

UNIVERSIDAD DE OVIEDO

Departamento de Biología de Organismos y Sistemas

Programade Doctorado: “Biología aplicada a la sostenibilidad de recursos naturales
(Mención de calidad)”

**“Efecto de las escalas espacio-temporales en la distribución de los
Quetognatos en el Atlántico norte”**

TESIS DOCTORAL

Juan Höfer

Oviedo 2014



RESUMEN (en Inglés)

The Chaetognaths are a little phylum of marine animals and they are part of the zooplankton, an important link between the phytoplankton and the higher trophic levels. Although chaetognaths live in every marine habitat they are more abundant in the pelagic realm. The zooplankton patchiness has been known for long time, but its analysis has the limitation that the zooplankton spatiotemporal patterns change with the scale. The concepts of scale and pattern are ineluctably intertwined. The description of a pattern is the description of variation and to quantify this variation the determination of the scale is needed. This causes a bias and a limitation in the questions that could be answered by each study based on the scale of its observations. This is called the "Scale effect".

The goal of this dissertation is to describe the pattern distribution of Chaetognaths in different spatiotemporal scales in order to know which variables and factors are affecting in each scale and integrate this information to draw a general pattern distribution of the Chaetognaths. The study is focused in three scales: macro-scale (biogeographic variations in thousands of kilometers), coarse-scale (seasonal variation along an inshore-offshore gradient) and fine-scale (diel cycle). One of the most limiting constraints to describe pattern distribution of zooplankton is the time consumed processing the samples, so we devoted the first chapter of this dissertation to present the capabilities of a new software for the automatic processing of zooplankton digital images. This new tool is used in the following chapters.

The diversity of the chaetognaths in the subtropical North Atlantic is high and has no relation with the abundance of chaetognaths or zooplankton. Changes in the salinity and temperature of the water masses explain most of the variation in this biogeographic scale. This same situation is observed in the central Cantabrian Sea in the seasonal variation along the inshore-offshore gradient. Nevertheless the small variations of temperature and salinity can not explain the distribution of chaetognaths in the fine scale, so it should be caused by biological factors, like the diel vertical migration or the food locating.

In the North Atlantic subtropical Gyre the diel cycle of the abundance of chaetognaths follows the distribution of the zooplankton, its food. Locating the food is the main factor in this scale and probably it is an adaptation trying to enhance the feeding opportunities. The effect is more severe in juveniles than adults and it also happens in the seasonal cycle of the Cantabrian Sea, so this points to more energy requirements of juveniles or less resistance to starvation. The total abundance of chaetognaths is also related with the availability of food (zooplankton) in the macro-scale, and in fact the abundance of zooplankton is the only variable that affects the distribution of chaetognths in all the scales into consideration.

The feeding of chaetognaths in the North Atlantic subtropical Gyre is analyzed with GLM and wider individuals are more likely to present gut contents although there are differences between species. Chaetognaths feed more actively by night although there are also differences between species. Furthermore juveniles of all the species have higher ingestion rates than adults, this result supports the finding that the distribution of juveniles is more affected by the availability of food.

Finally the chaetognaths in the subtropical Gyre consumed daily around 9.5% of the zooplankton stock, one of the highest records in the literature. So chaetognaths may play an important role in the pelagic food webs and nutrient recycling in the subtropical waters and they may also enhance diversity reducing interspecific competition among the zooplankton.

INDICE

Agradecimientos	I
Listado de Abreviaturas	II
Introducción	1
Objetivos	8
Capítulo 1	11
Introducción	13
Material y Métodos	16
Resultados	23
Discusión	30
Capítulo 2	33
Introducción	35
Material y Métodos	37
Resultados	43
Discusión	54
Capítulo 3	61
Introducción	63
Material y Métodos	65
Resultados	71
Discusión	84
Capítulo 4	95
Introducción	97
Material y Métodos	100
Resultados	109
Discusión	126
Discusión General	141
Distribuciones	
Espacio-temporales	143
DVM	146
Búsqueda de alimento	149
Papel de los quetognatos como consumidores secundarios	151
Conclusiones	155
Bibliografía	161

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a Floren haberme ayudado a engancharme a esa locura que termina llamando a unos animales microscopios “*mis bichos*”, o buscándolos en una muestra cómo si se tratase de una versión transparente y minúscula de ¿dónde está Wally?; además sin su ayuda, empuje y perpetua buena disposición esta memoria hubiese sido inviable.

A continuación querría agradecerle a Ricardo Anadón su contagioso buen humor, las educativas e inspiradoras conversaciones y toda la confianza que deposito en mí a lo largo de los años. Me gustaría dar las gracias a Papis por también confiar en mí para formar parte activa en proyectos, en el master o en algún que otro “brain-storming” alocado.

No sería justo olvidarme ahora de los que me ayudaron cuando aterrice aquí y me enseñaron con buen humor y paciencia infinita cómo se miraba una muestra a la lupa, lo que era una búsqueda bibliográfica y otras muchas cosas, por todo ello gracias a Sara, Jandro, Leo y Nieves.

Gracias a Fernando por todos estos años de charlas científicas o no, por embarcarse conmigo en alguna que otra idea peregrina, por toda su ayuda y por la buena sintonía dentro y fuera del laboratorio. A Jorge, Leticia y Sonia agradecerles su buen humor y disposición para calibrar un equipo, preparar una campaña o lo que hiciese falta en tierra, mar o aire.

Gracias también a los compañeros Acuáticos por el buen ambiente y su colaboración: Nico, Sonia, el “R Team” (Richi Jr, Antonella y Carlinos “mi camarada del rayo verde”) y gracias a Axa por conseguir incunables desde ultramar y por todas las risas sobre, al lado o dentro del agua.

También dar las gracias a todos mis compañeros de sala por el buen ambiente y ayudarme con mis dudas aunque a veces eso aumentase las suyas propias. Gracias y perdón Sara.

Además me veo obligado a dar las gracias a todos los que me ayudaron a pasar tantos y tan buenos momentos embarcado, aunque no siempre trabajásemos en la mejores condiciones: Mireia por compartir conmigo los mejores momentos del “Turno de noche”, a la gente del AZTI, el CEP, la U. Vigo y U. Barcelona, Blanes, el IEO, y la UTM. Además gracias a la tripulación del “Pepe Rioja”, dónde los niños se convertían en marineros o cadáveres andantes, por toda su ayuda y buen humor durante más de una década de Radiales.

Finalmente gracias a la familia y amigos por su incondicional apoyo aunque muchas veces no entendiesen muy bien que hacía o para que servía eso de contar “bichos”. También agradecerle a mi otra familia, la de barro y sangre, su entusiasta predisposición para recordarme con una buena colleja o unas cañas que la vida estaba fuera del laboratorio; gracias por todos estos años inolvidables fuera y dentro del campo.

FINANCIACIÓN

Agradecer que durante la elaboración de esta tesis disfrute de contratos de investigación asociados a los proyectos CARPOS, RADIALES y EcoAnchoa, sin los cuales además habría sido imposible realizarla. Finalmente agradecer a la fundación “Höfer-Rodríguez” el concederme una beca “cobijo + pitanza” tanto al comienzo como durante la finalización de la presente memoria.

PS: si a alguno de los que “fisgue” estos agradecimientos no le gustan; mis disculpas pero no se aceptan cambios, devoluciones ni reembolsos. Ye lo que hay.

LISTADO DE ABREVIATURAS

AIC-> Criterio de Información de Akaike.

CNRY-> Provincia costera de la corriente de Canarias.

DT-> Tiempo de digestión.

DVM-> Migración vertical diaria.

EL-> Lagrangiano este.

ENACW-> Agua central del Atlántico este.

ESD-> Diámetro esférico equivalente.

GGR-> Algoritmo para la selección de partículas según su color en la imagen digitalizada.

GLM-> Modelos lineares generalizados.

HSH-> Hipótesis hambre/saciedad.

NAST-E-> Subprovincia del este del giro subtropical del Atlántico norte.

NMDS-> Escalamiento multidimensional no-paramétrico.

NPC-> Número de presas por quetognato.

UFO-> Objeto flotante no identificado, categoría para las partículas que a pesar de ser zooplancton su identificación resultó imposible.

WNACW-> Agua central del Atlántico oeste.

WL-> Lagrangiano oeste

INTRODUCCION

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas varían en el espacio y en el tiempo y esto es algo que ya percibieron los antiguos griegos, que en sus primeros intentos por explicar racionalmente el mundo llegaron incluso a nombrar al cambio como el motor original de todo el universo (Heráclito, “*circa*” 500a.C.). Si bien esta variación es conocida desde la antigüedad el interés por ella y su estudio sistemático fue bastante más tardío, y en el caso concreto del plancton estos inicios pueden fijarse en los comienzos del siglo XX (Steele, 1978 y citas en él).

No obstante existe un problema al analizar los modelos de variación y es que se ven alterados según la escala a la que sean observados o considerados. El concepto de modelo de variación y de escala están irremediablemente unidos (Hutchinson, 1953), y es que definir un patrón es definir la variabilidad de algo y para cuantificar dicha variabilidad es necesario determinar la escala a la que se está produciendo; por ello la descripción de modelos de variación nos lleva a la identificación de las escalas (Denman y Powell, 1984; Powell, 1989).

Los ecosistemas sufren simultáneamente variaciones a diferentes niveles espaciales, temporales y de organización ecológica (Levin, 1992). Esta particularidad introduce el llamado “efecto de escala”, que es el sesgo introducido por el observador en función de la escala empleada en el estudio, y que condiciona las cuestiones a esclarecer así como sus causas potenciales (Haury et al., 1978; Levin, 1992).

Todo esto nos lleva a la conclusión de que cada estudio tiene una escala de interés particular en función de sus objetivos y limitaciones, lo que indica que no existe una única escala correcta para describir las poblaciones o los ecosistemas (Greig-Smith, 1964; Steele, 1978 y

1989; Allen y Starr, 1982; Meentenmeyer y Box 1987; Levin, 1992). Es importante por lo tanto seleccionar la escala adecuada según las cuestiones que se quieran abordar, y es que una escala demasiado grande puede producir una mala caracterización de las variaciones y sus ciclos (Platt y Denman, 1975; Kelley, 1976), lo que podría conllevar a interpretaciones parciales, sesgadas o incluso erróneas.

Aunque el conocimiento es algo posterior al de los sistemas terrestres o litorales, hace tiempo que se sabe que el plancton tiene una distribución agregada, no uniforme en el espacio y el tiempo. Todas las evidencias señalan que esta agregación se da en un amplio rango de escalas espacio-temporales (Fig. I), y al ser un proceso tan generalizado existe poca discusión sobre su importancia ecológica y evolutiva. Además esta agregación limita la capacidad para obtener estimas fiables de abundancia planctónica así como la capacidad para detectar cambios espaciales y temporales significativos (Haury et al, 1978).

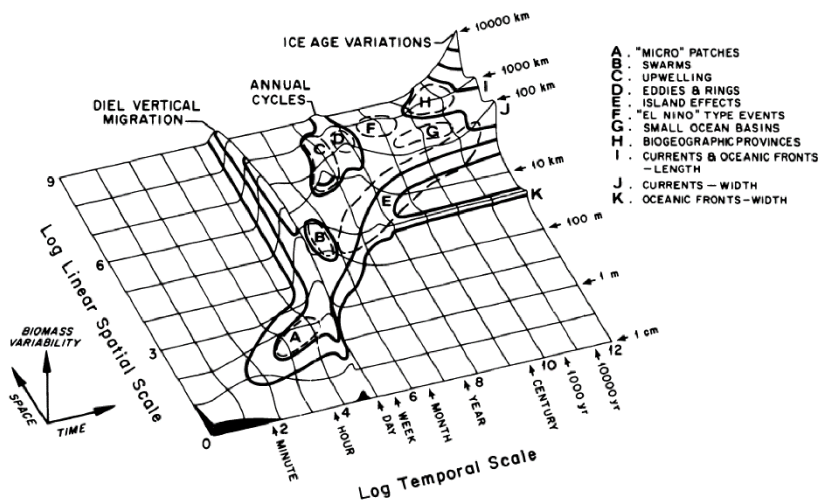


Figura I Modelo conceptual de las escalas de variación espacio-temporal del zooplancton, con algunos de los procesos más significativos señalados en la gráfica (de Haury et al., 1978).

Ya desde la década de 1970 con el desarrollo de nuevas metodologías se empezó a investigar esta variabilidad y a cuantificar su estructura espacial (Steele, 1978). Desgraciadamente en el caso del zooplancton estos avances fueron más limitados y se restringieron a medidas de biomasa por ser un parámetro más fácil de obtener y sobre todo por la rapidez en el análisis, mientras que muchos estudios necesitan determinaciones a nivel de grupo funcional o incluso de especie (Haury et al., 1978). De hecho uno de los retos de la ecología es integrar los procesos que suceden en distintas escalas, para poder incluir la ecología de poblaciones o los modelos fisiológicos en escenarios globales (Levin, 1992), como las posibles respuestas frente al cambio climático. En el caso de la ecología marina existe una gran escasez de información sobre el comportamiento de los individuos a nivel de especie o grupo, e información de este tipo sería muy útil para poder obtener modelos más representativos a la hora predecir cómo responderán las comunidades (Kjørboe, 2008).

Actualmente con el desarrollo de las técnicas automáticas o semiautomáticas para analizar imágenes digitales del zooplancton existe una prometedora vía para aunar rapidez en el procesado con un nivel taxonómico suficiente (Culverhouse et al., 2006), lo que quizás abra una nueva vía para estimar la importancia de los distintos modelos de variación zooplanctónica en diferentes escalas espacio-temporales.

El zooplancton es un eslabón imprescindible entre el fitoplancton y los niveles tróficos superiores, por ello los cambios sufridos por el mismo en abundancia, composición o fenología por ejemplo, pueden afectar a las pesquerías y tener una gran repercusión socioeconómica (Beaugrand et al., 2003; Hays et al., 2005). Dentro del zooplancton los Quetognatos son un pequeño filo estrictamente marino, compuesto por unas cien especies pelágicas y unas 40 bentónicas. Las especies pelágicas tienen un papel importante en las redes tróficas como

predadores activos, mientras que las bentónicas son detritívoras (Casanova, 1986). Además los quetognatos son el grupo de carnívoros más numeroso del zooplancton, constituyendo aproximadamente el 30% de la biomasa zooplanctónica (Reeve, 1970); y considerando todo el zooplancton en conjunto serían el segundo o tercer grupo en número tras los copépodos.

Tradicionalmente las pruebas embriológicas situaban a los quetognatos como un grupo hermano de los Deuteróstomos, sin embargo estudios moleculares señalan al filo como una rama de los metazoos que surgió antes de la radiación de los celomados (Telford y Holland, 1993). Aunque todavía existen discrepancias sobre su posición filogenética la hipótesis actualmente más aceptada sitúa al grupo dentro de los Protóstomos; si bien algunos autores los incluyen a su vez dentro de los Protóstomos Lofotrocozoos (Tudge, 2001) los estudios más recientes los consideran como una escisión temprana dentro de los Protóstomos antes de que surgiesen los Ecdisozoos y los Lofotrocozoos (Halanych, 2004 y citas en él).

En todos los hábitats marinos se encuentran quetognatos, desde el medio pelágico al bentónico, aunque en este último son más escasos, y todas las especies del filo tienen un diseño corporal muy similar (Fig. II), con uno o dos pares de aletas laterales (anteriores y posteriores), una aleta caudal y el cuerpo dividido en tres partes cabeza, tronco y cola. El tronco y la cola están separados por un septo claramente visible, que aísla los órganos masculinos presentes en la cola, de los femeninos presentes en el tronco. Los quetognatos son hermafroditas secuenciales (protándricos) y de ciclo directo; el apareamiento es necesario para que se produzca el intercambio de esperma, que será almacenado en los receptáculos seminales hasta que los espermatozoides y los óvulos estén maduros, momento en el cual se liberan ambos a la vagina dándose la fecundación (Alvariño, 1990).

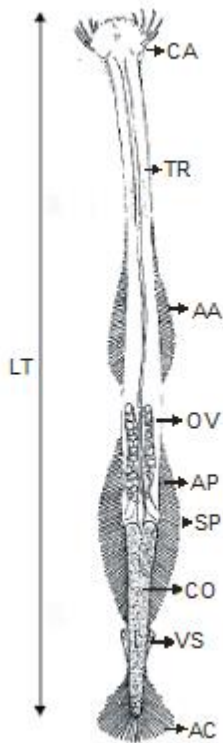


Figura II Esquema corporal de una *Sagitta*.

- AA aletas anteriores
- AC aleta caudal
- AP aletas posteriores
- CA cabeza
- CO cola
- LT longitud total
- OV ovarios

Además se trata de un grupo de organismos ecológicamente interesantes por ser uno de los pocos grupos de predadores estrictos dentro del zooplancton. Su dieta está compuesta principalmente por copépodos, pudiendo ejercer a veces una influencia considerable sobre la estructura de los niveles tróficos inferiores (Pearre, 1980). Esta particular posición en la red trófica hace que los quetogantos sean considerados como la principal vía para transferir biomasa a los niveles tróficos superiores (Reeve, 1970), mientras que a veces pueden llegar a competir con las larvas de pez por las mismas presas (Baier y Purcell, 1997b, Coston-Clements et al., 2009).

Otra característica importante de los quetognatos es su gran afinidad frente a las condiciones hidrográficas de las masas de agua y por esta

razón se utiliza a algunas especies como “especies indicadoras”, para caracterizar y seguir ciertas masas de agua en todos los océanos (Bieri, 1959; Postel, 1995; Johnson y Terazaki, 2003).

OBJETIVOS

El objetivo del presente trabajo es estudiar las distribuciones de los zoetognatos a diferentes escalas espacio-temporales para tratar de conocer que variables y factores actúan en cada uno de los niveles considerados, y así poder integrar la información obtenida en cada escala para dar una respuesta global sobre el modelo de distribución del grupo.

Además en el primer capítulo se presentan las capacidades de una nueva herramienta informática para el análisis de imágenes digitales de zooplancton, que se emplea en los capítulos 3 y 4 de la presente memoria; herramienta que podría ayudar a estimar mejor los modelos de variación espacio-temporal del zooplancton a diferentes a escalas.

Si bien las escalas espaciales y temporales en las que se agrega el zooplancton son un “*continuum*” merece la pena separarlo en distintas categorías por economía conceptual (Haury et al., 1978); aunque nunca se debe perder de vista el hecho de que los procesos que ocurren a una escala influyen en los de otras escalas, desde los niveles más pequeños hacia los más grandes y viceversa.

Nuestro trabajo se centra en 3 escalas diferentes, la macroescala, la intermedia o “coarse” y la pequeña o “fine”, y cada una de ellas se aborda en su correspondiente capítulo (Fig. III). Escalas que además de cubrir la mayor parte de los procesos oceanográficos están cada

una de ellas dominada por procesos físicos distintos (Mann y Lazier, 2006).

	NAME	SPACE SCALE	DOMINANT PATTERN *	HOW BEST LOOKED AT	WHAT WE LEARN
MEGA		10 ⁴ km	Vectorial	Communities Biomass Species	Biogeography Evolutionary history
	MACRO	10 ³ km	Vectorial Reproductive	Communities Biomass Species	Biogeography Speciation "Best" places to live Ecotones Inter-community competition "Hot spots" within ecosystems
	MESO	10 ² km	Vectorial Reproductive	Biomass Species	Faunal boundaries Invasions Nekton ambit Genetic selection Relationship to environmental parameters
COARSE		10 km	Vectorial Reproductive	Species	Intra-community competition
		1 km	Coactive Social		Upwelling responses Micronekton ambit Relationship to environmental parameters
		100 m	Vectorial Reproductive		Coexistence, niche partitioning Inter- and intra-species competition Predation
FINE		10 m	Coactive Social	Species	Food densities required Zooplankton ambit Relationship to environmental parameters
		1 m	Vectorial		Inter- and intra-species competition
		10 cm	Social		Niche partitioning Relationship to environmental parameters
MICRO		1 cm		Individual	

* Stochastic acts on all scales

Figura III Categorías de escala según las distribuciones espaciales (de Haury et al., 1978) y el capítulo de la tesis en el que se trata.

Aunque cada capítulo tiene sus propios objetivos particulares en todos ellos se empleó lo que se llama un "experimento natural"; que realmente es un estudio observacional que emplea la variación natural en la variable dependiente para analizar la influencia de las potenciales variables independientes (Gotelli y Ellison, 2004). Los "experimentos naturales" se dividen en dos tipos: los estudios de instantáneas y los estudios de trayectoria. El primer tipo son estudios replicados en el espacio y cada uno de los puntos representa una medida; mientras que los estudios de trayectoria son replicados en el tiempo y se observa la evolución de un sistema concreto. La principal ventaja de los estudios de instantáneas es su rapidez, ya que no se continúan en el tiempo, mientras que los de trayectorias nos permiten seguir la evolución del sistema (Gotelli y Ellison, 2004).

En el capítulo 2 se analiza la variación estacional de los quetognatos a lo largo de un gradiente costa océano en el Cantábrico central, además de las variaciones estacionales y espaciales se estudia la influencia de procesos locales como los afloramientos costeros (ver Fig. I y III). Para este capítulo la aproximación seguida fue una combinación entre un estudio de instantáneas y de trayectoria, la primera parte para conocer la variación costa-océano y la segunda repitiendo en el tiempo las instantáneas para conocer el ciclo estacional.

En el capítulo 3 analiza la variación espacial a lo largo de un transecto de unos 300km con un marcado gradiente trófico hacia el centro del giro subtropical del Atlántico norte. En este capítulo se describen los cambios observados entre distintas zonas biogeográficas (ver Fig. I y III). Además también se analiza el efecto de una estructura de mesoescala sobre el zooplancton y los quetogantos. La aproximación en este capítulo fue un estudio de instantánea que a efectos de análisis consideraremos sinóptico.

Finalmente en el capítulo 4 se analiza la variación de los quetogantos a lo largo de un ciclo diario, 24 horas, en el centro y borde del giro subtropical del Atlántico norte para conocer las variaciones a una escala espacial pequeña o de microescala (ver Fig. I y III), y se compararán los resultados obtenidos en una y otra zona del giro. En este caso se trata de un estudio de trayectoria ya que en ambos casos se siguió una aproximación lagrangiana para trabajar durante las 24 horas con la misma comunidad.

CAPÍTULO 1

Una nueva herramienta para el análisis automático de imágenes digitales de Zooplancton.

INTRODUCCIÓN

El análisis de las muestras de zooplancton es un proceso laborioso que consume tiempo y limita la capacidad de los oceanógrafos para responder a preguntas a escala mundial como el cambio global o el agotamiento de los caladeros (Culverhouse et al., 2006). De hecho existe una necesidad creciente de series temporales de zooplancton para así poder mejorar los modelos ecosistémicos (Travers et al., 2007), que acoplados a los modelos socioeconómicos apropiados (Kareiva y Marvier, 2007), podrán aportar predicciones fiables sobre la reacción del ecosistema marino a las incertidumbres climáticas y a la acción humana, así como para comprender los pasos seguidos hasta alcanzar dicha situación. Desde 1979 se ha considerado a los métodos automáticos de muestreo como una vía prometedora para alcanzar dicho objetivo (Ortner et al., 1979), sobre todo aquellos que utilizan el análisis de imágenes (Culverhouse et al., 2006). Esta metodología permite obtener abundancias y biomásas simultáneamente junto con una clasificación taxonómica general, que en la mayoría de los casos coincide con el nivel representado en los modelos que se están desarrollando (Travers et al., 2007).

El análisis del zooplancton digitalizado se compone de tres fase: primero se obtienen las imágenes bien “*in situ*” mediante equipos arrastrados como Underwater Video Profiler (Gorsky et al. 1992, 2000), Visual Plankton Recorder (Davis et al., 1992, 2004), Ichthyoplankton Recorder (Welsch et al., 1991; Lenz et al., 1995), entre otros (más detalles en Wiebe y Benfield, 2003); o bien “*ex situ*” mediante cámaras digitales, escáneres de mesa o equipos más complejos como la FlowCAM (Sieracki et al., 1998) o ZooSCAN (Grosjean et al., 2004). En segundo lugar las imágenes son procesadas para aislar las partículas

individuales (“blobs” en inglés), que son medidas automáticamente. Los métodos para seleccionar y aislar los “blobs” cubren una gran variedad de filtros, pero básicamente todos ellos se resumen en aplicar un umbral de intensidad para distinguir los “blobs” de los no “blobs”. Finalmente todas las medidas realizadas se emplean para realizar una clasificación, supervisada o no, de las partículas. En la literatura varios métodos de reconocimiento de formas, “pattern recognition”, han mostrado resultados prometedores identificando muestras de zooplancton (Omori e Ikeda, 1984; Davis et al., 2004; Grosjean et al. 2004; Culverhouse et al., 2006).

En el presente trabajo nos centramos en la segunda fase, aislamiento y selección de las partículas, especialmente en el caso de imágenes obtenidas “*ex situ*”. La principal razón es que este segundo paso es común a todas las metodologías disponibles y además los métodos “*ex situ*” permiten analizar las series históricas, lo que representa la forma más sencilla de obtener series temporales en el caso del zooplancton. Existen varias herramientas informáticas para aislar, medir y clasificar el zooplancton digitalizado. Entre los más usados están: Silhouette Digitizer (Woods Hole, globec.who.edu/software), diseñado para procesar fotografías obtenidas de muestras tomadas con redes MOCNESS (Ashjian et al., 2004); el Visual Plankton Analyzer (AZTI, www.azti.es), creado para analizar imágenes de escáner o microscopio; y el ZooProcess (CNRS/UMPC LOV, www.zooscan.com) y el ZooImage (UMH, www.sciviews.org/zooimage), que se diseñaron para procesar las imágenes obtenidas con el ZooSCAN (Grosjean et al., 2004). Cada uno de estos programas tiene sus ventajas e inconvenientes, pero se pueden señalar cuatro características deseables para este tipo de herramientas: (I) deben tener gran estabilidad y rendimiento, incluyendo un bajo consumo de memoria y tiempo; (II) la intervención del usuario debe ser reducida al mínimo para asegurar resultados fiables; (III) el código debería ser libre para que

otros usuarios pueden mejorarlo y ampliarlo; y (IV) además debería ser de manejo sencillo para el usuario.

Después de examinar las herramientas informáticas disponibles, observamos que todas carecen de uno o más de estos requisitos, lo que nos hizo desarrollar nuestra propia herramienta. El resto del capítulo está dedicado a presentar las capacidades de dicha herramienta, que se usará en los capítulos 3 y 4, así como los test que se realizaron para comprobar su rendimiento y precisión.

MATERIAL Y MÉTODOS

Descripción General del *Software*

Uno de los principales objetivos era desarrollar una herramienta manejable y sencilla para la comunidad de zooplanctólogos, y por ello se escogió MatLab® ([MathWorks, 2007](#)) como el principal entorno de trabajo. Entre los oceanógrafos MatLab® se usa con frecuencia y ofrece una gran flexibilidad y eficacia para los desarrolladores. A la vez existe mucha información publicada y la ayuda para los neófitos en programación es muy útil, por lo que rápidamente se puede adquirir la capacidad necesaria para desarrollar aplicaciones complejas. “*Flamingo*”, el nombre de la herramienta que aquí se presenta, está organizado en cuatro módulos interconectados, cada uno de ellos diseñado para (I) la creación y gestión de los metadatos, (II) el procesado de las imágenes y la medición de los “blobs”, (III) un análisis exploratorio de los datos, y (IV) la creación de clasificadores y la identificación de las muestras.

I) Los metadatos, documentos que contienen todos los detalles relevantes sobre una muestra, pueden crearse automáticamente al principio del procesado de las muestras. Los metadatos, y en general todo el programa, se ha diseñado para poder trabajar al mismo tiempo con varias muestras. En este sentido en los mismos metadatos se pueden incluir todas las muestras tomadas durante una campaña oceanográfica o todas las muestras que pertenecen al mismo programa de muestreo. Se escogió el Ecological Metadata Language 2.0 (knb.ecoinformatics.org/software/eml) como el marco de referencia ya que actualmente es completo y el más comúnmente usado, Los metadatos incluyen datos públicos que son editados por el usuario como por ejemplo: la metodología usada, la cobertura espacial y

temporal del muestreo y la política de uso de los datos. Todos los parámetros empleados así como los procesos realizados por el *Flamingo* son incluidos automáticamente. Finalmente los archivos de metadatos creados son compatibles con el programa Morpho (knb.ecoinformatics.org/morphoportal.jsp), lo que permite una mayor capacidad de edición así como compartir la información mediante internet si se desea. Es importante señalar que este tipo de herramientas solo incluye metadatos y su principal función es dar a conocer el trabajo a otros investigadores. Esto facilita la colaboración entre investigadores con diferentes intereses o de diferentes disciplinas. Sin embargo los usuarios podrían añadir cualquier dato que quieran compartir a través de Morpho.

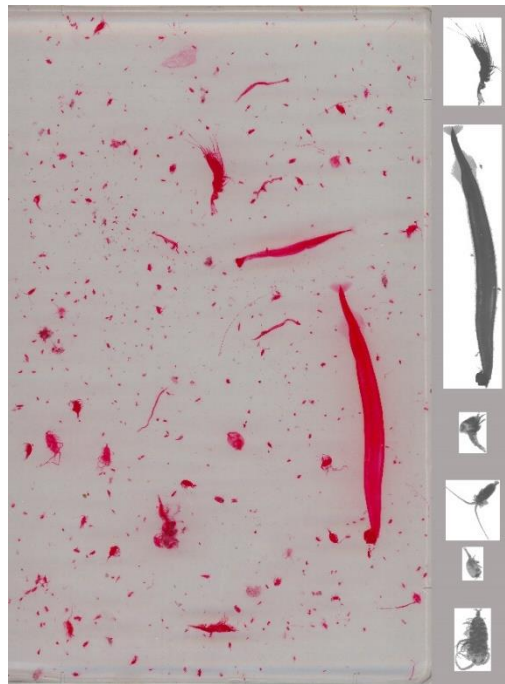


Figura 1.1 Digitalización de una muestra del capítulo 4 previamente teñida con eosina, en el margen derecho se muestran varios organismos seleccionados y aislados por el *Flamingo*.

II) El procesado de las imágenes se puede hacer mediante dos métodos alternativos. El primero, ya incluido en otras herramientas, transforma las imágenes a una escala de grises y solo acepta como “blobs” las que pasan de cierto umbral de intensidad, algoritmo que llamaremos a partir de ahora “Grey-Scale”. Además *Flamingo* incluye un segundo método, a partir de ahora referido como GGR, que aprovecha los tintes rosas, eosina o hematoxilina, que normalmente se emplean para teñir el zooplancton y así aumentar el contraste (Fig. 1.1). El GGR se realiza mediante dos umbrales: primero uno en el canal verde y otro que es la diferencia entre en canal verde y el rojo. Ambos métodos dan como resultado una imagen binaria sobre la cual se aísla el zooplancton mediante “local neighbourhood connectedness”. Las imágenes individualizadas se almacenan en el mismo fichero junto con los parámetros empleados. Estos “blobs” se pueden medir y así obtener datos como el eje mayor o el diámetro esférico equivalente de cada uno de ellos. Para facilitar el manejo todas estas medidas tienen su salida en hojas de Excell®.

Mientras que los otros programas fijan el umbral de intensidad en la escala de grises de forma automática o semiautomáticamente, el *Flamingo* permite que lo haga usuario, que mediante una comparativa visual entre los dos métodos decide que parámetros son los más adecuados para cada muestra (Fig. 1.2), minimizando las diferencias causadas por las distintas tinciones u otras características de las muestras. Además el GGR puede funcionar sin un pre-blanqueamiento de las imágenes que puede llegar a ser imprescindible en el caso de un umbral fijo para los algoritmos tipo “Grey-Scale”. Tampoco está limitado por la resolución de la imagen y acepta imágenes en formatos “.jpg” o “.tiff”. La única limitación es el tamaño total de la imagen procesada, lo que depende de la memoria RAM del ordenador. Como guía un Pentium 4 con 1GB de RAM puede aislar y medir sin problema

los “blobs” de una imagen de ~12.5 x 8.5 cm y 1200ppp de resolución en menos de tres minutos.

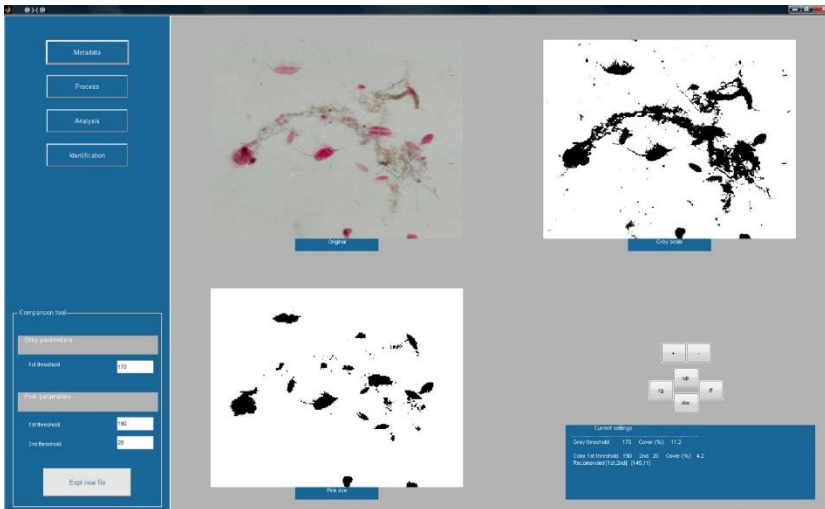


Figura 1.2 Captura de pantalla de la herramienta de comparación del *Flamingo*. La imagen muestra como los filamentos de fitoplancton se entrelazan con el zooplancton, un problema al analizar las muestras bajo el microscopio. La imagen se seleccionó porque señala una de las ventajas del GGR, panel de abajo a la izquierda, frente al método “Grey-Scale”, arriba derecha, y es que en presencia de elementos “a priori” no interesantes, como el fitoplancton, el GGR es capaz de seleccionar el zooplancton sin submuestrear. La selección de un menor número de partículas “falsas” reduce el tiempo necesario en el análisis semiautomático.

III) El módulo de análisis dispone de dos funciones, la primera diseñada para cribar entre los “blobs” aceptados por el algoritmo de selección. Esta es una práctica muy recomendable antes de tomar las medidas, ya que una selección a ciegas es peligrosa (ver Fig. 1.2). La otra función está dedicada al espectro de tamaños, e incluye la posibilidad de ajustar un modelo “power-law”, siguiendo a Clauset et al (2009, ver también White et al., 2008), aprovechando la ventaja que supone disponer de medidas individuales de cada partícula (Vidondo et al., 1997).

IV) La creación de clasificadores y la identificación permiten al usuario designar una serie de clases o categorías, y con las medidas individuales de cada individuo perteneciente a dicha clase el programa puede identificar los “blobs” seleccionados y medidos de esa o de otras muestras. *Flamingo* incluye cinco algoritmos discriminantes, cuyos nombres en inglés son: Linear Discriminant Analysis (LDA), Classification Trees, Bagged Trees y Double bagging LDA (Hothorn and Lausen, 2003; 2005), Random Forest (Breiman, 2001), y Support Vector Machines (SVM, Chang and Lin, 2001). Entre ellos los últimos cuatro presentan los resultados más prometedores (Davis et al. 2004; Grosjean et al., 2004; Bell y Hopcroft, 2008). En *Flamingo* el usuario puede especificar el número de simulaciones a realizar por los métodos “bagging” así como el número de árboles que forman el “Random Forest”; además el usuario decide cuantas validaciones cruzadas (“K-fold cross-validation”) se realizan para estimar el error asociado a una clasificación. Por defecto el SVM usa una función de kernel de base radial, cuyos parámetros se determinan mediante validación cruzada usando una búsqueda de doble rejilla en cada una de las validaciones cruzadas.

Rendimiento del *Flamingo*

Se realizaron una serie de pruebas para presentar las capacidades del programa y sobre todo del nuevo método de selección, GGR que aprovecha la tinción rosa de las muestras. Nos centramos en la fiabilidad de las estimas de abundancia así como en la precisión de las medidas morfométricas realizadas para cada “blob”. Ambos puntos son esenciales para las posteriores estimas de biomasa a partir de medidas individuales (Alcaráz et al., 2003; Hernández-León y Montero, 2006; Lehette y Hernández-León, 2009), o para conocer la estructura de tamaños, así como la identificación de las partículas seleccionadas.

Todas las pruebas aquí presentadas se realizaron con muestras de mesozooplankton tomadas en el Cantábrico central en los meses de febrero, mayo, agosto y noviembre de 2006; y forman parte de una serie temporal dentro del proyecto RADIALES (IEO, www.seriestemporales-ieo.net; Valdes et al., 2007).

Las muestras se seleccionaron para representar la variación estacional del zooplankton en estas latitudes y para aumentar la variabilidad de organismos analizados. Las muestras se obtuvieron con una red WP2 triple de 40cm de diámetro y 200µm de luz de malla, que fue arrastrada verticalmente desde 100m de profundidad hasta la superficie en la estación E2 (43°36'N; 06°08'W, ver figura 2.1).

De cada muestra, previamente homogeneizada y filtrada por una malla de 200µm, se tomó una alícuota del 10% para realizar un recuento de organismos usando un estereomicroscopio Leica MZ-12s. Posteriormente cada alícuota fue teñida en oscuridad durante 24 horas con una solución de eosina al 4% en agua de mar, y digitalizadas en un recipiente de plástico (8.5cm x 12.5cm con 7mm de altura y un fondo de 1.5mm) usando un escáner de mesa (HP Scanjet 8200).

Las imágenes fueron procesadas con los dos algoritmos de selección disponibles en *Flamingo*, “Grey-Scale” y GGR, usando un umbral fijo de 230 de intensidad para “Grey-Scale”, mientras que para GGR se usaron el par de umbrales idóneos para cada muestra. Se examinaron individualmente las imágenes seleccionadas y las que no correspondían con ningún organismo zooplanctónico fueron rechazadas. Ambos datos se usaron para hacer una comparación de fiabilidad y precisión así como para conocer el número de “blobs” falsos seleccionados.

Las imágenes individualizadas de cada partícula fueron medidas automáticamente por el programa en el mismo paso; de ellas, cien se

escogieron al azar y también se midieron usando el Image Pro Plus® (www.mediacy.com) para poder comparar el diámetro esférico equivalente obtenido manualmente con el obtenido por *Fleming*.

Finalmente se evaluó el módulo de identificación; para ello se generó una librería usando todas las muestras escaneadas hasta la fecha de la serie temporal mencionada más arriba. El primer clasificador constó de 40 clases, denominadas pseudo-taxonómicas porque algunas de ellas sólo se diferencian en la posición del individuo en el momento del escaneo o porque otras clases no tiene un sentido taxonómico “*per se*”. Se estimó la precisión de la clasificación propuesta mediante una validación cruzada, después se optimizó el número de clases que formaban la clasificación siguiendo a Fernandes et al. (2009). Esta metodología emplea los resultados obtenidos en la validación cruzada para saber que grupos se deben unir en una nueva clase y así mejorar la precisión de la clasificación, repitiéndose este proceso hasta que la precisión alcanza el nivel deseado o no se puede aumentar más sin perder la información taxonómica relevante. Para conocer que clases debían unirse para mejorar la clasificación se realizaron en cada paso 5 validaciones cruzadas, que son suficientes para obtener dicha información (Kohavi, 1995); mientras que para obtener una estimación fiable de la precisión de la clasificación se realizaron 10 validaciones cruzadas.

RESULTADOS

El patrón estacional de abundancia descrito mediante *Flamingo* y el análisis microscópico coincide con el esperado para un mar templado (Stenseth et al., 2006; Longhurst, 2007). Después del mínimo invernal la abundancia del zooplancton aumenta siguiendo la floración fitoplanctónica primaveral, que en el Cantábrico ocurre normalmente en marzo. Tras este máximo la estratificación reduce el alimento disponible y como consecuencia la densidad zooplanctónica disminuye durante el verano, para aumentar nuevamente en otoño antes de decaer y cerrar el ciclo anual alcanzando el mínimo invernal (González-Gil et al., 2014). El zooplancton estuvo dominado por los copépodos seguido de las larvas de decápodos y las apendicularias excepto en primavera, cuando las larvas de decápodos fueron las más abundantes (Tabla 1.1). Se designaron como UFO (Unknown Floating Object) aquellos “blobs” que no pudieron ser identificados a pesar de pertenecer indiscutiblemente al zooplancton.

Las estimaciones de abundancia realizadas mediante los recuentos con el estéreo microscopio, que aquí se consideran como las reales, fueron ligeramente superiores a las estimas obtenidas automáticamente por el GGR o el “Grey-Scale”. Aunque las abundancias obtenidas con el GGR fueron más similares a las reales, ambos algoritmos de selección presentan la suficiente fiabilidad como para usar sus correspondientes estimas como “abundancia real” (Fig. 1.3). De hecho las pendientes obtenidas al comparar los recuentos de ambos algoritmos con los manuales no se diferencian significativamente de 1 según el test de la t realizado, además un análisis tipo ANCOVA no encuentra diferencias significativas entre las pendientes de uno y otro algoritmo.

Tabla 1.1 Muestras utilizadas en las pruebas, los datos se obtuvieron mediante revisión e identificación manual de las imágenes seleccionadas por el *Flamingo*. Abundancia en indv/m² y ESD en mm.

	Febrero		Mayo		Agosto		Noviembre	
	ind/m ²	ESD	ind/m ²	ESD	ind/m ²	ESD	ind/m ²	ESD
Agregados	279	1.31	3772	0.81	4138	1.52	4106	1.84
Apendicularreas	358	0.63	33569	0.71	13688	0.61	22876	0.67
Copépodos	30797	0.52	83734	0.71	95655	0.58	134033	0.51
Doliolidos					2865	0.57	3813	0.77
Huevos	1671	0.43	13956	0.35	6844	0.31	4399	0.33
Huevos Pez							293	0.71
Juveniles Asterozoa					159	0.35		
Larvas Decápodos	2586	0.78	89015	0.43	7003	0.50	2640	1.34
Larvas Equinodermos	279	0.60	2263	0.42	637	0.44	587	0.41
Larvas Eufausiáceos			1509	1.29	477	1.40	5279	0.93
Larvas Gastrópodos							880	0.35
Larvas Pez			1509	0.58	159	0.83	1466	0.40
Medusas							293	0.66
Nauplius	199	0.47			159	0.35	880	0.41
Ostracodos	119	0.53	1132	0.62	637	0.58	2053	0.60
Poliquetos			1132	1.59	477	1.13	880	1.25
Quetognatos	80	1.13	754	1.72	637	1.80	1466	1.71
Sifonóforos			754	0.52	318	0.49	293	0.48
UFO	7122	0.34	82980	0.35	34219	0.33	46046	0.35

La principal diferencia entre los dos algoritmos es la capacidad para discriminar entre “blobs” falsos y el zooplancton. El GGR, con mejor capacidad discriminante, es capaz de seleccionar un orden de magnitud menos de falsos “blobs” sin perder organismos (Fig. 1.4 y ver también Fig. 1.2).

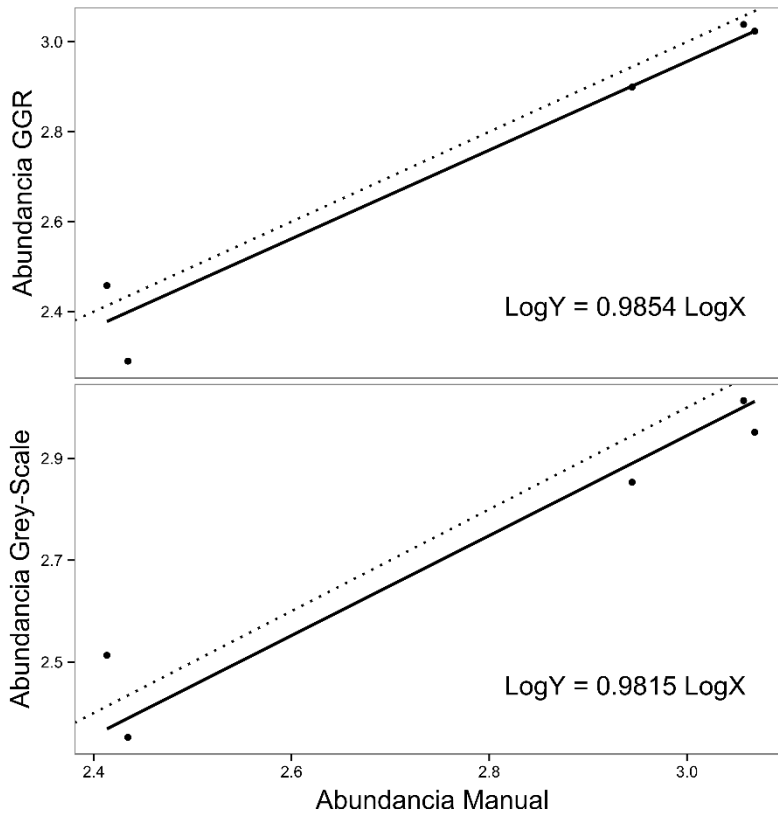


Figura 1.3 Regresiones lineales forzadas por el origen entre las estimas de abundancia manual y automáticas, “Grey-Scale” y GGR.

La mejor capacidad discriminante de GGR implica que los usuarios emplearán menos tiempo comprobando los “blobs” seleccionados por el algoritmo y que los resultados obtenidos por procesos totalmente automatizados, sin revisión por parte del usuario, serán más fiables tanto para las estimas de abundancia como para el espectro de tamaños.

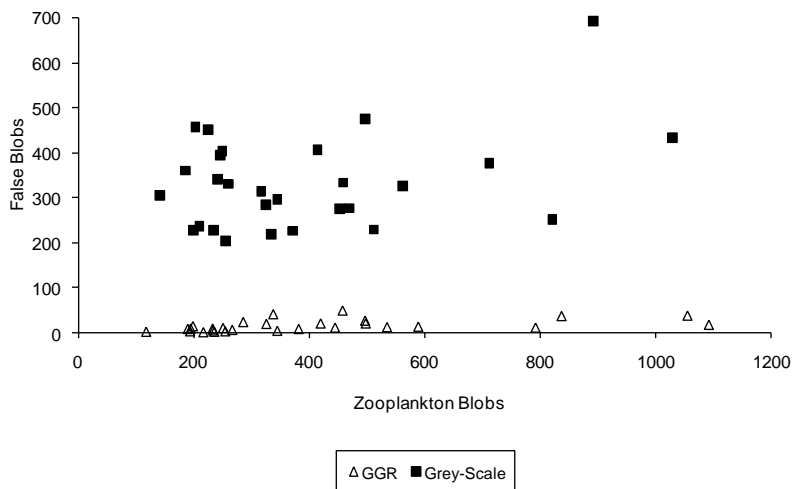


Figura 1.4 Zooplancton y “blobs” falsos, para cada imagen de la selección mediante los algoritmos GGR y “Grey-Scale”.

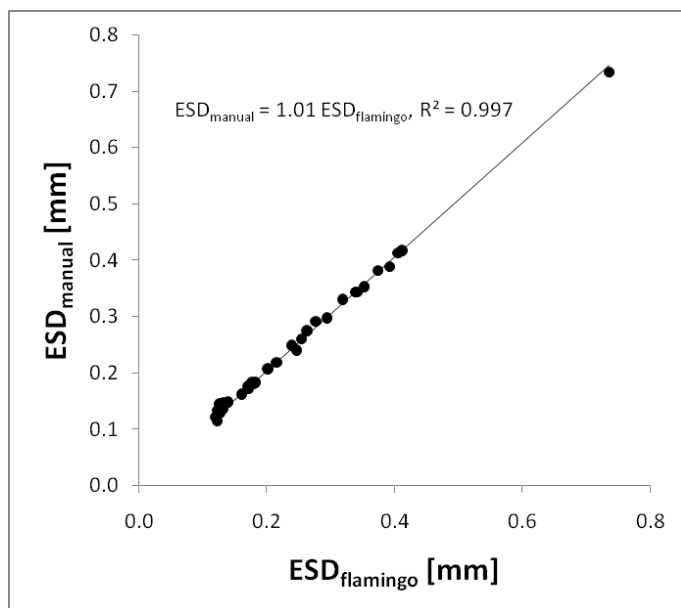


Figura 1.5 Precisión de las medidas obtenidas por el *Flamingo*, usando el GGR, en 100 partículas elegidas al azar comparadas con las obtenidas manualmente con el Image Pro Plus®.

Una de las principales ventajas de estos métodos automáticos es la posibilidad de obtener el espectro de tamaños sin un esfuerzo extra; para ello es importante que los algoritmos de selección de “blobs” obtengan buenas imágenes de las partículas sobre las que puedan trabajar los algoritmos de medición. El GGR y los algoritmos de medición de *Flamingo* obtienen medidas precisas si las comparamos con las medidas obtenidas manualmente ($ESD_{\text{manual}} = 1.01 ESD_{\text{flamingo}}$, $R^2 = 0.997$, Fig. 1.5), y esto permite obtener buenas estimas sobre el espectro de tamaños (Fig. 1.6).

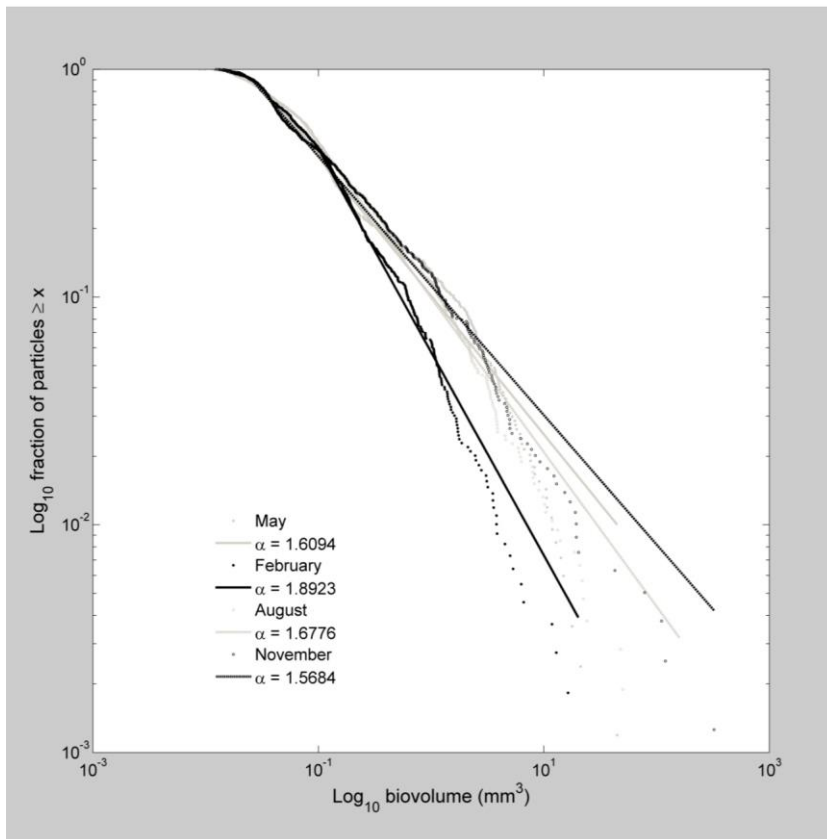


Figura 1.6 Distribución acumulativa de las partículas en función de su biovolumen, estimado por *Flamingo*, ajustando un modelo “Power-law”, ver material y métodos para más detalles.

La clasificación inicial de 40 clases presentó una precisión del 63% y mediante sucesivos pasos aumento al 78%, para el mejor algoritmo discriminante, en una clasificación formada por 21 clases (Tabla 1.2).

Tabla 1.2 Precisión de la clasificación final para cada grupo y en global en función del algoritmo discriminante utilizado: LDA (Linear Discriminant Analysis), CT (Classification Tree), BT (Bagged Trees), DBT+LDA (Double Bagged Trees con LDA), RF (Random forest) y SVM (Support Vector Machine).

Clase	LDA	CT	BT	DBT+LDA	RF	SVM
Aggregates	55.79	44.74	68.86	66.49	66.05	72.63
Apendicularia	83.00	50.00	55.50	58.00	64.83	78.00
Calanidae	83.33	68.89	84.44	87.22	91.11	82.22
Centropagidae	81.54	54.62	73.85	78.59	74.23	75.38
Chaetognata	71.67	75.00	81.25	81.67	82.50	85.83
Egg	76.43	75.71	81.43	87.14	81.43	83.57
EngraulisencrasicolusEgg	98.00	75.00	83.00	93.50	91.50	96.00
EuphausiaceaLarvae	83.75	66.25	74.38	83.75	80.00	87.50
Evadnespp	73.33	38.89	42.04	43.89	39.44	78.89
FishEgg	86.67	74.17	85.83	86.67	87.50	85.83
FishLarvae	34.00	56.00	59.33	49.83	45.00	58.00
GasteropodLarvae	81.11	66.67	73.89	76.11	83.33	84.44
Gelatinous	80.00	68.18	80.91	85.45	86.36	88.18
Nauplius	68.00	43.00	54.75	58.50	51.00	69.00
Oithonidae	94.00	76.00	89.00	86.00	82.00	86.00
Oncaespp	85.00	89.00	91.00	92.00	97.00	91.00
OtherCalanid	41.33	53.33	65.00	70.44	62.67	69.33
Podon	54.62	36.92	56.54	55.64	56.92	52.31
Temoridae	48.57	62.14	78.21	80.00	77.14	73.57
UFO	67.78	55.56	64.44	70.56	69.44	76.67
Zoea	35.88	60.59	74.12	75.00	75.59	83.53
Global	0.68	0.60	0.72	0.74	0.73	0.78

Además se puede observar cómo los últimos cuatro algoritmos discriminantes son los que presentan mejores resultados en la validación cruzada, realizada 10 veces, mientras que los dos primeros no consiguen un 70% de precisión global (Tabla 1.2).

En esta última clasificación se observan dos grupos, “FishLarvae” y “Podon”, con una identificación problemática (Tabla 1.2). Si se analizan los resultados vemos que el grupo “FishLarvae” se confunde con quetogantos, eupausiáceos y zoeas; mientras que los “Podons” lo hacen con nauplius, temoras y zoeas (Fig. 1.7). Esto evidencia dos

problemas, por un lado cada clase está siendo confundida con varias, por lo que unirlas no aumentaría mucho la precisión, y en el caso de hacerlo se estaría perdiendo mucha resolución taxonómica. Todo esto hace aconsejable mantener esta clasificación como la óptima.

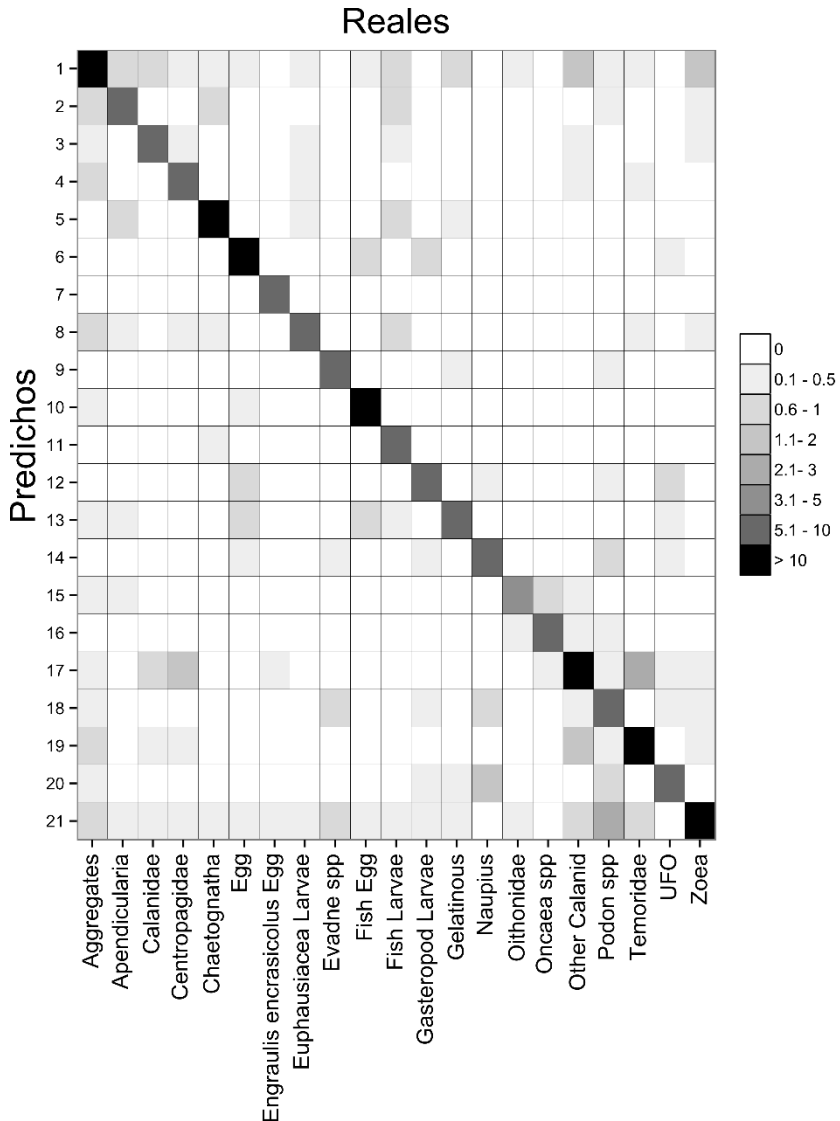


Figura 1.7 Matriz de confusión para la clasificación óptima. Los cuadros representan el número de individuos asignados a esa clase (fila) y su clase real (columna). La diagonal son los aciertos del algoritmo, el SVM en este caso.

DISCUSIÓN

El análisis automático del zooplancton tiene algunas ventajas sobre los métodos tradicionales, sobre todo su mayor rapidez, las medidas individuales del zooplancton y además no es necesario un gran conocimiento taxonómico para llevarlos a cabo. No obstante estas técnicas no pueden sustituir a los análisis taxonómicos tradicionales (Gislason y Silva, 2009), por lo que estas metodologías deben mejorar sus características más útiles como su velocidad, las estimas fiables de abundancia y las mediciones precisas.

En este sentido *Flamingo* incluye un módulo de análisis que permite a los usuarios obtener el espectro de tamaños dentro de la propia herramienta y sin ningún esfuerzo adicional. El espectro de tamaños es utilizado por los investigadores para tratar de encontrar respuesta a cuestiones oceanográficas tan importantes, como el flujo de energía a través del zooplancton o para identificar y comparar las características funcionales de distintos sistemas (ver entre otros San Martin et al. 2006a y 2006b).

A pesar de que *Flamingo*, con sus dos algoritmos de selección, subestima la abundancia del zooplancton este efecto no resultó significativo. Bell y Hopcroft (2008) obtuvieron con Zoolmage una subestima muy similar aunque ligeramente mejor; hecho que se puede deber a que utilizasen diez veces más muestras en su validación, más que a diferencias de rendimiento entre los programas. Otros autores con Zoolmage detectaron casos de sub y sobreestimación (Gislason y Silva, 2009), pero sus resultados corresponden a clases concretas y estas diferencias son consecuencia de las clasificaciones erróneas realizadas por el programa.

Los resultados demuestran como el algoritmo GGR reduce el número de selecciones erróneas sin conllevar una pérdida de organismos. Esto añadido a las fiables estimas de abundancia obtenidas por *Flamingo*, con el algoritmo GGR, indican que dicho algoritmo es más adecuado para procesar muestras de zooplancton que han sido teñidas de rosa. En realidad el hecho de usar el color en la selección permite procesar las imágenes sin tener que recortar el borde (Gislason y Silva, 2009), o sin tener que crear clases dedicadas a selecciones erróneas como los arañazos (Fernandes et al. 2009), ya que el GGR es capaz de aislar el zooplancton y rechazar en su mayoría este tipo de “blobs” falsos.

Otra ventaja del *Flamigno* es el uso de umbrales variables que se pueden ajustar de la manera más adecuada a cada imagen. Otras herramientas similares presentan umbrales fijos que resultan muy difíciles o incluso imposibles de ajustar, lo que hace que la eficacia de dichas herramientas dependa en gran medida de las condiciones de tinción y adquisición de cada imagen. Para corregir posibles errores *Flamingo* deja al usuario la decisión final sobre el valor de los umbrales, a pesar de que calcula automáticamente unos umbrales recomendados. La desventaja de los umbrales fijos es patente en la comparación entre las estimas de abundancia manual y las obtenidas mediante “Grey-Scale”, y es que la mayor discrepancia entre sus respectivas estimaciones puede reducirse de forma sensible cambiando el umbral fijo a un valor más adecuado para esa muestra concreta.

Además el uso de umbrales fijos puede tener como consecuencia el que los usuarios tengan que editar las imágenes para aumentar el contraste entre el fondo y el zooplancton. Aunque existen algoritmos que lo hacen automáticamente, evitando la intervención del usuario, no deja de ser una transformación de la información original contenida en

la imagen, y siempre es preferible que los algoritmos de selección y medición trabajen sobre la imagen original sin transformar.

Finalmente la clasificación óptima alcanzada presenta 21 clases pseudotaxonómicas con una precisión entorno al 75%, lo que es un número de categorías y una precisión muy similar al obtenido por otros autores usando otros programas que emplean los mismos algoritmos discriminantes. (Fernandes et al., 2009; Gislason y Silva, 2009; Gorsky et al., 2010). Entre los algoritmos empleados el Support Vector Machine (Chang and Lin, 2001) presentó la mejor precisión global, lo que coincide con lo observado por Hu y Davis (2005) que describieron dicho método como el mejor para la clasificación de las imágenes obtenidas con el Video Plankton Recorder. No obstante las diferencias en precisión entre el Support Vector Machine y otros métodos como el Random Forest fueron pequeñas, de hecho otros autores consideran a este último método como el mejor (Gorsjean et al., 2004; Bell y Hopcroft, 2008; Fernandes et al., 2009; Gislason y Silva, 2009; Gorsky et al., 2010).

La similitud entre nuestros resultados y los de otros autores indican la posibilidad de que se esté cerca del límite en precisión y número de clases que se puede alcanzar con los métodos discriminantes actuales. Además del desarrollo de nuevos algoritmos discriminantes otra posible vía para mejorar la precisión de este tipo de herramientas sería usar nuevas variables descriptivas, que reflejen mejor las formas del zooplancton y permitan un mayor rendimiento de los algoritmos discriminantes.

CAPÍTULO 2

Ciclo anual y distribución espacial de los quetogantos en el gradiente costa-océano del Cantábrico central.

INTRODUCCIÓN

La dinámica poblacional del zooplancton es lo suficientemente lenta como para poder describirla de forma mensual, pero a la vez es lo suficientemente rápida como para reaccionar a las variaciones estacionales e interanuales del medio (Mackas et al., 2001).

Estudios a largo término sobre el zooplancton han descrito cambios interanuales en su distribución espacial, fenología, composición específica, abundancia y biomasa (Richardson, 2008; Mackas y Beaugrand, 2010; Mackas et al., 2012). A escala local el zooplancton también refleja los procesos hidrográficos regionales (Polovina et al., 1995; Richardson y Schoeman, 2004), como por ejemplo el efecto de afloramientos costeros o corrientes entre otros.

El Cantábrico central presenta una inigualable oportunidad para estudiar la relación entre el zooplancton y las condiciones hidrográficas. Esta zona presenta un ciclo clásico de mares templados, con una columna de agua estratificada en verano y un invierno dominado por procesos de mezcla profunda de la columna de agua (Botas et al., 1989). Además también se dan una serie de procesos físicos como frentes, corrientes de talud hacia el polo o la descarga de ríos que hacen variar el patrón anual (Llope et al., 2006). Todo esto hace que exista una variabilidad espacial que se manifiesta a lo largo de un marcado gradiente costa-océano (Llope et al., 2007).

Entre los grupos que forman parte del zooplancton los quetognatos, por su condición de organismos indicadores de las masas de agua (Bieri, 1959; Postel, 1995), son uno de los grupos más adecuados para describir y analizar estos cambios y su efecto sobre el zooplancton.

Los trabajos realizados sobre el grupo en las costas atlánticas españolas son escasos y antiguos (Martínez-Tapia, 1979; Andréu, 1981; Moreno et al., 1983). En todos ellos se analiza un único ciclo anual de forma somera, al no poder relacionar las abundancias de las distintas especies presentes con los parámetros físicos, químicos y biológicos del medio, por no disponer de un conjunto adecuado de variables descriptivas.

En las aguas del Cantábrico central se han encontrado hasta el momento cuatro especies de quetognatos: *Parasagitta friderici*, *Serratosagitta tasmanica*, *Mesosagitta minima* y *Flaccisagitta enflata*, siendo *P. friderici* la más abundante y frecuente, llegando incluso a ser la única especie presente en alguno de los meses del año (Moreno et al., 1983); de hecho *P. friderici* es la única especie presente a lo largo de todo el Cantábrico, donde también se encontraron otras especies como *Eukrohnia hamata* y *Pseudosagitta lyra* (Martínez-Tapia, 1979; Andréu, 1981).

En el presente trabajo se analizan tres años de una serie temporal zooplanctónica llevada a cabo en el Cantábrico central para conocer el efecto de las condiciones hidrográficas sobre los quetognatos a lo largo de un gradiente costa-océano. Además se describirá el ciclo anual y la estructura de las distintas poblaciones de quetognatos en el Cantábrico central.

MATERIAL Y MÉTODOS

Muestreo

El estudio fue llevado a cabo frente a la costa de Cudillero en tres estaciones de muestreo (Fig. 2.1). Dos de las estaciones se encuentran en la plataforma continental (E1 y E2) mientras que la otra está sobre el talud, no obstante al encontrarse sobre el cañón de Avilés la batimetría de esta estación alcanza casi 1000m de profundidad.

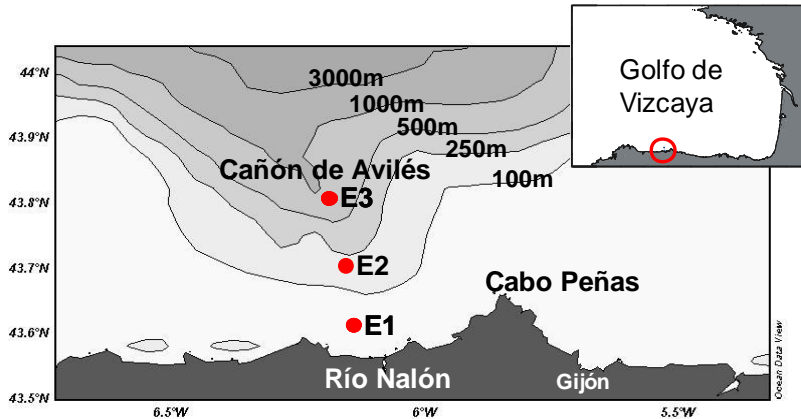


Figura 2.1 Mapa de la zona de estudio

Las muestras utilizadas en el estudio corresponden al periodo comprendido entre julio del 2001 y junio del 2004, y fueron tomadas con una periodicidad mensual. El muestreo se realizó a bordo del B/O José Rioja del Instituto Español de Oceanografía.

VARIABLES AMBIENTALES

La temperatura y la salinidad de la columna de agua fueron tomadas todos los meses con una sonda CTD *SeaBird 25*. A partir de estos datos se calcularon las siguientes variables: Temperatura media de la columna de agua (tm), salinidad media (sal) y un índice de estratificación de la columna de agua (est), calculado como la desviación típica de los valores de temperatura de los primeros 50m. En cada una de las estaciones la temperatura y la salinidad fueron promediadas para la totalidad de la columna de agua muestreada que corresponde a los primeros 50, 100 y 200m en las estaciones E1, E2 y E3 respectivamente.

Otra variable física utilizada es el “índice de afloramiento diario”. Este se calculó mediante la componente del transporte de Ekman a partir de los datos locales de viento (Llope, 2001). En cada mes muestreado se calcularon los promedios del índice de afloramiento para los 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 15, 20 y 30 días anteriores a la fecha de muestreo (incluyendo el día de muestreo). Esto nos permite conocer la situación de la columna de agua previa al día de muestreo, ya que si el valor del índice promediado es positivo indica que durante esos días hubo afloramiento de aguas profundas, por el contrario si el valor es negativo señala un periodo con un hundimiento de aguas superficiales.

La estimación de la biomasa fitoplanctónica (clorofila-a) se realizó con un fluorómetro de tipo Turner Desings-10 siguiendo a Yentsch y Menzel (1963). En cada una de las estaciones se muestreó toda la columna de agua y los valores de todas las profundidades fueron integrados en un valor medio para toda la columna de agua. Este valor representa la concentración media de clorofila en los primeros 50, 100 y 200m de la columna de agua en las estaciones E1, E2 y E3 respectivamente.

La biomasa del mesozooplancton, expresada como peso seco, fue estimada a partir de muestras recogidas mediante pescas verticales con una red WP2 triple de 200µm de luz de malla y 40cm de diámetro de boca. La profundidad de la pesca fue de 50, 100 y 200m para las estaciones E1, E2 y E3 respectivamente.

En el laboratorio las muestras se fraccionaron en tres clases de tamaño: de 200µm a 500µm, de 500µm a 1000µm y mayor de 1000µm. Las muestras se secaron en estufa a 60°C durante al menos un periodo de 48h antes de pesarlas. Estos valores nos dan una idea de la composición de tamaños del mesozooplancton y pueden servir como indicadores de la abundancia de presas potenciales para los quetognatos.

Quetognatos

Las muestras para el análisis cualitativo y cuantitativo de las poblaciones de quetognatos se tomaron simultáneamente a las empleadas para el análisis de la biomasa del mesozooplancton de otra de las mangas de la red WP-2 triple. Las muestras fueron conservadas en una solución de formol al 4% en agua de mar tamponado con bórax al 2,5%.

En el laboratorio las muestras fueron analizadas en su totalidad contando e identificando los individuos hasta el nivel de especie cuando fue posible, [según Moreno (1973), Pierrot-Bults y Chidgey (1988), McLelland (1989) y Casanova (1999)]. Para la identificación y el recuento se utilizó un estereomicroscopio Leica MZ-12_s, empleándose un microscopio Leica DMLS cuando fue necesaria una mayor resolución para la identificación.

También se analizó la estructura de las poblaciones, asignando un estadio de desarrollo a cada uno de los individuos siguiendo los

propuestos por Zo (1973), que asigna los individuos a 3 clases de edad dependiendo de su estado gonadal. El estadio I son individuos que no presentan óvulos visibles, el II con óvulos en desarrollo y de distinto tamaño y el III se trata de especímenes con al menos un óvulo maduro.

Análisis Estadísticos

La correlación de Spearman aporta una estimación de cómo están relacionadas dos variables, y para poder utilizarla no es necesario cumplir ningún tipo de asunción. Este tipo de análisis no paramétrico fue el empleado para relacionar las abundancias de los distintos estadios de desarrollo con las variables consideradas; también se empleó en la relación entre las diferentes especies y los procesos de afloramiento.

La relación entre la abundancia de las especies y las condiciones del medio se analizó mediante regresiones lineales; para ello los distintos datos de abundancia poblacional de cada especie fueron transformados siguiendo la función $\log(N+1)$, donde N es el valor de la abundancia expresada como ind/m². Esta transformación se realizó para que las variables se ajustasen a las asunciones de la normalidad y la homocedasticidad necesarias, ambas comprobadas por los tests de Kolmogorov-Smirnov y Levene respectivamente, así como la independencia de las muestras para poder llevar a cabo una regresión lineal (Underwood, 1997).

Una vez transformados se realizaron regresiones lineales para cada especie que cumpliera las asunciones. En ellas se enfrentaron las variables dependientes, abundancia, a todas las variables consideradas en el estudio. El método empleado en las regresiones fue el llamado "Método Hacia Atrás", mediante el cual se introducen al sistema todas las variables independientes ofrecidas, seguidamente se

elimina la variable menos significativa del sistema, y así sucesivamente hasta que todas variables independientes de la regresión explican una parte de la varianza de forma significativa.

No obstante en algunos casos la transformación de la abundancia poblacional sólo proporcionaba la normalidad; en estos casos se recurrió al análisis de regresión lineal ponderada, que permite trabajar con variables dependientes no homocedásticas (Underwood, 1997). Este análisis se puede realizar si las diferencias de variabilidad se pueden pronosticar a partir de otra variable; el procedimiento de estimación ponderada permite calcular los coeficientes de un modelo de regresión lineal mediante mínimos cuadrados ponderados, de forma que se les dé mayor ponderación a las observaciones más precisas (es decir, aquellas con menos variabilidad) al determinar los coeficientes de regresión.

En este tipo de regresiones las asunciones de normalidad e independencia de las muestras han de seguir cumpliéndose, por lo cual la transformación de la variable dependiente sigue siendo necesaria. En este caso también se utilizó el “Método Hacia Atrás”, y las variables independientes empleadas fueron los componentes obtenidos del análisis de componentes principales.

El análisis de componentes principales intenta identificar variables subyacentes, o factores, que expliquen la configuración de las correlaciones dentro de un conjunto de variables observadas. Este tipo de análisis se utiliza para reducir la información a un número menor de nuevas variables que explique la mayor parte de la varianza observada en el conjunto de todas las variables analizadas.

En nuestro caso sometimos a este análisis a las siguientes variables ambientales: temperatura media de la columna de agua, salinidad media y el índice de estratificación de la columna de agua. También se

incluyeron en este análisis los valores integrados para toda la columna de agua de la biomasa fitoplanctónica (concentración de clorofila-a), así como las biomásas de las diferentes fracciones en las que se separó el mesozooplancton.

El resultado de este análisis es el valor de cada uno de los componentes principales extraídos por el análisis, para cada uno de los meses estudiados.

RESULTADOS

VARIABLES AMBIENTALES

Temperatura

En las tres estaciones se observa un mismo patrón a lo largo de los tres ciclos anuales estudiados, con la existencia de una columna de agua homogénea en invierno y estratificada en verano. No obstante existen diferencias entre las estaciones como consecuencia de la diferente batimetría de las mismas; mientras que en la estación más costera toda la columna de agua se ve afectada por el ciclo estacional, las aguas profundas de la estación más oceánica permanecen a temperatura constante durante todo el año (Figs. 2.2, 2.3 y 2.4).

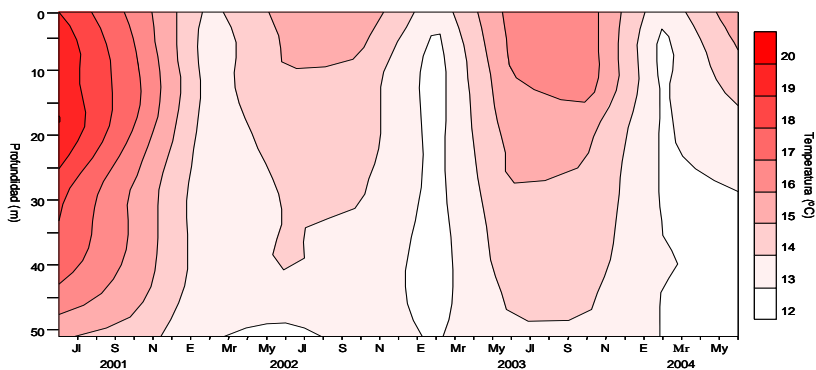


Figura 2.2 Perfil de temperatura entre julio de 2001 y junio de 2004 en la estación E1.

Se puede observar en las tres estaciones como el verano (julio, agosto y septiembre) del 2001 presenta las temperaturas más elevadas, contrariamente al del año 2002 que presenta las temperaturas más bajas. También se aprecia, especialmente en las estaciones E2 y E3, como el invierno (enero, febrero y marzo) del 2004 fue el más frío de los tres estudiados.

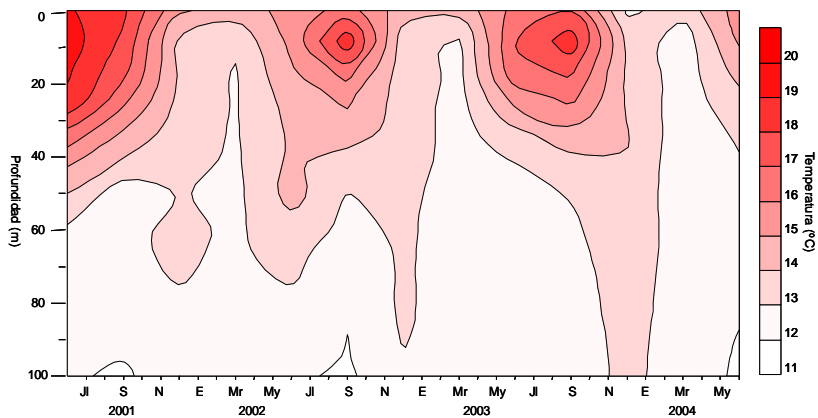


Figura 2.3 Perfil de temperatura entre julio de 2001 y junio de 2004 en la estación E2.

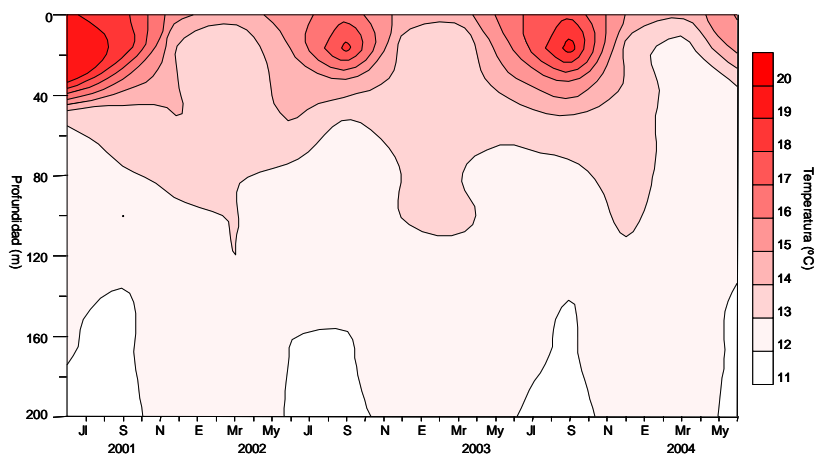


Figura 2.4 Perfil de temperatura entre julio de 2001 y junio de 2004 en la estación E3.

El resto de las variables ambientales analizadas en este estudio, incluyendo las biomásas en las que se fraccionó el mesozooplankton, se presentan en las Tablas I, II y III del Anexo para las estaciones E1, E2 y E3 respectivamente.

Abundancia

En las muestras de zooplancton analizadas se han encontrado las siguientes especies de quetogantos: *Parasagitta friderici*, *Serratosagitta tasmanica*, *Pseudosagitta lyra* y *Eukrohnia hamata*. Las dos primeras son las especies más abundantes en la zona de muestreo y las poblaciones se encuentran representadas por todos los estadios de desarrollo, mientras que las dos últimas son menos frecuentes y sólo aparecen individuos juveniles (Anexo, Tablas IV, V y VI).

P. friderici presenta abundancias bajas desde mediados de otoño hasta comienzos de primavera para alcanzar el máximo anual en verano, estando mejor representada en la estación costera (Fig. 2.5).



Figura 2.5 Abundancia de *P. friderici* (ind/m²) en las tres estaciones entre julio de 2001 y junio de 2004.

S. tasmanica, la segunda especie en importancia por su abundancia, muestra un ciclo estacional similar al de *P. friderici* con mínimos invernales y máximos estivales. Sin embargo esta especie es en general más abundante en la estación oceánica (Fig. 2.6).



Figura 2.6 Abundancia de *S. tasmanica* (ind/m²) en las tres estaciones entre julio de 2001 y junio de 2004.

P. lyra presenta un ciclo anual menos patente. Aparece con mayor frecuencia y abundancia en los meses de primavera y comienzos de verano, sobre todo en la estación más alejada de la costa y con mayor batimetría (Fig. 2.7).



Figura 2.7 Abundancia de *P. lyra* (ind/m²) en las tres estaciones entre julio de 2001 y junio de 2004.

Eukrohnia hamata, la especie más escasa, sólo aparece en la estación más oceánica en los meses de mezcla invernal con temperaturas bajas (Fig. 2.8).



Figura 2.8 Abundancia de *Eukrohnia hamata* (ind/m²) en las tres estaciones entre julio de 2001 y junio de 2004.

Estación E1

Las relaciones entre la abundancia de los diferentes estadios de desarrollo de cada especie con las variables ambientales y las clases de tamaño de la biomasa para la estación E1 se detallan en la Tabla 2.1.

Tabla 2.1. Correlaciones entre la abundancia de las especies y las variables ambientales en la estación E1.

Especie	<i>P. friderici</i>				<i>S. tasmanica</i>				<i>P. lyra</i>
	1	2	3	Total	1	2	3	Total	1
T media	0,71(**)	0,78(**)	0,72(**)	0,73(**)	0,76(**)	0,34	0,31	0,75(**)	0,08
Est	0,76(**)	0,66(**)	0,64(**)	0,72(**)	0,76(**)	0,51(**)	0,14	0,76(**)	0,07
Sal	0,20	0,13	0,05	0,19	0,23	0,38(*)	-0,25	0,23	0,11
Chla-a	0,22	0,21	0,05	0,22	0,09	0,06	-0,05	0,08	-0,18
Bm peq	0,66(**)	0,46(**)	0,41(*)	0,63(**)	0,54(**)	0,39(*)	-0,03	0,53(**)	0,09
Bm med	0,65(**)	0,60(**)	0,57(**)	0,64(**)	0,56(**)	0,45(*)	-0,06	0,56(**)	0,12
Bm gran	0,34	0,32	0,43(*)	0,32	0,32	0,26	-0,10	0,33	-0,06

(**) Correlación significativa a 0,01 (bilateral).

(*) Correlación significativa a 0,05 (bilateral).

Los tres estadios de *P. friderici* se ven influenciados de igual forma por la temperatura y la estratificación de la columna de agua, sin embargo la relación con las tres clases de tamaño en que se dividió la biomasa del zooplancton es distinta para cada estadio. Se observa una relación significativa entre las fracciones de biomasa de tamaño pequeño y los primeros estadios de desarrollo, esta relación se amplía a la fracción de mayor tamaño en los adultos de la especie.

En el caso de *S. tasmanica* sólo los juveniles más tempranos (estadio 1) se relacionan con la temperatura y la estratificación de forma significativa, mientras que el estadio 2 lo hace con la estratificación y la salinidad. Ambos estadios se relacionan de forma positiva con la biomasa de la fracción menor e intermedia, aunque esta relación es menor que en *P. friderici*. En esta especie los adultos no se relacionan de forma significativa con ninguna de las variables consideradas al igual que los individuos de *P. lyra*; esto puede deberse a la baja frecuencia y abundancia de estadios adultos en la estación E1 a lo largo del periodo de estudio (Anexo, Tabla IV).

Tabla 2.2. Resultados del análisis de componentes principales en la estación E1.

Variable	Componentes	
	1	2
T media	0,698	-0,384
Est	0,82	-0,269
Sal	0,641	0,122
Chla-a	-0,074	0,75
Bm peq	0,809	0,05
Bm med	0,878	0,197
Bm gran	0,391	0,649
% de la varianza	45,04	18,01

Las variables independientes consideradas fueron resumidas en dos componentes principales; el primero relacionado con valores elevados de temperatura, estratificación, salinidad, biomasa de la fracción pequeña e intermedia, mientras que el segundo se relaciona con valores elevados de biomasa de la fracción grande y concentraciones de clorofila más elevada (Tabla 2.2).

La regresión lineal ponderada “hacia atrás” de los componentes extraídos con la abundancia de *P. friderici* muestra una relación significativa y positiva entre esta especie y el componente 1 del análisis (Tabla 2.3).

Tabla 2.3. Resumen del modelo de regresión lineal ponderada: abundancia de *P. friderici* frente a los componentes principales extraídos (E1) mediante el método “hacia atrás”.

ANOVA	Variables predictivas				
		B	Error tip.	Beta	Significación
F _{1,20} =34,62 p< 0,0001 R ² = 0,63	Intercepción	1,77	0,079		<0,0001
	Componente 1	0,37	0,063	0,80	<0,0001

En el caso de *S. tasmanica* la regresión muestra una relación positiva con el componente 1, pero también se ve influenciada por el componente 2 de forma significativa y negativa (Tabla 2.4).

Tabla 2.4. Resumen del modelo de regresión lineal ponderada: abundancia de *S. tasmanica* frente a los componentes principales extraídos (E1) mediante el método “hacia atrás”

ANOVA	Variables predictivas				
		B	Error tip.	Beta	Significación
F _{1,15} =11,98	Intercepción	0,64	0,062		<0,0001
p<0,001	Componente 1	0,45	0,089	0,88	0,0003
R ² = 0,61	Componente 2	-0,12	0,039	-0,56	0,0061

Estación E2

En la estación E2 *P. friderici* también se relaciona con la temperatura y con la estratificación de la columna del agua, aunque en este caso los adultos sólo con la estratificación. Los juveniles muestran una relación significativa y postiva con la biomasa de la fracción de menor tamaño e intermedio, en cambio los del estadio 2 solo con la intermedia y los adultos con ninguna de las fracciones de tamaño (Tabla 2.5).

Tabla 2.5 Correlaciones entre las abundancias de las especies y las variables ambientales en la estación E2.

Especie	<i>P. friderici</i>				<i>S. tasmanica</i>				<i>P. lyra</i>
	1	2	3	Total	1	2	3	Total	
T med	0,48(**)	0,46(**)	0,29	0,50(**)	0,48(**)	0,37(*)	0,26	0,43(*)	0,09
Est	0,73(**)	0,72(**)	0,42(*)	0,76(**)	0,63(**)	0,57(**)	0,50(**)	0,65(**)	-0,08
Sal	-0,10	-0,02	-0,11	-0,09	-0,10	-0,09	0,04	-0,06	0,04
Chla-a	-0,02	0,16	0,27	0,01	0,19	0,26	0,08	0,28	0,25
Bm peq	0,39(*)	0,24	0,24	0,30	0,30	0,22	0,23	0,28	0,19
Bm med	0,57(**)	0,44(*)	0,25	0,54(**)	0,37(*)	0,49(**)	0,20	0,52(**)	0,11
Bm gran	0,33	0,19	0,06	0,29	0,22	0,16	0,05	0,21	0,15

(**) Correlación significativa a 0,01 (bilateral).

(*) Correlación significativa a 0,05 (bilateral).

Todos los individuos de *S. tasmanica*, salvo los adultos se relacionan positivamente con valores elevados de temperatura, estratificación y biomasa de la fracción intermedia, mientras que los adultos de la especie solo lo hacen con la estratificación de la columna de agua (Tabla 2.5). Nuevamente *P. lyra* no presenta relación alguna con las variables consideradas (Tabla 2.5), a pesar de ser más frecuente y abundante en esta estación que en la estación costera (Fig. 2.7).

Tabla 2.6. Resumen del modelo de regresión lineal: abundancia de *P. friderici* frente a las variables ambientales (E2) mediante el método “hacia atrás”.

ANOVA	Variables predictivas				
		B	Error tip.	Beta	Significación
F _{4,20} =18,2 p<0,001 R ² = 0,79	Intercepción	-0,13	0,221		0,57
	Est	0,26	0,066	0,43	<0,001
	Bm med	<0,01	0,000	0,64	<0,0001
	Chla-a	<0,01	0,001	-0,39	0,005
	Bm peq	<0,001	<0,001	0,25	0,04

La regresión de *P. friderici* pone de manifiesto la relación entre la abundancia de la especie y valores elevados de biomasa de las fracciones pequeña e intermedia y la estratificación de la columna de agua, mientras que se relaciona negativamente con la concentración de clorofila (Tabla 2.6).

Estación E3

En la estación más oceánica los estadíos 1 y 2 de *P. friderici* presentan una relación significativa y positiva con la estratificación de la columna de agua; el estadío más temprano también muestra una relación positiva con la biomasa de la fracción de mayor tamaño. Sin embargo los adultos no se relacionan significativamente con ninguna de las variables consideradas (Tabla 2.7).

Tabla 2.7. Correlaciones entre las abundancias de las especies y las variables ambientales en la estación E3.

Especie	<i>P. friderici</i>				<i>S. tasmanica</i>				<i>P. lyra</i>	<i>E. hamata</i>
	1	2	3	Total	1	2	3	Total	1	1
T med	0.15	0.16	0.11	0.14	0.32	0.26	0,38(*)	0.32	-0.31	-0,38(*)
Est	0,48(**)	0,45(*)	0.33	0,44(*)	0,81(**)	0,70(**)	0,64(**)	0,83(**)	0.02	-0,36(*)
Sal	-0.07	0.03	-0.05	0.02	-0.13	-0.03	-0.18	-0.13	0.04	-0,28
Chla-a	-0.20	-0.10	-0.03	-0.10	-0.33	-0.34	-0.32	-0.32	0.27	0,21
Bm peq	0.26	0.15	0.19	0.15	0,55(**)	0,45(*)	0.22	0,51(**)	-0.02	0,16
Bm med	0.36	0.31	0.13	0.32	0,52(**)	0,59(**)	0,46(*)	0,56(**)	0.23	-0,05
Bm gran	0,38(*)	0.21	0.02	0.28	0,38(*)	0,41(*)	0.19	0,41(*)	0.22	-0,02

(**) Correlación significativa a 0,01 (bilateral).

(*) Correlación significativa a 0,05 (bilateral).

Los estadíos 1 y 2 de *S. tasmanica* presentan relaciones significativas y positivas con la estratificación de la columna de agua y las tres fracciones de tamaño de biomasa del mesozooplankton, pero mientras los juveniles tienen una mayor relación con la fracción más pequeña, los individuos del estadío 2 lo hacen con la fracción intermedia y la mayor. Por su parte los adultos presentan relaciones significativas y positivas con la temperatura media del agua, la estratificación y la biomasa de la fracción intermedia (Tabla 2.7).

Al igual que en las otras dos estaciones *P. lyra* no presenta ninguna relación significativa con las variables consideradas, mientras que *Eukrohnia hamata* muestra una relación negativa y significativa con la temperatura del agua y la estratificación de la columna de agua (Tabla 2.7).

Tabla 2.8. Resumen del modelo de regresión lineal: abundancia de *S. tasmanica* frente a las variables ambientales (E3) mediante el método “hacia atrás”.

ANOVA	Variables predictivas				
		B	Error tip.	Beta	Significación
$F_{2,26}=26,54$	Intercepción	<0,01	0,201		0,97
$p<0,001$	Est	0,53	0,082	0,73	<0,000001
$R^2= 0,67$	Bm gran	<0,001	0,000	0,30	0,01

La regresión de *P. friderici* frente a los componentes principales extraídos no presenta ninguna relación significativa. En el caso de *S. tasmanica*, la especie muestra una relación significativa y positiva con la estratificación de la columna de agua y la biomasa de la fracción de mayor tamaño (Tabla 2.8).

Procesos de Afloramiento

La relación entre la abundancia de las diferentes especies y los promedios diarios de afloramiento de aguas profundas varía según la especie y la distancia a la costa. En las estaciones más costeras E1 y E2 no se obtuvo ningún valor de correlación significativo, mientras que en la estación más oceánica únicamente *E. hamata* no presenta ninguna relación significativa (Fig. 2.9).

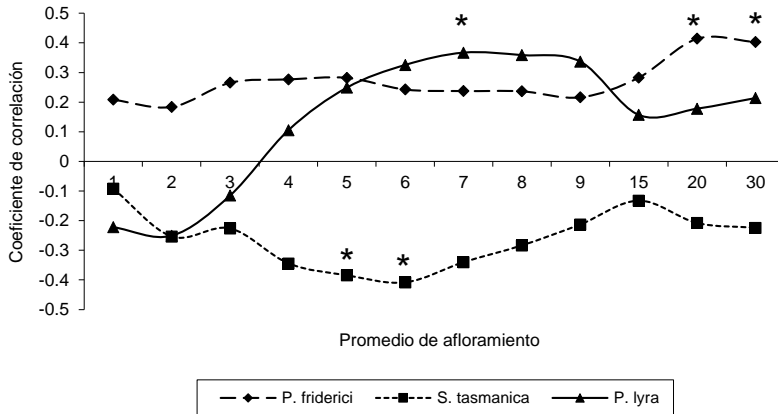


Figura 2.9 Correlaciones entre la abundancia de las especies y los promedios diarios de afloramiento con algún valor significativo (*) en la estación E3.

La relación entre *P. friderici* y los procesos de afloramiento es positiva con todos los promedios, aunque sólo es significativa con los promedios de 20 y 30 días. El caso contrario lo presenta *S. tasmanica* que con todos los promedios tiene una relación negativa, aunque sólo con los de 5 y 6 días es significativa. En el caso de *P. lyra* la relación es negativa hasta los tres primeros días luego el valor aumenta hasta el promedio de 7 días, única relación significativa, para disminuir después manteniendo el signo positivo de la relación (Fig. 2.9).

DISCUSIÓN

En el golfo de Vizcaya *P. friderici* es considerada como una especie indicadora de aguas de origen nerítico (Fernández et al., 2004), lo que concuerda con lo observado en estudios anteriores sobre quetognatos en el Cantábrico (Andréu, 1981; Moreno et al., 1983). Estos estudios junto con los resultados del presente trabajo muestran a *P. friderici* como una especie casi perenne y a veces exclusiva en las zonas costeras del Cantábrico seguida en importancia por *S. tasmanica*.

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran una distribución espacial diferente de estas dos especies, con *P. friderici* como especie mayoritaria en las estaciones más costeras y *S. tasmanica* en la estación más oceánica. Esta distribución fue observada por Andréu (1981) en las costas del País Vasco (Punta Endata) y Moreno et al. (1983) frente a la costa de Gijón. En otras zonas del Atlántico donde también coinciden las dos especies (costas de Benguela, Atlántico Suroriental) se observa una situación muy similar (Gibbons, 1994), aunque en este caso la sustitución de una especie por la otra se da con una menor distancia a la costa.

En el Cantábrico central *P. friderici* presenta un ciclo anual con dos máximos, uno a finales de primavera y otro a finales de verano principios de otoño, siendo este último el de mayor importancia (Andréu, 1981; Moreno et al., 1983). Este patrón de distribución temporal aparece en otras zonas atlánticas como en las costas argentinas, aunque en ese caso el máximo de mayor entidad corresponde al verano (Daponte et al., 2004).

Según nuestros resultados la abundancia de *P. friderici* en el Cantábrico central está relacionada con temperaturas elevadas y una mayor estratificación de la columna de agua; también se relaciona con la abundancia de presas potenciales, que en este caso está representado por la biomasa de la fracción pequeña e intermedia.

La relación entre la abundancia de *P. friderici* y la temperatura del agua puede deberse a una estacionalidad en su ciclo reproductor. Sin embargo se observa como en el verano del 2001, el más cálido, se dan las densidades más elevadas de la especie, mientras que en los meses de primavera del 2004 hay densidades muy bajas tras el invierno más frío del periodo estudiado; esto apunta a que la relación con la temperatura no es debida exclusivamente a la estacionalidad de su ciclo reproductor. Esta relación entre la abundancia de *P. friderici* y temperaturas elevadas del Cantábrico coincide con lo observado por Almeida-Prado (1968) en las costas de Brasil, que considera esta especie como indicadora de aguas neríticas entre 21 y 27 °C.

Los distintos estadios de *P. friderici* presentan diferente relación con las presas; así los individuos juveniles muestran una mayor relación con las fracciones de menor tamaño mientras los adultos amplían el rango de tamaño de presas, esto coincide con lo observado para la especie en otros estudios (Stuart y Verheye, 1991; Gibbons y Stuart, 1994).

Los meses de mayor abundancia de la especie coinciden con densidades elevadas de *Centropages* spp y *Temora stylifera* en el

Cantábrico central (Rodríguez com pers.). Ambas especies son consideradas como presas preferentes de *P. friderici* en estudios previos (Pearre, 1974 y 1976; Gibbons, 1994) lo que indica la posibilidad de que *P. friderici* no sólo se relacione con la cantidad de presas disponibles sino también con la idoneidad de las mismas.

Sin embargo en la estación más oceánica se observa que la abundancia de *P. friderici* sólo se relaciona con los procesos de afloramiento. Según los resultados en esta estación la especie se ve favorecida por los procesos de afloramiento. En otras áreas se ha visto también como *P. friderici* domina las poblaciones de quetognatos en zonas de afloramiento intenso y más o menos constante (Bieri, 1959; Liang y Vega-Pérez, 2001), pero en nuestras costas el afloramiento es costero de menor intensidad y pulsátil.

El afloramiento de aguas profundas se produce tras la retirada del agua superficial costera; tras el ascenso el agua aflorada se dirige hacia mar adentro, alcanzando incluso la estación más oceánica de nuestro estudio (Llope et al., 2006). Estas características del afloramiento y los resultados del presente trabajo, que asocian a *P. friderici* con agua costera y cálida, sugieren que la relación entre *P. friderici* y los procesos de afloramiento se debe a un proceso físico de transporte y acumulación en la zona más oceánica de individuos, que son desplazados con el agua aflorada desde la zona costera. Aunque sería necesario realizar un mayor número de estudios para conocer en profundidad el efecto del afloramiento sobre las poblaciones de *P. friderici* en el Cantábrico.

S. tasmanica es más abundante en la estación más oceánica y se relaciona también con temperaturas altas y con la estratificación de la columna de agua, lo que hace que las dos especies más abundantes en la zona muestren un ciclo anual similar.

S. tasmanica se encuentra también relacionada con la disponibilidad de presas, aunque en esta especie se observa como los estadios juveniles tienen también relación con la biomasa de la fracción de mayor tamaño. Esto parece indicar que *S. tasmanica* se alimenta de presas de mayor tamaño que *P. friderici*, lo que ya ha sido observado en otras zonas donde coinciden ambas especies (Gibbons, 1994). No obstante los adultos de *S. tasmanica* sólo presentan relación con la biomasa de la fracción de tamaño intermedio y en la estación E3; esto puede ser debido a la escasez de individuos adultos que más notable en las estaciones más costeras. Este modelo de distribución espacial de los diferentes estadios de desarrollo de *S. tasmanica*, ya ha sido observado en otras zonas (Gibbons, 1992).

Los procesos de afloramiento afectan negativamente a la abundancia de *S. tasmanica*; este efecto negativo también parece ser una consecuencia del arrastre de las aguas costeras. Al tratarse de una especie de distribución oceánica el agua aflorada empujará a los individuos fuera de la zona muestreada, lo que hará disminuir la abundancia de la especie en la estación E3, que también se ve influenciada por el afloramiento costero (Llope et al., 2006).

Las otras dos especies identificadas en el estudio presentan un claro patrón oceánico, esto coincide con lo observado por Grant (1991)

frente a las costas del Atlántico norteamericano. *P. lyra* está caracterizada como una especie mesoplanctónica de aguas tropicales o subtropicales (Casanova, 1999), aunque se puede encontrar en latitudes elevadas (LeBrasseur, 1959). Una situación curiosa se da en enero y febrero del 2002 en la estación E2, donde la influencia de la corriente de talud hacia el polo fue absoluta (Llope com. pers.); en ambos meses la única especie presente en dicha estación fue *P. lyra*. Esta corriente discurre por el talud continental hacia el norte por la costa portuguesa, al llegar al cabo Finisterre una rama de la corriente sigue hacia el norte mientras que la otra recorre el talud de la costa Cantábrica. Esta corriente que se origina en zonas tropicales podría traer con ella los individuos de *P. lyra* encontrados en la estación E2 en los meses de enero y febrero de 2002.

La abundancia de esta especie parece no relacionarse con ninguna de las variables consideradas, únicamente guarda una relación positiva con el promedio de afloramiento de 7 días antes. Esta relación puede deberse al transporte de individuos al igual que los individuos de *P. friderici* y *S. tasmanica*; los de *P. lyra* ascenderían con las aguas profundas para luego ser transportados hacia la estación E3, no obstante en todo el periodo estudiado sólo se encontraron individuos juveniles (estadío 1). Esto puede deberse a la profundidad máxima de muestreo, ya que los individuos adultos suelen encontrarse a mayor profundidad como pasa en el Mediterráneo (Batistic et al., 2003), o también a la escasez natural de individuos adultos en las poblaciones de *P. lyra* (Kehayias et al., 1994), o bien al hecho de que la población de *P. lyra* en el Cantábrico central este formada únicamente por juveniles expatriados de otras zonas.

E. hamata es una especie de distribución bipolar, siendo epiplanctónica en las zonas polares y hundiéndose en la columna de agua a medida

que disminuye la latitud, apareciendo otra vez en superficie en la zona más ecuatorial (Bieri, 1959). En la zona estudiada sólo aparece en la estación más oceánica y su presencia está asociada a los meses más fríos e invernales con una columna de agua homogénea. Esta relación parece lógica ya que será en estos meses cuando la especie se presente a menor profundidad, mientras que en los meses más cálidos la especie se verá obligada a descender a zonas más profundas donde encontrará un hábitat más apropiado. Un comportamiento parecido fue observado por Johnson y Terazaki (2003) en aguas de Japón donde la especie era menos abundante y se encontraba a mayor profundidad en las masas de agua más cálidas.

Los quetognatos en el Cantábrico central muestran un claro patrón estacional que se corresponde con el de las dos especies más abundantes de la zona; este patrón es tan marcado que incluso pueden desaparecer las poblaciones en invierno. Esto no obstante podría ser un artefacto del método de muestreo, ya que si los adultos en invierno se sitúan en zonas más profundas cercanas al fondo (comportamiento ya observado para alguna especie de quetognato por Choe y Deibel, 2000), no estarían siendo recogidos y por ello la población invernal de quetognatos estaría siendo subestimada.

CAPÍTULO 3

Distribución de los quetogantos a lo largo de un transecto desde el borde hacia el centro del giro subtropical del Atlántico norte.

INTRODUCCIÓN

Los giros oceánicos subtropicales representan aproximadamente el 40% de la superficie del planeta y actualmente se están expandiendo (McClain et al., 2004; Polovina et al., 2008). Esto hace que un mayor y mejor conocimiento de los mismos sea un objetivo importante para la oceanografía.

El papel del zooplancton en los grandes giros oceánicos aún presenta incertidumbres, aunque ya se han dedicado muchos esfuerzos para discernir algunas de ellas como: su papel como consumidores (Huskin et al., 2001; Isla et al. 2004a), su función en el transporte de material hacia zonas profundas del océano (Steinberg et al. 2000 y 2002; Al-Mutari et al., 2001; Schnetzer y Steinberg, 2002; Huskin et al., 2004), su respuesta frente a diferentes estructuras de mesoescala (Davis y Wiebe, 1985; Roman et al. 1985; Wiebe et al., 1985; Cowles et al., 1987; Hernández-León et al., 2001) o los cambios poblacionales a largo plazo (Roman et al., 1993; Steinberg et al. 2001).

Sin embargo este esfuerzo no se ha distribuido homogéneamente y la mayoría de los estudios realizados en el Atlántico norte se han llevado a cabo en la parte occidental del mismo. Principalmente en la zona de la corriente del Golfo (The Ring Group, 1981; Wiebe, 1982; Davis and Wiebe, 1985; Wiebe et al., 1985 y 1992; Wormuth, 1985) y aprovechando la serie temporal realizada desde Bermuda, BATS (ver Steinberg et al. 2001 y las citas en él).

Existe un menor número de trabajos sobre el zooplancton subtropical de la parte oriental del Atlántico norte, y la mayoría de estos tienen un marco espacio-temporal limitado. Además en estos estudios se

considera como única referencia la biomasa zooplanctónica, siendo muy escasa la información taxonómica sobre el zooplancton (Hernández-León et al., 1999, 2001 y 2002; Yebra et al., 2005).

En el caso de los quetognatos la información es prácticamente inexistente, y para otras grandes zonas oceánicas es muy escasa, debido a que en la gran mayoría de estudios sobre el zooplancton se analiza el grupo en su conjunto sin hacer una discriminación taxonómica detallada (Davis y Wiebe, 1985; Roman et al. 1985; Wiebe et al., 1985; Huskin et al. 2004; Landry et al., 2008).

Esta ausencia de trabajos taxonómicos puede significar la pérdida de información ecológicamente relevante (Böttger-Schnack et al. 2004), ya que por ejemplo un análisis taxonómico detallado permitirá conocer la diversidad específica del grupo, su distribución espacial y temporal o el papel en las redes tróficas y los ciclos biogeoquímicos. El objetivo del presente estudio es conocer la composición y diversidad de los quetognatos epipelágicos en la zona oriental del Atlántico norte subtropical, y analizar sus cambios a lo largo de un gradiente trófico hacia el centro del giro subtropical.

Además los quetognatos son conocidos desde hace tiempo por ser muy buenos indicadores de las distintas masas de agua (Postel, 1995), por lo que se intentará encontrar alguna especie indicadora para la zona, que permita registrar y seguir los cambios oceanográficos producidos en la misma.

En las últimas décadas las comunidades planctónicas están siendo alteradas en su: estructura, fenología, abundancia y distribución como consecuencia del cambio global (Hays et al., 2005). Así que tratar de conocer los quetognatos asociados a un ecosistema en expansión puede resultar muy útil para detectar y describir con mayor precisión dicha expansión.

MATERIAL Y MÉTODOS

Muestreo

El muestreo se llevó a cabo entre el 14 y el 21 octubre de 2006 a bordo del B/O Hespérides, como parte del proyecto CARPOS (Flujos de CARbono mediados por el Plancton en ambientes Oligotróficos Subtropicales: una aproximación lagrangiana) se realizó un transecto de 8 estaciones en la zona oriental del Atlántico norte subtropical, desde el borde del giro oligotrófico hacia el centro (Fig. 3.1).

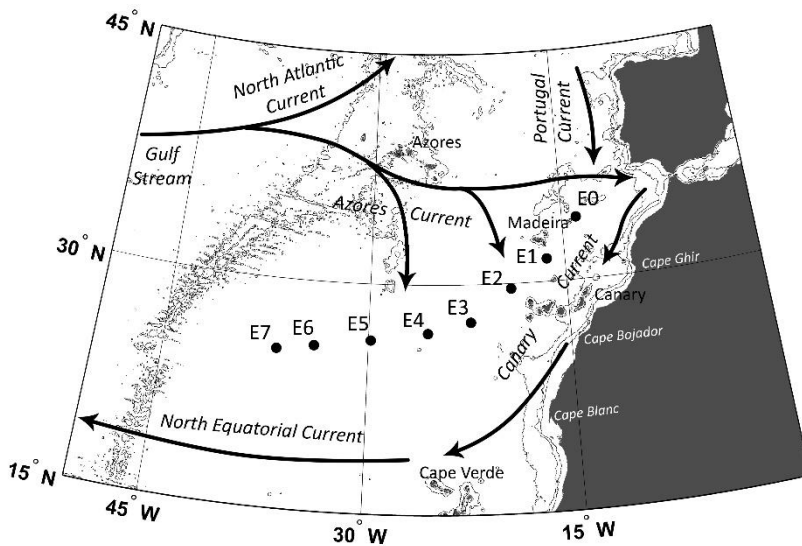


Figura 3.1 Mapa del transecto y las características oceanográficas de la zona.

La zona de estudio se caracteriza por corrientes de baja intensidad a diferencia de lo que ocurre en la zona oeste del Atlántico norte subtropical con corrientes bien definidas (Tomczak y Godfrey, 2001).

El transecto muestreado se sitúa entre las provincias biogeográficas NAST-E y CNRY (Longhurst, 2007), que a lo largo del año presentan un ciclo de expansión/contracción opuesto y complementario.

Variables ambientales

En cada estación se tomaron perfiles verticales de temperatura, salinidad, fluorescencia y concentración de oxígeno hasta los 300m de profundidad usando una sonda CTD *SeaBird* 19.

La sonda CTD iba acoplada a una roseta con la que se muestrearon profundidades concretas para medir la concentración de oxígeno empleando el método de Winkler (Grasshoff, 1983). Estos valores sirvieron para calibrar el oxímetro SBE 43 ($R^2=0.96$) y obtener así la saturación de oxígeno de la columna de agua.

Topografía dinámica

Se prepararon imágenes satelitales para completar y entender mejor los resultados recogidos “in situ” con la sonda CTD. Mediante estas imágenes podemos conocer los patrones de circulación existentes en la zona así como la presencia de estructuras de mesoescala.

Estas estructuras pueden alterar los patrones locales de distribución de las variables físico-químicas y de las comunidades biológicas mediante la advección de agua y organismos desde otros lugares.

Los valores altimétricos mapeados en una gradilla mercator de 0.33 fueron suministrados por Aviso (www.aviso.oceanobs.com), con el respaldo del centro nacional de estudios espaciales, CNES. Se empleó una media semanal obtenida por la combinación de los valores obtenidos mediante varios satélites (Topex/Poseidon, Jason-1, European Remote Sensing satellites [ERS 1 y 2], y Envisat) según el

método desarrollado por Le Traon et al. (1998). Se usó la altura de la superficie del mar, sus anomalías y las velocidades geostróficas derivadas para estudiar el posible efecto de las estructuras de mesoescala. Estas variables sirvieron para calcular la energía cinética de los eddies (EKE) y el parámetro de Okubo-Weiss (W) (Isern-Fontanet et al., 2003). Los eddies quedan así determinados como estructuras cerradas con valores negativos para el parámetro W, que entonces se pueden seguir en el espacio y el tiempo (ver Isern-Fontanet et al., 2003).

Zooplankton

En cada estación del transecto se tomó una muestra para estudiar la composición y estructura del zooplankton epipelágico. Las muestras se tomaron con una red WP2 triple de 60cm de diámetro y 200 μ m de luz de malla.

Las pescas verticales e integradas se realizaron desde los 200m de profundidad hasta la superficie, y en todas las estaciones se tomaron las muestras entre las 12:30 y las 13:30 hora local salvo para la estación E7 cuyo lance se realizó a las 9:00 horas. Las muestras fueron conservadas en una solución de formaldehído al 4% en agua de mar tamponado con bórax al 2,5%.

Para estimar la abundancia y la biomasa del zooplankton se tomó de cada muestra una alícuota que representase aproximadamente 1000 individuos de la comunidad. A continuación esa alícuota se tiñó durante 24 horas en oscuridad empleando una solución de eosina al 4% en agua de mar. Posteriormente la alícuota fue digitalizada a una resolución de 1200 ppp empleando un escáner HP Scanjet 8200.

La alícuota digitalizada fue analizada usando la aplicación informática “*Flamingo*” (González-Taboada et al. 2008; capítulo 1), que obtiene el

recuento de organismos en la alícuota así como una serie de parámetros individuales para cada organismo entre los que figura su área.

Aplicando la fórmula de Lehette y Hernández-León (2009; ver también Hernández-León y Montero, 2006):

$$Bm = 43.38 * S^{1.54}$$

Donde Bm es la biomasa seca de cada individuo expresada en μg y S el área del organismo planctónico digitalizado en mm^2 . Posteriormente se hace el sumatorio y se corrige por el porcentaje de la alícuota frente al total de la muestra, y así se estima la biomasa zooplanctónica para cada estación del transecto.

Quetognatos

Para estimar la abundancia y diversidad de los quetognatos las muestras zooplanctónicas fueron analizadas en su totalidad, contando e identificando cada uno de los ejemplares hasta el nivel de especie cuando fue posible [según Moreno (1973), Pierrot-Bults y Chidgey (1988), McLelland (1989) y Casanova (1999)].

Para la identificación y el recuento se utilizó un estereomicroscopio Leica MZ-12⁵, empleándose un microscopio Leica DMLS cuando fue necesaria una mayor resolución.

En cada estación se determinó la diversidad de los quetognatos calculando el número de especies presentes, el número de especies exclusivas, un índice de diversidad H y un índice de dominancia D.

La fórmula propuesta por Shannon (1949) es la que se empleó para calcular el índice H:

$$H = \sum (n_i/N) \ln(n_i/N)$$

Donde N es la abundancia total de los quetognatos y n_i representa la abundancia de la especie i .

El índice de dominancia D se calculó siguiendo a Simpson (1949):

$$D = \sum_{i=1}^S (n_i/N)^2$$

Donde S representa el número de especies presentes en la estación, n_i la abundancia de la especie i y N la abundancia total de quetognatos en dicha estación.

Análisis Estadísticos

En primer lugar para explorar las relaciones entre las diferentes especies se realizó una correlación de Pearson entre las abundancias de las diferentes especies de quetognatos a lo largo del transecto. Las abundancias fueron previamente transformadas logarítmicamente y para la correlación solo se emplearon las especies que estaban presentes en al menos tres de las estaciones.

También se realizaron correlaciones de Pearson entre la biomasa y abundancia del zooplancton, la abundancia total de quetognatos y los índices H y S obtenidos para cada estación del transecto. Para realizar todas las correlaciones se aplicó la función “*rcorr*” del paquete Hmisc (Harrell FE, 2004) usando la versión 2.15.2 de R (R Core Team, 2012).

Se realizaron análisis de ordenación y clasificación para conocer la semejanza entre las estaciones en función de las condiciones ambientales y los quetognatos. La combinación de ambos análisis permite contrastar la adecuación así como la mutua consistencia de los resultados (Clarke y Warwick, 1994).

Al estar las muestras repartidas a lo largo de un transecto podría darse un gradiente ambiental que facilite la presencia de un “efecto arco” lo que hace más complicado analizar los resultados obtenidos mediante análisis de ordenación (Wildi, 2010). Para evitar esto se realizó un escalamiento multidimensional no-paramétrico (NMDS) que a través de múltiples interacciones consigue mejorar la ordenación obtenida (Legendre y Legendre, 1998).

Los NMDS se realizaron usando la función “*metaMDS*” del paquete *vegan* (Oksanen et al., 2013). Este análisis de ordenación se realizó para las variables físicas así como para los quetognatos por separado. Previamente los datos de abundancia de quetognatos fueron transformados mediante una raíz cuadrada y una doble estandarización de Wisconsin, para que los resultados no se vieses desviados por el mayor peso relativo de las especies más abundantes.

La clasificación se analizó mediante sendos clúster jerárquicos. Además para los quetognatos se realizó un clúster aglomerante usando un método de vinculación sencillo. Este tipo de método de vinculación compara la semejanza de los dos miembros individuales más cercanos de cualquier grupo. Esto hace que sea más fácil ver el efecto de “encadenamiento” a medida que se unen nuevos miembros al grupo (Wildi, 2010), simplificando con ello la interpretación de los resultados obtenidos a lo largo de un transecto. Las clasificaciones jerárquica y aglomerante se realizaron con las funciones “*kmeans*” y “*hclust*” respectivamente ambas pertenecientes al paquete *Stats*.

Todas las gráficas se hicieron con el paquete “*ggplot2*” de R (Wickham, 2009).

RESULTADOS

Variables ambientales

Las condiciones oceanográficas a lo largo del transecto pasan de ser casi las de un mar templado, al norte del frente de las Azores, a unas condiciones totalmente subtropicales en el centro del giro subtropical del Atlántico norte (Fig. 3.1).

Hacia el centro del giro la temperatura y la salinidad aumentan mientras que la concentración de oxígeno y la fluorescencia disminuyen. Además la estación E5 supone una anomalía pues presenta el máximo en temperatura y salinidad y el mínimo en concentración de oxígeno de todo el transecto (Fig. 3.2).

Circulación superficial y estructuras de mesoescala

En el área de estudio se observó una anomalía positiva del nivel del mar así como un patrón de circulación convergente (Fig. 3.3a), mientras que el parámetro de Okubo-Weiss (W) confirmó que se trataba de un *eddy* anticiclónico. Se observó como este *eddy*, que se había formado cerca del archipiélago canario, se movía hacia el oeste asociado a otro *eddy* ciclónico del mismo origen, avanzando ambos a una velocidad aproximada de 100km al mes, Este tipo de anomalías han sido nombradas “*swesty*” por Pingree (1996; ver también Pingree y García-Soto, 2004).

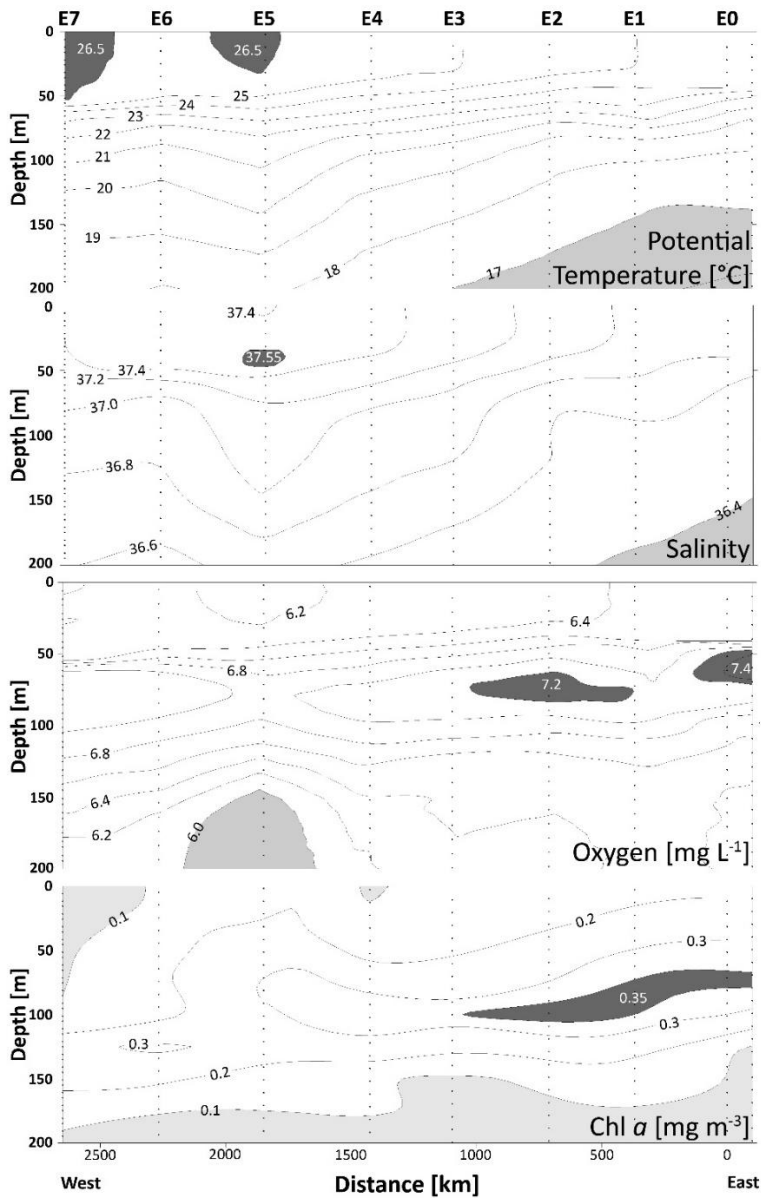


Figura 3.2 Variables ambientales a lo largo del transecto de (de González-Taboada et al., 2010).

El origen de las anomalías no explica los valores de temperatura y salinidad observados en la estación E5, por lo que se exploraron las velocidades geostroficadas de la zona en los días previos al muestreo.

Así se determinó que un mes antes el *eddy* anticiclónico estaba bajo la influencia de una corriente hacia el norte que traía agua desde la zona más meridional del giro subtropical (Fig. 3.3b y 3.3c), lo que explica los valores registrados en E5. Estos resultados se confirman siguiendo en el tiempo la floración de *Trichodesmium spp.* presente en la estación (ver González-Taboada et al., 2010).

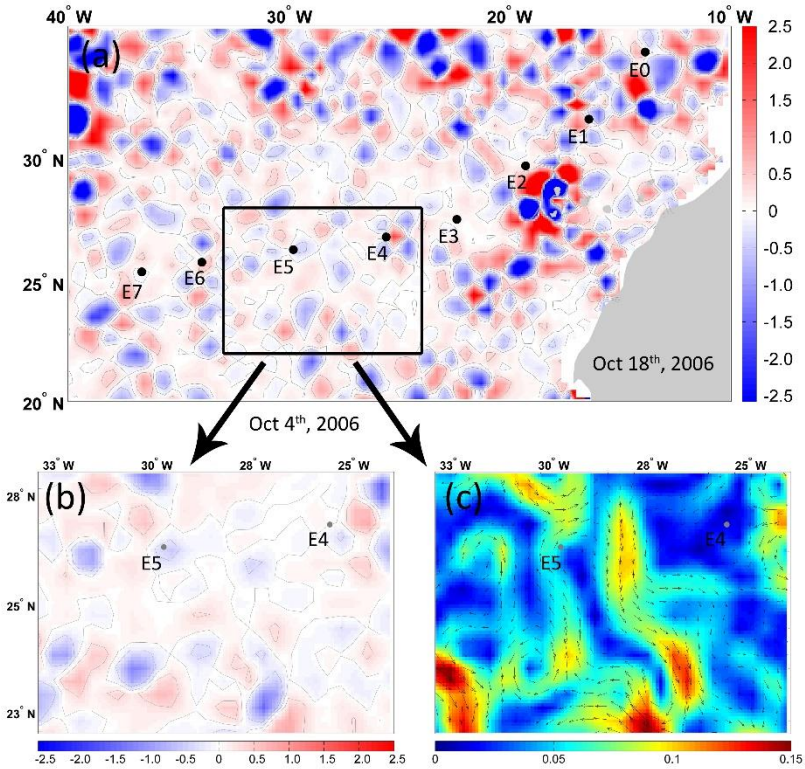


Figura 3.3 Circulación superficial y estructuras de mesoescala. El cuadro (a) representa los valores del parámetro W el día del muestreo. El (b) muestra los valores de W y el (c) la orientación y magnitud de las corrientes geostróficas, ambos 3 semanas antes de que la anomalía alcance la estación E5.

Variación en las condiciones ambientales

Las condiciones de ambientales cambian gradualmente a lo largo del transecto salvo para la estación E5 (Fig. 3.2), que supone una discontinuidad en el patrón observado.

Este cambio se analizó mediante una ordenación tipo NMDS y una clasificación tipo clúster jerárquico en la que se fijaron tres grupos; en ambos análisis se realizaron mil interacciones para obtener un resultado robusto. En cada estación se usaron los valores medios para los 200 primeros metros de la columna de agua. Los análisis se hicieron empleando las variables: temperatura potencial, salinidad, fluorescencia y concentración de oxígeno.

Las estaciones se agrupan por cercanía geográfica obteniendo tres grupos; tres estaciones representan el borde del giro, un par señalan una zona de transición y las últimas tres corresponden la zona central del giro (Fig. 3.4).

Entre la clasificación y la ordenación se observa cierta discrepancia y parece como si los resultados no fuesen consistentes entre sí. Tras analizar los resultados se comprobó que la temperatura era la principal responsable de lo observado, así que se repitió el análisis omitiendo dicha variable.

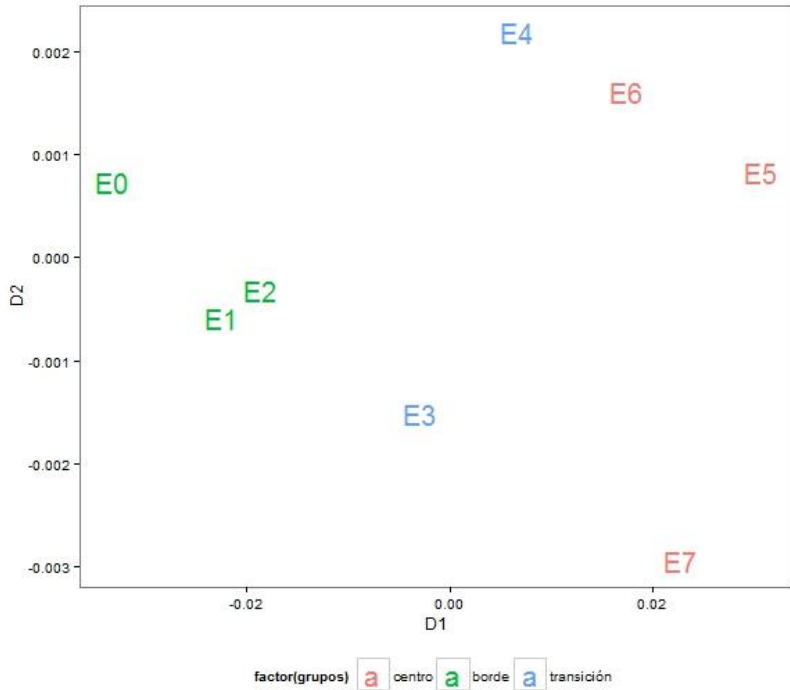


Figura 3.4 Ordenación NMDS de las estaciones según las variables ambientales. Los grupos son el resultado del clúster jerárquico.

Los nuevos resultados muestran que el borde del giro está representado por las mismas tres estaciones. Sin embargo el resto se agrupa de forma distinta, por un lado la estación E5, que es una singularidad, y por el otro el resto de las estaciones que corresponden al centro del giro oligotrófico subtropical (Fig. 3.5).

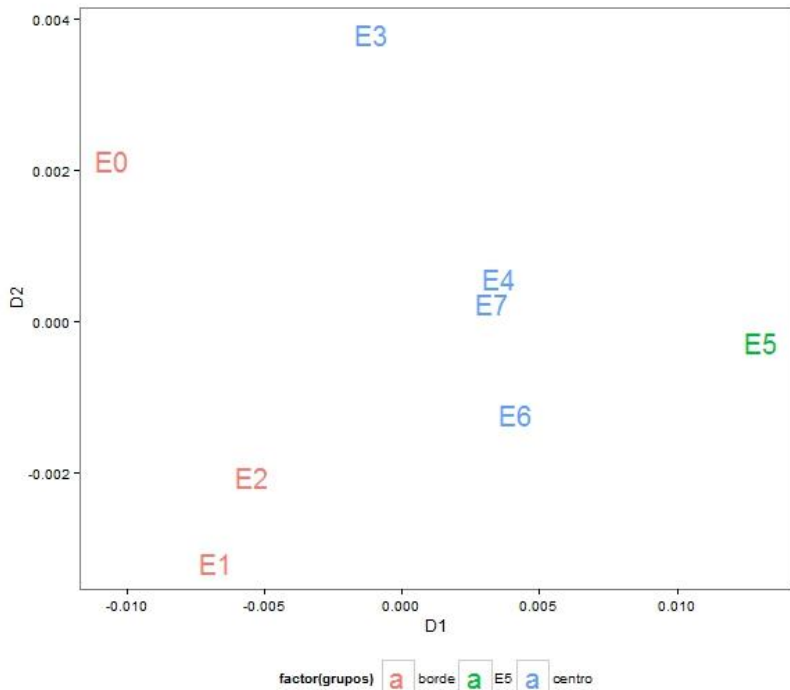


Figura 3.5 Ordenación NMDS según las variables ambientales excepto la temperatura. Los grupos son el resultado del clúster jerárquico.

Los nuevos resultados (Fig. 3.5) reflejan mejor lo observado en los perfiles de la sonda CTD (Fig.3.2) y parecen ser más consistentes entre sí. Esto se corrobora al comprobar la suma de cuadrados del clúster jerárquico en uno y otro análisis. En el clúster sin temperatura la suma de cuadrados es más de 24 veces menor que en el análisis que la incluye.

Zooplancton

La abundancia del zooplancton se reduce hacia el centro del giro oligotrófico, excepto por la estación E5 que nuevamente se aleja del patrón general y presenta un máximo relativo (Fig. 3.6).

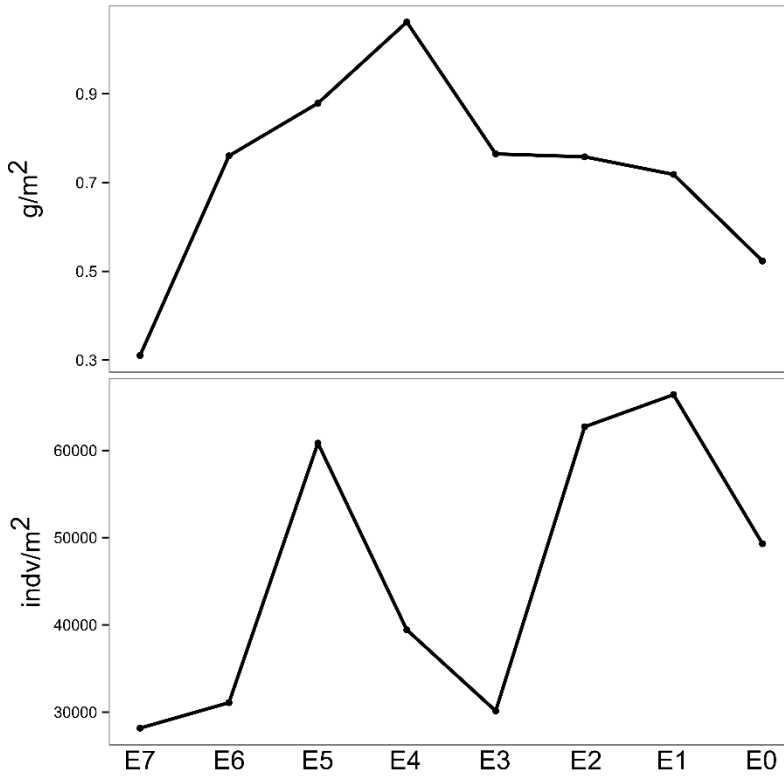


Figura 3.6 Abundancia (indiv/m²) y biomasa seca (g/ m²) del zooplancton a lo largo del transecto.

La biomasa muestra un único máximo hacia al centro, E4, y disminuye de forma similar hacia los dos extremos del transecto (Fig. 3.6). Lo más curioso son las discrepancias entre abundancia y biomasa que no presentan en el mismo patrón. Esto indica que entre unas estaciones y otras hay diferencias en el tamaño de los individuos, y estaciones como E3 y E4, baja abundancia y alta biomasa, presentan zooplancton de mayor tamaño que E1, E2 y E5, con abundancias altas y biomazas bajas (Fig. 3.6).

Quetognatos

Los quetognatos siguen un patrón similar al mostrado por la abundancia total del zooplancton y su número disminuye hacia el centro del giro, con un segundo máximo en la E5. Sin embargo se aprecian diferencias entre las abundancias de las diferentes especies (Tabla 3.1).

Tabla 3.1 Abundancia (indv/m²) de los quetognatos a lo largo del transecto

Especie	E0	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7
<i>Caecosagitta macrocephala</i>	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Decipisagitta decipiens</i>	18	0	0	0	0	0	0	0
<i>Flaccisagitta enfiata</i>	0	439	99	0	57	184	14	8
<i>Flaccisagitta hexaptera</i>	732	78	156	0	53	14	32	56
<i>Krohnitta pacífica</i>	0	0	0	0	0	142	0	0
<i>Krohnitta subtilis</i>	544	845	622	460	241	0	113	4
<i>Mesosagitta minima</i>	114	615	159	0	0	0	0	0
<i>Mesosagitta sibogae</i>	0	0	0	0	0	0	18	0
<i>Pseudosagitta lyra</i>	84	88	39	74	42	114	99	146
<i>Pseudosagitta maxima</i>	0	0	64	0	7	0	21	160
<i>Pterosagitta draco</i>	116	417	318	160	110	120	28	38
<i>Sagitta bipunctata</i>	0	106	39	70	25	0	81	0
<i>Serratosagitta serratodentada</i>	78	325	262	0	113	714	35	0
<i>Serratosagitta tasmanica</i>	4	0	0	70	0	0	0	0
Juveniles	3044	241	127	920	95	1274	57	142
Total	4734	3155	1885	1754	743	2562	499	558

Las únicas especies presentes en todas las estaciones son *Pseudosagitta lyra* y *Pterosagitta draco*, la primera es más abundante hacia el centro del giro mientras que la segunda lo es más hacia el borde. Otras especies con distribución similar a *Pterosagitta draco* son *Krohnitta subtilis*, ausente sólo en la estación E5, y *Mesosagitta minima*, sólo presente en las estaciones del borde (Tabla 3.1).

La diversidad de la comunidad de quetognatos no presenta un patrón claro a lo largo del transecto (Tabla 3.2); la mayor diversidad y la menor dominancia se dan en la estación E6 que pertenece al centro del giro (Fig. 3.4 y 3.5).

Tabla 3.2 Diversidad de los quetognatos a lo largo del transecto

	E0	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	Acumulado
nº especies	8	8	9	5	8	6	9	7	14
nº especies exclusivas	1	0	0	0	0	1	1	1	4
	Media								
H Shanon	1.45	1.82	1.84	1.28	1.74	1.33	1.95	1.39	1.60
D Simpson	0.31	0.19	0.20	0.36	0.22	0.36	0.17	0.30	0.26

El número total de especies presentes a lo largo del transecto fue de 14, de las cuales 4 sólo se registraron en una única estación. Estas especies con un único registro parecen ser más comunes en los extremos del transecto, sobre todo en el centro del giro (Tabla 3.2).

Los cambios en los índices de diversidad y dominancia no se relacionan con la abundancia o biomasa zooplanctónica, ni con la abundancia total de los quetognatos (Tabla 3.3).

Tabla 3.3 Resultado de la correlación de Spearman entre los índices H y S con la abundancia (N Zoo) y la biomasa (Bm Zoo) zooplanctónicas así como la abundancia total de los de quetognatos. Ninguno de los resultados es significativo.

	H	D
N Zoo	0.23	-0.18
Bm Zoo	0.32	-0.20
Quetognatos	0.22	-0.22

Se exploraron las relaciones entre las especies más comunes de quetognatos, presentes al menos en tres de las estaciones, y se observó un grupo de especies con distribución similar señalado por las correlaciones positivas halladas entre todas las especies que forman el grupo (Fig. 3.7).

Este grupo de especies con distribución similar está compuesto por: *Flaccisagitta enflata*, *Krohnitta subtilis*, *Mesosagitta minima*, *Pterosagitta draco* y *Sagitta bipunctata*. Aunque todas las especies del grupo presentan una correlación positiva entre sus abundancias, el grado de coincidencia varía de unas a otras (Fig. 3.7). Además se

puede ver otro grupo formado por: *Flaccisagitta hexaptera*, *Pseudosagitta lyra* y *Pseudosagitta máxima*. Si bien este grupo parece menos homogéneo y no se caracteriza por una correlación positiva entre la abundancia de sus especies, sí que todas presentan una correlación negativa frente a la abundancia de las especies del primer grupo (Fig. 3.7).

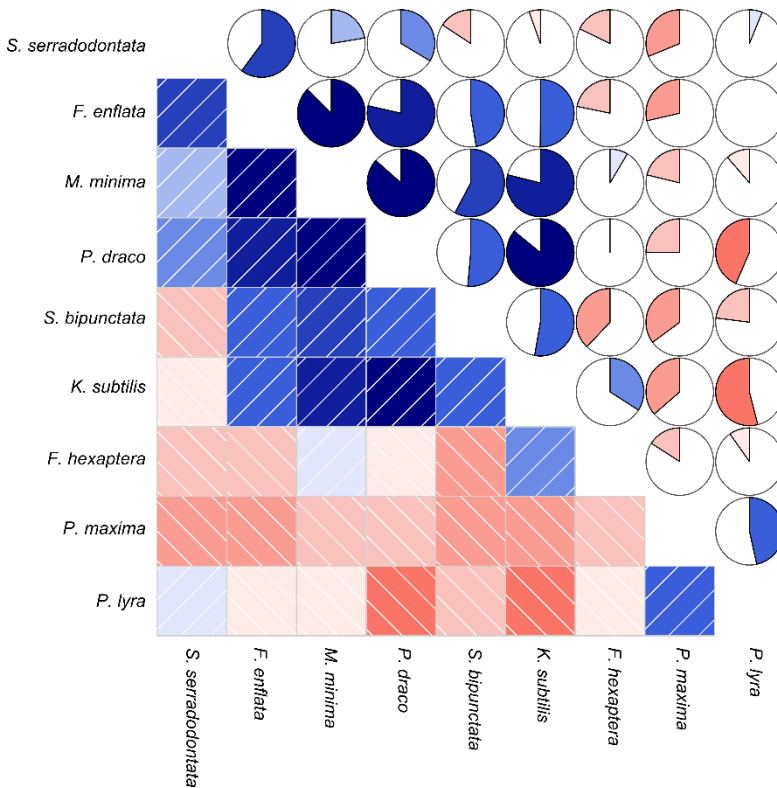


Figura 3.7 Correlograma de las especies presentes en al menos en 3 estaciones del transecto. El color azul representa correlaciones positivas y el rosa negativas. En la diagonal inferior se representan los valores con cuadrados sombreados donde la intensidad del color señala la intensidad de la correlación, mientras que en la diagonal superior la intensidad se representa con el color y la porción de círculo coloreada.

La diversidad de los quetognatos no presenta un patrón claro (Tablas 3.2 y 3.3), no obstante a lo largo del transecto la composición específica y las abundancias sufren variaciones (Tabla 3.1). Esta variación se puede resumir en tres grupos en función de la abundancia y la composición específica de los quetognatos: un grupo que representaría el borde del giro oligotrófico, otro grupo que comprendería las estaciones de la zona más central y por otro lado y en solitario la estación E5 (Fig. 3.8).

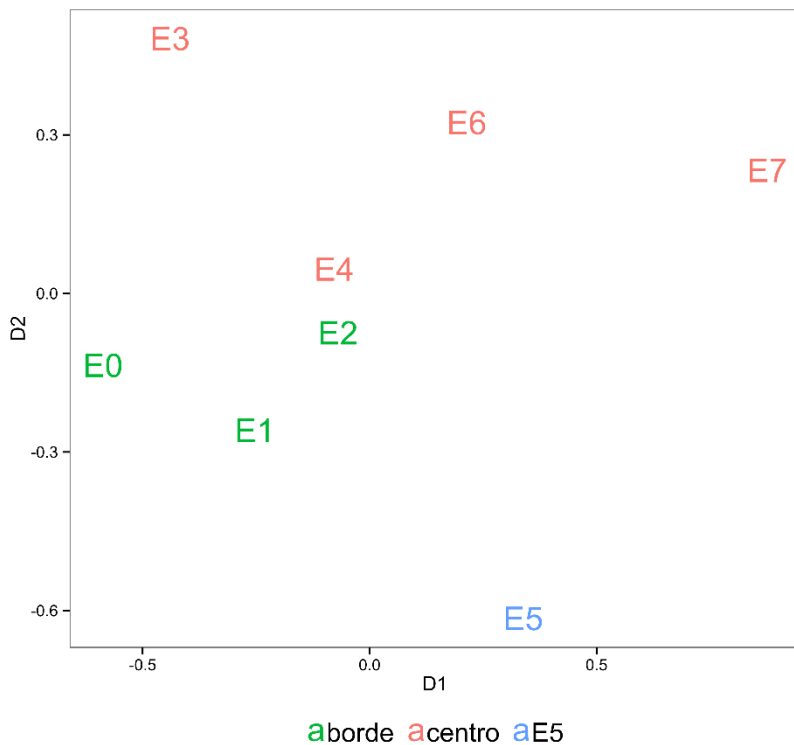


Figura 3.8 Ordenación NMDS de las estaciones según la comunidad de quetognatos. Los grupos son el resultado del clúster jerárquico.

La estación E5 no sólo es seleccionada como un grupo a parte e independiente en el clúster jerárquico, sino que en el NMDS está claramente separada del resto de estaciones que forman el transecto (Fig. 3.8).

La coherencia entre ambos análisis nos hace confiar en la robustez de los resultados, no obstante se realizó otro clúster en este caso aglomerante para poder ver como se iban agrupando las diferentes estaciones en función de su semejanza (Fig. 3.9).

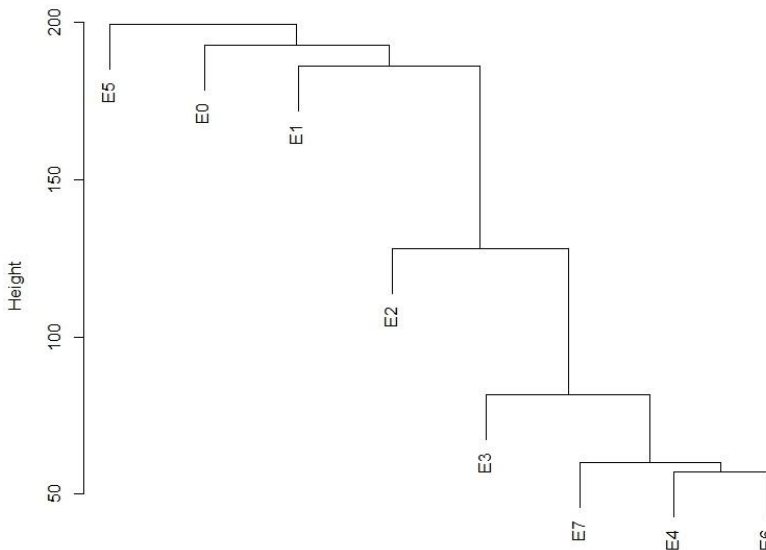


Figura 3.9 Dendrograma de las estaciones en función de su respectiva comunidad de quetognatos a partir de un clúster de tipo sencillo.

Las estaciones de la zona central de giro oligotrófico presentan una mayor semejanza especialmente E4, E6 y E7. El resto de las estaciones se agrupa gradualmente manteniendo el mismo orden que si se agrupasen por consideraciones espaciales, excepto nuevamente

la estación E5 que es la estación que menos se parece a ninguna otra del transecto (Fig. 3.9).

Además las diferencias en la comunidad de quetognatos son mayores hacia el borde del giro, como se puede comprobar al comparar la altura en las uniones de las estaciones del borde y del centro del giro respectivamente (Fig. 3.9).

DISCUSIÓN

Variables ambientales

Las aguas superficiales del Atlántico norte subtropical, hasta los 500m de profundidad, se dividen en dos tipos: el agua central del Atlántico este (ENACW) y el agua central del Atlántico oeste (WNACW). Según Emery y Meincke (1986) la principal diferencia entre una y otra es que las del oeste (WNACW) tiene una mayor temperatura.

A la vista de nuestros resultados (Fig. 3.2) y la clasificación de Emery y Meincke (1986) parece que las aguas superficiales que encontramos en todas las estaciones de nuestro transecto son originarias del Atlántico oeste (WNACW).

Sin embargo otros autores han descrito el cambio en salinidad a 150m como el mejor indicador de la presencia del frente y la corriente de Azores, además al noreste de esta zona las aguas superficiales son de tipo ENACW (Pérez et al., 2003). En el transecto analizado en este estudio el cambio en salinidad a 150m de profundidad se produce entre las estaciones E2 y E3, así las tres primeras estaciones, E0, E1 y E2, presentarían aguas superficiales de Atlántico este y estarían en la zona del frente de Azores, mientras que el resto de las estaciones, E3, E4, E5, E6 y E7, presentarían aguas del Atlántico oeste. Además se observan anomalías altimétricas de gran intensidad entre la estación E2 y E3 (Fig. 3.3), que señalarían la zona por donde pasa la rama sur de la corriente de Azores que separaría a su paso las provincias NAST-E y CNRY.

Esta segunda caracterización de las masas de agua presentes coincide mejor con nuestros resultados ya que en ambos casos, incluyendo o no la temperatura (Fig. 3.4 y Fig. 3.5), las tres primeras estaciones

fueron agrupadas como un conjunto uniforme en función de sus variables ambientales. Esta caracterización llevaría la influencia de las WNACW hasta los 22° W, zona que Pérez et al. (2003) encontraron bajo influencia de ENACW. No obstante otros trabajos en el frente de Azores describen la influencia de WNACW hasta los 22° W o incluso más al este (Fiúza y Halpern, 1982 y Ríos et al., 1992).

La inconsistencia entre la agrupación y la ordenación al incluir todas las variables ambientales (Fig. 3.4) se debe a la temperatura como demuestra el pronunciado descenso de la suma de cuadrados del clúster al eliminarla. Esto se debe a que la estación E5 es diferente a las demás en todas las variables (Fig. 3.2), sin embargo su temperatura más elevada la acerca a las estaciones del centro del giro y esta única variable sesga el análisis.

Otros autores en esta misma zona para definir el cambio de una masa de agua a otra sólo utilizan el cambio en salinidad (Pérez et al., 2003), y para conocer el intercambio entre aguas advectadas, como las de E5 (Fig. 3.3) y las aguas circundantes se emplea el cambio en salinidad y no en temperatura (Schmitt y Olson, 1985; Olson, 1986).

Estas últimas consideraciones así como la mayor consistencia con lo observado del clúster sin temperatura (Fig. 3.5) apoyan los resultados que agrupan las estaciones en estaciones del borde, o con aguas tipo ENACW, y estaciones del giro, con WNACW, y dentro de ellas estaría un tercer grupo formado por E5 en solitario.

Las variables ambientales de E5 se ven afectadas por una estructura de mesoescala que transportó agua desde zonas más meridionales del giro (Fig. 3.3), haciendo de esta estación una singularidad a lo largo del transecto muestreado.

El efecto de esta estructura de mesoescala se evaluó empleando imágenes satelitales y calculando las velocidades geostróficas a partir

de ellas. Los resultados así obtenidos son fiables ya que en la misma zona y para una estructura similar se contrastaron con éxito los resultados del análisis de imágenes satelitales con estimas “*in situ*” mediante una sonda ADCP (Pérez et al., 2003).

Además de la singularidad físico-química la estación E5 también presenta particularidades en sus características biológicas; con una floración de *Trichodesmium spp.* (González-Taboada et al., 2010) y una comunidad zooplanctónica singular y diferenciada del resto de las estaciones del transecto (Ramón, 2009). Todas estas evidencias apoyan la presencia de una masa de agua diferente en dicha estación.

Zooplancton

La biomasa así como la abundancia del mesozooplancton disminuyen hacia el oeste a medida que avanzamos hacia una zona más oligotrófica (Fig. 3.6). Este patrón coincide con lo observado por Hernández-León et al. (1999) en un transecto muy similar en la misma zona. Además los resultados concuerdan con lo observado por otros autores que encontraron las menores biomásas del océano Atlántico norte en el giro oligotrófico (Isla et al., 2004a).

El aumento de abundancia que se da en la estación E5 no tiene un reflejo en un aumento similar de biomasa, lo que indica que el mesozooplancton de esa estación está constituido por individuos de menor tamaño que el resto. Esto también se puede observar en los quetognatos que presentan un gran número de juveniles de pequeño tamaño en la estación (Tabla 3.1).

La estación E5 se caracteriza por presentar una masa de agua de origen más meridional (Fig. 3.3) y una floración de *Trichodesmium spp.* que se ha movido asociada a ella mientras se desarrollaba en el tiempo

(González-Taboada et al., 2010). Se sabe que esta cianobacteria es fuente de alimento para varios organismos del mesozooplankton (Carpenter, 1983 y O'Neil y Roman, 1992), lo que supondría una fuente de energía para el zooplankton. Esto puede ser confirmado por la elevada abundancia del copépodo *Macrosetella gracilis* en la estación (Ramón, 2009), uno de los organismos que se alimenta de *Trichodesmium spp.* (Roman 1978), y que además es un copépodo de pequeño tamaño confirmando la dominancia de este tipo de zooplankton.

El zooplankton bajo el efecto de estructuras de mesoescala similares incrementa su biomasa con el paso del tiempo (Wiebe et al., 1985; Hernández-león et al., 2001; Goldthwait y Steinberg, 2008). En concreto Davis y Wiebe (1985) observaron un aumento en la abundancia y la biomasa zooplanctónica, no obstante el aumento en abundancia precedió en un mes al de la biomasa. Además Cowles et al. (1987) en la misma zona del Atlántico norte subtropical, determinaron que tras una floración fitoplanctónica, los copépodos de pequeño tamaño son los primeros en aumentar su abundancia pudiendo llegar a doblarla, respondiendo a la floración en un plazo aproximado de 10 días.

Todo esto muestra como el zooplankton responde a estas entradas de energía al sistema. Primero crecen los pequeños herbívoros y omnívoros, aumentando principalmente la abundancia, y luego en una segunda fase se da un aumento en biomasa caracterizada principalmente por un aumento en los organismos de mayor tamaño (Wiebe et al., 1985; Hernández-león et al., 2001; Goldthwait y Steinberg, 2008), especialmente los carnívoros y entre ellos los quetognatos (Davis y Wiebe, 1985).

Lo anteriormente expuesto explicaría la ausencia de un máximo de biomasa zooplanctónica en la estación E5, ya que la comunidad

presente en la zona está aún en fase de crecimiento poblacional y con el tiempo podría llegar a acumular una mayor biomasa, especialmente de carnívoros de mayor tamaño, lo que podría suceder al desarrollarse la gran cantidad de juveniles de quetognatos presentes en la estación.

Además se ha observado un aumento del zooplancton que realiza migración vertical diaria en este tipo de estructuras de mesoescala (Yebra et al., 2005; Goldthwait y Steinberg, 2008; Landry et al., 2008), especialmente el de mayor tamaño (Roman et al., 1985; Hernández-León et al., 1999). Esto sesgaría aún más la comunidad epipelágica diurna hacia individuos de menor talla haciendo difícil o imposible detectar incrementos en la biomasa zooplanctónica. Esto es constatado por Roman et al. (1985) que no detectaron un incremento en la biomasa utilizando pescas desde 200m de profundidad a superficie, mientras que con pescas realizadas a mayor profundidad si se detectó (Davis y Wiebe, 1985).

Quetognatos

Las 14 especies determinadas en el presente trabajo ya fueron encontradas en esta margen del Atlántico aunque en una zona más meridional; también coinciden las especies dominantes, *Flaccisagitta enflata*, *Krohnitta subtilis* o *Pterosagitta draco*, así como el número de especies epipelágicas que en su zona de muestreo fueron entre 8 y 10 (Pierrot-Bults y Nair, 2010).

El número de especies así como la diversidad, índices H y S, de este grupo no sigue ningún patrón claro a lo largo del transecto muestreado. No obstante es obvio que no disminuyen hacia el centro del giro oligotrófico puesto que el mayor número de especies y la mayor diversidad los encontramos en la estación E6 (Tabla 3.2), una de las más cercanas al centro del giro.

Los valores de H y S encontrados coinciden con los observados en otras latitudes (Liang y Vega-Pérez, 2001; Liang y Vega-Pérez, 2002; Johnson y Terazaki, 2003; Bohata y Koppelman, 2013). En concreto los valores de H registrados sólo son superados por los de Johnson y Terazaki (2003) para una columna de 800m de profundidad, que ve incrementada su diversidad gracias a las especies batipelágicas y mesopelágicas profundas. Así que se puede concluir que las comunidades de quetognatos analizadas se encuentran entre las más diversas.

Además no se encuentra relación alguna entre los índices de diversidad, H y S y la abundancia o biomasa zooplanctónica (Tabla 3.3). La abundancia y biomasa del zooplancton pueden ser consideradas como un indicador de su productividad, así que la diversidad de los quetognatos en el giro oligotrófico del Atlántico norte no disminuye con la productividad zooplanctónica. Aunque en los ecosistemas terrestres existe una relación positiva entre la biodiversidad y la productividad (Tilman 1994 y 1996), en los ecosistemas pelágicos la mayor riqueza específica se da en las zonas de productividad baja (Angel, 1993).

Hutchinson (1961) demostró teóricamente cómo variaciones intermedias del ambiente pueden mantener una mayor diversidad de la que le correspondería al plancton "*a priori*". Hoy en día se sabe que los giros subtropicales son menos homogéneos de lo que se creía y presentan cambios en distintas escalas temporales (Levitus, 1989; Karl y Lukas, 1996; Karstensen y Quadfasel, 2002; Yasuda y Kitamura, 2003), lo que favorecería la elevada diversidad encontrada en la zona pelágica subtropical (van der Spoel y Pierrot-Bults, 1979; Woodd-Walker et al., 2002).

El transecto se divide en tres grupos de estaciones según la abundancia y composición específica de los quetognatos. El primer grupo sería el formado por las estaciones del principio del transecto (E0, E1 y E2), situadas en el borde del giro y bajo la influencia de la rama sur de la corriente de Azores que cierra la provincia NAST-E. Estas tres estaciones se caracterizan por la presencia de *Mesosagitta minima*, que sólo aparece en dichas estaciones. *M. minima* está descrita como una especie de mezcla de masas de aguas y no se distribuye hacia el interior de los giros subtropicales (Bieri, 1959; McLelland, 1989). En nuestro transecto *M. minima* es una especie indicadora de aguas mezcladas de tipo ENACW y estaría ausente de las zonas con origen occidental (WNACW).

Otra especie que sólo se encuentra en las estaciones del borde del giro es *Decipisagitta decipiens* (Tabla 3.1). Si bien es difícil concluir nada sobre la misma debido a su confusión en el pasado con *Mesosagitta sibogae*, lo que nos da una idea falseada de su distribución y afinidades (Pierrot-Bults y Nair, 1991). Normalmente también se le considera una especie con afinidad por aguas más frías (McLelland, 1989; Palma y Silva, 2004) y por tanto no estaría presente en las estaciones más cálidas del centro del giro subtropical o su distribución sería más profunda fuera de la zona epipelágica.

Además la abundancia de *M. minima* se relaciona positivamente con la abundancia de *Krohnitta subtilis*, *Pterosagitta draco*, *Sagitta bipunctata* y *Flaccisagitta enflata* (Fig. 3.7), todas ellas especies con una distribución tropical-subtropical (Pierrot-Bults y Nair, 1991). Si bien estas especies no son exclusivas del borde del giro subtropical, sí presentan sus mayores abundancias en estas estaciones (Tabla 3.1), lo cual caracteriza a los quetognatos del borde por la presencia *Mesosagitta minima* y por las elevadas abundancias de las especies arriba indicadas.

Las especies de quetognatos del borde, o de las estaciones del “grupo mínima”, son todas epipelágicas salvo *K. subtilis* (Casanova, 1999). En cambio las especies que se relacionan negativamente con ellas, *Flaccisagitta hexaptera*, *Pseudosagitta lyra* y *Pseudosagitta máxima* (Fig. 3.7), son todas mesopelágicas (Casanova, 1999). Esto nos indica que las especies epipelágicas tienen distribuciones similares a lo largo de nuestro transecto, mientras que las mesopelágicas no. La abundancia de las especies mesopelágicas es mayor cuanto menor es la de epipelágicas; sin embargo la especie mesopelágica que abunda en cada estación es diferente y por eso dentro de este grupo no se da una correlación positiva entre las abundancias de las especies que lo forman.

Hacia el centro del giro subtropical la abundancia de los quetognatos sufre un descenso; esto se aprecia especialmente en las especies más abundantes, *K. subtilis* y *P. draco* (Tabla 3.1). Además aumenta la importancia relativa de las especies mesopelágicas, especialmente de *Pseudosagitta lyra*.

La estación más al oeste (E7) está dominada por una especie mesopelágica, *P. máxima*, pero esto puede deberse a un cambio en la hora del muestreo más que a un gradiente longitudinal. En la estación E7 la muestra se tomó más cerca del amanecer, mientras que en el resto del transecto las pescas se realizaron cerca del mediodía, y se sabe que las especies de mayor profundidad ascienden en la columna de agua durante la noche (Pierrot-Bults y Nair, 1991 y citas en él). Esto haría que la abundancia de *P. máxima* se incrementase por el ascenso nocturno de la especie, posibilidad que se ve reforzada por la presencia de *Caecosagitta macrocephala*. Esta última especie tiene una distribución batipelágica y en la zona sólo se encuentra en los primeros 200m de la columna de agua durante la noche (ver capítulo 4),

comportamiento que ya había sido observado en el Atlántico (Pierrot-Bults y Nair, 1991).

Finalmente los quetogantos de la estación E5 se diferencian del resto de las estaciones del centro del giro subtropical (Fig. 3.8). Esta estación como ya vimos se ve influenciada por una estructura de mesoescala que transporta agua y organismos desde zonas más meridionales (Fig. 3.3). Esto se ve reflejado en la presencia de *Krohnitta pacifica*, especie que sólo está presente en E5. Esto nuevamente deja patente la singularidad que representa esta estación en el transecto analizado, como también se ve en los resultados de Ramón (2009) González-Taboada et al. (2010) y Aranguren-Gassis et al. (2011).

En la estación E5 *K. pacifica* sustituye a *K. subtilis* (Tabla 3.1); la segunda es una especie epipelágica o mesopelágica somera de distribución subtropical, que se distribuye desde los 40° N a los 40°S de forma global (Pierrot-Bults y Nair, 1991). Por el contrario *K. pacifica* es una especie epipelágica que se distribuye únicamente en las zonas tropicales (Casanova, 1999). Grant (1991) analizando un grupo de especies similar al aquí estudiado señala a *K. pacifica* como una especie con afinidad por temperaturas y salinidades elevadas. Esto señala a *K. pacifica* como una especie indicadora de aguas meridionales para esta zona del giro subtropical, pudiendo su presencia ser un indicador de la advección de agua desde la zona sur del giro oligotrófico.

En otras latitudes otros autores comprobaron que la especie de quetognato presente en una masa de agua transportada coincidía con el origen de la masa de agua, en vez de con las especies presentes en las aguas alrededor de la estructura de mesoescala (Isla et al., 2004b; Fernández et al., 2004).

Además de la presencia de *Krohnitta pacifica*, la estación E5 se caracteriza por las elevadas abundancias de *Flaccisagitta enflata* y *Serratogitta serratodentada* (Tabla 3.1). La primera especie se ha encontrado anteriormente asociada a *K. pacifica* en diversas ocasiones y latitudes, en aguas con temperatura y salinidad elevadas (Grant, 1991; Liang y Vega-Pérez, 2001; Liang y Vega-Pérez, 2002). *S. serratodentada* se ha descrito como una especie oceánica presente en un amplio rango latitudinal y por tanto también de temperaturas (Casanova, 1999; Pierrot-Bults y Nair, 1991); sin embargo también se ha descrito como una especie con afinidad por altas salinidades como las encontradas en E5 (Furnestin, 1979; McLelland, 1989; Grant, 1991; Liang y Vega-Pérez, 2001; Liang y Vega-Pérez, 2002).

La relación entre estas estructuras de mesoescala y la diversidad no es clara y puede variar de unos sitios a otros (Beaugrand et al., 2002). Algunos autores han encontrado una menor diversidad zooplanctónica en las aguas transportadas que en las adyacentes (Isla et al., 2004b), mientras que para los quetognatos se encontró una mayor diversidad dentro de ellas (Johnson y Terazaki, 2003).

En el transecto analizado en este estudio, los quetogatos de E5 presentan una menor diversidad que en las estaciones adyacentes (Tabla 3.2). No obstante este resultado no tiene por qué oponerse a lo indicado por Johnson y Terazaki (2003) en el Pacífico. En su estudio se observa como las especies transportadas en la masa de agua permanecen con la misma distribución vertical mientras que las especies “autóctonas” desplazan su distribución hacia zonas más profundas, aumentando la diversidad para toda la columna y no en los primeros 200m de la misma. Si en E5 se diese un comportamiento análogo las especies, como *Krohnitta subtilis*, que están ausentes en E5 pero presentes en las estaciones adyacentes pueden haberse hundido en la columna de agua, quedando fuera de la zona

epipelágica. Así la diversidad en toda la columna quizás sea mayor, como en el caso de Johnson y Terazaki (2003), mientras que la diversidad de los quetognatos disminuye en la zona epipelágica.

CAPÍTULO 4

Variación circadiana en la distribución y alimentación de los quetognatos en el giro subtropical del Atlántico norte.

INTRODUCCIÓN

Los giros subtropicales son considerados una de las zonas más estables de los océanos, en ellos la temperatura y la salinidad no sufren grandes cambios estacionales a diferencia de lo que ocurre en las zonas templadas o ecuatoriales (Voituriez y Herbland, 1977; Kaiser y Postel, 1979).

En las aguas subtropicales la transferencia de energía entre los niveles tróficos es elevada y rápida (Calbet et al., 2004; Cáceres et al., 2013), y debe ser canalizada a través del bucle microbiano y el zooplancton. Es un sistema muy dinámico con una elevada producción primaria (Goldman et al., 1979) bajo un control herbívoro mediante el consumo (Storm, 2002) y la regeneración de nutrientes (Sterner, 1986).

La mayoría de los trabajos sobre zooplancton realizados en estas zonas se centran en el efecto que las poblaciones tienen sobre el fitoplancton, consumo (Huskin et al., 2001; Isla et al., 2004a) o el control de su estructura vertical (Roman et al., 1986), así como el papel de la migración vertical como transporte de materia orgánica e inorgánica (Longhurst et al., 1990).

En el océano Atlántico el giro subtropical del hemisferio norte es la zona que presenta una menor biomasa zooplanctónica y esto se relaciona con la baja biomasa fitoplanctónica (Finenko et al. 2003; Isla et al., 2004a). Sin embargo a pesar de esta baja biomasa la zona presenta una alta diversidad y un mayor porcentaje de zooplancton carnívoro (Woodd-Walker et al., 2002).

La combinación de una baja biomasa zooplanctónica y un mayor porcentaje de zooplancton carnívoro, podría actuar como una perturbación dentro la comunidad zooplanctónica reduciendo la competencia y favoreciendo así una mayor diversidad de la que en principio le correspondería a un medio por lo demás tan estable (Hutchinson, 1961).

Aunque los ctenóforos o las medusas tienen mayores tasas de ingestión (Fraser, 1969; Reeve, 1980), la mayor abundancia de los quetogantos hace que estos sean considerados como la principal vía de transferencia de biomasa hacia niveles tróficos superiores (Reeve, 1970). Así los quetogantos podrían ser una parte importante de la “bomba biológica” (Volk y Hoffert, 1985) en los giros subtropicales y contribuir al secuestro de CO₂ por el océano. Todo ello hace que sea de especial interés evaluar la alimentación de los quetogantos en los giros subtropicales así como su impacto sobre el resto del zooplancton.

La mayoría de los trabajos sobre el zooplancton subtropical han sido realizados en una única zona y se extrapolan para grandes áreas del océano (ver la revisión de Longhurst y Harrison, 1989). Esto se ha tratado de paliar realizando dos estudios lagrangianos uno en el centro del giro oligotrófico del Atlántico norte subtropical y otro en el borde oriental del mismo (más detalles en Aranguren-Gassis et al., 2012; Cáceres et al., 2013), para comparar las características de una y otra zona.

Además la gran mayoría de los trabajos sobre la alimentación de quetognatos son monoespecíficos (Kimmerer, 1984; Stuart y Verheye, 1991; Gibbons, 1992; Terazaki, 1996; Saito y Kjørboe, 2001; Giesecke y González, 2004; Baier y Terazaki, 2005; Bonnet et al., 2010). En el caso del Atlántico norte subtropical todos los estudios corresponden a la zona occidental del mismo (Feigenbaum, 1979; Reeve, 1980; Baier y Purcell, 1997b; Bushing y Feigenbaum, 1984; Coston-Clements et al.,

2009), por lo que no existe información sobre el papel del grupo en el centro y en el borde oriental del giro oligotrófico.

El objetivo del presente trabajo es conocer la alimentación de los quetognatos así como las variables que pueden influir sobre ella. Además como se sabe desde hace tiempo, los quetogantos pueden variar su tasa de ingestión a lo largo del día (Feigenbaum, 1991 y citas en él), por lo que también se analizará dicha posibilidad que además ayudará a obtener unas estimas más representativas del impacto de la alimentación del grupo.

También se analizarán los cambios de abundancia del grupo a una escala temporal corta, 24 horas, para ver qué factores son los que influyen sobre su distribución a dicha escala. A la vez se estudiará si los quetogantos presentan migración vertical diaria entre la zona epipelágica y las zonas más profundas de la columna de agua. Finalmente se analizará si entre el centro y el borde del giro oligotrófico existen diferencias en todas o algunas de estas características.

MATERIAL Y MÉTODOS

Muestreo

El muestreo se llevó a bordo del B/O Hespérides en el contexto de dos estudios lagrangianos realizados durante el proyecto CARPOS, el lagrangiano oeste (WL) a 25°N 36°W y el lagrangiano este (EL) a 25°N 26°W (Fig. 4.1).

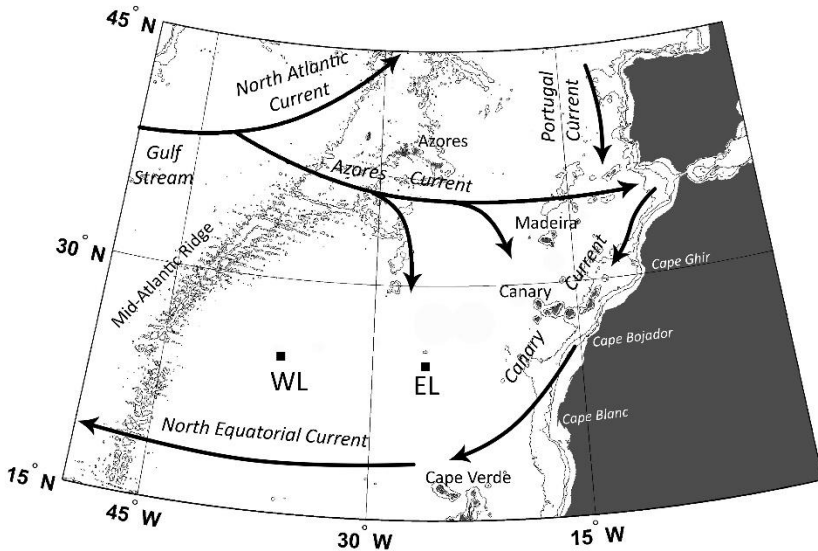


Figura 4.1 Localización de los dos estudios lagrangianos durante el proyecto CARPOS. Lagrangiano oeste (WL) y lagrangiano este (EL).

Ambas zonas de estudio están dentro de la provincia NAST-E, la oeste (WL) hacia el centro del giro oligotrófico y la este (EL) hacia la frontera entre esta provincia y su vecina al este la CNRY (Longhurst, 2007). Estas zonas de estudio servirán para comparar las características entre una zona totalmente oligotrófica (WL), con otra más influenciada por

los procesos del cierre del giro y los aportes costeros y continentales (EL).

Los estudios lagrangianos presentan la ventaja de poder trabajar durante varios días en la misma masa de agua. En este caso la masa se siguió mediante una boya de deriva con una vela instalada a 25m de profundidad y se comprobó la eficacia del seguimiento comparando los datos obtenidos mediante una sonda ADCP, para más detalles ver Aranguren-Gassis et al. (2012).

Variables ambientales

Se tomaron perfiles verticales de temperatura, salinidad, fluorescencia, concentración y saturación de oxígeno hasta los 300m de profundidad usando una sonda CTD *SeaBird* 19, equipada con un fluorómetro *Seapoint* y un oxímetro *SeaBird* SBE 43. Además, a partir de los datos de la sonda CTD se derivó la estabilidad de la columna de agua. Estos perfiles se tomaron entre tres y siete veces al día durante ambos lagrangianos.

La sonda CTD iba acoplada a una roseta con la que se muestrearon profundidades concretas para medir la concentración de oxígeno empleando el método de Winkler (Grasshoff, 1983). Estos valores sirvieron para calibrar el oxímetro SBE 43 ($R^2=0.96$) y obtener así la saturación de oxígeno de la columna de agua.

En los análisis del presente trabajo sólo se usaron los perfiles coincidentes con los días de muestreo. Los perfiles con menos de una hora de diferencia entre la toma del perfil y la pesca de zooplancton más cercana se asignaron directamente a dicha pesca; para el resto de pescas se tomaron los perfiles de CTD anterior y posterior y se asumió un cambio lineal y continuo de las variables. Para los análisis

todas las variables fueron promediadas para los primeros 200m de la columna de agua coincidiendo con la profundidad de las pescas de zooplancton.

Zooplancton

En cada lagrangiano se realizaron las pescas cada cuatro horas a lo largo de un día, coincidiendo la hora de la primera y última de las pescas, haciendo un total de siete pescas en cada ciclo diario de muestreo. Las pescas se realizaron los días 28 y 29 de octubre en el lagrangiano oeste y el 18 y el 19 de noviembre en el lagrangiano este. En ambos casos el muestreo comenzó a las 23:00 del primer día y se terminó a la misma hora del siguiente, intentando acercarnos lo más posible a la periodicidad deseada en función de la disponibilidad del tiempo de muestreo de la campaña.

Las muestras se tomaron usando una red WP2 triple de 60cm de diámetro y 200 μ m de luz de malla. Las pescas fueron verticales e integradas y se realizaron desde los 200m de profundidad hasta la superficie. Las muestras fueron conservadas en una solución de formaldehído al 4% en agua de mar tamponado con bórax al 2,5%. Desafortunadamente la muestra del lagrangiano oeste tomada a las 19:00 horas se perdió antes de poder ser analizada.

La abundancia del zooplancton se estimó para cada muestra tomando una alícuota que representase aproximadamente 1000 individuos de la comunidad zooplanctónica. A continuación la alícuota se tiñó durante 24 horas en oscuridad empleando una solución de eosina al 4% en agua de mar. Posteriormente la alícuota fue digitalizada a una resolución de 1200 ppp empleando un escáner HP Scanjet 8200.

La alícuota digitalizada fue analizada usando la aplicación informática “*Flamingo*” (González-Taboada et al. 2008; capítulo 1), que permite el

recuento de organismos en la alícuota y que corregido por el factor de dilución nos da el total de organismos para dicha muestra.

Quetognatos

Para estimar la abundancia de los quetognatos se emplearon las mismas muestras y fueron analizadas en su totalidad contando e identificando los ejemplares hasta el nivel de especie cuando fue posible, [según Moreno (1973), Pierrot-Bults y Chidgey (1988), McLelland (1989) y Casanova (1999)]. Para la identificación y el recuento se utilizó un estereomicroscopio Leica MZ-12_s, empleándose un microscopio Leica DMLS cuando fue necesaria una mayor resolución.

Posteriormente todos los individuos previamente separados por especies fueron digitalizados usando una cámara Canon EOS D500 acoplada al estereomicroscopio Leica MZ-12_s mediante un adaptador Martin Universal DSLR / Microscope Adapter. Estas digitalizaciones se analizaron con Image J para asignar a cada individuo un estadio de desarrollo, el número de presas presentes en su tubo digestivo y medir su longitud y anchura (Fig. 4.2).

Se usó la clasificación propuesta por Zo (1973) para determinar visualmente el estadio de desarrollo de los individuos, que asigna los individuos a 3 clases en función de su estado gonadal (ver capítulo 2 para una descripción de los estadios).



Figura 4.2 Digitalización de varios especímenes de *Sagitta bipunctata*.

Se midieron con el Image J la longitud, desde la cabeza a la cola excluyendo la aleta caudal, y la anchura de la cabeza. El programa se calibró previamente para cada aumento empleado y así obtener las medidas en milímetros.

El número de presas en cada individuo se obtuvo contando éstas en el tubo digestivo, excluyendo los individuos que sólo presentan presas en el primer tercio del mismo para evitar la sobreestimación debida a la alimentación que se produce durante la pesca (Baier y Purcell, 1997a; Tönnesson y Tiselius, 2005; Øresland, 1987).

El estrés sufrido durante el muestreo puede hacer que se subestimen las tasas de ingestión, ya que durante las pescas los individuos pueden perder sus contenidos por regurgitación o deposición (Båmstedt et al. en Harris et al., 2000). En los quetognatos se han observado pérdidas del 50% de los contenidos digestivos en los individuos obtenidos mediante pescas cuya duración superó los dos minutos (Baier y Purcell, 1997a).

Las redes fueron lavadas después de la pesca, lo que es necesario para tener una estima real de la abundancia pero aumenta el estrés de los individuos. Para conocer el posible efecto del lavado se compararon los contenidos digestivos de dos mangas de la red WP2 triple sin lavar y otra lavada. Esto se realizó con la muestra tomada a las 14 horas del 29 de octubre.

Además se calcularon las tasas diarias de alimentación, número de presas por quetognato y día, para cada especie y en cada una de las pescas de los dos lagrangianos. Las tasas de alimentación diarias se calcularon usando la ecuación de Feigenbaum (1991) modificada según Duró y Sainz (2000):

$$FR_d = 2 * NPC * (24)/DT$$

Donde FR_d es a tasa diaria de alimentación, NPC es el número medio de presas por quetognato y DT es tiempo de digestión medido en horas. El factor 2 se emplea para corregir las pérdidas de contenido debidas al muestreo y la conservación (Baier y Purcell, 1997a).

El tiempo de digestión (DT) no se calculó “*in situ*” y se debió recurrir a la literatura. Siguiendo a Kehayias (2003) el tiempo de digestión de *Flacisagitta enflata* se estimó según la ecuación propuesta para la especie por Baier y Purcell (1997b):

$$DT = 2(371.42 - 12.34T)$$

Mientras que para el resto de las especies se empleó la fórmula de Stuart y Verheye (1991) que al incluir individuos de diferentes especies y localidades, minimizará las posibles desviaciones y obtendrá tasas de alimentación más conservadoras:

$$DT = 10.96e^{-0.086T}$$

En ambos casos T es la temperatura del agua en grados centígrados, en nuestro caso la temperatura media a 200m de profundidad calculada para cada pesca de cada lagrangiano.

Finalmente se multiplicó cada tasa específica de alimentación por el número de individuos de dicha especie para cada pesca en cada lagrangiano, para obtener el número total de presas consumidas. Después se calcularon las medias de dichos valores para cada lagrangiano por separado, y se calculó el porcentaje de zooplancton consumido en un día por los quetognatos.

Análisis Estadísticos

La relación entre la longitud y la anchura de cada individuo, ambas transformadas logarítmicamente, se analizó mediante un análisis de la covarianza o ANCOVA para conocer si la interacción entre la variable predictiva y el factor especie era significativa. O lo que es lo mismo saber si la pendiente variaba en función de la especie considerada. El ANCOVA se realizó usando la función “*av*” del paquete “*stats*” usando la versión 2.15.2 de R (R Core Team, 2012)

A continuación se realizó una regresión lineal para cada especie por separado y mediante un test de la t se analizó cuales se diferenciaban significativamente de la isometría o pendiente 1. Las regresiones lineales y el test de la t se realizaron con las funciones “*lm*” y “*offset*” ambas dentro del paquete “*stats*”.

Las especies con una pendiente de uno o isométricas se compararon por pares mediante un test de Tukey para ver como se diferenciaban los puntos de corte entre las diferentes regresiones. En casos como éste, donde se realizan sucesivas comparaciones es aconsejable usar un test como el Tukey que pondera la significación de las comparaciones en función del número de ellas, evitando así las diferencias significativas espúreas a consecuencia del elevado número de comparaciones realizadas (Underwood, 1997). El test de Tukey se realizó mediante la función “*TukeyHSD*” también del paquete “*stats*” de R.

El análisis de la variación de abundancia de las especies a lo largo del ciclo diario así como el análisis sobre la presencia de presas en su tubo digestivo se hizo mediante modelos lineares generalizados o GLM. La ventaja de los GLM es que no necesitan que los errores estén normalmente distribuidos o la varianza sea constante, esto es una asunción difícil de conseguir con datos derivados de recuentos pues la varianza tiende a crecer con la media (Crawley, 2005).

La estructura de los GLM es:

$$E(Y) = g^{-1}\eta_i$$

Donde $E(Y)$ es el valor esperado de la variable dependiente Y , g^{-1} es la función de unión y η_i es el predictor lineal. El predictor lineal η_i es la suma lineal de los efectos de todas las variables explicativas y tiene la siguiente estructura:

$$\eta_i = \sum_{j=1}^p X_{ij}\beta_j$$

Donde x son los valores de las diferentes variables explicativas y β son parámetros desconocidos y que se obtienen con los datos. En el predictor lineal hay tantos términos como parámetros deban estimarse a partir de los datos.

Los GLM pueden trabajar con datos cuyos errores se distribuyan de diferente forma, Poisson, binomial o gamma por ejemplo, lo único que se debe hacer es tenerlo en cuenta para elegir el tipo de función de unión (g^{-1}) más adecuado para cada distribución (Crawley, 2005).

En nuestro caso los datos de abundancia son recuentos que presentan una distribución de tipo Poisson (Underwood, 1997) y para su análisis se utilizó la función de unión “log”. En el caso del número de presas en cada quetognato se transformaron los recuentos a una variable

binomial de presencia/ausencia. Y con una distribución binomial la función a emplear es “*logit*”, que predice la probabilidad de que un suceso se produzca o no; en nuestro caso estima la probabilidad de que un quetognato contenga al menos una presa. Todos los GLM se realizaron con la función “*glm*” del paquete “*stats*” de R usando los métodos “*poisson*” y “*binomial*” que ofrece la función.

Los modelos pueden saturarse de variables explicativas hasta conseguir explicar toda la varianza presente en los datos, sin embargo este método no se considera el mejor para seleccionar el modelo que representa la realidad, ya que podemos conseguirlo mediante relaciones espúreas sin tener en cuenta el principio de parsimonia. Por ello normalmente se emplea el criterio informativo de Akaike (AIC), que a la semejanza conseguida por el modelo le añade una penalización de dos por cada parámetro del modelo (Crawley, 2005).

El AIC se puede emplear para escoger el modelo más probable seleccionando el modelo con menor AIC, no obstante esta opción no informa sobre la posibilidad relativa de cada modelo de los propuestos en función del apoyo de los datos y sólo se escoge un modelo como definitivo pudiendo obviar otros con casi el mismo ajuste a los datos. Esto puede corregirse seleccionando con el AIC ponderado (AICw), que a cada modelo propuesto le otorga una probabilidad relativa sumando el conjunto 1. Así un modelo con un AICw cercano a uno es inequívocamente el modelo apoyado por los datos, mientras que si varios modelos tienen una probabilidad similar el AICw se puede usar para promediarlos (Johnson y Omland, 2004).

Los GLM generados se seleccionaron en función de su AICw, para ello se empleó la función “*aictab*” del paquete “*AICcmodavg*”.

Finalmente todas las gráficas se hicieron con el paquete “*ggplot2*” de R (Wickham, 2009).

RESULTADOS

VARIABLES AMBIENTALES

El lagrangiano oeste presenta valores más elevados de temperatura, saturación de oxígeno y fluorescencia, cuyo máximo se encuentra a mayor profundidad que en el este (Fig. 4.3). Las diferencias entre lagrangianos no son muy grandes y en el caso de la temperatura pueden deberse al avance del otoño, periodo en el que esta parte del océano se empieza a enfriar (Longhurst, 2007).

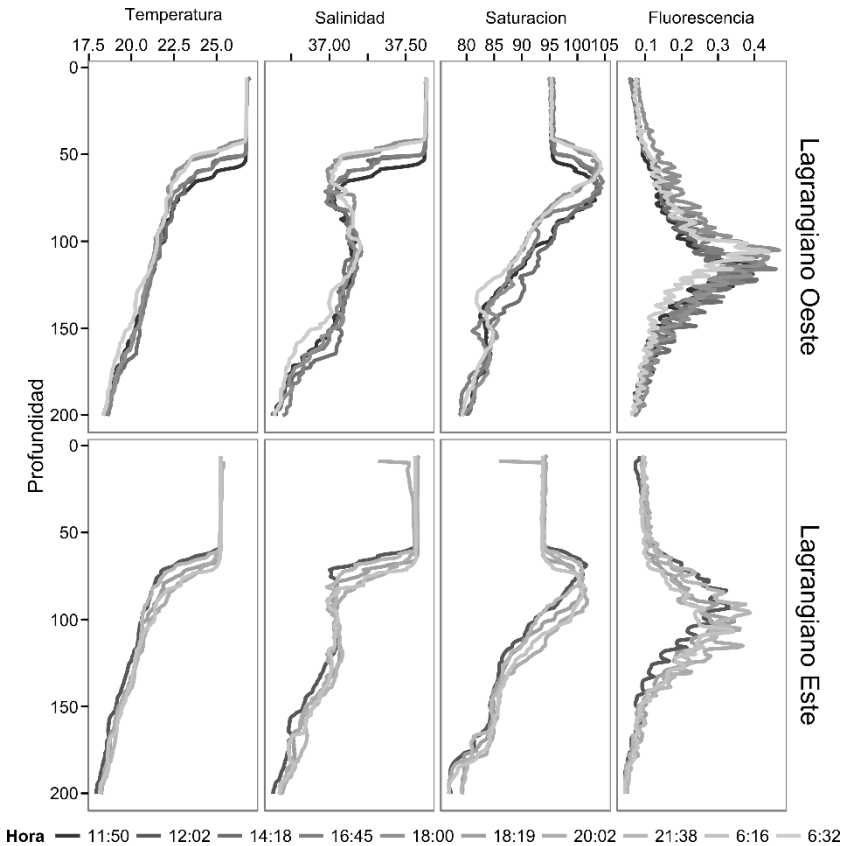


Figura 4.3 Perfiles CTD en los días muestreados. Temperatura (°C), salinidad (psu), saturación de oxígeno (%) y fluorescencia (unidades arbitrarias).

Las diferencias entre los perfiles tomados a diferentes horas son mínimas (Fig. 4.3), lo que apoya la hipótesis de que las pescas se realizaron sobre una misma masa de agua para cada zona de estudio.

Quetognatos

Análisis morfológico

Se usaron los valores obtenidos para cada espécimen digitalizado (Fig. 4.2) para analizar la relación entre la longitud y la anchura, ambas transformadas logarítmicamente. Un análisis de la covarianza ($F=73.29$ y $p \text{ valor} < 0.001$) determinó que la relación entre las variables era diferente en función de la especie.

A continuación se realizó una regresión lineal para cada especie por separado (todas con $p \text{ valor} < 0.001$) y se analizó mediante un test de la t si las pendientes obtenidas diferían de la isometría. Sólo tres de las especies presentan pendientes significativamente diferentes de la isometría, *Krohnitta subtilis*, *Ptersagitta draco* y *Sagitta bipunctata* (Tabla 4.1).

Tabla 4.1 Test de la t : pendientes por especie, el "p valor" de la diferencia con uno y el número de individuos medidos.

Especie	Pendiente	P valor	Observaciones
<i>C macrocephala</i>	0.71	0.0870	25
<i>F enflata</i>	0.97	0.3307	319
<i>F hexaptera</i>	0.97	0.0922	567
<i>K subtilis</i>	0.81	<0.001	676
<i>P draco</i>	1.25	<0.001	676
<i>P lyra</i>	0.99	0.6627	484
<i>P maxima</i>	0.80	0.1476	23
<i>S bipunctata</i>	1.08	<0.001	1829

La diferencia entre la pendiente de *Sagitta bipunctata* y la isometría es menor de una décima, pero al tener el mayor número de medidas (Tabla 4.1) la estima lleva asociada un intervalo de confianza muy estrecho y por eso es significativa. Se considera que la diferencia no tiene sentido biológico por lo pequeña, a pesar de su significación, y a partir de ahora se considerará a la especie como isométrica.

En el caso de *Pterosagitta draco* y *Krohnitta subtilis* ambas presentan claras alometrías positiva y negativa respectivamente (Fig. 4.4), esto quiere decir que los individuos de *P. draco* se vuelven más anchos en proporción a medida que crecen y lo contrario para *K. subtilis*.

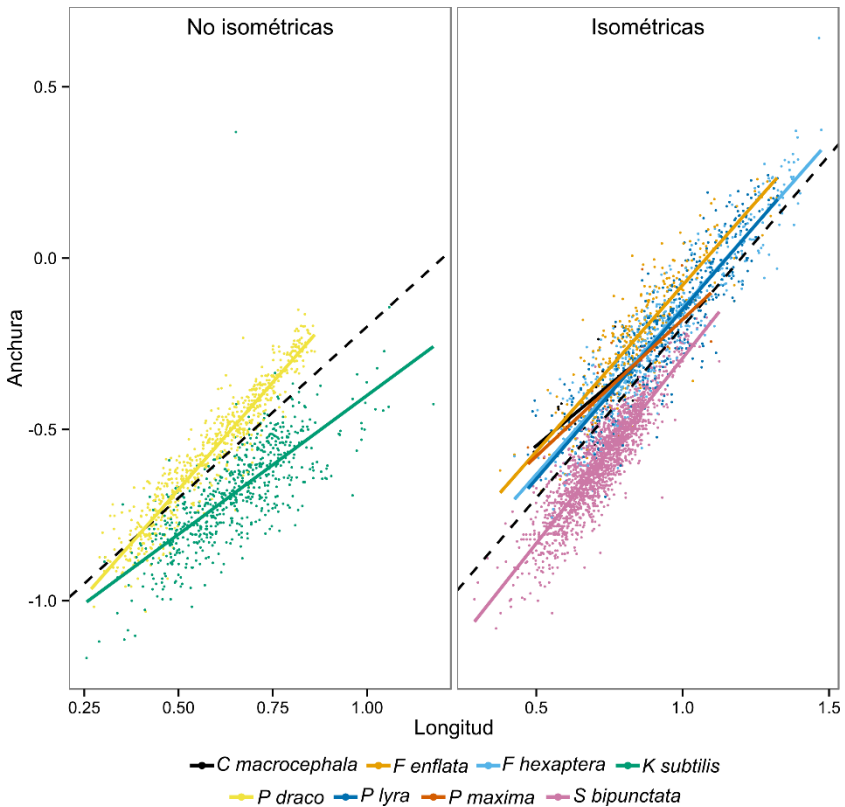


Figura 4.4. Regresiones por especie entre el logaritmo de la anchura (mm) y el logaritmo de la longitud (mm). La línea discontinua representa la isometría.

Entre las especies isométricas se observa como algunas tienen mayor anchura en proporción que otras porque tienen distintos puntos de corte en la ordenada (Fig. 4.4). Estas diferencias se analizaron mediante un test de Tukey, que hace comparaciones dos a dos entre las ordenadas de las especies. Así podemos concluir que *Caecosagitta macrocephala*, *Flacisagitta enflata* y *Pseudosagitta maxima* son las especies isométricas que presentan una mayor anchura en proporción (Fig. 4.5).

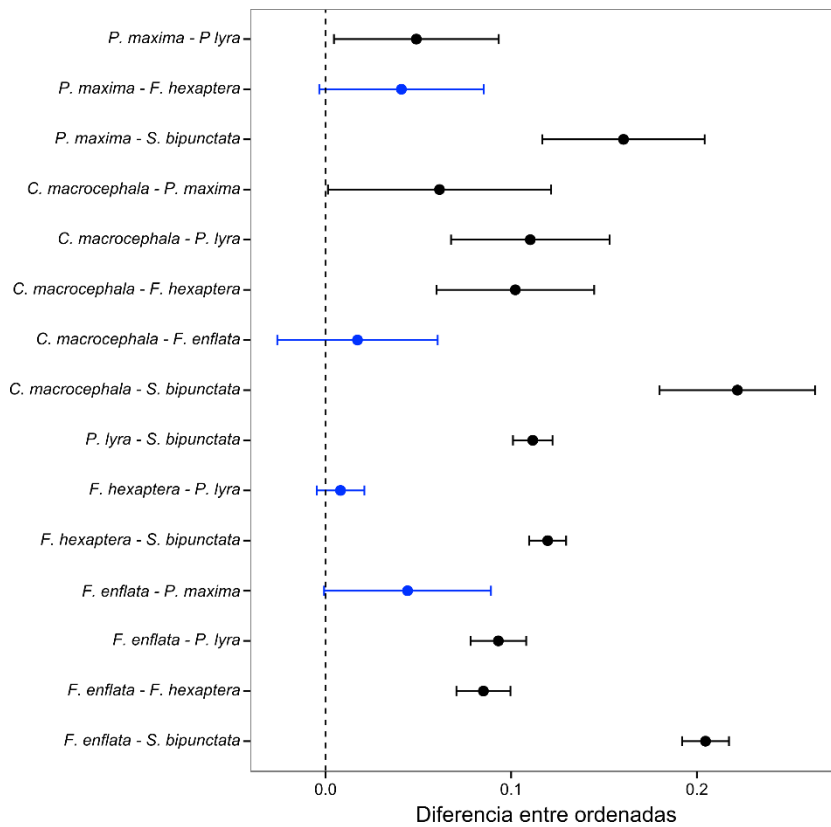


Figura 4.5 Test de Tukey, las diferencias en azul son no-significativas.

Flacisagitta enflata es la especie cuya regresión corre paralela y con mayor punto de corte (Fig. 4.4), y esta diferencia es significativa salvo con *Caecosagitta macrocephala* y *Pseudosagitta máxima* (Fig. 4.5). Sin

embargo los valores obtenidos para estas dos especies son los que mayor incertidumbre presentan debido al escaso número de especímenes medidos y sus pendientes son las que más se alejan de la isometría (Tabla 4.1).

Abundancia

Las dos zonas analizadas presentan valores de abundancia y una composición específica muy similar; ambas zonas están dominadas por *Sagitta bipunctata* y por individuos en el primer estadio de desarrollo. Incluso varias especies sólo presentan individuos de dicho estadio como *Pseudosagitta lyra* (Fig. 4.6).

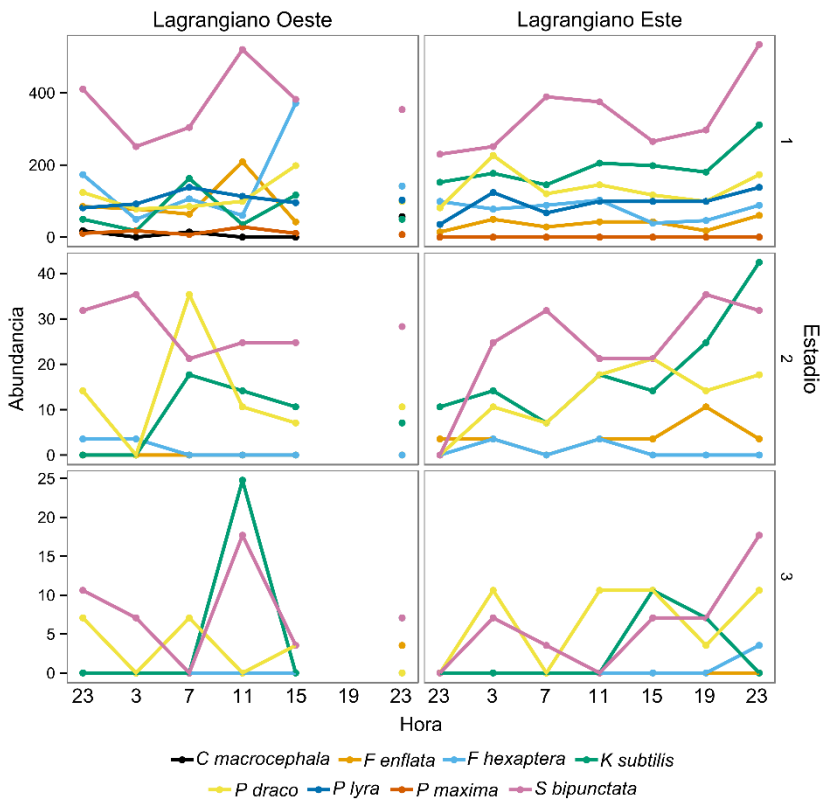


Figura 4.6. Abundancia (individuos/m²) por estadio, hora y lagrangiano.

Salvo *Caecosagitta macrocephala*, que sólo está presente en las pescas nocturnas del lagrangiano oeste, el resto de las especies no presenta un patrón de abundancia diario (Fig. 4.6). En realidad algunas de las densidades más elevadas se dan en las horas centrales del día entre las 11:00 y las 15:00 horas, lo que es contrario a lo esperado por la migración vertical diaria, que postula un mayor número de individuos en superficie durante la noche que ascenderían para alimentarse.

Los patrones de abundancia se analizaron mediante una selección de modelos GLM para una distribución tipo Poisson. Los modelos a seleccionar se generaron siguiendo dos hipótesis: que la abundancia siguiese un ciclo diario o que la abundancia de quetognatos siguiese a la de sus presas, otros organismos del zooplancton. A la vista de los resultados esta segunda hipótesis es la más probable (Tabla 4.2).

Tabla 4.2 Selección de GLM de abundancia. Sp es especie y St estadio, * quiere decir que hay interacción entre las variables y (/) indica un factor anidado dentro del primero.

Modelo	AICc	Delta AICc	AICc Ponderado	P. Acumulada
(Sp/St)*presas	1487.69	0.00	1.00	1
(Sp/St)	1662.19	174.50	0.00	1
(Sp/St)*hora	1734.48	246.79	0.00	1
(lagrangiano/hora)	8246.26	6758.57	0.00	1
Hora	8283.13	6795.44	0.00	1
presas	8230.80	6743.11	0.00	1
Sp	6605.25	5117.56	0.00	1
lagrangiano	8311.75	6824.07	0.00	1
(Sp/St)*(lagrangiano/hora)	3445.29	1957.60	0.00	1
Sp*presas	6413.71	4926.02	0.00	1
Sp*(lagrangiano/hora)	6202.00	4714.31	0.00	1

El modelo que mejor describe los cambios de la abundancia es la interacción entre la abundancia del zooplancton, la variable presas, y el factor estadio de desarrollo anidado dentro de la especie (Tabla 4.2). Esto quiere decir que cada estadio de desarrollo dentro de cada especie tiene una relación distinta entre su abundancia y la del zooplancton.

Este modelo que es sin lugar a dudas el más probable de los presentados (AICc ponderado Tabla 4.2) explica un 90% de la varianza encontrada ($R^2=0.9015$) y nos muestra como la influencia de la disponibilidad de presas disminuye a medida que aumenta el estadio de desarrollo de los individuos; además se puede observar como algunas especies, *C. macrocephala* o *P. máxima*, parecen no verse afectadas por la disponibilidad de presas (Fig. 4.7).

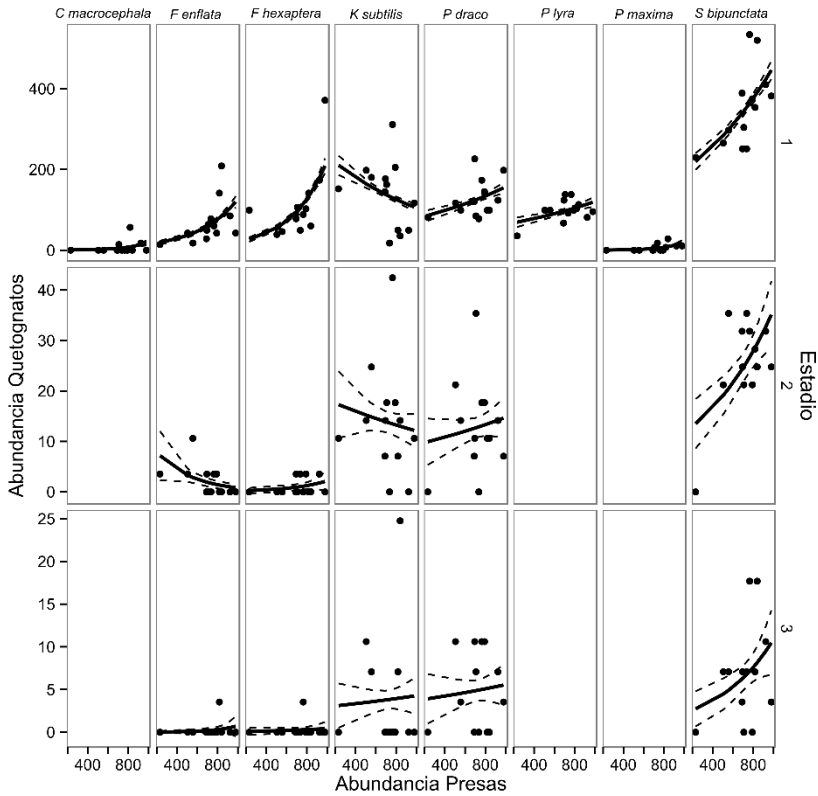


Figura 4.7 Modelo predictor de la abundancia de quetognatos. Los puntos representan los valores reales y las líneas el modelo, la continua es la predicción y las discontinuas su intervalo de confianza. Abundancias de quetognatos y presas en individuos/m².

Alimentación

Una gran mayoría de los individuos analizados no presenta ninguna presa en su interior y de los que sí tienen, sólo un porcentaje muy pequeño tiene dos presas (Fig. 4.8), razón por la cual se analizó la alimentación como una respuesta binomial de ausencia/presencia de presas. En ninguno de los 4600 especímenes analizados se observaron más de dos presas por individuo.

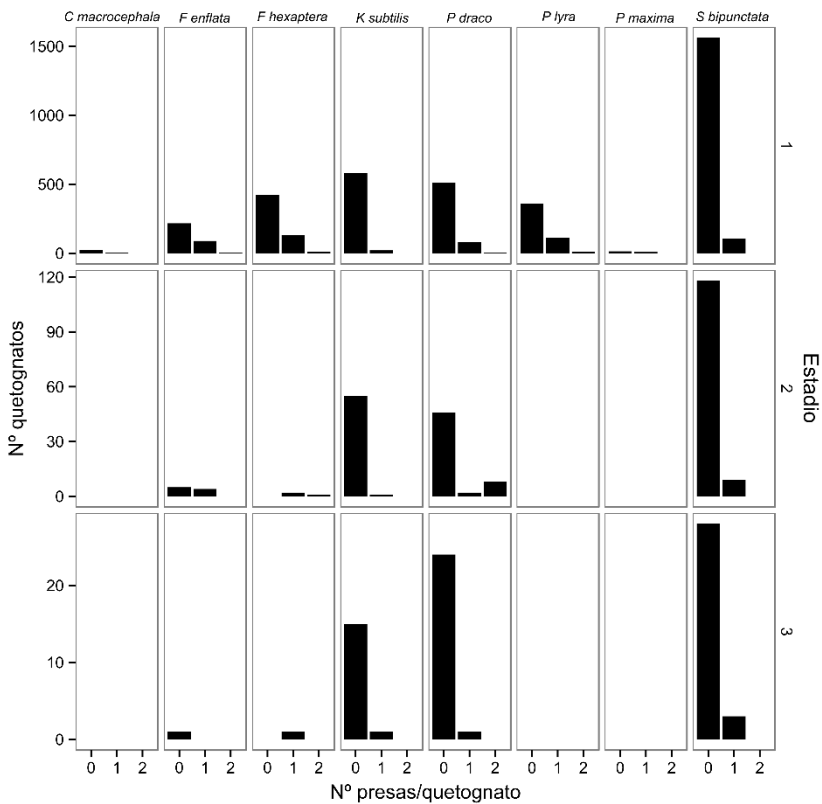


Figura 4.8 Número total de quetognatos de cada especie, estadio de desarrollo y número de presas en sus contenidos intestinales.

Antes de analizar los factores y variables que influyen sobre la presencia/ausencia de presas se debe decidir cómo representar el tamaño de los individuos, ya que longitud y anchura están relacionadas

(Fig. 4.4). Para ello se realizaron dos GLM binomiales donde las únicas variables predictivas eran longitud y anchura, y se comprobó que la anchura era la variable con mayor capacidad explicativa (datos no presentados). Así que para el resto de los análisis utilizamos la anchura como indicador del tamaño de los quetognatos. De hecho, si nos fijamos en cómo se distribuyen las anchuras de los individuos en función de su contenido digestivo, se observa como la anchura por debajo de la cual se encuentran el 75% de la población es el doble para los individuos con presa (Fig. 4.9), señalando el efecto de la anchura.

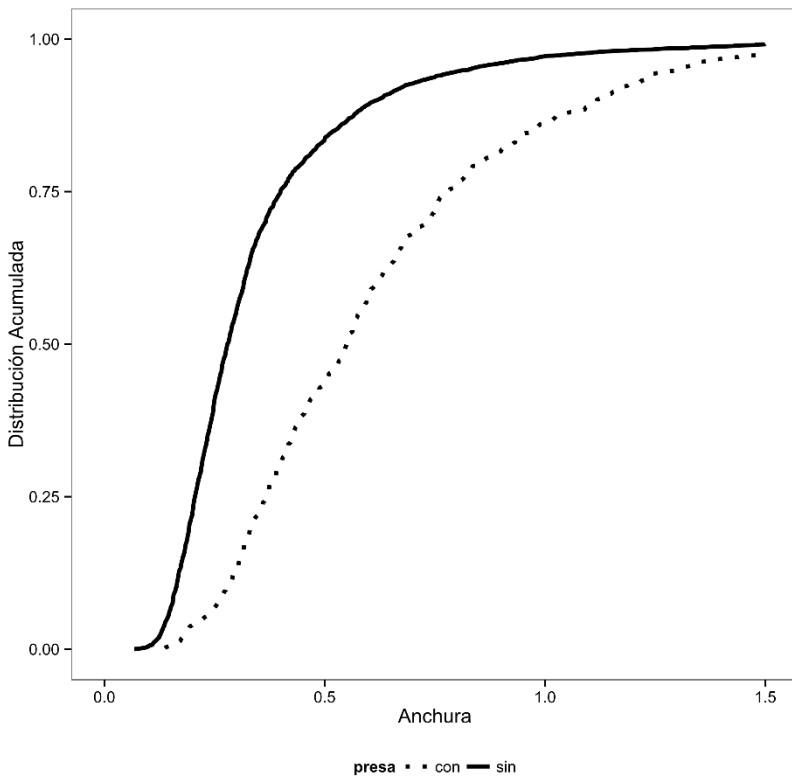


Figura 4.9 Distribución acumulada en función de la anchura (mm) para quetognatos con y sin presa en su interior.

La pesca realizada a las 15:00 horas en el lagrangiano oeste se utilizó para analizar el efecto del lavado de las redes sobre los contenidos intestinales de los quetognatos. Los especímenes con presas en su interior parecen ser más abundantes en la pesca sin lavar las redes, aunque esto no es muy claro y parece variar entre especies (Fig. 4.10).

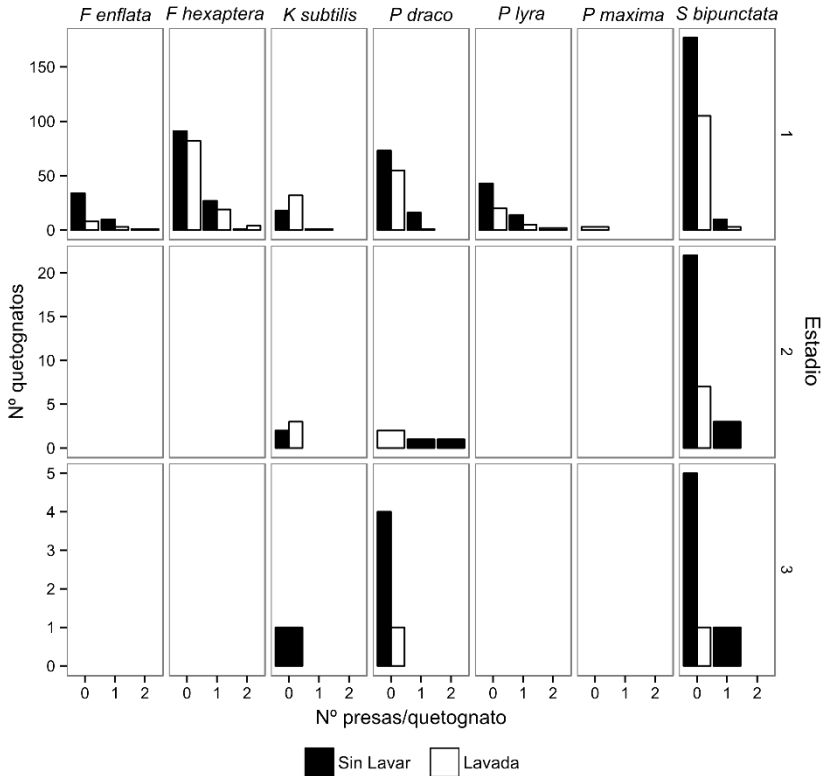


Figura 4.10 Número de quetognatos de cada especie, estadio de desarrollo, el número de presas en su interior y si fueron lavadas o no las redes.

Se seleccionó el GLM binomial que mejor predice la presencia de presas para estos individuos. Se trabajó con modelos que incluían o no el factor tratamiento, redes lavadas o no, para ver si tenía un efecto significativo. Para realizar este análisis se desestimaron los individuos de *P. máxima* pues sólo aparecen en uno de los tratamientos (Fig.

4.10), y así se obtuvo como mejor modelo el que usa como predictor la triple interacción entre la anchura de los individuos, su especie y el tratamiento (Tabla 4.3).

Tabla 4.3 Selección de GLM de alimentación según tratamiento de las redes. W es anchura, Sp especie y St estadio, * quiere decir que hay interacción entre las variables, + indica un cambio solo en la ordenada y (/) indica un factor anidado dentro del primero.

Modelo	AICc	Delta AICc	AICc Ponderado	P. Acumulada
W*Sp*tratamiento	615.70	0.00	0.86	0.86
W*Sp	621.84	6.13	0.04	0.90
W*(Sp/St)	622.13	6.43	0.03	0.94
W*Sp+tratamiento	622.27	6.56	0.03	0.97
W*(Sp/St)+tratamiento	622.96	7.26	0.02	0.99
W	626.62	10.92	0.00	1.00
W*tratamiento	627.45	11.74	0.00	1.00
W*(Sp/St)*tratamiento	636.14	20.44	0.00	1.00
Sp*tratamiento	666.87	51.17	0.00	1.00
Sp+tratamiento	670.24	54.54	0.00	1.00
(Sp/St)*tratamiento	678.53	62.83	0.00	1.00
tratamiento	722.00	106.30	0.00	1.00

El mejor modelo seleccionado ($R^2=0.2496$) sólo es aplicable a cinco de las seis especies, pues para *K. subtilis* todos los individuos, excepto uno, carecen de presas en su interior y por lo tanto es un modelo no representativo. Para el resto de especies el efecto del tratamiento no es constante; mientras en *F. enflata*, *F. hexaptera* y sobre todo *P. draco* hay un efecto positivo al no lavar las redes, ocurre lo contrario en *P. lyra* y *S. bipunctata* (Fig. 4.11).

Finalmente se realizó una selección de modelo análoga con todas las pescas de los ciclos diarios del lagrangiano oeste y del este. Nuevamente se creó una batería de GLM binomiales donde se analizó la posible influencia de: la disponibilidad de presas, la estabilidad de la columna de agua o las características propias del individuo como especie, tamaño o estadio de desarrollo. Además se analizó la influencia de un posible ritmo circadiano de alimentación.

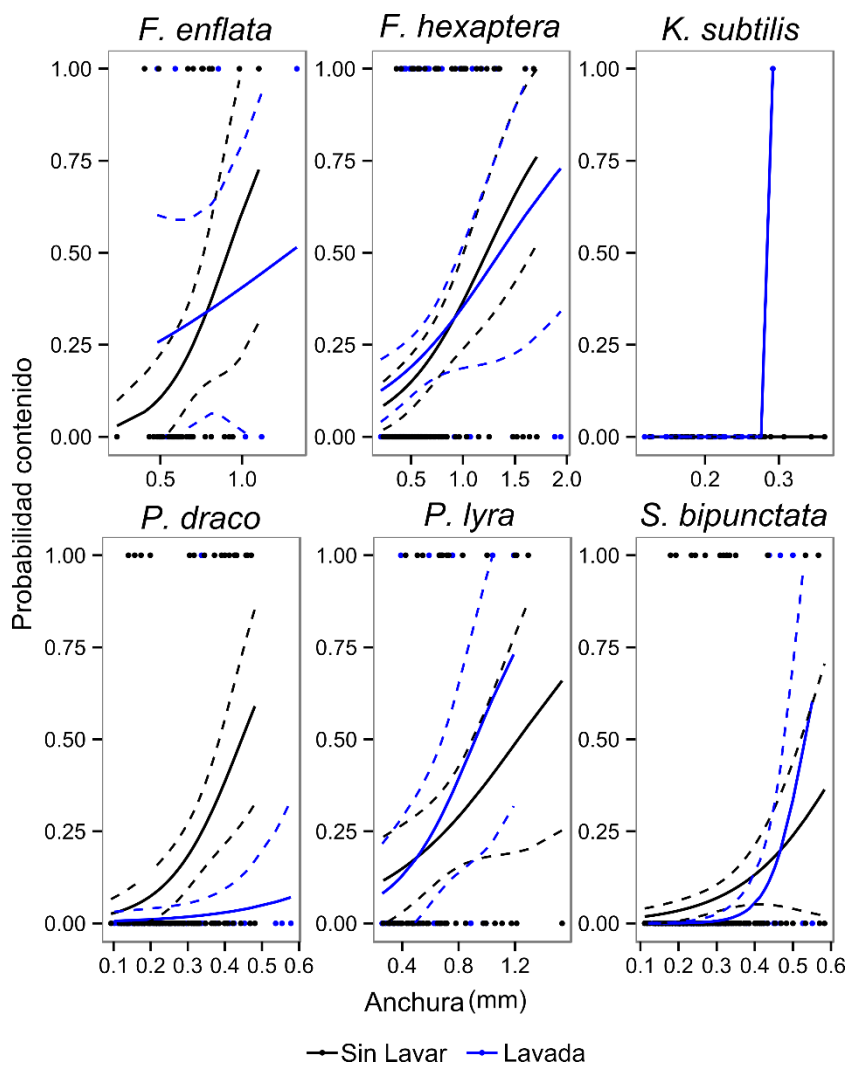


Figura 4.11 Modelo predictor de la presencia de presas según el tratamiento (línea continua) y su intervalo de confianza (discontinua). Los puntos representan los especímenes analizados (Y=1, con presa).

El modelo propuesto que mejor predice la presencia de presas en los contenidos ($R^2=0.2078$) es una interacción entre el tamaño (anchura), la especie y el estadio de desarrollo de cada individuo, además incluye un cambio en la ordenada del modelo según el día y la hora (Tabla 4.4).

Tabla 4.4 Selección de GLM de alimentación. D es día, H hora, Npp abundancia del zooplancton, W anchura, Sp especie y St estadio, * quiere decir que hay interacción entre las variables, + indica un cambio solo en la ordenada y (/) indica un factor anidado dentro del primero.

Modelo	AICc	Delta AICc	AICc Ponderado	P. Acumulada
W*(Sp/St)+(D/H)	2395.48	0.00	1.00	1.00
W*(Sp/St)	2422.44	26.97	0.00	1.00
Npp*W*(Sp/St)+(D/H)	2426.47	30.99	0.00	1.00
W*Sp*stability+(D/H)	2436.25	40.77	0.00	1.00
Npp*W*(Sp/St)	2451.46	55.98	0.00	1.00
W*Sp*stability	2460.18	64.70	0.00	1.00
W*Sp	2465.91	70.43	0.00	1.00
W*(D/H)	2514.67	119.20	0.00	1.00
W	2582.99	187.52	0.00	1.00
Sp*stability+(D/H)	2591.54	196.06	0.00	1.00
Npp*(Sp/St)+(D/H)	2621.20	225.73	0.00	1.00
Sp*stability	2622.58	227.11	0.00	1.00
Npp*(Sp/St)	2640.65	245.17	0.00	1.00
(D/H)	2872.55	477.07	0.00	1.00
W*Sp*(D/H)	2896.50	501.03	0.00	1.00
stability	2896.50	501.03	0.00	1.00
Npp	2908.31	512.83	0.00	1.00

La probabilidad de que un individuo contenga alguna presa aumenta con su tamaño (anchura) en todas las especies, aunque hay diferencias entre ellas; y *K. subtilis* aparece como la menos voraz de todas y la probabilidad de encontrar un individuo con presa nunca alcanza el 50%. Además el efecto de la anchura varía a lo largo del desarrollo de los individuos (Fig. 4.12).

En los casos de *F. enflata* y *F. hexaptera* no se pudo obtener un modelo para los adultos (estadio de desarrollo III) por haberse encontrado un número demasiado pequeño de especímenes. Algo similar ocurre en el caso de *C. macrocephala* que si bien presenta un número suficiente de individuos para obtener el modelo, su resultado es artificial y poco representativo por la escasez y sesgo de los datos (Fig. 4.12).

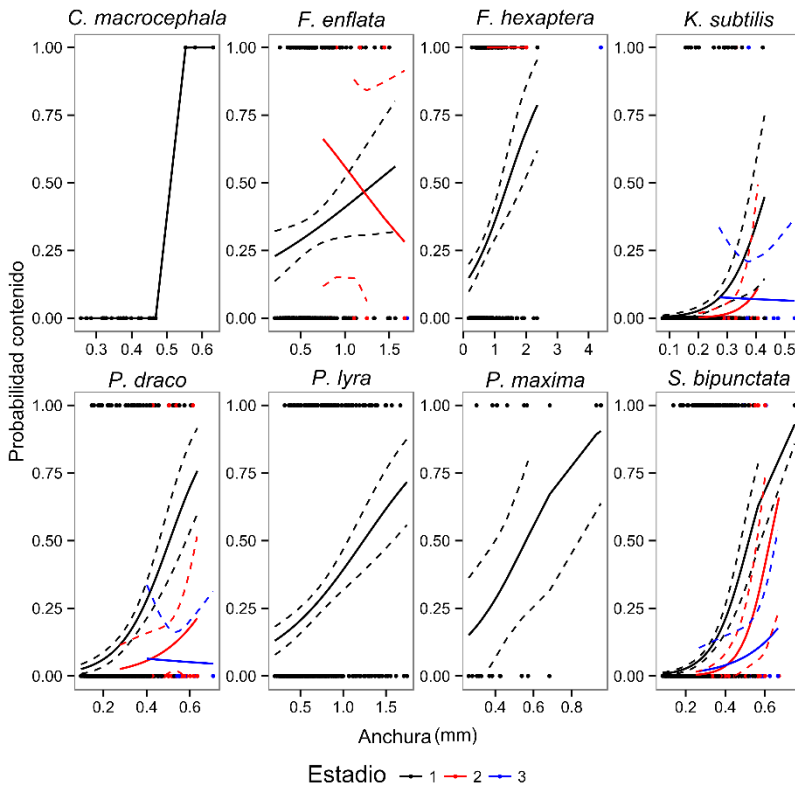


Figura 4.12 Modelo predictor de la presencia de presas (línea continua) y su intervalo de confianza (discontinua), sin el cambio en ordenada según día y hora. Los puntos representan los especímenes analizados ($Y=1$, con presa).

Además el modelo seleccionado tiene un cambio en la ordenada derivado del día y la hora considerados. Estas diferencias en el cambio de ordenada son mayores dentro del mismo lagrangiano que entre lagrangianos; y si bien no se observa un patrón de migración vertical diaria en la abundancia (Fig. 4.6); en el caso de la alimentación sí se observa como los valores de ordenada más bajos se dan durante las horas de la mañana y mediodía y los más elevados durante la noche. Siendo este patrón muy similar en las dos zonas estudiadas (Fig. 4.13).

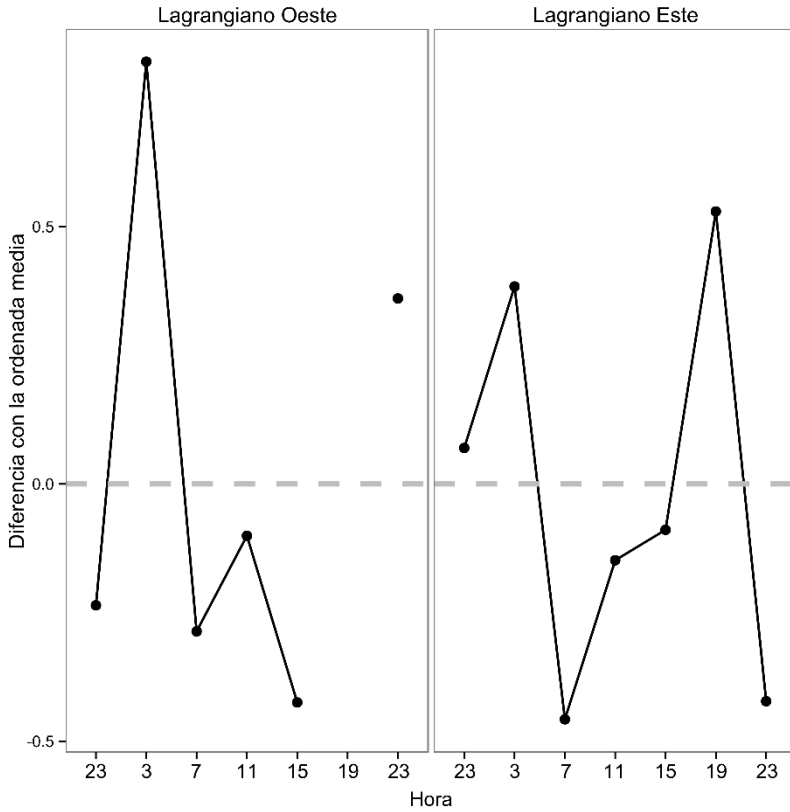


Figura 4.13 Diferencias entre la ordenada media de todos los modelos y la ordenada particular del modelo para cada día y hora.

Las tasas de alimentación diarias varían según la especie, siendo *F. hexaptera*, *P. lyra* y *P. maxima* las especies con mayor tasa diaria de alimentación, con valores máximos alrededor de veinte presas al día por individuo (Fig. 4.14). Además según la especie, se aprecian cambios a lo largo del día en la tasa de alimentación, y mientras que *F. enflata*, *F. hexaptera*, *K. subtilis* y *P. lyra* presentan su tasa máxima a las tres de la madrugada, *P. draco* y *S. bipunctata* la presentan a las siete de la tarde (Fig. 4.14). Ambos momentos predichos por el modelo como los más probables para la predación (Fig. 4.13).

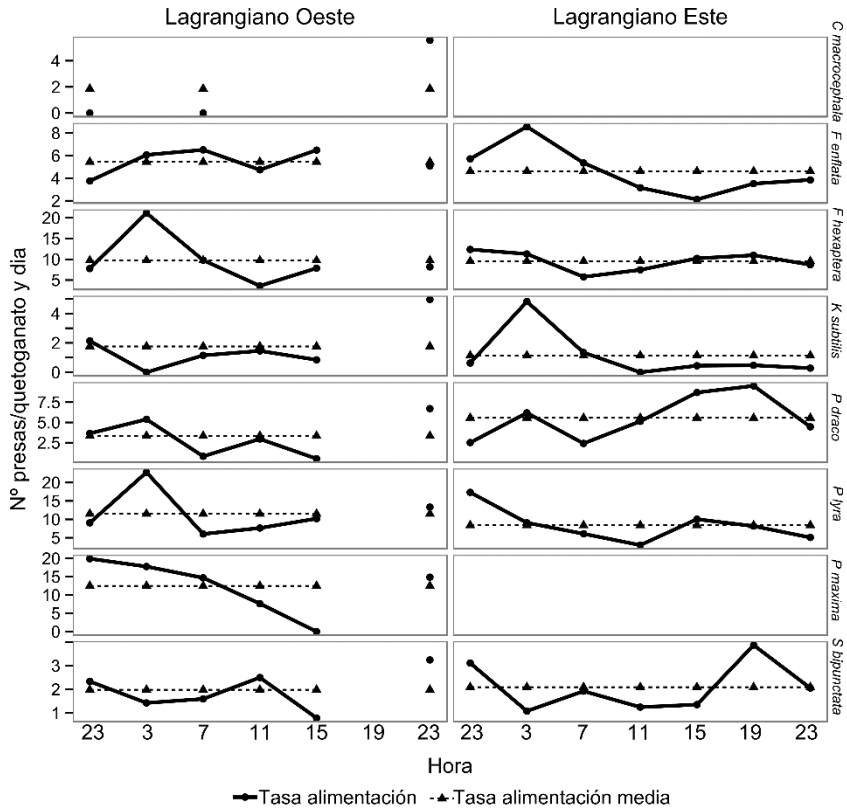


Figura 4.14 Tasas de alimentación diarias específicas. La línea continua indica el valor puntual y la discontinua la tasa media específica por lagrangiano.

El consumo diario medio de los quetognatos en el lagrangiano oeste fue de 4537 y de 3484 (presas/día y m²) en el este, lo que representa un 9.8% y un 9.3% del zooplancton respectivamente.

La presión predatora de los quetognatos está bastante repartida y ninguna especie acumula más del 29% de las presas totales. *F. hexaptera* es el mayor consumidor en el centro del giro mientras *P. draco* domina en el borde; sin embargo *S. bipunctata*, la especie más abundante, nunca es el mayor consumidor (Fig. 4.15).

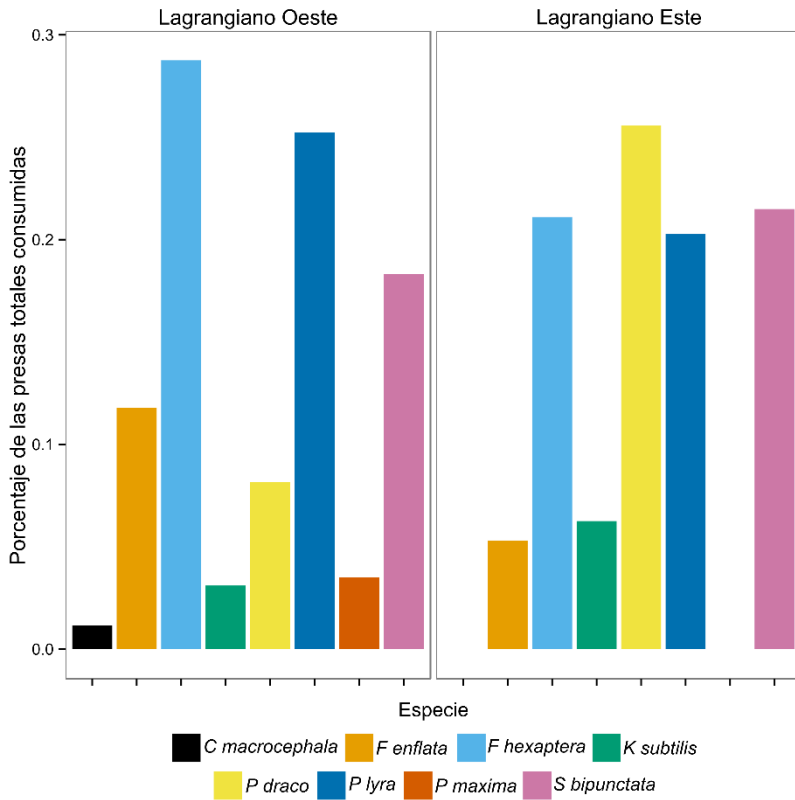


Figura 4.15 Reparto específico de las presas totales consumidas por los quetognatos en cada lagrangiano.

El consumo por parte de todas las especies grandes y flácidas, *F. enflata*, *F. hexaptera* y *P. lyra*, disminuye en el borde del giro (Fig. 4.15) y eso se debe a un descenso de sus abundancias y de sus tasas de alimentación (Fig. 4.6 y Fig. 4.14). Lo contrario se observa para las especies más pequeñas, *K. subtilis*, *P. draco* y *S. bipunctata*, que acumulan más del 50% de las presas consumidas en el borde (Fig. 4.15) aunque en este caso sólo *P. draco* aumenta su abundancia y tasa de alimentación en el lagrangiano este (Fig. 4.6 y Fig. 4.14).

DISCUSIÓN

Variables ambientales

La temperatura y la salinidad fueron más elevadas en el lagrangiano oeste; además el máximo de fluorescencia fue algo mayor y a 115m de profundidad frente a los 110m del lagrangiano este. Sin embargo la termoclina y la haloclina estaban a mayor profundidad en el lagrangiano este (para más detalles ver Cáceres et al., 2013). Además estos cambios, sobre todo en temperatura, se pueden deber a que el lagrangiano este se muestreó unos 20 días más tarde que el oeste, en la época del año en la que la provincia NAST-E se empieza a enfriar.

Las diferencias temporales encontradas dentro de cada lagrangiano fueron pequeñas, lo que sugiere que en cada uno se analizó efectivamente una sola masa de agua (para más detalles ver Aranguren-Gassis et al., 2012). De hecho los días que en se realizaron los ciclos diarios de pescas lo único que se observa en los perfiles de CTD es un ascenso-descenso diario de las variables a lo largo de la columna de agua; como se puede ver en el cambio en profundidad de la termoclina, el máximo de fluorescencia y el máximo de saturación de oxígeno.

Quetognatos

Análisis morfológico

La relación entre la anchura y la longitud de los quetognatos difiere entre unas especies y otras. Entre las especies estudiadas se da la isometría para todas las pertenecientes a la familia Sagittidae. Esto quiere decir que los individuos de esas especies no varían su aspecto

o forma durante su desarrollo. Sin embargo *Pterosagitta draco* y *Krohnitta subtilis* pertenecientes a otras familias presentan relaciones alométricas entre anchura y longitud.

Coston-Clements et al. (2009) analizaron la relación entre la anchura y la longitud de los quetognatos; en su caso realizaron las regresiones lineales entre las variables sin transformar logarítmicamente. Si hacemos lo mismo con nuestros datos y comparamos los resultados entre las mismas especies o géneros se observa una gran coincidencia. Para *F. enflata* obtuvieron una pendiente de 0.07, igual que en nuestro caso, mientras que para *K. pacifica* obtuvieron una pendiente de 0.04 y en el presente trabajo para *K. subtilis* una de 0.035. Esta gran coincidencia ratifica los resultados aquí presentados y además indica que esta característica se mantiene entre poblaciones que habitan en medios muy diferentes entre sí. Esto apunta la posibilidad de que sea una característica fijada por la especie y con poca plasticidad, aunque se necesitarían comparaciones entre más poblaciones con un mayor número de especies para poder confirmarlo.

Si bien la taxonomía de los quetognatos es bastante caótica al nivel de géneros y en menor medida de especie, en general existe consenso a nivel de orden y familias (Bieri, 1991). Tradicionalmente el orden Aphragmophora está formado por tres familias, Sagittidae, Pterosagittidae (único representante *P. draco*) y Krohnittidae (Casanova, 1999). Según esta clasificación y nuestros datos parece que este rasgo, relación entre longitud y anchura, ha evolucionado de forma diferente para cada familia dentro del orden Aphragmophora.

Los primeros estudios moleculares sobre el filo apoyaron los órdenes e incluso algunos de los géneros sometidos a debate dentro de la familia Sagittidae (Telford y Holland, 1997). Sin embargo los últimos estudios discrepan y Krohnittidae y Pterosagittidae perderían su condición de familias y pasarían a estar la primera dentro de Sagittidae

y la segunda dentro de Spadellidae; lo que llevaría a Pterosagittidae a cambiar también al orden Phragmophora. Órdenes que ahora carecen de sentido evolutivo al ser parafiléticos (Papillon et al., 2006). Teniendo en cuenta esta nueva filogenia propuesta vemos como la relación entre longitud y anchura es isométrica o alométrica negativa dentro de la familia Sagittidae (Sagittidae+Krohnittidae) y alométrica positiva para el único representante analizado de la familia Spadellidae.

Sabemos que la anchura de los quetognatos limita el tamaño de las presas que pueden tragar; de hecho a partir de la anchura del espécimen se puede estimar la anchura de sus presas (Pearre, 1980). Por el contrario se puede considerar la longitud del individuo como un indicador de su capacidad de natación, aunque también influirían otros factores como la concentración de fibras musculares y el tamaño y forma de las aletas.

La relación entre *P. draco* y la familia Spadellidae ya había sido propuesta con anterioridad debido a sus similitudes morfológicas (Tokioka, 1965; Dallot e Ibanez, 1972), lo que indica la posibilidad de que alguna otra especie o incluso toda la familia muestre una relación alométrica positiva entre anchura y longitud. Para esta familia, única bentónica del filo, la capacidad de natación no sería una característica tan importante, ya que pasan la mayor parte del tiempo pegada al sustrato mientras que su anchura si limitaría las presas accesibles. Además se trata de especies con los adultos de menor longitud, con lo cual dicha limitación sería aún más severa, si no aumentase más la anchura proporcionalmente a medida que crecen. Se cree que *P. draco* se ha readaptado al medio pelágico desde el bentónico, con su grueso "collarete" que contrarrestaría sus pequeñas aletas para tener una flotabilidad neutra (Perez et al., 2001). Por ello *P. draco* presentaría una alometría positiva como resultado de su historia evolutiva y como

una adaptación que le permite acceder a presas de mayor tamaño a pesar de su menor longitud.

En la familia Sagittidae la isometría parece la norma aunque hay dos especies, *Caecosagitta macrocephala* y *Pseudosagitta máxima*, cuyas pendientes estimadas son bastante menores de uno. Si bien esta diferencia no es significativa debido al elevado error asociado a la estima, ya que se encontraron pocos individuos de ambas especies que además se encontraban en mal estado y sólo pertenecían al primer estadio de desarrollo. Ambas especies son batipelágicas lo que explica las limitaciones que tenemos en el presente estudio, no obstante es interesante que estas dos especies sean las únicas alejadas de la isometría entre las “*Sagittas*” (Tabla 4.1). Esta alometría negativa, si bien no significativa, apunta la posibilidad de que estas especies del medio pelágico más profundo se hayan adaptado a la escasez de presas primando su longitud, capacidad natatoria o de búsqueda/captura, frente al tamaño de presa accesible. Además son especies que pueden alcanzar gran tamaño, sobre todo *P. máxima*, con lo cual la limitación por su anchura quedaría reducida a pesar de la posible alometría negativa.

En el resto de especies isométricas, que no varían su forma con el desarrollo, se pueden observar diferencias; así *Sagitta bipunctata* presenta una significativa menor anchura para la misma longitud que el resto de las especies (Fig. 4.4 y 4.5), mientras *P. lyra*, *F. hexaptera* y *F. enflata* son quetognatos con cuerpos flácidos, menos musculados y con flotabilidad neutra que predan mediante emboscada (Pearre, 1982), *S. bipunctata* es un predador activo que hace continuos movimientos para mantenerse en la columna de agua y buscar presas. Por eso a las tres primeras especies les conviene tener una mayor anchura para poder acceder a presas de mayor tamaño si se acercan, pero al estar flotando pasivamente no dependen tanto de su capacidad

natatoria; mientras que *S. bipunctata* depende de sus movimientos para encontrar sus presas y atraparlas.

Finalmente la alometría negativa de *Krohnitta subtilis* coincide con lo observado por Coston-Clements et al. (2009) para *K. pacifica*, lo que sugiere que se trata de un rasgo común para todo el grupo. Según las nuevas relaciones filogenéticas se cree que las “Krohnittas” perdieron el primer par de aletas frente a sus congéneres de la familia Sagittidae y para mantener la misma flotabilidad aumentaron el tamaño del par posterior (Papillon et al., 2006). Esto señala la posibilidad de que el grupo haya sufrido presiones selectivas distintas del resto de las especies de la familia a lo largo de su historia evolutiva, por lo que es difícil apuntar un significado adaptativo-evolutivo al rasgo sin saber más del proceso de especiación dentro de la familia Sagittidae.

Abundancia

El modelo que predice la abundancia de los quetogantos es muy potente, explica un 90% de la varianza observada y muestra como la especie y el estadio de desarrollo son los principales factores. Además el modelo seleccionado señala que los quetognatos reaccionan a la abundancia de sus presas en lugar de realizar migración vertical diaria.

Los quetognatos en el primer estadio de desarrollo representan más del 90% de las poblaciones en ambos lagrangianos, lo que indica que se trata de poblaciones reproductivamente activas. En latitudes mayores se han encontrado poblaciones con una o varias generaciones anuales, pero en zonas con un ciclo estacional menos marcado normalmente se considera que las poblaciones se reproducen durante todo el año de forma continua (ver Pearre, 1991 y citas en él).

En el Mediterráneo *F. enflata* se reproduce durante todo el año (Kehayias et al., 1996; Batistic et al., 2003; Kehayias et al., 2005),

representando los juveniles alrededor del 90% de la población en alguna zona (Kehayias et al., 2005). Situación que también presenta la especie en nuestra zona de estudio.

Aunque tradicionalmente se consideraba a los quetognatos como semélparos cada vez más evidencias apuntan lo contrario (Pearre, 1991). De hecho su grado de desarrollo puede ser reversible ya que después de una puesta volverían al estadio II, o también en circunstancias de inanición son capaces de recuperar la energía acumulada en los órganos reproductivos o incluso disminuir su tamaño por catabolismo de proteínas para sobrevivir (Pearre, 1991). Algunos de los individuos del estadio II aquí analizados presentan mayor talla que los adultos de sus respectivas especies, lo que sugiere que los individuos son capaces de reproducirse más de una vez. Esto mismo fue observado por Pearre (1976) para *S. bipunctata* y *F. enflata*. Además alguno o todos los procesos arriba descritos podrían estar sucediendo y así aumentar el número juveniles.

S. bipunctata es la especie dominante en ambas zonas. Se trata de una especie epipelágica de distribución tropical-subtropical (Casanova, 1999). Aunque se distribuye de 40°N a 40°S es más abundante en las aguas centrales, y aunque su distribución en el Atlántico está poco definida la zona de máxima abundancia propuesta por Pierrot-Bults y Nair (1991) para la especie en el Atlántico Norte coincide con ambos lagrangianos.

Entre las especies encontradas hay tres, *P. lyra*, *P. máxima* y *C. macrocephala*, que sólo presentan individuos en el primer estadio de desarrollo. En el Atlántico central y sureste se ha observado un distribución vertical ontogénica para *P. lyra* con la mayoría de los adultos por debajo de los 400m de profundidad (Pierrot-Bults y Nair, 2010). Si esto ocurriese en Atlántico norte subtropical conllevaría a que los adultos no hubiesen sido muestreados tal como sucedió en la zona

de Benguela (Duró y Gili, 1996). *P. máxima* y *C. macrocephala* son especies de distribución más profunda (Casanova, 1999; Bohata y Koppelman, 2013), de las que generalmente no aparecen adultos en los muestreos y cuyos juveniles son los únicos que se encuentran más cerca de la zona epipelágica (Pierrot-Bults y Nair, 1991; Pierrot-Bults y Nair, 2010).

Los quetognatos de ambos lagrangianos no realizan migración vertical diaria (DVM), coincidiendo con lo observado para el grupo en otras zonas oligotróficas (Kehayias et al., 1994; Landry et al., 2008; Pierrot-Bults y Nair, 2010). La única especie que presenta DVM, *C. macrocephala*, es la que vive a mayor profundidad y cuyo carácter migratorio ya ha sido descrito en el Atlántico (Pierrot-Bults y Nair, 1991), explicando porque sólo aparece durante la noche en la zona epipelágica.

El modelo sí incluye la abundancia del zooplancton y como ya se ha observado los quetognatos siguen la distribución de sus presas (Stuart y Verheye, 1991; Marazzo y Nogueira, 1996; Kehayias, 2004; Kehayias y Ntakou, 2008; Kehayias et al. 2010). Esta puede ser una estrategia para aumentar la tasa de encuentro favoreciendo su alimentación, aunque según el modelo este efecto varía entre especies y estadios.

Las especies con distribución vertical más profunda, *P. máxima* y *C. macrocephala*, parecen no guardar relación alguna con la abundancia del zooplancton y en su caso pueden estar afectando otros factores, como la DVM en el caso de *C. macrocephala*.

En las demás especies para las que la abundancia del zooplancton sí tiene efecto, éste va disminuyendo con el estadio de desarrollo de los individuos. Este resultado coincide con lo observado en otras zonas (Kehayias et al., 1994; Batistic et al. 2003; Kehayias y Ntakou, 2008; ver capítulo 2) y podría deberse al hecho de que los individuos de

menor tamaño tienen mayores tasas de ingestión diaria por unidad de biomasa (Pearre, 1976; Feigenbaum, 1979; Coston-Clements et al., 2009), lo que unido a su menor resistencia a la inanición, su peor capacidad natatoria y de búsqueda de presas los hace más dependientes de la disponibilidad de presas en el medio.

Finalmente *K. subtilis* es la única especie que presenta una relación negativa con la abundancia de presas. Esto se puede deber a una ventaja competitiva de la especie en situaciones de escasez de presas, o a que la abundancia de presas se relaciona con alguna otra variable que está condicionando la distribución de la especie. No obstante se necesitan más datos que apoyen una u otra hipótesis antes saber cuál es la más probable.

Alimentación

No se observó ningún individuo con múltiples presas. El 86% de los quetognatos no presentaba ningún contenido en su tubo digestivo, mientras que el 13% presentó una presa y solo el 1% de los individuos analizados tenía dos presas. Kehayias (2003) observó algo similar en una zona oligotrófica del Mediterráneo, con ningún individuo presentando más de una presa en sus contenidos, lo que sugiere como una consecuencia de la poca disponibilidad de presas.

Esta situación hace que el uso de un GLM logístico sea lo más adecuado para estudiar la alimentación de los quetogantos, ya que dicho modelo solo predice la presencia/ausencia de contenido digestivo, que a la vista de los datos parece lo más ajustado a lo observado. Además el uso de modelos con distribución tipo Poisson, los recomendados para este tipo de datos (Crowley; 2005), nos darían predicciones falseadas con elevado número de presas para algunos individuos, lo que no se corresponde con nuestros datos ni con la

descripción de los quetognatos como predadores “no superfluos” (Reeve; 1964; Reeve y Walter, 1972).

Ninguno de los modelos propuestos es bastante potente, menos del 25% de la varianza explicada; sin embargo esto no es extraño ya que la probabilidad de que el individuo se alimente o no depende en gran medida de la historia reciente del mismo. Un quetognato ya alimentado no volverá a hacerlo hasta que lo necesite, como se observa en nuestros datos y en la literatura (Reeve; 1964; Reeve y Walter, 1972), por lo que el hecho de que presente o no contenidos digestivos dependerá en gran medida de cuando se alimentó por última vez. No obstante a pesar de la incertidumbre de los modelos, estos sirven para conocer las variables que afectan a la alimentación de los individuos y cómo lo hacen.

Los datos y la selección de modelos señalan un efecto del lavado aunque no es claro. El problema puede deberse a los pocos individuos que se han utilizado para generar el modelo, ya que todos provenían de un único lance de red. Esta escasez de individuos también sería la razón por la que el estadio de desarrollo no forma parte del mejor modelo, a diferencia del generado usando todas las muestras.

A pesar de necesitar más datos para estimar de forma precisa el efecto del lavado, se puede observar un patrón. *P. draco*, la especie con menor longitud, presenta el efecto más negativo y *S. bipunctata*, la especie más abundante y por tanto mejor modelada, sufre un efecto negativo del lavado en los individuos de menor talla. Estos individuos de menor longitud podrían regurgitar con mayor facilidad al ser sus tubos digestivos más cortos. Este efecto diferenciado del estrés por lavado podría favorecer que las especies de mayor longitud pareciesen comparativamente más voraces, como se puede ver en la figura 4.14 y en la literatura (Feigenbaum, 1991 y citas en él).

Según el modelo obtenido con todos los individuos, la alimentación de los quetognatos es independiente de la disponibilidad de presas en el medio (Tabla 4.3) y a pesar de haberse registrado densidades muy bajas para alguna muestra (65 individuos/m³) no parece haber sido limitante. Aunque algunos autores tampoco han encontrado relación entre la alimentación y la disponibilidad de presas (Pearre, 1973; Stuart y Verheye, 1991, Kehayias et al., 1996), esto no se cumple con densidades de presas elevadas (Kimmerer, 1984; Gibbons, 1992). Experimentos en el laboratorio determinaron un efecto positivo de la disponibilidad de presas sobre las tasas de ingestión hasta concentraciones superiores a las encontradas en la naturaleza, aunque dichos resultados deben tomarse con cautela pues también fijan densidades mínimas para una alimentación efectiva superiores a las que experimentan poblaciones naturales en buen estado nutricional (Reeve, 1980).

Esta disparidad puede deberse en parte a la dificultad de estimar la disponibilidad de presas a una escala significativa para los quetognatos mediante una pesca (Sullivan, 1980); además como ya observó Pearre (1973) los individuos pueden moverse después de alimentarse. No obstante, el integrar toda la zona epipelágica, sin DVM, nos hace confiar en los resultados del modelo y si bien no se puede descartar un efecto positivo a altas concentraciones de presas, si podemos concluir que los quetogantos son capaces de alimentarse eficazmente a muy bajas concentraciones en el Atlántico norte subtropical.

La anchura del individuo es la variable que mejor predice la alimentación de los quetognatos, aumentando la probabilidad con la anchura. Este parámetro también se relaciona positivamente con el tamaño de presa consumida (Pearre, 1980), que a su vez tardará más tiempo en ser digerida (Reeve, 1980; Øresland, 1987), como ya sugirió

Pearre (1974) al observar que la especie más estrecha presentaba las presas más digeridas.

Los individuos de mayor longitud presentan mayores tasas diarias de ingestión (Feigenbaum, 1979; Kimmerer, 1984, Canino y Grant, 1985) pero en nuestro caso la longitud fue una variable con menor poder predictivo que la anchura. Esto sugiere que el efecto del tamaño de la presa y su tiempo de digestión, predicho por la anchura, son importantes y que el número de presas consumidas no es el único factor que influye sobre la presencia de contenidos digestivos.

No obstante no solo la anchura y el tiempo de digestión de las presas influyen en la presencia de contenidos, ya que individuos de anchuras similares pero pertenecientes a diferentes especies y estadios tienen distinta probabilidad de presentar contenidos. Si comparamos la predicción del modelo para especies de tamaño similar vemos que *P. draco* y *S. bipunctata* son más voraces que *K. subtilis*, que es la especie con menor tasa de ingestión, lo que quizás se relacione con el hecho de que es la única especie cuya abundancia se ve influenciada negativamente por la del zooplancton (Fig. 4.7).

Además dentro de cada especie disminuye la alimentación con el estadio de desarrollo, especialmente entre los individuos de estadio I y los de II y III (Fig. 4.12). Algo similar ya se había observado para *F. inflata* cuyos adultos presentaban el menor porcentaje de individuos con contenido digestivo (Marazzo et al., 1997; Kehayias et al., 2005), mientras que en el Mediterráneo Kehayias y Ntakou (2008) no observaron ni un solo adulto con presas. Sin embargo Øresland (1987) describe lo contrario comparando dos generaciones coincidentes de *P. elegans*, aunque la mayor voracidad de los adultos se debería a que su tamaño es más del doble. Lo que no permite demostrar un efecto del desarrollo diferenciado del tamaño, cuyo efecto sería predominante según nuestro modelo. Este descenso de la ingestión de los adultos

con óvulos o huevos podría ser una estrategia para minimizar el riesgo de depredación antes de poner los huevos. Villenas et al. (2009) describieron dicho comportamiento en los adultos con huevos de *Serratosagitta tasmanica*, que serían más vulnerables al ser menos transparentes y por ello se hunden a zonas más profundas con una menor disponibilidad de presas.

Los quetognatos presentan un ciclo de alimentación diario con valores máximos en las horas nocturnas y mínimos durante el día (Fig. 4.13) aunque se observan diferencias entre especies y lagrangianos (Fig. 4.14). Esta mayor actividad depredadora durante la noche ya ha sido observada para varias especies en distintas localidades (Pearre, 1973; Sullivan, 1980; Gibbons, 1992 y 1994; Marazzo et al., 1997). Los quetognatos localizan a sus presas mediante mecanoreceptores (Feigenbaum y Reeve, 1977; Bone y Goto, 1991) por lo que su capacidad depredadora no disminuiría durante la noche pero si la de las larvas de pez sus competidores. Esto favorece la alimentación nocturna de los quetognatos frente a la diurna de las larvas de pez como ya observaron Baier y Purcell (1997b).

No obstante este ciclo diario de alimentación parece no ser algo fijo ya que diferentes poblaciones de la misma especie la presentan (Szyper, 1978; Kimmerer, 1984; Tönnesson y Tiselius, 2005) o no (Feigenbaum, 1979; Baier y Terazaki, 2005). Incluso la misma población la puede presentar o no según la ocasión (Duró y Sainz, 2000). Esto sugiere la posibilidad de que los quetognatos modifiquen su comportamiento según la condiciones del medio, como ya indicó Øresland (1987) para *P. elegans* a lo largo de un año, lo que podría explicar las pequeñas diferencias observadas entre lagrangianos.

El cálculo de las tasas de alimentación diarias requiere conocer el tiempo de digestión (DT); al no disponer de medidas “*in situ*” se debió recurrir a la literatura. En el caso de *F. enflata* el tiempo de digestión

estimado coincidió con el observado por Feigenbaum (1979) para la especie en el mismo rango de temperaturas. Desgraciadamente para las otras especies flácidas (*F. hexaptera* y *P. lyra*), cuyo DT se estimó con una fórmula no-específica, no existen valores con los que poder comparar. Por ello las diferencias entre la tasa de alimentación de *F. enflata* y las de *F. hexaptera* y *P. lyra* deben tomarse con cautela, ya que se deben a que el DT estimado para *F. enflata* es el doble. De hecho, *F. enflata* es la especie con mayor media de presas por quetognato (NPC) y quizás si se dispusiera de ecuaciones específicas del DT para las otras especies los resultados fuesen diferentes.

P. lyra y *F. hexaptera*, las especies con mayor tasa de alimentación diaria, consumen respectivamente una media de 9.95 y 9.64 presas por individuo y día. Ambas presentan la máxima tasa de consumo (>20 presas quetognato⁻¹ día⁻¹) a las tres de mañana en el centro del giro, máximo que está por debajo de los máximos descritos para otras especies de quetognatos (Feigenbaum, 1991 y citas en él). *P. lyra* consume como máximo 1.64 presas al día (Kehayias, 2003) en el Mediterráneo oriental y 3.26 en el occidental (Duró y Sainz, 2000). En el Adriático sur, Batistic et al. (2003) observaron un porcentaje de individuos con contenidos similares a lo encontrado por nosotros aunque algo inferiores.

K. subtilis es la especie que presenta una menor tasa media de alimentación (1.45 presas individuo⁻¹ día⁻¹) que es un valor más elevado que las 1.19 presas por día que Kehayias (2003) ha descrito como máximo para la especie en el Mediterráneo, donde también es la especie menos voraz. En el caso de *P. draco* sólo existe una referencia sobre su consumo (Newburry, 1978), que con una presa al día por individuo es significativamente menor que las 4.45 que de media consume en nuestra zona de estudio.

S. bipunctata presenta un consumo medio de 2 presas al día. Este consumo se encuentra entre los máximos descritos para la especie en el Mediterráneo oriental (Kehayias, 2003) y occidental (Duró y Sainz, 2000), 1.51 y 3.76 presas al día respectivamente. Pearre (1974) calculó para la especie una tasa máxima teórica de ingestión de 2.5 presas al día, aunque dicho máximo se supera en nuestro caso en tres de los momentos muestreados; al promediar para cada uno de los ciclos diarios se obtienen valores muy cercanos a 2, lo que apoya las estimas aquí obtenidas.

La tasa media de ingestión de *F. enflata* en la provincia NAST-E (5.09 presas individuo⁻¹ día⁻¹) coincide con los valores de Szyper (1978) y Lie et al. (2012) para el Pacífico y, es superior a la mayoría de las estimas obtenidas en el resto de las zonas (Duró y Sainz, 2000; Øresland, 2000; Baier y Purcell, 1997b). La tasa máxima de ingestión de *F. enflata* se da a las tres de la madrugada en el borde del giro (8.56 presas individuo⁻¹ día⁻¹), y se parece mucho a la tasa máxima de ingestión de 10 presas al día que estimó Pearre (1974) por cálculos teóricos o Reeve (1980) en el laboratorio, lo que apoya nuestras tasas. Un ciclo de alimentación similar con máximos valores de noche se ha descrito para la especie en todo su rango de distribución (Kimmerer, 1984; Baier y Purcell, 1997b; Øresland, 2000; Kehayias y Kourouvakalis; 2010). Sin embargo existen otros estudios en los que la tasa de alimentación no varía o incluso se da el máximo durante el día (Feigenbaum, 1979; Terazaki, 1996; Kehayias et al., 2005). Todo esto, así como nuestros resultados, indica que si bien la especie suele presentar mayores tasas de ingestión nocturnas esta circunstancia puede alterarse según las condiciones del medio, como observaron Duró y Sainz (2000) en el Mediterráneo.

Los quetogantos consumen el 9.8% y el 9.3% del zooplancton al día en el centro y borde del giro oligotrófico del Atlántico norte subtropical.

Es uno de los valores registrados más elevados y los más próximos son los obtenidos en zonas del Mediterráneo, 7.8% (Kehayias, 2003), y del Pacífico, 6.5% (Lie et al., 2012). Otros autores han encontrado tasas muy bajas siempre, por debajo del 3% (Baier y Terazaki, 2005; Kehayias et al., 2005) o incluso del 1% (Duró y Sainz, 2000; Øresland, 2000), aunque estos porcentajes pueden aumentar mucho si se calcula para cada presa individualmente (Duró y Sainz, 2000; Giesecke y González, 2004), llegando incluso al 20 o 44% (Kimmerer, 1984; Baier y Purcell, 1997b).

Finalmente en ambos lagrangianos las presas consumidas se encuentran muy repartidas entre las diferentes especies, con las especies flácidas, *F. enflata*, *F. hexaptera* y *P. lyra*, como principales consumidores el centro del giro y *P. draco* y *S. bipunctata* en el borde. Kehayias (2003) observó un reparto muy similar entre las especies presentes en la zona oligotrófica del Mediterráneo oriental.

Estos resultados sugieren que los quetognatos son capaces de repartir los recursos existentes entre las diferentes especies e individuos, algo ya apuntado por los resultados de Gibbons (1994) y que en el Mediterráneo ha sido propuesto por Kehayias et al. (2008 y 2010) que observó cómo los individuos de *F. enflata* cambiaban de presas con el desarrollo evitando así la competencia intraespecífica.

DISCUSIÓN GENERAL

DISCUSIÓN

Distribuciones espacio-temporales

Desde hace tiempo se conoce que el zooplancton presenta a pequeña escala una distribución más agregada de lo esperable “*a priori*”, como resultado de la respuesta al medio físico (Weber et al., 1986) o como una consecuencia de la distribución del fitoplancton que es su fuente de alimento (Mackas, 1977). Actualmente se cree que las interacciones biológicas y el comportamiento del zooplancton pueden ser la causa de este modelo de distribución agregada y éstos explicarían la varianza que los factores físicos no pueden. Los factores biológicos que se proponen como más importantes son: la migración vertical diaria (DVM), evitar a los depredadores, la búsqueda de alimento y el apareamiento (Folt y Burns, 1999 y citas en él).

En este trabajo hemos analizado la influencia del medio físico-químico y de algunos de estos factores biológicos, principalmente la DVM y la búsqueda de alimento, sobre la distribución de los quetogantos en diferentes escalas espacio-temporales, para tratar de conocer cuales de ellos tienen mayor efecto según la escala considerada.

En general la variación estacional del zooplancton es una de las más estudiadas (Haury et al., 1978) y lo mismo ocurre en el caso de los quetogantos (entre otros; Almeida-Prado; 1968; Khan y Williamson; 1970; Sameoto, 1973; Andréu, 1981; Tande, 1983; Terazaki; 1993; Batistic; 1998; Choe y Deible, 2000). Al igual que en nuestros resultados (capítulo 2) otros autores observaron cambios en todas o algunas de las siguientes características: abundancia, estructura poblacional o composición específica. En el Cantábrico, un mar

templado, la variable física del medio con mayor influencia parece ser la estratificación de la columna de agua, que de todas las variables consideradas es la que presenta un ciclo estacional más marcado; además su correlación es mayor con la abundancia de juveniles que con la de adultos, lo que parece indicar una relación con las épocas de puesta. Terazaki (1993) señala para *Parasagitta elegans* la variación de la estructura poblacional a lo largo del año, con dos épocas de puesta durante las cuales prácticamente sólo encontró juveniles, lo que concuerda con lo encontrado en estas aguas. En realidad se supone que la amplitud de la variación estacional influye principalmente en el número de puestas por año (ver Pearre, 1991 y citas en él).

En esta escala espacio-temporal (escala intermedia según la clasificación utilizada) en la que se analizan los quetogantos del Cantábrico central, se observa también una influencia del gradiente costa-océano y de los procesos de afloramiento costero. Estos últimos parece que son capaces de arrastrar en sus movimientos a los quetognatos agregando mar adentro las especies epipelágicas o arrastrando hacia superficie a las especies de mayor profundidad, como también ha sido indicado por otros autores para otras zonas (Noblezada y Campos, 2008). Además existe la posibilidad de que las corrientes horizontales, como la corriente hacia el polo (IPC o Iberian Poleward Current), puedan influir en la distribución de los quetogantos del Cantábrico. En la plataforma continental del Cantábrico central la presencia de la IPC parece transportar individuos de *Pseudosagitta lyra*, pero se desconoce si estos individuos son arrastrados desde el talud continental o desde zonas más tropicales; como ocurre en las aguas del suroeste de Australia con la corriente hacia el polo de Leeuwin que sí arrastra especies de origen subtropical (Gaughan y Fletcher, 1997). Por su parte la existencia de un gradiente costa-océano similar al nuestro también ha sido descrito para otras especies de quetognatos en otras costas (Grant, 1991; Liang y Vega-Pérez,

1994 y 2002; Gaughan et al. 2009, Bohata y Koppelman, 2013) por lo que se puede decir que es un proceso generalizado.

Al nivel de macroescala es obvio que los cambios físico-químicos de las distintas masas de agua son en gran medida responsables de la variación observada, especialmente en la composición específica (Bieri, 1959; Pierrot-Bults y Nair, 1991; Pierrot-Bults y Nair, 2010, capítulo 3). De hecho, la sustitución de las masas de agua presentes en una zona cambia la distribución de los quetognatos (Nobleza y Campos, 2012) A esta escala la distribución de los quetogatos también se relaciona con la extensión de las provincias biogeográficas (giro subtropical), la posición de las grandes corrientes oceánicas (corriente de Azores) y la presencia de células de circulación (eddys y otras estructuras de mesoescala), procesos reguladores ya propuestos para una escala de miles de kilómetros como esta (Mann y Lazier, 2006). No obstante el conocimiento sobre la distribución horizontal, latitud y longitud, se beneficiaría de una mejor comprensión de los procesos que ocurren en el eje vertical, porque a veces los modelos de distribución horizontal observados pueden explicarse por lo ocurrido en el eje vertical (Evans, 1978); por ejemplo el hundimiento de algunas especies concretas o del zooplancton como consecuencia de la presencia de estructuras de mesoescala (Wiebe et al, 1985; Johnson y Terazaki, 2003; discusión del capítulo 3). Además se ha observado que en este tipo estructuras o células de circulación aumenta la abundancia de los quetognatos (Davis y Wiebe, 1985; Landry et al., 2008; capítulo 3), lo que favorecerá un modelo de distribución agregado para el grupo en dicha escala espacio-temporal.

Sin embargo los cambios observados en temperatura y salinidad no son capaces de explicar la distribución de los quetognatos a escala pequeña o microescala (capítulo 4 resultados no mostrados en la selección de modelos), lo que coincide con lo observado por Weber et

al. (1986) que describen una distribución zooplanctónica con una mayor variación de la que el medio podía explicar. Así que para esta escala parece que las interacciones biológicas y el comportamiento del zooplancton son las principales causas que influyen en la distribución de los quetognatos y por ello a continuación analizaremos dos de estas posibles causas como son la DVM y la búsqueda de alimento.

DVM

La migración vertical diaria o DVM es una estrategia seguida por el zooplancton que consiste generalmente en permanecer a mayor profundidad durante el día y ascender durante la noche a la zona más superficial donde se alimenta. Aunque existen varias teorías para tratar de explicar la razón por la que el zooplancton puede realizar o no la DVM, una de las más apoyada por varios autores es la reducción de la presión de predación (Hays, 2003). Sin embargo existen otras teorías que tratan de explicar este comportamiento y entre ellas está la hipótesis hambre/saciedad (Hunger/Satiation Hypothesis en inglés o HSH), que sugiere que cada individuo decide ascender para alimentarse y descender después, en función de sus necesidades alimenticias y que por ello a veces es difícil ver una respuesta coordinada a nivel de población, y esto explicaría los casos de hundimiento nocturno de los individuos ya alimentados (Pearre, 2003). Existen varios trabajos sobre quetognatos que apoyan esta última teoría, ya que se observa como a medida que ascienden a alimentarse cambia el porcentaje de individuos con contenido digestivo y a medida que pasa el tiempo cambia este porcentaje en cada profundidad; además las presas de los individuos que descienden desde la superficie se encuentran más digeridas y se localizan hacia el final del tubo digestivo, mientras que los individuos que acaban de atrapar a sus presas en la superficie las tienen al comienzo del mismo. Esto está

corroborado por otros estudios en los que se ha visto como individuos de diferentes especies de quetognatos en aguas profundas presentan en sus contenidos digestivos copépodos que sólo se encuentran en la superficie (ver Pearre, 2003 y citas en él).

Independientemente de la hipótesis que consideremos la DVM sería una selección de hábitat por parte del individuo, bien para evitar la predación bien por seleccionar la zona para alimentarse, y al modelarlo se obtienen diferentes patrones de DVM en función del riesgo de predación (Iwasa, 1982). La diferente visibilidad del zooplancton hace que éste sufra distintas presiones de predación y por ello afecta de forma diferente al patrón de DVM de cada individuo según su probabilidad de ser localizado (Hays et al., 1994; De Robertis et al., 2000; Hays et al., 2001). Una de las principales ventajas del zooplancton es su transparencia aunque eso les suponga algún coste metabólico (ver Pearre, 2003 y citas en él). En el caso de los quetognatos esta transparencia se ve favorecida por la rápida digestión y egestión de las presas (Bone et al., 1991), ya que los contenidos digestivos aumentan el riesgo de ser detectado y depredado (Tsuda et al., 1998). Si los quetognatos ascienden a alimentarse cerca de la superficie y descienden una vez saciados para reducir el riesgo de ser depredado (DVM de tipo HSH) su abundancia en superficie debería ser mayor durante la noche ya que es cuando se alimentan más activamente (ver capítulo 4 y citas en él).

No obstante en nuestros resultados así como otros trabajos realizados en los giros oligotróficos no se observa DVM (Landry et al., 2008; Pierrot-Bults y Nair, 2010; capítulo 4). Esto puede deberse a que en dichas zonas los peces de la zona eufótica son poco abundantes y de gran tamaño mientras que en la zona mesopelágica hay peces pequeños (<10cm) que durante el día están en la capa difusora profunda y ascienden durante la noche a alimentarse (Mann, 1984).

Esta situación se observó claramente en los datos de la ecosonda (Fig. IV) que mostraba un ascenso al atardecer de “ecos” desde unos 500m de profundidad a la superficie que volvían a descender al amanecer; esto unido a las nuevas y más elevadas estimas de la biomasa de peces mesopelágicos (Irigoien et al., 2014) haría que el zooplancton, incluidos los quetognatos, sufriese un mayor riesgo de ser depredados durante la noche y por eso en nuestro caso no se observe DVM. Además la mayoría de las referencias sobre la DVM de los quetognatos indican que ésta se produce dentro de la zona epipelágica y no entre ella y zonas más profundas (Pierrot-Bults, 1982; Andreu, 1992; Gibbons y Stuart, 1994; Mutlu, 2006; Kehayias et al. 2010; Lie et al., 2012), lo que concuerda con nuestros resultados.

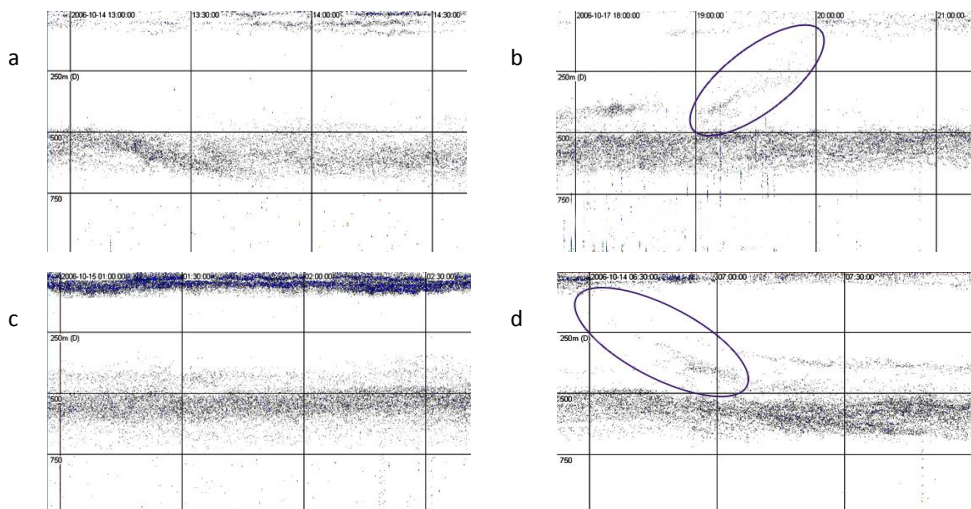


Figura IV. Las imágenes de la ecosonda muestran una concentración de ecos entre los 450 y los 650m durante el día, que señala la profundidad de la capa de dispersión profunda (Deep Scattering Layer). En esa capa se mantendría la mayor parte de los peces y zooplancton de gran tamaño durante las horas diurnas (a), ascendiendo a la superficie durante el ocaso (b). Esto provoca un aumento de la abundancia del zooplancton en la superficie (i.e. hasta los 100m) durante las horas nocturnas reflejándose en un aumento de los ecos (c). Finalmente, al amanecer, se produce el descenso del zooplancton de nuevo a zonas profundas (d).

Finalmente aunque los resultados obtenidos a nivel de macroescala y escala intermedia no permiten evaluar si a estas escalas existe un efecto de la DVM, sí existen indicios de que a dichas escalas se podrían estar produciendo cambios en la distribución vertical como respuesta de los quetognatos frente a la advección de aguas por procesos de mesoescala en el giro oligotrófico o los afloramientos costeros en el Cantábrico (ver discusión capítulos 3 y 2 respectivamente), lo que señala que si bien a dichas escalas las variables físico-químicas tienen una gran influencia sobre la distribución, el comportamiento de los individuos también puede ser un factor importante en esta distribución.

BÚSQUEDA DE ALIMENTO

La alimentación se da en tres fases : encuentro, ataque o captura y la ingestión y el éxito a la hora de alimentarse depende de todas y cada una de estas fases. En nuestro caso nos centraremos en la primera fase, que sería la parte que se relaciona directamente con la búsqueda de alimento; esto depende de dos factores: la tasa de encuentro entre el depredador y la presa y la capacidad de detección de la presa por parte del depredador. La capacidad de detección varía con el tipo de movimiento (Visser y Kiørboe, 2006) o la velocidad de natación de la presa (ver Pearre, 2003 y citas en él) por ejemplo; además también las condiciones del medio como visibilidad o turbulencia pueden afectar a los depredadores, aunque los quetognatos parecen ser capaces de distinguir entre el “ruido” derivado de la turbulencia y la señal de sus presas (Saito y Kiørboe, 2001).

La tasa de encuentro entre presa y depredador depende principalmente de la densidad en el medio de cada uno ellos, aunque se sabe que hay otros factores que pueden aumentar la tasa de encuentro como la turbulencia (Rothschild y Osborn, 1988) o la

velocidad de natación de la presa, que cuanto mayor es, mayor es la tasa de encuentro (Werner y Anholt, 1993). Se sabe que el zooplancton se agrega en manchas para reducir el riesgo individual de ser depredado, confundir a los depredadores o aumentar las posibilidades reproductoras (Ohman, 1988), sin embargo podría darse un aumento del riesgo de predación si estas manchas atrajesen a los predadores (Folt, 1987).

Según nuestros resultados y la literatura (ver discusión capítulo 4) los quetognatos siguen a sus presas a lo largo de un día a una escala pequeña, lo que podría ser una estrategia para tratar de aumentar la tasa de encuentro facilitando la alimentación. Sin embargo la tasa de alimentación parece no relacionarse con la densidad de presas en el medio, lo que podría deberse al hecho de que influyen otros factores, como por ejemplo la existencia de un ciclo diario de alimentación con la máxima actividad durante la noche que no coincide con las máximas densidades del zooplancton (capítulo 4). Además los quetognatos también se relacionan con la disponibilidad de presas a una escala intermedia y de macroescala, con una correlación de 0.86 y $p < 0.001$ entre la abundancia total de quetognatos y la abundancia del zooplancton, a lo largo del gradiente trófico hacia el centro del giro subtropical del Atlántico norte. Esto nos indica que los quetognatos siguen los modelos de distribución de sus presas en todas las escalas espacio-temporales consideradas, lo que indica que es la única variable con capacidad predictiva en todos los niveles considerados. Además cabe destacar que este efecto parece ser mayor en los juveniles en el ciclo diario o anual (capítulo 2 y 4 respectivamente), lo que se corresponde con lo observado para *Flaccisagitta enflata* cuya mayor abundancia de juveniles coincide con la mayor disponibilidad de alimento, y se cree que esto es una adaptación de la especie a las mayores necesidades energéticas de los juveniles para su desarrollo (Giesecke y Gonzalez, 2004; Kehayias et al. 2010).

Papel de los quetognatos como consumidores secundarios

Antes de discutir brevemente sobre el papel de los quetognatos en las redes tróficas pelágicas es necesario indicar las limitaciones más importantes que presenta el método de los contenidos digestivos (ver Feigenbaum y Maris, 1984).

La gran mayoría de los trabajos que estiman la alimentación de los quetognatos emplean muestras recogidas para análisis taxonómicos (Feigenbaum, 1991; Kehayias et al. 2010 y citas en ellos), cuyas redes han sido lavadas para obtener mejores estimas de la abundancia. Esto hace que el efecto del lavado sobre los contenidos digestivos sea de gran interés, ya que parece que el estrés afecta a los contenidos de los quetognatos como hemos comprobado y también ha sido observado por algunos autores (Baier y Purcell ,1997a), lo que conllevaría a una sistemática subestimación de la alimentación del grupo.

Además el hecho de que la anchura del individuo influya más que la longitud sobre la presencia de contenidos, sugiere que quizás se esté subestimando la ingestión de los especímenes de menor talla por consumir presas de menor tamaño y de digestión más rápida. Una posible vía para comprobarlo sería comparar las tallas mínimas a las que se detecta la primera ingestión en individuos recolectados y otros bajo observación experimental.

El cálculo de las tasas de alimentación diarias requiere conocer el tiempo de digestión; desgraciadamente en muchos estudios, como en el nuestro, no se dispone de medidas "*in situ*". Se sabe que el tiempo de digestión disminuye con la temperatura (Pearre, 1981; Ohman, 1986; Baier y Terazaki, 2005), pero excepto para *Parasagitta elegans* y *Flaccisagitta enflata* no existen ecuaciones específicas y no se ha dedicado el suficiente esfuerzo para obtener una relación fiable a nivel

de grupo que represente a la mayoría de las especies en todo su rango de distribución aunque permite la comparación relativa entre las distintas tasas estimadas.

Uno de los resultados más curiosos es el hecho de que el avance del desarrollo influya negativamente en la presencia de contenidos digestivos, como se comenta en el capítulo 4. Esto podría ser consecuencia de la mayor vulnerabilidad de los individuos maduros sexualmente, por disminuir su transparencia y por tanto aumentar su visibilidad, lo que les haría descender a zonas más profundas para evitar ser depredados como ya ha sido observado en quetogantos (Villenas et al., 2009) y otros organismos del zooplancton (ver Pearre, 2003 y citas en él). No obstante este descenso en la alimentación en los estadios adultos puede ser debido a que cambien su comportamiento en la búsqueda de pareja y entonces se alimenten menos activamente, como ocurre en copépodos (van Duren y Videler, 1996; Buskey, 1998; Dur et al., 2011).

Además el impacto de la alimentación de los quetogantos suele ser subestimado al calcularse como el porcentaje de población consumida, mientras que lo más correcto sería calcularlo como el porcentaje de la producción secundaria (Mironov, 1960), comparando de esta forma directamente entre dos tasas y no entre una tasa y el tamaño de las poblaciones. Así calculado, el impacto de los quetogantos puede multiplicarse hasta por cuatro (Stuart y Verheye 1991; Giesecke y González, 2004). Desgraciadamente no disponemos de datos simultáneos sobre la producción secundaria del zooplancton en el giro oligotrófico del Atlántico norte (capítulo 4). Terazaki (1996) con tasas de consumo menores que las aquí obtenidas calculó que *Flaccisagitta enflata* en Pacífico ecuatorial retiraba diariamente el 7.9% de la producción secundaria, mientras que Coston-Clements et al. (2009)

calcularon que los quetogantos de las costas de Carolina del Norte podían llegar a consumir hasta el 20.9% de la misma.

El impacto de los quetogantos en el giro oligotrófico del Atlántico norte es uno de los más elevados de la literatura (ver capítulo 4), y se debe a la elevada densidad relativa de los quetogantos. La abundancia de quetogantos en el Cantábrico y el giro subtropical es muy similar, pero una densidad menor de zooplancton y tasas de alimentación elevadas, hacen que el papel de los quetogantos en las redes tróficas sea más importante en las zonas oligotróficas que en los mares templados. Todo esto combinado indica la posibilidad de que los quetogantos en estas zonas de los océanos sean un componente planctónico activo en el reciclaje de nutrientes, favoreciendo la alta producción primaria registrada (Cáceres et al., 2013). También podrían actuar como una perturbación del medio ejerciendo una mayor presión de predación sobre las especies más abundantes, favoreciendo así la alta diversidad zooplanctónica registrada en los giros subtropicales (van der Spoel y Pierrot-Bults, 1979; Woodd-Walker et al., 2002), pudiendo contribuir a la llamada paradoja del plancton (Hutchinson, 1961).

CONCLUSIONES

CONCLUSIONES

1. La selección de partículas según el color usando el algoritmo GGR de *Flamingo* abre una nueva y prometedora vía para el análisis automático de imágenes digitales de zooplancton. Esto puede mejorar este tipo de metodologías especialmente para las imágenes del zooplancton previamente teñido de rosa, sin que por ello se vea afectada la capacidad del programa para estimar la abundancia del zooplancton o su capacidad para identificarlo.
2. En el Cantábrico central se han encontrado cuatro especies de quetognatos: *Parasagitta friderici*, *Serratosagitta tasmanica*, *Pseudosagitta lyra* y *Eukrohnia hamata*. Además las especies presentan un marcado gradiente costa-océano, con *P. friderici* dominando la zona nerítica y *S. tasmanica* dominando la oceánica donde *P. lyra* y *E. hamata* son más frecuentes y abundantes.
3. *P. friderici* y *S. tasmanica*, principales especies del Cantábrico central, muestran un claro patrón estacional con elevadas densidades en los meses más cálidos del año, mientras que en invierno pueden llegar a desaparecer. Esto puede indicar que en un futuro, ambas especies aumenten su presencia y abundancia a lo largo del ciclo anual, como consecuencia del calentamiento global.
4. Los quetognatos presentan una gran diversidad y riqueza en la zona oriental del Atlántico norte subtropical. Además esta diversidad no

guarda relación alguna con la abundancia del grupo o con la del zooplancton en general.

5. La abundancia de los quetognatos disminuye hacia el centro del giro oligotrófico, aunque este patrón puede verse alterado localmente por estructuras de mesoescala que aumentan la entrada de energía al sistema. Incluso si la entrada de energía es a través de *Trichodesmium spp.*
6. El paso del borde hacia el interior del giro oligotrófico del Atlántico norte está marcado por la ausencia de *Mesosagitta minima*, una especie indicadora de la presencia de aguas ENACW pero ausente en el propio giro. Además *Krohnitta pacifica* indica la presencia de aguas más meridionales y su distribución podría ser utilizada para detectar cambios a largo plazo mediados por el calentamiento global, o para seguir las masas de aguas transportadas desde latitudes más bajas.
7. La relación entre anchura y longitud con el desarrollo es isométrica en la mayoría de las especies de quetognatos y los casos que presentan alometría ésta parece ser el resultado de una adaptación al medio en grupos con un esquema corporal diferente.
8. Los quetognatos del centro y del borde oriental del giro oligotrófico del Atlántico norte son reproductivamente activos en ambas zonas dominando los juveniles de *Sagitta bipunctata*. Además no realizan migración vertical diaria entre la zona epipelágica y las capas más

profundas y en su lugar siguen la distribución del resto del zooplancton.

9. La probabilidad de encontrar presas en los tubos digestivos de los individuos disminuye a consecuencia del estrés sufrido al lavar las redes durante el muestreo, aunque serían necesarias más comprobaciones para precisar el efecto.
10. Entre los quetognatos la anchura de los individuos es la variable que mejor predice la presencia de contenidos digestivos aunque existen diferencias entre especies. Además en todas las especies analizadas los adultos presentan menores tasas de ingestión que los juveniles.
11. Los quetognatos del giro subtropical del Atlántico norte presentan un ciclo diario de alimentación con tasas de ingestión máximas durante la noche y mínimos durante el día, aunque existen diferencias entre especies.
12. El impacto de la alimentación de los quetognatos en el giro subtropical del Atlántico norte es uno de los más elevados que se conocen, por lo que el grupo podría ejercer un papel importante en las redes tróficas de la zona. Además los quetognatos reparten los recursos disponibles lo que favorece la coexistencia de especies y señala que las diferentes especies pueden estar ocupando diferentes nichos ecológicos como ocurre en otras zonas oligotróficas.

13. Finalmente la disponibilidad de presas en el medio es la única variable que influye sobre la distribución de los quetognatos en todas las escalas espacio-temporales consideradas. Además este efecto es más marcado en los juveniles que parecen ajustar su distribución espacio-temporal según la disponibilidad de alimento.

BIBLIOGRAFIA

Alcaraz M, Saiz E, et al. (2003), Estimating zooplankton biomass through image analysis, *Mar. Biol.*, 143: 307– 315.

Allen TFH and Starr TB (1982). *Hierarchy: perspectives for ecological diversity*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Almeida-Prado MS (1968). Distribution and annual occurrence of Chaetognatha off Cananeia and Santos coast (São Paulo, Brazil). *Bolm Inst oceanogr S. Paulo*, 17(1): 33-55.

Al-Mutairi H and Landry MR (2001). Active export of carbon and nitrogen at Station ALOHA by diel migrant zooplankton. *Deep-Sea Research II* 48: 2083–2103.

Alvariño A (1990). Chaetognatha. Pages 255-282 in KG Adiyodi and RG Adiyodi editors. *Reproductive Biology of Invertebrates Vol IV*. John Wiley and sons, Australia.

Andréu P (1981). Ciclo anual de los Quetognatos de Punta Endata (Golfo de Vizcaya). *Invest Pes* 45(1): 157-164.

Andréu P (1992). Vertical migration of three coastal species of chaetognaths in the wetern Mediterranean Sea. *Sci Mar* 56(4): 367-372.

Angel MV (1993) Biodiversity of the pelagic ocean. *Conserv Biol* 7:760–772.

Aranguren-Gassis M, Serret P, et al. (2011). Production and respiration control the marine microbial metabolic balance in the eastern North Atlantic subtropical gyre. *Deep Sea Research I* 58(7): 768-775.

Aranguren-Gassis M, Serret P, et al. (2012) Balanced plankton net community metabolism in the oligotrophic North Atlantic subtropical gyre from Lagrangian observations. *Deep-Sea Research I* 68: 116–122.

Ashjian CJ, Rosenwaks GA, et al. (2004). Distribution of zooplankton on the continental shelf off Marguerite Bay, Antarctic Peninsula, during Austral Fall and Winter, 2001. *Deep-Sea Res. II* 51, 2073–2098.

Baier CT and Purcell JE (1997a). Effects of sampling and preservation on apparent feeding by chaetognaths. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 146: 37–42.

Baier CT, Purcell JE (1997b). Trophic interactions of chaetognaths, larval fish, and zooplankton in the south Atlantic Bight. *Mar ecol prog ser* 146: 43-53.

Baier C and Terazaki M (2005). Interannual variability in a predator–prey interaction: climate, chaetognaths and copepods in the southeastern Bering Sea. *Journal of Plankton Research*, 27: 1113–1125.

Båmstedt U, Gifford DJ, et al. (2000.). Feeding. In: Harris RP, Wiebe PH, Lenz J, Skjodal, HR, Huntley M (Eds.). *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Academic Press, London, pp. 297–399.

Batistic M. 1998. The seasonal population structure and vertical distribution of *Sagitta decipiens* and *Sagitta lyra* Krohn in the south Adriatic pit. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 35, 372-373

Batistic M, Mikus J, Nijire J (2003). Chaetognaths in the south Adriatic: vertical distribution and feeding. *J Mar Biol Ass UK* 83: 1301-1306.

Beaugrand G, Ibañez F, et al. (2002) Diversity of calanoid copepods in the North Atlantic and adjacent seas: species associations and biogeography. *Mar Ecol Prog Ser* 232:179–195.

Beaugrand G, Brander KM, et al. (2003). Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426(6967): 661-664.

Bell J, Hopcroft RR (2008). Assessment of Zoolmage as a tool for the classification of zooplankton. *J. Plank. Res.* 30(12): 1351-1367.

Bieri R (1959). The distribution of planktonic Chaetognatha in the Pacific and their relationship to the water masses. *Limnol Oceanogr* 4(1): 1-28.

Bieri R (1991) Systematics of the Chaetognatha. In: Bone Q, Kapp H, Pierrot-Bults AC (eds) *The biology of the chaetognaths*. Oxford University Press, Oxford, p 122-136.

Bohata K and Koppelman R (2013) Chaetognatha of the Namibian Upwelling Region: Taxonomy, Distribution and Trophic Position. *PLoS ONE* 8(1): e53839.doi:10.1371/journal.pone.0053839

Bone Q and Goto T (1991). Nervous system. In: Bone Q, Kapp H, Pierrot-Bults AC (eds) *The biology of chaetognaths*. Oxford University Press, New York, p 18–31.

Bone Q, Kapp H and Pierrot-Bults AC (1991). *The biology of chaetognaths*. Oxford University Press, New York.

Bonnet D, Lindeque P, Harris R (2010). *Sagitta setosa* predation on *Calanus helgolandicus* in the English Channel. *J. Plankton Res.*, 32: 725–737.

Botas, JA and Fernández E, et al. (1989). Water masses off the Central Cantabrian Coast. *Scientia Marina* 53(4): 755-761.

Böttger-Schnack R, Lenz J, Weikert H (2004). Are taxonomic details of relevance to ecologists? An example from oncaeid microcopepods of the Red Sea. *Mar Biol* 144(6): 1127-1140.

Breiman L (2001). Random forests. *Mach. Learn.* 45: 5–32.

- Bushing M and Feigenbaum D (1984). Feeding by an expatriate population of *Saguta enflata*. Bull Mar. Set. 34: 240-243.
- Buskey EJ (1998). Components of mating in planktonic copepods. Journal of Marine Systems 15: 13-21.
- Caceres C, Taboada FG, et al. (2013). Phytoplankton Growth and Microzooplankton Grazing in the Subtropical Northeast Atlantic. PLoS ONE 8(7): e69159. doi:10.1371/journal.pone.0069159
- Calbet A and Landry MR (2004). Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. Limnology and Oceanography 49: 51–57.
- Canino MF and Grant, GC (1985). The feeding and diet of *Sagitta tenuis* (Chaetognatha) in the lower Chesapeake Bay. J. Plankton Res: 7, 175–188.
- Carpenter EJ (1983). Physiology and ecology of marine planktonic Oscillatoria (*Trichodesmium*). Mar. Biol. Lett 4: 69–85.
- Casanova JP (1986). Quatre nouveaux Chaetognathes atlantiques abyssaux (Genre Heterokrohnia): description, remarques ethologiques et biogeographiques. Oceanologia Acta 9: 469–477.
- Casanova JP (1999). Chaetognatha. Pages 1353-1374 in D Boltovskoy editor. South Atlantic Zooplankton. Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands.
- Chang CC, Lin CJ (2001). LIBSVM: a library for support vector machines. www.csie.ntu.edu.tw/~cjlin/libsvm.
- Choe N and Deibel D (2000). Seasonal vertical distribution and population dynamics of chaetognath *Parasagitta elegans* in the water column and hyperbenthic zone of Conception Bay, Newfoundland. Mar Biol 137: 847-856.

Clarke KR and Warwick RM (1994). *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. Environmental Research Council, Cambridge, UK.

Clauset A, Shalizi CR, Newman MEJ (2009). Power-law distributions in empirical data. *SIAM Rev.* 51(4): 661-703.

Coston-Clements L, Waggett RJ and Tester PA (2009) Chaetognaths of the United States South Atlantic Bight: distribution, abundance and potential interactions with newly spawned larval fish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 373: 111–123.

Cowles TJ, Roman MR, Ganzens AL, Copley NJ (1987) Shortterm changes in the biology of a warm-core ring: zooplankton biomass and grazing. *Limnol Oceanogr* 32:653–664.

Crawley MJ (2005) *Statistics: an introduction using R*. John Willey & sons, West Sussex, UK.

Culverhouse PF, Williams R, et al. (2006). Automatic image analysis of plankton: future perspectives. *Marine Ecology Progress Series* 312: 297-309.

Dallot S and Ibanez F (1972). Etude préliminaire de la morphologie et de l'évolution chez les chaetognathes. *Inv. Pesq.* 36, 31–41.

Daponte MC, Capitanio FL, et al. (2004). *Sagitta friderici* Ritter-Záhony (Chaetognatha) from South Atlantic Waters: abundance, population structure, and life cycle. *ICES J Mar Sci* 61: 680-686.

Davis CS and Wiebe PH (1985). Macrozooplankton biomass in a warm-core Gulf Stream ring: Time series changes in size-structure, taxonomic composition, and vertical distribution. *J. Geophys. Res.* 90: 8871-8884.

- Davis CS, Gallager SM, et al. (1992). The Video Plankton Recorder (VPR): design and initial results. *Arch. Hydrobiol.* 36: 67–81.
- Davis CS, Hu Q, et al. (2004). Real-time observation of taxa-specific plankton distributions: an optical sampling method. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 284: 77–96.
- Denman KL and Powell TM (1984). Effects of physical processes on planktonic ecosystems in the coastal ocean. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 22: 125- 168.
- DeRobertis A, Jaffe JS, Ohman MD (2000). Size-dependent visual predation risk and the timing of vertical migration in zooplankton. *Limnol Oceanogr* 45:1838–1844.
- Dur G, Souissi S, et al. (2011). Mating and mate choice in *Pseudodiaptomus annandalei* (Copepoda: Calanoida). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 402 (2011) 1–11.
- van Duren LA and Videler JJ (1996). The trade-off between feeding, mate seeking and predator avoidance in copepods: behavioural responses to chemical cues. *J. Plankton Res.* 18: 805–818
- Duró A and Gili JM (1996). Mesoscale spatial heterogeneity in chaetognath populations during upwelling abatement in the northern Benguela region. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 140: 41–58.
- Duró A and Saiz E (2000). Distribution of chaetognaths in the western Mediterranean in relation to an inshore – offshore gradient. *J. Plankton Res:* 22, 339–361.
- Emery WJ and Meincke J (1986). Global water masses: summary and review. *Oceanologica acta* 9(4): 383-391.

Evans GT (1978). Biological effects of the Vertical-Horizontal interactions. Pages 157-180 in JH Steele, editor. Spatial pattern in plankton communities. Plenum, New York, New York, USA.

Feigenbaum D and Reeve MR (1977), Prey detection in the Chaetognatha: Response to a vibrating probe and experimental determination of attack distance in large aquaria. *Limnol. Oceanogr.* 22: 1052-1058.

Feigenbaum D (1979). Daily ration of the chaetognath *Sagitta enflata*. *Mar. Biol.* 54: 78-82.

Feigenbaum DL and Maris RC (1984). Feeding in the Chaetognatha. *Annual Review of Oceanography and Marine Biology*, 22: 343–392.

Feigenbaum DL (1991) Food and feeding behaviour. In: Bone Q, Kapp H, Pierrot-Bults AC (eds) *The biology of chaetognaths*. Oxford University Press, New York, p 45–54.

Fernandes JA, Irigoien X, et al. (2009). Optimizing the number of classes in automated zooplankton classification. *J Plankton Res* 31(1): 19-29.

Fernández E, Álvarez F, et al. (2004). The spatial distribution of plankton communities in a Slope Water anticyclonic Oceanic eDDY (SWODDY) in the southern Bay of Biscay. *J Mar Biol Ass UK* 84: 501-517.

Finenko ZZ, Piontkovski SA, et al. (2003). Variability of phytoplankton and mesozooplankton biomass in the subtropical and tropical Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 250, 125–144

Fiuza AFG and Halpern D (1982), Hydrographic observations of the Canary current between 21 N and 25.5 N in March/April 1974, *Rapp. P. V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer*, 180, 58–64, 1982.

Folt CL (1987). An experimental analysis of costs and benefits of zooplankton aggregation. Pages 300-314 in W. C. Kerfoot and A. Sih, eds. Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. Univ. Press of New England, Hanover.

Folt CL and Burns CW (1999). Biological drivers of zooplankton patchiness. *Trend. Ecol. Evol.*, 14, 300–305.

Fraser JH (1969), Experimental feeding of some medusae and Chaetognatha. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 26, 1743-1762.

Furnestin ML (1979). Aspects of the zoogeography of the Mediterranean plankton. In: Van der Spoel S, Pierott-Bults AC, editors. Zoogeography and diversity in plankton. Utrecht (Holland): Bunge. pp. 191–253.

Gaughan DJ, Fletcher WJ (1997). The effects of the Leeuwin Current on the distribution of carnivorous macrozooplankton in the shelf waters off southern Western Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 45, 89–97.

Gaughan DJ, Pearce AF, Lewis PD (2009). Does the poleward boundary current off Western Australia exert a dominant influence on coastal chaetognaths and siphonophores? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 83: 443–450.

Gibbons MJ (1992). Diel feeding and vertical migration of *Sagitta serratodentata* Krohn tasmanica Thomson (Chaetognatha) in the southern Benguela. *J plankton res* 14(2): 249-259.

Gibbons MJ (1994). Diel vertical migration and feeding of *Sagitta friderici* and *Sagitta tasmanica* in the southern Benguela upwelling region, with a comment on the structure of the guild of primary carnivores. *Mar ecol prog ser* 111: 225-240.

Gibbons MJ, Stuart V (1994). Feeding and vertical migration of the chaetognath *Sagitta friderici* (Ritter-Zahony,1911) in the southern Benguela during spring 1987, with notes on seasonal variability of feeding ecology. South Africa J Mar Sci 14: 361-372.

Giesecke R, González HE (2004). Feeding of *Sagitta enflata* and vertical distribution of chaetognaths in relation to low oxygen concentrations. J plankton res 26(4): 475-486.

Gislason A and Silva T (2009). Comparison between automated analysis of zooplankton using Zoolmage and traditional methodology. J Plankton Res 31(12): 1505-1516.

Goldman JC, McCarthy JJ, Peavey DG (1979) Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters. Nature 279: 210–215.

Goldthwait SA and Steinberg DK (2008). Elevated biomass of mesozooplankton and enhanced fecal pellet flux in cyclonic and mode-water eddies in the Sargasso Sea. Deep-Sea Research II 55: 1360-1377.

Gonzalez-Gil R, Gonzalez-Taboada FG, et al. (under review). Long-term changes in zooplankton in the Bay of Biscay (1993-2010): the effect of winter mixing and coastal upwelling.

González-Taboada, F., J. Höfer, et al. (2008). A new automatic routine for mesozooplankton count, measurement and identification. Proceedings of a Conference on Ocean Biodiversity in formatics.

González-Taboada F, Gil RG, et al. (2010) Trichodesmium spp. population structure in the eastern North Atlantic subtropical gyre. Deep-Sea Research I 57: 65–77.

Gorsky G, Aldorf C, et al. (1992). Vertical distribution of suspended aggregates determined by a new underwater video profiler. *Ann. Oceanogr. Paris* 68: 275–280.

Gorsky G, Picheral M, Stemmann L (2000). Use of the underwater video profiler for the study of aggregate dynamics in the North Mediterranean. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 50: 121–128.

Gorsky G, Ohman MD, et al. (2010). Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system. *J Plankton Res* 32(3): 285-303.

Gotelli NJ and Ellison AM (2004). Designing successful field studies, pages 137-162 in NJ Gotelli and AM Ellison. *A primer of ecological statistics*. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, USA.

Grant GC (1991). Chaetognatha from the Central and Southern Middle Atlantic Bight: Species composition, Temperature-Salinity relationships, and Interspecific Associations. *Fish Bull US* 89: 33-40.

Grasshoff K (1983). Determination of oxygen. Pages 61-72 in: K Grasshoff, M Ehrhardt, K Kremling Editors. *Methods of Seawater Analysis* second ed. Verlag Chemie, Weinheim.

Greig-Smith P (1964). *Quantitative plant ecology*. Second edition. Butterworths, London, England.

Grosjean PH, Picheral M, et al. (2004). Enumeration, measurement and identification of net zooplankton samples using the ZOOSCAN digital imaging system. *ICES J. Mar. Sci.* 61. 518–525.

Halanych KM (2004). The new view of animal phylogeny. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 229-56.

Harrell FE (2004): Hmisc S function library. Programs available from <http://biostat.mc.vanderbilt.edu/s/Hmisc>

Haury LR, McGowan JA, and Wiebe PH (1978). Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. Pages 277-327 in JH Steele, editor. Spatial pattern in plankton communities. Plenum, New York, New York, USA.

Hays GC, Proctor CA, et al. (1994). Interspecific differences in the diel vertical migration of marine copepods: The implications of size, color and morphology. *Limnol. Oceanogr.* 39: 1621-1629.

Hays GC, Kennedy H, Frost BW (2001) Individual variability in diel vertical migration of a marine copepod: why some individuals remain at depth when others migrate. *Limnol Oceanogr* 46:2050–2054.

Hays GC (2003), A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migration. *Hydrobiologia* 503: 163-170.

Hays GC, Richardson AJ, et al. (2005). Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution* 20(6): 337-344.

Hernandez-Leon S, Postel L, et al. (1999). Large-scale and mesoscale distribution of plankton biomass and metabolic activity in the Northeastern Central Atlantic. *J. Oceanogr.*, 55: 471–482.

Hernández-León S, Almeida C, et al. (2001). Zooplankton biomass and indices of feeding and metabolism in island generated eddies around Gran Canaria. *Journal of Marine Systems* 30: 51–66.

Hernández-León S, Almeida C, et al. (2002). Zooplankton biomass and indices of feeding and metabolism in relation to an upwelling filament off northwest Africa. *Journal of Marine Research*, 60: 327–346.

Hernández-León S and Montero I (2006). Zooplankton biomass estimated from digitized images in Antarctic waters: a calibration exercise. *J. Geophys. Res.* 111:C05S03 [doi:10.1029/2005JC002887].

Hothorn T and Lausen B (2003). Double-bagging: combining classifiers by bootstrap aggregation. *Pattern Recognition* 36: 1303–1309.

Hothorn T and Lausen B (2005). Bundling classifiers by bagging trees. *Comput. Stat. Data Anal.* 49, 1068–1078.

Hu Q and Davis C (2007). Automatic plankton image recognition with co-occurrence matrices and Support Vector Machine. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 295: 21–31.

Huskin I, Anadon R, et al. (2001) Basin-scale latitudinal patterns of copepod grazing in the Atlantic Ocean. *J. Plankton Res.*, 23: 1361–1371.

Huskin I, Viesca L, Anadon R (2004). Particle flux in the Subtropical Atlantic near the Azores: influence of mesozooplankton. *J. Plankton Res.*, 26(4): 403–415.

Hutchinson GE (1953). The concept of pattern in ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 105: 1-12.

Hutchinson GE (1961). The paradox of the plankton. *American Naturalist* 97, 137-145.

Irigoiien X, Klevjer TA, et al. (2014). Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. *Nat Commun* 5: 3271 doi:10.1038/ncomms4271.

Isern-Fontanet J, Garcia-Ladona E, Font J (2003). Identification of marine eddies from altimetric maps. *J. Atmos. Oceanic Tech.* 20: 772–778.

Isla JA, Llope M, Anadón R (2004a). Size-fractionated mesozooplankton biomass, metabolism and grazing along a 50°N-30°S transect of the Atlantic Ocean. *J. Plankton Res.*, 26(11): 1301–1313.

Isla JA, Ceballos S, et al. (2004b). Mesozooplankton distribution, metabolism and grazing in an anticyclonic SlopeWater Oceanic eDDY (SWODDY) in the Bay of Biscay. *Marine Biology* 145: 1201–1212.

Iwasa Y (1982). Vertical migration of zooplankton: a game between predator and prey. *Am Nat* 120:171–180.

Johnson JB and Omland KS (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecol and Evol* 19(2): 101-108.

Johnson TB and Terazaki M (2003). Species composition and depth distribution of chaetognaths in a Kuroshio warm-core ring and Oyashio water. *J plankton res* 25(10): 1279-1289.

Kaiser W and Postel L (1979): Importance of the vertical nutrient flux for biological production in the equatorial undercurrent region at 30°W. *Mar. Biol* 55: 23–27.

Kareiva P and Marvier M (2007). Conservation for the people. *Sci. Am.* 297: 50–57.

Karl DM and Lukas R (1996). The Hawaii Ocean Time-series (HOT) program: background, rationale and field implementation. *Deep-Sea Research II* 43: 129–156.

Karstensen J and Quadfasel D. (2002). Formation of southern hemisphere thermocline waters: water mass conversion and subduction. *Journal of Physical Oceanography* 32: 3020–3038.

Kehayias G, Fragopoulou N, Lykakis J (1994). Vertical community structure and ontogenetic distribution of Chaetognaths in upper pelagic waters of the Eastern Mediterranean. *Mar Biol* 119: 647-653.

Kehayias G, Lykakis J & Fragopoulou N (1996). The diets of the chaetognaths *Sagitta enflata*, *S. serratodentata atlantica* and *S.*

bipunctata at different seasons in Eastern Mediterranean coastal waters. ICES J. Mar. Sci. 53: 837–846. DOI 10.1006/jmsc.1996.0105

Kehayias G (2003). Quantitative aspects of feeding of chaetognaths in the Eastern Mediterranean pelagic waters. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 83: 559–569.

Kehayias G (2004). Spatial and temporal abundance distribution of chaetognaths in Eastern Mediterranean pelagic waters. Bull. Mar. Sci. 74: 253–270.

Kehayias G, Michaloudi E & Koutrakis E (2005). Feeding and predation impact of chaetognaths in the north Aegean Sea (Strymonikos and Ierissos Gulfs). J. Mar. Biol. Ass. U. K. 85: 1525–1532.

Kehayias G & Ntakou E (2008). Abundance, vertical distribution and feeding of chaetognaths in the upper 50 m layer of the Aegean Sea. J. Nat. Hist. 42: 633–648. DOI 10.1080/00222930701835597

Kehayias G and Kourouvakalis D (2010) Diel vertical migration and feeding of chaetognaths in coastal waters of the eastern Mediterranean. *Biologia*, 65, 301–308.

Kelley JC (1976). Sampling the sea. Pages 361-378 in DH Cushing and JJ Walsh Editors. *The ecology of the seas*. Blackwell, Oxford, UK.

Khan MA and Williamson DI (1970). Seasonal changes in the distribution of chaetognatha and other plankton in the eastern Irish Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 5: 285-303.

Kimmerer WJ (1984). Selective predation and its impact on prey of *Sagitta enflata* (Chaetognatha). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 15: 55–62

Kiørboe T (2008). *A mechanistic approach to plankton ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Kohavi R and John GH (1997). Wrappers for feature subset selection. *Artif. Intell.*, 97: 273–324.

Landry MR, Decima M, et al (2008). Mesozooplankton biomass and grazing responses to Cyclone Opal, a subtropical mesoscale eddy. *Deep-Sea Research II*, 55:1378-1388.

LeBrasseur RJ (1959). *Sagitta lyra* a biological indicator species in the subarctic waters of the eastern Pacific Ocean. *J Fish Res* 16(6): 795-805.

Lehette P and Hernández-León S (2009) Zooplankton biomass estimation from digitized images: a comparison between subtropical and Antarctic organisms. *Limnol and Oceanogr Methods*. 7: 304-308.

Legendre P and Legendre L (1998). *Numerical ecology*. 2nd ed. Elsevier, Amsterdam, Netherlands.

Lenz J, Schnack D, et al. (1995). The ichthyoplankton recorder: a video recording system for in situ studies of small-scale plankton distribution patterns. *ICES J. Mar. Sci.* 52: 409–417.

Le Traon PY, Nadal F, Ducet, N (1998). An improved mapping method of multisatellite altimeter data. *J. Atmos. Oceanic Tech.* 15: 522–534.

Levin SA (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73(6), 1943-1967.

Levitus S (1989). Interpentadal variability of temperature and salinity at intermediate depths of the North Atlantic Ocean, 1970–1974 versus 1955–1959. *Journal of Geophysical Research—Oceans* 94: 6091–6131.

Liang TH and Vega-Pérez LA (1994). Studies on chaetognatha off Ubatuba región, Brazil. I. Distribution and abundance. Bol Inst oceanogr S. Paulo 42(1/2): 73-84.

Liang TH, Vega-Perez LA (2001). Diversity, abundance and biomass of epiplanktonic chaetognath off south Atlantic Western sector, from cabo frio (23° S, 42° W) to Sao Paulo rocks (01° N, 29° W). Epiplanktonic Chaetognath off South Atlantic. Oceánides 16(1): 34-48.

Liang TH and Vega-Pérez LA (2002). Distribution, abundance and biomass of Chaetognatha off São Sebastião región, Brazil in february 1994. Rev Bras oceanogr 50:1-12.

Lie AAY, Tse P, Wong CK (2012). Diel vertical migration and feeding of three species of chaetognaths (*Flaccisagitta enflata*, *Aidanosagitta delicata* and *Aidanosagitta neglecta*) in two shallow, subtropical bays in Hong Kong. J Plankton Res 34(8): 670-684.

Llope M. (2001). Cambios hidrográficos en el Cantábrico Central detectados por series temporales de temperatura. Seminario de investigación. Departamento de Organismos y Sistemas. Universidad de Oviedo.

Llope M, Anadón R., et al. (2006). Hydrography of the southern Bay of Biscay shelf-break region: integrating the multiscale physical variability over the period 1993-2003. Journal of Geophysical Research 111(C9): 9021.

Llope M, Anadón R, et al. (2007). Nutrients dynamics in the southern Bay of Biscay (1993–2003): winter supply, stoichiometry, long-term trends, and their effects on the phytoplankton community. Journal of Geophysical Research 112(C7): C07029.

Longhurst AR and Harrison WG (1989): The biological pump: Profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progr. Oceanogr.* 22, 47–123.

Longhurst AR, Bedo AW, et al. (1990). Vertical flux of respiratory carbon by oceanic diel migrant biota. *Deep-Sea Res.*, 37: 685–694.

Longhurst A (2007). *Ecological Geography of the Sea*. Academic Press, London, UK.

Mackas DL (1977). Horizontal spatial variability and co-variability of marine phytoplankton and zooplankton. Dissertation. Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia, Canada.

Mackas D, Thomson RE, et al. (2001). Changes in the zooplankton community of the British Columbia continental margin, 1985-1999, and their covariation with oceanographic conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58(4): 685-702.

Mackas DL. and Beaugrand G (2010). Comparisons of zooplankton time series. *Journal of Marine Systems* 79(3-4): 286-304.

Mackas DL, Pepin P, et al. (2012). Interannual variability of marine zooplankton and their environments: Within-and between-region comparisons. *Progress in Oceanography* 97: 1-14.

Mann KH (1984). Fish production in open ocean ecosystems. In *Flows of energy and materials in Marine Ecosystems: Theory and practice* (ed MJR Fasham), pp 435-458. Plenum Press, New York, USA.

Mann KH and Lazier JRN (2006). *Dynamics of marine ecosystems: Biological-Physical interactions in the oceans*. Blackwell, Oxford, UK

Marazzo A and Nogueira CSR (1996). Composition, spatial and temporal variations of Chaetognatha in Guanabara Bay, Brazil. *Journal of Plankton Research*, 18: 2367-2376.

Marazzo A, Machao CF; Nogueira CSR (1997). Notes on the feeding of Chaetognatha in Guanabara Bay, Brazil. *J. Plankton Res.*, 19: 819–828.

Martinez-Tapia C (1979). Los Quetognatos de la ría de Arosa. Datos preliminares y ensayos de Cultivo. *Bol Inst Esp Oceanogr* 5(1): 129-141.

McClain, CR, Signorini SR, Christian JR (2004). Subtropical gyre variability observed by ocean-color satellites. *Deep-Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 51; 281–301.

McLelland JA (1989). An illustrated key to the Chaetognatha of the northern Gulf of Mexico with notes on their distribution. *Gulf Res. Rep.* 8, 145–172

Meentenmeyer V and Box EO (1987). Scale effects in landscape studies. Pages 15-34 in MG Turner, editor. *Landscape heterogeneity and disturbance*. Springer-Verlag, New York, New York, USA.

Mironov GN (1960). The food of plankton predators. 2. Food of *Sagitta*. *Tr Sevastop Biol Stn* 13:78–88.

Moreno I (1973) Clave de identificación de los quetogantos de los mares de la península Ibérica. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 159. Imprenta del ministerio de Marina.

Moreno I, Álvarez F, Pérez MC, Rodríguez C, Villegas ML (1983). Estudios del zooplancton epiplanctónico de la zona costera de Gijón II.- Quetognatos. *Cuad Invest Biol* 4: 15-26.

- Mutlu E (2006). Diel vertical migration of *Sagitta setosa* as inferred acoustically in the Black Sea. *Mar Biol* 149: 573-584.
- Newbury TK (1978). Consumption and growth rates of chaetognaths and copepods in subtropical oceanic waters. *Pacific Science* 32: 61-78.
- Noblezada MMP and Campos WL (2008). Spatial distribution of chaetognaths off the northern Bicol shelf, Philippines (Pacific Coast). *ICES Journal of Marine Science*, 65: 484–494.
- Noblezada MMP and Campos WL (2012). Chaetognath assemblages along the Pacific Coast and adjacent inland waters of the Philippines: relative importance of oceanographic and biological factors. *ICES Journal of Marine Science* (2012), 69(3), 410–420. doi:10.1093/icesjms/fsr209.
- Ohman MD (1986). Predator-limited population growth of the copepod *Pseudocalanus* sp. *J Plankton Res* 8: 673–713.
- Ohman MD (1988) Behavioral responses of zooplankton to predation. *Bull Mar Sci* 43:530–550.
- Oksanen J, Blanchet G, et al (2013). Vegan Community Ecology Package. R package version 2.0-7. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olson DB (1986). Lateral Exchange with the Gulf Stream warm-core ring Surface layers. *Deep Sea Res A* 33: 1691-1704.
- Omori M and Ikeda T (1984). *Methods in Marine Zooplankton Ecology*. John Wiley and sons, Australia.
- O’Neil JM and Roman MR (1992). Grazers and associated organisms of *Trichodesmium*. Pages 61-73 in EJ Carpenter, DG Capone, JG Rueter, Editors. *Marine Pelagic Cyanobacteria: Trichodesmium and other Diazotrophs*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- Øresland V (1987). Feeding of the chaetognaths *Sagitta elegans* and *Sagitta setosa* at different seasons in Gullmarsfjorden, Sweden. Mar. Ecol. Prog. Ser., 39, 69–79.
- Ortner PB, Cummings SR, et al. (1979). Silhouette photography of oceanic zooplankton. Nature 277, 50-51.
- Palma S and Silva N (2004). Distribution of siphonophores, chaetognaths and euphausiids and oceanographic conditions in the fjords and channels of southern Chile. Deep-Sea Res. II, 51(6-9): 513-535.
- Papillon D, Perez Y, et al. (2006). Systematics of Chaetognatha under the light of molecular data, using duplicated ribosomal 18S DNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 38: 621–634
- Pearre S Jr (1973). Vertical migration and feeding in *Sagitta elegans* Verrill. Ecology 54: 300-314.
- Pearre S Jr (1974). Ecological studies of three West-mediterranean Chaetognaths. Invest Pesq 38(2): 325-369.
- Pearre S Jr (1976). A seasonal study of the diets of three sympatric chaetognaths. Invest Pesq 40(1): 1-16.
- Pearre S Jr (1980). Feeding by chaetognatha: the relation of prey size to predator size in several species. Mar Ecol Prog Ser 3: 125-134.
- Pearre S Jr (1981). Feeding by Chaetognatha: energy balance and importance of various components of the diet of *Sagitta elegans*. Mar Ecol Prog Ser 5: 45–54.
- Pearre S Jr (1982). Feeding by Chaetognatha: aspects of inter- and intra-specific predation. Mar. Ecol. Prog. Ser., 7: 33–45.

Pearre S Jr (1991). Growth and reproduction. In Bone Q, Kapp H and Pierrot-Bults AC (eds). *The Biology of Chaetognaths*. Oxford University Press, Oxford, pp. 137–146.

Pearre S Jr (2003). Eat and run? The hunger/satiation hypothesis in vertical migration: history, evidence and consequences. *Biol. Rev.*, 78, 1–79.

Perez F, Gilcoto M, Rios AF (2003). Large and mesoscale variability of the water masses and the deep chlorophyll maximum in the Azores Front. *Journal of Geophysical Res*: 108, NO. C7, 3215, doi:10.1029/2000JC000360

Perez Y, Casanova JP, Mazza J (2001). Degrees of vacuolation of the absorptive cells of five *Sagitta* (Chaetognatha) species, possible ecophysiological implications. *Mar. Biol.* 138, 125–133.

Pierrot-Bults AC (1982). Vertical distribution of Chaetognatha in the central Northwest Atlantic near Bermuda. *Biological Oceanography* 2: 31-61.

Pierrot-Bults AC y Chidgey KC (1988) Chaetognatha in DM Kermack and RSK Barnes editors. *Synopses of the British Fauna (New series)*, 39. The Bath Press.

Pierrot-Bults AC and Nair VRR, (1991). Distribution patterns in Chaetognatha. In: Bone, Q., Kapp, H., Pierrot-Bults, A.C. (Eds.), *The Biology of Chaetognaths*. Oxford University Press, London, pp. 86–116.

Pierrot-Bults AC and Nair VRR (2010). Horizontal and vertical distribution of Cahetognatha in the upper 1000m of the western Sargasso Sean and the central and south-east Atlantic. *Deep sea Res. II* 57: 2189-2198.

Pingree RD (1996). A shallow subtropical subducting westward propagating eddy (swesty). *Philos. Trans. R. Soc. Lond. A* 354: 979–1026.

Pingree RD and Garcia-Soto C (2004). Annual westward propagating anomalies near 26°N and eddy generation south of the Canary Islands: remote sensing (altimeter/SeaWiFS) and in situ measurements. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 84:1105–1115.

Platt T and Denman KL (1975). Spectral analysis in ecology. *A. Rev. Ecol. Syst.* 6: 189-210.

Polovina JJ, Mitchum GT, et al. (1995). Decadal and basin-scale variation in mixed layer depth and the impact on biological production in the Central and North Pacific, 1960-88. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 42(10): 1701-1716.

Polovina JJ, Howell EA, Abecassis M (2008). Ocean's least productive waters are expanding. *Geophysical Research Letters* 35: L03618. doi:03610.01029/02007GL031745.

Postel L, Arndt EA, Brenning U (1995). Rostock zooplankton studies off West Africa. *Helgol Meeresunters* 49: 829–847.

Powell TM (1989). Physical and biological scales of variability in lakes, estuaries, and the coastal ocean. Pages 157- 180 in J. Roughgarden, RM May, and SA Levin, editors. *Perspectives in theoretical ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

R Core Team (2012). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.

Ramón V (2009). Estudio del Mesozooplancton en el NE del Giro Subtropical del Atlántico Norte. Tesis de Máster, Universidad de Oviedo.

Reeve MR (1964). Feeding of zooplankton with special reference to some experiments with *Sagitta*. *Nature* 201, 211-213.

Reeve MR (1970). The biology of Chaetognatha I. Quantitative aspects of growth and egg production in *Sagitta hispidata*. Pages 168-189 in JH Steele, editor. *Marine food chains*. Oliver and Boyd, Edinburgh, UK.

Reeve MR and Walter MA (1972). Conditions of culture, food size selection and the effects of temperature and salinity on growth rate and generation time in *Sagitta hispidata* Conant. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 9, 191-200.

Reeve MR (1980) Comparative experimental studies on the feeding of chaetognaths and ctenophores. *J. Plankton Res.*, 2, 381–393.

Richardson AJ and Schoeman DS (2004). Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science* 305(5690): 1609-1612.

Richardson AJ (2008). In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 65(3): 279-295.

Rios AF, Perez F, Fraga F (1992). Water masses in the upper and middle North Atlantic Ocean east of the Azores, *Deep Sea Res., Part I*, 39: 645– 658.

Roman MR (1978). Ingestion of the blue-green alga *Trichodesmium* by the harpacticoid copepod, *Macrosetella gracilis*. *Limnol Oceanogr* 23(6): 1245-1248.

Roman MR, Gauzens AL, Cowles TJ (1985). Temporal and spatial changes in epipelagic microzooplankton and mesozooplankton biomass in warm-core Gulf Stream ring 82-B. *Deep-Sea Res.* 32: 1007-1022.

- Roman MR, Yentsch CS, et al. (1986). Grazer control of the fine-scale distribution of phytoplankton in warm-core Gulf Stream rings. *J. Mar. Res.*, 44: 795–813.
- Roman MR, Dam HG, et al. (1993). Zooplankton biomass and grazing at the JGOFS Sargasso Sea time series station. *Deep-Sea Research I* 40, 883–901.
- Rothschild BJ and Osborn TR (1988). Small-scale turbulence and plankton contact rates. *J. Plankton Res.*, 10, 465–474.
- Saito H, Kjørboe T (2001). Feeding rates in the chaetognath *Sagitta elegans*: effects of prey size, prey swimming behaviour and small-scale turbulence. *J Plankton Res* 23: 1385–1398.
- Sameoto DD (1973). Annual Life Cycle and Production of the Chaetognath *Sagitta elegans* in Bedford Basin, Nova Scotia. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 30(3): 333-344.
- San Martin E, Irigoien X, et al. (2006a). Variation in the transfer of energy in marine plankton along a productivity gradient in the Atlantic Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 51, 2084-2091.
- San Martin E, Harris RP, Irigoien X (2006b). Latitudinal variation in plankton size spectra in the Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res. II* 53, 1560-1572.
- Schmitt R and Olson D (1985). Wintertime convection in warm-core rings: Thermocline ventilation and the formation of mesoscale lenses, *J. Geophys. Res* 90(C5): 8823-8837.
- Schnetzer A and Steinberg DK (2002). Active transport of particulate organic carbon and nitrogen by vertically migrating zooplankton in the Sargasso Sea. *Marine Ecology Progress Series* 234, 71–84.

Shannon CE and Weaver W (1949). *The Mathematical Theory of Information*. Urbana: University of Illinois Press. USA.

Sieracki CK, Sieracki ME, Yentsch CS (1998). An imaging-in-flow system for automated analysis of marine microplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 168: 285–296.

Simpson EH (1949). Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.

van der Spoel S and Pierrot-Bults AC (1979). *Zoogeography and diversity in plankton*. Bunge Scientific Publishers. Utrecht, Netherlands.

Steele, J H (1978). Some comments on plankton patches. Pages 1-20 in JH Steele, editor. *Spatial pattern in plankton communities*. Plenum, New York, New York, USA.

Steele JH 1989. Discussion: scale and coupling in ecological systems. Pages 177-180 in J Roughgarden, RM May, and S Levin, editors. *Perspectives in theoretical ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Steinberg DK, Carlson CA, et al. (2000). Zooplankton vertical migrations and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Research I* 47: 137–158.

Steinberg DK, Carlson CA, et al. (2001). Overview of the US JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS): a decade-scale look at ocean biology and biogeochemistry. *Deep Sea Res Part II: Topical Studies in Oceanogr* 48(8-9): 1405-1447.

Steinberg DK, Goldthwait SA, Hansell DA (2002). Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic nitrogen in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Research I* 49: 1445–1461.

Sterner RW (1986) Herbivores direct and indirect effects on algal populations. *Science* 231: 605–607.

Stenseth NC, Llope M, et al. (2006). Seasonal plankton dynamics along a cross-shelf gradient. *Proc. Biol. Sci.* 273: 2831–2838.

Strom S (2002) Novel interactions between phytoplankton and microzooplankton: their influence on the coupling between growth and grazing rates in the sea. *Antonie van Leeuwenhoek* 480: 41–54.

Stuart V, Verheye HM (1991). Diel vertical migration and feeding patterns of the chaetognath, *Sagitta friderici*, off the west coast of South Africa. *J Mar Res* 49: 493-515.

Sullivan BU (1980). *In situ* feeding behavior of *Sagitta elegans* and *Eukrohnia hamata* (Chaetognaiha) in relation to the vertical distribution and abundance of prey at ocean station " P ". *Limnol. Oceanogr.* 25, 317-326.

Szyper JP (1978). Feeding rate of the chaetognath *Sagitta enflata* in nature. *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 7, 567–575.

Tande KS (1983). Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: Population structure and breeding biology of the chaetognath *Sagitta elegans* Verrill. *J of Exp mar Biol Ecol* 68(1), 13-24.

Telford MJ and Holland PWH (1993). The Phylogenetic affinities of the Chaetognaths: a molecular analysis. *Mol Biol Evol* 10(3): 660-676.

Telford MJ and Holland PWH (1997). Evolution of 28S ribosomal DNA in chaetognaths, duplicate genes and molecular phylogeny. *J. Mol. Evol.* 44: 135–144.

- Terazaki M (1993). Seasonal variation and life history of the pelagic chaetognatha, *Sagitta elegans* Verrill, in Toyama Bay, southern Japan Sea. J Plankton Res 15(6), 703-714.
- Terazaki M (1996). Vertical distribution of pelagic chaetognaths and feeding of *Sagitta enflata* in the Central Equatorial Pacific. J. Plankton Res., 18, 673–682.
- The Ring Group (1981). Gulf Stream cold-core rings: Their physics, chemistry, and biology, Science, 212: 1091—1100.
- Tilman D and Dowing JA (1994). Biodiversity and stability in grasslands. Nature 367, 363-365.
- Tilman D, Wedin D, Knops J (1996). Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. Nature 379, 718-720.
- Tönnesson K and Tiselius P (2005). Diet of chaetognaths *Sagitta setosa* and *S. elegans* in relation to prey abundance and vertical distribution. Mar. Ecol. Prog. Ser: 289, 177–190.
- Tomczak M and Godfrey JS (2001). Regional Oceanography: An Introduction, second ed. Online edition, <http://www.es.flinders.edu.au/~mattom/regoc/pdfversion.html>
- Tokioka T (1965). The taxonomical outline of chaetognaths. Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 12: 335–357.
- Travers M, Shin Y et al. (2007). Towards end to end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems. Prog. Oceanogr. 75: 751–770.
- Tsuda A, Saito H, Hirose T (1998). Effect of gut content on the vulnerability of copepods to visual predation. Limnol Oceanogr 43:1944–1947.

Tudge C (2001). La variedad de la vida. Historia de todas las criaturas de la tierra. Editorial Crítica, Barcelona, España.

Underwood AJ (1997) Experiments in ecology, Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Valdes L, Lopez-Urrutia A, et al. (2007). A decade of sampling in the Bay of Biscay: What are the zooplankton time series telling us?. *Progress in Oceanogr*, 74: 98-114.

Vidondo B, Prairie YT, et al. (1997). Some aspects of the analysis of size spectra in aquatic ecology. *Limnol. Oceanogr.* 42, 184–192.

Villenas F, Palma S & Soto D (2009). Chaetognath spatial distribution and how egg-carrying affects the vertical distribution of *Sagitta tasmanica* off southern Chile. *Sci. Mar.*, 73(1), 29-38.

Visser W and Kiørboe T (2006). Plankton motility patterns and encounter rates. *Oecologia* 148: 538-546.

Voituriez B and Herbland A (1977). Étude de la production pelagique de la zone équatoriale de l'Atlantique a 4°W. I. Relation entre la structure hydrologique et la production primaire. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Oceanogr.*, 15: 313–331.

Volk T, Hoffert MI (1985). Ocean carbon pumps: Analysis of relative strengths and efficiencies in ocean-driven atmospheric CO₂ changes. In: Sundquist ET, Broecker WS, editors. *The carbon cycle and atmospheric CO₂: Natural variations Archean to present*. Washington, DC: AGU. 99–110.

Weber LH, El-Sayed SZ, Hampton I (1986). The variance spectra of phytoplankton, krill and water temperature in the Antarctic Ocean south of Africa. *Deep-Sea Research* 33:1327-1343.

Welsch W, Barthel KG, et al. (1991). A high-speed video recording system for in-situ studies on small-scale distribution of zooplankton and ichthyoplankton; preliminary results on the distribution of plankton in the Bornholm Basin (Central Baltic). ICES Council Minutes Paper L 82: 1–12.

Werner EE y Anholt BR (1993). Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *American Naturalist* 142, 242-272.

White EP, Enquist BJ, Green JL (2008). On estimating the exponent of power-law frequency distributions. *Ecology* 89: 905–912.

Wickham, H. (2009). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. New York, Springer Publishing Company, Incorporated.

Wiebe PH (1982). Rings of the Gulf Stream. *Scientific American* 246: 50–60.

Wiebe PH, Barber V, et al. (1985). Macrozooplankton biomass in Gulf Stream warm-core rings: Spatial distribution and temporal changes. *J. Geophys. Res.* 90: 8885-8901.

Wiebe PH, Copley N, Boyd S (1992). Coarse-scale horizontal patchiness and vertical migration of zooplankton in Gulf Stream warm-core ring 82-H. *Deep-Sea Research* 39: S247–S278.

Wiebe PH and Benfield MC (2003). From the Hensen net towards 4-D biological oceanography. *Prog. Oceanogr.* 56, 7–136.

Wildi O (2010) *Data analysis is vegetation ecology*. Willey-Blackwell, West Sussex, UK.

Woodd-Walker RS, Ward P. et al. (2002). Large-scale patterns in diversity and community structure of surface water copepods from the Atlantic Ocean. *Marine ecology progress series* 236: 189-203

Wormuth J (1985). The role of cold-core Gulf Stream rings in the temporal and spatial patterns of euthecosomatous pteropods. *Deep-Sea Research* 32: 773–788.

Yasuda T and Kitamura Y (2003). Long-term variability of North Pacific subtropical mode water in response to spin up of the subtropical gyre. *Journal of Oceanography* 59: 279–290.

Yebra L, Almeida C, Hernandez-Leon, S (2005). Vertical distribution of zooplankton and active flux across an anticyclonic eddy in the Canary Island waters. *Deep-Sea Research I* 52: 69–83.

Yentsch C S and Menzel DW (1963). A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* 10(3): 221-231.

Zo Z (1973). Breeding and growth of the chaetognath *Sagitta elegans* in Bedford Basin. *Limnol Oceanogr* 18(5): 750-756.

ANEXO

Tabla I. Valores de las variables ambientales en la estación E1. Temperatura en °C, salinidad en ppm., clorofila en µg/l y la biomasa en mg/m². Los meses no muestreadas se representan como n m.

Año	Mes	T Media	Est	Sal	Chla-a	Bm peq	Bm med	Bm gran
2001	julio	n m	n m	n m	14.83	1583.59	576.94	1491.28
	agosto	n m	n m	n m	29.71	775.08	418.58	337.41
	septiembre	n m	n m	n m	55.10	691.53	330.25	454.39
	octubre	16.53	0.79	35.26	9.73	405.84	416.19	448.82
	noviembre	14.09	0.17	35.36	24.24	422.56	254.65	190.19
	diciembre	13.59	0.02	35.43	17.44	462.34	326.27	155.97
2002	enero	12.47	0.10	35.57	10.83	n m	n m	n m
	febrero	13.56	0.16	35.83	20.23	128.12	81.17	64.46
	marzo	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
	abril	12.49	0.20	35.55	3.67	448.02	444.04	366.06
	mayo	12.55	0.48	35.57	12.61	477.46	478.26	416.19
	junio	14.59	0.35	35.54	12.83	462.34	776.67	565.00
	julio	15.04	1.63	35.44	12.61	433.70	201.33	455.18
	agosto	15.92	2.26	37.12	32.03	1040.87	1019.39	1802.43
	septiembre	15.05	1.46	36.18	57.55	1423.64	980.39	494.17
	octubre	14.03	0.54	36.19	24.71	978.00	549.88	327.86
	noviembre	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
	diciembre	14.71	0.09	35.00	13.91	406.64	330.25	297.62
2003	enero	13.23	0.13	35.21	8.33	510.09	339.80	660.49
	febrero	12.55	0.01	35.41	89.38	485.42	258.63	381.18
	marzo	12.82	0.13	35.36	75.33	473.48	576.14	2107.21
	abril	12.34	0.07	35.56	30.18	115.39	121.75	190.19
	mayo	14.11	0.42	35.39	16.29	565.79	612.75	3220.49
	junio	15.25	0.75	35.43	21.09	1018.59	987.55	1984.66
	julio	15.54	1.19	35.45	23.61	829.20	646.96	1469.79
	agosto	16.19	2.21	35.41	15.40	646.17	600.01	589.67
	septiembre	15.27	1.00	35.47	18.62	1300.29	613.54	380.38
	octubre	15.29	1.12	35.39	13.20	464.73	574.55	637.41
	noviembre	14.47	0.15	35.45	20.14	609.56	391.52	290.46
	diciembre	13.78	0.02	35.50	9.99	452.79	256.24	263.40
2004	enero	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
	febrero	12.97	0.10	35.06	14.71	292.84	383.56	785.43
	marzo	12.23	0.00	35.53	15.83	794.18	515.66	300.80
	abril	12.17	0.39	35.33	2.24	318.31	342.98	2271.93
	mayo	13.18	0.62	35.51	32.04	397.89	568.18	2373.79
	junio	13.60	1.04	35.52	46.01	463.14	483.03	370.03

Tabla II. Valores de las variables ambientales en la estación E2. Temperatura en °C, salinidad en ppm., clorofila en µg/l y la biomasa en mg/m². Los meses no muestreadas se representan como n m.

Año	Mes	T Media	Est	Sal	Chla-a	Bm peq	Bm med	Bm gran
2001	julio	14.97	5.14	35.36	37.04	928.67	761.55	1493.67
	agosto	15.04	3.22	35.46	15.16	334.22	298.41	346.16
	septiembre	13.51	2.15	35.29	21.10	1367.93	526.01	783.84
	octubre	16.50	0.98	35.40	20.74	980.39	921.50	919.91
	noviembre	13.99	0.82	35.50	24.30	337.41	268.18	214.06
	diciembre	13.08	0.37	35.50	8.28	499.75	284.09	114.59
2002	enero	13.59	0.02	35.79	15.57	n m	n m	n m
	febrero	13.72	0.02	35.84	29.54	312.74	105.04	40.58
	marzo	12.73	0.19	35.47	19.45	714.60	452.79	1390.22
	abril	12.62	0.30	35.62	24.07	0.00	403.46	685.16
	mayo	12.82	0.60	35.58	15.82	607.17	1361.57	2770.88
	junio	14.22	0.73	35.54	17.11	596.03	1463.43	1072.70
	julio	13.45	1.72	35.46	15.34	540.33	569.77	4069.58
	agosto	14.31	2.42	36.85	22.80	474.28	780.65	2147.79
	septiembre	13.99	2.35	36.49	12.14	451.20	640.60	510.09
	octubre	13.14	0.94	36.27	35.01	546.70	1165.81	940.60
	noviembre	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
	diciembre	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
2003	enero	13.35	0.08	35.37	16.50	229.18	157.56	337.41
	febrero	12.46	0.10	35.42	30.44	1200.03	464.73	476.67
	marzo	12.66	0.22	35.46	23.78	377.99	477.46	1342.47
	abril	12.55	0.10	35.49	86.31	514.07	749.62	1638.50
	mayo	13.36	0.64	35.38	21.29	693.12	867.39	2140.63
	junio	13.61	1.86	35.50	15.93	722.56	810.89	1553.35
	julio	14.44	2.45	35.55	12.36	202.13	413.01	1035.30
	agosto	15.43	3.58	35.48	10.72	381.97	574.55	1100.55
	septiembre	13.91	1.98	35.48	16.02	458.37	475.08	713.81
	octubre	13.79	1.81	35.51	12.09	393.91	732.91	939.01
	noviembre	14.22	0.74	35.57	21.18	603.20	614.34	508.50
	diciembre	13.67	0.78	37.23	13.42	432.10	254.65	342.98
2004	enero	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
	febrero	13.02	0.09	35.39	16.58	311.94	268.97	501.34
	marzo	12.25	0.05	35.57	350.97	462.34	524.41	1497.64
	abril	12.32	0.21	35.41	4.69	645.37	652.53	2634.80
	mayo	12.83	0.72	35.43	31.73	572.16	577.73	1613.03
	junio	13.01	1.18	35.51	52.15	401.07	1367.14	602.40

Tabla III. Valores de las variables ambientales en la estación E3. Temperatura en °C, salinidad en ppm., clorofila en µg/l y la biomasa en mg/m². Los meses no muestreadas se representan como n m.

Año	Mes	T Media	Est	Sal	Chla-a	Bm peq	Bm med	Bm gran
2001	julio	13.66	3.04	35.42	24.31	1818.34	2011.71	1796.06
	agosto	13.76	2.74	35.46	14.37	1590.75	1576.43	1741.95
	septiembre	13.17	3.08	35.25	22.06	2165.30	2025.24	1963.97
	octubre	14.52	1.21	35.44	23.72	1808.79	2071.40	2601.38
	noviembre	13.28	0.89	35.54	17.51	1582.79	1527.88	1557.33
	diciembre	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
2002	enero	13.21	0.08	35.66	33.01	n m	n m	n m
	febrero	13.51	0.03	35.80	27.96	105.04	83.56	44.56
	marzo	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
	abril	12.51	0.13	35.58	29.91	562.61	606.38	2384.93
	mayo	12.74	0.49	35.58	17.28	795.77	974.03	1379.87
	junio	13.01	0.95	35.55	18.49	697.89	802.93	764.74
	julio	13.09	1.65	35.49	20.61	818.85	492.58	1359.18
	agosto	13.23	2.63	35.55	18.54	558.63	502.93	1072.70
	septiembre	13.35	2.79	36.31	12.23	402.66	362.08	264.99
	octubre	12.79	1.07	36.25	21.50	715.40	636.62	1403.74
	noviembre	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
	diciembre	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
2003	enero	13.12	0.08	35.45	23.19	304.78	264.99	331.04
	febrero	12.38	0.20	35.36	205.84	758.37	594.44	452.79
	marzo	13.12	0.08	35.45	14.61	576.94	495.77	1375.89
	abril	12.52	0.20	35.48	190.21	377.20	710.63	1330.53
	mayo	13.05	0.43	35.50	51.19	799.75	909.57	2807.49
	junio	13.23	1.94	35.70	25.36	454.39	900.81	755.19
	julio	13.54	2.47	35.51	17.65	414.60	731.32	628.66
	agosto	14.15	3.52	35.54	14.08	413.01	558.63	1013.02
	septiembre	13.39	2.64	35.48	14.66	671.63	588.87	1087.03
	octubre	13.48	2.01	35.52	16.81	385.95	1641.68	2406.42
	noviembre	13.22	0.92	35.57	14.75	333.43	311.15	566.59
	diciembre	13.14	0.20	35.49	17.49	345.37	214.06	342.18
2004	enero	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
	febrero	12.90	0.06	35.56	45.33	401.07	239.53	489.40
	marzo	12.28	0.09	35.46	394.48	565.79	643.78	845.91
	abril	12.19	0.24	35.51	40.46	482.24	595.24	1567.67
	mayo	12.59	0.57	35.46	38.33	578.53	691.53	2187.58
	junio	12.64	1.53	35.51	26.37	424.15	744.05	1316.21

Tabla IV. Abundancia, expresada en ind/m², de los quetognatos en la estación E1 según su estadio de desarrollo. Los meses no muestreados se representan como n m.

Año	Mes	<i>P. friderici</i>			<i>S. tasmanica</i>			<i>P. lyra</i>	<i>Sagitta sp.</i>	<i>Eukrohnia sp.</i>	Total
		1	2	3	1	2	3	1	1	1	
2001	julio	1456	88	88	971	8	0	0	72	0	2682
	agosto	1592	64	40	1647	72	24	0	0	0	3438
	septiembre	2698	780	398	1615	40	0	0	239	0	5769
	octubre	438	310	127	255	0	8	0	0	0	1138
	noviembre	40	24	24	8	0	0	0	40	0	135
	diciembre	0	0	0	0	0	0	0	56	24	80
2002	enero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	febrero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	marzo	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
	abril	16	8	0	0	0	0	0	16	0	40
	mayo	135	40	40	0	0	0	0	88	0	302
	junio	525	286	175	470	24	0	8	95	0	1584
	julio	80	8	8	32	0	0	8	16	0	151
	agosto	3557	525	271	820	40	0	0	342	0	5554
	septiembre	2196	302	56	271	8	0	0	119	0	2952
	octubre	1560	72	8	239	0	0	0	111	0	1989
	noviembre	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
	diciembre	72	80	8	0	0	0	0	0	0	159
2003	enero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	febrero	16	0	0	0	0	0	0	8	0	24
	marzo	788	8	16	24	0	0	0	56	0	891
	abril	32	8	8	0	0	0	0	0	0	48
	mayo	167	143	56	8	0	0	0	0	0	374
	junio	883	207	56	32	0	0	8	0	0	1186
	julio	390	135	56	255	48	0	0	80	0	963
	agosto	533	64	56	48	0	0	0	0	0	700
	septiembre	947	64	16	56	16	0	0	16	0	1114
	octubre	1058	207	151	72	0	0	0	0	0	1488
	noviembre	56	8	0	24	0	0	8	0	0	95
	diciembre	0	24	8	8	0	0	0	0	0	40
2004	enero	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
	febrero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	marzo	0	0	0	0	0	0	8	0	0	8
	abril	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	mayo	64	32	16	199	48	0	0	0	0	358
	junio	103	16	0	48	24	0	8	0	0	199

Tabla V. Abundancia, expresada en ind/m², de los quetognatos en la estación E2 según su estadio de desarrollo. Los meses no muestreados se representan como n m.

Año	Mes	<i>P. friderici</i>			<i>S. tasmanica</i>			<i>P. lyra</i>	<i>Sagitta sp.</i>	Total	
		1	2	3	1	2	3	1	1		
2001	julio	899	740	183	804	398	8	8	350	3390	
	agosto	1623	422	175	0	0	0	0	374	2594	
	septiembre	2244	1305	485	740	350	95	16	923	6159	
	octubre	382	207	40	358	72	0	0	199	1257	
	noviembre	0	32	8	0	0	0	0	0	40	
	diciembre	0	8	0	0	0	0	0	0	8	
2002	enero	0	0	0	0	0	0	8	0	8	
	febrero	0	0	0	0	0	0	16	0	16	
	marzo	3	4	1	0	0	0	0	1	10	
	abril	0	40	8	0	0	0	0	0	48	
	mayo	167	16	0	0	0	0	0	32	215	
	junio	1600	406	32	8	8	0	24	183	2268	
	julio	271	175	32	0	0	0	0	501	979	
	agosto	263	48	8	350	24	8	0	446	1146	
	septiembre	668	422	32	143	16	8	0	207	1496	
	octubre	899	470	470	80	64	8	0	493	2475	
	noviembre	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
	diciembre	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
2003	enero	0	0	24	0	0	0	0	0	24	
	febrero	24	0	0	0	0	0	0	0	24	
	marzo	88	24	16	8	8	0	0	0	143	
	abril	64	88	24	0	16	0	16	0	207	
	mayo	199	16	8	0	0	0	0	24	247	
	junio	477	64	72	40	0	0	8	207	867	
	julio	143	56	8	24	16	0	16	80	342	
	agosto	183	24	0	16	16	0	0	48	286	
	septiembre	350	374	0	127	40	32	0	143	1066	
	octubre	430	32	0	0	8	0	0	48	517	
	noviembre	40	56	16	0	8	0	8	16	143	
	diciembre	8	8	32	0	0	0	0	0	48	
2004	enero	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	
	febrero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	marzo	32	16	8	0	0	0	8	8	72	
	abril	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	mayo	143	64	8	32	48	0	24	8	326	
	junio	16	32	8	0	48	0	0	0	103	

Tabla VI. Abundancia, expresada en ind/m², de los quetognatos en la estación E3 según su estadio de desarrollo. Los meses no muestreados se representan como n m.

Año	Mes	<i>P. friderici</i>			<i>S. tasmanica</i>			<i>P. lyra</i>	<i>E. hamata</i>	Total
		1	2	3	1	2	3	1	1	
2001	julio	24	8	8	1997	24	8	16	0	2085
	agosto	0	0	0	3724	653	653	0	0	5029
	septiembre	581	191	199	931	271	111	0	0	2284
	octubre	199	127	8	191	127	0	0	0	653
	noviembre	0	0	0	8	8	0	0	8	24
	diciembre	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
2002	enero	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	febrero	0	24	0	0	0	0	0	0	24
	marzo	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	abril	16	8	0	64	8	0	24	0	119
	mayo	88	24	0	95	24	0	8	0	239
	junio	143	143	8	740	191	8	16	0	1249
	julio	374	183	95	263	16	0	8	0	939
	agosto	159	16	0	605	8	0	0	0	788
	septiembre	0	0	0	135	72	0	0	0	207
	octubre	979	414	231	199	24	0	0	0	1862
	noviembre	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
	diciembre	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
2003	enero	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	febrero	0	0	0	8	0	0	0	16	24
	marzo	8	0	0	0	0	0	8	24	40
	abril	175	135	64	16	0	0	48	0	438
	mayo	8	40	0	8	0	0	48	0	103
	junio	48	119	32	191	135	32	56	0	525
	julio	398	700	40	72	0	0	48	0	1257
	agosto	48	48	0	88	24	16	0	0	223
	septiembre	127	151	64	334	103	56	0	0	836
	octubre	247	119	0	127	103	24	0	0	621
	noviembre	64	64	56	24	0	0	16	0	223
	diciembre	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2004	enero	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m	n m
	febrero	0	0	8	0	0	0	0	0	8
	marzo	0	8	0	0	0	0	0	48	56
	abril	0	0	0	0	16	0	16	16	48
	mayo	143	32	0	350	95	0	48	0	668
	junio	0	16	0	175	183	32	48	0	454