

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

“ESTRUCTURA TRÓFICA DEL ECOSISTEMA DE CALETA
POTTER, SHETLAND DEL SUR, ANTÁRTIDA”



por

Biol. María Soledad Tarantelli

Director: Dr. Ricardo Sahade

Cátedra de Ecología Marina

**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

Córdoba, Argentina

2015



COMISIÓN ASESORA

Dra. Graciela Esnal, Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental. FCEyN.
UBA.

Dr. Marcos Tatián, Ecología Marina. Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA),
FCE, F y Nat. UNC.

Dr. Ricardo Sahade, Ecología Marina. Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA),
FCE, F y Nat. UNC.

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

TRIBUNAL

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

A la vida misma...
y a mi mamá, mi ángel guardián.

AGRADECIMIENTOS

-A mi supervisor, Dr. Ricardo Sahade, por acompañarme y apoyarme en este proceso y durante más de diez años. A los profesores, colegas y amigos de la Cátedra de Ecología Marina por su aporte, asesoramiento y sobre todo compañerismo.

-A mis amigos y colegas del AWI y “alrededores”, por acompañarme y apoyarme principalmente cuando los días y hasta meses en Bremerhaven se hacían grises. En especial al Dr. Martin Graeve por su asesoramiento, apoyo y amistad.

-A las instituciones que me dieron su apoyo para llevar a cabo este proyecto: CONICET, AWI, DAAD, MINCyT, NRF.

-A los miembros de la Comisión Asesora y del Tribunal Evaluador, por sus consejos, supervisión y apoyo que facilitaron y mejoraron el desarrollo de esta tesis.

-A todos los miembros y personal de la Escuela de Doctorado, por su eficiente desempeño, gran ayuda y paciencia durante este proceso.

-A mis amigos de viajes, expediciones, a los antárticos, por haber vivido experiencias inolvidables.

-A mis amigos de la vida, simplemente por ser eso: AMIGOS. Por darme fuerzas, cariño, paciencia y apoyo.

-A mi familia, y en especial a mis padres por haberme dado la posibilidad de formarme y ser la persona que soy hoy; y por haberme acompañado y aconsejado en ese camino.

-A Nicolás, por su amor y apoyo, por estar siempre a mi lado, darme fuerzas para nunca bajar los brazos y por creer en mí.

- A los que me sacan una sonrisa todos los días, los que me dan su amor incondicional, los que no estarán a mi lado toda mi vida, pero sí toda la suya... a mis ANIMALES queridos.

-A la vida misma, por haberme dado tanto, tantas experiencias enriquecedoras, tantas personas, culturas y vivencias que forman parte de mi tesoro personal, y principalmente por haber tenido el valor y coraje de “subirme a muchos trenes”, que me permitieron alcanzar destinos increíbles.

- **Trophic structure of Antarctic benthic communities at Potter Cove (King George Island): a fatty acid characterization.** Tarantelli M. S., Sahade R., Graeve M. In prep. (Descripción de los perfiles de AG en los diferentes grupos de organismos y evaluación de la importancia de marcadores tróficos específicos).
- **Stable isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of the Antarctic benthic communities of Potter Cove (King George Island).** Tarantelli M. S. & Sahade R.. In prep. (Descripción de las proporciones Isotópicas de los principales taxones del bentos de Caleta Potter y analizar su relación con los grupos funcionales teóricos determinados *a priori*).
- **Benthic trophic interactions in an Antarctic shallow water ecosystem affected by recent glacier retreat.** Pasotti F., Saravia L. A., De Troch M., Tarantelli M. S., Sahade R., and Vanreusel A. In prep. (Descripción de las interacciones tróficas del ecosistema de Caleta Potter, bajo los efectos del cambio climático).

INDICE DE CONTENIDOS

Comisión Asesora	<i>i</i>
Dedicatoria	<i>ii</i>
Agradecimientos	<i>iii</i>
Publicaciones derivadas de la tesis.....	<i>iv</i>
Índice de Contenidos	<i>v-vi</i>
Índice de Tablas.....	1
Índice de Figuras	3
Abreviaturas.....	5
Resumen	6
Summary	8
CAPÍTULO 1. Introducción.....	10-27
1.1 El Ecosistema Antártico.....	11
1.2 La Antártida y los efectos del Cambio Climático	13
1.3 El caso de Caleta Potter	21
1.4 Abordando el estudio de la Estructura Trófica de Caleta Potter.....	23
1.5 Hipótesis de la Tesis	27
1.6 Objetivos de la Tesis	27
CAPÍTULO 2. Área de muestreo, toma de muestras y clasificación de las mismas en Grupos Funcionales.....	28-34
2.1 Área de Muestreo	29
2.2 Toma de Muestras	32
2.3 Grupos Funcionales.....	33

CAPÍTULO 3. Análisis de Perfiles de Ácidos Grasos	35-53
3.1 Marco teórico	36
3.2 Extracción Lipídica y Análisis	39
3.3 Tratamiento Estadístico	40
3.4 Resultados	41
3.5 Discusión	47
3.5.1 Composición de ácidos grasos de las Fuentes de Carbono	47
3.5.2 Composición de ácidos grasos de los Consumidores.....	48
CAPÍTULO 4. Análisis de Isótopos Estables ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$)	54-74
4.1 Marco teórico	55
4.2 Análisis de las Proporciones Isotópicas	56
4.3 Tratamiento Estadístico	57
4.4 Resultados	59
4.4.1 Proporciones de Isótopos estables $\delta^{15}\text{N}$ y Niveles Tróficos (NT) derivados	59
4.4.2 Proporciones de Isótopos estables $\delta^{13}\text{C}$	66
4.5 Discusión	70
4.5.1 Proporciones isotópicas de las fuentes de Carbono	70
4.5.2 Proporciones isotópicas de los Consumidores	71
4.5.3 Sobre las metodologías para el cálculo del Nivel Trófico (NT)	73
CAPÍTULO 5. Combinando ambas técnicas - Una aproximación bi-dimensional.....	75-79
Conclusión General	80
Referencias Bibliográficas	84
Anexo	106

CAPÍTULO 2

Tabla 2.1: Lista de las especies/taxones analizados de la red trófica bentónica de Caleta Potter (Isla 25 de Mayo), hábitos alimenticios, principales ítems de su alimentación y abreviaturas correspondientes. La información fue compilada de diferentes autores. (Nd: no hay datos)..... 33-34

CAPÍTULO 3

Tabla 3.1. Índices marcadores de ácidos grasos utilizados en este trabajo, con sus respectivas referencias bibliográficas 38

Tabla 3.2. Composición de ácidos grasos (masa promedio (%) \pm DE) de las principales taxones de la comunidad bentónica de Caleta Potter, Isla 25 de Mayo. Se especifica el número de réplicas analizadas por especie (n). Para el SPM se usó la media del perfil de profundidades. **Anexo**..... 106-108

Tabla 3.3. Resumen de las medias de la composición de ácidos grasos (% \pm DE) para grupos de ácidos grasos de cada grupo funcional 41

Tabla 3.4. Porcentajes (masa promedio (%) \pm DE) de los diferentes grupos de ácidos grasos de las muestras analizadas. Se destacan en color los grupos de ácidos grasos de mayor concentración. **Anexo**..... 109

Tabla 3.5. Resumen de las medias de la composición de biomarcadores específicos de ácidos grasos (% \pm DE) para cada grupo funcional..... 42

Tabla 3.6. Análisis de similitudes ANOSIM entre grupos funcionales (en gris $p < 0,05$). 46

Tabla 3.7. Porcentajes de similitud intra-grupo y variables determinantes de los mismos (SIMPER). La contribución de cada ácido graso se señala en distintos tonos..... 46

Tabla 3.8. Porcentajes de similitud entre-grupos funcionales y variables determinantes de los mismos (SIMPER). La contribución de cada ácido graso se señala en distintos tonos. **Anexo** 110-111

CAPÍTULO 4

Tabla 4.1. Valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (\pm DE) de las muestras colectadas de la comunidad bentónica de Caleta Potter. n: número de réplicas analizadas	59-60
Tabla 4.2. Prueba de Kruskal-Wallis de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre grupos funcionales (A) y prueba <i>a posteriori</i> de comparación entre medias de rangos de dichos grupos (B).....	61
Tabla 4.3. Valores de Nivel Trófico (NT) calculados para cada especie con las diferentes metodologías. En distinto tono se indican los NT del 1 al 4	62-63
Tabla 4.4. Valores de Nivel Trófico (NT) (media \pm DE) de cada grupo funcional, calculados con las distintas metodologías	65
Tabla 4.5. Coeficientes de correlación de Pearson y (valores “p”) de las correlaciones realizadas entre $\delta^{15}\text{N}$ y los valores de NT obtenidos con las distintas metodologías. Se observan las variables con correlación positiva significativa (*).....	66
Tabla 4.6. Prueba de Kruskal-Wallis de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre grupos funcionales (A) y prueba <i>a posteriori</i> de comparación entre medias de rangos de dichos grupos (B).....	68

CAPITULO 5

Tabla 5.1. Coeficientes de correlación de Pearson y (valores “p”) de las correlaciones realizadas entre $\delta^{15}\text{N}$ y marcadores específicos de ácidos grasos con todos los grupos funcionales (A) y sólo con los grupos de consumidores (B). Se observan las variables con correlación significativa, positiva (*) y negativa (#).....	76
--	----

CAPITULO 1

- Fig. 1.1.** El Océano Austral y la Corriente Circumpolar Antártica 15
- Fig. 1.2.** Avance y retroceso glaciar en la Isla 25 de Mayo (King George) y en particular del Glaciar Fourcade, en Caleta Potter; en el período comprendido entre 1956-2008 (fuente: Rückamp et al. 2011) 16
- Fig. 1.3.** La dinámica de la omnivoría. Fuente: Polis y Strong (2012) 19

CAPITULO 2

- Fig. 2.1.** Mapa de Caleta Potter. E1: área de muestreo 30

CAPITULO 3

- Fig. 3.1.** Análisis de Clasificación Jerárquica de la composición de ácidos grasos (%) de las muestras analizadas. Ref. en Tabla 2.1 44
- Fig. 3.2.** Análisis de Componentes Principales (PCA) del perfil de ácidos grasos de todas las muestras analizadas. Se observan las muestras delimitadas por grupo funcional **A**) y las variables correspondientes, indicándose los principales marcadores tróficos **B**)..... 45

CAPITULO 4

- Fig. 4.1.** Posición trófica relativa de cada especie/muestra analizada de Caleta Potter basada en $\delta^{15}\text{N}$ (ref. Tabla 4.1) 64
- Fig. 4.2.** Valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las muestras analizadas de Caleta Potter (ref. Tabla 4.1) 67
- Fig. 4.3.** Representación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras analizadas de Caleta Potter. Las flechas indican transferencias tróficas hipotéticas basadas en el fraccionamiento de C y N para cada nivel trófico (adaptado de Gillies et al. 2012)..... 69

CAPITULO 5

Fig. 5.1 (A-C). Gráficos de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (medias por especie) vs. marcadores específicos de ácidos grasos (% del total de ácidos grasos) de todos los grupos funcionales, que resultaron significativos en el análisis de correlación 78

Fig. 5.2 (A-B): Gráficos de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (medias por especie) vs. marcadores específicos de ácidos grasos (% del total de ácidos grasos) de los grupos funcionales de consumidores, que resultaron significativos en el análisis de correlación 79

ABREVIATURAS

AG: ácidos grasos

AGE: ácidos grasos esenciales

AGMI o Monoenes: ácidos grasos mono-insaturados

AGPI: ácidos grasos poli-insaturados

AGS: ácidos grasos saturados

DE: desvío estandar

DHA: ácido Docosahexaenoico

Dienes: ácidos grasos di-insaturados

ENSO: El Niño Southern Oscillation

EPA: ácido Eicosapentaenoico

FAME: ésteres metílicos de ácidos grasos

MOP: materia/material orgánico particulado

MPS: material particulado en suspensión

NT: nivel trófico

SAM: Southern Annular Mode

Los efectos del cambio climático ya son visibles en la Península Antártica (como la disminución en la formación del hielo marino en invierno, una mayor deposición de material inorgánico en ecosistemas marinos costeros debido al derretimiento glaciar, entre otros); y en particular en Caleta Potter, un pequeño ecosistema costero que alberga una gran diversidad de especies bentónicas a pesar de su baja y estacional productividad primaria, se han observado cambios en su estructura en un corto período de tiempo, posiblemente a causa de los efectos de la retracción del Glaciar Fourcade que rodea dicha caleta. Estos acontecimientos repercuten sobre la producción biológica de las redes tróficas de estos ecosistemas antárticos, pero efectos a mayores niveles tróficos aún se desconocen. En este contexto, surge la necesidad de llevar a cabo más estudios que mejoren nuestro conocimiento básico de dichos ecosistemas, para poder evaluar los efectos biológicos potenciales del cambio climático. Con el objeto de brindar nueva y valiosa información sobre la estructura trófica de las comunidades bentónicas que habitan Caleta Potter, Isla King George (25 de Mayo), se utilizaron técnicas de análisis de perfiles de ácidos grasos (composición de ácidos grasos) y de isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$). Ambas técnicas brindan información sobre el tipo y calidad del recurso asimilado por un organismo, como así también son indicadores de la fuente original de C en la base de la cadena y nivel trófico de la población, respectivamente. Un total de 354 muestras de agua, sedimento y de los principales taxones de organismos bentónicos y macroalgas, fueron colectadas entre 5-30m de profundidad, en las campañas antárticas de verano (CAV) 2007-2008 y 2008-2009. Las diferentes especies fueron clasificadas en grupos funcionales de acuerdo a sus hábitos alimenticios basados en literatura. En líneas generales, la separación de las muestras en los grupos funcionales basada en sus composiciones de ácidos grasos fue consistente con la clasificación teórica previa realizada. Los ácidos grasos poli-insaturados (AGPI) dominaron en todos los grupos funcionales, con excepción del MPS y el oportunista/generalista *Ophionotus victoriae*, en donde los ácidos grasos saturados (AGS) y mono-insaturados (AGMI) fueron los más abundantes respectivamente. Los AGMI también presentaron altas concentraciones en el grupo de los carnívoros/ carroñeros. Se encontraron además diferencias significativas de ácidos grasos di-insaturados (Dienes) entre todos los

grupos, siendo el 18:2(n-6), el más abundante. Los ácidos grasos de cadena impar y ramificada (de origen bacterial), estuvieron presentes en todos los grupos funcionales y especies analizadas, pero con valores significativamente mayores en el MPS. Biomarcadores e índices específicos de ácidos grasos para consumidores, mostraron diferencias en todos los grupos, excepto por AGPI/AGS y los AG bacteriales. El análisis SIMPER de grupos funcionales identificó al 20:5(n-3), 16:0 y 22:6(n-3), como los principales AG responsables de la similitud entre los grupos de consumidores. Estos tres AG son típicos en los organismos marinos y constituyen importantes componentes de membrana. Por otra parte, los valores isotópicos obtenidos de las muestras permitieron la identificación de distintas fuentes de carbono en la base de la cadena trófica para las comunidades bentónicas de Caleta Potter, como así también la separación de los consumidores en grupos acordes a sus hábitos alimenticios y posición trófica que ocupan en la red. Los valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ variaron entre -27,33‰ (salpas) y -11,61‰ (*Ascoseira mirabilis*) y los de $\delta^{15}\text{N}$, entre 1,4‰ (anfípodos) y 12,8‰ (*Notothenia coriiceps*). Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ fueron utilizados para el cálculo de los distintos niveles tróficos (NT) basados en diferentes técnicas, cuyos valores se encontraron entre 1,4 y 4,9. De esta manera, se estableció en este trabajo un modelo de red trófica para el ecosistema marino antártico de Caleta Potter, basado en 4 niveles tróficos. A pesar de las diferencias observadas con ambas técnicas entre los grupos funcionales, resultó difícil identificar hábitos alimenticios discretos entre los grupos de consumidores, presentando la red una organización más similar a un “continuo trófico” y sugiriendo un alto grado de omnivoría en muchas de estas especies, con una dieta que incluye un amplio espectro de ítems. Este comportamiento alimenticio fue principalmente observado entre los organismos filtradores y suspensívoros, los cuales representan uno de los mayores links tróficos dentro de la red, acoplando los sistemas pelágico y bentónico. Por último, se sugiere que dicha plasticidad trófica podría representar una ventaja para estos organismos, atenuando los efectos de condiciones tan fluctuantes y desfavorables como la estacionalidad del alimento y la alta tasa de sedimentación que presentan estos ecosistemas marinos.

The effects of the climate change are already visible in the Antarctic Peninsula (like a decrease in the winter sea ice formation, a higher inorganic input in the costal marine ecosystems due to the glacier retreat, among others). In particular, in Potter Cove, a small costal marine ecosystem which hosts a high diversity of benthic species despite of the low and seasonal local primary production, unexpected changes have been observed in the community structure in a short period of time, probably due to the effects of the Fourcade Glacier retreat. This may have considerable repercussions on the biological production of the Antarctic trophic webs, but effects on higher trophic levels are still unknown, making necessary more studies that improve our basic understanding of these marine ecosystems, in order to evaluate the biological effects of potential global changes. With the aim of bringing new and valuable information on the trophic structure of benthic communities inhabiting Potter Cove, King George (25 de Mayo) Island, fatty acid trophic markers and stable isotope analyses ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) were used. Both techniques bring information about the type and quality of the resources assimilated by an organism, and also the origin of the main C sources at the base of the food web and the population trophic level, respectively. A total of 354 samples of water, sediment and main taxa of the benthic organisms and macroalgae, were collected between 5-30m of depth, during the Summer Antarctic Campaigns (SAC) 2007-2008 and 2008-2009. The different species were classified in functional groups according to their feeding habits based on literature. In general, the separation of the samples in different functional groups according to their fatty acid composition was consistent with the *a priori* classification based on bibliography. Polyunsaturated fatty acids (PUFA) were the dominant in all functional groups, except for the SPM and the opportunist-generalist *Ophionotus victoriae*, which presented higher concentration of saturated fatty acids (SFA) and monounsaturated fatty acids (MUFA) respectively. MUFA also showed high concentrations in the carnivorous/scavengers group. Di-unsaturated fatty acids (Dienes) also showed significant differences among all functional groups, and 18:2(n-6) was the most abundant. Odd-number and branched-chain fatty acids were present in all groups and species analyzed, but showed significant higher values in SPM. Specific fatty acids biomarkers and indexes for consumers, showed

differences in all groups, except for PUFA/SFA and odd and branched fatty acids. SIMPER analysis of functional groups defined *a priori*, identified the 20:5(n-3), 16:0 y 22:6(n-3), as the main fatty acids responsible for the similarity within the consumers' groups. These three fatty acids are typical of marine organisms, and important membrane components. Furthermore, the isotopic values of the samples analyzed allowed the identification of the different carbon sources at the base of the food web for the benthic communities of Potter Cove, as well as the separation of consumer groups according to their feeding habits and web trophic position. Mean $\delta^{13}\text{C}$ values ranged from -27.33‰ (salps) to -11.61‰ (*Ascoseira mirabilis*), and mean $\delta^{15}\text{N}$ values ranged from 1.4‰ (amphipods) to 12.8‰ (*Notothenia coriiceps*). The $\delta^{15}\text{N}$ was used in the assignment of individual trophic levels (TL) based on different techniques. TL values calculated for each taxa, range from 1.4-4.9. Based on isotopic data of the main benthic species, we have established a food web model for the Antarctic marine ecosystem of Potter Cove, consisting of 4 trophic levels. Despite of the differences between functional groups observed with both techniques, among the consumers it was difficult to identify discrete feeding habits, presenting a web more similar to a “trophic continuum” and suggesting that many species exhibit a high degree of omnivory, feeding on a wide spectrum of prey items. This feeding behavior was mainly observed in the filter and suspension-feeder groups, which represent one of the mayor trophic links in this web, coupling the pelagic and benthic system. We also suggest that this trophic plasticity may represent an advantage for this organisms that might attenuate the effects of such fluctuating and unfavorable conditions (like the seasonal input of food and a high sedimentation rate) which characterize these marine ecosystems.

Capítulo 1



Introducción



Introducción

1.1 El ecosistema Antártico

La Antártida es el continente más meridional del planeta, cuya superficie se encuentra cubierta casi en su totalidad por una gigantesca capa de hielo, con unos 1,6 km de espesor y que alberga alrededor del 80% del agua dulce de todo el planeta. Sin embargo constituye el desierto frío más grande que existe y presenta el clima más extremo que cualquier otro continente, con las más bajas temperaturas y régimen de lluvias (Bargagli 2005). A finales del Jurásico, la Antártida se encontraba todavía unida a Sudamérica, África, India y Australia, formando parte de un gran continente llamado Gondwana (Clarke 1990), el cual presentaba un clima tropical y sub-tropical, cubierto de un denso bosque y habitado por fauna marsupial. Ya hacia fines del Cretácico, Gondwana comienza a fragmentarse y los continentes comienzan a migrar. La separación del cordón de Tasmania y la apertura del Pasaje de Drake (hace aprox. unos 34 millones de años), llevó al establecimiento de la Corriente Circumpolar Antártica, aislando al Océano Austral e iniciando procesos de enfriamiento (Aronson y Blake 2001; Gili et al. 2006; Rogers 2009), lo cual favoreció la aparición de un clima de tundra sobre el continente Antártico. Una gran capa de hielo cubrió el continente y la temperatura media del agua disminuyó aproximadamente unos 15°C a comienzos del Terciario. Como consecuencia de esto, se produjeron cambios dramáticos en la biodiversidad de los ecosistemas marinos Antárticos, como la pérdida de los principales predadores “top” (ej. tiburones) y una reducción en la diversidad de grupos de bivalvos, gastrópodos y moluscos de conchas o valvas calcáreas (Thatje et al. 2005). Esta pérdida o reducción de la diversidad de muchos grupos taxonómicos resultó en la radiación evolutiva y endemismo de otros grupos (como por ej. picnogónidos, isópodos, gastrópodos predadores, peces nototenoideos), impulsado probablemente por los avances y retrocesos periódicos de la capa de hielo Antártico (Clarke et al. 2004; Kidawa y Janecki

2011). La extinción de predadores durófagos (organismos con mayor capacidad de trituración, perforadores de valvas), tales como cangrejos y peces teleósteos, disminuyó la presión de predación, permitiendo el florecimiento de poblaciones densas de crinoideos y ofiuroides en bajas profundidades (Aronson y Blake 2001). Actualmente la Región Antártica es, desde el punto de vista faunístico, el área más distintiva de todo el océano del mundo (O'Loughlin et al. 2011). Como consecuencia del largo período de aislamiento, oscilación glacial y enfriamiento, la fauna moderna que habita los fondos de la plataforma antártica consiste mayormente de especies endémicas con un bajo metabolismo y productividad, adaptadas a las bajas temperaturas y a la estacionalidad de la producción primaria, constituyendo comunidades bentónicas muy particulares y que difieren de las que viven fuera del Océano Austral (Kidawa y Janecki 2011). A pesar de la alta disponibilidad de luz en el verano austral y al afloramiento de macronutrientes (principalmente N y P), la productividad del Océano Austral se encuentra limitada por la baja disponibilidad de micronutrientes como Fe, generando como consecuencia una baja productividad primaria total en el sistema antártico. Otras posibles causas son: la formación de una capa de mezcla muy profunda ocasionada por los fuertes vientos, que impiden una estratificación y estabilidad adecuada de la columna de agua para el desarrollo de las algas, y un pastoreo excesivo que impediría la proliferación explosiva de algas como se observa en algunas zonas. Debido a esta limitada disponibilidad de alimento, se ha observado en algunas especies (como el bivalvo *Lissarca miliaris* o el erizo de mar *Sterechinus neumayeri*, entre otras) un crecimiento marcadamente estacional, llegando algunas incluso a interrumpir su alimentación durante el período invernal (Barnes y Clarke 1994; Brockington y Peck 2001; Fraser et al. 2002). Al no usarse los macronutrientes en aguas antárticas, migran hacia el norte a través del Frente Polar enriqueciendo otros mares, en especial el Pacífico Sur frente a las costas de Chile y Perú y en las áreas de afloramiento de las costas de Namibia (Tréguer 1994; Arntz 1998).

A pesar de este panorama de baja producción total antártica, hay puntos de alta productividad primaria especialmente en zonas costeras y adyacentes al hielo (Dayton et al. 1994, Clarke 1996a). Estas áreas exhiben típicamente un fuerte acoplamiento bentónico-pelágico y por lo tanto mantienen una diversa y abundante comunidad de invertebrados bentónicos suspensívoros (Dayton y Oliver 1977; Clarke 1996b; Cattaneo-Vietti et al. 1999). La dominancia de grupos epifaunales sésiles caracteriza a las comunidades bentónicas antárticas, principalmente esponjas, poliquetos, moluscos, equinodermos, crustáceos y ascidias (Dayton et al. 1974; Starmans 1997; Sahade et al.

1998). En particular, las comunidades antárticas de fondos blandos están dominadas principalmente por organismos epifaunales filtradores y suspensívoros (anémonas, bivalvos, ascidias, briozoos); en cambio en otras áreas como el Ártico, predominan los organismos infaunales depositívoros y omnívoros (predadores/ carroñeros), siendo más abundantes los filtradores y suspensívoros en fondos duros (Ambrose y Renaud 1995; Cochrane et al. 2009). En general, la riqueza en términos de diversidad y biomasa del bentos antártico es comparable a regiones templadas o tropicales y considerablemente más alta que la del Ártico, debido probablemente a que éste último es un sistema mucho más joven (Clarke 1996b), presenta un área más pequeña que la Antártida y una menor heterogeneidad estructural determinada por los organismos que lo habitan. Además, el Océano Austral posee el porcentaje de endemismos más alto que se conoce; lo que quizás se deba a su historia evolutiva, ya que la Antártida se encuentra aislada desde hace más de 20 millones de años y el Frente Polar constituye una efectiva barrera para la migración de las larvas planctónicas de los organismos bentónicos. Las profundidades abisales que circundan el continente podrían ser también una barrera para la dispersión de la fauna antártica (Brey et al. 1994). Sin embargo, estos organismos presentan rangos de profundidad significativamente más amplios que la fauna de zonas templadas o tropicales (Brey et al. 1996). Estos factores determinan que los gradientes latitudinales de diversidad sean mucho más marcados en el hemisferio norte que en el sur (Brey et al. 1994; Gray 2001).

Todas estas características que presentan los invertebrados bentónicos antárticos, son el efecto de la adaptación a condiciones ambientales extremas, como así también a la historia evolutiva única del ecosistema del Océano Austral.

1.2 La Antártida y los efectos del Cambio Climático

“Se espera que el cambio climático en las regiones polares sea mayor y más rápido que en cualquier otra región del planeta, especialmente en el Ártico, la Península Antártica y el Océano Austral, lo que a su vez producirá grandes impactos físicos, ecológicos, sociológicos y económicos” (IPCC 2007, Climate Change: Impacts, Adaptation and Vulnerability).

La mayor corriente oceánica de la tierra, la Corriente Circumpolar Antártica (Fig.1.1) ha sufrido un calentamiento más rápido que todo el océano global. El Océano Austral,

mediante la incorporación de calor, agua dulce, O₂ y CO₂ atmosférico, regula el sistema climático y lo transmite al resto de los océanos (Tréguer 1994; Marshall y Speer 2012). Su gran extensión de agua (20% de la superficie de todo el Océano) a muy bajas temperaturas, le proporciona una alta capacidad de absorber gases atmosféricos. Esta particularidad lo convierte en un posible atenuante del “Efecto Invernadero”, al contribuir significativamente en el control del exceso del CO₂ atmosférico, convirtiéndose en uno de los mayores repositorios potenciales de este gas.

Una gran parte del intercambio de CO₂ entre la atmósfera y el Océano Austral es regulado por procesos biogeoquímicos (la llamada bomba biológica). Tres procesos principales gobiernan este intercambio, como así también la circulación de nutrientes:

1) El afloramiento de Aguas Profundas Circumpolares en la Divergencia Antártica: fuentes de CO₂ y nutrientes; 2) la exportación de Aguas Antárticas del fondo formadas a lo largo de la plataforma continental por incorporación de aguas densas y salinas de la Plataforma Occidental, y exportación de Aguas Intermedias Antárticas en el Frente Polar: el flujo de Aguas Antárticas Superficiales con dirección norte, se sumerge por debajo de las Aguas Sub-Antárticas. Ambos procesos involucran aguas frías (sumideros potenciales de CO₂ y transportadores de nutrientes); 3) la incorporación (producción primaria) y respiración (reciclado) de CO₂ disuelto vía bomba biológica, resulta en un reservorio neto de carbono inorgánico depositado en el sedimento (Tréguer 1994).

Sin embargo, como consecuencia de los efectos del cambio climático, el CO₂ en el océano incrementó su concentración más rápido que en la atmósfera, particularmente a latitudes mayores a los 40° S, sugiriendo una menor eficiencia del océano como sumidero de dicho gas. Los fuertes vientos del Oeste producen una mezcla de las aguas superficiales oceánicas con las capas más profundas ricas en CO₂, saturando su reserva de carbono y limitando su capacidad de absorber CO₂ de la atmósfera (Tréguer 1994). Un incremento del contenido de este gas en el océano, aumenta su acidez produciendo como consecuencia una mayor solubilidad del carbonato de calcio, utilizado por los invertebrados antárticos para formar sus corazas y esqueletos (Feely et al. 2004; Wootton et al. 2008).

El Océano Austral hace de conexión con el resto de los océanos transmitiendo todas las señales climáticas, incluyendo las anomalías causadas por eventos de escala global, como el Southern Annular Mode (SAM), la principal fuente de variabilidad de la circulación atmosférica en latitudes medias del hemisferio sur (Thompson y Wallace 2000; Baldwin 2001) o El Niño Southern Oscillation (ENSO). Esto constituye una conexión oceánica a gran escala única en la dinámica climática, que es posible debido a la continuidad de los

océanos de la Tierra a través del Océano Austral (Peterson y White 1998). En las últimas décadas se han producido eventos de El Niño más frecuentes e intensos. Durante alguno de ellos, señales de El Niño se pudieron observar en la Antártida y algunos autores sostienen que el evento de El Niño de 1982-83 (particularmente fuerte), pudo haber incluso afectado los patrones de circulación en el Océano Austral en especial sobre las costas de McMurdo Sound ($77^{\circ} 45' S$, $166^{\circ} 19' O$) produciendo la formación de una capa de hielo de fondo mucho más espesa que en años anteriores y un incremento en la tasa de reclutamiento de la fauna bentónica (Barry y Dayton 1988; Dayton 1989). Esto último fue corroborado con datos obtenidos por Rauschert (1991) en la bahía de Maxwell, también durante el mismo ciclo de El Niño.

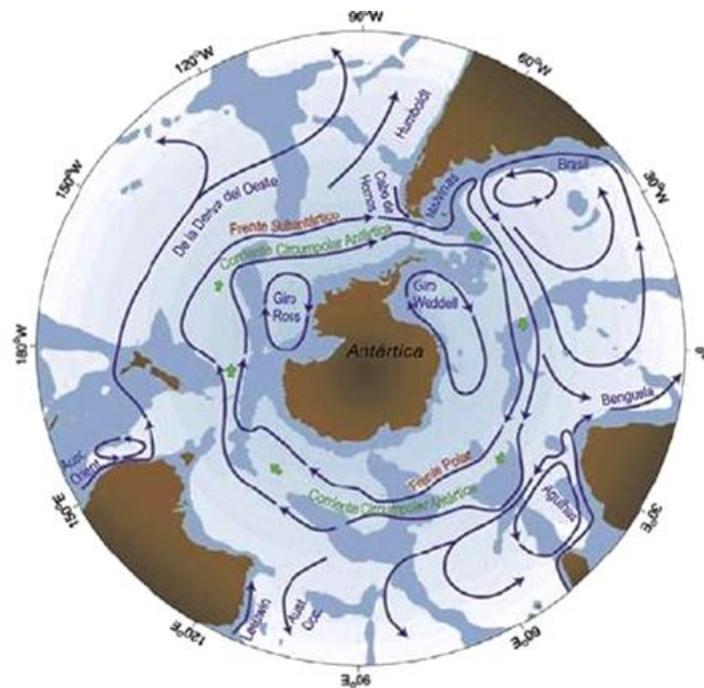


Fig. 1.1. El Océano Austral y la Corriente Circumpolar Antártica.

En el caso de la Península Antártica, en los últimos 50 años, se registró un rápido incremento de la temperatura en $2,5^{\circ} C$, que no tiene precedentes en los anteriores 500 años (Vaughan et al. 2001). Como consecuencia de esto, los sistemas glaciarios mostraron una marcada retracción (Braun y Gossmann 2002; Rau et al. 2004), cuya magnitud (promedio de cambio en metros/año) se incrementa con la latitud (Cook et al. 2005). En la Isla 25 de Mayo (King George), el área de hielo perdida entre el año 2000 y 2008 alcanzó

los 20 km² (alrededor del 1,6% del área total de la isla) y es comparable a las tasas de retracción observadas en años anteriores (Rückamp et al. 2011; Fig. 1.2).

En particular, en Caleta Potter, las diferencias entre el retroceso de la línea del intermareal y las lenguas del glaciar, se pueden observar claramente (Fig. 1.2). Para dar un estimativo, el total de masa de hielo perdida debido al retroceso del Glaciar Fourcade entre el año 2000 y 2008, es de alrededor de 0,615 km³ (Rückamp et al. 2011).

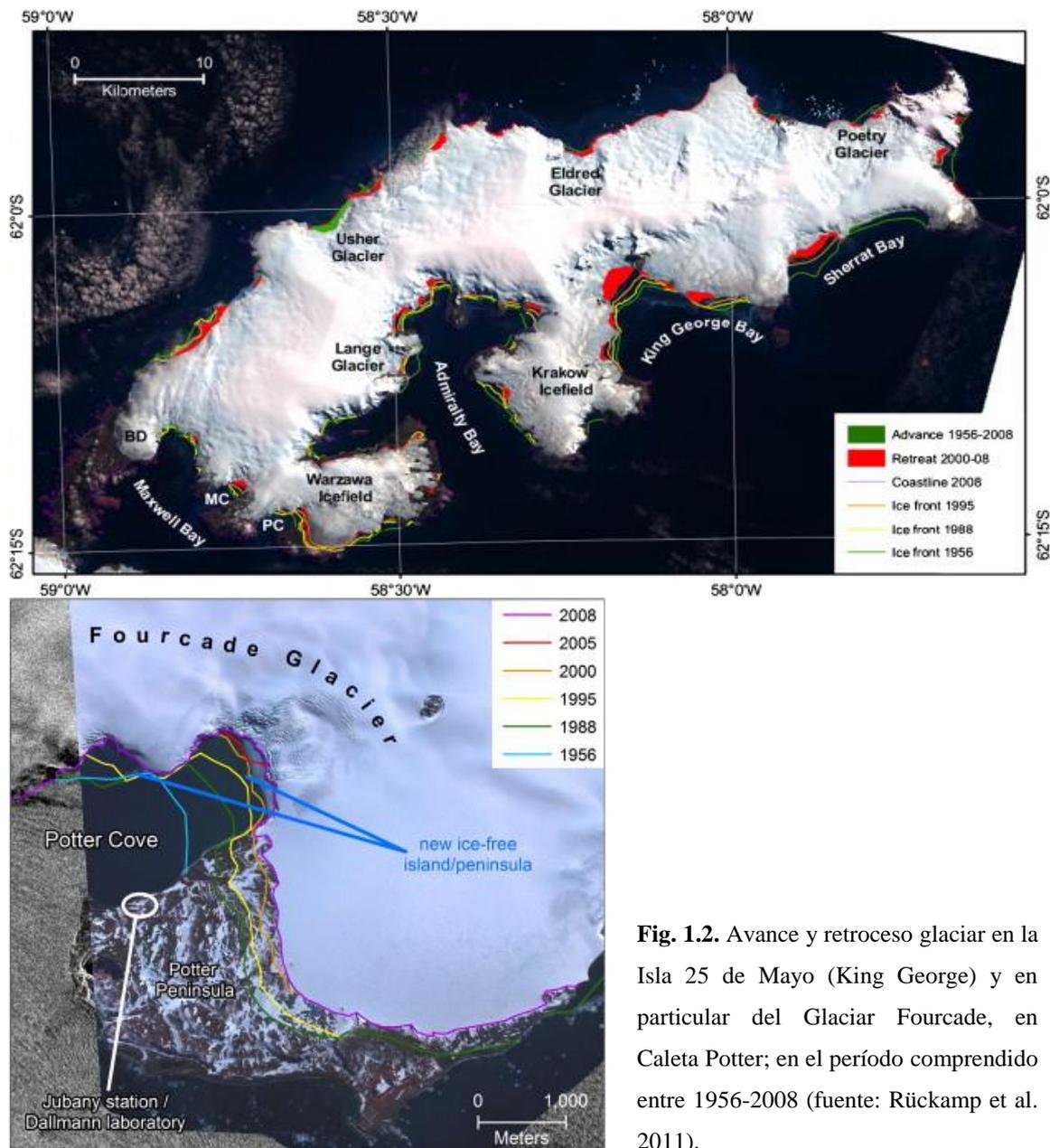


Fig. 1.2. Avance y retroceso glaciar en la Isla 25 de Mayo (King George) y en particular del Glaciar Fourcade, en Caleta Potter; en el período comprendido entre 1956-2008 (fuente: Rückamp et al. 2011).

Los aportes de agua de derretimiento glaciar con material mineral producen modificaciones en los sistemas costeros en lo que respecta a la estructura y circulación de las masas de agua, turbidez, productividad primaria (disminuye la penetración de la luz en

la columna de agua), procesos de sedimentación y características de los sedimentos, salinidad fluctuante, baja concentración de materia orgánica disponible (diluída por la materia inorgánica) y una mayor área y frecuencia, al menos en el corto y mediano plazo, del disturbio ocasionado por el desprendimiento de bloques de hielo, con efectos significativos sobre los ecosistemas pelágico y bentónico (Gutt 2001; Wlodarska-Kowalczyk y Pearson 2004). La remoción local de fauna bentónica producida por los bloques de hielo y la posterior recolonización de esas áreas, produce un patrón de parches sobre el fondo del mar, generando de esta manera una comunidad en mosaico e incrementando la variabilidad total del bentos antártico (Gutt 2000; Teixido et al. 2007). El tiempo de recuperación de estas comunidades luego de dichos disturbios es muy lento y se estima entre 250-500 años (Gutt 2000).

Por otra parte, el incremento del material inorgánico proveniente del aporte de derretimiento glaciar, afecta directamente a los organismos filtradores sésiles requiriendo de mayor energía para la obtención del alimento y la respiración, llegando incluso a obstruir sus órganos filtradores, además de impedir el normal desarrollo y fijación de las larvas (Wlodarska-Kowalczyk et al. 1998; Wlodarska-Kowalczyk y Pearson 2004).

Otro de los principales efectos que se pueden observar como consecuencia del incremento de la temperatura es una disminución en la formación del hielo marino en invierno, con repercusiones considerables en la producción biológica de las redes tróficas antárticas (Matear y Hirst 1999; Smetacek y Nicol 2005). Una reducción en la biomasa de diatomeas o algas del hielo, determina a su vez cambios en los ciclos de dominancia entre krill y salpas, cuyos potenciales efectos a mayores niveles tróficos aún se desconocen (Atkinson et al. 2004; Parmesan 2006). No sólo se ven afectados los organismos directamente asociados al hielo, si no también aquellos que dependen de procesos oceanográficos ligados a la producción del mismo (Smetacek y Nicol 2005).

La pérdida de hielo marino al oeste de la Península Antártica ha causado cambios en el crecimiento de algas, además del reemplazo de especies de mayor tamaño por especies más pequeñas. Los bancos de krill han disminuído significativamente y en algunas áreas también lo han hecho las poblaciones de pingüinos *Pygoscelis adeliae*, debido a la disminución de sus presas (sobre el norte de la Península Antártica) (Parmesan 2006). Hay indicios de que poblaciones de *Pleuragramma antarcticum*, una especie de pez clave de la red trófica cuya reproducción está altamente asociada al hielo marino, han declinado localmente en algunas áreas y fueron reemplazadas por mictófidos (*Myctophidae*), constituyendo un nuevo ítem alimenticio para predadores (Kidawa y Janecki 2011).

La naturaleza y magnitud del aporte de material orgánico en las comunidades bentónicas es uno de los factores más importantes que determinan la estructura de dichas comunidades en Antártida (Norkko et al. 2007) y el hielo marino juega un papel fundamental en este aspecto. Las bajas latitudes en las que se encuentra el continente Antártico, es el factor principal que determina condiciones de temperatura y estacionalidad de luz particulares que influyen en la disponibilidad de alimento para estos ecosistemas. Además, la incorporación de alimento a la red trófica del bentos es pulsada y variable espacialmente debido a la gran estacionalidad del hielo marino que junto a las variaciones de la cubierta de nieve, influye en el régimen de luz que penetra en la columna de agua (Dayton et al. 1986; Clarke 1988). Como resultado de esto, muchos invertebrados bentónicos exhiben un alto grado de omnivoría, dependiendo de múltiples fuentes primarias de alimento incluyendo fitoplancton, algas del hielo marino, producción de diatomeas bentónicas *in situ*, detritos y material orgánico resuspendido, entre otras (Dayton 1990; Arntz et al. 1994; Gili et al. 2001; Norkko et al. 2007). La omnivoría tiene dos efectos esenciales sobre la dinámica de los consumidores, de los recursos, las redes tróficas y las comunidades en general (Fig. 1.3). Por un lado, atenúa los efectos de consumo y productividad a través de todo el espectro trófico, en lugar de enfocarlos en “niveles tróficos” particulares. Aumenta la conectancia de la red (Sprules y Bowerman 1988; Vadas 1990; Polis 1991; Strong 1992), desvía el flujo de energía de compartimentos tróficos adyacentes (Jaeger y Gardner 1988), altera la dinámica predador-presa disminuyendo el control ecosistémico concebido en otras hipótesis como la de Explotación Ecosistémica (Menge y Sutherland 1976, 1987; Vadas 1989; Fairweather 1990; Spiller y Schoener 1990; Polis y Holt 1992; Polis 1994). Principalmente en sistemas de alta riqueza específica, los grupos de especies cuyas dietas incluyen a especies similares no son comunes. Tanto la omnivoría como los cambios en la dieta inducidos por el ambiente, o la heterogeneidad geográfica y temporal de la dieta, todas enmascaran la distinción de niveles tróficos discretos (Winemiller 1990; Polis 1991). Igualmente la idea de que las especies se agrupan en niveles tróficos homogéneos y discretos es algo ficticia (Polis 1991; Hunter y Price 1992) y en trabajos recientes se ha propuesto que las redes tróficas de la mayoría de los ecosistemas son del tipo reticuladas, es decir, con una alta conectancia y un nivel de omnivoría tal que la mayoría de las poblaciones de consumidores están conectados a una variedad de poblaciones de presas o recursos que se encuentran en un rango amplio de conexiones tróficas, incluso provenientes de otros hábitats (Polis y Strong 2012). Por lo que tanto la dinámica del consumidor y el recurso afectan y se ven afectadas por especies en distintas posiciones a lo

largo del espectro trófico en lugar de interactuar sólo con niveles tróficos particulares. Un aspecto muy importante en esta complejidad es la coexistencia de un control “dador” (por parte de los recursos) y uno “receptor” (de los consumidores). Al alimentarse de presas “no convencionales”, las poblaciones de consumidores pueden incrementar su tamaño (o sustentarse durante períodos pobres de alimento), y aunque generalmente no afectan la abundancia de estos recursos, a veces pueden producir la disminución de las presas “convencionales”, ejerciendo por lo tanto un control “top-down” (Dayton 1984; Polis et al. 1989; Polis 1991; Holt y Lawton 1994), provocando muchas veces la ocurrencia de cascadas tróficas (Polis y Strong 2012). De esta forma, la omnivoría también puede afectar la dinámica de una manera análoga a una competencia aparente (Holt 1984).

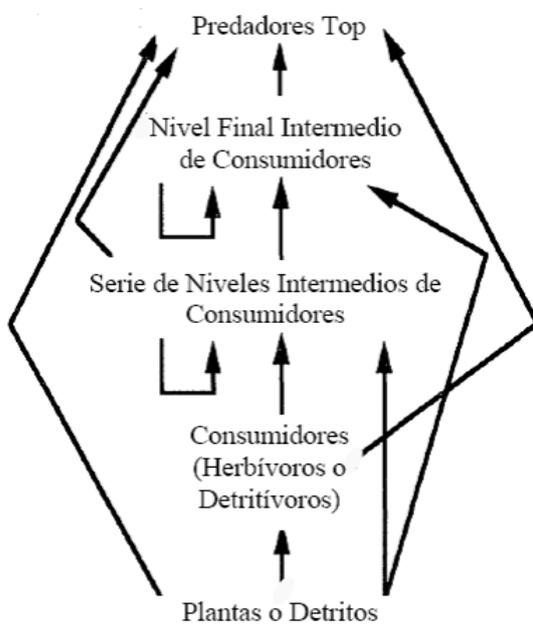


Fig. 1.3. La dinámica de la omnivoría. Las poblaciones de los consumidores pueden verse beneficiadas al alimentarse de recursos de diferentes partes del espectro trófico (fuente: Polis y Strong 2012).

Concordantemente, las redes tróficas antárticas han sido descritas en trabajos previos como sistemas altamente conectados, con altas densidades de enlaces tróficos entre las especies (Brenner et al. 2001; Jacob et al. 2003; Woodward et al. 2010), representando un “continuo trófico” en lugar de presentar niveles tróficos discretos, sugiriendo una alta plasticidad en los hábitos alimenticios de los consumidores (Gillies et al. 2012)

Los enlaces tróficos entre las especies difieren en cuanto a su intensidad y la mayoría de las comunidades bentónicas y acuáticas parecen presentar una alta variabilidad en esta medida. La presencia de enlaces más intensos entre especies, explican los cambios en cascada que caracterizan algunos ecosistemas alterados, dichos cambios pueden involucrar hasta unos cuatro niveles tróficos diferentes (Paine 1980). La estructura trófica y la

intensidad de los enlaces tróficos entre los grupos funcionales, determinan la capacidad de una comunidad de responder y recuperarse ante disturbios del medio (Christianou y Ebenmann 2003). De esta forma, las redes tróficas de aguas someras antárticas podrían representar sistemas relativamente estables, caracterizadas por una débil interacción entre los miembros de las mismas (McCann 2000).

Si las temperaturas continúan ascendiendo, esto podría favorecer que especies no nativas migren a la región antártica, compitiendo y reemplazando a las especies originales (Chwedorzewska 2010; Kidawa y Janecky 2011). A través de los enlaces tróficos que estas especies establezcan en la red, podrían tener efectos directos o indirectos sobre muchas otras especies en la comunidad y por lo tanto en la estructura y estabilidad de toda la red trófica (Woodward et al. 2010). Los efectos del calentamiento en un futuro podrían permitir, por ejemplo, a algunas especies reconquistar el Océano Austral, como en el caso de los depredadores tope durófagos, cuyo regreso tal vez produciría una reestructuración de las comunidades bentónicas antárticas. Tal invasión de especies afectaría probablemente a crinoideos y ofiuroides, que han prosperado en Antártida luego de la desaparición de los cangrejos debido al enfriamiento global; como así también algunos moluscos y asteroideos que actualmente ocupan el lugar de depredadores tope bentónicos, podrían verse afectados (Aronson y Blake 2001). La potencial reducción en el número o hasta incluso, la remoción de alguna especie clave del ecosistema bentónico podría afectar interacciones ecológicas que estabilizan las comunidades bentónicas y reducir la diversidad funcional en la red trófica antártica, especialmente si diferentes especies o grupos funcionales fueran afectados en distinto grado (Clarke et al. 2007).

Aunque los efectos del cambio climático afectarán a todos los niveles de organización biológica, la mayoría de las investigaciones se han enfocado en las respuestas a bajos niveles de organización (por ej., variaciones en el rango de poblaciones de especies), pero sólo algunos trabajos han considerado los impactos a nivel de comunidad o ecosistema (Clarke et al. 2007; Sala et al. 2000; Smale y Barnes 2008; Montoya y Raffaelli 2010; Van der Putten et al. 2010). Las interacciones interespecíficas dentro de las redes tróficas han sido escasamente consideradas en el contexto del estudio del cambio climático (Moline et al. 2004; Woodward et al. 2010).

Considerando que la variabilidad climática en las regiones polares es mucho mayor que en otras partes del planeta, estas áreas deben ser monitoreadas a una mayor intensidad y detalle para poder detectar los cambios, comprender mejor los procesos que están

ocurriendo y poder distinguir entre la variabilidad climática natural y la causada por la influencia humana (IPCC 2007; Gillies et al. 2013).

En este escenario de creciente actividad antrópica y cambio climático global, el estudio de las comunidades bentónicas resulta de fundamental importancia, ya que constituye el primer paso necesario en la conservación de los ecosistemas costeros (Sahade et al. 1998).

1.3 El caso de Caleta Potter

Caleta Potter (62°14'S, 58°38'W), ubicada adyacente a la entrada de un gran fiordo de la Isla 25 de Mayo (o King George), es un ecosistema costero antártico caracterizado por presentar una rica y abundante comunidad bentónica, representada principalmente por organismos filtradores y suspensívoros, en especial bivalvos, pennatuláceos, ascidias y esponjas (Sahade et al. 2008). Asimismo, existen condiciones desfavorables que afectan al ambiente marino de Caleta Potter, como una baja productividad primaria pelágica (Schloss y Ferreyra 2002) y una elevada deposición de sedimento en la columna de agua debido al transporte del derretimiento glaciar (principalmente en verano). Se han observado cambios inesperados en la estructura de las comunidades bentónicas de Caleta Potter en un corto período de tiempo (3 años), probablemente relacionados al incremento de sedimento causado por la retracción del Glaciar Fourcade, que rodea la caleta. Estos cambios se caracterizan por la extensión en la distribución y el crecimiento poblacional de algunas especies como el bivalvo *Laternula elliptica*, pennatuláceos y las ascidias *Ascidia challengerii* y *Corella antarctica*, y una disminución en la densidad y abundancia de otras especies de ascidias como *Molgula pedunculata* y también esponjas. Este proceso de desplazamiento ecosistémico a pequeña escala, podría representar una manifestación biológica del incremento de la temperatura (Sahade et al. 2008), ya que revela diferencias en los niveles de tolerancia entre los distintos grupos y especies siendo el pennatuláceo *Malacobelemnion daytoni* y el bivalvo *Laternula elliptica* las especies menos sensibles a dicho disturbio. Esto es debido probablemente, a que pueden adaptar y proteger sus aparatos filtradores en los momentos de alta sedimentación. Dentro del grupo de las ascidias, las de forma más chata toleran mejor el sedimento que las pedunculadas, las cuales muestran una drástica reducción en el número de individuos dentro del área afectada por las descargas de sedimento. Las especies con una sensibilidad intermedia tal como

Cnemidocarpa verrucosa, poseen probablemente la capacidad de remover el sedimento de su cuerpo mediante comportamientos específicos de limpieza, pero con altos costos energéticos, lo cual podría reducir su supervivencia y éxito en situaciones de un disturbio más intenso (Torre et al. 2012).

Por otra parte, esta alta concentración de sedimento suspendido junto con el efecto del viento y la resuspensión del material fino del fondo, afecta la penetración de la luz en la columna de agua, con consecuencias directas sobre la producción fitoplanctónica en el interior de la caleta (Schloss y Ferreyra 2002).

No sólo factores físicos como el transporte del agua de derretimiento glaciar produce modificaciones en la dinámica del sedimento, si no también y principalmente en las comunidades de fondos blandos, los organismos bentónicos mediante sus actividades pueden alterar las propiedades del sedimento en numerosas formas, como por ejemplo afectando la adhesión entre las partículas, la distribución del tamaño de las mismas a través de sus deposiciones fecales, selección, contenido de agua, entre otras; y éstas pueden alterar la estabilidad del sedimento en lo que respecta a fuerzas de flujo y propiedades geotécnicas. En muchas comunidades costeras y de fondos blandos, las modificaciones biogénicas del sedimento parecen tener un rol importante en las interacciones entre los individuos depositívoros y suspensívoros del bentos. El intenso remodelamiento del fondo producido por los organismos depositívoros infaunales en fondos blandos, origina una superficie granular no compacta consistente de deposiciones fecales y clastos de sedimento semiconsolidado (Probert 1984). Sin embargo, el sedimento resuspendido junto con el detrito representan una fuente de alimento para algunos organismos suspensívoros (Kjørboe et al. 1981; Rhoads et al. 1984; Berkman et al. 1986), y una disminución en la bioturbación en invierno podría reducir la concentración del material biogénico resuspendido en el fondo a un punto que no obstruya sus órganos filtradores y pueda ser usado como una fuente de alimento complementaria. Aunque el suplemento de fitoplancton en invierno sea limitado, los organismos suspensívoros de sistemas costeros, podrían ser capaces de explotar una biomasa de microalgas bentónicas mayor y más estable estacionalmente, donde una proporción de la misma se encuentra disponible a través de su resuspensión (Probert 1984). De esta forma, la comunidad bentónica de Caleta Potter puede encontrar fuentes alternativas de alimento que ayuden a estos organismos a sobrellevar los períodos de estacionalidad de comida. Estudios preliminares usando ácidos grasos como marcadores sugieren que la principal fuente energética para el sistema bentónico de Caleta Potter a lo largo del año son los detritos de macroalgas (Graeve et al.

2008) probablemente originados en la zona externa de la caleta y transportados continuamente al interior de la misma por la corriente (Ferreira et al. 2003). Algunas veces, este material se puede observar fácilmente como pequeñas partículas marrones-verdosas, flotando en la superficie del agua y una capa gruesa de material de color marrón distribuido en forma de parches en el fondo del mar (Tatián et al. 2008). Pero otras fuentes también son posibles potencialmente en la forma de material orgánico particulado (MOP) proveniente de la costa (Schloss et al. 1999), resuspensión de sedimentos (Berkman et al. 1986) y/o biodeposiciones de la macrofauna bentónica (Ahn 1993; 1997). Los organismos filtradores juegan un papel muy importante en el control de la biomasa del fitoplancton, mediante el acoplamiento de los sistemas pelágico y bentónico (Bergé y Barnathan 2005). La incorporación de fitoplancton y MOP de la columna de agua, seguido por la biodeposición de material energéticamente enriquecido por estos organismos que puede abastecer de alimento a toda la fauna bentónica, es conocido como una de las principales vías tróficas en los ecosistemas marinos (Ahn 1993; Kowalke 1999; Tatián et al. 2008). De esta manera, se hace evidente el rol de los organismos suspensívoros bentónicos en áreas costeras empobrecidas como Caleta Potter. Además este grupo de organismos parece presentar una gran plasticidad trófica, alimentándose de un amplio espectro de presas (Gili et al. 2001), lo cual podría constituir una ventaja adaptativa a las condiciones tan fluctuantes que presentan estos ecosistemas.

1.4 Abordando el estudio de la Estructura Trófica de Caleta Potter

La estructura trófica es una característica muy importante de los ecosistemas ya que provee elementos para comprender las cascadas tróficas y vías biogeoquímicas y de ciclado de minerales y nutrientes (Hobson et al. 2002; Hop et al. 2002), así como también relaciones entre la biodiversidad y el funcionamiento ecosistémico (Worm et al. 2002; Duffy et al. 2005). Además, el conocimiento de las vías tróficas y otras características inherentes a las redes (como tamaño de la red, conectividad, fuentes primarias de alimento) pueden ayudar a predecir la estabilidad relativa del sistema después de la introducción / extinción de alguna especie, o alteración de los patrones de productividad y otros cambios naturales o inducidos por el hombre (Renaud et al. 2011).

La idea de aplicar el estudio de cadenas tróficas a la ecología y analizar sus consecuencias fue primero propuesta por Charles Elton. En 1927, Elton reconoció que una jerarquía de

consumidores monófagos constituía una cadena, que el largo de las mismas se limitaba a unas 4 o 5 conexiones; y que además no se presentaban de manera aislada sino agrupadas en unidades mayores (incorporando consumidores polífagos), llamadas “redes tróficas” (ó “ciclos tróficos”) (Paine 1980; Hui 2012).

La red trófica es una herramienta conceptual que permite ilustrar las relaciones alimenticias entre las especies dentro de una comunidad, revelando las interacciones específicas y la estructura de la comunidad; y comprendiendo la dinámica de transferencia de energía en un ecosistema (Hui 2012).

La primera aproximación para descifrar la complejidad asociada a ecosistemas con alta diversidad, es agrupando a las especies similares taxonómica o funcionalmente, según sus relaciones alimenticias, en uno o varios grupos tróficos. Estas categorías incluyen:

(a) GRUPOS FUNCIONALES, en donde dentro de un compartimiento trófico se comportan de manera similar en la selección de las presas y la dinámica de sus poblaciones (ej. herbívoros bentónicos) (Van Leeuwen et al. 2013). (b) GREMIOS TRÓFICOS, es un concepto similar a grupos funcionales pero a menudo también asociado a grupos taxonómicos (anfípodos carroñeros) y (c) ESPECIES TRÓFICAS O TROFO-ESPECIES, las cuales comparten el mismo conjunto de depredadores y presas (Martinez 1991; Dunne et al. 2004).

En este trabajo, se adoptó la categoría de Grupos Funcionales para identificar los diferentes hábitos alimenticios de las especies en estudio. Para asignar un organismo a un grupo funcional, una serie de factores deben considerarse: el origen y tamaño del ítem alimenticio consumido (planta o animal, grueso o fino), la locación general de donde el alimento es tomado (del sustrato, o de la columna de agua), el mecanismo de captación del alimento (adaptaciones comportamentales o morfológicas), como así también el rol trófico del organismo (Solek 2008).

De esta manera, podemos distinguir los principales grupos funcionales (fuentes: Ruppert y Barnes 1975; Probert 1984; Olff y Brown 1999; Namba et al. 2008; Buchsbaum et al. 2013; Gutt 2007):

-*Fitófagos (o herbívoros)*: se alimentan principalmente de plantas. Ejemplo: *Nacella concinna*.

-*Carnívoros*: se nutren de la carne de otros animales. Los que se alimentan específicamente de carroña y restos de animales muertos se denominan *carroñeros*. Algunas estrellas de mar se incluyen en este grupo.

-*Omnívoros*: incluye a aquellos organismos que se alimentan de más de un nivel trófico.

Ejemplos de omnívoros son algunos peces Nototenoideos, erizos de mar.

-*Generalistas-oportunistas*: pueden alimentarse de diversos tipos de ítems animales y no animales, dependiendo de su accesibilidad y abundancia. Algunos Ofiuroideos se encuentran en este grupo.

-*Depositívoros*: ingieren arena, barro, agua y sedimento a través de brazos o tentáculos cubiertos de mucus, o simplemente por una malla de mucus, que se deposita que el sedimento. El material orgánico es luego removido y digerido. El resto de sedimento pasa a través del sistema digestivo del organismo. No son predadores. Algunos poliquetos y bivalvos por ejemplo, presentan este modo de alimentación.

-*Suspensívoros*: atrapan el alimento o materia orgánica en su proximidad en la columna de agua, usando tentáculos o brazos espinosos. No crean una corriente como los organismos filtradores por lo que sólo dejan que el alimento llegue a ellos y se adhieren a él con sus brazos o tentáculos. Algunos ejemplos de organismos suspensívoros son las anémonas, plumas, corales, etc.

-*Filtradores*: filtran el alimento que está suspendido en el agua creando una corriente y bombeando el agua a través de sus estructuras de filtración. Las presas son capturadas a medida que la corriente de agua atraviesa el animal. Incluye a los tunicados, algunos bivalvos, esponjas, entre otros.

Tanto los hábitos depositívoros como suspensívoros no siempre pueden diferenciarse con claridad y algunas especies son capaces de presentar ambos modos de alimentación (Fauchald y Jumars 1979; Taghon et al. 1980; Probert 1984). Taghon et al. (1980) sugirieron que los animales capaces de cambiar de una alimentación depositívora a una suspensívora son típicos de ambientes bentónicos donde existe variabilidad en la concentración del material particulado en suspensión, como resultado de variaciones en las características de flujo (Probert 1984).

Los datos para la construcción de las redes tróficas pueden provenir de inferencias obtenidas a partir de la estructuras anatómicas, observación directa de las presas que son consumidas, mediante el uso del análisis de contenidos estomacales y más recientemente mediante el uso de técnicas basadas en las proporciones de isótopos estables (Chipps y Garvey 2006) y ácidos grasos de los tejidos de los organismos (Dalsgaard et al. 2003).

El análisis más utilizado para determinar las relaciones de predador-presa ha sido el de contenidos estomacales (Hyslop 1980), ya que actualmente posee la mayor resolución taxonómica en la identificación de las presas, además de ser posible determinar su

biomasa. Sin embargo, la información que aportan estos análisis es solo referente a presas consumidas recientemente (usualmente en menos de 24 h), por lo que para obtener información sobre dietas de períodos mayores es necesario analizar un mayor número de individuos con el fin de cubrir la dieta correspondiente a ese período (Estrada et al. 2005). Algunas desventajas que presenta esta técnica es que muchas veces es difícil identificar bien algunos de los componentes de las dietas; otras veces el consumidor sólo se alimenta de fluidos o partes blandas inidentificables. También hay que tener en cuenta, que las dietas pueden variar en el tiempo y en el espacio, siendo en muchos casos difíciles de identificar o cuantificar (Muñoz et al. 2009). Por otro lado, no todos los materiales que son consumidos son asimilados por el organismo, por lo que resulta difícil determinar cuál es su importancia real en la dieta del depredador (Chipps y Garvey 2006). Asimismo se pueden presentar sesgos debido a que pueden encontrarse restos de individuos que no fueron ingeridas directamente por el depredador sino por la presa de éste (Smith y Whitehead 2001).

En años recientes se han empezado a utilizar dos métodos que dan idea sobre la “historia de alimentación” de los organismos, que incluyen la determinación de perfiles de ácidos grasos y proporciones de isótopos estables (Michener y Schell 1994; Parrish et al. 2000). Estas técnicas pueden proveer información acerca del comportamiento alimenticio a largo plazo de una especie basado en la asimilación del alimento consumido, de tal manera que aporta una retrospectiva histórica de este comportamiento cuyo período varía dependiendo del tipo de tejido que se analice, mientras que los contenidos estomacales solamente presentan una fotografía de la alimentación reciente de una especie (Fry y Sherr 1984; Peterson y Fry 1987); muestran el alimento ingerido por el individuo y no necesariamente el asimilado, por ello es conveniente completar esta información con otras técnicas, como la de análisis de isótopos estables (Muñoz et al. 2009) y ácidos grasos.

Cuando se las utilizan conjuntamente como dos métodos complementarios, las proporciones de isótopos estables y los perfiles de ácidos grasos son técnicas muy eficientes a la hora de analizar la estructura trófica de ecosistemas acuáticos complejos (Perga et al. 2006).

En este trabajo se pretende analizar la estructura de las redes tróficas y posibles fuentes energéticas de las comunidades bentónicas de Caleta Potter (Bahía de Maxwell), bajo dos enfoques metodológicos, el análisis de ácidos grasos y proporciones de isótopos estables; y a su vez contrastar los resultados obtenidos de cada enfoque.

Considerando que Caleta Potter representa una zona de descarga de sedimentos del Glaciar Fourcade, los resultados obtenidos permitirán establecer el estado actual de las comunidades y al mismo tiempo inferir el posible impacto que tendría un incremento en el material particulado inorgánico proveniente de la retracción del mismo.

1.5 Hipótesis

Como consecuencia del cambio climático, los efectos del incremento de la temperatura en los sistemas marinos costeros antárticos tendrán impactos negativos sobre sus comunidades bentónicas, afectando la estructura trófica de dichas comunidades, favoreciendo la prevalencia de un comportamiento alimenticio más generalista y omnívoro entre los organismos, como estrategia adaptativa ante las condiciones del medio fluctuantes.

1.6 Objetivos de la Tesis

General:

- Analizar la estructura trófica y flujo de energía del ecosistema de Caleta Potter e inferir su posible respuesta ante un escenario de cambio climático.

Específicos:

- Establecer las interacciones tróficas entre los organismos mediante el análisis de los perfiles de ácidos grasos
- Analizar la importancia de determinados índices de ácidos grasos como indicadores de la dieta.
- Caracterizar la estructura trófica de las comunidades bentónicas, en cuanto a niveles tróficos y fuentes principales de alimento en la base de la cadena, analizando las proporciones de isótopos estables $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$.

Capítulo 2





Área de muestreo, toma de muestras y clasificación de las mismas en grupos funcionales

2.1 Área de muestreo

Caleta Potter se encuentra ubicada en el extremo SO de la isla 25 de Mayo (King George), del archipiélago de las Shetland del Sur, al NO de la Península Antártica (62° 14'S, 58° 38'O) (Fig. 2.1).

Es un pequeño fiordo tributario de la Bahía Maxwell con una extensión total de unos 6,5 km² y se divide en una zona interna y otra externa, separadas por una elevación transversal del fondo, a los 30 m de profundidad. La parte interna tiene una extensión de unos 3 km² alcanzando profundidades de hasta 50 m. A pesar de presentar una baja productividad primaria, se caracteriza por albergar una rica y abundante comunidad de organismos suspensívoros, principalmente bivalvos, penatúlidos, ascidias y esponjas. El sustrato es fangoso-arenoso sobre la costa sur, mientras que en la costa norte está compuesto por depósitos de morena cubiertos por sedimentos finos. Las costas este y norte están rodeadas por glaciares y presentan una pendiente un poco más pronunciada que la costa sur. Esta última es una playa pedregosa, y allí se ubican la estación argentina Carlini (ex base Jubany) y el laboratorio argentino-alemán Dallmann. A través de la costa sur desaguan dos cursos de agua de deshielo durante el verano, los chorrillos Matías y Potter, que transportan grandes cantidades de material inorgánico. La tasa de sedimentación de esta zona en verano puede alcanzar los 18-30 g m⁻² .día⁻¹. La parte externa de la caleta, presenta una extensión de unos 3,5 km² y una profundidad de entre 100 y 200 m. En esta zona, la costa muestra promontorios rocosos con pequeñas bahías pedregosas intermedias, donde se asienta una densa comunidad de macroalgas (Sahade et al. 2008).

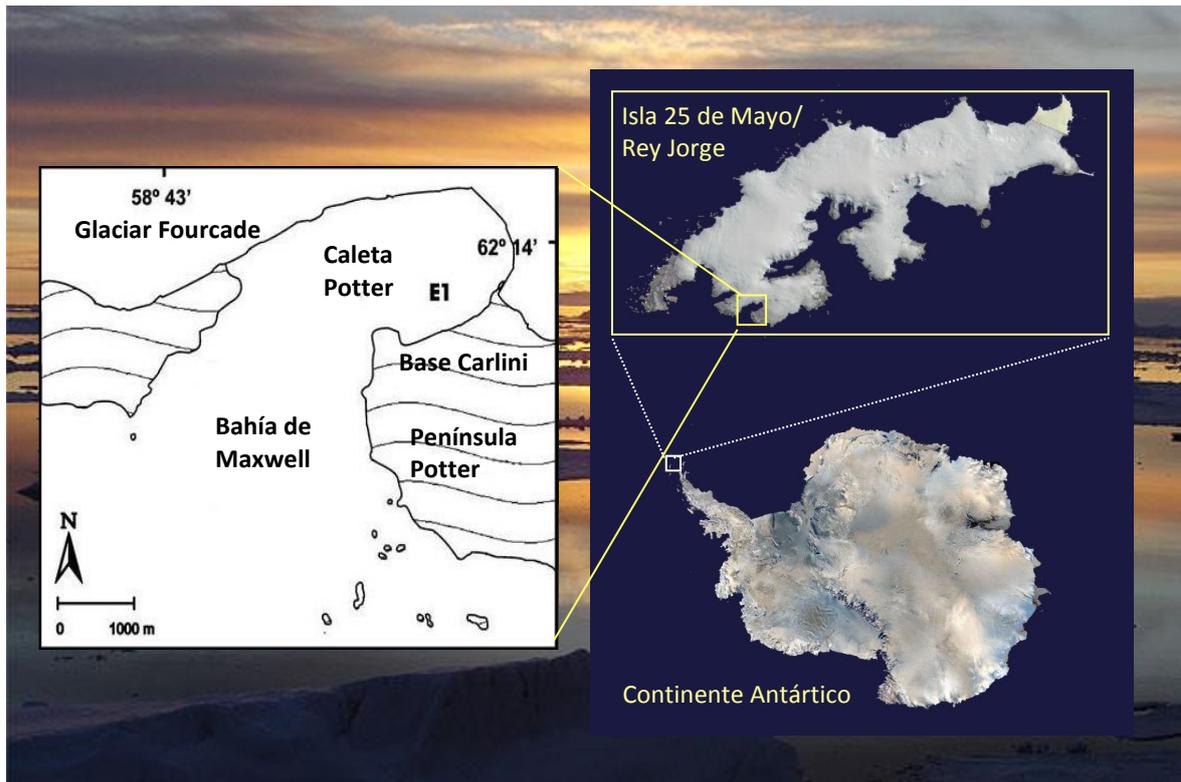


Fig. 2.1. Mapa de Caleta Potter. E1: área de muestreo.

Clima

El clima en Caleta Potter es típicamente oceánico, la temperatura en el verano varía entre 0° y 5°C, aunque también suele caer en valores inferiores a 0°C, los inviernos son moderados con una media de -5° C, pero llegando a registrarse mínimas de hasta -33° C, las diferencias entre el día y la noche son moderadas debido a la influencia marina. Los fuertes vientos que soplan en esta zona no presentan un régimen estacional, registrándose valores de alta intensidad tanto en invierno como en verano y siendo frecuentes temporales de varios días de duración con vientos de 100 km/h y ráfagas de hasta 150 km/h. La velocidad promedio del viento en 1996 fue de 40 km/h (Schloss 1997), y si bien las temperaturas son moderadas el efecto del viento hace que la sensación térmica caiga abruptamente, siendo comunes valores de -20° C. La dirección preponderante de los vientos es del cuadrante NE-SE y SO-NO, casi coincidiendo con el eje mayor de Caleta Potter.

Hidrología

La circulación del agua dentro de la caleta está generalmente controlada por los vientos que tienen un mayor efecto que las corrientes generadas por marea (Roese y Drabble 1998). Debido a su dirección, se genera una circulación ciclónica que determina que la renovación del agua en la caleta comience en la costa norte. Con altas intensidades de viento del oeste, el agua se acumula en el sector interno de la caleta debido a que se retrasa su salida. Bajo estas condiciones, el agua de derretimiento del glaciar (en época estival) con sus sedimentos, llega a la caleta a través de los arroyos Matías y Potter, y se acumula en la zona interna, especialmente sobre la costa sur. Este aporte de agua dulce retenido por el viento, produce una ligera estratificación en la columna de agua con una capa superficial, de menor salinidad y una gran carga de sedimentos, los que impiden el paso de la luz a mayores profundidades. Esta situación se interrumpe con los vientos del este, que permiten la salida del agua de la caleta y es reemplazada por agua fría profunda, lo que elimina la estratificación de la columna de agua (Schloss 1997; Roese y Drabble 1998).

La circulación ciclónica de la caleta determina también que los escombros de hielo desprendidos del glaciar, que van de unos pocos centímetros a unos 3 a 5 metros de diámetro, se acumulen sobre la costa sur, siendo la más afectada por este tipo de hielo.

Los valores de salinidad y temperatura muestran una escasa variación anual y espacial en la caleta, como es típico en ambientes antárticos. La temperatura del agua varía de $-1,8^{\circ}\text{C}$ a 2°C a lo largo del ciclo anual (Schloss 1997; Sahade 1999).

Características físicas de la estación de muestreo (E1)

Se ubica en la región interna de la caleta, sobre la costa sur. El sustrato es blando compuesto principalmente por limo y arena, la pendiente es suave y es la estación más afectada por el aporte de los chorrillos durante el verano. Este aporte de agua dulce con una gran cantidad de sedimentos, genera una capa superficial de aguas oscuras, que impiden la penetración de la luz y a los 30 m de profundidad la oscuridad es casi total. El material particulado en suspensión (MPS) es muy alto, especialmente en los primeros 5 m y está constituido principalmente por materia inorgánica aportada por los chorrillos. Durante el invierno no hay aporte de sedimentos y esta zona de la caleta es la primera en congelarse. El MPS es muy bajo y está constituido principalmente por materia orgánica (Klöser et al. 1994; Schloss 1997).

Los valores de nutrientes como N, P y Si son elevados todo el año, siendo más que suficientes para una alta tasa de producción primaria; sin embargo los valores de clorofila *a* son bajos durante todo el año, con picos en verano que llegan hasta los 6 µg/l indicando que la producción primaria está muy por debajo de los niveles permitidos por la disponibilidad de nutrientes (Schloss 1997).

2.2 Toma de muestras

Las muestras necesarias para realizar este trabajo se colectaron en el interior de la caleta (E1) entre 20 y 30 m de profundidad, durante las campañas antárticas de verano 2007-2008 y 2008-2009, en la base argentina Carlini (ex base Jubany) (Fig. 2.1).

Los testigos de sedimento se colectaron a 5, 10, 20 y 30m de profundidad; y se utilizó el primer centímetro de los mismos sólo para los análisis isotópicos. Los datos de materia orgánica particulada (MOP) se obtuvieron filtrando agua de mar con filtros de fibra de vidrio GF/F (47-mm diámetro, tamaño nominal de poro 0.7 µm), colectada mediante el uso de botella Niskin y siguiendo un perfil de profundidad (0, 5, 10, 15, 20 y 30 m) en la estación E1 de la caleta. Las muestras de fitoplancton y zooplancton se colectaron a 5m de profundidad con redes de de 150 µm y 225 µm respectivamente. Ambas muestras se filtraron con filtros de fibra de vidrio GF/F (47-mm diámetro, tamaño nominal de poro 0.7 µm); las de zooplancton se dejaron previamente en agua de mar filtrada toda la noche para permitir la evacuación del contenido estomacal. Los organismos de los principales grupos bentónicos fueron colectados por buzos con equipo SCUBA y también se dejaron toda la noche en agua de mar filtrada para la evacuación del tracto digestivo. Se diseccionaron diferentes tejidos de los macro-invertebrados para ser analizados con cada una de las técnicas (sistema digestivo para perfiles de AG; músculo para proporciones de isótopos estables). El grupo “Peces” del IAA (Instituto Antártico Argentino) proporcionó los ejemplares con los cuales se trabajó.

Todas la muestras se liofilizaron por 24hs y se conservaron a -20°C (para el análisis de isótopos estables) y a -80°C (para perfiles de AG).

En total, 354 muestras fueron analizadas (215 para isótopos estables y 139 para perfiles de AG), correspondientes a 43 especies, 6 muestras de agua y 20 de sedimento. Se analizaron hasta un máximo de 5 réplicas para determinar las proporciones isotópicas y hasta 3 réplicas para los perfiles de ácidos grasos.

2.3 Grupos funcionales

Las muestras fueron clasificadas en diferentes grupos funcionales basados en la dieta y hábitos alimenticios típicos de los adultos; aún así, algunas de estas categorías no resultan definitivas para muchas especies (por ej.: muchos predadores o herbívoros pueden comportarse como carroñeros oportunistas). De esta manera, entre los consumidores podemos diferenciar: filtradores, suspensívoros, fitófagos, oportunistas/generalistas, omnívoros/oportunistas, omnívoros/depositívoros y carnívoros/carroñeros (ref. en Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Lista de las especies/taxones analizados de la red trófica bentónica de Caleta Potter (Isla 25 de Mayo), hábitos alimenticios y principales ítems de su alimentación. La información fue compilada de diferentes autores. (Nd: no hay datos)

Tipo de Alimentación	Taxa-Nombre científ.	Abrev.	Principal alimento	Referencias
Filtradores	Ascidiacea:			
	<i>Molgula pedunculata</i>	Mol.ped.	Amplio espectro de presas: detritos de macroalgas, MOP resuspendido/biodepositado, bacterias, fitoplancton, microalgas bentónicas	Graeve et al. 2008; Corbisier et al. 2004; Tatián et al. 2004, 2008; Ahn 1993, 1997.
	<i>Corella antarctica</i>	Cor.ant.		
	<i>Pyura setosa</i>	Pyu.set.		
	<i>Cnemidocarpa verrucosa</i>	Cnem.verr.		
	<i>Ascidia challengerii</i>	Asc.ch.		
	Esponja sp. 1	Spo.sp.1	Microplancton, material detrítico resuspendido, carbono orgánico disuelto, bacterias	McClintock et al. 2005
Esponja sp. 2	Spo.sp.2			
Bivalvia:	Lat.ell.	Fitoplancton, MOP resuspendido, detritos	Norkko et al. 2007; Momo et al. 2002	
<i>Laternula elliptica</i>				
Salpas	Salp	Microplancton	Gili et al. 2006	
Fitófagos	Gastropoda:	Nac.con.	Microfitobentos	Corbisier et al. 2004
	<i>Nacella concinna</i>		Algas rojas incrustantes y <i>Ascoseira mirabilis</i>	Quartino et al. 2008
Suspensívoros	Pennatúlidos:	Penn.	Detrito, zooplancton	Servetto (com. pers.)
	<i>Malacobelemnion daytoni</i>			
	Zooplancton	Zoop.	Fito- y/o zooplancton	Pasternak y Schnack-Schiel 2001; Bergé y Barnathan 2005
	Anémona sp. 1	Aném.sp.1	Zooplancton	Gili et al. 2006
	Anémona sp. 2	Aném.sp.2	Diatomeas, protozoos, foraminíferos, nemátodos, larvas de invertebrados, zooplancton gelatinoso	Orejas et al. 2001
Anfípodos	Anfí.	Nd (dependiendo de la sp. pueden ser suspensívoros, predadores, depositívoros, carroñeros, etc)	Nyssen et al. 2005	

Tabla 2.1. (Continuación)

Oportunistas - Generalistas	Ophiuroidea: <i>Ophionotus victoriae</i>	Oph.vic.	Euphausiasidos, poliquetos, esponjas, nemátodos, misidios, isópodos, briozoos, echinoideos, ofiuroides, asteroideos, crinoideos, ascidias, bivalvos (<i>Adamussium</i>), anfípodos, diatomeas, hidroideos, detritos	Norkko et al. 2007; Corbisier et al. 2004; McClintock 1994
Peces omnívoros/ oportunistas	<i>Notothenia coriiceps</i>	Not.cor.	Anfípodos, poliquetos, gastrópodos	Barrera-Oro y Casaux 1990; Corbisier et al. 2004
	<i>Notothenia rossi</i>	Not.ros.	Pequeños bivalvos, algas, salpas, krill, macroalgas	Barrera-Oro y Casaux 1990
Onmívoros/ depositívoros bentónicos	Poliqueto sp. 2	Poli.sp.2	Nd	
	Poliqueto sp. 3	Poli.sp.3	Nd	
	Echinoidea: <i>Sterechinus neumayeri</i>	Ster.neu.	Diatomeas bentónicas, alga roja, detritos, bivalvos (<i>Adamussium</i>), briozoos, hidrozoos, esponjas, poliquetos, anfípodos, foraminíferos	Norkko et al. 2007; McClintock 1994
	Bivalvia: <i>Yoldia eightsi</i>	Yol.eig.	Fitoplancton, microflora del sedimento, detritos, fragmentos de macroalgas, bacterias	Bergé y Barnathan 2005; Corbisier et al. 2004
Carnívoros/ carroñeros bentónicos	Polychaeta: <i>Barrukia cristata</i>	Barr.cris.	Para la Fam.: crustáceos, equinodermos, poliquetos, gastrópodos, esponjas e hidroideos	Fauchald y Jumars 1979
	Gastrópodo sp. 1	Gas.sp.1	Nd	
	Gastrópodo sp. 2	Gas.sp.2	Nd	
	Gastropoda: <i>Neobuccinum eatoni</i>	Neob.ea.	Bivalvos (<i>Laternula</i> , <i>Adamussium</i> , <i>Limatula</i>)	Norkko et al. 2007; Corbisier et al. 2004
	Isópodo (Fam. Serolidae)	Isop.	Nd	Grupo func: Corbisier et al. 2004
	Nemertino (<i>Parborlasia corrugatus</i>)	Parb.corr.	Nd	Grupo func.: Corbisier et al. 2004
	Asteroidea: <i>Odontaster validus</i>	Odon.val.	Esponjas, gastrópodos, nauplios, ostrácodos, anfípodos, camarones, erizos de mar (<i>Sterechinus</i>), diatomeas, detritos, heces de foca, bivalvos (<i>Laternula</i>), isópodos (<i>Glyptonotus</i>), estrellas de mar (<i>Acodontaster</i>), restos de foca	Norkko et al. 2007; McClintock 1994
	Ast. sp. 1 (<i>Acodontaster hodgsoni?</i>)	Ast.sp.1	Esponjas, heces	McClintock 1994
	Ast. sp. 2 a 9	Ast.sp.2 a 9	Nd	
	Gastropoda, Nudibranchia: <i>Austrodoris kerguelensis</i>	Aust.ker.	Esponjas del género <i>Rosella</i> y <i>Scolymastra</i>	Wägele 1989

A wide-angle photograph of a sunset over a body of water. The sun is low on the horizon, creating a bright orange and yellow glow that reflects on the water. The sky is filled with soft, horizontal clouds. In the foreground, there are numerous ice floes of various sizes scattered across the water. The overall scene is serene and cold.

Capítulo 3

Análisis de Perfiles de Ácidos Grasos



Análisis de Perfiles de Ácidos Grasos

3.1 Marco teórico

Los ácidos grasos (AG), principales constituyentes de los lípidos saponificables, presentan una variedad de estructuras, pero en los organismos marinos comúnmente contienen entre 14 y 24 átomos de carbono y diferentes grados de insaturación. Debido a sus propiedades bioquímicas, muchos ácidos grasos son incorporados con la dieta en los organismos marinos y transferidos como componentes de los lípidos neutros, desde las algas hasta los predadores últimos, sufriendo muy poca o ninguna modificación en su estructura original. Esto los convierte en una herramienta muy útil como indicadores o marcadores de fuentes de alimento (Dalsgaard et al. 2003). Por ejemplo, típicos marcadores de ácidos grasos de diatomeas son 16:1(n-7) y 20:5(n-3); y de dinoflagelados son 18:4(n-3) y 22:6(n-3) (Bergé y Barnathan 2005; Graeve et al. 2008). Los ácidos grasos de cadena larga como 20:1(n-9) y 22:1(n-11) son los principales ácidos grasos de copépodos calanoideos (Graeve et al. 1997; Lee et al. 2006). Se han identificado marcadores de ácidos grasos en bacterias, microalgas, macroalgas, plantas terrestres y algunas especies de zooplanton (Parrish et al. 2000; Graeve et al. 2002, 2008).

El uso de lípidos como biomarcadores en ecosistemas marinos ha recibido considerable atención en las últimas décadas (Sargent et al. 1987, 1989; Volkman et al. 1980; Dahl et al. 2003; Dalsgaard et al. 2003; Wan et al. 2010). Los lípidos, particularmente los AG poli-insaturados (AGPI), cumplen un rol vital (estructural y funcional) en las membranas y por lo tanto son necesarios para el crecimiento y la reproducción (Bergé y Barnathan 2005). Los AG que son importantes para el correcto funcionamiento biológico de los organismos y que no pueden ser sintetizados *de novo* por los animales, se denominan AG esenciales (AGE). Los AGE deben ser obtenidos de la dieta y por lo tanto están altamente conservados en los ecosistemas acuáticos y funcionan como indicadores de la salud y

estabilidad del ecosistema (Arts et al. 2001). Los ecólogos tróficos tienen especial interés en las fuentes de AGPI, en particular en los AGE, y en los consumidores que pueden capturar más eficientemente estas moléculas fundamentales del ecosistema acuático (Parrish et al. 2000).

Los ácidos grasos pueden ser rastreados a través de varios niveles tróficos, por lo que proveen información no sólo de las potenciales presas (tipo y calidad del recurso asimilado), sino también de la base de la red trófica. Los perfiles de ácidos grasos en los predadores, muestran una integración de los ácidos grasos de las presas, de períodos de semanas a meses. Numerosos estudios han demostrado que las marcas de ácidos grasos pueden transferirse de las presas a los predadores tanto en la base (Fraser et al. 1989; Graeve et al. 1994) como al final (Kirsch et al. 1998, 2000) de la cadena trófica. Para poder utilizar los ácidos grasos con el fin de dilucidar las dietas de los organismos marinos, es necesario comprender el grado en que las especies presas pueden diferenciarse en función de sus composiciones de ácidos grasos y cuán estables estas composiciones son con respecto a la variabilidad ecológica. La composición de ácidos grasos también se ve influenciada en diferentes grados por la bioquímica del organismo y su estado reproductivo (Sargent et al. 1987; Sargent 1995). Además, las dietas también cambian con el tamaño corporal, por lo que la proporción de ácidos grasos también puede variar entre grupos de edades en una especie dada (Iverson et al. 1997; Wan et al. 2010).

Una variedad de índices de ácidos grasos (relaciones entre dos o más ácidos grasos) han sido propuestos, puestos a prueba con experimentos de alimentación, pero mayormente basados en observaciones a campo, para permitir la asignación de diferentes especies (copépodos, eufausiáceos, anfípodos y otros zooplancton) a grupos funcionales (Stübing y Hagen 2003). Los índices utilizados en este trabajo se listan en la Tabla 3.1.

El índice de la suma de todos los ácidos grasos de 16 átomos de carbono con respecto a los de 18 átomos de carbono ($\sum C_{16}/\sum C_{18}$) fue originalmente propuesto por Claustre et al. (1988) como marcador de diatomeas. Además de presentar altas cantidades de AG de 16 C, las diatomeas producen grandes proporciones de 20:5(n-3) (EPA).

Por el contrario, los dinoflagelados, generalmente contienen mayores proporciones de 22:6(n-3) (DHA). La combinación de estos ácidos grasos en el índice 22:6(n-3)/20:5(n-3), constituyen un marcador que refleja la predominancia de dinoflagelados vs. diatomeas (Parrish et al. 2000; Nelson et al. 2001; Stübing y Hagen 2003). Sin embargo, cabe mencionar, que este marcador sólo aplica para los ambientes en donde dinoflagelados y diatomeas son los principales productores de 22:6(n-3) y 20:5(n-3), respectivamente

(Budge y Parrish 1998). En algunos ambientes, otras especies de microalgas pueden contribuir significativamente al “pool” de 22:6(n-3) (Parrish et al. 2000).

Tabla 3.1. Índices marcadores de ácidos grasos utilizados en este trabajo, con sus respectivas referencias bibliográficas.

ÍNDICE	INDICADOR DE:	REFERENCIA
18:1(n-9/n-7)	Medida del aporte bacterial, carnivoría vs. herbivoría	Graeve et al. 1997; Cripps et al. 1999; Mayzaud et al. 1999; Falk-Petersen et al. 2000; Nelson et al. 2001
AGPI/AGS	Carnivoría	Cripps y Atkinson 2000; Stübing y Hagen 2003
$\Sigma C_{16}/\Sigma C_{18}$	Diatomeas/flagelados	Claustre et al. 1988; Parrish et al. 2000
AG de cadena impar y ramificados	Origen bacterial	Volkman et al. 1980; Harvey 1994; Dalsgaard et al 2003
DHA/EPA	Dinoflagelados/diatomeas, carnivoría	Parrish et al. 2000; Nelson et al. 2001; Stübing y Hagen 2003
20:1+22:1	Zooplancton	Graeve et al. 1997; Parrish et al. 2000

Generalmente, el zooplancton herbívoro y omnívoro que se alimenta principalmente de fitoplancton contienen cantidades elevadas de ácidos grasos monoinsaturados (AGMI) de cadena larga entre la fracción de ésteres de cera de sus lípidos (Ratnayake y Aceman 1979; Albers et al. 1996). Gracias a esto, la suma de los ácidos grasos 20:1 y 22:1 puede ser utilizada como marcador de zooplancton (Graeve et al. 1997; Parrish et al. 2000). Algunos ácidos grasos, específicamente 15:0, 17:0 y todos los ácidos grasos impares y de cadena ramificada, son producidos principalmente tanto por bacterias aeróbicas como anaeróbicas (Parkes y Taylor 1983; Harvey y Macko 1997) y la suma de estos ácidos grasos ha sido utilizada para estimar las contribuciones bacteriales (Volkman et al. 1980; Harvey 1994; Dalsgaard et al 2003).

El ácido graso 18:1(n-9), es muy común en metazoarios (Sargent y Falk-Petersen 1981; Falk-Petersen et al. 1990) y se cree que incrementa su concentración en consumidores secundarios. El índice 18:1(n-9)/18:1(n-7) es por lo tanto, utilizado frecuentemente para estimar el grado de carnivoría versus herbivoría (Graeve et al. 1997; Cripps et al. 1999; Mayzaud et al. 1999; Falk-Petersen et al. 2000; Nelson et al. 2001). Otro índice, la razón entre ácidos grasos polinsaturados sobre los saturados (AGPI/AGS), ha sido propuesto

como medida de carnivoría en *Euphausia superba*, con posible extensión a otras especies de eufausiáceos (Cripps y Atkinson 2000; Stübing y Hagen 2003), ya que el zooplancton carnívoro por lo general presenta mayores proporciones de lípidos polares, ricos en AGPI, que el zooplancton herbívoro.

Mientras algunos de estos índices han demostrado ser muy útiles, otros sin embargo han producido resultados poco concluyentes (Atkinson et al. 2002; Auel et al. 2002; Meyer et al. 2002). Debemos tener precaución a la hora de utilizar estos índices debido a que pueden variar en las diferentes especies o grupos taxonómicos y hasta el momento hay muy pocos trabajos al respecto. En algunas especies de eufausiáceos antárticos se observó una gran dependencia de la composición de ácidos grasos con el contenido total de lípidos. Por lo que existe un gran riesgo de malinterpretación al comparar valores de índices en especies con diferencias marcadas en su contenido total lipídico. El índice AGPI/AGS particularmente, no debería ser considerado como un marcador absoluto de la historia alimenticia, sino visto en el contexto del nivel total de lípidos. Esto no significa que los índices de ácidos grasos no son apropiados como marcadores tróficos, sin embargo existen importantes interrelaciones que deben ser tenidas en cuenta a la hora de utilizar este tipo de aproximación; en especial para aquellos ácidos grasos que constituyen los principales componentes de membrana, como los AGPI de cadena larga 20:5(n-3) y 22:6(n-3), pero además 16:0 y 18:1(n-7). Por lo tanto, los índices que incluyan estos ácidos grasos deben ser utilizados con precaución cuando se analiza el hábito alimenticio o posición trófica de un organismo (Stübing y Hagen 2003).

3.2 Extracción lipídica y análisis

La extracción de lípidos de las muestras se realizó siguiendo el Método de Folch (Folch et al. 1957) y Blight y Dyer (1959). Los lípidos fueron convertidos en ésteres metílicos de ácidos grasos (FAME) por transesterificación en metanol conteniendo 3% de ácido sulfúrico concentrado a 80°C por 4 h. Luego de la extracción con hexano, FAME fueron analizados con un cromatógrafo de gases Hewlett-Packard 6890, equipado con una columna capilar de cristal de silicio DB-FFAP (diámetro interno: 30 m x 0.25 mm, grosor de lámina: 0.25 µm), usando una temperatura programada (160-240 °C a 4°C min⁻¹, por 15 min). Para la identificación de los FAME se utilizaron mezclas de estándares y su posterior confirmación con la ayuda de un espectrómetro de masas (Graeve et al. 2008).

Estos análisis se llevaron a cabo en el Alfred Wegener Institute (AWI), Alemania, bajo la supervisión del Dr. Martin Graeve, investigador del mismo instituto en el marco del programa “ClicOPEN” (Climate Change in coastal areas of the Antarctic Peninsula).

3.3 Tratamiento estadístico

Se analizaron las diferencias entre la composición porcentual de AG y de biomarcadores conocidos de AG, de los diferentes grupos funcionales utilizando análisis de varianza (ANOVA) y el test F de Welch (para varianzas no homogéneas), con un nivel de significancia del 95%. Se corroboró la homogeneidad de las varianzas utilizando el test de Levene. Se aplicó el test de Tukey de comparaciones múltiples para detectar cuáles grupos presentaron diferencias. Se utilizó el programa Past (Paleontological statistics software package for education and data analysis), versión 2.17 (Hammer et al. 2001) para llevar a cabo todos los análisis.

Se llevaron a cabo análisis multivariados de la composición de todos los ácidos grasos con la ayuda del programa PRIMER (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research), versión 6.1 (Clarke & Warwick 1994). Para ello se construyó la matriz inicial con los datos de media de porcentaje de ácidos grasos de cada muestra, luego se aplicó una transformación de raíz cuadrada al conjunto de datos para lograr un equilibrio entre minimizar el efecto de AG muy abundantes que podrían encriptar a los de menor concentración. Se realizó un análisis de clasificación jerárquica (cluster) basado en el coeficiente de similitudes de Bray-Curtis aplicado a los datos de composición porcentual. Se llevó a cabo un análisis de componentes principales (PCA) para encontrar las tendencias generales en todo el set de datos y poder observar la relación entre las muestras y la composición de AG. Se utilizó el programa Brodgar (Software Package for Data Exploration, Univariate Analysis, Multivariate Analysis and Time Series Analysis), Version 2.6.6 (Highland Statistics Ltd.). Se aplicaron análisis de similitudes (ANOSIM) (Clark y Green 1988) para investigar las diferencias estadísticas entre los grupos funcionales definidos *a priori*. Para identificar cuáles fueron los AG responsables de la conformación de los grupos, se utilizó la rutina SIMPER del PRIMER basada en el coeficiente de Bray-Curtis.

3.4 Resultados

La mayoría de los ácidos grasos de las muestras analizadas mostraron diferencias significativas entre los distintos grupos funcionales definidos *a priori*, con excepción de los AG: 16:2(n-9), 16:2(n-4), 18:3(n-6), 22:0, 22:1(n-7), 22:4(n-6), 24:0 y 24:1(n-9) (Tabla 3.2 - Anexo). Los ácidos grasos poli-insaturados (AGPI) dominaron en el total de AG en todos los grupos funcionales, con excepción de las muestras de MPS y en el oportunista/generalista *Ophionotus victoriae*, donde los AG saturados (AGS) y los mono-insaturados (AGMI o monoenes) dominaron respectivamente (Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Resumen de las medias de la composición de grupos de ácidos grasos (% \pm DE) para cada grupo funcional.

Grupos de AG	Grupos Funcionales								
	MPS	Product. Primar.	Filtradores	Fitófagos	Suspensivos	Oportunistas/generalistas	Peces omnívoros/opportunistas	Omnívoros/depositivos	Carnívoros/carroñeros
AGS*	4,5 \pm 7,7	1,8 \pm 4,5	2,0 \pm 4,3	1,7 \pm 3,8	1,6 \pm 3,9	1,7 \pm 3,3	1,8 \pm 4,5	1,5 \pm 2,7	1,3 \pm 2,6
AGMI*	1,6 \pm 2,6	1,5 \pm 5,0	1,6 \pm 2,3	2,1 \pm 2,9	2,2 \pm 3,1	3,8 \pm 7,0	1,9 \pm 2,9	2,5 \pm 3,3	3,2 \pm 4,3
Dienes *	1,0 \pm 1,2	1,4 \pm 2,9	0,7 \pm 1,1	0,5 \pm 0,6	0,5 \pm 0,8	0,6 \pm 0,8	0,5 \pm 0,7	1,0 \pm 1,6	0,7 \pm 0,9
AGPI*	1,1 \pm 1,6	4,2 \pm 7,4	4,1 \pm 7,5	4,1 \pm 10,1	4,1 \pm 8,0	2,5 \pm 5,9	4,2 \pm 6,7	3,6 \pm 7,0	3,3 \pm 6,7
Bacteriales (Ramific. y no. Impar) *	0,8 \pm 0,9	0,1 \pm 0,1	0,4 \pm 0,7	0,2 \pm 0,5	0,3 \pm 1,0	0,2 \pm 0,3	0,1 \pm 0,1	0,3 \pm 0,7	0,3 \pm 0,5

(*) Diferencia significativa: Anova $p < 0,05$. Se destacan en color los grupos de ácidos grasos de mayor concentración.

Entre los consumidores, el valor de AGPI que presentó el oportunista: generalista *Ophionotus victoriae*, fue significativamente más bajo que el resto de los grupos, siendo el de los peces omnívoros/opportunistas el más alto obtenido. Los AGMI presentaron también altos valores en el grupo de los carnívoros carroñeros. Las concentraciones de AGPI variaron entre 1,1 \pm 1,6 % (MPS) y 4,8 \pm 7,9 % (*Himantothalus grandifolius*, productor primario) junto con 4,8 \pm 8,2 % (*Pyura setosa*, filtrador). El mayor AGPI entre todos los grupos y especies fue 20:5(n-3) seguido por 22:6(n-3) que estuvo presente en menores proporciones (Tabla 3.2 - Anexo). Los AGMI más dominantes en todos los grupos fueron

los isómeros de 18:1 seguidos por 20:1(n-9). Los ácidos grasos con doble insaturación (Dienes) también mostraron diferencias significativas entre los grupos analizados, siendo el 18:2(n-6) el de mayor valor. Los AG de cadena impar y ramificada estuvieron presentes en todos los grupos y especies, mostrando valores significativamente más altos en el MPS. Al nivel de especies, los AGPIs también fueron los AG más abundantes, con excepción de las salpas (filtradores) y algunos organismos carnívoros carroñeros (*Neobuccinum eatoni*, los isópodos, *Parbolarisia corrugatus* y las estrellas *Odontaster validus*, Ast. sp. 2, 5 y 6) que mostraron dominancia de los AGS y Monoenes respectivamente (Tabla 3.4 - Anexo). Los análisis de las medias de los porcentajes de marcadores específicos e índices de AG de los consumidores, mostraron diferencias entre los distintos grupos funcionales, con excepción del marcador AGPI/AGS y los AG de cadena impar y ramificada (Tabla 3.5).

Tabla 3.5. Resumen de las medias de la composición de biomarcadores específicos de ácidos grasos (% ± DE) para cada grupo funcional.

Ácidos Grasos	Biomarcador de:	Grupos Funcionales						
		Filtradores	Fitófagos	Suspensiv.	Oportunist./ generalistas	Peces omnívoros/ oportunistas	Omnívoros/ depositiv.	Carnívoros/ carroñeros
18:1(n-9/n-7)*	Medida de la incorporación bacteria, carnivoría vs. herbivoría	1,0 ± 0,5	0,6 ± 0,2	1,4 ± 0,6	1,2 ± 0,3	2,0 ± 0,4	0,2 ± 0,1	0,7 ± 1,1
AGPI/AGS	Carnivoría	2,5 ± 1,3	2,6 ± 0,7	2,8 ± 1,0	1,5 ± 0,3	2,4 ± 0,6	2,6 ± 0,8	2,8 ± 1,0
Σ C₁₆/Σ C₁₈*	Diatomeas/ flagelados	0,7 ± 0,2	0,8 ± 0,1	1,5 ± 1,0	1,1 ± 0,1	0,7 ± 0,1	1,2 ± 0,4	0,6 ± 0,2
Bacteriales (Ramific. y no. Impar)	Bacterias	0,4 ± 0,7	0,2 ± 0,5	0,3 ± 1,0	0,2 ± 0,3	0,1 ± 0,1	0,3 ± 0,7	0,3 ± 0,5
20:1 + 22:1 *	Zooplancton	5,2 ± 2,9	6,6 ± 0,9	12,5 ± 4,5	29,7 ± 3,2	3,6 ± 0,6	13,0 ± 4,9	19,7 ± 11,0
DHA/EPA*	Dinoflagelados/ diatomeas, carnivoría	0,8 ± 0,6	0,0 ± 0,0	0,3 ± 0,3	0,1 ± 0,0	0,9 ± 0,2	0,2 ± 0,1	0,4 ± 0,3

(*) Diferencia significativa: Anova $p < 0,05$.

El mayor valor del marcador 18:1(n-9/n-7) lo presentaron los peces omnívoros/oportunistas, mientras que los de menor valor fueron omnívoros/depositívoros y el fitófago *Nacella concinna*. Altos valores del marcador DHA/EPA presentaron tanto los peces nototenoideos como los organismos filtradores, indicando una predominancia en la

dieta de flagelados por sobre diatomeas. Concordantemente presentaron además bajos valores del marcador inverso $\sum C_{16}/\sum C_{18}$ (predominancia de diatomeas), junto con los carnívoros/carroñeros. Los valores más altos del indicador de zooplancton (20:1+22:1), los presentaron el oportunista/generalista *Ophionotus victoriae* seguido por los carnívoros/carroñeros.

El análisis de clasificación jerárquica (cluster) separó las muestras en 3 grupos principales, correspondientes a los productores primarios (PP), MPS (junto con dos “outliers”: una salpa y un individuo de esponja sp. 2) y un gran “cluster” agrupando a los consumidores (Fig. 3.1; 1-3). Este último a su vez se separó en subgrupos (a-f) que mostraron alta concordancia con los grupos funcionales definidos *a priori*, sin embargo algunos subgrupos (e y f), reunieron representantes de diferentes grupos funcionales con una alta similitud (Fig. 3.1; d-f).

El análisis de componentes principales (PCA), mostró la relación entre las muestras y los AG en función de la concentración que cada uno presenta en las mismas (Fig. 3.2). Si bien la mayoría de las muestras de los consumidores se agrupan en el centro del gráfico, se puede observar a grandes rasgos cómo cambia la composición de las mismas desde MPS, los organismos filtradores, los peces omnívoros/ oportunistas, los suspensívoros, carnívoros/carroñeros, terminando en el oportunista/generalista *Ophionotus v.* y los omnívoros/depositívoros, a medida que hay un cambio en la predominancia de los AGS, los AGPI de 18 C, AGPI de 20 C y 22 C; isómeros de 22:1, 20:1 y 18:1 principalmente y por último los AG bacteriales.

Así como los análisis previos multivariados confirmaron la separación de las muestras en los diferentes hábitos alimenticios, existe una alta correspondencia con las diferencias encontradas en el análisis de similitud (ANOSIM) (Tabla 3.6); el cual reveló que la mayoría de los grupos funcionales mostraron diferencias significativas (aunque el R entre algunos grupos fue menor a 0,5). Niveles de significancia mayores al 5% se encontraron entre el fitófago *Nacella concinna*, y los organismos suspensívoros, carnívoros/carroñeros y el oportunista/generalista *Ophionotus victoriae*. Lo mismo se observó entre el grupo de los suspensívoros con éste último. Por otra parte, tampoco fueron significativos los valores de R encontrados entre los peces omnívoros/oportunistas y los organismos filtradores, suspensívoros y carnívoros/carroñeros. Sin embargo, cabe destacar que la mayoría de estos grupos presentaron valores de R muy bajos, lo que estaría indicando una alta similitud entre sus muestras. MPS fue el grupo que más se diferenció del resto de los grupos funcionales ($R \geq 0,91$).

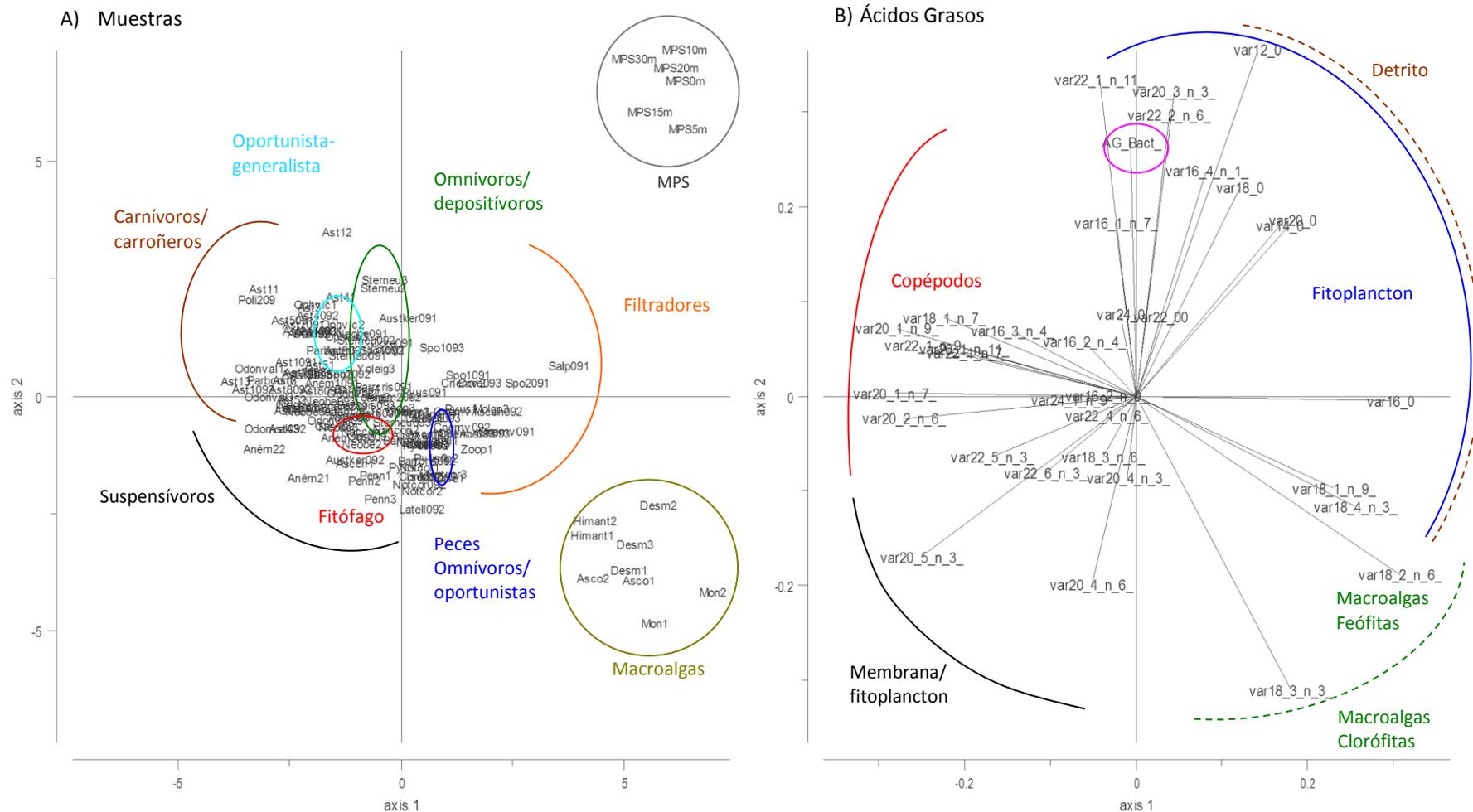


Fig. 3.2. Análisis de Componentes Principales (PCA) del perfil de ácidos grasos de todas las muestras analizadas. Se observan las muestras delimitadas por grupo funcional **A)** y las variables correspondientes, indicándose los principales marcadores tróficos **B)**.

Tabla 3.6. Análisis de similitudes ANOSIM entre grupos funcionales ($p < 0,05$)

Grupos Funcionales	MPS	Product. Primarios	Filtradores	Fitófagos	Suspensív.	Oportunist./ generalistas	Peces omnívoros/ oportunistas	Carnívoros/ carroñeros
Product. Primarios	0,91							
Filtradores	0,96	0,95						
Fitófagos	1,00	0,81	0,53					
Suspensív.	0,97	0,89	0,50	-0,06				
Oportunist./ generalistas	1,00	0,96	0,76	1,00	0,28			
Peces omnívoros/ oportunistas	1,00	0,74	0,06	0,98	-0,05	1,00		
Carnívoros/ carroñeros	1,00	1,00	0,47	0,20	0,42	0,42	0,21	
Onmívoros/ depositívoros	0,99	0,95	0,58	0,42	0,36	0,54	0,58	0,34

El análisis SIMPER de los grupos funcionales definidos *a priori* (Tabla 3.7), identificó a 20:5(n-3), 22:6(n-3) y 16:0, como los principales AG responsables de la similitud dentro de cada grupo de los consumidores. La mayor similitud entre grupos funcionales encontrada en el análisis, fue entre los organismos filtradores y los peces omnívoros/oportunistas (23,57 % disimilitud) diferenciados principalmente por las altas concentraciones de 20:4(n-6) que presentan estos últimos (Tabla 3.8 - Anexo).

Tabla 3.7. Porcentajes de similitud intra-grupo y variables determinantes de los mismos (SIMPER). La contribución de cada ácido graso se señala en distintos tonos.

Grupos Func.	> a 15-17%			entre 10-15%		entre 9-10%			
	MPS	Product. Primarios	Filtradores	Fitófagos	Suspensív.	Oportun./ generalist.	Peces omnív./ oportun.	Onmív./ depositív.	Carnív./ carroñeros
% Sim.	88,48	70,83	76,65	82,39	71,05	84,95	90,22	74,03	75,70
AG Det.	16:0	16:0	20:5(n-3)	20:5(n-3)	20:5(n-3)	20:1(n-9)	20:5(n-3)	20:5(n-3)	20:5(n-3)
	18:0	20:5(n-3)	22:6(n-3)	16:0	16:0	20:5(n-3)	22:6(n-3)	16:0	18:1(n-7)
	18:1(n-9)	18:1(n-9)	16:0	18:1(n-7)	22:6(n-3)	14:0	16:0	18:1(n-7)	16:0
	14:0	18:4(n-3)	18:0	18:0	18:0	16:0	18:1(n-9)	22:6(n-3)	22:6(n-3)
	Bact. FA.	18:2(n-6)	18:1(n-7)	18:1(n-9)	18:1(n-9)	18:1(n-9)	20:4(n-6)	16:1(n-7)	18:0
	16:1(n-7)	18:3(n-3)	18:1(n-9)	20:4(n-6)	20:4(n-6)	18:1(n-7)	18:0	18:0	20:1(n-9)

3.5 Discusión

En líneas generales, la separación de las muestras en los diferentes grupos funcionales según su composición de AG fue consistente con la clasificación teórica previa realizada basada en bibliografía. Sin embargo, entre los consumidores resultó difícil identificar hábitos alimenticios bien definidos, sugiriendo que muchas especies adoptan una estrategia más generalista, alimentándose de un amplio espectro de ítems.

3.5.1 Composición de ácidos grasos de las fuentes de carbono

El MPS se diferenció del resto de las muestras por presentar mayores porcentajes de ácidos grasos de cadena impar y ramificados, típicos de bacterias y sus productos de degradación (Dalsgaard et al. 2003); como así también de AGS (16:0, 18:0 principalmente.); y los AGMI 18:1(n-9) y 16:1(n-7), los que estarían indicando, además de la presencia de detritos y microalgas en las muestras, un alto grado de material degradado de éstas (Graeve et al. 2008). Presenta además vestigios de los marcadores de macroalgas, indicando posiblemente la presencia de detritos de las mismas en la columna de agua. Esta particular composición de AG encontrada en las muestras de MPS, reflejan la baja productividad primaria pelágica que presenta el sistema de Caleta Potter, incluso durante la época estival. En el caso de las macroalgas, la composición de ácidos grasos fue más rica en AGPI, a diferencia del MPS. A su vez, se separaron claramente las algas verdes o clorófitas de las pardas o feófitas, debido a que contienen una mayor proporción de AGPI de 18 C (18:3(n-3), 18:2(n-6), 18:4(n-3)) y niveles más bajos de AGPI de 20 C que las algas pardas (Khotimchenko et al. 2002; Li et al. 2002). Algunas algas verdes además suelen presentar altos niveles de 16:4(n-3) (Khotimchenko et al. 2002). Se considera que las clorófitas representan el linaje más moderno dentro de las macroalgas, y su composición de ácidos grasos es el que más se asemeja al de las plantas superiores, en donde generalmente predominan los AGPI de 18 C (Graeve et al. 2002). Por otra parte, las algas pardas o feófitas presentaron concentraciones relativamente altas de 20:5(n-3), 20:4(n-6), 18:1(n-9) y 18:4(n-3), con niveles un poco más bajos de 18:2(n-6) y 18:3(n-3). Estos resultados están en concordancia con otros trabajos realizados en esta zona (Graeve et al. 2002; Dalsgaard et al. 2003), en donde también describieron la predominancia de los AG 20:5(n-3) y 18:3(n-3) para el grupo de las algas pardas o feófitas y las clorófitas respectivamente.

3.5.2 Composición de ácidos grasos de los Consumidores

La agrupación de las muestras de los consumidores en los análisis multivariados, puede deberse a los altos niveles de los AGPI 20:5(n-3) y 22:6 (n-3) que presentan las mismas, junto con el AGS 16:0, correspondientes a AG de membrana, los cuales normalmente suelen presentarse en altas concentraciones en estos organismos bentónicos (Graeve et al. 1997; Parrish et al. 2000). El grado de insaturación de los AG que forman la membrana, determina en gran medida la fluidez de las mismas y mediante la incorporación selectiva de AGPI (n-3) en el ambiente acuático, los organismos se aseguran la integridad de sus biomembranas en aguas de bajas temperaturas (Dalsgaard et al. 2003), lo cual podría constituir una ventaja adaptativa para estos ambientes. Por otra parte, la dominancia de AG de membrana además indica la baja dependencia de lípidos de reserva (Graeve et al. 1997) lo que probablemente estaría indicando que la mayoría de estos organismos acumulan sólo pequeñas cantidades de lípidos.

Un patrón similar también se observó en comunidades de otras áreas polares. Graeve et al. (1997) describieron una constante general en la composición de ácidos grasos de organismos bentónicos del Ártico, caracterizada principalmente por la abundancia de los AGPIs 20:5(n-3), 22:6(n-3) y el AGS 16:0; pero además encontraron una alta variabilidad no sólo entre las especies, sino también entre individuos dentro de las mismas. Renaud et al. (2011), en su trabajo sobre comunidades bentónicas del Ártico, utilizando la técnica de análisis de isótopos estables, encontró que especies pertenecientes a grupos taxonómicos diferentes ocupaban cada grupo funcional, documentando de esta manera, hábitos omnívoros en estas comunidades.

-Organismos filtradores

Los valores encontrados en algunos marcadores de AG específicos de fitoplancton estarían indicando una baja proporción del mismo, lo cual se correspondería con la baja producción primaria pelágica de Caleta Potter (Schloss et al. 2002) y una mayor proporción de diatomeas por sobre flagelados en la alimentación de los organismos filtradores. En general éstos presentaron bajos valores del índice indicador de carnivoría $18:1(n-9)/(n-7)$ (por debajo de uno) con excepción de una especie de esponja (sp. 2) y las salpas, las cuales presentaron el mayor valor de carnivoría entre todos los organismos de este grupo. Esto concuerda, en el caso de las esponjas sp. 2, con las altas concentraciones del marcador 20:1(n-9) (~9%) y en el caso de las salpas, a los altos valores de 18:1(n-9) (~9%) que a su

vez podría estar indicando presencia de fitoplancton, en particular Prymnesiófitas (Dalsgaard et al. 2003) o detritos. Los AG indicadores de presencia de copépodos (isómeros de 20:1), estuvieron presentes en todas las especies, pero en concentraciones más elevadas en *Laternula elliptica* y en las esponjas sp.2. En particular el 20:1(n-9), principal componente del copépodo herbívoro *Calanoides acutus*, podría ser tomado directamente de la dieta o mediante la incorporación de grandes cantidades de 18:1(n-9) y posterior elongación a 20:1(n-9) para incrementar su valor calórico (Graeve et al. 2008). Una tercera posibilidad es la biosíntesis *de novo* de dicho ácido graso, lo cual por el momento es sólo conocido en copépodos herbívoros Calanoideos (Sargent y Henderson 1986; Dalsgaard et al. 2003; Bergé y Barnathan 2005). En el caso de que el origen de este ácido graso fuese de la dieta, estaría sugiriendo una dieta más omnívora para estos organismos bentónicos. La gran plasticidad y eficiencia en el aprovechamiento de las fuentes de alimento disponibles que presenta este grupo, podría constituir una adaptación a la estacionalidad del alimento en estos ambientes y ya ha sido descrita en trabajos previos (Tatián et al. 2008).

Por otra parte, la separación en los análisis multivariados, de las esponjas y salpas del resto de los organismos filtradores, puede deberse a que presentan una mayor cantidad de AGS y de algunos MUFA, similar a la del MPS, del cual podrían estar tomando dichos ácidos grasos (aunque podría ser también del material resuspendido); mientras que *L. elliptica* y el grupo de las ascidias presentan valores de AGPI típicos de las macroalgas y detritos de las mismas, insinuando su incorporación en la alimentación. Precisamente, la gran similitud encontrada entre los organismos filtradores y los peces omnívoros/oportunistas (23,57 % disimilitud) puede deberse principalmente a los altos valores de los ácidos grasos de membrana 22:6 (n-3) y 20:5 (n-3) presentes en ambos grupos; diferenciándose casi exclusivamente por los mayores valores del marcador de feófitas 20:4(n-6), que presentan los peces Nototenoideos. Relativamente altos niveles de 20:4 (n-6) sugieren además una asociación con microorganismos que residen en el sedimento. La fuente de 20:4 (n-6) en la dieta de los invertebrados marinos no es certera y se la ha atribuido a (1) macroalgas (Takagi et al. 1980), (2) determinadas especies de diatomeas (Dunstan et al. 1994), pero más frecuentemente a (3) protozoos y microeucariotas en el sedimento (Fullarton et al. 1995). Recientemente, estudios en bacterias de vida libre y endosimbióticas de áreas profundas, han revelado su capacidad metabólica de producir 20:4 (n-6) y otros AGPI (Nichols et al. 1993; Russell y Nichols 1999; Howell et al. 2003).

Las pequeñas cantidades de ácidos grasos ramificados y de cadena impar que presenta el grupo de los filtradores, reflejan ingesta de materia orgánica altamente degradada, que podrían incorporarla del material particulado en la columna de agua o de la resuspensión del sedimento (Graeve et al. 2008).

-Organismos suspensívoros

Los organismos suspensívoros presentaron una composición de AG similar a la de los filtradores (~70% SIMPER), diferenciándose principalmente en los mayores valores del marcador de macroalgas 20:4(n-6), de copépodos (isómeros de 20:1) y menor valor de 22:6(n-3) (marcador de membrana/flagelados). Los altos valores de este último marcador que presentan las anémonas, las asemeja más al grupo de los filtradores, separándolas a su vez de los pennatuláceos que presentan mayores proporciones del posible marcador de feófitas 20:4(n-6).

En general, el grupo presenta un mayor valor del índice de carnivoría que los organismos filtradores lo que podría explicarse por las concentraciones más elevadas de AG típicos de copépodos.

La composición de ácidos grasos de este grupo, sugiere como en el caso de los filtradores, una alimentación basada en un amplio espectro de presas, desde material resuspendido a presas pelágicas capturadas, lo que podría permitirles compensar la escasez de MOP fresco sedimentado, durante una mayor parte del año. Este comportamiento alimenticio que presentan los organismos suspensívoros, ha sido descrito previamente en otros trabajos para áreas antárticas similares (por ej. Gili et al. 2001). Sin embargo, Iken et al. (2001) observó el mismo patrón en organismos suspensívoros de comunidades de aguas profundas, en la planicie abisal del NE Atlántico.

-Fitófago *Nacella concinna*

El marcador DHA/EPA presentó valores muy por debajo de uno, indicando predominancia de diatomeas por sobre flagelados en la dieta de *Nacella*, lo cual está en concordancia con lo descrito para esta especie, ya que se alimenta principalmente de diatomeas bentónicas que se encuentran generalmente sobre macroalgas (Barnes 1980, Dunton 2001), y no así de individuos pelágicos. Sin embargo, el marcador inverso utilizado ($\sum C_{16}/\sum C_{18}$), mostró también valores por debajo de uno. Esto podría deberse a las altas concentraciones que presentan los ácidos grasos de 18 C y en particular el 18:1(n-7), originado probablemente por la elongación de 16:1(n-7), AG más importante de diatomeas (Graeve et al. 2008), las

cuales componen gran parte de la alimentación de *Nacella*. Otro ácido graso típico de diatomeas es el 20:5(n-3) que también presentó altas concentraciones. Por otra parte, los índices indicadores de carnivoría presentaron bajos valores, lo que en conjunto corrobora las preferencias alimentarias del gastrópodo. Sin embargo, resulta extraña la presencia (aunque en trazas) de los marcadores típicos de copépodos (principalmente isómeros de 20:1), lo que puede deberse a diferentes orígenes, ya mencionados para los organismos filtradores, pero aún no descritos en ningún trabajo para *N. concinna*.

-Oportunista/ generalista *Ophionotus victoriae*

Presenta AG típicos de macroalgas, principalmente feófitas y de fitoplancton, con predominancia de diatomeas en su dieta.

Si bien los valores de AGPI son elevados, no superan a las altas concentraciones de Monoenes que presenta, principalmente de 20:1(n-9). Las altas proporciones de este ácido graso, junto con las pequeñas concentraciones del isómero n-7, indican una predominancia de copépodos en la alimentación. En general, la composición de ácidos grasos refleja un hábito alimenticio omnívoro oportunista. Igualmente, en otros trabajos se ha descrito para esta especie una dieta bastante generalista, abarcando un amplio espectro de presas y hábitos alimenticios, llegando a presentar además un comportamiento canibalístico sobre juveniles (McClintock 1994; Norkko et al. 2007).

-Peces omnívoros/ oportunistas

Presentaron el mayor valor del índice de carnivoría 18:1(n-9/n-7) entre todos los grupos funcionales. Sin embargo, también estuvieron presentes los marcadores de macroalgas (principalmente de feófitas) y también AG típicos de microalgas (aunque en menores cantidades), lo que puede explicar la alta similitud con el grupo de los organismos filtradores (R= 0.006, ANOSIM; 76% similitud, SIMPER).

En particular, se han encontrado evidencias que indican que *Notothenia coriiceps* se alimenta no sólo intencionalmente, sino que además selectivamente sobre macroalgas, siendo las principales especies *Palmaria decipiens*, *Desmarestia menziesii*, *Iridaea cordata* y *Monostroma hariotii* (Iken et al. 1997).

Por otra parte, se ha demostrado que *N. rossii* vive en zonas más costeras durante los estadios juveniles, donde se alimenta principalmente del bentos, pero además del epibentos, plancton y necton. Luego de la etapa juvenil, esta especie migra aguas adentro para

reunirse con la población de adultos, que se alimenta principalmente de krill y peces (Barrera-Oro y Casaux 2008).

La composición de ácidos grasos de estos peces Nototenoideos concuerda con sus hábitos omnívoros descritos en trabajos previos, cuya dieta abarca un amplio rango de especies, tanto de organismos bentónicos (anfípodos, poliquetos, gastrópodos, pequeños bivalvos y algas) como pelágicos (salpas y krill) (Linkowski et al. 1983; Barrera-Oro y Casaux 1990; Dunton 2001; Barrera-Oro 2002; Casaux et al. 2003; Corbisier et al. 2004).

-Organismos Omnívoros/ depositívoros

Presencia del ácido graso típico de diatomeas 16:1(n-7) y del posible producto de su elongación 18:1(n-7). El alto valor de este ácido graso, junto con las bajas concentraciones de 18(1n-9), explican el bajo valor obtenido en el índice de carnivoría.

Además se encontraron marcadores de macroalgas en todas las especies, pero principalmente de feófitas en los poliquetos.

El bajo valor de R obtenido entre los organismos omnívoros/depositívoros y carnívoros/carroñeros, estaría indicando una alta similitud entre ambos grupos, lo que concuerda con el alto valor encontrado en el análisis SIMPER (72 % similitud). Esto puede deberse probablemente a que ambos grupos presentaron valores similares de AGPI (en especial 20:5(n-3)) y de AG ramificados y de cadena impar (típicos de bacterias y sus productos de degradación). En algunos poliquetos depositívoros se han observado ácidos grasos pertenecientes a más de una especie de bacteria, indicando una dieta no selectiva (Colaço et al. 2007). En general, los ácidos grasos encontrados en este grupo, concuerdan con una dieta mixta característica de estos organismos. En algunas especies, como en el erizo de mar *Sterechinus neumayeri*, Pearse y Giese (1966), observaron incluso coprofagia sobre heces de focas de Weddell.

-Organismos carnívoros/ carroñeros

La alta proporción de Monoenes que presentaron algunas especies del grupo, puede deberse no sólo a los altos valores de isómeros de 18:1, sino también a los AG típicos de copépodos (isómeros de 20:1). Esto puede explicar además, la alta similitud que presentan con el oportunista-generalista *Ophionotus victoriae*.

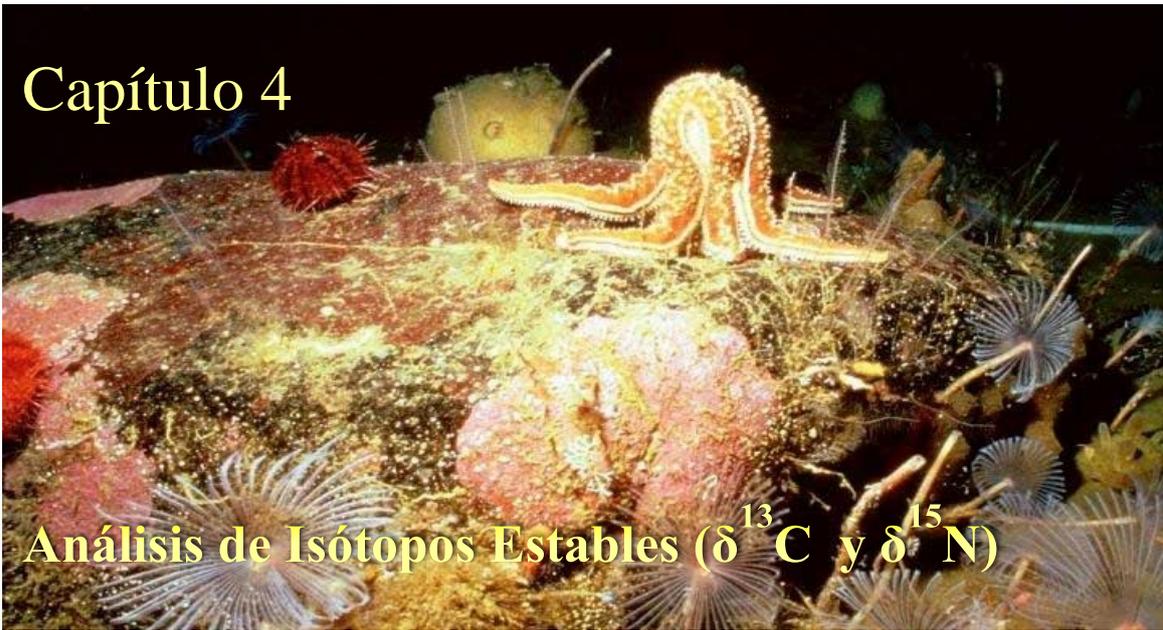
El principal índice utilizado como indicador de carnivoría (18:1(n-9/n-7)), presentó en general valores inesperadamente bajos (menores a uno) considerando los hábitos alimenticios del grupo, lo cual indicaría una alta heterogeneidad entre las preferencias

alimentarias de estos organismos. Sin embargo, puede deberse a la alta proporción de 18:1(n-7) encontrada en algunas especies (*N. eatoni*, *P. corrugatus*, nudibranquio y estrellas de mar), bastante inusual para organismos marinos, especialmente en combinación con bajos porcentajes del AG 18:1(n-9). El origen de 18:1(n-7) es difícil de determinar y se puede originar en algunas especies por elongación de 16:1(n-7) acumulado de la dieta o puede también llegar a ser sintetizado *de novo* (Graeve et al. 1997), al igual que el isómero (n-9) vía desaturación de 18:0. Por otra parte, en algunos trabajos con eufausiáceos, se ha encontrado una importante dependencia de este índice con el contenido total de lípidos (Stübbing y Hagen 2003). Por lo que este índice tiene una utilidad limitada como marcador trófico y tales conclusiones deben ser reforzadas por otros datos.

Los isópodos mostraron valores muy elevados de 18:1(n-9); si bien no se encontró información específica para la familia Serolidae, sí se observaron valores similares en otros trabajos referidos a otras familias (Graeve et al. 1997; Kelly y Scheibling 2012), lo que estaría indicando la alta proporción de contenido de origen animal en la alimentación.

Capítulo 4

Análisis de Isótopos Estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$)





Análisis de Isótopos Estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$)

4.1 Marco teórico

Desde mediados de los años 90 se ha incrementado el número de trabajos que utilizan el análisis de isótopos estables con el objeto de estudiar las relaciones tróficas en el ambiente marino, no obstante los primeros trabajos datan de los años '60 (Parker 1964). Esta técnica puede proveer información acerca de los hábitos alimenticios a largo plazo de una especie basado en la asimilación del alimento consumido, de tal manera que aporta una retrospectiva histórica de este comportamiento cuyo periodo varía dependiendo del tipo de tejido que se analice (Fry y Sherr 1984; Peterson y Fry 1987). Los isótopos estables más utilizados son los de nitrógeno y carbono (Peterson y Fry 1987) y son especialmente útiles para seguir las transferencias desde las plantas y el material detrítico hasta los herbívoros y consumidores secundarios. La combinación de ambos isótopos se usa para determinar las vías de transferencia de la materia orgánica y la estructura trófica de los ecosistemas (Muñoz et al. 2009). En muchos ecosistemas, las distintas fuentes de materia orgánica tienen diferentes relaciones isotópicas $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$, por lo que las dietas de los animales se pueden inferir a partir de la señal isotópica de sus tejidos. En el paso entre niveles tróficos sucesivos ocurre un cambio en las proporciones isotópicas, debido al propio metabolismo de los compuestos de carbono y nitrógeno (Muñoz et al 2009). Las proporciones de isótopos estables de C y N en los tejidos de los organismos, son utilizadas como indicador de las fuentes originales de carbono en la base de la cadena trófica y del nivel trófico de la población respectivamente (Peterson y Fry 1987). La posición trófica de un consumidor está definida por la proporción relativa de las diferentes presas en su dieta (Richoux y Froneman 2009). La proporción de $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ puede indicar el nivel trófico de la

población, ya que la señal de $\delta^{15}\text{N}$ de un organismo se ve enriquecida en $\sim 3\text{-}4\text{‰}$ con respecto a su dieta (media $3,4\text{‰}$) (Minagawa y Wada 1984; Peterson y Fry 1987; Vander Zanden y Rasmussen 1999). Este enriquecimiento típicamente resulta de la excreción preferencial de ^{14}N , más liviano, como un subproducto de la síntesis de proteínas, dejando al animal enriquecido en ^{15}N comparado con su dieta.

En el caso de los isótopos de ^{13}C y ^{12}C , son fijados en distintas proporciones por los productores primarios y dichas proporciones muestran mínimos cambios cuando son asimilados por los consumidores (Fry y Sherr 1984). Como resultado de esto, la proporción de $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ en tejidos animales puede ser utilizada como indicador de la fuente original de carbono en la base de la cadena trófica.

Sin embargo, se debe tener en cuenta que este fraccionamiento isotópico no es constante y que muchos factores pueden causar variación (Gannes et al. 1997), como por ejemplo distintas especies (De Niro y Epstein 1981), fuentes de alimento (Fantle et al. 1999), contenido de nitrógeno en la dieta (Adams y Sterner 2000), o estrés nutricional o hídrico (Hobson et al. 1993). A pesar de esto, los isótopos estables han sido utilizados satisfactoriamente en el estudio de redes tróficas antárticas (Wada et al. 1987; Burns et al. 1998) y sólo algunos trabajos se han enfocado en comunidades bentónicas (Dunton 2001; Nyssen et al. 2002; Nyssen et al. 2005; Gillies et al. 2012, 2013).

Esta técnica ha sido también empleada en algunas especies que debido a sus hábitos alimenticios o su tamaño resulta muy difícil determinar la dieta por métodos más tradicionales, como es el caso de varias especies de crustáceos, cuyas características propias del sistema digestivo dificulta la identificación de sus presas en el contenido estomacal (Fantle et al. 1999; Abed-Navandi y Dworschak 2005)

Los isótopos estables tienen el potencial de capturar simultáneamente, interacciones complejas, incluyendo la omnivoría trófica; y de rastrear el flujo de masa o energía a través de comunidades ecológicas (Peterson y Fry 1987; Cabana y Rasmussen 1996; Post 2002)

4.2 Análisis de las Proporciones Isotópicas

Para el análisis de las proporciones de isótopos de C y N, se siguió la metodología descrita en Richoux y Froneman (2007). Las muestras se secaron a peso constante (50°C) y fueron homogeneizadas con mortero o trituradas en pequeños trozos (filtros). Sedimentos, estrellas de mar y crustáceos se trataron previamente con 1 M HCl para

eliminar carbonatos, se enjuagaron con agua destilada y luego se secaron y re-homogeneizaron. Además se extrajeron los lípidos de todas las muestras tratándolas con una solución de Cloroformo-Metanol 2:1 durante 8 a 10 horas. Se enjuagaron dos veces con agua destilada, se centrifugaron y se descartó la fase líquida. Una vez secas las muestras se enviaron al Laboratorio de Isótopos Estables Livianos del Departamento de Arqueología, Universidad de Ciudad del Cabo, Sudáfrica, donde se hizo el análisis de las proporciones isotópicas de C y N en un espectrómetro de masas (IRMS) Thermo Finnigan Delta XP Plus conectado a través de un equipo Termo Finnigan Conflo III con un analizador elemental Thermo Flash EA 1112. Las proporciones isotópicas fueron expresadas en la notación delta convencional (δ) definida como una desviación de los estándares en partes por mil (‰) según la siguiente ecuación:

$$\delta (\text{‰}) = (R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}} - 1) \times 1000 \quad \text{Ec. 1}$$

Donde δ (‰) es $\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ y R_{muestra} y $R_{\text{estándar}}$ son las proporciones de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ de la muestra y estándar, respectivamente. Los datos crudos fueron corregidos con estándares de composición isotópica conocida (sacarosa, MG: gel proteínico producido por Merck, gel de hueso de foca: desmineralizado y disuelto en ácido y valina) y normalizados con respecto a los estándares internacionales. Los resultados de C y N fueron expresados relativos a v-PDB (Pee-Dee Belemnite estándar) y al N_2 atmosférico respectivamente. La precisión analítica del instrumento es aprox. $\pm 0.2\text{‰}$ (1 DS). La preparación de las muestras se llevó a cabo en el Departamento de Zoología y Entomología, Universidad de Rhodes, Sudáfrica, bajo la supervisión del Dr. William Froneman, en el marco del Programa de Cooperación Científico-Tecnológica entre el Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva de la República Argentina (MINCYT) y el NRF (National Research Foundation) de Sudáfrica.

4.3 Tratamiento estadístico

El cálculo de la posición trófica de los consumidores se abordó por medio de dos metodologías diferentes, con el objeto de comparar las distintas aproximaciones. Por un lado se utilizó el modelo propuesto por Vander Zanden y Rasmussen (1999):

$$\text{Posición Trófica}_{\text{consumidor}} = \text{NT}_{\text{basal}} + ((\delta^{15}\text{N}_{\text{consumidor}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{basal}}) / D\delta^{15}\text{N}) \quad \text{Ec. 2}$$

En donde NT_{basal} es el nivel trófico correspondiente a las muestras cuyos valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($\delta^{15}\text{N}_{\text{basal}}$) fueron seleccionados como base de la cadena trófica y $\delta^{15}\text{N}_{\text{consumidor}}$ corresponde al valor de $\delta^{15}\text{N}$ del consumidor. Este modelo generalmente asume tres supuestos: que el fraccionamiento isotópico de $\delta^{15}\text{N}$ ($D\delta^{15}\text{N}$) es 3.4‰, que el fraccionamiento de $\delta^{13}\text{C}$ es cercano a 0‰; y que el carbono y nitrógeno se mueven a través de la red con una estequiometría similar. Un fraccionamiento trófico medio de 3,4‰ es un supuesto robusto y aplicable cuando se estudian redes tróficas completas, que incluyen numerosas vías y especies. En cuanto al $\delta^{15}\text{N}$ base, se debe elegir uno que integre los cambios isotópicos en una escala temporal similar a la del consumidor secundario de interés, que cubra además el mismo período de tiempo que dicho consumidor secundario (por ej. ser colectado en el mismo año) y que capture la variabilidad espacial que contribuye a la señal isotópica del consumidor secundario de interés. Para ello, los consumidores primarios de vida larga (como los mejillones y caracoles), son una muy buena opción ya que satisfacen estos criterios y proveen una línea de base apropiada para cuantificar la posición trófica de consumidores secundarios (Post 2002). En este trabajo, debido a la ausencia de muestras de fitoplancton y de un consumidor primario de vida larga, se utilizaron los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del MPS y de las salpas como base de la cadena trófica ($\delta^{15}\text{N}_{\text{basal}}$) y se les asignó el nivel trófico (NT_{basal}) 1 (fuente primaria de carbono) al MPS y 2 (consumidores primarios) a las salpas, ya que aquí son considerados organismos filtradores que se alimentan de los pequeños y diversos ítems que componen el microplancton (von Harbou et al. 2011).

Por otra parte, se utilizó el método empleado por Iken et al. (2001) y se comparó con los resultados obtenidos en los cálculos anteriores. Aquí también se asumió un fraccionamiento trófico medio de 3,4‰ entre niveles tróficos adyacentes.

Debido a la falta de homocedasticidad de los datos (Levene: $p < 0,05$), aún luego de aplicar diversas transformaciones a la variable, se decidió realizar un análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis) para comparar las proporciones isotópicas entre diferentes taxones y grupos funcionales. Se aplicó la prueba *a posteriori* de Conover (1999) basada en comparaciones de a pares entre medias de los rangos de grupos funcionales, para detectar cuáles grupos presentaron diferencias. El nivel de significancia utilizado en todas las pruebas es de 95%. Se realizaron análisis de correlación entre $\delta^{15}\text{N}$ y los valores de NT obtenidos por los diferentes métodos utilizados, para determinar cuál método refleja mejor

el patrón encontrado con $\delta^{15}\text{N}$. Se utilizó el programa InfoStat (Di Rienzo et al. versión 2011) para llevar a cabo todos los análisis.

4.4 Resultados

4.4.1 Proporciones de Isótopos Estables - $\delta^{15}\text{N}$ y Niveles Tróficos (NT) derivados

El rango observado de los valores medios de $\delta^{15}\text{N}$ fue entre 0,6‰ (MPS) y 12,8‰ (el pez *Notothenia coriiceps*) (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (\pm DE) de las muestras colectadas de la comunidad bentónica de Caleta Potter. n: número de réplicas analizadas.

Muestras	N	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Sedimentos (microalgas/ detritos/ bacterias):			
5m	5	-20,7 \pm 1,9	3,8 \pm 0,3
10m	5	-21,1 \pm 3,0	4,3 \pm 0,7
20m	5	-22,5 \pm 0,5	4,7 \pm 0,6
30m	5	-23,0 \pm 0,3	4,3 \pm 0,4
MPS (plancton/detritos):			
0m	1	-26,6	0,4
5m	1	-26,0	1,5
10m	1	-27,6	2,7
15m	1	-26,2	-0,8
20m	1	-25,7	-0,4
30m	1	-26,3	0,5
Productores			
Macroalgas:			
<i>Desmarestia</i> sp. (Phaeophyta)	5	-17,8 \pm 0,8	5,4 \pm 0,5
<i>Ascoseira mirabilis</i> (Phaeophyta)	2	-11,6 \pm 0,0	3,1 \pm 0,0
<i>Adenocistis utricularis</i> (Phaeophyta)	2	-11,7 \pm 0,0	5,6 \pm 0,0
<i>Monostroma</i> sp. (Chlorophyta)	5	-17,4 \pm 1,5	4,9 \pm 0,1
Filtradores			
Ascidias:			
<i>Molgula pedunculata</i>	5	-24,0 \pm 0,3	5,6 \pm 0,8
<i>Corella antarctica</i>	2	-23,7 \pm 0,0	6,1 \pm 0,1
<i>Corella antarctica</i> '09	4	-23,9 \pm 0,8	7,0 \pm 0,4
<i>Pyura setosa</i>	2	-24,1 \pm 0,6	7,6 \pm 0,5
<i>Pyura setosa</i> '09	3	-24,0 \pm 0,4	6,9 \pm 0,5
<i>Cnemidocarpa verrucosa</i>	5	-25,5 \pm 0,5	5,6 \pm 0,8
<i>Ascidia challengerii</i>	5	-24,9 \pm 0,7	5,4 \pm 0,4
Bivalvia: <i>Laternula elliptica</i>	5	-21,8 \pm 0,5	4,9 \pm 0,7
<i>Laternula elliptica</i> '09	5	-23,4 \pm 0,4	4,6 \pm 0,8
Esponja sp. 1	4	-25,9 \pm 0,6	3,8 \pm 0,7

Tabla 4.1 (continuación). Valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (\pm DE) de las muestras colectadas de la comunidad bentónica de Caleta Potter. n: número de réplicas analizadas.

Esponja sp. 2	2	-26,8 \pm 0,2	4,1 \pm 0,2
Salpas	2	-27,3 \pm 0,0	2,8 \pm 0,7
Suspensívoros			
Pennatúlidos	5	-21,4 \pm 0,5	7,5 \pm 0,4
Zooplankton	2	-25,7 \pm 1,0	5,9 \pm 0,0
Anfípodos	3	-21,9 \pm 0,1	1,4 \pm 0,4
Anémona sp. 1	2	-20,0 \pm 0,4	9,2 \pm 0,1
Anémona sp. 2	2	-18,7 \pm 0,8	10,3 \pm 0,5
Anémona sp. 2'09	5	-16,9 \pm 0,4	11,4 \pm 0,5
Oportunistas/ generalistas			
Ophiuroidea: <i>Ophionotus victoriae</i>	5	-17,3 \pm 0,8	7,6 \pm 1,4
Omnívoros/ depositívoros			
Poliqueto sp. 2	2	-14,3 \pm 0,1	9,4 \pm 0,1
Poliqueto sp. 3	2	-16,2 \pm 0,2	11,0 \pm 0,4
Echinoidea: <i>Sterechinus neumayeri</i>	3	-15,2 \pm 2,1	6,6 \pm 1,9
<i>Sterechinus neumayeri</i> '09	3	-19,0 \pm 3,3	8,4 \pm 0,2
Bivalvia: <i>Yoldia eightsi</i>	5	-11,6 \pm 1,0	8,3 \pm 0,8
Carnívoros/ carroñeros			
Polychaeta: <i>Barrukia cristata</i>	2	-17,0 \pm 0,1	10,1 \pm 0,0
<i>Barrukia cristata</i> '09	5	-14,8 \pm 1,2	10,4 \pm 0,7
Gastrópodo sp. 1	2	-19,0 \pm 0,1	11,1 \pm 0,6
Gastrópodo sp. 2	2	-21,2 \pm 0,0	8,0 \pm 0,7
Gastropoda: <i>Neobuccinum eatoni</i>	5	-14,7 \pm 1,2	12,0 \pm 0,7
<i>Neobuccinum eatoni</i> '09	7	-15,1 \pm 1,4	12,0 \pm 0,5
Isópodo (Fam. Serolidae)	5	-18,3 \pm 0,6	9,1 \pm 0,7
<i>Parbolarsia corrugatus</i>	5	-17,5 \pm 2,1	10,7 \pm 1,0
Asteroidea:			
<i>Odontaster validus</i>	4	-15,1 \pm 1,5	9,5 \pm 0,8
<i>Odontaster validus</i> '09	2	-20,9 \pm 0,4	9,1 \pm 0,7
Ast. sp. 1 (<i>Acodontaster hodgsoni</i>)	2	-17,1 \pm 0,5	10,9 \pm 1,0
Ast. sp. 1 (<i>Acodontaster hodgsoni</i>)'09	2	-15,7 \pm 0,5	12,7 \pm 0,7
Ast. sp. 4	5	-15,7 \pm 2,3	9,2 \pm 0,3
Ast. sp. 5	5	-13,5 \pm 0,5	10,3 \pm 0,5
Ast. sp. 7	5	-18,7 \pm 2,0	9,4 \pm 0,8
Ast. sp. 8	6	-20,7 \pm 1,1	9,4 \pm 0,9
Ast. sp. 9	5	-23,8 \pm 1,2	7,1 \pm 0,6
Ast. sp. 10	3	-16,1 \pm 0,4	12,5 \pm 0,8
Ast. sp. 11	2	-22,8 \pm 0,7	8,6 \pm 0,2
Ast. sp. 12	2	-23,0 \pm 0,1	7,0 \pm 0,1
Gastropoda, Nudibranchia:			
<i>Austrodoris kerguelensis</i>	6	-19,8 \pm 2,9	8,5 \pm 1,7
Peces omnívoros/opportunistas			
<i>Notothenia coriiceps</i>	5	-19,9 \pm 0,8	12,8 \pm 0,4
<i>Notothenia rossi</i>	5	-21,4 \pm 1,0	11,9 \pm 0,7

En el grupo de las macroalgas los valores variaron entre 3,1‰ (*Ascoseira mirabilis*) y 5,6‰ (*Adenocistis utricularis*). Las muestras de sedimento presentaron valores intermedios entre el MPS (0,6‰) y las macroalgas, con una media de 4,3‰. En el grupo

de los consumidores, los valores variaron entre 1,4‰ (anfípodos) y 12,8‰ (el pez *Notothenia coriiceps*). En el grupo de los organismos filtradores, la media de $\delta^{15}\text{N}$ varió entre 2,8‰ (salpas) y 7,6‰ (la ascidia *Pyura setosa*). Una gran variabilidad en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ presentó el grupo de los suspensívoros, con medias que oscilaron desde 1,4‰ (anfípodos) hasta 11,4‰ (anémoma sp. 2). El resto de los grupos mostraron valores que variaron entre 6,6-11,0‰ (omnívoros/depositívoros), 11,9-12,8‰ (peces omnívoros/oportunistas), 7,6‰ (*Ophionotus victoriae*: oportunista/generalista) y 7,0-12,7‰ (carnívoros/carroñeros).

El análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis) con los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre grupos funcionales, reveló diferencias significativas (Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Prueba de Kruskal-Wallis de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre grupos funcionales (A) y prueba *a posteriori* de comparación entre medias de rangos de dichos grupos (B).

A)

Grupos Funcionales	N	Media \pm DE	Mediana	gl	H	p
Carnívoros/ Carroñeros	21	9,88 \pm 1,63	9,48	8	47,73	< 0,0001
Filtradores	12	5,36 \pm 1,41	5,48			
Productores Primarios	4	4,75 \pm 1,13	5,17			
Omnívoros/ Depositívoros	5	8,74 \pm 1,60	8,42			
Oportunistas/ Generalistas	5	7,64 \pm 1,41	7,95			
Peces Omnív./ Oport.	2	12,35 \pm 0,61	12,35			
Sedimento	4	4,28 \pm 0,37	4,30			
MPS	6	0,63 \pm 1,28	0,43			
Suspensívoros	6	7,62 \pm 3,62	8,32			

B)

Grupos Funcionales	Rangos			
MPS	3,83	A		
Sedimento	13,50	A	B	
Productores Primarios	17,50	A	B	C
Filtradores	20,50	A	B	C
Oportunistas/ Generalistas	34,00		B	C D
Suspensívoros	36,67		B	C D
Omnívoros/ Depositívoros	41,20			C D
Carnívoros/ Carroñeros	49,10			D
Peces Omnív./ Oport.	62,50			D

La prueba de comparaciones *a posteriori* de Conover, reveló diferencias entre las macroalgas con el grupo de los organismos carnívoros/ carroñeros y peces omnívoros/ oportunistas. El sedimento además se diferenció de los omnívoros/ depositívoros, en tanto que el MPS mostró diferencias significativas con todos los grupos de los consumidores excepto con los filtradores, los cuales se diferenciaron de los carnívoros/ carroñeros y los peces omnívoros/ oportunistas. El resto de grupos de consumidores no presentaron diferencias significativas entre sí.

El valor medio de $\delta^{15}\text{N}$ de las salpas, sugerido como representante del nivel trófico (NT) 2, fue 2,8 ‰; mientras que el del MPS (NT: 1) fue 0,6 ‰. A partir de ésto, se calcularon los NT derivados para el resto de los organismos utilizando la ecuación 2 (Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Valores de Nivel Trófico (NT) calculados para cada especie con las diferentes metodologías. En distinto tono se indican los NT del 1 al 4.

Muestras	NT 1	NT 2	NT 3	NT 4
	NT según metodología de Vander Zanden y Rasmussen (1999)		NT según metodología de Iken et al. (2001)	
	NT con Salpas	NT con MPS		
MPS	1,4	1,0	1	
Sedim.	2,4	2,08	1	
Productores Primarios				
<i>Desmarestia sp.</i>	2,8	2,4	2	
<i>Monostroma sp.</i>	2,6	2,26	2	
<i>Adenocistis utricularis</i>	2,8	2,45	2	
<i>Ascoseira mirabilis</i>	2,1	1,72	1	
Filtradores				
Salpas	2,0	1,6	1	
Esponja sp. 2	2,4	2,0	1	
Esponja sp. 1	2,3	1,9	1	
<i>Cnemidocarpa verrucosa</i>	2,8	2,5	2	
<i>Ascidia challengerii</i>	2,8	2,4	2	
<i>Pyura setosa</i>	3,4	3,0	3	
<i>Pyura setosa'09</i>	3,2	2,8	2	
<i>Molgula pedunculata</i>	2,8	2,5	2	
<i>Corella antarctica'09</i>	3,0	2,9	2	
<i>Corella antarctica</i>	3,2	2,6	2	
Bivalvia: <i>Laternula elliptica'09</i>	2,5	2,2	2	
<i>Laternula elliptica</i>	2,6	2,2	2	
Suspensívoros				
Zooplancton	2,9	2,6	2	
Anfípodos	1,6	1,2	1	
Pennatúlidos	3,4	3,0	3	
Anémona sp. 1	3,9	3,5	3	
Anémona sp. 2	4,2	3,9	3	
Anémona sp. 2'09	4,5	4,2	4	

Tabla 4.3 (continuación). Valores de Nivel Trófico (NT) calculados para cada especie con las diferentes metodologías. En distinto tono se indican los NT del 1 al 4.

Oportunistas/ Generalistas			
Ophiuroidea: <i>Ophionotus victoriae</i>	3,4	3,1	3
Omnívoros/ Depositívoros			
Ophiuroidea: <i>Sterechinus neumayeri</i> '09	3,6	3,3	3
<i>Sterechinus neumayeri</i>	3,1	2,8	2
Poliqueto sp. 3	4,4	4,1	4
Poliqueto sp. 2	3,9	3,6	3
Bivalvia: <i>Yoldia eightsi</i>	3,6	3,3	3
Carnívoros/ Carroñeros			
Ast. sp. 9	3,3	2,9	2
Ast. sp. 12	3,2	2,9	2
Ast. sp. 11	3,7	3,3	3
Gastrópodo sp. 2	3,5	3,2	3
<i>Odontaster validus</i> '09	3,9	3,5	3
<i>Odontaster validus</i>	4,0	3,6	3
Ast. sp. 8	3,9	3,6	3
Gastropoda, Nudibranchia: <i>Austrodoris kerguelensis</i>	3,7	3,3	3
Gastrópodo sp. 1	4,4	4,1	4
Ast. sp. 7	3,9	3,6	3
Isopódo (<i>Serolidae</i>)	3,9	3,5	3
Nemertino (<i>Parbolarisia corrugatus</i>)	4,3	4,0	3
Ast. sp. 1 (<i>Acodontaster hodgsoni</i>)	4,4	4,0	4
Ast. sp. 1 (<i>Acodontaster hodgsoni</i>)'09	4,9	4,5	4
Polychaeta: <i>Barrukia cristata</i>	4,1	3,8	3
<i>Barrukia cristata</i> '09	4,2	3,9	3
Ast. sp. 10	4,9	4,5	4
Ast. sp. 4	3,9	3,5	3
Gastropoda: <i>Neobuccinum eatoni</i> '09	4,7	4,3	4
<i>Neobuccinum eatoni</i>	4,7	4,4	4
Ast. sp. 5	4,2	3,8	3
Peces Omnívoros/ Oportunistas			
<i>Notothenia rossi</i>	4,7	4,3	4
<i>Notothenia coriiceps</i>	4,9	4,6	4

En el primer caso, los valores de NT de diferentes grupos funcionales de los consumidores variaron entre 2,0-3,4‰ (filtradores), 1,6-4,5‰ (suspensívoros), 3,4‰ (el oportunista/generalista *Ophionotus victoriare*), 3,1-4,4‰ (omnívoros/depositívoros), 3,2-4,9‰ (carnívoros/carroñeros) y 4,7-4,9‰ (peces omnívoros/oportunistas). El modelo de red trófica propuesto en este trabajo incluye 4 NT (Fig. 4.1); en donde un total de 37 especies abarcaron los NT 3 y 4.

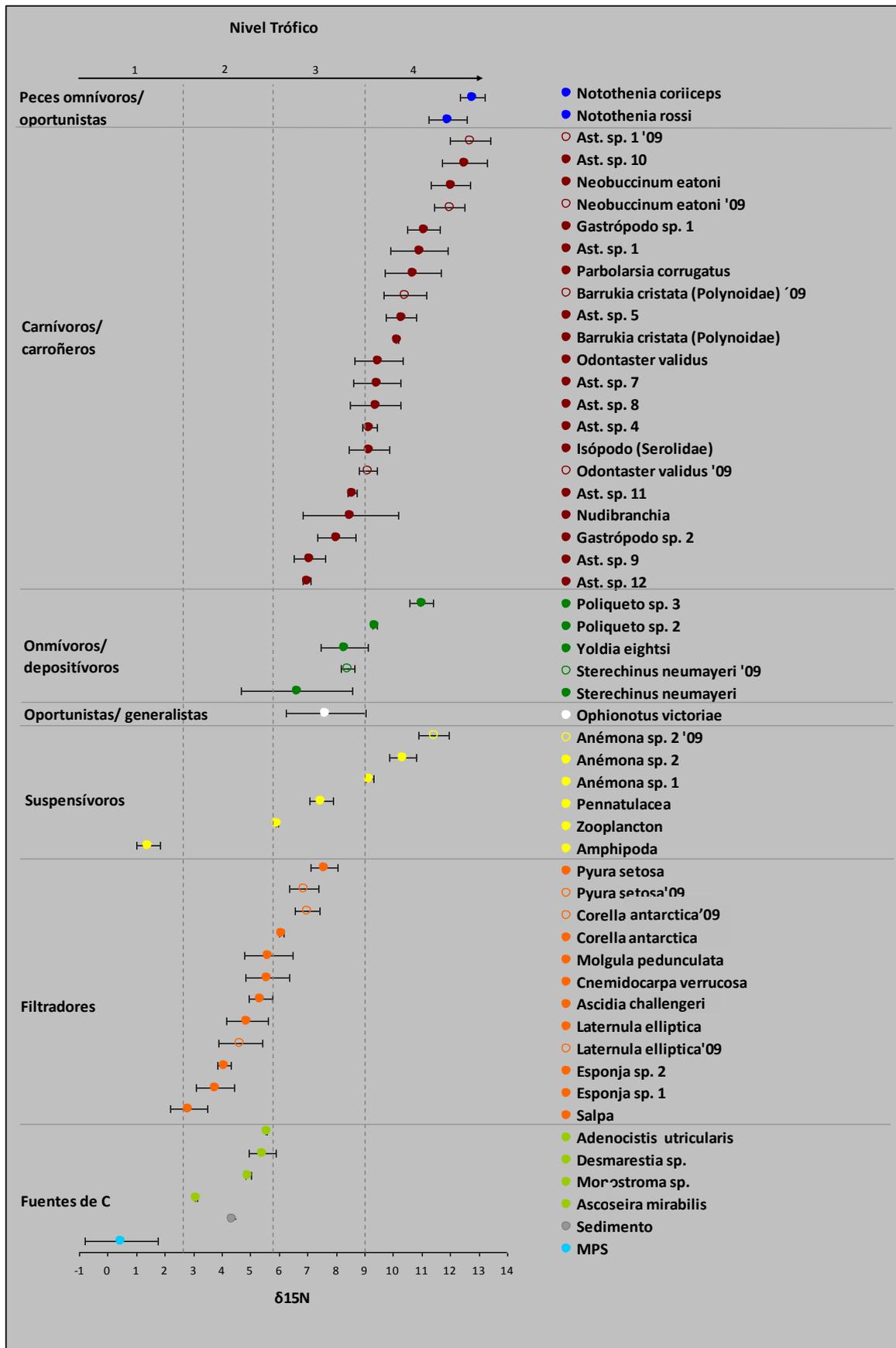


Fig. 4.1. Posición trófica relativa de cada especie/muestra analizada de Caleta Potter basada en $\delta^{15}N$ (ref. Tabla 4.1).

Entre los consumidores, mayoritariamente el grupo de los filtradores (salpas, Esponja sp. 1 y 2, *Molgula pedunculata*, *Cnemidocarpa verrucosa*, *Ascidia challengerii* y *Laternula elliptica*) y algunos suspensívoros (zooplancton y anfípodos) ocuparon el nivel trófico más bajo (NT 2: consumidores primarios).

En tanto que, organismos de diferentes grupos ocuparon el nivel superior de la red trófica (NT 4) principalmente representantes del grupo carnívoros/ carroñeros y el grupo de los peces omnívoros/ oportunistas; además de una especie suspensiva (Anémona sp. 2) y el Poliqueto sp. 3 (omnívoros/ depositívoros). El grupo de los organismos suspensívoros fue el más variado, con representantes en todos los niveles tróficos. Los valores de NT obtenidos al utilizar el $\delta^{15}\text{N}$ del MPS como NT: 1, fueron muy similares a los observados con el método anterior; sin embargo, este método ubicó a algunas especies en un NT inferior, principalmente a los carnívoros/ carroñeros, en donde la media del grupo funcional pasó de 4,1 a 3,7 (Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Valores de Nivel Trófico (NT) (media \pm DE) de cada grupo funcional, calculados con las distintas metodologías.

Grupos Funcionales	NT según metodología de Vander Zanden y Rasmussen (1999)		NT según metodología de Iken et al. (2001)
	NT con Salpas (media \pm DE)	NT con MPS (media \pm DE)	
MPS	1,4	1,0	1
Sedim.	2,4	2,08	1
Productores Primarios	2,6 \pm 0,3	2,2 \pm 0,3	1,8 \pm 0,5
Filtradores	2,8 \pm 0,3	2,4 \pm 0,3	1,8 \pm 0,6
Suspensívoros	3,4 \pm 0,5	3,1 \pm 0,5	2,7 \pm 1,0
Oportunistas/ Generalistas	3,4	3,1	3,0
Omnívoros/ Depositívoros	3,7 \pm 0,5	3,4 \pm 0,5	3,0 \pm 0,7
Carnívoros/ Carroñeros	4,1 \pm 0,4	3,7 \pm 0,4	3,2 \pm 0,6
Peces Omnívoros/ Oportunistas	4,8 \pm 0,3	4,4 \pm 0,3	4,0 \pm 0,0

Por otro lado, se aplicó la metodología de Iken et al. (2001) y se obtuvieron también un total de 4 NT. Sin embargo los valores de NT derivados para el resto de las muestras resultaron aún más bajos que con la otra metodología; y a nivel de grupo funcional, para el

grupo de las macroalgas y peces omnívoros/ oportunistas, los valores variaron notoriamente de los obtenidos con el análisis en donde se utilizaron a las salpas como referencia de NT:2 .

Al correlacionar los valores de NT obtenidos en los diferentes métodos con los $\delta^{15}\text{N}$, se observó una correlación positiva exacta en el método que utiliza la ecuación 2 y un valor del coeficiente de correlación también muy alto para el método de Iken et al. (2001), en todos los casos significativa (Tabla 4.5). Esto estaría indicando que, si bien se observaron diferencias entre las metodologías, ambas pudieron explicar el patrón observado con los valores de $\delta^{15}\text{N}$, siendo tal vez algo más precisa la propuesta por Vander Zanden y Rasmussen (1999).

Tabla 4.5. Coeficientes de correlación de Pearson y (valores “p”) de las correlaciones realizadas entre $\delta^{15}\text{N}$ y los valores de NT obtenidos con las distintas metodologías. Se observan las variables con correlación positiva significativa (*).

NT según metodología de Vander Zanden y Rasmussen (1999)		NT según metodología de Iken et al. (2001)
NT con Salpas	NT con MPS	
1.00 (0.00*)	1.00 (0.00*)	0.95 (0.00*)

4.4.2 Proporciones de Isótopos Estables - $\delta^{13}\text{C}$

Los valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ variaron entre -27,3‰ (salpas) y -11,6‰ (*Ascoseira mirabilis*) (Tabla 4.1). En base a los resultados se pudieron diferenciar tres fuentes bien marcadas de C en la base de la cadena: MPS (-26,4‰), sedimento (-21,8‰) y macroalgas, que a su vez se dividen en dos grupos, por un lado *Desmarestia spp.* y *Monostroma spp.* (-17,8 y -17,4‰ respectivamente); y por el otro *Ascoseira mirabilis* y *Adenocistis utricularis* (-11,6 y -11,7‰ respect.) (Fig. 4.2). Entre los consumidores, el grupo de los filtradores presentaron los valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}$ (-27,3 a -21,8‰) junto con el zooplancton (-25,7‰), mientras que el bivalvo *Yoldia eightsi* presentó el valor más alto de $\delta^{13}\text{C}$ (-11,6‰). En los otros grupos funcionales los valores variaron entre -25,7 y -16,9‰ (suspensívoros), -21,4 y -19,9‰ (peces omnívoros/oportunistas), -17,3‰ el oportunista/generalista *Ophionotus victoriare*, -19.0 y -11.6‰ (omnívoros/depositívoros) y -23.8 y -13.5‰ (carnívoros/carroñeros).

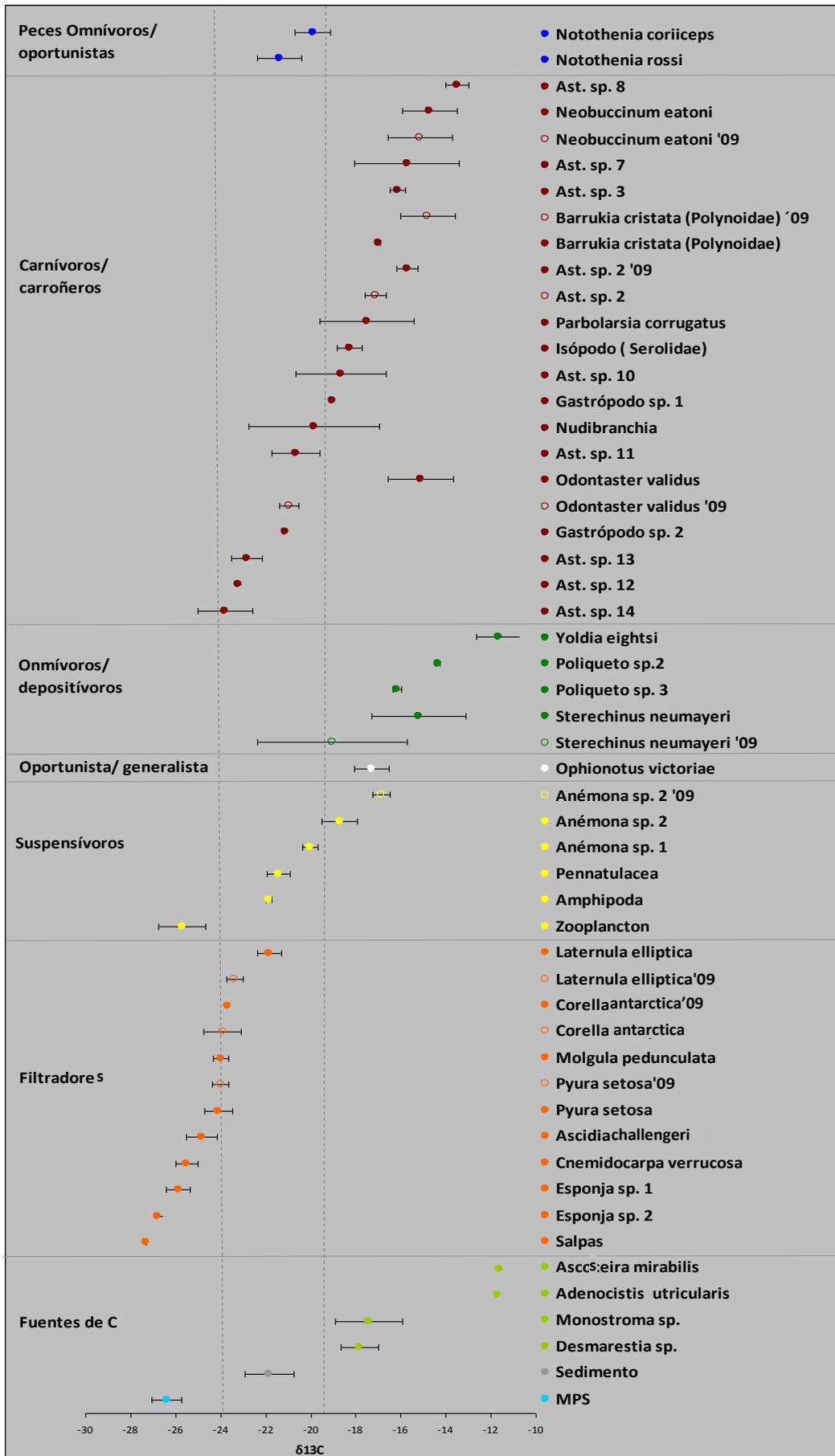


Fig. 4.2. Valores de $\delta^{13}C$ de las muestras analizadas de Caleta Potter (ref. Tabla 4.1).

Del análisis de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre grupos funcionales (prueba de Kruskal-Wallis y prueba *a posteriori* de comparaciones entre medias de rangos de los grupos funcionales - Tabla 4.6), los onmívoros/depositívoros mostraron diferencias significativas con los filtradores y suspensívoros; también los carnívoros/carroñeros se diferenciaron del grupo de los filtradores. Esto estaría sugiriendo la incorporación, por parte de dichos grupos, de distintas fuentes principales de C en la base de la cadena trófica (Fig. 4.3).

Tabla 4.6. Prueba de Kruskal-Wallis de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre grupos funcionales (A) y prueba *a posteriori* de comparación entre medias de rangos de dichos grupos (B).

A)

Grupos Funcionales	N	Media \pm DE	Mediana	gl	H	P
Carnívoros/ Carroñeros	21	-18,13 \pm 3,07	-17,50	8	45,77	< 0,0001
Filtradores	12	-24,60 \pm 1,54	-24,06			
Productores Primarios	4	-14,65 \pm 3,45	-14,58			
Omnívoros/ Depositívoros	5	-15,28 \pm 2,69	-15,22			
Oportunistas/ Generalistas	5	-17,29 \pm 0,77	-17,39			
Peces Omnív./ Oport.	2	-20,65 \pm 1,05	-20,65			
Sedimento	4	-21,84 \pm 1,09	-21,85			
MPS	6	-26,39 \pm 0,66	-26,22			
Suspensívoros	6	-20,77 \pm 3,03	-20,73			

B)

Grupos Funcionales	Rangos				
MPS	5,50	A			
Filtradores	13,00	A			
Sedimento	25,88	A	B		
Suspensívoros	29,83	A	B	C	
Peces Omnív./ Oport.	30,50	A	B	C	D
Carnívoros/ Carroñeros	42,74		B	C	D
Oportun./ Generalistas	46,20		B	C	D
Productores Primarios	53,75			C	D
Omnívoros/ Depositívoros	53,80				D

No se encontraron diferencias significativas entre los organismos filtradores, suspensívoros y peces omnívoros/ oportunistas con el MPS y el sedimento, sugiriendo que estos últimos pueden ser las fuentes principales de C en la base de la cadena para dichos grupos. De igual manera el sedimento no mostró diferencias con los organismos carnívoros/carroñeros

y el oportunista/generalista *Ophionotus victoriae*. En tanto que las macroalgas sólo se diferenciaron del grupo de los organismos filtradores; y entre las otras fuentes de carbono, presentaron valores significativamente mayores que el MPS y sedimento, quienes no mostraron diferencias significativas.

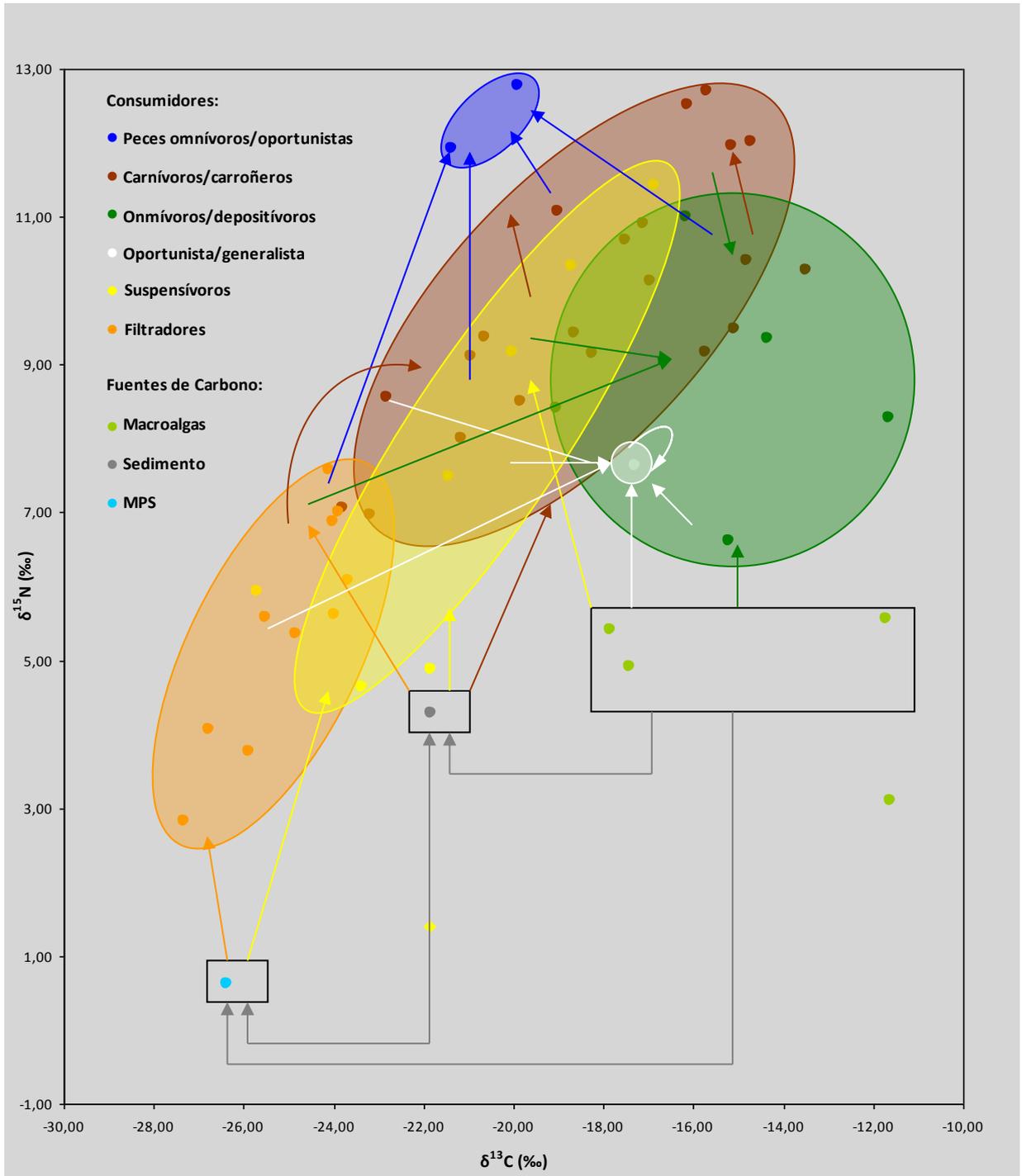


Fig. 4.3. Representación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras analizadas de Caleta Potter. Las flechas indican transferencias tróficas hipotéticas basadas en el fraccionamiento de C y N para cada nivel trófico (adaptado de Gillies et al. 2012).

4.5 Discusión

Los valores isotópicos obtenidos de las muestras permitieron la identificación de distintas fuentes de carbono en la base de la cadena trófica para las comunidades bentónicas de Caleta Potter, como así también la separación de los consumidores en grupos acorde a sus hábitos alimenticios y posición trófica que ocupan en la red. Sin embargo, dicha separación no fue tan definida, debido probablemente a que predominó en la mayoría de las especies un comportamiento alimenticio más bien omnívoro/ generalista, adoptando una dieta más variada y abarcativa de un mayor número de ítems, coincidente con lo observado sobre la base de ácidos grasos.

4.5.1 Proporciones isotópicas de las fuentes de Carbono

En base a los resultados se pudieron observar tres fuentes de C en la base de la cadena: MPS, sedimento y macroalgas, de las cuales sólo el grupo de las macroalgas presentó diferencias significativas. Estas últimas, a su vez se diferenciaron en dos subgrupos, por un lado *Ascoseira mirabilis* y *Adenocistis utricularis* (Feófitas); y por el otro *Desmarestia spp.* (Feófitas) y *Monostroma spp.* (Clorófitas) que presentaron valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}$ que las otras especies.

En trabajos previos se han descrito a las macroalgas como una de las principales fuentes de alimento para las comunidades costeras de Caleta Potter (Quartino y Boraso de Zaixso 2008), siendo consumidas por la fauna en forma directa (Iken 1999; Iken et al. 1997, 1999) o como detritos (Norkko et al. 2004; Graeve et al. 2008). En este trabajo, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ que presentó este grupo, fueron notoriamente más altos que los reportados por Dunton (2001) para las mismas especies en la Península Antártica. Sin embargo, en el caso de *Monostroma spp.*, valores similares fueron observados por Gillies et al. (2012 y 2013) en otras áreas costeras antárticas.

Con respecto al MPS, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ fueron hasta un 7‰ más bajos que los encontrados por Gibson et al. (1999) y por Gillies et al. (2013) en el sector este de la Antártida, pero muy similares a los reportados en otras áreas costeras de la Península Antártica (Corbisier et al. 2004; Norkko et al. 2007). Durante el transporte vertical, el MPS está sujeto a remineralización y degradación, lo cual puede reducir su valor nutritivo y afectar las proporciones isotópicas de un modo casi impredecible (Macko y Estep 1984). El MPS que llega al lecho marino es una mezcla de componentes como fitoplancton,

microorganismos asociados, deposiciones fecales, detritos, entre otros (Schloss et al. 1999; Iken et al. 2001). Este material queda disponible para organismos depositívoros y su resuspensión es aprovechada por los suspensívoros y filtradores del bentos.

En este contexto, podría esperarse que el valor isotópico del sedimento refleje un promedio entre las fuentes de carbono disponibles, y por lo tanto presente una señal intermedia entre las macroalgas y el MPS pelágico. Concordantemente, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del sedimento reflejaron dicha relación y fueron comparables a los encontrados por Wada et al. (1987), pero un 5‰ más bajos que los observados por Corbisier et al. (2004), para otras áreas antárticas.

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ también presentaron un patrón similar al de $\delta^{13}\text{C}$, resultando el MPS más empobrecido que el sedimento y las macroalgas. De estas últimas, *Adenocistis utricularis* presentó el mayor valor de $\delta^{15}\text{N}$. Estos resultados son comparables a los observados por Dunton (2001), excepto en el caso de *Monostroma spp.*, cuyo valor fue un 5‰ más bajo en este trabajo.

4.5.2 Proporciones isotópicas de los consumidores

Los distintos grupos funcionales de los consumidores, no sólo mostraron un amplio rango de valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$, si no que además una marcada superposición en las fuentes de alimento. La competencia por el alimento, generalmente se cree que ejerce una presión evolutiva que lleva a la separación de nichos tróficos, ya sea por especialización (Billett, Llewellyn y Watson 1988) y/o por expansión vertical de los nichos tróficos, por ej. omnivoría (Iken et al. 1997; Dahm 1999). Este tipo de estrategia parece ser muy común en muchas especies del bentos antártico, probablemente como respuesta a la disponibilidad restringida de alimento en los meses de invierno. Es el caso por ejemplo de los organismos suspensívoros que han ampliado el espectro de su dieta incluyendo al material resuspendido. Esta plasticidad trófica de este grupo ha sido remarcada en estudios anteriores (Gili et al. 2001; Gillies et al. 2012) y en este trabajo, se pone de manifiesto al no presentar diferencias significativas con el valor de $\delta^{13}\text{C}$ del sedimento, del cual podrían estar tomando el alimento mediante su resuspensión. Lo mismo se observó para los organismos filtradores, carnívoros/carroñeros, peces omnívoros/oportunistas y el oportunista/generalista *Ophionotus victoriae*, lo que estaría probablemente señalando al sedimento como fuente de C en la base de la cadena trófica para estos grupos.

A su vez, los organismos filtradores, suspensívoros y peces omnívoros/oportunistas fueron lo únicos grupos cuyos valores de $\delta^{13}\text{C}$ no se diferenciaron del MPS, sugiriendo que esta fuente de alimento puede estar siendo utilizada principalmente por estos organismos.

Por otro lado, las macroalgas parecen estar presentes en la dieta de la mayoría de los grupos de consumidores, con excepción de los organismos filtradores. Cabe destacar que el valor de $\delta^{13}\text{C}$ observado en el bivalvo *Yoldia eightsi* fue muy similar al de las algas *Ascoseira mirabilis* y *Adenocistis utricularis*, revelando la predominancia de las mismas en su dieta. Si bien la microflora que habita en el sedimento ha sido considerada la fuente principal de alimento para los organismos depositívoros (Bergé y Barnathan 2005), otros trabajos han observado que fragmentos de macroalgas también pueden contribuir a su dieta (Dunton 2001; Corbisier et al. 2004).

Las señales isotópicas de los consumidores de bajo orden (filtradores), presentaron un agrupamiento en el plano $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ levemente distintivo que el resto de los grupos, dado principalmente por el acercamiento a los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de su potencial fuente de C (MPS). También se diferenció el grupo de los peces que presentaron los mayores valores de $\delta^{15}\text{N}$ y por consiguiente se ubicaron en el NT superior. En este caso la señal isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ sugiere sólo una pequeña contribución de algas y una prevalencia del comportamiento carnívoro, lo cual concuerda con lo descrito en trabajos previos para otras áreas antárticas (Gillies et al 2012; Zamzow et al. 2011).

El resto de los consumidores (con excepción de alguna especie omnívora/depositívora) se distribuyeron en un margen más amplio de valores isotópicos, lo cual podría indicar una dieta más abarcativa de un mayor rango de ítems.

En el modelo de red trófica propuesto en este trabajo, no se observaron niveles tróficos bien definidos, siendo la organización de la red más similar a un “continuo trófico”. Esto concuerda con lo observado por otros autores para comunidades costeras de otras áreas antárticas (Dunton 2001; Gillies et al. 2012, 2013). Asimismo, en esos trabajos se describieron también 4 NT, en donde una alta proporción de individuos filtradores y algunos suspensívoros ocuparon los niveles más bajos (NT 2), denotando la importancia de tales grupos en el acoplamiento bentónico-pelágico en estas comunidades. Sin embargo, la mayor proporción de especies, correspondientes a distintos grupos funcionales se distribuyeron en los niveles tróficos 3 y 4, lo que pone de manifiesto la adopción de un tipo de dieta más omnívora-generalista, dicho de otro modo, una unificación del comportamiento alimenticio entre diversos grupos taxonómicos previamente clasificados en distintos grupos funcionales teóricos. Esto denota la importancia de evaluar no sólo

características de la red trófica como el largo de la misma o distribución de los niveles tróficos; sino también analizar la distribución cuantitativa de los organismos en esos niveles tróficos. Dicha aproximación resulta necesaria principalmente en sistemas que dependen básicamente del aporte energético del detrito y que no exhiben niveles tróficos bien discretos debido a la plasticidad y acoplamiento general de los hábitos alimenticios que presentan los organismos (Moore et al. 2004; Post y Takimoto 2007; Iken et al. 2010), posiblemente como estrategia para atenuar los efectos de la variación estacional en la disponibilidad del alimento (Norkko et al. 2007).

4.5.3 Sobre las metodologías para el cálculo del Nivel Trófico (NT)

El $\delta^{15}\text{N}$ por si mismo no es un buen indicador de la posición trófica absoluta, ya que pueden ocurrir diferencias en los valores base de $\delta^{15}\text{N}$ de un año a otro, enmascarando el componente trófico de $\delta^{15}\text{N}$ (El-Sabaawi et al. 2008). Debido a esto se utilizan estimadores de la posición trófica, los cuales pueden presentar un grado moderado de sensibilidad a los distintos métodos de generar una señal isotópica base (Post 2002).

Es importante comprender la resolución temporal de los diferentes niveles tróficos y el efecto de la integración temporal en la ecología isotópica. En general, las señales isotópicas de los productores primarios están sujetas a una mayor variabilidad que el resto de los niveles tróficos, y es por eso que los modelos isotópicos se basan en la señal de un consumidor primario de vida larga, ya que su integración a mayor plazo puede reducir la variabilidad a pequeño plazo encontrada en los productores primarios (Cabana and Rasmussen 1996; Vander Zanden y Rasmussen 1999; O'Reilly y Hecky 2002; Post 2002). Asimismo, es necesario evitar discontinuidades espacio-temporales grandes y para eso se debe tener en cuenta la tasa de cambio de los tejidos de un organismo, la cual se define como el tiempo que demora el tejido de un consumidor dado en reflejar la composición isotópica de los recursos alimenticios, y es el resultado del crecimiento y reemplazo tisular (Hesslein et al. 1993; Madigan et al. 2012).

En este trabajo se utilizaron dos enfoques diferentes para el cálculo de los NT y a su vez se analizaron las diferencias entre el uso de dos señales isotópicas base de $\delta^{15}\text{N}$. La metodología de Iken et al. (2001) presentó diferencias notorias con la propuesta por Vander Zanden y Rasmussen (1999). Esto puede deberse a que en el primer caso, el cálculo de NT se realiza en función del rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ que se observa en la muestra, la cual no siempre incluye a todos los niveles tróficos reales de la comunidad, por

lo que los valores derivados de NT son relativos a ese rango. En cambio en el caso en que se utilizan estimadores, se parte de una especie cuyo NT es conocido y en función de eso se calculan los otros valores derivados, lo cual es más representativo de la red trófica real en la comunidad estudiada. Asimismo, tanto la metodología de Iken et al. (2001), como la propuesta por Vander Zanden y Rasmussen (1999) utilizando al MPS como señal base, posicionaron a algunas especies/ grupos funcionales en un NT inferior que en el caso en que se utilizó a las salpas como señal base de $\delta^{15}\text{N}$. Esto puede deberse a que la señal de producción primaria utilizada (MPS) no sea representativa de ese nivel trófico, y en ese caso otra muestra (de nivel trófico conocido) debería usarse en su lugar. Como fue en el caso de las salpas, cuyo valor de $\delta^{15}\text{N}$ concuerda con el descrito por Stowasser et al. (2012) en su trabajo en el Mar de Escocia, Océano Austral; que también ubicó a este taxón (y más precisamente a *Salpa thompsoni*) en un NT 2.

A pesar de esto, no se encontraron diferencias entre las correlaciones con $\delta^{15}\text{N}$ y las distintas metodologías aplicadas, lo cual indica que en todos los casos reflejaron el patrón de $\delta^{15}\text{N}$ observado. Sin embargo, en sistemas como este donde no existe una clara señal de producción, es necesario ser cauteloso a la hora de elegir el método más adecuado y principalmente elegir una señal base apropiada, ya que diferentes aproximaciones podrían alterar en alguna medida el resultado, haciendo más compleja la interpretación del mismo. Aún así, la técnica de isótopos estables ha contribuido a una mejor comprensión de las relaciones energéticas y tróficas en las comunidades bentónicas. Sin embargo, cabe destacar que esta técnica resulta más efectiva cuando se la utiliza en combinación con otras como el análisis de los perfiles de ácidos grasos, experimentos de alimentación, análisis de contenidos estomacales, entre otras. Mucha más investigación es necesaria para poder comprender mejor la distribución observada de las proporciones isotópicas en redes tróficas bentónicas (Peterson 1999).

Capítulo 5



**Combinando ambas técnicas -
Una aproximación bi-dimensional**



Combinando ambas técnicas – Una aproximación bi-dimensional

La metodología más tradicional utilizada para el estudio de las redes tróficas ha sido el análisis de contenidos estomacales (Hyslop 1980), sin embargo en años recientes se han empezado a utilizar nuevas técnicas que pueden proveer información acerca del comportamiento alimenticio a largo plazo de una especie, como son las proporciones de isótopos estables y los perfiles de ácidos grasos. Cuando se las utilizan conjuntamente como dos métodos complementarios, estas técnicas resultan muy eficientes a la hora de analizar la estructura trófica de ecosistemas acuáticos complejos (Perga et al. 2006).

Con el fin de corroborar la importancia de marcadores específicos de ácidos grasos como indicadores del nivel trófico de un organismo, se correlacionaron los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (medias por especie) con seis marcadores seleccionados, característicos de determinados tipos de dieta o hábitos alimenticios (ver descripción en Capítulo 3), considerando primero todos los grupos funcionales y luego sólo los de consumidores. En la Tabla 5.1 (A y B), se presentan los coeficientes de correlación de Pearson y los valores de las probabilidades (“p”) obtenidos, para el primer y segundo caso respectivamente. Se utilizó el programa SigmaPlot 11.0 para llevar a cabo los análisis.

Tabla 5.1. Coeficientes de correlación de Pearson y (valores “p”) de las correlaciones realizadas entre $\delta^{15}\text{N}$ y marcadores específicos de ácidos grasos con todos los grupos funcionales (A) y sólo con los grupos de consumidores (B).

	$\Sigma C_{16}/\Sigma C_{18}$	Ac. grasos ramificados y de cadena impar	DHA/EPA	AGPI/AGS	18:1(n-9)	20:1 ±22:1
A)	0,06 (0,72)	-0,53 [#] (0,00 [#])	0,00 (0,96)	0,69* (0,00*)	-0,27 (0,08)	0,62* (0,00*)
B)	0,04 (0,82)	-0,28 (0,10)	-0,51 [#] (0,00 [#])	0,33 (0,052)	-0,01 (0,96)	0,48* (0,00*)

Se observan las variables con correlación significativa, positiva (*) y negativa ([#]).

El ácido graso 18:1(n-9) ha sido considerado en algunos trabajos como indicador de carnivoría (Graeve et al. 2001; Nyssen et al. 2005) y aquí se lo utiliza en reemplazo de 18:1(n-9/n-7), ya que la ausencia del isómero n-7 en algunas especies, dificultó su cálculo. De todos modos, éste índice no presentó una correlación significativa con los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en ninguno de los casos. Sin embargo, en el análisis con todos los grupos funcionales, sí se observó una clara correlación positiva con el índice AGPI/AGS indicador también de carnivoría (Fig. 5.1, A), que no se observó al analizar sólo el grupo de los consumidores. Esto puede deberse a los altos valores de AGS que presenta el MPS (el mayor de todas las muestras) y a los bajos valores de AGPI, lo opuesto ocurre con el resto de grupos funcionales, en donde la mayoría presentaron altas proporciones de los AGPI 20:5(n-3) y 22:6(n-3) principalmente. Aún así, debido a que en trabajos previos se observó una dependencia de la composición de ácidos grasos con el contenido total lipídico en algunas especies, como se explicara en el Capítulo 3, estos índices deben ser utilizados con precaución y analizados bajo ese mismo contexto.

Los ácidos grasos característicos de copépodos calanoideos 20:1 \pm 22:1 mostraron una correlación positiva en ambos análisis, lo que estaría indicando un aumento en la proporción de los mismos a medida que incrementa el NT (Fig. 5.1, C), sin embargo dicha relación fue más débil al no considerar las fuentes de C (Fig. 5.2, B). Por el contrario, el marcador bacteriano utilizado (AG de cadena impar y ramificados), se correlacionó negativamente con $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 5.1, B), sin mostrar una relación significativa en el segundo análisis. Esto puede deberse, en el primer caso, a las diferentes proporciones que presentan estos ácidos grasos (significativamente mayores) en el MPS en comparación con el resto de grupos funcionales.

El índice 22:6(n-3)/20:5(n-3) (DHA/EPA), también utilizado como marcador de carnivoría, presentó una correlación negativa al analizar sólo los grupos funcionales de los consumidores (Fig. 5.2, A). DHA es además un importante componente de los lípidos polares (ricos en AGPI), y es altamente conservado en las redes tróficas marinas (Scott et al. 2002; Veefkind 2003). Si bien el grupo de los consumidores presentó en general altos valores de AGPI, la proporción de 20:5(n-3) fue mayor en los organismos filtradores y en el fitófago *Nacella concinna*, haciéndose más importante el valor de 22:6(n-3) en los grupos de mayor NT, explicando de esta manera la tendencia en los valores obtenidos del índice. Sin embargo, este índice también refleja las proporciones relativas de los dinoflagelados vs. diatomeas en la dieta de copépodos herbívoros y omnívoros, lo que pone de manifiesto la necesidad de ser cauteloso a la hora de aplicar y analizar dichos

índices, debido a que pueden generar confusión por contaminación con otras fuentes (Dalsgaard et al. 2003; El-Sabaawi et al. 2008).

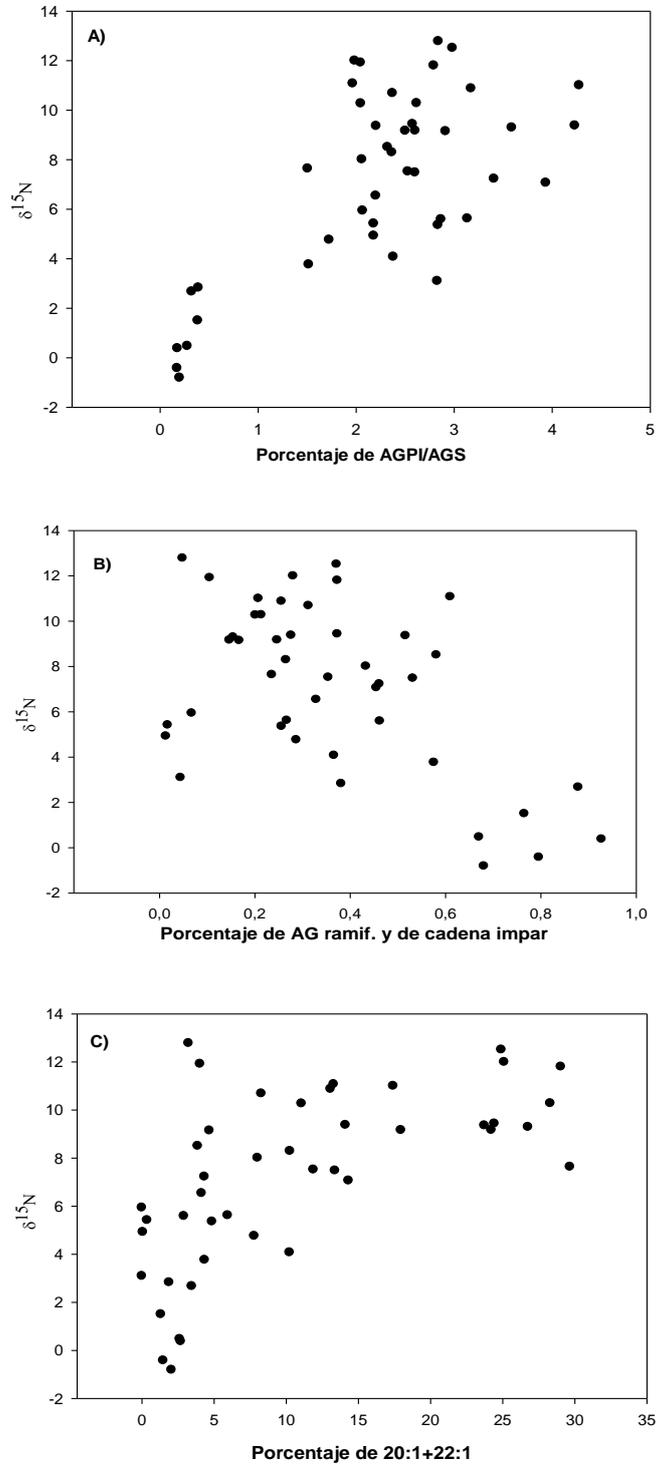


Fig. 5.1 (A-C). Gráficos de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (medias por especie) vs. marcadores específicos de ácidos grasos (% del total de ácidos grasos) de todos los grupos funcionales, que resultaron significativos en el análisis de correlación.

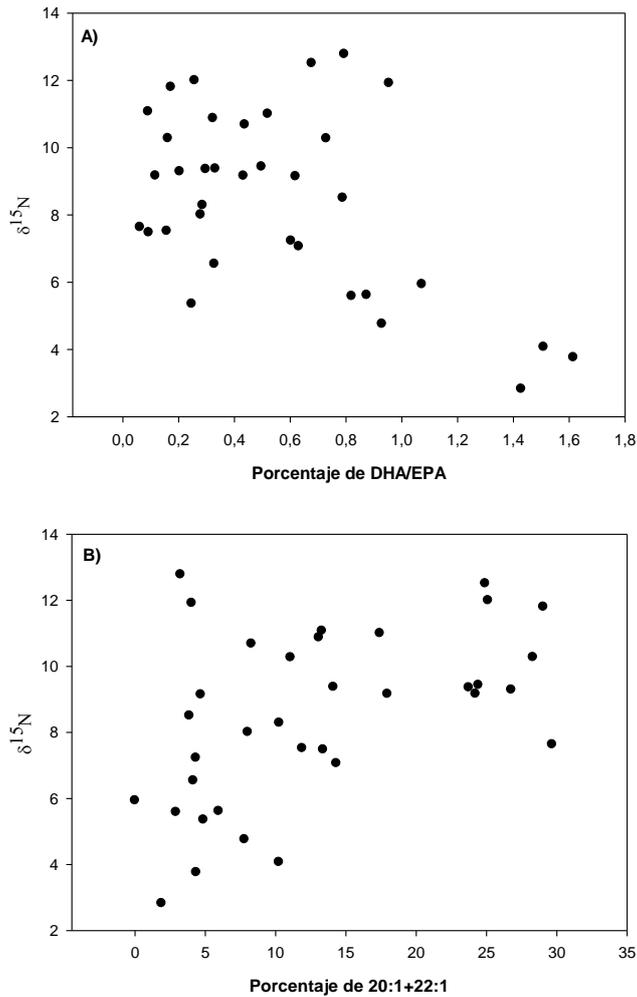


Fig. 5.2 (A-B). Gráficos de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (medias por especie) vs. marcadores específicos de ácidos grasos (% del total de ácidos grasos) de los grupos funcionales de consumidores, que resultaron significativos en el análisis de correlación.

El resto de índices analizados no mostraron variaciones significativas con respecto a los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en ninguno de los análisis con los grupos funcionales, sugiriendo tal vez un alto grado de homogeneidad en las muestras con respecto a sus proporciones de ácidos grasos y por consiguiente a sus hábitos alimenticios.

A pesar de algunas dificultades a la hora de interpretación que presentan los marcadores de ácidos grasos, tienen la ventaja de ser más específicos de la fuente de alimento que las proporciones de $\delta^{13}\text{C}$, y pueden subsanar algunas ambigüedades que resultan de usar los isótopos estables solos, particularmente en los casos donde las diferencias entre $\delta^{13}\text{C}$ de las distintas fuentes de C son pequeñas (El-Sabaawi et al. 2008). Por lo que el uso combinado de ambas técnicas provee una aproximación mucho más acertada a la hora de determinar la estructura trófica de un ecosistema.

Conclusión General





Hábitos alimenticios: ¿una tendencia al generalismo?

-En líneas generales, la separación de las muestras en los diferentes grupos funcionales según su composición de ácidos grasos fue consistente con la clasificación teórica previa realizada basada en bibliografía. Sin embargo, entre los consumidores resultó difícil identificar hábitos alimenticios definidos, lo cual puede deberse por un lado, a los altos niveles de AGPI encontrados en la mayoría de las muestras de consumidores (principalmente 20:5(n-3) y 22:6(n-3)), sugiriendo que la fuente de energía principal de estos organismos proviene de la red pelágica-detrítica y del carbón fotosintético. Por otro lado, este patrón observado entre los consumidores estaría indicando que muchas de estas especies adoptan una estrategia más generalista, alimentándose de un amplio espectro de ítems, lo cual además podría explicar la alta variabilidad encontrada entre dietas de individuos pertenecientes a la misma taxa.

-Los valores isotópicos obtenidos de las muestras permitieron la identificación de distintas fuentes de carbono en la base de la cadena trófica para las comunidades bentónicas de Caleta Potter, las cuales parecen estar gobernadas por un amplio rango de valores de $\delta^{13}\text{C}$ (según la dispersión de los valores de los consumidores), aunque algunas de estas fuentes potenciales no han sido incluidas en este trabajo. Sin embargo el detrito (incluyendo material resuspendido) parece ser consumido por una proporción considerable del bentos, sustentando probablemente a la mayor parte de la comunidad bentónica durante los meses de invierno. El detrito puede proveer un aporte más continuo de alimento a los niveles tróficos mayores, atenuando de esa manera la estacionalidad del mismo. El acoplamiento de la alta estacionalidad en la productividad primaria con los efectos atenuantes del detrito (lo cual sugiere una fuerte influencia de un control “bottom-up”), podría contribuir a los altos niveles de omnivoría que exhiben los organismos de estas comunidades.

Por otra parte, se pudo observar a grandes rasgos la separación de los consumidores en grupos acorde a sus hábitos alimenticios y la posición trófica que ocupan en la red. Sin

embargo, no pudieron identificarse niveles tróficos discretos, presentando una organización de la red más similar a un “continuo trófico” con una alta conectividad y densidad de enlaces tróficos; sugiriendo además un alto grado de omnivoría en muchas de estas especies. Este comportamiento alimenticio fue principalmente observado entre los organismos filtradores y suspensívoros, los cuales representan uno de los mayores enlaces tróficos dentro de la red, acoplando los sistemas pelágico y bentónico.

-La omnivoría parece ser una estrategia beneficiosa en estos ecosistemas antárticos, ya que permite una utilización más eficiente y flexible de las fuentes de alimento que pueden ser espacial y/o temporalmente limitadas e impredecibles. Además, atenúa los efectos de consumo y productividad a través de todo el espectro trófico, en lugar de enfocarlos en “niveles tróficos” particulares y aumenta la conectancia de la red, lo cual junto con la baja intensidad de enlaces tróficos brindan una mayor estabilidad al ecosistema.

-En conclusión, nuestros resultados sugieren una prevalencia de hábitos alimenticios más omnívoros/generalistas en la mayoría de los principales taxones del bentos de Caleta Potter. Dicha plasticidad trófica podría representar una ventaja para estos organismos, atenuando los efectos de condiciones tan fluctuantes y desfavorables como la estacionalidad del alimento y la alta tasa de sedimentación (consecuencia del calentamiento global), que presentan estos ecosistemas marinos.

-Nuestro trabajo demuestra que tanto la técnica de perfiles de ácidos grasos como los análisis de isótopos estables constituyen herramientas muy útiles para el estudio de la estructura trófica de un ecosistema. Los ácidos grasos hacen más referencia a los enlaces tróficos mientras que los isótopos identifican posiciones tróficas. Sin embargo, el uso de una sola técnica por separado puede llevar a confusiones y malas interpretaciones. A pesar de esto, los marcadores de ácidos grasos, tienen la ventaja de ser más específicos de la fuente de alimento que las proporciones de $\delta^{13}\text{C}$, y pueden esclarecer algunas ambigüedades que resultan de usar los isótopos estables solos. Por lo que el uso combinado de ambas técnicas provee una aproximación mucho más acertada y precisa a la hora de determinar la estructura trófica de un ecosistema

Futuras investigaciones:

Sobre la base de la evidencia actual, es muy probable que el calentamiento en la Península Antártica continúe, pero sin información más completa acerca de todos los mecanismos interrelacionados que controlan el cambio climático a nivel regional, resulta muy difícil predecir cambios futuros con un mayor grado de certeza. Para ello y para poder entender mejor el funcionamiento de estos ecosistemas surge la necesidad de profundizar los trabajos sobre:

- La variabilidad estacional de la estructura trófica así como también la variación a diferentes escalas espaciales, considerando que la mayoría de trabajos realizados en regiones polares se llevan a cabo durante períodos de tiempo relativamente cortos (de algunas semanas a pocos meses);

- Estudios que incluyan el uso diferencial de las fuentes de carbono disponibles ante condiciones ambientales diferentes (principalmente de cubierta del hielo marino) junto con información ecológica básica de las especies como abundancia, biomasa y estacionalidad;

- Estudios ecofisiológicos *in-situ* y experimentos en laboratorio sobre la sensibilidad de las especies clave del ecosistema a diferentes condiciones ambientales (temperatura, carga de sedimento en la columna de agua, salinidad);

- Desarrollo de teoría que incorpore explícitamente tanto los componentes del cambio climático por separado como así también las potenciales interacciones entre ellos;

- La utilización de modelos matemáticos no sólo con fines descriptivos y comparativos, sino además predictivos ante diferentes escenarios climáticos.

La complejidad de las interacciones entre los factores ambientales (como temperatura, salinidad, hielo marino, corrientes, etc.) y los procesos biológicos actuando en estos ecosistemas, ha favorecido a que el conocimiento actual sobre las redes tróficas antárticas sea relativamente limitado. En este contexto, este trabajo brinda información valiosa a la hora de comprender mejor el funcionamiento de los ecosistemas marinos antárticos contribuyendo a su vez a incrementar la capacidad de predecir la respuesta de los mismos a condiciones de cambio climático.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

A

- Abed-Navandi, D. and P. Dworschak. 2005. Food sources of tropical thalassinidean shrimps: a stable-isotope study. *Marine Ecology Progress Series*. 291: 159-168.
- Adams, T.S. and R.W. Sterner. 2000. The effect of dietary nitrogen content on $\delta^{15}\text{N}$ enrichment across trophic levels. *Limnology and Oceanography*. 45: 601-607.
- Ahn, I.Y. 1993. Enhanced particle flux through the biodeposition by the Antarctic suspension-feeding bivalve *Laternula elliptica* in Marian Cove, King George Island. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 171: 75-90.
- Ahn, I.Y. 1997. Feeding ecology of the Antarctic lamellibranch *Laternula elliptica* (Laternulidae) in Marian Cove and vicinity King George Island, during one austral summer. In: Battaglia, B., Valencia, J., Walton, D.W.H. (eds.), *Antarctic Communities: Species Structure and Survival*. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 142-151.
- Albers, C.S., G. Kattner and Hagen W. 1996. The compositions of wax esters, triacylglycerols and phospholipids in Arctic and Antarctic copepods: evidence of energetic adaptations. *Mar. Chem.* 55: 347-358.
- Ambrose, W.G. and P.E. Renaud. 1995. Benthic response to water column productivity patterns—evidence for benthic–pelagic coupling in the Northeast Water Polynya. *J. Geophys. Res.* 100 (C3): 4411-4421.
- Arntz, W.E. 1998. Marine ecology in Antarctica and its connections to "Global Change". In: *Polar Marine Research*. Piccazzo, M. (ed.). 3-27.
- Arntz W.E., T. Brey and V.A. Gallardo. 1994. Antarctic zoobenthos. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 32: 241-304.
- Aronson, A.B. and D.B. Blake. 2001. Global climate change and the origin of modern benthic communities in Antarctica. *Amer. Zool.* 41: 27-39.

- Arts, M.T., R.G. Ackman and B.J. Holub. 2001. "Essential fatty acids" in aquatic ecosystems: a crucial link between diet and human health and evolution. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58(1): 122-137.
- Atkinson, A., B. Meyer, D. Stübing, W. Hagen, K. Schmidt and U.V. Bathmann. 2002. Feeding and energy budgets of Antarctic krill *Euphausia superba* at the onset of winter. II. Juveniles and adults. *Limnol. Oceanogr.* 47: 953-966.
- Atkinson, A., V. Siegel, E. Pakhomov and P. Rothery. 2004. Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature.* 432 (7013): 100-103.
- Auel, H., M. Harjes, R. da Rocha, D. Stübing and W. Hagen. 2002. Lipid biomarkers indicate different ecological niches and trophic relationships of the Arctic hyperiid amphipods *Themisto abyssorum* and *T. libellula*. *Polar Biol.* 25: 374-383.

B

- Baldwin, M.P. 2001 Annular modes in global daily surface pressure. *Geophysical Research Letters.* 28: 4115-4118.
- Bargagli, R. 2005. Antarctic ecosystems: Environmental contamination, climate change, and human impact. Springer, Berlin.
- Barnes, R.D. 1980. Invertebrate zoology. *Saunders College*, Philadelphia.
- Barnes, D.K.A. and A. Clarke. 1994. Seasonal variation in the feeding activity of four species of Antarctic bryozoan in relation to environmental factors. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* 181: 117-133.
- Barrera-Oro, E.R. 2002. Review: The role of fish in the Antarctic marine food web: differences between inshore and offshore waters in the southern Scotia Arc and west Antarctic Peninsula. *Antarctic Science.* 14(4): 293-309.
- Barrera-Oro, E.R. and R.J. Casaux. 1990. Feeding selectivity in *Notothenia neglecta*, Nybelin, from Potter Cove, South Shetland Islands, Antarctica. *Antarct. Sci.* 2: 207-213.
- Barrera-Oro, E.R. and R.J. Casaux. 2008. General ecology of coastal fish from the South Shetland Islands and West Antarctic Peninsula areas. *Berichte zur Polarforschung.* 571: 95-110.
- Barry, J.P. and P.K. Dayton. 1988. Current patterns in McMurdo Sound, Antarctica and their relationship to biological production of local benthic communities. *Polar Biology.* 8: 377-391.

- Bergé, J.P and G. Barnathan. 2005. Fatty acids from lipids of marine organisms: molecular biodiversity, roles as biomarkers, biologically active compounds, and economical aspects. *Adv. Biochem. Engin/Biotechnol.* 96: 49-125.
- Berkman, P.A., D.S. Marks and G.P. Shreve. 1986. Winter sediment resuspension in McMurdo Sound, Antarctica, and its eco- logical implications. *Polar Biol.* 6: 1-3.
- Billett, D.S.M., C. Llewellyn and J. Watson. 1988. Are deep-sea holothurians selective feeders? In: Burke, R.D., P.V. Mladenov, P. Lambert and R. L. Parsley. *Echinoderm biology*. Rotterdam, Balkema. pp. 421-429.
- Blight, E.G and W.J. Dyer. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.* 37: 911-917.
- Braun, M. and H. Gossmann. 2002. Geocology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. pp. 75-89. volume 154 of *Ecological Studies*. Chapter Climate change indications in the region of the Antarctic Peninsula.
- Brenner, M., B.H. Buch, S. Cordes, L. Dietrich, U. Jacob, K. Mintenbeck, A. Schröder, T. Brey, R. Knust and W.E. Arntz. 2001. The role of iceberg scours in niche separation within the Antarctic genus *Trematomus*. *Polar Biol.* 24: 502-507.
- Brey, T., C. Dahm, M. Gorny, M. Klages, M. Stiller and W.E. Arntz. 1996. Do Antarctic benthic invertebrates show an extended level of eurybathy?. *Ant. Sci.* 8: 3-6.
- Brockington, S. and L.S. Peck. 2001. Seasonality of respiration and ammonium excretion in the Antarctic echinoid *Sterechinus neumayeri*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 219: 159-168
- Buchsbaum, R., M. Buchsbaum, J. Pearse and V. Pearse. 2013. Animals Without Backbones: An Introduction to the Invertebrates. 3rd ed. *University of Chicago Press*.
- Budge, S.M. and C.C. Parrish. 1998. Lipid biogeochemistry of plankton, settling matter and sediments in Trinity Bay, Newfoundland. II. Fatty acids. *Org. Geochem.* 29: 1547-1559.
- Burns, J.M., S.J. Trumble, M.A. Castellini and J.W. Testa. 1998. The diet of the Weddell seals in McMurdo Sound, Antarctica as determined from scat collections and stable isotope analysis. *Polar Biol.* 19: 272-282.

C

- Cabana, G., and J.B. Rasmussen. 1996. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 93: 10844-10847.

- Casaux, R., E. Barrera-Oro, A. Baroni and A. Ramón. 2003. Ecology of inshore notothenoid fish from the Danco Coast, Antarctic Peninsula. *Polar Biol.* 26: 157-165.
- Cattaneo-Vietti, R., M. Chiantore, C. Misic, P. Povero and M. Fabiano. 1999. The role of pelagic-benthic coupling in structuring littoral benthic communities at terra Nova Bay (Ross Sea) and in the Straits of Magallanes. *Sci. Mar.* 63: 113-121.
- Chipps, S. and J. Garvey. 2006. Assessment of Food Habits and Feeding Patterns. In: C.S. Guy and M. Brown. *Analysis and interpretation of freshwater fisheries data: American Fisheries Society*. Bethesda, Maryland. pp. 472-514.
- Christianou, M. and B. Ebenmann. 2003. Responses of model communities to species loss: the role of interaction strength. In: Christianou, M. 2003. *Interaction Strength and Keystone Species in Model Food Webs. Linköping Studies in Science and Technology*. Thesis No. 1043.
- Chwedorzewska, K.J. 2010. Recent Rapid Climate Changes in Antarctic and Their Influence on Low Diversity Ecosystems. *Papers on Global Change IGBP.* 1(17): 17-30.
- Clark, K.R. and R.H. Green. 1988. Statistical design and analysis for a “biological effects” study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 46: 233-226.
- Clarke, A. 1988. Seasonality in the Antarctic marine environment. *Comp. Biochem. Physiol.* Part B. 90: 461-473.
- Clarke, A. 1990. Temperature and evolution: Southern Ocean cooling and the Antarctic marine fauna. In: K.R. Kerry, G. Hempel (eds). *Antarctic ecosystems. Ecological change and conservation*. Springer Verlag, Berlin Heidelberg. pp. 9–22.
- Clarke, A. 1996a. Marine benthic populations in Antarctica: Patterns and Processes. In: *Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula. Antarctic Research Series*. Ross, R.M., Hofmann E.E. and Quetin L.B. (eds). 70: 373-388.
- Clarke, A. 1996b. The distribution of Antarctic marine communities. In: *Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula. Antarctic. Research Series*. Ross R.M., Hofmann E.E. and Quetin L.B. (eds.). 70: 219-230.
- Clarke, A., R.B. Aronson, J.A. Crame, J.M. Gili and D.B. Blake. 2004. Evolution and diversity of the benthic fauna of the Southern Ocean continental shelf. *Antarctic Sci.* 16: 559-568.
- Clarke, A., E.J. Murphy, M.P. Meredith, J.C. King, L.S. Peck, D.K.A. Barnes and R.C. Smith. 2007. Climate change and the marine ecosystem of the western Antarctic Peninsula. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 362: 149-166.

- Clarke, D.L. 1990. Arctic ocean ice cover: geologic history and climatic significance. In: Grantz A., Johnson L., Sweeney J.F. (eds). *The Arctic Ocean Region. The Geology of North America*, Boulder. pp. 53-62.
- Clarke, K.R. and R.M. Warwick. 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. *Natural Environment Research Council*, Plymouth.
- Claustre, H., J.C. Marty, L. Cassiani and J. Dagaut. 1988. Fatty acid dynamics in phytoplankton and microzooplankton communities during a spring bloom in the coastal Ligurian sea: ecological implications. *Marine Microbial Food Webs*. 3: 51-66.
- Cochrane S.K.J., S.G. Denisenko, P.E. Renaud, C.S. Emblow, W.G.Jr. Ambrose, I.H. Ellingsen, et al. 2009. Benthic macrofauna and productivity regimes in the Barents Sea - Ecological implications in a changing Arctic. *Journal of Sea Research*. 61: 222-33.
- Colaço, A., D. Desbruyères and J. Guezennec. 2007. Polar lipid fatty acids as indicators of trophic associations in a deep- sea vent system community. *Mar. Ecol.* 28:15-24.
- Cook, A.J., A.J. Fox, D.G. Vaughan and J.G. Ferrigno. 2005. Retreating Glacier Fronts on the Antarctic Peninsula over the Past Half-Century. *Science*. 308: 541-544.
- Corbisier, T.N., M.A.V. Petti, R.S.P. Skowronski and T.A.S. Brito. 2004. Trophic relationships in the nearshore zone of Martel Inlet (King George Island, Antarctica): $\delta^{13}\text{C}$ stable-isotope analysis. *Polar Biol.* 27: 75-82.
- Cripps, G.C. and A. Atkinson. 2000. Fatty acid composition as an indicator of carnivory in Antarctic krill, *Euphausia superba*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 31-37.
- Cripps, G.C., J.L. Watkins, H.J. Hill and A. Atkinson. 1999. Fatty acid content of Antarctic krill *Euphausia superba* at South Georgia related to regional populations and variations in diet. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 181: 177-188.

D

- Dahl, T.M., S. Falk-Peterson, G.W. Gabrielsen, J.R. Sargent, H. Hop and R.M. Millar. 2003. Lipids and stable isotopes in common eider, black-legged kittiwake and northern fulmar: a trophic study from an Arctic fjord. *Marine Ecology Progress Series*. 256: 257-269.

- Dahm, C. 1999. Ophiuroids (Echinodermata) of southern Chile and the Antarctic: Taxonomy, biomass, diet and growth of dominant species. *Sci. Mar.* 63(1): 427-432.
- Dalsgaard, J., M. St. John, G. Kattner, D. Müller-Navarra and W. Hagen. 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. In: *Advances in Marine Biology* Southward, A.J., Tyler P.A., Young C.M. and Fuiman, L.A (eds.). Academic Press, Amsterdam.
- Dayton, P. 1984. Properties structuring some marine communities: are they general?. In: Strong, D.S.D., L. Abele and A. Thristle (eds.). *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press. Princeton, N.J. pp. 181-197.
- Dayton, P.K. 1989. Interdecadal variation in an Antarctic sponge and its predators from oceanographic climate shifts. *Nature*. 245: 1484-1486.
- Dayton, P.K. 1990. Polar benthos. In: Smith, W.O. (ed.). *Polar Oceanography, part B: chemistry, biology, and geology*. San Diego, CA. Academic Press, pp. 631-685.
- Dayton, P.K. and J.S. Oliver. 1977. Antarctic soft-bottom benthos in oligotrophic and eutrophic environments. *Science*. 197: 55-58.
- Dayton, P.K., B.J. Mordida and F. Bacon. 1994. Polar marine communities. *Amer. Zool.* 34: 90-99.
- Dayton, P.K., G.A. Robilliard, R.T. Paine and L.B. Dayton. 1974. Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctic. *Ecological Monographs*. 44: 105-128.
- Dayton, P.K., D. Watson, A. Palmisano, J.P. Barry and D. Rivera. 1986. Distribution patterns of benthic microalgae standing stock at McMurdo Sound, Antarctica. *Polar Biology*. 6: 207-213.
- DeNiro, M.J. and S. Epstein. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 45: 341-351.
- Di Rienzo, J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada and C.W. Robledo. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- Duffy, J.E., J.P. Richardson and K.E. France. 2005. Ecosystem consequences of diversity depend on food chain length in estuarine vegetation. *Ecological Letters*. 8: 301-09.
- Dunne, J.A., R.J. Williams and N.D. Martinez. 2004. Network structure and robustness of marine food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 273: 291-302.

- Dunstan, G.A., J.K. Volkman, S.M. Barrett, J.M. Leroi and S.W. Jeffrey. 1994. Essential polyunsaturated fatty acids from 14 species of diatom (Bacillariophyceae). *Phytochem.* 35: 155-161.
- Dunton, K.H. 2001. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ measurements of Antarctic Peninsula fauna: trophic relationships and assimilation of benthic seaweeds. *American Zoology.* 41: 99-112.

E

- El-Sabaawi, R., J. F. Dower, M. Kainz, and A. Mazumder. 2008. Characterizing dietary variability and trophic positions of coastal calanoid copepods: insight from stable isotopes and fatty acids. *Marine Biology.* 156(3): 225-237.
- Elton, C.S. 1927. *Animal Ecology.* London: Sidgwick and Jackson. p. 207.
- Estrada, J.A., M. Lutcavage and S.R. Thorrold. 2005. Diet and trophic position of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) inferred from stable carbon and nitrogen isotope analysis. *Marine Biology.* 147(1): 37-45.

F

- Fairweather, P. 1990. Is predation capable of interacting with other community processes on rocky reefs?. *Australian Journal of Ecology.* 15: 453-464.
- Falk-Petersen, S., W. Hagen, G. Kattner, A. Clarke and J.R. Sargent. 2000. Lipids, trophic relationships and biodiversity in Arctic and Antarctic krill. *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences.* 57: 178-91.
- Falk-Petersen, S., C.C.E. Hopkins and J.R. Sargent. 1990. Trophic relationships in the pelagic arctic food web. In: Barnes, M. and R.N. Gibson (eds). *Trophic relationships in the marine environment. Proc 24th Eur. Mar. Biol. Sym.* Aberdeen University Press, Aberdeen. pp. 315-333.
- Fantle, M.S., A.I. Dittel, S.M. Schwalm, C.E. Epifanio and M.L. Fogel. 1999. A food web analysis of the juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, using stable isotopes in whole animals and individual amino acids. *Oecologia.* 120(3): 416-426.
- Fauchald, K. and P.A. Jumars. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review.* 17: 193-284.

- Feely, R.A., C.L. Sabine, K. Lee, W. Berelson, J. Kleypas, V.J. Fabry and F.J. Millero. 2004. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₂ system in the ocean. *Science*. 305: 362-366.
- Ferreira, G.A., I.R. Schloss, R. Sahade, M. Tatián, M.L. Quartino, G. Mercuri, F. Momo, V.L. Fuentes and A. Atencio. 2003. Acoplamiento pelágico-bentónico: síntesis de 10 años de investigaciones en Caleta Potter (Antártida). *Libro de resúmenes V Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar y XIII Coloquio Argentino de Oceanografía, Mar del Plata, Argentina*, pp 106.
- Folch, J., M. Lees and G.H. Sloane-Stanley. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 226: 497-509.
- Fraser, A.J., J.R. Sargent, J.C. Gamble and D.D. Seaton. 1989. Formation and transfer of fatty-acids in an enclosed marine food-chain comprising phytoplankton, zooplankton and herring (*Clupea harengus L*) larvae. *Mar. Chem.* 27: 1-18.
- Fraser, K.P.P., A. Clarke and L.S. Peck. 2002. Low-temperature protein metabolism: seasonal changes in protein synthesis and RNA dynamics in the Antarctic limpet *Nacella concinna*. *J. Exp. Biol.* 205: 3077-3086.
- Fry, B., E.B. Sherr. 1984. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Cont. Mar. Sci.* 27: 13-47.
- Fullarton, J.G., P.R. Dando, J.R. Sargent, A.J. Southward and E.C. Southward. 1995. Fatty acids of hydrothermal vent *Ridgeia piscesae* and inshore bivalves containing symbiotic bacteria. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 75: 455-468.

G

- Gannes, L.Z., D.M. O'Brien and C. M. del Rio. 1997. Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology*. 78: 1271-1276.
- Gibson, J.A.E., T. Trull, P.D. Nichols, R.E. Summons and A. McMinn. 1999. Sedimentation of ¹³C-rich organic matter from Antarctic sea-ice algae: a potential indicator of past sea-ice extent. *Geology*. 27: 331-334.
- Gili J.M., R. Coma, C. Orejas, P.J. López-González and M. Zabala. 2001. Are suspension-feeding communities different from those elsewhere in the world?. *Polar Biol.* 24: 473-485.

- Gili, J., S. Rossi, F. Pagès, C. Orejas, N. Teixidó and W.E. Arntz. 2006. A new trophic link between the pelagic and benthic systems on the Antarctic shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 322: 43-49.
- Gillies, C.L., J.S. Stark, G.J. Johnstone and S.D.A. Smith. 2012. Carbon flow and trophic structure of an Antarctic coastal benthic community as determined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* 97: 44-57.
- Gillies, C.L., J.S. Stark, G.J. Johnstone and S.D.A. Smith. 2013. Establishing a food web model for coastal Antarctic benthic communities: a case study from the Vestfold Hills. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 478: 27-41.
- Graeve, M., P. Dauby and Y. Scalteur. 2001. Combined lipid, fatty acid and digestive tract content analyses: a penetrating approach to estimate feeding modes of Antarctic amphipods. *Polar Biol.* 24: 855-862.
- Graeve, M., G. Kattner and D. Piepenburg. 1997. Lipids in Arctic benthos: does the fatty acid and alcohol composition reflect feeding and trophic interactions?. *Polar Biol.* 18: 53-61.
- Graeve, M., G. Kattner, C. Wiencke and U. Karsten. 2002. Fatty acid composition of Arctic and Antarctic macroalgae: indicator of phylogenetic and trophic relationships. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 231: 67-74.
- Graeve, M., R. Sahade, V. Fuentes, M. Tatián and G. Kattner. 2008. Benthic-pelagic coupling at Potter Cove, Antarctica: A fatty acid approach. *Berichte zur Polarforschung.* 571: 147-153.
- Gray, J.S. 2001 Marine diversity: the paradigms in patterns of species richness examined. *Sci. Mar.* 65(2): 41-56.
- Gutt, J. 2000. Some "driving forces" structuring communities of the sublittoral Antarctic macrobenthos. *Antarct. Sci.* 12(3): 297-313.
- Gutt, J. 2001. On the direct impact of ice on marine benthic communities, a review. *Polar Biol.* 24: 553-564.
- Gutt, J. 2007. Antarctic macro-zoobenthic communities: a review and an ecological classification. *Antarct. Sci.* 19: 165-182.

H

- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9.
http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Harvey, H.R. 1994. Fatty acids and sterols as source markers of organic matter in sediments of the North Carolina continental slope. *Deep-Sea Res. II.* 41: 783-796.
- Harvey, H.R. and S.A. Macko. 1997. Catalysts or contributors? Tracking bacterial mediation of early diagenesis in the marine water column. *Org. Geochem.* 26: 531-544.
- Hesslein, R.H., K.A. Hallard and P. Ramlal. 1993. Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 2071-2076.
- Highland Statistics Ltd. Brodgar (Software Package for Data Exploration, Univariate Analysis, Multivariate Analysis and Time Series Analysis), Version 2.6.6.
- Hobson, K.A., R.T. Alisauska and R.W. Clark. 1993. Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analysis of diet. *Condor.* 95: 388-394.
- Hobson, K.A., A. Fisk, N. Karnovsky, M. Holst, J.M. Gagnon and M. Fortier. 2002. A stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) model for the North Water food web: implications for evaluating trophodynamics and the flow of energy and contaminants. *Deep-Sea Res. II.* 49: 5131-5150.
- Holt, R.D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist.* 124, 377-406.
- Holt, R. and J. Lawton. 1994. The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 25: 495-520.
- Hop, H., T. Pearson, E.N. Hegseth, K.M. Kovacs, C. Wiencke, S. Kwasniewski, et al. 2002. The marine ecosystem of Kongs-fjorden, Svalbard. *Polar Research.* 21: 167-208.
- Howell, K.L., D.W. Pond, D.S.M. Billett and P.A. Tyler. 2003. Feeding ecology of deep-sea seastars (Echinodermata: Asteroidea): a fatty-acid biomarker approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 255: 193-206.

- Hui, D. 2012. Food Web: Concept and Applications. *Nature Education Knowledge*. 3(12): 6.
- Hunter, M.D. and P.W. Price. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*. 73: 724-732.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*. 17: 411-429.

I

- Iken, K. 1999. Feeding ecology of the Antarctic herbivorous gastropod *Laevilacunaria antarctica* (Martens). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 236: 133-148.
- Iken, K., E.R. Barrera-Oro, M.L. Quartino, R.J. Casaux and T. Brey. 1997. Grazing by the Antarctic fish *Notothenia coriiceps*: evidence for selective feeding on macroalgae. *Antarct. Sci.* 9: 386-391.
- Iken, K., T. Brey, U. Wand, J. Voigt and P. Junghans. 2001. Food web structure of the benthic community at the Porcupine Abyssal plain (NE Atlantic): a stable isotope analysis. *Prog. Oceanogr.* 50: 383-405
- Iken, K., M. Quartino and C. Wiencke. 1999. Histological identification of macroalgae from stomach contents of the Antarctic fish *Notothenia coriiceps* using semi-thin sections. *Marine Ecology*. 20: 11-17.
- IPCC. 2007. Climate change 2001: the scientific basis. In: Houghton, J.T., Ding Y., Griggs D.J., Noguer M. and others (eds). *Contribution of Working Group I to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Iverson, S.J., K.J. Frost and L.F. Lowry. 1997. Fatty acid signatures reveal fine scale structure of foraging distribution of harbor seals and their prey in Prince William Sound, Alaska. *Marine Ecology Program Series*. 151, 255-271.

J

- Jacob, U., K. Mintenbeck and T. Brey. 2003. Trophic position of abundant invertebrate species along the Scotia Arc and the Antarctic Peninsula. In: Arntz, W.E., Brey T.

(eds). The Expedition ANTARKTIS XIX/5 (LAMPOS) of RV “Polarstern” in 2002. *Ber. Polarforsch.* 462: 60-61.

Jaeger, H.I. and R.H. Gardner. 1988. A simulation experiment to investigate food web polarization. *Ecological Modelling.* 41: 102-116.

K

-Kelly, J.R. and R.E. Scheibling. 2012. Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 446: 1-22.

-Khotimchenko, S.V., V.E. Vaskovsky and T.V. Titlyanova. 2002. Fatty acids of marine algae from the Pacific coast of North California. *Botanica Marina.* 45: 17-22.

-Kidawa, A. and T. Janecki. 2011. Antarctic Benthic Fauna in the Global Climate Change. *Papers on Global Change.* 18: 71-86.

-Kjørboe, T. and F. Møhlenberg. 1981. Effect of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 61: 283-288.

-Kirsch, P.E., S.J. Iverson, and W.D. Bowen. 2000. Effect of diet on body composition and blubber fatty acids in captive harp seals (*Phoca groenlandica*). *Physiological and Biochemical Zoology.* 73: 45-59.

-Kirsch, P.E., S.J. Iverson, W.D. Bowen, S.R. Kerr and R.G. Ackman. 1998. Dietary effects on the fatty acid signature of whole Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fishery Aquatic Science.* 55: 1378-1386.

-Klöser, H., G.A. Ferreyra, I.R. Schloss, G. Mercuri, F. Laturnus and A. Curtosi. 1994. Hydrography of Potter Cove, a small fjord- like inlet on King George Island (South Shetlands). *Est. Coast. Shelf. Sci.* 38: 523-537.

-Kowalke, J. 1999. Filtration in antarctic ascidians-striking a balance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 242: 233-244.

L

-Lee, R.F., W. Hagen and G. Kattner. 2006. Lipid storage in marine zoo-plankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 307: 273-306.

-Li, X., X. Fan, L. Han and Q. Lou. 2002. Fatty acids of some algae from the Bohai Sea. *Phytochemistry.* 59: 157-161.

-Linkowski, T.B., P. Presler and C. Zukowski. 1983. Food habitats of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands). *Pol. Polar Res.* 4: 79-95.

M

-Macko, S.A. and M.L.F. Estep. 1984. Microbial alteration of stable nitrogen and carbon isotopic compositions of organic matter. *Organic Geochemistry.* 6: 787-790.

-Madigan, D.J., S.Y. Litvin, B.N. Popp, A.B. Carlisle, C.J. Farwell, et al. 2012. Tissue Turnover Rates and Isotopic Trophic Discrimination Factors in the Endothermic Teleost, Pacific Bluefin Tuna (*Thunnus orientalis*). *PLOS ONE.* 7(11): e49220.

-Marshall, J. and K. Speer. 2012. Closure of the meridional overturning circulation through Southern Ocean upwelling. *Nature Geoscience.* 5: 171-180.

-Martinez, N.D. 1991. Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. *Ecol. Monogr.* 61: 367-392.

-Matear, R.J. and A.C. Hirst. 1999. Climate change feedback on the future oceanic CO₂ uptake. *Tellus.* 51B: 722-733.

-Mayzaud, P., P. Virtue and E. Albessard. 1999. Seasonal variations in the lipid and fatty acid composition of the euphausiid *Meganyctiphanes norvegica* from the Ligurian Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 186: 199-210.

-McCann, K.S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature.* 405: 228-233.

-McClintock, J.B. 1994. Trophic biology of Antarctic shallow water echinoderms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 111: 191-202.

-McClintock, J.B., C.D. Amsler, B.J. Baker and R.W.M. Van Soest. 2005. Ecology of Antarctic marine sponges: an overview. *Integrative and Comparative Biology.* 45: 359-368.

-Menge, B.A. and J.P. Sutherland. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *American Naturalist.* 110: 351-369.

-Menge, B.A. and J.P. Sutherland. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition and predation in relation to environmental stress and recruitment. *Am. Nat.* 130: 730-757.

-Meyer, B., A. Atkinson, D. Stübing, B. Oetl, W. Hagen and U.V. Bathmann. 2002. Feeding and energy budgets of Antarctic krill *Euphausia superba* at the onset of winter. I. Furcilia III larvae. *Limnol. Oceanogr.* 47: 943-952.

- Michener, R.H. and D.M. Schell. 1994. Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. In: Lajtha, K. and Michener R.H. (eds). *Stable isotopes in ecology and environmental sciences*. Blackwell Science, London. pp. 138-157.
- Minagawa, M. and E. Wada. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta*. 48: 1135-1140.
- Moline, M.A., H. Claustre, T.K. Frazer, O. Schofield and M. Vernet. 2004. Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend. *Global Change Biology*. 10(12): 1973-1980.
- Momo, F., J. Kowalke, I. Schloss, G. Mercuri and G. Ferreyra. 2002. The role of *Laternula elliptica* in the energy budget of Potter Cove (King George Island, Antarctica). *Ecol. Model.* 155: 43-51.
- Montoya, J.M. and D. Raffaelli. 2010. Climate change, biotic interactions and ecosystem services. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*. 365: 2013-2018.
- Moore, J.C., E.L. Berlow, D.C. Coleman, P.C. de Ruiter, Q. Dong, A. Hastings, N.C. Johnson, K.S. McCann, K. Melville, P.J. Morin, K. Nadelhoffer, A.D. Rosemond, D.M. Post, J.L. Sabo, K.M. Scow, M.J. Vanni and D.H. Wall. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecol. Lett.* 7: 584-600.
- Muñoz, I., A.M. Romani, A. Rodrigues-Capítulo, J.M. Gonzalez and S. Sabater. 2009. Conceptos y Técnicas en Ecología Fluvial. En: *Flujo de Energia en el Ecosistema Fluvial*. Elosegui A y Sabaters (eds.). pp. 347-366.

N

- Namba, T., K. Tanabe and N. Maeda. 2008. Omnivory and stability of food webs. *Ecological Complexity*. 5: 73-85.
- Nelson, M.M., B.D. Mooney, P.D. Nichols and C.F. Phleger. 2001. Lipids of Antarctic Ocean amphipods: food chain interactions and the occurrence of novel biomarkers. *Mar. Chem.* 73: 53-64.
- Nichols, D.S., P.D. Nichols and T.A. McMeekin. 1993. Polyunsaturated fatty acids in Antarctic bacteria. *Antarct. Sci.* 5: 149-160.
- Norkko, A., S.F. Thrush, V.J. Cummings, G.A. Funnell, A.M. Schwarz, N.L. Andrew, and I. Hawes. 2004. Ecological role of *Phyllophora antarctica* drift accumulations in

coastal soft-sediment communities of McMurdo Sound, Antarctica. *Polar Biology*. 27: 482-494.

- Norkko, A., S.F. Thrush, V.J. Cummings, M.M. Gibbs, N.L. Andrew, J. Norkko and A.M. Schwarz. 2007. Trophic structure of coastal Antarctic food webs associated with changes in sea ice and food supply. *Ecology*. 88: 2810-2820.
- Nyssen, F., T. Brey, P. Dauby and M. Graeve. 2005. Trophic position of Antarctic amphipods: enhanced analysis by a 2- dimensional biomarker assay. *Mar. Eco. Prog. Ser.* 300: 135–145.
- Nyssen, F., T. Brey, G. Lepoint, J.M. Bouquegneau, C. De Broyer and P. Dauby. 2002. A stable isotope approach to the eastern Weddell Sea trophic web: focus on benthic amphipods. *Polar Biol.* 25: 280-287.

O

- Olf, H., V.K. Brown, R.H. Drent (eds.). 1999. *Herbivores: between plants and predators* Oxford; Malden, Ma. Blackwell Science. pp. 639.
- Orejas, C., J. Gili, P. López-González and W. Arntz. 2001. Feeding strategies and diet composition of four Antarctic cnidarian species. *Polar Biol.* 24: 620-627.
- O'Loughlin, P.M., G. Paulay, N. Davey and F. Michonneau. 2011. The Antarctic region as a marine biodiversity hotspot for echinoderms: Diversity and diversification of sea cucumbers. *Deep-Sea Res. II.* 58: 264-275.
- O'Reilly, C.M. and R.E. Hecky. 2002. Interpreting stable isotopes in food webs: Recognizing the role of time averaging at different trophic levels. *Limnol. Oceanogr.* 47(1): 306-309.

P

- Paine, R.T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* .49: 667-685.
- Parker, P.L. 1964. The biogeochemistry of the stable isotopes of carbon in a marine bay. *Geochim. Cosmochim. Acta* . 28: 1155-1164.
- Parkes, R.J. and J. Taylor. 1983. The relationship between fatty acid distributions and bacterial activity types in contemporary marine sediments. *Estuarine Coast Shelf Sci.* 16: 173-189.

- Parmesan, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37: 637-69.
- Parrish, C.C., T.A. Abrajano, S.M. Budge, R.J. Helleur, E.D. Hudson, K. Pulchan and C. Ramos. 2000. Lipid and phenolic biomarkers in marine ecosystems: analysis and applications. In: *The Handbook of Environmental Chemistry*. Wangersky, P.J. (ed.). Springer-Verlag, Berlin, Germany. pp. 193–233.
- Pasternak, A.F. and S.B. Schnack-Schiel. 2001. Seasonal feeding patterns of the dominant Antarctic copepods *Calanus propinquus* and *Calanoides acutus* in the Weddell Sea. *Polar. Biol.* 24: 771-784.
- Pearse, J.S. and A.C. Giese. 1966. Food, reproduction and organic constitution of the common antarctic echinoid *Sterechinus neumayeri* (Meissner). *Biol. Bull.* 130: 387-401.
- Perga, M.E., M. Kainz, B. Matthews and A. Mazumder. 2006. Carbon pathways to zooplankton: insights from the combined use of stable isotope and fatty acid biomarkers. *Freshw. Biol.* 51: 2041-2051.
- Peterson, B.J. 1999. Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs: a review. *Acta Oecologica.* 20: 479-487.
- Peterson, B.J. and B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Rev. Ecol. Systematics.* 18: 293-320.
- Peterson, R. and W. White. 1998. Slow oceanic teleconnections linking the Antarctic Circumpolar Wave with the tropical El Niño-Southern Oscillation. *J. Geophys. Res.* 103: 24573-24583.
- Polis, G.A. 1991. Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food web theory. *American Naturalist.* 138: 123-155.
- Polis, G.A. 1994. Food webs, trophic cascades and community structure. *Australian Journal of Ecology.* 19: 121-136.
- Polis, G.A. and R.D. Holt. 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution.* 7: 151-154.
- Polis, G.A., C.A. Myers and R.D. Holt. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 20: 297-330.
- Polis, G. and D. Strong. 2012. Food Web Complexity and Community Dynamics. *The American Naturalist.* 147(5): 813-846.

- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*. 83: 703-718.
- Post, D.M. and G. Takimoto. 2007. Proximate structural mechanisms for variation in food-chain length. *Oikos*. 116: 775-782.
- Probert, P. K. 1984. Disturbance, sediment stability, and trophic structure of soft-bottom communities. *Journal of Marine Research*. 42(4): 893-921.

Q

- Quartino, M. and A. Boraso de Zaixso. 2008. Summer macroalgal biomass in Potter Cove, South Shetland Islands, Antarctica: its production and flux to the ecosystem. *Polar Biology*. 31: 281-294.
- Quartino, M.L., A. Boraso de Zaixso and FR. Momo. 2008. Macroalgal production and the energy cycle of Potter Cove. *Berichte zur Polarforschung*. 571: 68-74.

R

- Ratnayake, W.M. and R.G. Ackman. 1979. Fatty alcohols in capelin, herring and mackerel oils and muscle lipids. Fatty alcohol details linking dietary copepod fat with certain fish depot fats. *Lipids*. 14: 795-803.
- Rau, F., F. Mauz, H. de Angelis, R. Jaña, J.A. Neto, P. Skvarca, S. Vogt, H. Saurer and H. Goßmann. 2004. Variations of glacier frontal positions on the northern Antarctic Peninsula. *Annals of Glaciology*. 39: 525-530.
- Rauschert, M. 1991. Ergebnisse der faunistischen Arbeiten im Benthall von King George Island (Südshetlandinseln, Antarktis). *Ber. Polarforsch.* 76: 1-75
- Renaud P.E., M. Tessmann, A. Evenset and G.N. Christensen. 2011. Benthic food- web structure of an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard). *Marine Biology Research*. 7: 13-26.
- Rhoads, D.C., L.F. Boyer and B. Welsh. 1984. Seasonal dynamics of detritus in the benthic turbidity zone (BTZ); implications for bottom-rack molluscan mariculture. *Bull. Mar. Sci.*
- Richoux, N.B. and P.W. Froneman. 2007. Assessment of Spatial Variation in Carbon Utilization by Benthic and Pelagic Invertebrates in Temperate South African Estuary Using Stable Isotope Signatures. *Estuarine, Coastal, and Shelf Science*. 71: 545-558.

- Richoux, N.B. and P.W. Froneman. 2009. Plankton trophodynamics at the subtropical convergence, Southern Ocean. *Journal of Plankton Research*. 31: 1059-1073.
- Roese, M. and M. Drabble. 1998. Wind-Driven Circulation in Potter Cove. *Ber. Polarforsch. Meeresforsch.* 299: 40-46.
- Rogers, A.D. 2009 Evolution and biodiversity of Antarctic organisms: a molecular perspective. *Phil. Trans. R. Soc. B*. 362: 2191-2214.
- Rückamp, M., M. Braun, S. Suckro and N. Blindow. 2011. Observed glacial changes on the King George Island ice cap, Antarctica, in the last decade. *Global and Planetary Change*. 79: 99-109.
- Ruppert, E.E. and R.B. Barnes. 1975. *Invertebrate Zoology*. 6th ed. Saunders College Publishing, New York.
- Russell, N.J. and D.S. Nichols. 1999. Polyunsaturated fatty acids in marine bacteria—a dogma rewritten. *Microbiology (UK)*. 145: 767-779.

S

- Sahade, R., S. Tarantelli, M. Tatian and G. Mercuri. 2008. Benthic community shifts: A possible linkage to climate change?. *Berichte zur Polarforschung*. 571: 331-337.
- Sahade, R., M. Tatián, J. Kowalke, S. Kühne and G.B. Esnal. 1998. Benthic faunal associations on soft substrates at Potter Cove, King George Island, Antarctica. *Polar Biol*. 19: 85-91.
- Sala, O.E., F.S. Chapin III, J.J. Armesto, R. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L.F. Huenneke, R.B. Jackson, A. Kinzig, et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*. 287: 1770-1774.
- Sargent, J.R. 1995. Origins and functions of egg lipids: nutritional implications. In: Bromage, N.R., Roberts, R.J. (eds.), *Broodstock Management and Egg and Larval Quality*. Blackwell Science, Oxford. pp. 353-372.
- Sargent, J.R. and S. Falk-Petersen. 1981. Ecological investigations on the zooplankton community in Balsfjorden, northern Norway: Lipid and fatty acids in *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa raschii* and *T. inermis* during mid-winter. *Marine Biology*. 62: 131-137.
- Sargent, J.R. and R.J. Henderson. 1986. Lipids. In: Corner, E.C.S. (ed.). *The Biological Chemistry of Marine Copepods*. Clarendon Press, Oxford. pp. 59-108.

- Sargent, J.R., R.J. Parkes, I. Mueller-Harvey and R.J. Henderson. 1987. Lipid biomarkers in marine ecology. In: Sleigh, M.A. (ed). *Microbes in the sea*. Ellis Horwood, Chichester. Pp. 119-138.
- Schloss, I.R. 1997. Escalas temporo-espaciales de variabilidad del fitoplancton costero antártico. PhD Thesis. Univ. Buenos Aires.
- Schloss, I.R. and G.A. Ferreyra. 2002. Primary production, light and vertical mixing in Potter Cove, a shallow bay in the maritime Antarctic. *Polar Biology*. 25: 41-48.
- Schloss, I., G.A. Ferreyra, G. Mercuri and J. Kowalke. 1999. Potential food availability for benthic filter feeders in an Antarctic coastal shallow environment: a sediment trap study. In: Arntz, W.E. and Rios, C. (eds). *Magellan-Antarctic Ecosystems that drifted apart*. *Scientia Marina*. 63(1): 99-111.
- Schloss, I.R., G.A. Ferreyra and D. Ruiz-Pino. 2002. Phytoplankton biomass in Antarctic shelf zones: A conceptual model based on Potter Cove, King George Island. *J. Mar. Sys.* 36: 129-143.
- Scott, C.L., S. Kwasniewski, S. Falk-Petersen and J.R. Sargent. 2002. Species differences, origins and functions of fatty alcohols and fatty acids in the wax esters and phospholipids of *Calanus hyperboreus*, *Calanus glacialis* and *Calanus finmarchicus* from Arctic Waters. *Marine Ecological Progress Series*. 235:127-34.
- Smale, D.A. and D.K.A. Barnes. 2008. Likely responses of the Antarctic benthos to climate related changes in physical disturbance during the 21st Century, based primarily on evidence from the West Antarctic Peninsula region. *Ecography*. 31: 289-305.
- Smetacek, V. and S. Nicol. 2005. Polar ocean ecosystems in a changing world. *Nature*. 437: 362-368.
- Smith, S. and H. Whitehead. 2001. Reply to R. Clarke and Paliza's comment: 'The food of sperm whales in the Southeast Pacific'. *Mar. Mamm. Sci.* 17: 430-431.
- Solek, C.W. 2008. Ecology of the San Gabriel River Catchment: Anthropogenic Influences on Black Flies (Diptera: Simuliidae) and other Benthic Macroinvertebrates. Disertación. Universidad de California, Berkeley.
- Spiller, D.A. and T.W. Schoener. 1990. A terrestrial field experiment showing the impact of eliminating top predators in foliage damage. *Nature* (London). 347: 469-472.
- Sprules, W. and J. Bowerman. 1988. Omnivory and food chain lengths in zooplankton food webs. *Ecology*. 69: 418-426.

- Starmans, A. 1997. Comparative studies on the Ecology and Biodiversity of the Arctic and Antarctic mega-epibenthos. Ph D Tesis. Universitat Bremen. *Reports on Polar Research*. 250: 1-150.
- Stowasser, G., A. Atkinson, R.A.R. McGill, R.A. Phillips, M.A. Collins and D.W. Pond. 2012. Food web dynamics in the Scotia Sea in summer: A stable isotope study. *Deep Sea Research Part II: Tropical Studies in Oceanography*. 59-60: 208-221.
- Strong, D.R. 1992. Are trophic cascades all wet? the redundant differentiation in trophic architecture of high diversity ecosystems. *Ecology*. 73: 747-754.
- Stübing, D. and W. Hagen. 2003. Fatty acid biomarker ratios—suitable trophic indicators in Antarctic euphausiids?. *Polar Biol*. 26: 774-782.

T

- Taghon, G.L., A.R.M. Nowell and P.A. Jumars. 1980. Induction of suspension feeding in spionid polychaetes by high particulate fluxes. *Science*. 210: 562-564.
- Takagi, T., C.A. Eaton and R.G. Ackman. 1980. Distribution of fatty acids in lipids of the common Atlantic sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci*. 37: 195-202.
- Tatián, M., R. Sahade and G.B. Esnal. 2004. Diet components in the food of antarctic ascidians living at low levels of primary production. *Antarctic Sci*. 16: 123-128.
- Tatián, M., R. Sahade, G. Mercuri, V. Fuentes, J. Antacli, A. Stellfeldt and G. Esnal. 2008. Feeding ecology of benthic filter-feeders at Potter Cove, an Antarctic coastal ecosystem. *Polar Biol*. 31: 509-517.
- Teixido, N., J. Garrabou, J. Gutt and W.E. Arntz. 2007. Iceberg disturbance and successional spatial patterns: the case of the shelf Antarctic benthic communities. *Ecosystems*. 10: 142-157.
- Thatje, S., C.D. Hillenbrand and R. Larter. 2005. On the origin of Antarctic marine benthic community structure. *TREE*. 20: 534-540.
- Thompson, D.W.J. and J.M. Wallace. 2000. Annular modes in the extratropical circulation. Part I: Month-to-month variability. *J. Climate*. 13: 1000-1016.
- Torre, L., N. Servetto, M.L. Eöry, F. Momo, M. Tatián, D. Abele and R. Sahade. 2012. Respiratory responses of three Antarctic ascidians and a sea pen to increased sediment concentrations. *Polar Biology*. 35(11): 1743-1748.

- Tréguer, P. 1994. The Southern Ocean: Biogeochemical cycles and climate changes. *Proceedings of the International Conference: "Antarctic Science-Global Concerns"*. Springer-Verlag, pp. 110-125.

V

- Vadas, R.L. 1989. Food web patterns in ecosystems: a reply to Fretwell and Oksanen. *Oikos*. 56: 339-343.
- Vadas, R.L. 1990. The importance of omnivory and predator regulation of prey in freshwater fish assemblages of North America. *Environmental Biology of Fishes*. 27: 285-302.
- Van der Putten, W.H., M. Macel and M.E. Visser. 2010. Predicting species distribution and abundance responses to climate change: Why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 365: 2025-2034.
- Van Leeuwen, E., Å. Brännström, V.A.A. Jansen, U. Dieckmann, A.G. Rossberg. 2013. A generalized functional response for predators that switch between multiple prey species. *Journal of Theoretical Biology*. 328: 89-98.
- Vander Zanden, M.J. and B. Rasmussen. 1999. Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*. 80: 1395-1401.
- Vaughan, D.G., D.J. Marshall, W.M. Connolley, J.C. King and R. Mulvaney. 2001. Climate Change: Devil in the Detail. *Science*. 293: 1777-1779.
- Veefkind, R. 2003. Carbon isotope ratios and composition of fatty acids: tags and trophic markers in pelagic organisms. Dissertation, The University of Victoria, Victoria, British Columbia, Canada.
- Volkman, J.K., R.B. Johns, F.T. Gillan and G.J. Perry. 1980. Microbial lipids of an intertidal sediment - 1. Fatty acids and hydrocarbons. *Geochim. Cosmochim. Acta*. 44: 1133-1143.
- von Harbou, L., C.D. Dubischar, E.A. Pakhomov, B.P.V. Hunt, W. Hagen and U.V. Bathmann. 2011. Slaps in the Lazarev Sea, Southern Ocean: I. Feeding dynamics. *Mar. Biol.* [<http://dx.doi.org/10.1007/s00227-011-1709-4>].

W

- Wada, E., M. Terazaki, Y. Kabaya and T. Nemoto. 1987. ^{15}N and ^{13}C abundance in the Antarctic ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep-Sea Res.* 34: 829-841.
- Wan, R., Y. Wu, L. Huang, J. Zhang, L. Gao and N. Wang. 2010. Fatty acids and stable isotopes of a marine ecosystem: Study on the Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) food web in the Yellow Sea. *Deep-Sea Research II.* 57: 1047-1057.
- Wägele, H. 1989. Diet of some Antarctic nudibranchs (Gastropoda, Opisthobranchia, Nudibranchia). *Mar. Biol.* 100: 439-441.
- Winemiller, K.O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecol. Monogr.* 60: 331-367.
- Wlodarska-Kowalczyk, M. and T.H. Pearson. 2004. Soft-bottom macrobenthic faunal associations and factors affecting species distributions in an Arctic glacial fjord (Kongsfjord, Spitsbergen). *Polar Biol.* 27: 155-167.
- Wlodarska-Kowalczyk, M., J.M. Weslawski and L. Kotwicki. 1998. Spitsbergen glacial bays macrobenthos—a comparative study. *Polar Biol.* 20: 66-73.
- Woodward, G., J.P. Benstead, O.S. Beveridge, et al. 2010. Ecological networks in a changing climate. *Advances in Ecological Research.* Burlington: Academic Press. 42: 139-170.
- Wootton, J.T., C.A. Pfister and J.D. Forester. 2008. Dynamic patterns and ecological impacts of declining ocean pH in a high-resolution multi-year dataset. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* 105(48): 18848-53.
- Worm, B., H.K. Lotze, H. Hillebrand and U. Sommer. 2002. Consumer versus resource control of species diversity and ecosystem functioning. *Nature.* 417: 848-851.

Z

- Zamzow, J.P., C.F. Aumack, C.D. Amsler, J.B. McClintock, M.O. Amsler and B.J. Baker. 2011. Gut contents and stable isotope analyses of the Antarctic fish, *Notothenia coriiceps* (Richardson), from two macroalgal communities. *Antarctic Science.* 23: 107-116.

Anexo

Tabla 3.2. Composición de ácidos grasos (masa promedio (%) \pm DE) de las principales taxa de la comunidad bentónica de Caleta Potter, Isla 25 de Mayo. Se especifica el número de réplicas analizadas por especie (n). Para el MPS se usó la media del perfil de profundidades. (*) Sin diferencias significativas: Anova $p > 0,05$

Ácidos Grasos	MPS (plancton/detritos)	Productores				Filtradores								
		Macroalgas				<i>Molgula pedunculata</i> (3)	<i>Corella antarctica</i> (4)	<i>Pyura setosa</i> (5)	<i>Cnemidocarpa verrucosa</i> (6)	<i>Ascidia challengeri</i> (4)	Esponja sp. 1 (3)	Esponja sp. 2 (2)	<i>Laternula elliptica</i> (6)	Salpas (1)
		<i>Desmarestia spp.</i> (3)	<i>Ascoseira mirabilis</i> (2)	<i>Monostroma spp.</i> (2)	<i>Himantothallus grandifolius</i> (2)									
Saturados														
12:0	1,4 ± 0,2	0,0 ± 0,7	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,2 ± 0,4	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0
13:0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
14:0	7,2 ± 0,7	6,9 ± 2,1	6,9 ± 3,7	1,4 ± 0,9	4,3 ± 0,4	2,7 ± 0,4	3,1 ± 0,8	2,5 ± 0,9	4,8 ± 1,1	4,4 ± 0,9	4,0 ± 0,4	2,3 ± 0,3	1,0 ± 0,4	3,5
i-15:0	1,3 ± 0,2	0,0 ± 0,6	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,2	0,4 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,9 ± 0,9	0,4 ± 0,3	0,3 ± 0,1	0,5 ± 0,4	3,2 ± 0,7	1,9 ± 0,9	0,1 ± 0,1	0,0
a-15:0	1,1 ± 0,2	0,0 ± 0,5	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,2	0,2 ± 0,2	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,2	0,7 ± 0,8	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,1	0,0
15:0	2,6 ± 0,4	0,0 ± 1,3	0,1 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,3 ± 0,0	0,6 ± 0,1	0,8 ± 0,2	0,7 ± 0,2	0,5 ± 0,3	0,3 ± 0,0	0,1 ± 0,2	0,6 ± 0,2	0,7
i-16:0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,5 ± 0,8	0,4 ± 0,6	1,4 ± 1,6	2,0 ± 1,9	0,3 ± 0,4	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,2	0,0
16:0	24,1 ± 2,1	11,0 ± 8,3	13,2 ± 3,4	24,2 ± 2,6	13,2 ± 0,3	10,4 ± 3,7	11,3 ± 3,5	9,7 ± 1,9	9,0 ± 1,4	10,4 ± 4,8	9,5 ± 3,8	9,2 ± 8,5	18,4 ± 1,3	21,6
i-17:0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,4 ± 0,3	0,4 ± 0,8	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,2	0,3 ± 0,6	0,2 ± 0,2	0,4 ± 0,6	1,4
a-17:0	0,8 ± 0,1	0,0 ± 0,4	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,3	0,0
17:0	1,4 ± 0,1	0,0 ± 0,7	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,2	1,1 ± 1,2	0,3 ± 0,5	0,9 ± 0,6	0,6 ± 0,4	0,4 ± 0,4	0,2 ± 0,4	1,1 ± 0,0	0,5 ± 0,7	1,4
18:0	21,1 ± 4,0	8,0 ± 8,5	0,3 ± 0,5	2,7 ± 3,3	1,4 ± 0,1	7,8 ± 7,8	10,7 ± 7,2	3,0 ± 0,7	4,2 ± 1,9	10,9 ± 9,2	8,3 ± 7,8	16,8 ± 13,4	9,9 ± 4,2	29,6
20:0	2,2 ± 0,6	1,3 ± 0,9	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	1,2 ± 0,1	0,0 ± 0,1	0,5 ± 0,7	0,5 ± 0,4	0,7 ± 1,3	0,2 ± 0,4	1,3 ± 0,4	0,5 ± 0,7	0,5 ± 0,6	0,0
22:0 *	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,4 ± 0,8	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,1	2,0 ± 1,8	0,6 ± 0,9	0,0 ± 0,0	0,0
24:0 *	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,2 ± 0,5	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	3,2 ± 5,5	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0
Monoenes														
16:1(n-7)	4,9 ± 1,8	0,8 ± 2,3	0,3 ± 0,4	0,9 ± 0,2	2,9 ± 0,3	4,2 ± 1,0	1,5 ± 0,8	4,0 ± 0,9	5,7 ± 0,9	1,3 ± 0,5	2,3 ± 0,2	1,7 ± 0,8	2,3 ± 0,5	1,8
17:1(n-8)	0,0 ± 0,0	0,2 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,6 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,2 ± 0,4	0,3 ± 0,4	0,4 ± 0,4	0,4 ± 0,5	0,4 ± 0,4	0,0 ± 0,0	0,8 ± 0,9	0,0
18:1(n-9)	8,1 ± 1,3	17,0 ± 5,6	22,6 ± 17,2	2,9 ± 0,8	12,1 ± 2,2	3,6 ± 1,6	4,8 ± 1,1	4,6 ± 0,7	3,5 ± 0,3	4,5 ± 2,1	1,3 ± 0,1	6,2 ± 5,7	3,6 ± 0,6	8,8
18:1(n-7)	2,0 ± 0,6	0,3 ± 1,0	0,1 ± 0,1	4,2 ± 4,7	0,2 ± 0,2	4,7 ± 2,3	6,1 ± 2,3	4,8 ± 0,2	4,0 ± 0,6	4,7 ± 1,4	3,4 ± 1,5	4,7 ± 4,4	3,8 ± 0,5	3,1
20:1(n-11)	0,4 ± 0,7	0,0 ± 0,5	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,8 ± 1,3	0,0 ± 0,0	2,5 ± 2,9	0,0
20:1(n-9)	0,0 ± 0,0	0,4 ± 0,3	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	2,4 ± 0,4	0,5 ± 0,2	1,4 ± 0,4	0,7 ± 0,5	0,4 ± 0,4	0,9 ± 0,6	9,0 ± 5,4	3,3 ± 2,9	0,8
20:1(n-7)	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	1,1 ± 0,3	2,2 ± 0,9	1,0 ± 0,2	1,8 ± 0,8	3,4 ± 2,0	0,2 ± 0,2	0,2 ± 0,2	1,5 ± 0,2	0,3
22:1(n-11)	1,8 ± 0,6	0,0 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,2	0,0 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,7 ± 1,0	0,0 ± 0,0	0,0
22:1(n-9)	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,9 ± 0,2	0,9 ± 0,4	0,5 ± 0,2	0,2 ± 0,3	0,7 ± 0,7	0,7 ± 1,1	0,2 ± 0,3	0,3 ± 0,3	0,8
22:1(n-7) *	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,0	1,5 ± 2,2	0,5 ± 0,5	1,3 ± 1,5	0,1 ± 0,1	0,2 ± 0,2	1,8 ± 1,5	0,2 ± 0,2	0,2 ± 0,1	0,0
24:1(n-9) *	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,6 ± 0,8	0,7 ± 0,8	0,1 ± 0,2	0,2 ± 0,4	0,9 ± 1,0	7,8 ± 12,0	0,0 ± 0,0	0,3 ± 0,6	0,0
Dienes														
16:2(n-9) *	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,9 ± 1,3	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	1,0 ± 1,7	0,1 ± 0,2	0,4 ± 0,6	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,1	0,0
16:2(n-4) *	0,5 ± 0,7	0,3 ± 0,6	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,3 ± 0,1	1,2 ± 0,5	0,2 ± 0,2	0,4 ± 0,3	0,5 ± 0,5	0,3 ± 0,4	0,0 ± 0,0	0,5 ± 0,2	0,1 ± 0,2	0,0
18:2(n-6)	2,5 ± 0,8	6,0 ± 2,0	4,8 ± 0,1	11,4 ± 2,8	4,1 ± 0,2	3,2 ± 0,5	2,4 ± 0,9	2,3 ± 0,6	3,0 ± 1,0	2,9 ± 1,1	0,5 ± 0,4	2,1 ± 2,9	1,7 ± 0,7	5,2
20:2(n-6)	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,6 ± 0,5	0,3 ± 0,2	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,2	0,3 ± 0,1	0,6 ± 0,7	1,9 ± 0,0	0,1 ± 0,2	1,1 ± 0,3	0,4
22:2(n-6)	2,0 ± 1,1	0,0 ± 1,2	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,2	0,2 ± 0,5	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,1	1,1
Poli-insaturados														
16:3(n-4)	0,0 ± 0,0	0,2 ± 0,2	0,1 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,2 ± 0,2	0,8 ± 0,8	0,3 ± 0,3	0,6 ± 0,7	0,3 ± 0,3	0,2 ± 0,3	0,4 ± 0,3	0,0 ± 0,0	0,3 ± 0,3	0,0
16:4(n-1)	1,7 ± 0,7	0,2 ± 0,9	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,4 ± 0,5	0,6 ± 0,6	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,4	0,2 ± 0,3	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,5
18:3(n-6) *	0,0 ± 0,0	0,4 ± 0,3	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,8 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,2	0,3 ± 0,4	0,3 ± 0,3	0,2 ± 0,2	0,3 ± 0,3	0,2 ± 0,2	0,1 ± 0,2	0,0
18:3(n-3)	0,0 ± 0,0	6,1 ± 3,3	5,2 ± 2,8	23,4 ± 3,5	5,1 ± 0,9	3,1 ± 0,7	1,5 ± 0,7	1,8 ± 0,3	1,6 ± 0,6	1,4 ± 0,2	1,1 ± 0,1	0,4 ± 0,6	1,3 ± 0,2	0,8
18:4(n-3)	3,4 ± 0,9	8,8 ± 4,3	10,0 ± 5,0	21,7 ± 6,8	9,0 ± 2,9	8,5 ± 3,0	3,8 ± 3,1	7,2 ± 2,7	4,8 ± 3,5	3,4 ± 0,8	4,2 ± 0,8	1,2 ± 0,5	3,1 ± 1,4	1,8
20:4(n-6)	0,2 ± 0,4	11,1 ± 6,5	15,6 ± 3,3	0,4 ± 0,5	27,1 ± 1,3	0,4 ± 0,3	1,1 ± 0,8	1,3 ± 1,1	1,2 ± 0,6	0,9 ± 0,6	1,4 ± 0,3	3,6 ± 1,9	1,5 ± 0,7	0,3
20:3(n-3)	3,1 ± 0,9	0,0 ± 1,6	0,2 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,4 ± 0,4	0,4 ± 0,5	0,3 ± 0,6	0,1 ± 0,1	1,1 ± 1,3	0,2 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,0
20:4(n-3)	0,1 ± 0,2	1,2 ± 0,7	0,5 ± 0,7	0,5 ± 0,7	0,6 ± 0,4	7,3 ± 2,3	1,7 ± 0,8	0,7 ± 0,4	0,9 ± 0,5	3,7 ± 1,5	6,8 ± 1,9	1,0 ± 0,4	0,5 ± 0,4	0,3
20:5(n-3)	4,0 ± 1,6	18,0 ± 7,9	18,6 ± 9,1	4,3 ± 0,5	11,0 ± 2,9	15,3 ± 3,3	30,2 ± 6,8	27,1 ± 2,6	24,2 ± 1,6	30,7 ± 10,1	10,2 ± 0,3	11,4 ± 4,7	19,0 ± 2,8	6,4
22:4(n-6) *	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,3	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0
22:5(n-3)	0,2 ± 0,4	0,0 ± 0,3	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,2	2,3 ± 3,3	1,0 ± 0,2	0,8 ± 0,1	1,7 ± 0,6	1,2 ± 0,2	0,8 ± 0,4	0,1 ± 0,1	2,7 ± 1,3	1,5 ± 0,3	0,0
22:6(n-3)	0,9 ± 1,0	0,0 ± 0,9	0,0 ± 0,0	1,5 ± 2,1	0,4 ± 0,6	13,0 ± 0,5	9,4 ± 4,9	16,2 ± 0,6	20,0 ± 1,3	7,5 ± 2,6	16,4 ± 14,5	20,2 ± 21,8	17,6 ± 2,1	9,2

Ácidos Grasos	Fitófagos	Suspensivos				Oportunistas/generalistas	Peces omnívoros/opportunistas		Onmívoros/depositivos bentónicos			
	<i>Nacella concinna</i> (3)	Pennatulídeos (4)	Zooplankton (1)	Anémoma sp. 1 (1)	Anémoma sp. 2 (6)	<i>Ophionotus victoriae</i> (3)	<i>Notothenia coriiceps</i> (3)	<i>Notothenia rossi</i> (3)	Poliqueto sp. 2 (1)	Poliqueto sp. 3 (1)	<i>Sterechnus neumayeri</i> (6)	<i>Yoldia eightsi</i> (3)
Saturados												
12:0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
13:0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,1	0,0 ± 0,1
14:0	1,9 ± 0,2	0,8 ± 0,1	3,9	2,0	0,7 ± 0,3	11,3 ± 1,0	0,7 ± 0,1	1,0 ± 0,2	1,8	0,4	5,6 ± 1,2	2,0 ± 0,1
i-15:0	0,9 ± 1,6	0,0 ± 0,0	0,0	0,1	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,6 ± 0,4	0,1 ± 0,1
a-15:0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	1,6	0,0	0,0 ± 0,1	0,0 ± 0,0
15:0	0,2 ± 0,2	0,1 ± 0,2	0,6	0,2	0,1 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,2 ± 0,0	0,2 ± 0,0	3,0	0,2	0,5 ± 0,2	0,4 ± 0,0
i-16:0	0,2 ± 0,4	3,2 ± 3,7	0,0	0,0	1,4 ± 1,4	0,3 ± 0,3	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,0	0,0	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,0
16:0	14,1 ± 1,0	15,8 ± 1,9	18,0	12,7	10,8 ± 3,2	6,5 ± 1,2	14,6 ± 0,5	17,2 ± 0,9	7,0	6,0	7,5 ± 1,8	12,8 ± 1,0
i-17:0	0,0 ± 0,0	0,6 ± 0,7	0,0	0,5	0,1 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,0	0,6	0,2 ± 0,4	0,2 ± 0,3
a-17:0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,2 ± 0,3	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
17:0	0,1 ± 0,2	0,8 ± 0,1	0,0	0,4	0,1 ± 0,1	0,7 ± 0,6	0,0 ± 0,0	0,2 ± 0,2	0,0	1,0	1,6 ± 1,4	1,1 ± 1,0
18:0	4,7 ± 1,0	4,4 ± 3,8	3,1	3,6	6,7 ± 6,4	3,5 ± 1,0	6,6 ± 2,8	8,7 ± 2,8	6,6	2,7	3,8 ± 1,3	5,4 ± 3,1
20:0	0,0 ± 0,0	0,6 ± 0,5	0,0	0,1	0,3 ± 0,3	0,2 ± 0,4	0,1 ± 0,2	0,2 ± 0,2	0,0	0,1	0,7 ± 0,2	0,0 ± 0,0
22:00 *	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
24:0 *	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	1,3 ± 2,0	0,0 ± 0,0
Monoenes												
16:1(n-7)	1,7 ± 1,9	0,6 ± 0,4	4,2	2,5	3,1 ± 2,2	3,7 ± 0,9	2,2 ± 0,4	2,1 ± 0,5	6,1	2,9	6,4 ± 4,2	7,1 ± 2,8
17:1(n-8)	0,4 ± 0,4	0,2 ± 0,4	0,0	0,0	0,4 ± 0,4	0,2 ± 0,2	0,2 ± 0,3	0,4 ± 0,3	0,0	0,0	0,1 ± 0,1	0,6 ± 0,5
18:1(n-9)	5,4 ± 2,5	1,6 ± 1,1	14,5	9,6	5,9 ± 2,9	4,1 ± 0,9	11,1 ± 0,8	8,4 ± 0,4	0,8	2,7	0,9 ± 0,6	1,1 ± 0,6
18:1(n-7)	8,8 ± 2,0	1,4 ± 0,4	6,4	4,3	4,2 ± 1,3	3,6 ± 0,4	4,8 ± 0,2	5,0 ± 0,6	4,1	10,2	5,6 ± 1,5	9,0 ± 1,9
20:1(n-11)	1,6 ± 1,5	0,8 ± 0,6	0,0	0,0	0,2 ± 0,4	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	7,4 ± 2,3	6,4 ± 0,9
20:1(n-9)	3,3 ± 1,3	0,3 ± 0,2	0,0	3,2	6,5 ± 2,0	24,9 ± 2,8	1,9 ± 0,1	2,4 ± 0,3	12,4	1,0	1,0 ± 1,1	0,2 ± 0,1
20:1(n-7)	0,9 ± 0,3	11,7 ± 1,5	0,0	3,8	2,7 ± 1,1	1,5 ± 0,2	0,5 ± 0,2	0,6 ± 0,3	4,8	3,4	1,1 ± 0,4	3,2 ± 2,8
22:1(n-11)	0,4 ± 0,5	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,1 ± 0,1	0,9 ± 0,2	0,2 ± 0,4	0,1 ± 0,1	5,9	0,6	0,3 ± 0,2	0,1 ± 0,2
22:1(n-9)	0,3 ± 0,1	0,1 ± 0,3	0,0	5,1	3,2 ± 1,0	1,3 ± 0,3	0,5 ± 0,2	0,8 ± 0,1	0,2	11,4	1,7 ± 0,8	0,2 ± 0,2
22:1(n-7) *	0,1 ± 0,1	0,5 ± 0,3	0,0	5,9	0,4 ± 0,2	1,2 ± 0,3	0,1 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,4	1,0	0,4 ± 0,5	0,2 ± 0,2
24:1(n-9) *	0,0 ± 0,0	0,2 ± 0,3	2,6	0,0	0,3 ± 0,4	0,2 ± 0,3	0,3 ± 0,2	0,9 ± 1,0	0,0	0,0	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,3
Dienes												
16:2(n-9) *	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,9 ± 1,6	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	1,9 ± 2,9	1,1 ± 1,9
16:2(n-4) *	0,4 ± 0,3	0,0 ± 0,0	0,0	0,2	0,5 ± 0,4	0,4 ± 0,7	0,2 ± 0,2	0,3 ± 0,2	0,0	0,5	1,3 ± 1,9	1,0 ± 0,9
18:2(n-6)	0,8 ± 0,4	1,0 ± 0,8	1,6	0,8	1,9 ± 0,8	0,7 ± 0,3	2,0 ± 0,4	1,7 ± 0,5	1,8	0,6	1,0 ± 0,7	0,9 ± 0,5
20:2(n-6)	1,1 ± 0,7	0,5 ± 0,0	0,0	0,3	1,5 ± 0,6	1,1 ± 0,9	0,5 ± 0,0	0,6 ± 0,0	0,7	1,4	0,8 ± 0,7	0,1 ± 0,2
22:2(n-6)	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,1	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,1	0,0	7,7	0,3 ± 0,3	0,2 ± 0,4
Poli-insaturados												
16:3(n-4)	0,4 ± 0,7	0,0 ± 0,0	0,0	0,2	0,4 ± 0,5	1,7 ± 1,1	0,4 ± 0,1	0,2 ± 0,0	0,0	0,5	2,6 ± 3,6	4,3 ± 3,3
16:4(n-1)	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,6	0,3 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,5 ± 0,4	0,4 ± 0,3	0,0	0,0	0,3 ± 0,2	0,7 ± 0,6
18:3(n-6) *	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,2	0,0	0,0	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,0	0,0	0,2 ± 0,2	0,2 ± 0,2
18:3(n-3)	0,9 ± 0,9	0,2 ± 0,2	0,0	0,5	0,8 ± 0,4	0,1 ± 0,0	1,2 ± 0,2	1,3 ± 0,7	0,3	0,2	0,7 ± 0,6	0,3 ± 0,3
18:4(n-3)	0,6 ± 0,5	0,6 ± 0,1	0,0	0,6	0,6 ± 0,4	0,7 ± 0,1	1,1 ± 0,5	1,2 ± 0,6	0,0	0,0	3,9 ± 1,2	4,1 ± 0,9
20:4(n-6)	4,1 ± 2,4	22,6 ± 1,7	0,0	1,8	3,0 ± 1,5	2,3 ± 2,1	10,5 ± 1,6	5,9 ± 0,6	1,9	5,2	5,8 ± 6,5	0,6 ± 0,6
20:3(n-3)	2,1 ± 1,9	0,0 ± 0,0	0,0	0,2	0,4 ± 0,5	1,1 ± 1,4	0,2 ± 0,3	0,3 ± 0,5	0,0	0,2	0,4 ± 0,5	0,3 ± 0,5
20:4(n-3)	2,1 ± 1,5	0,1 ± 0,2	0,0	0,5	1,3 ± 0,9	0,4 ± 0,3	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,7	0,2	0,4 ± 0,2	0,2 ± 0,2
20:5(n-3)	35,8 ± 10,1	28,2 ± 5,8	21,4	23,0	25,0 ± 4,6	21,1 ± 3,9	20,5 ± 2,1	18,2 ± 1,2	22,3	19,2	25,8 ± 3,3	25,3 ± 1,5
22:4(n-6) *	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	2,1 ± 3,5	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
22:5(n-3)	2,1 ± 0,5	0,6 ± 0,4	1,0	5,1	4,9 ± 2,6	1,0 ± 0,1	2,1 ± 0,4	3,3 ± 0,4	6,1	5,6	0,3 ± 0,3	1,0 ± 0,2
22:6(n-3)	1,1 ± 0,8	2,6 ± 0,6	22,9	10,0	8,0 ± 1,6	1,3 ± 0,4	16,3 ± 3,7	17,2 ± 2,2	6,6	10,0	4,1 ± 1,2	7,2 ± 0,6

Carnívoros/ carroñeros bentónicos																	
Ácidos Grasos	<i>Barrukia cristata</i> - Polynoidae (5)	Gastrópodo sp. 1 (1)	Gastrópodo sp. 2 (1)	<i>Neobuccinum eatoni</i> (6)	Isópodo (Serolidae) (3)	Nemertino (<i>Parabolaria corrugatus</i>) (3)	<i>Odontaster validus</i> (5)	Ast. sp. 1 (5)	Ast. sp. 2 (1)	Ast. sp. 3 (1)	Ast. sp. 4 (6)	Ast. sp. 5 (5)	Ast. sp. 6 (1)	Ast. sp. 7 (3)	Ast. sp. 8 (3)	Ast. sp. 9 (3)	<i>Austrodoris kerguelensis</i> (Nudibranchia) (3)
Saturados																	
12:0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,2 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1	0,2	0,3 ± 0,3	0,1 ± 0,1	0,1	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
13:0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
14:0	3,0 ± 0,6	1,1	1,7	1,3 ± 0,6	0,8 ± 0,2	1,3 ± 1,4	2,2 ± 0,9	1,1 ± 0,1	4,6	5,3	3,7 ± 1,9	3,6 ± 1,3	2,2	2,7 ± 1,0	0,9 ± 0,5	2,5 ± 0,1	1,5 ± 0,5
i-15:0	0,0 ± 0,1	0,1	0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,3 ± 0,2	1,0 ± 0,8	0,7	0,6	0,3 ± 0,2	0,2 ± 0,1	0,4	0,4 ± 0,3	0,1 ± 0,2	0,6 ± 0,1	1,1 ± 0,3
a-15:0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,4 ± 0,6	0,2	0,1	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,2	0,0	0,2 ± 0,2	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,2 ± 0,4
15:0	0,4 ± 0,1	0,7	1,2	0,4 ± 0,2	0,6 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,2	0,8	0,7	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,3	0,4	0,6 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,4 ± 0,4	1,0 ± 0,4
i-16:0	0,2 ± 0,2	0,0	0,0	0,2 ± 0,2	0,3 ± 0,3	1,8 ± 1,6	0,0 ± 0,0	0,4 ± 0,6	0,0	0,0	0,3 ± 0,4	0,4 ± 0,5	1,0	0,7 ± 0,9	1,1 ± 1,1	1,3 ± 1,1	0,6 ± 1,0
16:0	12,0 ± 2,2	15,2	13,2	10,7 ± 1,3	13,1 ± 2,0	8,8 ± 1,4	3,2 ± 2,1	4,4 ± 0,9	5,3	4,0	5,2 ± 0,9	5,9 ± 0,9	3,1	5,7 ± 0,6	5,3 ± 4,1	4,7 ± 1,2	10,8 ± 3,6
i-17:0	0,1 ± 0,1	1,8	0,9	0,1 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,3 ± 0,6	0,8	0,6	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,1	0,0	0,2 ± 0,3	0,2 ± 0,3	0,3 ± 0,5	0,7 ± 1,3
a-17:0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,1 ± 0,3	0,0 ± 0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
17:0	0,5 ± 0,5	2,9	1,8	0,8 ± 0,5	0,3 ± 0,3	0,6 ± 1,0	0,5 ± 0,4	0,6 ± 0,5	0,9	0,9	0,4 ± 0,3	0,3 ± 0,2	0,0	0,9 ± 0,2	0,3 ± 0,4	0,7 ± 0,6	1,0 ± 0,6
18:0	7,0 ± 3,9	4,5	6,7	5,6 ± 1,9	1,6 ± 0,3	6,0 ± 1,0	6,2 ± 2,7	5,7 ± 1,7	4,0	5,0	5,7 ± 2,1	4,6 ± 1,4	6,4	7,2 ± 2,5	9,0 ± 2,5	5,9 ± 0,8	7,1 ± 3,0
20:0	0,0 ± 0,1	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,4 ± 0,6	0,1 ± 0,3	0,0	1,7	0,2 ± 0,5	0,4 ± 0,9	0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,1	0,3 ± 0,3
22:00 *	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,3 ± 0,6	0,1	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,1	0,5 ± 0,8
24:0 *	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	1,1 ± 2,5	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
Monoenes																	
16:1(n-7)	3,0 ± 1,2	1,1	0,0	4,0 ± 1,4	5,4 ± 1,1	10,7 ± 0,7	3,1 ± 0,9	2,3 ± 1,1	2,2	1,9	1,7 ± 0,5	2,3 ± 0,5	1,2	1,9 ± 0,5	1,7 ± 1,4	2,0 ± 0,6	1,6 ± 0,5
17:1(n-8)	0,5 ± 0,6	0,0	0,0	0,9 ± 0,7	0,2 ± 0,2	0,3 ± 0,5	0,2 ± 0,2	0,3 ± 0,3	0,0	0,0	0,4 ± 0,3	0,3 ± 0,3	1,0	0,4 ± 0,6	0,5 ± 0,4	0,7 ± 0,6	0,4 ± 0,8
18:1(n-9)	8,1 ± 1,8	2,7	0,8	4,0 ± 4,1	22,8 ± 2,5	3,1 ± 0,7	2,2 ± 1,1	1,1 ± 0,9	1,1	1,0	3,0 ± 1,1	4,0 ± 1,3	1,1	2,6 ± 0,6	2,9 ± 2,3	1,6 ± 0,4	3,7 ± 0,7
18:1(n-7)	6,5 ± 0,8	2,5	1,5	8,3 ± 1,5	4,9 ± 0,9	15,5 ± 2,0	7,2 ± 1,2	7,6 ± 5,5	4,7	5,3	8,5 ± 2,5	7,7 ± 0,9	3,7	5,6 ± 1,5	4,3 ± 1,7	4,3 ± 0,3	13,6 ± 5,1
20:1(n-11)	5,1 ± 3,4	6,7	0,0	11,3 ± 3,4	1,0 ± 1,0	1,9 ± 1,8	12,7 ± 8,2	7,0 ± 8,6	0,0	0,0	7,4 ± 6,3	10,6 ± 1,6	14,5	6,5 ± 6,0	6,8 ± 7,4	5,5 ± 0,8	0,5 ± 0,9
20:1(n-9)	2,6 ± 3,0	4,2	6,4	2,0 ± 1,4	1,0 ± 0,6	2,2 ± 0,4	8,6 ± 4,8	11,3 ± 8,4	10,9	12,4	10,4 ± 3,1	12,3 ± 4,5	10,7	10,9 ± 4,2	4,3 ± 1,2	4,8 ± 0,9	0,8 ± 1,0
20:1(n-7)	2,2 ± 0,4	2,1	1,6	11,0 ± 3,6	1,9 ± 2,5	1,6 ± 0,1	3,3 ± 1,3	7,4 ± 5,6	9,9	9,8	5,0 ± 3,6	3,3 ± 0,5	3,9	4,9 ± 1,5	1,5 ± 0,7	2,2 ± 0,9	2,0 ± 2,1
22:1(n-11)	0,3 ± 0,3	0,2	0,0	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,1	0,1 ± 0,2	1,0 ± 0,4	0,4	0,4	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,2	0,0	0,4 ± 0,1	0,8 ± 0,2	0,3 ± 0,0	0,2 ± 0,1
22:1(n-9)	0,3 ± 0,2	0,1	0,0	0,3 ± 0,2	0,2 ± 0,2	1,9 ± 0,9	1,6 ± 0,8	1,6 ± 1,1	2,0	1,6	0,8 ± 0,8	1,4 ± 0,2	1,4	1,2 ± 0,3	0,4 ± 0,1	0,9 ± 0,3	0,0 ± 0,0
22:1(n-7) *	0,5 ± 0,4	0,0	0,0	0,2 ± 0,2	0,5 ± 0,2	0,6 ± 0,2	0,4 ± 0,1	0,8 ± 1,0	1,8	0,6	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,5	0,7 ± 0,5	0,3 ± 0,1	0,5 ± 0,0	0,4 ± 0,6
24:1(n-9) *	0,2 ± 0,3	0,0	0,0	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,0	1,3 ± 2,0	2,1 ± 2,3	0,7 ± 1,2	0,0	1,8	0,6 ± 0,8	0,3 ± 0,5	0,2	0,2 ± 0,3	0,7 ± 0,8	0,2 ± 0,1	0,0 ± 0,0
Dienes																	
16:2(n-9) *	0,2 ± 0,5	0,0	0,0	0,2 ± 0,5	0,3 ± 0,5	0,2 ± 0,4	0,6 ± 1,0	0,2 ± 0,4	0,0	0,0	0,1 ± 0,2	0,2 ± 0,3	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,1
16:2(n-4) *	0,2 ± 0,1	1,8	0,0	0,5 ± 0,7	0,2 ± 0,2	0,7 ± 1,2	0,4 ± 0,3	0,3 ± 0,5	0,6	0,6	0,2 ± 0,2	0,6 ± 0,8	0,0	0,2 ± 0,4	0,0 ± 0,0	0,6 ± 0,7	0,5 ± 0,8
18:2(n-6)	2,9 ± 1,2	3,0	1,2	1,7 ± 0,6	1,0 ± 0,2	0,5 ± 0,3	1,0 ± 0,8	0,2 ± 0,2	0,4	0,4	0,6 ± 0,2	0,5 ± 0,2	0,3	0,7 ± 0,3	1,0 ± 0,7	0,8 ± 0,3	2,0 ± 0,9
20:2(n-6)	0,9 ± 0,3	4,9	4,5	1,7 ± 0,4	0,5 ± 0,1	1,1 ± 0,6	1,3 ± 2,2	1,0 ± 0,7	1,0	1,2	1,5 ± 0,1	1,4 ± 0,3	1,0	1,3 ± 0,1	1,3 ± 0,2	1,2 ± 0,2	1,8 ± 1,0
22:2(n-6)	0,5 ± 0,9	0,0	1,9	0,0 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,1	0,8 ± 1,3	0,4 ± 0,5	0,6	0,2	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,1	0,0	0,4 ± 0,6	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,2	0,0 ± 0,0
Poli-insaturados																	
16:3(n-4)	0,2 ± 0,2	0,3	0,0	0,9 ± 1,5	0,4 ± 0,6	0,9 ± 0,7	0,5 ± 0,8	0,7 ± 0,5	0,4	0,7	0,3 ± 0,2	0,5 ± 0,5	0,4	0,9 ± 0,4	0,1 ± 0,1	0,3 ± 0,2	0,2 ± 0,2
16:4(n-1)	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,2 ± 0,2	0,2 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,1	0,1	0,2 ± 0,2	0,3 ± 0,2	0,9	0,5 ± 0,5	1,1 ± 1,3	0,5 ± 0,5	0,1 ± 0,2
18:3(n-6) *	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,5 ± 0,8	0,3 ± 0,5	0,0	0,0	0,3 ± 0,6	0,2 ± 0,3	1,0	0,1 ± 0,2	1,1 ± 1,2	0,3 ± 0,4	0,0 ± 0,0
18:3(n-3)	0,3 ± 0,1	0,3	0,6	0,3 ± 0,2	0,5 ± 0,2	0,1 ± 0,0	0,6 ± 0,4	0,4 ± 0,6	0,6	0,4	0,6 ± 0,5	0,5 ± 0,1	0,4	0,3 ± 0,3	0,5 ± 0,1	1,3 ± 0,1	0,5 ± 0,2
18:4(n-3)	0,2 ± 0,2	0,1	0,0	2,1 ± 1,1	1,0 ± 0,4	0,5 ± 0,2	1,0 ± 0,8	0,7 ± 0,3	1,7	1,4	0,7 ± 0,3	0,8 ± 0,1	0,6	1,3 ± 0,7	0,4 ± 0,4	3,5 ± 0,9	0,7 ± 0,3
20:4(n-6)	2,6 ± 1,2	7,8	3,7	2,6 ± 2,1	3,8 ± 0,4	1,4 ± 0,3	6,5 ± 7,4	3,2 ± 1,5	2,4	3,3	4,4 ± 2,2	4,7 ± 2,4	7,4	3,2 ± 0,5	13,2 ± 6,1	2,8 ± 0,7	8,6 ± 3,4
20:3(n-3)	0,1 ± 0,2	0,4	0,0	0,1 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,3 ± 0,3	0,2 ± 0,3	0,6 ± 0,4	0,4	0,4	1,3 ± 0,7	1,0 ± 0,7	0,6	0,2 ± 0,4	0,3 ± 0,3	0,2 ± 0,3	0,6 ± 1,1
20:4(n-3)	0,4 ± 0,6	0,0	0,0	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,8 ± 0,1	0,3 ± 0,2	0,6 ± 0,3	0,9	0,6	0,4 ± 0,3	0,4 ± 0,3	0,6	0,7 ± 0,3	0,2 ± 0,2	1,8 ± 0,5	1,3 ± 0,4
20:5(n-3)	19,3 ± 1,3	17,2	30,3	17,4 ± 5,7	21,7 ± 2,7	21,0 ± 2,8	24,1 ± 10,9	23,3 ± 6,3	22,1	23,5	24,5 ± 3,6	22,6 ± 3,5	24,1	22,2 ± 5,9	28,0 ± 5,0	27,9 ± 6,9	17,4 ± 4,3
22:4(n-6) *	0,2 ± 0,5	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
22:5(n-3)	2,3 ± 0,8	16,4	1,9	2,4 ± 1,2	1,1 ± 0,4	2,5 ± 4,2	0,4 ± 0,1	0,7 ± 0,7	0,9	0,9	1,8 ± 0,7	1,3 ± 0,8	1,1	1,2 ± 0,5	1,4 ± 0,4	0,9 ± 0,2	2,9 ± 2,5
22:6(n-3)	14,0 ± 1,7	1,6	8,5	4,3 ± 1,3	13,6 ± 3,6	9,1 ± 0,8	4,2 ± 2,9	4,1 ± 2,0	14,9	9,9	2,9 ± 0,9	3,6 ± 0,6	8,6	10,8 ± 1,5	8,9 ± 3,9	16,2 ± 4,0	12,9 ± 5,2

Tabla 3.4. Porcentajes (masa promedio (%) \pm DE) de los diferentes grupos de ácidos grasos de las muestras analizadas. Se destacan en color los grupos de ácidos grasos de mayor concentración

Ácido Graso	Fuentes de Carbono					Filtradores					
	MPS (plancton /detritos)	Macroalga				<i>Molgula ped.</i>	<i>Corella antarctica</i>	<i>Pyura setosa</i>	<i>Cnem. verrucosa</i>	<i>Ascidia challeng.</i>	Esponja sp. 1
		<i>Desmarestia sp.</i>	<i>Ascoseira mirabilis</i>	<i>Monostroma sp.</i>	<i>Himan. grandifolius</i>						
AGS	4,5 \pm 7,7	1,9 \pm 4,1	1,5 \pm 3,9	2,0 \pm 6,4	1,5 \pm 3,5	1,7 \pm 3,7	2,1 \pm 4,2	1,4 \pm 2,6	1,6 \pm 2,7	2,0 \pm 4,5	2,4 \pm 3,8
AGMI	1,6 \pm 2,6	1,7 \pm 5,1	2,1 \pm 7,6	0,7 \pm 0,3	1,4 \pm 3,6	1,7 \pm 1,9	1,6 \pm 2,1	1,6 \pm 1,9	1,5 \pm 2,0	1,5 \pm 2,0	1,8 \pm 3,8
Dienes	1,0 \pm 1,2	1,3 \pm 2,5	1,2 \pm 2,0	2,3 \pm 4,9	1,0 \pm 1,7	1,2 \pm 1,3	0,7 \pm 1,0	0,7 \pm 0,9	0,8 \pm 1,3	0,8 \pm 1,2	0,5 \pm 0,8
AGPI	1,1 \pm 1,6	3,8 \pm 6,8	4,2 \pm 7,0	4,3 \pm 8,6	4,8 \pm 7,9	4,2 \pm 5,5	4,1 \pm 8,6	4,8 \pm 8,2	4,6 \pm 8,2	4,2 \pm 8,8	3,4 \pm 6,2
Bacteriales (Ramific. y no. Impar)	0,8 \pm 0,9	0,0 \pm 0,1	0,0 \pm 0,1	0,0 \pm 0,1	0,1 \pm 0,2	0,3 \pm 0,6	0,3 \pm 0,5	0,5 \pm 0,7	0,5 \pm 0,9	0,3 \pm 0,3	0,6 \pm 1,0

Ácido Graso	Filtradores			Fitófagos		Suspensivos				Opport./ general.	Peces omnívoros/ oportunistas	
	Esponja sp. 2	<i>Laternula elliptica</i>	Salpas	<i>Nacella concinna</i>	Pennatulid.	Zooplankton	Anémona sp. 1	Anémona sp. 2	<i>Ophionotus victoriae</i>	<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Notothenia rossi</i>	
AGS	2,3 \pm 5,6	2,3 \pm 5,3	3,9 \pm 9,0	1,6 \pm 3,8	1,9 \pm 4,3	1,7 \pm 4,7	1,3 \pm 3,3	1,5 \pm 3,6	1,7 \pm 3,3	1,6 \pm 4,1	2,0 \pm 4,9	
AGMI	2,1 \pm 3,6	1,7 \pm 1,9	1,4 \pm 2,6	2,1 \pm 2,9	1,6 \pm 3,3	2,5 \pm 4,5	3,1 \pm 3,1	2,5 \pm 2,6	3,8 \pm 7,0	2,0 \pm 3,3	1,9 \pm 2,6	
Dienes	0,5 \pm 1,3	0,6 \pm 0,8	1,3 \pm 2,2	0,5 \pm 0,6	0,3 \pm 0,5	0,3 \pm 0,7	0,3 \pm 0,3	0,8 \pm 0,9	0,6 \pm 0,8	0,5 \pm 0,8	0,5 \pm 0,7	
AGPI	3,4 \pm 7,7	3,8 \pm 6,7	1,6 \pm 3,0	4,1 \pm 10,1	4,6 \pm 9,6	3,8 \pm 8,6	3,6 \pm 6,8	3,9 \pm 7,0	2,5 \pm 5,9	4,4 \pm 7,1	4,0 \pm 6,5	
Bacteriales (Ramific. y no. Impar)	0,4 \pm 0,7	0,3 \pm 0,5	0,4 \pm 0,6	0,2 \pm 0,5	0,5 \pm 1,5	0,1 \pm 0,2	0,1 \pm 0,2	0,3 \pm 0,6	0,2 \pm 0,3	0,0 \pm 0,1	0,1 \pm 0,2	

Ácido Graso	Omnívoros/depositívoros					Carnívoros/carroñeros					
	Poliqueto sp. 2	Poliqueto sp. 3	<i>Sterechinus neumayeri</i>	<i>Yoldia eightsi</i>	Gastrópodo sp. 1	Gastrópodo sp. 2	<i>Neobuccinum eatoni</i>	Isópodo (Serolidae)	<i>Parbolarisia corrugatus</i>	<i>Odontaster validus</i>	Ast. sp. 1
AGS	1,3 \pm 2,4	0,7 \pm 1,6	1,6 \pm 2,5	1,6 \pm 3,5	1,7 \pm 3,9	1,7 \pm 3,6	1,4 \pm 3,0	1,2 \pm 3,4	1,3 \pm 2,7	0,9 \pm 1,9	1,1 \pm 1,9
AGMI	3,1 \pm 4,0	3,0 \pm 4,0	2,3 \pm 3,0	2,6 \pm 3,4	1,8 \pm 2,2	0,9 \pm 1,9	3,9 \pm 4,6	3,5 \pm 6,5	3,6 \pm 4,8	3,8 \pm 4,8	3,7 \pm 5,4
Dienes	0,5 \pm 0,8	2,1 \pm 3,2	1,1 \pm 1,6	0,7 \pm 0,9	1,9 \pm 2,1	1,5 \pm 1,8	0,8 \pm 0,9	0,4 \pm 0,4	0,5 \pm 0,7	0,8 \pm 1,2	0,4 \pm 0,6
AGPI	3,2 \pm 6,5	3,4 \pm 5,9	3,7 \pm 7,3	3,7 \pm 7,0	3,7 \pm 6,5	3,7 \pm 8,7	2,6 \pm 5,0	3,5 \pm 6,8	3,1 \pm 6,1	3,2 \pm 7,5	2,9 \pm 6,6
Bacteriales (Ramific. y no. Impar)	0,5 \pm 1,1	0,2 \pm 0,4	0,4 \pm 0,7	0,3 \pm 0,5	0,6 \pm 1,1	0,4 \pm 0,7	0,3 \pm 0,4	0,2 \pm 0,2	0,3 \pm 0,8	0,2 \pm 0,2	0,4 \pm 0,5

Ácido Graso	Carnívoros/carroñeros									
	Ast. sp. 2	Ast. sp. 3	Ast. sp. 4	Ast. sp. 5	Ast. sp. 6	Ast. sp. 7	Ast. sp. 8	Ast. sp. 9	<i>Austrodoris kerguelensis</i> (Nudibranchia)	
AGS	1,2 \pm 1,9	1,3 \pm 1,9	1,2 \pm 2,1	1,1 \pm 2,0	0,9 \pm 1,8	1,3 \pm 2,3	1,2 \pm 2,8	1,2 \pm 1,9	1,8 \pm 3,3	
AGMI	3,0 \pm 3,9	3,2 \pm 4,2	3,5 \pm 4,3	3,9 \pm 4,4	3,5 \pm 4,8	3,2 \pm 3,8	2,2 \pm 2,9	2,1 \pm 1,9	2,1 \pm 4,1	
Dienes	0,5 \pm 0,4	0,5 \pm 0,5	0,5 \pm 0,6	0,6 \pm 0,6	0,3 \pm 0,4	0,5 \pm 0,6	0,5 \pm 0,7	0,5 \pm 0,5	0,9 \pm 1,1	
AGPI	3,7 \pm 7,1	3,4 \pm 6,9	3,1 \pm 6,7	3,0 \pm 6,2	3,8 \pm 7,0	3,4 \pm 6,6	4,6 \pm 8,5	4,6 \pm 8,5	3,8 \pm 6,0	
Bacteriales (Ramific. y no. Impar)	0,4 \pm 0,4	0,3 \pm 0,4	0,2 \pm 0,3	0,2 \pm 0,3	0,3 \pm 0,4	0,4 \pm 0,5	0,3 \pm 0,5	0,5 \pm 0,6	0,6 \pm 0,7	

Tabla 3.8. Porcentajes de similitud entre-grupos funcionales y variables determinantes de los mismos (SIMPER). La contribución de cada ácido graso se señala en distintos tonos.

	> a 15-17%	entre 10-15%	entre 9-10%						
Grupo Funcional		Product. Primarios	Filtradores	Fitófagos	Suspensív.	Oportunist./ generalistas	Peces omnív./ oportun.	Onmívoros/ depositív.	Carnívoros/ carroñeros
MPS	% Dissim.	46,16	42,12	46,00	48,99	46,07	44,63	46,03	49,05
	AG.Det.	18:0	22:6(n-3)	20:5(n-3)	20:5(n-3)	20:1(n-9)	22:6(n-3)	20:5(n-3)	20:5(n-3)
		18:3(n-3)	20:5(n-3)	18:0	18:0	18:0	20:4(n-6)	18:0	20:1(n-9)
		20:4(n-6)	18:0	20:1(n-9)	20:4(n-6)	20:5(n-3)	20:5(n-3)	16:0	16:0
		AG Bact.	16:0	20:4(n-6)	20:1(n-7)	16:0	18:0	20:1(n-11)	18:0
		20:3(n-3)	20:3(n-3)	18:1(n-7)	22:6(n-3)	16:4(n-1)	AG Bact.	18:1(n-9)	22:6(n-3)
20:5(n-3)	22:1(n-11)	20:0	14:0	AG Bact.	14:0	22:6(n-3)	20:1(n-11)		
Product. Primarios	% Dissim.		42,31	44,27	47,11	50,38	40,12	49,01	50,03
	AG.Det.	22:6(n-3)	18:4(n-3)	18:4(n-3)	20:1(n-9)	22:6(n-3)	18:1(n-9)	18:4(n-3)	
		20:4(n-6)	20:5(n-3)	22:6(n-3)	18:3(n-3)	18:4(n-3)	18:3(n-3)	22:6(n-3)	
		18:1(n-9)	18:1(n-7)	18:3(n-3)	18:4(n-3)	18:3(n-3)	20:4(n-6)	18:3(n-3)	
		18:3(n-3)	20:4(n-6)	20:4(n-6)	20:4(n-6)	20:4(n-6)	20:1(n-11)	20:1(n-9)	
		18:0	18:3(n-3)	20:1(n-7)	18:2(n-6)	18:1(n-7)	22:6(n-3)	20:1(n-11)	
18:1(n-7)	20:1(n-9)	18:1(n-9)	18:1(n-9)	18:0	18:1(n-7)	18:1(n-7)			
Filtradores	% Dissim.		29,21	30,95	32,75	23,57	30,23	29,59	
	AG.Det.	22:6(n-3)	20:4(n-6)	20:1(n-9)	20:4(n-6)	20:1(n-11)	20:1(n-11)		
		20:5(n-3)	22:6(n-3)	22:6(n-3)	18:1(n-9)	22:6(n-3)	22:6(n-3)		
		18:4(n-3)	18:4(n-3)	14:0	18:0	18:0	20:1(n-9)		
		20:3(n-3)	20:1(n-7)	18:4(n-3)	AG Bact.	16:3(n-4)	18:4(n-3)		
		20:1(n-11)	18:0	18:0	18:4(n-3)	20:4(n-6)	20:4(n-6)		
18:0	20:1(n-9)	20:4(n-6)	22:6(n-3)	18:1(n-9)	18:0				
Fitófagos	% Dissim.			29,19	28,4	24,26	30,23	26,18	
	AG.Det.	22:6(n-3)	20:1(n-9)	22:6(n-3)	20:1(n-11)	20:1(n-11)			
		20:4(n-6)	14:0	20:5(n-3)	22:6(n-3)	22:6(n-3)			
		20:1(n-7)	20:5(n-3)	20:3(n-3)	16:1(n-7)	20:5(n-3)			
		18:1(n-7)	16:0	20:1(n-11)	18:1(n-9)	16:0			
		20:3(n-3)	18:1(n-7)	20:4(n-6)	18:4(n-3)	20:1(n-7)			
20:5(n-3)	20:1(n-11)	18:1(n-9)	16:3(n-4)	20:3(n-3)					
Suspensívoros	% Dissim.				33,59	25,69	33,10	29,91	
	AG.Det.	20:1(n-9)	20:4(n-6)	20:1(n-11)	20:1(n-11)				
		14:0	22:6(n-3)	20:4(n-6)	20:4(n-6)				
		20:4(n-6)	20:1(n-7)	20:1(n-9)	20:1(n-9)				
		22:6(n-3)	18:1(n-9)	20:1(n-7)	20:1(n-7)				
		20:1(n-7)	20:1(n-9)	18:1(n-9)	18:1(n-9)				
16:0	18:0	18:4(n-3)	16:0						



“No es más quién más alto llega, sino aquel que influenciado por la belleza que le envuelve, más intensamente siente.” (Maurice Herzog)



“...Querer siempre ir más allá de lo que dominamos. Aventurarse allí donde nadie estuvo antes, allí donde nadie te sigue y te comprende. Lejos de los caminos conocidos es donde los sentimientos y las apariencias resultan más intensas...” (Reinhold Messner)