

ASPECTOS POBLACIONALES DE *Themisto gaudichaudii*, UNA ESPECIE CLAVE EN LA TRAMA TRÓFICA DE LA PLATAFORMA PATAGÓNICA AUSTRAL*

por

LUCIANO PADOVANI^{1, 2}, MARÍA D. VIÑAS^{1, 2, 3}, MARINA SABATINI^{1, 2, 3},
GUSTAVO ÁLVAREZ COLOMBO¹ y HERMES W. MIANZAN^{1, 2, 3, †}

¹Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP),
Paseo Victoria Ocampo N° 1, Escollera Norte, B7602HSA - Mar del Plata, Argentina
correo electrónico: lucianopadovani@inidep.edu.ar

²Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), Universidad Nacional de Mar del Plata
(UNMdP), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina

³Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina

SUMMARY

Population aspects of *Themisto gaudichaudii*, a key species in the food web of the southern Patagonian Shelf. With the aim of studying population aspects of *Themisto gaudichaudii*, samples from 12 research cruises carried out in different seasons were analyzed. Abundances and biomass were among the highest recorded for the species throughout its distribution range. These parameters showed a strong seasonal variation with the highest values recorded during spring-summer (maximum at the end of the period: 16.6 ind. m⁻³ and 20 mg m⁻³), and minimum values in winter (0.9 ind. m⁻³ and 1.7 mg m⁻³). The highest concentrations were located between 50° S and 52° S in the Bahía Grande. These biomasses would be developed by adaptations to local environmental conditions, particularly to high food availability and temperature. The population of *T. gaudichaudii* analyzed presents a more extended reproductive period (spring-summer), a larger number of cohorts (two main cohorts) and a smaller size at maturity (~ 10 mm) than other populations at similar latitudes. These adaptations would favor a larger population of *T. gaudichaudii* placing the ecosystem of the southern Patagonian shelf among the most favorable for the development of the species throughout its global distribution range.

RESUMEN

Con el objeto de estudiar aspectos poblacionales de *Themisto gaudichaudii* en la plataforma patagónica austral, se analizó material de 12 campañas de investigación realizadas en las distintas estaciones del año. Las abundancias y biomásas obtenidas estuvieron entre las más altas registradas para la especie en toda su área de distribución. Ambas mostraron una fuerte variación estacional con elevados valores en primavera-verano y un máximo al final del período (16,6 ind. m⁻³ y 20 mg m⁻³), y mínimos valores en invierno (0,9 ind. m⁻³ y 1,7 mg m⁻³). Las mayores concentraciones se encontraron

*Contribución INIDEP N° 1931

†El Dr. Hermes W. Mianzan falleció el 9 de julio de 2014.

entre 50° S y 52° S en la zona de Bahía Grande. Estas elevadas biomásas serían desarrolladas mediante adaptaciones a las condiciones ambientales locales, particularmente la alta disponibilidad de alimento y la temperatura. La población de *T. gaudichaudii* analizada presenta un período reproductivo más extendido (primavera-verano), un mayor número de cohortes (dos cohortes principales) y una menor talla de primera madurez (~ 10 mm) que otras poblaciones de latitudes similares. Estas adaptaciones favorecerían una población más numerosa de *T. gaudichaudii* colocando al ecosistema de la plataforma patagónica austral entre los más favorables para el desarrollo de la especie en todo su rango de distribución global.

Key words: *Themisto gaudichaudii*, population dynamics, life history, southern patagonian shelf.

Palabras clave: *Themisto gaudichaudii*, dinámica de la población, historia de vida, plataforma patagónica austral.

INTRODUCCIÓN

El anfípodo hiperideo *Themisto gaudichaudii* es una especie clave en la trama trófica de la plataforma patagónica austral. Investigaciones basadas en análisis de isótopos estables sugirieron que esta especie sostiene en gran medida la comunidad de predadores del área (Ciancio *et al.*, 2008). Asimismo, estudios recientes de contenido estomacal en 38 especies de peces, encontraron que este crustáceo constituye una fuente principal de alimento para la comunidad de peces de la patagonia austral (Padovani *et al.*, 2012). Estos autores propusieron que *T. gaudichaudii* jugaría un rol clave, como especie “cintura de avispa” en sectores de la región subantártica, similar al rol desempeñado por el *krill* en aguas antárticas, canalizando el flujo de energía y facilitando el desarrollo de una trama trófica corta y eficiente (Padovani *et al.*, 2012).

T. gaudichaudii es un componente principal del macrozooplancton en las regiones antárticas y subantárticas donde habita (Kane, 1966; Vinogradov *et al.*, 1996). No obstante, su abundancia presenta grandes variaciones a lo largo de su área de distribución, registrándose mayores densidades en la región subantártica (Pakhomov *et al.*, 1994; Pakhomov y McQuaid, 1996; Mackey *et al.*, 2012), preferentemente en áreas neríticas de islas y continentes (Siegfried, 1965; Piatkowski, 1985; Bocher *et al.*, 2001).

En este contexto, el sector patagónico austral del Mar Argentino posee la plataforma más

extensa de toda la región subantártica, donde la mayor parte de las áreas neríticas corresponden a plataformas de pequeñas islas. Con una extensión de 284.680 km², la plataforma patagónica austral conforma un gran ecosistema al sur de 47° S (Sabatini *et al.*, 2004; Ciancio *et al.*, 2008). Algunos de los valores más altos de biomasa de *T. gaudichaudii* han sido reportados en este ecosistema (Sabatini y Álvarez Colombo, 2001). Estas grandes biomásas son las que le confieren un papel destacado en la trama trófica local.

A pesar del rol clave de *T. gaudichaudii*, las características de su historia de vida que posibilitan el desarrollo de grandes biomásas en la plataforma patagónica austral son desconocidas. No obstante, a través de estudios realizados en distintas localidades, se sabe que algunas de estas características tales como la duración del período reproductivo, el número de cohortes durante este período y la talla de madurez, varían a lo largo de su área de distribución. Así, hacia el extremo norte (~ 30° S), el período reproductivo de la especie se extiende a lo largo de todo el año produciendo cinco o seis cohortes. El tamaño de los individuos al alcanzar la madurez en esas latitudes es de aproximadamente 8 mm (Siegfried, 1965; Auel y Ekau, 2009). A su vez, hacia el extremo sur de su área de distribución, la reproducción de la especie está limitada principalmente a los meses de verano, con la producción de sólo una cohorte al año. El tamaño de los individuos al alcanzar la madurez en esas latitudes es superior a los 12 mm (Barnard, 1932; Kane, 1966).

Estas adaptaciones de la historia de vida de *T. gaudichaudii* a diferentes condiciones ambienta-

les, físicas (por ejemplo, temperatura) o tróficas, dan como resultado poblaciones con diferentes atributos, tanto en términos de densidad de individuos como de biomasa (Watts y Tarling, 2012), destacando la importancia de su estudio en una escala local.

Las descripciones acerca de la dinámica poblacional e historia de vida de *T. gaudichaudii* están limitadas a cuatro áreas geográficas: (1) la plataforma occidental sudafricana (Siegfried, 1965), (2) aguas subantárticas entre 0° E y 20° E (Kane, 1966), (3) las Islas Kerguelen en el Océano Índico sur (Labat *et al.*, 2005), y últimamente (4) las Islas Georgias del Sur (Watts y Tarling, 2012). En la plataforma patagónica austral Sabatini y Álvarez Colombo (2001) han descrito el patrón estacional de biomasa exhibido por la especie. Este trabajo amplía aquellos estudios y presenta por primera vez aspectos de la historia de vida de *T. gaudichaudii* a partir del análisis de la estructura de tallas y los estadios de madurez. Finalmente, a la luz de estos resultados se discuten las posibles ventajas que ofrece el ecosistema de la plataforma patagónica austral para el desarrollo de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material de estudio

Se analizó material procedente de 12 campañas de investigación realizadas en las diferentes estaciones del año (Tabla 1). Las muestras se colectaron mediante arrastres oblicuos con una red Nackthai (Hydrobios) de 20 cm de diámetro de boca provista de una malla de 2,5 m de largo y 380 o 500 μm de tamaño de poro. El volumen de agua filtrada durante el arrastre fue calculado mediante el uso de flujómetro. La profundidad de los lances fue variable desde proximidades del fondo. El material obtenido fue fijado en formaldehído al 4% en agua de mar.

Los ejemplares de *T. gaudichaudii* presentes en las muestras fueron identificados teniendo en cuenta los caracteres descritos por Ramírez y Viñas (1985) y cuantificados en el total o una alícuota de la muestra, según su abundancia. Al menos 100 individuos de una submuestra, en caso de ser posible, fueron separados y medidos bajo lupa binocular con una precisión de 0,5 mm, estableciéndose intervalos de talla de 1 mm. La longitud corporal se tomó según el criterio de Shearder (1975), esto es, desde la parte anterior de la cabeza (excluyendo la antenas) hasta el límite posterior del último par de urópodos, con el cuerpo del ejemplar extendido (Figura 1).

Tabla 1. Campañas de investigación realizadas a bordo de los buques “Dr. Eduardo L. Holmberg” (EH) y “Capitán Oca Balda” (OB) (INIDEP) que aportaron los datos de base para el presente trabajo. Se indican los detalles del muestreo y el número de muestras de zooplankton obtenidas (N).

Table 1. Research cruises carried out on board of “Dr. Eduardo L. Holmberg” (EH) and “Capitán Oca Balda” (OB) (INIDEP) vessels that provided the basic data for this paper. Sampling details and the number of zooplankton samples collected (N) are indicated.

Campaña	Fecha	Malla (μm)	N
EH-09/1992	Noviembre 1992	380	36
EH-01/1993	Enero 1993	380	81
OB-06/1993	Mayo 1993	380	28
OB-08/1993	Agosto 1993	380	59
OB-04/1994*	Marzo-mayo 1994	380	51
OB-09/1994*	Noviembre 1994	500	45
OB-03/1995*	Febrero 1995	500	57
OB-04/1995*	Marzo 1995	500	31
EH-04/1996*	Abril 1996	500	16
OB-13/1996*	Noviembre 1996	500	22
OB-04/1997*	Marzo 1997	500	18
EH-03/2006*	Marzo 2006	500	17

*Colección INIDEP, Programa “Pesquerías demersales australes y subantárticas”.

Variación estacional y espacial de la abundancia y biomasa

La variación estacional de la abundancia de *T. gaudichaudii* se obtuvo a partir de la abundancia promedio de cada campaña. La conversión de los valores de abundancia a biomasa fue realizada teniendo en cuenta la estructura de tallas de la población y la ecuación largo-peso seco formulada por Álvarez Colombo y Viñas (1994) a partir de ejemplares colectados en el Golfo San Jorge (mayo-junio 1985):

$$\ln PS = - 5,3071 + 2,3827 \ln L$$

donde PS es el peso seco del ejemplar en miligramos y L es la longitud corporal en milímetros.

La distribución espacial de *T. gaudichaudii* se analizó a partir de la representación en el mapa de los valores de abundancia y biomasa obtenidos en cada estación de muestreo.

Análisis de la estructura estacional de tallas

Debido a las limitaciones en la frecuencia de muestreo generadas por el difícil acceso a la zona de estudio los resultados correspondientes a las siguientes secciones son de carácter preliminar.

Al no contarse con una serie temporal continua de datos, la secuencia anual fue compuesta a partir de datos de varios años tomados en 12 campañas (Tabla 1). Se elaboraron histogramas de frecuencia de tallas para cada campaña y se identificaron las distintas modas. El reclutamiento de nuevas cohortes se identificó mediante el pulso en la abundancia relativa de individuos de menor talla, tal como es usual en estudios de la dinámica poblacional de la especie (Labat *et al.*, 2005; Watts y Tarling, 2012).

Crecimiento en longitud corporal

Con las limitaciones mencionadas, el crecimiento de la primera cohorte anual se estimó a partir del seguimiento de la longitud corporal promedio y la edad. La longitud promedio y desviación estándar de la cohorte fueron obtenidos mediante el análisis de los datos de frecuencia de tallas de cada campaña con el algoritmo estadístico-numérico de Mac Donald y Pitcher (1979), que permite separar las clases de edad de los datos de frecuencia de tallas asumiendo que cada clase de edad tiene una función de densidad de probabilidad normal. Para esto se utilizó el programa "mixdist" disponible para el *software* R. Posteriormente se ajustó una curva mediante la

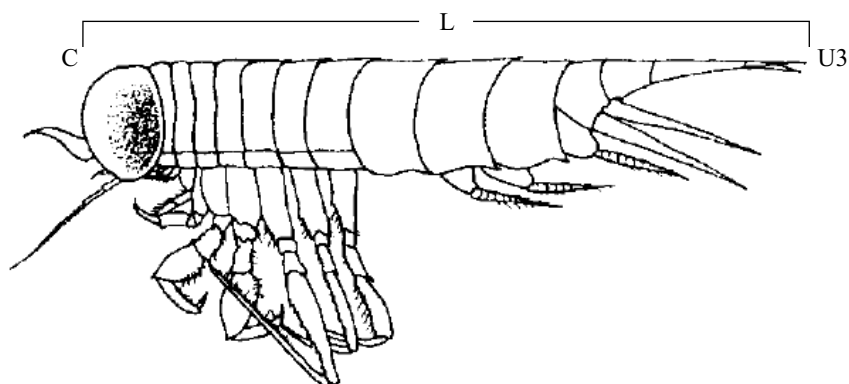


Figura 1. Esquema de *Themisto gaudichaudii* mostrando la posición y los límites de medición. L: talla, C: cabeza, U3: tercer par de urópodos. Tomado de Álvarez Colombo y Viñas (1994).

Figure 1. *Themisto gaudichaudii* scheme showing the position and measurement limits. L: size, C: head, U3: third pair of uropods. Taken from Colombo Álvarez and Viñas (1994).

ecuación von Bertalanffy (1934) a los valores obtenidos para estimar el crecimiento de la cohorte. Este modelo describe satisfactoriamente el crecimiento de otras especies del género *Themisto* (Noyon *et al.*, 2011). La edad de esta cohorte fue calculada asumiendo arbitrariamente como fecha de su reclutamiento el 1° de setiembre (edad aparente). Debido a que las muestras se obtuvieron a lo largo del período de campaña, se contabilizaron los días transcurridos desde el 1° de setiembre hasta la mitad de la campaña.

Estadios de madurez y proporción de sexos

La madurez sexual de los anfipodos puede determinarse a partir de los caracteres sexuales secundarios. Los machos maduros se caracterizan por el flagelo multisegmentado de las antenas y por el órgano excavado en el primer par de urópodos, mientras que las hembras exhiben cuatro pares de oostegitos extendidos desde las bases de los pereiópodos 2 al 5, los cuales forman un marsupio. Sin embargo, los oostegitos se pierden durante la muda posterior a la reproducción, por lo cual no son confiables como caracteres diagnósticos (Ikeda *et al.*, 1992). Por este motivo, siguiendo a estos autores, se consideró como hembras maduras a todos los ejemplares mayores de 8 mm (mínimo tamaño al que fueron detectados machos maduros) sin antenas prolongadas. A su vez, entre las hembras maduras se diferenciaron las que presentaban un estado de reposo reproductivo (con oostegitos rudimentarios o sin ellos) de aquellas que estaban en actividad reproductiva (con oostegitos desarrollados, marsupio formado, huevos o embriones en el marsupio). Los especímenes menores de 8 mm fueron considerados juveniles.

Los diferentes estadios de madurez y sexo fueron computados para las campañas OB-13/1996 de primavera, OB-04/1997 y EH-03/1906 de verano, y EH-04/1996 de otoño (Tabla 1), lo cual permitió obtener un panorama general de la variación estacional (excepto para el invierno).

RESULTADOS

Variación estacional de la abundancia y biomasa

La menor abundancia de *T. gaudichaudii* en la plataforma patagónica austral se registró durante el invierno con un valor promedio de 0,9 ind. m⁻³. Si bien se observaron algunos valores superiores en esta época, estos fueron bajos comparados con las abundancias observadas a partir de la primavera. En noviembre la abundancia de *T. gaudichaudii* se incrementó notablemente hasta fines de verano y principios de otoño, cuando se registró la mayor abundancia promedio de 16,6 ind. m⁻³, y valores puntuales de hasta 209 ind. m⁻³ (Figura 2; Tabla 2).

A diferencia de la abundancia, los bajos niveles de biomasa encontrados en invierno se mantuvieron durante la primavera. Recién a principios de verano los valores de biomasa comenzaron a incrementarse hacia un máximo a fines de verano principios de otoño, coincidiendo con las máximas abundancias (Figura 2; Tabla 2).

Variación espacial de la abundancia y biomasa

La distribución de la abundancia y biomasa no fue homogénea en la zona de estudio. En términos generales ambos parámetros disminuyeron desde la costa hacia el talud continental. Particularmente se registró un sector costero (profundidad < 100 m) ubicado aproximadamente entre 50° S y 53° S (Bahía Grande) donde se presentaron las mayores abundancias y biomasa durante todo el año (Figura 3). Con el progreso del período cálido, desde la primavera hasta el otoño, pareció definirse una tendencia de los hiperideos a concentrarse en este lugar. Otro sector con elevados valores, aunque no tan pronunciados, se ubicó al norte del anterior, en torno a los 48° S, sobre aguas de plataforma media (profundidad

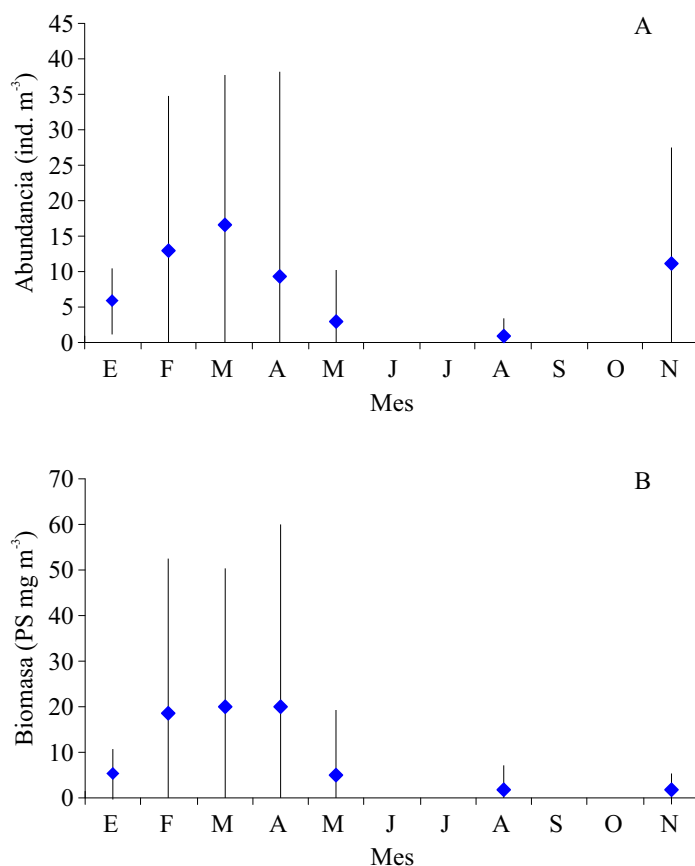


Figura 2. Variación de abundancia (A) y biomasa (B) de *Themisto gaudichaudii* promediada en intervalos mensuales en la plataforma patagónica austral. Las líneas verticales indican la desviación estándar.

Figure 2. *Themisto gaudichaudii* abundance (A) and biomass (B) variation averaged at monthly intervals in the southern patagonian shelf. The vertical lines show the standard deviation.

Tabla 2. Abundancia y biomasa estacional de *Themisto gaudichaudii* en la plataforma patagónica austral. Se incluyen los valores máximos registrados.

Table 2. *Themisto gaudichaudii* seasonal abundance and biomass in the southern patagonian shelf. The maximum values recorded are included.

Estación	Abundancia media (ind. m ⁻³)	Desviación estándar	Abundancia máxima (ind. m ⁻³)	Biomasa media (PS mg m ⁻³)	Desviación estándar	Biomasa máxima (PS mg m ⁻³)
Invierno	0,87	2,43	17,19	1,66	5,33	37,91
Primavera	11,23	16,37	102,27	1,92	3,35	26,24
Verano	14,79	20,26	113,25	17,47	30	161,17
Otoño	6,91	22,84	209,25	14,34	54,59	505,23

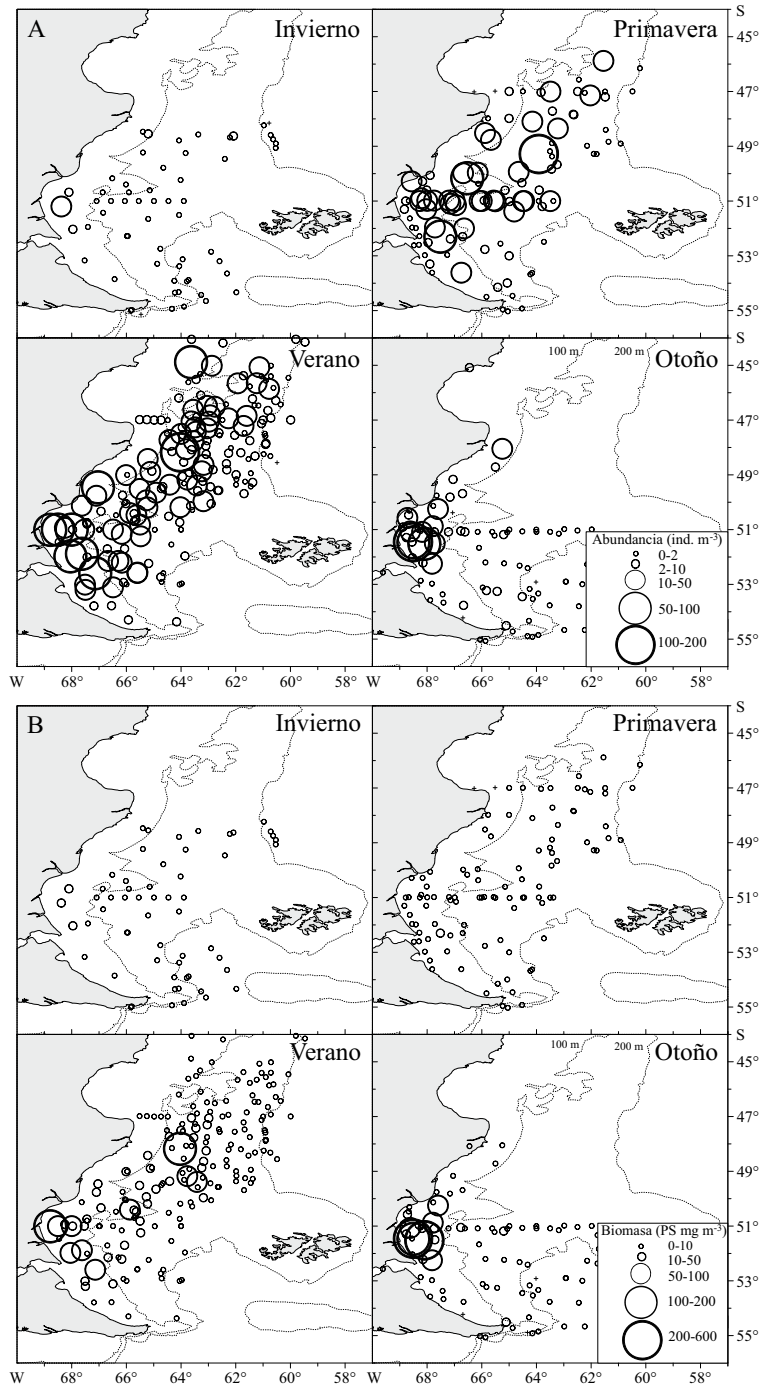


Figura 3. Variación espacial (A) de abundancia y (B) biomasa de *Themisto gaudichaudii* en la plataforma patagónica austral por estación del año.

Figure 3. Spatial variation (A) of abundance and (B) biomass of *Themisto gaudichaudii* in the southern Patagonian shelf per season.

> 100 m), principalmente en verano. Merece destacarse, además, que aún en los sectores de mayor abundancia, la densidad de individuos por estación de muestreo no fue uniforme, coexistiendo estaciones con altas y bajas densidades. Esto es producto de la disposición agregada de los individuos formando manchones laxos.

Análisis de la estructura estacional de tallas

La variación estacional de la estructura de tallas se analizó en un área reducida entre las latitudes 49° S-53° S y desde la costa hasta 63° W de longitud (Figura 4). Este sitio fue seleccionado por haber presentado las mayores biomásas de la especie. Además, en esta área se ha descrito una celda de recirculación oceanográfica la cual favorecería la retención de los individuos de la población (Glorioso y Flather, 1995).

Se identificaron entre una y tres modas en cada campaña, siendo dos modas lo más frecuente (Figura 5). El comienzo del período reproduc-

tivo estuvo señalado por un pulso en la frecuencia de individuos juveniles, indicando el reclutamiento de la primera cohorte anual (C1), presente ya en las dos campañas de noviembre (OB-09/1994, EH-09/1992). Esta cohorte sería engendrada a partir del remanente de la población sobreviviente del invierno, integrada por individuos de gran tamaño (C1-2). El crecimiento de la C1 durante la primavera se evidenció en el corrimiento del pulso inicial hacia tallas superiores, de modo que desde diciembre (OB-13/1996) algunos individuos alcanzaron la talla de madurez (~ 10 mm para hembras), generando un segundo pulso de juveniles correspondientes a una segunda cohorte (C2). A partir de enero (EH-01/1993) la proporción de juveniles disminuyó, a la vez que permanecieron las cohortes C1 y C2, las cuales pudieron seguirse individualmente hasta cerca de abril (OB-04/1994). Desde esta fecha, ambas cohortes se confundieron en una sola moda y los juveniles prácticamente desaparecieron del medio, indicando el final del período

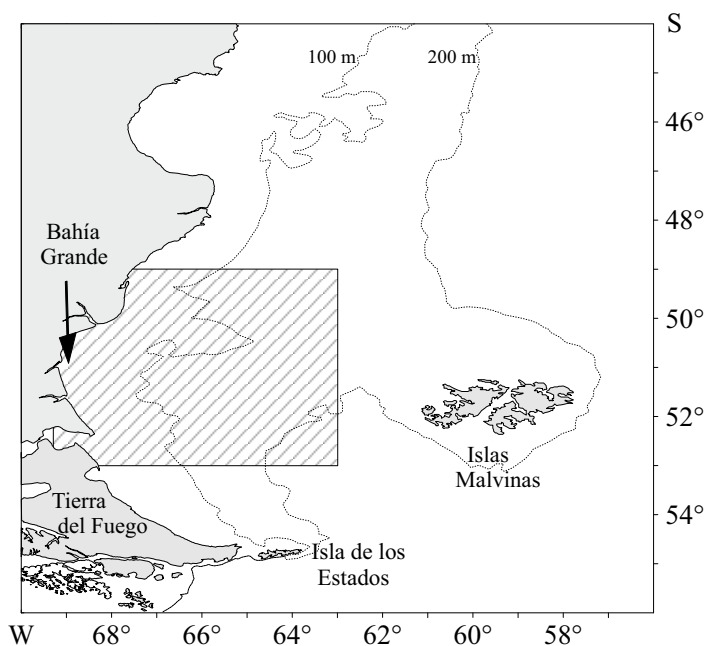


Figura 4. Área seleccionada para el análisis de la estructura de la población de *Themisto gaudichaudii*.
Figure 4. Area selected for *Themisto gaudichaudii* population structure analysis.

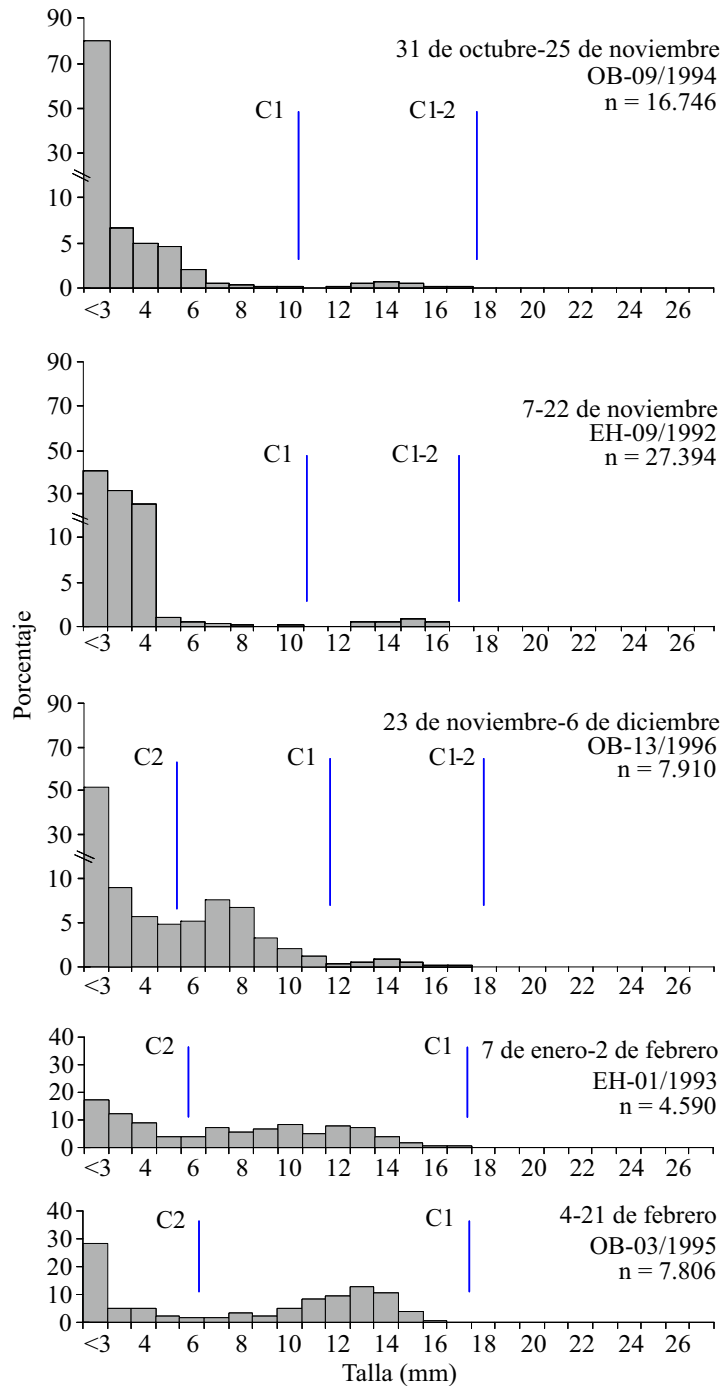


Figura 5. Variación de la estructura de tallas de *Themisto gaudichaudii* en el área seleccionada. Se indican mes, año y campaña en cada caso. C1, C2 y C3 indican las tres cohortes anuales identificadas. n: número total de individuos capturados.
 Figure 5. *Themisto gaudichaudii* size structure variation in the area selected. Month, year and cruise in each case are indicated. C1, C2 and C3 indicate the three annual cohorts identified. n: total number of individuals caught.

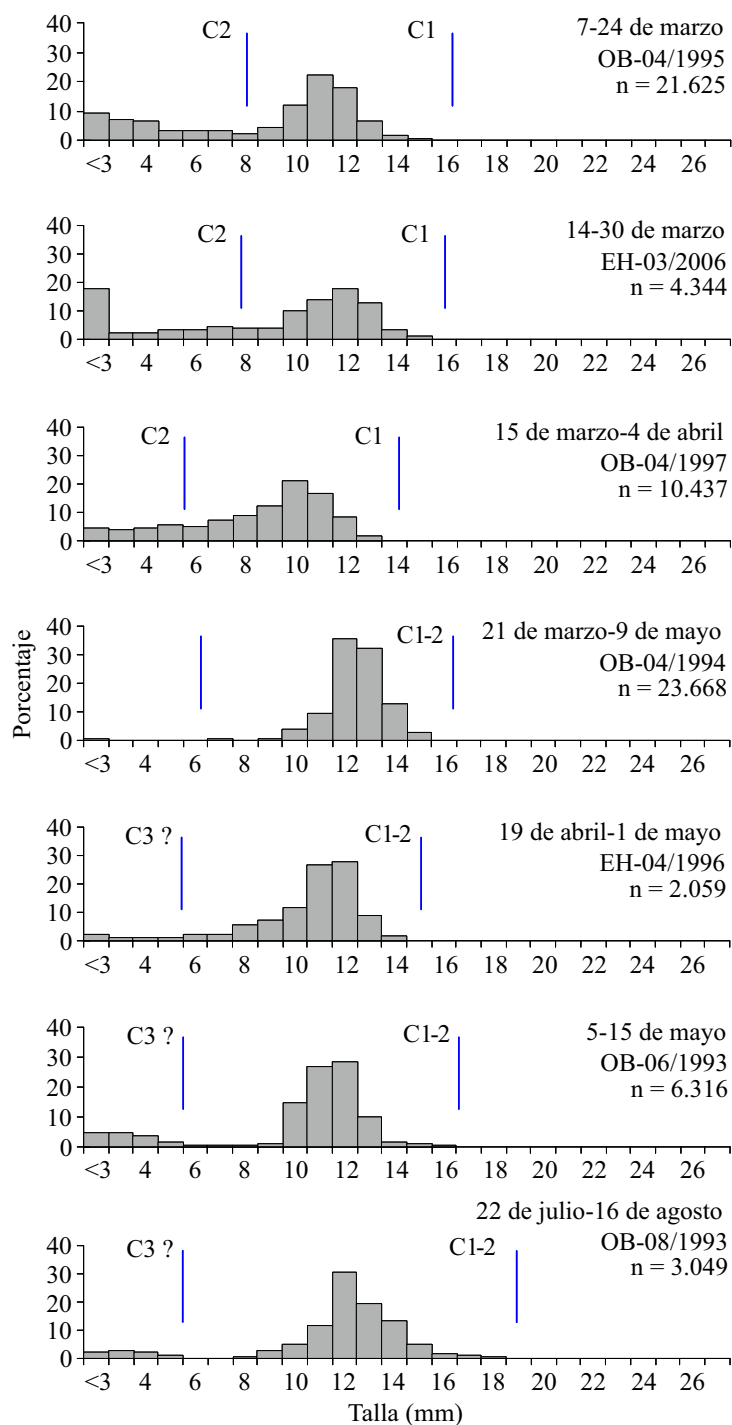


Figura 5. Continuación.
Figure 5. Continued.

reproductivo. No obstante, durante 1993 (OB-06/1993, OB-08/1993) se registró la presencia de juveniles entre mayo y agosto lo cual podría indicar la producción de una débil tercera cohorte, con escaso o nulo crecimiento.

Crecimiento en longitud corporal

La tasa de crecimiento se estimó a partir del seguimiento de la C1 identificada en la Figura 5 (Tabla 3). La Figura 6 muestra la longitud promedio de la cohorte en función de su edad aparente y la curva de crecimiento de von Bertalanffy ajustada:

$$L(t) = L_{\max} (1 - e^{-k(t-t_0)}) \quad L_{\max} = 13,28 \text{ mm}; \\ K = 0,0142; t_0 = 48,48 \text{ días}$$

donde, $L(t)$ es la longitud a la edad (t), L_{\max} es la longitud asintótica, K es una constante que describe la rapidez con que los individuos alcanzan la longitud asintótica y t_0 es la edad aparente de los individuos cuando su longitud hipotética es cero. Esta curva de crecimiento estima un incremento promedio en la talla de $0,093 \text{ mm día}^{-1}$ en los primeros tres meses de crecimiento. El tiempo de maduración de la cohorte, es decir el tiempo desde el nacimiento hasta la talla de madurez, sería de ~ 90 días considerando $\sim 1,5 \text{ mm}$ la talla observada de los juveniles al nacer y $\sim 10 \text{ mm}$ la longitud observada para las hembras portadoras de huevos.

Estadios de madurez y proporción de sexos

Los estadios de madurez y proporción de sexos mostraron un claro patrón estacional (Tabla 4). En primavera dominaron ampliamente los juveniles a la vez que se observaron los porcentajes más altos de machos y hembras en actividad reproductiva. En verano tardó el porcentaje de juveniles disminuyó, conjuntamente con una reducción del porcentaje de machos y hembras en actividad reproductiva, y la mayor parte de la población

estuvo constituida por hembras en estado de reposo reproductivo. En otoño la proporción de estas últimas continuó en aumento y lo contrario sucedió con la proporción de juveniles. No se encontraron machos ni hembras en estado de actividad reproductiva en esta estación. Es importante notar que la ausencia de hembras en actividad reproductiva desde mediados de abril coincidió con la desaparición de los estadios juveniles observada en la secuencia anual de tallas.

En cuanto a la proporción de sexos, es destacable que aunque las hembras tomadas en conjunto presentaron porcentajes de abundancia relativa muy altos, si se consideran sólo las hembras en actividad reproductiva, los valores de ambos sexos fueron similares a lo largo de las estaciones analizadas.

DISCUSIÓN

Las abundancias de *T. gaudichaudii* en la plataforma patagónica austral estuvieron entre las más altas reportadas en toda su área de distribución. Así lo indica la comparación de diferentes poblaciones presentada en la Tabla 5. No se han reportado en la literatura máximos de densidad de la magnitud de los hallados en este trabajo ($> 200 \text{ ind. m}^{-3}$). No obstante, se han mencionado valores elevados para la plataforma sudafricana (Gibbons *et al.*, 1992), los alrededores de las Islas Georgias del Sur (Everson y Ward, 1980), un sector oceánico subantártico ($0^\circ \text{ E}-20^\circ \text{ E}$) (Kane, 1966) y las Islas Kerguelen (Bocher *et al.*, 2001). Sin embargo, la comparación geográfica de tamaños poblacionales basada en los niveles de abundancia presenta gran incertidumbre debido a que el número de individuos puede variar abruptamente en pocas semanas como producto de un pulso en el reclutamiento. Por tal motivo en la Tabla 5 se indican los valores de biomasa, los cuales son más estables porque dependen tanto del número como del tamaño de los individuos.

Tabla 3. Edad y talla media de la primera cohorte anual (C1) de *Themisto gaudichaudii* en las distintas campañas analizadas. La edad se calculó asumiendo arbitrariamente el 1° de septiembre como fecha de reclutamiento (edad aparente). LT: largo total, DS: desviación estándar.

Table 3. Age and mean size of the first annual cohort (C1) of *Themisto gaudichaudii* in the different cruises analyzed. Age was calculated arbitrarily assuming 1st September as recruitment date (apparent age). LT: total length, DS: standard deviation.

Fecha (mitad de campaña)	Campaña	Cohorte	Edad (días desde el nacimiento)	LT ± DS (mm)
11 de noviembre	OB-09/1994	C1	72	2,95 ± 1,09
		C1-2	437	14,26 ± 1,39
14 de noviembre	EH-09/1992	C1	75	3,61 ± 1,18
		C1-2	441	14,21 ± 2,18
30 de noviembre	OB-13/1996	C1	91	7,24 ± 1,71
		C1-2	456	13,37 ± 1,57
20 de enero	EH-01/1993	C1	142	9,83 ± 3,11
12 de febrero	OB-03/1995	C1	165	12,58 ± 1,47
15 de marzo	OB-04/1995	C1	196	11,25 ± 1,27
22 de marzo	EH-03/1906	C1	203	11,81 ± 1,21
25 de marzo	OB-04/1997	C1	206	10,30 ± 1,20
15 de abril	OB-04/1994	C1-2	227	12,5 ± 1,03
25 de abril	EH-04/1996	C1-2	237	11,44 ± 0,98
10 de mayo	OB-06/1993	C1	252	11,47 ± 0,96
03 de agosto	OB-08/1993	C1-2	337	12,51 ± 1,62

Coincidentemente, las biomásas de la plataforma patagónica austral superan ampliamente las de otras localidades donde se han reportado considerables biomásas como las Islas Kerguelen (Bocher *et al.*, 2001).

Las altas biomásas de la especie recurrentemente reportadas en la plataforma patagónica austral coinciden con las elevadas abundancias de zooplancton que allí se registran habitualmente. Particularmente, numerosos estudios han descrito la presencia de grandes concentraciones de copépodos distribuidas por toda la región (por ejemplo, Sabatini y Álvarez Colombo, 2001; Sabatini *et al.*, 2004; Sabatini, 2008 b). En la base de este ecosistema se han verificado frecuentemente elevadas concentraciones de clorofila y una alta productividad primaria (Rivas *et al.*, 2006; Lutz *et al.*, 2010).

Si bien una elevada productividad primaria es típica de regiones templado-frías, la plataforma patagónica austral presenta algunas características destacadas. El patrón complejo de circulación forzado por los vientos persistentes del oeste, la gran amplitud de mareas, el influjo de aguas continentales diluidas y la influencia de la Corriente de Malvinas, genera una multiplicidad de frentes en el área. Estos frentes promueven en gran medida el enriquecimiento de las aguas y configuran un área extremadamente productiva desde el punto de vista biológico (Acha *et al.*, 2004; Rivas *et al.*, 2006; Sabatini *et al.*, 2012).

Debe destacarse que la producción biológica en el área, al igual que en otros ecosistemas templado-fríos, presenta una marcada estacionalidad (Sabatini y Álvarez Colombo, 2001; Sabatini *et al.*, 2012). Sabatini y Álvarez Colombo (2001)

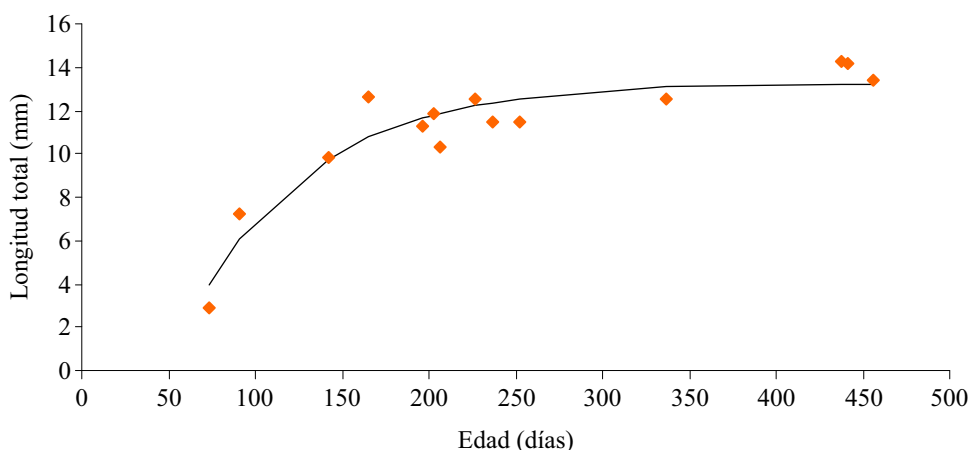


Figura 6. Ajuste de la curva de von Bertalanffy al crecimiento de *Themisto gaudichaudii* estimado a partir del largo medio y la edad aparente de los individuos de la primera cohorte anual reportada en la Tabla 3.

Figure 6. Fitting of the von Bertalanffy curve to *Themisto gaudichaudii* growth as estimated from the mean size and the apparent age of the first annual cohort individuals reported in Table 3.

Tabla 4. Variación porcentual estacional de los estadios de madurez y sexos de *Themisto gaudichaudii* en reposo reproductivo y en actividad reproductiva. Se consideraron hembras en actividad reproductiva a las que presentaron oostegitos desarrollados, marsupio, huevos o embriones.

Table 4. Seasonal percentage variation of maturity stages and sexes of *Themisto gaudichaudii* in reproductive rest and reproductive activity. Females were considered in reproductive activity if developed oostegites, marsupium, eggs or embryos were present.

Estación	Fecha	Campaña	Juveniles (< 8 mm)	Hembras		Machos	N
				Reposo	Activas		
Primavera	23 nov-06 dic 1996	OB-13/1996	90,76	6,6	1,28	1,36	193
Verano tardío	14-31 mar 2006	EH-03/1906	36,37	62,51	0,42	0,70	836
Verano tardío	15 mar-04 abr 1997	OB-04/1997	39,28	60,23	0,28	0,21	1.216
Otoño	19 abr-01 may 1996	EH-04/1996	27,90	72,1	0	0	674

han descrito una fuerte variación estacional en los niveles de biomasa de *T. gaudichaudii*, con máximos en verano. Del mismo modo, en este estudio se registraron elevadas abundancias de la especie durante la primavera-verano a partir de noviembre, con el máximo observado al final del período. La biomasa, por su parte, reflejó parcialmente esta tendencia. Así, el incremento inicial de la biomasa fue detectado recién en el verano, lo que se explica por el pequeño tamaño de los individuos recluta-

dos a comienzo del período reproductivo. Por lo demás, la dinámica de *T. gaudichaudii* coincide con el patrón estacional de zooplancton descrito para la región, el cual indica elevados niveles de biomasa, especialmente de copépodos, durante la primavera y el verano, con un máximo al final de este período (Sabatini y Álvarez Colombo, 2001).

El patrón estacional de abundancia y biomasa de *T. gaudichaudii* se ajusta al ciclo de producción primaria preponderante en la plataforma patagóni-

Tabla 5. Valores máximos de abundancia y biomasa (peso seco, PS) de *Themisto gaudichaudii* reportados en distintas localidades. A efectos de comparación, los registros originales en peso húmedo (PH) o integrados a la columna de agua (m^{-2}) fueron convertidos como $PS = 0,20 PH$ (Harris *et al.*, 2000) y en función de la profundidad (z) respectivamente, como se indica en observaciones.

Table 5. *Themisto gaudichaudii* maximum values of abundance and biomass (dry weight, PS) reported in different localities. For the purpose of comparison, the original records in wet weight (PH) or integrated to the water column (m^{-2}) were converted as $PS = 0,20 PH$ (Harris *et al.*, 2000) and as a function of depth (z) as indicated in observaciones.

Lugar	Abundancia	Biomasa	Estación	Referencia	Observaciones
Patagonia australi (47° S-55° S)	209,3	505,2	Marzo-abril	Presente estudio	
	-	~ 400	Verano	Sabatini y Álvarez Colombo, 2001	mg PH m^{-3}
	~ 20	-	Verano	Sabatini <i>et al.</i> , 2004	ind. m^{-2} ($z \cong 100$ m)
	~ 25	~ 15	Verano	Sabatini, 2008 a	ind. m^{-2} g PS m^{-2}
	~ 2	-	Primavera	Sabatini <i>et al.</i> , 2012	ind. m^{-2} ($z \cong 100$ m)
Islas Georgias del Sur (54° S-36° W)	26,5	-	Verano	Hardy y Gunther, 1935	
	12,9	13,3	Noviembre	Watts y Tarling, 2012	
	105	-	Enero	Everson y Ward, 1980	
	< 0,01	-	Enero	Ward, 1989	
	10	25	Enero	Ward <i>et al.</i> , 1995	
1,3	-	Enero	Piatkowski <i>et al.</i> , 1994		
Mar de Escocia (57° S, 55° W)	0,03	-	Enero	Piatkowski <i>et al.</i> , 1994	
Islas Kerguelen (49° S-70° E)	-	50,6	Enero-abril	Labat <i>et al.</i> , 2005	
	60,7	232,7	Enero-febrero	Bocher <i>et al.</i> , 2001	
Islas Príncipe Eduardo (46° S-37° E)	0,4	1,3	Abril-mayo	Froneman <i>et al.</i> , 2000	
	< 0,01	0,04	Mayo	Pakhomov y Froneman, 2000	
	1,3	-	Verano	Boden y Parker, 1986	
	0,3	0,7	Abril-mayo	Hunt y Pakhomov, 2003	
Plataforma sudafricana (33° S)	178	-	Febrero	Gibbons <i>et al.</i> , 1992	
Mar de Weddell (75° S-47° W)	-	< 0,1	Verano	Donnelly <i>et al.</i> , 2006	
Zona del frente polar. Sector Índico (47° S-51° S, 29° E-37° E)	0,2	0,6	Abril	Lange, 2005	

Tabla 5. Continuación.
Table 5. Continued.

Lugar	Abundancia	Biomasa	Estación	Referencia
Región subantártica. Sector Atlántico (41° S-47° S, 20° E)	1,5	1,7	Diciembre-enero	Pakhomov y McQuaid, 1996
Región subantártica. Sector Pacífico (55° S-60° S, 180° E)	0,31	0,5	Enero-febrero	Pakhomov y McQuaid, 1996
Océano Austral (0° E-20° E)	78	-	Verano	Kane, 1966

ca austral. En esta región templado-fría no se verifica el ciclo típico de regiones templado-cálidas, caracterizadas por dos pulsos de fitoplancton, uno principal en primavera y otro secundario en otoño, asociados al desarrollo y ruptura de la termoclina estacional (Carreto *et al.*, 1981 a, b; Sabatini *et al.*, 1999). En cambio, se han observado en la región patagónica valores elevados de clorofila a lo largo de la primavera y el verano (octubre a marzo) con un máximo alrededor de diciembre (Angelescu y Prenske, 1987; Rivas *et al.*, 2006; Romero *et al.*, 2006; Lutz *et al.*, 2010; Segura *et al.*, 2013). Esta situación sería producto de los múltiples frentes presentes en la región, los cuales mediante un incremento sostenido de la mezcla vertical de las aguas, mantienen localmente elevados los niveles de nutrientes en la zona iluminada aun después del florecimiento primaveral.

Por otro lado, la ubicación particular de los diferentes frentes en el área promueve una gran heterogeneidad en la distribución espacial de la producción primaria, tal como lo demuestran las imágenes satelitales, y las mediciones *in situ* de clorofila y de producción primaria (Rivas *et al.*, 2006; Romero *et al.*, 2006; Lutz *et al.*, 2010; Segura *et al.*, 2013). Coincidentemente, se ha mostrado en este trabajo que la distribución espacial de *T. gaudichaudii* no es homogénea en toda el área. Las mayores concentraciones de biomasa se han localizado históricamente en la zona de

Bahía Grande, entre 50° S y 52° S y hasta ca. 200 km de la costa (Sabatini y Álvarez Colombo, 2001; Sabatini *et al.*, 2004). Estos autores han reportado la existencia de un *hot spot* recurrente de zooplancton en esta zona, con niveles de biomasa durante la época estival muy por encima del promedio. Las concentraciones de *T. gaudichaudii* en este sitio estarían sostenidas por las grandes concentraciones de copépodos (Sabatini *et al.*, 2004; Sabatini, 2008b). Es probable que la producción y acumulación de plancton en esta zona obedezca al enriquecimiento de nutrientes y a procesos hidrográficos que favorecen la retención de los organismos. El enriquecimiento de nutrientes estaría asociado al drenaje continental de los ríos y canales fueguinos, a la descarga del Estrecho de Magallanes y al surgimiento de aguas en esta zona frontal (Sabatini *et al.*, 2004). La retención de organismos sería facilitada por una celda de recirculación ubicada en este sector costero (Glorioso y Flather, 1995; Sabatini *et al.*, 2004). Por otra parte, algunos modelos de circulación más recientes predicen un influjo en profundidad de aguas procedentes de la Corriente de Malvinas, que al emerger en el área costera de Bahía Grande incrementaría el aporte de nutrientes (Palma *et al.*, 2008; Matano *et al.*, 2010).

Si bien los resultados referentes al número de cohortes y el crecimiento de los individuos constituyen una primera aproximación, los mismos

son consistentes con estudios similares. Así, en este trabajo se identificaron dos cohortes principales durante el período reproductivo, una más que en las islas Kerguelen y Georgias del Sur (Labat *et al.*, 2005; Watts y Tarling, 2012). A su vez la tasa de crecimiento estimada en 0,093 mm d⁻¹ resultó intermedia entre 0,083 mm d⁻¹ y 0,1 mm d⁻¹, reportadas para la especie por Siegfried (1965) y Watts y Tarling (2012), respectivamente. De modo más general, si se compara la población patagónica austral con otras poblaciones distribuidas a latitudes similares, se verifica un período reproductivo más extendido, un mayor número de cohortes y una talla menor de las hembras en la madurez (*i.e.*, período reproductivo durante la primavera-verano, dos cohortes principales y una menos numerosa durante este período y una talla de ~10 mm). En aguas subantárticas entre 0° E y 20° E y en las Islas Kerguelen, se ha mencionado un período reproductivo restringido a la primavera y principio de verano y una única cohorte reclutada durante este período, con una talla en la madurez de ~12 mm (Kane, 1966; Labat *et al.*, 2005). Pequeñas diferencias con respecto a estas dos localidades se observaron en las Islas Georgias del Sur, donde *T. gaudichaudii* presenta una reproducción algo más extendida y una segunda cohorte débil en febrero (Watts y Tarling, 2012).

Se puede especular que estas adaptaciones de la historia de vida de *T. gaudichaudii* estarían relacionadas con las condiciones ambientales locales, en especial, la alta disponibilidad de alimento y la mayor temperatura en la plataforma patagónica austral (en verano ~ 10 °C *versus* ~ 8 °C en las Islas Kerguelen y ~ 4 °C en las Islas Georgias del Sur). En efecto, se ha demostrado que la tasa de crecimiento y la maduración de otros hiperideos dependen de ambos factores (Sheader, 1981; Ikeda, 1990). Por consiguiente, las elevadas concentraciones de copépodos presentes en primavera y verano en el área asegurarían una continua disponibilidad de alimento para *T. gaudichaudii*, que en asociación con las mayores temperaturas contribuirían al rápido creci-

miento y a una temprana madurez de los individuos, produciendo un mayor número de cohortes durante el período reproductivo.

Aunque la fecha de reclutamiento de cada cohorte no se pudo determinar precisamente, en otras localidades el reclutamiento se ha asociado con valores altos de producción primaria (Siegfried, 1965; Labat *et al.*, 2005), lo que ha sido atribuido a cierto grado de herbivoría de los juveniles del género *Themisto* (Sugisaki *et al.*, 1991). Así, Watts y Tarling (2012) encontraron una coincidencia entre el reclutamiento de una cohorte adicional y un pico de fitoplancton observado simultáneamente durante el mes de febrero en la Islas Georgias del Sur.

En la región patagónica austral se ha reportado la presencia de numerosos juveniles de *T. gaudichaudii* desde el mes de octubre, en coincidencia con el incremento primaveral del fitoplancton (Sabatini *et al.*, 2012). Si se considera este mes como la fecha de reclutamiento de la primera cohorte y se contemplan los tres meses calculados para alcanzar la madurez, la segunda cohorte se produciría aproximadamente a principios de enero, poco después del máximo de clorofila anual de diciembre (Rivas *et al.*, 2006; Romero *et al.*, 2006). Esta segunda cohorte alcanzaría su madurez a fines de marzo, generando la débil tercera cohorte aquí observada, coincidiendo con la fecha en que se observaron las últimas hembras en actividad reproductiva. El conjunto de estas consideraciones sugeriría un acoplamiento entre el incremento de productores primarios y el reclutamiento de las principales cohortes en el área de estudio. Investigaciones futuras realizadas con mayor frecuencia de muestreo para un mejor seguimiento del ciclo anual de la especie deberían corroborar estas especulaciones.

En conclusión, las altas biomásas de *T. gaudichaudii* en la plataforma patagónica austral, desarrolladas mediante adaptaciones de su historia de vida a las condiciones locales, señalan a este ecosistema como uno de los más favorables para la especie en todo su rango de distribución.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro agradecimiento a los responsables del Programa Pesquerías Demersales Australes y Subantárticas de INIDEP por proveernos el material utilizado en este trabajo. Las becas doctorales de CONICET y la UNMDP contribuyeron para la realización de estos estudios por lo tanto brindamos nuestra gratitud a estas instituciones.

Durante la corrección del manuscrito ocurrió el fallecimiento del Dr. Hermes W. Mianzan quien con sus aportes como coautor seguramente hubiera mejorado el producto final. Dedicamos este trabajo a su memoria.

BIBLIOGRAFÍA

- ACHA, E.M., MIANZAN, H.W., GUERRERO, R.A., FAVERO, M. & BAVA, J. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America Physical and ecological processes. *J. Marine Syst.*, 44: 83-105.
- ÁLVAREZ COLOMBO, G.L. & VIÑAS, M.D. 1994. Relaciones peso seco-talla y volumen-talla en *Themisto gaudichaudii* principal anfípodo hipérido del Mar Epicontinental Argentino. *Rev. Invest. Desarr. Pesq.*, 9: 5-10.
- ANGELESCU, V. & PRENSKI, L.B. 1987. Ecología trófica de la merluza común del Mar Argentino (Merlucciidae, *Merluccius hubbsi*). Parte 2. Dinámica de la alimentación analizada sobre la base de las condiciones ambientales, la estructura y las evaluaciones de los efectivos en su área de distribución. *Contrib. Inst. Invest. Desarr. Pesq. (Mar del Plata)*, N° 561, 205 pp.
- AUEL, H. & EKAU, W. 2009. Distribution and respiration of the high-latitude pelagic amphipod *Themisto gaudichaudii* in the Benguela Current in relation to upwelling. *Prog. Oceanogr.*, 83 (1-4): 237-241.
- BARNARD, K.H. 1932. Amphipoda. *Discovery Reports*, 5: 1-326.
- BERTALANFFY, L. VON. 1934. Untersuchungen über die Gesetzlichkeiten des Wachstums. 1. Allgemeine Grundlagen der Theorie. *Archiv. f. Entwicklungsmech.*, 131: 613-653.
- BOCHER, P., CHEREL, Y., LABAT, J.P., MAYZAUD, P., RAZOULS, S. & JOUVENTIN, P. 2001. Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 223: 261-276.
- BODEN, B.P. & PARKER, L.D. 1986. Plankton of the Prince Edward Islands. *Polar Biol.*, 5: 81-93.
- CARRETO, J.I., NEGRI, R. & BENAVIDES, H. 1981 a. Fitoplancton, pigmentos y nutrientes. Resultados campañas III y IV del B/I "Shinkai Maru", 1978. En: ANGELESCU, V. (Ed.). Campañas de investigación pesquera realizadas en el Mar Argentino, años 1978 y 1979. *Contrib. Inst. Nac. Invest. Desarr. Pesq. (Mar del Plata)*, N° 383: 181-201.
- CARRETO, J.I., LASTA, M.L., NEGRI, R.M. & BENAVIDES, H. 1981 b. Los fenómenos de marea roja y toxicidad de moluscos bivalvos en el Mar Argentino. *Contrib. Inst. Nac. Invest. Desarr. Pesq. (Mar del Plata)*, N° 399, 101 pp.
- CIANCIO, J.E., PASCUAL, M., BOTTO, F., FRERE, E. & IRIBARNE, O. 2008. Trophic relationships of exotic anadromous salmonids in the southern Patagonian Shelf as inferred from stable isotopes. *Limnol. Oceanogr.*, 53 (2): 788-798.
- DONNELLY, J., SUTTON, T.T. & TORRES, J.J. 2006. Distribution and abundance of micro- nekton and macrozooplankton in the NW Weddell Sea: relation to a spring ice-edge bloom. *Polar Biol.*, 29 (4): 280-293.
- EVERSON, I. & WARD, P. 1980. Aspects of Scotia sea zooplankton. *Biol. J. Linn. Soc.*, 14: 93-101.
- FRONEMAN, P.W., PAKHOMOV, E.A. & TREASURE, A. 2000. Trophic importance of the hyperiid amphipod, *Themisto gaudichaudii*, in the

- Prince Edward Archipelago (Southern Ocean) ecosystem. *Polar Biol.*, 23 (6): 429-436.
- GIBBONS, M.J., STAURT, V. & VERHEYE, H.M. 1992. Trophic ecology of carnivorous zooplankton in the Benguela. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 12: 421-437.
- GLORIOSO, P.D. & FLATHER, R.A. 1995. A barotropic model of the currents off SE South America. *J. Geophys. Res.*, 100: 13427-13440.
- HARDY, A.C. & GUNTHER, E.R. 1935. Part IV. The Zooplankton, Section II . Distribution (cont.), Crustacea (cont.). En: HARDY, A.C. & GUNTHER, E.R. (Eds.). *The Plankton of the South Georgia Whaling grounds and adjacent waters, 1926-1927. Discovery Reports*, 11: 194-272.
- HARRIS, R.P., WIEBE, P.H., LENZ, J., SKJOLDAL, H.R. & HUNTLEY, M. 2000. *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Academic Press, 684 pp.
- HUNT, B.P.V. & PAKHOMOV, E.A. 2003. Mesozooplankton interactions with the shallow topography of a Southern Ocean island archipelago. *J. Plankton Res.*, 25: 885-904.
- IKEDA, T. 1990. A growth model for a hyperiid amphipod *Themisto japonica* (Bovallius) in the Japan Sea, based on its intermoult period and moult increment. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, 46: 261-272.
- IKEDA, T., HIRAKAWA, K. & IMAMURA, A. 1992. Abundance, population structure and life-cycle of a hyperiid amphipod *Themisto japonica* (Bovallius) in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Bull. Plankton Soc. Jpn.*, 39: 1-16.
- KANE, J.E. 1966. The distribution of *Parathemisto gaudichaudii* (Guér), with observations on its life-history in the 0° to 20° E sector of the Southern Ocean. *Discovery Report*, 34: 163-198.
- LABAT, J.P., MAYZAUD, P. & SABINI, S. 2005. Population dynamics of *Themisto gaudichaudii* in Kerguelen Islands waters, Southern Indian Ocean. *Polar Biol.*, 28 (10): 776-783.
- LANGE, L. 2005. Feeding dynamics and distribution of the hyperiid amphipod, *Themisto gaudichaudii* (Guérin, 1828) in the Polar Frontal Zone, Southern Ocean. Tesis de Maestría, Rhodes University, Sudáfrica, 75 pp.
- LUTZ, V.A., SEGURA, V., DOGLIOTTI, A.I., GAGLIARDINI, D.A., BIANCHI, A.A. & BALESTRINI, C.F. 2010. Primary production in the Argentine Sea during spring estimated by field and satellite models. *J. Plankton Res.*, 32: 181-195.
- MAC DONALD, P.D.M. & PITCHER, T.J. 1979. Age groups from size-frequency data: a versatile and efficient method for analyzing distribution mixtures. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36: 987-1001.
- MACKEY, A., ATKINSON, A., HILL, S., WARD, P., CUNNINGHAM, N. & MURPHY, E.J. 2012. Antarctic macrozooplankton of the southwest Atlantic sector and Bellingshausen Sea: historical distributions, relationships with food and implications for ocean warming. *Deep-Sea Res. II*, 59 (2): 130-146.
- MATANO, R.P., PALMA, E.D. & PIOLA, A.R. 2010. The influence of the Brazil and Malvinas Currents on the southwestern Atlantic shelf circulation. *Ocean Sci.*, 6: 983-995.
- NOYON, M., NARCY, F., GASPARINI, S. & MAYZAUD, P. 2011. Growth and lipid class composition of the Arctic pelagic amphipod *Themisto libellula*. *Mar. Biol.*, 158: 883-892.
- PADOVANI, L.N., VIÑAS, M.D., SÁNCHEZ, F. & MIANZAN, H. 2012. Amphipods-supported food web: *Themisto gaudichaudii*, a key food resource for fishes in southern Patagonian Shelf. *J. Sea Res.*, 67 (1): 85-90.
- PAKHOMOV, E.A. & FRONEMAN, P.W. 2000. Composition and dynamics of macroplankton and micronekton within the Antarctic Polar Frontal Zone of the Indian Ocean (Southern Ocean) during austral autumn 1997. *Polar Biol.*, 23: 410-419.
- PAKHOMOV, E.A. & MCQUAID, C.D. 1996. Distribution of surface zooplankton and seabirds

- across the Southern Ocean. *Polar Biol.*, 16: 271-286.
- PAKHOMOV, E.A., PERISSINOTTO, R. & MCQUAID, C.D. 1994. Comparative structure of the macrozooplankton/micronekton communities of the Subtropical and Antarctic polar fronts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 111: 155-169.
- PALMA, E.D., MATANO, R.P. & PIOLA, A.R. 2008. A numerical study of the Southwestern Atlantic Shelf circulation: stratified ocean response to local and offshore forcing. *J. Geophys. Res.*, 113, C11010. doi:10.1029/2007JC004720.
- PIATKOWSKI, U. 1985. Distribution, abundance and diurnal migration of macrozooplankton in Antarctic Surface Waters. *Meeresforschung*, 30 (4): 264-279.
- PIATKOWSKI, U., RODHOUSE, P.G., WHITE, M.G., BONE, D.G. & SYMON, C. 1994. Nekton community of the Scotia Sea as sampled by the RMT 25 during austral summer. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 112: 13-28.
- RAMÍREZ, F.C. & VIÑAS, M.D. 1985. Hyperiid amphipods found in Argentine Shelf waters. *Physis A*, 43 (104): 25-37.
- RIVAS, A.L., DOGLIOTTI, A.I. & GAGLIARDINI, D.A. 2006. Satellite-measured surface chlorophyll variability in the Patagonian shelf. *Cont. Shelf Res.*, 26: 703-720.
- ROMERO, S.I., PIOLA, A.R., CHARO, M. & GARCÍA, C.A.E. 2006. Chlorophyll-*a* variability off Patagonia based on SeaWiFS data. *J. Geophys. Res.*, 111: C05021, doi: 10.1029/2005JC003244.
- SABATINI, M.E. 2008 a. El ecosistema de la plataforma patagónica austral, Marzo-Abril 2000. Composición, abundancia y distribución del zooplancton. *Rev. Invest. Desarr. Pesq.*, 19: 5-21.
- SABATINI, M.E. 2008 b. Life history trends of copepods *Drepanopus forcipatus* (Clausocalanidae) and *Calanus australis* (Calanidae) in the southern Patagonian shelf (SW Atlantic). *J. Plankton Res.*, 30: 981-996.
- SABATINI, M.E. & ÁLVAREZ COLOMBO, G.L. 2001. The seasonal pattern of zooplankton biomass in the Argentinian shelf off Southern Patagonia (45°-55° S). *Sci. Mar.*, 65: 21-31.
- SABATINI, M.E., ÁLVAREZ COLOMBO, G.L. & RAMÍREZ, F.C. 1999. Zooplankton biomass in the reproductive area of the southern blue whiting (*Micromesistius australis*). INIDEP Doc. Cient., 5: 23-35.
- SABATINI, M.E., RETA, R. & MATANO, R. 2004. Circulation and zooplankton biomass distribution over the southern Patagonian shelf during late summer. *Cont. Shelf Res.*, 24: 1359-1373.
- SABATINI, M.E., AKSELMAN, R., RETA, R., NEGRI, R.M., LUTZ, V.A., SILVA, R.I., SEGURA, V., GIL, M.N., SANTINELLI, N.H., SASTRE, A.V., DAPONTE, M.C. & ANTACLI, J.C. 2012. Spring plankton communities in the southern Patagonian shelf: Hydrography, mesozooplankton patterns and trophic relationships. *J. Marine Syst.*, 94: 33-51.
- SEGURA, V., LUTZ, V.A., DOGLIOTTI, A., SILVA, R.I., NEGRI, R.M., AKSELMAN, R. & BENAVIDES, H. 2013. Phytoplankton types and primary production in the Argentine Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 491: 15-31.
- SHEADER, M. 1975. Factors influencing change in the phenotype of the planktonic amphipod *Parathemisto gaudichaudi* (Guérin). *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 55: 887-891.
- SHEADER, M. 1981. Development and growth in laboratory maintained and field populations of *Parathemisto gaudichaudi* (Hyperiid, Amphipoda). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 61 (3): 769-787.
- SIEGFRIED, W.R. 1965. Observations on the amphipod *Parathemisto gaudichaudii* (Guér) off the west coast of South Africa. *Zool. Afr.*, 1: 339-352.
- SUGISAKI, H., TERAZAKI, M., WADA, E. & NEMOTO, T. 1991. Feeding habits of a pelagic amphipod, *Themisto japonica*. *Mar. Biol.*, 109 (2): 241-244.
- VINOGRADOV, M.E., VOLKOV, A.F. & SEMENOVA,

- T.N. 1996. Hyperiid Amphipods (Amphipoda, Hyperiidea) of the World Oceans. Science Publishers, Lebanon, 632 pp.
- WARD, P. 1989. The distribution of zooplankton in an Antarctic fjord at South Georgia during summer and winter. *Antarct. Sci.*, 1 (2): 141-150.
- WARD, P., ATKINSON, A., MURRAY, A.W.A., WOOD, A.G., WILLIAMS, R. & POULET, S.A. 1995. The summer zooplankton community at South Georgia - biomass, vertical migration and grazing. *Polar Biol.*, 15 (3): 195-208.
- WATTS, J. & TARLING, G.A. 2012. Population dynamics and production of *Themisto gaudichaudii* (Amphipoda, Hyperiidae) at South Georgia, Antarctica. *Deep-Sea Res. II*, 59-60: 117-129.

Recibido: 04-06-2014

Aceptado: 25-02-2015