



**CARACTERIZACIÓN DE LA PRODUCCIÓN DE HUEVOS Y PELLETS
DE COPÉPODOS EN LA REGIÓN OLIGO-MESOHALINA DEL
RÍO DE LA PLATA**

Tesis de Grado

Licenciatura en Ciencias Biológicas - Opción Oceanografía
Facultad de Ciencias-Universidad de la República

2012

Autor: Noé Espinosa
Orientador: Dr Danilo Calliari

Índice de contenido

RESUMEN.....	3
INTRODUCCIÓN.....	4
Hipótesis.....	6
Predicciones.....	6
Objetivo general.....	7
Objetivos específicos.....	7
METODOLOGÍA.....	8
Área de estudio.....	8
Trabajo de campo.....	9
Estrategia y metodología de muestreo.....	9
Trabajo de laboratorio.....	10
Análisis de clorofila-a y feopigmentos.....	10
Análisis de Materia orgánica particulada.....	10
Estimación de la densidad de organismos.....	10
Estimación de tasas de producción de huevos y pellets.....	11
Análisis de datos.....	12
RESULTADOS.....	13
Variables ambientales.....	13
Abundancia zooplanctónica y principales especies encontradas.....	16
Tasas de producción de huevos y pellets.....	17
DISCUSIÓN.....	21
Variables ambientales.....	21
Tasa de producción de huevos.....	21
Tasa de producción de pellets.....	24
CONCLUSIONES.....	25
REFERENCIAS.....	27

RESUMEN

Las tasas de producción de huevos (TPH) de copépodos se ven influenciadas por varios factores siendo los más importantes la temperatura, el tamaño de las partículas alimenticias y la disponibilidad del alimento. Por otro lado, las tasas de producción de pellets fecales (TPP) también se verían influenciadas por el ambiente nutricional al que tales organismos se encuentran expuestos. En el presente trabajo se estimaron dichas tasas con el fin de evaluar la relación existente entre éstas y diversos descriptores ambientales que podrían actuar en su modulación. De tal manera, se realizaron siete campañas de muestreo en tres estaciones situadas en la región oligo-mesohalina del Río de la Plata. En cada una de las estaciones se caracterizó la columna de agua mediante perfiles de salinidad, temperatura y fluorescencia de clorofila-*a*. Se realizaron incubaciones de organismos individuales con el fin de estimar las tasas vitales, también se realizaron análisis en laboratorio de clorofila-*a* (total y <10 µm), seston y materia orgánica particulada. La especie mayormente representada en los muestreos fue *Acartia tonsa*, a excepción de la última campaña, en la cual el mesozooplancton se vio mayormente representado por *Paracalanus* sp. Los resultados mostraron que las tasas específicas de producción de huevos (S TPH) de *A. tonsa* fueron mayormente influenciadas por la salinidad y la concentración del alimento disponible en el ambiente. Cuando se toman en cuenta los datos para ambas especies, éstos revelaron que las mismas se correlacionaban positivamente con la fluorescencia de clorofila-*a* y con la concentración de clorofila-*a*<10 medida en laboratorio. Por otra parte, las tasas específicas de producción de pellets fecales (S TPP) de *A. tonsa* se correlacionaron positivamente con la concentración del alimento, la salinidad y las S TPH. Asimismo, las S TPP para ambas especies en conjunto también presentaron una correlación positiva con la salinidad. De esta manera se podría afirmar que, en el presente trabajo, las variables ambientales tuvieron un efecto sobre la fecundidad de los copépodos. Más específicamente, la concentración del alimento estimada sería la variable que mayor influencia tuvo sobre las TPH de copépodos, mientras que las TPP estarían determinadas además de por la concentración del alimento, por la salinidad a la cual los organismos están expuestos. No obstante, se hace necesario seguir estudiando los efectos de otras variables ambientales, como la calidad del alimento, sobre las tasas vitales de copépodos, con el fin de poder esclarecer las relaciones entre ellos, dada su importancia en las tramas tróficas pelágicas, así como la importancia del Río de la Plata como área de cria y desove de varias especies de importancia comercial.

INTRODUCCIÓN

Los copépodos planctónicos son los metazoarios más abundantes en el océano, ocupando un lugar clave en las tramas tróficas. Constituyen el punto de unión entre los niveles tróficos inferiores y superiores, formando un vínculo directo entre fitoplancton y peces (Jónasdóttir *et al.*, 1998; Mauchline, 1998). Los copépodos son alimento de casi todas las especies de peces de importancia comercial y se encuentran en el límite inferior del espectro de tamaños consumidos por las ballenas, pero además son consumidos por una amplia variedad de invertebrados, tanto pelágicos como epibénticos (Cushing, 1989; Mauchline, 1998). Es por esto, que el estudio de los factores que modulan tanto la transferencia de energía desde este nivel trófico a niveles superiores, como la producción de los copépodos, cobra tanta importancia.

El crecimiento y la reproducción de los copépodos dependen de varios factores siendo los más importantes la temperatura (White & Roman, 1992), el tamaño de las partículas presentes en el seston (Bergreen *et al.*, 1988) y la disponibilidad del alimento (Durbin *et al.*, 1983; Kiørboe, 1985; Støttrup & Jensen, 1990; Mauchline, 1998). En este sentido, la variable ambiental que se encontró mayormente relacionada con la producción de huevos de *Acartia tonsa* en la Bahía de Chesapeake fue la temperatura. Las tasas de producción de huevos aumentaron con la temperatura hasta un nivel máximo y tendían a disminuir rápidamente a medida que ésta pasaba cierto umbral (White & Roman, 1992). Del mismo modo, la fecundidad *in situ* de aquellos copépodos que liberan sus huevos al ambiente aumentó significativamente con la temperatura (Bunker & Hirst, 2004). Sin embargo, otros autores no encontraron relación entre las tasas de producción de huevos y la temperatura (Calliari *et al.*, 2004; Durbin *et al.*, 1983). La fecundidad de los copépodos se relaciona positivamente con la concentración de clorofila-*a*, así como también con la temperatura y el peso corporal (Bunker & Hirst, 2004). Calbet & Agustí (1999) demostraron que ni la temperatura ni la cantidad del alimento por sí solas explicaban las variaciones en las tasas de producción de huevos de copépodos a lo largo de un transecto en el océano Atlántico, sino que los cambios en las mismas se explicaban por una combinación de fluctuaciones tanto en la biomasa fitoplanctónica como en la temperatura. Estos resultados parecen indicar que, pese a ser la temperatura un factor importante, existirían también otros factores relevantes que participarían en la modulación de las tasas de producción de huevos de copépodos. Por ejemplo, altas temperaturas no pueden producir un aumento en las tasas de producción de copépodos si los niveles de alimento son insuficientes, mientras que a altas concentraciones de alimento la producción puede alcanzar valores más altos si la temperatura aumenta .

La salinidad es otra de las variables abióticas que puede afectar las tasas de producción (Calliari *et al.*, 2006). Aquellos organismos que habitan ambientes cambiantes en términos de salinidad deben invertir parte de la energía que iba a ser destinada a producción secundaria, en osmorregulación (Mauchline, 1998), resultando en menores tasas de producción. Así, *A. tonsa* sitúa sus máximos de producción en el

rango de salinidad intermedio (entre 10 y 20), en dicho rango toda la energía obtenida de la dieta (en hembras adultas) puede ser destinada a producir huevos. Sin embargo, tanto a mayores como a menores valores de salinidad dichas tasas disminuyen (Calliari et al., 2006), evidenciando los costos de la osmorregulación. La tasa de producción de huevos de *A. tonsa* en la Bahía de Galveston fue máxima a salinidades bajas (entre 7 y 10), relacionándose probablemente con las tasas de ingestión y la eficiencia de producción, las cuales fueron máximas a salinidades bajas (Putland & Iverson, 2007). Contrariamente, la tasa de producción de huevos de *A. tonsa* colectados en el Estuario de Solent-Southampton presentó los máximos valores diarios a salinidades de 25 (Castro-Longoria, 2003). Evidenciando que en ambientes naturales pueden esperarse relaciones complejas donde más de una variable determina las tasas vitales de copépodos.

Se ha planteado que las fracciones de tamaños más grandes de organismos presentes en el seston serían las que se encuentran más fácilmente accesibles para los copépodos teniendo en cuenta sus mecanismos de alimentación. Así, todos los estadios de desarrollo de los copépodos suspensívoros están adaptados a alimentarse de partículas mayores a 5-10 μm (Berggreen et al., 1988), y la eficiencia de retención de las partículas es función del tamaño de las mismas (Bartram, 1980).

En los últimos años se ha enfatizado la importancia de la calidad del alimento en la producción secundaria. Tanto la concentración del alimento como la calidad nutricional del mismo serían factores limitantes de la producción (Durbin et al, 1983; Kiørboe, 1985; Støttrup & Jensen, 1990; Kleppel, 1992, 1993). Durbin et al. (1983) evidenciaron que las tasas de producción de huevos de *A. tonsa* estaban limitadas no sólo por la concentración del alimento disponible sino también por la calidad del mismo, incluyendo el tamaño de las partículas y el estado fisiológico del fitoplancton.

Los pellets fecales producidos por los copépodos representan una medida de las tasas de consumo (Urban-Rich et al., 1998) y también se verían influenciados por el ambiente. La tasa de ingestión de los copépodos aumenta con la temperatura (White & Roman, 1992) y por lo tanto también la tasa de producción de pellets fecales. La salinidad es otra variable que tiene un efecto sobre las tasas de ingestión, siendo máximas, para *A. tonsa*, en el rango 10-20 (Calliari et al., 2006). Tanto las tasas de producción como las características de los pellets se ven afectadas por cambios en la disponibilidad del alimento. Así, cuando los copépodos se alimentan con algas de buena calidad nutricional (altas tasas de crecimiento y proporción C/N baja), éstos tienden a producir un número mayor de pequeños pellets de mayor densidad (Butler & Dam, 1994). Los pellets fecales tienden a ser producidos en menores cantidades y a presentar tamaños más pequeños cuando los organismos se encuentran con bajas concentraciones de alimento (Butler & Dam, 1994). La producción de pellets fecales cobra importancia cuando se toma en cuenta que estos podrían tener un papel en el flujo de energía hacia las fracciones más pequeñas de las tramas tróficas pelágicas. Las bacterias asociadas a los pellets y el protozooplancton comprendido en el rango de tamaños de 20-100 μm son los principales grupos de plancton responsables de la degradación de pellets de copépodos (Poulsen &

Iversen, 2008). Además, parte de la producción de pellets se transfiere desde la superficie a los ecosistemas más profundos, tanto en ambientes costeros como en el océano abierto (Mauchline, 1998).

Acartia tonsa es una especie que restringe su distribución a estuarios y ambientes costeros (Paffenhöfer & Stearns, 1988). Esta especie se adapta rápido a los cambios en las condiciones del alimento, respondiendo en el orden de horas a estos cambios en términos de peso corporal y producción secundaria (Kiørboe, 1985; Durbin *et al.*, 1983). Debido al hecho de que el crecimiento en las hembras adultas se da en la forma de producción de huevos, no mudan, es que los cambios en las condiciones del alimento se ven reflejados en las tasas de producción de huevos (Kiørboe, 1985). Las características antes mencionadas hacen a esta especie propicia para los estudios de las condiciones de su ambiente nutricional, así como también para el estudio de los cambios en las mismas y de los efectos que estos producen.

Dada la importancia del Río de la Plata como área de cría y desove de varias especies de peces de importancia comercial (Framiñan & Brown, 1996), se hace necesario estudiar y comprender los procesos que allí ocurren. Pese a la relación directa existente entre producción de peces y de zooplancton, los procesos de producción en esta zona son poco conocidos. Calliari *et al.* (2004) presentaron información acerca de la alimentación y de la producción de los copépodos, dicho estudio se llevó a cabo en la playa Buceo en verano. Como resultado, se observó que la disponibilidad de alimento era alta, estos organismos consumían tanto fitoplancton como detritus. En cuanto a la producción, los resultados mostraron bajos valores, indicando que ésta estaría limitada por la calidad del alimento ingerido. La limitación en la información disponible señala la necesidad de seguir realizando estudios acerca de las condiciones ambientales del Río de la Plata y de sus efectos sobre la producción de los copépodos. El presente trabajo pretende generar conocimiento acerca de tales procesos por medio del estudio de la producción de los copépodos en diferentes zonas del Río de la Plata y en diferentes estaciones del año. Y de esta manera contribuir a esclarecer relaciones entre los productores primarios y los consumidores primarios, para así poder conservar y gestionar este importante ecosistema.

Hipótesis

El crecimiento y la fecundidad de los copépodos en ecosistemas costeros y estuarinos son regulados por un conjunto de variables ambientales abióticas como la temperatura y la salinidad, y por variables bióticas como la disponibilidad del alimento.

Predicciones

Las tasas de producción de huevos de copépodos se correlacionarán con la temperatura, la salinidad y con la concentración del alimento (medida como clorofila-*a*).

Las tasas de producción de pellets se correlacionarán con la temperatura, la salinidad, la concentración del alimento y con las tasas de producción de huevos.

Objetivo general

Caracterizar las tasas de alimentación y producción de huevos de copépodos en la región oligo-mesohalina del Río de la Plata y evaluar su relación con diferentes variables ambientales.

Objetivos específicos

Bajo diferentes condiciones ambientales en la región oligo-mesohalina del Río de la Plata:

- 1.- Caracterizar la producción de huevos de los grupos dominantes de copépodos.
- 2.- Caracterizar la producción de pellets de los grupos dominantes de copépodos.
- 3.- Explorar la relación entre las tasas de producción de huevos y de pellets de copépodos con diferentes variables ambientales (temperatura, biomasa fitoplanctónica, salinidad, seston y materia orgánica particulada).

METODOLOGÍA

Área de estudio

El Río de la Plata es un estuario micro-mareal ubicado en la costa este de Sudamérica (Fig. 1), entre 34°10'- 36°20'S latitud y 55°00' -58°30'W longitud (Framiñan & Brown, 1996). Cubre una superficie de 35.000 km² y tiene una profundidad de entre 5 y 25 m (Guerrero et al., 1997). Tiene una longitud de 320 km, y su ancho varía entre 38 km en la región superior y 230 km en la boca del estuario (línea que une Punta del Este y Punta Rasa). Drena la segunda cuenca más grande de América del Sur, siendo los tributarios más importantes los Ríos Paraná y Uruguay (Framiñan & Brown, 1996). El área de estudio se ubica en la región oligo-mesohalina del Río de la Plata, frente a la costa de Montevideo. Esta zona coincide con la región del estuario donde se forman frentes de salinidad y turbiedad, consecuencia de la confluencia de la descarga de agua dulce proveniente de los ríos con aguas marinas de mayor salinidad y densidad. Así, se forma lo que se denomina una estructura de cuña salina. Esta región se caracteriza por presentar una fuerte estratificación vertical; sin embargo, dicha estratificación puede ser destruida por vientos moderados a fuertes (Nagy *et al.*, 1996; Framiñan & Brown, 1996; Guerrero et al., 1997), que provocan la mezcla de la columna de agua.

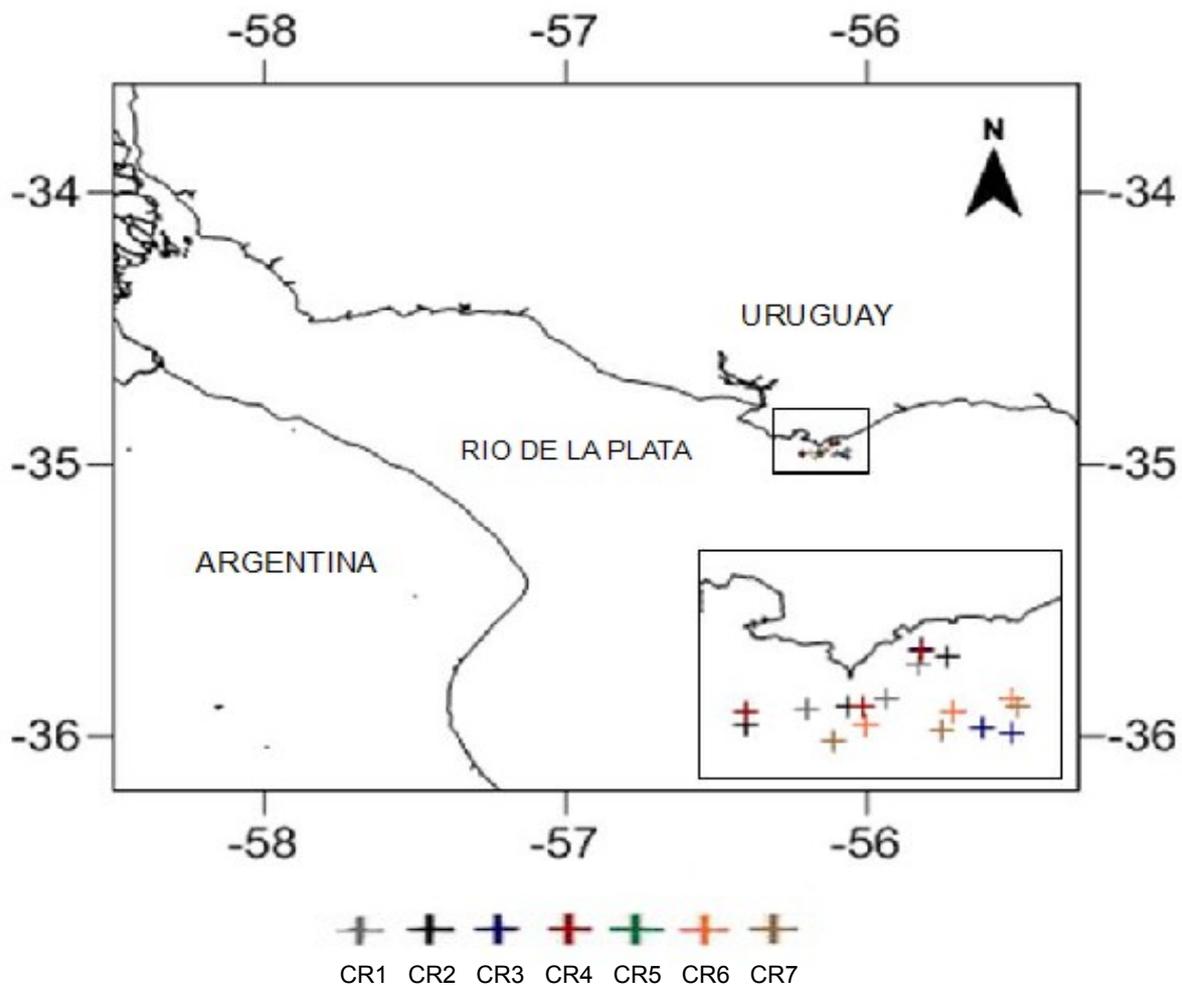


Figura 1. Mapa del área de estudio en la cual se muestra la zona donde se realizaron los muestreos. Referencias: CR 1-7: Cruceros 1-7. Los cruceros 5 y 6 se realizaron en las mismas coordenadas, se muestran las del CR6.

Trabajo de campo

Estrategia y metodología de muestreo

Se realizaron 7 muestreos en el período comprendido entre Agosto de 2009 y Enero de 2011 en la región oligo-mesohalina del Río de la Plata ca. 5 km costa afuera en una zona comprendida entre playa Carrasco y la Bahía de Montevideo (Tabla 1). En cada uno de los muestreos se estableció un transecto de 10 km aproximadamente paralelo al eje principal del estuario. Se establecieron 3 estaciones de muestreo en cada crucero, separadas cada una por una distancia de aprox. 3.2 Km. En cada una de las estaciones se caracterizó la columna de agua mediante perfiles de salinidad, temperatura, fluorescencia de clorofila-*a*, luz PAR y turbiedad por medio de CTD SBE 19-Plus V2. Se tomaron muestras de agua utilizando botellas Hydrobios de 5 L, a ca. 1.5 m de profundidad para determinar la concentración de biomasa fitoplanctónica por medio de análisis de clorofila-*a*, para análisis de materia orgánica particulada (MOP), y como medio

para las incubaciones de los organismos. Además, se tomaron muestras biológicas mediante arrastres horizontales sub-superficiales utilizando redes de plancton de 90 µm de apertura de poro, equipadas con flujómetro con el fin de estimar el volumen de agua filtrada. Los organismos colectados fueron preservados en solución de formol 4 % para su posterior procesamiento. Para la estimación de tasas de producción de huevos (TPH) y pellets fecales (TPP) de copépodos se realizaron arrastres horizontales sub-superficiales con red de plancton de 120 µm de apertura de poro y copo no filtrante. Los organismos colectados fueron colocados en tanques térmicos de 10 L previamente llenados con agua de mar de cada estación con el fin de ser trasladados vivos al laboratorio.

Trabajo de laboratorio

Análisis de clorofila-a y feopigmentos

La concentración de clorofila-a y feopigmentos se determinó según Wasmund *et al.* (2006). Se filtraron dos submuestras de 50 o 100 mL por filtros GF/F, por triplicado para cada una de las estaciones. Una de las submuestras contenía el fitoplancton total, mientras que la otra fue previamente filtrada por 10 µm con el fin de cuantificar la contribución de las fracciones menores. Los filtros con las respectivas muestras fueron macerados en etanol 96% durante 24 h, en ambiente sin luz y a 4 °C. Luego se procedió a medir la fluorescencia del extracto en fluorómetro Turner 111, antes y después de ser acidificado (HCl 1.2 N).

Análisis de Materia orgánica particulada

Se filtraron alícuotas de entre 200 y 800 mL dependiendo de la carga de material particulado de las muestras, por filtros GF/F previamente quemados y pesados. Se realizaron dos réplicas para cada una de las estaciones. Los filtros con la muestra fueron secados en estufa durante 24 h a 50 °C, luego de transcurrido dicho intervalo de tiempo, los mismos fueron pesados y se obtuvo el peso seco. A continuación los filtros fueron quemados durante 30 a 60 min a 500 °C, luego de lo cual fueron pesados, obteniéndose de esta manera el peso quemado (Parson *et al.*, 1985).

Estimación de la densidad de organismos

Para estimar la densidad de organismos presentes en las muestras se realizaron conteos bajo lupa binocular en cámaras de tipo Bogorov. La cuantificación de los organismos se realizó mediante el conteo de alícuotas de fracciones que representaban, en general, entre 1/1000 y 1/100 del total de la muestra obtenida, dependiendo de la abundancia de organismos presentes. En cada una de las muestras se contaron un mínimo de aprox. 100 individuos de las categorías mas abundantes. En los conteos se

discriminó al menor nivel taxonómico posible (género/ especie).

Tabla 1. Fecha en las cuales se realizaron los muestreos, estaciones y ubicación de las mismas a lo largo del transecto situado en la región oligo-mesohalina del Río de la Plata. Referencias: CR: crucero; St: estación de muestreo.

Fecha	CR	St	Ubicación	
5 Agosto, 2009	1	1	34° 57' 21'' S	56° 10' 59'' W
		2	34° 57' 00'' S	56° 08' 13'' W
		3	34° 55' 43'' S	56° 07' 10'' W
19 Agosto, 2009	2	1	34° 58' 15'' S	56° 13' 00'' W
		2	34° 57' 19'' S	56° 09' 31'' W
		3	34° 55' 26'' S	56° 06' 15'' W
11 Setiembre, 2009	3	1	34° 58' 07'' S	56° 00' 53'' W
		2	34° 58' 26'' S	54° 04' 06'' W
		3	34° 55' 14'' S	56° 07' 07'' W
9 Noviembre, 2009	4	1	34° 57' 26'' S	56° 13' 01'' W
		2	34° 57' 19'' S	56° 09' 05'' W
		3	34° 55' 13'' S	56° 07' 04'' W
22 Setiembre, 2010	5	1	34° 58' 05'' S	56° 09' 00'' W
		2	34° 57' 30'' S	56° 06' 00'' W
		3	34° 57' 00'' S	56° 04' 00'' W
12 Noviembre, 2010	6	1	34° 58' 00'' S	56° 09' 00'' W
		2	34° 57,5' 00'' S	56° 06' 00'' W
		3	34° 57' 00'' S	56° 04' 00'' W
25 Enero, 2011	7	1	34° 58' 34'' S	56° 10' 12'' W
		2	34° 58' 09'' S	56° 06' 21'' W
		3	34° 57' 19'' S	56° 06' 49'' W

Estimación de tasas de producción de huevos y pellets

Con los organismos obtenidos *in situ* se realizaron incubaciones, en botellas de 250 mL, emulando las condiciones en las cuales los organismos se encontraban al momento de la colecta. Se realizaron 7 réplicas por cada una de las estaciones. Las botellas se llenaron con el agua colectada de la respectiva estación de muestreo y pre-filtrada por 70 µm, luego se incorporó una hembra adulta fecundada y en buen estado, en cada una de las botellas. Después de transcurridas 24 h, se tamizó el agua por 23 µm y se colectaron los huevos, los pellets y la hembra correspondiente (Durbin *et al.*, 1983; Calliari *et al.*, 2004).

Mediante lupa binocular se verificó el estado de las hembras y se midieron (largo del cefalotórax). También se contaron y midieron los huevos (diámetro) y los pellets (largo y ancho) producidos. En caso en los que se detectaron nauplios en las botellas al final de la incubación, se asumió que provenían de la eclosión de huevos producidos durante el experimento.

Análisis de datos

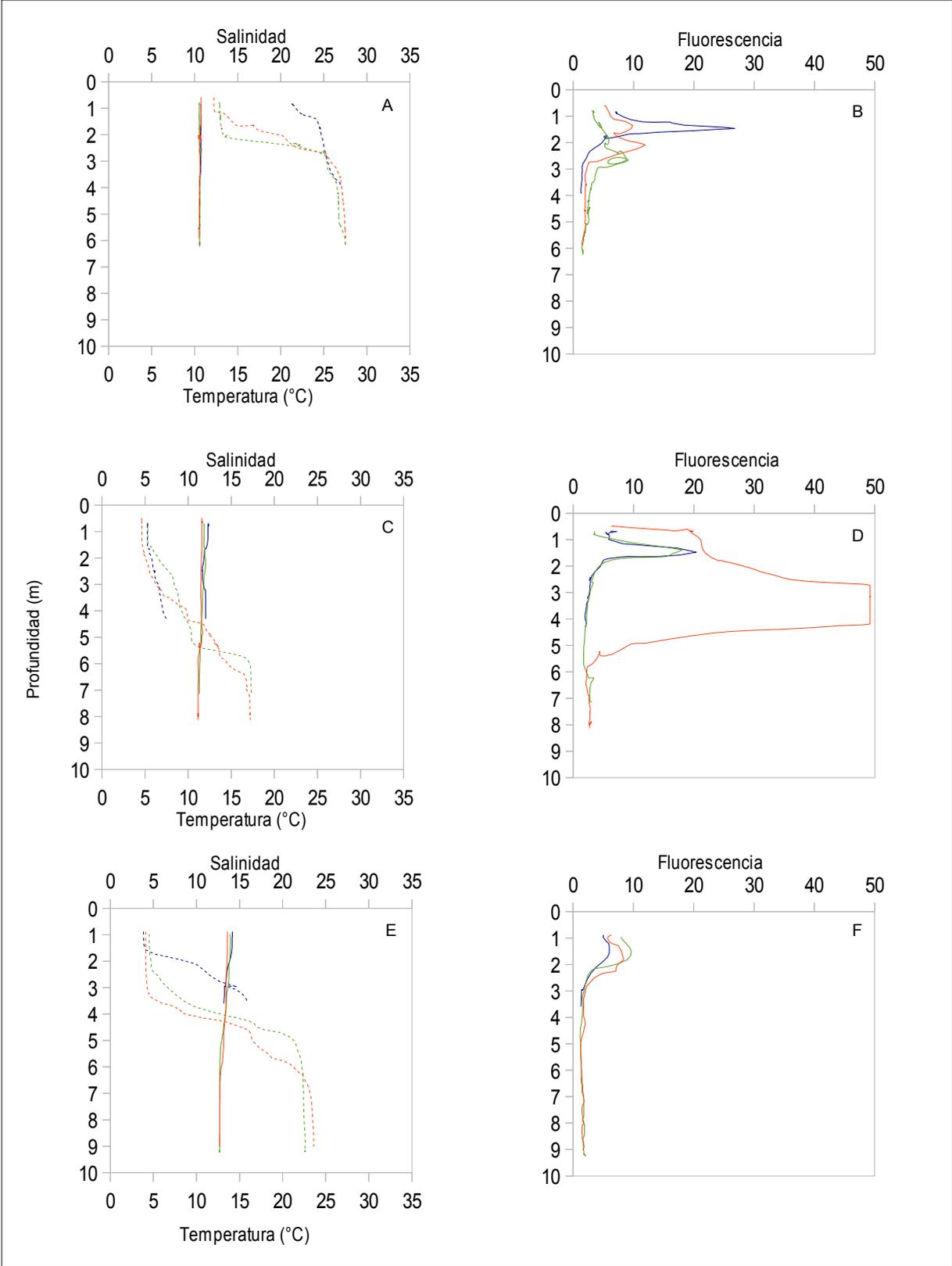
En los perfiles de CTD se identificó la presencia y profundidad de la capa de mezcla superficial (CMS) y de la haloclina, termoclina y pycnoclina. El valor característico de salinidad, temperatura y fluorescencia de clorofila-*a* de cada estación se obtuvo como el promedio de sus valores en la capa de mezcla superficial (SCMS, TCMS y FCMS, respectivamente). También se promediaron las réplicas de clorofila-*a*, feopigmentos y materia orgánica particulada. A partir de la diferencia entre el peso seco y el peso del filtro (sin muestra) se estimó la concentración de seston total que había en las muestras. La concentración de materia orgánica particulada (MOP) se calculó a partir de la diferencia entre el peso quemado y el peso seco. La densidad de organismos se calculó como el cociente entre el número de organismos presentes en la muestra y el volumen de agua filtrado (ind m^{-3}).

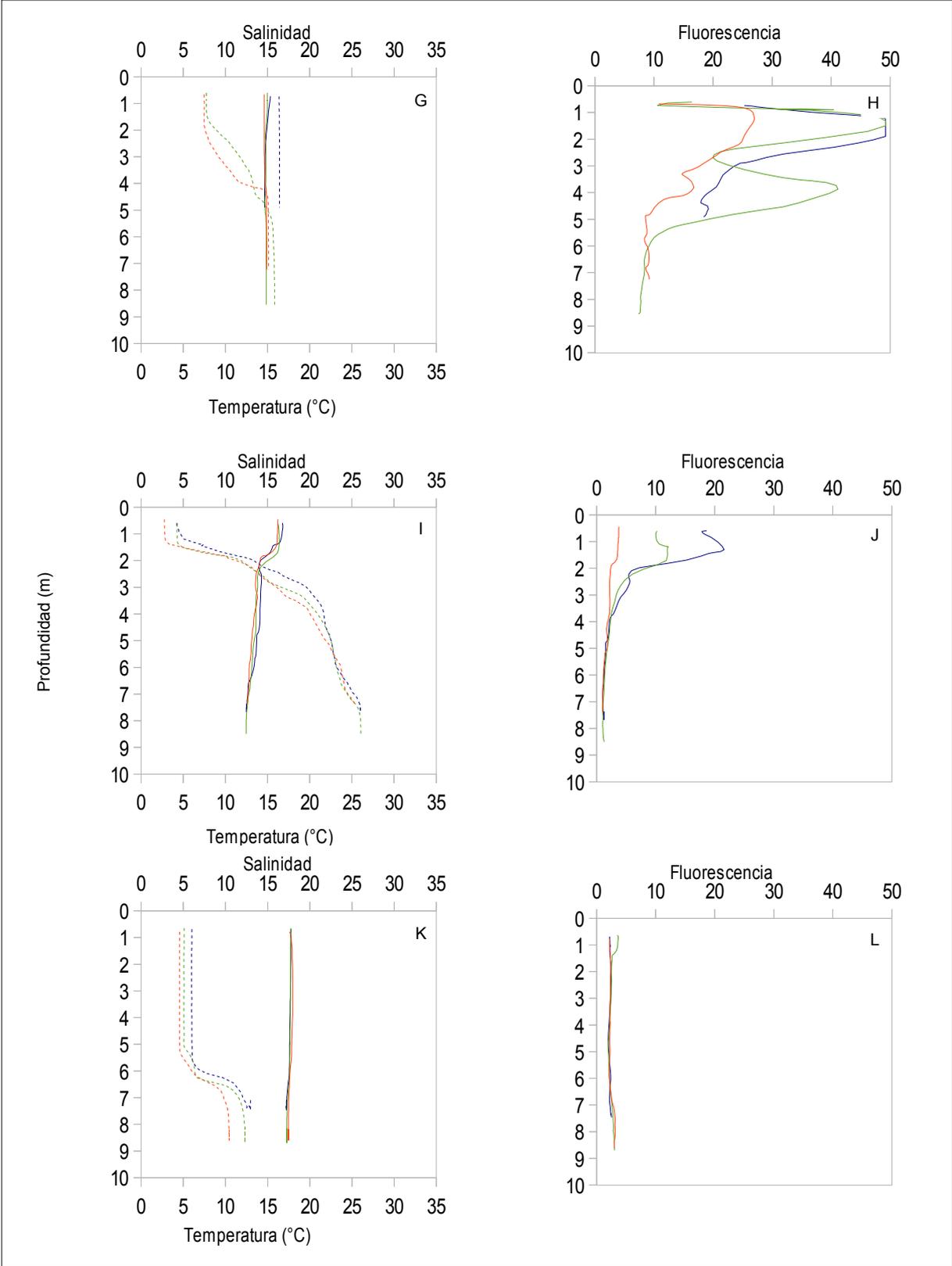
La tasa de producción de huevos (TPH) individual se estimó como la suma de los huevos y nauplios (cuando presentes) estandarizados por el número de hembras presentes en cada botella (normalmente sólo una) y por unidad de tiempo, y se expresaron como huevos hembra⁻¹ día⁻¹. Las tasas de producción de pellets (TPP) se estimaron como la suma del total de pellets fecales producidos en cada botella estandarizados por el número de hembras presentes en cada una y por unidad de tiempo, y se expresaron como pellets hembra⁻¹ día⁻¹. Asimismo se calcularon las tasas biomasa-específicas, expresadas como día⁻¹. La tasa específica de producción de huevos (S TPH) se calculó como el producto de la tasa de producción de huevos (huevos hembra⁻¹ día⁻¹) por el peso promedio de los huevos producidos ($\mu\text{g C}$), dividido por el peso de la hembra ($\mu\text{g C}$). Mientras que la tasa específica de producción de pellets (S TPP) se calculó como el producto de la tasa de producción de pellets por día (pellets hembra⁻¹ día⁻¹) por el peso promedio de los pellets producidos ($\mu\text{g C}$) dividido por el peso de la hembra ($\mu\text{g C}$). El peso de las hembras, en unidades de carbono, se calculó según Berggreen *et al.* (1988), mientras que el de los huevos se realizó mediante Uye (1981) y el de los pellets según Urban-Rich *et al.* (1998). Para explorar la relación entre las tasas biológicas medidas y las condiciones ambientales se realizaron correlaciones pareadas de Spearman entre las variables físicas y biológicas (Zar, 1999).

RESULTADOS

Variables ambientales

La temperatura varió entre 10,5 °C, Crucero 1, y 24,8 °C, registrado en el Crucero 7 (Fig. 2). Esta se presentó, en general, homogénea en la columna de agua, a excepción del Crucero 5, en el cual disminuyó con la profundidad. Por otro lado, la salinidad varió entre 2,8 y 33 (Fig. 2), valores registrados en los Cruceros 5 y 7, respectivamente. En general ésta no fue homogénea en la columna de agua, presentando los menores valores en superficie, mientras que los máximos se registraron en los niveles más profundos. Sin embargo, en el Crucero 7 los valores de salinidad se mantuvieron relativamente homogéneos en la columna de agua. La fluorescencia varió entre 2,18 (Crucero 4) y 32,66 (Crucero 6). En la mayoría de los casos la misma presentó valores máximos sub-superficiales (Fig. 2), a excepción de los Cruceros 6 y 7, en los cuales se mantuvo constante a lo largo de la columna de agua (Fig. 2L y N). La concentración de clorofila-*a* total varió entre 0,61 mg L⁻¹ (Crucero 6) y 9,24 mg L⁻¹ (Crucero 5) (Fig. 3 A), en tanto que los valores de clorofila-*a* correspondientes a las fracciones <10 µm lo hicieron entre 0,32 y 4,84 mg L⁻¹ (Fig. 3 B). La clorofila-*a* < 10 representó entre el 28 y el 100% (en promedio 74%) del total de clorofila-*a* medida en laboratorio. Los feopigmentos fueron generalmente menos abundantes que la clorofila-*a* total (relación clo-a : feopigmentos > 1). La concentración de seston varió entre 3,86 mg L⁻¹ (Crucero 4) y 25,56 mg L⁻¹ (Crucero 7) (Fig. 4 A), mientras la concentración de materia orgánica partícula presente en el seston varió entre 1,10 mg L⁻¹ (Crucero 3) y 4,61 mg L⁻¹ (Crucero 7) (Fig. 4 B). La materia orgánica particulada representó entre el 11 y el 53% del seston total.





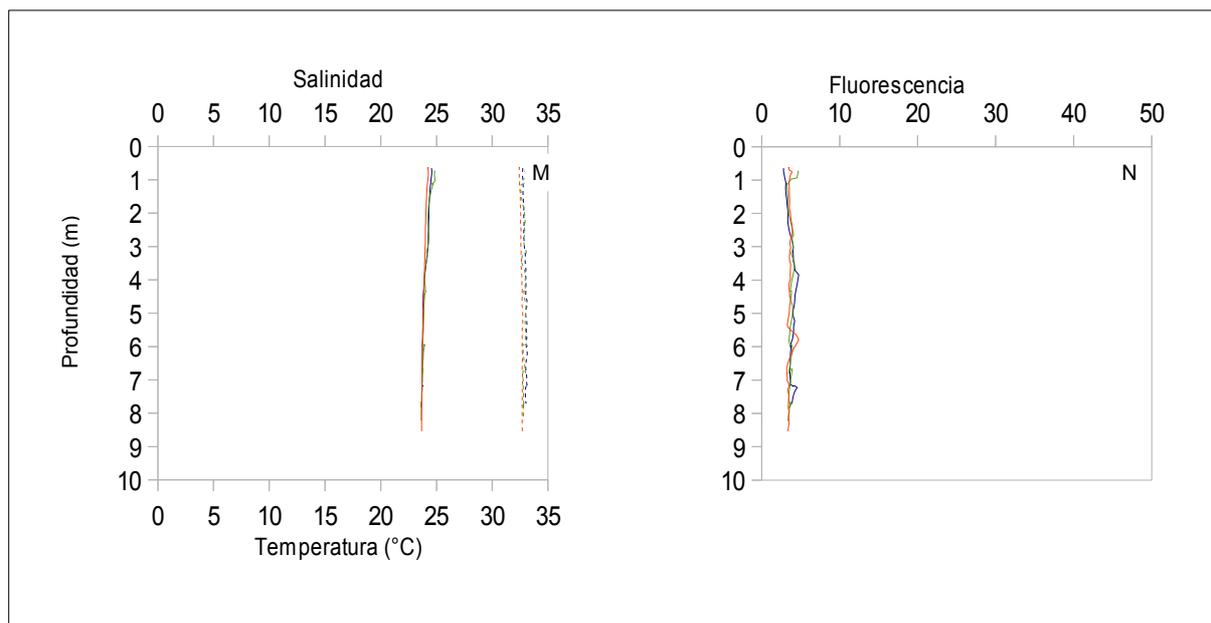


Figura 2. Perfiles de salinidad (línea punteada) y temperatura (línea continua) (izquierda), y de fluorescencia de clorofila-*a* (derecha) correspondientes a las estaciones 1 (rojo), 2 (verde) y 3 (azul); de los cruceros 1 (A, B), 2 (C, D), 3 (E, F), 4 (G, H), 5 (I, J), 6 (K, L) y 7 (M, N).

Abundancia zooplanctónica y principales especies encontradas

La especie mayormente representada en las muestras obtenidas fue *Acartia tonsa*, a excepción del crucero 7 en el cual la especie dominante fue *Paracalanus* sp. (Tabla 2). La abundancia de *A. tonsa* varió entre 3 y 6902 ind m⁻³, mientras que *Paracalanus* sp alcanzó abundancias de 9400 ind m³. Los nauplios de copépodos dominaron, ocasionalmente, el zooplancton con densidades de entre 53 y 158000 ind m³. El meroplancton estuvo mayormente representado por nauplios de cirripedios, los que ocasionalmente alcanzaron altas densidades (entre 6 y 776 ind m³). También se encontraron otros géneros/ especies de copépodos: *Oithona* sp., , *Euterpina* sp., *Notodiaptomus* sp. y Harpacticodeos. Finalmente, tanto los organismos del género Noctilucales como aquellos del filo Rotífera alcanzaron esporádicamente altas densidades, 35700 y 53163 ind m³ respectivamente (Tabla 2).

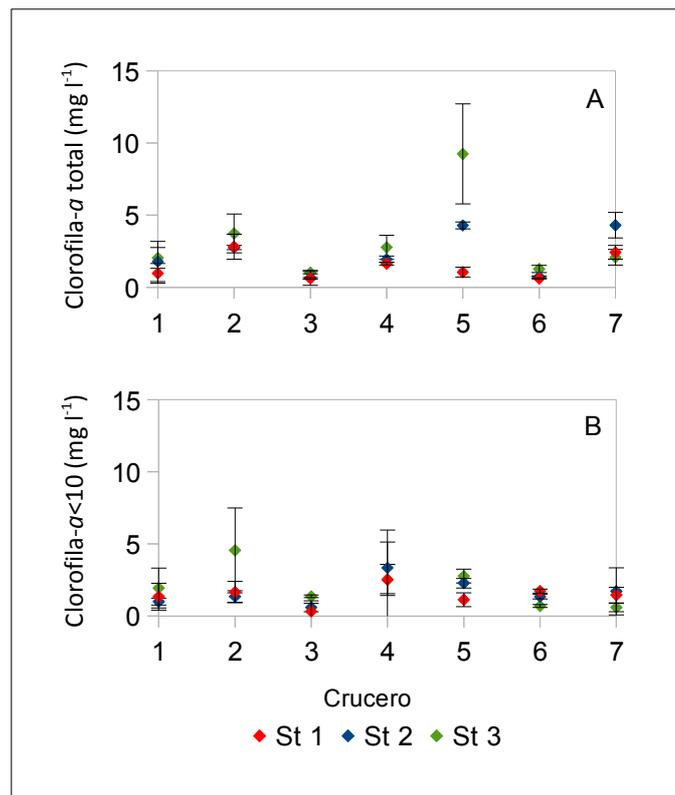


Figura 3. Concentración de clorofila-*a* total (A) y de clorofila-*a* < 10 (B) registradas a lo largo del período de estudio en las diferentes estaciones de muestreo. Referencias: St 1-3: Estación 1-3.

Tasas de producción de huevos y pellets

Las incubaciones se realizaron con el copépodo calanoide *Acartia tonsa* para todos los cruceros a excepción del crucero 7, en el cual no se encontraron suficientes representantes de la especie. Para dicho crucero se realizaron incubaciones con organismos pertenecientes al género *Paracalanus*. En el crucero 2, estación 1, no se encontraron organismos adultos vivos para realizar las incubaciones.

Las TPH de los copépodos en estudio variaron entre 7 y 95,7 huevos hembra⁻¹ día⁻¹; éstas tendieron a aumentar desde los primeros muestreos hasta alcanzar los máximos valores en Noviembre de 2009, a partir de donde comenzaron a disminuir hasta alcanzar los mínimos valores registrados a lo largo del periodo de estudio (Enero de 2011) (Fig. 5A). Por otro lado, las TPP fueron en general altas (rango 15,3 – 95,4 pellets individuo⁻¹ día⁻¹), encontrándose los mínimos valores en Setiembre de 2010, mientras que los máximos fueron observados en Enero de 2011 (Fig. 5B).

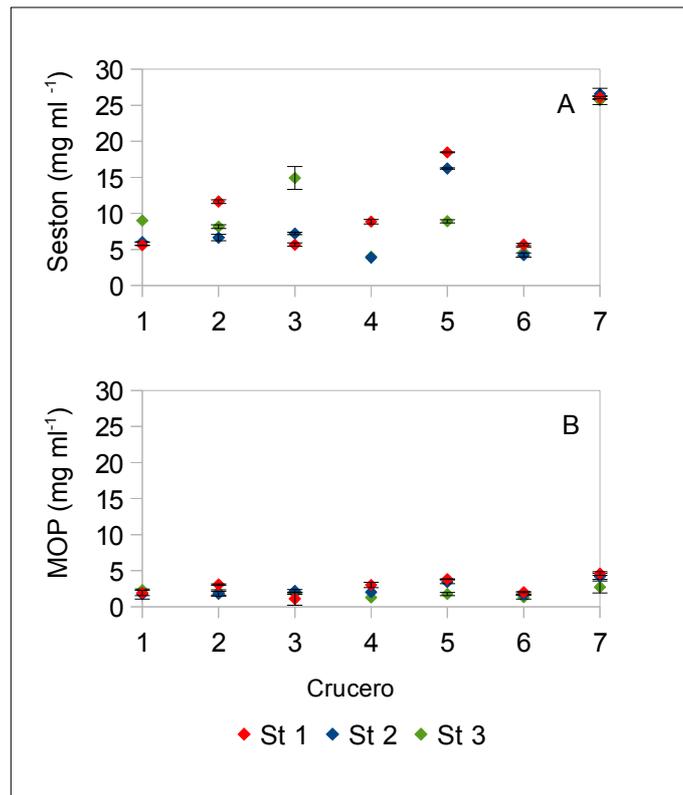


Figura 4. Concentración de Seston total (A) y MOP presente en el Seston (B) registradas a lo largo del período de estudio en los diferentes cruceros. Referencias: St 1-3: Estación 1-3.

Tabla 2. Abundancias (ind m^{-3}) de los principales grupos de organismos zooplanctónicos identificados a lo largo del período de estudio, comprendido entre Agosto de 2009 y Enero de 2011. Se presenta el promedio de cada uno de los cruceros. Referencias: \pm desvío estándar.

	CR1 5. ago. 2009	CR2 19. ago. 2009	CR3 11. set. 2009	CR4 9. nov. 2009	CR5 22. set. 2009	CR6 12. nov. 2010	CR7 25. ene. 2011
<i>A. tonsa</i>	2981 \pm 2051	26 \pm 20	4267 \pm 3725	2439 \pm 1294	1641 \pm 935	1657	450 \pm 212
<i>Paracalanus</i> sp	179 \pm 59				3		8200 \pm 1697
<i>Oithona</i> sp	42 \pm 63				13		30400 \pm 3677
Harpacticoideo	13				6		
<i>Euterpina</i> sp		2 \pm 1	28				
<i>Notodiaptomus</i> sp		2 \pm 1	185	564 \pm 432		27	
Nauplios copépodos	5672 \pm 3986	230 \pm 166	5492 \pm 3300	12530 \pm 14891	2096 \pm 1405	18692	138750 \pm 27224
Nauplios cirripedios	202 \pm 100	57 \pm 7	110 \pm 75	258 \pm 144	9 \pm 4	776	300
Larva Cirripedia		3 \pm 3	2		9		
<i>Podon</i> sp	2	106 \pm 151	2	2036 \pm 2832	7		400
<i>Evadne</i> sp		1		198 \pm 214			
Rotifera	794 \pm 284	1035 \pm 1443	186 \pm 19	25714 \pm 24261	11 \pm 1	105	
Noctilucales	93 \pm 123			59062 \pm 83260			29900 \pm 8202
Mysidacea	2				6		

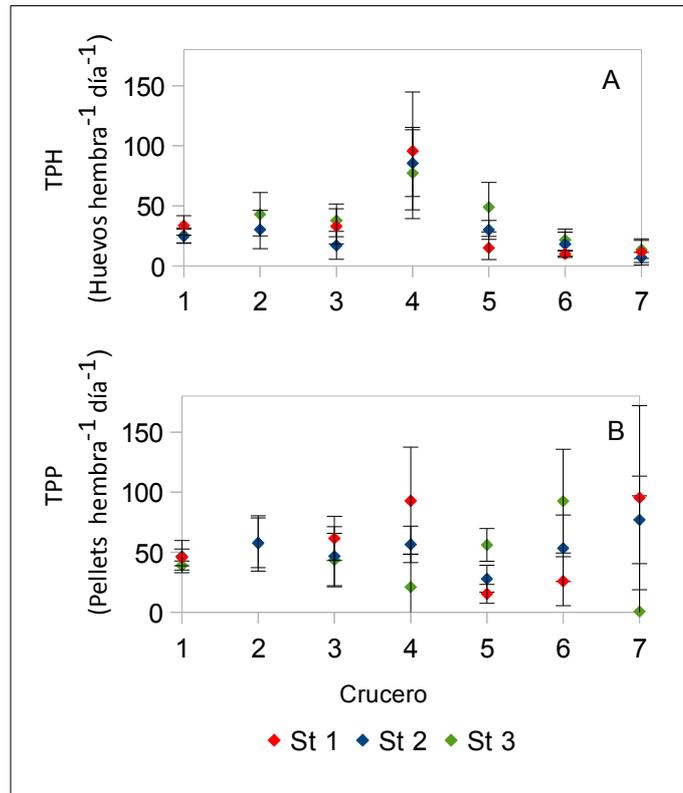


Figura 5. Tasas de producción de huevos (TPH) (A) y de pellets (TPP) (B) de *A. tonsa* (CR1-CR6) y de *Paracalanus* sp. (CR7) en el Río de la Plata. Referencias: St 1-3: estaciones 1-3. Las tasas en los CR 1-6 fueron estimadas para *A. tonsa*; en el crucero 7 fueron estimadas para *Paracalanus* sp.

Los análisis de correlación de Spearman mostraron que la S TPH de *A. tonsa* se correlacionó positivamente con la salinidad y la concentración de clorofila-*a*, tanto la fracción total como la < 10µm, también lo hizo con la fluorescencia de clorofila-*a*. Mientras que la S TPP se correlacionó positivamente con S TPH, con la concentración de clorofila-*a* < 10 y con la fluorescencia de clorofila-*a*, no así con las otras variables (Tabla 3).

Por otro lado, la S TPH de *A. tonsa* y *Paracalanus* sp. en conjunto se correlacionó positivamente con la concentración de clorofila-*a* < 10 y con la fluorescencia de clorofila-*a*, mientras que la S TPP se correlacionó positivamente con la salinidad, esto es, a medida que esta variable aumenta también lo hace la S TPP (Tabla 4).

Tabla 3. Coeficiente de correlación de Spearman entre variables ambientales y biológicas de *A. tonsa*. Referencias: S TPH: tasa específica de producción de huevos (día^{-1}); S TPP: tasa específica de producción de pellets (día^{-1}); T: temperatura ($^{\circ}\text{C}$); SAL: salinidad; Clo-*a* total: concentración de clorofila-*a* total (mg. l^{-1}); Clo-*a* < 10: concentración de clorofila-*a* < 10 (mg. l^{-1}); Fluorescencia clo-*a*: fluorescencia de clorofila-*a*; MOP: materia orgánica particulada (mg ml^{-1}). N= 17 en todos los casos. * indica $p < 0,05$; ** indica $p < 0,01$.

	S TPH	S TPP
S TPH		0,76**
T	-0,36	-0,14
SAL	0,57*	0,36
Clo- <i>a</i> total	0,55*	0,43
Clo- <i>a</i> < 10	0,66**	0,49*
Fluorescencia clo- <i>a</i>	0,77**	0,66**
Seston	-0,14	-0,28
MOP	-0,05	-0,25

Tabla 4. Coeficiente de correlación de Spearman entre variables ambientales y biológicas de *A. tonsa* (N= 17) y *Paracalanus sp.* (N= 3). Referencias: S TPH: tasa específica de producción de huevos (día^{-1}); S TPP: tasa específica de producción de pellets (día^{-1}); T: temperatura ($^{\circ}\text{C}$); SAL: salinidad; Clo-*a* total: concentración de clorofila-*a* total (mg. l^{-1}); Clo-*a* < 10: concentración de clorofila-*a* < 10 (mg. l^{-1}); Fluorescencia clo-*a*: fluorescencia de clorofila-*a*; MOP: materia orgánica particulada (mg ml^{-1}). N= 20 en todos los casos. * indica $p < 0,05$; ** indica $p < 0,01$.

	S TPH	S TPP
S TPP		0,4
T	-0,29	0,21
SAL	0,39	0,75**
Clo- <i>a</i> total	0,41	0,07
Clo- <i>a</i> < 10	0,5*	-0,14
Fluorescencia clo- <i>a</i>	0,69**	-0,13
Seston	-0,17	0,09
MOP	-0,1	0,1

DISCUSIÓN

Variables ambientales

Las variables ambientales registradas presentaron, en general, valores típicos para el área de estudio (Nagy et al., 1996; Guerrero *et al.*, 1997). Tanto la temperatura como la salinidad variaron de acuerdo a lo esperado, aunque los máximos de salinidad observados (verano de 2011) son poco frecuentes para esta zona del Río de la Plata y coincidieron con un periodo de bajas precipitaciones asociado a la fase fría (la Niña) de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) (OMM, 2012).

La salinidad actúa como un factor limitante en la distribución de los organismos marinos (Valiela, 1995; Cervetto *et al.*, 1999), restringiendo los ambientes a los cuales las especies pueden adaptarse. *A. tonsa* fue la especie mayormente representada en las muestras, a excepción del crucero 7, en el cual *Paracalanus sp* dominó el mesozooplankton. En dicho crucero se registraron los valores de salinidad más altos. *A. tonsa*, a pesar de ser una especie eurihalina, domina en ambientes que presentan salinidades medias y bajas (entre 5 y 22) (Cervetto et al., 1999, Calliari et al., 2006, 2008), además las máximas tasas de alimentación, producción y respiración se sitúan en el rango salinidad entre 10 y 20 (Calliari *et al.*, 2006). Debido a que los ambientes que presentan aguas más diluidas (estuarios y ambientes costeros) sostienen menor diversidad de organismos que el océano, *A. tonsa* ve reducida la competencia con especies marinas y de este modo se favorece su dominancia en dichos ambientes. Los copépodos del género *Paracalanus sp.*, que ocupan las zonas externas de los estuarios y aguas marinas costeras, son capaces de alimentarse cuando las concentraciones de alimento son bajas ($0.25 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$), por el contrario *A. tonsa* no es capaz de obtener la cantidad de alimento necesaria para reproducirse ya que, a bajas concentraciones de alimento, esta especie disminuye sus tasas de alimentación (Paffenhöfer & Stearns, 1988). Como consecuencia, se observan los patrones de distribución antes mencionados, *A. tonsa* dominando en ambientes con salinidades bajas y medias y con altas concentraciones de alimento, mientras que *Paracalanus sp.* es capaz de adaptarse a ambientes más salinos que sostienen menores concentraciones de alimento.

Tasa de producción de huevos

Las TPH fueron en general altas a lo largo del período de estudio. El máximo valor registrado es de los valores más altos publicados para *A. tonsa* (Mauchline, 1998; Calliari *et al.*, 2004). Por otro lado, *Paracalanus sp.* presentó valores de TPH dentro de los rangos más bajos en comparación con aquellos publicados en la literatura para el género (Uye & Shibuno, 1992). Los máximos valores de TPH coincidieron con los máximos de fluorescencia de clorofila-*a* medida en campo (FCMS), asimismo, los valores más bajos de dichas tasas coincidieron con los menores valores de tal estimador. Sin embargo, no se observó

coincidencia entre los máximos valores de TPH y de concentración de clorofila-*a* estimada en laboratorio (por extracción). La clorofila-*a* es utilizada como indicador del total de biomasa fitoplanctónica presente en el ambiente ya que es el pigmento fotosintético que se encuentra en todas las especies que componen el fitoplancton (Gregor & Maršálek, 2004). Dentro de las características que presenta esta molécula, se destaca su capacidad de fluorescer, característica que permite realizar mediciones *in vivo*, y de esta manera, disminuir la variabilidad asociada a la manipulación en laboratorio y aquella producida por la degradación de dicha molécula (Wasmund *et al.*, 2006). Por otro lado, la clorofila-*a* estimada en laboratorio representa una medida de la concentración de alimento a una profundidad específica, en este caso a 1,5 m de profundidad, mientras que las estimaciones obtenidas *in situ* representan el valor promedio de dicho estimador en la capa de mezcla superficial. De este modo, se podría afirmar que las medidas de fluorescencia obtenidas en campo por medio de la utilización de sensores actuarían como un mejor estimador de la cantidad de alimento disponible para los organismos, ya que sería un registro más preciso y representativo de las condiciones en las cuales los organismos se encontraban al momento de la captura.

A. tonsa es un copépodo oportunista que no acumula reservas energéticas, además (como todos los copépodos) cuando llega al estado adulto no presenta crecimiento somático, por lo tanto la energía obtenida de la dieta la invierte en producción de huevos (Kiorboe *et al.*, 1985). Así, es posible relacionar sus TPH con las variables ambientales medidas al momento del muestreo. Inicialmente se esperaba encontrar un efecto de la temperatura sobre la S TPH de *A. tonsa*, sin embargo estas variables no se correlacionaron. Dichos resultados se condicen con aquellos encontrados por Hay (1995), quien planteó que las variaciones en la temperatura no se correlacionaban con la productividad de los copépodos en el Mar del Norte. Mientras que Uriarte *et al.* (1998) sugirieron que las variaciones estacionales en la TPH de *Acartia bifilosa* no siguieron el ciclo estacional de temperatura del agua. Todo lo antes mencionado podría estar sugiriendo que otros factores tendrían un efecto mayor a la temperatura en la fecundidad y producción de *A. tonsa*. En este sentido, y en concordancia con la hipótesis planteada en el presente trabajo, la salinidad se correlacionó con la S TPH de dicho organismo. La correlación positiva encontrada estaría evidenciando que el rango de salinidad al que *A. tonsa* estuvo expuesta a lo largo del período de estudio estaría dentro del rango fisiológicamente favorable para dicha especie, salinidad entre 2 y 15, en estas condiciones la competencia con otras especies marinas se vería reducida (Calliari *et al.*, 2006) y en consecuencia una mayor proporción de la energía puede ser destinada a producción.

Por otra parte, se observó que la variable más fuertemente relacionada con la S TPH de *A. tonsa* es la cantidad del alimento. Dichos resultados se condicen con los obtenidos por Hirst & Bunker (2003), quienes plantearon que las tasas de producción de huevos de un total de 88 especies de copépodos marinos (entre los que se lista *A. tonsa*) en la naturaleza se correlacionan con la clorofila-*a*. Asimismo, Kiorboe & Nielsen (1994) estimaron las TPH de varias especies de copépodos, entre las que se listan: *Acartia clausi*, *Temora longicornis*, *Centropages hamartus*, *Centropages typicus*, *P. Parvus* y *Calanus*

finmarchicus, como resultado se observó que las mismas siguieron un patrón estacional dependiente de la disponibilidad del fitoplancton total (medido como concentración de clorofila-*a*). Por el contrario, Hay (1995) encontró que los cambios en la concentración del alimento no se correlacionaban con la productividad de los copépodos. En este sentido, ha sido planteado que existiría consumo sobre otros organismos aparte de los fitoplanctónicos, ya que no se ha establecido una correlación consistente entre los cambios en la biomasa fitoplanctónica y la TPH de copépodos (Uriarte *et al.*, 1998). *A. tonsa* consume otros componentes del plancton (Kleppel, 1991), como microzooplancton, lo que podría constituir una de las posibles explicaciones por las cuales no se ha podido encontrar un patrón común cuando se trata de relacionar la producción de huevos con la cantidad de fitoplancton disponible para los organismos. No obstante, en el presente trabajo se observó una correlación entre la concentración de clorofila-*a* y la producción de huevos de *A. tonsa*, resultado que obtiene robustez cuando se considera que tanto los mínimos como los máximos de S TPH encontrados para dicha especie coincidieron con los mínimos y máximos registrados de fluorescencia de clorofila-*a*. Aún así, varios autores sugirieron que las tasas de producción de copépodos se verían limitadas por la calidad nutricional del alimento consumido por los organismos (Kleppel & Burkart, 1995; Hazzard & Kleppel, 2003). Otros autores han demostrado que una dieta baja en contenido nutricional resulta en baja producción de huevos, aunque la concentración del alimento sea alta (Kleppel & Burkart, 1995; Hazzard & Kleppel, 2003). Kleppel (1992) sugirió que la calidad de la dieta podría compensar un suministro limitado de alimento para sostener la producción en copépodos; mientras que Kiørboe (1989) demostró que la producción de huevos se explicaba por la composición química de las algas ingeridas (relación C:N). Otros autores han encontrado tasas de ingestión altas, pero bajas tasas de producción (e.g. Kleppel & Hazzard, 2000; Calliari *et al.*, 2004; Thor *et al.*, 2007), sugiriendo que el alimento ingerido poseía bajo valor nutricional. Más específicamente, la ausencia de determinados ácidos grasos limitaría la producción (Støttrup & Jensen, 1990; Jónasdóttir, 1994; Jónasdóttir *et al.*, 1998), los que han sido denominados esenciales debido a que la mayoría de los metazoarios son incapaces de sintetizarlos y por lo tanto deben obtenerlos de la dieta (Brett & Müller-Navarra, 1997). Así, sería necesario seguir realizando estudios para poder establecer relaciones entre las tasas de producción de copépodos y la calidad del alimento en el Río de la Plata, para poder caracterizar dichas tasas de manera más precisa y poder cuantificar los efectos de la disponibilidad (tanto cantidad como calidad) del alimento sobre la fecundidad de dichos organismos.

El crucero 7 presentó condiciones ambientales en gran medida diferentes (temperatura, salinidad y concentración de seston máximos para el período de estudio) asociados a dominancia de *Paracalanus* sp., mientras que no se encontraron, o se encontraron muy pocos organismos y en malas condiciones, de *A. tonsa*; por lo cual las incubaciones para este crucero se realizaron con el primero. Así, cuando se analizan las correlaciones entre las S TPH de ambas especies en conjunto vs. los diferentes descriptores del ambiente se observa que la concentración del alimento tiene un efecto positivo sobre la S TPH de los

copépodos en general. Más específicamente, las fracciones menores fueron las que contribuyeron en mayor medida a la producción de huevos de copépodos. Este es un resultado no esperado, teniendo en cuenta que tanto *Paracalanus* sp. como *A. tonsa* prefieren partículas de alimento mayores a 10 y 20 μm respectivamente, dada su eficiencia de retención (Bartram, 1980). El tamaño de partículas consumidos por dichos organismos depende de su longitud corporal, de manera tal que al pasar de estadio consumen partículas de mayor tamaño. Sin embargo, el consumo de las partículas de los diferentes tamaños estaría dado por la concentración a la cual se encuentran las células. Así, si las algas de mayor tamaño se encuentran en bajas concentraciones, las de menor tamaño serían percibidas mejor por los organismos (Paffenhöfer, 1984; Berggreen *et al.*, 1988) y de esta manera consumidas por los mismos. Por otro lado, también se demostró que existe un consumo pasivo de células de tamaños menores a 10 μm (Price *et al.*, 1983), debido, probablemente, al transporte pasivo de agua hacia las segundas maxilas de los organismos. Esto demuestra que, a pesar de ser las fracciones de mayores tamaño las consumidas preferentemente por copépodos, las fracciones menores también pueden contribuir de manera significativa a la producción de los mismos.

Tasa de producción de pellets

Las tasas de producción de pellets fecales de copépodos son proporcionales a las tasas de ingestión (Reeve & Walter, 1977). Por lo tanto constituyen una medida de las tasas de consumo y se ven influenciadas por factores tales como la concentración del alimento disponible en el ambiente (Urban-Rich *et al.*, 1998; Besiktepe & Dam, 2002). Así, se esperaba encontrar relaciones positivas entre tales tasas y los diferentes descriptores de concentración de alimento. En concordancia con lo esperado, la S TPP de *A. tonsa* se correlacionó positivamente con la concentración de clorofila-*a* de las fracciones menores y con la fluorescencia de clorofila-*a* medida en campo. Resultados que se condicen con aquellos encontrados por Besiktepe & Dam (2002), quienes encontraron mayores TPP a mayores concentraciones de alimento, evidenciando de esta manera un efecto positivo de la concentración del alimento sobre la S TPP de *A. tonsa*. Por otro lado, la salinidad también ejercería efectos sobre las tasas de alimentación (Calliari *et al.*, 2006), y por ende sobre la S TPP de copépodos. Cambios bruscos en dicha variable tienen como consecuencia una disminución en las tasas de ingestión (Calliari *et al.*, 2008), y una consecuente disminución en la S TPP de los organismos. En el presente trabajo, se encontró que ambas variables se correlacionaron positivamente, sugiriendo, nuevamente, que los organismos se encontraban en el rango de salinidades adecuado para llevar a cabo sus funciones vitales (alimentación) y para canalizar la energía a producción. A su vez, la correlación positiva encontrada entre las tasas específicas de producción de huevos y de pellets para el caso de *A. tonsa* adiciona sustento a la sugerencia de que dichos organismos se estaban alimentando activamente.

Sin embargo, cuando se toman en consideración las correlaciones de *A. tonsa* y *Paracalanus* sp. en conjunto con respecto a las variables ambientales se ve que la S TPP de dichos organismos no se correlaciona con ningún descriptor del ambiente nutricional. En el crucero 7 se registraron las concentraciones más altas de seston, tan altas concentraciones podrían afectar de manera negativa las tasas de ingestión de *Paracalanus* sp., dichos organismos están adaptados a alimentarse a bajas concentraciones de alimento (Paffenhöfer & Stearns, 1988). Y así de esta manera ver disminuidas sus tasas de producción de pellets. Sin embargo, en el presente trabajo no se observó una correlación negativa entre ambas variables, lo que podría estar sugiriendo que otra variable estaría ocultando los efectos de la concentración del alimento sobre la S TPP. Por otro lado, las correlaciones observadas podrían ser el resultado de combinar las respuestas de ambas especies.

No obstante, las tasas de producción de pellets de copépodos se ven influenciadas por otros factores. Así, éstas aumentan cuando los copépodos son alimentados con una dieta basada en diatomeas y dinoflagelados autótrofos (Besiktepe & Dam 2002). Cuando se los alimenta con ciliados, se obtienen las menores tasas de producción de pellets pero las mayores tasas de asimilación por parte de *A. tonsa*. Por lo tanto, se sugiere seguir realizando estudios sobre las tasas y características de los pellets producidos por los copépodos y los efectos que la calidad y el tipo de alimento tienen sobre las mismas, ya que éstos podrían tener un papel importante en el flujo de carbono hacia las profundidades y en la zona eufótica.

CONCLUSIONES

Los resultados del presente trabajo indican moderadas y altas tasas de alimentación (TPP) y producción (TPH) de los copépodos, y en particular *A. tonsa*, en la región oligo-mesohalina del Río de la Plata. Las relaciones entre las tasas biológicas y las variables ambientales sugieren que la concentración de alimento y la salinidad serían los factores que condicionaron en mayor medida dichas tasas en el área de estudio, más que la temperatura. Finalmente, no se evaluaron los efectos que la calidad que el alimento disponible podría tener sobre la modulación de las tasas vitales de tales organismos. Estos resultados plantean una perspectiva interesante para seguir realizando mediciones de dichas tasas y su relación con variables ambientales indicadoras de calidad para poder esclarecer las relaciones de naturaleza trófica existentes, dada la importancia del Río de la Plata, y de los copépodos como intermediarios en el flujo de energía hacia los diferentes niveles de las tramas tróficas pelágicas.

AGRADECIMIENTOS

A mi familia, especialmente a mis padres por hacer esto posible, porque siempre me apoyaron y alentaron a seguir adelante. A Danilo, mi tutor, por estar siempre dispuesto a enseñarme y a ayudarme, y por la paciencia que ha tenido. A Mariano, gran amigo y compañero de trabajo, con quien ha sido un placer compartir todas esas horas de trabajo y estudio. Al Golden: Miri, Luli, Lady, Naty, quienes me acompañaron a lo largo de la carrera, por aquellas largas jornadas de estudio y por su incondicionalidad. A las Chicas Tururú: Checho, Mari, Pau, Inés, Iara; por estar siempre y por saber comprender mis ausencias. A mi gran amiga Tama, por todo lo que hemos compartido en estos años. A Nuri por volver aunque sea unos meses. A Gonzalo, que en este último tiempo ha sido muy importante, por el apoyo y por saber entenderme y aguantarme. A Bruno, por tomarse el tiempo de leer el manuscrito y el trabajo de aportar con buenas ideas. Finalmente a todos mis amigos y compañeros de facultad y especialmente a la gente del piso 10. A todos ¡gracias!

REFERENCIAS

- Bartram W. C. 1980. Experimental development of a model for the feeding of neritic copepods on phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 3: 25-51.
- Berggreen U., B. Hansen & T. Kiørboe. 1988. Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development: implications for determination of copepod production. *Marine Biology*, 99: 341-352.
- Brett M.L. & D.C. Müller-Navarra. 1997. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic marine foodwebs processes. *Freshwater biology*, 38: 483-499.
- Besiktepe S. & H. G. Dam. 2002. Coupling of ingestion and defecation as a function of diet in the calanoid copepod *Acartia tonsa*. *Marine Ecology Progress Series*, 229: 151-164.
- Bunker A.J. & A. G. Hirst. 2004. Fecundity of marine planktonic copepods: global rates and patterns in relation to chlorophyll *a*, temperature and body weight. *Marine Ecology Progress Series*, 279: 161–181.
- Butler M. & H.G. Dam. 1994. Production rates and characteristics of fecal pellets of the copepod *Acartia tonsa* under simulated phytoplankton bloom conditions: implications for vertical fluxes. *Mar Ecol Prog Ser*, 114: 81-91.
- Calliari D., G. Cervetto & R. Castiglioni. 2004. Summertime herbivory and egg production by *Acartia tonsa* at the Montevideo coast- Río de la Plata. *Ophelia*, 58: 1-14.
- Calliari D., C.M. Andersen, P. Thor, E. Gorokhova & P. Tiselius. 2006. Salinity modulates the energy balance and reproductive success of co-occurring copepods *Acartia tonsa* and *Acartia clausi* in different ways. *Mar Ecol Prog Ser*, 312: 177-188.
- Calliari D., M.C. Andersen, P. Thor, E. Gorokhova & P. Tiselius. 2008. Instantaneous salinity reductions affect the survival and feeding rates of the co-occurring copepods *Acartia tonsa* Dana and *A. clausi* Giesbrecht differently. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 362: 18-25.
- Cervetto G., R. Gaudy & M. Pagano. 1999. Influence of salinity on the distribution of *Acartia tonsa* (Copepoda, Calanoida). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 239: 33–45.
- Cushing D.H. 1989. A difference between ecosystems in strongly stratified waters and those that are only weakly stratified. *Journal of Plankton Research*, 11: 1-13.
- Durbin E.G., A.G. Durbin, T.J. Smayda & P.G. Verity. 1983. Food limitation of production by adult *Acartia tonsa* in Narragansett Bay, Rhode Island. *Limnology and Oceanography*, 28: 1199-1213.
- Framiñan M.B. & O.B. Brown. 1996. Study of the Río de la Plata turbidity front, Part I: spatial and temporal distribution. *Continental Shelf Research*, 16:1259-1282.
- Gregor J. & B. Maršálek. 2004. Freshwater phytoplankton quantification by chlorophyll *a*: a comparative study of *in vitro*, *in vivo* and *in situ* methods. *Water Research*, 38: 517-522.

- Guerrero, R.A., M.E. Acha, M.E. Framiñan & C. Lasta. 1997. Physical Oceanography of the Rio de la Plata Estuary. *Continental Shelf Research*, 17: 727-742.
- Hay S. 1995. Egg production and secondary production of common North Sea copepods: field estimates with regional and seasonal comparisons. *ICES J. Mar. Sci.*, 52: 315-327.
- Hazzard S.E. & G.S. Kleppel. 2003. Egg production of the copepod *Acartia tonsa* in Florida Bay: role of fatty acids in the nutritional composition of the food environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 252: 199-206.
- Hirst A.G., A.J. Bunker. 2003. Growth of marine planktonic copepods: Global rates and patterns in relation to chlorophyll *a*, temperature, and body weight. *Limnology and Oceanography*, 48: 1988–2010.
http://www.wmo.int/pages/prog/wcp/wcasp/documents/El-Nino_Jan11_Eng.pdf ultimo acceso [Enero 2012]
- Jónasdóttir S.H. 1994. Effects of food quality on the reproductive success of *Acartia tonsa* and *Acartia hudsonica*: laboratory observations. *Marine Biology*, 121: 67-81.
- Jónasdóttir S.H., T. Kiørboe, K.W Tang, M.S. John, A.W. Visser, E. Saiz & H.G. Dam. 1998. Role of diatoms in copepods production: good, harmless or toxic? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 172: 305-308.
- Kiørboe T., F. Møhlenberg & K. Hamburger. 1985. Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and respiration, and composition of specific dynamic action. *Marine Ecology Progress Series*, 26: 85-97.
- Kiørboe T. 1989. Phytoplankton growth rate and nitrogen content: implications for feeding and fecundity in a herbivorous copepod. *Marine Ecology Progress Series*, 55: 229-234.
- Kleppel G.S. 1991. Trophic interactions between copepods and microplankton: a question about the role of diatoms. *Limnology and Oceanography*, 36: 172-178.
- Kleppel G.S. 1992. Environmental regulation of feeding and egg production by *Acartia tonsa* off southern California. *Marine Biology*, 112: 57-65.
- Kleppel G.S. 1993. On the diets of calanoid copepods. *Marine Ecology Progress Series*, 99: 183-195.
- Kleppel G.S. & C.A. Burkart. 1995. Egg production and the nutritional environment of *Acartia tonsa*: the role of food quality in copepods nutrition. *ICES J. Mar. Sci.*, 52: 246-255.
- Kleppel G.S. & S.E. Hazzard. 2000. Diet and egg production of the copepod *Acartia tonsa* in Florida Bay. II. Role of the nutritional environment, 137: 111-121.
- Mauchline J. 1998. *The Biology of Calanoid Copepods*. Elsevier Academic Press, California, USA. 710pp.
- Paffenhöfer G.A. 1984. Food ingestion by the marine planktonic copepod *Paracalanus* in relation to abundance and size distribution of food. *Marine Biology*, 80: 323-333.
- Paffenhöfer G. & D. Stearns. 1988. Why is *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) restricted to nearshore environments? *Marine Ecology Progress Series*, 42: 33-38.
- Parsons T.M., Y. Maitia & C.M. Lalli. 1985. *A manual of chemical and biological methods for seawater*

- analysis. Pergamon Press Oxford. 173 pp.
- Poulsen L.K. & M.H. Iversen. 2008. Degradation of copepod fecal pellets: key role of protozooplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 367: 1-13.
- Price H. J., G.-A. Paffenhorfer & J. R. Strickler. 1983. Modes of cell capture in calanoid copepods. *Limnology and Oceanography*, 28:116-123.
- Reeve M.R. & M.A. Walter. 1977. Observations on the existence of lower threshold and upper critical food concentrations for the copepod *Acartia tonsa* Dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 29: 211-221.
- Støttrup J.G. & J. Jensen. 1990. Influence of algal diet on feeding and egg production of the calanoid copepod *Acartia tonsa* Dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 141: 87-105.
- Thor P., M. Koski, K.W. Tang & S.H. Jónasdóttir. 2007. Supplemental effects of diet mixing on absorption of ingested organic carbon in the marine copepod *Acartia tonsa*. *Marine Ecology Progress Series*, 331: 131–138.
- Urban-Rich J., D.A. Hansell & M.R. Roman. 1998. Analysis of copepod fecal pellet carbon using a high temperature combustion method. *Marine Ecology Progress Series*, 171: 199-208.
- Uriarte I., U. Cotano & F. Villate. 1998. Egg production of *Acartia bifilosa* in the small temperate estuary of Mundaka, Spain, in relation to environmental variables and population development. *Marine Ecology Progress Series*, 166: 197-205.
- Uye S. 1981. Fecundity studies on neritic calanoid copepods *Acartia clausi* Giesbrecht and *A. steueri* Smirnov: a simple empirical model of daily egg production. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 50: 255-271.
- Uye S. & N. Shibuno. 1992. Reproductive biology of the planktonic copepod *Paracalanus sp.* In the Inland Sea of Japan. *Journal of Plankton Research*, 14: 343-358.
- Wasmund N., I. Topp & D. Schories. 2006. Optimising the storage and extraction of chlorophyll samples. *Oceanología*, 48:125–144.
- White J.R., M.R. Roman. 1992. Egg production by the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the mesohaline Chesapeake Bay: the importance of food resources and temperature. *Marine Ecology Progress Series* 86:239–249.
- Zar J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey. 663 pp.