



Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

La comunidad fitoplanctónica en zonas costeras previamente inexploradas del oeste de la Península Antártica (63° - 67° S)

Composición, dinámica espacio-temporal y productividad

Trabajo de tesis para optar por el grado de
Doctor en Ciencias Naturales

Año 2023

Autor

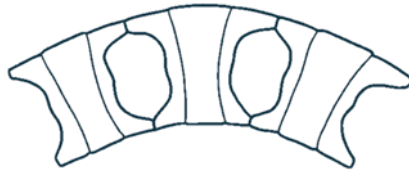
Martina Mascioni

Directores

Gastón O. Almandoz y María Vernet

"La vida es una unión simbiótica y cooperativa que permite triunfar a quienes se asocian"

Lynn Margulis



Agradecimientos

A mis directores, Gastón Almandoz y María Vernet quienes me aceptaron sin dudar dentro de su equipo de trabajo y me incluyeron en sus proyectos sin los cuales esta tesis no hubiera sido posible. A ambos les estaré siempre agradecida por su guía cotidiana, apoyo ilimitado y por animarme siempre a hacer nuevas preguntas, tomar nuevos rumbos e ir siempre por más.

Al Dr. Adrián Cefarelli por iniciarme en la ficología y en el fantástico mundo de las diatomeas antárticas.

A la Dra. Martha Ferrario por permitirme formar parte de la División Ficología e incluirme en sus proyectos y ser, junto con Adrián, mi mentora durante mi inicio en la ficología.

A mis compañeras de laboratorio Julieta Antoni y Elena Fabro quienes estuvieron codo a codo acompañándome cada día compartiendo mates y conversaciones en el laboratorio 5.

A las y los jóvenes ficólogos de la División Ficología con quienes compartí interminables charlas de pasillo, viajes, cursos, congresos, asados, mates y más. El grupo más hermoso que se pudiera pedir de compañeras y compañeros en la misma sintonía para impulsar la ficología desde la juventud. Inmensamente agradecida a Delfina Aguiar Juárez, Julieta Antoni, Elena Fabro, Rocío Gorbarán, Julian Simonato y Jonás Tardivo Kubis.

A mi amiga y compañera a la distancia Allison Cusick con quien a través de reuniones casi cotidianas de zoom nos apoyamos mutuamente en nuestros doctorados y llevamos adelante el proyecto FjordPhyto y todos sus mini proyectos derivados.

A las y los investigadores de la División Ficología, con quienes de alguna manera u otra tuve el placer de trabajar y colaborar, María Adela Casco, María Isabel Delgado, José María Guerrero, Anabel Lamaro, Andrea Lavigne, María Elicia Mac Donagh, Silvia Sala, Eugenia Sar, Inés Sunesen y Amelia Vouilloud. Con un particular agradecimiento al Dr. Ricardo Echenique quien me ayudó con la determinación de las cianobacterias.

A mis compañeras y compañeros de la cátedra Botánica Sistemática I quienes estuvieron semanas tras semana compartiendo charlas entre muestras de algas y hongos.

A las y los participantes del proyecto internacional FjordEco, con algunos de los cuales tuve el placer de coincidir, colaborar y quienes compartieron conmigo todo su extensivo conocimiento sobre fiordos y en especial sobre la bahía Andvord, Mattias Cape, Lindsey Ekern, Maria Hamilton, B. Jack Pan, Brian Powell, Craig Smith, Martin Truffer, Peter Windsor y Lisa Hahn-Woernle.

A las y los participantes y colaboradores del proyecto internacional de ciencia ciudadana FjordPhyto, Annette Bombosch, Ted Cheeseman, Robert Gilmore, Steve Mandel, Rick Reynolds, Laura Smith, entre muchos más. En especial al incontable número de personas que a través de los años han colaborado de alguna manera u otra del proyecto FjordPhyto sin el cual gran parte de esta tesis no sería posible y a IAATO por permitir y fomentar esta colaboración entre investigadores y operadores de tours Antárticos.

A las y los pasantes y estudiantes con los que tuve el placer de trabajar, de quienes he aprendido enormemente, Tobías Chavero, Brooke Dixon, Christian Johnson, Lorenzo Kohler, Celeste Kroeguer-Campodónico y Anesse Pinpokintr.

A Ingrid Céspedes y a Celeste Kroeguer-Campodónico por permitirme usar sus ilustraciones para adornar esta tesis.

A los guías y compañeros que me acompañaron a bordo del MS Roald Amundsen y el Viking Octantis en el verano 2021-2022. A Verena Meraldi y Damon Stanwell-Smith quienes coordinaron todo para que pudiera estar a bordo de ambos cruceros. A los jefes científicos con los que estuve a bordo por todo su apoyo y coordinación para llevar a cabo los muestreos Zoe Walker y Daniel Moore. También a todos los guías, parte del equipo de expedición, y demás tripulación que me acompañaron y guiaron volviéndose mi familia durante el tiempo a bordo.

A otros estudiantes y amigos con las que tuve la suerte de coincidir durante este camino, Clara Iachetti, Germán Tetamantti, Tammy Russell y Daniela Cajiao.

A toda mi familia, y en particular mis padres, Carlos Mascioni y Nancy Carena, y a mi hermana, Catalina Mascioni, por su apoyo incondicional.

Finalmente, a mi compañero de vida Julian por todo su amor y apoyo en todos mis proyectos y a Occhi quien fue mi compañía durante las largas horas de escritura de esta tesis.

Financiamiento

Esta tesis pudo llevarse a cabo gracias a una beca doctoral otorgada por CONICET. El lugar de trabajo lo brindó la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata.

Los viajes a Antártida estuvieron cubiertos por Hurtigruten y Viking Expeditions respectivamente.

A su vez el financiamiento provino de distintos proyectos:

FjordEco: Fjord Ecosystem Structure and Function on the West Antarctic Peninsula - Hotspots of Productivity and Biodiversity? Financiado por la Fundación Nacional de Ciencias de EE.UU. (NSF) para la Participación Pública en la Investigación STEM (Ciencia, Tecnología, Ingeniería, Matemáticas) (PPSR) Código NSF PLR-1443705.

FjordPhyto: Engaging Tourists to Understand Polar Phytoplankton Dynamics Using Field and Satellite Observations. Financiado por NASA Citizen Science Earth System Program (CSESP). Código 20-CSESP2020-0039 2021.

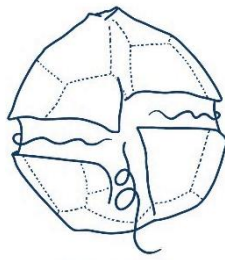
FjordPhyto: Engaging Tourists in Field and Satellite Observations to Understand Polar Phytoplankton Dynamics – Implementation Phase. Financiado por NASA Citizen Science Earth System Program (CSESP). Código 22-CSESPDS22-0005 2022.

PIP 0122 y 1195 del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, Argentina).

PICT 02719 de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT, Argentina).

Proyecto UNLP 11/N879.

Además, el proyecto FjordPhyto ha recibido donaciones de Fundación Hurtigruten y generosos donantes anónimos.

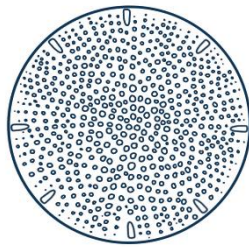


Índice

Agradecimientos	1
Financiamiento.....	3
Índice	4
Resumen.....	7
Abstract	10
Trabajos publicados.....	13
Capítulo 1 : Introducción	14
1.1 Fitoplancton y el Océano Austral	14
1.2 La Península Antártica	16
1.3 Zonas costeras al oeste de la PA	19
1.4 Justificación de la tesis y objetivos.....	21
1.5 Esquema general de la tesis	22
Capítulo 2 : Materiales y Métodos	24
2.1 Muestreo	24
2.1.1 Bahía Andvord	24
2.1.2 Zonas costeras de la PA entre 63° y 67° S	27
2.2 Análisis microscópico del plancton	29
2.3 Análisis estadísticos y mapas.....	29
Capítulo 3 : Diversidad de los principales grupos fitoplanctónicos encontrados en las zonas costeras al oeste de la PA	30
3.1 Introducción	30
3.2 Metodología	33
3.3 Resultados	34
3.3.1 Diatomeas.....	34
3.3.2 Dinoflagelados.....	39
3.3.3 Prasinofitas	42
3.3.4 Criptofitas	44
3.3.5 Pequeños flagelados y otros grupos	44
3.4 Discusión.....	46
3.4.1 Diversidad fitoplanctónica en zonas costeras al oeste de la PA	46

3.4.2 Identidad de los principales organismos formadores de floraciones	49
3.5 Conclusiones.....	52
Capítulo 4 : Primera descripción de la variabilidad espacio-temporal del fitoplancton en aguas costeras al oeste de la PA	53
4.1 Introducción	53
4.1.2 Área de estudio	55
4.2 Metodología	56
4.3 Resultados	58
4.3.1 Abundancia, biomasa y composición fitoplanctónica.....	58
4.3.2 Principales floraciones registradas.....	62
4.4 Discusión.....	63
4.5 Conclusión	67
Capítulo 5 : Bahía Andvord: dinámica y productividad del fitoplancton de primavera y otoño en un fiordo al oeste de la PA	69
5.1 Introducción	69
5.1.2 Área de estudio	70
5.2 Metodología	71
5.2.1 Productividad primaria y crecimiento	71
5.2.2 Análisis de nutrientes y pigmentos	72
5.2.3 Análisis estadísticos	73
5.3 Resultados	74
5.3.1 Distribución espacial del fitoplancton durante primavera y otoño	74
5.3.2 Ensamblajes fitoplanctónicos.....	80
5.3.3 Productividad primaria y tasas de crecimiento.....	85
5.3.4 Análisis multivariados entre los ensamblajes fitoplanctónicos y las variables ambientales	87
5.4 Discusión.....	88
5.4.1 Composición y biomasa fitoplanctónica	88
5.4.2 Productividad primaria de los ensamblajes fitoplanctónicos	90
5.4.3 Los fiordos del oeste de la PA son zonas con altas tasas de crecimiento	93
5.4.4 Las variables ambientales que modelan los ensamblajes fitoplanctónicos.....	94
5.5 Conclusiones.....	97
Capítulo 6 : Dinámica del fitoplancton en zonas costeras conectadas al estrecho de Gerlache (PA, 64° - 65°S) en relación con una zona frontal variable.....	99
6.1 Introducción	99
6.1.2 Área de estudio	100
6.2 Metodología	102
6.2.1 Datos satelitales	102

6.2.2 Análisis estadístico	102
6.3 Resultados	103
6.3.1 Detección de un gradiente térmico en el estrecho de Gerlache	103
6.3.2 Variabilidad del fitoplancton en las zonas costeras del estrecho de Gerlache.....	104
6.3.2.1 Variabilidad interanual y espacial de la biomasa y abundancia del fitoplancton	104
6.3.2.2 Patrones sucesionales del fitoplancton al norte y al sur del estrecho de Gerlache	109
6.4 Discusión.....	111
6.4.1 Influencia de las características oceanográficas del estrecho de Gerlache en la comunidad fitoplanctónica de las zonas costeras.....	111
6.4.2 Sucesión fitoplanctónica durante la temporada de crecimiento en las zonas costeras al norte y al sur del estrecho de Gerlache	113
6.4.3 Diatomeas vs. nanoflagelados en los ecosistemas costeros.....	117
6.5 Conclusión	119
Capítulo 7 : Conclusiones finales.....	120
Bibliografía.....	124
Anexos	147
Anexo 1 Lista de taxones de diatomeas endémicos de Antártida encontrados en esta tesis.	147
Anexo 2 – Parte 1	148
Anexo – Parte 2	152
Anexo 3.....	156
Anexo 4.....	162



Resumen

El oeste de la Península Antártica (PA) es una de las regiones más productivas del Océano Austral, siendo las zonas costeras los lugares con mayor acumulación de fitoplancton. Particularmente, la región costera al oeste de la PA entre los 63° y 67° S encierra varios fiordos y bahías con glaciares que descargan directamente en el mar, caletas, pasajes y estrechos entre islas. Los procesos ecológicos y biogeoquímicos de estos ecosistemas costeros están fuertemente influenciados por la formación de hielo marino y la entrada de agua dulce procedente del deshielo de los glaciares y el hielo marino. Recientemente, la PA ha sufrido un rápido calentamiento climático con un aumento de 2°C de la temperatura media anual desde 1950, generando una disminución de la extensión y duración del hielo marino y el retroceso de los glaciares.

Las zonas costeras de la PA son un refugio para los mamíferos y aves marinos que llegan principalmente atraídos por su fuente de alimento, el krill antártico. El rol fundamental que cumple el fitoplancton como la base de la cadena trófica y sustento del krill, implica que cambios en su composición pueden tener efecto en cadena en todo el ecosistema. Por ejemplo, el reemplazo en esta comunidad de diatomeas microplanctónicas (>20 μm) por flagelados nanoplanctónicos (2-20 μm) podría significar una pérdida de entre el 40% y el 60% de energía en la red trófica, debido a que el krill se alimenta selectivamente de diatomeas microplanctónicas. Las altas congregaciones de krill en estas zonas costeras sugieren una alta productividad primaria asociada a floraciones de diatomeas microplanctónicas, aunque no existen estudios que lo confirmen. Tampoco estudios que describan la composición fitoplanctónica ni muestreos plurianuales que permitan captar la estacionalidad, sobre todo durante la temporada productiva (primavera-verano).

La evaluación de la estructura y dinámica de los ecosistemas en las zonas costeras al oeste de la PA es esencial para dilucidar los patrones existentes de productividad y biodiversidad y comprender la sensibilidad de dichos ecosistemas al cambio climático. En este contexto, el presente trabajo de tesis tiene como objetivo general caracterizar la composición, dinámica espacial y temporal y productividad de la comunidad fitoplanctónica de estas zonas costeras poco exploradas ubicadas en la costa oeste de la PA entre los 63° y 67° S, con el fin de proveer información de base sobre el estado actual que sirva para evaluar los posibles efectos del cambio climático sobre estas comunidades y los ecosistemas

asociados. Para tal fin se colectaron muestras de agua para análisis microscópicos provenientes de distintas zonas costeras y en distintas estaciones del año (primavera, verano y otoño) entre los años 2015 y 2019, en el marco de dos proyectos colaborativos internacionales.

En este trabajo de tesis se registraron cinco grupos fitoplanctónicos principales (criptofitas, diatomeas, dinoflagelados, pequeños flagelados y prasinofitas), pertenecientes a la fracción nano y microplanctónica. Dentro de estos cinco grupos, las diatomeas fueron el grupo más común y diverso, con 50 géneros y numerosos taxones endémicos. Los organismos nanoplanctónicos (ej. criptofitas, prasinofitas y pequeños dinoflagelados) fueron difícilmente identificados microscópicamente debido a la necesidad de emplear otras técnicas o a que los organismos no coincidían con citas previas para la PA ni para Antártida. Esto sugiere que en aguas Antárticas todavía queda una diversidad inexplorada de organismos fitoplanctónicos.

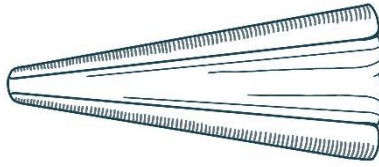
Se analizó la abundancia y biomasa de los componentes del fitoplancton en las distintas estaciones del año en diferentes zonas costeras al oeste de la PA con el fin de comparar y contextualizar los resultados con investigaciones previas llevadas a cabo en otras zonas mejor conocidas de la PA. Los valores más altos de abundancia y biomasa se registraron durante los meses de primavera y verano cuando se registraron varias floraciones ($\geq 1,5 \times 10^6$ células L^{-1} y $\geq 97,5$ $\mu gC L^{-1}$), entre ellas la primera floración de dinoflagelados desnudos al oeste de la PA. Se destaca la elevada abundancia de los nanoflagelados en estas aguas y el aporte de biomasa de las diatomeas microplanctónicas.

Asimismo, se analizó particularmente el fitoplancton de primavera (2015) y otoño (2016) en un fiordo (bahía Andvord) ubicado en la zona media de la PA, en relación con la productividad primaria y las tasas de crecimiento, medidas con incubaciones de ^{14}C . Se destaca la alta productividad de la bahía en primavera ($151,2 \pm 62,5$ $mgC m^{-3} d^{-1}$), particularmente en muestras dominadas por un ensamble de diatomeas microplanctónicas (ej. *Odontella weissflogii*, *Neomoelleria antarctica*, *Proboscia* spp.). El ensamble dominado por criptofitas tuvo una productividad intermedia ($63,1 \pm 32$ $mgC m^{-3} d^{-1}$) y la productividad más baja se encontró en un ensamble dominado por pequeños dinoflagelados gymnodinioides ($6,9 \pm 5,1$ $mgC m^{-3} d^{-1}$). Los resultados de este análisis apoyan hipótesis previas de que el cambio climático podría afectar los ecosistemas costeros de la PA al favorecer ensamblajes de fitoplancton menos productivos (criptofitas) sobre ensamblajes de fitoplancton más productivos (diatomeas). Las estimaciones de productividad, asimilación de carbono y crecimiento del fitoplancton presentadas en esta tesis contribuyen a comprender el ciclo del carbono en estos ecosistemas.

Conjuntamente, se analizó el fitoplancton de seis zonas costeras conectadas al estrecho de Gerlache entre los 64° y 65° S durante tres veranos consecutivos (2016-2019) a lo largo de los meses de primavera-verano (de noviembre a marzo). Los patrones sucesionales detectados se ponen en

contexto con procesos oceanográficos a pequeña escala, particularmente con la ocurrencia de un frente térmico que se forma en el medio del estrecho de Gerlache (~64,5°S) durante los meses de verano, separando aguas más cálidas al norte y más frías al sur. En los dos primeros veranos se encontraron diferencias significativas en la composición de la comunidad fitoplanctónica y en los patrones sucesionales al norte y al sur del área de muestreo, principalmente en los meses de alta biomasa: diciembre y enero. Durante diciembre, las criptofitas formaron floraciones al norte, mientras que las diatomeas microplanctónicas dominaron al sur, y durante enero, pequeñas diatomeas centrales dominaron al norte, mientras que las prasinofitas formaron floraciones al sur. Esta distinción espacial en las comunidades de fitoplancton se asoció a la presencia del frente térmico en el estrecho de Gerlache, que fue confirmado por el análisis de 10 años de datos de teledetección.

Esta tesis representa una línea de base a partir de la cual futuras investigaciones en zonas costeras al oeste de la PA podrán evaluar cambios en la comunidad fitoplanctónica asociados al calentamiento global. La identidad de los organismos nanoplanctónicos formadores de floraciones no pudo ser dilucidada mediante análisis ultraestructurales con microscopía electrónica, por lo cual estudios futuros deberán incluir el establecimiento de cultivos celulares y combinar análisis microscópicos y genéticos a fin de brindar una caracterización más completa de la diversidad fitoplanctónica en estas aguas. Durante el período abarcado en esta tesis no se encontraron floraciones de diatomeas microplanctónicas probablemente debido al retroceso temprano del hielo marino durante los años muestreados. Se considera también la posibilidad de que el krill antártico ejerza una importante presión de pastoreo sobre las diatomeas microplanctónicas en las zonas costeras analizadas, favoreciendo así el predominio de la fracción nanoplanctónica. Sin embargo, se necesitan análisis comparativos complementarios de fitoplancton y zooplancton para probar esta hipótesis, así como el análisis de otros factores ambientales. Estudios a futuro permitirán comprobar el poder predictivo de los patrones sucesionales aquí propuestos y seguir aprendiendo sobre la composición del fitoplancton en estas zonas costeras.



Abstract

The western Antarctic Peninsula (WAP) is one of the most productive regions of the Southern Ocean, where coastal areas contain the highest accumulation of phytoplankton. In particular, the coastal region of the WAP between 63° and 67° S encloses several fjords and bays with glaciers that discharge directly to the sea, islands, channels, and straits between islands. The ecological and biogeochemical processes of these coastal ecosystems are strongly influenced by the formation of sea ice and the inflow of freshwater from both melting glaciers and sea ice. Recently, the WAP has undergone rapid climate warming with a 2°C increase in mean annual temperature since 1950, generating an overall decrease in sea ice extent and duration as well as glacial retreat.

The coastal areas of the WAP are a refuge for marine mammals and birds that arrive mainly attracted by their food source, the Antarctic krill. Krill is sustained by the phytoplankton which play a fundamental role as the base of the food web, and as such, minor changes in this microalgal community can have a chain effect on the entire ecosystem. For example, the replacement in this community of microplanktonic diatoms (>20 µm) by nanoplanktonic flagellates (2-20 µm) could result in a loss of 40% to 60% of energy in the food web, due to selective feeding of microplanktonic diatoms by krill. The high krill congregations in these coastal areas suggest high primary productivity, although there are no studies to confirm this. There are also no studies describing the seasonality of phytoplankton composition nor multiannual sampling to capture succession, especially during the productive season (spring-summer).

The assessment of ecosystem structure and dynamics in coastal areas of the WAP is essential to elucidate existing patterns of productivity and biodiversity and to understand the sensitivity of these ecosystems to climate change. In this context, the general objective of this thesis was to characterize the composition, spatial and temporal dynamics, and productivity of the phytoplankton community of these underexplored coastal areas located on the WAP between 63° and 67° S, in order to provide baseline information to assess the possible effects of climate change on these communities and associated ecosystems. To this end, water samples for microscopic analysis were collected from different coastal areas and in different seasons (spring, summer, and autumn) between 2015 and 2019, through the framework of two international collaborative projects.

In this thesis, five main phytoplanktonic groups (cryptophytes, diatoms, dinoflagellates, prasinophytes, and small flagellates), belonging to the nano and microplanktonic fraction, were recorded. Within these five groups, diatoms were the most common and diverse group, with 50 genera and numerous endemic taxa. Nanoplanktonic organisms (e.g., cryptophytes, prasinophytes, and small dinoflagellates) were difficult to identify microscopically due to the need to employ other techniques, or because the organisms did not match previous records for either the WAP or Antarctica. This suggests that there remains an unexplored diversity of phytoplanktonic organisms in Antarctic waters.

The abundance and biomass of phytoplankton components in the different seasons during the year were analyzed in various coastal areas of the WAP, in order to compare and contextualize the results with previous research carried out in other better-studied areas of the WAP. The highest abundance and biomass values were recorded during spring and summer months when several blooms ($\geq 1.5 \times 10^6$ cells L^{-1} and $\geq 97.5 \mu gC L^{-1}$) were recorded, including the first ever-recorded bloom of naked dinoflagellates in the WAP. This work highlights the high abundance of nanoflagellates in these waters and the biomass contribution of microplanktonic diatoms.

In addition, spring (2015) and autumn (2016) phytoplankton in a fjord (Andvord Bay) located midway down the WAP were analyzed along with primary productivity and growth rates, measured with ^{14}C incubations. The high productivity in the bay during spring ($151.2 \pm 62.5 mgC m^{-3} d^{-1}$) is highlighted, particularly in samples dominated by an assemblage of microplanktonic diatoms (e.g., *Odontella weissflogii*, *Neomoelleria antarctica*, *Proboscia* spp.). The cryptophyte-dominated assemblage had intermediate productivity ($63.1 \pm 32 mgC m^{-3} d^{-1}$) and the lowest productivity was found in an assemblage dominated by small gymnodinioid dinoflagellates ($6.9 \pm 5.1 mgC m^{-3} d^{-1}$). The results of this analysis support the previous hypothesis that climate change could affect the WAP coastal ecosystems by favoring less productive phytoplankton assemblages (cryptophytes) over more productive phytoplankton assemblages (diatoms). Estimates of phytoplankton productivity, carbon assimilation, and growth contribute to better-understanding carbon cycling in these poorly understood ecosystems.

Alongside, the phytoplankton from six coastal areas connected to the Gerlache Strait between 64° and $65^\circ S$ were analyzed during three consecutive summers (2016-2019) throughout the spring-summer months (November to March). The compositional and successional patterns detected are contextualized with small-scale oceanographic processes, particularly with the occurrence of a thermal front that forms in the middle of the Gerlache Strait ($\sim 64.5^\circ S$) during the summer months, separating warmer waters to the north and cooler waters to the south. In the first two summers significant differences in phytoplankton community composition and successional patterns were found north and south of the sampling area, mainly in the months of high biomass: December and January. During

December, cryptophytes formed blooms to the north, while microplanktonic diatoms dominated to the south, and during January, small central diatoms dominated to the north, while prasinophytes bloomed to the south. This spatial distinction in phytoplankton communities was associated with the presence of the thermal front in the Gerlache Strait, which was confirmed by the analysis of 10 years of remote sensing data.

This thesis represents a baseline from which future research in coastal areas of western PA can assess changes in the phytoplankton community associated with global warming. The identity of the bloom-forming nanoplanktonic organisms could not be elucidated by ultrastructural analysis with electron microscopy, so future studies should include the establishment of cell cultures and combine microscopic and genetic analyses to provide a more complete characterization of the phytoplanktonic diversity in these waters. No microplanktonic diatom blooms were found during the period covered in this thesis, probably due to the early retreat of sea ice during the years sampled. The possibility that Antarctic krill overgraze on microplanktonic diatoms in the coastal areas analyzed is also considered, thus favoring the dominance of the nanoplanktonic fraction. However, complementary comparative analyses of phytoplankton and zooplankton are needed to assess this hypothesis, as well as the analysis of other environmental factors. Future studies will allow researchers to assess the predictive power of the patterns proposed here and to continue learning about successional patterns in these coastal areas.



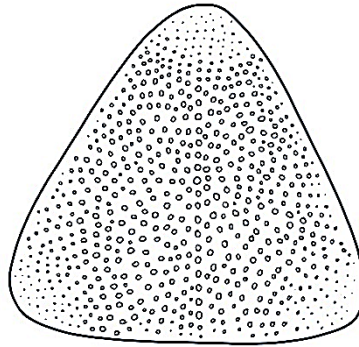
Trabajos publicados

Gran parte de los resultados presentados en esta tesis forman parte de las siguientes publicaciones científicas:

Mascioni, M., Almandoz, G. O., Cefarelli, A. O., Cusick, A., Ferrario, M. E., & Vernet, M. (2019). Phytoplankton composition and bloom formation in unexplored nearshore waters of the western Antarctic Peninsula. *Polar Biology*, 42(10), 1859–1872. <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02564-7>

Mascioni, M., Almandoz, G. O., Ekern, L., Pan, B. J., & Vernet, M. (2021). Microplanktonic diatom assemblages dominated the primary production but not the biomass in an Antarctic fjord. *Journal of Marine Systems*, 224, 103624. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103624>

Mascioni, M., Almandoz, G. O., Cusick, A., Pan, B. J., & Vernet, M. (2023). Phytoplankton dynamics in nearshore regions of the western Antarctic Peninsula in relation to a variable frontal zone in the Gerlache Strait. *Frontiers in Marine Science*, 10-2023. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1139293>



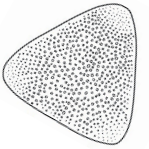
Capítulo 1

Introducción

1.1 Fitoplancton y el Océano Austral

El fitoplancton marino es un eslabón clave que conecta los procesos atmosféricos y oceánicos. Se trata de un grupo muy diverso de organismos microscópicos fotosintéticos - también conocidos como microalgas - tanto eucariotas como procariotas, que habitan en las aguas superficiales del océano, influyendo en el ciclo de los nutrientes, la dinámica de la red trófica y los ciclos biogeoquímicos (Petrou et al. 2016). La biomasa global de carbono del fitoplancton equivale a menos del 1% de la biomasa fotoautótrofa total del planeta, y sin embargo estos organismos son responsables de aproximadamente el 50% de la fijación global de carbono. Estas microalgas juegan un papel determinante en los ciclos biogeoquímicos globales, fijando más de 100 millones de toneladas de carbono inorgánico diariamente (Behrenfeld et al. 2016). Este carbono orgánico se transfiere a través de la red trófica, se vuelve a liberar a la atmósfera por respiración o degradación microbiana, o se secuestra hacia las profundidades del océano, a través de un proceso conocido como bomba biológica (Petrou et al. 2016). Más del 80% de la productividad primaria marina la realiza el fitoplancton en la capa de mezcla (Pinkerton et al. 2021). De esta manera, los océanos del mundo absorben entre el 25% y el 30% del CO₂ antropogénico que se libera a la atmósfera, alrededor del 40% de esta absorción se produce en el Océano Austral (OA, Deppeler y Davidson 2017).

El OA, definido como aguas al sur del frente subantártico (~50° S), es uno de los principales biomas oceánicos del planeta, y cubre el 30% de la superficie oceánica mundial (Petrou et al. 2016; Deppeler y Davidson 2017). La dinámica de los ecosistemas del OA está dominada por la Corriente Circumpolar Antártica (CCA) y sus sistemas frontales, la estacionalidad y el avance-retroceso anual del hielo marino (Constable et al. 2014). El OA ha sido clasificado como un ambiente con Alta concentración de Nutrientes y Baja Clorofila (HNLC por sus siglas en inglés), donde las zonas con alta concentración de fitoplancton se asocian con zonas frontales, costeras o limítrofes del hielo (Petrou et al. 2016). En el



OA se han identificado más de 500 especies de protistas, siendo 350 de ellas fitoplanctónicas (Scott y Marchant 2005). Por su amplia extensión este océano alberga ecosistemas muy diversos en los cuales los factores físicos actúan de diferentes maneras modelando las comunidades que allí habitan (Deppeler y Davidson 2017). Las diferencias en los factores ambientales (físicos, químicos y biológicos) y en los procesos (por ej., estratificación, mezcla, pastoreo) definen la composición, abundancia y productividad de la comunidad fitoplanctónica (Deppeler y Davidson 2017). Estos ecosistemas marinos han sufrido cambios recientes debido al calentamiento global, los cambios físicos más evidentes incluyen el aumento de la temperatura del agua, el desplazamiento de los frentes oceánicos hacia los polos y los cambios regionales en la extensión y estacionalidad del hielo marino (Constable et al. 2014, y referencias incluidas allí).

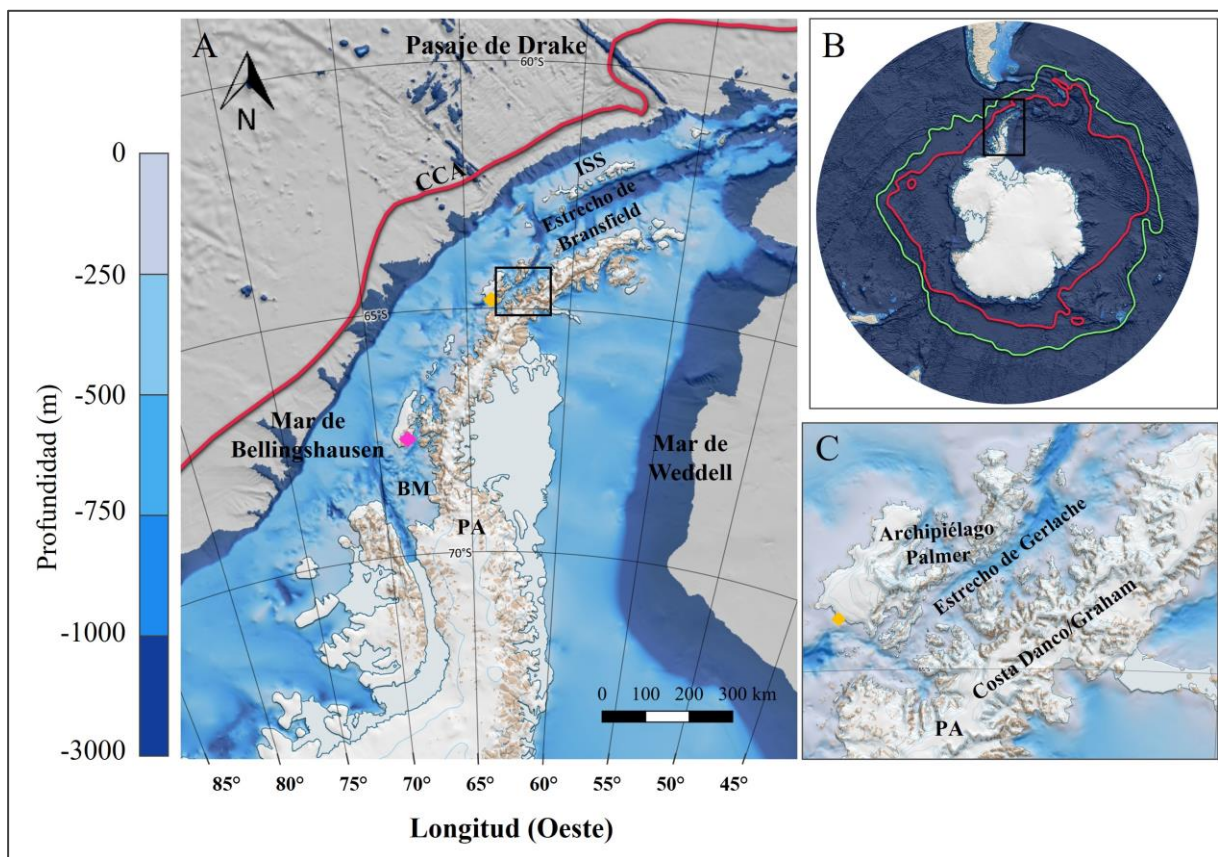
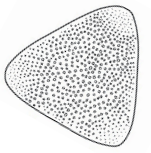


Fig. 1.1 **A** Mapa de la Península Antártica. La línea roja indica la Corriente Circumpolar Antártica (CCA). Se indican además de norte a sur: islas Shetland del Sur (ISS), rombo naranja que indica la posición de la base científica Palmer (EE. UU.) ubicada en la isla Anvers, rombo violeta al sur ubicada en la bahía Margarita (BM) indica la posición de la base científica Rothera (Reino Unido) ubicada en la isla Adelaide. Nótese que aquellas zonas con profundidad mayor a 3000 m están en gris. **B** Mapa de la Antártida y el Océano Austral mostrando la ubicación de la PA (rectángulo negro), la CCA (línea roja) y el frente polar Antártico (línea verde). **C** Zoom del rectángulo en el mapa **A** mostrando el estrecho de Gerlache ubicado entre la costa oeste de la PA (Costa Danco/Graham) y el archipiélago Palmer donde se ubica la base estadounidense Palmer (rombo naranja).



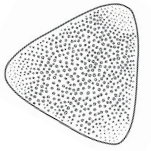
1.2 La Península Antártica

La Península Antártica (PA) está separada de Sudamérica por el Pasaje de Drake, la constricción más estrecha por la que fluye la CCA (Fig. 1.1), la proximidad con Sudamérica ha hecho que la PA sea la parte más habitada de la Antártida. El ecosistema marino del oeste de la PA se extiende a lo largo de 1.300 km desde el sur del mar de Bellingshausen (70° S) hasta las islas Shetland del Sur (62° S) en el extremo sur del Pasaje de Drake (Ducklow et al. 2013). El oeste de la PA es una de las zonas del OA que actualmente se encuentra más afectada por el calentamiento global, la temperatura del aire en esta área ha aumentado entre 2 y 3 °C durante el siglo XX (Meredith y King 2005; Henley et al. 2019; Siegert et al. 2019).

La extensión, duración y estacionalidad del hielo marino y la descarga glacial influyen enormemente en los ecosistemas marinos al oeste de la PA, principalmente generando estratificación del agua en zonas costeras y suministrando nutrientes, pero también generando estrés fisiológico en los organismos debido a los cambios en la presión osmótica (Ducklow et al. 2013; Meredith et al. 2021). En esta zona se ha documentado un significativo retroceso de los glaciares atribuido a una intrusión de aguas cálidas profundas procedente de la CCA en la plataforma de la PA (Cook et al. 2016). A su vez, la temporada de hielo marino se ha acortado considerablemente en los últimos años, en particular durante el período verano-otoño; por ejemplo durante el período 1979-2004 se detectó una disminución de 85 ± 20 días de temporada de hielo marino (Stammerjohn et al. 2008).

La composición fitoplanctónica resulta un buen indicador de los posibles efectos del cambio climático en los ecosistemas debido a su sensibilidad a los cambios físicos (Rozema et al. 2017b; Brown et al. 2019). Los organismos fitoplanctónicos en su mayoría unicelulares, están íntimamente relacionados con el entorno, y han desarrollado diferentes estrategias para responder rápidamente a los cambios en el ambiente, como pulsos de nutrientes y disponibilidad de luz (Deppeler y Davidson 2017). Ya que se espera que el cambio climático afecte diferencialmente a los diversos ecosistemas del OA, teniendo un particular efecto en la fisiología y la estructura de las comunidades fitoplanctónicas que allí se encuentran, el seguimiento de la respuesta de estas comunidades es fundamental para predecir los efectos en las tramas tróficas y el funcionamiento de los ecosistemas (Deppeler y Davidson 2017). El oeste de la PA es un reconocido lugar de anidamiento de aves marinas y de reproducción de mamíferos marinos; las zonas costeras no solo brindan un importante refugio, sino que allí abunda su principal fuente de alimento: el krill antártico (Ducklow et al. 2013).

El krill antártico (*Euphasia superba*) es un pequeño crustáceo, clave en la cadena trófica de la PA y objeto de la mayor pesquería del OA (Fig. 1.2, McCormack et al. 2021). Particularmente, las zonas costeras incluidas en las costas de Danco/Graham (entre 64° y 66,5° S, Fig. 1.1C) son sitios de gran



conglomeración de krill (Nowacek et al. 2011; Cleary et al. 2016, 2018), lo que sugiere a la vez la presencia de una elevada acumulación de biomasa fitoplanctónica. Dado que el krill antártico se alimenta directamente de grandes diatomeas microplanctónicas ricas en lípidos (Fig. 1.2, Haberman et al. 2003), y es a su vez el alimento para varias especies de mamíferos y aves marinas, esta corta vía trófica es energéticamente muy eficiente y permite sostener una gran biomasa (Cavan et al. 2019; McCormack et al. 2021). El krill además puede alimentarse de ciliados y otros organismos del microzooplancton que se alimentan de pequeños flagelados fitoplanctónicos siendo esta una vía energéticamente menos eficiente (Cleary et al. 2018; Cavan et al. 2019).

El rol fundamental que cumple el fitoplancton como base de la cadena trófica de la PA (Fig. 1.2) y principal fuente de alimento del krill, implica que los menores cambios en esta comunidad pueden afectar de manera significativa al ecosistema. Distintos tipos de estudios, como análisis de imágenes satelitales (Montes-Hugo et al. 2009) y observaciones a campo (Mendes et al. 2013; Schofield et al. 2017; entre otros), han postulado que el aumento de la temperatura y disminución de la salinidad impactan significativamente en la composición del fitoplancton, favoreciendo el reemplazo de diatomeas microplanctónicas por nanoflagelados, con consecuencias drásticas en las redes tróficas. Incluso se han realizado modelos que sugieren que el reemplazo de diatomeas microplanctónicas por pequeños nanoflagelados podría significar hasta un 60% de pérdida de energía/biomasa en estos ecosistemas (Moline et al. 2004).

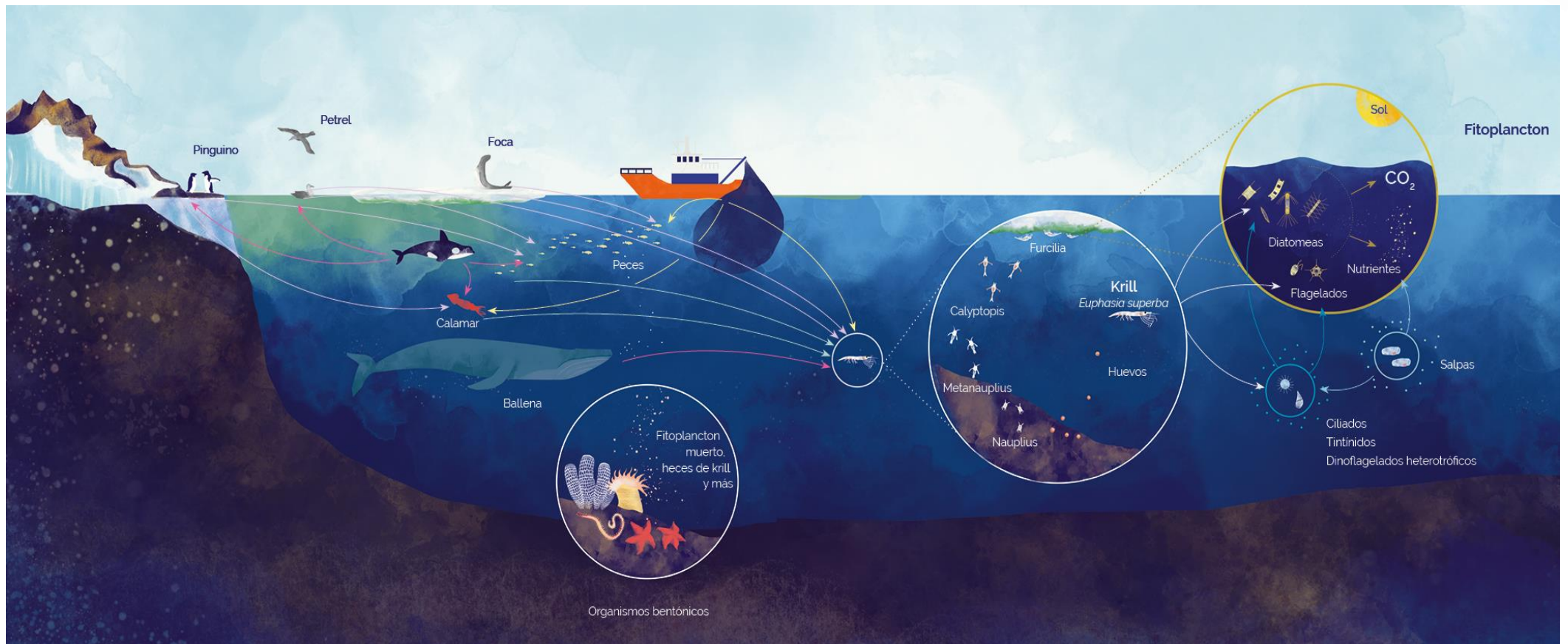
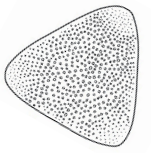


Fig. 1.2 Esquema de la cadena trófica en la Península Antártica. El krill antártico tiene un complejo ciclo de vida incluyendo varios estadios larvales. Su reproducción comienza durante el verano cuando las hembras liberan millones de huevos que se hunden hasta el lecho marino, estos eclosionan en profundidad y las larvas ascienden a superficie. Los dos primeros estadios larvales no se alimentan. Durante el verano e inicios de otoño los siguientes estadios de larvas encuentran alimento disponible en superficie. Al llegar el invierno, las larvas furcilia se alimentan de microalgas que viven debajo del hielo marino. Al llegar la primavera, las larvas crecen a juveniles. Los individuos juveniles y adultos se alimentan principalmente de diatomeas microplanctónicas moviéndose en profundidad a través la columna de agua durante el día (Kawaguchi 2016). Figura cortesía de Ingrid Céspedes y Celeste Kroeger-Campodónico.



1.3 Zonas costeras al oeste de la PA

Un estudio realizado en el año 2005 demuestra que el 87% de un total de 244 glaciares estudiados a lo largo de la PA han mostrado un retroceso global desde su primera posición conocida (aproximadamente en 1953; Cook et al. 2005). En las zonas costeras de la PA el intercambio con aguas abiertas es limitado y la influencia por procesos locales aumenta por lo cual el ingreso de agua dulce proveniente del deshielo glaciar puede generar un importante impacto (Ferreira et al. 2020). El estrecho de Gerlache separa las costas Danco/Graham al oeste de la PA del archipiélago Palmer, siendo dos de sus islas más grandes la isla Anvers ($64^{\circ}36' S - 63^{\circ}30' O$, donde se encuentra la base estadounidense Palmer, Fig. 1.1C) y la isla Brabante ($64^{\circ}15' S - 62^{\circ}20' O$). En las costas de Danco/Graham se encuentra el mayor sistema de fiordos glacio-marinos de la Antártida (Howe et al. 2010; Grange y Smith 2013; Bianchi et al. 2020). El término fiordo hace referencia a estuarios de alta latitud que han sido/están siendo excavados o modificados por hielo glaciar (Bianchi et al. 2020, Fig. 1.3). Los fiordos son uno de los canales principales de entrada de agua de deshielo al mar y, por lo tanto, se encuentran directamente afectados por el calentamiento global (Grange y Smith 2013; Meire et al. 2017; Halbach et al. 2019).

Si bien existe información sobre los fiordos ubicados entre los $64^{\circ} - 70^{\circ} S$ desde una perspectiva geológica por ej., Griffith y Anderson (1989); Domack y Ishman (1993); Boldt et al. (2013), el conocimiento sobre la estructura y funcionamiento de estos ecosistemas es aún escaso (Nowacek et al. 2011). En las islas Shetland del Sur (noroeste de la PA) y el Ártico, donde estos ambientes han sido más estudiados, se ha observado que el derretimiento glaciar genera plumas de turbidez que limitan la productividad primaria en zonas cercanas a la descarga glaciar (por ej., Schloss y Ferreyra 2002; Hop et al. 2002). Por el contrario, el clima frío y seco de las costas de Danco/Graham, resulta en un bajo derretimiento de los glaciares en comparación con la zona al norte de los $\sim 64^{\circ} S$ y las islas Shetland del Sur (Griffith y Anderson 1989; Domack y Ishman 1993), lo cual podría limitar el efecto negativo de los aportes de agua de deshielo sobre el desarrollo del fitoplancton. Por este motivo, los fiordos de la zona sur de la PA son considerados como potenciales *hotspots* de biodiversidad y productividad, por lo cual resulta clave entender los factores abióticos y bióticos que los caracterizan para poder predecir futuros cambios ecológicos en la PA (Grange y Smith 2013).

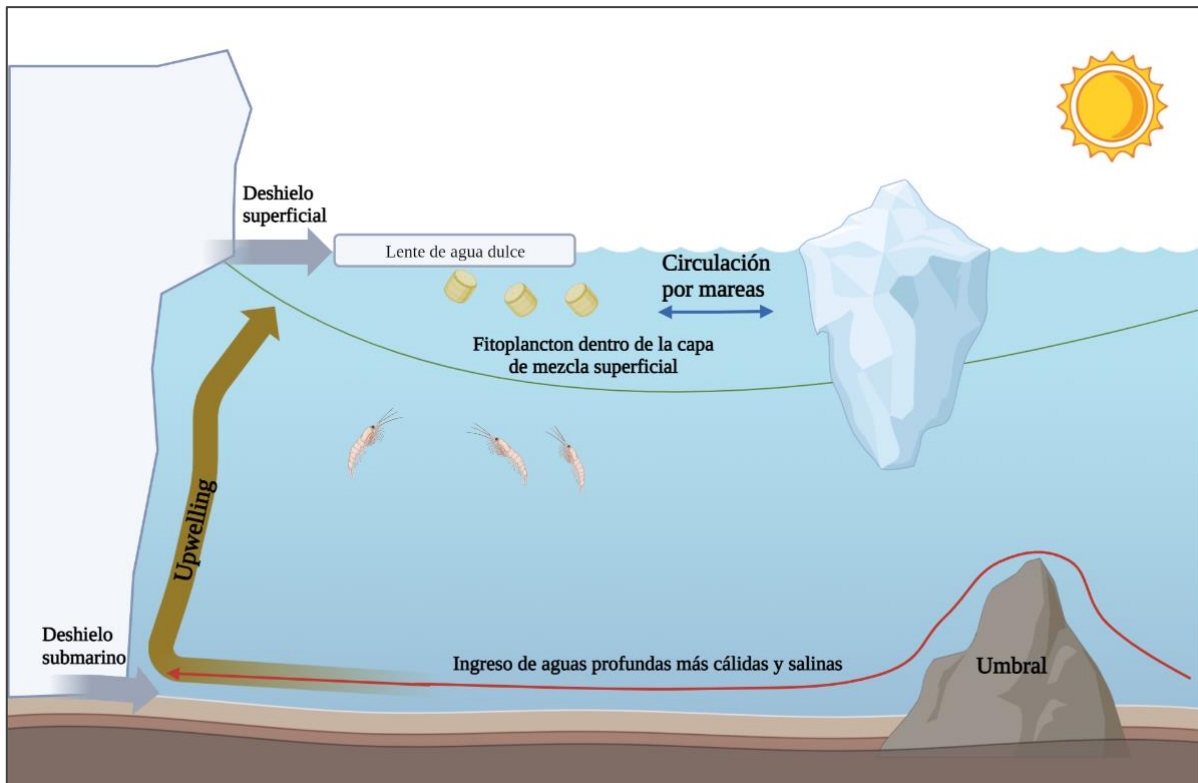
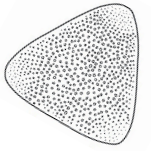
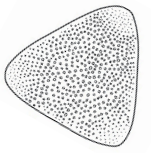


Fig. 1.3 Esquema de un fiordo Antártico basado en esquemas de Howe et al. (2010), Meire et al. (2017) y Bianchi et al. (2020). Esquema hecho con Bioreder.

La zona costera al oeste de la PA comprende una gran cantidad de fiordos, bahías, caletas, islas, pasajes y estrechos con numerosos glaciares en sus costas que descargan directamente en el mar. En esta área la concentración de macronutrientes suele ser alta como consecuencia de la mezcla de la columna de agua, la descarga de sedimentos y el deshielo glacial, por lo que se considera que la producción fitoplanctónica está controlada principalmente por la disponibilidad de luz (Mitchell et al. 1991; Carvalho et al. 2019). Asimismo, existen indicios que señalan a la descarga y fusión del hielo glaciar en el océano como posible fuente de micronutrientes tales como el hierro (Annett et al. 2017; Kim et al. 2018; Henley et al. 2019; Wang et al. 2020), reconocido como limitante en la proliferación fitoplanctónica antártica (Coale et al. 2003). Por lo tanto, el comienzo del retroceso del hielo marino en primavera (septiembre-noviembre), vinculado al aumento de la duración de la luz diurna marca el comienzo de la temporada de crecimiento del fitoplancton (Vernet et al. 2012). Asimismo, debido a la orientación noreste-sudoeste de la PA, se observan diferentes patrones de sucesión del fitoplancton según la latitud (Garibotti et al. 2005a; Montes-Hugo et al. 2009).

En la PA, los muestreos de fitoplancton comenzaron a mediados del siglo XX y se han centrado principalmente al oeste de la PA, como se revisa en Ferreira et al. (2020). La dureza de las condiciones ambientales y el aislamiento del entorno representan una gran limitante para los muestreos científicos que requieren un gran despliegue logístico, lo cual solo permite realizar muestreos durante cortos periodos de tiempo (Cusick et al. 2020). Estas zonas además resultan difíciles para la observación



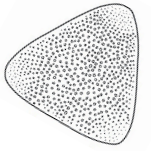
mediante imágenes satelitales, debido a la cercanía a la costa y a que la Antártida es una zona con alta cobertura de nubes (Pan et al. 2019). Durante los últimos cuarenta años, el esfuerzo de muestreo en la PA se limitó principalmente a cruceros oceanográficos estivales oportunistas. Como resultado, la mayoría de los estudios capturan una instantánea de las comunidades fitoplanctónicas locales (ej., Rodríguez et al. 2002; Mendes et al. 2013; Costa et al. 2020), y los muestreos a largo plazo o plurianuales solo ocurren en aguas abiertas o en zonas costeras donde se encuentran las estaciones científicas (ej., Garibotti et al. 2005; Kim et al. 2018). A partir de estos trabajos se sabe que el fitoplancton al oeste de la PA está dominado por nano (2 – 20 μm) y picoplancton (<2 μm) durante la mayor parte del año. Las floraciones de diatomeas, primnesiofitas (*Phaeocystis antarctica*), prasinofitas (*Pyramimonas* sp.) y criptofitas son un fenómeno recurrente durante la primavera y el verano (Vernet et al. 1991; Ferrario y Sar 1992; Rodríguez et al. 2002; Varela et al. 2002; Schofield et al. 2017; Mendes et al. 2018; entre otros). Existe a su vez una alta variabilidad estacional e interanual en la magnitud de las floraciones (Rodríguez et al. 2002; Garibotti et al. 2003a, 2005a; Mendes et al. 2013).

1.4 Justificación de la tesis y objetivos

Las comunidades fitoplanctónicas en las zonas costeras ubicadas en la costa oeste de la PA permanecen al momento escasamente estudiadas. Estas zonas no cuentan con muestreos plurianuales que permitan captar la estacionalidad, sobre todo durante el final de la primavera y el principio del verano. La evaluación de la estructura y función de los ecosistemas en las zonas costeras al oeste de la PA es esencial para dilucidar los patrones existentes de productividad y biodiversidad y para comprender la sensibilidad de dichos ecosistemas al cambio climático. Si bien los efectos del cambio climático en la PA son apremiantes, varias de las zonas costeras al oeste de la PA todavía se encuentran en una fase relativamente temprana de retroceso de sus glaciares (Seehaus et al. 2018). Es primordial el estudio de las comunidades fitoplanctónicas ya que los cambios que tengan estas comunidades pueden tener efecto en cadena en todo el ecosistema y los diferentes grupos fitoplanctónicos pueden verse afectados diferencialmente. En este contexto, el presente trabajo de tesis tiene como objetivo general caracterizar la composición, dinámica espacial y temporal y productividad de la comunidad fitoplanctónica de estas zonas costeras poco exploradas ubicadas en la costa oeste de la PA entre los 63° y 67° S, con el fin de proveer información de base sobre el estado actual que sirva para evaluar los posibles efectos del cambio climático sobre estas comunidades y los ecosistemas asociados.

Objetivos específicos:

- Describir la diversidad fitoplanctónica encontrada en las zonas costeras ubicadas al oeste de la PA entre 63° y 67° S integrando todo el período abarcado por esta tesis (2015-2019).



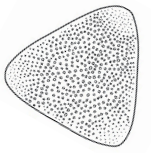
- Describir morfológicamente aquellos organismos formadores de floraciones durante los meses de primavera-verano.
- Describir la dinámica espacio-temporal de la comunidad fitoplanctónica de zonas costeras al oeste de la PA entre 63° y 67° S previamente inexploradas durante la temporada de primavera-verano (noviembre a marzo) y registrar las floraciones que ocurrieran durante esos meses.
- Relacionar la composición, la diversidad y la biomasa de la comunidad fitoplanctónica con la productividad primaria, las tasas de crecimiento y las condiciones ambientales en la bahía Andvord y aguas adyacentes del estrecho de Gerlache.
- Comprender la influencia del frente térmico superficial del estrecho de Gerlache en las comunidades fitoplanctónicas de las zonas costeras al oeste de la PA entre 64° y 65° S durante la temporada de primavera-verano.
- Identificar patrones espaciales y temporales en la composición fitoplanctónica y describir la variación interanual en las zonas costeras del oeste de la PA.

1.5 Esquema general de la tesis

Capítulo 2 En este capítulo se describen los muestreos de esta tesis que se enmarcan en dos proyectos colaborativos internacionales (FjordEco y FjordPhyto), junto a la metodología general de trabajo utilizada para el análisis microscópico del plancton, la creación de mapas y los análisis estadísticos. (Las metodologías específicas se mencionan en cada capítulo).

Capítulo 3 En este capítulo se introducen los cinco grupos fitoplanctónicos principales (criptofitas, diatomeas, dinoflagelados, pequeños flagelados y prasinofitas) que se van a trabajar a lo largo de toda la tesis, pertenecientes a la fracción nano (2-20 μm) y microplanctónica (>20 μm). Se menciona la diversidad encontrada en cada uno de estos grupos y los taxones más relevantes dentro de los mismos. Se describen además los principales organismos formadores de floraciones y se discute su identidad. Se contextualiza la diversidad encontrada y se discuten las dificultades al momento de identificar los organismos nanoplanctónicos.

Capítulo 4 En este capítulo se analiza la abundancia, biomasa y composición a nivel de grupos del fitoplancton en la primavera-verano 2016-2017 en los fiordos y bahías al oeste de la PA, hasta el momento prácticamente inexplorados, con el fin de comparar y contextualizar los resultados con investigaciones previas llevadas a cabo en aguas de la plataforma y otras zonas costeras de la PA más

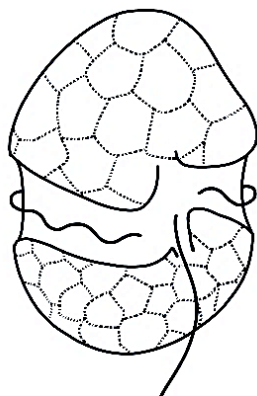


estudiadas (por ej., la isla Anvers, los estrechos de Bransfield y Gerlache, la bahía Margarita, las islas Shetland del Sur).

Capítulo 5 En este capítulo se relaciona la composición, la diversidad y la biomasa de la comunidad fitoplanctónica con la productividad primaria, las tasas de crecimiento y las condiciones ambientales en la bahía Andvord y aguas adyacentes del estrecho de Gerlache. Se describen los principales ensamblajes fitoplanctónicos de primavera (2015) y otoño (2016) en bahía Andvord y se relacionan con la productividad primaria y el crecimiento celular, además de ponerse en contexto con las forzantes ambientales.

Capítulo 6 En este capítulo se evalúan la biomasa de fitoplancton, la abundancia celular, la composición y la sucesión a lo largo de los meses de primavera-verano (de noviembre a marzo) durante tres veranos consecutivos (2016-2019) en seis zonas costeras conectadas al estrecho de Gerlache entre 64° y 65° S. Los resultados obtenidos se ponen en contexto con la presencia de un frente térmico superficial que se forma en el medio del estrecho de Gerlache (~64,5° S) con el fin de evaluar su potencial influencia en la comunidad fitoplanctónica de las zonas costeras.

Capítulo 7 En este capítulo se presentan las conclusiones finales y los principales aportes de esta tesis, junto a una breve mención sobre la necesidad de estudios a futuro.



Capítulo 2

Materiales y Métodos

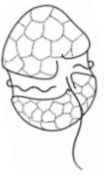
Las muestras utilizadas para el desarrollo de esta tesis se colectaron a lo largo de la costa oeste de la PA (63°- 67° S), en el marco de dos proyectos colaborativos internacionales, con muestreos llevados a cabo en distintas estaciones del año (primavera, verano y otoño) entre los años 2015 y 2019. A continuación, se detallan de manera cronológica los diferentes muestreos. También se incluye en este capítulo la metodología general de análisis de fitoplancton que se utilizó a lo largo de todos los capítulos, mientras que la metodología específica se detalla en cada uno de los capítulos posteriores.

2.1 Muestreo

2.1.1 Bahía Andvord

El muestreo en la bahía Andvord se enmarca en un proyecto interdisciplinario internacional, denominado FjordEco: Fjord Ecosystem Structure and Function on the West Antarctic Peninsula - Hotspots of Productivity and Biodiversity? (www.fjordeco.wordpress.com/author/fjordeco), financiado por la National Science Foundation (NSF, Estados Unidos). Dicho proyecto que abordó entre sus principales temáticas las áreas de oceanografía física, glaciología, ecología del bentos y del fitoplancton, aportó la información de base necesaria (muestras y datos ambientales) para el desarrollo del capítulo 5 de esta tesis.

En el marco del proyecto FjordEco, se desarrollaron dos campañas oceanográficas en el oeste de la PA a bordo de los buques Laurence M. Gould y Nathaniel B. Palmer. La primera se llevó a cabo entre el 27 de noviembre y el 20 de diciembre de 2015, con un total de 34 estaciones de muestreo de las cuales solo se tomaron muestras para fitoplancton en 20 (Fig. 2.1, ver detalle en capítulo 5 y anexo 2). La segunda campaña, de características similares a la primera, se desarrolló del 4 al 21 de abril de 2016, con un total de 30 estaciones de muestreo de las cuales se tomaron muestras de fitoplancton en 15



(Fig. 2.1, ver detalle en capítulo 5 y anexo 2). En cada estación de muestreo se colectaron muestras cuantitativas de fitoplancton a tres profundidades de la columna de agua correspondientes al 50%, 12% y 1% de penetración de la luz empleando una roseta equipada con 24 botellas Niskin de 8,5 L cada una ($n = 56$ y 45 , primavera y otoño respectivamente). Asimismo, en cada estación se colectaron muestras cualitativas de fitoplancton mediante el bombeo de agua a 6 m de profundidad a través de redes de 5 y 20 μm de poro. Las muestras cuantitativas se fijaron con Lugol al 4% y las cualitativas con formalina 2%. Asimismo, se tomaron muestras para la estimación de la productividad primaria (incubaciones de ^{14}C), clorofila a (Cl- a) total y fraccionada (0.2, 1, 3, 5, 10 y 20 μm), pigmentos, macronutrientes (nitrato, nitrito, amonio, fosfato y silicato) y hierro. Estas últimas muestras fueron analizadas por diversos investigadores y estudiantes de máster y posgrado involucrados en el proyecto y los datos resultantes se utilizaron en el capítulo 5 de esta tesis.

Adicionalmente, se realizaron perfiles verticales de temperatura, salinidad, fluorescencia y turbidez (con un CTD equipado con fluorómetro, transmisómetro y radiómetro), así como otra serie de mediciones por parte del grupo de oceanografía física para determinar la circulación y la estratificación de la columna de agua. También se recolectaron muestras de proporción isotópica de oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) de profundidades discretas y se utilizaron para estimar la fracción de agua de deshielo en la bahía de Andvord. El desarrollo de dicho cálculo fue llevado a cabo por otro estudiante de posgrado involucrado en el proyecto y se puede encontrar en Pan et al. (2019).

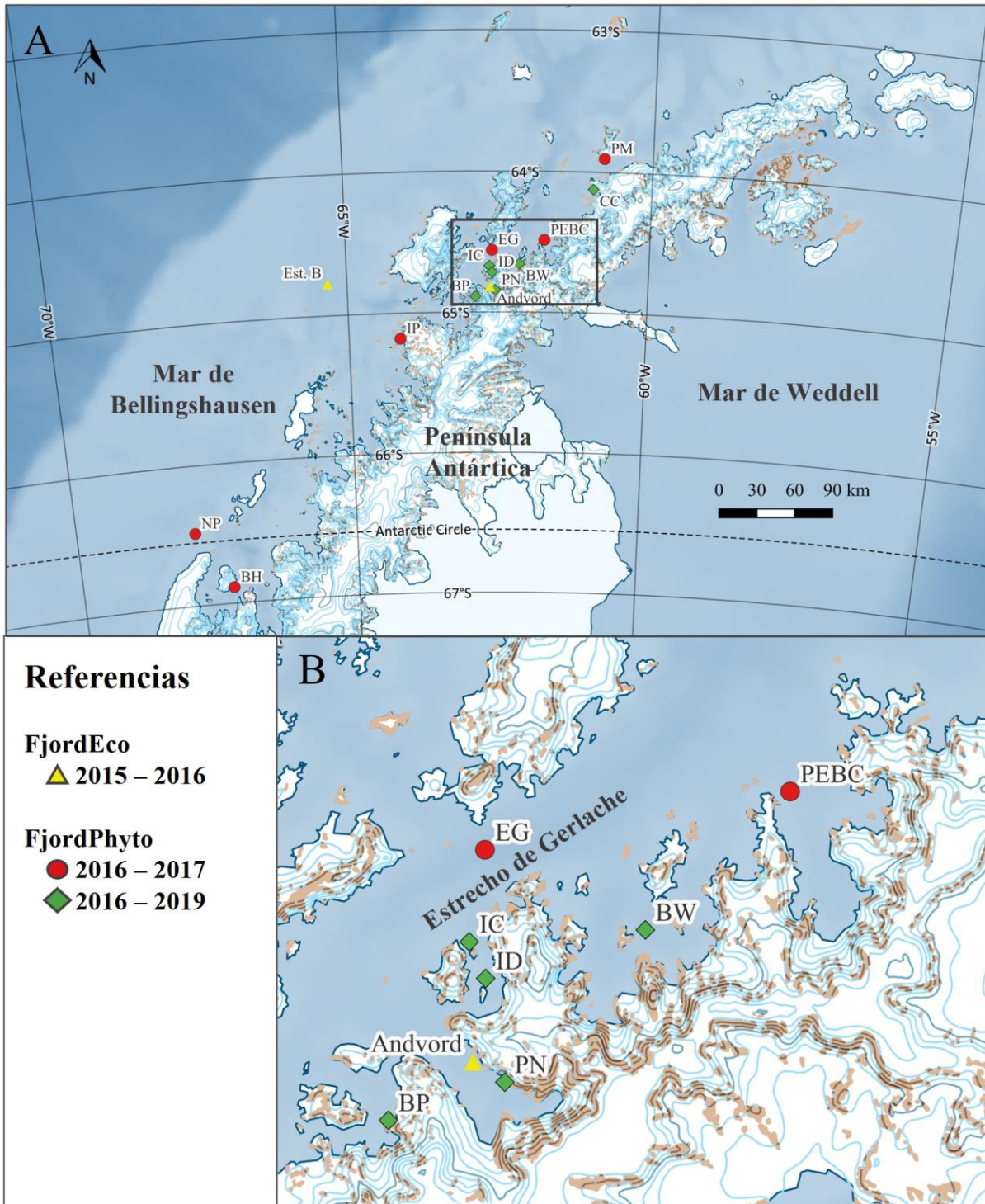
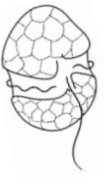


Fig. 2.1 Mapa de la PA (A) y detalle (B) mostrando los diferentes sitios de muestreo entre 63° y 67° S que se incluyen en esta tesis. FjordEco incluye el muestreo de primavera 2015 y otoño 2016 en bahía Andvord, el estrecho de Gerlache y la estación B (ver detalle en capítulo 5). FjordPhyto incluye 12 sitios en una primera temporada durante el verano 2016 – 2017 (ver detalle en capítulo 4) y 6 sitios muestreados durante tres veranos consecutivos 2016 – 2019 (ver detalle en capítulo 6). Los nombres de los sitios se abreviaron de la siguiente manera, ordenados de norte a sur: puerto Mikkelsen (PM), caleta Cierva (CC), punto de entrada de la bahía Charlotte (PEBC), estrecho de Gerlache (EG), bahía Wilhelmina (BW), isla Cuverville (IC), isla Danco (ID), puerto Neko (PN) ubicado en la costa de la bahía Andvord (Andvord), bahía Paraíso (BP), estación B (Est. B), isla Peterman (IP), nueva posición (NP) y bahía Hanusse (BH).



2.1.2 Zonas costeras de la PA entre 63° y 67° S

Los muestreos en las zonas costeras del oeste de la PA se realizaron en el marco del proyecto de ciencia ciudadana FjordPhyto (www.fjordphyto.org), llevado a cabo con la colaboración de la Asociación Internacional de Operadores de Tours Antárticos (IAATO por sus siglas en inglés), bajo la coordinación de la Dra. María Vernet (Instituto de Oceanografía Scripps, EE. UU.) y Allison Cusick (estudiante doctoral en Scripps, EE. UU.). Los barcos turísticos visitan las zonas costeras regularmente de noviembre a marzo y proporcionan muestras provenientes de diferentes bahías, islas y canales a lo largo de la costa oeste de la PA (Fig. 2.1, descripción detallada en los capítulos 4 y 6). Las zonas costeras muestreadas en el marco del proyecto FjordPhyto se encuentran a menos de 40 km de distancia de la línea de costa, zona usualmente definida como *nearshore* (Dierssen et al. 2002; Martinson et al. 2008).

Durante estos muestreos se colectaron muestras cuantitativas superficiales sumergiendo a mano botellas de 120 mL en el agua hasta una profundidad aproximada de 25 cm a bordo de un bote inflable, para el posterior análisis del fitoplancton. Cada una de las muestras se fijó con solución de Lugol al 4%, se registró la fecha y hora de muestreo junto con su ubicación geográfica (obtenida con GPS) y se conservó en lugar fresco y oscuro hasta el fin de la temporada. Juntamente con este muestreo, se colectaron muestras de red para analizar en detalle la comunidad microplanctónica. Para ello se arrastró una red de plancton de 20 μm durante 10 minutos para concentrar el fitoplancton.

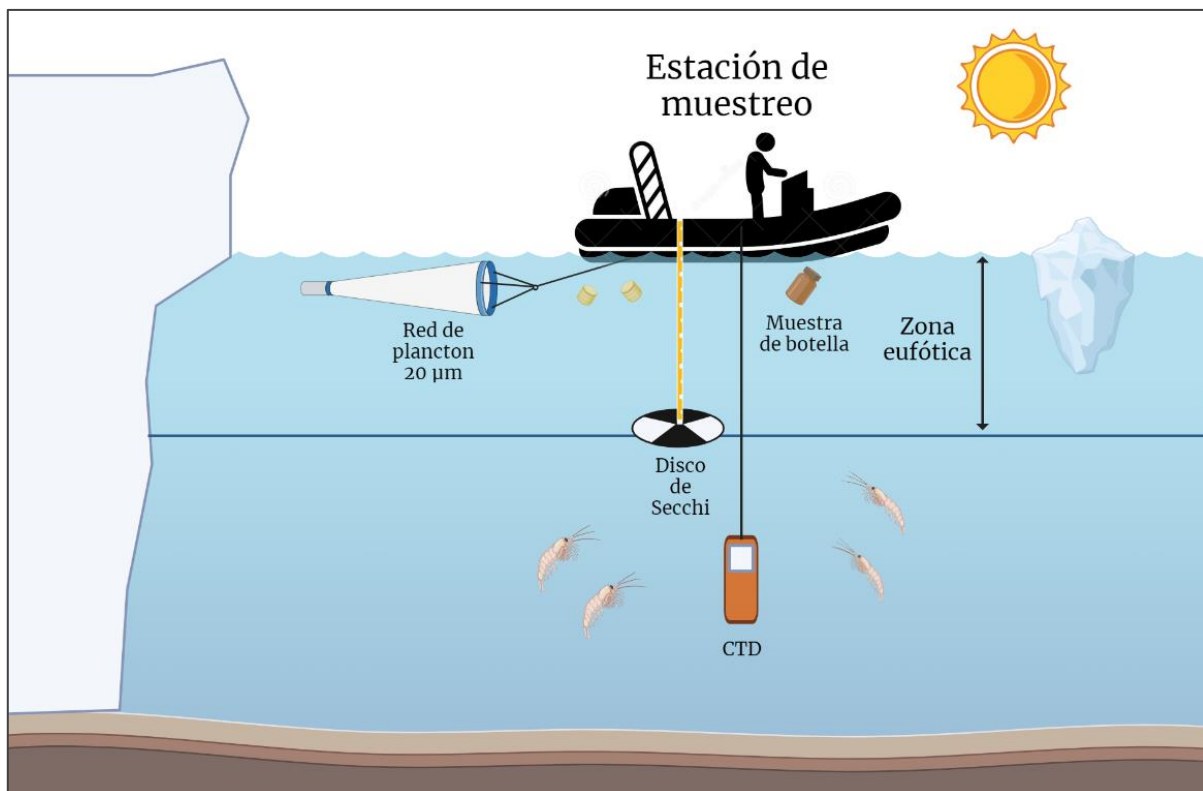


Fig. 2.2 Esquema de los métodos de muestreo de FjordPhyto, modificado de Cusick et al. (2020). En cada estación se recogen dos mediciones (CTD y profundidad Secchi) y dos muestras (red y botella). El agua de mar superficial

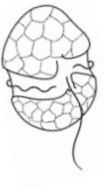


se recoge en botellas para su examen mediante microscopía con el fin de determinar la abundancia celular y la biomasa fitoplanctónica, y las muestras de red posteriormente se filtran para análisis de metagenómica que proporciona información sobre la diversidad de especies, ocasionalmente también la muestra de red es analizada mediante microscopía. Esquema hecho con Bioreder.

Para el propósito de esta tesis, se analizaron muestras cuantitativas de agua provenientes de tres temporadas consecutivas, 2016-2017 (38 muestras), 2017-2018 (51 muestras) y 2018-2019 (61 muestras), además de 3 muestras tomadas durante un muestreo piloto del proyecto en febrero y marzo 2016. Adicionalmente, durante las temporadas 2017-2018 y 2018-2019 ocasionalmente se guardó una alícuota (120 mL) de la muestra de red para análisis de microscopía y se fijó con solución de Lugol al 4%. Cabe mencionar que los datos de CTD, turbidez (profundidad de disco de Secchi), y de metagenómica colectados en el marco del proyecto FjordPhyto (Fig. 2.2., Cusick et al. 2020), no fueron considerados para el desarrollo de esta tesis. Asimismo, debido a la complicada logística del proyecto no es posible coleccionar mayores volúmenes de muestra de agua (120mL) ni réplicas.



Fig. 2.3 Fotos ilustrativas mostrando distintas partes del muestreo de FjordPhyto en zonas costeras de la PA.



2.2 Análisis microscópico del plancton

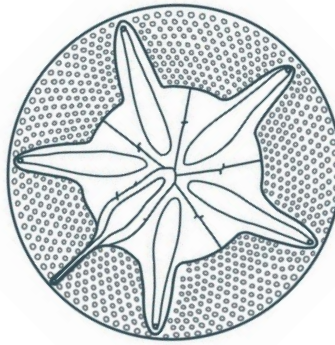
Los recuentos celulares se realizaron según (Utermöhl 1958). Se dejaron reposar submuestras de 50 mL durante 24 hs en una cámara de sedimentación (no se contaron réplicas, ni pseudo-réplicas). Se contaron al menos 100 células de los taxones dominantes con campos al azar/transectas en la amplificación máxima (400X) (Lund et al. 1958; Edler y Elbrächter 2010). También se examinó la cubeta completa a 200X/100X para contar taxones raros y de mayor tamaño. Los conteos se llevaron a cabo utilizando dos microscopios ópticos invertidos (Iroscope SI-PH y Leica DMIL LED) en la División Ficología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP). Para los recuentos de fitoplancton se tuvieron en cuenta cinco grupos principales: criptofitas (Cryptophyceae), diatomeas (Bacillariophyta), dinoflagelados autótrofos (en adelante dinoflagelados, Dinophyceae), pequeños flagelados no identificados <math>< 5 \mu\text{m}</math> (en adelante pequeños flagelados) y prasinofitas (Pyramimonadophyceae). Para el recuento de microzooplancton se consideraron tres grupos principales: ciliados alorizados, tintínidos y dinoflagelados heterótrofos. La diferenciación entre dinoflagelados autótrofos y heterótrofos se hizo revisando el tipo de alimentación de cada grupo descrito en la bibliografía.

Las dimensiones de las células se midieron utilizando un micrómetro ocular. Se midieron al menos 20 células seleccionadas al azar para cada una de las especies más abundantes, mientras que en general se consideraron entre 10 y 15 especímenes para el resto. Los biovolúmenes celulares se calcularon por aproximación a las formas geométricas más cercanas según lo propuesto por Hillebrand et al. (1999) y Sun y Liu (2003). El contenido de carbono celular (C) se estimó con dos proporciones diferentes de carbono a volumen, una para las diatomeas y otra para todos los demás grupos de fito y microzooplancton (Menden-Deuer y Lessard 2000).

A lo largo de esta tesis la abundancia celular se encuentra expresada en células L^{-1} (células por litro) y la biomasa en $\mu\text{gC L}^{-1}$ (microgramos de carbono por litro).

2.3 Análisis estadísticos y mapas

Todos los análisis estadísticos de esta tesis se realizaron usando el programa R con el interfaz Rstudio (R Core Team 2021). Los paquetes estadísticos utilizados en cada caso se describen en detalle en la metodología específica de cada capítulo. Los mapas se realizaron usando el programa QGIS (www.qgis.org) usando como mapa base distintas capas del paquete Quantarctica (Matsuoka et al. 2018). Los perfiles de la columna de agua y los mapas de distribución superficial se realizaron usando el programa Ocean Data View seleccionando la opción *DIVA gridding* (ODV, odv.awi.de).



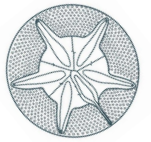
Capítulo 3

Diversidad de los principales grupos fitoplanctónicos encontrados en las zonas costeras al oeste de la PA

3.1 Introducción

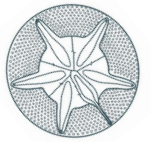
Los estudios microscópicos del fitoplancton en la costa oeste de la PA entre los 63° y 67° S han sido escasos y el conocimiento que se tiene sobre la composición del fitoplancton en estas áreas se relaciona principalmente al análisis de pigmentos (Rodríguez et al. 2002; Mendes et al. 2013, 2018; Costa et al. 2020, entre otros). En base a este tipo de estudios, se sabe que dentro de la fracción micro y nanoplanctónica los principales grupos que componen el fitoplancton en la PA son típicamente cinco: diatomeas, dinoflagelados, criptofitas, prasinofitas/clorofitas y pequeños fitoflagelados (estos últimos suelen incluir a las primnesiofitas). A diferencia de otras zonas localizadas a menores latitudes, donde las cianobacterias hacen importantes contribuciones a la productividad primaria, en la PA los protistas fotosintéticos dominan en las zonas costeras (Wright et al. 2009; Koh et al. 2012).

Las diatomeas representan uno de los grupos más abundantes, diversos, y mejor conocidos del fitoplancton marino, están presentes en todos los océanos, con mayor abundancia en las regiones templadas y polares (Scott y Thomas 2005). Las primeras investigaciones sobre diatomeas en Antártida comenzaron hace más de 180 años con las expediciones Erebus y Terror 1839-43 (El-Sayed y Fryxell 1993). Al norte de la PA, en la isla 25 de Mayo/King George existen numerosos estudios que recopilan la diversidad de los taxones fitoplanctónicos y bentónicos (que pueden encontrarse en las muestras de plancton), con énfasis en el grupo de las diatomeas (Al-Handal y Wulff 2008a, b; Fernandes et al. 2014; Lange et al. 2018; entre otros), incluyendo la descripción de nuevas especies (Fernandes et al. 2007; Al-Handal et al. 2008, 2010, 2018; Fernandes y Souza-Mosimann 2013; Almandoz et al. 2014; Ryszard et al. 2014). Por el contrario, la diversidad específica del resto de los grupos fitoplanctónicos al oeste de la PA ha sido menos estudiada, probablemente debido a su menor tamaño y mayor fragilidad (Scott y Marchant 2005).



Exceptuando los trabajos pioneros de Balech y Hada (Balech 1958, 1976; Hada 1970), hay una marcada escasez de estudios microscópicos de dinoflagelados en la PA. Los dinoflagelados son un grupo mucho menos diverso que las diatomeas en el océano Austral, a la inversa de estas su mayor diversidad se encuentra en aguas cálidas (McMinn y Scott 2005). Los dinoflagelados tecados fueron originalmente más estudiados debido a su gran tamaño y a la posibilidad de observar sus placas al microscopio óptico, mientras que los dinoflagelados atecados o desnudos son más difíciles de estudiar debido a su menor tamaño y la imposibilidad de observar detalles diagnósticos al microscopio óptico (Gómez et al. 2011). Al este de Antártida los dinoflagelados cumplen un rol ecológico importante, alternando con las diatomeas en una etapa post-floración e incluso formando floraciones luego del derretimiento del hielo marino. Por ej. se han registrado hasta 4×10^6 células L^{-1} del pequeño dinoflagelado *Polarella glacialis* durante noviembre y diciembre en la ensenada McMurdo (Stoecker et al. 1992; Montresor et al. 1999) y la estación Davis (Thomson et al. 2006). Por otro lado, en el oeste de la PA, los dinoflagelados no se han detectado en forma masiva, aunque Lange et al. (2018), quienes hicieron una revisión de los trabajos de fitoplancton de la isla 25 de Mayo/King George desde 1980-2013, encontraron que a partir de 2010 se registra un aumento de dinoflagelados a fines del verano. Asimismo, varios estudios moleculares en la zona muestran una gran diversidad de secuencias de dinoflagelados que no pueden ser asignadas a taxones conocidos (López-García et al. 2001; Luo et al. 2016; Abele et al. 2017; Trefault et al. 2021).

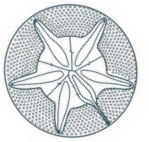
En la misma línea, los grupos de flagelados más pequeños tampoco han recibido demasiada atención. Criptofitas, prasinofitas y primnesiofitas son difíciles de observar e identificar con el microscopio óptico, además de su fragilidad a la hora de ser conservadas (Alonso-González et al. 2014; Selz et al. 2018). A pesar de que estos grupos son un componente importante del fitoplancton al oeste de la PA, estando presentes durante la mayor parte del año y formando importantes floraciones en la PA y alrededores durante primavera y verano (Rodríguez et al. 2002; Garibotti et al. 2003; Mendes et al. 2013; Arrigo et al. 2017; entre otros), estos grupos no han sido estudiados desde la perspectiva microscópica en la PA. El reciente advenimiento de estudios moleculares en la PA pone en evidencia la gran diversidad de organismos fitoplanctónicos presente en estas aguas (Rozema et al. 2017; Trefault et al. 2021; Hamilton et al. 2021; entre otros). Varios de estos estudios muestran un predominio de criptofitas de la especie *Geminigera cryophila* - única especie de criptofita descrita para Antártida – (Brown et al. 2021; Hamilton et al. 2021) así como de la primnesiofita *Phaeocystis antarctica* (Rozema et al. 2017b; Trefault et al. 2021). Si bien estos estudios dejan en evidencia una inmensa diversidad de taxones al oeste de la PA, el porcentaje de secuencias que no corresponden a ningún taxón conocido es muy elevado, por lo cual resulta imprescindible realizar estudios complementarios que incluyan observaciones microscópicas (Trefault et al. 2021; Hamilton et al.



2021). A nivel global, un estudio reciente (*Tara Oceans*), destaca la falta de secuencias de organismos fitoplanctónicos en las bibliotecas, así como también la importancia de los estudios combinados de microscopía y genética para poder disminuir las discrepancias que existen cuando se aplican ambos métodos (Pierella Karlusich et al. 2020).

De igual manera que los estudios moleculares necesitan asesorarse de la microscopía para poder identificar los organismos y completar las bibliotecas de secuencias, los análisis basados en pigmentos también se respaldan en análisis microscópicos. El enfoque quimiotaxonómico basado en la Cromatografía Líquida de Alta Eficiencia, también conocido como HPLC por sus siglas en inglés, y el software CHEMTAX se ha utilizado ampliamente en los estudios del fitoplancton a lo largo de la PA (Rodríguez et al. 2002; Kozłowski et al. 2011; Mendes et al. 2012, 2013, 2018a, b; Pan et al. 2020). El software utilizado se ha ido actualizando con el correr de los años y ajustando para los diversos grupos taxonómicos con nuevas relaciones entre pigmentos accesorios específicos de cada clase y la Clorofila *a*. Para hacer estos ajustes y obtener nuevas relaciones son imprescindibles los conteos e identificaciones al microscopio óptico (Kozłowski et al. 2011; Pan et al. 2020; Costa et al. 2022). Asimismo, el método HPLC-CHEMTAX brinda escasa información sobre la composición específica de los distintos grupos, por lo cual análisis recientes han intentado sumar pigmentos accesorios para poder aumentar su resolución (Costa et al. 2022). En la PA, también ha habido algunos intentos de usar metodologías automatizadas (FlowCAM) pero estos trabajos tampoco han podido informar sobre la composición específica de la comunidad fitoplanctónica (García-Muñoz et al. 2013; Morison y Menden-Deuer 2018; Selz et al. 2018). De esta manera, los análisis microscópicos del fitoplancton siguen siendo imprescindibles al momento de evaluar la composición taxonómica y complementar con otras técnicas en estas regiones.

En estas zonas altamente impactadas por el cambio climático que atravesarán cambios inminentes en sus ecosistemas es imprescindible relevar la biodiversidad (Verde et al. 2016; Gutt et al. 2018; Henley et al. 2019). La composición de estas áreas podría verse altamente modificada; especies cosmopolitas de zonas cálido-templadas podrían reemplazar a especies criofílicas (Liu et al. 2022). De este modo, los estudios que permiten conocer la identidad taxonómica de los principales organismos que conforman el fitoplancton son importantes para evaluar cambios a largo plazo en los ecosistemas. Uno de los principales puntos a la hora de hacer proyecciones sobre los efectos del cambio climático en estos ecosistemas es la comprensión de los efectos de los múltiples factores ambientales sobre los diferentes taxones de fitoplancton antártico, sobre todo en grupos tan diversos e importantes en la cadena trófica Antártica como son las diatomeas (Pinkerton et al. 2021). Los análisis microscópicos del plancton, además, brindan información sobre el carbono orgánico disponible para el resto de la red trófica (Marina et al. 2018).



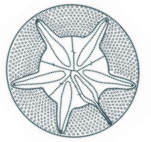
En este capítulo, el objetivo fue describir la diversidad fitoplanctónica encontrada en las zonas costeras ubicadas al oeste de la PA entre 63° y 67° S a lo largo de todo el período muestreado (2015-2019). Se caracterizan los cinco grupos fitoplanctónicos principales (diatomeas, dinoflagelados, prasinofitas, criptofitas y pequeños flagelados) que se van a trabajar a lo largo de la tesis, pertenecientes a la fracción nano (2-20 μm) y microplanctónica (>20 μm). Conjuntamente, otro objetivo de este capítulo fue describir morfológicamente aquellos organismos formadores de floraciones durante los meses de primavera-verano. La principal hipótesis es que las zonas costeras al oeste de la PA entre 63° y 67° S albergan organismos fitoplanctónicos que aún no se han descrito.

3.2 Metodología

A lo largo de toda la tesis, tanto en muestras de botella o de red, los organismos habitualmente encontrados se organizaron dentro de cinco grupos principales: criptofitas (Cryptophyceae), diatomeas (Bacillariophyta), dinoflagelados (Dinophyceae), prasinofitas (Pyramimonadophyceae) y pequeños flagelados no identificados <5 μm (denominados también como pequeños flagelados). Además, se detectaron raramente cianofitas (Cyanobacteria) y silicoflagelados (Dictyochophyceae). Durante los conteos celulares los taxones se identificaron mayormente hasta el nivel de género y en algunos casos a nivel de grandes grupos (por ej., familia, orden), dentro de los cuales los organismos se clasificaron por su tamaño. En dichos casos, una observación más detallada de las muestras con técnicas específicas o microscopía electrónica permitió identificar los taxones al nivel de género y en algunos casos al nivel de especie.

Para la identificación de diatomeas, se trató una alícuota de cada muestra de red para eliminar la materia orgánica (Hasle y Fryxell 1970; Prygiel y Coste 2000), y luego se montó en portaobjetos permanentes con Naphrax® (Ferrario et al. 1995). Para la identificación de dinoflagelados teñidos se observaron alícuotas teñidas con CalcoFluor-white utilizando microscopía de epifluorescencia UV (Fritz y Triemer 1985). Tanto los preparados fijos como las alícuotas para la identificación de los distintos grupos de fitoplancton se examinaron con contraste de fase y contraste de interferencia diferencial (DIC) con dos microscopios ópticos (MO) Leica DM 2500 equipados con una cámara digital Leica DFC420.

Para las observaciones con Microscopio Electrónico de Barrido (MEB), se observaron alícuotas de las muestras cualitativas tratadas o se filtraron alícuotas de muestra en filtros de poliamida de 0,2 μm y se deshidrataron a través de una serie de diluciones de etanol (25%, 50%, 75%, 100%) con deshidratación final de punto crítico. En ambos casos, las muestras se recubrieron con oro y luego se examinaron con dos microscopios electrónicos, un Jeol JSM-6360 LV (Facultad de Ciencias Naturales y



Museo, Universidad Nacional de La Plata) y un Carl Zeiss NTS SUPRA 40 (Centro de Microscopía Avanzada, Universidad de Buenos Aires).

La identificación de los organismos se llevó a cabo consultando bibliografía general pertinente al plancton marino y en particular de Antártida (por ej., Tomas 1997; Scott and Marchant 2005) o bibliografía específica donde se describen taxones particulares (por ej., Hasle et al. 1994; Al-Handal et al. 2008, 2010, 2018; entre otros). La distribución de los organismos se definió usando bibliografía general de Antártida (Scott y Marchant 2005), bases de datos mundiales (Ocean Biodiversity Information System, www.obis.org; Global Biodiversity Information Facility, www.gbif.org), o bibliografía específica.

3.3 Resultados

3.3.1 Diatomeas

Las diatomeas fueron el grupo más común y diverso, se encontraron en el 96,5% de las muestras de botella, formando parte tanto de la fracción micro como nanoplanctónica. Dentro de las diatomeas se detectaron 50 géneros diferentes, los más comúnmente encontrados en las muestras fueron *Chaetoceros* (Fig. 3.1a-c), *Corethron* (Fig. 3.1f) y *Fragilariopsis* (Fig. 3.1g y Fig. 3.3a-f). Las diatomeas centrales de tamaño mediano (entre 20 – 60 μm) fueron también frecuentes, entre ellas se incluyen los géneros *Actinocyclus* (Fig. 3.2h), *Asteromphalus* (Fig. 3.2e-f), *Paralia* (Fig. 3.2b-c), *Porosira* (Fig. 3.2i), *Stellarima* (Fig. 3.2a), *Shionodiscus* (Fig. 3.2g) y *Thalassiosira* (Fig. 3.2d), entre otros. Durante los meses de verano, fueron también comunes las diatomeas microplanctónicas de los géneros *Neomoelleria* (ex. *Eucampia antarctica*), *Odontella* (Fig. 3.1d-e), *Proboscia* (Fig. 3.1i) y *Rhizosolenia* (Fig. 3.1h). Los quistes/formas de invierno, estuvieron presentes en las muestras de otoño, pero también fueron frecuentemente encontrados en las muestras de verano, pertenecientes a los géneros *Chaetoceros* (Fig. 3.1.b-c), *Odontella* (Fig. 3.1e) y *Neomoelleria*.

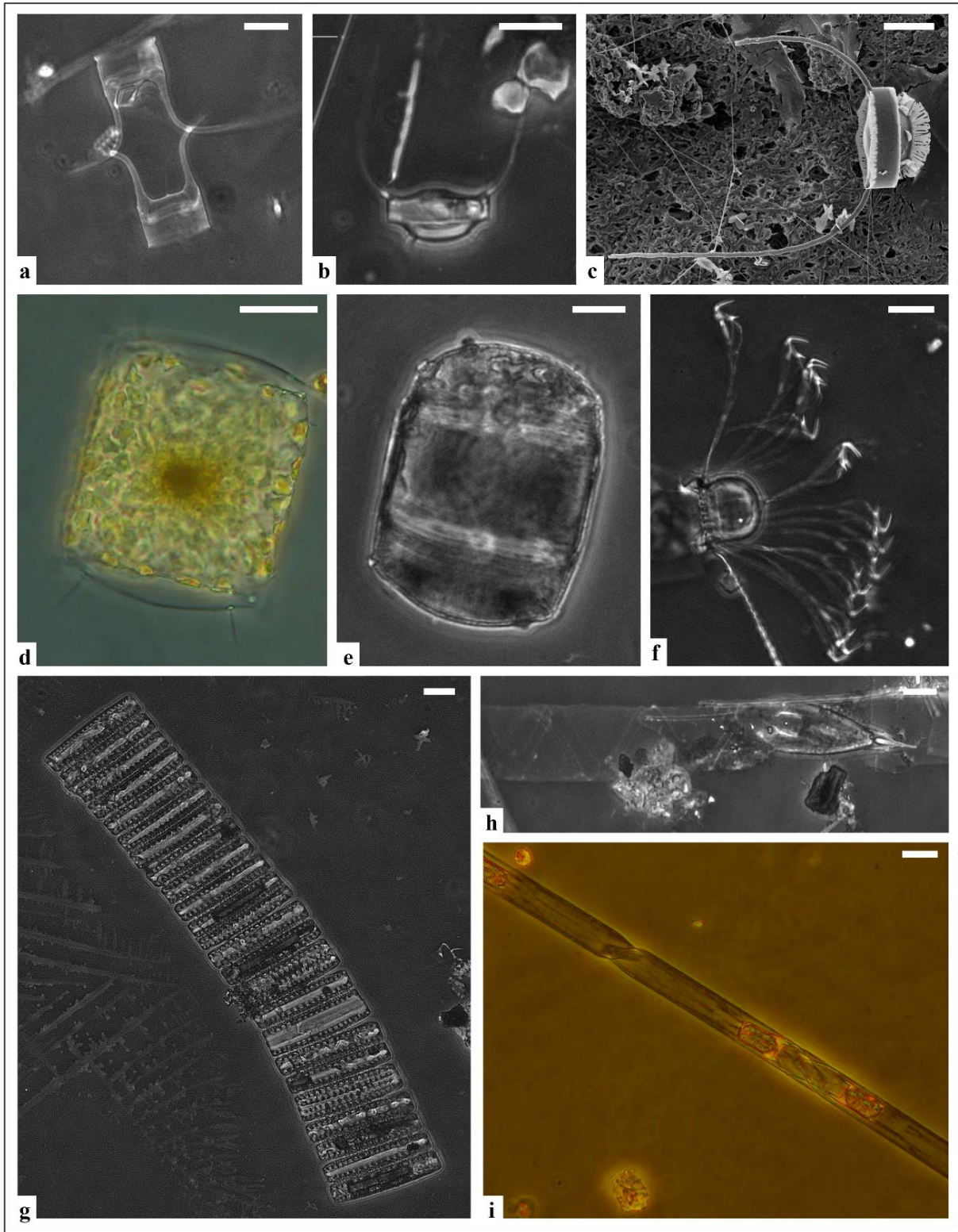
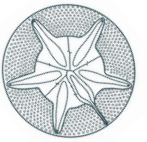


Fig. 3.1. Diatomeas encontradas en la tesis, observadas al MO y MEB. **a-c** *Chaetoceros* spp. **a** *Chaetoceros dictaeta* (MO). **b-c** Esporas de resistencia (MO y MEB respectivamente). **d-e** *Odontella weissflogii*. **d** Célula vegetativa (MO). **e** Forma de invierno (MO). **f** *Corethron pennatum* (MO). **g** Cadena de *Fragilariopsis kerguelensis* (MO). **h** *Rhizosolenia polydactyla* (MO). **i** *Proboscia inermis* (MO). Barras de escala 10 μ m.

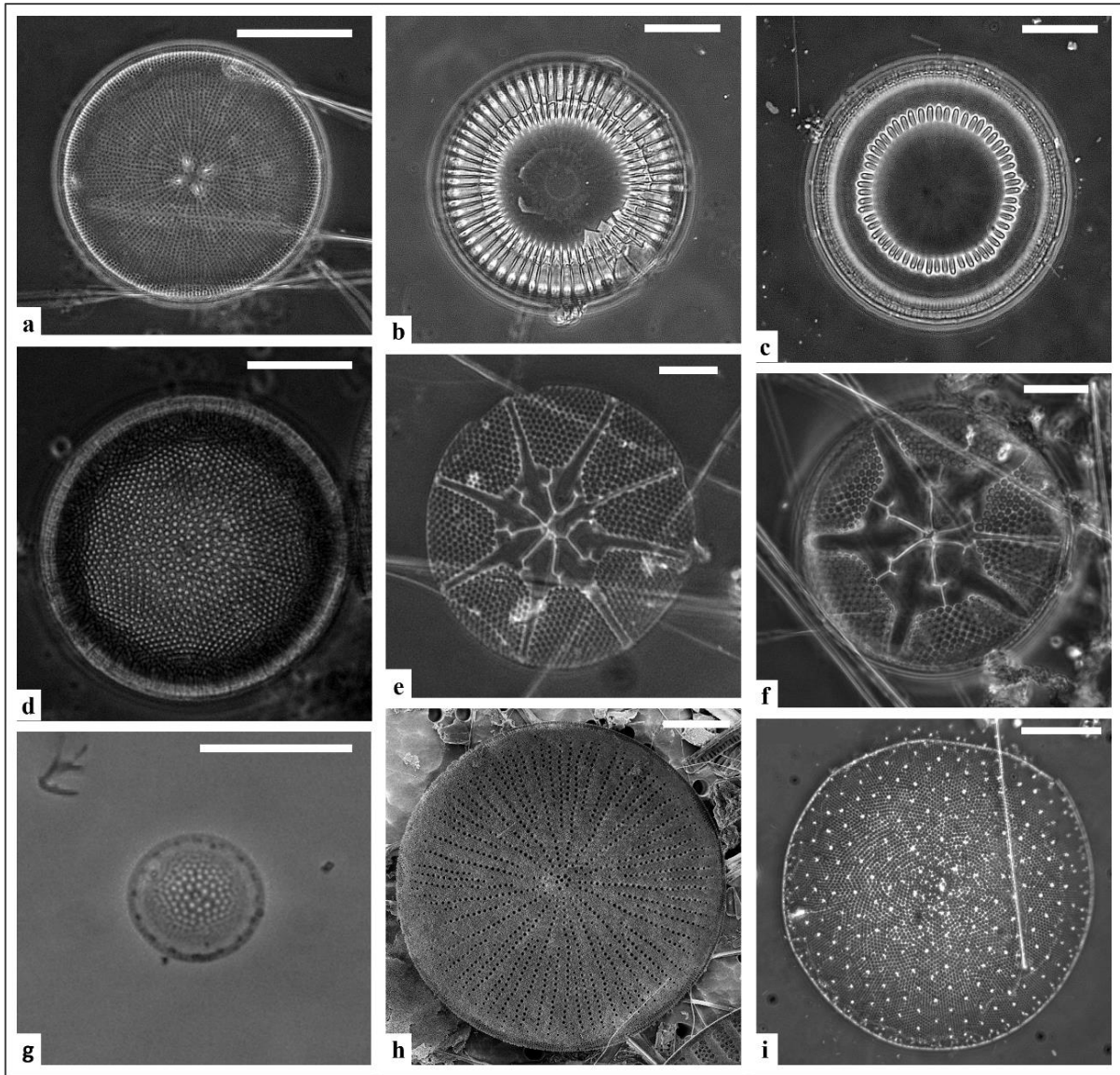
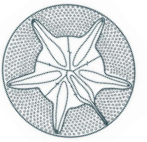


Fig. 3.2 Diversidad de diatomeas centrales encontradas en la tesis, observadas al MO y MEB. **a** *Stellarima microtrias* (MO). **b-c** *Paralia sulcata*, dos tipos de valvas intercalares diferentes (MO). **d** *Thalassiosira oliveriana* (MO). **e-f** *Asteromphalus* spp. **e** *Asteromphalus hookeri* (MO). **f** *Asteromphalus parvulus*. **g** *Shionodiscus gracilis* var. *gracilis* (MO). **h** *Actinocyclus actinochilus* (MEB). **i** *Porosira pseudodenticulata* (MO). Barras de escala 20µm.

Se destacaron por su diversidad los géneros *Chaetoceros* (Fig. 3.1a-c), *Cocconeis* (Fig. 3.3g-j), *Fragilariopsis* (Fig. 3.1g y Fig. 3.3a-f), *Shionodiscus* y *Thalassiosira*.

Entre las especies identificadas, se incluye la presencia de numerosas especies endémicas de Antártida (34 en total, ver Anexo 1), por ej., *Banquisia belgicae* (Fig. 3.4e), *Coscinodiscus bouvet* (Fig. 3.4a), *Cocconeis pottercovei* (Fig. 3.3h), *Craspedostauros laevisimus*, *Gomphonemopsis ligowskii* (Fig. 3.4c), *Licmophora antarctica*, *Porosira pseudodenticulata* (Fig. 3.2i), *Thalassiothrix antarctica*. Asimismo, se registraron una gran cantidad de taxones típicamente bentónicos como por ej. los géneros *Achnanthes*, *Amphora*, *Cocconeis*, *Gomphonemopsis*, *Licmophora*, *Planothidium* (Fig. 3.5).

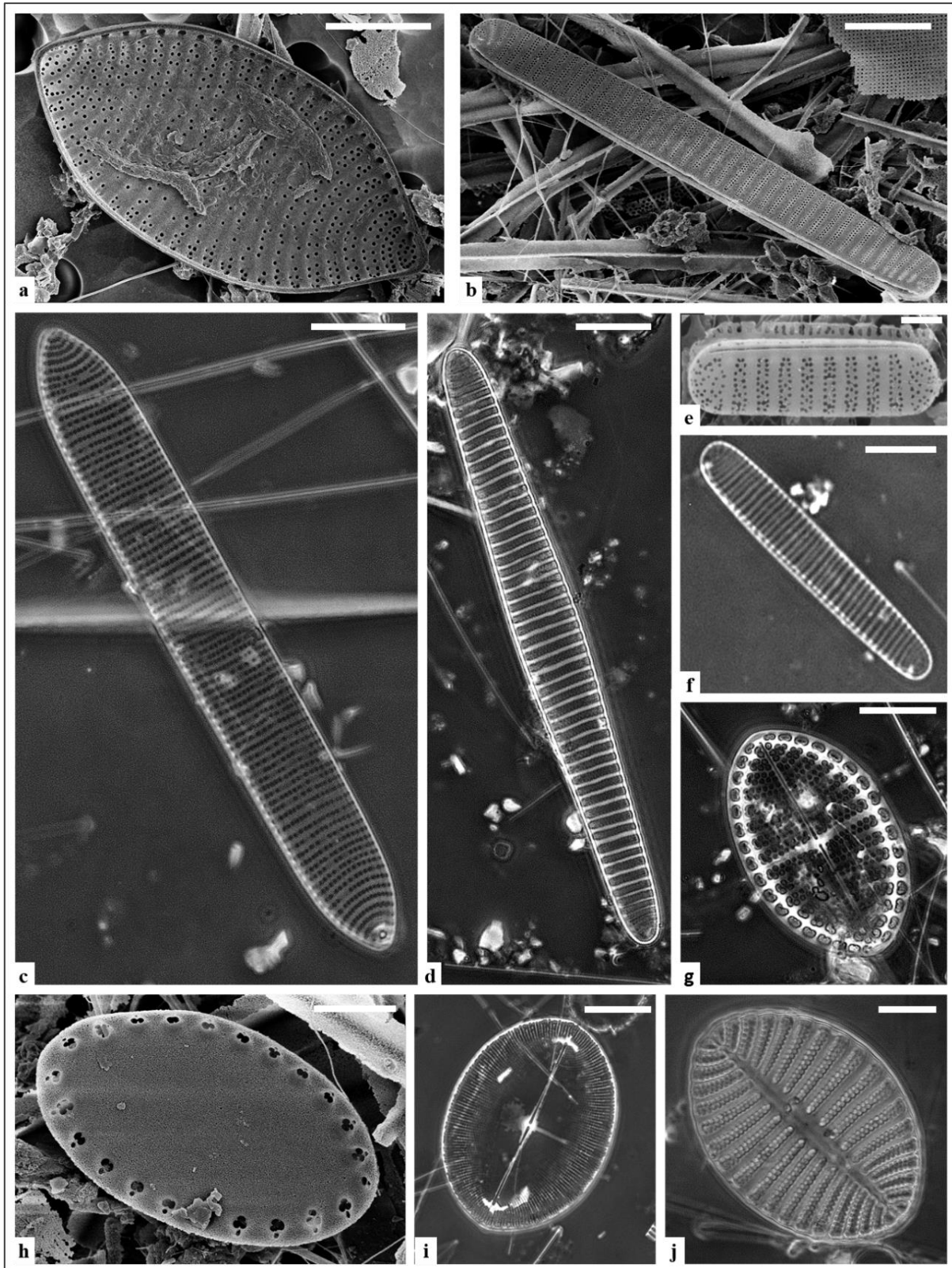
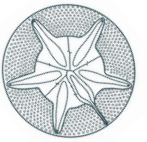


Fig. 3.3 Diversidad de diatomeas de los géneros *Fragilariopsis* (a-f) y *Cocconeis* (g-j) encontradas en la tesis, observadas con microscopía óptica y electrónica de barrido. **a** *Fragilariopsis rhombica* (MEB). **b** *Fragilariopsis vanheurckii* (MEB). **c** *Fragilariopsis barbieri* (MO). **d** *Fragilariopsis obliquecostata* (MO). **e** *Fragilariopsis nana* (MEB). **f** *Fragilariopsis curta* (MO). **g** *Cocconeis costata* var. *antarctica* (valva con rafe, MO). **h** *Cocconeis pottercovei* (valva sin rafe, MEB). **i** *Cocconeis antiqua* (valva con rafe, MO). **j** *Cocconeis fasciolata* (valva sin rafe, MO). Barras de escala: e 1 μ m; h 2 μ m; a-d, f-g y j 10 μ m; i 20 μ m.

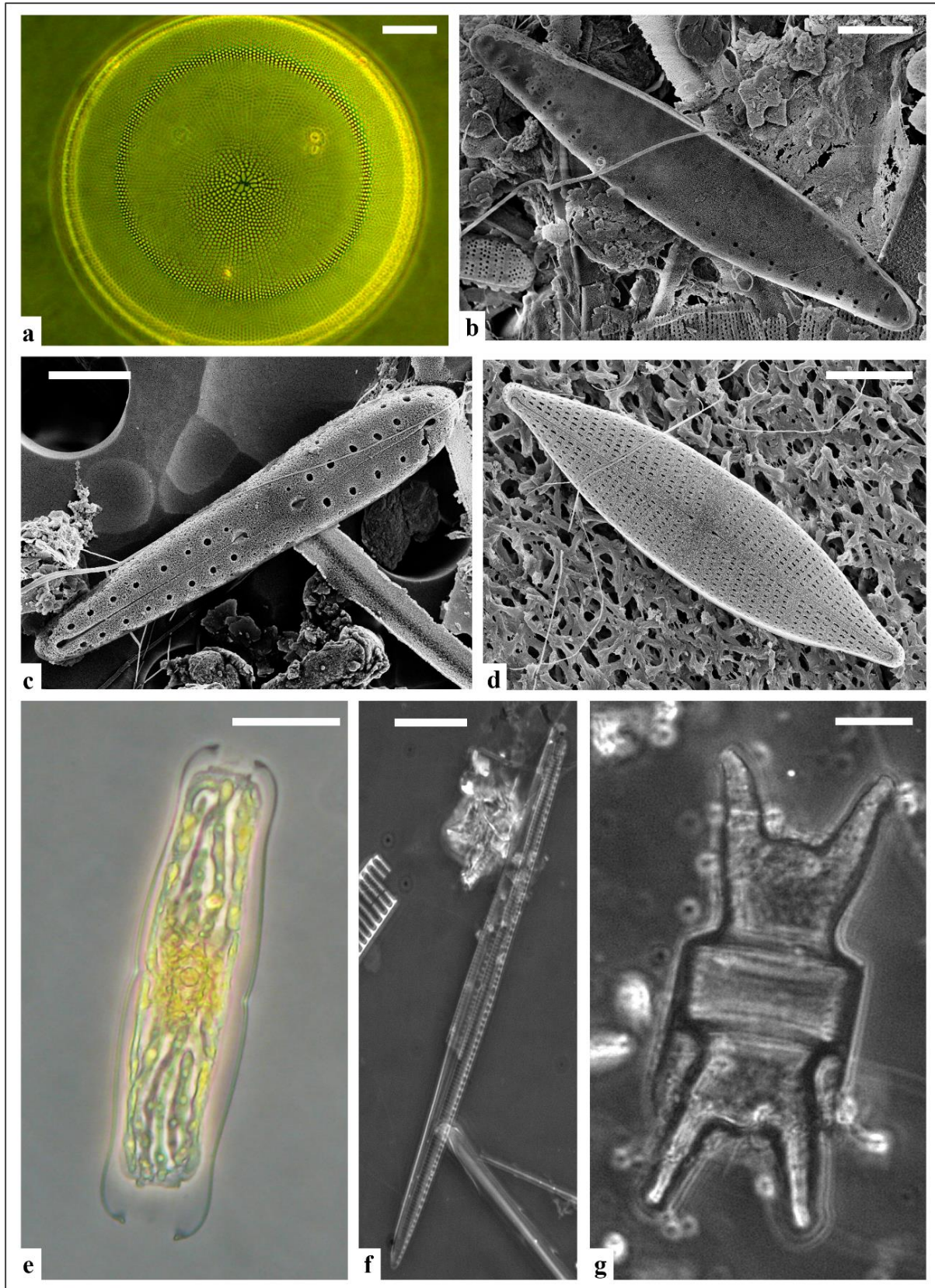
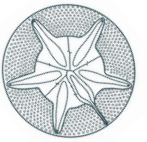


Fig. 3.4 Diversidad de diatomeas endémicas encontradas en la tesis, observadas al MO y MEB. **a** *Coscinodiscus bouvet* (MO). **b** *Synedropsis recta* (MEB). **c** *Gomphonemopsis ligowskii* (MEB). **d** *Navicula gelida* var. *parvula* (MEB). **e** *Banquisia belgicae* (MO). **f** *Pseudo-nitzschia turgiduloides* (MO). **g** *Odontella litigiosa* fase *antropomorpha*. Barras de escala: **c** 2 μ m; **b** y **d** 5 μ m; **a**, **f** y **g** 10 μ m; **e** 20 μ m.

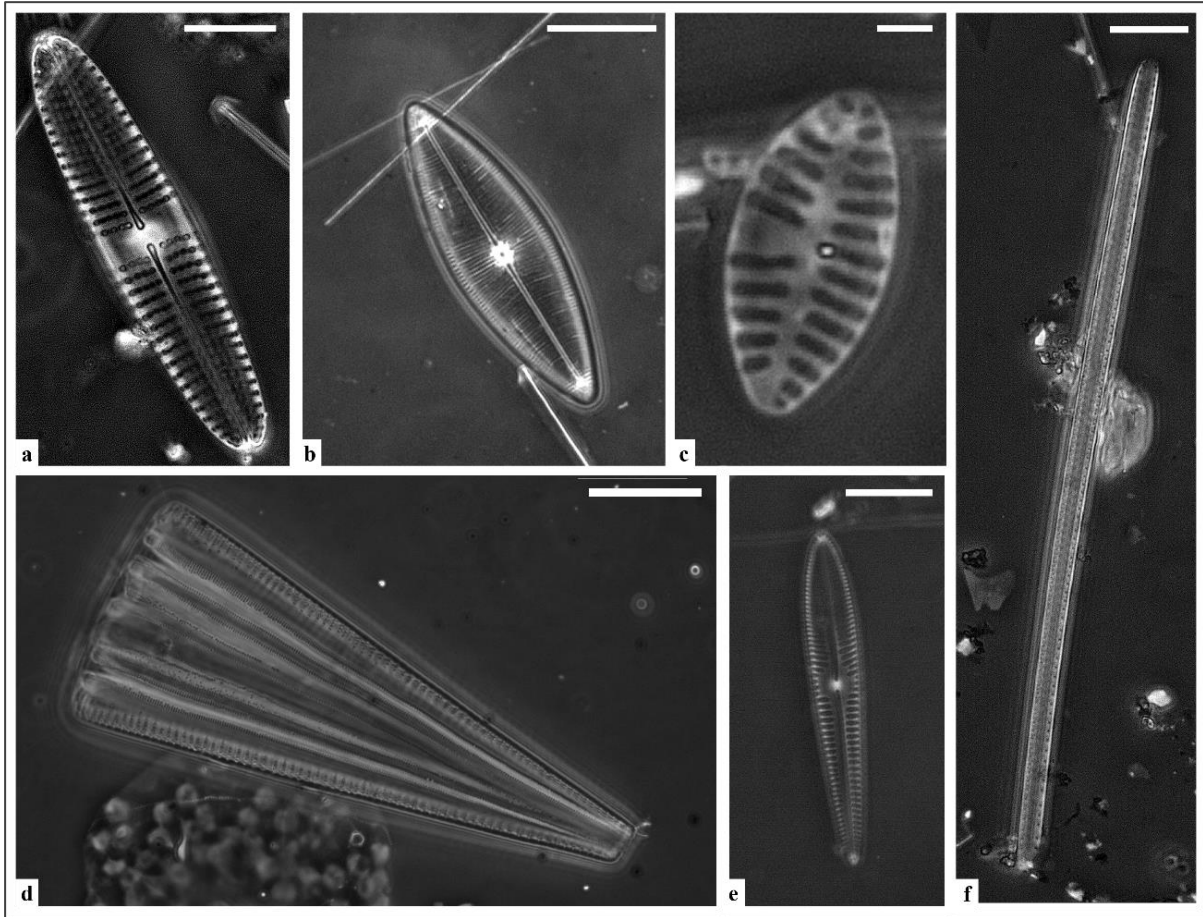
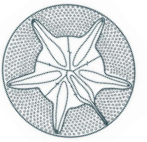


Fig. 3.5 Diversidad de diatomeas bentónicas encontradas en la tesis, observadas al MO. **a** *Achnanthes bongrainii* (MO). **b** *Parlibellus delognei* (MO). **c** *Planothidium* sp. (valva sin rafe, MO). **d** *Licmophora antarctica* (MO). **e** *Pseudogomphonema kamtschaticum* (MO). **f** *Trichotoxon reinboldii* (MO). Barras de escala: **c** 2 μ m; **a**, **e** y **f** 10 μ m; **b** y **d** 20 μ m.

3.3.2 Dinoflagelados

Los dinoflagelados fueron el segundo grupo más diverso, presentes en el 95,7% de las muestras de botella, formando parte de la fracción micro y nanoplanctónica. Dentro de este grupo se detectaron 19 géneros diferentes, entre taxones heterótrofos y autótrofos, tecados y desnudos. Entre los dinoflagelados tecados autótrofos se registraron la especie *Peridiniella danica* (Fig. 3.6h) y los géneros *Gonyaulax*, *Heterocapsa*, *Prorocentrum* (Fig. 3.6b) y *Scrippsiella*. La identificación de las especies de estos últimos géneros estuvo imposibilitada debido a que no se pudieron observar caracteres diagnósticos ultraestructurales con MEB. *Polarella glacialis*, un pequeño dinoflagelado con placas delicadas endémico de Antártida se determinó por la presencia de sus quistes bajo MO (Fig. 3.6a).

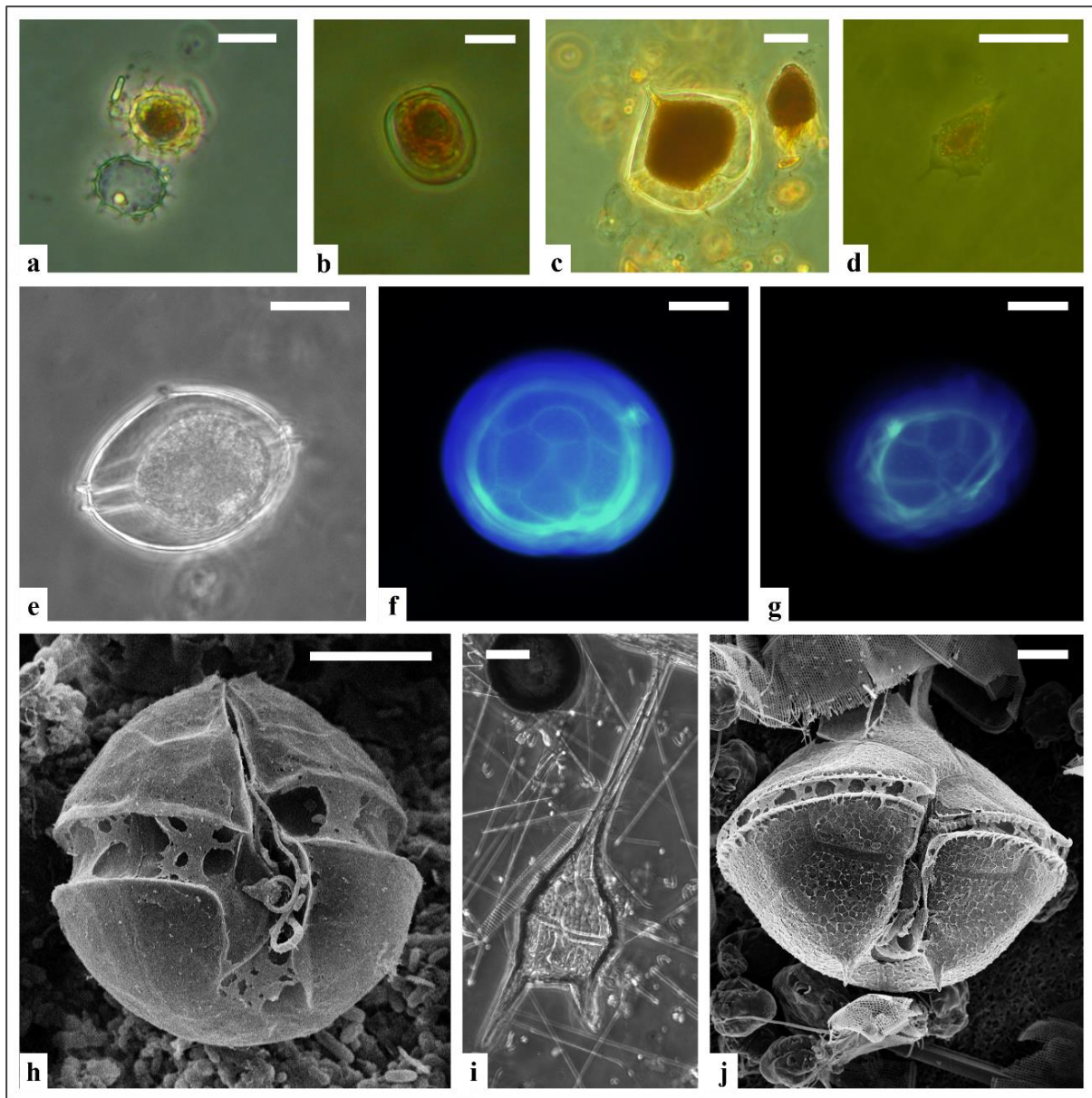
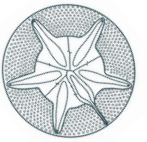


Fig. 3.6 Diversidad de dinoflagelados tecados encontrados en la tesis, observados al MO y al MEB. **a** quiste de *Polarella glacialis* (MO). **b** *Prorocentrum* sp. vista lateral (MO). **c** *Protoperidinium* sp. vista ventral (MO). **d** *Protoperidinium smithii* vista ventral (MO). **e-g** Dinoflagelados del grupo *Diplopsalis*. **e** vista ventral (MO). **f** fotografía de las placas apicales con epifluorescencia (MO). **g** fotografía apical-ventral con epifluorescencia (MO). **h** *Peridiniella danica* vista ventral (MEB). **i** *Tripos pentagonus* vista ventral (MO). **j** *Protoperidinium* sp. vista antapical-ventral (MEB). Barras de escala: **h** 5 μm ; **a**, **b** y **j** 10 μm ; **c-g** e **i** 20 μm .

Los dinoflagelados desnudos estuvieron principalmente representados por organismos $<15 \mu\text{m}$ correspondientes al orden Gymnodiniales (Fig. 3.7a-c y e-f). La identificación a nivel de especie y muchas veces a nivel de género de estos pequeños dinoflagelados no fue posible, principalmente porque no fue posible observar el surco apical. También se encontraron dinoflagelados desnudos de mayor tamaño, correspondientes al género *Amphidinium*.

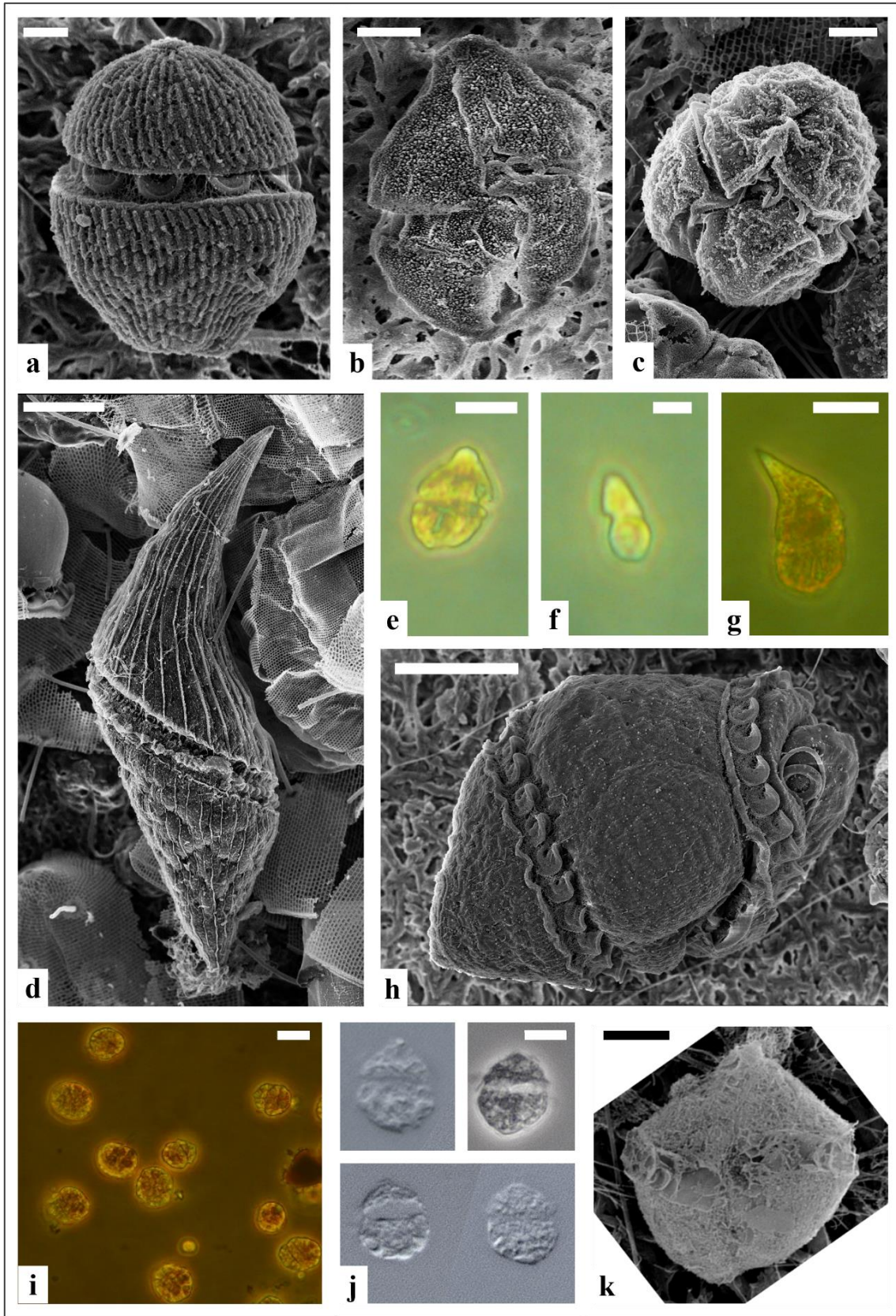
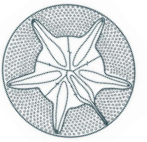
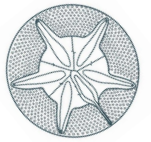


Fig. 3.7 Diversidad de dinoflagelados desnudos encontrados en la tesis, observados al MO y al MEB. **a-c** y **e-f** dinoflagelados desnudos indeterminados del orden Gymnodiniales <math>< 15 \mu\text{m}</math>. **d** y **g** *Gyrodinium* sp. **d** (MEB) y **g** (MO). **h** *Nematodinium* sp. vista ventral (MEB). **i-k** dinoflagelados encontrados en la floración. **i** Vista general de la floración (MO). **j** dinoflagelados desnudos de la floración (MO). **k** dinoflagelado desnudo en vista ventral (MEB). Barras de escala: **a-c**, **f** y **k** 2 μm ; **e**, **h** y **j** 5 μm ; **d**, **g** e **i** 10 μm .



Entre los dinoflagelados tecados heterótrofos fueron frecuentemente encontrados organismos del género *Protoperidinium*, con especies endémicas de Antártida como *P. smithii* (Fig. 3.6c, d y j). Con menor frecuencia también se observaron organismos de los géneros *Corythodinium*, *Oxytoxum*, *Phalacroma*, *Triplos* (Fig. 3.6i) y del grupo '*Diplopsalis*' (*sensu* Dodge y Toriumi 1993, Fig. 3.6e-g). Dentro de los dinoflagelados desnudos heterótrofos se encontraron organismos de los géneros *Gyrodinium* (Fig. 3.7d y g), *Nematodinium* (Fig. 3.7h) y *Katodinium*.

Durante diciembre 2016 se observó una floración de pequeños dinoflagelados desnudos correspondientes al orden Gymnodiniales (ver siguiente capítulo para detalles sobre la floración). Las células de la floración eran desnudas y de forma variable (Fig. 3.7i-j), de contorno redondeado a ligeramente hexagonal y ligeramente aplanadas dorsiventralmente con $12,6 \pm 1,3 \mu\text{m}$ de diámetro (media \pm DE 20 individuos al MO). El epicono era cónico a redondeado, el hipocono era hemisférico sin una división clara y más grande que el epicono (Fig. 3.7i-k). El cíngulo estaba ligeramente desplazado (Fig. 3.7k). El surco apical no se pudo observar bajo MO ni MEB.

3.3.3 Prasinofitas

Las prasinofitas fueron un grupo marcadamente menos diverso que los anteriores, presentes en el 79,5% de las muestras de botella, con organismos correspondientes únicamente en la fracción nanoplanctónica. Con base en observaciones microscópicas de su morfología se encontraron principalmente dos morfotipos: pequeñas prasinofitas (entre 5 y $12,5 \mu\text{m}$ de diámetro) que no pudieron ser identificadas (Fig. 3.8f-h) y células de mayor tamaño correspondientes al género *Pyramimonas* (Fig. 3.8a-e).

Los organismos de gran tamaño pertenecientes al género *Pyramimonas* se encontraron principalmente durante los meses de verano, incluso, formando floraciones (ver siguientes capítulos). Estos organismos tenían una forma celular variable de ovalada a piramidal (Fig. 3.8a y c), claramente más larga ($19,2 \pm 2,8 \mu\text{m}$) que ancha ($12,9 \pm 1,9 \mu\text{m}$) (media \pm DE de 29 individuos al MO). El extremo apical de la célula tenía cuatro lóbulos redondeados (Fig. 3.8d), mientras que el extremo antapical era cónico a redondeado. Las células contaban con cuatro u ocho flagelos, levemente más largos que el cuerpo, emergentes de una depresión apical (Fig. 3.8a, c-e). También se destaca un gran pirenoide ubicado de forma central en el extremo antapical de la célula (Fig. 3.8e). De las escamas orgánicas (compuestas de celulosa) que recubren a estos organismos y que son un carácter diagnóstico de las especies, solo se observaron escamas corona (crown scales en inglés) sueltas en el material observado con MEB (Fig. 3.8b).

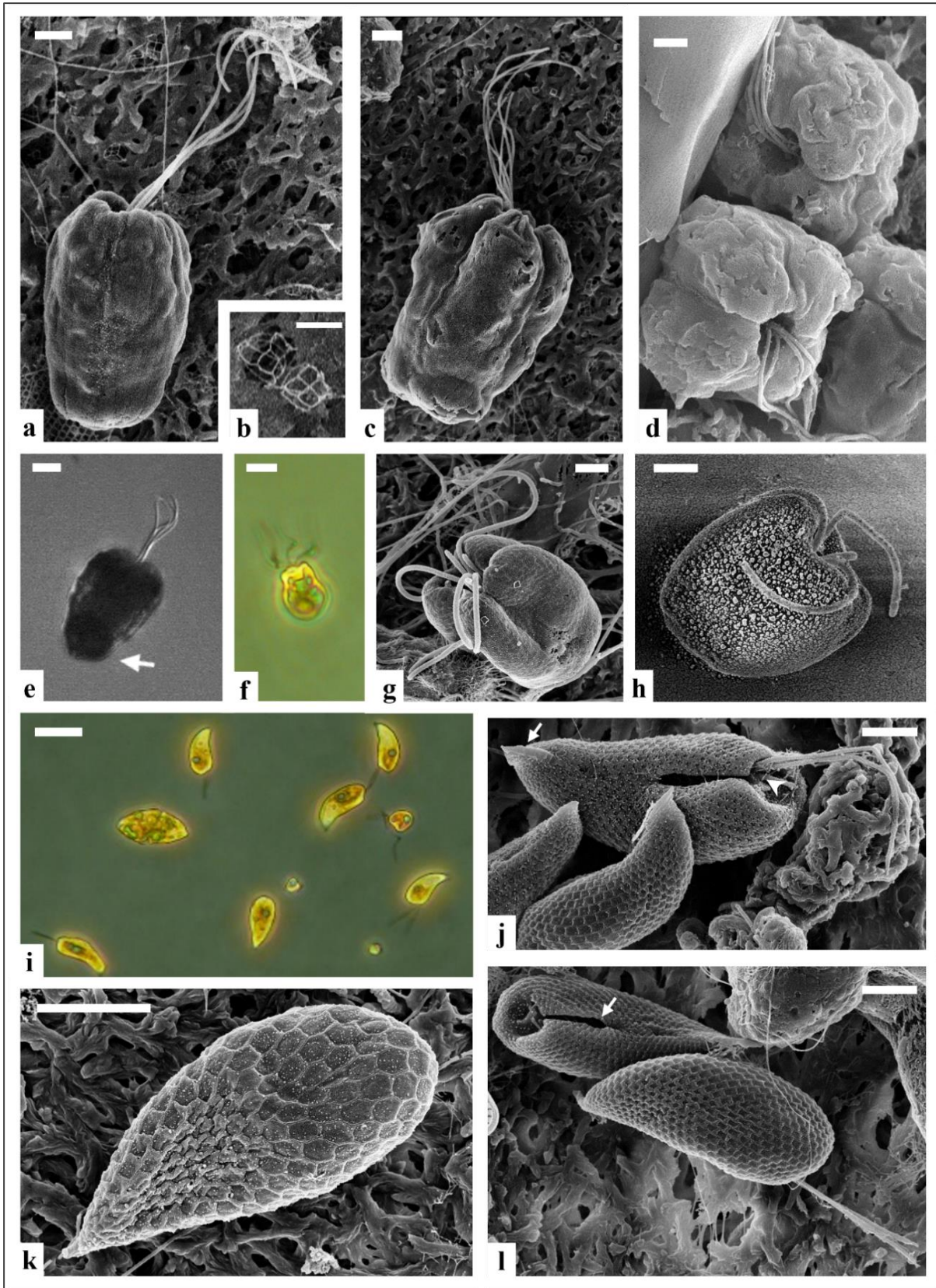
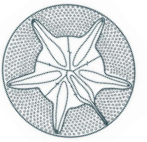
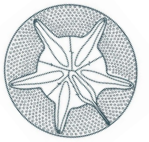


Fig. 3.8 Diversidad de prasinofitas y criptofitas observadas en la tesis, al MO y al MEB. **a-h** prasinofitas. **a-e** *Pyramimonas* sp. **a** Célula cuadriflagelada (MEB). **b** Escamas corona sueltas (MEB). **c** Célula octoflagelada, nótese que la forma y el tamaño es similar a una célula cuadriflagelada (MEB). **d** Vista apical de dos células que muestran los cuatro lóbulos redondeados y la depresión apical de la que emergen los flagelos (MEB). **e** Célula cuadriflagelada, la flecha blanca indica el pirenóide (MO). **f-h** pequeñas prasinofitas sin identificar, **f** (MO) **g-h**



(MEB). i-l Criptofitas. i vista general de la floración de criptofitas, criptofitas acompañadas por un dinoflagelado desnudo, una pequeña prasinofita y pequeños flagelados (MO). j Célula central en vista ventral, la flecha blanca indica la banda ventral de la cola, punta de flecha blanca que indica el lugar de inserción de los dos flagelos (MEB). k Célula en vista dorsal en la cual se pueden apreciar la forma hexagonal de las placas del periplasto (MEB). l Dos células, una en vista ventral y otra en vista dorsal, nótese la forma de lágrima, flagelos y placas del periplasto, la flecha blanca indica surco ventral (MEB). Barras de escala: **b, g y h** 1 μm ; **a, c-d, j-l** 2 μm ; **e y f** 5 μm ; **i** 10 μm .

3.3.4 Criptofitas

Las criptofitas estuvieron representadas por un único morfotipo dominante que se encontró en el 95,3% de las muestras de botella formando parte de la fracción nanoplanctónica. Estos organismos se encontraron formando importantes floraciones durante los meses de primavera-verano (ver siguientes capítulos). Las criptofitas observadas presentaron una forma de lágrima/gota, con una cola cónica (Fig. 3.8i-l). Las células tenían $11,4 \pm 1,8 \mu\text{m}$ de longitud y $5,1 \pm 0,5 \mu\text{m}$ de ancho (media \pm DE de 61 individuos al MO). Los dos flagelos eran un poco más cortos que el cuerpo, emergiendo de un evidente surco ventral desplazado hacia un lado (Fig. 3.8j y l). El periplasto (cubierta celular de las criptofitas) estaba compuesto por pequeñas placas hexagonales a rectangulares ausentes en la cola, esta tenía una apariencia verrugosa y una evidente banda ventral (Fig. 3.8j-l).

3.3.5 Pequeños flagelados y otros grupos

Dentro del grupo de pequeños flagelados se incluyeron todos aquellos organismos planctónicos de tamaño menor a 5 μm que se encontraron en el 100% de las muestras de botella (fracción nanoplanctónica) (Fig. 3.9f-k). Dentro de este grupo no se pudieron diferenciar taxones con el uso de microscopía óptica, tampoco diferenciar entre organismos fotosintéticos y heterótrofos ni distinguir entre formas vegetativas y quistes. Únicamente se pudieron determinar algunos taxones observados al MEB y que coincidían con descripciones previas, por ej., la prasinofita *Pterosperma parallelum* (Fig. 3.9j).

También se observaron raramente organismos de otros grupos, tales como dos especies de silicoflagelados (*Octactis speculum*, Fig. 3.9a y *Dictyocha fibula*, Fig. 3.9b) y dos géneros de cianofitas, *Anabaena* y *Oscillatoria* (Fig. 3.9c-e).

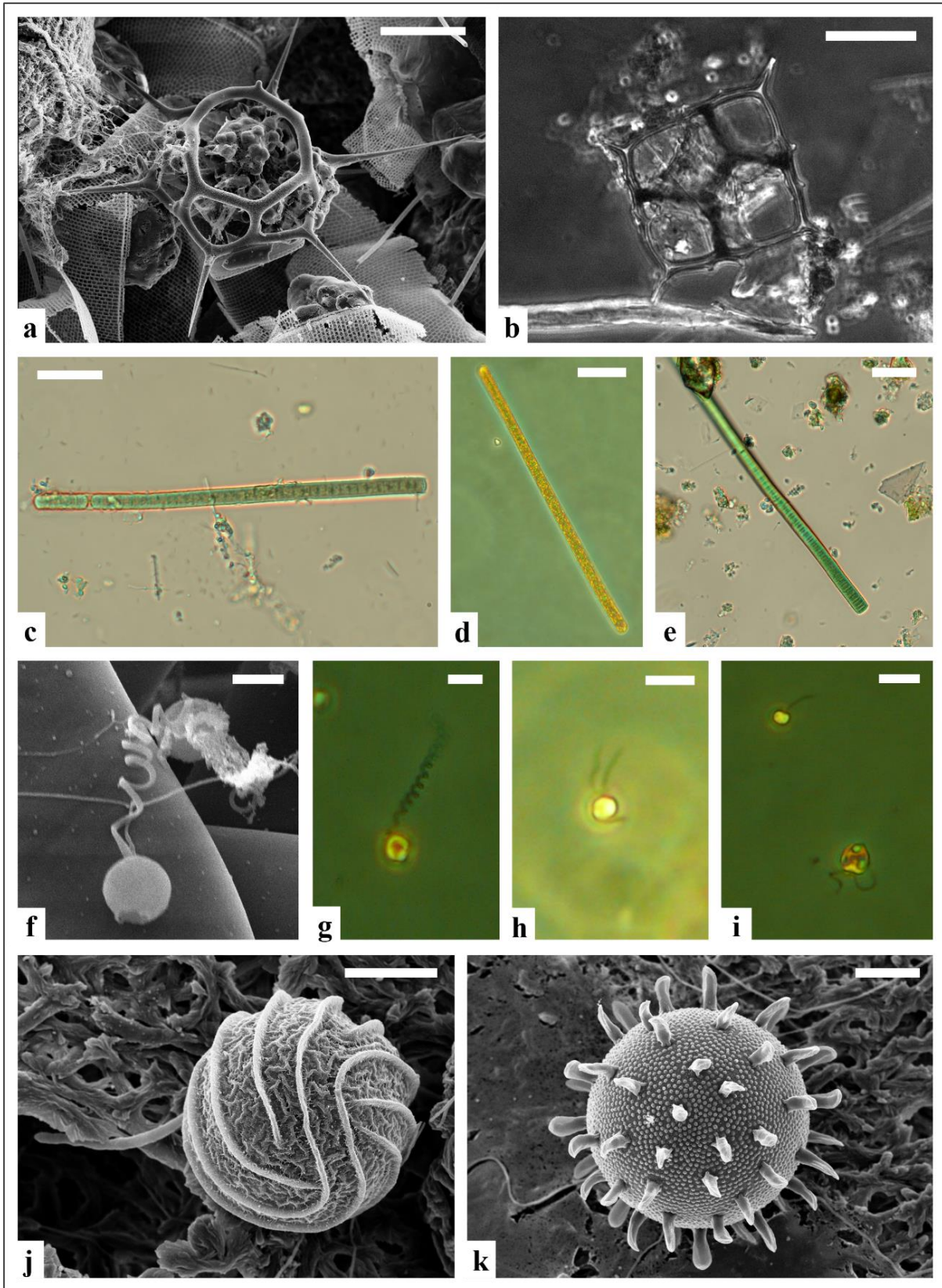
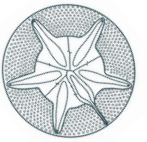
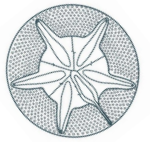


Fig. 3.9 Diversidad de pequeños flagelados y otros grupos observadas en la tesis al MO y al MEB. **a-b** Silicoflagelados. **a** *Octactis speculum* (MEB). **b** *Dictyocha fibula* (MO). **c-e** Tricomas de cianofitas del género *Oscillatoria* (MO). **f-i** pequeños flagelados <5 μm sin identificar, **f** (MEB) **g-i** (MO). **j** *Pterosperma parallelum* (MEB). **k** Quiste sin identificar (MEB).



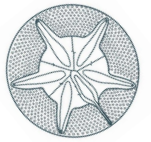
3.4 Discusión

3.4.1 Diversidad fitoplanctónica en zonas costeras al oeste de la PA

Este capítulo representa una primera aproximación a la flora fitoplanctónica de las zonas costeras del oeste de la PA a través de técnicas microscópicas. No existen estudios previos con microscopía en la zona que permitan comparar la composición taxonómica del plancton. Al oeste de la PA entre los 63° y los 67° S se han realizado algunos estudios de fitoplancton basados en microscopía, pero estos han ahondado más que nada en diatomeas y en una perspectiva más ecológica de la composición, o bien la microscopía en muchos casos se ha utilizado para complementar el análisis de pigmentos (ej., Rodríguez et al. 2002, en el verano 1995-1996; Garibotti et al. 2003b, en 1996, 1997 y 1999). Esto deja un gran vacío en cuanto a registros previos de taxones en estas zonas, los taxones más abundantes y fácilmente identificables son repetidamente reportados (ej. *Corethron pennatum*, *Odontella weissflogii*, *Fragilariopsis* spp.), pero taxones raros o escasos son esporádicamente mencionados. Por otro lado, en una zona costera al sur de nuestra área de estudio (alrededor de 67,5° S), en bahía Ryder, Annett et al. (2010) entre 2004 y 2007 registraron un total de 64 taxones (principalmente diatomeas, pero también incluye dinoflagelados, crisofitas y a la primnesiofita *Phaeocystis antarctica*) al analizar tres veranos consecutivos, sin registros de criptofitas, prasinofitas, ni cianofitas. En comparación, esta tesis muestra una mayor riqueza de especies y géneros, aunque explora un área mucho más extensa (Tabla 3.1).

Tabla 3.1 Tabla comparativa de cantidad de taxones observados en diferentes áreas de la PA. Nótese que los estudios están ordenados de derecha a izquierda según su ubicación al norte, centro y sur de la PA.

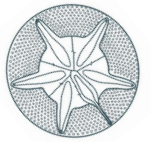
Área de estudio	Isla 25 de Mayo/King George (islas Shetland del Sur) 62° S		Zonas costeras al oeste de la PA 63°-67° S		Bahía Ryder (isla Adelaide) 67° S	
	1980-2013		2015-2019		2004-2007	
Taxones (#)	Especies	Géneros	Especies	Géneros	Especies	Géneros
Diatomeas	371	90	120	50	54	25
Dinoflagelados	34	10	22	19	6	5
Criptofitas	0	0	1	1	0	0
Prasinofitas	0	0	3	3	0	0
Cianofitas	8	1	2	2	0	0
Silicoflagelados	1	1	2	2	1	1
Primnesiofitas	1	1	0	0	1	1
Crisofitas	0	0	0	0	2	2
Total	415	103	150	77	64	34
Referencia	Lange et al. 2018		Esta tesis		Annett et al. 2010	



Este trabajo coincide con estudios previos que mencionan cinco grupos fitoplanctónicos principales al oeste de la PA, donde se destacan a las diatomeas como el grupo más diverso (Rodríguez et al. 2002; Garibotti et al. 2003a; Annett et al. 2010; Mendes et al. 2013; entre otros). En segundo lugar, los dinoflagelados presentaron una menor diversidad que las diatomeas, probablemente debido a la imposibilidad de observar caracteres diagnósticos que permiten diferenciar especies en la mayoría de los géneros. Sin embargo, este estudio muestra una gran diversidad de dinoflagelados en estas zonas registrando una mayor cantidad de géneros que aquellos registrados en 30 años para la isla 25 de Mayo/King George (Tabla 3.1), coincidiendo con lo que registran los análisis moleculares. Hamilton et al. (2021) encontraron para la bahía Andvord que los dinoflagelados son el segundo grupo más diverso en número de amplicones, con casi el mismo número de ASVs (variante de secuencia de amplicón, por sus siglas en inglés) que para los estramenipilos. En cuanto a organismos pertenecientes a otros grupos de pequeño tamaño (criptofitas, prasinofitas, pequeños flagelados), estos fueron difícilmente identificables con microscopía óptica, por lo cual estudios más completos combinando técnicas de microscopía electrónica y análisis moleculares son necesarios para informar sobre su diversidad (ej., Moro et al. 2002).

Los pequeños flagelados o "flagelados mixtos" se han señalado repetidamente como importantes contribuyentes dentro de las comunidades de fitoplancton de la PA (Garibotti et al. 2003a; Costa et al. 2020; Pan et al. 2020; entre otros), sin embargo, este grupo es un conglomerado de múltiples taxones planctónicos los cuales difícilmente son identificados con microscopía. Cabe destacar que algunos de los organismos clasificados dentro de estos grupos además de ser poco estudiados resultan muy difíciles de clasificar como fitoplancton ya que presentan formas muy variadas de nutrición, siendo en su mayoría mixotróficos (Pierella Karlusich et al. 2020). Por lo tanto, los estudios moleculares resultan los únicos que pueden proveer más información. Hamilton et al. (2021) mencionan que para bahía Andvord los "pequeños flagelados" pueden incluir prasinofitas, bolidofitas, pelagofitas, dictiocofíceas y primnesiofitas. Dentro de las primnesiofitas, *Phaeocystis antarctica* es una especie comúnmente registrada para la zona, acompañando floraciones de diatomeas en verano. Esta especie puede formar grandes colonias, pero las células sueltas son frecuentes al norte de la PA (Garibotti et al. 2003a; Selz et al. 2018). Otras pequeñas prasinofitas que han sido previamente registradas en la PA incluyen a *Micromonas polaris* y *Bathycoccus prasinus* (Rozema et al. 2017b; Trefault et al. 2021; Hamilton et al. 2021).

Dentro de los taxones identificados se destacan la gran cantidad de especies endémicas, especialmente de diatomeas. Los endemismos fueron principalmente en especies de diatomeas bentónicas, lo que concuerda con estudios previos que proponen una mayor cantidad de endemismos en Antártida en taxones de diatomeas de agua dulce y bentónicos (Sabbe et al. 2003; Al-Handal y Wulff

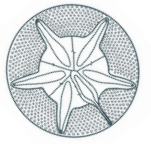


2008a; van de Vijver et al. 2018). Sin embargo, todavía se requieren esfuerzos para comprender mejor la distribución de los organismos planctónicos en Antártida. A nivel mundial se ha observado que taxones planctónicos que se consideraban cosmopolitas resultaron ser un complejo de especies crípticas con distribuciones más acotadas, solo detectables analizando la morfología fina en conjunto con análisis moleculares, por ej., *Chaetoceros socialis* (Chamnansinp et al. 2013).

Los resultados de este capítulo permiten además ampliar la distribución de varias especies y géneros, y se destacan nuevas citas de diatomeas y dinoflagelados para Antártida y la PA. En cuanto a las diatomeas, se amplía la distribución de algunas especies antárticas, únicamente citadas previamente en la isla 25 de Mayo/King George donde se describieron. Este es el caso de *Cocconeis pottercovei*, *C. matsii*, *C. melchioroides* y *Gomphonemopsis ligowskii* (Al-Handal et al. 2008, 2010, 2018). También se amplía la distribución del género *Craspedostauros*, particularmente la especie *C. laevissimus* se había encontrado en lagos salinos al este de Antártida (Sabbe et al. 2003) y en la isla Livingston (islas Shetland del Sur, Zidarova et al. 2022). Entre los dinoflagelados, se cita por primera vez la especie *Peridiniella danica*, que, si bien se considera un taxón cosmopolita, se cree que sería una especie afín de aguas frías (Okolodkov y Dodge 1995). Para la PA, se cita por primera vez las formas vegetativas de los géneros *Gonyaulax*, *Heterocapsa* y *Scrippsiella*. Lamentablemente en este trabajo los organismos de estos géneros no pudieron ser identificados a nivel de especie debido a que no pudieron ser observados en detalle.

La composición del fitoplancton refleja la cercanía a la costa de las estaciones de muestreo, considerando que la mayoría de las muestras fueron tomadas a menos de 40 km de distancia a la línea de costa. La gran cantidad de taxones de diatomeas típicamente bentónicos coincide con trabajos previos que destacan este fenómeno en zonas costeras de la isla 25 de Mayo/King George, atribuido a procesos de resuspensión del sedimento (Kang et al. 2002; Lange et al. 2007). En la isla 25 de Mayo/King George existen trabajos previos que destacan el rol ecológico y diversidad de los taxones bentónicos en zonas costeras, principalmente diatomeas (Lange et al. 2007; Al-Handal y Wulff 2008a; Fernandes et al. 2013), incluso se han registrado floraciones de diatomeas bentónicas entre 30-35 m de profundidad (Ahn et al. 2016). A su vez, cabe destacar la presencia de diatomeas típicas de zonas costeras como *Paralia sulcata*, una especie con células extremadamente silicificadas que se hunden con facilidad solo pudiendo flotar en ambientes costeros poco profundos (Kooistra et al. 2007). También el registro de cianofitas provenientes de ambientes terrestres (ej., *Oscillatoria*), aunque esporádico, hace referencia a la influencia del aporte de la costa (Koh et al. 2012).

Asimismo, la presencia de algunos taxones podría estar relacionada a la dinámica del hielo marino. Existe una gran diversidad de taxones algales asociados al hielo marino, este ambiente es rico en

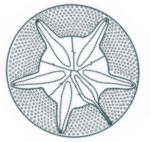


diatomeas, pero también se encuentran flagelados como *Phaeocystis antarctica* y dinoflagelados. Algunas especies se asocian a un tipo de hielo en particular, por ej., *Entomoneis kjellmanii* (encontrado en esta tesis) se puede encontrar en grandes cantidades en las placas de hielo (Garrison et al. 2005; Niemi et al. 2011), y otras especies se pueden encontrar viviendo en las fisuras del hielo marino, por ej., *Polarella glacialis* (Montresor et al. 1999). En la PA, el hielo marino juega un rol fundamental, no solo modifica las condiciones del agua agregando agua dulce y nutrientes al derretirse, sino que también funciona como “semillero” liberando microalgas que funcionan como inóculo para las floraciones que tienen lugar al principio de la primavera (Garibotti et al. 2005a; Vernet et al. 2008; Selz et al. 2018). Un estudio reciente llevado a cabo en hielo marino del mar de Amundsen explora la diversidad molecular de este ambiente, encontrando un predominio de pequeños dinoflagelados desnudos cleptoplastídicos (Torstensson et al. 2015). Estudios recientes sugieren que la cleptoplastía (robo de plástidos) es un fenómeno común en los gymnodiniales (Takano et al. 2014). En la zona de estudio de esta tesis, Hamilton et al. (2021) encontraron gran cantidad de secuencias de gymnodiniales cleptoplastídicos con plástidos provenientes de *Phaeocystis*. Si bien esto sugiere que podría existir una relación entre la abundancia de pequeños dinoflagelados desnudos que se encontraron en esta tesis durante los meses de primavera y verano y el derretimiento del hielo marino, estudios sistemáticos y biogeográficos más detallados son necesarios para conocer la identidad de estos organismos.

3.4.2 Identidad de los principales organismos formadores de floraciones

Este capítulo pone en evidencia la dificultad de identificar a los organismos nanoplanctónicos que a menudo representan una importante fracción de la comunidad fitoplanctónica al oeste de la PA, incluso formando importantes floraciones. En este caso se destacan los pequeños dinoflagelados desnudos, las criptofitas y las prasinofitas, para los cuales su morfología no coincide con citas previas para la PA ni para Antártida. Los dinoflagelados desnudos son un grupo escasamente estudiado en aguas antárticas (de Salas et al. 2008). Su fragilidad hace que sea difícil identificarlos bajo MO y encontrar caracteres diagnósticos para su clasificación (Gómez et al. 2011). Hay algunos dibujos y descripciones tempranas de taxones de dinoflagelados desnudos en aguas antárticas basados en la morfología de la célula observada bajo MO (por ej., Balech 1958, 1976; Hada 1970). Los métodos modernos de clasificación combinan morfología con análisis moleculares (Daugbjerg et al. 2000). Si bien en Antártida algunos estudios recientes han combinado la morfología y el análisis molecular para describir con éxito nuevos pequeños dinoflagelados desnudos (por ej., Montresor et al. 1999; de Salas et al. 2008) todavía más estudios son necesarios.

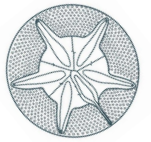
El análisis de la forma del surco apical resulta imprescindible para la identificación morfológica de los dinoflagelados desnudos (Daugbjerg et al. 2000). No obstante, durante los análisis al MEB realizados



en el transcurso de esta tesis el surco apical no pudo observarse con claridad en los organismos provenientes de la floración, posiblemente debido a la fijación o al deterioro celular (Haywood et al. 2004). Si bien las descripciones de especies antárticas de *Karlodinium* y *Takayama* provienen de la zona este de Antártida (de Salas et al. 2008), los estudios moleculares de caleta Potter y bahía Fildes en la isla 25 de Mayo/King George han encontrado secuencias cercanas a estos dos géneros (Luo et al. 2016; Abele et al. 2017), lo que sugiere que estos dinoflagelados también pueden estar presentes en esta región. Gast et al. (2006, 2007) también reportaron una especie relacionada con *Karenia* o *Karlodinium* como un dinoflagelado desnudo dominante en el mar de Ross (Antártida) aunque no describieron formalmente el taxón.

Las criptofitas observadas en esta tesis tampoco pudieron ser identificadas. La morfología de las criptofitas que se observaron durante este trabajo no coincide con la morfología de *Geminigera cryophila*, la única especie de criptofitas descrita en la Antártida (Taylor y Lee 1971; Hill 1991). *G. cryophila* tiene una forma redondeada y un característico aspecto verrugoso debido a la acumulación de gotas de lípidos en el citoplasma periférico (Taylor y Lee 1971). Por el contrario, las células observadas en este estudio presentaron una morfología de lágrima/gota y carecían de las gotas de lípidos. No se encontraron registros microscópicos previos de *G. cryophila* al oeste de la PA. Mediante microscopía, Ferrario y Sar (1992) reportaron la ocurrencia de *Cryptomonas* cf. *acuta* (ahora *Teleaulax acuta*) en el estrecho de Gerlache, esta especie tiene una morfología de lágrima/gota similar a la de los individuos observados en el transcurso de esta tesis. Sin embargo, estos autores no observaron la morfología del periplasto que es crítica para diferenciar morfológicamente los géneros de criptofitas (Novarino 2003, 2012). A pesar de que la forma de las células en forma de lágrima/gota se asemeja a *Teleaulax acuta*, esta especie tiene un periplasto liso, un surco ventral más extendido y carece de cola y de banda ventral (Hill 1991; Laza-Martínez et al. 2012). Por lo cual, se estima que los individuos que observaron Ferrario y Sar (1992) no hayan sido *T. acuta* sino las mismas criptofitas que se encontraron en esta tesis y que *G. cryophila* se encuentre ausente o sea más bien escasa al oeste de la PA.

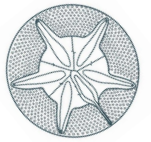
En cuanto a la caracterización morfológica, las características que presentan las criptofitas observadas en la PA están relacionadas al género *Plagioselmis* (Brett et al. 1994; Novarino et al. 1994; Clay et al. 1999; Novarino 2003), aunque el tamaño y la forma de las placas del periplasto no coinciden con ninguna especie actualmente descrita (Novarino 2003, 2005). Sin embargo, un estudio reciente realizado con criptofitas del este de Antártida (Iago Ace y bahía Bayly, van den Hoff et al. 2020) describe una forma muy similar a las criptofitas encontradas en esta tesis como la forma 'criptomorfa' de *G. cryophila* -presuntamente también haploide-, es decir, proponiendo un ciclo para esta criptofita compuesto con dos fases alternantes una haploide (con forma de gota o 'criptomorfa') y otra fase diploide representada por el morfotipo de *G. cryophila*. Aunque este trabajo deja varios interrogantes,



ya que los cultivos a partir de los cuales se hacen las descripciones se perdieron y no cuenta con fotografías detalladas de los dos morfotipos. De todas maneras, las criptofitas actualmente también se determinan por la distribución y presencia/ausencia de organelas típicas del grupo que únicamente pueden ser observadas con cortes transversales al Microscopio Electrónico de Transmisión (MET; Laza-Martínez et al. 2012). Desafortunadamente durante el transcurso de esta tesis no fue posible la observación de cortes al MET.

Debido a la importancia ecológica de las criptofitas en la PA, recientemente ha habido otros intentos de identificarlas. Brown et al. (2021) intentaron identificar a las criptofitas dominantes al oeste de la PA mediante análisis moleculares. Si bien no pudieron llegar a nivel específico estos autores concluyen que las criptofitas de esta zona se agrupan únicamente en dos taxones probablemente del género *Geminigera*. Al mismo tiempo, Hamilton et al. (2021) llevaron a cabo un análisis filogenético (con datos moleculares y microscópicos) de las secuencias de criptofitas en la bahía Andvord durante primavera y otoño con el fin de identificar estas criptofitas. Estos autores encontraron que la secuencia de la criptofita dominante en la bahía Andvord se localizó dentro del linaje de criptofitas morfológicamente variable *Teleaulax/Plagioselmis/Geminigera* (TPG, Deane et al. 2002). La secuencia encontrada formó un clado (denominado Clado VII) bien soportado con la secuencia del lago Ace, procedente del sector este de la Antártida, y una secuencia del Océano Austral cerca de las islas Shetland del Sur. Sin embargo, este clado se encuentra distanciado del clado donde se encuentra *Geminigera* (denominado en el trabajo como Clado IV). Basado en la reconstrucción filogenética de estos autores, el Clado VII parece representar una nueva especie dentro del linaje TPG aunque se necesitan estudios complementarios que incluyan el establecimiento de cultivos para una descripción precisa de este taxón.

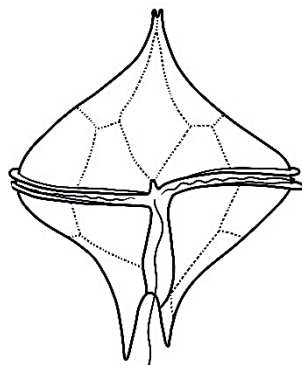
Dentro de las prasinofitas tampoco fue posible identificar a la especie formadora de floraciones durante los meses de verano. Existen tres especies de *Pyramimonas* descritas para la Antártida, dos especies con células pequeñas: *P. australis* (8-10 μm de largo y 5-6 μm de ancho) y *P. tychotreta* (8-12 μm de largo y 6-8 μm de ancho), y *P. gelidicola*, con células más grandes (14-18 μm de largo y 8-9 μm de ancho) (McFadden et al. 1982; Daugbjerg 2000; Moro et al. 2002). Durante esta tesis, se encontraron organismos coincidentes con el género *Pyramimonas* que no pudieron ser determinados a nivel de especie, para lo cual se requiere realizar observaciones ultraestructurales de la morfología de las escamas que recubren las células al MET (Norris y Pienaar 1978; McFadden et al. 1986; Hori et al. 1995; Alonso-González et al. 2014). Desafortunadamente, solo se observaron unas pocas escamas de corona durante las observaciones con MEB, que no fueron suficientes para la identificación al nivel de especie.



Los organismos observados tenían gran tamaño (15-23 μm de largo y 10-17,5 μm de ancho), similar a las dimensiones de *P. gelidicola*. Sin embargo, la observación de células con ocho flagelos de morfología similar a las células cuadriflageladas (Fig. 3.8a y c) no coincide con ninguna de las formas descritas para el ciclo de vida pleomórfico de *P. gelidicola* (McFadden et al. 1982; van den Hoff y Ferris 2009). También se considera la posibilidad de que estas células octoflageladas representen una etapa de división; sin embargo, estas células octoflageladas tenían la misma morfología y tamaño que las células cuadriflageladas y eran bastante abundantes. Hay otras especies de *Pyramimonas* como *P. amyliifera* que presentan células vegetativas cuadriflageladas y octoflageladas (Hargraves y Gardiner 1980), lo que sugiere que se podría haber observado solo una especie con 4 u 8 flagelos. Si bien existen estudios moleculares que registran a la especie *P. gelidicola* en la PA (Trefault et al. 2021; Hamilton et al. 2021), aún son necesarios estudios complementarios que combinen microscopía y genética para poder determinar estos organismos.

3.5 Conclusiones

Este capítulo representa una primera aproximación a la composición taxonómica del fitoplancton dentro de los cinco grupos fitoplanctónicos principales encontrada en las zonas costeras del oeste de la PA mediante microscopía. Se destacan las zonas costeras al oeste de la PA entre 63° y 67° S por la cantidad de organismos encontrados. Por otro lado, este trabajo también deja en evidencia la dificultad de identificar microscópicamente a una gran parte de los organismos dominantes en el área de estudio y a su vez releva organismos nanoplanctónicos que no coinciden con citas previas para la PA ni para Antártida, aceptando la hipótesis planteada de que en aguas Antárticas todavía queda una diversidad inexplorada de organismos fitoplanctónicos. La combinación de técnicas microscópicas y moleculares es imprescindible para poder identificar estos grupos, y en todo caso, para describir adecuadamente especies nuevas.



Capítulo 4

Primera descripción de la variabilidad espacio-temporal del fitoplancton en aguas costeras al oeste de la PA

4.1 Introducción

La región costera al oeste de la PA, particularmente entre 63° y 67° S, encierra varios fiordos, bahías, caletas, pasajes y estrechos entre islas, con glaciares en sus costas que descargan directamente en el mar. En estas zonas se aglomeran una gran cantidad de aves y mamíferos marinos durante los meses de verano que vienen buscando refugio y alimento (Ducklow et al. 2013). El principal sustento de estos animales es el krill que se alimenta principalmente de diatomeas microplanctónicas (Haberman et al. 2003, Cleary et al. 2018). Las altas concentraciones de krill observadas sugieren una gran acumulación de diatomeas en estas zonas (Nowacek et al. 2009). En estas latitudes, hace 30 años, el programa RACER (Research on Antarctic Coastal Ecosystem Rates, 1986-1992), fue uno de los primeros programas científicos en comprender la importancia de estos ecosistemas costeros y estudiar particularmente el fitoplancton de estas aguas (Huntley et al. 1991; Holm-Hansen y Huntley 1992). Este proyecto comprendió varias campañas oceanográficas de muestreos mensuales que cubrieron más que nada el estrecho de Bransfield y llegaron hasta la zona norte del estrecho de Gerlache y se focalizó en la productividad del fitoplancton (Holm-Hansen y Vernet 1990). En estos últimos 30 años estas zonas costeras al oeste de la PA solo se han estudiado de manera esporádica y principalmente los estudios se han enfocado en los estrechos de Bransfield y Gerlache (ej., Rodríguez et al. 2002; Calbet et al. 2005; Mendes et al. 2018a).

Muchos países cuentan con estaciones científicas a lo largo de la PA que realizan monitoreos durante todo el año (Henley et al. 2019). Las estaciones que cuentan con monitoreo de la comunidad fitoplanctónica se ubican principalmente al norte de la PA en las islas Shetland del Sur, la estación Palmer al sur de la isla Anvers (~64,5°S) expuesta a aguas más abiertas, y la estación Rothera más al



sur ($\sim 67,5^{\circ}\text{S}$) (Kim et al. 2018). Una plataforma de muestreo que no se había considerado hasta el inicio de esta tesis es la flota de buques turísticos que visita la PA durante los meses de verano (Ferreira et al. 2020). Los operadores de buques turistas, regulados por la Asociación Internacional de Operadores de Tours Antárticos (IAATO, por sus siglas en inglés), llevan miles de visitantes a la Antártida cada año (Bender et al. 2016). La IAATO informó que se espera que más de 100.000 viajeros lleguen a la Antártida durante la temporada 2022-2023, entre finales de octubre y mediados de marzo - principios de abril (IAATO 2022). La asociación con estos buques permitiría el muestreo en una mayor extensión temporal y espacial, y podría resultar un método eficaz para caracterizar la sucesión de la comunidad fitoplanctónica dentro de los ecosistemas de fiordos cercanos a la costa (Cusick et al. 2020).

Así en el año 2016 surge el proyecto de ciencia ciudadana FjordPhyto, como una colaboración en la que participan investigadores y buques turísticos miembros de IAATO, con el fin de monitorear las comunidades fitoplanctónicas a lo largo de la PA durante el verano austral (Cusick et al. 2020). Este proyecto busca recabar más información sobre estas zonas costeras que han sido pobremente estudiadas y que se cree son altamente productivas y albergan una importante diversidad de organismos (Nowacek et al. 2011; Grange y Smith 2013). El fitoplancton en aguas internas a estas zonas costeras (por ejemplo, el puerto Neko, la bahía Wilhelmina, la bahía Hanusse, Fig. 4.1) ha sido raramente estudiado. Dos estudios anteriores proporcionaron una somera descripción y enumeración de diatomeas colectadas con red (May et al. 1991; Ferrario et al. 1998) sin dar información alguna sobre otros grupos de fitoplancton. Además, en estas zonas no se cuenta con un análisis completo durante los meses de verano que permita entender la variabilidad estacional del fitoplancton.

Sobre la comunidad fitoplanctónica de las zonas costeras, se conoce que al sur del estrecho de Bransfield y en el estrecho de Gerlache, el fitoplancton está dominado por el nano y el picoplancton ($< 2 \mu\text{m}$) durante la mayor parte del año. También que en estas aguas las floraciones son un fenómeno recurrente durante la primavera y el verano, con registros de floraciones de diatomeas, primnesiofitas (*Phaeocystis antarctica*), prasinofitas (*Pyramimonas* sp.) y criptofitas (Bird y Karl 1991; Vernet et al. 1991; Varela et al. 2002; Schofield et al. 2017; entre otros). La magnitud de estas floraciones es altamente variable y poco se conoce sobre los factores ambientales que las impulsan, así como de su recurrencia estacional o anual (Rodríguez et al. 2002; Garibotti et al. 2003a; Mendes et al. 2013). Hasta el momento, se desconoce si el fitoplancton de las aguas costeras al oeste de la PA, en particular en el interior de los fiordos y bahías, es similar al de la plataforma y otras zonas costeras más alejadas.

En este capítulo el objetivo fue describir la dinámica espacio-temporal de la comunidad fitoplanctónica de zonas costeras al oeste de la PA previamente inexploradas durante la temporada de primavera-verano (noviembre a marzo) y registrar las floraciones que tuvieron lugar durante esos meses. En el



marco de la primera temporada de muestreo del proyecto FjordPhyto, se analizó la abundancia, biomasa y composición del fitoplancton, con el fin de comparar los resultados obtenidos en el área de estudio con investigaciones previas llevadas a cabo en aguas de la plataforma y otras zonas costeras de la PA (por ej., bases científicas, los estrechos de Bransfield y Gerlache). La principal hipótesis es que estas zonas acumulan gran cantidad de fitoplancton durante los meses de verano producto de intensas floraciones de diatomeas. A su vez, la evaluación de esta primera temporada permitió evaluar el programa FjordPhyto como plataforma de muestreo en la PA (Cusick et al. 2020).

4.1.2 Área de estudio

Debido a que los puntos de muestreo se eligieron de acuerdo con los lugares que los buques turísticos visitaban durante los meses de primavera-verano, la zona muestreada comprendió doce zonas costeras diferentes ubicadas al oeste de la PA distribuidas entre los $63^{\circ}54'18,00''$ y los $66^{\circ}53'12,03''$ S y los $60^{\circ}46'44,40''$ y $67^{\circ}53'45,36''$ O (Fig. 4.1).

Estas doce zonas comprenden: cinco bahías distribuidas a lo largo de la PA, bahía del puerto Mikkelsen, bahía Charlotte, bahía Wilhelmina, bahía Paraíso y bahía Hanusse, esta última siendo el único punto de muestreo al sur del círculo polar Antártico; el puerto Neko ubicado en la costa noreste de la bahía Andvord; dos islas ubicadas en el canal Errera que conecta la bahía Andvord y la bahía Wilhelmina (islas Danco y Cuverville); una caleta (caleta Cierva); un punto en el medio del estrecho de Gerlache; una isla en aguas abiertas al sur de la PA (isla Petermann); y un punto en aguas más alejadas de la costa en el estrecho de Matha (nueva Posición) (Fig. 4.1).

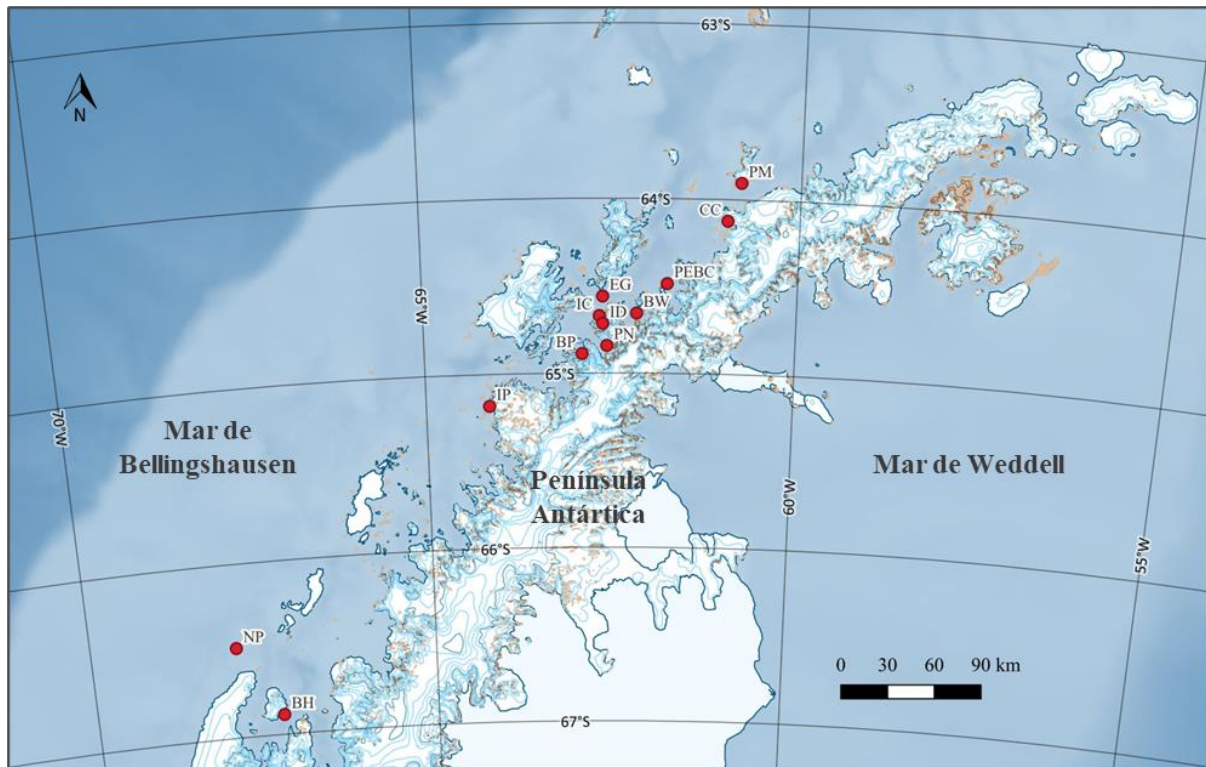


Fig. 4.1. Localización de los doce sitios de muestreo en la costa oeste de la Península Antártica. Los nombres se abreviaron de la siguiente manera, ordenados de norte a sur: puerto Mikkelsen (PM), caleta Cierva (CC), punto de entrada de la bahía Charlotte (PEBC), estrecho de Gerlache (EG), bahía Wilhelmina (BW), isla Danco (ID), isla Cuverville (IC), puerto Neko (PN), bahía Paraíso (BP), isla Petermann (IP), nueva posición (NP) y bahía Hanusse (BH).

4.2 Metodología

Para este capítulo se analizaron un total de 41 muestras, procedentes de las doce sitios de muestreo (Fig. 4.1). El período de muestreo incluyó un muestreo piloto en febrero-marzo de 2016 en el puerto Neko (3 muestras, Tabla 4.1) y un muestreo completo durante la primavera-verano 2016-2017, de noviembre a marzo (38 muestras, Tabla 4.1). El muestreo se realizó en el marco del proyecto de ciencia ciudadana FjordPhyto siguiendo la metodología descrita anteriormente en los materiales y métodos (Capítulo 2 sección 2.1.2).

Tabla 4.1. Número de muestra, nombre, fecha y ubicación geográfica de los sitios dónde se tomaron las 41 muestras analizadas en este capítulo. Las muestras están organizadas cronológicamente exceptuando las 3 muestras tomadas en febrero-marzo 2016 las que fueron incluidas dentro de febrero-marzo 2017.

Número de muestra	Sitio de muestreo	Fecha de muestreo	Latitud (°S)	Longitud (°O)
1	Isla Cuverville	16-Nov-16	64°40'04,8"	62°37'48"
2	Caleta Cierva	18-Nov-16	64°09'18"	60°55'12"
3	Puerto Mikkelsen	18-Nov-16	63°54'18"	60°46'44,4"
4	Caleta Cierva	24-Nov-16	64°08'00,24"	60°55'42,3"



5	Punto de entrada de la bahía Charlotte	24-Nov-16	64°29'13,26"	61°43'49,26"
6	Bahía Wilhelmina	25-Nov-16	64°37'13,44"	62°12'07,14"
7	Bahía Wilhelmina	8-Dic-16	64°39'24,84"	62°08'08,16"
8	Isla Danco	10-Dic-16	64°42'59,04"	62°35'18,96"
9	Punto de entrada de la bahía Charlotte	14-Dic-16	64°29'13,26"	61°43'49,26"
10	Bahía Wilhelmina	14-Dic-16	64°37'13,44"	62°12'07,14"
11	Puerto Neko	17-Dic-16	64°50'34,44"	62°32'13,13"
12	Isla Cuverville	17-Dic-16	64°40'12,12"	62°38'24,72"
13	Isla Danco	18-Dic-16	64°42'58,79"	62°35'18,85"
14	Caleta Cierva	23-Dic-16	64°08'12"	60°56'48"
15	Nueva Posición	25-Dic-16	66°29'00,78"	67°53'45,36"
16	Isla Cuverville	26-Dic-16	64°40'00,12"	62°38'36"
17	Puerto Neko	26-Dic-16	64°50'21,6"	62°32'19,8"
18	Bahía Paraíso	27-Dic-16	64°53'15"	62°51'50,58"
19	Estrecho de Gerlache	29-Dic-16	64°33'36"	62°35'24"
20	Caleta Cierva	2-Ene-17	64°07'18"	60°57'24"
21	Bahía Wilhelmina	4-Ene-17	64°40'24"	62°06'30"
22	Isla Cuverville	6-Ene-17	64°40'18,3"	62°38'06,3"
23	Bahía Paraíso	8-Ene-17	64°53'18,3"	62°52'03,66"
24	Isla Danco	8-Ene-17	64°43'47,4"	62°36'31,2"
25	Puerto Neko	12-Ene-17	64°50'34,2"	62°32'16,2"
26	Bahía Wilhelmina	20-Ene-17	64°42'58"	62°15'26"
27	Puerto Neko	20-Ene-17	64°50'31"	62°32'13"
28	Isla Cuverville	3-Feb-17	64°40'23,34"	62°37'39,54"
29	Puerto Neko	3-Feb-17	64°50'06"	62°32'03,06"
30	Bahía Paraíso	5-Feb-17	64°53'01,2"	62°53'34,8"
31	Puerto Neko	9-Feb-17	64°50'33"	62°32'04"
32	Puerto Neko	12-Feb-17	64°50'22,92"	62°32'06,72"
33	Puerto Neko	14-Feb-16	64°49'59,88"	62°33'00"
34	Bahía Hanusse	16-Feb-17	66°53'12,03"	67°16'43,26"
35	Puerto Neko	17-Feb-17	64°50'30"	62°32'09"
36	Isla Petermann	17-Feb-17	64°07'25"	60°56'47"
37	Caleta Cierva	20-Feb-17	64°07'26"	60°56'44"
38	Puerto Neko	22-Feb-16	64°49'59,88"	62°33'00"
39	Caleta Cierva	27-Feb-17	64°07'26"	60°56'44"
40	Puerto Neko	1-Mar-17	64°50'25,2"	62°32'23,82"
41	Puerto Neko	3-Mar-16	64°49'59,88"	62°33'00"

Los mapas de distribución de abundancia y biomasa del fitoplancton se realizaron con el software QGIS (versión 2.18, 2016).



4.3 Resultados

4.3.1 Abundancia, biomasa y composición fitoplanctónica

La abundancia total fitoplanctónica varió significativamente en toda la temporada muestreada (Tabla 4.2, Fig. 4.2a). Las mayores concentraciones ($>2,5 \times 10^6$ células L^{-1}) se registraron entre diciembre y enero, con menores abundancias en noviembre, febrero y marzo (Fig. 4.2a y Fig. 4.3). Las concentraciones más altas se observaron entre la bahía Wilhelmina y el puerto Paraíso (Fig. 4.2a). La biomasa total varió en tres órdenes de magnitud (Tabla 4.2) con valores más altos entre diciembre y marzo (Fig. 4.2b y Fig. 4.3). La biomasa más alta ($1.686,8 \mu gC L^{-1}$) se encontró en diciembre en la isla Danco durante una floración de dinoflagelados desnudos con presencia de cloroplastos (muestra 13). También se observó alta biomasa ($100 - 650 \mu gC L^{-1}$) durante diciembre y enero de 2016-2017 entre el punto de entrada de la bahía Charlotte y el puerto Neko (entre $64^{\circ} 29'$ y $64^{\circ} 50' S$), coincidente con el área de mayor abundancia celular, en febrero alrededor de la bahía Hanusse y en marzo de 2016 en el puerto Neko cuando tuvo lugar una floración de *Pyramimonas* sp. (muestra 41).

Tabla 4.2 Valores máximos, mínimos y promedio de abundancia celular (células L^{-1}) y biomasa ($\mu gC L^{-1}$) de los principales grupos de fitoplancton observados a lo largo de toda la temporada de muestreo.

		Mínimo	Máximo	Promedio
Fitoplancton Total	Abundancia	$3,1 \times 10^4$	$10,5 \times 10^6$	$11,2 \times 10^5$
	Biomasa	1,1	1.686,8	106,9
Criptofitas	Abundancia	20	$6,4 \times 10^6$	$2,5 \times 10^5$
	Biomasa	0,01	97,5	3,8
Prasinofitas	Abundancia	40	$1,4 \times 10^6$	5×10^4
	Biomasa	0,01	327	11,4
Pequeños flagelados	Abundancia	$2,6 \times 10^4$	$3,7 \times 10^6$	$4,6 \times 10^5$
	Biomasa	0,07	9,7	1,2
Diatomeas	Abundancia	194	$8,5 \times 10^5$	9×10^4
	Biomasa	0,1	357	44,7
Dinoflagelados	Abundancia	40	$9,6 \times 10^6$	$2,7 \times 10^5$
	Biomasa	0,06	1.640	46,4

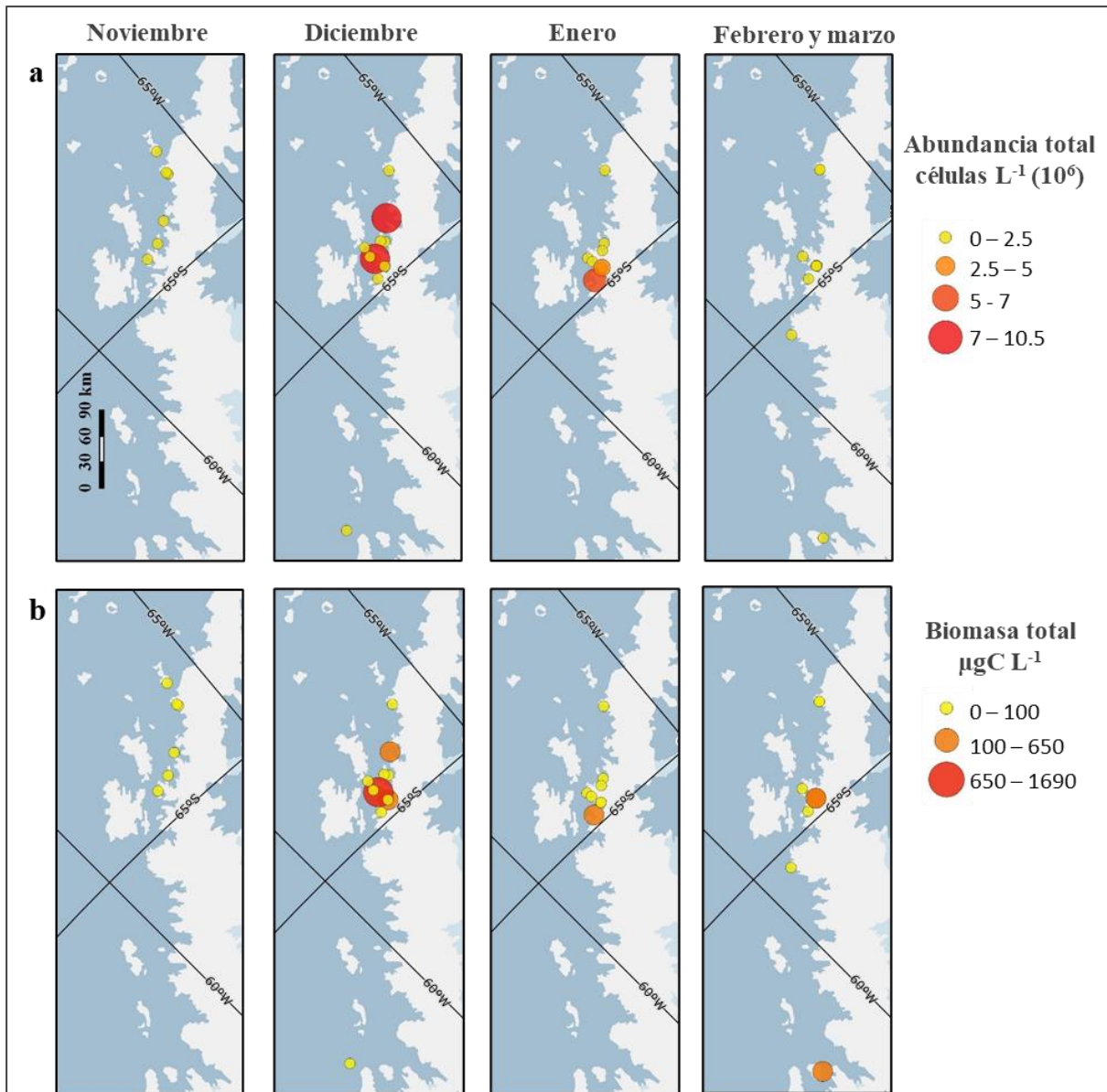


Fig. 4.2 Distribución de la abundancia (a) y la biomasa (b) total de fitoplancton por mes durante 2016-2017.

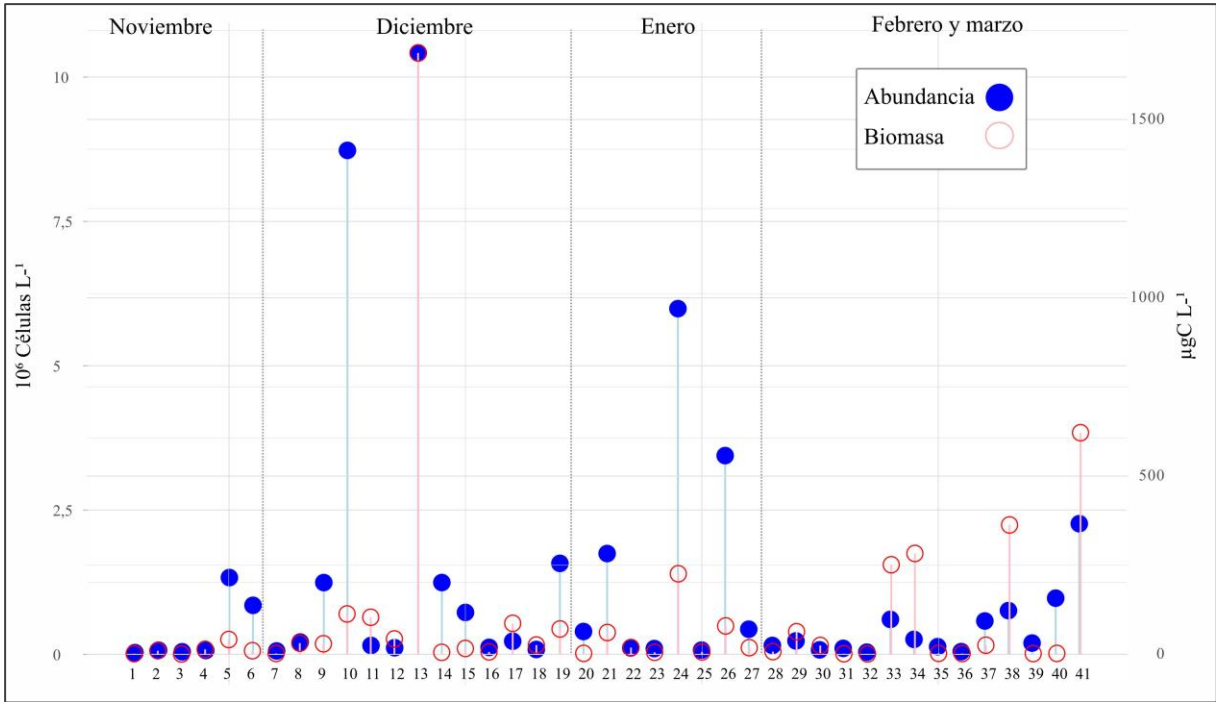


Fig. 4.3. Distribución de la abundancia (azul) y biomasa (rojo) total del fitoplancton durante 2016-2017. 1 - 41 se refieren al número de muestra en la Tabla 4.1.

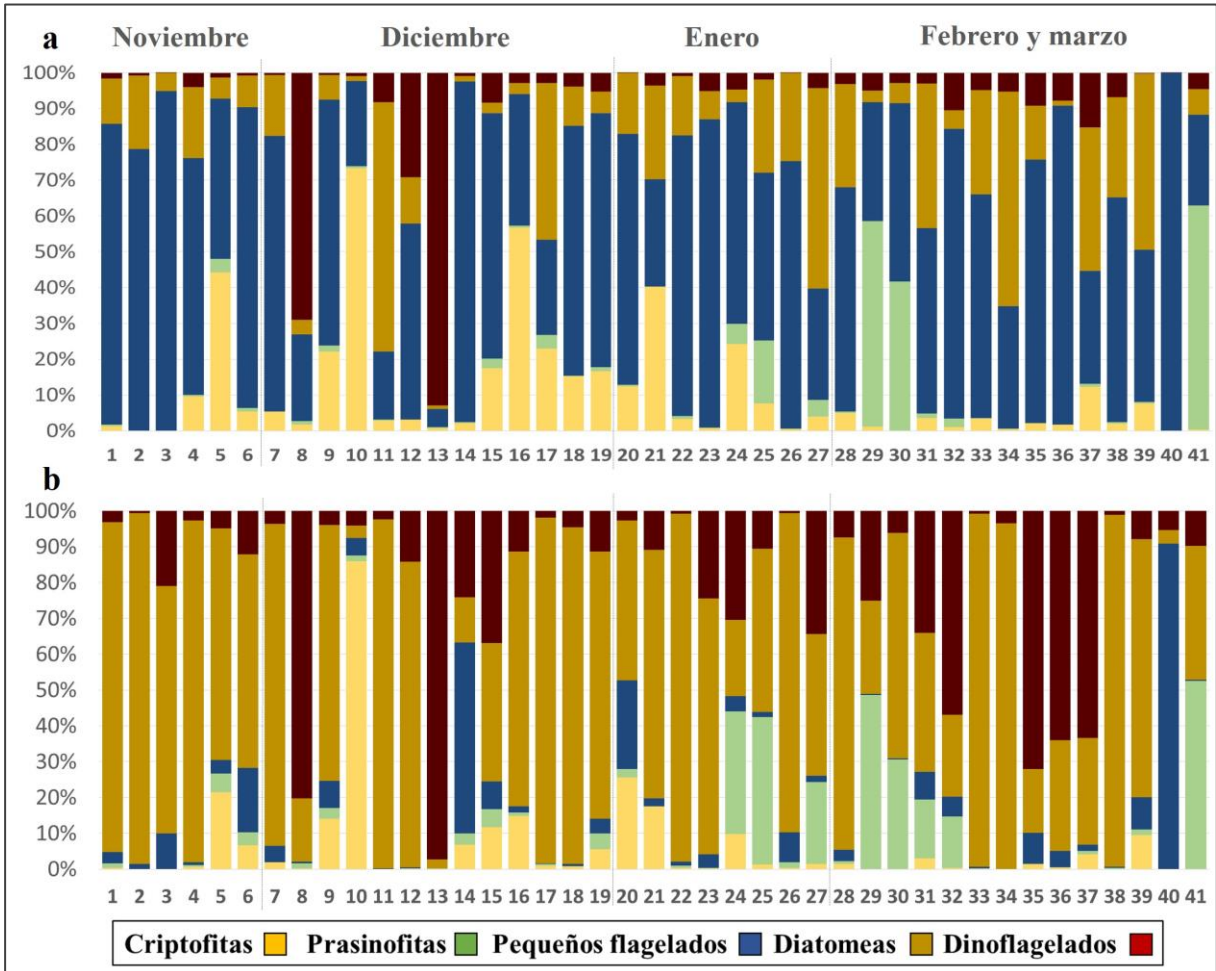


Fig. 4.4 a Contribución relativa de los cinco grupos de fitoplancton a la abundancia celular total. **b** Contribución relativa de los cinco grupos de fitoplancton a la biomasa total de carbono. 1 - 41 se refieren al número de muestra en la Tabla 4.1.



Los dinoflagelados y las diatomeas fueron los grupos más importantes en términos de aporte de biomasa a lo largo del período de estudio (Fig. 4.4b), representando 58,4% y 30,8% del carbono total, respectivamente. Le siguieron las criptofitas (5%), las prasinofitas (4,4%) y los pequeños flagelados (1,4%) (Fig. 4.4b). Los pequeños flagelados ($\leq 5 \mu\text{m}$) dominaron la abundancia de fitoplancton durante toda la temporada (41%), seguidos por las diatomeas (25%), las criptofitas (24%), los dinoflagelados (8%) y las prasinofitas (2%) (Fig. 4.4a).

Los dinoflagelados estuvieron presentes durante toda la temporada, pero fueron más conspicuos durante diciembre cuando alcanzaron la mayor abundancia y biomasa (Tabla 4.2, Fig. 4.4). También fueron importantes durante febrero y marzo y tuvieron un mínimo durante noviembre (Tabla 4.2, Fig. 4.4). El grupo estuvo representado principalmente por especies de dinoflagelados desnudos y de pequeño tamaño (entre 5 y 20 μm), que representaron el 83% de la abundancia total de dinoflagelados y casi el 60% de la biomasa total de dinoflagelados. Los dinoflagelados tecados de los géneros *Peridiniella* y *Prorocentrum* generalmente se observaron en menor abundancia y contribuyeron en menor grado a la biomasa.

Las diatomeas estuvieron presentes en todas las estaciones y generalmente se encontraron en bajas concentraciones (Tabla 4.2). Durante todo el período de estudio, las diatomeas contribuyeron principalmente al carbono total del fitoplancton en las muestras con biomasa media a baja (Fig. 4.4). Las diatomeas nano y microplanctónicas contribuyeron de manera diferente a la abundancia y la biomasa. Los valores más altos de biomasa de diatomeas (248 y 357 $\mu\text{gC L}^{-1}$) correspondientes a abundancias de 1,7 y 2,1 $\times 10^5$ células L^{-1} se encontraron durante febrero 2016 en el puerto Neko (muestras 33 y 38 respectivamente), y *Odontella weissflogii*, una especie microplanctónica, fue la diatomea más abundante en esas muestras (representando 64% - 76% de la abundancia total de diatomeas). En febrero de 2017, solo en el área de muestreo más al sur (bahía Hanusse, muestra 34), se encontró un pico de biomasa de diatomeas (273 $\mu\text{gC L}^{-1}$) con un ensamble similar, con abundancias altas (1,2 $\times 10^5$ células L^{-1}) de *O. weissflogii*. En menor medida, otros taxones de diatomeas de gran tamaño como *Proboscia cf. truncata* y *Corethron pennatum* contribuyeron significativamente a la biomasa fitoplanctónica durante diciembre en todas las áreas. Los organismos grandes pertenecientes al género *Coscinodiscus* ($\geq 80 \mu\text{m}$) fueron más importantes durante finales de diciembre y febrero en muestras con alta biomasa. Por el contrario, los ensambles dominados por diatomeas nanoplanctónicas ($\leq 25 \mu\text{m}$) como *Chaetoceros spp.*, *Fragilariopsis spp.* y Thalassiosirales $\leq 15 \mu\text{m}$ alcanzaron abundancias altas (por ejemplo, muestra 26, Tabla 4.2), pero contribuyeron menos a la biomasa ($\sim 70 \mu\text{gC L}^{-1}$) (Fig. 4.4).



Las criptofitas se observaron en el 93% de las muestras, hicieron grandes contribuciones a la abundancia total de fitoplancton, principalmente entre finales de noviembre y primeros días de enero, cuando alcanzaron hasta ~75% del fitoplancton total (Fig. 4.4a). La mayor abundancia y biomasa de criptofitas se encontró entre diciembre y mediados de enero, alcanzando valores máximos en diciembre (Tabla 4.2, Fig. 4.4). Por el contrario, su abundancia relativa disminuyó a fines del verano. Los especímenes de criptofitas observados a lo largo de este estudio presentaron un tamaño y una forma similares al MO, pero no pudieron ser identificados al nivel de especie (ver capítulo anterior).

Las prasinofitas estuvieron presentes en el 80% de las muestras, pero por lo general fueron un componente menor de los ensambles de fitoplancton (Tabla 4.2, Fig. 4.4), con la excepción de una floración de *Pyramimonas* en el puerto Neko durante marzo 2016 (ver descripción morfológica de los organismos formadores de la floración en el capítulo anterior). Aunque estos organismos también estuvieron presentes en 2017, alcanzaron concentraciones menores (máximo de $3,4 \times 10^5$ células L^{-1} y $77,5 \mu gC L^{-1}$ en la muestra 24). Durante este estudio se identificaron dos tipos morfológicos marcadamente diferentes de prasinofitas según la longitud de sus células: pequeñas prasinofitas no identificadas a nivel de género (5–8 μm) y células grandes pertenecientes al género *Pyramimonas* ($\geq 15 \mu m$). Aunque las *Pyramimonas* grandes hicieron contribuciones de hasta 30%–50% de la biomasa total en algunas áreas al norte del área de estudio, por ej., en la isla Danco, los puertos Neko y Paraíso (muestras 24, 25, 29, 30 y 41, Tabla 4.1), estos organismos no se observaron en las tres estaciones al sur de los 65°S.

Los pequeños flagelados ($\leq 5 \mu m$) estuvieron presentes en todo el período estudiado y generalmente dominaron la abundancia de fitoplancton durante primavera-verano, alcanzando hasta el 90% del total de células de fitoplancton en algunas muestras, principalmente durante noviembre (Fig. 4.4a). A pesar de encontrarse en altas concentraciones celulares, aportaron poco a la biomasa total (Tabla 4.2, Fig. 4.4b).

4.3.2 Principales floraciones registradas

Durante el período de muestreo, se observaron tres picos principales con altas concentraciones de células ($\geq 1,5 \times 10^6$ células L^{-1}) que además se correspondieron con valores altos de biomasa ($\geq 97,5 \mu gC L^{-1}$). A continuación, se describe la magnitud y composición de dichas floraciones en orden cronológico, mientras que las características morfológicas de los organismos responsables de estas floraciones se discuten detalladamente en el capítulo anterior.



El 3 de marzo de 2016, se registró una floración de *Pyramimonas* sp. en el puerto Neko (muestra 41), con una abundancia de $1,4 \times 10^6$ células L^{-1} y una biomasa de $327 \mu gC L^{-1}$, que representaron el 55% y 51% de la abundancia y biomasa total de fitoplancton, respectivamente.

El 14 de diciembre de 2016, se registró una floración de criptofitas en la bahía Wilhelmina (muestra 10), con una abundancia de $6,4 \times 10^6$ células L^{-1} y una biomasa de $97,5 \mu gC L^{-1}$, que representaron alrededor del 73% de la abundancia total de fitoplancton y el 85% de la biomasa total en esta muestra.

El 18 de diciembre de 2016, se registró una floración de pequeños dinoflagelados desnudos en el canal Errera, en los alrededores de la isla Danco (muestra 13), con una abundancia de $9,5 \times 10^6$ células L^{-1} y una biomasa de $1,597 \mu gC L^{-1}$. En esta muestra, estos organismos representaron alrededor del 90% de la abundancia total de fitoplancton y el 97% de la biomasa total.

4.4 Discusión

Los picos de biomasa y abundancia encontrados a lo largo de las zonas costeras al oeste de la PA son comparables en magnitud a los informados previamente para los estrechos de Bransfield y Gerlache, la isla Anvers (estación Palmer, $64^{\circ} 48' S - 64^{\circ} 60' O$) y la bahía Margarita (ver Tabla 4.3). La mayor abundancia y biomasa de fitoplancton se observó durante diciembre y enero alrededor de la costa de la isla Danco (Fig. 4.2), coincidiendo con una zona de alta congregación de megafauna bentónica previamente reportada (Grange y Smith 2013). Para poner en contexto los picos de biomasa y abundancia celular encontrados en esta primera temporada de muestreo, se realizó un relevamiento bibliográfico de todas las floraciones registradas en la literatura en zonas costera al oeste de la PA entre los 63° y los $68^{\circ} S$ (Tabla 4.3). Al evaluar estos registros no se observan patrones claros sobre las floraciones. Las floraciones se detectan durante toda la temporada productiva, desde noviembre hasta febrero, y en este capítulo se registra incluso una floración en marzo. En cuanto a los taxones que componen estas floraciones, se destacan las diatomeas microplanctónicas algunas veces acompañadas de primnesiofitas, quienes alcanzan los valores más altos de biomasa. Los taxones de diatomeas que se mencionan son típicamente Antárticos. Las floraciones de criptofitas son también frecuentes y existen registros previos de floraciones de prasinofitas. Pero no existe ningún registro de floraciones de dinoflagelados para la zona.



Tabla 4.3 Comparación entre las principales floraciones de fitoplancton registradas en la bibliografía para el oeste de la PA entre el estrecho de Bransfield y la bahía Margarita (entre 63° y 68° S) y las floraciones documentadas en esta primera temporada. N/A, sin datos.

Taxones	Fecha	Área	Abundancia (células L ⁻¹)	Cl- <i>a</i> (µg L ⁻¹) o Biomasa (µgC L ⁻¹)	Referencias
<i>Pyramimonas</i> sp.	Enero 1987	Estrecho de Gerlache	>7 x 10 ⁵	25 µg L ⁻¹	Bird y Karl 1991
Diatomeas (<i>Rhizosolenia</i> y <i>Odontella</i> spp.) + <i>Phaeocystis</i>	Enero 1987	Estrecho de Gerlache	N/A	15 – 25 µg L ⁻¹	Holm-Hansen et al. 1989
Diatomeas y <i>Pyramimonas</i> sp.	Noviembre 1989	Estrecho de Gerlache	N/A	15 – 20 µg L ⁻¹	Holm-Hansen y Vernet 1990
Criptofitas (<i>Cryptomonas</i> cf. <i>acuta</i>)	Diciembre 1991/ Enero 1992	Estrecho de Gerlache	3 x 10 ⁶	15,4 µg L ⁻¹	Ferrario y Sar 1992
Criptofitas	Diciembre 1991/ Enero 1992	Estrecho de Gerlache	N/A	<10 µg L ⁻¹	Vernet 1992
Criptofitas (<i>Cryptomonas</i> sp.)	Diciembre 1995	Estrecho de Bransfield	6,36 x 10 ⁶	N/A	Rodríguez et al. 2002
<i>Pyramimonas</i> cf. <i>gelidicola</i>	Enero 1996	Estrecho de Gerlache	1,73 x 10 ⁶	N/A	Rodríguez et al. 2002
Criptofitas	Enero 1996	Isla Anvers	11,3 x 10 ⁶	229 µgC L ⁻¹	Garibotti et al. 2005a
Diatomeas (principalmente <i>E. antarctica</i> , <i>O. weissflogii</i> y <i>Coscinodiscus bouvet</i>) + <i>Phaeocystis</i>	Febrero 1996	Bahía Margarita	2,1 x 10 ⁶	1.563 µgC L ⁻¹	Garibotti et al. 2005a
Diatomeas (principalmente <i>E. antarctica</i> , <i>O. weissflogii</i>) + <i>Phaeocystis</i>	Febrero 1997	Bahía Margarita	4,2 x 10 ⁶	888 µgC L ⁻¹	Garibotti et al. 2005a
Criptofitas	Enero 1999	Isla Anvers	15,7 x 10 ⁶	369 µgC L ⁻¹	Garibotti et al. 2005a
Diatomeas (principalmente <i>C. bouvet</i> y <i>Chaetoceros socialis</i>) + <i>Phaeocystis</i>	Febrero 1999	Bahía Margarita	6 x 10 ⁶	1.442 µgC L ⁻¹	Garibotti et al. 2005a
Criptofitas	Enero 2010	Estrecho de Bransfield	5 x 10 ⁵	30,7- 38,2 µgC L ⁻¹	García-Muñoz et al. 2013
Criptofitas	Febrero 2010	Estrecho de Bransfield	N/A	16,9 µgC L ⁻¹	Mendes et al. 2013
Diatomeas (<i>Thalassiosira</i> spp., <i>Chaetoceros</i> spp.)	Febrero 2017	Bahía Sur	N/A	19,7 µg L ⁻¹	Höfer et al. 2019
Diatomeas (principalmente <i>O. weissflogii</i>)	Febrero 2016	Estrecho de Gerlache	N/A	46,5 µg L ⁻¹	Costa et al. 2020
<i>Pyramimonas</i> sp.	Marzo 2016	Puerto Neko	1,4 x 10 ⁶	327 µgC L ⁻¹	Esta tesis
Criptofitas	Diciembre 2016	Bahía Wilhelmina	6,4 x 10 ⁶	97,5 µgC L ⁻¹	Esta tesis
Dinoflagelados desnudos	Diciembre 2016	Isla Danco	9,6 x 10 ⁶	1.640 µgC L ⁻¹	Esta tesis



Para comparar con floraciones previas al oeste de la PA, detectadas por clorofila *a* (Cl-*a*), se estimó la Cl-*a* de la floración de dinoflagelados desnudos (muestra 13) en $\sim 27,5 \mu\text{g Cl-}a \text{ L}^{-1}$ utilizando la relación Carbono a Cl-*a* proporcionada por Montagnes et al. (1994). Esta concentración es comparable a una gran floración de diatomeas y primnesiofitas (*Phaeocystis pouchetii*) observada previamente por Holm-Hansen et al. (1989) en el estrecho de Gerlache cerca de la isla Anvers (Tabla 4.3). Valores altos similares de Cl-*a* en los estrechos de Bransfield y Gerlache se han relacionado con otros taxones además de diatomeas y primnesiofitas, como prasinofitas del género *Pyramimonas* (Tabla 4.3), pero nunca con dinoflagelados. Rodríguez et al. (2002) atribuyeron las floraciones recurrentes de primavera y verano de fitoflagelados, criptofitas y ocasionalmente *Pyramimonas* en los estrechos de Gerlache y Bransfield a la interacción de diferentes procesos oceanográficos, principalmente, a la estabilización de la capa de mezcla superficial por el derretimiento del hielo marino y el desarrollo de sistemas frontales. Es de esperar que ocurran procesos similares en el área de muestreo, principalmente debido a los frentes de glaciares cercanos que suministran agua dulce (Dierssen et al. 2002; Meredith et al. 2008).

A pesar de la gran variabilidad en la abundancia y biomasa de los principales grupos de fitoplancton en este primer muestreo (Fig. 4.3), se pueden observar patrones generales de distribución temporal. Diciembre y enero presentaron la mayor abundancia de criptofitas (Fig. 4.3b), similar a las observaciones de Schofield et al. (2017) quienes estudiaron taxones de fitoplancton por pigmentos en las cercanías de la isla Anvers. Sin embargo, debido a su pequeño tamaño, las criptofitas generalmente no dominaron la biomasa de fitoplancton (Fig. 4.3c). Las prasinofitas fueron importantes contribuyentes de biomasa, más tarde en la temporada, desde finales de enero hasta marzo (Fig. 4.3c), coexistiendo con diatomeas microplanctónicas. Los principales componentes de este grupo fueron organismos pertenecientes al género *Pyramimonas*. Se sabe que las prasinofitas son un componente común del fitoplancton de verano al oeste de la PA y, a veces, desarrollan floraciones (Rodríguez et al. 2002; Garibotti et al. 2003a, 2005a; Schofield et al. 2017).

La ausencia de una floración de diatomeas microplanctónicas fue inesperada ya que las diatomeas se consideran un componente clave en la Antártida, y se sabe que llegan a formar importantes floraciones de primavera-verano en asociación con el borde del hielo marino en otras zonas de la PA (Tabla 4.3). Aunque en este estudio las diatomeas hicieron importantes aportes de biomasa durante la temporada muestreada (Fig. 4.3b), no alcanzaron los valores altos encontrados anteriormente, por ej., $1.563 \mu\text{gC L}^{-1}$ en febrero 1996 en la bahía Margarita (Tabla 4.3). En la temporada 2016-2017 la biomasa de diatomeas no alcanzó valores superiores a $357 \mu\text{gC L}^{-1}$, coincidiendo con veranos de baja abundancia de diatomeas (Garibotti et al. 2005b). Sin embargo, Costa et al. (2020) registran una importante floración de diatomeas microplanctónicas un año antes durante febrero 2016 en el estrecho de



Gerlache. Si bien esta floración fue algo excepcional y estuvo relacionada a un periodo de retraso atípico en el retroceso del hielo marino causado por un fenómeno extremo de El Niño, muestra que las floraciones de diatomeas microplanctónicas ocurren en la zona. El hecho de que las diatomeas no hayan sido importantes durante este muestreo podría deberse a la disminución en la extensión de la capa de hielo marino en los fiordos y pasajes en 2016 (Torres Parra et al. 2020; Meredith et al. 2021), lo que pudo haber evitado la formación de la clásica floración de diatomeas, como explican Rozema et al. (2017) para la bahía Margarita.

La fracción nanoplanctónica (2-20 μm) predominó numéricamente sobre el microplancton (>20 μm) durante este estudio. Los pequeños flagelados y las criptofitas fueron los grupos más abundantes (Fig. 4.3b). Además, los tres picos principales de abundancia (es decir, las floraciones) estuvieron compuestos por taxones pertenecientes a la fracción nanoplanctónica. La abundancia de nanofitoplancton generalmente estuvo dominada por células pequeñas ($\leq 5 \mu\text{m}$) no identificadas (Fig. 4.3b), semejantes a células individuales de *Phaeocystis* sp. (primnesiofitas), pero no se detectó la aparición de las típicas colonias esféricas (Zingone et al. 2011). Las células solitarias de *Phaeocystis* son la forma dominante en las aguas de la plataforma de la PA, a excepción de la bahía Margarita, donde las colonias de *Phaeocystis* sp. se asocian con diatomeas (Garibotti et al. 2003a; Rozema et al. 2017b). De manera similar, la forma colonial de *Phaeocystis antarctica*, generalmente asociada con diatomeas, es un componente recurrente del fitoplancton en los estrechos de Bransfield y Gerlache (Rodríguez et al. 2002). Por lo tanto, la comunidad de fitoplancton de primavera-verano en el área de estudio, parece estar dominada por flagelados, similar a las observaciones previas en el verano austral al oeste de la PA, con base a observaciones de clorofila *a* fraccionada por tamaño y microscopía (Holm-Hansen et al. 1989; Rodríguez et al. 2002; Garibotti et al. 2003a).

El análisis de imágenes satelitales entre 1997 y 2003 combinado con datos de pigmentos medidos in situ sugieren que en la comunidad fitoplanctónica del oeste de la PA se ha incrementado la cantidad de criptofitas por sobre las diatomeas microplanctónicas (Montes-Hugo et al. 2008). En el estrecho de Bransfield, las poblaciones de criptofitas también parecen estar aumentando, y la pregunta de qué factores benefician a estos organismos sigue sin respuesta (Mendes et al. 2013, 2018a). De la misma manera, en este estudio, las criptofitas fueron un componente conspicuo de la comunidad fitoplanctónica (Fig. 4.3b). El dominio de las criptofitas se ha atribuido previamente, entre otras razones, al pastoreo selectivo y la estabilidad de la capa de mezcla (Garibotti et al. 2003a), y a la preferencia/tolerancia fisiológica de estos organismos a bajas salinidades (Moline et al. 2004). Asimismo, (Mendes et al. 2018a) plantearon recientemente la hipótesis de que las criptofitas tendrían plasticidad fotofisiológica para tolerar altas irradiancias en las capas superiores de la columna de agua y formar floraciones en tales condiciones. Aunque el presente estudio no permite hacer inferencias



sobre los factores que podrían beneficiar a las criptofitas, sí sugiere para 2016-2017 una mayor importancia de los nanoflagelados sobre las diatomeas microplanctónicas, en aguas costeras al oeste de la PA.

Existen varios registros previos de floraciones de criptofitas en los estrechos de Gerlache y Bransfield, también en aguas costeras al este de la PA y de la plataforma (véase la Tabla 4.3). Sin embargo, sólo Rodríguez et al. (2002) y Garibotti et al. (2005a) registran abundancias superiores a las registradas en las aguas costeras analizadas en este estudio (Tabla 4.3). De este modo, los datos brindados sugieren que esta región presenta frecuentemente grandes floraciones de criptofitas, las que posiblemente correspondan a una nueva especie (ver capítulo anterior sección 3.4.2; Hamilton et al. 2021). De manera similar, la aparición de floraciones de *Pyramimonas* en esta región ha sido descrita previamente para el estrecho de Gerlache (Tabla 4.3) aunque la identidad específica de estos organismos no se conoce (ver capítulo anterior sección 3.4.2).

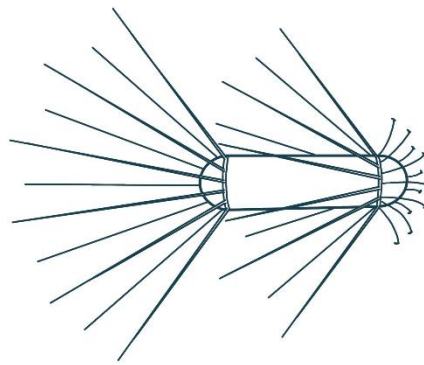
Los dinoflagelados fueron los principales contribuyentes de biomasa de este verano, alcanzando los valores más altos de abundancia y biomasa en diciembre. Dentro de este grupo, los pequeños dinoflagelados desnudos dominaron sobre los grandes géneros tecados, similar a estudios previos en aguas de la plataforma de la PA (Garibotti et al. 2003b; Garzio y Steinberg 2013). Los dinoflagelados desnudos nunca se habían encontrado previamente en gran abundancia al oeste de la PA (Rodríguez et al. 2002; Garibotti et al. 2003a, b; Garzio y Steinberg 2013; Gonçalves-Araujo et al. 2015; Schofield et al. 2017; Arrigo et al. 2017). Los valores máximos registrados de abundancia de dinoflagelados en el estrecho de Gerlache no superan las 4×10^5 células L^{-1} (Rodríguez et al. 2002) ni los 18 - 20 $\mu gC L^{-1}$ de biomasa en aguas de plataforma al oeste de la PA (Garibotti et al. 2003a; Garzio y Steinberg 2013). La floración de dinoflagelados observada en este trabajo fue de 20 a 80 veces mayor (Tabla 4.2) que los registros anteriores para la región. A pesar de las floraciones del pequeño dinoflagelado *Polarella glacialis* (hasta 4×10^6 células L^{-1}) relacionadas con el hielo marino durante noviembre y diciembre al este de la Antártida, particularmente en la ensenada McMurdo (Stoecker et al. 1992; Montresor et al. 1999) y la estación Davis (Thomson et al. 2006), nuestros hallazgos representan la primera floración de dinoflagelados de esta magnitud reportada para el oeste de la PA.

4.5 Conclusión

Este capítulo presenta una primera aproximación a la dinámica espacio-temporal del fitoplancton en doce zonas costeras al oeste de la PA de las cuales no se contaba con información previa sobre la comunidad fitoplanctónica. Los resultados de este capítulo sugieren que las aguas costeras al oeste de la PA entre los 63° y 67° S son una región importante para la acumulación de fitoplancton, destacando la importancia de los nanofitoflagelados (pequeños flagelados, criptofitas, prasinofitas y pequeños



dinoflagelados desnudos) en la zona. De esta manera, la composición del fitoplancton de esta región, en esta primera temporada muestreada, parece ser diferente de las aguas de la plataforma al oeste de la PA y del estrecho de Bransfield donde las diatomeas microplanctónicas dominan durante primavera y verano. Al no encontrarse floraciones de diatomeas se rechaza la hipótesis planteada sobre el rol predominante de este grupo de organismos en la acumulación de biomasa fitoplanctónica en la zona. Sin embargo, estudios adicionales en años consecutivos permitirán comprender de mejor manera la composición fitoplanctónica de estas áreas así como la dinámica y estacionalidad de las floraciones.



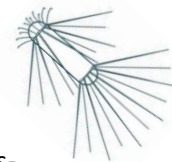
Capítulo 5

Bahía Andvord: dinámica y productividad del fitoplancton de primavera y otoño en un fiordo al oeste de la PA

5.1 Introducción

El oeste de la PA es reconocido como una de las regiones más productivas del Océano Austral, mostrando un fuerte gradiente de aguas abiertas poco productivas ($\sim 100 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) a aguas altamente productivas ($\sim 1.000 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) cerca de la costa (Vernet et al. 2008). Asimismo, varios estudios en zonas costeras de la PA destacan una alta productividad durante el verano, principalmente asociada a floraciones fitoplanctónicas (Varela et al. 2002; Garibotti et al. 2005a; Schloss et al. 2012; Trimborn et al. 2015; Rozema et al. 2017a; Schofield et al. 2017; Kim et al. 2018; Höfer et al. 2019). En fiordos árticos bien estudiados y altamente productivos, se ha demostrado que el deshielo glacial potencia el crecimiento del fitoplancton mediante el suministro de nutrientes (Meire et al. 2017; Cape et al. 2019a). En la parte norte de la PA, se ha descubierto recientemente que el agua de deshielo glacial afecta a la abundancia y composición del fitoplancton (García et al. 2019; Lima et al. 2019). Sin embargo, el agua de deshielo no afecta por igual a todos los grupos de fitoplancton, se ha encontrado que las criptofitas tienen más afinidad por las aguas con menor salinidad (Schofield et al. 2017). También se ha visto que una disminución en la salinidad del agua está relacionada con diatomeas de tamaños más pequeños (Hernando et al. 2015).

Las diatomeas son importantes formadoras de floraciones durante los meses de verano y las principales productoras del Océano Austral (Pinkerton et al. 2021; Gilbertson et al. 2022). De esta manera los ecosistemas dominados por diatomeas soportan una gran biomasa zooplanctónica y por lo tanto la fauna de consumidores asociados (Ballerini et al. 2014). Los fiordos al oeste de la PA han sido reconocidos recientemente como *hot spots* de diversidad de megafauna bentónica (Grange y Smith 2013) y alojan grandes conglomeraciones de krill (Nowacek et al. 2011). Esto sugiere que los



fiordos al oeste de la PA tienen una alta productividad primaria -probablemente asociada a diatomeas- aunque al momento de realizar esta tesis no se contaban con estudios que respalden esta suposición.

Particularmente en la bahía Andvord, se han observado densas agregaciones de krill y ballenas durante meses de verano y otoño (Nowacek et al. 2011; Espinasse et al. 2012). En este fiordo, Pan et al. (2019) encontraron recientemente una correlación positiva significativa entre la fracción de agua de deshielo y la concentración de clorofila a (*Cl-a*), posiblemente como resultado de capas de mezcla poco profundas y el enriquecimiento de nutrientes por las plumas glaciares. Durante la primavera, los resultados del análisis de pigmentos mostraron que las criptofitas eran el grupo más abundante e, inesperadamente, las diatomeas no formaron floraciones cerca del frente glaciar a pesar de la alta concentración de hierro (Forsch et al. 2021). Estos autores destacaron este fiordo como un entorno de alta biomasa fitoplanctónica y de altas concentraciones de macro y micronutrientes en comparación con la región de la plataforma de la PA, con una capa de mezcla consistentemente poco profunda (Mitchell y Holm-Hansen 1991).

En este capítulo, el objetivo fue relacionar la composición, la diversidad y la biomasa de la comunidad fitoplanctónica con la productividad primaria, las tasas de crecimiento y las condiciones ambientales en la bahía Andvord y aguas adyacentes del estrecho de Gerlache. La principal hipótesis es que existe una relación entre la composición y la productividad del fitoplancton y que las diatomeas juegan un rol principal en estos ambientes como principales productores primarios.

5.1.2 Área de estudio

La bahía Andvord, ubicada sobre la costa oeste de la PA, presenta la geomorfología típica de un fiordo, con cinco glaciares rodeando su costa (Griffith y Anderson 1989; Pan et al. 2019; Lundesgaard et al. 2020). La bahía suele estar libre de hielo marino durante los meses de verano, pero a veces el fiordo interior puede cubrirse temporalmente de hielo marino e icebergs (Domack y Williams 1990; Pan et al. 2019; Lundesgaard et al. 2020). Las aguas que circundan e ingresan a la bahía Andvord provienen del estrecho de Gerlache (Fig. 5.1).

La distancia al glaciar para cada sitio de muestreo se calculó como el desplazamiento más corto desde una única línea que abarca los cinco glaciares que se encuentran a las orillas del fiordo, como hicieron Pan et al. (2019). Las aguas adyacentes de la bahía de Andvord y el estrecho de Gerlache se describen como: parte interna del fiordo (0-15 km del glaciar), apertura del fiordo (15-30 km del glaciar) y aguas del estrecho de Gerlache (30-45 km del glaciar) (Fig. 5.1).

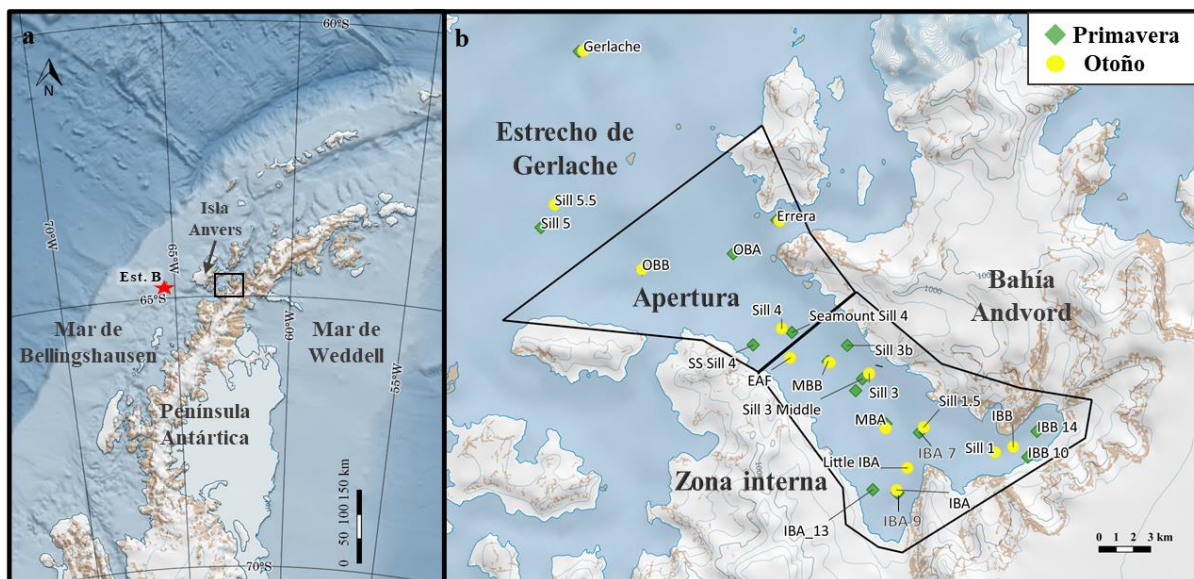
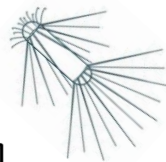
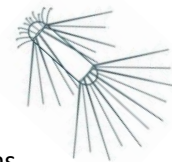


Fig. 5.1 Mapa del área de estudio y sitios de muestreo. **a** Mapa de la Península Antártica donde la bahía Andvord se identifica con un rectángulo y la estación B (Est. B) con una estrella roja. **b** Ubicación espacial de las estaciones muestreadas dentro de la bahía Andvord. Las estaciones de primavera se señalizan con rombos verdes y las estaciones de otoño con círculos amarillos. Los polígonos negros dividen los sitios de muestreo en tres regiones, de derecha a izquierda: parte interna del fiordo, apertura del fiordo y estrecho de Gerlache.

5.2 Metodología

5.2.1 Productividad primaria y crecimiento

La productividad primaria estimada como la incorporación de partículas de ^{14}C se midió después de 24 hs de incubación según Steemann-Nielsen (1952) a profundidades determinadas por el porcentaje de los niveles de luz de la superficie (100%, 50%, 25%, 12%, 6% y 1%). El agua se recogió en frascos de policarbonato opaco UVA / B de 150 mL: 2 claros, 1 oscuro y un tiempo cero en cada nivel de luz. Se agregaron diez μCurios de bicarbonato marcado con ^{14}C a cada botella y las muestras t_0 se conservaron inmediatamente. Además, en cada profundidad, se submuestrearon 100 μL en un vial que contenía 0,1 mL de NaOH 6N para estimar la concentración inicial de bicarbonato de ^{14}C (actividad específica de ^{14}C). Todas las botellas se incubaron en cubierta durante 24 hs, en tubos opacos UVA/B en un tanque opaco UVA/B con agua de mar corriente de la toma del barco manteniendo la temperatura del agua in situ. Para simular la atenuación de la luz de la columna de agua, se colocaron pantallas alrededor de tubos que contenían las botellas de 150 mL dentro de la incubadora, con una capa de pantalla necesaria para aproximadamente cada mitad de reducción en el nivel de luz. Al final del período de incubación, se recuperaron las botellas y se filtró la muestra en filtros Whatman GF/F. Para liberar el ^{14}C inorgánico restante, se añadieron 200 μL de HCl al 20% a cada vial de centelleo de 20 mL que contenía un filtro. Las muestras se almacenaron a 4 °C y, después de 24 hs, se dispensaron 5 mL de Ultima Gold (Perkin Elmer, EE. UU.) y cada vial se agitó antes de medir la actividad de ^{14}C en el barco en un contador de centelleo Perkin Elmer Tri-carb 2900. La productividad primaria se calculó a partir



de la diferencia entre botellas claras y oscuras y se integró a la profundidad del nivel de luz del 1%. Las mediciones de productividad primaria fueron llevadas a cabo a bordo por la Dra. María Vernet y la estudiante de máster Lindsey Ekern, ambas pertenecientes al Instituto de Oceanografía Scripps.

La asimilación de carbono (es decir, la productividad primaria normalizada por la *Cl-a*) se calculó como $PP/Cl-a/h$, donde *PP* corresponde a la productividad primaria en unidades de $mgC\ m^{-3}\ d^{-1}$ calculada a partir de incubaciones de ^{14}C como se explicó anteriormente, *Cl-a* corresponde a la concentración de *Cl-a* obtenida por HPLC (ver sección 5.2.2), y *h* corresponde a la duración del día que se calculó en función de la fecha y la latitud (Pan et al. 2019).

Las tasas de crecimiento se calcularon como tasa de acumulación específica de C:

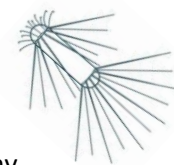
$$\mu = \frac{1}{t} \ln\left(\frac{PP}{C_0}\right)$$

dónde *PP* es la productividad primaria ($mgC\ m^{-3}\ d^{-1}$), C_0 es el carbono celular total en la muestra ($mgC\ m^{-3}$) y *t* es el tiempo de incubación, en este caso, 24 hs. El carbono celular se calculó a partir de la *Cl-a* ($mg\ m^{-3}$) de la muestra y la relación carbono : clorofila *a* (C:*Cl-a*) promedio del taxón dominante. La relación C:*Cl-a* se calculó para cada uno de los tres grupos principales de fitoplancton (criptofitas, diatomeas y pequeños flagelados) como se explica en la sección 5.2.2.

5.2.2 Análisis de nutrientes y pigmentos

Las muestras para el análisis de macronutrientes se recogieron en tubos de polipropileno lavados con ácido que se enjuagaron tres veces con agua de mar antes de su uso. Todas las muestras se mantuvieron refrigeradas en la oscuridad y se analizaron dentro de las 12 hs posteriores a la recolección. El ortofosfato disuelto, el nitrito, el nitrato más nitrito (N + N) y el ácido silícico se midieron utilizando un sistema de análisis de inyección de flujo Lachat QuikChem 8000 (Hach Instruments) utilizando métodos de química húmeda estándar modificados (Gordon et al. 1993). La concentración de nitrato se obtuvo restando el nitrito del valor N + N (Ekern 2017). El análisis de macronutrientes fue llevado a cabo a bordo por la Dra. María Vernet y la estudiante de máster Lindsey Ekern.

Para el análisis de cromatografía líquida de alta resolución (HPLC por sus siglas en inglés), 2,2 L de agua de mar de cada una de las tres profundidades en la zona eufótica se filtraron a través de filtros Whatman GF/F a bajo vacío, y las muestras se congelaron inmediatamente con N_2 líquido y se almacenaron a $-80\ ^\circ C$ para su transporte hasta los Estados Unidos donde fueron analizadas. La extracción por HPLC y el muestreo de pigmentos se llevaron a cabo en el Instituto de Oceanografía Scripps en el marco de la tesis de posgrado de B. Jack Pan. La biomasa de los principales taxones de



fitoplancton estimados como *Chl-a* se determinó utilizando el software CHEMical TAXonomy (CHEMTAX) (Mackey et al. 1996; Pan et al. 2020).

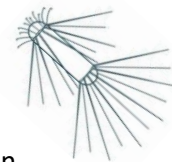
Las relaciones C:*Chl-a* se calcularon con los valores de biomasa ($\mu\text{C L}^{-1}$) y concentración de *Chl-a* ($\mu\text{Chl-a L}^{-1}$) obtenidos para cada grupo de fitoplancton, mediante análisis de microscopía y HPLC, respectivamente. La pendiente de la línea de regresión obtenida entre las variables antes mencionadas se definió como la relación C:*Chl-a* para cada grupo de fitoplancton. Los diagramas de dispersión para cada grupo taxonómico se pueden encontrar en el apéndice (Fig. A1) de Pan et al. (2020).

5.2.3 Análisis estadísticos

La diversidad de especies se examinó evaluando el número de taxones por muestra y la medida de Pielou de uniformidad de especies, es decir, $J = H' / \ln(S)$ donde H' es la diversidad de Shannon Weiner y S es el número total de especies en una muestra, utilizando el paquete *vegan* (Legendre y Legendre 2012; Oksanen 2015).

El análisis jerárquico de conglomerados se realizó sobre la matriz de biomasa relativa del total de taxones por estación al 50% de penetración de luz, donde se encontraron los valores máximos de fitoplancton, los datos no sufrieron ninguna transformación para este análisis. Para detectar los principales ensamblajes de fitoplancton en el área de estudio, se utilizó el algoritmo *hclust* con el método de grupo de pares no ponderados con media aritmética (UPGMA por sus siglas en inglés) ('promedio' como configuración del método en el paquete *stats*), basado en la distancia euclidiana calculada con la función *dist* (paquete *stats*). Se testearon las diferencias entre ensamblajes aplicando un análisis de similitud (ANOSIM por sus siglas en inglés) a la matriz de distancia resultante utilizando el paquete *vegan* (Oksanen 2015).

El análisis de redundancia (RDA) se realizó utilizando la biomasa de grupos de fitoplancton en las muestras tomadas al 50% de penetración de luz y nueve variables ambientales: temperatura, salinidad, fracción de agua de deshielo (ver sección 2.1.1), profundidad de la capa de mezcla (MLD), biomasa de microzooplancton (obtenida a partir de los conteos microscópicos), radiación fotosintética activa (PAR, medida con un radiómetro Biospherical QSP-200L4), concentración de fosfato, nitrato y silicato (Anexo 2). Las muestras con datos faltantes en las variables seleccionadas se dejaron de lado (cuatro muestras de primavera y cinco muestras de otoño). Para este análisis los datos tampoco sufrieron transformación alguna. El análisis se realizó utilizando la función *rda* del paquete *vegan* (Oksanen 2015). El RDA se realizó después de confirmar que la longitud del gradiente en unidades de desviación estándar obtenida era <4 a través de un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA por sus siglas



en inglés) preliminar (ter Braak 1989). La significancia del modelo se evaluó utilizando la función *anova.cca* del paquete *vegan* (Legendre et al. 2011).

5.3 Resultados

5.3.1 Distribución espacial del fitoplancton durante primavera y otoño

La abundancia y biomasa fitoplanctónicas presentaron patrones de distribución contrastantes durante primavera (2015) y otoño (2016). Los valores totales de abundancia y biomasa fitoplanctónicas fueron diez veces más bajos en otoño que en primavera (Fig. 5.2, Tabla 5.1). Durante la primavera, los valores más altos de abundancia y biomasa fitoplanctónicas se registraron en los primeros 20 m de la columna de agua (Fig. 5.2a, c), alcanzando máximos de $9,2 \times 10^6$ células L^{-1} y $99,2 \mu gC L^{-1}$ en el interior del fiordo en la estación IBA9 al 50% de penetración de luz (4,5 m de profundidad y 3,5 km de distancia al glaciar). Los valores más bajos de abundancia y biomasa fitoplanctónicas ($2,8 \times 10^4$ células L^{-1} y $0,1 \mu gC L^{-1}$, respectivamente) se encontraron en la estación B en mar abierto a una penetración de luz del 1% (49 m de profundidad). Las concentraciones de *Chl-a* variaron de 0 a $8 \mu gChl-a L^{-1}$ y presentaron una alta correlación con las estimaciones de biomasa fitoplanctónica ($R^2 = 0,91$, Fig. 5.2).

Durante el otoño, el fitoplancton se distribuyó entre los 0 y 50 m de profundidad de la columna de agua de forma más homogénea que en la primavera (Fig. 5.2b, d). Los valores más altos de abundancia y biomasa fitoplanctónicas ($5,8 \times 10^5$ células L^{-1} y $24 \mu gC L^{-1}$, respectivamente) se encontraron en la estación B en mar abierto (a 15 m de profundidad). Los valores más bajos de abundancia y biomasa fitoplanctónicas (4×10^4 células L^{-1} y $0,3 \mu gC L^{-1}$, respectivamente) se encontraron cerca de la apertura del fiordo, en la estación Sill 5.5 al 1% de penetración de luz (42 m de profundidad y 29 km de distancia al glaciar). Las concentraciones de *Chl-a* variaron de 0 a $0,5 \mu gChl-a L^{-1}$ y presentaron una alta correlación con las estimaciones de biomasa fitoplanctónica ($R^2 = 0,85$, Fig. 5.2).

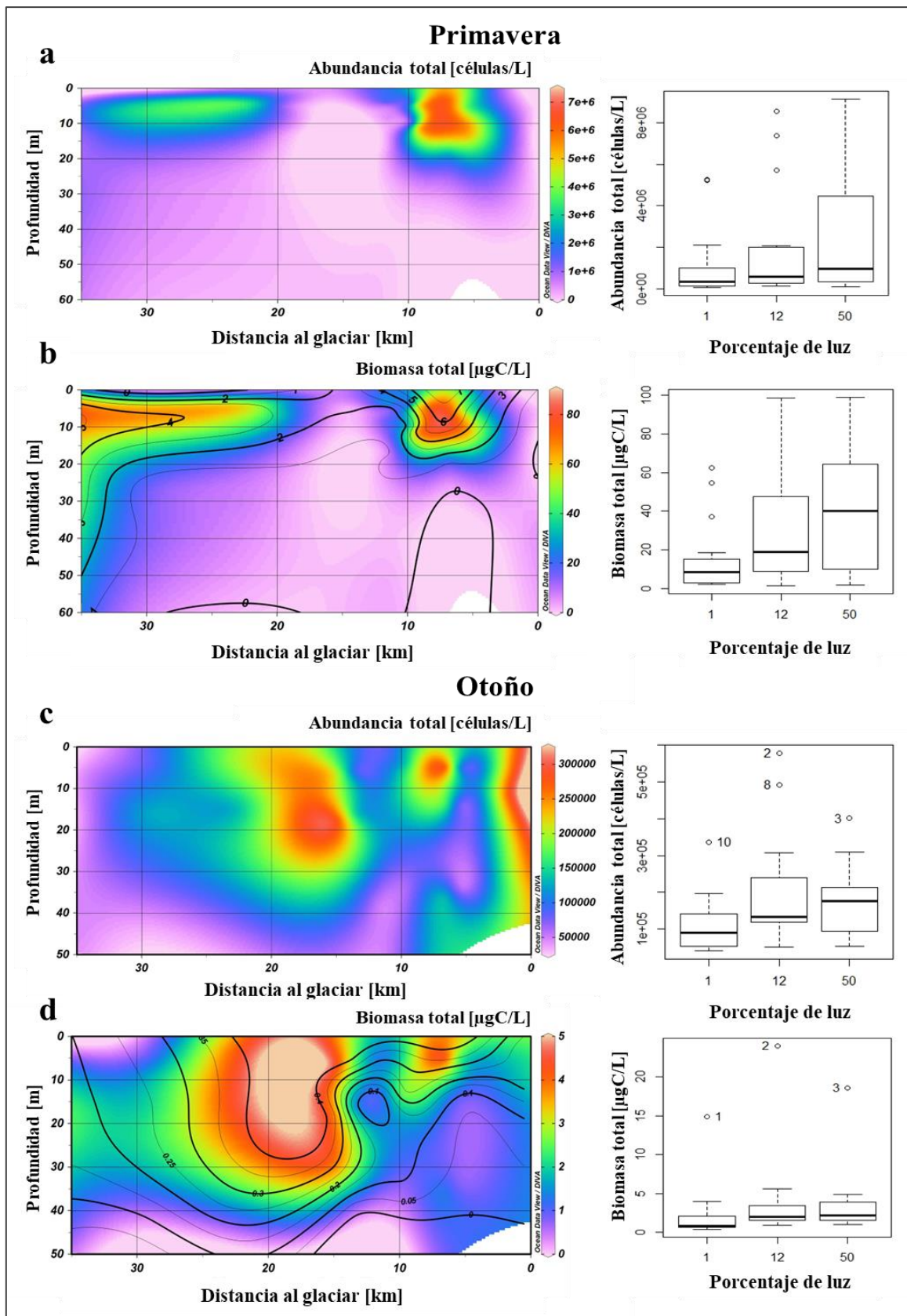
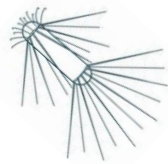


Fig. 5.2 A la izquierda, abundancia (células L^{-1}) y biomasa ($\mu\text{gC L}^{-1}$) fitoplanctónicas en una sección desde la bahía Andvord hasta el estrecho de Gerlache (de derecha a izquierda), en primavera (**a** y **b**) y otoño (**c** y **d**). Las líneas negras en la sección de biomasa (**b** y **d**) representan los valores de *Chl-a*. Nótese las diferentes escalas en los perfiles de primavera y otoño. A la derecha, gráficos de caja de los valores de abundancia y biomasa a una profundidad correspondiente al 1%, 12% y 50% de penetración de luz.

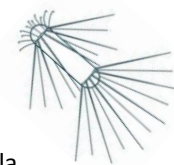
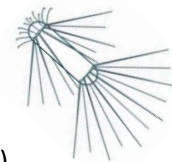


Tabla 5.1 Valores de abundancia, biomasa y relación C:Cl-*a* de los principales grupos de fitoplancton durante la primavera y el otoño en aguas de la bahía Andvord y el estrecho de Gerlache. Promedio \pm desviación estándar de abundancia celular (10^4 células L^{-1}) y biomasa ($\mu gC L^{-1}$). N/A significa no aplica, debido a la detección microscópica de dinoflagelados sin peridina, no se determinaron las proporciones C:Cl-*a* de ese grupo (ver Discusión).

		Primavera	Otoño
Fitoplancton Total	Abundancia	196,7 \pm 256,9	16 \pm 11,9
	Biomasa	30 \pm 29,8	3,2 \pm 4,6
	Relación C:Cl- <i>a</i>	29,6	45
Criptofitas	Abundancia	100,7 \pm 154	0,9 \pm 1,2
	Biomasa	15,3 \pm 23,4	0,1 \pm 0,2
	Relación C:Cl- <i>a</i>	27,3	3,1
Prasinofitas	Abundancia	4 \pm 4,3	0,4 \pm 0,4
	Biomasa	1,7 \pm 1,8	0,2 \pm 0,2
	Relación C:Cl- <i>a</i>	33,9	19
Pequeños flagelados	Abundancia	81,1 \pm 103,1	13,3 \pm 10,1
	Biomasa	2,1 \pm 2,7	0,4 \pm 0,3
	Relación C:Cl- <i>a</i>	23,3	2
Dinoflagelados	Abundancia	5,7 \pm 6,8	1,1 \pm 1
	Biomasa	4,2 \pm 4	1,5 \pm 1,5
	Relación C:Cl- <i>a</i>	N/A	N/A
Diatomeas	Abundancia	5 \pm 9,5	0,3 \pm 0,4
	Biomasa	6,7 \pm 10,3	0,9 \pm 3
	Relación C:Cl- <i>a</i>	55,9	62,3

Como se puede observar en la Tabla 5.1, durante la primavera las criptofitas fueron el grupo más abundante (máx. $5,3 \times 10^6$ células L^{-1}), seguidas por pequeños flagelados (máx. $3,9 \times 10^6$ células L^{-1}), dinoflagelados (máx. $3,5 \times 10^5$ células L^{-1}), y diatomeas (máx. $3,8 \times 10^5$ células L^{-1}). Las criptofitas también fueron el grupo más importante en términos de contribución de biomasa (máx. $80,2 \mu gC L^{-1}$), seguidas por las diatomeas (máx. $42,1 \mu gC L^{-1}$) y los dinoflagelados (máx. $19,6 \mu gC L^{-1}$). Las criptofitas se distribuyeron principalmente en los primeros 20 m de la columna de agua y principalmente en el interior del fiordo (Fig. 5.3a y 5.4a). Las prasinofitas también fueron importantes en los primeros 20 m de la columna de agua y estuvieron presentes, principalmente, en el interior del fiordo (máx. 18×10^5 células L^{-1} y $7,4 \mu gC L^{-1}$, Fig. 5.3c y 5.4c). Los pequeños flagelados se encontraron en una mayor concentración en el interior del fiordo y, aunque sus valores máximos también se encontraron en los



20 m superiores, se distribuyeron de forma más uniforme en la columna de agua (Figs. 5.3e y 5.4e). Los dinoflagelados tuvieron una distribución uniforme en la columna de agua en el interior del fiordo, pero en la apertura del fiordo y el estrecho de Gerlache, se observaron principalmente en los primeros 20 m (Fig. 5.3g y 5.4g). Las diatomeas hicieron importantes aportes de biomasa en la apertura del fiordo y aguas del estrecho de Gerlache, con una distribución uniforme en la columna de agua (Fig. 5.3i y 5.4i).

Durante el otoño, los pequeños flagelados fueron el grupo más abundante (máx. $4,9 \times 10^5$ células L^{-1}), seguidos por los dinoflagelados (máx. $5,9 \times 10^4$ células L^{-1} , Tabla 5.1). Los dinoflagelados fueron el componente más importante en términos de biomasa (máx. $7,2 \mu gC L^{-1}$), seguidos por las diatomeas (máx. $1,3 \mu gC L^{-1}$, Tabla 5.1). La abundancia de criptofitas fue cien veces menor que en primavera y solo se encontraron en el fiordo (Tabla 5.1, Fig. 5.3b y 5.4b). La distribución de las prasinofitas fue similar a la de las criptofitas y su abundancia también disminuyó considerablemente durante el otoño (Tabla 5.1, Fig. 5.3c, d y 5.4c, d). Los valores de abundancia de pequeños flagelados fueron diez veces menores en otoño que en primavera (Tabla 5.1, Fig. 5.4e, f), y también solo se encontraron dentro del fiordo (Fig. 5.3f y 5.4f). La mayor biomasa de dinoflagelados se observó en la apertura del fiordo (Fig. 5.3h), aunque fueron igualmente abundantes en el fiordo y el estrecho de Gerlache (Fig. 5.4h). La abundancia de diatomeas fue quince veces menor en otoño que en primavera (Tabla 5.1), con valores más altos en la apertura del fiordo (Fig. 5.4j).

Los valores de la proporción C:Cl-*a* variaron entre los grupos de fitoplancton y a su vez entre ambas estaciones (Tabla 5.1). Para el fitoplancton total, las proporciones C:Cl-*a* aumentaron de primavera a otoño, de 29,6 a 45. Las diatomeas tuvieron las proporciones C:Cl-*a* más altas durante ambas estaciones (55,9 y 62,3 en primavera y otoño, respectivamente) y fueron el único grupo con un aumento de la proporción C:Cl-*a* de primavera a otoño. Por el contrario, las proporciones de C:Cl-*a* de criptofitas, prasinofitas y pequeños flagelados disminuyeron de primavera a otoño (Tabla 5.1).

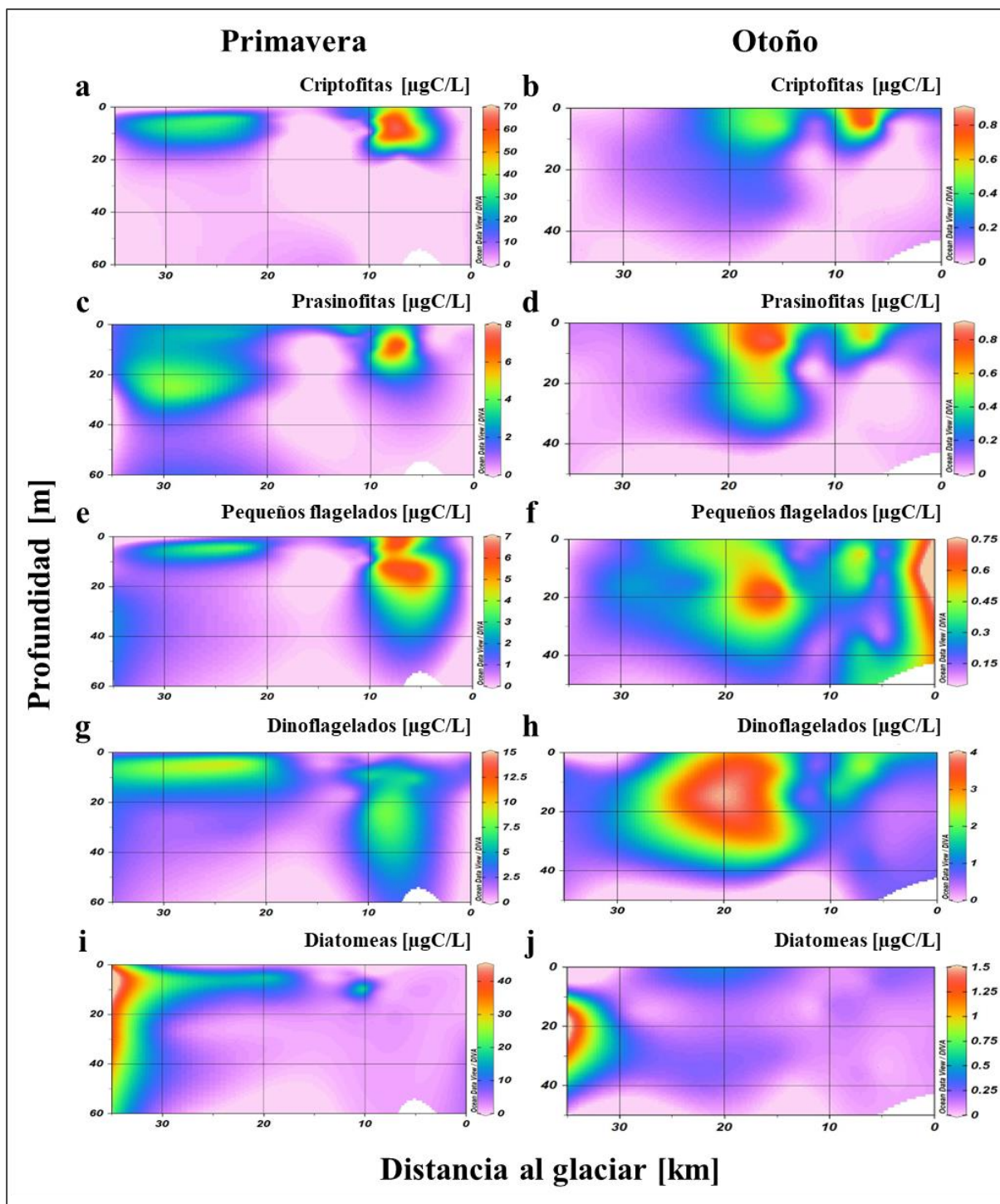
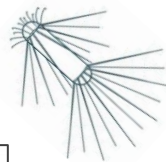


Fig. 5.3 Perfiles de biomasa ($\mu\text{gC L}^{-1}$) de la distribución de diferentes grupos de fitoplancton en una sección desde la bahía Andvord hasta el estrecho de Gerlach en primavera (a, c, e, g, i) y otoño (b, d, f, h, j). Nótese las diferentes escalas en los perfiles de ambas estaciones. a y b criptofitas, c y d prasinofitas, e y f pequeños flagelados, g y h dinoflagelados e i y j diatomeas.

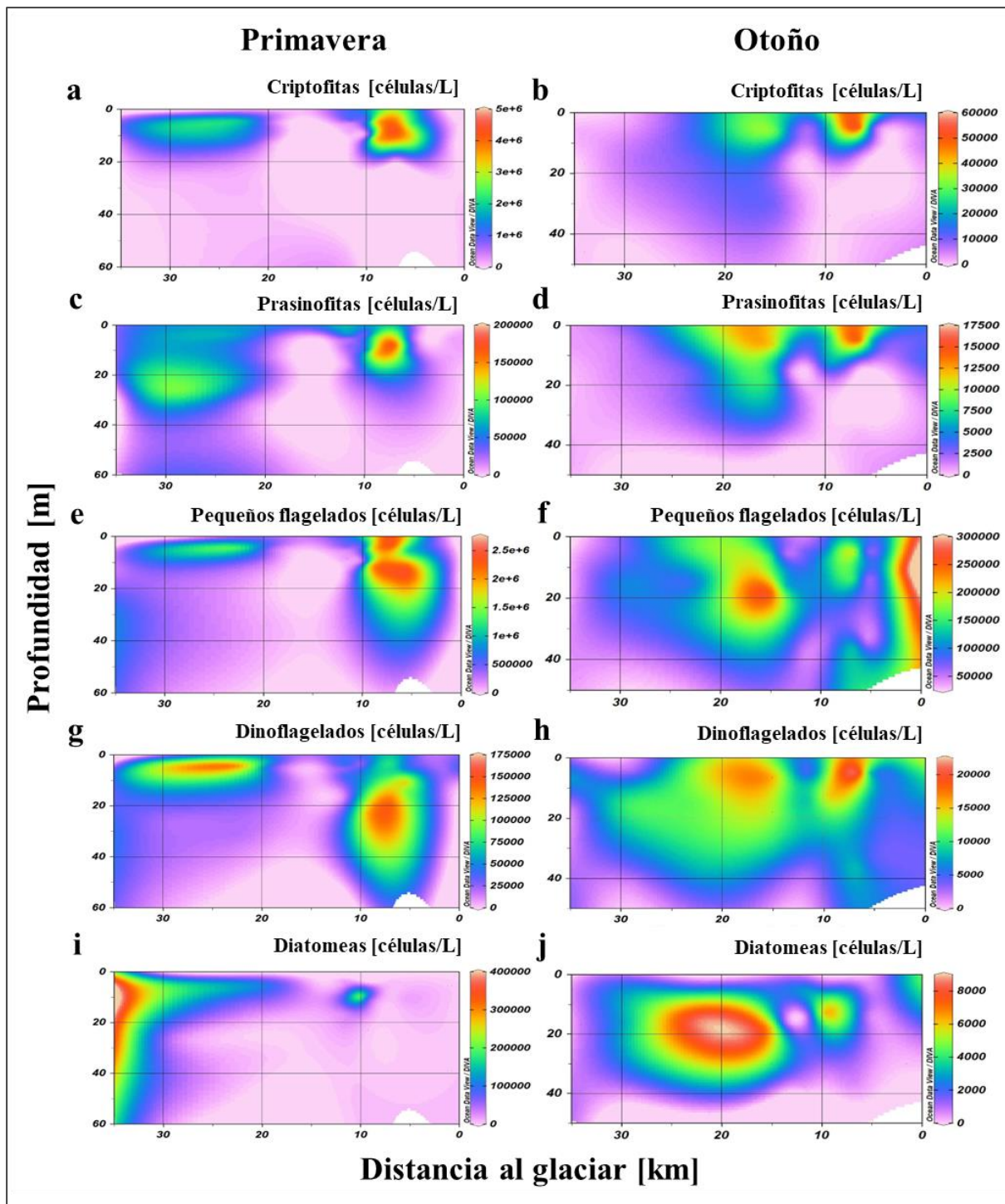
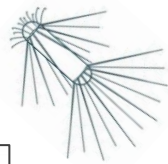
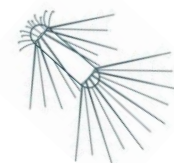


Fig. 5.4 Perfiles de abundancia (células L^{-1}) de la distribución de diferentes grupos de fitoplancton en una sección desde la bahía Andvord hasta el estrecho de Gerlach en primavera (**a, c, e, g, i**) y otoño (**b, d, f, h, j**). Nótese las diferentes escalas en los perfiles de ambas estaciones. **a** y **b** criptofitas, **c** y **d** prasinofitas, **e** y **f** pequeños flagelados, **g** y **h** dinoflagelados e **i** y **j** diatomeas.



5.3.2 Ensamblas fitoplanctónicos

El análisis de conglomerados (clúster) de todas las muestras ($n = 33$) basado en la biomasa relativa de los principales taxones reveló tres ensambles principales, con más del 60% de similitud (Fig. 5.5), que fueron estadísticamente significativos $p < 0,001$. Si bien el análisis de conglomerados se realizó con los datos de fitoplancton de la capa superior de la columna de agua (es decir, al 50% de penetración de luz), se observó una composición similar en el resto de la columna de agua, aunque la abundancia de células disminuyó con la profundidad.

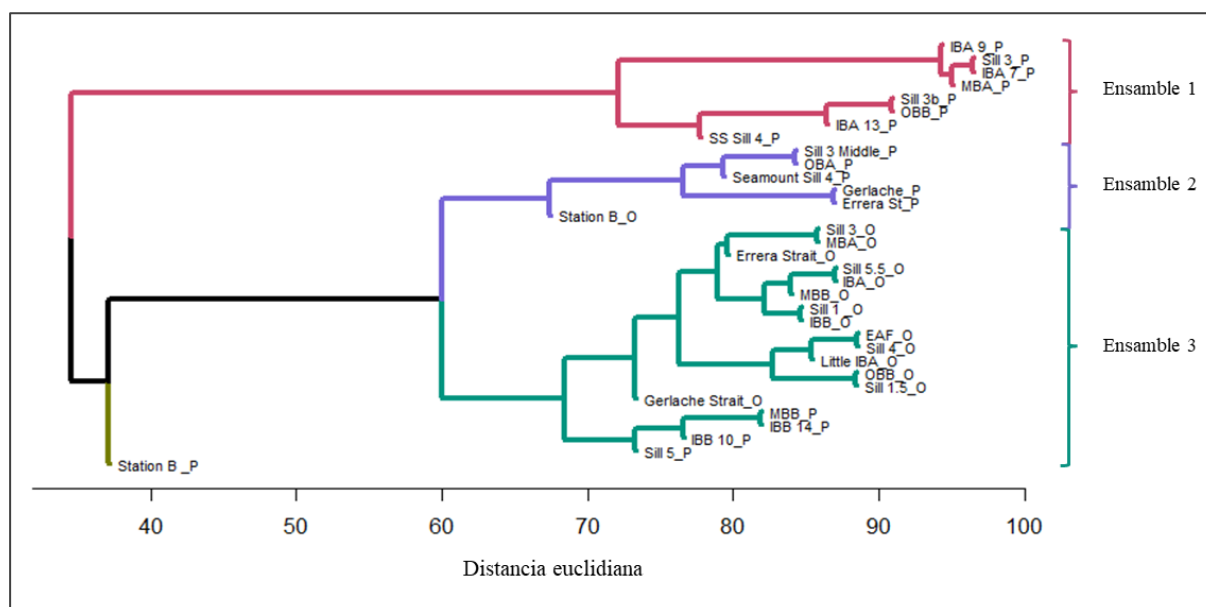


Fig. 5.5 Ensamblas fitoplanctónicos resultantes del análisis de conglomerados (UPGMA), realizado sobre la biomasa relativa de los taxones fitoplanctónicos, basado en la distancia euclidiana. ANOSIM $R = 0,95$, $p < 0,001$. Para ver la distribución espacial de los ensambles en bahía Andvord referirse al Anexo 4.

Los tres ensambles fitoplanctónicos difieren en la composición de taxones. El primer ensamble estuvo dominado por criptofitas, las cuales representaron entre el 43% y el 82% de la biomasa fitoplanctónica total en estas muestras (Tabla 5.2, Fig. 5.6). Las criptofitas observadas tuvieron la forma típica de gota que se describe en el capítulo 3. En orden decreciente de abundancia se observaron pequeños flagelados, pequeñas prasinofitas ($< 10 \mu\text{m}$) y dinoflagelados desnudos (en su mayoría $< 15 \mu\text{m}$) (Fig. 5.6, Tabla 5.3). Los dinoflagelados de mayor tamaño ($> 20 \mu\text{m}$) también fueron abundantes, incluyendo tanto organismos desnudos como *Amphidinium* spp. y tecados de los géneros *Peridiniella* y *Prorocentrum* (Tabla 5.3). Las diatomeas fueron escasas, los géneros con mayores abundancias fueron: *Chaetoceros* spp., *Corethron pennatum*, pequeñas *Fragilariopsis* spp. $< 40 \mu\text{m}$ (por ej., *F. curta*, *F. cylindrus*, *F. kerguelensis*, *F. rhombica* y *F. separanda*) y pequeñas Thalassiosirales $< 15 \mu\text{m}$ (principalmente *Shionodiscus gracilis* var. *gracilis*) (Tablas 5.2 y 5.3). Este ensamble presentó los valores más altos de abundancia celular y biomasa (Tabla 5.2), y se observó durante la primavera principalmente en el interior del fiordo (Anexo 4).

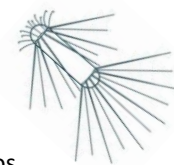


Tabla 5.2 Composición de la comunidad fitoplanctónica a una profundidad de 50% de penetración de luz en los tres ensambles y la plataforma (estación B). Promedio \pm desviación estándar de abundancia celular (10^4 células L^{-1}) y biomasa ($\mu gC L^{-1}$).

		Ensamble 1	Ensamble 2	Ensamble 3	Estación B
Fitoplancton Total	Abundancia	431,6 \pm 295,4	77,9 \pm 46	19,6 \pm 14,1	7,4
	Biomasa	59,2 \pm 28,2	36,5 \pm 17,8	3,5 \pm 3,5	0,4
Criptofitas	Abundancia	251,1 \pm 170,3	24,9 \pm 31,3	3,2 \pm 5,2	0,0
	Biomasa	42,6 \pm 24	3,8 \pm 4,8	0,5 \pm 0,8	0,0
Prasinofitas	Abundancia	6,2 \pm 4,4	3,8 \pm 2,9	0,9 \pm 1,4	0,0
	Biomasa	2,9 \pm 1,7	1,7 \pm 1,1	0,4 \pm 0,6	0,0
Pequeños flagelados	Abundancia	162,9 \pm 124,6	25,3 \pm 14,9	13,1 \pm 6,5	7,2
	Biomasa	4,7 \pm 3,1	0,7 \pm 0,4	0,3 \pm 0,2	0,2
Dinoflagelados	Abundancia	8,7 \pm 6,3	4,6 \pm 3,6	1,4 \pm 1,2	0,2
	Biomasa	5,6 \pm 3,5	6,5 \pm 4,5	1,6 \pm 1	0,2
Diatomeas	Abundancia	2,7 \pm 4,1	19,2 \pm 13,5	0,4 \pm 0,5	0,0
	Biomasa	3,5 \pm 4,6	23,7 \pm 11,5	0,6 \pm 1,3	0,0

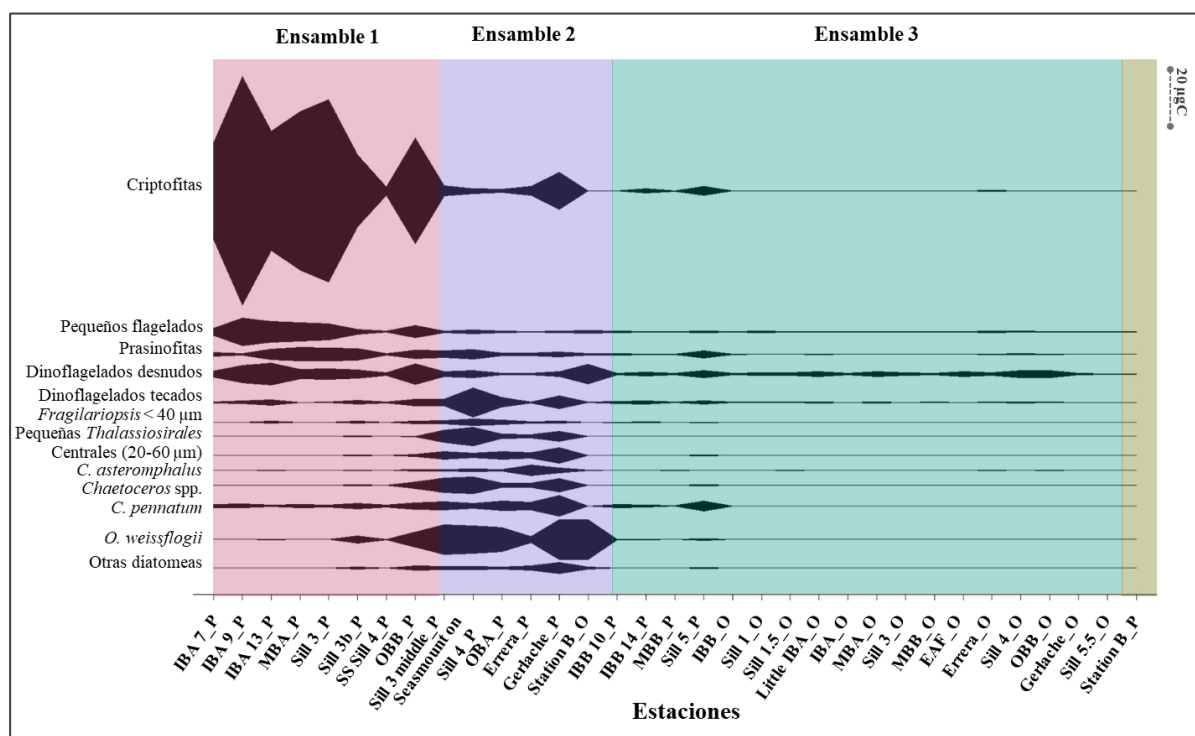
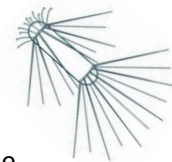


Fig. 5.6 Biomasa de los principales taxones fitoplanctónicos en los tres ensambles y la plataforma continental (estación B) en muestras recolectadas a una profundidad de 50% de penetración de luz.

El segundo ensamble estuvo dominado por diatomeas microplanctónicas, representando entre el 52% y el 73% de la biomasa fitoplanctónica total en estas muestras (Tabla 5.2, Fig. 5.6). La especie *Odontella weissflogii* representó entre el 12% y el 48% de la biomasa total de diatomeas de este ensamble, y alcanzó los valores más altos durante la primavera en el estrecho de Gerlache y durante el otoño en la plataforma en la estación B (Fig. 5.6, Tabla 5.3). Durante la primavera se observaron principalmente



células vegetativas de *O. weissflogii*, mientras que durante el otoño también se observaron formas de resistencia (o formas de invierno). Esta especie estuvo acompañada por *Chaetoceros* spp., *C. pennatum*, *Coscinodiscus asteromphalus*, *Neomoelleria antarctica*, pequeñas *Fragilariopsis* spp. <40 μm , *Proboscia* spp., pequeñas Thalassiosirales (<15 μm) y otras centrales entre 20-60 μm (principalmente *Actinocyclus actinochilus*, *Porosira* spp., *Stellarima microtrias* y *Thalassiosira* spp.) (Fig. 5.6, Tabla 5.3). Las diatomeas estuvieron acompañadas (en orden de abundancia), por grandes prasinofitas (>15 μm) del género *Pyramimonas*, pequeños dinoflagelados desnudos gymnodinoides (<15 μm) y dinoflagelados tecados del género *Peridiniella* y *Prorocentrum* (Fig. 5.6, Tabla 5.3). Las criptofitas, las pequeñas prasinofitas y los pequeños flagelados estuvieron escasamente representados (Tabla 5.2, Fig. 5.6). Este ensamble presentó valores intermedios de abundancia celular y biomasa total (Tabla 5.2), predominó durante la primavera en la apertura del fiordo y el estrecho de Gerlache, y durante el otoño solo se encontró en la plataforma en la estación B (Anexo 4).

El tercer ensamble estuvo dominado por dinoflagelados, éstos representaron entre el 24% y el 71% de la biomasa fitoplanctónica total en estas muestras (Tabla 5.2, Fig. 5.6). Los pequeños dinoflagelados desnudos (<15 μm), estuvieron acompañados por pequeños flagelados y diatomeas nanoplanctónicas (<20 μm). Los dinoflagelados de mayor tamaño (>20 μm) estuvieron representados principalmente por *Amphidinium* spp. y *Prorocentrum* spp. (Tabla 5.3). Entre las diatomeas, predominaron los organismos menores a 10 μm pertenecientes al género *Fragilariopsis* (por ej., *F. nana*), *Chaetoceros* spp. y pequeñas Thalassiosirales <15 μm ; también estuvieron presentes en este ensamble centrales entre 20-60 μm , *C. pennatum* y *Pseudo-nitzschia* spp., principalmente durante la primavera (Tabla 5.3). Las criptofitas y prasinofitas fueron escasas (Tabla 5.2, Fig. 5.6). Este ensamble presentó los valores más bajos de abundancia y biomasa fitoplanctónicas (Tabla 5.2). Asimismo, estuvo presente durante el otoño en todo el fiordo y el estrecho de Gerlache, y también esporádicamente durante la primavera, principalmente en muestras de agua tomadas adyacentes al glaciar (Anexo 4).

Durante la primavera, la estación B, ubicada en la plataforma, mostró una composición fitoplanctónica diferente al resto de los sitios de muestreo (Tabla 5.2, Fig. 5.6), presentando el valor más bajo de abundancia y biomasa fitoplanctónica (Tabla 5.2). El fitoplancton en esta estación estuvo compuesto por pequeños flagelados y dinoflagelados desnudos (Fig. 5.6), mientras que no se observaron criptofitas, prasinofitas ni diatomeas (Tabla 5.2, Fig. 5.6).

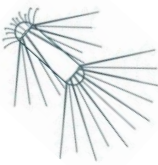
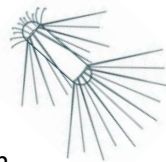


Tabla 5.3 Principales taxones de diatomeas y dinoflagelados nano y microplanctónicos presentes en los tres ensambles. Promedio \pm desvío estándar de la abundancia celular (10^3 células L^{-1}) y biomasa ($\mu gC L^{-1}$).

	Abundancia (10^3 cells L^{-1})			Biomasa ($\mu gC L^{-1}$)		
	Ensamble 1	Ensamble 2	Ensamble 3	Ensamble 1	Ensamble 2	Ensamble 3
Diatomeas						
<i>Chaetoceros</i> spp.	12,7 \pm 43,5	98,3 \pm 87,1	4,5 \pm 7,4	0,4 \pm 0,8	2,7 \pm 2,4	0,0 \pm 0,1
Centrales (20-60 μm)	0,4 \pm 0,7	5,6 \pm 4,2	0,1 \pm 0,2	0,2 \pm 0,5	3,1 \pm 2,4	0,1 \pm 0,1
<i>Corethron pennatum</i>	0,7 \pm 0,3	1,4 \pm 1,3	0,2 \pm 0,4	1,3 \pm 0,6	2,6 \pm 2,4	0,4 \pm 0,8
<i>Coscinodiscus asteromphalus</i>	-	0,01 \pm 0,00	-	-	0,3 \pm 0,9	-
<i>Neomoelleria antarctica</i>	-	0,2 \pm 0,2	-	-	0,3 \pm 0,2	-
<i>Fragilariopsis</i> spp. <40 μm	8,0 \pm 8,0	17,5 \pm 10,5	2,1 \pm 1,6	0,1 \pm 0,2	0,4 \pm 0,3	0,0 \pm 0,0
<i>Odontella weissflogii</i>	0,5 \pm 1,2	3,7 \pm 2,0	0,1 \pm 0,1	1,0 \pm 2,0	7,9 \pm 4,4	0,2 \pm 0,3
<i>Proboscia</i> sp.	0,2 \pm 0,4	0,7 \pm 0,7	0,1 \pm 0,1	0,1 \pm 0,2	0,5 \pm 0,6	0,0 \pm 0,0
<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.	-	2,1 \pm 1,2	0,3 \pm 0,2	-	0,1 \pm 0,0	0,0 \pm 0,0
Pequeñas Thalassiosirales <15 μm	1,1 \pm 1,3	32,6 \pm 29,2	0,3 \pm 0,3	0,1 \pm 0,1	2,6 \pm 2,3	0,0 \pm 0,0
Grupo <i>Tropidoneis</i>	0,2 \pm 0,6	0,6 \pm 0,4	-	0,0 \pm 0,1	0,1 \pm 0,1	-
Dinoflagelados						
<i>Amphidinium</i> sp.	1,0 \pm 0,7	0,8 \pm 0,8	0,6 \pm 0,5	0,3 \pm 0,2	0,2 \pm 0,2	0,2 \pm 0,1
<i>Gymnodinioides</i> <15 μm	93,7 \pm 57,9	30,4 \pm 25,7	8,8 \pm 8,2	4,3 \pm 2,5	1,3 \pm 0,8	0,3 \pm 0,3
<i>Peridiniella</i> sp.	0,3 \pm 0,2	0,3 \pm 0,4	0,3 \pm 0,2	0,1 \pm 0,2	0,1 \pm 0,2	0,1 \pm 0,1
<i>Prorocentrum</i> spp.	0,2 \pm 0,5	0,3 \pm 0,2	0,2 \pm 0,1	0,1 \pm 0,1	0,1 \pm 0,0	0,1 \pm 0,0



De un total de 65 taxones identificados mediante análisis con MO y MEB, 63 en primavera y 51 en otoño, el 65% eran diatomeas y el 30% dinoflagelados, con una riqueza total promedio de 30,3 (29,7 en primavera y 26,3 en otoño). Durante la primavera, los valores máximos de riqueza se encontraron en el estrecho de Gerlache, la apertura del fiordo y la parte norte del fiordo interior (Fig. 5.7a). El valor más alto (50 taxones) se encontró en una elevación submarina en la estación Sill 4 en la apertura del fiordo a 5 m de profundidad, mientras que el valor más bajo (3 taxones) se encontró en la estación B en la plataforma a 49 m de profundidad. Durante el otoño, la riqueza fue menor, el valor más alto (39 taxones) se encontró en la estación B, mientras que los valores de riqueza más bajos (25-32 taxones) se encontraron en la bahía Andvord y el estrecho de Gerlache. En particular, hubo un pico alrededor del estrecho Errera (Fig. 5.7b), y el valor más bajo se encontró en la estación Sill 1 en el interior del fiordo a 30 m de profundidad.

La equitatividad promedio total fue de 0,45 (0,59 en primavera y 0,29 en otoño). Durante la primavera, el área con valores máximos de equitatividad coincidió con el máximo de riqueza (Fig. 5.7c). El valor más alto de 0,53 se encontró en la estación OBA en la apertura del fiordo a 5 m de profundidad, y el valor más bajo de 0,03 se encontró en la estación B en la plataforma a 49 m de profundidad. Durante el otoño la equitatividad fue menor, los valores máximos se encontraron en la apertura del fiordo (Fig. 5.7d), el valor más alto (0,46) se encontró en la estación EAF a 6 m de profundidad, y el valor más bajo (0,07) coincidió con la riqueza más baja encontrada en la estación Sill 1 en el fiordo interior.

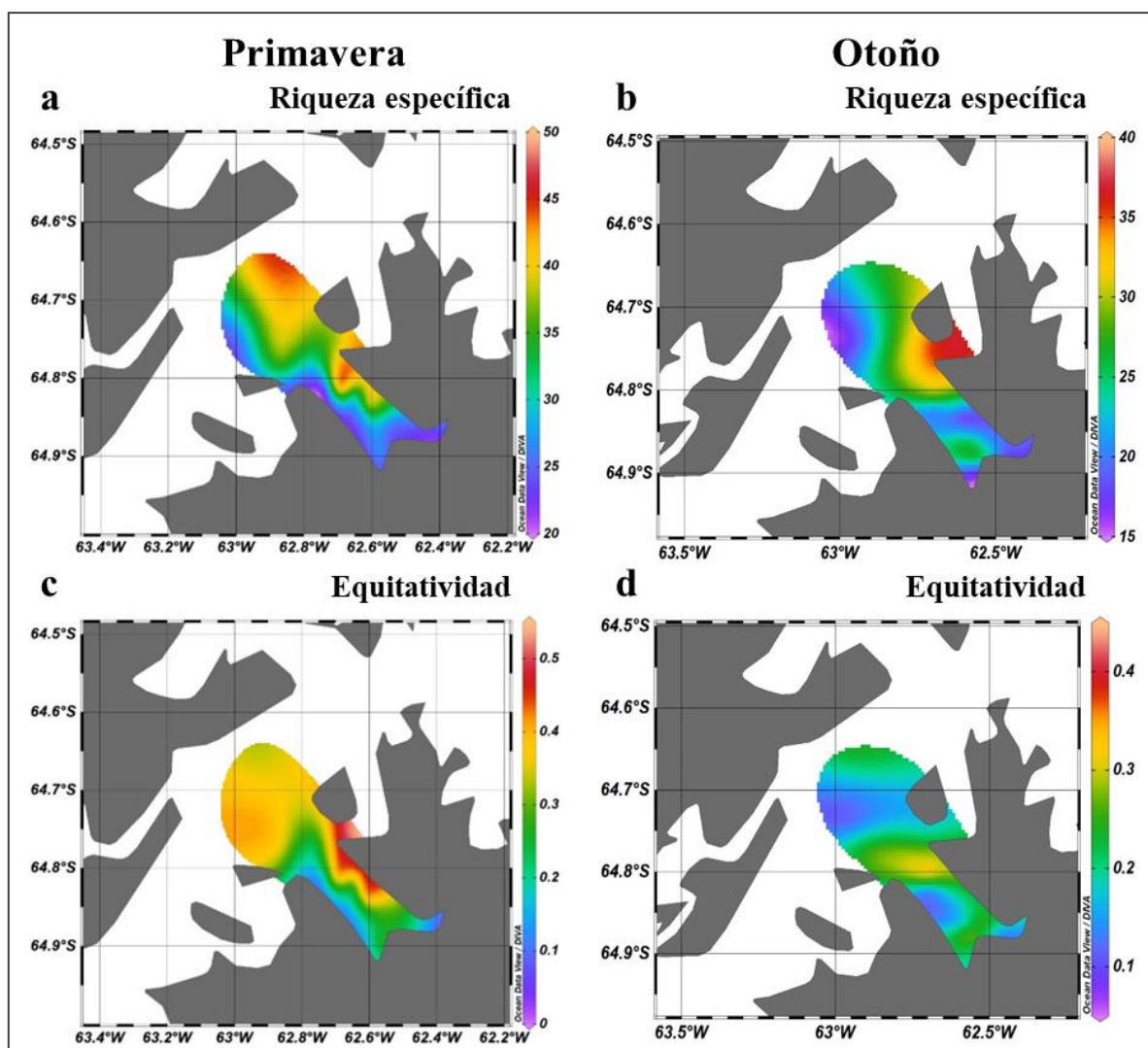
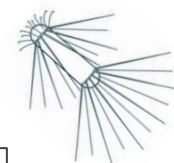
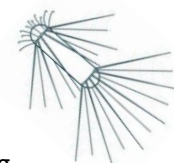


Fig. 5.7 Distribución de riqueza (a y b) y equitatividad (c y d) en el área muestreada de la bahía de Andvord y el estrecho de Gerlach durante la primavera (a y c) y el otoño (b y d).

5.3.3 Productividad primaria y tasas de crecimiento

Durante la primavera los valores de productividad primaria, asimilación de carbono y tasas de crecimiento fueron considerablemente mayores que en otoño. La productividad primaria osciló entre 3,7 y 247 $\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$ y la productividad primaria integrada osciló entre 299,3 y 3.563,7 $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$. Las tasas de crecimiento del fitoplancton variaron entre -1,6 y 1,9 d^{-1} y los valores de asimilación variaron entre 0,3 y 14 $\text{mgC mgCl-}\sigma^{-1} \text{h}^{-1}$. Durante el otoño, la productividad primaria osciló entre 2,1 y 11,7 $\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$ y la productividad primaria integrada entre 38,6 y 189,8 $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$. Las tasas de crecimiento del fitoplancton variaron entre -0,6 y 1,3 d^{-1} y los valores de asimilación variaron entre 0,8 y 5,4 $\text{mgC mgCl-}\sigma^{-1} \text{h}^{-1}$. En promedio, los valores fueron más bajos en las capas más profundas de la columna de agua y más altos en la capa superficial a una profundidad de 50% de penetración de la luz (Anexo 2).



La productividad primaria fue notablemente diferente entre los tres ensambles de fitoplancton (Fig. 5.8, Tabla 5.4). En el primer ensamble, los valores fueron intermedios ($\leq 120 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$), el segundo ensamble presentó los valores más altos ($\leq 247 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$), y el tercer ensamble presentó los valores más bajos ($\leq 20.3 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, Fig. 5.8, Tabla 5.4). Los promedios de productividad primaria integrada presentaron el mismo patrón que la productividad primaria (Tabla 5.4), sin embargo, la mayor productividad primaria integrada ($3.563,7 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) se encontró en el primer ensamble, presumiblemente debido a una zona eufótica profunda (65,7 m). El segundo ensamble presentó valores muy altos de productividad primaria integrada ($\leq 3.250,7 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), y el tercer ensamble presentó los valores más bajos ($\leq 523,2 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, Tabla 5.4). Al igual que ocurrió con la productividad primaria, el primer ensamble tuvo valores de asimilación intermedios ($\leq 9 \text{ mgC mgCl}^{-1} \text{ h}^{-1}$), el segundo ensamble presentó los valores de asimilación más altos ($\leq 14 \text{ mgC mgCl}^{-1} \text{ h}^{-1}$), y el último ensamble tuvo los valores de asimilación más bajos ($\leq 5,4 \text{ mgC mgCl}^{-1} \text{ h}^{-1}$, Tabla 5.4). Por el contrario, el primer ensamble tuvo en promedio las tasas de crecimiento más bajas (Tabla 5.4) aunque el valor máximo se encontró en este ensamble ($1,9 \text{ d}^{-1}$), el segundo ensamble tuvo en promedio las tasas de crecimiento más altas ($\leq 1,7 \text{ d}^{-1}$), y el tercer ensamble tuvo tasas de crecimiento intermedias ($\leq 1,3 \text{ d}^{-1}$, Tabla 5.4).

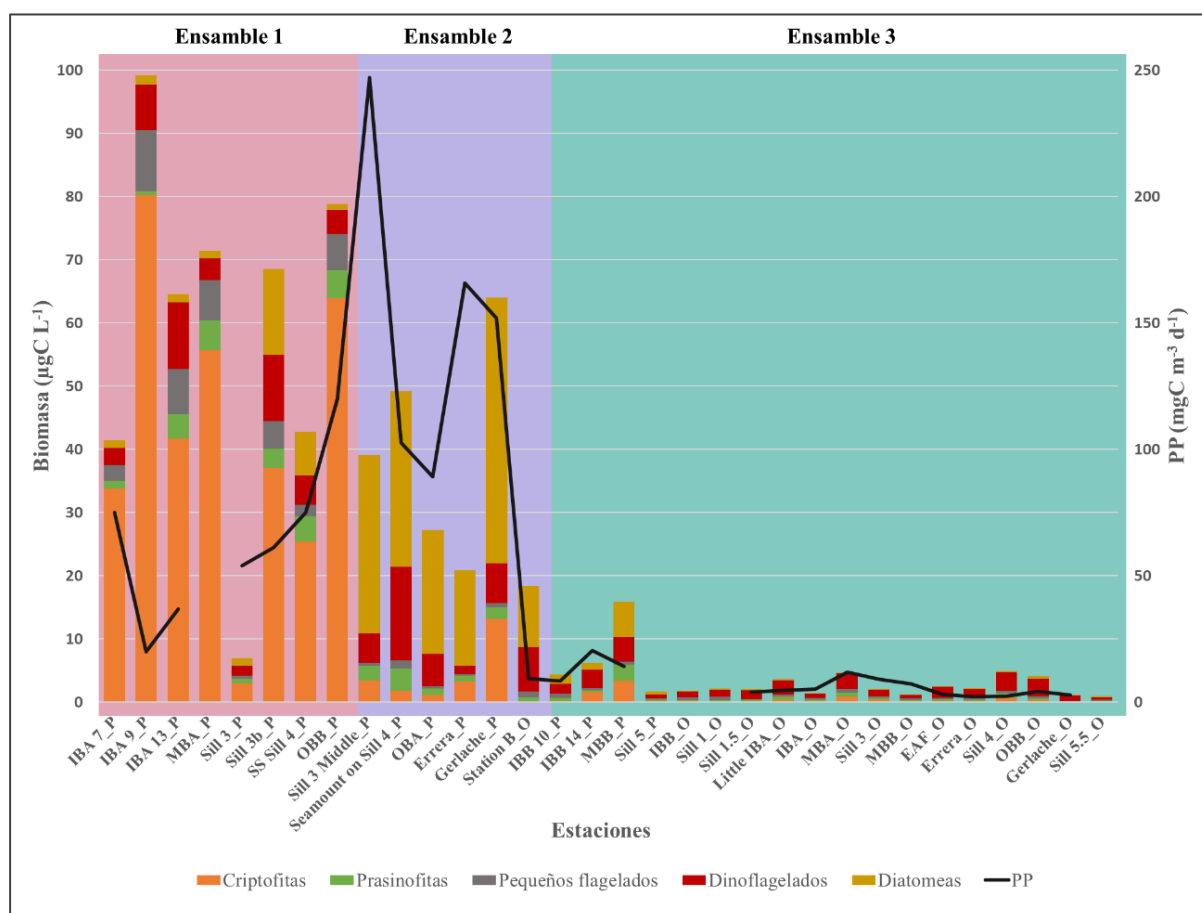


Fig. 5.8 Biomasa, producción primaria (PP) y composición taxonómica (grupos) de los tres principales ensambles de fitoplancton observados en las aguas superficiales de la bahía de Andvord y el estrecho de Gerlache. Las muestras corresponden a una profundidad de 50% de penetración de luz.

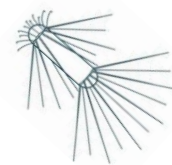


Tabla 5.4 Promedio \pm desviación estándar de la productividad primaria en superficie ($\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$), productividad primaria integrada ($\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$), tasas de crecimiento (d^{-1}) y asimilación ($\text{mgC mgCl}^{-1} \text{h}^{-1}$) en los tres ensambles. Se recolectaron muestras de superficie a una profundidad de 50% de penetración de la luz y los valores se integraron sobre la zona eufótica.

	Ensamble 1	Ensamble 2	Ensamble 3
Productividad Primaria	63,1 \pm 32	151,2 \pm 62,5	6,9 \pm 5,1
Productividad Primaria Integrada	1.428,4 \pm 1.200,1	1.944,8 \pm 1,314	160,7 \pm 152,1
Tasa de Crecimiento	0,2 \pm 1,1	0,9 \pm 1	0,5 \pm 0,6
Asimilación	2, 7 \pm 3	8,1 \pm 4,4	2,8 \pm 1,5

5.3.4 Análisis multivariados entre los ensambles fitoplanctónicos y las variables ambientales

El análisis de redundancia (RDA) reveló la asociación de los tres ensambles fitoplanctónicos con algunas variables ambientales (Fig. 5.9). Las diferencias entre los ensambles fitoplanctónicos observadas con el RDA fueron significativas ($p < 0,001$) según lo evaluado por la prueba de permutación (*anova.cca*). En general, el 76,3% de la variación total de las especies estuvo relacionado con factores ambientales. En el gráfico de ordenamiento resultante (Fig. 5.9), la mayor parte de esta variación (47,6%) se explica por el primer eje, que separa las muestras principalmente en función de la temperatura del agua, la fracción de agua de deshielo (MF), la salinidad y la concentración de nutrientes (fosfato, nitrato y silicato). El segundo eje, que explica el 28,7% de la variabilidad, separó las muestras principalmente en función de la profundidad de la capa de mezcla (MLD), la biomasa del microzooplancton y la radiación fotosintéticamente activa (PAR). El ensamble 1, dominado por criptofitas, se relacionó principalmente con temperaturas más altas ($-0,1 \pm 0,1$ °C, promedio \pm desviación estándar) y una mayor profundidad de la capa de mezcla ($15,7 \pm 8,6$ m). El ensamble 2, dominado por diatomeas, se relacionó principalmente con valores altos de biomasa del microzooplancton ($1,6 \pm 0,9$ $\mu\text{C L}^{-1}$) y PAR elevada ($275,3 \pm 231,7$ $\mu\text{mol cuantos m}^{-2} \text{s}^{-1}$). El ensamble 3, dominado por dinoflagelados, se relacionó principalmente con valores relativamente más altos de la fracción de agua de deshielo ($>0,01$; denotada como MF en la Fig. 5.9), baja salinidad ($33,8 \pm 0,2$ PSU) y baja concentración de nutrientes (fosfato $2 \pm 0,1$ $\mu\text{M L}^{-1}$; nitrato $25,4 \pm 2,5$ $\mu\text{M L}^{-1}$ y silicato $86,2 \pm 3,2$ $\mu\text{M L}^{-1}$).

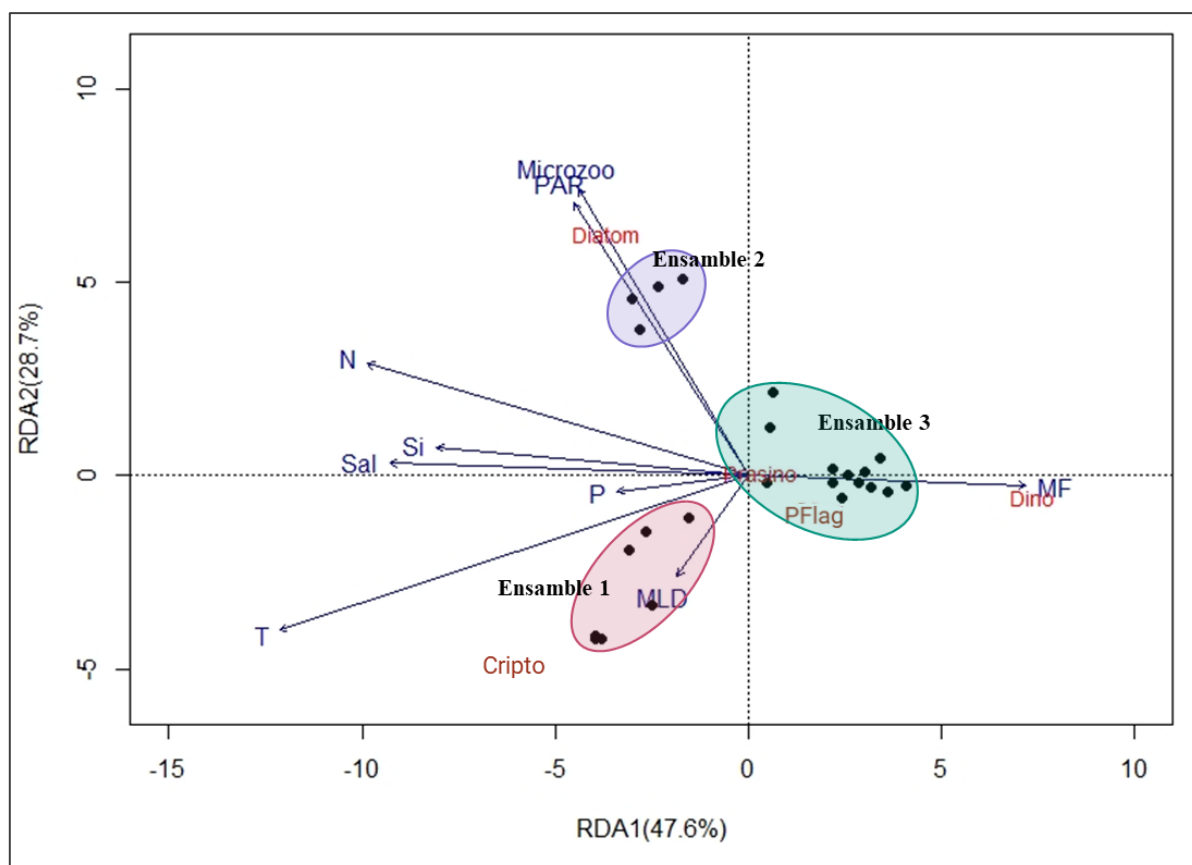
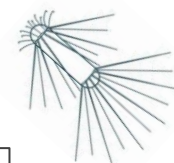
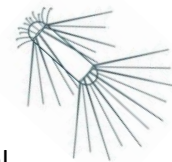


Fig. 5.9 Triplot del análisis de redundancia (RDA) que muestra las relaciones entre las variables ambientales, la composición fitoplanctónica y los sitios de muestreo para ambas estaciones. Variables ambientales (flechas azules): MF, fracción de agua de deshielo; MLD, profundidad de la capa de mezcla; Microzoo, biomasa del microzooplancton; N, nitrato; P, fosfato; PAR, radiación fotosintéticamente activa; Sal, salinidad; Si, silicato; T, temperatura. Especies (en rojo): Cripto, criptofitas; Diatom, diatomeas; Dino, dinoflagelados; Prasiño, prasinofitas; PFlag, pequeños flagelados. Las muestras son puntos negros y los ensambles fitoplanctónicos se indican con elipses de colores.

5.4 Discusión

5.4.1 Composición y biomasa fitoplanctónica

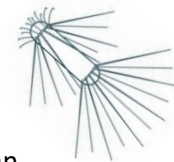
La bahía Andvord y las aguas adyacentes del estrecho de Gerlache resultaron ser un área de gran acumulación de biomasa fitoplanctónica durante la primavera. En el oeste de la PA, la temporada de crecimiento comienza en octubre (primavera austral) y se prolonga hasta abril (otoño austral), coincidiendo con el período de deshielo que altera las condiciones ambientales favoreciendo el desarrollo del fitoplancton (Vernet et al. 2008). Por lo general, la abundancia y la biomasa fitoplanctónicas aumentan durante la primavera, alcanzando los picos más altos a fines de diciembre y enero, y luego comienzan a disminuir durante febrero y marzo (Garibotti et al. 2005b; Vernet et al. 2008; Kim et al. 2018). En este capítulo, los valores máximos de biomasa encontrados durante la primavera en la bahía Andvord ($99,2 \mu\text{gC L}^{-1}$ y $8 \mu\text{gCl-}a \text{ L}^{-1}$ a principios de diciembre) resultaron ser más altos que los reportados previamente durante principios de la primavera en otras áreas de la PA, por



ejemplo, $2 \mu\text{gCl-}a \text{ L}^{-1}$ durante octubre y noviembre en aguas abiertas del oeste de la PA (Arrigo et al. 2017), valores $<5 \mu\text{gCl-}a \text{ L}^{-1}$ durante noviembre y principios de diciembre en la bahía Margarita (Biggs et al. 2019). Teniendo en cuenta estos altos valores de biomasa durante la primavera, sería previsible esperar valores aún más altos durante el verano para la bahía Andvord, como sucede en otras áreas costeras del oeste de la PA, por ejemplo $>100 \text{ mgCl-}a \text{ m}^{-2}$ en enero en los estrechos de Bransfield y Gerlache (Varela et al. 2002), $\leq 967 \mu\text{gC L}^{-1}$ en enero en la bahía Margarita (Garibotti et al. 2003a). De hecho, en zonas costeras de la PA, incluyendo a la bahía Andvord, se registran $>150 \mu\text{gC L}^{-1}$ en diciembre y enero durante el verano 2016-2017 (Capítulo 4). Se estima que durante el verano 2015-2016 hubo una alta biomasa fitoplanctónica en la bahía Andvord, de acuerdo con la observación de gran cantidad de fitodetritos en el fiordo durante enero de 2016, los que sustentan una alta diversidad de megafauna en comunidades bentónicas locales (Grange y Smith 2013; Ziegler et al. 2020).

En contraste con los altos valores de biomasa observados en primavera, los valores de biomasa encontrados durante el otoño en la bahía Andvord (promedio de $0,3 \mu\text{gCl-}a \text{ L}^{-1}$ durante abril) fueron más bajos que los registrados para otras zonas costeras de la PA durante los meses de otoño. Por ejemplo, un promedio de otoño de $0,7 \mu\text{gCl-}a \text{ L}^{-1}$ en la isla 25 de Mayo/King George (Kang et al. 2002), $\sim 0,5 \mu\text{gCl-}a \text{ L}^{-1}$ en las estaciones Rothera (bahía Ryder) y Palmer (isla Anvers), y $\sim 1 \mu\text{gCl-}a \text{ L}^{-1}$ en la caleta Potter durante abril (promedio de 24 años, Kim et al. 2018). En este sentido, es posible que el muestreo de otoño corresponda a un período posterior a una floración, más representativo de la composición invernal (Rozema et al. 2017a). En contraste, se han observado grandes floraciones fitoplanctónicas otoñales durante marzo y abril en otras zonas costeras de la PA, alcanzando valores de biomasa de hasta $15 \mu\text{gCl-}a \text{ L}^{-1}$ (Biggs et al. 2019) y hasta $600 \mu\text{gC L}^{-1}$ (descrito en el capítulo 4).

Los ensambles fitoplanctónicos observados en la bahía Andvord y aguas adyacentes del estrecho de Gerlache son similares a los observados en otras áreas costeras y aguas abiertas del oeste de la PA. Los dos primeros ensambles, dominados por criptofitas y diatomeas respectivamente, se encuentran típicamente durante el verano en áreas costeras, por ejemplo, en la isla Anvers, el estrecho de Gerlache y la bahía Margarita (Varela et al. 2002; Garibotti et al. 2003a, 2005a; Mendes et al. 2013, 2018a; Rozema et al. 2017b; Schofield et al. 2017; Costa et al. 2020; entre otros). Abundancias de criptofitas tan altas como las observadas en la bahía Andvord ($\sim 6 \times 10^6$ células L^{-1}), han sido previamente encontradas por Varela et al. (2002) y Mendes et al. (2013, 2018a) en los estrechos de Gerlache y Bransfield, así como por Garibotti et al. (2005a) cerca de la isla Anvers. Como se mencionó anteriormente, la identidad de las criptofitas observadas no pudo ser confirmada (ver capítulo 3). Por otro lado, los resultados de este capítulo, junto con hallazgos previos reportados en la literatura, destacan a la especie *O. weissflogii* como un componente clave en los ensambles de diatomeas de las áreas costeras de la PA que se destacan por su alta biomasa (Varela et al. 2002; Garibotti et al. 2003a,

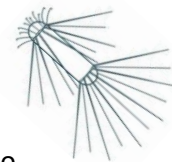


2005a; Annett et al. 2010; Höfer et al. 2019). Asimismo, recientemente se ha observado una gran floración de verano ($>45 \mu\text{gCl-}a \text{ L}^{-1}$) de esta especie en el estrecho de Gerlache, unos kilómetros al norte de la bahía Andvord (Costa et al. 2020).

El último ensamble, dominado por pequeños dinoflagelados desnudos, acompañados de pequeños flagelados y diatomeas nanoplanctónicas, y con valores de biomasa relativamente bajos, se ha encontrado previamente en aguas abiertas del oeste de la PA durante los meses de verano, particularmente en el mar de Bellingshausen (Varela et al. 2002) y en aguas de plataforma del oeste de la PA (Garibotti et al. 2003a, 2005a). Estudios más recientes en el área destacan la importancia de los dinoflagelados al final del verano (Lange et al. 2007, 2015; Lima et al. 2019; Costa et al. 2020), incluyendo el registro de la gran floración de pequeños dinoflagelados desnudos detectada en la isla Danco -norte de la bahía Andvord- descrita en los capítulos anteriores. La importancia de los dinoflagelados podría haberse subestimado en otros estudios de fitoplancton de la PA basados en la composición de pigmentos (HPLC – CHEMTAX), que utilizan el contenido de peridina para estimar la abundancia de dinoflagelados (Varela et al. 2002; Mendes et al. 2012; Schofield et al. 2017; Pan et al. 2019). Esta posible subestimación de los dinoflagelados en estudios con pigmentos se relaciona con la ausencia de peridina en pequeños dinoflagelados desnudos de los géneros *Gymnodinium*, *Karlodinium*, *Karenia* y *Takayama* (Takishita et al. 2004), que parecen ser un componente frecuente en la PA como se discutió en el capítulo 3. Asimismo, Costa et al. (2020) en un estudio reciente en el oeste de la PA donde se analizó el fitoplancton por pigmentos, dividieron a los dinoflagelados en dos grupos: los que contienen peridina y los que carecen de ella; y encontraron que el grupo de dinoflagelados sin peridina fue el segundo más importante en la contribución de biomasa después de las diatomeas. Este trabajo de Costa et al. (2020), junto con los resultados expuestos en esta tesis, sugieren que los pequeños dinoflagelados desnudos que carecen de peridina son un componente importante del fitoplancton en el oeste de la PA.

5.4.2 Productividad primaria de los ensambles fitoplanctónicos

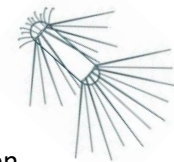
La bahía Andvord es un fiordo que presenta elevados valores de productividad primaria a fines de la primavera. Una revisión completa, que recopila valores de productividad primaria en las aguas de plataforma del oeste de la PA (área de la cuadrícula Pal-LTER entre $\sim 62^\circ$ y 68° S), muestra que los registros para los meses de primavera noviembre y diciembre oscilan entre 144 y $2.300 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Smith et al. 1996). El pico de productividad de $3.563,7 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ registrado a principios de diciembre en la bahía Andvord resulta, por lo tanto, un caso excepcional en el contexto de los valores previamente registrados en primavera para las aguas de plataforma del oeste de la PA. De hecho, los valores de productividad durante la primavera en la bahía Andvord, son incluso más altos que los



valores de verano previamente registrados para la caleta Potter (236 mgC m⁻² d⁻¹ promedio de verano en la isla 25 de Mayo/King George, Schloss et al. 2012) y para aguas de plataforma al oeste de la PA (≤ 1.788 mgC m⁻² d⁻¹, Vernet et al. 2008). Por el contrario, los valores de productividad en la bahía Andvord durante la primavera están más cerca de los valores de verano registrados en áreas de alta acumulación fitoplanctónica, por ejemplo, en aguas costeras del estrecho de Gerlache (≤ 4.540 mgC m⁻² d⁻¹ en diciembre, Varela et al. 2002), la bahía Margarita (≤ 6.908 mgC m⁻² d⁻¹ a fines de diciembre, Rozema et al. 2017a) y bahía Sur (≤ 8.830 mgC m⁻² d⁻¹ durante enero cerca de la isla Anvers, Höfer et al. 2019). De esta manera, los resultados presentados en este capítulo confirman una alta productividad en el interior de los fiordos al oeste de la PA durante los meses de primavera.

Las diatomeas microplanctónicas dominaron la productividad primaria en la bahía Andvord a finales de la primavera a pesar de su baja abundancia. Aunque la biomasa de diatomeas (máx. 42,1 $\mu\text{gC L}^{-1}$, Tabla 5.1) no fue tan alta como los valores de biomasa de verano reportados para la plataforma al oeste de la PA (>100 $\mu\text{gC L}^{-1}$, Garibotti et al. 2005a) y otras zonas costeras aledañas (Rodríguez et al. 2002; capítulo 4 de esta tesis), el valor promedio de productividad primaria integrada encontrado en este ensamble ($1.944,8 \pm 1.314$ mgC m⁻² d⁻¹, Tabla 4) fue similar a los promedios reportados para los meses de verano en otras zonas costeras y fiordos del oeste de la PA dominados por diatomeas, por ejemplo, 2.100 mgC m⁻² d⁻¹ en el estrecho de Gerlache (Varela et al. 2002), 1.764 mgC m⁻² d⁻¹ en la bahía Margarita (Rozema et al. 2017a). Los resultados de este capítulo destacan el papel fundamental que juegan las diatomeas como productoras primarias en áreas del oeste de la PA, lo que concuerda con estudios previos (Varela et al. 2002; Garibotti et al. 2003b; Trimborn et al. 2015; Höfer et al. 2019) incluso cuando las diatomeas no se encuentran formando grandes floraciones. Asimismo, el ensamble dominado por diatomeas presentó los valores más altos de riqueza de especies y equitatividad, lo que respalda la hipótesis de que las comunidades de fitoplancton con mayor diversidad tienden a ser altamente productivas (Corcoran y Boeing 2012; Lewandowska et al. 2012). De todas formas, esta relación no es tan clara en la literatura (Lewandowska et al. 2012; y referencias allí), ya que la productividad del taxón/los taxones dominante/s determina la relación diversidad : productividad, en este estudio, como las diatomeas fueron las más productivas y el ensamble de diatomeas estuvo equitativamente dominado por varias especies, encontramos una relación positiva.

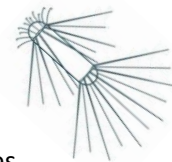
La asimilación de carbono se puede utilizar como un indicador del estado fisiológico del fitoplancton *in situ* (Karl et al. 1998). En promedio, los valores de asimilación observados en la bahía Andvord durante la primavera estuvieron dentro del rango de valores previamente registrados en estudios que tuvieron lugar durante el verano en los estrechos de Gerlache y Bransfield y el mar de Bellingshausen (Garibotti et al. 2003b; Pereira Granja Russo et al. 2018). Sin embargo, los valores de asimilación encontrados en el ensamble de diatomeas en la bahía Andvord a fines de la primavera fueron



notablemente altos (promedio $8,1 \pm 4,4 \text{ mgC mg Cl-}\alpha^{-1} \text{ h}^{-1}$ y máx. $14 \text{ mgC mg Cl-}\alpha^{-1} \text{ h}^{-1}$) en comparación con los otros dos ensamblajes dominados por criptofitas y dinoflagelados (Tabla 4), lo que indica una mayor eficiencia fotosintética de las diatomeas microplanctónicas. Valores en el mismo rango ($\leq 9,9 \text{ mgC mg Cl-}\alpha^{-1} \text{ h}^{-1}$) se han registrado previamente en el estrecho de Bransfield en marzo (El-Sayed et al. 1964), aunque estos autores no hacen referencia a la composición fitoplanctónica. Sin embargo, otros autores registraron valores en este rango en el oeste de la PA en comunidades fitoplanctónicas dominadas por diatomeas, por ejemplo, un valor de $6,7 \text{ mgC mg Cl-}\alpha^{-1} \text{ h}^{-1}$ registrado en el mar de Bellingshausen durante el verano (Stambler 2003) y un valor de $5,2 \text{ mgC mg Cl-}\alpha^{-1} \text{ h}^{-1}$ cerca de la isla Decepción en febrero-marzo (Burkholder y Mandelli 1965).

Los resultados de este capítulo, junto con los de Varela et al. (2002) y Garibotti et al. (2003b), apoyan el modelo propuesto por Moline et al. (2004) que sugiere que las criptofitas son menos productivas que las diatomeas en esta región. La productividad primaria del ensamblaje de criptofitas ($63,1 \pm 32 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ y $1.428 \pm 1.200 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, Tabla 4) es comparable a los valores encontrados en otros ensamblajes dominados por criptofitas en los estrechos de Bransfield y Gerlache ($\leq 1.500 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, Varela et al. 2002), y cerca de la isla Anvers (promedio de $71 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, Garibotti et al. 2003b). La estación que registró el pico excepcional de productividad primaria integrada (SS Sill 4, Fig. 9), estuvo dominada por criptofitas al igual que las otras muestras del ensamblaje. Como la productividad primaria integrada tiene en cuenta la profundidad de la capa eufótica, y en esta estación se registró la capa eufótica más profunda (65,7 m), se considera que este valor excepcional se debe en parte a este factor ambiental y no a la productividad intrínseca de los organismos dominantes en este ensamblaje (criptofitas). De hecho comparando los promedios, el ensamblaje dominado por diatomeas para la bahía Andvord fue dos veces más productivo que el ensamblaje dominado por criptofitas (Tabla 4). De la misma manera, si comparamos las estaciones con valores de biomasa similares, las dominadas por diatomeas presentaron una productividad primaria más alta que las dominadas por criptofitas (Fig. 7), lo cual puede deberse a una mayor relación C:Cl- α en las diatomeas con respecto a los otros grupos fitoplanctónicos (Tabla 5.1). Esta alta relación C:Cl- α de las diatomeas coincide con lo encontrado por Garibotti et al. (2003b) en zonas con valores altos e intermedios de biomasa al oeste de la PA, también en zonas dominadas por diatomeas microplanctónicas. Sin embargo, se sabe que la relación de C:Cl- α varía entre especies y grupos y en los mismos organismos puede variar durante las distintas estaciones del año debido a las condiciones ambientales (Jakobsen y Markager 2016).

Durante el otoño se registraron los valores más bajos de productividad primaria en la bahía Andvord, relacionados al ensamblaje dominado por dinoflagelados. Los valores obtenidos ($6,9 \pm 5,1 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ y $160,7 \pm 152,1 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), son similares a los valores encontrados en verano para áreas oligotróficas con baja biomasa, por ejemplo, $13,1 \pm 6,6 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ en aguas abiertas de la PA (Garibotti et al. 2003b)

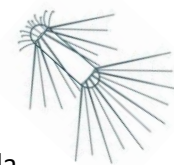


y $210 \pm 70 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en el mar de Bellingshausen (Varela et al. 2002). Existen muy pocos antecedentes de estimaciones de productividad primaria durante los meses de otoño e invierno en el oeste de la PA. Sin embargo, los valores encontrados en bahía Andvord son más bajos que los valores predichos por un modelo para la isla Anvers y similares a las predicciones para la bahía Margarita, considerando dos años contrastantes en cuanto a biomasa fitoplanctónica y período de formación de hielo (Vernet et al. 2012).

5.4.3 Los fiordos del oeste de la PA son zonas con altas tasas de crecimiento

Las altas tasas de crecimiento que se encontraron en la bahía Andvord sugieren la presencia de una comunidad fitoplanctónica en aumento en estas zonas costeras al oeste de la PA durante la primavera (Pan et al. 2019). El valor promedio de $0,5 \pm 0,8 \text{ d}^{-1}$ en primavera fue similar a lo que se ha reportado para otras zonas costeras de la PA como el estrecho de Gerlache, la isla Anvers, la bahía Sur y la bahía Margarita (Tabla 5.5). El valor máximo de $1,9 \text{ d}^{-1}$ encontrado en este estudio durante la primavera en aguas superficiales (50% de penetración de la luz) es el valor más alto de crecimiento fitoplanctónico registrado en estudios de campo previos realizados en el oeste de la PA (Tabla 5.5), pero similar a las tasas obtenidas en estudios de microcosmos con fitoplancton antártico (Hernando et al. 2015). Las tasas de crecimiento registradas durante el verano en aguas abiertas de plataforma al oeste de la PA y en el mar de Ross, las cuales varían entre $0,2$ y $0,3 \text{ d}^{-1}$ (Garibotti et al. 2003b; Smith et al. 2012), son menores que las registradas en este estudio y otros trabajos del oeste de la PA, desde la isla 25 de Mayo/King George hasta la bahía Margarita resumidos aquí en la Tabla 5.5.

Las altas tasas de crecimiento en bahía Andvord se extendieron hasta el otoño, donde el crecimiento promedio registrado durante marzo y abril fue de $0,4 \pm 0,6 \text{ d}^{-1}$. Las elevadas concentraciones de hierro encontradas en bahía Andvord por Forsch et al. (2021) sugieren que la fertilización con hierro, resultante del derretimiento de los glaciares, contribuye a mantener comunidades fitoplanctónicas en crecimiento dentro de los fiordos desde la primavera hasta el otoño, lo que contribuye a una alta productividad local que mantiene a diversas comunidades bentónicas (Grange y Smith 2013). Los aportes de hierro mejoran el rendimiento fotosintético del fitoplancton aumentando la productividad en áreas que reciben aportes de hierro regularmente, como las zonas costeras y fiordos del oeste de la PA (Schofield et al. 2018; Cape et al. 2019b; Höfer et al. 2019). En la bahía Andvord de diciembre a abril (2015-2016) se encontraron altas concentraciones de hierro disuelto (dFe), con valores superiores a 1 nM y de hasta 4 nM (Forsch et al. 2021). De manera similar, en la bahía Margarita (2009-2010), la concentración de dFe osciló entre 2 y 8 nM (Annett et al. 2015). Procesos de *upwelling* frente al glaciar suelen ocurrir durante eventos de viento catabático, siendo una fuente secundaria de nutrientes, incluido el hierro (Lundesgaard et al. 2019, 2020). Un evento de este tipo tuvo lugar en la bahía



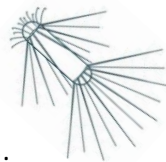
Andvord del 10 al 12 de diciembre de 2015, lo que probablemente tuvo una influencia en la composición fitoplanctónica al favorecer el aporte de agua de deshielo y nutrientes asociados (Ekern 2017; Pan et al. 2020; Forsch et al. 2021).

Tabla 5.5 Tasas de crecimiento de la comunidad fitoplanctónica registrados *in situ* en el oeste de la PA. Con área geográfica y mes donde se registraron los valores máximos. N/A para información no disponible. Nótese que la metodología para estimar el crecimiento varió en los diversos estudios considerados.*Tasas de crecimiento obtenidas en cultivo.

	Promedio	Máximo	Área geográfica	Mes/Estación
Esta tesis	0,5 ± 0,8	1,9	Bahía Andvord	Diciembre
Vernet et al. (1991)	0,3 ± 0,1	0,6	Estrecho de Gerlache	Noviembre
Lorenzo et al. (2002)	0,5 ± 0,2	0,8	Estrecho de Gerlache	Diciembre – Enero
Garibotti et al. (2003b)	0,3 ± 0,1	0,7	Isla Anvers	Enero – Febrero
Vernet et al. (2012)	N/A	0,1	Isla Anvers	Otoño
Venables et al. (2013)	N/A	~ 0,6	Bahía Ryder (bahía Margarita)	Enero
Hernando et al. (2015)*	N/A	1,5 ± 0,6	Caleta Potter (isla 25 de Mayo)	Febrero – Marzo
Höfer et al. (2019)	N/A	0,5	Bahía Sur	Enero – Febrero

5.4.4 Las variables ambientales que modelan los ensamblajes fitoplanctónicos

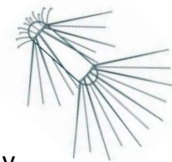
Entre los factores ambientales más importantes que influyen sobre la composición del fitoplancton al oeste de la PA se han mencionado a la temperatura del agua, la profundidad de la capa de mezcla, el período de formación y retroceso de hielo marino, la disponibilidad de luz, entre otros (Garibotti et al. 2003a; Schofield et al. 2017; Höfer et al. 2019; Biggs et al. 2019). En la bahía Andvord, el ensamblaje dominado por criptofitas observado principalmente en el fiordo interior durante la primavera se relacionó con temperaturas más altas (Fig. 5.9), coincidiendo con Pan et al. (2020), quienes analizaron el fitoplancton por composición de pigmentos y utilizaron modelos de aprendizaje automatizado (en inglés, *machine learning*) para comprender sus relaciones con las variables ambientales en este fiordo. Esta observación concuerda con varios estudios en otras áreas de la PA que sugieren que el futuro aumento de la temperatura del agua en el contexto del cambio climático promoverá el dominio de las criptofitas (Moline et al. 2004; Garcia et al. 2019). No obstante, algunas observaciones en la PA no apoyan esta hipótesis encontrando a las criptofitas relacionadas con aguas más frías y de menor



salinidad lo que sugiere una preferencia de este grupo por el agua de deshielo (Mendes et al. 2013; Schofield et al. 2017). Asimismo, como este ensamble fue menos productivo que el ensamble dominado por diatomeas, estos resultados apoyan la hipótesis de que el cambio climático podría afectar en gran medida los ecosistemas costeros al oeste de la PA al reemplazarse un ensamble fitoplanctónico más productivo (diatomeas microplanctónicas) por un ensamble fitoplanctónico considerablemente menos productivo (criptofitas) (Moline et al. 2004; Montes-Hugo et al. 2009).

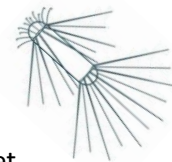
El ensamble de diatomeas se relacionó principalmente con la disponibilidad de luz y la biomasa de microzooplancton. Estudios previos en el oeste de la PA indicaron que la disponibilidad de luz es el factor que controla en mayor medida el crecimiento del fitoplancton durante la primavera (Schofield et al. 2017; Arrigo et al. 2017; Ferreira et al. 2020; Joy-Warren et al. 2022). Una relación entre la alta productividad primaria y las altas irradiancias en aguas con profundidad de la capa de mezcla <20 m fue observada previamente en la PA por Vernet et al. (2008). Estos autores descubrieron que la irradiancia sólo parece inhibir la productividad primaria cuando el fitoplancton está limitado por capas de mezcla poco profundas (<5 m). El ensamble de diatomeas encontrado en la bahía de Andvord se halló en estaciones con capas de mezcla entre 9 y 29 m, lo que coincide con estas observaciones previas de Vernet et al. (2008). Además, un estudio reciente en aguas de la PA encontró una relación entre las diatomeas y la alta irradiancia durante el verano, lo que sugiere que este grupo podría adaptarse fácilmente a niveles de irradiancia más altos (Carvalho et al. 2019). La relación entre el ensamble dominado por diatomeas y una alta biomasa de microzooplancton, podría deberse a que el microzooplancton consume preferentemente a los organismos nanofitoplanctónicos, favoreciendo así el predominio de las grandes diatomeas sobre las criptofitas y otros pequeños fitoflagelados (Smetacek et al. 2004). Sin embargo, esta relación no está completamente resuelta en la bibliografía, Garzio and Steinberg (2013), al igual que en esta tesis, encontraron una relación positiva entre la biomasa de microzooplancton y valores altos de $Cl-a$ en las aguas abiertas del oeste de la PA durante enero, por el contrario, Garcia et al. (2020) encontraron una relación positiva entre la abundancia de microzooplancton y la $Cl-a$ <20 μm en caleta Potter (isla 25 de Mayo/King George) durante febrero y marzo. Por lo tanto, más estudios sobre el tema son necesarios para comprender cómo el microzooplancton modula la composición fitoplanctónica.

A pesar de que la bahía Andvord se clasifica como un fiordo "frío" donde los glaciares no están en retroceso y el impacto del agua de deshielo no es suficiente para forzar la circulación dentro del fiordo (Lundesgaard et al. 2020), el agua de deshielo de los glaciares tiene una influencia en la composición y biomasa fitoplanctónicas (Pan et al. 2020). La contribución general de agua de deshielo durante este estudio fue baja (fracción <0,02), sin embargo, fue mayor durante el otoño, cuando se observó un lente de agua dulce superficial en las cercanías de los glaciares (Pan et al. 2019, 2020). Durante esta



temporada, el ensamble dominado por dinoflagelados en compañía de pequeños flagelados y diatomeas nanoplanctónicas se extendió por todo el fiordo y aguas del estrecho de Gerlache, principalmente asociado con fracciones más altas de agua de deshielo (Fig. 8). El predominio de pequeños dinoflagelados gimnodinioides asociados a la fracción del agua de deshielo concuerda con estudios recientes en la bahía Almirantazgo (Lima et al. 2019) y el mar de Bellingshausen (Costa et al. 2020). Asimismo, los experimentos de microcosmos de Hernando et al. (2015) revelaron que una reducción en la salinidad promueve un reemplazo gradual de grandes diatomeas centrales (por ej., *O. weissflogii*, *Porosira glacialis* y *Thalassiosira antarctica*) por pequeñas diatomeas pennadas como *Navicula glaciei*, *N. perminuta*, *Nitzschia cf. lecointei* y *F. cylindrus/nana*. Aunque la salinidad no era tan baja como la establecida en los experimentos de mesocosmos de Hernando et al. (2015; 30 vs. 34), en la bahía Andvord se observó un descenso en los valores promedio de la salinidad de la primavera (34,06) al otoño (33,87).

El ensamble dominado por dinoflagelados que se encontró principalmente durante el otoño en la bahía Andvord se asoció con una baja concentración de nutrientes, lo que sugiere un estado posterior a una floración. La ausencia de diatomeas microplanctónicas, la baja productividad primaria y las tasas de crecimiento registradas durante el otoño indican que el fitoplancton estaba decreciendo durante abril de 2016. En este sentido, se presume que la típica floración de diatomeas ocurrió durante el verano, tomando ventaja de la alta concentración de nutrientes en la bahía Andvord (Costa et al. 2020; Pan et al. 2020), y que el muestreo de otoño se llevó a cabo una vez que esta floración ya había decaído. La floración de verano en la bahía Andvord habría estado impulsada por concentraciones de macro y micronutrientes que nunca fueron limitantes durante la primavera (Pan et al. 2020). De hecho, la concentración de hierro fue relativamente alta ($>1 \text{ Nm}$; Pan et al. 2020; Forsch et al. 2021), como se observa en otras áreas costeras del oeste de la PA (Annett et al. 2015; Kim et al. 2016; Cape et al. 2019b), y los valores de nitrato fueron superiores a $19 \mu\text{M}$ (Ekern 2017). Las floraciones en esta zona de la PA tienen lugar principalmente entre finales de diciembre y marzo, por ejemplo $15 \mu\text{gCl-}a \text{ L}^{-1}$ en la bahía Margarita a finales de marzo (Biggs et al. 2019), coincidiendo con grandes conglomeraciones de krill antártico (Nowacek et al. 2011; Espinasse et al. 2012). Por otro lado, el ensamble otoñal compuesto de dinoflagelados, pequeños flagelados y diatomeas nanoplanctónicas, representaría la composición fitoplanctónica que se encuentra presente en la bahía Andvord durante gran parte del año, predominando durante el otoño y probablemente también durante el invierno. Aunque probar esta hipótesis requiere un muestreo anual, varios estudios han sugerido que el fitoplancton en el oeste de la PA está dominado por pequeños flagelados durante todo el año, mientras que las floraciones de diatomeas microplanctónicas y otros organismos fitoplanctónicos son ocasionales durante la

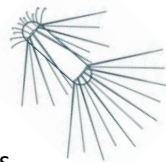


temporada de primavera-verano (García-Muñoz et al. 2013; Mendes et al. 2013; Gonçalves-Araujo et al. 2015; van Leeuwe et al. 2020; entre otros).

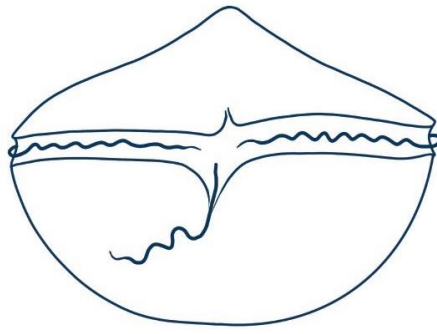
A partir del 2010 varios autores han registrado un marcado aumento en la frecuencia y biomasa de los dinoflagelados Gymnodinoides a lo largo de la parte norte de la PA, aunque las variables ambientales que favorecen a este grupo aún no están bien establecidas (Ferreira et al. 2020). En la isla 25 de Mayo/King George, Lima et al. (2019) encontraron que un ensamble compuesto por diatomeas ticoplanctónicas pennadas y con rafe y pequeños Gymnodinoides (<20 μm), correlaciona con una baja salinidad, baja clorofila y baja temperatura, similar a lo encontrado en la bahía de Andvord para el ensamble dominado por dinoflagelados. En una zona costera cercana a la bahía de Andvord, Costa et al. (2020) descubrieron que los dinoflagelados carentes de peridinina estuvieron positivamente asociados con una mayor estabilidad de la columna de agua, agua de deshielo y nutrientes, y negativamente con la salinidad y la profundidad de la capa de mezcla. Por otro lado, en aguas abiertas al oeste de la PA, Mendes et al. (2013, 2018a) encontraron que pequeños individuos *Gymnodinium* spp. (<20 μm) se asociaron positivamente con la profundidad de la capa de mezcla indicando una posible preferencia de este grupo por las capas de mezcla más profundas y aguas más estratificadas. Esta discordancia en los diferentes estudios podría deberse a que el grupo de dinoflagelados Gymnodinoides engloba varias especies que pueden estar relacionadas de manera diferente con las variables ambientales en la PA.

5.5 Conclusiones

Los resultados de este capítulo muestran que la bahía Andvord es un fiordo con alta productividad primaria, elevadas tasas de crecimiento y gran acumulación de biomasa durante la primavera. La productividad primaria en la bahía Andvord durante primavera fue incluso comparable a la registrada en otras áreas del oeste de la PA con alta acumulación de fitoplancton durante el verano. La apertura del fiordo presentó los valores más altos de biomasa, diversidad y productividad de fitoplancton. Las diatomeas microplanctónicas como *O. weissflogii* controlaron la productividad primaria debido a su mayor proporción de C: Cl-a, incluso cuando se encontraban en abundancias relativamente bajas. Por lo cual se acepta la hipótesis planteada de que existe una relación entre la composición y la productividad del fitoplancton y que las diatomeas (particularmente las microplanctónicas) juegan un rol principal en estos ambientes como productores primarios. Las diatomeas se asociaron principalmente con una alta disponibilidad de luz y biomasa de microzooplancton. Las criptofitas, que alcanzaron altas abundancias celulares $>6 \times 10^6$ células L^{-1} , estuvieron relacionadas con altas temperaturas y presentaron una menor tasa de crecimiento que las diatomeas. Los resultados de este estudio apoyan la hipótesis previa de que el cambio climático podría afectar los ecosistemas costeros



de la PA al favorecer ensamblajes fitoplanctónicos menos productivos (criptofitas) sobre ensamblajes fitoplanctónicos más productivos (diatomeas). La comunidad fitoplanctónica en condiciones post-floración estuvo dominada por dinoflagelados acompañados por pequeños flagelados y diatomeas nanoplanctónicas favorecidos por una mayor fracción de agua de deshielo y bajas salinidades en el otoño. A pesar de que la biomasa de fitoplancton se redujo en un orden de magnitud en otoño en comparación con la primavera, el crecimiento del fitoplancton estuvo por encima de los registros en la bibliografía para la PA.



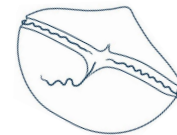
Capítulo 6

Dinámica del fitoplancton en zonas costeras conectadas al estrecho de Gerlache (PA, 64°-65°S) en relación con una zona frontal variable

6.1 Introducción

El estrecho de Gerlache es un canal de unos 200 km de longitud que separa la costa oeste de la PA del archipiélago de Palmer (entre ~63,5° y 65° S). Se trata de una zona costera muy productiva con una abundancia significativa de depredadores que se alimentan de krill y que, en última instancia, dependen del fitoplancton (Ducklow et al. 2013). La profundidad en el estrecho de Gerlache puede alcanzar los 1.000 m, pero se caracteriza principalmente por la presencia de numerosos fiordos, bahías, islas, caletas y canales pequeños e interconectados (Kerr et al. 2018). La reducción en los procesos de mezcla característica de las zonas costeras protegidas favorece el desarrollo de varias floraciones de fitoplancton de diversa composición durante los meses de primavera y verano (Vernet et al. 1991; Ferrario y Sar 1992; Rodriguez et al. 2002; Mendes et al. 2018a; Costa et al. 2021; ver también capítulo 4).

Las aguas superficiales del estrecho de Gerlache están influenciadas desde el sur por aguas procedentes del mar de Bellingshausen que entran por el estrecho de Bismarck y al oeste entre las islas del archipiélago de Palmer, y por aguas procedentes del mar de Weddell que ingresan por el norte a través del estrecho de Bransfield (García et al. 2002; Fig. 6.1). El principal patrón de circulación superficial dentro del estrecho de Gerlache está impulsado por una corriente que fluye hacia el noreste (Zhou et al. 2002). Como resultado del flujo de temperatura entre el aire y el mar, durante los meses de verano se forma un frente térmico representado por una isoterma superficial de 1 °C cerca del canal Schollaert alrededor de los 64,5° S (Torres Parra et al. 2020; Fig. 6.1). Este frente separa aguas más frías al sur, de aguas más cálidas al norte dentro de la capa de mezcla superficial (Torres Parra op. cit.). Varios estudios a través de los años mencionan estas diferencias de temperatura del agua durante



diferentes meses de verano, diciembre y/o enero (Anadón y Estrada 2002; Rodríguez et al. 2002) y febrero (Kerr et al. 2018; Mendes et al. 2018a; Torres Parra et al. 2020).

Los frentes marinos se caracterizan por una elevada actividad biológica; las aves y los mamíferos marinos tienden a congregarse y alimentarse en los frentes y sus alrededores. Las regiones frontales también son lugares de gran intercambio entre las capas profundas y superficiales del océano (Acha et al. 2015; Chapman et al. 2020). Debido a que el frente del estrecho de Gerlache se manifiesta durante los meses de verano en la capa de mezcla superior, es esperable que tenga un efecto en la biología y ecología del fitoplancton en la zona eufótica. Por ejemplo, da Cunha et al. (2018) expusieron que este frente promueve el transporte de carbono orgánico producido en la superficie a capas más profundas, asociado con una alta productividad biológica en la zona. Asimismo, Mendes et al. (2018a) encontraron mediante análisis de pigmentos que durante febrero este frente separa diferentes comunidades de fitoplancton, con dominancia de criptofitas al norte del frente en aguas más cálidas y pequeñas diatomeas y flagelados en aguas más frías al sur. Sin embargo, pocos estudios investigan la variabilidad interanual o el desarrollo estacional del frente, necesarios para comprender el papel que desempeña el mismo en la determinación de la distribución del fitoplancton.

En este capítulo, el objetivo principal fue comprender la influencia del frente térmico superficial del estrecho de Gerlache en las comunidades fitoplanctónicas de las zonas costeras al oeste de la PA entre 64° y 65° S durante la temporada de primavera-verano, bajo la hipótesis de que el frente térmico tiene un efecto en las aguas superficiales de las zonas costeras afectando la composición de la comunidad fitoplanctónica. A su vez en este capítulo se buscó identificar patrones espaciales y temporales en la composición fitoplanctónica y describir la variación interanual en las zonas costeras del oeste de la PA. Para ello se evaluó la biomasa fitoplanctónica, la abundancia celular, la composición y la sucesión a lo largo de la temporada de crecimiento (noviembre a marzo) en tres temporadas consecutivas (2016-2017 temporada 1 o T1; 2017-2018 temporada 2 o T2; y 2018-2019 temporada 3 o T3).

6.1.2 Área de estudio

El muestreo para este capítulo tuvo lugar en seis zonas costeras al oeste de la PA entre 64° y 65° S conectadas al estrecho de Gerlache (Fig. 6.1). Para testear la hipótesis planteada las zonas se agruparon según la ubicación estimada del frente (64,5°S según Torres Parra et al., 2020) en zonas al norte (2 sitios): caleta Cierva y bahía Wilhelmina; y zonas al sur (4 sitios): islas Cuverville y Danco, puerto Neko y bahía Paraíso.

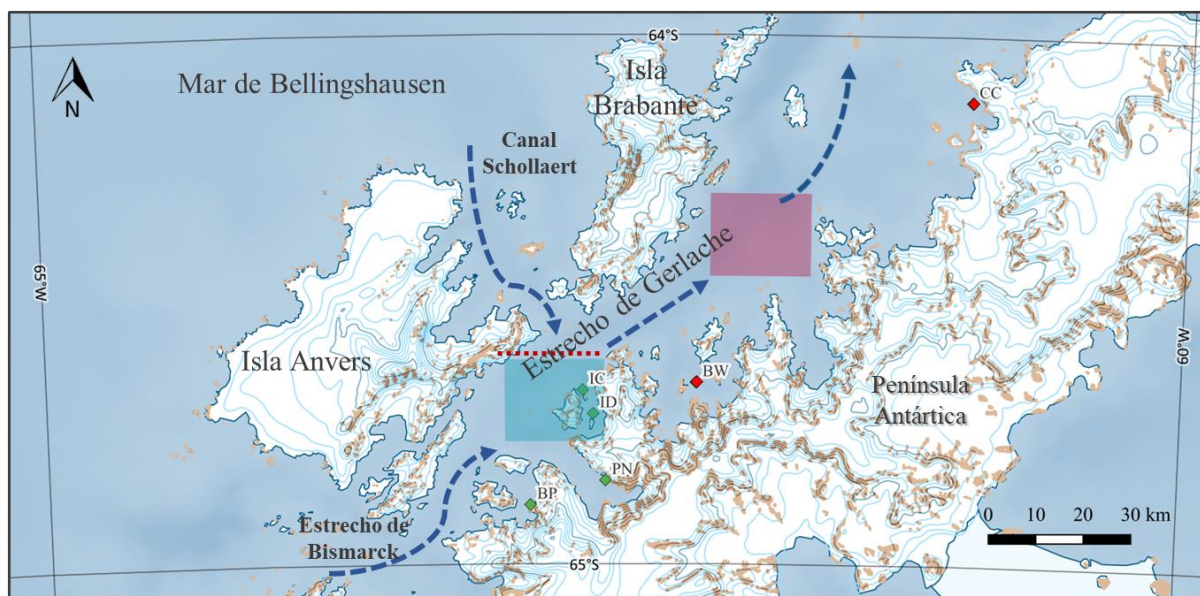
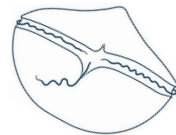
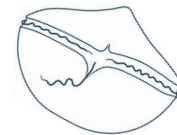


Fig. 6.1 Mapa mostrando el área de estudio al oeste de la PA entre 64° y 65° S donde se ubican los seis sitios muestreados (rombos verdes), de norte a sur: caleta Cierva (CC), bahía Wihelmina (BW), isla Cuverville (IC), isla Danco (ID), puerto Neko (PN) y bahía Paraíso (BP). De acuerdo con la posición del frente (marcada con una línea punteada roja alrededor de 64,5° S) según estudios anteriores, los sitios al norte de este están representados con rombos rojos y los sitios al sur de este de color verde. Las flechas azules muestran la dirección de la corriente superficial. Los cuadrados muestran de dónde se extrajeron datos satelitales al norte (rojo) y al sur (celeste) del estrecho de Gerlache.

La caleta Cierva es una ensenada situada en la costa de Danco (64° 7,41' S - 60° 56,79' O, Fig. 6.1), conectada con la parte norte del estrecho de Gerlache. Se encuentra próximo a un Área Antártica Especialmente Protegida: (ASPA N° 134) "Punta Cierva e islas litorales, Costa de Danco, Península Antártica" bajo conservación de Argentina (Pertierra y Hughes 2013). En esta zona anidan numerosas especies de aves y se alimentan y buscan refugio grandes mamíferos. En su costa, tres glaciares (Sikorsky, Breguet y Gregory) descargan juntos y se encuentran estables según Seehaus et al. (2018).

La bahía Wihelmina es una gran ensenada con una superficie de ~600 km² situada en la costa de Danco (64° 39,41' S - 62° 8,14' O, Fig. 6.1). La profundidad media del canal es de ~300 m, mientras que la mayor profundidad supera los 600 m (Espinasse et al. 2012). Nueve glaciares descargan en su costa (Woodbury, Montgolfier, Rozier, Blanchard, DGC25, Leonardo, DGC23, Bayly y DGC31) y según Seehaus et al. (2018) más del 60% de ellos están en retroceso.

Las islas Danco y Cuverville se encuentran dentro del canal Errera, que separa la isla Rongé de la costa oeste de la PA (Fig. 6.1). La isla Danco está en la parte sur del canal (64° 45,03' S - 62° 36,19' O) mientras que la isla Cuverville está en la parte norte del mismo canal (64° 40,2' S - 62° 38,4' O). En verano, las islas sirven de refugio a la mayor colonia de pingüino papúa de la PA (Lynch et al. 2010). Estas zonas solo cuentan con tres glaciares de montaña cercanos sin ninguna descarga glaciar directa en la zona (glaciares Deville, Orel Ice Fringe y Wheatstone; Ferrigno et al. 2006).



El puerto de Neko está situado en la costa noreste de la bahía de Andvord ($64^{\circ} 50,57' S - 62^{\circ} 33,22' O$, Fig. 6.1). Cinco glaciares descargan en este fiordo (Bagshawe, Grubb, Arago, Moser y Rudolph) aunque ninguno de ellos está retrocediendo actualmente (Seehaus et al. 2018; Lundesgaard et al. 2020).

La bahía Paraíso es una amplia ensenada situada detrás de las islas Lemaire y Bryde ($64^{\circ} 54,66' S - 62^{\circ} 51,94' O$, Fig. 6.1). Tiene seis glaciares descargando desde su costa (Toro Mazote, Vivallos, Astudillo, Avalanche, Petzval o Suárez, y Miethe), para los cuales no hay ningún estudio reciente que evalúe su estado actual.

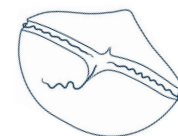
6.2 Metodología

6.2.1 Datos satelitales

Los datos de temperatura superficial del mar (TSM) de teledetección MODIS-Aqua nivel 3 de 2011 a 2021 se obtuvieron del Centro de Archivos Activos Distribuidos de Biología Oceánica de la NASA (DOI: 10.5067/AQUA/MODIS/L3M/RRS/2018); análisis más detallados se centraron en las tres temporadas muestreadas 2016-2017, 2017-2018 y 2018-2019. Se extrajeron datos satelitales de TSM de dos sitios uno al norte y otro al sur de la ubicación estimada del frente ($64,5^{\circ}S$, Figura 1) para confirmar las diferencias de temperatura. Los datos se analizaron con *geemap* (Wu 2020), un paquete de Python para la creación de mapas interactivos con Google Earth Engine (GEE). El conjunto de datos de TSM de nivel 3 de MODIS-Aqua se compiló y visualizó en GEE utilizando su colección de imágenes NASA/OCEANDATA/MODIS-Aqua/L3SMI (DOI: 10.5067/AQUA/MODIS/L3M/RRS/2018). Los datos e imágenes satelitales fueron obtenidos y procesados por el Dr. B. Jack Pan.

6.2.2 Análisis estadístico

Para evaluar las diferencias en la comunidad fitoplanctónica entre las zonas norte y sur del estrecho de Gerlache, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). El NMDS se calculó a partir de las disimilitudes de Bray-Curtis calculada a partir de la biomasa relativa de los taxones de fitoplancton por estación utilizando el paquete *vegan* (Oksanen 2015). Los datos no fueron modificados para este análisis. Para este análisis solo se consideraron las muestras de diciembre, enero y febrero ($n = 114$), porque estos fueron los meses en que se observó el gradiente térmico (ver sección 6.3). Las diferencias entre los grupos se testearon aplicando un análisis de similitud (ANOSIM por sus siglas en inglés) a la matriz de distancia resultante utilizando el paquete *vegan* (Oksanen 2015).



6.3 Resultados

6.3.1 Detección de un gradiente térmico en el estrecho de Gerlache

Mediante el análisis de 10 años de datos de teledetección, se encontró un gradiente de temperatura Norte-Sur consistente durante los meses de verano (diciembre - febrero) con aguas cálidas al norte y aguas más frías al sur (Fig. 6.2a). Aunque la línea de transición del frente térmico es difusa y difícilmente detectable con estas imágenes, el gradiente térmico observado se atribuye a la presencia de una zona frontal, previamente identificada por mediciones de campo (Torres Parra et al. 2020). El gradiente térmico fue evidente durante los tres años incluidos en este capítulo (Fig. 6.2b-d).

Dentro de los tres años muestreados (Fig. 6.2b-d) se observó un descenso en la temperatura promedio de la zona, donde el primer año (2016-2017, Fig. 6.2b) fue el más cálido y el último año (2018-2019, Fig. 6.2d) el más frío.

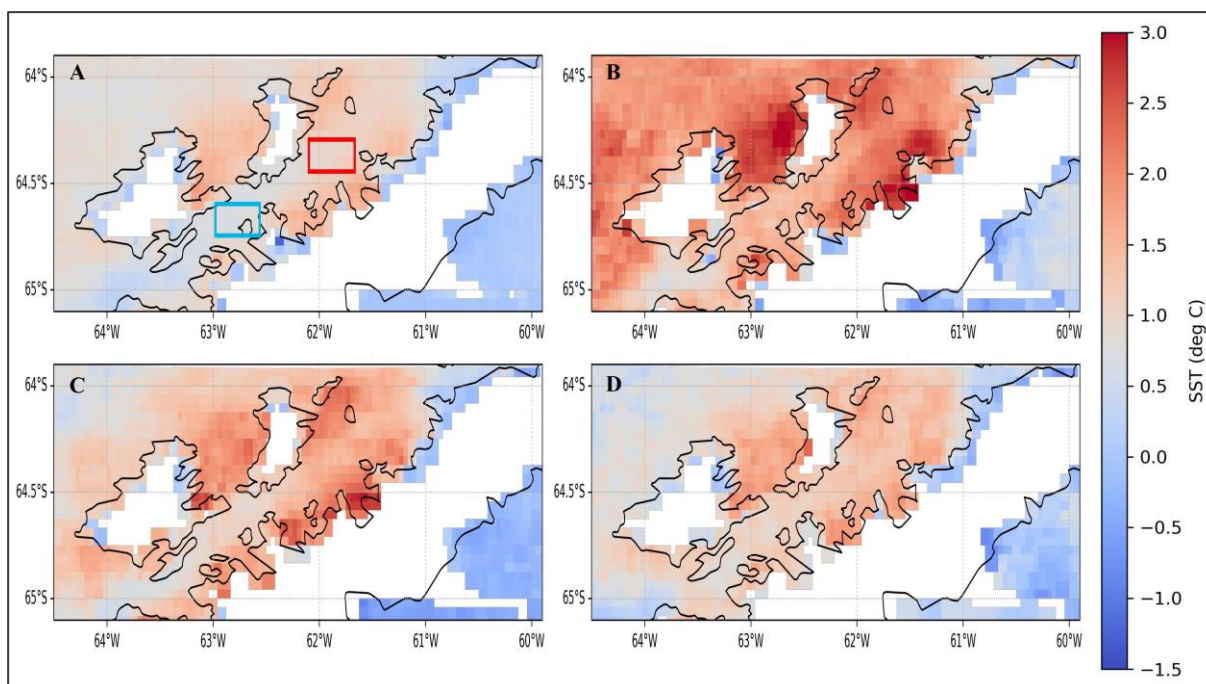
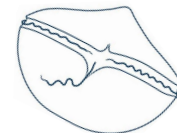


Fig. 6.2 Mapas de temperatura media de la superficie del mar (TSM) creados con datos Aqua / MODIS para diferentes veranos (diciembre-febrero): **A** 2011-2021, **B** 2016-2017, **C** 2017-2018 y **D** 2018-2019. Estos tres meses (diciembre a febrero) fueron elegidos para la cobertura de datos TSM porque coinciden con la temporada de crecimiento y también debido a las nubes y la disponibilidad de luz. Los cuadrados en la figura **A** muestran las zonas donde se extrajeron los datos de TSM al norte (rojo) y al sur (celeste) del estrecho de Gerlache.

A partir de los datos de teledetección, se extrajeron los valores de TSM al norte y al sur del estrecho de Gerlache (véase la posición en la Fig. 6.1). Al trazar estos datos para los meses de primavera-verano (noviembre a marzo) de los tres años muestreados, se observaron algunas diferencias en las temperaturas medias al norte y al sur del estrecho de Gerlache, que difieren en hasta 1 °C durante enero, pero son notablemente más bajas en noviembre y marzo (Fig. 6.3). Durante el tercer verano



(2018-2019), las diferencias en los promedios de temperatura fueron menores que en años anteriores, particularmente en diciembre de 2018 no hubo diferencias, aunque en enero y febrero las diferencias fueron superiores a 0,5 °C (Fig. 6.3).

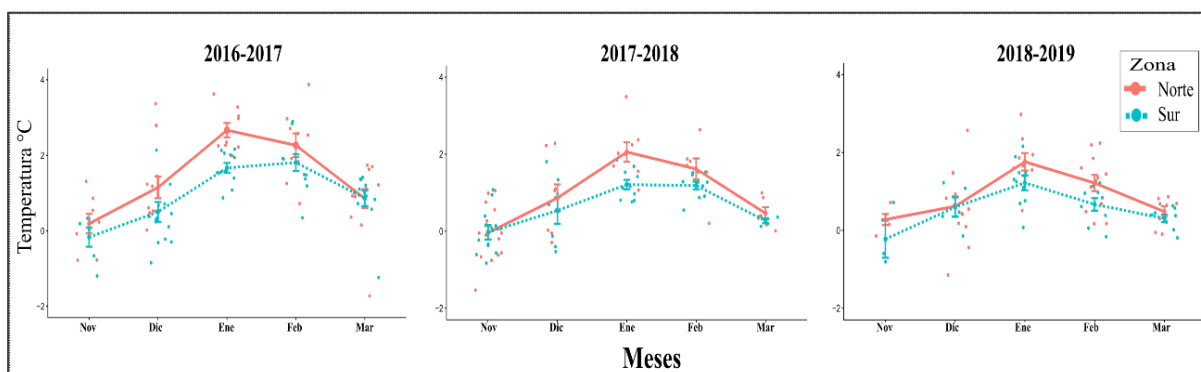


Fig. 6.3 Temperatura superficial del mar (TSM) media y desviación estándar de las tres temporadas consecutivas de noviembre a marzo (zona norte en rojo y zona sur en celeste). Datos satelitales extraídos de dos sitios (cuadrados) uno al norte y otro al sur del estrecho de Gerlache que se pueden ver en las Figuras 6.1 y 6.2A.

6.3.2 Variabilidad del fitoplancton en las zonas costeras del estrecho de Gerlache

6.3.2.1 Variabilidad interanual y espacial de la biomasa y abundancia del fitoplancton

La biomasa y la abundancia del fitoplancton mostraron una gran variabilidad interanual con diferentes patrones en las diferentes zonas, al norte y al sur del estrecho (Fig. 6.4). Los valores de biomasa de las zonas norte y sur fueron similares en los meses de baja abundancia (noviembre y febrero), pero fueron notablemente superiores en la zona sur durante los meses de mayor crecimiento (diciembre y enero). En la zona norte, los picos máximos se alcanzaron en diciembre ($113,5 \mu\text{gC L}^{-1}$ en la T1 y $16,8 \mu\text{gC L}^{-1}$ en la T2) con una biomasa similar en enero (hasta $79,8 \mu\text{gC L}^{-1}$ en la T1 y $15,3 \mu\text{gC L}^{-1}$ en la T2). En la zona sur, la biomasa del fitoplancton aumentó ($>50 \mu\text{gC L}^{-1}$) durante diciembre y enero, con picos de hasta $1.687 \mu\text{gC L}^{-1}$ y $800 \mu\text{gC L}^{-1}$ durante la T1 y la T2, respectivamente (el primer valor está fuera de escala y no se muestra en la figura) con un marcado descenso en febrero, y un ligero aumento de la abundancia en marzo, aunque la biomasa se mantuvo baja (Fig. 6.4). Durante la tercer temporada los promedios al norte y al sur del frente fueron bastante similares entre sí y no se parecieron a los de años anteriores, y los valores de biomasa fueron marcadamente bajos en general. La progresión estacional se mantuvo, los valores fueron mínimos en noviembre, con un ligero aumento en diciembre y enero, seguido de un pico máximo de abundancia en febrero y finalmente un descenso en marzo en la zona sur.

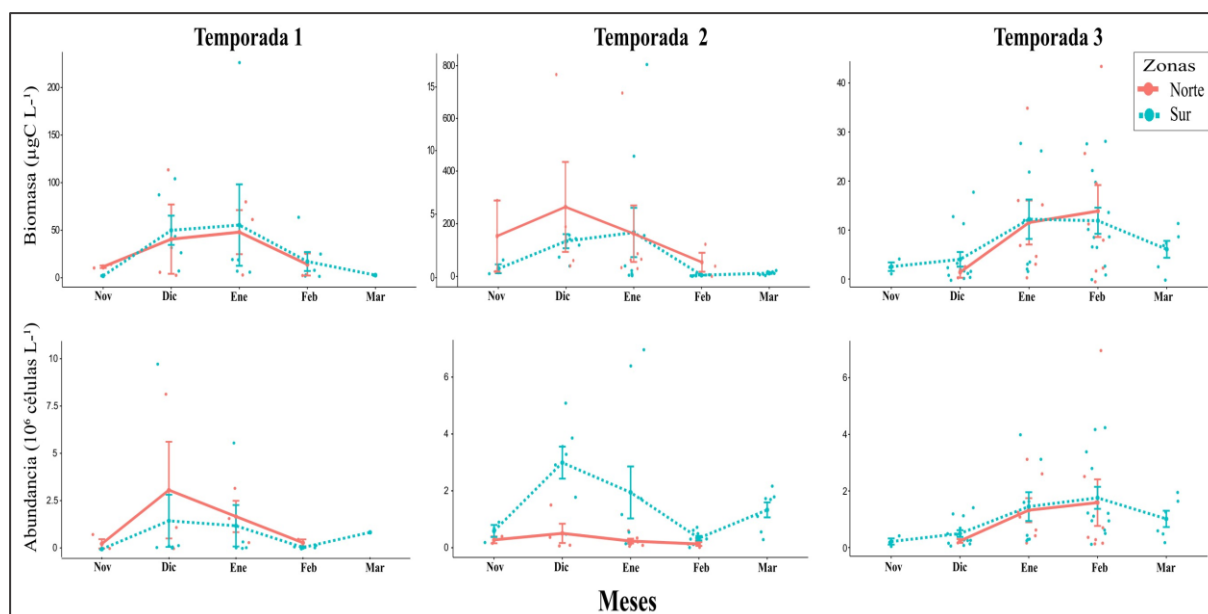
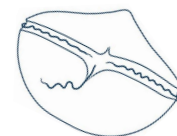
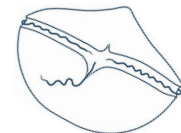


Fig. 6.4 Promedios mensuales de biomasa ($\mu\text{gC L}^{-1}$) y abundancia (10^6 células L^{-1}) y desviación estándar para las tres temporadas consecutivas de noviembre a marzo en las zonas norte y sur; los puntos representan los valores exactos. Nótese que los valores de los ejes varían entre temporadas y para la temporada dos hay dos ejes de biomasa, el primero para el norte y el segundo para el sur.

Se encontró una estrecha relación entre los valores de biomasa y la composición del fitoplancton. En las zonas al norte, de forma constante a lo largo de las tres temporadas, los pequeños flagelados y las criptofitas fueron los grupos más importantes en términos de abundancia celular, representando en promedio entre 44,7% - 58,0% y entre 26,3% - 42,2% del fitoplancton total respectivamente (Tabla 6.1). En términos de biomasa total, las criptofitas y las diatomeas fueron los grupos más importantes, representando en promedio entre 31,6% - 49,6% y entre 26,9% - 49,0% de la biomasa fitoplanctónica total, respectivamente (Tabla 6.1). Cada verano, las criptofitas dominaron las floraciones, que se observaron repetidamente en la bahía Wilhelmina, en diciembre de 2016 ($6,4 \times 10^6$ células L^{-1} y $97,5 \mu\text{gC L}^{-1}$), diciembre de 2017 ($1,5 \times 10^6$ células L^{-1} y $16,8 \mu\text{gC L}^{-1}$) y febrero de 2019 (7×10^6 células L^{-1} y $42,3 \mu\text{gC L}^{-1}$).

En las zonas al sur, la composición del fitoplancton varió de un año a otro (Tabla 6.1). Durante el primer verano, los dinoflagelados y los pequeños flagelados fueron los grupos más importantes en términos de abundancia, representando en promedio el 51,7% y el 31,7% de la abundancia total, respectivamente. En términos de biomasa, los dinoflagelados y las diatomeas fueron los grupos más importantes, representando en promedio el 74,9% y el 18% de la biomasa total, respectivamente. Los valores más altos de abundancia y biomasa durante esta temporada se observaron durante diciembre de 2016 en la isla Danco cuando se registró la floración de dinoflagelados desnudos (ver Capítulo 4). Durante el segundo verano, los pequeños flagelados y las diatomeas fueron los grupos más importantes en términos de abundancia, representando en promedio el 42,5% y el 33,6% de la



abundancia total de fitoplancton, respectivamente. En términos de biomasa, las prasinofitas y las diatomeas fueron los grupos que más contribuyeron, representando en promedio el 54,3% y el 36,7% de la biomasa total, respectivamente. El pico más alto de abundancia y biomasa se encontró durante enero de 2018 en la bahía Paraíso, cuando tuvo lugar una floración de *Pyramimonas* sp. (prasinofita) que alcanzó 7×10^6 células L^{-1} y $804,6 \mu g C L^{-1}$. Durante este verano también se produjo una floración de *Chaetoceros* spp. (diatomea) en diciembre de 2017, el pico más alto se registró en Cuverville con $3,9 \times 10^6$ células L^{-1} y $146 \mu g C L^{-1}$. Durante el tercer año, los pequeños flagelados, las diatomeas y las criptofitas fueron los grupos más importantes, representando en promedio el 55,8 %, el 21,7 % y el 20,5 % de la abundancia total, respectivamente. En términos de biomasa, las criptofitas y las diatomeas fueron los grupos que más contribuyeron, representando en promedio el 39,5% y el 27,9% de la biomasa total, respectivamente. El pico más alto, similar a lo que sucedió en la zona norte, se produjo durante febrero de 2019 en la isla de Cuverville, cuando las criptofitas alcanzaron $4,2 \times 10^6$ células L^{-1} y $27,8 \mu g C L^{-1}$.

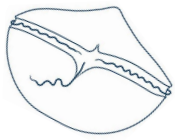
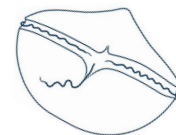


Tabla 6.1 Valores de abundancia y biomasa y porcentajes relativos de los principales grupos de fitoplancton durante tres estaciones de verano consecutivas. Promedio \pm desvío estándar de la abundancia celular (10^4 células L^{-1}) y la biomasa ($\mu gC L^{-1}$).

	Abundancia (10^4 células L^{-1})						Biomasa ($\mu gC L^{-1}$)					
	2016-2017	%	2017-2018	%	2018-2019	%	2016-2017	%	2017-2018	%	2018-2019	%
Fitoplancton total												
<i>Norte</i>	158,1 \pm 257,8	100	29,1 \pm 37,1	100	131,8 \pm 173,9	100	29,9 \pm 37,8	100	3,8 \pm 5,2	100	11,9 \pm 12,3	100
<i>Sur</i>	99 \pm 257,8	100	147,8 \pm 177,3	100	109,3 \pm 115,4	100	118,6 \pm 373	100	74 \pm 155,5	100	8,6 \pm 8,2	100
Criptofitas												
<i>Norte</i>	66,7 \pm 191,4	42,2	8,2 \pm 19,8	26,3	38,7 \pm 58,8	29,3	10,2 \pm 29,1	34,0	1,2 \pm 2,9	31,6	5,9 \pm 8,9	49,6
<i>Sur</i>	8,6 \pm 32,2	8,7	12,4 \pm 21,2	8,4	22,4 \pm 31	20,5	1,3 \pm 4,9	1,1	1,8 \pm 3,2	2,4	3,4 \pm 4,7	39,5
Prasinofitas												
<i>Norte</i>	0,6 \pm 1,3	0,4	0,3 \pm 0,5	1,0	0,9 \pm 1,2	0,7	0,4 \pm 0,6	1,3	0,1 \pm 0,2	2,6	0,3 \pm 0,5	2,5
<i>Sur</i>	3 \pm 7,9	3,0	18 \pm 60,2	12,1	0,3 \pm 0,4	0,3	6,3 \pm 18,1	5,3	40,1 \pm 138,7	54,3	0,1 \pm 0,2	1,2
Pequeños flagelados												
<i>Norte</i>	70,6 \pm 88,1	44,7	18,1 \pm 17,1	58,0	75,7 \pm 122,2	57,3	1,8 \pm 2,3	6,0	0,5 \pm 0,4	13,2	2 \pm 3,2	16,8
<i>Sur</i>	31,4 \pm 83	31,7	63 \pm 84,3	42,5	61 \pm 61,8	55,8	0,8 \pm 2,2	0,7	1,6 \pm 2,2	2,2	1,6 \pm 1,6	18,6
Dinoflagelados												
<i>Norte</i>	2,4 \pm 3,6	1,5	1 \pm 1,5	3,2	0,9 \pm 1,2	0,7	2,9 \pm 5	9,7	0,5 \pm 0,8	13,2	0,5 \pm 0,7	4,2
<i>Sur</i>	51,2 \pm 215,9	51,7	5 \pm 12	3,4	1,9 \pm 4,1	1,7	88,8 \pm 365,4	74,9	3,3 \pm 7,3	4,5	1,1 \pm 2,4	12,8
Diatomeas												
<i>Norte</i>	17,8 \pm 25,9	11,3	3,6 \pm 3,7	11,5	15,8 \pm 32,6	12,0	14,7 \pm 22,7	49,0	1,5 \pm 2,1	39,5	3,2 \pm 3	26,9
<i>Sur</i>	4,9 \pm 7	4,9	49,8 \pm 84,4	33,6	23,7 \pm 58,4	21,7	21,3 \pm 28,6	18,0	27,1 \pm 51,4	36,7	2,4 \pm 3,2	27,9



Para evaluar estadísticamente las diferencias en la composición del fitoplancton entre las zonas norte y sur, se realizó un análisis NMDS basado en la disimilitud de Bray-Curtis en la biomasa relativa de los diferentes taxones encontrados en las muestras de diciembre a febrero. Este análisis mostró dos grupos claramente diferenciados (testeados por ANOSIM): (Grupo A) zonas sur durante diciembre y enero durante las dos primeras temporadas (2016-2017 y 2017-2018) y febrero durante la primer temporada (2017); y (Grupo B), zonas norte durante diciembre, enero y febrero durante las dos primeras temporadas, zonas sur durante febrero en la segunda temporada (2018), y todas las muestras de la tercera temporada (2018-2019) (Fig. 6.5).

Los dos grupos se diferenciaron por su composición específica. Las muestras del grupo A estuvieron dominadas principalmente por grandes diatomeas microplanctónicas (>20 μm) como *Neomoelleria antarctica*, *Odontella weissflogii*, *Proboscia* spp., centrales de gran tamaño (>80 μm) pertenecientes al género *Coscinodiscus*, otras diatomeas de menor tamaño (entre 20 y 60 μm) como *Porosira* spp., *Thalassiosira* spp., *Shionodiscus* spp. y *Chaetoceros* spp., y prasinofitas del género *Pyramimonas*. Las muestras del grupo B se caracterizaron por el predominio de pequeños flagelados <5 μm , criptofitas, diatomeas nanoplanctónicas (entre 2-20 μm) como *Fragilariopsis* spp., pequeñas diatomeas centrales de los géneros *Thalassiosira* y *Shionodiscus*, y *Corethron pennatum*.

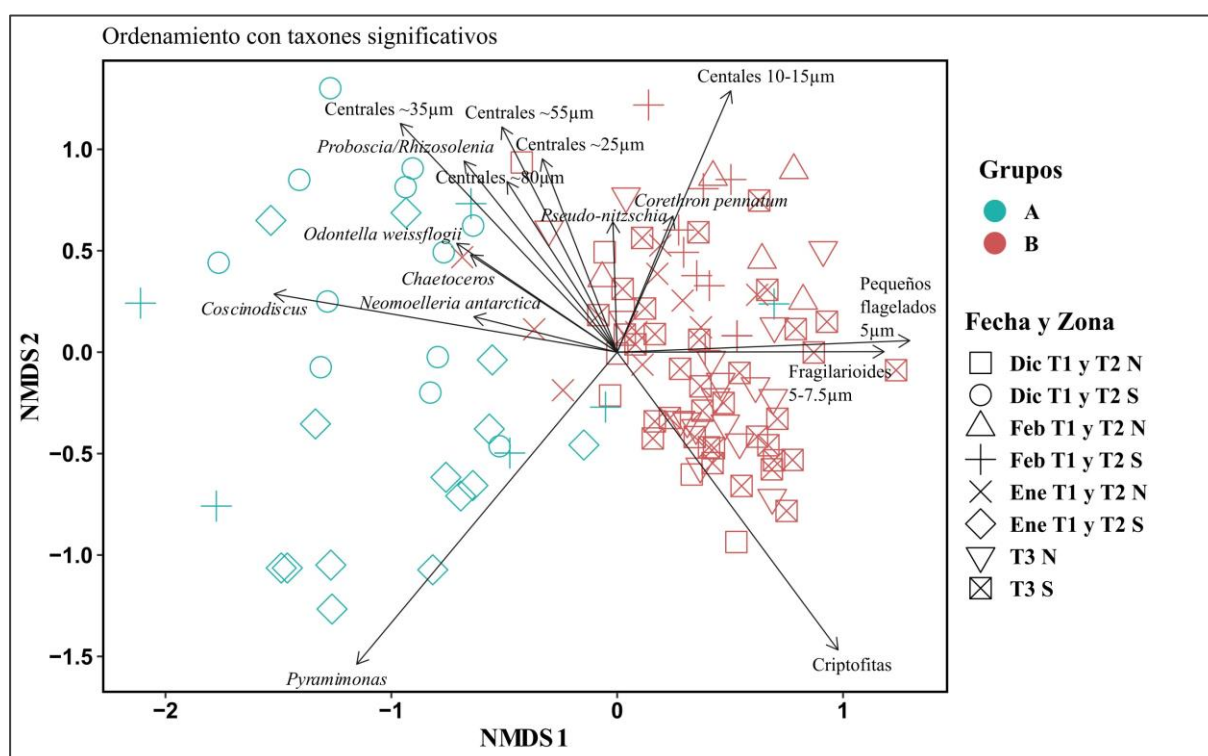
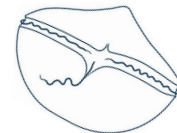


Fig. 6.5 Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) basado en las disimilitudes de Bray-Curtis de la composición de la comunidad fitoplanctónica (biomasa relativa de los taxones). Las muestras (puntos) tienen diferente color según grupo (A, celeste o B, rojo) y forma según la fecha y zona: Mes (Dic, Ene, Feb), Temporada (1, 2 o 3) y zona (N o S). Las flechas negras muestran los taxones que resultaron significativos en el análisis estadístico. ANOSIM R 0.7, $p < 0.001$.



6.3.2.2 Patrones sucesionales del fitoplancton al norte y al sur del estrecho de Gerlache

Para describir los patrones sucesionales del fitoplancton en las zonas costeras del estrecho de Gerlache, se exploró en detalle cómo varió la composición específica de las especies (o taxones) a lo largo de los meses de primavera-verano (noviembre a marzo) al norte y al sur del estrecho de Gerlache durante las tres temporadas analizadas (Fig. 6.6).

La composición del fitoplancton durante el mes de noviembre fue similar en ambas zonas durante los dos primeros años, representada principalmente por las diatomeas *Corethron pennatum*, centrales entre 20 y 60 μm (particularmente *Thalassiosira* spp. y *Shionodiscus* spp.), centrales pequeñas <15 μm , y *Chaetoceros* spp. (Fig. 6.6).

Entre diciembre y febrero, la composición del fitoplancton difirió al norte y al sur del frente en el estrecho de Gerlache, (Fig. 6.6). En las zonas al norte, durante diciembre la comunidad fitoplanctónica estuvo dominada por criptofitas (Fig. 6.6). Durante enero, las diatomeas fueron el grupo más importante, en particular, las centrales de entre 20 y 60 μm (por ejemplo, *Actinocyclus actinochilus*, *Thalassiosira* spp., *Porosira* spp.), y *Chaetoceros* spp. Durante febrero, dominaron las diatomeas pequeñas, las pequeñas centrales (*Thalassiosira* spp.) y pequeñas fragilarioides (por ejemplo, *Fragilariopsis nana*), y particularmente en el verano 2017-2018 también fueron importantes los pequeños dinoflagelados desnudos <15 μm .

En las zonas al sur, durante diciembre la comunidad fitoplanctónica estuvo dominada por diatomeas. Las centrales de entre 20 y 60 μm dominaron ambos años, acompañadas por grandes centrales (>80 μm , *Coscinodiscus* spp.), *Proboscia* spp. y *Odontella weissflogii* el primer año (2016-2017), y *Chaetoceros* spp. el segundo (2017-2018). Durante enero, dominaron las prasinofitas del género *Pyramimonas*. Durante febrero, en 2017 las prasinofitas estuvieron acompañadas de grandes centrales, sin embargo, en 2018 la composición fue similar a la de las zonas del norte, con predominio de pequeñas diatomeas centrales y fragilarioides. Durante el mes de marzo, la comunidad fitoplanctónica fue similar durante los tres años, dominada por pequeños flagelados, acompañados por criptofitas, pequeñas centrales < 5 μm , pequeñas fragilarioides <40 μm y pequeños dinoflagelados desnudos <15 μm (Fig. 6.6).

La tercera temporada (2018-2019) mostró un patrón sucesional diferente al de las dos temporadas anteriores ya que la composición del fitoplancton fue similar entre ambas zonas y meses (Fig. 6.6). Las criptofitas dominaron durante todo el periodo, acompañadas por pequeñas fragilarioides <40 μm , pequeñas centrales <20 μm , *Chaetoceros* spp., *Corethron pennatum* y pequeños flagelados.

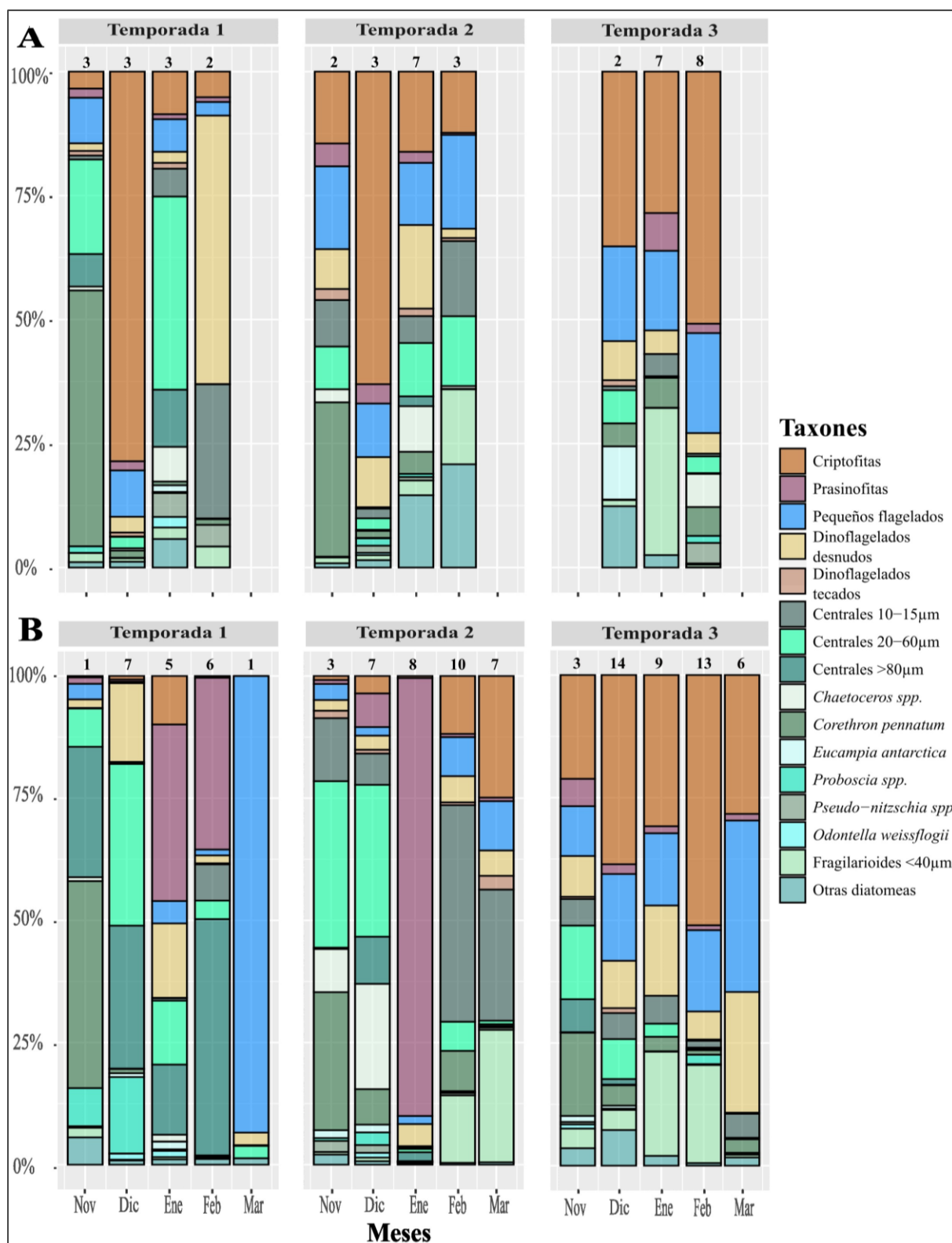
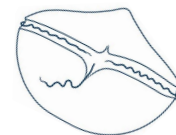
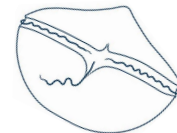


Fig. 6.6 Gráfico de barras al 100% de la biomasa de taxones representativos en **(A)** la zona norte y **(B)** sur del estrecho de Gerlache de noviembre a marzo de 2016-2017, 2017-2018 y 2018-2019. Nótese que los taxones de diatomeas están en diferentes tonos de verde. Los números arriba de las barras representan la cantidad de muestras que fueron promediadas en cada caso.

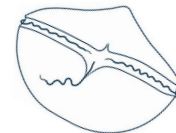


6.4 Discusión

6.4.1 Influencia de las características oceanográficas del estrecho de Gerlache en la comunidad fitoplanctónica de las zonas costeras

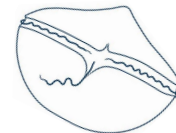
Durante los meses de verano en las aguas superficiales del estrecho de Gerlache se establece un gradiente térmico de norte a sur, con aguas más cálidas al norte y aguas frías al sur hacia el estrecho de Bismarck. Al analizar los datos satelitales de los veranos 2011-2021, se comprobó que el gradiente térmico era notable durante los meses de verano, de diciembre a febrero, y que las mayores diferencias de temperatura en enero alcanzaban hasta 1 °C. Este gradiente es la manifestación de un frente térmico previamente reportado en el medio del estrecho de Gerlache alrededor de 64,5° S (García et al. 2002; Kerr et al. 2018; Torres Parra et al. 2020). Durante los tres años muestreados, también se detectaron diferencias en las observaciones de un mes a otro, lo que sugiere una variación interanual en el momento de establecimiento del gradiente. Asimismo, Torres Parra et al. (2020) encontraron dos escenarios diferentes (febrero de 2015 y febrero de 2017), un primer año con un frente más definido, y un segundo año en el que el frente estuvo menos definido. Sin embargo, en ambos escenarios encontraron diferencias superiores a ~0,5 °C en la temperatura superficial del agua al norte y al sur del estrecho de Gerlache. Las diferencias de temperaturas al norte y al sur encontradas en las tres temporadas analizadas en este capítulo fueron siempre superiores a 0,5 °C de diciembre a febrero, excepto en diciembre de 2018, lo que sugiere que el frente podría haberse establecido más tarde en ese verano.

Los resultados de este trabajo sugieren que la estrecha relación de las zonas costeras adyacentes puede deberse a procesos que tienen lugar en las aguas abiertas del estrecho de Gerlache. Aunque no se pudieron tomar muestras en el estrecho, la gran similitud en la composición del fitoplancton encontrada en zonas costeras que pueden estar separadas hasta 40 km sugiere una gran conexión de las aguas superficiales circundantes y el estrecho. Las aguas del estrecho de Gerlache se caracterizan por largos tiempos de residencia que pueden oscilar entre semanas y meses y se estima que dentro de las zonas costeras este tiempo de residencia puede ser mayor (Zhou et al. 2002), lo que puede explicar la interconexión entre las zonas costeras y la larga persistencia de los ensambles fitoplanctónicos. Estudios previos en la bahía Andvord pueden explicar la interconexión entre el Estrecho y las zonas costeras que afecta a los ensambles de fitoplancton (Ekern 2017; Lundesgaard et al. 2019; 2020; Hahn-Woernle et al. 2020; Ziegler et al. 2020; Forsch et al. 2021). El modelo de Hahn-Woernle et al. (2020) muestra un importante intercambio de aguas superficiales entre la bahía Andvord y el estrecho de Gerlache, que hace que el fiordo pierda o gane calor, impulsado principalmente por los vientos. Asimismo, tanto los organismos planctónicos (larvas) como la clorofila *a* y los macro y micronutrientes



procedentes de los fiordos pueden exportarse al estrecho de Gerlache en el plazo de un mes, un intercambio fuertemente potenciado por los vientos catabáticos recurrentes en la zona (Ekern 2017; Ziegler et al. 2020; Forsch et al. 2021). Se ha informado de procesos similares en Arthur Harbor, en la isla de Anvers, y en el sureste de Groenlandia, lo que sugiere que el intercambio de aguas superficiales impulsado por el viento es un proceso común en las zonas costeras de altas latitudes (Moline y Prézelin, 1996; Spall et al. 2017). Dado que los vientos afectan principalmente a las aguas superficiales, el análisis de estas puede considerarse la forma más sensible de detectar el efecto del frente térmico en la composición del fitoplancton. De este modo, los resultados de este capítulo proporcionan información más profunda sobre el intercambio de fitoplancton entre las aguas superficiales de los fiordos y bahías y el estrecho de Gerlache, aún inexploradas (Ferreira et al. 2020).

Los resultados sugieren que existe una relación entre la composición del fitoplancton y el establecimiento del gradiente térmico en el estrecho de Gerlache ya que se observó que la composición del fitoplancton difiere entre las zonas al norte y al sur del estrecho de Gerlache durante las primeras dos temporadas. Particularmente durante diciembre y enero, cuando se observaron las mayores diferencias de TSM y los valores más altos de biomasa fitoplanctónica, la composición fue marcadamente disímil al norte y al sur. Además, estos registros pueden relacionarse con datos in situ de TSM en el estrecho de Gerlache. En febrero de 2017 hubo un predominio de prasinofitas en la zona sur, mientras que en la zona norte dominaron los dinoflagelados, y hay evidencias de que el frente estuvo presente durante ese tiempo (Torres Parra et al. 2020). Durante otros meses, como en noviembre, la falta de diferencia composicional en los sitios norte y sur (es decir, se encontró el mismo ensamble fitoplanctónico en ambas zonas), es consistente con promedios de temperatura similares al norte y sur del estrecho (Figs. 6.2 y 6.6). La falta de diferencias en el tercer verano en la composición del fitoplancton al norte y al sur podría estar relacionada con el retraso en la formación del frente durante diciembre, probablemente combinado con temperaturas más bajas en general. Aunque con temperaturas más bajas se hubiera esperado que el ensamble del sur estuviera dominado por diatomeas y *Pyramimonas*, se considera que otros factores, más allá de la TSM y la presencia del frente en el estrecho de Gerlache -no consideradas en este trabajo, por. ej. pastoreo, nutrientes, etc.- hayan influido en la composición del fitoplancton durante la tercera temporada. Los cambios espaciales en la composición del fitoplancton del estrecho de Gerlache no son nuevos y se vienen registrando desde hace más de 30 años. Vernet (1992) observó que entre diciembre de 1991 y enero de 1992 hubo dos ensamblajes diferentes al norte y al sur del estrecho de Gerlache -dominando las criptofitas al norte y las diatomeas y células similares a *Pyramimonas* al sur-, aunque esta autora no relacionó estas diferencias con ningún fenómeno físico. Durante diciembre de 1995 y enero de 1996, Rodríguez et al. (2002) encontraron dos ensamblajes diferentes al norte y al sur del Estrecho de Gerlache, también

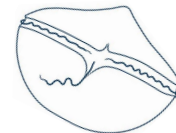


probablemente divididos por este frente superficial (Anadón y Estrada 2002). Mendes et al. (2018a) encontraron diferentes ensamblajes al norte y al sur del estrecho durante febrero de 2013, 2014 y 2015, que coinciden con lo que se observó en febrero en las zonas estudiadas en este capítulo (ver sección siguiente). Estos registros previos también demuestran que, a pesar de la complejidad y variabilidad estacional de la zona, esta distribución espacial del fitoplancton parece ser estable y recurrente verano tras verano. Los resultados que se presentan en este capítulo se suman a registros previos en la literatura y son consistentes con el concepto de que las zonas frontales están bien definidas por los cambios en la composición de las comunidades biológicas que allí habitan (Acha et al. 2015). Además, Giraldo et al. (2019) encontraron dos ensamblajes de copépodos diferentes en el norte y el sur del estrecho de Gerlache, lo que significa que la zona frontal puede tener efectos para el resto de la red trófica.

El análisis de los datos satelitales también detectó un patrón de enfriamiento durante los tres veranos estudiados, posiblemente relacionado con un evento extremo de El Niño en 2015. Las temperaturas anómalas registradas durante el verano 2016-2017 probablemente estuvieron dadas por un fuerte El Niño que comenzó en abril/mayo de 2015, duró hasta mayo de 2016 y fue seguido por un débil La Niña (Stuecker et al. 2017). Localmente, en el estrecho de Gerlache, Torres Parra et al. (2020) sugirieron que las elevadas temperaturas observadas durante 2016-2017 fueron probablemente causadas por la afluencia de agua cálida del norte, resultante de vientos superficiales del noreste alrededor del norte de la PA, forzados por una fase negativa del Modo Anular del Sur (SAM por sus siglas en inglés) que duró después de El Niño de 2015 desde octubre de 2016 hasta marzo de 2017. Varios estudios han destacado los efectos de este evento extraordinario de El Niño durante 2015 en la Antártida sobre la temperatura del agua, los vientos, el retroceso del hielo marino, entre otros factores, afectando en última instancia al fitoplancton (Meredith et al. 2021; Costa et al. 2021a; Trifoglio et al. 2022). Si bien los efectos a largo plazo de este evento aún se están comprendiendo, este evento probablemente explicaría las altas temperaturas registradas en el área de estudio en nuestro primer verano.

6.4.2 Sucesión fitoplanctónica durante la temporada de crecimiento en las zonas costeras al norte y al sur del estrecho de Gerlache

El análisis de tres años consecutivos de noviembre a marzo permitió evaluar la sucesión del fitoplancton durante el final de la primavera hasta el final del verano austral. Al igual que otros estudios que han evaluado la composición del fitoplancton durante varios años consecutivos en zonas costeras de la PA, se encontró una alta variabilidad interanual (Garibotti et al. 2005b; Rozema et al. 2017b; Kim et al. 2018). No obstante, se observaron patrones de sucesión recurrentes en la comunidad



fitoplanctónica. En base a los resultados encontrados, se proponen dos patrones sucesionales diferentes para las zonas costeras al norte y al sur del estrecho de Gerlache (Fig. 6.7).

Subyacente a cualquier patrón sucesional observado en los meses y lugares muestreados, se considera que existe un ensamble básico compuesto por pequeños flagelados, criptofitas, pequeños dinoflagelados desnudos, pequeñas prasinofitas y pequeñas fragilarioides y naviculoides (Fig. 6.7, en marrón). Este ensamble "básico" constituye el fondo en el que están inmersos los diferentes ensambles que se van reemplazando con el correr del tiempo, y la composición observada durante los meses de baja biomasa como marzo. Este concepto concuerda con varios estudios realizados al oeste de la PA que mencionan que el nanoplancton domina la composición básica del fitoplancton, especialmente durante los meses de otoño e invierno (Garibotti et al. 2005b; Clarke et al. 2008; Annett et al. 2010; Rozema et al. 2017b). Además, como ya se vio en los capítulos anteriores, un ensamble similar fue encontrado en otras zonas costeras y particularmente en la bahía Andvord este ensamble se encontró dominando durante el otoño y su productividad fue marcadamente baja.

De acuerdo con los resultados de estas tres temporadas, a finales de noviembre, la comunidad fitoplanctónica, en ambas zonas al norte y al sur del estrecho de Gerlache, estaría representada principalmente por una mezcla de *Corethron pennatum* y pequeñas centrales <15 μm (Fig. 6.7, en violeta) junto con el ensamble básico. Esto coincide con otros estudios que registran a *Corethron pennatum* como una diatomea importante al comienzo de la estación, por ejemplo, en las zonas costeras de la isla 25 de Mayo/King George al norte de la PA (Lange et al. 2018); sin embargo, en las zonas costeras del sur, cerca de la bahía Margarita, *C. pennatum* parece ser una especie poco común durante este mes (Annett et al. 2010). Esta especie, además de dominar el ensamble de noviembre, es un componente bien conocido de la comunidad fitoplanctónica durante todo el verano (Garibotti et al. 2005a).

Después de noviembre, los patrones sucesionales al norte y al sur comenzarían a diferenciarse (Fig. 6.7). En las zonas al norte, durante diciembre, se encontraría un ensamble dominado por criptofitas y pequeños flagelados (Fig. 6.7, en naranja). Luego, durante enero, este ensamble sería reemplazado por otro ensamble dominado por *Chaetoceros* spp. y centrales <50 μm (en verde claro). Hacia el final de la estación estival, durante el mes de febrero, la composición seguiría siendo similar a la de enero, pero con una clara disminución de la biomasa total de carbono. Por el contrario, en las zonas al sur, durante el mes de diciembre, la comunidad fitoplanctónica estaría dominada por diatomeas microplanctónicas, como *Odontella weissflogii*, *Proboscia* spp., *Neomoelleria antarctica*, *Coscinodiscus* spp., *Thalassiosira* spp., *Porosira* spp. y *Chaetoceros* spp. entre otras (Fig. 6.7, en rojo). A mediados del verano, en enero, aparecería un ensamble dominado por *Pyramimonas* sp. que

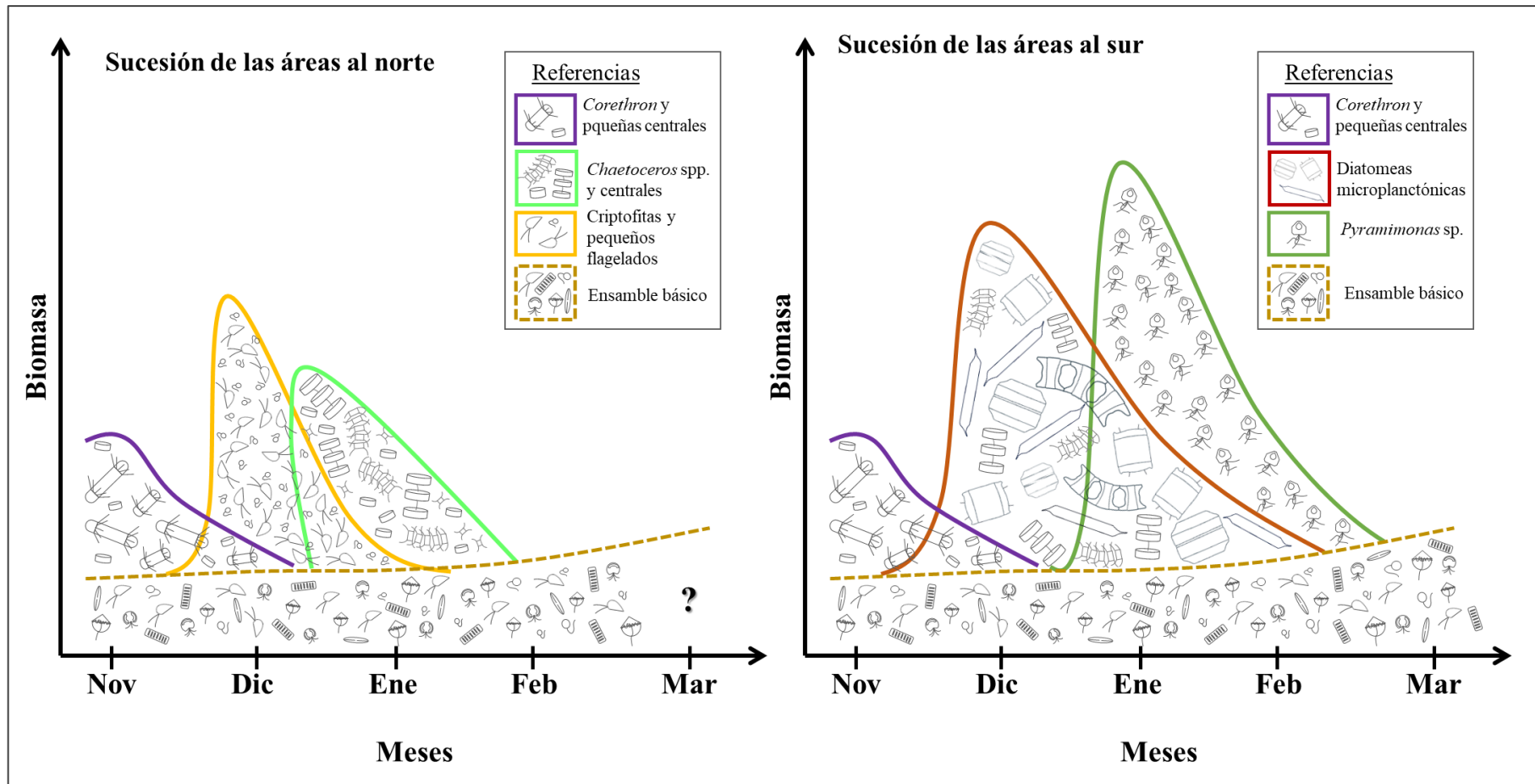
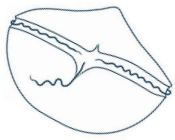
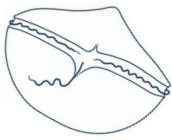


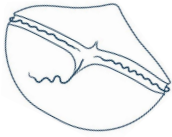
Fig. 6.7 Modelo conceptual que ilustra la sucesión del fitoplancton de noviembre a marzo (temporada de crecimiento) en las zona norte y sur del estrecho de Gerlache durante las temporadas 2016-2017 y 2017-2018. Los principales ensambles que se ilustran son: 1) un ensamble compuesto por *Corethron pennatum* y pequeñas centrales < 15 μm (en violeta); 2) un ensamble de centrales entre 20 y 60 μm (ver capítulo 3 Fig. 3.2) y *Chaetoceros* spp. (en verde claro); 3) un ensamble dominado por criptofitas y pequeños flagelados (en naranja); 4) un ensamble básico compuesto por pequeños flagelados, criptofitas, pequeños dinoflagelados desnudos, pequeñas prasinofitas, haptofitas y pequeñas fragilarioides y naviculoides (en marrón); 5) un ensamble compuesto por grandes diatomeas microplanctónicas (ej. *Odontella weissflogii*; *Proboscia* spp, *Neomoelleria antarctica*, *Coscinodiscus bouvet*) (en rojo); 6) un ensamble dominado por prasinofitas del género *Pyramimonas* (en verde).



permanecería hasta finales de febrero. A finales de verano/principios de otoño (marzo), dominaría el ensamblaje básico (Fig. 6.7, en marrón) enriquecido con pequeñas fragilarioides y naviculoides y baja biomasa. No se realizaron muestreos en la zona norte durante el mes de marzo, sin embargo, como el gradiente térmico no está presente durante este mes (Fig. 6.3), se puede predecir que la comunidad fitoplanctónica tendría una composición similar en las zonas al norte y al sur, así como también una disminución de la biomasa debido a la reducción de la disponibilidad de luz (Vernet et al. 2012).

Los estudios que evalúan la sucesión del fitoplancton en esta zona son escasos. Pan et al. (2020) sugirieron una sucesión fitoplanctónica para la bahía Andvord, en relación con el deshielo glaciar y el aporte de nutrientes. El patrón de sucesión que proponemos para las zonas al sur es similar, aunque estos autores sugirieron que la floración de diatomeas se produciría en enero-febrero, y nosotros observamos diatomeas microplanctónicas durante diciembre-enero. En estas zonas costeras, los ensamblajes pueden mantenerse durante largos periodos de tiempo, por lo que un incipiente ensamblaje de diatomeas durante el mes de diciembre bien podría haberse extendido y mantenido estable hasta febrero, teniendo un pico en enero (Costa et al. 2020). Pan et al. (2020) también encontraron una baja abundancia de prasinofitas durante enero-febrero, esto se debe probablemente a que las *Pyramimonas* no aparecieron hasta finales de febrero de ese verano, probablemente retrasadas por la importante floración de diatomeas que tuvo lugar en la zona durante enero-febrero (Costa et al. 2020).

Por otro lado, el modelo conceptual presentado tiene poco o ningún parecido con otros patrones sucesionales que se han sugerido en la literatura. Más al sur de la PA, van Leeuwe et al. (2020) sugirieron una sucesión fitoplanctónica para la base Rothera mediante la evaluación de cinco años consecutivos de muestreo. Aquí, las diatomeas microplanctónicas juegan un papel clave formando dos floraciones, una cuando se rompe el hielo marino, noviembre-diciembre, y otra a finales de verano, febrero-marzo. Garibotti et al. (2005a, b) sugirieron un patrón de sucesión para una zona más amplia al oeste de la PA, abarcando desde el sur de la isla Anvers hasta la bahía Margarita, pero no incluyeron las zonas costeras más al norte. Estos autores sugirieron que los patrones sucesionales estaban estrechamente relacionados con el retroceso del hielo marino y que esto era lo que influía en las diferencias interanuales que observaron. Al principio de la estación, encontraron una floración de diatomeas asociada al borde del hielo marino junto con *Phaeocystis*, después ensamblajes enriquecidos con criptofitas, y al final de la estación un ensamblaje dominado por fitoflagelados no identificados y diatomeas de pequeño tamaño. En comparación, en las tres temporadas aquí analizadas, no se encontraron floraciones de diatomeas microplanctónicas al principio de la estación (noviembre-diciembre), y aunque las criptofitas eran importantes al norte del estrecho de Gerlache, eran menos importantes al sur cuando dominaban las prasinofitas.

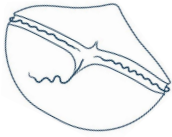


Además de los patrones sucesionales, al oeste de la PA algunos autores también han evaluado lo que ocurre en los veranos con alta biomasa fitoplanctónica frente a los de baja biomasa. Garibotti et al. (2005b) sugirieron que los veranos con baja biomasa están dominados por criptofitas y los de alta biomasa por diatomeas. En bahía Margarita, Rozema et al. (2017b) sugirieron de manera similar que los veranos de biomasa baja están dominados por criptofitas y clorofitas y los veranos de biomasa alta y media están dominados por diatomeas. En este capítulo, de manera similar, se observaron dos primeros años con alta biomasa (máximos de $1,7 \times 10^4$ y $804,6 \mu\text{gC L}^{-1}$ respectivamente) y un tercer año con biomasa excepcionalmente baja (máximo de $42,3 \mu\text{gC L}^{-1}$), los dos primeros años siguieron el patrón sucesional propuesto, y el tercer año estuvo dominado principalmente por un ensamble de nanoflagelados y pequeñas diatomeas. Sin embargo, ninguno de los tres años estuvo dominado por diatomeas; además, en la zona norte siempre dominaron las criptofitas y las mayores contribuciones de biomasa al sur también estuvieron dadas por pequeños flagelados, prasinofitas y dinoflagelados. Por lo tanto, se considera que el modelo conceptual propuesto aquí solo explica lo que ocurre con el fitoplancton en las zonas costeras del Gerlache entre 64° y 65° S durante los años con alta biomasa, donde las diatomeas microplanctónicas son abundantes sólo en la zona sur del estrecho.

6.4.3 Diatomeas vs. nanoflagelados en los ecosistemas costeros

Los resultados de este capítulo sugieren que las zonas costeras del estrecho de Gerlache están dominadas por nanoflagelados, y que las diatomeas, aunque presentes y ubicuas, no suelen formar grandes floraciones. Por el contrario, los nanoflagelados forman importantes floraciones durante los meses de verano, haciendo grandes aportes de carbono orgánico (biomasa). Más al sur, en la bahía Margarita, Rozema et al. (2017b) observaron que, en promedio, el 75% de la clorofila-*a* (Cl-*a*) estaba dada por la fracción microfitoplanctónica. Esto contrasta notablemente con lo que se encontró en las zonas costeras muestreadas, donde incluso en la parte sur del estrecho de Gerlache -donde se observaron más diatomeas durante los meses de diciembre a febrero en las muestras- la fracción microfitoplanctónica representó en promedio solo el 46% de la biomasa total. De hecho, los registros en la literatura de floraciones de diatomeas en el Gerlache son más bien escasos, con sólo dos floraciones de diatomeas registradas en los últimos 30 años (Holm-Hansen y Vernet 1990; Costa et al. 2020; ver capítulo 4 Tabla 4.3). Costa et al. (2021) mencionan que estas floraciones serían más la excepción que la regla y probablemente serían cada vez menos frecuentes en los próximos años.

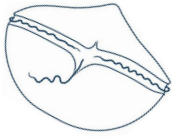
Como sugieren Costa et al. (2021) el retroceso del hielo marino podría ser un determinante importante de la ausencia de floraciones de diatomeas al oeste de la PA, lo que concuerda con lo observado entre 2016 y 2019 y el marcado retroceso del hielo marino al oeste de la PA registrado hasta 2020 (Meredith et al. 2021). Si esta tendencia de retroceso del hielo marino continúa, se podría esperar que las



floraciones de diatomeas sean cada vez menos frecuentes (Costa et al. 2021) y que las floraciones de otros flagelados como las criptofitas sigan siendo recurrentes. Sin embargo, no hay pruebas suficientes de que la recurrencia de estas floraciones esté aumentando. Se encontró que una gran floración de criptofitas -que puede durar varios días/semanas- se produce repetidamente en verano relacionada con temperaturas más altas al norte del estrecho de Gerlache, un fenómeno que se ha observado comúnmente en la zona durante los últimos 30 años (Vernet 1992; Rodríguez et al. 2002; Mendes et al. 2013; ver también capítulos anteriores).

Junto con las criptofitas, las floraciones de prasinofitas parecen ser un fenómeno recurrente en la parte sur del estrecho de Gerlache (Vernet 1992; Rodríguez et al. 2002; ver también capítulos anteriores). Las prasinofitas contribuyeron de forma importante a la biomasa fitoplanctónica durante enero-marzo en la parte sur del estrecho de Gerlache. En particular, en enero de 2018, tuvo lugar una floración de *Pyramimonas* sp. en la zona sur, con el pico más alto de abundancia y biomasa en la bahía Paraíso. El primer registro conocido de un bloom de *Pyramimonas* fue al norte del estrecho de Gerlache en 1987 (Bird y Karl 1991); sin embargo, en 1996 (10 años después), Rodríguez et al. (2002) lo encontraron al sur del Gerlache, al igual que lo que se observó en esta tesis en 2015 (ver capítulo 4), 2017 y 2019. No se registraron estas prasinofitas en estaciones al norte, lo que sugiere que este taxón podría estar adaptado a temperaturas más bajas, aunque el género *Pyramimonas* no parece ser importante al sur de la PA (Garibotti et al. 2003a; Annett et al. 2010; Rozema et al. 2017b; van Leeuwe et al. 2020).

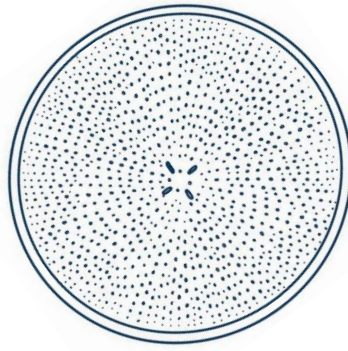
Las diatomeas son un componente importante en la zona sur del estrecho de Gerlache, pero no alcanzan valores elevados de biomasa. En el verano 2017-2018, al igual que ocurrió en 2016-2017, no se encontró una gran floración de diatomeas microplanctónicas. Sin embargo, sí se registró una floración de *Chaetoceros* spp. durante diciembre de 2017 en el puerto Neko (hasta $3,9 \times 10^6$ células L^{-1} y $146 \mu gC L^{-1}$), aunque la biomasa de esta floración no alcanzó valores anteriores registrados para floraciones de diatomeas al oeste de la PA, por ejemplo, $2,1 \times 10^6$ células L^{-1} y $1.563 \mu gC L^{-1}$ (Garibotti et al. 2003a; ver Tabla 4.3 para más detalle); los valores más bajos de biomasa se explican por el pequeño tamaño de los *Chaetoceros* spp. encontrados ($\sim 10 \mu m$). Garibotti et al. (2005a) encontraron que *Chaetoceros socialis* era la especie característica de la región costera entre la isla Anvers y la bahía Margarita, contribuyendo entre el 29% - 62% de la abundancia de diatomeas durante los veranos de 1996, 1997 y 1999. Sin embargo, debido al pequeño tamaño de esta especie, contribuyó con menos del 17% de la biomasa de diatomeas durante esos veranos. Simultáneamente al muestreo de esta tesis, Höfer et al. (2019) registraron una floración de diatomeas en una zona costera cercana al sur de la isla de Anvers, en la bahía Sur, durante febrero de 2017. A pesar de la cercanía, probablemente no se encontró tal floración en el área de estudio porque las aguas superficiales que rodean la isla Anvers no ingresan en el estrecho de Gerlache (Zhou et al. 2002).



A pesar de la ausencia de grandes floraciones de diatomeas microplanctónicas, el estrecho de Gerlache es una zona altamente productiva. Como ya se mencionó en el capítulo anterior los ensambles de diatomeas microplanctónicas del estrecho de Gerlache son muy productivos y tienen tasas de crecimiento notablemente altas (Mandelli y Burkholder 1966; Isla et al. 2004), incluso cuando estas diatomeas no alcanzan altos valores de biomasa. Este ensamble persiste en la zona durante un mes (Fig. 6.7) sugiriendo la presencia de una zona altamente productiva al sur del frente del estrecho de Gerlache. También se ha visto que las aguas del estrecho de Gerlache actúan como iniciadoras de las mayores floraciones en el estrecho de Bransfield (Basterretxea y Arístegui 1999). Existe un elevado reclutamiento de krill en el estrecho de Gerlache y sus zonas costeras, pero se ha observado que las agregaciones de krill son incluso mayores en las zonas costeras que en las aguas del estrecho (Nowacek et al. 2011; Espinasse et al. 2012; Cleary et al. 2016, 2018). Dado que el krill se alimenta selectivamente de diatomeas microplanctónicas, las grandes agregaciones de krill podrían estar ejerciendo una elevada presión de pastoreo sobre los conjuntos de diatomeas microplanctónicas, favoreciendo el desarrollo de floraciones de pequeños flagelados en la zona (Cavan et al. 2019).

6.5 Conclusión

Este capítulo es el primer estudio que evalúa la composición del fitoplancton durante toda la estación de crecimiento (noviembre a marzo) en las zonas costeras de la PA entre 64° y 65° S durante tres temporadas consecutivas. Los resultados sugieren que la composición del fitoplancton y la biomasa de carbono en las aguas superficiales de las zonas costeras de la PA se encuentran afectadas por la formación del frente térmico superficial en el estrecho de Gerlache, aceptando la hipótesis propuesta. La literatura sugiere que los vientos son los principales actores en el intercambio de aguas superficiales entre las zonas costeras y el estrecho de Gerlache. Aunque se considera que el gradiente térmico resultó ser uno de los principales determinantes de la composición del fitoplancton en las zonas costeras conectadas con el estrecho de Gerlache, existen otros factores que controlan la comunidad fitoplanctónica que deberían tenerse en cuenta a futuro, como el aporte de agua dulce proveniente del deshielo de los glaciares y del hielo marino. Es necesario seguir monitoreando estas zonas con el proyecto FjordPhyto, combinando mediciones biológicas y físicas en años consecutivos, para comprender mejor la compleja dinámica de la comunidad fitoplanctónica. Este estudio además demuestra que las zonas costeras son lugares importantes para la acumulación de biomasa fitoplanctónica durante los meses de verano, especialmente durante diciembre y enero en las zonas al sur del estrecho de Gerlache, donde dominan las diatomeas microplanctónicas y las prasinofitas.



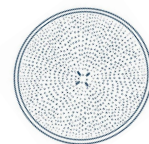
Capítulo 7

Conclusiones finales

Esta tesis abarcó el análisis de cuatro temporadas productivas consecutivas (2015-2019) en zonas costeras previamente inexploradas al oeste de la PA (63°-67°S), caracterizando por primera vez la comunidad fitoplanctónica de estas áreas. La información sobre la comunidad fitoplanctónica brindada en este trabajo de tesis representa entonces una base para futuros estudios que puedan llevarse a cabo en las zonas costeras al oeste de la PA. La colaboración internacional y la participación del público a través del proyecto de ciencia ciudadana FjordPhyto fueron claves para llevar a cabo esta tesis.

Durante las cuatro temporadas evaluadas se encontraron altos valores de biomasa y abundancia fitoplanctónica con importantes floraciones ($\geq 97,5 \mu\text{gC L}^{-1}$ y $\geq 1,5 \times 10^6$ células L^{-1}), principalmente durante diciembre y enero y excepcionalmente una única floración en marzo. Dichas floraciones estuvieron recurrentemente formadas por criptofitas y prasinofitas, y se observó una floración de dinoflagelados desnudos por primera vez en la PA. Esto demuestra una importante acumulación de fitoplancton en las zonas costeras al oeste de la PA, tal como se suponía debido a la importante congregación de megafauna y krill observadas previamente en la zona. Esta gran acumulación de fitoplancton probablemente toma ventaja de la alta disponibilidad de nutrientes, los cuales nunca fueron limitantes en bahía Andvord, así como de los largos tiempos de residencia de las aguas superficiales en esta zona.

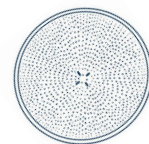
Los resultados de esta tesis muestran una gran diversidad de organismos en las muestras de plancton de las zonas costeras (alrededor de 76 géneros). Si bien las diatomeas fueron el grupo más común y diverso en el área de estudio, como sugerían estudios previos en la PA, se encontró una gran diversidad de organismos nanoplanctónicos, ej. dinoflagelados, criptofitas, prasinofitas, los cuales podrían incluso representar nuevas especies. Estas observaciones sugieren que en estas zonas costeras de la PA todavía queda una diversidad inexplorada de organismos fitoplanctónicos. Desafortunadamente, muchos de estos organismos no pudieron ser identificados a nivel de especie y/o género. Estudios



futuros deberán incluir el establecimiento de cultivos celulares y combinar análisis microscópicos y genéticos a fin de brindar una caracterización más completa de la diversidad fitoplanctónica en estas aguas.

A lo largo de esta tesis se definieron distintos ensamblajes fitoplanctónicos que fueron repetidamente encontrados durante las diferentes estaciones y años muestreados. Durante los meses de baja biomasa y en el muestreo de otoño en la bahía Andvord, se encontró dominando un ensamblaje con baja productividad ($6,9 \pm 5,1 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) y baja biomasa ($3,5 \pm 3,5 \text{ } \mu\text{gC L}^{-1}$), compuesto por pequeños flagelados, criptofitas, pequeños dinoflagelados desnudos, pequeñas prasinofitas y pequeñas fragilarioides y naviculoides. Se observó además que este ensamblaje estuvo relacionado con una mayor fracción de agua de deshielo y baja salinidad en bahía Andvord, lo que sugiere que este ensamblaje podría verse favorecido durante períodos de mayor deshielo previstos en el contexto del cambio climático. Asimismo, este ensamblaje se encontró formando parte de la composición en gran parte de las muestras de primavera y verano. Por lo cual, se plantea que este ensamblaje representa la composición base de las zonas costeras al oeste de la PA, subyacente a cualquier patrón sucesional. Esto concuerda con estudios previos en otras zonas al oeste de la PA que sugieren que la comunidad fitoplanctónica en estas aguas se encuentra dominada por la fracción nanoplanctónica durante la mayor parte del año.

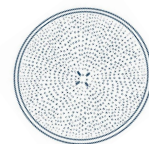
Otro ensamblaje recurrentemente encontrado durante los meses de primavera y verano fue el de las diatomeas microplanctónicas (*Odontella weissflogii*, *Neomoelleria antarctica*, *Proboscia* spp., *Coscinodiscus* spp., etc.), que en bahía Andvord presentó la mayor productividad ($151,2 \pm 62,5 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$), con valores máximos de productividad y crecimiento que superan a los registros previos para primavera en otras zonas de la PA. Esto confirma el rol clave que tienen las diatomeas microplanctónicas como productores primarios en estos ecosistemas costeros y que las zonas costeras albergan ensamblajes fitoplanctónicos altamente productivos. Si bien las diatomeas no se encontraron formando floraciones de gran magnitud como se observó en el caso de los nanoflagelados, también hicieron importantes aportes de biomasa, particularmente durante los meses de verano cuando el promedio alcanzó los $44,7 \text{ } \mu\text{gC L}^{-1}$ y con un único pico excepcional ($357 \text{ } \mu\text{gC L}^{-1}$) en el punto más austral de muestreo (bahía Hanusse). La ausencia de floraciones de diatomeas microplanctónicas se puede explicar por un retroceso temprano del hielo marino durante los años muestreados, aunque también se observó que los registros de floraciones de diatomeas para el área son más bien escasos, lo que sugiere que las zonas costeras al oeste de la PA entre 63° y 67° S presentan una dinámica diferente a las zonas costeras más al sur (ej. bahía Margarita) donde las diatomeas microplanctónicas forman grandes floraciones al comienzo y al final de la temporada de crecimiento.



Las criptofitas conformaron otro ensamble recurrente en la zona, con valores de productividad observados en bahía Andvord inferiores a los de las diatomeas ($63,1 \pm 32 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$). Las criptofitas alcanzaron altos valores de abundancia (hasta $6,4 \times 10^6 \text{ células L}^{-1}$) todos los años muestreados, con un pico máximo típicamente durante el mes de diciembre, aunque los valores de biomasa de este ensamble no fueron tan altos (en promedio entre 1,2 y $42,6 \text{ } \mu\text{gC L}^{-1}$), debido a su pequeño tamaño. Asimismo, este ensamble se encontró asociado a altas temperaturas, coincidiendo con estudios previos al oeste de la PA. Los resultados de esta tesis demuestran que estos organismos son un componente característico del fitoplancton en las zonas costeras al oeste de la PA, asimismo, los registros bibliográficos previos sugieren que las floraciones de criptofitas en el estrecho de Gerlache son un fenómeno recurrente desde hace 30 años. Aunque en esta tesis se hace una detallada descripción morfológica de las criptofitas dominantes, se necesitan estudios adicionales para poder determinarlas a nivel específico.

Los grupos fitoplanctónicos y los ensamblajes encontrados en las zonas costeras durante el período muestreado coincidieron con lo encontrado en otros estudios previos al oeste de la PA. Sin embargo, en el área de estudio se encontraron patrones sucesionales diferentes a los ya descritos para otras zonas, principalmente durante la temporada productiva (primavera-verano). Por ej., en estas zonas costeras los nanoflagelados dominaron durante casi toda la temporada a diferencia de otras zonas (ej., aguas de plataforma, bahía Margarita) donde las diatomeas microplanctónicas dominan formando floraciones típicamente durante la primavera cuando retrocede el hielo marino y al final del verano. Se considera la posibilidad de que el krill antártico ejerza una importante presión de pastoreo sobre las diatomeas microplanctónicas en las zonas costeras analizadas, favoreciendo así el predominio de la fracción nanoplanctónica. Sin embargo, se necesitan análisis comparativos complementarios de fitoplancton y zooplancton para probar esta hipótesis. Por lo cual, basado en los resultados en esta tesis, se plantean nuevos patrones sucesionales para la temporada productiva durante los meses de primavera-verano aplicables a las zonas costeras del oeste de la PA. Estudios a futuro permitirán comprobar el poder predictivo de los patrones aquí propuestos y seguir aprendiendo sobre los patrones sucesionales de estas zonas costeras.

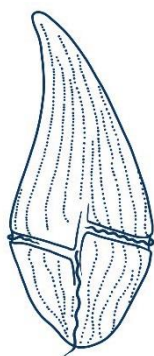
Los resultados de esta tesis muestran que los fenómenos oceanográficos locales tienen una gran influencia sobre la composición fitoplanctónica en las zonas costeras al oeste de la PA. Particularmente, se encontraron marcadas diferencias composicionales en las comunidades fitoplanctónicas en las zonas costeras al norte y al sur del estrecho de Gerlache (entre 64° y 65°S) durante los meses de verano. Dichas diferencias estuvieron asociadas con la presencia de un gradiente térmico superficial, que es el resultado de un frente térmico ubicado alrededor de los $64,5^\circ\text{S}$. Esto sugiere una estrecha relación entre el fitoplancton con las corrientes superficiales locales, resaltando



la importancia de estudios oceanográficos en la zona, los cuales siguen siendo escasos. A su vez, se encontró una alta variabilidad interanual, particularmente con un último año muestreado en que no se encontraron diferencias en la composición de la comunidad fitoplanctónica al norte y al sur del estrecho de Gerlache, por lo cual se considera que otros factores podrían estar afectando al fitoplancton. Futuros esfuerzos de muestreo en la zona deberían incorporar otros factores ambientales que se ha visto que tienen influencia sobre el fitoplancton en este ambiente, como por ejemplo la formación y retroceso del hielo marino.

Las zonas muestreadas, debido a su cercanía a la línea de costa, tienen una importante influencia del deshielo de los glaciares, los cuales se enfrentan a un retroceso inminente debido al calentamiento global. En esta tesis solo se evaluó el aporte de agua de deshielo para la bahía Andvord durante primavera (2015) y otoño (2016) y los valores encontrados fueron más bien bajos (fracción $<0,02$), probablemente porque los glaciares de esta bahía no se encuentran actualmente en retroceso. Allí se observó que valores más elevados de la fracción de agua de deshielo estuvieron relacionados a un ensamble con baja biomasa y productividad, en desacuerdo con la bibliografía que sugiere que pequeños aportes de agua de deshielo podrían estimular la productividad primaria. Por lo tanto, seguir monitoreando el aporte de agua de deshielo en las zonas costeras al oeste de la PA, permitirá comprender mejor su influencia sobre la comunidad fitoplanctónica. De esta manera los resultados de esta tesis pueden servir como línea de base para estudios futuros o para la comparación con otras zonas costeras a estudiar.

Al oeste de la PA se ha sugerido que en las últimas décadas, impulsado por el cambio climático, ha tenido lugar un reemplazo en la composición fitoplanctónica de diatomeas microplanctónicas por pequeños nanoflagelados, como las criptofitas. A lo largo de los años muestreados en esta tesis, se observó que los ensambles de diatomeas microplanctónicas y criptofitas no coincidieron espacialmente y que estuvieron relacionadas a factores ambientales diferentes (ej. baja vs. alta temperatura, respectivamente), lo que podría sugerir que estos organismos ocupan nichos diferentes en estas zonas costeras. A su vez, los resultados de productividad apoyan la hipótesis previa de que el cambio climático podría afectar estos ecosistemas costeros al favorecer ensambles menos productivos (criptofitas) sobre ensambles considerablemente más productivos (diatomeas). Sin embargo, al no contar con estudios previos en la zona no es posible demostrar un reemplazo en la composición fitoplanctónica. Por lo tanto, seguir monitoreando estas zonas en años consecutivos, por ej. a través del esfuerzo colectivo del proyecto FjordPhyto, permitirá evaluar posibles cambios en la composición, así como seguir aprendiendo sobre la compleja dinámica de la comunidad fitoplanctónica en estas áreas.



Bibliografía

- Abele D, Vazquez S, Buma AGJ, et al (2017) Pelagic and benthic communities of the Antarctic ecosystem of Potter Cove: Genomics and ecological implications. *Mar Genomics* 33:1–11. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2017.05.001>
- Acha EM, Piola A, Iribarne O, Mianzan H (2015) Ecological Processes at Marine Fronts Oases in the Ocean
- Ahn IY, Moon HW, Jeon M, Kang SH (2016) First record of massive blooming of benthic diatoms and their association with megabenthic filter feeders on the shallow seafloor of an Antarctic Fjord: Does glacier melting fuel the bloom? *Ocean Science Journal* 51:273–279. <https://doi.org/10.1007/s12601-016-0023-y>
- Al-Handal AY, Riaux-Gobin C, Romero OE, Wulff A (2008) Two new marine species of the diatom genus *Cocconeis* Ehrenberg: *C. melchioroides* sp. nov. and *C. dallmannii* sp. nov., from King George Island, Antarctica. *Diatom Research* 23:269–281. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2008.9705758>
- Al-Handal AY, Riaux-Gobin C, Wulff A (2010) *Cocconeis pottercovei* sp. nov. and *Cocconeis pinnata* var. *matsii* var. nov., two new marine diatom taxa from King George Island, Antarctica. *Diatom Research* 25:1–11. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2010.9705825>
- Al-Handal AY, Thomas EW, Torstensson A, et al (2018) *Gomphonemopsis ligowskii*, a new diatom (Bacillariophyceae) from the marine Antarctic and a comparison to other *Gomphonemopsis*. *Diatom Research* 33:97–103. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2018.1428916>
- Al-Handal AY, Wulff A (2008a) Marine benthic diatoms from Potter Cove, King George Island, Antarctica. *Botanica Marina* 51:51–68. <https://doi.org/10.1515/BOT.2008.007>
- Al-Handal AY, Wulff A (2008b) Marine epiphytic diatoms from the shallow sublittoral zone in Potter Cove, King George Island, Antarctica. *Botanica Marina* 51:411–435. <https://doi.org/10.1515/BOT.2008.053>



- Almandoz GO, Ferrario ME, Sullivan MJ, et al (2014) A new *Pteroncola* species (Bacillariophyceae) from the South Shetland Islands, Antarctica. *Phycologia* 53:188–194. <https://doi.org/10.2216/13-210.1>
- Alonso-González A, Orive E, David H, et al (2014) Scaly green flagellates from Spanish Atlantic coastal waters: Molecular, ultrastructural and pigment analyses. *Botanica Marina* 57:379–402. <https://doi.org/10.1515/bot-2013-0108>
- Anadón R, Estrada M (2002) The FRUELA cruises. A carbon flux study in productive areas of the Antarctic Peninsula (December 1995-February 1996). *Deep Sea Res 2 Top Stud Oceanogr* 49:567–583. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(01\)00112-6](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00112-6)
- Annett AL, Carson DS, Crosta X, et al (2010) Seasonal progression of diatom assemblages in surface waters of Ryder Bay, Antarctica. *Polar Biol* 33:13–29. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0681-7>
- Annett AL, Fitzsimmons JN, Séguret MJM, et al (2017) Controls on dissolved and particulate iron distributions in surface waters of the Western Antarctic Peninsula shelf. *Mar Chem* 196:81–97. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2017.06.004>
- Annett AL, Skiba M, Henley SF, et al (2015) Comparative roles of upwelling and glacial iron sources in Ryder Bay, coastal western Antarctic Peninsula. *Mar Chem* 176:21–33. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2015.06.017>
- Arrigo KR, van Dijken GL, Alderkamp A-C, et al (2017) Early Spring Phytoplankton Dynamics in the Western Antarctic Peninsula. *J Geophys Res Oceans* 122:9350–9369. <https://doi.org/10.1002/2017JC013281>
- Balech E (1958) Plancton de la Campaña Antártica Argentina 1954-1955. *Physis* 21:75–108
- Balech E (1976) Clave ilustrada de dinoflagelados antárticos. *Publ Inst Antártico Argent* 11:1–79
- Ballerini T, Hofmann EE, Ainley DG, et al (2014) Productivity and linkages of the food web of the southern region of the western Antarctic Peninsula continental shelf. *Prog Oceanogr* 122:10–29. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.11.007>
- Basterretxea G, Arístegui J (1999) Phytoplankton biomass and production during late austral spring (1991) and summer (1993) in the Bransfield Strait. *Polar Biol* 21:11–22. <https://doi.org/10.1007/s003000050328>
- Behrenfeld MJ, O'Malley RT, Boss ES, et al (2016) Revaluating ocean warming impacts on global phytoplankton. *Nat Clim Chang* 6:323–330. <https://doi.org/10.1038/nclimate2838>



- Bender NA, Crosbie K, Lynch HJ (2016) Patterns of tourism in the Antarctic Peninsula region: a 20-year analysis. *Antarct Sci* 28:194–203. <https://doi.org/10.1017/S0954102016000031>
- Bianchi TS, Arndt S, Austin WEN, et al (2020) Fjords as Aquatic Critical Zones (ACZs). *Earth Sci Rev* 203:103145. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103145>
- Biggs TEG, Alvarez-Fernandez S, Evans C, et al (2019) Antarctic phytoplankton community composition and size structure: importance of ice type and temperature as regulatory factors. *Polar Biol* 42:1997–2015. <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02576-3>
- Bird DF, Karl DM (1991) Massive prasinophyte bloom in northern Gerlache Strait. *Antarct J US* 152–154
- Boldt K v., Nittrouer CA, Hallet B, et al (2013) Modern rates of glacial sediment accumulation along a 15° S-N transect in fjords from the Antarctic Peninsula to southern Chile. *J Geophys Res Earth Surf* 118:2072–2088. <https://doi.org/10.1002/jgrf.20145>
- Brett SJ, Perasso L, Wetherbee R (1994) Structure and development of the cryptomonad periplast: A review. *Protoplasma* 181:106–122. <https://doi.org/10.1007/BF01666391>
- Brown MS, Bowman JS, Lin Y, et al (2021) Low diversity of a key phytoplankton group along the West Antarctic Peninsula. *Limnol Oceanogr Ino.*11765. <https://doi.org/10.1002/lno.11765>
- Brown MS, Munro DR, Feehan CJ, et al (2019) Enhanced oceanic CO₂ uptake along the rapidly changing West Antarctic Peninsula. *Nat Clim Chang* 9:678–683. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0552-3>
- Burkholder PR, Mandelli EF (1965) Carbon Assimilation of Marine Phytoplankton in Antarctica. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 54:437–444. <https://doi.org/10.1073/pnas.54.2.437>
- Calbet A, Alcaraz M, Atienza D, et al (2005) Zooplankton biomass distribution patterns along the western Antarctic Peninsula (December 2002). *J Plankton Res* 27:1195–1203. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi081>
- Cape MR, Straneo F, Beaird N, et al (2019a) Nutrient release to oceans from buoyancy-driven upwelling at Greenland tidewater glaciers. *Nat Geosci* 12:34–39. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0268-4>
- Cape MR, Vernet M, Pettit EC, et al (2019b) Circumpolar Deep Water Impacts Glacial Meltwater Export and Coastal Biogeochemical Cycling Along the West Antarctic Peninsula. *Front Mar Sci* 6:1–23. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00144>



- Carvalho F, Fitzsimmons JN, Couto N, et al (2019) Testing the Canyon Hypothesis: Evaluating light and nutrient controls of phytoplankton growth in penguin foraging hotspots along the West Antarctic Peninsula. *Limnol Oceanogr* Ino.11313. <https://doi.org/10.1002/Ino.11313>
- Cavan EL, Belcher A, Atkinson A, et al (2019) The importance of Antarctic krill in biogeochemical cycles. *Nat Commun* 10. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12668-7>
- Chamnansinp A, Li Y, Lundholm N, Moestrup Ø (2013) Global diversity of two widespread, colony-forming diatoms of the marine plankton, *Chaetoceros socialis* (syn. *C. radians*) and *Chaetoceros gelidus* sp. nov. *J Phycol* 49:1128–1141. <https://doi.org/10.1111/jpy.12121>
- Chapman CC, Lea M-A, Meyer A, et al (2020) Defining Southern Ocean fronts and their influence on biological and physical processes in a changing climate. *Nat Clim Chang* 10:209–219. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-0705-4>
- Clarke A, Meredith MP, Wallace MI, et al (2008) Seasonal and interannual variability in temperature, chlorophyll and macronutrients in northern Marguerite Bay, Antarctica. *Deep Sea Res 2 Top Stud Oceanogr* 55:1988–2006. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.04.035>
- Clay BL, Kugrens P, Lee RE (1999) A revised classification of Cryptophyta. *Botanical Journal of the Linnean Society* 131:131–151. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1999.tb01845.x>
- Cleary A, Durbin E, Casas M (2018) Feeding by Antarctic krill *Euphausia superba* in the West Antarctic Peninsula: differences between fjords and open waters. *Mar Ecol Prog Ser* 595:39–54. <https://doi.org/10.3354/meps12568>
- Cleary AC, Durbin EG, Casas MC, Zhou M (2016) Winter distribution and size structure of Antarctic krill *Euphausia superba* populations in-shore along the West Antarctic Peninsula. *Mar Ecol Prog Ser* 552:115–129. <https://doi.org/10.3354/meps11772>
- Coale KH, Wang X, Tanner SJ, Johnson KS (2003) Phytoplankton growth and biological response to iron and zinc addition in the Ross Sea and Antarctic Circumpolar Current along 170°W. *Deep Sea Res 2 Top Stud Oceanogr* 50(3–4), 635–653. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00588-X](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00588-X)
- Constable AJ, Melbourne-Thomas J, Corney SP, et al (2014) Climate change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. *Glob Chang Biol* 20:3004–3025. <https://doi.org/10.1111/GCB.12623>
- Cook AJ, Holland PR, Meredith MP, et al (2016) Ocean forcing of glacier retreat in the western Antarctic Peninsula. *Science* (1979) 353:283–286. <https://doi.org/10.1126/science.aae0017>



- Corcoran AA, Boeing WJ (2012) Biodiversity Increases the Productivity and Stability of Phytoplankton Communities. *PLoS One* 7:1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049397>
- Costa RR, Mendes CRB, Ferreira A, et al (2021) Large diatom bloom off the Antarctic Peninsula during cool conditions associated with the 2015/2016 El Niño. *Commun Earth Environ* 2:252. <https://doi.org/10.1038/s43247-021-00322-4>
- Costa RR, Mendes CRB, Souza MSD, et al (2022) Chemotaxonomic characterization of the key genera of diatoms in the Northern Antarctic Peninsula. *An Acad Bras Cienc* 94:e20210584. <https://doi.org/10.1590/0001-376520220210584>
- Costa RR, Mendes CRB, Tavano VM, et al (2020) Dynamics of an intense diatom bloom in the Northern Antarctic Peninsula, February 2016. *Limnol Oceanogr*. <https://doi.org/10.1002/lno.11437>
- Cusick A, Gilmore R, Bombosch A, et al (2020) Polar Tourism as an Effective Research Tool: Citizen Science in the Western Antarctic Peninsula. *Oceanography* 33. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2020.101>
- da Cunha LC, Hamacher C, Farias C de O, et al (2018) Contrasting end-summer distribution of organic carbon along the Gerlache Strait, Northern Antarctic Peninsula: Bio-physical interactions. *Deep Sea Res 2 Top Stud Oceanogr* 149:206–217. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2018.03.003>
- Daugbjerg N (2000) *Pyramimonas tychotreta*, sp. nov. (Prasinophyceae), a new marine species from Antarctica: Light and electron microscopy of the motile stage and notes on growth rates. *J Phycol* 36:160–171. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2000.99157.x>
- Daugbjerg N, Hansen G, Larsen J, Moestrup Ø (2000) Phylogeny of some of the major genera of dinoflagellates based on ultrastructure and partial LSU rDNA sequence data, including the erection of three new genera of unarmoured dinoflagellates. *Phycologia* 39:302–317
- de Salas MF, Laza-Martínez A, Hallegraeff GM (2008) Novel unarmored dinoflagellates from the toxigenic family Kareniaceae (Gymnodiniales): Five new species of *Karlodinium* and one new *Takayama* from the Australian sector of the Southern Ocean. *J Phycol* 44:241–257. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00458.x>
- Deane JA, Strachan IM, Saunders GW, et al (2002) Cryptomonad evolution: Nuclear 18S rDNA phylogeny versus cell morphology and pigmentation. *J Phycol* 38:1236–1244. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2002.01250.x>
- Deppeler SL, Davidson AT (2017) Southern Ocean Phytoplankton in a Changing Climate. *Front Mar Sci* 4. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00040>



- Dierssen HM, Smith RC, Vernet M (2002) Glacial meltwater dynamics in coastal waters west of the Antarctic peninsula. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99:1790–1795. <https://doi.org/10.1073/pnas.032206999>
- Dodge JD, Toriumi S (1993) A Taxonomic Revision of the *Diplopsalis* Group (Dinophyceae). *Botanica Marina* 36:137–148. <https://doi.org/10.1515/botm.1993.36.2.137>
- Domack EW, Ishman S (1993) Oceanographic and physiographic controls on modern sedimentation within Antarctic fjords. *Geol Soc Am Bull* 105:1175–1189. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1993\)105<1175](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1993)105<1175)
- Domack EW, Williams CR (1990) Fine structure and suspended sediment transport in three Antarctic fjords. En: *Antarctic Research Series*. pp 71–89
- Ducklow H, Fraser W, Meredith M, et al (2013) West Antarctic Peninsula: An Ice-Dependent Coastal Marine Ecosystem in Transition. *Oceanography* 26:190–203. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2013.62>
- Elder L, Elbrächter M (2010) The Utermöhl method for quantitative phytoplankton analysis. En: *Microscopic and molecular methods for quantitative phytoplankton analysis*. pp 13–20
- Ekern L (2017) Assessing seasonal primary production in Andvord Bay, Antarctica. University of California, San Diego
- El-Sayed SZ, Fryxell GA (1993) Phytoplankton. En: *Antarctic Microbiology*
- El-Sayed SZ, Mandelli EF, Sugimura Y (1964) Primary Organic Production in the Drake Passage and Bransfield Strait. 1:1–11. <https://doi.org/10.1029/AR001p0001>
- Espinasse B, Zhou M, Zhu Y, et al (2012) Austral fall-winter transition of mesozooplankton assemblages and krill aggregations in an embayment west of the Antarctic Peninsula. *Mar Ecol Prog Ser* 452:63–80. <https://doi.org/10.3354/meps09626>
- Fernandes LF, Calixto M, Lange P, Tenenbaum DR (2013) Benthic Diatoms in the Plankton of Admiralty Bay (Western Antarctic Peninsula): Taxonomy and Potential Implications to the Pelagic Community. *INCT-APA Annual Activity Report* 102–108. <https://doi.org/10.4322/apa.2014.104>
- Fernandes LF, Calixto-Feres M, Tenenbaum DR, et al (2014) Fine morphology of four *Licmophora* (Bacillariophyta, Licmophorales) species from Admiralty Bay and Elephant Island, Antarctic Peninsula. *Iheringia - Serie Botanica* 69:465–477



- Fernandes LF, Procopiak LK, Portinho D (2007) *Brandinia mosimanniae* gen. nov. et sp. nov., a new marine epilithic diatom from the antarctic coasts. *Diatom Research* 22:45–56. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2007.9705694>
- Fernandes LF, Souza-Mosimann RM de (2013) The marine epilithic diatom *Melosira brandinii* sp. nov. (Bacillariophyta) from Elephant Island, Antarctic Peninsula, with comments on some related species. *Revista Brasileira de Oceanografia* 49:01–12. <https://doi.org/10.1590/s1413-77392001000100001>
- Ferrario M, Sar E (1992) RACER : Phytoplankton populations in the Gerlache Strait. *Antarct J US* 27:158–159
- Ferrario ME, Sar EA, Sala SE (1995) Metodología básica para el estudio del fitoplancton con especial referencia a las diatomeas. En: *Manual de Métodos Ficológicos*. pp 1–23
- Ferrario ME, Sar EA, Vernet M (1998) *Chaetoceros* resting spores in the Gerlache Strait, Antarctic Peninsula. *Polar Biol* 19:286–288. <https://doi.org/10.1007/s003000050247>
- Ferreira A, Costa RR, Dotto TS, et al (2020) Changes in Phytoplankton Communities Along the Northern Antarctic Peninsula: Causes, Impacts and Research Priorities. *Front Mar Sci* 7:1–15. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.576254>
- Ferrigno BJG, Cook AJ, Foley KM, et al (2006) Coastal-Change and Glaciological Map of the Trinity Peninsula Area and South Shetland Islands, Antarctica: 1843 – 2001. *Science for a Changing World* 1–32
- Forsch KO, Hahn-Woernle L, Sherrell RM, et al (2021) Seasonal dispersal of fjord meltwaters as an important source of iron and manganese to coastal Antarctic phytoplankton. *Biogeosciences* 18:6349–6375. <https://doi.org/10.5194/bg-18-6349-2021>
- Fritz L, Triemer RE (1985) A RAPID SIMPLE TECHNIQUE UTILIZING CALCOFLUOR WHITE M2R FOR THE VISUALIZATION OF DINOFLAGELLATE THECAL PLATES1. *J Phycol* 21:662–664. <https://doi.org/10.1111/J.0022-3646.1985.00662.X>
- García MA, Castro CG, Ríos AF, et al (2002) Water masses and distribution of physico-chemical properties in the Western Bransfield Strait and Gerlache Strait during Austral summer 1995/96. *Deep Sea Res 2 Top Stud Oceanogr* 49:585–602. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(01\)00113-8](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00113-8)
- Garcia MD, Dutto MS, Chazarreta CJ, et al (2020) Micro- and mesozooplankton successions in an Antarctic coastal environment during a warm year. *PLoS One* 15:e0232614. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232614>



- García MD, Fernández Severini MD, Spetter C, et al (2019) Effects of glacier melting on the planktonic communities of two Antarctic coastal areas (Potter Cove and Hope Bay) in summer. *Reg Stud Mar Sci* 30:100731. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100731>
- García-Muñoz C, Lubián LM, García CM, et al (2013) A mesoscale study of phytoplankton assemblages around the South Shetland Islands (Antarctica). *Polar Biol* 36:1107–1123. <https://doi.org/10.1007/s00300-013-1333-5>
- Garibotti I, Vernet M, Ferrario M, et al (2003a) Phytoplankton spatial distribution patterns along the western Antarctic Peninsula (Southern Ocean). *Mar Ecol Prog Ser* 261:21–39. <https://doi.org/10.3354/meps261021>
- Garibotti I, Vernet M, Kozłowski W, Ferrario M (2003b) Composition and biomass of phytoplankton assemblages in coastal Antarctic waters: a comparison of chemotaxonomic and microscopic analyses. *Mar Ecol Prog Ser* 247:27–42. <https://doi.org/10.3354/meps247027>
- Garibotti IA, Vernet M, Ferrario ME (2005a) Annually recurrent phytoplanktonic assemblages during summer in the seasonal ice zone west of the Antarctic Peninsula (Southern Ocean). *Deep Sea Res 1 Oceanogr Res Pap* 52:1823–1841. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2005.05.003>
- Garibotti IA, Vernet M, Smith RC, Ferrario ME (2005b) Interannual variability in the distribution of the phytoplankton standing stock across the seasonal sea-ice zone west of the Antarctic Peninsula. *J Plankton Res* 27:825–843. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi056>
- Garrison DL, Gibson A, Coale SL, et al (2005) Sea-ice microbial communities in the Ross Sea: Autumn and summer biota. *Mar Ecol Prog Ser* 300:39–52. <https://doi.org/10.3354/meps300039>
- Garzio LM, Steinberg DK (2013) Microzooplankton community composition along the Western Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 77:36–49. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.03.001>
- Gast RJ, Moran DM, Beaudoin DJ, et al (2006) Abundance of a novel dinoflagellate phylotype in the Ross Sea, Antarctica. *J Phycol* 42:233–242. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00183.x>
- Gast RJ, Moran DM, Dennett MR, Caron DA (2007) Kleptoplasty in an Antarctic dinoflagellate: Caught in evolutionary transition? *Environ Microbiol* 9:39–45. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01109.x>
- Gilbertson R, Langan E, Mock T (2022) Diatoms and Their Microbiomes in Complex and Changing Polar Oceans. *Front Microbiol* 13 <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.786764>



- Giraldo A, Criales Hernández MI, Jerez Guerrero M, Mojica Moncada DF (2019) Epipelagic copepod assemblage in the Gerlache Strait (Antarctica) during the 2015 austral summer. *Bulletin of Marine and Coastal Research* 48. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2019.48.1.754>
- Gómez F, Moreira D, López-García P (2011) Advances on the study of dinoflagellates (Dinophyceae) with the molecular phylogeny. *Hidrobiológica* 21:343–364
- Gonçalves-Araujo R, de Souza MS, Tavano VM, Garcia CAE (2015) Influence of oceanographic features on spatial and interannual variability of phytoplankton in the Bransfield Strait, Antarctica. *Journal of Marine Systems* 142:1–15. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.09.007>
- Gordon LI, Jennings JC, Andrew Ross JA, Krest JM (1993) A Suggested Protocol for Continuous Flow Automated Analysis of Seawater Nutrients (Phosphate, Nitrate, Nitrite and Silicic Acid) in the WOCE Hydrographic Program and the Joint Global Ocean Fluxes Study
- Grange LJ, Smith CR (2013) Megafaunal Communities in Rapidly Warming Fjords along the West Antarctic Peninsula: Hotspots of Abundance and Beta Diversity. *PLoS One* 8:e77917. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077917>
- Griffith TW, Anderson JB (1989) Climatic control of sedimentation in bays and fjords of the northern Antarctic Peninsula. *Mar Geol* 85:181–204. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(89\)90153-9](https://doi.org/10.1016/0025-3227(89)90153-9)
- Gutt J, Isla E, Bertler AN, et al (2018) Cross-disciplinarity in the advance of Antarctic ecosystem research. *Mar Genomics* 37:1–17. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2017.09.006>
- Haberman KL, Ross RM, Quetin LB (2003) Diet of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana): II. Selective grazing in mixed phytoplankton assemblages. *J Exp Mar Biol Ecol* 283:97–113. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00467-7](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00467-7)
- Hada Y (1970) The protozoan plankton of the Antarctic and Subantarctic seas
- Hahn-Woernle L, Powell B, Lundesgaard Ø, van Wessem M (2020) Sensitivity of the Summer Upper Ocean Heat Content in a Western Antarctic Peninsula Fjord. *Prog Oceanogr* 183, 102287. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102287>
- Halbach L, Vihtakari M, Duarte P, et al (2019) Tidewater Glaciers and Bedrock Characteristics Control the Phytoplankton Growth Environment in a Fjord in the Arctic. *Front Mar Sci* 6:254. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00254>



- Hamilton M, Mascioni M, Hehenberger E, et al (2021) Spatiotemporal Variations in Antarctic Protistan Communities Highlight Phytoplankton Diversity and Seasonal Dominance by a Novel Cryptophyte Lineage. *mBio* 12. <https://doi.org/10.1128/mBio.02973-21>
- Hargraves PE, Gardiner WE (1980) The life history of *Pyramimonas amyliifera* Conrad (Prasinophyceae). *J Plankton Res* 2:99–108. <https://doi.org/10.1093/plankt/2.2.99>
- Hasle GR, Fryxell GA (1970) Diatoms: Cleaning and Mounting for Light and Electron Microscopy. *Trans Am Microsc Soc* 89:469. <https://doi.org/10.2307/3224555>
- Hasle GR, Medlin LK, Syvertsen EE (1994) *Synedropsis* gen. nov., a genus of araphid diatoms associated with sea ice. *Phycologia* 33:248–270. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-33-4-248.1>
- Haywood AJ, Steidinger KA, Truby EW, et al (2004) Comparative morphology and molecular phylogenetic analysis of three new species of the genus *Karenia* (Dinophyceae) from New Zealand. *J Phycol* 40:165–179. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2004.02149.x>
- Henley S, Schofield O, Hendry K, et al (2019) Variability and change in the west Antarctic Peninsula marine system: research priorities and opportunities. *Prog Oceanogr* 173:208–237. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.03.003>
- Hernando M, Schloss IR, Malanga G, et al (2015) Effects of salinity changes on coastal Antarctic phytoplankton physiology and assemblage composition. *J Exp Mar Biol Ecol* 466:110–119. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.02.012>
- Hill DRA (1991) A revised circumscription of *Cryptomonas* (Cryptophyceae) based on examination of Australian strains. *Phycologia* 30:170–188
- Hillebrand H, Claus-Dieter D, Kirschtel D, et al (1999) Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *J Phycol* 35:403–424
- Höfer J, Giesecke R, Hopwood MJ, et al (2019) The role of water column stability and wind mixing in the production/export dynamics of two bays in the Western Antarctic Peninsula. *Prog Oceanogr* 0–1. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.01.005>
- Holm-Hansen O, Huntley ME (1992) Research on Antarctic Coastal Ecosystem Rates (RACER): 1991-1992 field season. *Antarct J US* 27:153–154
- Holm-Hansen O, Mitchell BG, Hewes CD, Karl DM (1989) Phytoplankton blooms in the vicinity of palmer station, Antarctica. *Polar Biol* 10:49–57. <https://doi.org/10.1007/BF00238290>



- Holm-Hansen O, Vernet M (1990) RACER: Phytoplankton distribution and rates of primary production during the austral spring bloom. *Antarctic Journal* 25:141–144
- Hop H, Pearson T, Hegseth EN, et al (2002) The marine ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard. *Polar Res* 21:167–208. <https://doi.org/10.1111/j.1751-8369.2002.tb00073.x>
- Hori T, Moestrup Ø, Hoffman LR (1995) Fine structural studies on an ultraplanktonic species of *Pyramimonas*, *P. virginica* (Prasinophyceae), with a discussion of subgenera within the genus *Pyramimonas*. *Eur J Phycol* 30:219–234. <https://doi.org/10.1080/09670269500651001>
- Howe JA, Austin WEN, Forwick M, et al (2010) Fjord systems and archives: a review. Geological Society, London, Special Publications 344:5–15. <https://doi.org/10.1144/SP344.2>
- Huntley M, Karl DM, Niiler PP, Holm-Hansen O (1991) RACER: Research on antarctic coastal ecosystem rates. *Deep Sea Research Part A Oceanographic Research Papers* 38:v–vii. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(91\)90089-X](https://doi.org/10.1016/0198-0149(91)90089-X)
- IAATO, 2022. Report of the International Association of Antarctica Tour Operators 2021-22. ATCM 4,17,CEP5, IP041, Antarctic Treaty Consultative Meeting, Berlin, <https://iaato.org/current-iaato-information-papers>
- Isla E, Masqué P, Palanques A, et al (2004) Sedimentation of biogenic constituents during the last century in western Bransfield and Gerlache Straits, Antarctica: a relation to currents, primary production, and sea floor relief. *Mar Geol* 209:265–277. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2004.06.003>
- Jakobsen HH, Markager S (2016) Carbon-to-chlorophyll ratio for phytoplankton in temperate coastal waters: Seasonal patterns and relationship to nutrients. *Limnol Oceanogr* 61(5), 1853-1868. <https://doi.org/10.1002/lno.10338>
- Joy-Warren HL, Alderkamp AC, van Dijken GL, et al (2022) Springtime phytoplankton responses to light and iron availability along the western Antarctic Peninsula. *Limnol Oceanogr* 67:800–815. <https://doi.org/10.1002/lno.12035>
- Kang JS, Kang SH, Lee JH, Lee SH (2002) Seasonal variation of microalgal assemblages at a fixed station in King George Island, Antarctica, 1996. *Mar Ecol Prog Ser* 229:19–32. <https://doi.org/10.3354/meps229019>
- Karl DM, Hebel D v., Björkman K, Letelier RM (1998) The role of dissolved organic matter release in the productivity of the oligotrophic North Pacific Ocean. *Limnol Oceanogr* 43:1270–1286. <https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.6.1270>



- Kawaguchi S (2016) Reproduction and larval development in Antarctic krill (*Euphausia superba*). In: Biology and ecology of Antarctic krill. Springer, pp 225-246.
- Kerr R, Orselli IBM, Lencina-Avila JM, et al (2018) Carbonate system properties in the Gerlache Strait, Northern Antarctic Peninsula (February 2015): I. Sea–Air CO₂ fluxes. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 149:171–181. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.02.008>
- Kim H, Doney SC, Iannuzzi RA, et al (2016) Climate forcing for dynamics of dissolved inorganic nutrients at Palmer Station, Antarctica: An interdecadal (1993–2013) analysis. J Geophys Res Biogeosci 121:2369–2389. <https://doi.org/10.1002/2015JG003311>
- Kim H, Ducklow HW, Abele D, et al (2018) Inter-decadal variability of phytoplankton biomass along the coastal West Antarctic Peninsula. Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences 376:20170174. <https://doi.org/10.1098/rsta.2017.0174>
- Koh EY, Cowie ROM, Simpson AM, et al (2012) The origin of cyanobacteria in Antarctic sea ice: marine or freshwater? Environ Microbiol Rep 4:479–483. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2012.00346.x>
- Kooistra WHCF, Gersonde R, Medlin LK, Mann DG (2007) The Origin and Evolution of the Diatoms: Their Adaptation to a Planktonic Existence. En: Evolution of Primary Producers in the Sea. Elsevier, pp 207–249
- Kozłowski WA, Deutschman D, Garibotti I, et al (2011) An evaluation of the application of CHEMTAX to Antarctic coastal pigment data. Deep Sea Res 1 Oceanogr Res Pap 58:350–364. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2011.01.008>
- Lange PK, Ligowski R, Tenenbaum DR (2018) Phytoplankton in the embayments of King George Island (Antarctic Peninsula): a review with emphasis on diatoms. Polar Record 54:158–175. <https://doi.org/10.1017/S0032247418000232>
- Lange PK, Rivera Tenenbaum D, Maria Tavano V, et al (2015) Shifts in microphytoplankton species and cell size at Admiralty Bay, Antarctica. Antarct Sci 27:225–239. <https://doi.org/10.1017/S0954102014000571>
- Lange PK, Tenenbaum DR, de Santis Braga E, Campos LS (2007) Microphytoplankton assemblages in shallow waters at Admiralty Bay (King George Island, Antarctica) during the summer 2002-2003. Polar Biol 30:1483–1492. <https://doi.org/10.1007/s00300-007-0309-8>



- Laza-Martínez A, Arluzea J, Miguel I, Orive E (2012) Morphological and molecular characterization of *Teleaulax gracilis* sp. nov. and *T. minuta* sp. nov. (Cryptophyceae). *Phycologia* 51:649–661. <https://doi.org/10.2216/11-044.1>
- Legendre P, Legendre L (2012) *Numerical Ecology*
- Legendre P, Oksanen J, ter Braak CJF (2011) Testing the significance of canonical axes in redundancy analysis. *Methods Ecol Evol* 2:269–277. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00078.x>
- Lewandowska AM, Breithaupt P, Hillebrand H, et al (2012) Responses of primary productivity to increased temperature and phytoplankton diversity. *J Sea Res* 72:87–93. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.10.003>
- Lima DT de, Moser GAO, Piedras FR, et al (2019) Abiotic Changes Driving Microphytoplankton Functional Diversity in Admiralty Bay, King George Island (Antarctica). *Front Mar Sci* 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00638>
- Liu C, Zhang X, Wang X (2022) DNA metabarcoding data reveals harmful algal-bloom species undescribed previously at the northern Antarctic Peninsula region. *Polar Biol* 45:1495–1512. <https://doi.org/10.1007/s00300-022-03084-7>
- López-García P, Rodríguez-Valera F, Pedrós-Alió C, Moreira D (2001) Unexpected diversity of small eukaryotes in deep-sea Antarctic plankton. *Nature* 409:603
- Lorenzo LM, Arbones B, Figueiras FG, et al (2002) Photosynthesis, primary production and phytoplankton growth rates in Gerlache and Bransfield Straits during Austral summer: Cruise FRUELA 95. *Deep Sea Res 2 Top Stud Oceanogr* 49:707–721. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(01\)00120-5](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00120-5)
- Lund JWG, Kipling C, le Cren ED (1958) The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* 11:143–170. <https://doi.org/10.1007/BF00007865>
- Lundesgaard Ø, Powell B, Merrifield M, et al (2019) Response of an Antarctic Peninsula fjord to summer katabatic wind events. *J Phys Oceanogr* 1485–1502. <https://doi.org/10.1175/jpo-d-18-0119.1>
- Lundesgaard Ø, Winsor P, Truffer M, et al (2020) Hydrography and energetics of a cold subpolar fjord: Andvord Bay, western Antarctic Peninsula. *Prog Oceanogr* 181:102224. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102224>



- Luo W, Li H, Gao S, et al (2016) Molecular diversity of microbial eukaryotes in sea water from Fildes Peninsula, King George Island, Antarctica. *Polar Biol* 39:605–616. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1815-8>
- Lynch HJ, Fagan WF, Naveen R (2010) Population trends and reproductive success at a frequently visited penguin colony on the western Antarctic Peninsula. *Polar Biol* 33:493–503. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0726-y>
- Mackey M, Mackey D, Higgins H, Wright S (1996) CHEMTAX - a program for estimating class abundances from chemical markers: application to HPLC measurements of phytoplankton. *Mar Ecol Prog Ser* 144:265–283. <https://doi.org/10.3354/meps144265>
- Mandelli EG, Burkholder PR (1966) Primary productivity in the Gerlache and Bransfield Straits of Antarctica. *J Mar Res* 24:15–27
- Marina TI, Salinas V, Cordone G, et al (2018) The Food Web of Potter Cove (Antarctica): complexity, structure and function. *Estuar Coast Shelf Sci* 200:141–151. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.10.015>
- Martinson DG, Stammerjohn SE, Iannuzzi RA, et al (2008) Western Antarctic Peninsula physical oceanography and spatio-temporal variability. *Deep Sea Res 2 Top Stud Oceanogr* 55:1964–1987. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.04.038>
- Matsuoka K, Skoglund A, Roth G (2018) Quantarctica. Norwegian Polar Institute <https://doi.org/10.21334/npolar.2018.8516e961>
- May SE, McClennen CE, Domack EW (1991) Diatom assemblages within surface waters of Andvord Bay, Antarctica. *Antarct J US* 26:112–115
- McCormack SA, Melbourne-Thomas J, Trebilco R, et al (2021) Southern Ocean Food Web Modelling: Progress, Prognoses, and Future Priorities for Research and Policy Makers. *Front Ecol Evol* 9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.624763>
- McFadden GI, Hill DRA, Wetherbee R (1986) A study of the genus *Pyramimonas* (Prasinophyceae) from southeastern Australia. *Nord J Bot* 6:209–234. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1986.tb00875.x>
- McFadden GI, Moestrup Ø, Wetherbee R (1982) *Pyramimonas gelidicola* sp. nov. (Prasinophyceae), a new species isolated from Antarctic sea ice. *Phycologia* 21:103–111
- McMinn, A, Scott, FJ, (2005) Dinoflagellates. En: Scott FJ, Marchant HJ (eds) *Antarctic marine protists*. Goanna Print, Canberra, pp 202-250.



- Meire L, Mortensen J, Meire P, et al (2017) Marine-terminating glaciers sustain high productivity in Greenland fjords. *Glob Chang Biol* 23:5344–5357. <https://doi.org/10.1111/gcb.13801>
- Menden-Deuer S, Lessard EJ (2000) Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnol Oceanogr* 45:569–579. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569>
- Mendes CRB, de Souza MS, Garcia VMT, et al (2012) Dynamics of phytoplankton communities during late summer around the tip of the Antarctic Peninsula. *Deep Sea Res 1 Oceanogr Res Pap* 65:1–14. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2012.03.002>
- Mendes CRB, Tavano VM, Dotto TS, et al (2018a) New insights on the dominance of cryptophytes in Antarctic coastal waters: A case study in Gerlache Strait. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 149:161–170. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.02.010>
- Mendes CRB, Tavano VM, Kerr R, et al (2018b) Impact of sea ice on the structure of phytoplankton communities in the northern Antarctic Peninsula. *Deep Sea Res 2 Top Stud Oceanogr* 149:111–123. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.12.003>
- Mendes CRB, Tavano VM, Leal MC, et al (2013) Shifts in the dominance between diatoms and cryptophytes during three late summers in the Bransfield Strait (Antarctic Peninsula). *Polar Biol* 36:537–547. <https://doi.org/10.1007/s00300-012-1282-4>
- Meredith MP, Brandon MA, Wallace MI, et al (2008) Variability in the freshwater balance of northern Marguerite Bay, Antarctic Peninsula: Results from $\delta^{18}O$. *Deep Sea Res 2 Top Stud Oceanogr* 55:309–322. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.11.005>
- Meredith MP, King JC (2005) Rapid climate change in the ocean west of the Antarctic Peninsula during the second half of the 20th century. *Geophys Res Lett* 32:1–5. <https://doi.org/10.1029/2005GL024042>
- Meredith MP, Stammerjohn SE, Ducklow HW, et al (2021) Local- and Large-Scale Drivers of Variability in the Coastal Freshwater Budget of the Western Antarctic Peninsula. *J Geophys Res Oceans* 126:1–22. <https://doi.org/10.1029/2021jc017172>
- Mitchell BG, Holm-Hansen O (1991) Bio-optical properties of Antarctic Peninsula waters: differentiation from temperate ocean models. *Deep Sea Research Part A Oceanographic Research Papers* 38:1009–1028. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(91\)90094-V](https://doi.org/10.1016/0198-0149(91)90094-V)
- Mitchell BG, Brody EA, Holm-Hansen O, et al (1991) Light limitation of phytoplankton biomass) and macronutrient utilization in the Southern Ocean. *Limnol Oceanogr* 36:1662–1677. <https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.8.1662>



- Moline MA, Prezelin BB (1996) Long-term monitoring and analyses of physical factors regulating variability in coastal Antarctic phytoplankton biomass, in situ productivity and taxonomic composition over subseasonal , seasonal and interannual time scales. *Mar Ecol Prog Ser* 145:143–160.
- Moline MA, Claustre H, Frazer TK, et al (2004) Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend. *Glob Chang Biol* 10:1973–1980. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00825.x>
- Montagnes DJS, Berges JA, Harrison PJ, Taylor FJR (1994) Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll a from volume in marine phytoplankton. *Limnol Oceanogr* 39:1044–1060. <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.5.1044>
- Montes-Hugo MA, Vernet M, Martinson D, Smith R, Iannuzzi R (2008) Variability on phytoplankton size structure in the western Antarctic Peninsula (1997–2006). *Deep Sea Res 2 Top Stud Oceanogr* 55(18–19), 2106–2117. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.04.036>
- Montes-Hugo M, Doney SC, Ducklow HW, et al (2009) Recent Changes in Phytoplankton Communities Associated with Rapid Regional Climate Change Along the Western Antarctic Peninsula. *Science* (1979) 323:1470–1473. <https://doi.org/10.1126/science.1164533>
- Montesor M, Procaccini G, Stoecker DK (1999) *Polarella glacialis*, gen. nov., sp. nov.(Dinophyceae): Suessiaceae are still alive! *J Phycol* 35:186–197
- Morison F, Menden-Deuer S (2018) Seasonal similarity in rates of protistan herbivory in fjords along the Western Antarctic Peninsula. *Limnol Oceanogr* 63:2858–2876. <https://doi.org/10.1002/lno.11014>
- Moro I, la Rocca N, Dalla Valle L, et al (2002) *Pyramimonas australis* sp. nov. (Prasinophyceae, Chlorophyta) from Antarctica: fine structure and molecular phylogeny. *Eur J Phycol* 37:103–114. <https://doi.org/10.1017/S0967026201003493>
- Niemi A, Michel C, Hille K, Poulin M (2011) Protist assemblages in winter sea ice: Setting the stage for the spring ice algal bloom. *Polar Biol* 34:1803–1817. <https://doi.org/10.1007/s00300-011-1059-1>
- Norris RE, Pienaar RN (1978) Comparative fine-structural studies on five marine species of *Pyramimonas* (Chlorophyta, Prasinophyceae). *Phycologia* 17:41–51
- Novarino G (2012) Cryptomonad taxonomy in the 21st century : The first 200 years. En: *Phycological Reports: Current Advances in Algal Taxonomy and its Applications: Phylogenetic, Ecological and Applied Perspective*. Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków. pp 19–52



- Novarino G (2003) A companion to the identification of cryptomonad flagellates (Cryptophyceae = Cryptomonadea). *Hydrobiologia* 502:225–270. <https://doi.org/10.1023/B>
- Novarino G (2005) Nanoplankton protists from the western Mediterranean Sea. II. Cryptomonads (Cryptophyceae = Cryptomonadea). *Sci Mar* 69:47–74. <https://doi.org/10.3989/scimar.2005.69n147>
- Novarino G, Lucas IAN, Morrall S (1994) Observations on the genus *Plagioselmis* (Cryptophyceae). *Cryptogam Algal* 15:87–107
- Nowacek DP, Friedlaender AS, Halpin PN, et al (2011) Super-aggregations of krill and humpback whales in Wilhelmina bay, Antarctic Peninsula. *PLoS One* 6:2–6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019173>
- Okolodkov YB, Dodge JD (1995) Redescription of the planktonic dinoflagellate *Peridiniella danica* (Paulsen) comb. nov. and its distribution in the N.E. Atlantic. *Eur J Phycol* 30:299–306. <https://doi.org/10.1080/09670269500651081>
- Oksanen J (2015) Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. 1–43. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(88\)90124-3](https://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90124-3)
- Pan BJ, Vernet M, Manck L, et al (2020) Environmental drivers of phytoplankton taxonomic composition in an Antarctic fjord. *Prog Oceanogr* 183:102295. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102295>
- Pan BJ, Vernet M, Reynolds RA, Mitchell BG (2019) The optical and biological properties of glacial meltwater in an Antarctic fjord. *PLoS One* 14:e0211107. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211107>
- Pereira Granja Russo AD 'Amaral, de Souza MS, Borges Mendes CR, et al (2018) Spatial variability of photophysiology and primary production rates of the phytoplankton communities across the western Antarctic Peninsula in late summer 2013. *Deep Sea Res 2 Top Stud Oceanogr* 149:99–110. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.09.021>
- Pertierra L, Hughes, K (2013) Management of Antarctic Specially Protected Areas: Permitting, visitation and information exchange practices. *Antarctic Science* 25(4):553-564 <https://doi.org/10.1017/S0954102012001204>
- Petrou K, Kranz SA, Trimborn S, et al (2016) Southern Ocean phytoplankton physiology in a changing climate. *J Plant Physiol* 203:135–150. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.05.004>
- Pierella Karlusich JJ, Ibarbalz FM, Bowler C (2020) Phytoplankton in the Tara Ocean. *Ann Rev Mar Sci* 12:233–265. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010419-010706>



- Pinkerton MH, Boyd PW, Deppeler S, et al (2021) Evidence for the Impact of Climate Change on Primary Producers in the Southern Ocean. *Front Ecol Evol* 9:1–19. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.592027>
- Prygiel J, Coste M (2000) Guide méthodologique pour la mise en oeuvre de l'Indice Biologique Diatomées NF T 90-354. 340
- R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rodriguez F, Varela M, Zapata M (2002) Phytoplankton assemblages in the Gerlache and Bransfield Straits (Antarctic Peninsula) determined by light microscopy and CHEMTAX analysis of HPLC pigment data. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49:723–747. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(01\)00121-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00121-7)
- Rozema PD, Kulk G, Veldhuis MP, et al (2017a) Assessing Drivers of Coastal Primary Production in Northern Marguerite Bay, Antarctica. *Front Mar Sci* 4:1–20. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00184>
- Rozema PD, Venables HJ, van de Poll WH, et al (2017b) Interannual variability in phytoplankton biomass and species composition in northern Marguerite Bay (West Antarctic Peninsula) is governed by both winter sea ice cover and summer stratification. *Limnol Oceanogr* 62:235–252. <https://doi.org/10.1002/lno.10391>
- Ryszard L, Al-Handal A, Angela W, Jordan RW (2014) *Rhoicosphenia michali*: A new species of marine diatom (Bacillariophyta) from King George Island, Antarctica. *Phytotaxa* 191:141–153. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.191.1.9>
- Sabbe K, Verleyen E, Hodgson DA, et al (2003) Benthic diatom flora of freshwater and saline lakes in the Larsemann Hills and Rauer Islands, East Antarctica. *Antarct Sci* 15:227–248. <https://doi.org/10.1017/S095410200300124X>
- Schlitzer, R (2021) Ocean Data View odv.awi.de
- Schloss IR, Abele D, Moreau S, et al (2012) Response of phytoplankton dynamics to 19-year (1991-2009) climate trends in Potter Cove (Antarctica). *Journal of Marine Systems* 92:53–66. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.10.006>
- Schloss IR, Ferreyra GA (2002) Primary production, light and vertical mixing in Potter Cove, a shallow bay in the maritime Antarctic. *Polar Biol* 25:41–48. <https://doi.org/10.1007/s003000100309>



- Schofield O, Brown M, Kohut J, et al (2018) Changes in the upper ocean mixed layer and phytoplankton productivity along the West Antarctic Peninsula. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 376. <https://doi.org/10.1098/rsta.2017.0173>
- Schofield O, Saba G, Coleman K, et al (2017) Decadal variability in coastal phytoplankton community composition in a changing West Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 124:42–54. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.04.014>
- Scott FJ, Marchant HJ (2005) Cryptophytes. En: Scott FJ, Marchant HJ (eds) *Antarctic marine protists*. Goanna Print, Canberra, pp 317–318
- Scott FJ, Marchant HJ (eds) (2005) *Antarctic marine protists*. Goanna Print, Canberra.
- Scott, FJ, Thomas, D P (2005) Diatoms. En: Scott FJ, Marchant HJ (eds) *Antarctic marine protists*. Goanna Print, Canberra, pp 13-201.
- Seehaus T, Cook AJ, Silva AB, Braun M (2018) Changes in glacier dynamics in the northern Antarctic Peninsula since 1985. *Cryosphere* 12:577–594. <https://doi.org/10.5194/tc-12-577-2018>
- Selz V, Lowry K, Lewis K, et al (2018) Distribution of *Phaeocystis antarctica*-dominated sea ice algal communities and their potential to seed phytoplankton across the western Antarctic Peninsula in spring. *Mar Ecol Prog Ser* 586:91–112. <https://doi.org/10.3354/meps12367>
- Siegert M, Atkinson A, Banwell A, et al (2019) The Antarctic Peninsula under a 1.5°C global warming scenario. *Front Environ Sci* 7:1–7. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00102>
- Smetacek V, Assmy P, Henjes J (2004) The role of grazing in structuring Southern Ocean pelagic ecosystems and biogeochemical cycles. *Antarct Sci* 16:541–558. <https://doi.org/10.1017/S0954102004002317>
- Smith CR, de Master DJ, Thomas C, et al (2012) Pelagic-benthic coupling, food banks, and climate change on the west Antarctic Peninsula shelf. *Oceanography* 25. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2012.94>
- Smith RC, Dierssen HM, Vernet M (1996) Phytoplankton biomass and productivity in the Western Antarctic Peninsula region. *Antarct Res Ser* 70:333–356
- Spall MA, Jackson RH, Straneo F (2017) Katabatic Wind-Driven Exchange in Fjords. *J Geophys Res: Oceans* 122(10):8246–8262. <https://doi.org/10.1002/2017JC013026>
- Stambler N (2003) Primary production, light absorption and quantum yields of phytoplankton from the Bellingshausen and Amundsen Seas (Antarctica). *Polar Biol* 26:438–451. <https://doi.org/10.1007/s00300-003-0508-x>



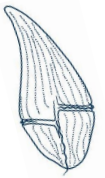
- Stammerjohn SE, Martinson DG, Smith RC, et al (2008) Trends in Antarctic annual sea ice retreat and advance and their relation to El Niño–Southern Oscillation and Southern Annular Mode variability. *J Geophys Res* 113:C03S90. <https://doi.org/10.1029/2007JC004269>
- Stemann-Nielsen E (1952) The Use of Radio-active Carbon (C14) for Measuring Organic Production in the Sea. *ICES Journal of Marine Science* 18:117–140. <https://doi.org/10.1093/icesjms/18.2.117>
- Stoecker DK, Buck KR, Putt (1992) Changes in the sea-ice brine community during the spring-summer transition, McMurdo Sound, Antarctica. I. Photosynthetic protists. *Mar Ecol Prog Ser* 84:265–278
- Stuecker MF, Bitz CM, Armour KC (2017) Conditions leading to the unprecedented low Antarctic sea ice extent during the 2016 austral spring season. *Geophys Res Lett* 44:9008–9019. <https://doi.org/10.1002/2017GL074691>
- Sun J, Liu D (2003) Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *J Plankton Res* 25:1331–1346. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbg096>
- Takano Y, Yamaguchi H, Inouye I, et al (2014) Phylogeny of Five Species of *Nusuttodinium* gen. nov. (Dinophyceae), a Genus of Unarmoured Kleptoplastidic Dinoflagellates. *Protist* 165:759–778. <https://doi.org/10.1016/J.PROTIS.2014.09.001>
- Takishita K, Ishida KI, Maruyama T (2004) Phylogeny of nuclear-encoded plastid-targeted GAPDH gene supports separate origins for the peridinin- and the fucoxanthin derivative-containing plastids of dinoflagellates. *Protist* 155:447–458. <https://doi.org/10.1078/1434461042650325>
- Taylor DL, Lee CC (1971) A new cryptomonad from antarctica: *Cryptomonas cryophila* sp. nov. *Arch Mikrobiol* 75:269–280. <https://doi.org/10.1007/BF00407688>
- ter Braak CJF (1989) CANOCO—an extension of DECORANA to analyze species-environment relationships.
- Thomson PG, Mcminn A, Kiessling I, et al (2006) Composition and succession of dinoflagellates and chrysophytes in the upper fast ice of Davis Station, East Antarctica. *Polar Biol* 29:337–345. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0060-y>
- Tomas, CR (Ed.) (1997) Identifying marine phytoplankton. Academic Press: San Diego.
- Torres Parra RR, Caicedo Laurido AL, Iriarte Sánchez JD (2020) Hydrographic conditions during two austral summer situations (2015 and 2017) in the Gerlache and Bismarck straits, northern Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 161:103278. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2020.103278>



- Torstensson A, Dinasquet J, Chierici M, et al (2015) Physicochemical control of bacterial and protist community composition and diversity in Antarctic sea ice. *Environ Microbiol* 17:3869–3881. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12865>
- Trefault N, de la Iglesia R, Moreno-Pino M, et al (2021) Annual phytoplankton dynamics in coastal waters from Fildes Bay, Western Antarctic Peninsula. *Sci Rep* 11:1–16. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-80568-8>
- Trifoglio NL, Olguín Salinas HF, Franzosi CA, Alder VA (2022) Annual cycle of phytoplankton, protozoa and diatom species from Scotia Bay (South Orkney Islands, Antarctica): Community structure prior to, during and after an anomalously low sea ice year. *Prog Oceanogr* 204:102807. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102807>
- Trimborn S, Hoppe CJM, Taylor BB, et al (2015) Physiological characteristics of open ocean and coastal phytoplankton communities of Western Antarctic Peninsula and Drake Passage waters. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 98:115–124. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2014.12.010>
- Utermöhl H (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *SIL Communications, 1953-1996* 9:1–38. <https://doi.org/10.1080/05384680.1958.11904091>
- van de Vijver B, Wetzel CE, Ector L (2018) Analysis of the type material of *Planothidium delicatulum* (Bacillariophyta) with the description of two new *Planothidium* species from the sub-Antarctic region. *Fottea* 18:200–211. <https://doi.org/10.5507/FOT.2018.006>
- van den Hoff J, Bell E, Whittock L (2020) Dimorphism in the Antarctic cryptophyte *Geminigera cryophila* (Cryptophyceae). *J Phycol.* <https://doi.org/10.1111/jpy.13004>
- van den Hoff J, Ferris JM (2009) Pleomorphism in the Antarctic flagellate *Pyramimonas gelidicola* (Prasinophyceae, Chlorophyta). *Polar Res* 28:426–432. <https://doi.org/10.1111/j.1751-8369.2009.00123.x>
- van Leeuwe MA, Webb AL, Venables HJ, et al (2020) Annual patterns in phytoplankton phenology in Antarctic coastal waters explained by environmental drivers. *Limnol Oceanogr* 1–18. <https://doi.org/10.1002/lno.11477>
- Varela M, Fernandez E, Serret P (2002) Size-fractionated phytoplankton biomass and primary production in the Gerlache and south Bransfield Straits (Antarctic Peninsula) in Austral summer 1995–1996. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49:749–768. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(01\)00122-9](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00122-9)

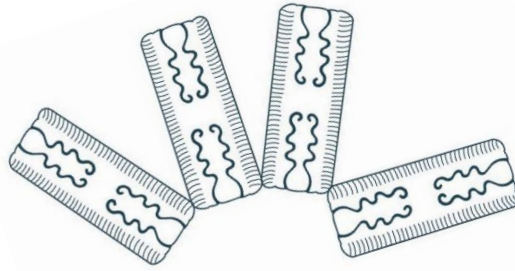


- Venables HJ, Clarke A, Meredith MP (2013) Wintertime controls on summer stratification and productivity at the western Antarctic Peninsula. *Limnol Oceanogr* 58:1035–1047. <https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.3.1035>
- Verde C, Giordano D, Gutt J, di Prisco G (2016) Molecular-genetic studies of polar biodiversity. *Biodiversity* 17:1–3. <https://doi.org/10.1080/14888386.2016.1188727>
- Vernet M (1992) RACER: predominance of cryptomonads and diatoms in the Gerlache Strait. *Antarct J US* 27:157–158
- Vernet M, Kozłowski W, Yarmey L, et al (2012) Primary production throughout austral fall, during a time of decreasing daylength in the western Antarctic Peninsula. *Mar Ecol Prog Ser* 452:45–61. <https://doi.org/10.3354/meps09704>
- Vernet M, Letelier RM, Karl DM (1991) RACER: Phytoplankton growth rates in Northern Gerlache Strait during the spring bloom of 1989. *Antarct J US* 26:154–156
- Vernet M, Martinson D, Iannuzzi R, et al (2008) Primary production within the sea-ice zone west of the Antarctic Peninsula: I—Sea ice, summer mixed layer, and irradiance. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 55:2068–2085. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.05.021>
- Wang B, Chen M, Chen F, et al (2020) Meteoric water promotes phytoplankton carbon fixation and iron uptake off the eastern tip of the Antarctic Peninsula (eAP). *Prog Oceanogr* 185:102347. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102347>
- Wright SW, Ishikawa A, Marchant HJ, et al (2009) Composition and significance of picophytoplankton in Antarctic waters. *Polar Biol* 32:797–808. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0582-9>
- Wu, Q., 2020. geemap: A Python package for interactive mapping with Google Earth 875 Engine. *J. Open Source Softw.* 5, 2305.
- Zhou M, Niiler PP, Hu JH (2002) Surface currents in the Bransfield and Gerlache Straits, Antarctica. *Deep Sea Res 1 Oceanogr Res Pap* 49:267–280. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(01\)00062-0](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(01)00062-0)
- Zidarova R, de Hann M, Ivanov P, et al (2022) The genus *Craspedostauros* E.J.Cox (Bacillariophyta) on the coasts of Livingston Island, Maritime Antarctica. *Phytotaxa* 572:1–24. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.572.1.1>
- Ziegler AF, Cape M, Lundesgaard Ø, Smith CR (2020) Intense deposition and rapid processing of seafloor phytodetritus in a glaciomarine fjord, Andvord Bay (Antarctica). *Prog Oceanogr* 187:102413. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102413>



Ziegler AF, Hahn-Woernle L, Powell B, Smith CR (2020) Larval Dispersal Modeling Suggests Limited Ecological Connectivity Between Fjords on the West Antarctic Peninsula. *Integrative and Comparative Biology* 60(6): 1369–1385. <https://doi.org/10.1093/icb/icaa094>

Zingone A, Forlani G, Percopo I, Montresor M (2011) Morphological characterization of *Phaeocystis antarctica* (Prymnesiophyceae). *Phycologia* 50:650–660. <https://doi.org/10.2216/11-36.1>



Anexos

Anexo 1 Lista de taxones de diatomeas endémicos de Antártida encontrados en esta tesis.

Achnanthes vicentii Manguin
Attheya gaussii (Heiden) R.M.Crawford
Banquisia belgicae (Van Heurck) Paddock
Chaetoceros bulbosus (Ehrenberg) Heiden
Cocconeis costata var. *antarctica* Manguin
Cocconeis melchioroides Al-Handal, Riaux-Gobin, Romero & Wulff
Cocconeis pottercovei Al-Handal, Riaux-Gobin & Wulff
Coscinodiscus bouvet Karsten
Craspedostauros laevisimus (West & G.S.West) K.Sabbe
Fragilariopsis barbieri (Peragallo) Cefarelli, Ferrario & Lundholm
Fragilariopsis curta (Van Heurck) Hustedt
Fragilariopsis kerguelensis (O'Meara) Hustedt
Fragilariopsis obliquecostata (van Heurck) Heiden
Fragilariopsis peragalloi (Hasle) Cremer
Fragilariopsis rhombica (O'Meara) Hustedt
Fragilariopsis separanda Hustedt
Fragilariopsis vanheurckii (Peragallo) Hustedt
Gomphonemopsis ligowskii Al-Handal & E.W.Thomas
Licmophora antarctica G.W.F.Carlson
Licmophora belgicae M.Peragallo
Navicula gelida var. *parvula* Heiden
Navicula glaciei Van Heurck
Neomoelleria antarctica (Castracane) S.Blanco & C.E.Wetzel
Nitzschia medioconstricta Hustedt
Odontella litigiosa (Van Heurck) Hoban
Odontella weissflogii (Grunow) Grunow
Porosira pseudodenticulata (Hustedt) Jousé
Pseudo-nitzschia turgiduloides G.R.Hasle
Shionodiscus gracilis var. *gracilis* (Karsten) Alverson, Kang et Theriot
Synedropsis recta G.R.Hasle, Medlin & E.E.Syvertsen
Thalassionema gelida M.Peragallo
Thalassiosira oliveriana (O'Meara) I.V.Makarova & V.A.Nikolajev
Thalassiothrix antarctica Schimper ex Karsten

Anexo 2 – Parte 1 Estaciones de muestreo de fitoplancton de FjordEco para las campañas de primavera (2015) y otoño (2016). *P para primavera y O para Otoño. n/d dato faltante.

ID de muestra*	Estación	Fecha de Muestreo	Latitud (°S)	Longitud (°O)	Profundidad de toma de muestra (m)	Distancia al glaciar (km)	% de penetración de luz
Sill 5_P	Sill 5	27-nov-15	64°44'59,34"	62°59'03,96"	59	28,62	1
Sill 5_P	Sill 5	27-nov-15	64°44'59,34"	62°59'03,96"	27	28,62	12
Sill 5_P	Sill 5	27-nov-15	64°44'59,34"	62°59'03,96"	1,3	28,62	50
MBA_P	Middle Basin A	28-nov-15	64°51'29,64"	62°34'59,40"	19	6,95	1
MBA_P	Middle Basin A	28-nov-15	64°51'29,64"	62°34'59,40"	8	6,95	12
MBA_P	Middle Basin A	28-nov-15	64°51'29,64"	62°34'59,40"	3,5	6,95	50
Sill 3_P	Sill 3	29-nov-15	64°50'26,46"	62°37'03,42"	23	9,27	1
Sill 3_P	Sill 3	29-nov-15	64°50'26,46"	62°37'03,42"	11	9,27	12
Sill 3_P	Sill 3	29-nov-15	64°50'26,46"	62°37'03,42"	4,5	9,27	50
IBA7_P	Inner Basin A	30-nov-15	64°51'48,54"	62°32'36,36"	14	5,41	1
IBA7_P	Inner Basin A	30-nov-15	64°51'48,54"	62°32'36,36"	11	5,41	12
IBA7_P	Inner Basin A	30-nov-15	64°51'48,54"	62°32'36,36"	5,5	5,41	50
SS Sill 4_P	South Side Sill 4	1-dic-15	64°48'53,76"	62°44'16,14"	65	15,46	1
SS Sill 4_P	South Side Sill 4	1-dic-15	64°48'53,76"	62°44'16,14"	22	15,46	12
SS Sill 4_P	South Side Sill 4	1-dic-15	64°48'53,76"	62°44'16,14"	6,5	15,46	50
IBA9_P	Inner Basin A	2-dic-15	64°53'37,32"	62°34'20,70"	25	3,48	1
IBA9_P	Inner Basin A	2-dic-15	64°53'37,32"	62°34'20,70"	10,5	3,48	12
IBA9_P	Inner Basin A	2-dic-15	64°53'37,32"	62°34'20,70"	4,5	3,48	50
IBB10_P	Inner Basin B	3-dic-15	64°52'42,00"	62°24'52,44"	39	1,16	1
IBB10_P	Inner Basin B	3-dic-15	64°52'42,00"	62°24'52,44"	14	1,16	12
IBB10_P	Inner Basin B	3-dic-15	64°52'42,00"	62°24'52,44"	5,5	1,16	50
IBA13_P	Inner Basin A	3-dic-15	64°53'29,34"	62°36'09,00"	30	4,63	1
IBA13_P	Inner Basin A	5-dic-15	64°53'29,34"	62°36'09,00"	10	4,63	12
IBA13_P	Inner Basin A	5-dic-15	64°53'29,34"	62°36'09,00"	4,5	4,63	50

IBB14_P	Inner Basin B	6-dic-15	64°51'55,50"	62°24'08,52"	39	0,77	1
IBB14_P	Inner Basin B	6-dic-15	64°51'55,50"	62°24'08,52"	16	0,77	12
IBB14_P	Inner Basin B	6-dic-15	64°51'55,50"	62°24'08,52"	5,5	0,77	50
MBB_P	Middle Basin B	7-dic-15	64°49'30,60"	62°38'57,00"	51,5	11,59	1
MBB_P	Middle Basin B	7-dic-15	64°49'30,60"	62°38'57,00"	17	11,59	12
MBB_P	Middle Basin B	7-dic-15	64°49'30,60"	62°38'57,00"	5	11,59	50
Sill 3b_P	Sill 3	8-dic-15	64°49'02,94"	62°37'30,30"	19	11,59	1
Sill 3b_P	Sill 3	8-dic-15	64°49'02,94"	62°37'30,30"	8,5	11,59	12
Sill 3b_P	Sill 3	8-dic-15	64°49'02,94"	62°37'30,30"	4	11,59	50
OBA_P	Outer Basin A	9-dic-15	64°46'04,92"	62°45'23,22"	34	19,71	1
OBA_P	Outer Basin A	9-dic-15	64°46'04,92"	62°45'23,22"	13	19,71	12
OBA_P	Outer Basin A	9-dic-15	64°46'04,92"	62°45'23,22"	5	19,71	50
Gerlache_P	Gerlache Strait	11-dic-15	64°39'40,56"	62°55'41,76"	30	34,04	1
Gerlache_P	Gerlache Strait	11-dic-15	64°39'40,56"	62°55'41,76"	12,5	34,04	12
Gerlache_P	Gerlache Strait	11-dic-15	64°39'40,56"	62°55'41,76"	4	34,04	50
OBB_P	Outer Basin B	12-dic-15	64°46'25,68"	62°51'58,74"	31	22,81	1
OBB_P	Outer Basin B	12-dic-15	64°46'25,68"	62°51'58,74"	12	22,81	12
OBB_P	Outer Basin B	12-dic-15	64°46'25,68"	62°51'58,74"	4,5	22,81	50
Errera_P	Errera Strait	14-dic-15	64°45'07,26"	62°42'09,18"	23	19,71	1
Errera_P	Errera Strait	14-dic-15	64°45'07,26"	62°42'09,18"	9	19,71	12
Errera_P	Errera Strait	14-dic-15	64°45'07,26"	62°42'09,18"	4	19,71	50
Sill 3 Middle_P	Sill 3 Middle	17-dic-15	64°50'05,28"	62°36'32,04"	4	9,66	50
Seamount on Sill 4_P	Seamount on Sill 4	19-dic-15	64°48'34,32"	62°41'26,76"	5	14,30	50
Station B_P	Station B	20-dic-15	64°46'23,40"	65°19'03,78"	49	n/d	1
Station B_P	Station B	20-dic-15	64°46'23,40"	65°19'03,78"	19	n/d	12
Station B_P	Station B	20-dic-15	64°46'23,40"	65°19'03,78"	6	n/d	50
Station B_O	Station B	4-abr-16	64°48'20,00"	65°21'13,00"	37	n/d	1
Station B_O	Station B	4-abr-16	64°48'20,00"	65°21'13,00"	15	n/d	12
Station B_O	Station B	4-abr-16	64°48'20,00"	65°21'13,00"	5	n/d	50
Sill 4_O	Sill 4	6-abr-16	64°48'26,00"	62°42'10,00"	30	15,07	1

Sill 4_O	Sill 4	6-abr-16	64°48'26,00"	62°42'10,00"	18	15,07	12
Sill 4_O	Sill 4	6-abr-16	64°48'26,00"	62°42'10,00"	6,5	15,07	50
Little IBA_O	Little IBA	7-abr-16	64°52'52,00"	62°33'35,00"	24	4,25	1
Little IBA_O	Little IBA	7-abr-16	64°52'52,00"	62°33'35,00"	14	4,25	12
Little IBA_O	Little IBA	7-abr-16	64°52'52,00"	62°33'35,00"	5	4,25	50
Errera_O	Errera Strait	9-abr-16	64°45'09,00"	62°41'57,00"	39	19,33	1
Errera_O	Errera Strait	9-abr-16	64°45'09,00"	62°41'57,00"	16	19,33	12
Errera_O	Errera Strait	9-abr-16	64°45'09,00"	62°41'57,00"	5	19,33	50
MBA_O	Middle Basin A	10-abr-16	64°51'38,00"	62°35'01,00"	13	6,57	1
MBA_O	Middle Basin A	10-abr-16	64°51'38,00"	62°35'01,00"	17	6,57	12
MBA_O	Middle Basin A	10-abr-16	64°51'38,00"	62°35'01,00"	21	6,57	50
EAF_O	East of Anvord Front	12-abr-16	64°49'21,00"	62°41'39,00"	39	13,53	1
EAF_O	East of Anvord Front	12-abr-16	64°49'21,00"	62°41'39,00"	16	13,53	12
EAF_O	East of Anvord Front	12-abr-16	64°49'21,00"	62°41'39,00"	6	13,53	50
Sill 1.5_O	Sill 1.5	13-abr-16	64°51'39,00"	62°32'16,00"	34	5,41	1
Sill 1.5_O	Sill 1.5	13-abr-16	64°51'39,00"	62°32'16,00"	14	5,41	12
Sill 1.5_O	Sill 1.5	13-abr-16	64°51'39,00"	62°32'16,00"	5	5,41	50
MBB_O	Middle Basin B	14-abr-16	64°49'33,00"	62°38'50,00"	38	11,59	1
MBB_O	Middle Basin B	14-abr-16	64°49'33,00"	62°38'50,00"	14	11,59	12
MBB_O	Middle Basin B	14-abr-16	64°49'33,00"	62°38'50,00"	5	11,59	50
Gerlache_O	Gerlache Strait	15-abr-16	64°39'40,00"	62°55'23,00"	46	34,04	1
Gerlache_O	Gerlache Strait	15-abr-16	64°39'40,00"	62°55'23,00"	17	34,04	12
Gerlache_O	Gerlache Strait	15-abr-16	64°39'40,00"	62°55'23,00"	7	34,04	50
Sill 3_O	Sill 3	16-abr-16	64°49'56,00"	62°36'01,00"	34	9,66	1
Sill 3_O	Sill 3	16-abr-16	64°49'56,00"	62°36'01,00"	13	9,66	12
Sill 3_O	Sill 3	16-abr-16	64°49'56,00"	62°36'01,00"	4	9,66	50
IBA_O	Inner Basin A	17-abr-16	64°53'32,40"	62°34'26,00"	36	3,86	1

IBA_O	Inner Basin A	17-abr-16	64°39'32,40"	62°34'26,00"	16	3,86	12
IBA_O	Inner Basin A	17-abr-16	64°39'32,40"	62°34'26,00"	6	3,86	50
IBB_O	Inner Basin B	18-abr-16	64°52'22,00"	62°25'53,00"	35	1,16	1
IBB_O	Inner Basin B	18-abr-16	64°52'22,00"	62°25'53,00"	14	1,16	12
IBB_O	Inner Basin B	18-abr-16	64°52'22,00"	62°25'53,00"	4	1,16	50
OBB_O	Outer Basin B	19-abr-16	64°46'25,00"	62°51'59,00"	39	22,81	1
OBB_O	Outer Basin B	19-abr-16	64°46'25,00"	62°51'59,00"	15	22,81	12
OBB_O	Outer Basin B	19-abr-16	64°46'25,00"	62°51'59,00"	4	22,81	50
Sill 1_O	Sill 1	20-abr-16	64°52'41,00"	62°27'14,00"	30	1,54	1
Sill 1_O	Sill 1	20-abr-16	64°52'41,00"	62°27'14,00"	11	1,54	12
Sill 1_O	Sill 1	20-abr-16	64°52'41,00"	62°27'14,00"	3	1,54	50
Sill 5.5_O	Sill 5.5	21-abr-16	64°44'19,00"	62°57'60,00"	42	29,01	1
Sill 5.5_O	Sill 5.5	21-abr-16	64°44'19,00"	62°57'60,00"	16	29,01	12
Sill 5.5_O	Sill 5.5	21-abr-16	64°44'19,00"	62°57'60,00"	4,5	29,01	50

Anexo – Parte 2 Condiciones ambientales, clorofila *a* (Cl-*a*), radiación fotosintéticamente activa (PAR), nutrientes, productividad primaria (PP) y biomasa de microzooplancton en las estaciones de muestreo de fitoplancton de FjordEco para las campañas de primavera (2015) y otoño (2016). *P para primavera y O para Otoño. n/d dato faltante.

ID de muestra*	Temperatura (°C)	Salinidad (PSU)	Fracción de agua de deshielo	Profundidad de la capa de mezcla (m)	Cl- <i>a</i> (µg/L)	PAR (µmol q m-2 s-1)	Fosfato (µM)	Nitrato (µM)	Silicato (µM)	PP (mgC m-3 d-1)	Biomasa de microzooplancton (µgC L-1)
Sill 5_P	-0,07	34,34	0,01	13,00	0,03	0,82	2,26	32,57	92,88	n/d	0,94
Sill 5_P	-0,24	34,22	0,01	13,00	0,05	8,81	2,24	31,67	92,67	n/d	0,46
Sill 5_P	-0,45	34,09	0,01	13,00	0,06	137,00	2,22	31,26	91,62	n/d	1,27
MBA_P	0,03	34,14	0,01	3,00	1,02	0,55	2,15	n/d	90,55	n/d	1,06
MBA_P	0,00	34,07	0,01	3,00	6,33	4,94	2,06	28,14	89,35	n/d	0,08
MBA_P	-0,05	34,03	0,01	3,00	7,10	13,60	2,03	27,94	89,45	n/d	0,14
Sill 3_P	0,00	34,17	0,01	17,00	1,01	0,55	2,07	29,74	89,65	10,85	1,08
Sill 3_P	0,01	34,09	0,01	17,00	5,77	3,67	1,99	27,64	89,45	78,71	0,22
Sill 3_P	0,01	34,02	0,02	17,00	5,20	15,20	1,97	27,44	89,35	53,82	0,19
IBA7_P	-0,08	34,05	0,01	13,00	2,93	1,06	2,12	28,54	88,35	27,88	0,09
IBA7_P	-0,07	34,04	0,01	13,00	3,94	1,65	2,05	27,39	87,45	61,84	0,57
IBA7_P	-0,04	33,99	0,02	13,00	4,74	4,42	2,03	27,00	86,55	75,05	0,19
SS Sill 4_P	-0,21	34,34	0,01	33,00	0,34	0,22	2,25	31,34	91,25	27,92	0,25
SS Sill 4_P	-0,14	34,22	0,01	33,00	0,62	2,41	2,22	30,64	91,65	61,60	0,22
SS Sill 4_P	-0,12	34,20	0,01	33,00	1,05	12,00	2,16	30,04	91,15	74,98	0,55
IBA9_P	-0,03	34,05	0,01	13,00	2,93	0,11	1,95	26,81	89,05	5,64	1,92
IBA9_P	0,01	33,94	0,02	13,00	5,28	1,81	1,94	25,90	88,85	11,78	2,72
IBA9_P	0,02	33,95	0,02	13,00	6,94	6,58	1,91	25,18	88,35	19,95	1,47
IBB10_P	-0,40	34,33	0,01	6,00	0,45	0,80	2,25	30,54	89,75	5,63	0,23
IBB10_P	-0,33	34,19	0,01	6,00	0,67	9,44	2,19	29,74	89,45	10,46	1,05
IBB10_P	-0,49	34,07	0,01	6,00	0,82	25,00	2,13	29,14	89,35	8,27	0,41
IBA13_P	-0,20	34,25	0,01	7,00	0,42	4,19	2,14	30,04	89,95	3,72	0,16
IBA13_P	-0,20	33,86	0,02	7,00	2,49	101,00	1,95	25,64	90,05	22,44	0,28

IBA13_P	-0,24	33,81	0,02	7,00	4,50	310,00	1,80	25,03	88,25	36,74	0,48
IBB14_P	-0,42	34,34	0,01	8,00	0,58	3,14	2,26	30,73	89,05	7,54	0,35
IBB14_P	-0,70	34,23	0,01	8,00	0,16	35,10	2,25	30,21	88,05	7,95	0,32
IBB14_P	-0,68	33,99	0,02	8,00	0,81	148,00	2,15	28,81	87,35	20,27	0,84
MBB_P	-0,22	34,31	0,01	2,00	0,28	0,52	2,20	30,84	89,65	5,68	0,49
MBB_P	-0,18	34,24	0,01	2,00	0,46	10,10	2,17	29,84	89,25	13,51	0,48
MBB_P	-0,18	34,11	0,01	2,00	0,69	40,50	2,10	29,04	88,85	14,21	0,39
Sill 3b_P	-0,18	34,02	0,02	9,00	1,47	7,43	2,06	28,74	88,85	14,83	0,38
Sill 3b_P	-0,11	33,82	0,02	9,00	2,26	50,90	2,00	27,54	87,95	26,76	0,25
Sill 3b_P	-0,13	33,74	0,02	9,00	3,19	178,00	1,97	26,65	87,25	61,03	0,58
OBA_P	-0,16	34,22	0,01	16,00	0,86	5,32	2,19	30,54	89,35	17,51	0,39
OBA_P	-0,45	33,88	0,02	16,00	1,87	49,40	2,09	28,89	88,65	72,95	0,90
OBA_P	-0,46	33,86	0,02	16,00	2,30	191,00	2,05	28,30	87,85	89,11	2,78
Gerlache_P	-0,69	33,93	0,02	29,00	2,73	1,59	2,11	30,34	87,65	51,04	2,50
Gerlache_P	-0,53	33,72	0,02	29,00	4,32	23,40	1,90	29,39	87,05	133,92	1,25
Gerlache_P	-0,52	33,72	0,02	29,00	3,78	113,00	1,90	29,52	86,65	151,86	1,77
OBB_P	-0,26	34,17	0,01	18,00	0,89	1,75	2,21	30,54	90,95	20,90	1,59
OBB_P	-0,31	33,88	0,02	18,00	3,03	28,70	2,01	27,93	90,05	103,80	1,71
OBB_P	-0,31	33,88	0,02	18,00	3,88	114,00	1,95	26,98	89,15	119,91	1,61
Errera_P	-0,24	34,13	0,01	9,00	1,34	16,60	2,13	30,06	90,47	38,09	0,81
Errera_P	-0,33	33,96	0,02	9,00	3,18	186,00	1,93	27,46	89,67	147,81	2,64
Errera_P	-0,32	33,98	0,02	9,00	3,08	619,00	1,98	27,46	88,97	165,66	0,84
Sill 3 Middle_P	-0,18	34,11	0,01	9,00	4,07	178,00	1,89	28,06	89,97	247,02	0,93
Seamount on Sill 4_P	-0,10	34,15	0,01	16,00	2,24	117,00	2,11	30,56	88,77	102,49	4,03
Station B_P	-0,79	34,05	0,01	n/d	0,70	11,40	2,24	32,76	87,97	n/d	0,00
Station B_P	-1,39	33,62	0,02	n/d	1,80	138,00	2,12	30,69	84,37	n/d	0,00
Station B_P	-1,50	33,56	0,02	n/d	2,04	582,00	2,11	30,07	82,87	n/d	0,00
Station B_O	-0,06	33,55	0,02	n/d	1,14	0,79	1,64	21,82	72,67	3,49	3,03
Station B_O	-0,08	33,53	0,02	n/d	0,83	11,50	1,68	20,95	71,57	3,52	4,62

Station B_O	-0,08	33,53	0,02	n/d	0,85	49,80	1,66	20,72	74,57	9,27	4,02
Sill 4_O	-0,24	33,76	0,02	23,00	0,30	2,27	1,82	23,64	80,97	2,50	0,41
Sill 4_O	-0,37	33,62	0,02	23,00	0,38	9,20	1,78	23,04	80,97	0,95	0,41
Sill 4_O	-0,44	33,59	0,02	23,00	0,42	35,90	1,79	22,65	79,97	2,36	0,84
Little IBA_O	-0,38	33,72	0,02	12,00	0,20	2,00	1,83	22,87	83,07	0,85	0,35
Little IBA_O	-0,39	33,69	0,02	12,00	0,31	8,96	1,83	22,49	82,47	3,05	0,93
Little IBA_O	-0,49	33,62	0,02	12,00	0,51	45,20	1,78	22,17	82,07	4,67	0,37
Errera_O	-0,20	34,00	0,01	24,00	0,17	1,20	2,03	26,53	91,47	0,29	0,96
Errera_O	-0,32	33,83	0,02	24,00	0,25	16,60	2,00	25,23	89,37	0,95	0,93
Errera_O	-0,32	33,83	0,02	24,00	0,25	80,30	1,97	24,95	88,87	2,15	0,85
MBA_O	-0,21	34,07	0,01	10,00	0,04	0,82	2,00	25,56	86,47	0,34	0,59
MBA_O	-0,37	33,73	0,02	10,00	0,15	14,40	1,89	23,76	85,47	3,04	0,80
MBA_O	-0,63	33,58	0,02	10,00	0,36	63,00	1,79	23,06	84,37	11,72	0,79
EAF_O	-0,25	34,07	0,01	n/d	0,03	0,42	1,95	26,80	86,57	0,13	0,26
EAF_O	-0,26	33,90	0,01	n/d	0,09	5,22	1,89	25,02	86,37	1,24	0,58
EAF_O	-0,55	33,68	0,02	n/d	0,39	22,50	1,74	23,72	84,27	2,95	0,60
Sill 1.5_O	-0,24	34,13	0,01	4,00	0,03	0,81	2,35	26,89	89,47	0,04	0,84
Sill 1.5_O	-0,38	33,90	0,01	4,00	0,07	9,17	1,96	24,40	88,47	0,58	0,25
Sill 1.5_O	-0,89	33,56	0,02	4,00	0,34	42,70	1,81	22,76	87,27	3,83	0,27
MBB_O	-0,08	34,18	0,01	12,00	0,04	0,81	2,13	28,55	87,57	0,12	0,32
MBB_O	-0,31	33,94	0,01	12,00	0,05	12,20	2,08	26,29	85,87	0,72	0,43
MBB_O	-0,67	33,68	0,02	12,00	0,31	49,40	1,88	23,47	83,17	7,17	0,48
Gerlache_O	-0,22	34,19	0,01	n/d	0,08	0,52	2,20	29,21	89,60	0,38	0,80
Gerlache_O	-0,15	33,89	0,02	n/d	0,16	6,92	2,08	27,36	89,90	2,58	0,58
Gerlache_O	-0,16	33,88	0,02	n/d	0,13	20,70	2,05	27,33	88,90	2,73	0,84
Sill 3_O	-0,40	33,89	0,02	16,00	0,10	2,90	2,12	27,25	85,40	0,67	0,29
Sill 3_O	-0,64	33,79	0,02	16,00	0,27	37,60	2,02	25,57	85,30	4,36	0,57
Sill 3_O	-0,68	33,78	0,02	16,00	0,34	158,00	1,97	25,64	83,50	9,04	0,61
IBA_O	-0,34	34,11	0,01	11,00	0,04	1,26	2,21	28,58	90,50	0,21	0,36
IBA_O	-0,97	33,80	0,02	11,00	0,30	18,80	2,05	25,81	87,90	3,88	0,30

IBA_O	-1,17	33,75	0,02	11,00	0,32	105,00	2,04	25,60	88,20	5,04	0,59
IBB_O	-0,49	33,97	0,01	14,00	0,14	0,66	2,11	27,03	89,60	1,42	0,43
IBB_O	-0,80	33,88	0,02	14,00	0,22	9,73	2,08	26,16	89,10	2,55	0,29
IBB_O	-0,98	33,84	0,02	14,00	0,30	48,60	2,05	25,86	88,80	5,45	0,43
OBB_O	-0,55	33,91	0,01	21,00	0,25	0,58	2,08	27,52	88,90	0,68	0,59
OBB_O	-0,88	33,79	0,02	21,00	0,35	7,12	n/d	n/d	n/d	1,97	1,52
OBB_O	-0,91	33,77	0,02	21,00	0,36	32,40	2,02	26,74	89,10	4,05	1,03
Sill 1_O	-0,37	34,14	0,01	25,00	0,05	1,08	2,25	29,05	90,80	n/d	0,36
Sill 1_O	-1,16	33,88	0,02	25,00	0,22	12,90	2,11	26,94	87,70	n/d	0,33
Sill 1_O	-1,11	33,89	0,02	25,00	0,21	62,70	2,15	26,92	88,00	n/d	0,29
Sill 5.5_O	-0,47	34,11	0,01	34,00	0,08	0,91	2,23	29,35	90,50	n/d	0,31
Sill 5.5_O	-0,72	34,00	0,01	34,00	0,24	11,80	2,10	27,76	89,20	n/d	0,57
Sill 5.5_O	-0,74	33,99	0,01	34,00	0,26	61,10	2,11	27,68	89,10	n/d	0,12

Anexo 3 Estaciones de muestreo de fitoplancton de FjordPhyto durante las temporadas 2016-2017, 2017-2018 y 2018-2019. *A para la primera temporada, B para la segunda y C para la tercera.

ID de muestra*	Fecha de muestreo	Area	Latitud (°S)	Longitud (°O)
1_A	16-nov-16	Isla Cuverville	64°40'4,8"	62°37'48"
2_A	18-nov-16	Caleta Cierva	64°9'18"	60°55'12"
4_A	24-nov-16	Caleta Cierva	64°8'0,24"	60°55'42,3"
6_A	25-nov-16	Bahía Wilhelmina	64°37'13,44"	62°12'7,14"
7_A	8-dic-16	Bahía Wilhelmina	64°39'24,84"	62°8'8,16"
8_A	10-dic-16	Isla Danco	64°42'59,04"	62°35'18,96"
10_A	14-dic-16	Bahía Wilhelmina	64°37'13,44"	62°12'7,14"
12_A	17-dic-16	Isla Cuverville	64°50'34,44"	62°32'13,128"
11_A	17-dic-16	Puerto Neko	64°40'12,12"	62°38'24,72"
13_A	18-dic-16	Isla Danco	64°42'58,788"	62°35'18,852"
14_A	23-dic-16	Caleta Cierva	64°8'12"	60°56'48"
16_A	26-dic-16	Isla Cuverville	64°40'0,12"	62°38'36"
17_A	26-dic-16	Puerto Neko	64°50'21,6"	62°32'19,8"
18_A	27-dic-16	Bahía Paraíso	64°53'15"	62°51'50,58"
20_A	2-ene-17	Caleta Cierva	64°7'18"	60°57'24"
21_A	4-ene-17	Bahía Wilhelmina	64°40'24"	62°06'30"
22_A	6-ene-17	Isla Cuverville	64°40'18,3"	62°38'6,3"
24_A	8-ene-17	Isla Danco	64°53'18,3"	62°52'3,66"
23_A	8-ene-17	Bahía Paraíso	64°43'47,4"	62°36'31,2"
25_A	12-ene-17	Puerto Neko	64°50'34,2"	62°32'16,2"
27_A	20-ene-17	Puerto Neko	64°42'58"	62°15'26"
26_A	20-ene-17	Bahía Wilhelmina	64°50'31"	62°32'13"
28_A	3-feb-17	Isla Cuverville	64°40'23,34"	62°37'39,54"
29_A	3-feb-17	Puerto Neko	64°50'6"	62°32'3,06"
30_A	5-feb-17	Bahía Paraíso	64°53'1,2"	62°53'34,8"

31_A	9-feb-17	Puerto Neko	64°50'33"	62°32'04"
32_A	12-feb-17	Puerto Neko	64°50'22,92"	62°32'6,72"
35_A	17-feb-17	Puerto Neko	64°50'30"	62°32'09"
37_A	20-feb-17	Caleta Cierva	64°07'26"	60°56'44"
39_A	27-feb-17	Caleta Cierva	64°07'26"	60°56'44"
40_A	1-mar-17	Puerto Neko	64°50'25,2"	62°32'23,82"
1_B	13-nov-17	Caleta Cierva	64°7,41'	60°56,79'
2_B	14-nov-17	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
3_B	22-nov-17	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
4_B	23-nov-17	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
5_B	25-nov-17	Bahía Wilhelmina	64°30,43'	61°58,48'
6_B	2-dic-17	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
7_B	2-dic-17	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
8_B	13-dic-17	Caleta Cierva	64°7,41'	60°56,79'
9_B	14-dic-17	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
10_B	14-dic-17	Bahía Paraíso	64°53,40'	62°52,44'
11_B	15-dic-17	Bahía Wilhelmina	64°39,41'	62°08,14'
12_B	18-dic-17	Caleta Cierva	64°7,41'	60°56,79'
13_B	19-dic-17	Isla Danco	64°45,03'	62°36,19'
14_B	20-dic-17	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
15_B	28-dic-17	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
16_B	2-ene-18	Caleta Cierva	64°7,41'	60°56,79'
17_B	4-ene-18	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
19_B	5-ene-18	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
18_B	5-ene-18	Bahía Paraíso	64°54,66'	62°51,94'
20_B	7-ene-18	Bahía Wilhelmina	64°39,41'	62°08,14'
21_B	9-ene-18	Bahía Wilhelmina	64°32,53'	61°59,44'
22_B	10-ene-18	Caleta Cierva	64°7,41'	60°56,79'
23_B	11-ene-18	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'

24_B	11-ene-18	Bahía Paraíso	64°53,40'	62°52,44'
25_B	18-ene-18	Bahía Wilhelmina	64°32,53	61°59,44
26_B	19-ene-18	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
27_B	19-ene-18	Bahía Wilhelmina	64°39,41'	62°08,14'
28_B	20-ene-18	Isla Danco	64°45,03'	62°36,19'
29_B	20-ene-18	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
30_B	21-ene-18	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
31_B	22-ene-18	Caleta Cierva	64°7,41'	60°56,79'
32_B	3-feb-18	Caleta Cierva	64°7,41'	60°56,79'
33_B	3-feb-18	Isla Danco	64°45,03'	62°36,19'
34_B	5-feb-18	Bahía Paraíso	64°53,40'	62°52,44'
35_B	6-feb-18	Isla Danco	64°45,03'	62°36,19'
36_B	12-feb-18	Isla Danco	64°45,03'	62°36,19'
37_B	12-feb-18	Bahía Paraíso	64°53,40'	62°52,44'
38_B	15-feb-18	Bahía Wilhelmina	64°32,53	61°59,44
39_B	16-feb-18	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
40_B	16-feb-18	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
41_B	17-feb-18	Bahía Wilhelmina	64°39,41'	62°08,14'
43_B	18-feb-18	Isla Danco	64°45,03'	62°36,19'
42_B	18-feb-18	Bahía Paraíso	64°54,66'	62°51,94'
44_B	20-feb-18	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
45_B	3-mar-18	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
46_B	3-mar-18	Bahía Paraíso	64°53,40'	62°52,44'
47_B	10-mar-18	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
48_B	10-mar-18	Bahía Paraíso	64°53,40'	62°52,44'
49_B	11-mar-18	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
50_B	17-mar-18	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
51_B	17-mar-18	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
1_C	12-nov-18	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'

2_C	22-nov-18	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
3_C	28-nov-18	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
4_C	5-dic-18	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
5_C	8-dic-18	Caleta Cierva	64°7,41'	60°56,79'
6_C	9-dic-18	Bahía Paraíso	64°54,66'	62°51,94'
7_C	9-dic-18	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
8_C	10-dic-18	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
9_C	13-dic-18	Isla Danco	64°45,03'	62°36,19'
10_C	14-dic-18	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
11_C	16-dic-18	Isla Danco	64°45,03'	62°36,19'
12_C	16-dic-18	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
13_C	20-dic-18	Bahía Paraíso	64°54,66'	62°51,94'
14_C	24-dic-18	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
15_C	25-dic-18	Bahía Paraíso	64°54,66'	62°51,94'
16_C	25-dic-18	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
17_C	26-dic-18	Bahía Paraíso	64°54,66'	62°51,94'
18_C	28-dic-18	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
19_C	31-dic-18	Bahía Wilhelmina	64°39,41'	62°08,14'
20_C	6-ene-19	Bahía Wilhelmina	64°30,43'	61°58,48'
21_C	9-ene-19	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
22_C	11-ene-19	Bahía Wilhelmina	64°30,43'	61°58,48'
23_C	12-ene-19	Bahía Wilhelmina	64°30,43'	61°58,48'
24_C	15-ene-19	Caleta Cierva	64°07,396'	60°56,703'
25_C	18-ene-19	Bahía Wilhelmina	64°39,41'	62°08,14'
26_C	19-ene-19	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
27_C	19-ene-19	Isla Danco	64°45,03'	62°36,19'
28_C	21-ene-19	Bahía Wilhelmina	64°39,41'	62°08,14'
29_C	21-ene-19	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'

30_C	26-ene-19	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
31_C	26-ene-19	Isla Danco	64°45,03'	62°36,19'
32_C	27-ene-19	Bahía Paraíso	64°54,66'	62°51,94'
33_C	27-ene-19	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
34_C	28-ene-19	Bahía Wilhelmina	64°30,43'	61°58,48'
35_C	1-feb-19	Bahía Wilhelmina	64°30,43'	61°58,48'
36_C	2-feb-19	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
37_C	3-feb-19	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
38_C	3-feb-19	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
39_C	3-feb-19	Caleta Cierva	64°70,41'	60°56,79'
40_C	5-feb-19	Bahía Paraíso	64°54,66'	62°51,94'
41_C	9-feb-19	Caleta Cierva	64°54,665'	62°51,94'
42_C	11-feb-19	Bahía Paraíso	64°54,66'	62°51,94'
43_C	12-feb-19	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
44_C	12-feb-19	Isla Danco	64°45,03'	62°36,19'
45_C	15-feb-19	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
46_C	18-feb-19	Caleta Cierva	64°7,41'	60°56,79'
47_C	19-feb-19	Isla Danco	64°45,03'	62°36,19'
48_C	20-feb-19	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
49_C	20-feb-19	Caleta Cierva	64°7,41'	60°56,79'
50_C	21-feb-19	Bahía Wilhelmina	64°39,41'	62°08,14'
51_C	21-feb-19	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
52_C	24-feb-19	Bahía Paraíso	64°54,66'	62°51,94'
53_C	25-feb-19	Bahía Wilhelmina	64°30,43'	61°58,48'
54_C	26-feb-19	Isla Danco	64°45,03'	62°36,19'
55_C	27-feb-19	Caleta Cierva	64°7,41'	60°56,79'
56_C	5-mar-19	Puerto Neko	64°50,584'	62°32,034'
57_C	6-mar-19	Isla Cuverville	64°40,2'	62°38,4'
58_C	8-mar-19	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'

59_C	9-mar-19	Bahía Paraíso	64°54,185'	62°51,825'
60_C	10-mar-19	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'
61_C	19-mar-19	Puerto Neko	64°50,57'	62°32,22'

Anexo 4 Distribución espacial de los ensamblajes fitoplanctónicos en bahía Andvord durante primavera (A) y otoño (B). Ensamble 1, dominado por criptofitas (rosa); ensamblaje 2, dominado por diatomeas microplanctónicas (violeta); ensamblaje 3, dominado por pequeños dinoflagelados (verde).

