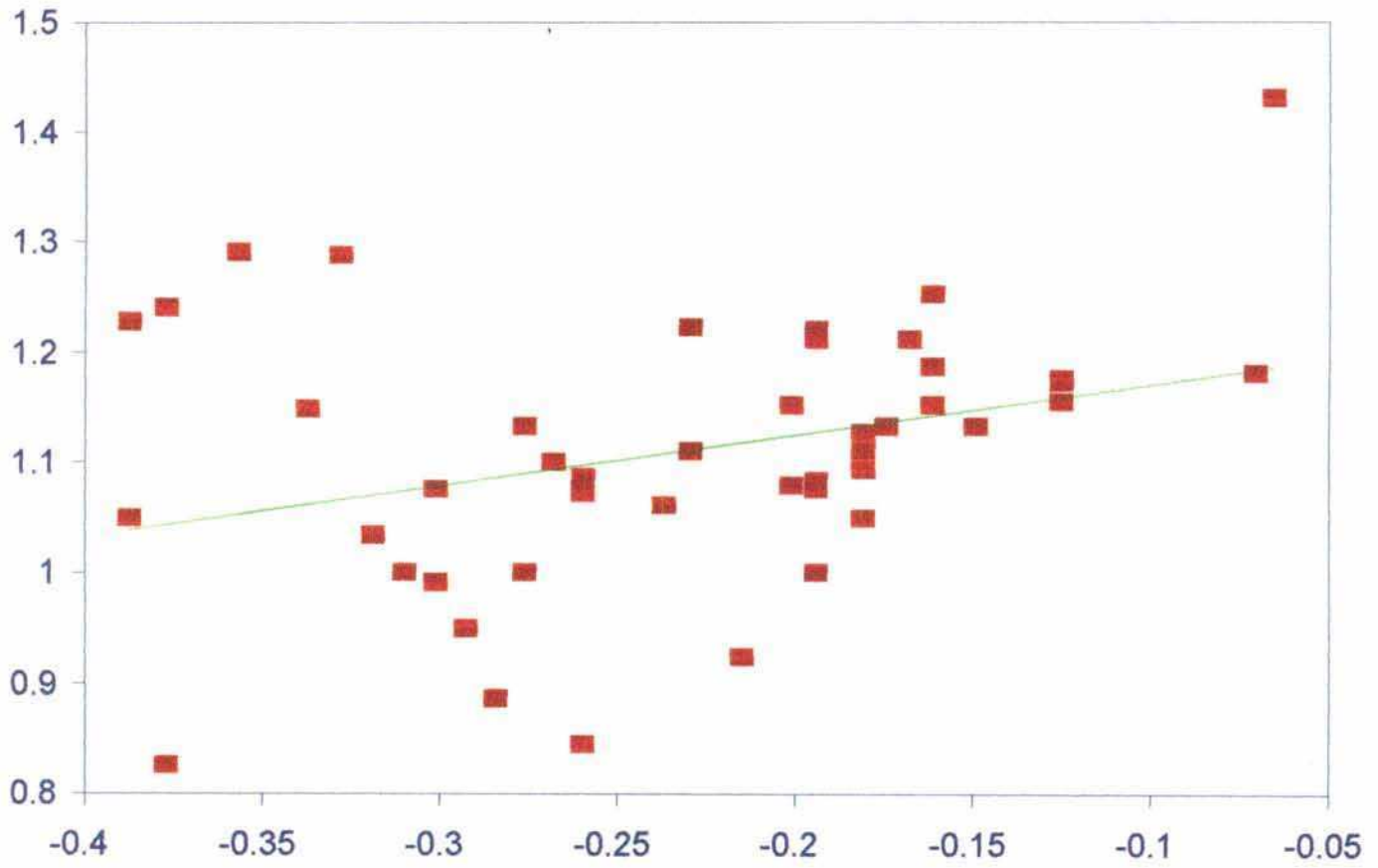
LOG PESO VS. LOG SOMITO 4 - Machos



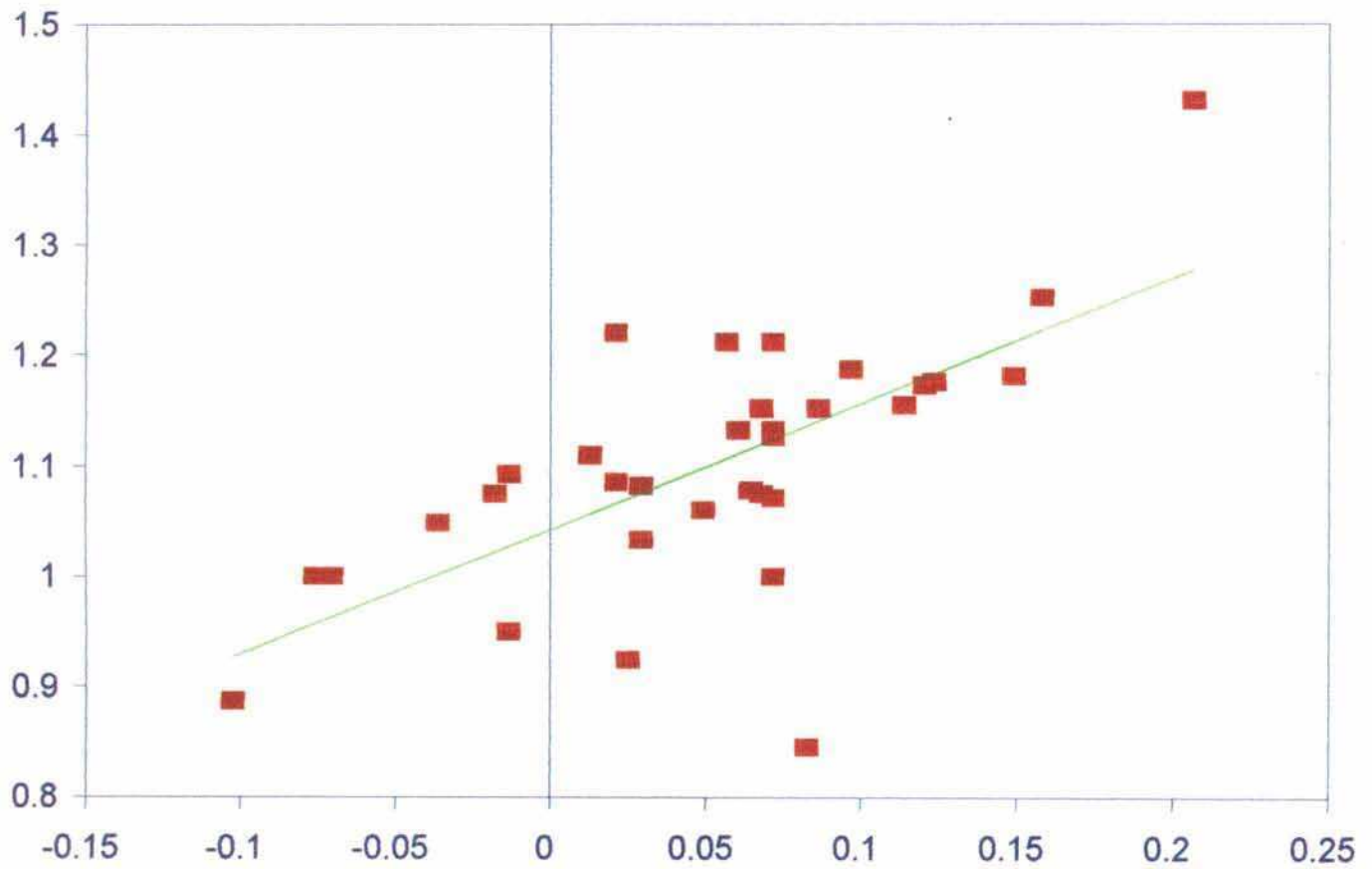
LOG PESO VS. LOG CABEZA - Hembras



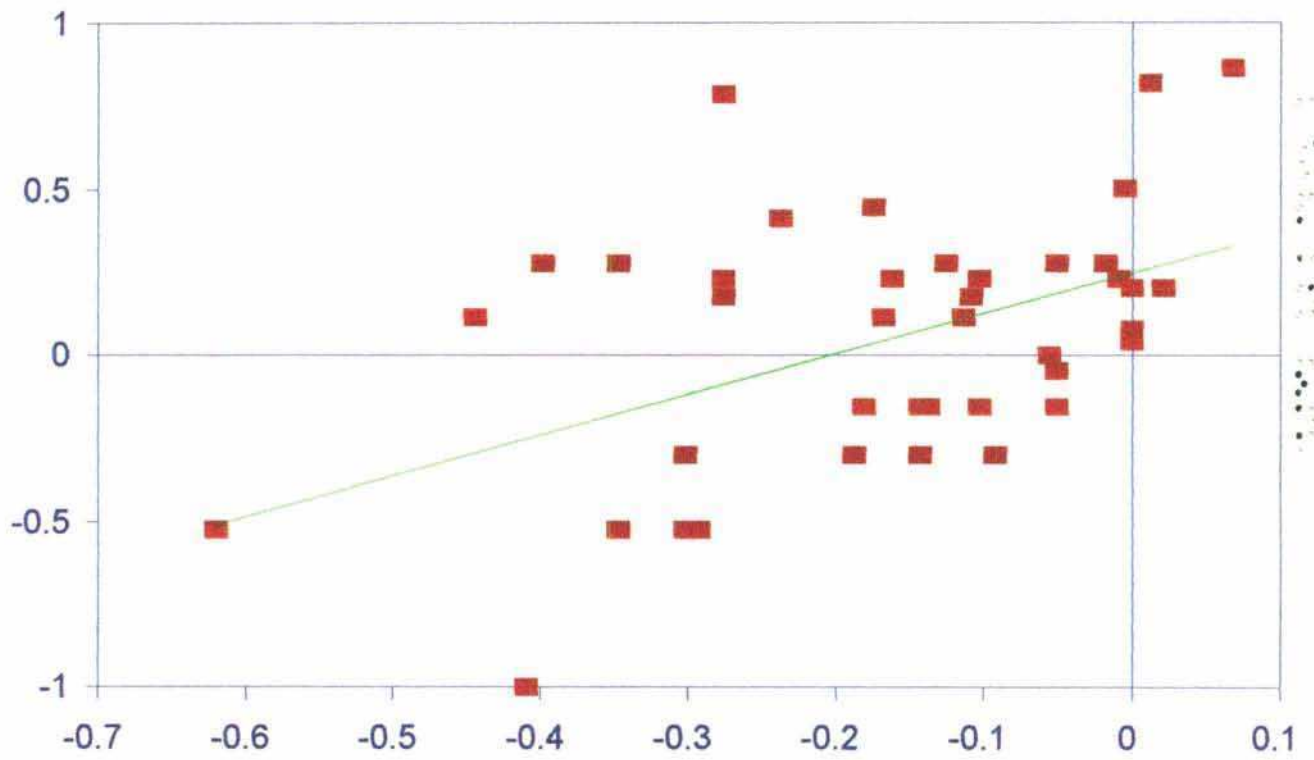
LOG PESO VS. LOG ANTENITO 1 - Hembras



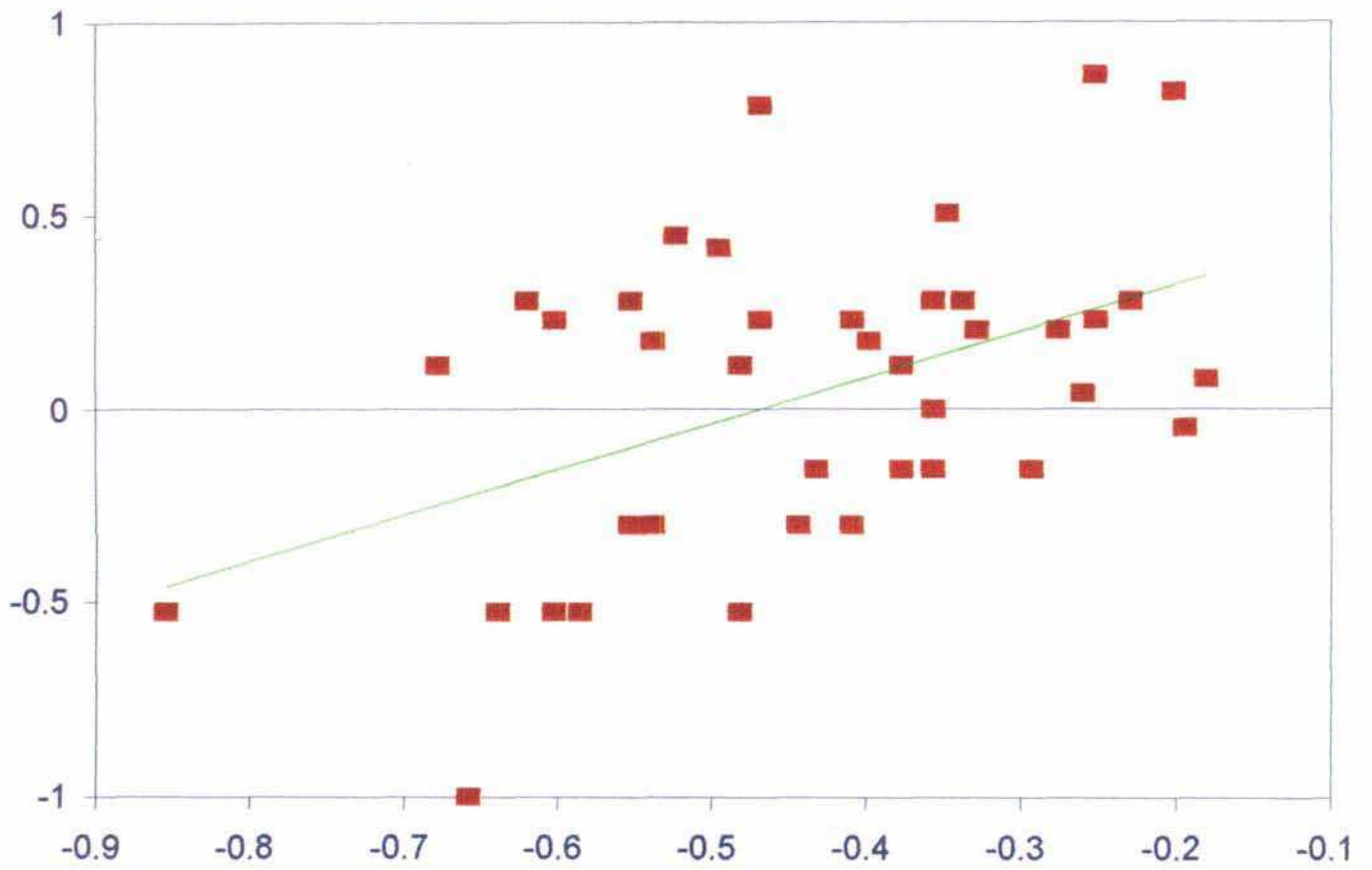
LOG PESO VS. LOG SOMITO 4 - Hembras



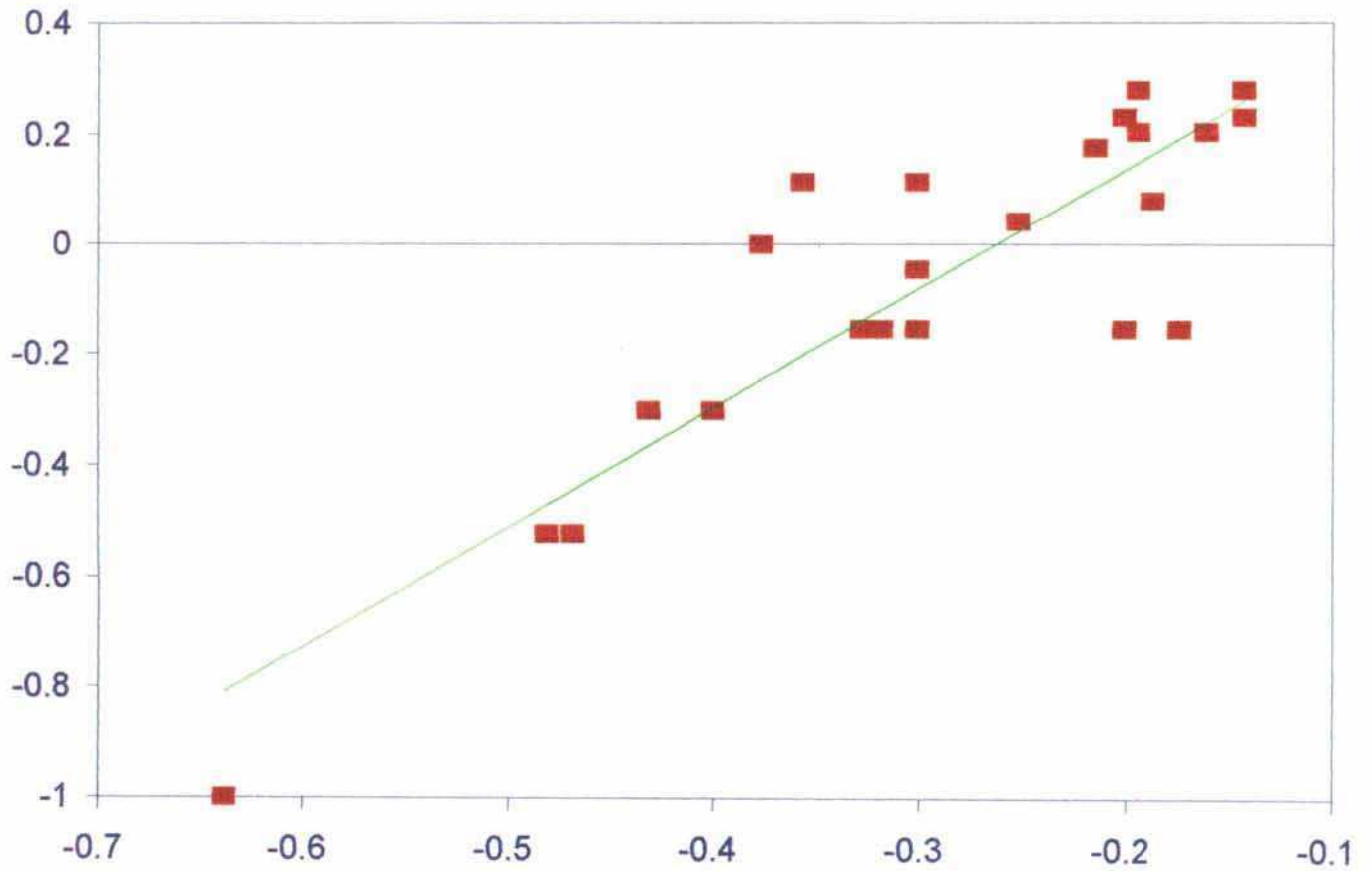
LOG PESO VS. LOG CABEZA - Juveniles



LOG PESO vs.LOG ANTENITO I - Juveniles



LOG PESO vs. LOG SOMITO 4 - Juveniles



Apéndice III

RELACIONES ENTRE EL TAMAÑO CORPORAL DE LOS ANFÍPODOS Y LA ESTRUCTURA DE LOS FONDOS

En los ambientes bentónicos existe una fuerte competencia por refugio entre los crustáceos, especialmente entre anfípodos e isópodos. En los ambientes antárticos, se agregan restricciones de tipo energético a las poblaciones de estos animales ya que la disipación de energía por la superficie del cuerpo es muy grande y la disponibilidad de alimentos no es constante en cantidad ni calidad.

La cantidad y calidad de los refugios y su disponibilidad para los organismos, están determinadas por un lado por la estructura de cada habitat (es así que un fondo rocoso ofrece mayor número de refugios que un fondo limoso y el número de esos refugios está relacionado con su granulometría) y por otro por el tamaño de los organismos que los aprovechan ya que el mismo condiciona su posibilidad de acceder a refugios de un dado rango de tamaños.

Así vemos que el tamaño de los crustáceos en un fondo antártico tiene un mínimo fijado por la tasa de disipación. Un organismo demasiado pequeño debería comer a una velocidad imposible de mantener para compensar la pérdida de energía dada por su relación superficie/volumen. También tiene un máximo lógico dado por razones mecánicas y demográficas porque un organismo más grande mantiene, con una disponibilidad dada de alimentos, una población de menor densidad que un organismo más pequeño; esto aumenta la probabilidad de extinción debida a eventos estocásticos.

Parece lógico suponer que la presión selectiva en favor de los organismos de cuerpo grande es importante y esto podría producir fenómenos de gigantismo. Sin embargo, un organismo grande también se torna una presa más apetitosa y sus posibilidades de encontrar refugios efectivos descienden considerablemente. De manera que deberíamos intentar comprender de qué manera se compensan las presiones de la selección natural y cuál o cuales son los tamaños corporales óptimos.

Una aproximación, que toma en cuenta la estructura de los fondos, es considerar como una medida del éxito evolutivo a la tasa intrínseca de crecimiento, r , que a su vez colapsa dos componentes: natalidad y mortalidad.

Sabemos que la tasa de natalidad (b) de los animales se relaciona con su peso corporal (W) según una función potencial del tipo:

$$b = a W^c$$

donde a y c son constantes y $c < 0$. Esta es una relación empírica estudiada para organismos en un amplio rango de tamaños.

También sabemos que la mortalidad natural (d_1) con exclusión de la depredación sigue una ley parecida pero con dos condiciones de borde dadas por la disponibilidad de alimentos y por el mínimo fisiológico genético que la mortalidad puede alcanzar. Si llamamos A a la producción neta transformable en producción secundaria, tenemos una de las condiciones de borde expresadas en la siguiente ecuación que relaciona la mortalidad con el peso corporal:

$$d_1 = s WP - A + d_{\min}$$

siempre que $s WP > A$; y siendo s y p constantes con $p < 0$. Por debajo del valor límite $s WP = A$ la mortalidad d_1 se hace igual a d_{\min} siendo esta la segunda condición de borde que representa un mínimo fisiológico para la mortalidad.

Si ahora superponemos una tasa de mortalidad por depredación (d_2) que es aditiva con la anterior y la hacemos inversamente proporcional al número de refugios disponibles, nos acercamos a una comprensión del fenómeno de selección del tamaño. Esto es así porque la cantidad de refugios disponibles es función de dos variables: por un lado el tamaño corporal, ya que un menor tamaño permite el acceso a más refugios, y por otro a la complejidad del hábitat que nos dice cuánto más se beneficia un organismo pequeño que uno grande en su disponibilidad de refugios. Dicho de otra forma, la complejidad cuantifica por qué factor se multiplica el número de refugios cuando un organismo es un orden de magnitud más pequeño que otro. El número que mide esa complejidad es la dimensión de homotecia interna o dimensión fractal del hábitat.

La mortalidad por depredación quedaría así expresada de la siguiente forma:

$$d_2 = q W^{D/3}$$

donde D es la dimensión fractal y es mayor o igual que 2 y q es una constante positiva.

La aplicación de este modelo predice que un hábitat más "intrincado" tendrá una abundancia relativa mayor de pequeños organismos que un hábitat

muy simple (bidimensional). Es decir que un hábitat rocoso favorecerá relativamente a los organismos pequeños con respecto a un hábitat limoso; además, no es de esperar la abundancia de casos de gigantismo entre las especies asociadas a tales fondos.

TABLA DE CONTENIDOS

Capítulo 1. INTRODUCCIÓN	1
<i>a. El bentos de los ambientes polares</i>	2
<i>b. Los anfípodos</i>	5
<i>c. Objetivos de esta tesis</i>	9
Capítulo 2. SITIO DE ESTUDIO Y MÉTODOS DE TRABAJO	10
<i>a. La península Antártica</i>	10
<i>b. Lugar y métodos de muestreo</i>	11
<i>c. El hielo</i>	16
<i>d. La producción primaria</i>	20
<i>e. Métodos de trabajo con Gondogeneia antarctica</i>	21
Capítulo 3. ORGANISMO DE ESTUDIO: ASPECTOS TAXONÓMICOS Y ECOLÓGICO	23
<i>a. Aspectos taxonómicos</i>	23
<i>b. Aspectos ecológicos</i>	26
Capítulo 4. CICLO DE VIDA	28
<i>a. Distribución a lo largo del año</i>	28
<i>b. Ciclo de vida</i>	34
<i>c. Aspectos termodinámicos del ciclo de vida</i>	38
Capítulo 5. DINÁMICA POBLACIONAL Y RELACIONES CON EL MEDIO	45
<i>a. Números y biomásas sobre el fondo</i>	45
<i>b. Números, biomásas y preferencias de los distintos estadíos</i>	52
<i>c. Ejemplares en el hielo</i>	54
<i>d. Migraciones verticales</i>	56
<i>e. La comunidad acompañante en caleta Potter</i>	57
Capítulo 6. CRECIMIENTO Y PRODUCCIÓN SECUNDARIA	62
<i>a. Crecimiento individual</i>	62
<i>b. Crecimiento isométrico y estimación de la biomasa</i>	66
<i>c. Producción secundaria</i>	67
Capítulo 7. ECOLOGÍA DE Gondogeneia antarctica	71
<i>a. Ciclo de vida y ambiente</i>	71
<i>b. Ciclo de vida y trueques energéticos</i>	75
<i>c. Consideraciones finales</i>	79
Referencias	81

APÉNDICE I: TABLA DE MUESTRAS Y MAPA

APÉNDICE II: RELACIONES PESO-LONGITUD

APÉNDICE III: RELACIONES ENTRE TAMAÑO CORPORAL Y ESTRUCTURA DE LOS FONDOS

