

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**DIVERSIDAD, DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA
TRÓFICA DE ASCIDIAS DE AMBIENTES
MARINOS PROFUNDOS**

BIÓLOGA TAMARA MAGGIONI



DIRECTOR: MARCOS TATIÁN



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



**CÓRDOBA, ARGENTINA
2017**

COMISIÓN ASESORA

Dr. Luciano Cagnolo, Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Córdoba.

Dr. Juan José López Gappa, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), Buenos Aires.

Dr. Marcos Tatián, Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA), Córdoba.

Índice

Resumen.....	1
Introducción general.....	2
La última frontera de la ciencia: el mar profundo	2
Miembros enigmáticos del mar profundo: las ascidias	6
Hipótesis general.....	8
Objetivo general.....	8
Capítulo I	9
Ascidias del talud continental del Mar Argentino	
Introducción	10
Hipótesis.....	10
Predicciones	10
Objetivos específicos.....	10
Materiales y métodos	11
Resultados y Discusión	11
Lista de especies.....	12
Descripciones	13
Ascidias abisales del Mar de Weddell	53
Introducción	54
Hipótesis.....	54
Predicciones	55
Objetivos específicos.....	55
Materiales y métodos	55
Resultados y discusión	56
Lista de especies.....	56
Descripciones	57

Capítulo II.....	72
------------------	----

**Análisis faunístico y de la estructura de los ensamblajes de ascidias del talud argentino
(zonación vertical)**

Introducción	73
Hipótesis particular	74
Predicciones	74
Objetivos específicos.....	74
Materiales y métodos	74
Resultados	77
Discusión	91
Anexo II-1	99
Anexo II-2	104

Capítulo III.....	106
-------------------	-----

Análisis zoogeográfico de ascidias de ambientes marinos profundos

Introducción	107
Hipótesis particular	108
Predicciones	108
Objetivos específicos.....	108
Materiales y métodos	108
Resultados	110
Discusión	118
Anexo III-1	124

Capítulo IV	130
-------------------	-----

Análisis de la Ecología trófica de ascidias de ambientes marinos profundos

Introducción	131
Hipótesis particular	131
Predicciones	131
Objetivos específicos.....	131
Materiales y métodos	132

Resultados	134
Discusión	143
Conclusiones.....	148
Referencias.....	151

Resumen

Los ambientes marinos profundos incluyen una diversidad de ecosistemas que se encuentran en un rango entre 200 y 10.900 m de profundidad. Si bien constituyen el bioma más extenso de la Tierra, aún hoy permanecen escasamente estudiados. Las planicies abisales (3.000 – 6.000 m) y los taludes continentales (200 – 3.000 m) constituyen los ambientes marinos profundos de mayor extensión. En particular, el talud continental argentino (35°S – 55°S) es uno de los más extensos en el mundo. Las ascidias (Chordata, Tunicata) son componentes importantes de las comunidades bentónicas de ambientes profundos. No obstante, el conocimiento que se tiene de la ascidiofauna profunda es también acotado. En la presente tesis se identificaron ascidias provenientes de las primeras campañas exploratorias del talud continental argentino, alrededor de los 38°S, del Buque Oceanográfico A.R.A. “Puerto Deseado”. También se identificaron ascidias de las planicies abisales antárticas provenientes de la expedición ANT XXII/3 (ANDEEP III), en el Mar de Weddell. Se incrementó el conocimiento sobre la diversidad y los rangos de distribución y profundidad de estos organismos. Por otra parte, se evaluó el patrón de zonación de los ensambles de ascidias en la zona del talud estudiada. Los resultados obtenidos sumando datos de estas campañas y registros de bibliografía revelaron la existencia de un patrón de zonación determinado por la topografía propia del lugar. Con el fin de evaluar los patrones de distribución de la ascidiofauna marina profunda se elaboró una lista de ascidias con registros <200 m a escala mundial. En lo que respecta a la ascidiofauna abisal, se confirmó la hipótesis que establece una relación directamente proporcional entre el rango de distribución vertical y el rango de distribución geográfica. En relación a las ascidias de todos los ambientes marinos profundos, la mayor proporción se distribuyó ampliamente en una única cuenca oceánica o correspondió a especies cosmopolitas. Estos resultados indicarían la capacidad de las ascidias de superar barreras topográficas. Finalmente, se analizaron los tipos de organización (colonial, social y solitaria) y los tipos de dietas de la ascidiofauna del talud argentino. Se detectó una relación inversa entre el nivel de organización colonial y la profundidad. Las ascidias solitarias, en cambio, fueron frecuentes en todas las profundidades. En cuanto al tipo de dieta, se encontró una relación inversa entre la dieta micrófaga y la profundidad y una relación directa entre la dieta mixta y la profundidad. Las ascidias con dieta macrófaga estuvieron igualmente representadas en todo el gradiente batimétrico. Estos resultados estarían reflejando el efecto preponderante de la disponibilidad energética en las características morfo-funcionales de la ascidiofauna marina profunda. El hallazgo de fibras de micro-plásticos en los estómagos de algunos individuos resultó indicativo de la polución que recibe el sistema del talud a través de la escorrentía proveniente del Río de La Plata y, más directamente, de actividades antrópicas del litoral y de la plataforma continental.

Introducción general

“QUÉ INAPROPIADO ES LLAMAR A ESTE PLANETA TIERRA CUANDO ES CLARAMENTE OCEANO”

ARTHUR C. CLARKE

La última frontera de la ciencia: el mar profundo

En la década de 1960, las misiones espaciales de la Unión Soviética y Estados Unidos brindaban las primeras imágenes de la Tierra capturadas desde el espacio exterior. Estas fotos impactaron fuertemente en la concepción que la humanidad tenía hasta ese entonces del planeta en el que vivía. Desde esta nueva perspectiva, la Tierra era una vasta mancha de azules. La Tierra era Agua.

El océano es tan inmenso que se necesitarían 900 años de muestreos para cubrirlo en un 100% con un sonar (GEBCO, 2017). Al contrario que los ecosistemas terrestres, los mares son ambientes tridimensionales ya que cuentan con una dimensión espacial vertical adicional: las profundidades. Se estima que el 99,5% del volumen ocupado por los seres vivos en la Tierra está contenido en los océanos (Herring, 2002). Mediciones recientes dan cuenta de que el 71% de la superficie de la Tierra está cubierto por agua (GEBCO, 2017): 6% corresponde a ambientes someros y costas, mientras que 65% corresponde a ambientes marinos profundos (Herring, 2002; Thistle, 2003).

Los fondos marinos profundos incluyen todas las regiones del océano por debajo de 200 m (Gage y Tyler, 1991). A esa profundidad se produce un cambio brusco en la pendiente de los márgenes continentales (quiebre continental) que coincide con la transición de la fauna característica de ambientes marinos someros y la fauna característica de ambientes marinos profundos (Sanders *et al.*, 1965; Rex, 1981). Por ello el ambiente marino profundo comienza a los 200 m. Una de las pocas excepciones a esta regla la constituye la Antártida, donde el quiebre continental se ubica a profundidades cercanas a 1.000 m (Menot *et al.*, 2010).

La tridimensionalidad de los océanos les confiere una caracterización fisionómica tanto vertical como horizontal (Thiel, 2003) (Fig. 1). La división vertical está determinada por el grado de penetración de luz y comprende: el epipelágico (0-200 m); el mesopelágico (200–2.000 m); batipelágico (2.000-6.000 m); y el hadal (>6.000 m). El epipelágico también se conoce como zona fótica, debido a que la luz penetra lo suficiente como para permitir la fotosíntesis. El mesopelágico también se conoce como *zona de penumbra* (“twilight zone”). La luz que llega a estas profundidades es tan débil que el 90% de los animales que allí habitan producen su propia luz mediante bioluminiscencia. El batipelágico no recibe luz solar. En este estrato, también denominado *zona de medianoche* (“midnight zone”) la única luz que existe proviene de la bioluminiscencia. La topografía de los fondos marinos es tan variada como la de los continentes. Los bordes de los mismos o márgenes continentales, están conformados por una plataforma relativamente plana que dan lugar a taludes y emergencias caracterizados por pendientes muy empinadas. Los taludes y emergencias constituyen la fracción profunda de los márgenes continentales y también se conocen como márgenes continentales profundos (Menot *et al.*, 2010). Los taludes están atravesados por cañones submarinos, zonas que favorecen el transporte de materia orgánica y sedimentos desde la superficie hacia los fondos marinos

(Ramírez-Llorda y Billett, 2006). La mayor proporción de los ambientes marinos profundos conforman las planicies abisales: vastas llanuras de sedimentos lodosos muy finos producto de la acumulación de detritos y materia orgánica acumulada durante milenios. Interrumpiendo las planicies se elevan montañas submarinas de más de 1 km de alto. También hay cadenas montañosas, o dorsales, conformadas por volcanes en actividad en donde se crea continuamente nueva corteza. En estas zonas de alta actividad y energía, emergen fuentes hidrotermales que albergan comunidades de organismos únicos en el mundo. Las regiones más profundas alcanzan los 11.000 m: son conocidas como fosas oceánicas. El punto más profundo de la Tierra, el abismo o fosa Challenger, se encuentra al sur de las Islas Marianas, en el Pacífico Occidental, cerca de las Filipinas.

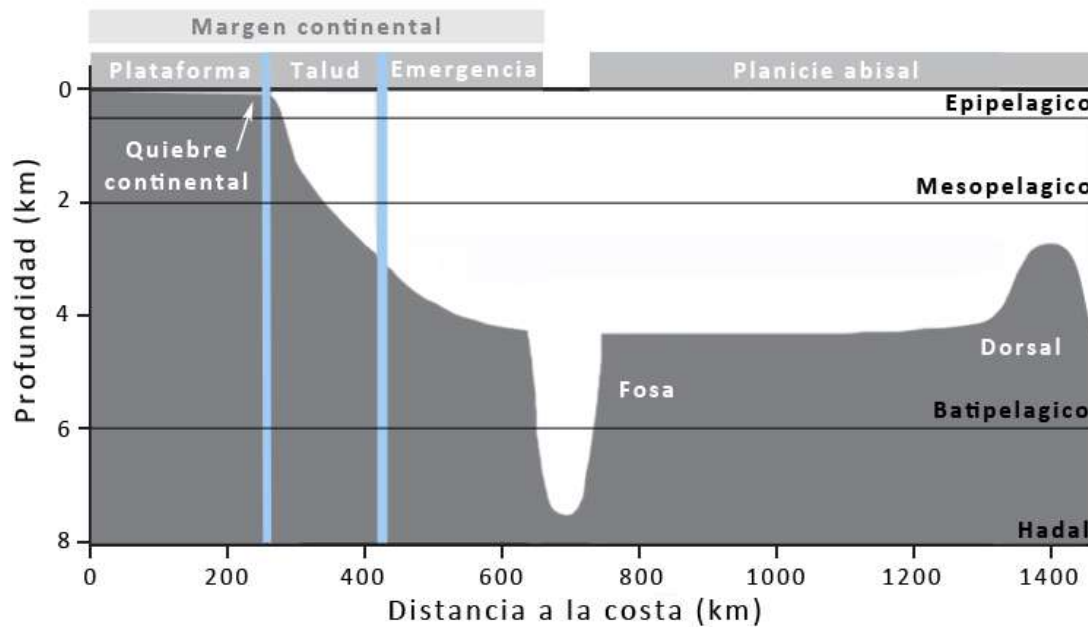


Fig. 1. Perfil típico de los márgenes continentales y los ambientes marinos profundos. Adaptado de McClain y Hardy, 2010.

Pero si bien las profundidades marinas constituyen el ecosistema más grande de la Tierra, sólo el 5% ha sido explorado con instrumentos remotos y únicamente el 0,01% ha sido estudiado en detalle (Ramírez-Llorda *et al.*, 2010). Se conoce mucho más y se han invertido muchos más recursos en la exploración e investigación de la Luna o de Marte que en el mar profundo (Ramírez-Llorda y Billett, 2006). El mar profundo se nos presenta así como la última frontera de la ciencia.

La historia de la exploración del mar ha estado ligada a los avances y desarrollos tecnológicos. Cuando los primeros buques comenzaron a surcar grandes distancias a través de los mares, era común escuchar sobre criaturas mitológicas como formas de vida real acechando en las profundidades. Tales criaturas, basadas en las historias de los marinos, eran plasmadas en mapas cartográficos. Muchas de ellas eran versiones distorsionadas de animales como las ballenas o las orcas, producto de una combinación de novedad, miedo y alcohol (Van Duzer, 2013).

La visión de la fauna marina profunda ha cambiado radicalmente en los últimos 170 años (Fig. 2). La concepción de un mar desprovisto de vida por debajo de 600 m fue considerada errónea tan sólo 20 años después de su formulación. Forbes (1844) postuló la teoría Azoica tras

extrapolar los resultados de una campaña realizada en el Mar Egeo, donde observó que el número de animales disminuía con la profundidad. Las expediciones de los buques *Lightning* y *Porcupine* en el Atlántico Nororiental y en el Mar Mediterráneo y especialmente la expedición del buque *Challenger* alrededor del mundo demostraron que la vida en las profundidades existía. Comenzaba así la “era heroica”, caracterizada por la búsqueda, recolección y descripción de especies. En este período el mar profundo era concebido como un ambiente estable, con un número bajo de especies, donde no existía la producción primaria y la materia orgánica que llegaba a los fondos caía lentamente desde la superficie. La expedición *Galathea*, a mitad de siglo XX, puso fin a esta era al recolectar organismos vivos de 10.000 m de profundidad. A partir de los años 60, la irrupción de nuevos desarrollos tecnológicos posibilitaron la exploración de los mares con otro enfoque, además del descriptivo: el ecológico y experimental. Fue en este período donde se descubrió la alta diversidad que albergan los fondos marinos (Hessler y Sanders, 1967): el hombre llegó por primera vez al sitio más profundo de la Tierra y se descubrieron los primeros ecosistemas que no dependían de la luz del sol para sobrevivir (Lonsdale, 1977). Los ambientes marinos profundos comenzaron a ser concebidos como ecosistemas con una alternancia entre períodos estables y períodos de perturbación, con una alta diversidad de especies que recibe un ingreso de energía estacional desde la superficie, donde existe la productividad primaria. Sin embargo, en los últimos años ha surgido un nuevo componente: el impacto de la actividad antrópica. Las evidencias son cada vez más contundentes (Ramírez-Llorda *et al.*, 2011). La polución, la sobrepesca, la explotación de recursos mineros, la acidificación y la reciente aparición de microplásticos son algunas de las amenazas más importantes que enfrenta el mar profundo.



Fig. 2. Principales eventos en la historia de la exploración del mar profundo.

Los márgenes continentales son los ambientes más susceptibles de verse afectados por la actividad humana (Levin y Dayton, 2009; Ramirez-Llodra *et al.* 2011; Levin y Sibuet, 2012). Entre todos los ambientes marinos son unos de los menos estudiados, especialmente lo que refiere a la emergencia continental (Watling *et al.*, 2013). Los márgenes continentales profundos del mundo presentan una extensión de unos 320.000 km y cubren un área de 45×10^6 km², aproximadamente 11% del área total de los océanos (Menot *et al.*, 2010). A lo largo de toda esta extensión se encuentran gradientes marcados de presión, temperatura y disponibilidad de alimento a medida que la distancia con la fuente de producción aumenta. Los márgenes continentales son la puerta

de entrada a los océanos, mediando el transporte por corrientes de energía, sedimentos, organismos e incluso contaminantes entre las aguas abiertas y los continentes (Wefer *et al.*, 2003).

Se torna urgente concentrar esfuerzos en el estudio de los taludes. Estos ambientes casi totalmente desconocidos albergan una gran biodiversidad, además de alojar numerosos recursos y proveer servicios ecosistémicos. A medida que los recursos naturales y mineros se han ido agotando en el continente y en las plataformas, la humanidad ha acudido a la explotación de los ambientes marinos profundos (Levin y Sibuet, 2012). La falta de conocimientos que ayuden a generar marcos regulatorios en el uso y explotación de este ambiente puede producir consecuencias catastróficas.

Esto es particularmente importante en un país como Argentina, que alberga el margen continental más extenso de todo el Hemisferio Sur (Priotto, 2017) (Fig. 3). A pesar de ello, las primeras campañas exploratorias de aguas profundas argentinas se iniciaron recién en 2012. El objetivo de estas campañas (Talud 2012 y 2013) fue principalmente descriptivo, dada la escasez de información sobre el área. Así, unos 20 investigadores especialistas en diversos taxa marinos se congregaron y algunos resultados ya han comenzado a publicarse (Maggioni *et al.*, 2016; Martínez y Penchaszadeh, 2016; Penchaszadeh *et al.*, 2016; Berecochea *et al.*, 2017; Laretta y Penchaszadeh, 2017; Rivadaneira *et al.*, 2017). Los mismos incluyen información sobre la diversidad, biología, reproducción y distribución de los organismos estudiados. Si bien las campañas se realizaron durante dos años consecutivos, al momento no existen planes concretos de que se vuelvan a realizar.



Fig. 3. Esquema tridimensional del margen continental Argentino. Adaptado de Priotto (2017).

Miembros enigmáticos del mar profundo: las ascidias

Se puede afirmar que la historia de las ascidias comienza en 1866 de la mano de un científico ruso llamado Alexander Kowalevsky, quien las clasificó correctamente como cordados basado en el estudio de sus larvas (Kowalevsky, 1866). Los estados larvarios de estos animales exhiben las cuatro características típicas de los cordados: presencia de notocorda, cordón nervioso dorsal hueco, cola postanal y hendiduras faríngeas. Sin embargo, tras el proceso de metamorfosis las primeras tres características desaparecen y es así como el adulto pierde toda semejanza con un cordado típico (Shenkar, 2012). Hasta finales del siglo XIX, con la irrupción de la embriología comparada, las ascidias habían sido consideradas moluscos (Monniot y Monniot, 1978).

Las ascidias son un grupo de animales exclusivamente marinos que pertenecen al Phylum Tunicata (Superphylum Chordata) (Satoh *et al.*, 2014). Todos los tunicados poseen tunicina, un polisacárido afín a la celulosa que conforma una túnica exoesquelética (Goodbody, 1974). Entre las formas de vida de Tunicata hay dos grupos de organismos: pelágicos (aquellos que viven en la columna de agua) y bentónicos (aquellos que al menos en su estado adulto, viven adheridos al sustrato). Los organismos pelágicos se distribuyen entre las Clases Thaliacea y Appendicularia y constituyen el grupo menos numeroso. Los tunicados bentónicos se encuentran en la Clase Ascidiacea y comprenden el grupo más diverso dentro del Phylum Tunicata (Shenkar y Swalla, 2010).

Todas las formas adultas de Ascidiacea son sésiles y su morfología corporal varía desde esférica hasta totalmente irregular. Algunas de las especies son solitarias, con tamaños que varían entre 1 mm y más de 20 cm. Otras se agrupan en colonias compuestas por un número variable de zooides interdependientes y pueden alcanzar un metro o más en su mayor dimensión (Monniot *et al.*, 1991). Hay un tercer grupo de ascidias que viven muy estrechamente, compartiendo las bases de las túnicas, pero cuyos individuos no son interdependientes como en el caso de las ascidias coloniales. Se los denomina ascidias sociales. Los tres tipos de organización (cuyo nivel de especialización y asociación varía en las formas coloniales), viven fijos al sustrato o a otros organismos (corales, gorgonias, bivalvos, otras ascidias) en el estado adulto.

El plan corporal básico de las ascidias se puede ver tanto en las ascidias solitarias y sociales como en cada uno de los zooides que integran una colonia. El cuerpo de las ascidias está compuesto por tres capas o "sacos" dispuestos uno adentro del otro (Monniot y Monniot, 1978): una capa externa (la *túnica*), una capa intermedia (el *manto*) y una capa interna (el *saco branquial*). Todas las capas poseen dos aberturas: la oral, por donde ingresa el alimento, y atrial, a través de la cual se expulsan los residuos de la digestión y gametas o larvas (de acuerdo a si existe incubación o no).

La abertura o *sifón oral* se comunica internamente a una extensa faringe perforada y recubierta permanentemente por una red de mucus que hace de filtro del alimento (Flood y Fiala-Médoni, 1979). Además de su relación con la alimentación la faringe constituye el principal órgano donde ocurre el intercambio gaseoso (Torre *et al.*, 2014), por lo que también se la conoce como *saco branquial*. El mecanismo típico de alimentación de las ascidias es la filtración activa (Monniot y Monniot, 1978). Las perforaciones del saco branquial, denominadas *estigmas*, presentan cilios cuyos batidos constantes provocan corrientes de agua desde los sifones orales hacia el interior del animal. Las partículas del medio, fundamentalmente nano y microplancton, quedan retenidas en la red de mucus para ser posteriormente dirigidas al sistema digestivo.

La capa intermedia, el manto, constituye la pared muscular. Excepto por el saco branquial, el resto de los órganos se encuentra adherido al manto (Monniot y Monniot, 1978). El sistema nervioso se ubica entre los sifones oral y atrial. Está compuesto por un *ganglio* y una *glándula neural* asociada al mismo, a partir de los cuales irradian varios nervios que inervan ambos sifones y el resto de los órganos. La glándula nerviosa regula el flujo sanguíneo y se cree que también está asociada a la regulación de eventos reproductivos. No existe un sistema excretor. Sin embargo, hay células sanguíneas especializadas para dicha función: los nefrocitos. Una única familia, Molgulidae, presenta una estructura en forma de saco que se sospecha sería equivalente a un *riñón* debido a la alta concentración de compuestos nitrogenados que acumula (Monniot *et al.*, 1991).

Todas las ascidias son hermafroditas. Usualmente evitan la auto-fecundación al madurar gónadas masculinas y femeninas en tiempos diferenciales (Newlon *et al.*, 2003), aunque se han registrado casos de auto-fecundación en ascidias de ambientes marinos profundos donde las condiciones más adversas podrían haber favorecido esta estrategia reproductiva (Havenhand *et al.*, 2005). Asimismo existen estrategias reproductivas diferenciales entre las ascidias solitarias y las coloniales (Svane y Young, 1989). Las ascidias solitarias se reproducen sexualmente. Liberan las gametas al medio donde son fecundadas. Las ascidias coloniales, en cambio, tiene ciclos reproductivos muy complejos donde se alterna la reproducción sexual con la asexual. En el caso de las formas coloniales, la fecundación es interna y las larvas son incubadas. La reproducción asexual varía de acuerdo a la familia y es muy diversa. Se han registrado 12 modos distintos (Monniot *et al.*, 1991). En ambos casos, las *larvas* son lecitotróficas. Es decir, no pueden alimentarse y dependen de sus propias reservas de alimento.

Las ascidias están distribuidas ampliamente en todos los mares del mundo, desde las costas hasta profundidades de hasta 8.000 m. Sin embargo, en ambientes marinos profundos han alcanzado un grado de adaptación insospechado (Monniot y Monniot, 1975; 1978; 1991; Kott, 1989). Allí conviven las formas típicas que se encuentran en ambientes someros junto con otras, exclusivas de las profundidades. Los principales factores a los que las ascidias han tenido que adaptarse son la ausencia de sustratos duros y la escasez de alimento (Lambert, 2005).

En ambientes someros las ascidias se asientan casi exclusivamente sobre sustratos duros (Monniot y Monniot, 1975), aunque también se las suele encontrar en suelos blandos (Tatián *et al.*, 1998). Pero el mar profundo está constituido en su mayoría por extensiones de suelos finos y lodosos. Las ascidias debieron encontrar un modo de anclarse para evitar ser arrastradas por las corrientes del fondo y prevenir el taponamiento e incluso el enterramiento de sus sifones. En ambientes profundos han desarrollado dos tipos de adaptaciones: extensiones de la túnica similares a rizoides y pedúnculos largos y flexibles o cortos y musculosos (Monniot y Monniot, 1978).

La escasez de alimento ha modificado no sólo la morfología de estos organismos, sino también sus dietas y comportamientos de forma simultánea. Las dietas están determinadas en gran parte por la disponibilidad de alimento en el ambiente. En ambientes someros, donde el fitoplancton es abundante y el recurso alimenticio no constituye un condicionante, todas las ascidias son filtradoras activas. Pero en ambientes marinos profundos las partículas planctónicas se vuelven escasas y hasta ausentes. Las ascidias lograron adaptarse a estas condiciones mediante el desarrollo de estrategias de alimentación y/o morfologías más eficientes energéticamente.

Las ascidias filtradoras activas que han logrado permanecer en estas profundidades han disminuido de forma considerable su tamaño corporal. El representante más pequeño del que se tiene registro es *Minipera pedunculata*, con 620 µm de diámetro. Los sacos branquiales de estos organismos usualmente se simplifican y en algunos casos conservan un estado juvenil. Los tejidos de este órgano se hacen más delgados y delicados, aunque permanecen fuertemente adheridos a

la pared del manto. Finalmente, aumenta la proporción entre el área de los estigmas y los tejidos del saco branquial.

La filtración pasiva aparece como un nuevo hábito alimenticio. Los sacos branquiales de estas ascidias pierden sus cilios. En casos más extremos, el tejido del saco branquial se reduce totalmente dejando sólo una red de vasos sanguíneos. El mecanismo por el cual las ascidias filtradoras pasivas se alimentan es aún desconocido: no se sabe si elaboran la misma red de mucus que los filtradores activos o han desarrollado otro mecanismo de captura de alimento. La mayoría de estas formas cuenta con un pedúnculo largo que las aleja del suelo y les permite exponer sus sifones contra las corrientes. Unas pocas especies, no obstante, viven ancladas al suelo. Se estima que estas formas utilizan contracciones musculares con el fin de hacer circular agua por sus sacos branquiales. Las ascidias filtradoras pasivas no se caracterizan por presentar tamaños reducidos. De hecho, los representantes de toda una familia muestran hipertrofia de sus sifones orales, los que son utilizados como trampas. Las dietas dejan de ser micrófagas y pasan a ser mixtas.

La carnivoría constituye la adaptación más extrema de las ascidias a los ambientes profundos: el saco branquial desaparece por completo; los estómagos se agrandan y pasan a ocupar más del 50% del volumen del cuerpo; los tamaños se reducen; y los sifones orales se hipertrofian formando una corona tentacular. Las ascidias carnívoras adquieren hábitos macrófagos, aunque todavía se desconoce si se trata de cazadores activos. Estudios sobre sus contenidos estomacales demuestran hábitos generalistas, por lo que también se sospecha que no sólo ingieren animales vivos. Sólo se conocen 10 especies de ascidias carnívoras, las cuales pertenecen a dos géneros de una sola familia (Tatián *et al.*, 2011).

Las razones por las cuales las ascidias presentan una diversificación tan amplia en ambientes profundos aún son inciertas. Es razonable pensar que la escasez de alimento y fondos duros no constituyan los únicos factores responsables de este patrón. Aún quedan muchas incógnitas acerca del mar profundo y las ascidias, uno de los taxa más enigmáticos de estos ambientes, pueden ayudar a responderlas.

Hipótesis general

En ambientes oceánicos bentónicos, la composición específica, la de los ensamblajes y los hábitos alimenticios están condicionados por la distancia a las fuentes de producción.

Objetivo general

Evaluar la composición específica, los ensamblajes y los hábitos alimenticios de ascidias a lo largo de un gradiente batimétrico.

Capítulo I

Ascidas del talud continental del Mar Argentino

Introducción

Los márgenes continentales profundos, también conocidos como taludes (aproximadamente 200-3.000 m), se han revelado recientemente como regiones complejas y activas (Wefer *et al.*, 2003). Los taludes, que cubren aproximadamente el 11% de la superficie de los océanos (Levin y Sibuet, 2012), representan el segundo hábitat de aguas profundas bentónicas más extenso después de la región abisal (Menot *et al.*, 2010; Ramírez-Llorda *et al.*, 2010). El margen continental profundo de Argentina (Océano Atlántico Sudoccidental), que abarca aproximadamente desde 35° S hasta 55° S (Piola y Rivas 1997), es uno de los márgenes más extensos del mundo, con aproximadamente 2×10^6 km² (Violante *et al.*, 2010; 2014). No obstante, sólo 6 expediciones han realizado muestreos biológicos bentónicos a esas profundidades: la expedición británica Challenger (1872-1876) (1 estación); la expedición británica Discovery (1926-1938) (14 estaciones); las campañas del buque norteamericano Eltanin (1962-1965) (3 estaciones); la 60° campaña norteamericana del buque Atlantis II (1971) (14 estaciones); y las campañas rusas n° 11 del buque Académico Kurchatov (1971-1972) (1 estación) y n°43 del buque Dimitry Mendeleev (1989) (1 estación).

No llama la atención que en particular los trabajos taxonómicos sobre ascidias de aguas profundas de la cuenca argentina sean escasos, fragmentados y desactualizados (Herdman, 1886; Monniot y Monniot, 1976). En las últimas 4 décadas sólo se han reportado dos nuevas especies de ascidias de aguas profundas en el área: *Minipera tacita* Monniot y Monniot, 1985 y *Culeolus likae* Sanamyan y Sanamyan, 2002. El escenario actual sugiere la necesidad de enfatizar los esfuerzos de muestreo hacia un conocimiento más amplio de la diversidad de la ascidiofauna a lo largo del vasto margen continental profundo argentino.

Hipótesis

Debido a que los taludes continentales (márgenes continentales de entre 200 y 3.500 m) representan una zona de transición entre los ambientes más someros de plataforma y los ambientes abisales más profundos, la fauna bentónica se caracteriza por ser una fauna de transición entre organismos exclusivos del talud y otros descendentes desde ambientes más someros y ascendentes desde ambientes abisales.

Predicciones

1. La ascidiofauna del talud del Atlántico Sudoccidental reflejará una transición, caracterizada por la presencia de especies someras, especies propias del talud y especies abisales.
2. Se registrarán extensiones del rango batimétrico de distribución de especies de ascidias someras y de especies propias del ambiente abisal.

Objetivos específicos

1. Identificación hasta nivel específico de ascidias de distintas profundidades del talud argentino.
2. Actualización del rango conocido de distribución geográfica y batimétrica.

Materiales y métodos

Los ejemplares fueron recolectados en agosto de 2012 (Campaña I) y en mayo y septiembre de 2013 (Campaña II), durante las primeras campañas argentinas al talud continental realizadas por el CONICET a bordo del buque oceanográfico A.R.A. "Puerto Deseado". El área estudio se ubicó, en ambos casos, en cercanías a 38° S, e incluyó el cañón submarino de Mar del Plata. El gradiente batimétrico muestreado comprendió entre 200 m y 3.500 m. Las recolecciones se realizaron mediante el uso de red de pesca y rastras de arrastre epibentónicas con mallas de dos tamaños diferentes (3x3 cm y 1x1 mm). En total, se realizaron 64 lances.

Las ascidias se separaron a bordo, se fotografiaron in vivo y se relajaron durante un mínimo de 2 horas en agua de mar con cristales de mentol. Luego se fijaron en formalina 5% diluida en agua de mar y se almacenaron con el fijador en bolsas cerradas de plástico para el traslado al laboratorio de Ecología Marina (IDEA-CONICET, UNC). En el caso de las ascidias coloniales, se removió un mínimo de 10 zooides por colonia, los cuales se observaron y analizaron bajo lupa estereoscópica con cámara de fotos. Cada zooide fue medido y fotografiado. Para los especímenes solitarios, los ejemplares fueron disectados, y sus estructuras estudiadas bajo lupa y fotografiadas. Para una mejor observación se empleó en algunos casos la tinción Rosa de Bengala. Todos los especímenes fueron depositados en la colección del Museo de Zoología, Universidad Nacional de Córdoba.

El estado actual de los nombres y las entidades específicas fue verificado a través de literatura y mediante los sitios web del Registro Mundial de Especies Marinas (WoRMS) (www.marinespecies.org) y del Registro de Especies Marinas Profundas (WoRDSS) (www.marinespecies.org/deepsea). El rango de distribución se verificó a través de literatura y mediante el sitio web de la Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (www.gbif.org).

Resultados y Discusión

La campaña BOPD Talud 2012 comprendió 33 lances entre 200 m y 3.000 m de profundidad. Las ascidias estuvieron presentes en el 51% de los lances (17 de los 33 lances realizados). Se encontró e identificó un total de 15 especies y 1 entidad hasta nivel de género, 9 de las cuales fueron coloniales y 7 solitarias. La campaña BOPD Talud 2013 comprendió 31 lances entre 900 m y 3.500 m de profundidad. Las ascidias estuvieron presentes en el 52% de los lances (16 de los 31 lances realizados). Se encontraron e identificaron un total de 9 especies, 1 entidad hasta nivel de género y 1 entidad hasta nivel de clase. 4 resultaron coloniales y 7 solitarias. Entre las especies recolectadas, 6 ya habían sido registradas en la campaña anterior (Talud 2012) (Fig. I-1).

Se detectaron dos especies nuevas para la ciencia: *Aplidium marplatensis* y *Aplidium puella*. Nueve especies fueron registradas por primera vez en el área de estudio, ampliando su rango geográfico conocido. Otras 11 especies ampliaron su rango batimétrico conocido: 7 con el registro más profundo y 4 con el registro más superficial (Tabla I-1).

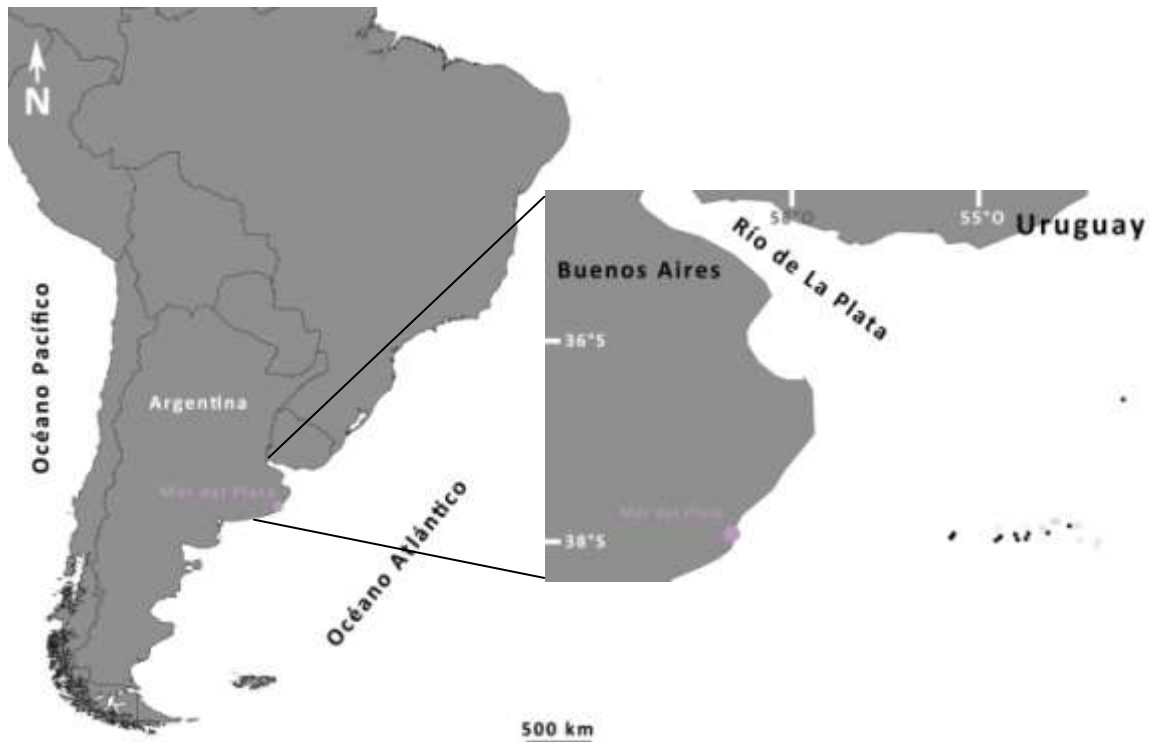


Fig. I-1. Mapa del área de estudio detallando los puntos donde se recolectaron muestras. Círculos negros: campaña Talud agosto 2012; Círculos blancos: campañas Talud mayo y septiembre 2013.

Lista de especies

La lista completa de ascidias obtenidas durante las Campañas I y II al talud continental argentino, (38°S, 200-3.500 m), incluyó un total de 18 especies y tres entidades cuya identificación alcanzó el nivel de género (11 coloniales y 10 solitarias).

Orden APLOUSOBRANCHIA Lahille, 1886

Familia **POLYCLINIDAE** Milne Edwards, 1841

Género **Aplidium** Savigny, 1816

Aplidium marplatensis sp. nov.

Aplidium meridianum (Sluiter, 1906)

Aplidium variabile (Herdman, 1886)

Aplidium puella sp. nov.

Género **Synoicum** Phipps, 1774

Synoicum georgianum Sluiter, 1932

Synoicum molle (Herdman, 1886)

Synoicum sp.

Familia **DIDEMNIDAE** Giard, 1872

Género **Polysyncraton** Nott, 1892

Polysyncraton trivolutum (Millar, 1960)

Familia **HOLOZOIDAE** Berrill, 1950

Género **Sycozoa** Lesson, 1832
Sycozoa umbellata (Michaelsen, 1898)
Género **Protoholozoa** Kott, 1969
Protoholozoa pedunculata Kott, 1969

Orden PHLEBOBRANCHIA Lahille, 1886

Familia **ASCIDIIDAE** Herdman, 1882

Género **Ascidia** Linnaeus, 1767

Ascidia meridionalis Herdman, 1880

Familia **AGNEZIIDAE** Monniot & Monniot, 1991

Género **Caenagnesia** Ärnback-Christie-Linde, 1938

Caenagnesia complementa Monniot F. & Monniot C., 1976

Orden STOLIDOBRANCHIA Lahille, 1886

Familia **STYELIDAE** Sluiter, 1895

Género **Cnemidocarpa** Huntsman, 1907

Cnemidocarpa drygalskii (Hartmeyer, 1911) *nomen conservandum*

Género **Styela** Fleming, 1822

Styela squamosa Sanamyan, 1992

Styela sp.

Familia **PYURIDAE** Hartmeyer, 1908

Género **Pyura** Molina, 1782

Pyura pilosa Monniot C. & Monniot F., 1974

Familia **MOLGULIDAE** Lacaze-Duthiers, 1877

Género **Molgula** Forbes, 1848

Molgula coactilis Monniot C. & Monniot F., 1977

Molgula pyriformis Herdman, 1881

Molgula setigera Ärnback-Christie-Linde, 1938

Género **Asajirus** Kott, 1989

Asajirus indicus (Oka, 1913)

Descripciones

Orden **APLOUSOBRANCHIA** Lahille, 1886

Familia **POLYCLINIDAE** Milne Edwards, 1841

Género **Aplidium** Savigny, 1816

Aplidium meridianum (Sluiter, 1906)

Referencias y sinonimia: *Amaroucium meridianum* Sluiter, 1906: 15, fig. 12, pl. 1; *Aplidium meridianum* Monniot F., 1978: 4, fig. 1A; Monniot y Gaill, 1978: 146, fig. 5A; Monniot y Monniot, 1982: 101; Monniot y Monniot, 1983: 22-24, pl. II F - G; Monniot *et al.*, 2011: 12, fig. 6.

Material examinado: 22 colonias; red de pesca; 37°0,984'S 54°30,326'O; 1.006 m; 11 de agosto de 2012 (Figs. I-2A-C).

Colonias en forma de cúpula, globosas o digitiformes adheridas al sustrato por pequeñas bases gruesas con rizoides cortos y finos incrustados de barro y granos de arena. El tamaño promedio de las colonias fue de 2,3 cm de diámetro y 1,3 cm de alto (Fig. I-2A). La túnica es lisa y libre de material externo. Los zooides se pueden ver por transparencia. La túnica es grisácea y los zooides son blancos (Fig. I-2B). Después de la conservación en formalina, la túnica se vuelve gris clara y los zooides rosados. No se observan sistemas regulares de distribución de los zooides, pero algunas colonias muestran patrones de distribución en filas elípticas o paralelas. Las aperturas atriales son discretas.

Los zooides varían de 5 a 12 mm de longitud. Sin embargo, en algún caso el post-abdomen alcanzó una extensión de 14 mm. El sifón atrial consiste en un corto cilindro situado al nivel de la primera o segunda hilera de estigmas. La lengüeta atrial es ancha y corta (Fig. I-2C). Hay entre 8 y 10 tentáculos orales delgados y largos dispuestos en un círculo.

El tórax presenta entre 12 y 18 hileras de 12 a 14 estigmas. Entre 6 y 10 músculos longitudinales delgados se distribuyen a cada lado del zoide. El estómago muestra de 6 a 8 pliegues longitudinales bien marcados de diferentes tamaños. Algunos pliegues son más cortos que otros o incompletos. El intestino, a la salida del estómago se curva hacia a dorsal y se dirige hacia la parte anterior del zoide, donde se ensancha en su parte final. El ano bilobulado, se ubica entre la 6ª y la 8ª fila de estigmas.

Las gónadas están situadas adyacentes al bucle intestinal, próximas entre ellas. Los testículos se muestran en una fila longitudinal simple o en racimos. El número de gónadas masculinas oscila entre 7 y 14. La abertura del conducto espermático termina al lado del ano. Se encontraron 1 ó 2 larvas en las cavidades atriales de todos los zooides en un estado inmaduro de desarrollo (Fig. I-2C).

Observaciones

El presente es el registro más septentrional de la especie, previamente recolectada en áreas Antárticas y Sub-Antárticas.



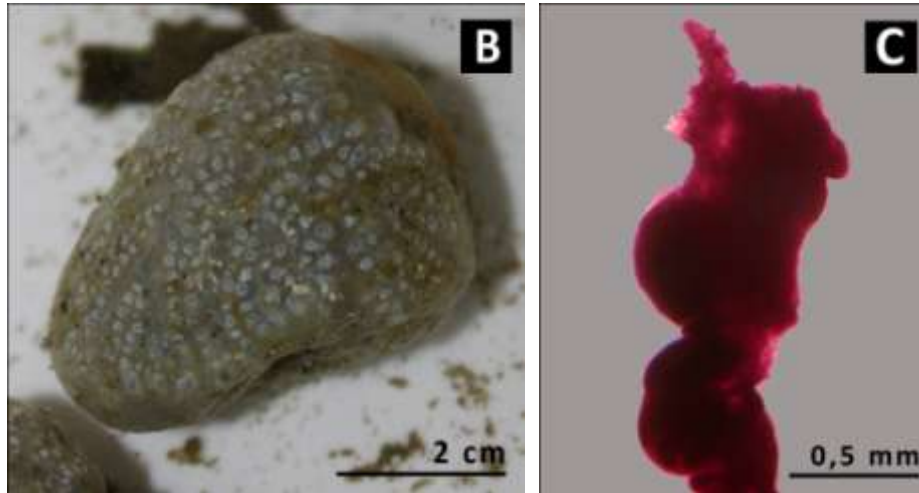


Fig. I-2. *Aplidium meridianum*. **A:** colonias mostrando diversidad de morfologías y pedúnculos; **B:** colonia fotografiada en vivo: pueden distinguirse los sistemas de zooides; **C:** zooides (detalle de tórax y abdomen y cavidad atrial con larva). Tinción Rosa de Bengala.

Aplidium variabile (Herdman, 1886)

Referencias y sinonimia: *Amaroucium variabile* Herdman, 1886: 216, pl. XXIX, fig. 7-12; *Aplidium variabile* Kott, 1954: 174; Monniot y Monniot, 1983: 30; Sanamyan y Schories, 2003: 92, fig. 1B, 2E-F; Lager *et al.*, 2009: 178, fig. 2C.

Material examinado: 1 colonia; red de pesca; 37 ° 59.657'S 55 ° 13.050'O; 250 m; 10 de agosto de 2012 (Figs. I-3A-B).

La única colonia encontrada es pequeña y de forma irregular, con un lado ligeramente convexo y el otro plano. El tamaño fue de 1,5 cm de diámetro y 0,4 cm de alto. La túnica es suave y transparente. Los zooides en vivo son anaranjados y amarillentos luego de la fijación en formalina. Están dispuestos de manera aleatoria. No se observaron sistemas de zooides (Fig. I-3A).

Los zooides alcanzaron en promedio 2,5 mm de longitud, con el post-abdomen comparativamente más corto que la mayoría de los miembros de la familia Polyclinidae (de 0,8 a 1,6 mm). Sin embargo, esta característica podría estar relacionada con el estado de madurez sexual de la colonia. El pequeño sifón atrial se ubica al nivel de la 3ª, 4ª o 5ª fila de estigmas. La lengüeta atrial es simple, corta y triangular (Fig. I-3B). Hay entre 10 a 12 músculos longitudinales delgados en cada lado del zooides. El tórax presenta 12 filas de estigmas. Cada media fila contiene de 12 a 16 estigmas.

El estómago tiene entre 12 y 14 pliegues bien marcados. El intestino forma una ampolla de tamaño medio. El borde del ano es liso y termina en el nivel de la 9ª, 10ª o 11ª fila de estigmas. Todos los zooides mostraron gónadas escasamente desarrolladas. No se encontraron larvas.

Observaciones

A. variabile es una especie euribática, recolectada de entre 20 m y 1.097 m de profundidad (Herdman, 1886). Su rango de distribución es circum Sub-Antártico, con la mayoría de sus registros alrededor del Estrecho de Magallanes. Esta es la primera vez que se recolecta en su localidad tipo

(frente a Mar del Plata, Mar Argentino), desde su descubrimiento en el Siglo XIX durante la Expedición Challenger.

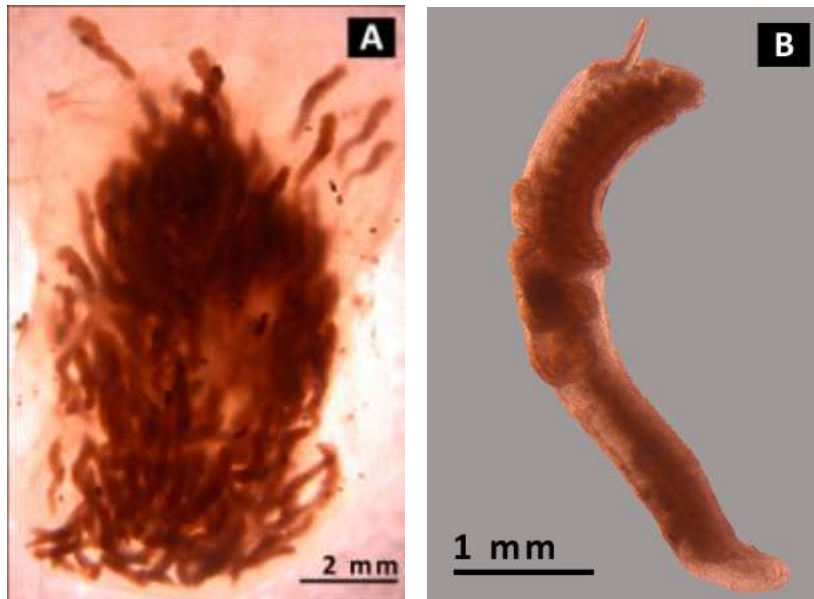


Fig. I-3. *Aplidium variabile*. **A:** detalle de la disposición de los zooides en la colonia; **B:** zooide.

Aplidium marplatensis **sp. nov.**

Material examinado: 1 colonia; red piloto; 37°59,657'S 55°13,050'O; 250 m; 10 de agosto de 2012 (Figs. I-4A-D).

Holotipo: MZUCVI0193.

Etimología: en referencia al cañón submarino de Mar del Plata, la ubicación geográfica donde la especie fue recolectada.

La colonia consiste en una masa de forma ovoide, adherida al sustrato por una pequeña zona con rizoides. Mide 4,6 cm de diámetro por 5 cm de alto. La túnica es lisa y libre de epibiontes o partículas externas. Cuando está viva, el color de la túnica es gris-marrón y los zooides son blancos (Fig. I-4A). Después de la fijación en formalina, la túnica y los zooides se vuelven de color amarillo opaco. Los sistemas de zooides se pueden ver por transparencia. Forman patrones irregulares alrededor de aberturas cloacales comunes poco distinguibles.

Los zooides presentan diferentes tamaños. Las longitudes totales varían entre 1,4 cm y 0,3 cm. El tórax y el abdomen son las partes más pequeñas del cuerpo, siendo ambos aproximadamente del mismo tamaño. El post-abdomen es la sección más larga de los zooides, alcanzando una longitud máxima de 1,1 cm. El sifón oral presenta seis lóbulos, aunque algunos zooides mostraron un borde liso. El sifón atrial es ancho, deja casi la mitad de la faringe expuesta. Se extiende desde la 2ª a la 6ª fila de estigmas y está rodeado por una serie de 5 a 6 delgados y finos músculos circulares. La lengüeta atrial presenta márgenes suaves. Es ancha, de tamaño mediano y de tres puntas.

Tórax y abdomen muestran 6 a 8 músculos longitudinales finos en cada lado. La banda pre-faríngea es delgada y circular. El ganglio neural es pequeño y aproximadamente esférico. Hay 14 filas de estigmas que contienen de 10 a 12 estigmas por media fila.

Hay un esófago largo y grueso, se ensancha en su extremo anterior y se estrecha al llegar al estómago. Su curso hacia el estómago puede ser recto o puede presentar una curva aguda hacia adentro. El estómago es rectangular con bordes redondeados y presenta 4 o 5 pliegues longitudinales y rectos, bien marcados. Sus medidas, en promedio, son de 1,7 mm de largo por 1,1 mm de ancho. El intestino también presenta paredes gruesas. A continuación del estómago, se ensancha y forma una primera ampolla en forma de pera, a veces esférica. Luego hace un giro cerrado hacia dorsal y posterior, abriéndose a una segunda ampolla ligeramente más grande. Cuando en la rama ascendente alcanza el nivel del estómago, el intestino recupera su ancho inicial y continúa su trayectoria vertical hacia la apertura atrial. El borde anal es bilobulado y se abre en el nivel de la octava fila de estigmas, justo en el borde inferior del sifón atrial.

En los zooides maduros, las gónadas se encuentran a una corta distancia de la punta ventral del asa intestinal. Hay de 4 a 6 ovocitos redondeados y pequeños, dispuestos en un ovario semi-esférico al comienzo del post-abdomen. Directamente bajo el ovario, las gónadas masculinas se disponen en filas longitudinales que contienen de 19 a 30 folículos testiculares, pequeños y esféricos, que pueden llenarla primera mitad de la longitud del post-abdomen. En los zooides más maduros, los testículos están dispuestos en una o dos largas filas longitudinales. En los zooides menos maduros, con un post-abdomen más corto, los folículos testiculares son más pequeños y están densamente compactados. El conducto deferente se curva varias veces sobre el ovario; luego se vuelve hacia dorsal, verticalmente a lo largo del abdomen y parte del tórax y termina en el mismo nivel que el ano.

La cavidad atrial contiene de 1 a 2 larvas en desarrollo (Fig. I-4B). El tamaño medio del tronco de las larvas más maduras es de 1 mm de largo por 0,6 mm de ancho. Las larvas presentan un otolito y un ocelo, tres papilas adhesivas dispuestas en una sola línea y numerosas vesículas anteriores.

Observaciones

El género *Aplidium* es el más numeroso de la familia Polyclinidae, con 278 especies descritas hasta el presente. Esta diversidad se encuentra en los rangos de profundidad, con 19 representantes de *Aplidium* de aguas profundas. En la cuenca argentina se registran sólo 3 especies profundas de este género. Ellas son: *Aplidium effrenatum* (Herdman, 1886), *Aplidium variable* (Herdman, 1886) y *Aplidium falklandicum* Millar, 1960. *A. effrenatum* fue descrito en el siglo XIX (Herdman, 1886) y no se ha recolectado desde entonces. *A. variable*, por otro lado, ha sido recolectado varias veces en el área sub-antártica alrededor de la punta de América del Sur y Antártida. Monniot y Monniot (1976, 1985) registraron dos ejemplares adicionales de *Aplidium*. Sin embargo, sólo se pudieron identificarlos hasta el nivel de género.

Las tres especies de *Aplidium* citadas para las aguas profundas del Atlántico Sudoccidental difieren de *Aplidium marplatensis* **sp. nov.** principalmente por la presencia de una amplio sifón atrial. La descripción original y única de *Aplidium effrenatum* (Herdman, 1886) es incompleta. Sin embargo, dicha descripción aún permite caracterizar a *A. effrenatum* como una especie diferente de la actual. A diferencia de la colonia de *A. marplatensis* **sp. nov.**, la colonia de *A. effrenatum* se caracteriza por ser muy fina e incrustante. Su color se describe como marrón rojizo opaco o marrón gris oscuro. Además, como en las especies de *Aplidium* (*Psammaaplidium*), la túnica se encontró completamente incrustada con granos de arena. Por último, la ausencia de una lengüeta atrial separa definitivamente *A. effrenatum* de *A. marplatensis*.

Aplidium variabile (Herdman, 1886) es una especie Sub-Antártica bien conocida. A diferencia de *A. marplatensis* **sp. nov.**, la colonia de *A. variabile* a menudo se encuentra unida al sustrato a través de un pedúnculo. Su color, en vivo, es amarillo pálido. Además de la longitud del sifón atrial, el otro carácter que distingue fuertemente esta especie de *A. marplatensis* **sp. nov.** es el número de pliegues estomacales: mientras que *A. variabile* muestra de 12-16, *A. marplatensis* **sp. nov.** presenta sólo 5-6.

Aplidium marplatensis **sp. nov.** se asemeja a las especies antárticas *Aplidium aurorae* (Harant et Vernières, 1983) y *Aplidium balleniae* Monniot y Monniot, 1983 en algunos caracteres de los zooides: el número de estigmas, el número de pliegues estomacales y la presencia de un sifón atrial de gran tamaño. Esta última es una característica que no se encuentra en ninguna otra especie de *Aplidium* (aunque los zooides de *A. balleniae* también pueden mostrar sifones atriales de tamaño pequeño o mediano). Las diferentes características y la distribución de estas tres especies se resumen en la Tabla I-2.

Tabla I-2. Diferencias entre *A. marplatensis* **sp. nov.**, *A. aurorae* y *A. balleniae*.

	<i>Aplidium marplatensis</i> sp. nov.	<i>Aplidium aurorae</i>	<i>Aplidium balleniae</i>
Distribución	Río de la Plata	Mar de Davis y Tierra de Wilkes (Océano Antártico)	Península Antártica, Mar de Ross y Tierra Adélie (Océano Antártico)
Rango batimétrico	250 m	200-330 m	50-621 m
Forma de la colonia	Ovoide	Dos lóbulos fusionados	Masa grande
Color de la túnica	Gris pálido viva; amarilla luego de conservación en formalina	Gris o negra luego de conservación en formalina	Marrón oscuro luego de conservación en formalina
Disposición de los zooides en la colonia	Patrones irregulares	Sistemas elípticos	Alineados en hileras regulares
Tamaño del tórax en relación al abdomen	Mismo tamaño	Mismo tamaño	Tórax más largo que abdomen
Hileras de estigmas	14	15	18-22
Forma de la lengüeta atrial	Tamaño medio y trífida	Larga y simple	Corta y trífida
Posición de la apertura anal y el espermiducto	En el borde inferior de la apertura atrial (8 ^{va} hilera de estigmas)	Debajo del borde inferior de la apertura atrial	Debajo del borde inferior de la apertura atrial
Número de pliegues estomacales	5-6	5-6	5-6
Posición de las gónadas en relación al asa (curva) intestinal	Distancia corta	Distancia larga	Distancia corta
Maduración sexual/desarrollo de las gónadas	Simultánea	Intercalada	Simultánea
Espermiducto	Curvo	Recto	Fascículo de ductos

Disposición de los fasículos testiculares	1-2 hileras longitudinales	Dispersos	Muy distantes unos de otros
---	----------------------------	-----------	-----------------------------

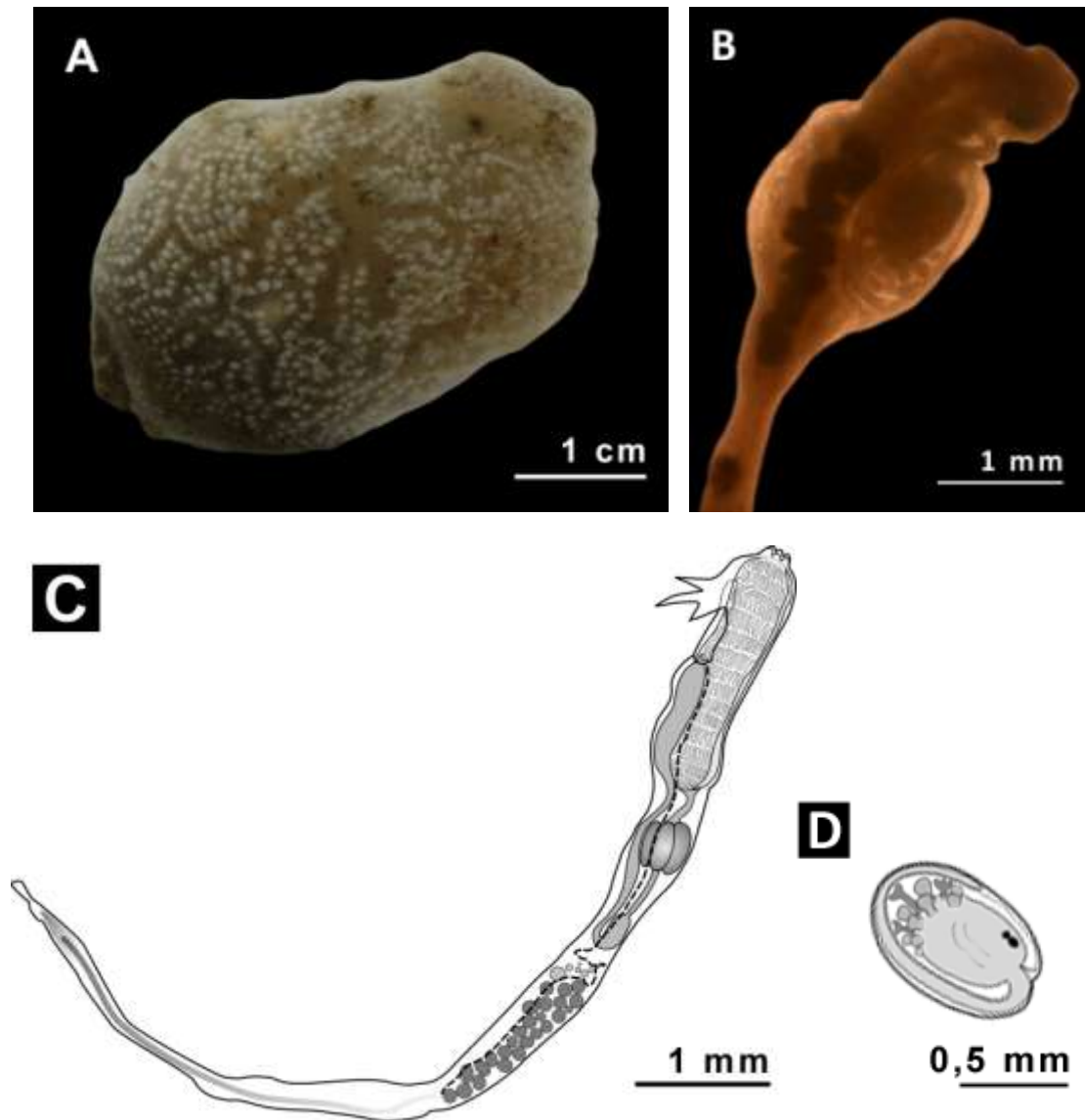


Fig. I-4. *Aplidium marplatensis* **sp. nov.** **A:** colonia en vivo; **B:** detalle de la larva en la cavidad atrial; **C:** diagrama esquemático de un zooid; **D:** diagrama esquemático de una larva.

Aplidium puella **sp. nov.**

Material examinado: 2 colonias; red piloto; 37°58,698'S 55°11,899'O; 308 m; 17 de agosto de 2012 (Figs. I-5A-F).

Holotipo: MZUCVI0194.

Etimología: Proveniente de *puella*, el genitivo del sustantivo latino *niña*.

Las colonias son redondeadas y planas, en forma de moneda. Alcanzan 6,4 cm de diámetro y 1,5 cm de alto. Se adhieren al sustrato a través de una pequeña porción de su margen más delgado, incrustado con granos de arena. La túnica es firme y dura pero suave. En vivo, la túnica es opaca y de color ámbar con tonos parduscos. Los zooides son blancos y exhiben manchas rojas y anaranjadas en las aberturas orales en aproximadamente la mitad de los casos (Fig. I-5A). Después de la conservación en formalina, la túnica se vuelve transparente, los zooides amarillentos y desaparecen los puntos rojos y naranjas. Numerosos zooides se disponen en sistemas elípticos irregulares alrededor de una apertura atrial común.

La región torácica de los zooides está separada de las dos regiones posteriores por una constricción muy delgada y moderadamente larga. Esta constricción es frecuente en todos los zooides, pero es más notoria en los zooides más grandes de la colonia. Cuando se alarga, forma parte de la región del abdomen (Fig. I-5B). En 10 zooides, el ancho medido de la constricción en promedio fue de 0,11 mm, mientras que el ancho medio del tórax fue de 1 mm y el del abdomen de 0,5 mm. Las longitudes de los zooides son altamente variables, entre 7 a 23 mm. Sin embargo, las proporciones entre las regiones del cuerpo siguen siendo las mismas. El post-abdomen es la sección más larga y variable, dependiendo de la etapa sexual de maduración del zooides. Puede ser hasta 6 veces más largo que el tórax o el abdomen, alcanzando un tamaño máximo de 18 mm. El sifón oral tiene 6 lóbulos bien diferenciados. El sifón atrial es moderadamente grande, exponiendo 3 hileras de estigmas. Está situado entre la cuarta y sexta fila de estigmas y está rodeado por un pequeño anillo de musculatura circular y delgada. La lengüeta atrial es muy variable en forma: puede ser simple; bífida; trifida; e incluso mostrar cuatro lóbulos delgados, triangulares y puntiagudos. Más frecuentemente es bífida o trifida. El tamaño de la lengüeta atrial también es variable.

La musculatura del manto es fuerte. Aproximadamente 22 bandas longitudinales recorren todo el zooides. Los músculos se disponen en dos bandas bien diferenciadas: de 12 a 14 se agrupan densamente sobre el área más gruesa del manto, mientras que los otros 8 a 10 músculos se distribuyen uniformemente sobre el resto del zooides, donde el manto se vuelve más delgado. El tórax muestra el saco branquial con 13 filas de estigmas. Cada media hilera contiene 7 estigmas rectangulares delgados. De 10 a 14 tentáculos orales se disponen en un anillo circular, alternando sus tamaños. La banda pre-faríngea es delgada, circular y presenta ondulaciones suaves.

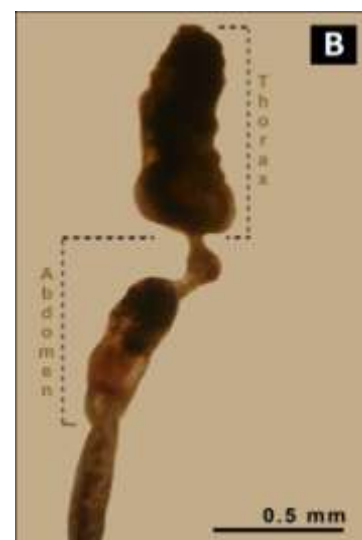
Debido a la presencia de la constricción entre el tórax y el abdomen, el esófago es particularmente estrecho y largo. Se conecta verticalmente con un estómago moderadamente grande. El estómago muestra 4 tipos diferentes de morfologías: cilíndrica, cúbica, esférica y piramidal. La pared del estómago contiene 5 o 6 pliegues, aunque algunos zooides mostraron paredes lisas. El intestino posee paredes gruesas, es ancho y largo. Forma una ampolla de tamaño mediano poco después de la salida del estómago. La ampolla puede ser elíptica, casi esférica, cilíndrica o rectangular (Figs. I-5E y I-5F). El intestino se vuelve hacia dorsal y anterior, paralelo al estómago, hasta alcanzar la constricción. Esta porción del intestino es la más ancha, a veces incluso más que el estómago, y puede presentar pliegues transversales suaves. En la constricción, el intestino se vuelve tan estrecho y de paredes delgadas como el esófago. Mantiene estas características hasta alcanzar el borde inferior de la apertura atrial. El borde anal es bilobulado, mostrando dos proyecciones marcadas.

Las gónadas presentan desde un único ovocito grande hasta 4 ovocitos redondos y pequeños situados a pocos milímetros del bucle intestinal. Las gónadas masculinas son numerosas. Son pequeñas y esféricas y se distribuyen en cuatro aunque, más frecuentemente, tres hileras longitudinales. El amplio conducto espermático termina en el borde inferior del sifón atrial, junto al borde del ano.

La cavidad atrial de numerosos zooides contiene entre 1 y 3 larvas en desarrollo, aunque el número más frecuente es 3. Las dimensiones larvales del tronco alcanzan 1,1 mm de alto y 0,7 mm de ancho. Las larvas muestran tres papilas adhesivas dispuestas en línea recta, paralelas entre sí. Entre las 3 papilas adhesivas e inmediatamente adyacentes a las dos más distales, hay 4 hileras de 3 ampollas cada una. Externamente, hay dos hileras adicionales de dos ampollas cada una. No se observaron vesículas epidérmicas. La cola rodea aproximadamente 5/8 del tronco larval. Presentan un otolito y un ocelo.

Observaciones

El carácter más destacable de esta nueva especie es la presencia de un cuello delgado que separa el tórax del resto del cuerpo. La presencia de un adelgazamiento del cuerpo de los zooides separa algunos géneros de la familia Polyclinidae. Sin embargo, sólo había sido reportado entre el abdomen y el post-abdomen, nunca entre el tórax y el resto del cuerpo (abdomen y post-abdomen). La forma y la superficie de la pared del estómago son caracteres de validez para clasificar entre géneros de la familia Polyclinidae. El estómago de la presente especie mostró una diversidad tanto de formas como de texturas (liso y con pliegues). Millar (1960) es el único autor que describió una especie de *Aplidium* de aguas Sub-Antárticas (Islas Malvinas y margen continental Patagónico) y Antárticas (Tierra de Graham, Islas Orcadas e Islas Georgias del Sur), *Aplidium falklandicum* Millar, 1969, con un estómago con diversidad de formas y texturas. El autor afirma que *A. falklandicum* puede mostrar entre 5 y 7 pliegues no muy marcados, reducción de pliegues (que pueden estar discontinuados o separados en unos pocos hundimientos casi imperceptibles) e incluso estómagos lisos. *Aplidium falklandicum* es similar a *Aplidium puella* **sp. nov.** en varios aspectos generales de la colonia y del zooides, especialmente en lo relativo a la variación del estómago. Sin embargo, ambas difieren en los siguientes caracteres: el número de hileras de estigmas; la posición y extensión de la apertura atrial; la forma de la lengüeta atrial; la posición del ano en relación a la apertura atrial; y la disposición de las gónadas masculinas en el post-abdomen. El color de las colonias es también diferente: ejemplares observados y documentados en vivo de *A. falklandicum* (Tatián *com. pers.*) exhiben un color amarillo verdoso (limón) muy característico. Es asimismo importante la ausencia en *A. falklandicum* de una constricción entre el tórax y el resto del cuerpo. Este carácter es único entre las especies del género *Aplidium* y es por ello que proponemos la identificación de *Aplidium puella* **sp. nov.** basada en la presencia de dicha constricción entre el tórax y el resto del cuerpo de los zooides.



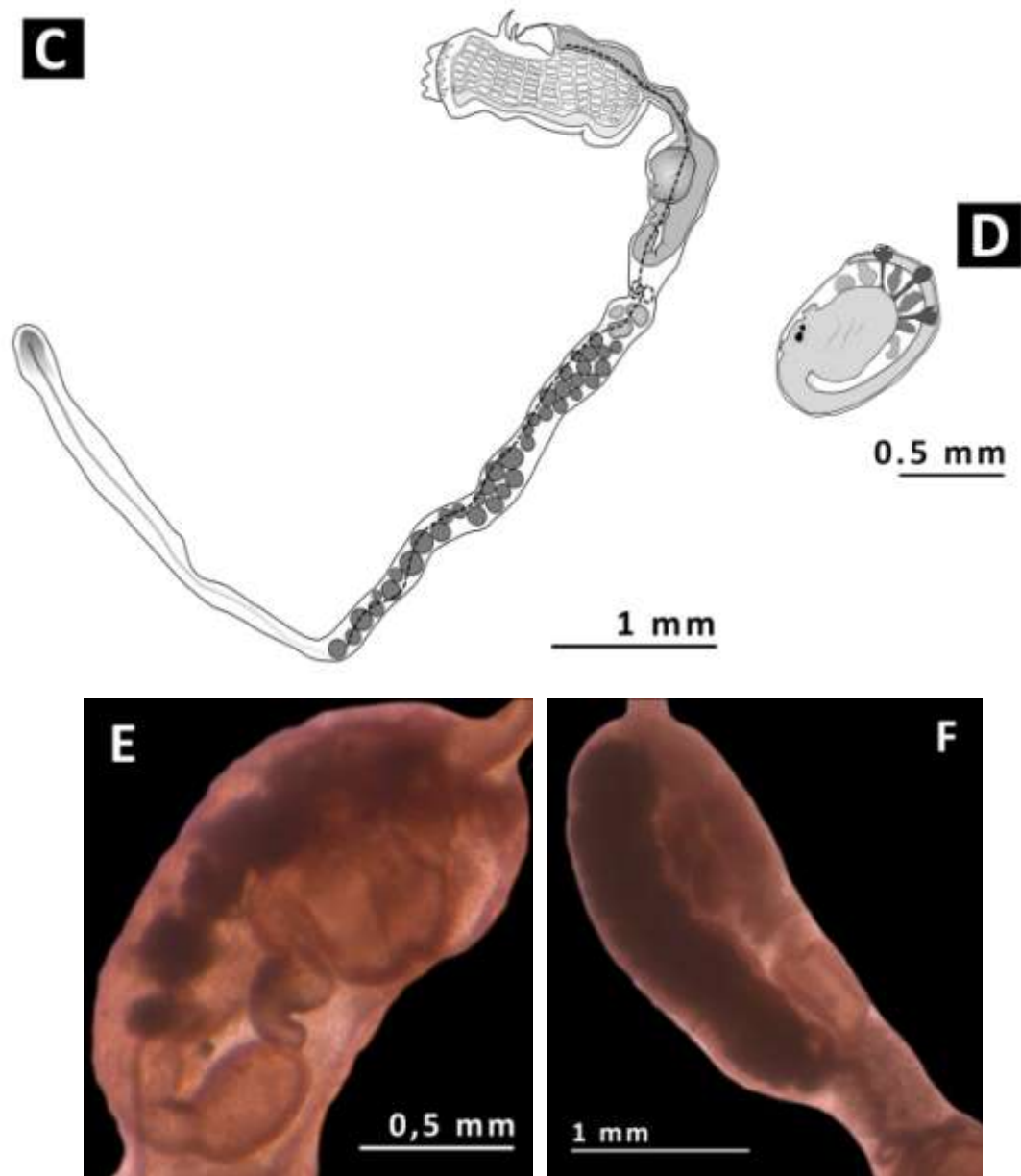


Fig. I-5. *Aplidium puella* sp. nov. **A:** colonia en vivo; **B:** detalle de la constricción que contiene al esófago y forma parte del abdomen; **C:** diagrama esquemático de un zooid; **D:** diagrama esquemático de una larva; **E:** detalle de un estómago de paredes lisas y ampolla redondeada; **F:** detalle de un estómago de paredes con pliegues y ampolla rectangular. **E, F:** tinción Rosa de Bengala.

Género **Synoicum** Phipps, 1774

Synoicum georgianum Sluiter, 1932

Referencias y sinonimia: *Synoicum georgianum* Sluiter, 1932: 11, fig. 9-10; Monniot y Monniot, 1983: 32; Sanamyan y Sanamyan, 2002: 307 - 308, fig. 1A; Tatián *et al.*, 2005: 209.

Material examinado: 1 colonia; red de pesca; 38°1,499'S 54°44,171'O; 819 m; 16 de agosto de 2012 (Figs. I-6A-B).

La única colonia encontrada consiste en una pequeña cabeza redondeada de 0,7 cm de diámetro por 0,5 cm de alto, con un pedúnculo cónico de 0,8 cm de largo por 0,5 cm de ancho. Los zooides se encuentran unidos mediante el post-abdomen a la altura del pedúnculo. Todos están ubicados verticalmente (Fig. I-6A). La colonia (cabeza y pedúnculo) presenta granos de arena interiormente. La túnica es lisa y grisácea. El pedúnculo es grueso pero esponjoso debido a la presencia de cámaras internas. Los zooides son blancos cuando están vivos y luego de la fijación en formalina. Los orificios atriales son discretos, inconspicuos. Algunos zooides presentaron el post-abdomen reducido e incluso ausente, una característica relacionada con el estado de maduración sexual de cada individuo (Fig. I-6B).

El sifón oral tiene seis lóbulos ligeramente marcados. La apertura atrial es moderadamente grande y está rodeada por una serie de 3 a 4 músculos circulares. El borde de la apertura atrial es liso. La lengüeta atrial es trifida. Hay entre 5 y 9 músculos longitudinales en cada lado de los zooides. Se extienden a través del tórax, abdomen y post-abdomen verticalmente. Los tentáculos orales presentan dos tamaños y se distribuyen alternativamente en un solo círculo. El tórax presenta entre 14 y 16 hileras de pequeños estigmas rectangulares. Cada media fila contiene de 10 a 14 estigmas.

La pared del estómago es lisa. El ano se localiza al nivel de la hilera 9 de estigmas. El borde anal es lobulado. No se encontraron gónadas. Se encontró una larva sin cola, inmadura, en la cavidad atrial de un zoide.

Observaciones

La identificación del presente espécimen se realizó en ausencia de gónadas dada la forma y distribución persistentes de estos órganos en todas las especies de los miembros de la familia Polyclinidae (Millar, 1960 y Kott, 1969). La colonia es semejante a la especie antártica *Synoicum pererratum* (Sluiter, 1932) en características de los zooides. Ambas especies comparten: la acumulación de arena, un post-abdomen corto y fuerte, el número de músculos longitudinales y el número de filas de estigmas y estigmas por hilera. Sin embargo, difieren en la forma general de la colonia, en el tamaño y en la disposición del sistema de zooides. Tampoco coinciden en su ubicación: mientras que *S. pererratum* está confinado a la región antártica, *S. georgianum*, además de sus registros antárticos, también ha sido recolectado de la plataforma Patagónica (Millar, 1960).

Este es el registro más profundo de la especie; el primero a una profundidad mayor a 550 m.

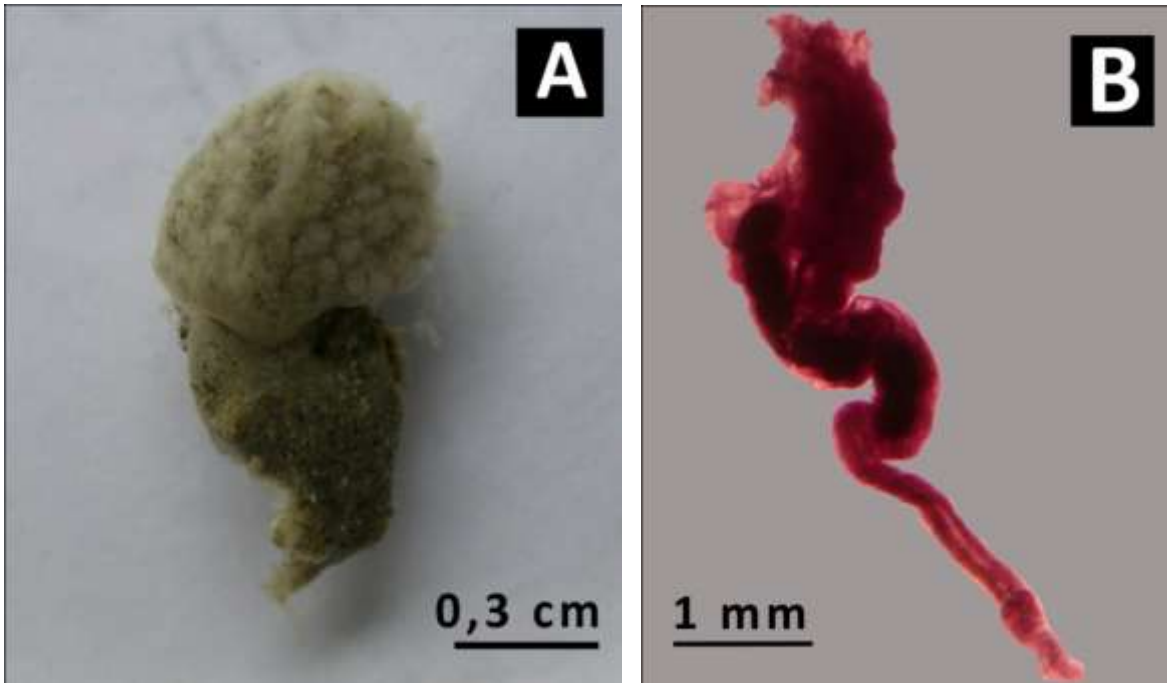


Fig. I-6. *Synoicum georgianum*. A: colonia en vivo; B: detalle del zooide con post-abdomen corto. Tinción Rosa de Bengala.

Synoicum molle (Herdman, 1886)

Referencias y sinonimia: *Polyclinum molle* Herdman, 1886: 194, pl. XXV, figs. 7-9; *Synoicum molle* Van Name, 1945: 84, fig. 20; Maggioni *et al.*, 2016: 181 - 185.

Material examinado: 7 colonias; red de pesca; 37 ° 58'S, 55 ° 12'O; 308 m; 17 de agosto de 2012 (Figs. I-7A-C).

Las colonias son ovoides. Muestran varios tamaños, entre 9,1 a 2,5 cm de diámetro. La túnica es grisácea. Los zooides, cuando están vivos, son blancos (Fig. I-7A). Después de la conservación en formalina, se tornan amarillo pálido. La túnica es suave y libre de epibiontes o arena. Los zooides están dispuestos en sistemas irregulares. Las aperturas cloacales comunes no son visibles. Los zooides de la misma colonia presentan una marcada variación de tamaño y estado de maduración sexual. Cuando están completamente desarrollados, los zooides muestran una longitud promedio de 13 mm. El sifón oral tiene 6 lóbulos. El sifón atrial es pequeño. Se ubica entre la cuarta y la octava fila de estigmas. La lengüeta atrial es delgada y larga, y puede ser simple o bífida. Su extensión puede abarcar la longitud total del tórax o simplemente cubrir el sifón atrial. Se encuentra por debajo de la tercera o cuarta fila de estigmas (Fig. I-7B).

El tórax presenta entre 8 y 10 fibras musculares longitudinales delgadas en cada lado. Hay entre 14 y 16 tentáculos orales simples dispuestos en un círculo, alternando entre dos tamaños. La banda pre-faríngea es delgada y circular. El tubérculo dorsal es pequeño y redondo. Hay 13 hileras de estigmas. Cada media hilera contiene 10 estigmas rectangulares.

La pared del estómago es lisa y muestra dos formas: circular, casi esférica o en forma de cúpula con una base recta. El ano es bilobulado y se ubica a la altura de la octava hilera de estigmas.

Las gónadas están situadas en un post-abdomen largo, adyacentes a la región abdominal o a una corta distancia (0,3 a 4,7 mm) de la misma (Fig. I-7C). El ovario puede contener entre 1 y 8 ovocitos, desde grandes a pequeños, dependiendo del número. Los folículos testiculares están situados por debajo o rodeando a los ovocitos, dispuestos en grupos en la parte más ancha y en línea recta en las secciones más estrechas del post-abdomen.

Las cavidades atriales contienen numerosas larvas (alrededor de 12). Están distribuidas en hileras dobles y ocupan toda la longitud y la mitad del ancho del tórax.

Observaciones

Este es el primer registro de la especie luego de su registro original. Una única colonia (material tipo) fue recolectada a 1.097 m de profundidad en cercanías al área del presente muestreo.

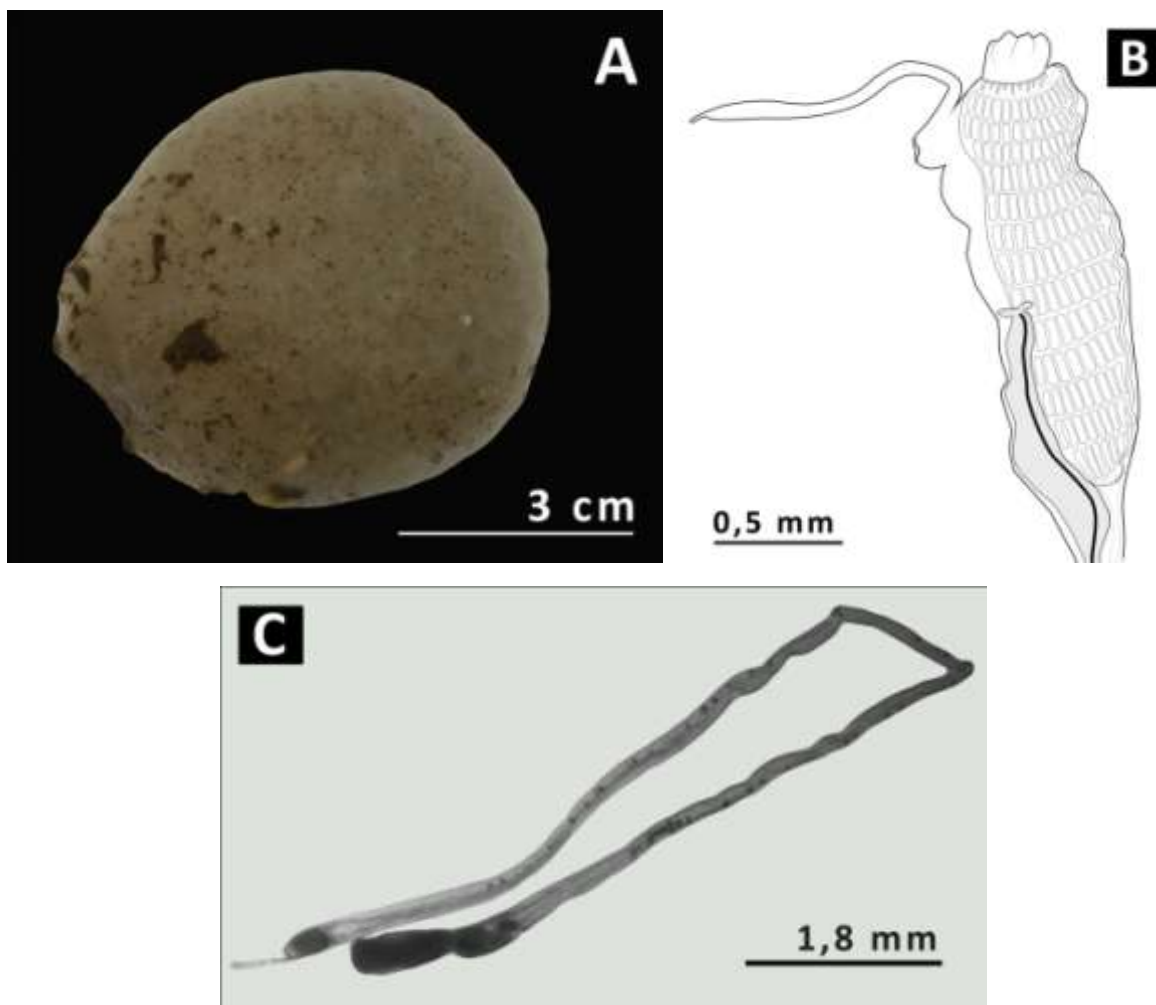


Fig. I-7. *Synoicum molle*. A: colonia en vivo; B: diagrama esquemático de un tórax; C: zoide completo.

Synoicum sp.

Material examinado: 1 colonia; redes de arrastre; 37°59.800'S 55°12.479'O; 319 m; 17 de agosto de 2012 (Figs. I-8A-B).

La colonia es casi esférica y pequeña. Mide 2 cm de diámetro y 1,8 cm de alto (Fig. 1-8A). Los zooides presentan un post-abdomen corto. El tórax se encuentra en un pobre estado de conservación. El sifón oral presenta 6 lóbulos. El sifón atrial es pequeño y simple, situado en el cuarto superior del tórax. La lengüeta atrial es simple y corta. La conexión entre el abdomen y el post-abdomen es poco marcada. El saco branquial presenta 8 hileras de estigmas. El estómago es esférico y de pared lisa. La curva (asa) del intestino es simple, no presenta ningún engrosamiento.

Numerosas larvas sin cola se encontraron en la cavidad atrial de algunos zooides. Se observó evidencia de estrobilación, un tipo de reproducción asexual característica en la mayoría de los miembros de la familia Polyclinidae (Fig. 1-8B): zooides sin estructuras definidas junto a yemas en los post-abdomenes.

Observaciones

Debido al mal estado de conservación y a la maduración sexual de los zooides, la colonia sólo pudo ser caracterizada hasta el nivel de género. No se lograron determinar caracteres que permitieran arribar a una identificación específica. La ausencia de una constricción entre el tórax y el abdomen, en combinación con la presencia de un estómago esférico de paredes lisas y un bucle intestinal simple nos permitió clasificar el presente ejemplar como perteneciente al género *Synoicum*.



Fig. 8. *Synoicum* sp. A: colonia en vivo. B: detalle de proceso de estrobilación.

Familia **DIDEMNIDAE** Giard, 1872

Género ***Polysyncraton*** Nott, 1892

Polysyncraton trivolutum (Millar, 1960)

Referencias y sinonimia: *Didemnum trivolutum* Millar, 1960: 58-60, fig. 12 A-B; *Polysyncraton trivolutum* Monniot y Monniot, 1983: 43-46, fig. 8 A-H, pl. IV A-D; Monniot y Monniot, 1994: 18; Tatián *et al.*, 2005: 209; Monniot y Monniot, 2011: 10, fig. 3.

Material examinado: varias colonias adheridas a la túnica de *Ascidia meridionalis*; rastra; 37°59,258'S 54°41,436'O; 854 m; 11 de agosto de 2012, – 3 colonias adheridas a corales; rastra;

37°57,182'S 55°11,060'O; 291 m; 10 de agosto de 2012 – 1 colonia sobre un fragmento de coral; rastra; 37°57,907'S 54°31,921'O; 1.144 m; 11 de agosto de 2012 – 1 colonia; rastra; 37°54,045'S 54°24,091'O; 1.200 m; 25 de agosto de 2013; 5 colonias; rastra, 37°59,848'S 54°24,206'O; 1.144 m; 25 de agosto de 2013 (Figs. I-9A-D).

Las colonias son blancas vivas y después de la conservación en formalina (Fig. I-9A). Tres capas distintivas de la túnica se disponen paralelas entre sí y transversalmente en relación a los zooides. La capa superficial cubre la totalidad de la colonia y muestra la mayor cantidad de espículas, que se concentran especialmente alrededor de las aberturas orales. Las espículas son casi esféricas, con numerosos rayos aplanados. La capa intermedia contiene el tórax de los zooides. Esta capa también espículas (en menor cantidad que la capa superficial). El espacio intermedio muestra varias particiones verticales y oblicuas de túnica dura, configurando un sistema simple de canales. La última capa de túnica se encuentra justo debajo de los zooides. Tiene numerosas espículas y su consistencia permanece tan dura como las anteriores capas. Justo debajo de la tercera capa de túnica (distribuida de manera irregular y unida al sustrato), se encontraron numerosos huevos amarillos y esféricos de 0,88 mm de diámetro (Fig. I-9B). Dado que todos los huevos mostraron un estado inmaduro de desarrollo, no se pudo observar ninguna larva.

Los zooides son pequeños, con una longitud media de 1,8 mm. El tórax y el abdomen muestran el mismo tamaño. Se mantienen ambos firmes y verticales dispuestos en las dos primeras capas de la túnica, unidos por el sistema intermedio de canales que conduce los desechos hacia el exterior. La abertura cloacal común no es visible. La abertura oral presenta 6 lóbulos bien marcados, configurando un patrón similar a una estrella (Fig. I-9C). Cada lóbulo oral es de forma triangular y agrupa una gran cantidad de espículas especialmente distribuida en los márgenes. Los tentáculos orales, numerosos, cortos y pequeños, se exhiben en un círculo. La lengüeta atrial es simple y triangular, corta o larga, pero siempre delgada. El orificio atrial es de tamaño mediano. No se observaron procesos musculares. Hay cuatro filas de estigmas rectangulares y delgados, separadas por vasos transversales gruesos. El número de estigmas por media fila es 12. No pudieron distinguirse órganos torácicos laterales.

El tórax está separado del abdomen por un cuello delgado y corto. Hay un esófago corto y vertical que conecta directamente con un estómago redondeado, casi esférico y de paredes lisas. Las gónadas, tanto masculinas como femeninas, están situadas en el interior de la curva intestinal, en la parte distal del cuerpo. El número de gónadas masculinas oscila entre 3 y 4 lóbulos pequeños, densamente empaquetados y en forma de pera. El conducto espermático describe 3 o 4 vueltas espirales sobre los folículos (Fig. I-9D). Algunos zooides sólo presentaron el ovario desarrollado.

Observaciones

Al revisar las colonias descritas por Millar (1960) como *Didemnum trivolutum* provenientes del Mar Argentino (Islas Malvinas y plataforma patagónica), Monniot y Monniot (1983) concluyeron que en realidad, esos especímenes correspondían al género *Polysyncraton*. Se basaron en la presencia de una lengüeta puntiaguda y la morfología de los testículos.

Polysyncraton trivolutum es una especie euribática (rango vertical superior a 1.000 m), ampliamente distribuida en aguas antárticas y subantárticas hasta la plataforma patagónica (Mar Argentino). El presente es el registro más septentrional de la especie. Es también el registro más profundo después de Kott, 1969.

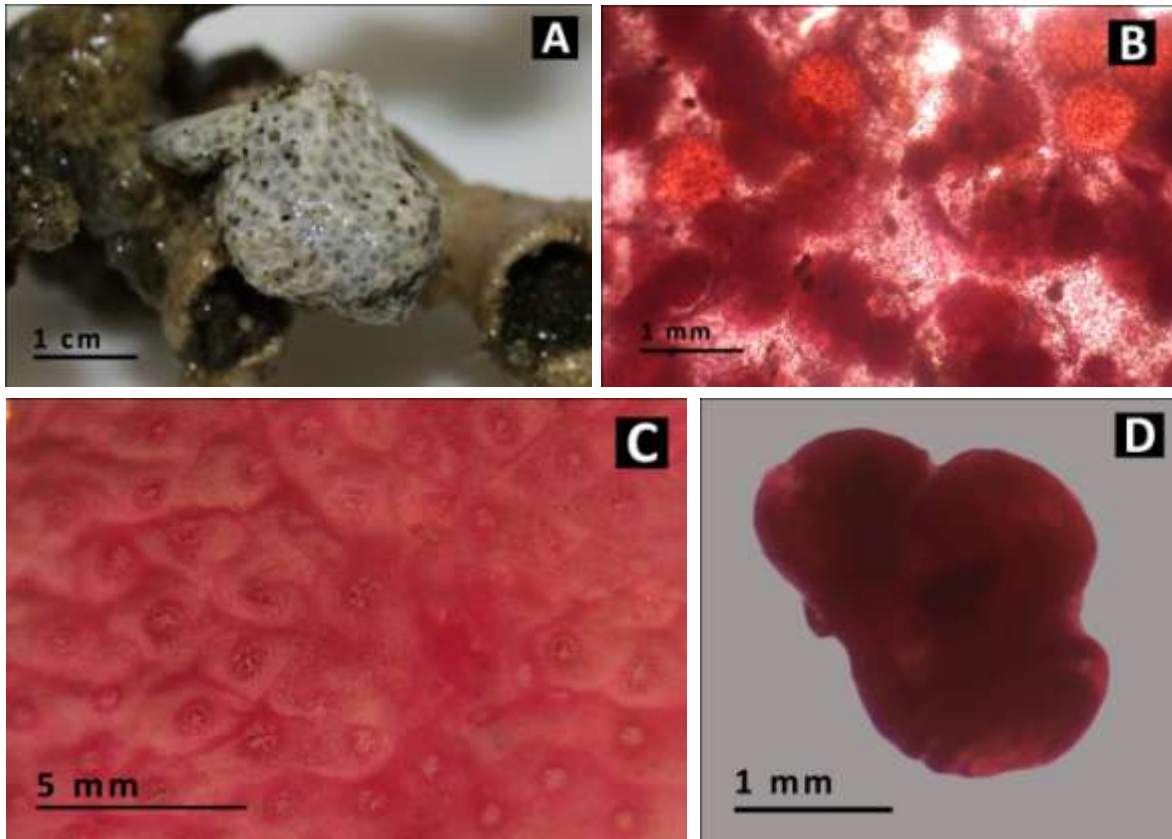


Fig. I-9. *Polysyncraton trivolutum*. **A:** colonia en vivo; **B:** detalle de huevos esféricos debajo de la tercera capa de túnica; **C:** detalle de aberturas orales en forma de estrella; **D:** detalle de ducto espermático espiralado. **B, C, D:** tinción Rosa de Bengala.

Familia **HOLOZOIDAE** Berrill, 1950
 Género **Sycozoa** Lesson, 1832

Sycozoa umbellata (Michaelsen, 1898)

Referencias y sinonimia: *Colella umbellata* Michaelsen, 1898: 371; 1907: 54, pl.1, figs. 7-9, pl.3, figs. 17-18; Caullery, 1909: 35, fig. 13; *Colella* nov. sp. Pfeffer, 1889: 4; *Sycozoa umbellata* Sluiter, 1919: 12; Van Name, 1945: 154, fig. 75 A - C.

Material examinado: varias colonias; red de pesca; 37°57.857'S 54°57.406'O; 647 m; 10 de agosto de 2012 – 1 varias colonias; red de pesca; 37°52,852'S 54°15,352'O; 1.200 m; 25 de mayo de 2013 (Figs. I-10A-B).

Las colonias consisten en pequeñas cabezas apoyadas en pedúnculos largos, delgados y frecuentemente ramificados (Fig. I-10A). En promedio, las cabezas miden 4,2 mm de diámetro y 5,3 mm de alto y están configuradas en forma de masas ovoides. Los pedúnculos son lisos y extremadamente largos. La longitud media de los pedúnculos es de 14 cm. Cada pedúnculo soporta de 1 a 3 cabezas, aunque la configuración más frecuente son colonias con 2 cabezas. La

túnica es amarillenta y transparente en colonias vivas. Después de la conservación en formalina, adquiere un tono más opaco. Su consistencia es suave en las cabezas y gruesa en los pedúnculos.

Cada cabeza lleva filas longitudinales de 3 a 5 zooides dispuestos en configuraciones oblicuas o al azar. En promedio, los zooides tienen 1,9 mm de longitud. Presentan las características morfológicas señaladas para distintas especies de *Sycozoa* del Atlántico SO (Fig. I-10B). El sifón oral es ancho y redondeado. No se observaron lóbulos orales, probablemente debido a una mala preservación, aunque la especie presenta 6. La lengüeta atrial es larga y ancha, de forma triangular. El tórax presenta 4 filas de estigmas finos y rectangulares. No hay vasos parastigmáticos. Haces de musculatura longitudinal fina atraviesan todo el zooide. El esófago es corto y recto. El estómago es liso y globoso. El intestino es largo y ancho y la curva intestinal gira a dorsal y posterior. Los ovocitos y los folículos testiculares se ubican dentro de la curva intestinal. El óvulo es globoso. Los testículos están dispuestos en una configuración tipo racimo. El conducto espermático se dispone adyacente al recto. El borde del ano es liso.

No se encontraron larvas.

Observaciones

La forma general general de las colonias (pequeñas cabezas redondeadas apoyadas en pedúnculos finos que surgen de una masa basal de estolones) se asemeja a la especie estrechamente relacionada *Sycozoa georgiana*. De acuerdo con Van Name (1945), cada cabeza de *S. georgiana* está "soportada en un pedúnculo separado que puede alcanzar 3 cm de longitud, pero suele ser mucho más corto" (154 p.). Los pedúnculos del presente espécimen, por el contrario, alcanzan 14 cm de longitud, presentan ramificaciones y usualmente llevan dos cabezas. Por otra parte, *S. georgiana* se cita exclusivamente para las Islas Georgias del Sur. *Sycozoa umbellata*, además de las Islas Georgias del Sur, también se ha registrado en el Atlántico SO, cerca del área donde se recolectaron las colonias del presente trabajo.

Van Name (1945) también señala que *S. umbellata* está estrechamente relacionada con *S. sigillinoides*, de la que se distingue por "la reproducción habitual de numerosas cabezas de la parte superior del pedúnculo o de lugares rotos o heridos a lo largo de su longitud, y también de fragmentos de pedúnculos" (154 p.). Además, la longitud de las cabezas y, en consecuencia, el número de zooides por cabeza en *S. sigillinoides*, es mayor.

Los únicos caracteres confiables para distinguir entre estas tres especies y *Sycozoa gaimardi*, todas con rangos de distribución superpuestos, son externos: el aspecto de la colonia y la forma y el tamaño de las cabezas. La siguiente tabla (Tabla I-3) lista en detalle dichas diferencias.

Este es el registro más profundo y más septentrional registrado para la especie.

Tabla I-3. Diferencias entre *S. umbellata*, *S. georgiana*, *S. sigillinoides* y *S. gaimardi*.

	<i>S. umbellata</i>	<i>S. georgiana</i>	<i>S. sigillinoides</i>	<i>S. gaimardi</i>
Morfología de las cabezas	Ovoide	En forma de pera	Cilíndrias	En forma de cabeza de hongo
Número de cabezas sobre cada pedúnculo	1-3, usualmente 2	1	1-2, usualmente 1	1
Grosor y longitud de los pedúnculos	Largos (hasta 14 cm) y delgados	Cortos (usualmente 3 cm) y delgados	Longitudes y grosores variables	Cortos (usualmente 2.5 cm) y delgados
Ramificación de	Presente	No presente	Usualmente no	No presente

los pedúnculos			presente	
Distribución	Georgias del Sur, Atlántico SO, Pacífico SE	Georgias del Sur	Sub-antártica, circumpolar	Atlántico SO

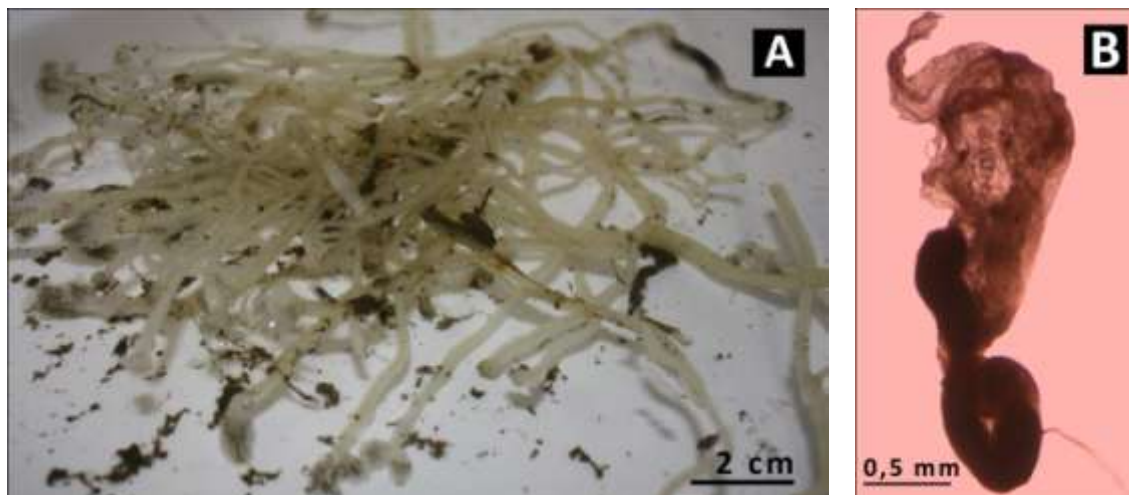


Fig. I-10. *Sycozoa umbellata*. A: colonia en vivo; B: zooide.

Género *Protoholozoa* Kott, 1969

Protoholozoa pedunculata Kott, 1969

Referencias y sinonimia: *Protoholozoa pedunculata* Kott, 1969: 35, figs. 17-20; Monniot y Monniot, 1982: 103, pl. 1C; fig. 3; Monniot y Monniot, 1983: 36, pl. VA; Sanamyan y Sanamyan, 2002: 315, figs. 6A-C; Tatián *et al.*, 2005: 209.

Material examinado: 4 colonias; red de pesca; 37°59,308'S 54°25,207'O; 1099 m; 25 de mayo de 2013 – 1 colonia; red de pesca; 38°1,913'S 53°39,268'O; 2934 m; 5 de septiembre de 2013 (Figs. I-11A-C).

Las colonias consisten en pedúnculos gruesos de bases planas con cabezas similares a conos invertidos de superficie plana (Fig. I-11A). El largo de los pedúnculos varió entre 9 y 11 cm. El diámetro es más prominente en la zona de adhesión al sustrato, mientras que la zona proximal a la cabeza es la más estrecha. Las cabezas presentaron magnitudes que promediaron 2,5 cm de diámetro y 3 cm de alto. La túnica es transparente y firme.

Los zooides, de color gris opaco, están dispuestos en hileras oblicuas en los bordes laterales de la cabeza; nunca en la superficie plana. En promedio, los zooides alcanzan 12 mm de longitud. El tórax y el abdomen tienen el mismo tamaño (Fig. I-11B). Ambos sifones, oral y anal, presentan 6 lóbulos débilmente marcados, dando la apariencia de un borde festoneado. El tubérculo dorsal es redondeado. Se encuentra cubierto parcialmente por una gruesa, circular y ondulada banda pre-faríngea. Se contaron en promedio 14 tentáculos orales, los cuales se tornan

más gruesos y largos hacia dorsal. Hay dos vasos transversales conectados entre sí por un corto vaso longitudinal en cada cara del cuerpo (Fig. I-11C). En la región dorsal, en la zona de unión con el manto, cada vaso transversal desarrolla una lengüeta triangular prominente.

La musculatura es gruesa. Los haces musculares se disponen en una configuración de red cuadrangular que cubre la totalidad del zooide. El apéndice vascular es largo y delgado. El abdomen presenta alrededor de 12 pliegues. Las gónadas se ubican en la región del abdomen, dentro del bucle intestinal. El ducto espermático se distribuye paralelo al recto. No se observaron larvas.

Observaciones

Hay sólo 6 especies descritas para género *Protoholozoa*. *P. pedunculata* cuenta con uno de los registros más frecuentes. El número de vasos transversales ha sido propuesto como uno de los caracteres más estables (Sanamyan y Sanamyan, 2002). *P. pedunculata* es la única especie que presenta sólo 2. *P. cantarella*, *P. pigra*, *P. lilium*, *P. anthos* tienen 3 vasos y *P. australiensis* tiene 4. Éste constituye el registro más septentrional y somero de la especie.

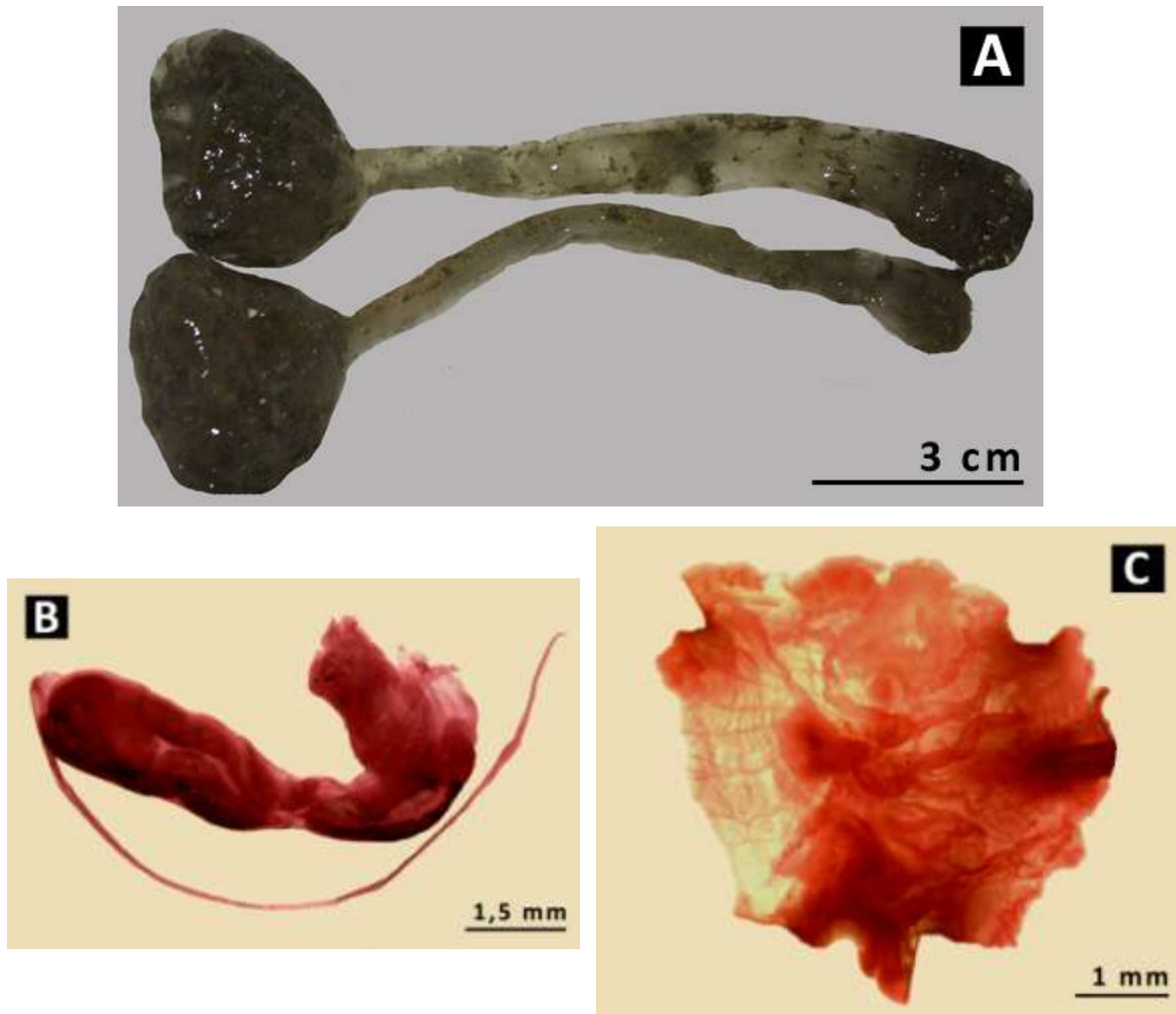


Fig. I-11. *Protoholozoa pedunculata*. A: colonia en vivo; B: zooide; C: detalle de vasos transversales y musculatura. B, C: tinción Rosa de Bengala.

Orden **APLOUSOBRANCHIA** Lahille, 1886

Material examinado: 21 colonias?; rastra; 38°5,310'S 53°39,988'O; 3282 m; 5 de septiembre de 2013 (Fig. I-12).

Las 21 colonias presentan un pedúnculo largo y delgado, cuya máxima extensión llega a los 30 cm. El diámetro, que se mantiene constante a lo largo de todo el pedúnculo, es de alrededor de 1 cm. La túnica que recubre esta región es transparente, lisa y dura, pero no presenta rigidez. La base de los pedúnculos alberga una masa densa de rizoides de color marrón, la que provee a las colonias un fuerte anclaje al sustrato. Las cabezas, de unos 3 cm de largo en promedio, son de una tonalidad anaranjado-coral. La textura de la túnica que las recubre, también transparente, es mucho menos rígida que la que recubre los pedúnculos. No hay granos de arena ni epibiontes recubriendo las colonias.

Los zooides presentan sacos branquiales planos (sin vasos longitudinales internos), una característica propia del orden Aplousobranchia. No obstante, el estado de maduración sexual de los mismos no permitió caracterizar a estas colonias más allá de dicho nivel taxonómico. Tampoco se encontraron larvas.



Fig. I-12. Colonias en vivo de Aplousobranchia.

Orden **PHLEBOBRANCHIA** Lahille, 1886

Familia **ASCIDIIDAE** Herdman, 1882

Género **Ascidia** Linnaeus, 1767

Ascidia meridionalis Herdman, 1880

Referencias y sinonimia: *Ascidia meridionalis* Herdman, 1880: 465; Kott, 1969: 72 part; Monniot y Monniot, 1983: 61; Tatián *et al.*, 2005: 210; Primo y Vázquez, 2007: 1803; Monniot *et al.*, 2011: 22.

Material examinado: 1 individuo; rastra; 37°59,706'S 54°41,854'O; 852 m; 11 de agosto de 2012 – 6 individuos; rastra; 37°59,258'S 54°41,436'O; 854 m; 11 de agosto de 2012 – 6 individuos; rastra; 38°00,500'S 54°25,059'O; 1.200 m; 12 de agosto de 2012 – 2 individuos; red; 37°57,288'S 54°26,456'O; 1.308 m; 12 de agosto de 2012; 47 individuos; 37°59,308'S 54°25,207'O; red; 1.099 m; 25 de mayo de 2013 (Figs. I-13A-C).

Los especímenes presentan forma ovalada y miden de 2,5 a 12,2 cm de longitud. La túnica es gruesa y lisa. En vivo y después de la conservación en formalina, la túnica es transparente con un tono amarillento. Algunos representantes presentan epibiontes, especialmente alrededor de ambos sifones. El sifón oral es terminal y de 6 lóbulos. El sifón atrial también presenta 6 lóbulos y se abre a 1/3 a la mitad de la longitud del cuerpo (Fig. I-13A). El lado derecho del cuerpo está completamente cubierto con una malla regular de fibras musculares finas y oblicuamente cruzadas. La musculatura del lado izquierdo está limitada a los márgenes y a la parte anterior. Los sifones y el área dorsal a su alrededor muestran fibras musculares más gruesas. Una fila de 28 a 54 tentáculos orales filiformes y simples de diversos tamaños se distribuye de manera alternada sobre un velo oral ancho. Un pequeño tubérculo dorsal se abre en una amplia U o V, con cuernos ligeramente enrollados. Se ubica lejos del ganglio neural (Fig. I-13B). La banda perifaríngea es simple y continua con un velo bien marcado. En muestras más pequeñas, la banda perifaríngea cubre completamente el tubérculo dorsal. La lámina dorsal alcanza el fondo del saco braquial, muy por debajo de la apertura del esófago. Su borde libre es liso y presenta una serie de costillas transversales en uno de sus lados. El saco branquial se extiende hasta el extremo del cuerpo, cubriendo todo el sistema digestivo (Fig. I-13A). Un ejemplar de 9 cm de largo presentó 70 vasos longitudinales en su lado derecho y 60 en su lado izquierdo. Los estigmas varían de 5 a 10 entre vasos longitudinales. Hay papilas en la intersección de cada vaso longitudinal y transversal (Fig. I-13C). Las papilas simples intermedias son muy frecuentes aunque no constantes. El tracto digestivo describe una curva doble. El estómago es globoso y de pared lisa. El borde del ano es simple y termina en el nivel de la parte superior de la curva intestinal primaria (Fig. I-13A). Las gónadas y gonoductos ramificados se encuentran en la parte superior del sistema digestivo. La glándula renal está constituida por pequeñas vesículas amarillentas que cubren la mayor parte del intestino.

Observaciones

A. meridionalis se asemeja a la especie *A. challengerii*. Ambas comparten el mismo aspecto general y están ampliamente distribuidas en áreas Sub-Antárticas. Monniot y Monniot (1983) y Monniot *et al.* (2011) brindan una lista de caracteres confiables para distinguir entre las dos especies. El examen de los ejemplares recolectados procedentes de un área muy cercana a la localidad tipo, permitió actualizar esos caracteres. Se desaconseja el uso de caracteres tales como la presencia de papilas ramificadas intermedias y el número de tentáculos orales, ya que ambos mostraron valores intermedios. En su lugar, se recomienda el uso de un conjunto de diferencias particulares, las cuales están resumidas en la Tabla I-4.

Este es el registro más profundo de la especie (anteriormente a 1.097 m).

Tabla I-4. Caracteres confiables para distinguir entre *A. meridionalis* y *A. challengerii*

	<i>Ascidia meridionalis</i>	<i>Ascidia challengerii</i>
Túnica	Sin papilas en los sifones	Con papilas en los sifones
Tentáculos orales	Distribuidos en un círculo	Distribuidos en dos círculos
Tubérculo dorsal	A distancia del ganglio neural	Cerca del ganglio neural
Lámina dorsal	Se extiende más allá del esófago	No excede el esófago
Saco branquial	Se extiende más allá del intestino	No se extiende más allá del intestino
Posición del ano	Al nivel de la curva intestinal secundaria	Mucho más arriba que el nivel de la curva intestinal secundaria

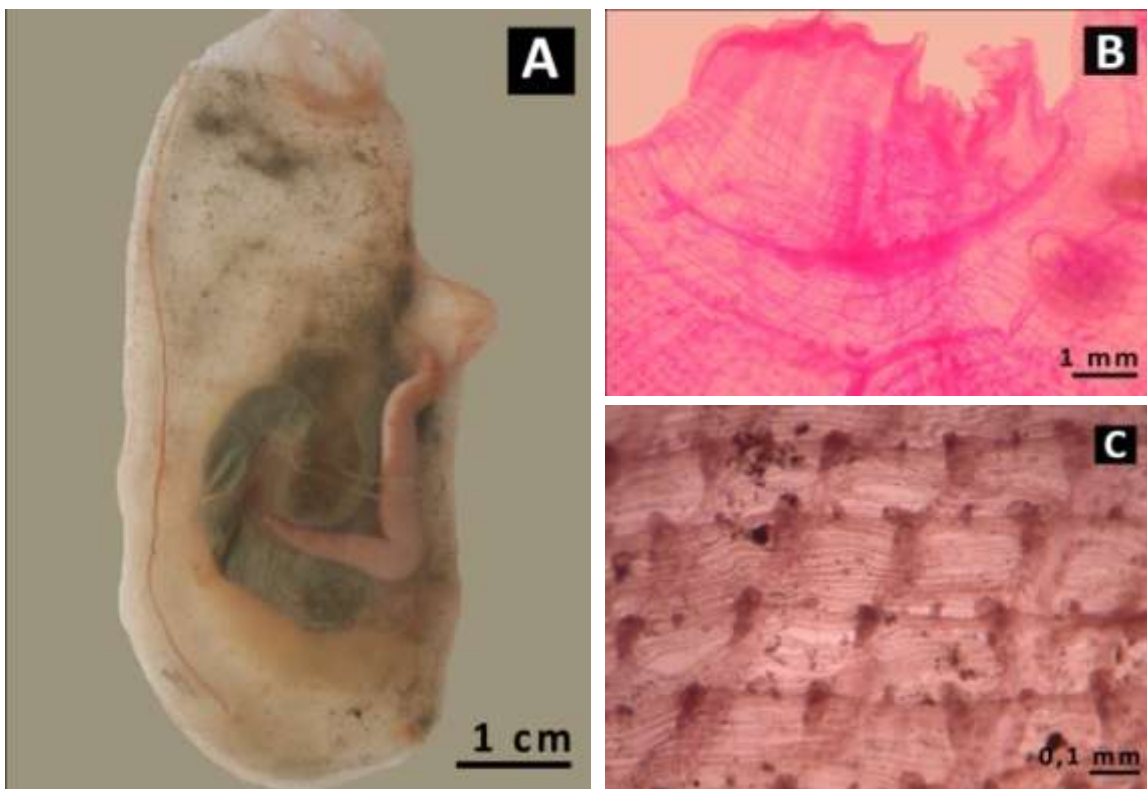


Fig. I-13. *Ascidia meridionalis*. **A:** individuo sin túnica en vivo; **B:** detalle de región dorsal y apertura oral; **C:** detalle de branquias. **B, C:** tinción Rosa de Bengala.

Familia **AGNEZIIDAE** Monniot y Monniot, 1991
 Género ***Caenagnesia*** Ärnäck-Christie-Linde, 1938

Caenagnesia complementa Monniot F. y Monniot C., 1976

Referencias y sinonimia: *Caenagnesia complementa* Monniot y Monniot, 1976: 636-637, fig. 4

Material examinado: 2 individuos; red; 37°55,184'S 54°13,895'O, 1.404 m; 11 de septiembre de 2013 (Figs. I-14A-B).

Ambos individuos son ovoides, de 0,8 cm de diámetro y 1,0 cm de alto. La túnica es fina y transparente y está cubierta completamente con granos de arena. La distancia entre los sifones es de 0,3 cm. Las aperturas orales y atriales son claramente lobuladas. La apertura oral presenta dos lóbulos triangulares más grandes situados dorsalmente. Numerosos tentáculos orales simples de varios tamaños se ubican en cuatro niveles concéntricos. El tubérculo dorsal es redondeado. La banda pre-faríngea es circular con ondulaciones suaves. La lámina dorsal presenta un borde liso con márgenes ondulados y pliegues transversales en su lado derecho. La musculatura longitudinal y radial no excede la mitad anterior del cuerpo (Fig. I-14A). Las fibras longitudinales están más desarrolladas que las fibras radiales. Uno de los especímenes mostró una musculatura radial extremadamente delgada, casi indetectable. El saco branquial presenta 12 filas de aproximadamente 12 estigmas en espiral a cada mitad del saco branquial. Cada estigma describe 2 a 3 vueltas concéntricas. Las papilas son ramificadas y bífidas, con longitudes variables. Hay 16 a 18 papilas branquiales por media fila (Fig. I-14B). Las gónadas están situadas dentro de la curva intestinal. Un grupo de lóbulos testiculares rodea a los oocitos, numerosos y redondeados. Los espermiductos y los oviductos se disponen paralelos al recto, en su lado ventral, y culminan cerca del ano que es multilobulado.

Observaciones

Los dos especímenes actuales coinciden casi exactamente con la descripción proporcionada por Monniot y Monniot (1976). La diferencia más notoria se basa en la caracterización de las gónadas. Mientras que aquellos autores afirman que el ovario es externo y los lóbulos testiculares internos, en los presentes especímenes se observa claramente la configuración opuesta. Dado que la presencia de un ovario rodeado de lóbulos testiculares se cita para las otras dos especies del género, *C. bocki* y *C. shmitti* (Kott, 1969), se presume un error en la descripción gonadal proporcionada por Monniot y Monniot (1976) de *C. complementa*. La segunda diferencia se refiere a los tentáculos orales. En los presentes individuos, éstos son de un solo tamaño, mientras que Monniot y Monniot (1976) los describe como de 4 (en la descripción original “*de quatre odres*”, que interpretamos se refiere a cuatro tamaños distintos y no a una ramificación del 4° orden).

Teniendo en cuenta que ambas descripciones se basan en un número muy limitado de ejemplares (este nuevo material eleva a 4 el número total de ejemplares de *C. complementa*), se presume una mayor variabilidad intraespecífica. Éstas incluyen: el número de estigmas por media fila, el número de espirales de cada estigma, el número y la longitud de las papilas branquiales, la disposición de la banda pre-faríngea y la existencia de papilas dorsales cortas en el sifón cloacal.

Este es el registro más somero de la especie.

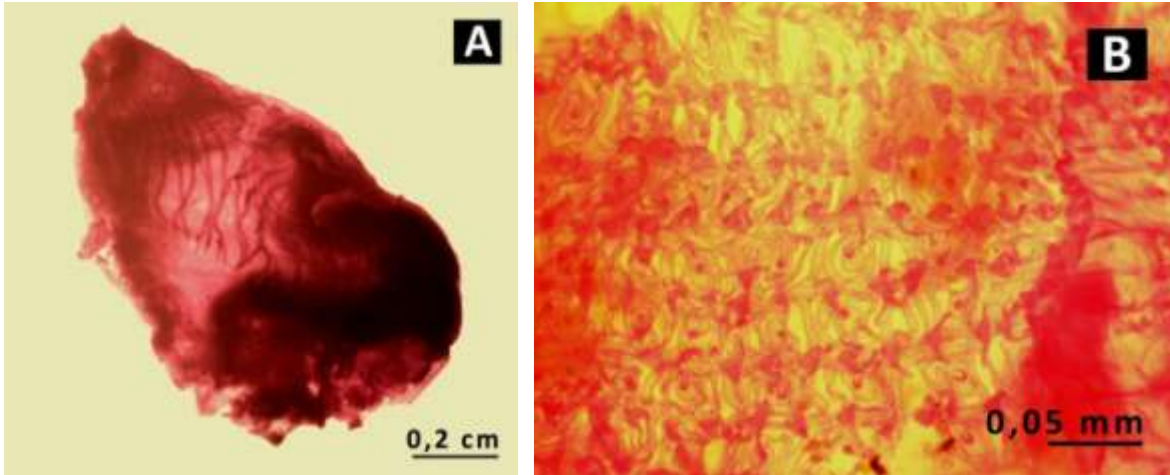


Fig. I-14. *Caenagnesia complementa*. **A:** detalle de musculatura y sifones oral y atrial; **B:** detalle de branquias y lámina dorsal. **A, B:** tinción Rosa de Bengala.

Orden **STOLIDOBRANCHIA** Lahille, 1886
 Familia **STYELIDAE** Sluiter, 1895
 Género ***Cnemidocarpa*** Huntsman, 1907

Cnemidocarpa drygalskii (Hartmeyer, 1911) *Nomen conservandum*

Referencias y sinonimia: *Styela convexa* Herdman, 1881: 69; Herdman, 1882: 155, pl.19, fig. 3-4; *Cnemidocarpa drygalskii* Monniot y Monniot, 1983: 69, fig. 13C, D; Sanamyan y Sanamyan, 1999: 1850; 2002: 341; Monniot *et al.*, 2011: 29.

Material examinado: 1 individuo; rastra; 38°0,500'S 54°25,069'O; 1200 m; 12 de agosto de 2012 (Figs. I-15A-D).

El individuo, de 4,3 cm de largo y 2,4 cm de ancho, se encontró unido a un pedazo de coral por su margen posterior. La túnica es arrugada y dura, cubierta completamente por finos pelos translúcidos. En vivo, la túnica es de color amarillo brillante (Fig. I-15A). Después de la conservación en formalina, se torna más opaca, aunque conserva el matiz amarillento. Ambos sifones presentan anillos anaranjados finos en sus márgenes más externos. Treinta tentáculos orales delgados, de dos tamaños, se ubican alternativamente en un solo círculo. Un velo ancho con un margen ondulado los cubre completamente, alcanzando el borde del sifón oral. Un pequeño tubérculo dorsal en forma de U se ubica en la parte inferior de una V profunda formada por la banda prefaríngea (Fig. I-15B). La lámina dorsal es una membrana continua con un margen ondulado. Las fibras musculares del lado derecho del cuerpo son gruesas y ramificadas. Las fibras musculares del lado izquierdo son finas y distribuidas en filas longitudinales. La musculatura del lado derecho resultó más gruesa y con un patrón ramificado (Fig. I-15C-D). Hay 4 pliegues branquiales en cada lado del saco branquial, siendo el dorsal el más grueso. La fórmula para el número de vasos longitudinales es (lado derecho):

E - 7 (9) 10 (10) 11 (10) 13 (12) 13 - LD.

Hay 4 estigmas alargados y simples por cruce. También hay vasos parastigmáticos finos. El estómago es alargado. Presenta 8 pliegues en cada lado. La curva intestinal no supera el nivel del endostilo. El borde del ano es simple. Hay un amplio velo cloacal cubriendo completamente la apertura oral. La circunferencia de donde surge el velo presenta una serie de diminutos tentáculos cloacales simples. Hay una gónada alargada y sinuosa a cada lado del cuerpo. Los folículos testiculares se encuentran debajo de los folículos ováricos. El conducto espermático y el gonoducto son largos, casi llegando a la base de la apertura atrial. Numerosos endocarpos cubren el lado medio ventral del cuerpo y se localizan alrededor de las gónadas y dentro de la curva del intestino.

Observaciones

Monniot C. (1978) y Monniot y Monniot (1983) demostraron la variabilidad entre los individuos de *C. drygalskii*. El presente ejemplar del Mar Argentino muestra características intermedias en relación con especímenes descritos de Kerguelen, Crozet y Antártida (Tabla I-5). Sin embargo, presenta características adicionales no citadas anteriormente, reafirmando la alta variabilidad de la especie:

- 1- La musculatura del lado derecho es gruesa con un patrón ramificado, mientras que la musculatura en el lado izquierdo es delgada y principalmente longitudinal (Fig. I-16C-D);
- 2- Los vasos longitudinales del saco branquial son mucho menos numerosos, nunca superando los 12 por pliegue;
- 3- El margen del velo oral presenta una textura de red (Fig. I-16B);
- 4- La parte posterior del intestino, desde el estómago hasta el ano, presenta una línea continua y delgada dorsalmente.

Este es el primer registro de la especie en el Océano Atlántico Sudoccidental. También es el registro más septentrional fuera de las aguas Antárticas, aumentando el rango de distribución conocido.

Tabla I-5. Diferencias entre especímenes de *Cnemidocarpa drygalskii* de 4 áreas geográficas distintas.

Mar de Ross y Península Antártica	Isla Crozet	Isla Kerguelen	Cuenca Argentina
Lámina dorsal serrada u ondulada	Lámina dorsal ondulada	Lámina dorsal ondulada	Lámina dorsal ondulada
2-5 estigmas entre vasos longitudinales	4-5 estigmas entre vasos longitudinales	4-5 estigmas entre vasos longitudinales	4-5 estigmas entre vasos longitudinales
8-24 vasos longitudinales por pliegue	9-28 vasos longitudinales por pliegue	9-28 vasos longitudinales por pliegue	8-12 vasos longitudinales por pliegue
Borde del ano simple	Borde del ano lobado	Borde del ano simple	Borde del ano simple
Tentáculos cloacales en el velo cloacal	Tentáculos cloacales en el borde del velo cloacal	Tentáculos cloacales en el velo cloacal	Tentáculos cloacales en el borde del velo cloacal

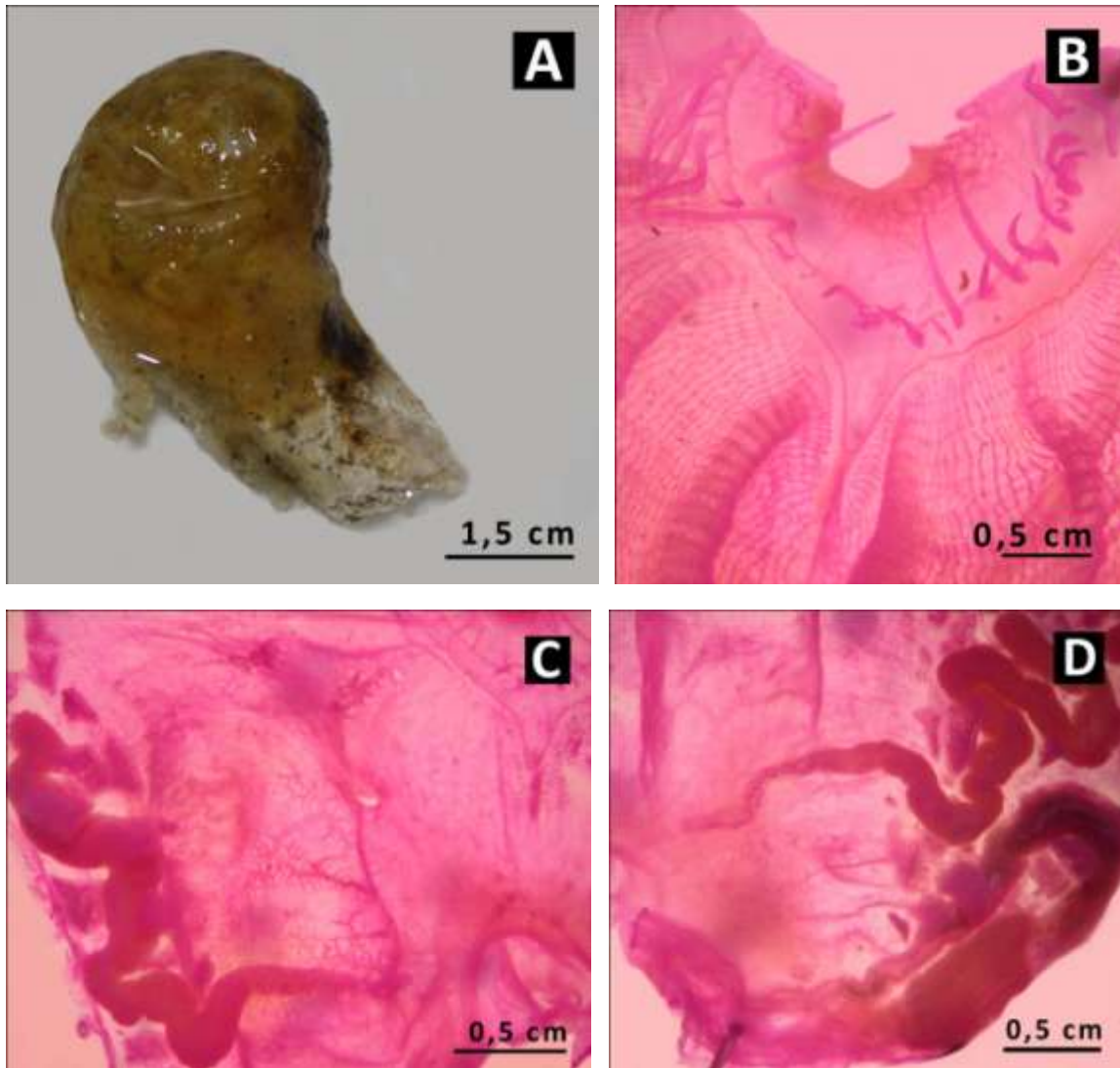


Fig. I-15. *Cnemidocarpa drygalskii*. **A:** ejemplar en vivo; **B:** detalle de velo oral, tentáculos orales, banda perifaríngea y sistema neural; **C:** detalle de musculatura fuerte en cara derecha; **D:** detalle de musculatura débil en cara izquierda. **B, C, D:** tinción Rosa de Bengala.

Género *Styela* Fleming, 1822

Styela squamosa Sanamyan, 1992

Referencias y sinonimia: *Styela squamosa* Herdman, 1881: 66; Herdman, 1882: 152, pl. XVIII, figs. 1-5; Monniot y Monniot, 1982: 113, pl. 2D y 2E, figs. 22-24; 1983: 77, fig. 15 a-b, y sinonimia; 1994: 33; 2003: 717; Monniot C., 1993: 356, fig. 1; Millar, 1988: 1430; Sanamyan y Sanamyan, 2006. *Styela oblonga* Herdman, 1881: 65; Herdman, 1882: 159, pl. XX, figs. 7-9. *Tethyum tholiforme* Sluiter, 1912: 455. *Styela milleri* Ritter, 1907: 21; Van Name, 1945: 308, fig. 204; Millar, 1964: 91, fig. 2. *Styela gracilocarpa* Millar, 1982: 80, fig. 45. *Styela maculata* Sanamyan, 1992: 192, fig. 3.

Material examinado: 1 individuo; rastra; 37°57,907'S 54°31,921'O; 1.144 m; 11 de agosto de 2012 (Figs. I-16A-B).

El ejemplar mide 1,9 cm de alto por 1,2 cm de ancho. Se encontró completamente cubierto por una gruesa capa de sedimento y restos de arena (Fig. I-16A). Ambos sifones son sésiles y con 4 lóbulos. Se ubican en una zona de túnica engrosada. La región basal del cuerpo es ancha y redondeada. La túnica es blanquecina y delgada. El color del manto es naranja. El sifón oral es más corto que el sifón atrial. Hay 18 tentáculos orales simples dispuestos en el margen de un velo oral. Se disponen alternativamente y presentan diversas formas: largas y delgadas, cortas y gruesas, cortas y delgadas, largas y gruesas, rectas o con punta fina enroscada. La banda prefaríngea es circular, delgada y recta, excepto al nivel del tubérculo dorsal, donde adopta una configuración en zig-zag. El tubérculo dorsal es pequeño y presenta una forma ovalada. La lámina dorsal es larga y alta, con un borde liso hasta la entrada del esófago, donde culmina. Al lado del tubérculo dorsal, el margen se hace ligeramente ondulado. Las fibras de la musculatura están densamente empaquetadas e igualmente distribuidas en ambos lados. Corren transversalmente. El saco branquial tiene 4 pliegues bien desarrollados en cada lado. Hay de 8 a 10 estigmas por cruce y vasos parastigmáticos finos. El esófago es corto y el estómago grande. Presenta 12 pliegues bien marcados por lado y lleva un pequeño ciego pilórico recto. El intestino es ancho y largo. El recto se ensancha en su parte más distal. El borde del ano es triangular y termina cerca de la apertura atrial (Fig. I-16B). Hay una gónada de recorrido sinuoso a cada lado. El ovario es largo y estrecho. Los pequeños folículos testiculares se ubican alrededor de la parte distal de cada ovario. Numerosos endocarpos están distribuidos en ambos lados del cuerpo.

Observaciones

Styela squamosa se ha descrito en la mayoría de las cuencas oceánicas del mundo, excepto en el Atlántico Norte y en el Océano Índico, a profundidades que oscilan entre 165 y 5.000 m. Estos datos permiten clasificar *S. squamosa* como una especie euribática y cosmopolita de aguas profundas (Monniot C., 1993). Sin embargo, existe una variación de caracteres dentro del rango de variabilidad intraespecífica. El espécimen encontrado en el Río de la Plata (Atlántico SO) es el más cercano a la descripción hecha por Sanamyan (1992) de algunos individuos del Mar de Okhotsk (Pacífico NO) en relación con la forma del borde del ano. Mientras que las descripciones anteriores indican que el borde del ano es bilobulado, los especímenes de Sanamyan, así como los del presente trabajo, muestran un borde triangular (Fig. I-16B). La única diferencia entre el presente ejemplar y el resto reside en el número de tentáculos orales: 18 en la presente descripción y alrededor de 30 en el resto.

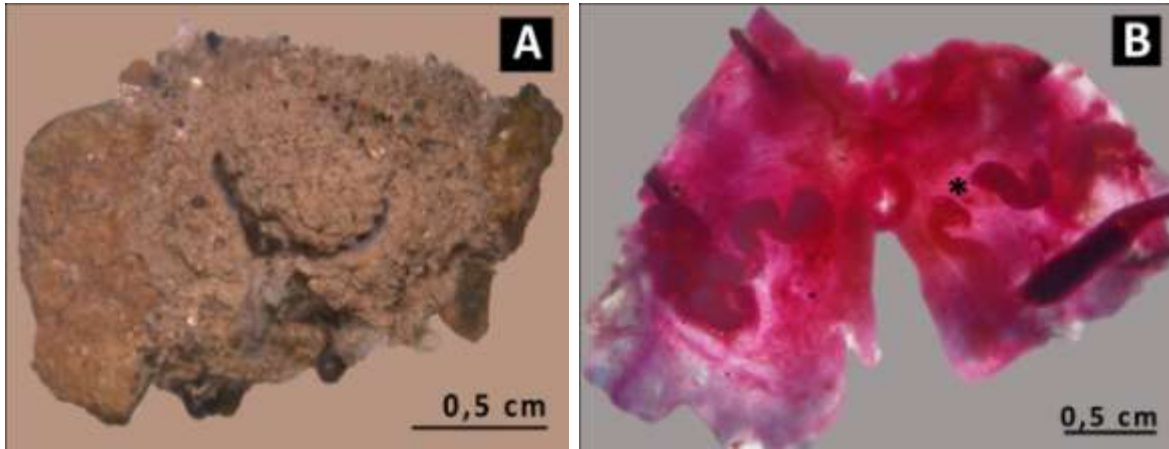


Fig. I-16. *Styela squamosa*. **A:** ejemplar vivo; **B:** detalle de estructura interna con borde anal triangular (asterisco). Tinción Rosa de Bengala.

Styela sp.

Material examinado: 1 individuo; red de pesca; 37°53,557'S 54°42,941'O; 780 m; 26 de mayo de 2013 - 2 individuos; rastra; 37°49,661'S 54°7,943'O; 1.395 m; 11 de septiembre de 2013 (Figs. I-17A-B).

Todos los individuos examinados presentaron morfologías diversas: uno piriforme, otro con una constricción en la región media y otro completamente esférico. El diámetro promedio fue de 1 cm. Los sifones se ubican muy cercanos el uno del otro en la zona dorsal. La región ventral es más redondeada y presenta rizoides. La túnica está cubierta completamente con material exógeno excepto en la zona dorsal, desde donde emergen los dos cortos y anchos sifones de color blanco pálido (Fig. I-17A). Los sifones presentan cuatro lóbulos. Hay aproximadamente unos 15 tentáculos orales simples, cortos y gruesos, dispuestos en un círculo. La banda perifaríngea es circular, con leves ondulaciones. El tubérculo dorsal es circular y se ubica a corta distancia de la apertura oral. La lámina dorsal es lisa y ancha, con ondulaciones en sus márgenes. Haces musculares longitudinales densamente dispuestos cubren la totalidad del manto. El saco branquial no presenta pliegues verdaderos, sino una acumulación de vasos longitudinales en ciertas partes. Sin embargo, el estado de conservación de la branquia resultó tan pobre que no se pudieron contabilizar. En ciertas partes, se lograron visualizar estigmas rectangulares con vasos parastigmáticos. El estómago presenta 12 pliegues internos. Hay un ciego pilórico que conecta al intestino. El borde del ano es multilobulado y culmina por encima de la curva intestinal. Hay dos gónadas a cada lado del cuerpo (Fig. I-17B). Las gónadas de la izquierda son más cortas que las de la derecha y se ubican por encima de la curva intestinal. En todas ellas el ovario es alargado y rodeado por folículos testiculares. Cada folículo presenta un ducto espermático corto y delgado que se une a un ducto espermático común que recorre la totalidad de la gónada y desemboca adyacente a un corto y grueso oviducto. Hay dos endocarpos ubicados hacia ventral de cada una de las gónadas. En un ejemplar se encontraron otros dos endocarpos: uno dentro de la curva intestinal, sobre el estómago, y otro junto al endocarpo más ventral del lado izquierdo.

Observaciones

El estado de conservación de los tres ejemplares resultó excelente, excepto por el saco branquial. La imposibilidad de contabilizar el número de vasos longitudinales impidió la descripción hasta nivel de especie. Las restantes características observadas, sin embargo, son propias del género *Styela*.

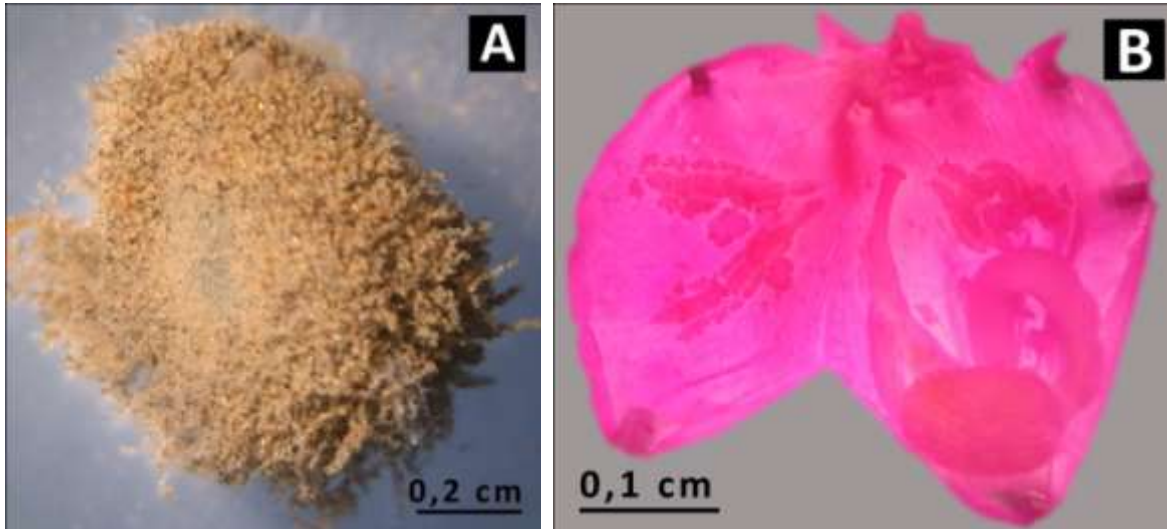


Fig. I-17. *Styela* sp. A: ejemplar vivo; B: detalle de estructura interna. Tinción Rosa de Bengala.

Familia **PYURIDAE** Harmeyer, 1908
Género **Pyura** Molina, 1782

Pyura pilosa Monniot C. y Monniot F., 1974

Referencias y sinonimia: *Pyura pilosa* Monniot y Monniot, 1974: 722; 1983: 97; Sanamyan y Sanamyan, 1999: 1861, fig. 19.

Material examinado: 2 individuos; rastra; 38°0,50'S 54°25,069'O; 1.200 m; 12 de agosto de 2012 (Figs. I-18A-B).

Los ejemplares tienen forma de moneda: redondos y aplanados dorso-ventralmente. Miden 2 y 2,5 cm de diámetro (Fig. I-18A). Ambos se encontraron adheridos al sustrato muy fuertemente por el lado izquierdo del cuerpo. La túnica es delicada, transparente y delgada, pero está completamente cubierta por una gruesa capa de granos de arena y unos pocos foraminíferos. El manto es amarillento y notablemente grueso. Los sífonos atrial y oral son discretos. Ambos presentan 4 lóbulos. Se contaron de 13 a 21 tentáculos orales distribuidos en un solo círculo. Son filiformes pero fuertes y presentan ramificación de primer orden. Existe un velo ancho con márgenes ondulados que se extiende desde la base de los tentáculos orales hasta la base del sífon oral. El tubérculo dorsal es pequeño. Tiene forma de V en una muestra y forma ovalada en la otra. La banda perifaríngea sólo se pudo distinguir en el espécimen más pequeño. Forma una V dorsal profunda que rodea el tubérculo dorsal. La lámina dorsal se divide en aproximadamente 28 lengüetas igualmente cortas y puntiagudas. La musculatura gruesa cubre la totalidad del cuerpo.

Las bandas circulares rodean ambos sifones y se extienden casi hasta la base del ejemplar. Las fibras longitudinales están distribuidas más separadamente. Irradian desde los sifones y alcanzan la línea medio-ventral del cuerpo. El saco branquial tiene 6 pliegues en cada lado. Hay alrededor de 6 a 8 estigmas rectangulares entre vasos longitudinales (Fig. I-18B). La fórmula branquial en el lado derecho correspondiente al espécimen más pequeño es:

E – 4 (7) 1 (9) 2 (11) 2 (14) 2 (11) 2 (10) 0 - LD

El estómago de paredes lisas es pequeño y alargado transversalmente. Está completamente cubierto por varios lóbulos hepáticos. La curva primaria del intestino es ampliamente abierta. El borde del ano es liso. Hay una gónada a cada lado del cuerpo. Consisten en aproximadamente 11 lóbulos testiculares, en forma de saco, alineados en ambos lados de un ovario cilíndrico central. Los folículos ováricos son grandes y esféricos, casi del mismo tamaño que cada saco testicular. No hay endocarpos.

Observaciones

El presente es el registro más profundo para la especie, aumentando su rango batimétrico en 600 m. Asimismo es el registro más septentrional en el Océano Atlántico Sudoccidental, aumentando su rango de distribución conocido, el que incluye el Pacífico Sur Occidental y los Océanos del Sur de la India.

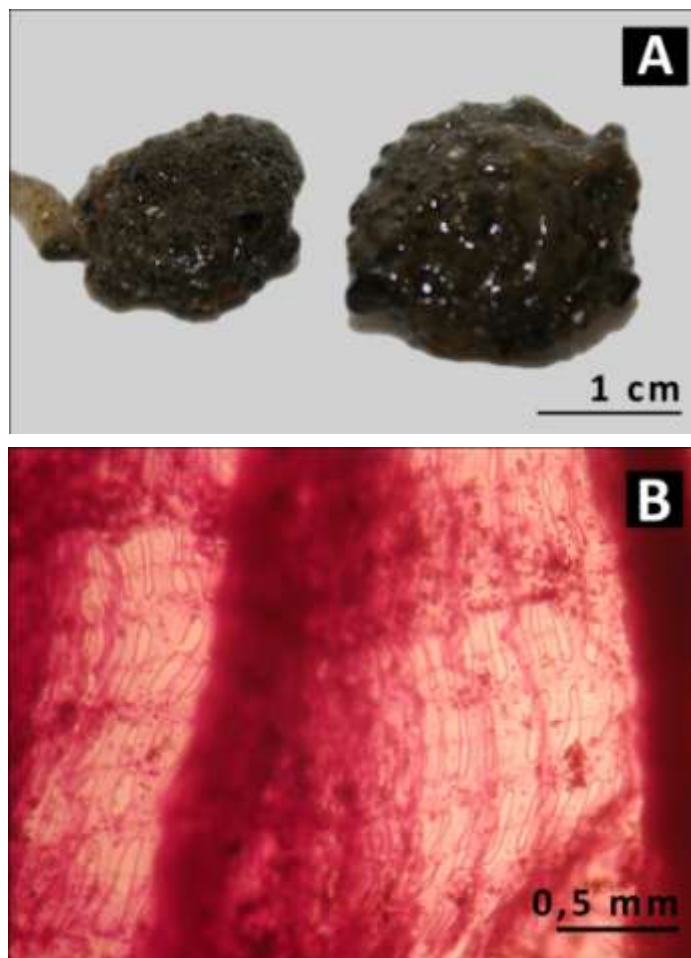


Fig. I-18. *Pyura pilosa*. **A:** ejemplares en vivo; **B:** detalle de estigmas y pliegues branquiales. Tinción Rosa de Bengala.

Familia **MOLGULIDAE** Lacaze-Duthiers, 1877
Género **Molgula** Forbes, 1848

Molgula pyriformis Herdman, 1881

Referencias y sinonimia: *Molgula pyriformis* Herdman, 1881: 236; Herdman, 1882: 79: pl. 6, fig. 1-3; Monniot y Monniot, 1976: 652-655, fig. 11-12; Monniot y Monniot, 1983: 101.

Material examinado: 7 individuos; red; 37°59,706'S 54°41,854'O; 852 m; 11 de agosto de 2012 - 2 individuos; rastra; 37°59,258'S 54°41,436'O; 854 m; 11 de agosto de 2012 - 4 individuos; rastra; 37°57,907'S 54°31,921'O; 1.144 m; 11 de agosto de 2012 - 2 individuos; red; 38°0,984'S 54°30,326'S; 1.006 m; 11 de agosto de 2012 - 1 individuo; red; 38°01,631'S 54°30,275'O; 997 m; 26 de mayo de 2013 - 1 individuo; red; 38°1.447'S 53°51.011'O; 2.212 m; 7 de septiembre de 2013 - 1 individuo; red; 37°49.688'S 54°5.236'O; 1.398 m; 10 de septiembre de 2013 (Figs. I-19A-B).

Los individuos son globosos, en forma de olivas. El tamaño medio de las muestras es de 1,2 cm de largo por 1,5 cm de ancho y las aberturas orales y atriales se ubican a aproximadamente 0,9 cm de distancia entre sí. Ninguna de los dos sifones es visible externamente. La túnica está completamente incrustada con detritos, principalmente restos de arena y fragmentos de algas y conchas marinas. Procesos finos similares a cabellos se distribuyen uniformemente sobre la totalidad del ejemplar. Una vez eliminado el material externo, la túnica es delicada y transparente. Los sifones orales y atriales tienen 6 lóbulos puntiagudos. Hay un velo oral corto que puede ser liso o tener pequeñas papilas. 7 tentáculos orales de dos tamaños y del tercer orden se distribuyen en un solo círculo alternando con numerosos tentáculos diminutos. Uno de los tentáculos más grandes se sitúa exactamente en la línea media dorsal. La banda perifaríngea es ligeramente ondulada y se encuentra alejada del círculo tentacular. Forma una V profunda que rodea el tubérculo dorsal y parte del ganglio neural. El tubérculo dorsal presenta forma de embudo. La lámina dorsal es ancha y tiene márgenes lisos. La musculatura se compone de una serie de fibras longitudinales fuertes que irradian desde ambos sifones y se extienden hasta el lado medio ventral del cuerpo (de 24 a 27 por sifón), 2 bandas musculares dorsales que encierran el complejo neural, haces musculares muy delgados y circulares alrededor de ambos sifones, y una serie de fascículos latero-dorsales cortos distribuidos de forma irregular. El saco branquial tiene 7 pliegues en el lado derecho y 6 en el izquierdo. Los estigmas son largos y curvos, formando espirales en la parte superior de infundíbulas. El número de infundíbulas por pliegue oscila entre 7 y 9 y puede ser simple o doble. La fórmula branquial en el lado derecho de uno de los ejemplares más grandes es: E - 0 (5) 0 (7) 0 (9) 0 (10) 0 (11) 0 (9) 0 (8) 0 - LD

El esófago es corto y se conecta con un estómago completamente cubierto de lóbulos hepáticos. El intestino es largo. La curva intestinal primaria es abierta, mientras que la curva secundaria forma un semicírculo adyacente al estómago. El borde del ano es liso. Hay dos gónadas alargadas en forma de S en cada lado del cuerpo. Los testículos en forma de pera se distribuyen en los márgenes de las mismas, mientras que los folículos ováricos se disponen en el centro. Se extienden hasta la parte distal de la curva intestinal primaria, nunca sobrepasándola. Los oviductos son gruesos y largos, extendiéndose casi hasta la apertura atrial. Los ductos espermáticos, por el contrario, son cortos (Figs. I-19A-B). Hay un velo atrial estrecho cuyos márgenes son lisos.

Observaciones

M. pyriformis se asemeja a las especies estrechamente relacionadas *M. malvinensis* y *M. occidentalis*. Según Millar (1960), las principales características que las separan dependen de la estructura de las gónadas, la forma de la curva intestinal y la apertura del tubérculo dorsal. Sobre la distinción entre *M. malvinensis* y *M. pyriformis*, Monniot y Monniot (1976) coincidieron en que la diferencia fundamental se encontraba en la estructura de las gónadas (*M. malvinensis* presenta más folículos testiculares en cada gónada, cada una de las cuales es también de mayor extensión). Sin embargo, en la revisión de la especie (Monniot y Monniot, 1983), los autores propusieron la sinonimia de *M. malvinensis* con *M. pyriformis*. El muestreo subsiguiente en el Atlántico Sudoccidental nos permite rechazar esta última proposición y apoyar la decisión de mantenerlas como especies separadas. En 2013, Taverna *et al.* (en prensa) encontraron 6 individuos identificados como *M. malvinensis* en un área cercana a su localidad tipo (Islas Malvinas) y en un rango de profundidad similar (65-128 m). Además, todos nuestros especímenes presentan los caracteres señalados por Millar (1960) como pertenecientes a *M. pyriformis*. También se encontraron en un área cercana a la localidad tipo de esta última (frente a Buenos Aires) y en un rango de profundidad similar (100-1.097 m). De esta manera, la distribución de *M. pyriformis* estaría restringida al norte del Mar Argentino, mientras que el rango de distribución de *M. malvinensis* se extiende desde el sur del Mar Argentino al norte de las Islas Orcadas del Sur. El único espécimen encontrado en el Océano Austral, identificado como *M. pyriformis* por Monniot y Monniot, 1983, pertenecería a *M. malvinensis*.

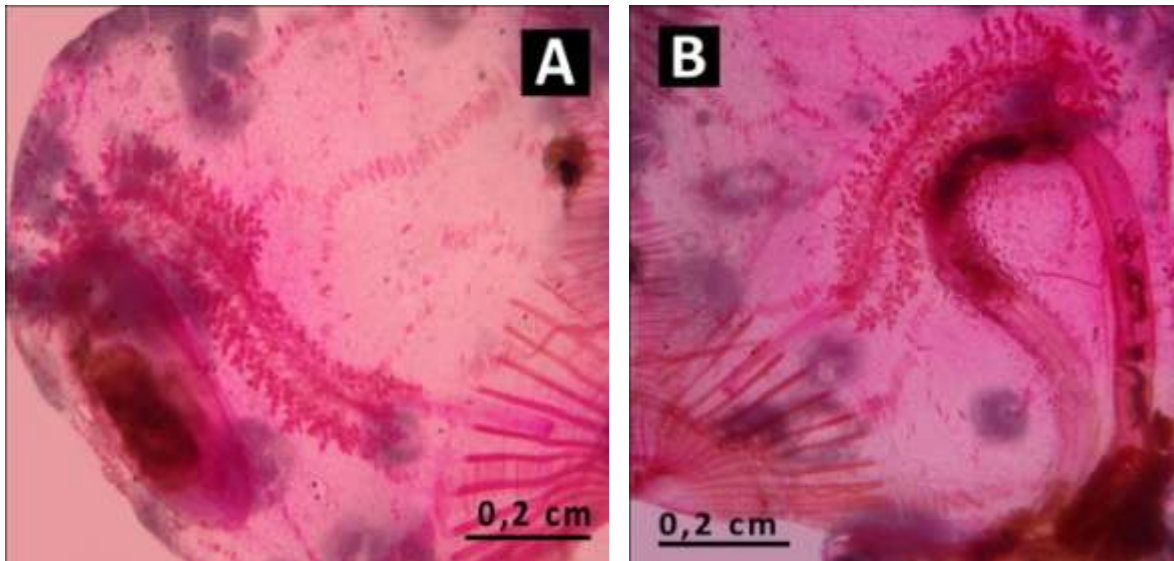


Fig. I-19. *Molgula pyriformis*. **A:** detalle de gónada derecha; **B:** detalle de gónada izquierda. A, B: tinción Rosa de Bengala.

Molgula setigera Ärnback-Christie-Linde, 1938

Referencias y sinonimia: *Molgula setigera* Ärnback-Christie-Linde, 1938: 7, fig. 2, pl. 1, fig. 4-8; Kott, 1969: 147-149, fig. 202; Kott, 1971: 67; Monniot y Monniot 1983: 102-104, fig. 21 A-C, pl. VII, D.

Material examinado: 6 individuos; red; 37°59,706'S 54°41,854'O; 852 m; 11 de agosto de 2012 – 2 individuos; rastra; 37°57,907'S 54°31'921'O; 1.144 m; 11 de agosto de 2012 – 1 individuo; red; 38°01,631'S 54°30,275'O; 997 m; 26 de mayo de 2013 – 6 individuos; red; 37°49.688'S 54°5.236'O; 1398 m; 10 de septiembre de 2013; 60 individuos; rastra; 37°49.661'S 54°7.943'O; 1.395 m; 11 de septiembre de 2013 (Figs. I-20A-D).

Todos los especímenes comparten la forma y el aspecto característicos de la especie: son ovoides y aplastados dorso-ventralmente. La túnica, completamente cubierta por una densa capa de arena, presenta unos procesos largos similares a cabellos, que se limitan principalmente al área alrededor de los sifones. El espécimen más grande alcanza 2,1 cm de diámetro, mientras que el más pequeño 0,8 cm. Un total de 16 a 20 tentáculos orales con ramificaciones del tercer orden se disponen en un círculo. El saco branquial tiene 7 pliegues y 7 a 11 vasos longitudinales en cada lado. No se encuentran vasos longitudinales entre los pliegues. Estigmas irregulares forman aproximadamente 6 infundíbulas a lo largo de cada pliegue. Hay una gónada en cada lado, dorsal al intestino y al riñón. Los ovarios se concentran en el centro mientras que los testículos se distribuyen en los márgenes. Cada gónada lleva un oviducto largo y ancho que se abre casi en la base de la abertura atrial. Los folículos testiculares son delgados y largos y también se abren por ductos cerca de la base de la apertura atrial, paralelos y a una cierta distancia del oviducto. El número de ductos espermáticos encontrados en los presentes ejemplares es variable: 2 especímenes con sólo un ducto espermático en cada lado; 2 individuos con 2 ductos espermáticos en cada lado; 1 con 2 ductos espermáticos en el lado derecho pero sólo 1 en el lado izquierdo; 1 espécimen con sólo 1 ducto espermático en el lado derecho pero 2 en el lado izquierdo; 1 con 4 ductos espermáticos en el lado derecho y solamente 1 en el lado izquierdo; y finalmente 1 individuo con 4 ductos espermáticos en el lado derecho y 3 en el lado izquierdo (Figs. I-20A-D).

Observaciones

Basados en las descripciones hechas por Millar (1960) y Kott (1969), Monniot y Monniot (1983) propusieron la existencia de tres especies diferentes basadas en la caracterización de las gónadas: (1) *Molgula setigera*, con sólo un ducto espermático en cada lado y el oviducto doblado dorsalmente; (2) *Molgula robini*, con muchos ductos espermáticos en ambos lados y el oviducto doblado dorsalmente; y (3) *Molgula marioni*, con sólo un ducto espermático en cada lado y el oviducto doblado ventralmente. Los autores también indican la correspondencia de cada especie con un área geográfica particular. Sin embargo, nuestros especímenes mostraron una combinación aleatoria de ductos espermáticos en ambos lados del cuerpo. Siendo el número de ductos espermáticos el único carácter confiable que separa a *M. setigera* de *M. robini*, nuestro hallazgo presenta evidencia para rechazar la proposición de la existencia de ambas como especies separadas.

También encontramos un individuo con los oviductos doblados ventralmente. Monniot y Monniot (1983), tras el hallazgo de especímenes con los oviductos doblados ventralmente en el Atlántico SO, propusieron una re-colonización de *M. marioni* de la región subantártica (Crozet, Kerguelen y Marion) al área Magallánica. Al igual que Kott (1969), la posición del oviducto no se presenta como un carácter válido para diferenciar entre las especies, sino como resultado de la variación morfológica intra-específica.

Por lo tanto, proponemos la nueva sinonimia: *Molgula robini* Monniot C. y Monniot F., 1983 = *Molgula marioni* Millar, 1960 = *Molgula setigera* Årnbäk-Christie-Linde, 1938. Esta última tiene precedencia. El número de ductos espermáticos y la dirección del oviducto no son caracteres constantes para distinguir entre estos morfotipos. Se amplía así la distribución de *M. setigera*

desde el Río de la Plata hasta el área alrededor de las Islas de Georgias del Sur (Océano Austral) y las Islas sub-antárticas Crozet, Kerguelen y Marion (Pacífico SO).

Este es el registro más profundo de la especie, aumentando su rango batimétrico en 950 m.

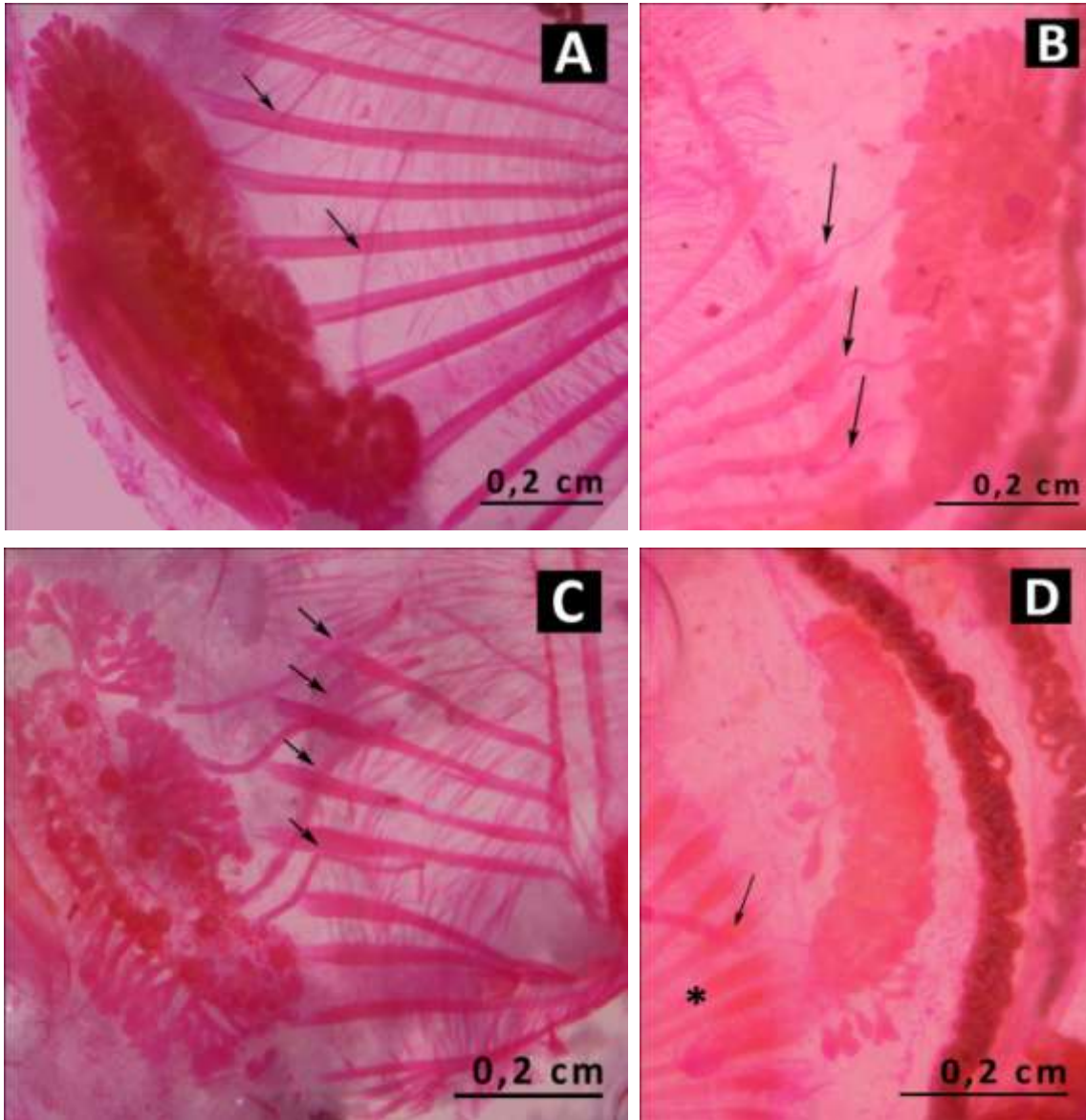


Fig. I-20. *Molgula setigera*. **A-C:** diversidad de número de ductos espermáticos en gónadas derecha e izquierda en los ejemplares analizados; **D:** detalle de oviducto doblado hacia ventral. Flechas = ductos espermáticos; Asterisco = oviducto. Tinción Rosa de Bengala.

Molgula coactilis Monniot y Monniot, 1977

Referencias y sinonimia: *Molgula coactilis* Monniot y Monniot, 1977: 319, fig. 9 C-D y 10.

Material examinado: 1 individuo; rastra; 37°49,661'S 54°7,943'O; 1.395 m; 11 de septiembre de 2013 (Figs. I-21A-D).

El ejemplar presenta una forma esférica, cubierto por finas vellosidades y restos de sedimento. Alcanza 3 cm de ancho y 1,6 cm de alto. Los sifones oral y atrial no son prominentes. La túnica es transparente y lisa. La túnica de la zona ventral se muestra especialmente fina y delicada. El sifón oral posee 7 lóbulos filiformes, con los extremos distales aguzados en forma de ganchos. Los lóbulos del sifón atrial son menos prominentes (Fig. I-21A). Unos 16 tentáculos orales medianos y pequeños en tamaño, con ramificaciones del tercer orden, se disponen de forma intercalada. Las bases de los tentáculos más grandes nacen del espacio entre la banda perifaríngea y la corona tentacular. Los más pequeños nacen de la corona tentacular. Justo en el centro de la corona tentacular, sobre el tubérculo dorsal, nace el tentáculo de mayor longitud (Fig. I-21B). Hay un velo oral, liso y corto, dispuesto sobre la corona tentacular. La banda perifaríngea es doble y presenta ondulaciones muy marcadas. Envuelve al tubérculo dorsal en una región donde configura una "V" no muy marcada. El tubérculo dorsal es elipsoidal y abre hacia la derecha. La lámina dorsal es lisa y alta. Presenta ondulaciones leves en la zona próxima al sifón atrial. Una serie de fuertes fibras musculares radiales emergen de cada uno de los sifones hasta la mitad del cuerpo del animal: 35 desde el sifón oral y 41 desde el sifón atrial. Estos gruesos haces musculares se unen en la zona dorsal, rodeando el complejo neural. Una serie de finas fibras longitudinales se dispone en la misma región dorsal, de forma intercalada a la musculatura radial. La zona ventral está casi desprovista de musculatura. Sólo hay unos pocos haces dispuestos alrededor de la curva intestinal y el riñón. La branquia presenta 6 pliegues de cada lado, sin vasos longitudinales entre ellos. La fórmula branquial es:

E – 0 (7) 0 (11) 0 (10) 0 (9) 0 (9) 0 (8) 0 - LD

LD – 0 (10) 0 (12) 0 (12) 0 (10) 0 (9) 0 (8) 0 - E

Los estigmas entre los pliegues son largos y delgados, pero se curvan a medida que forman la infundíbula. Hay 8 infundíbulas por pliegue, conformadas por una espiral de unas 8 vueltas cada una. Los estigmas de cada espiral se interrumpen continuamente hasta llegar al ápice (Fig. I-21C). Los vasos transversales se disponen entre los sistemas de infundíbulas, los que se ensanchan en la zona de los pliegues. También hay entre 1 y 3 vasos más delgados entre las infundíbulas. Algunos irradian desde el centro de las mismas, mientras que otros corren transversalmente. El sifón atrial presenta 4 lóbulos filiformes. Hay un velo atrial corto y liso. El borde del ano es liso, con leves ondulaciones. La gónada derecha presenta 15 folículos testiculares que rodean un tubo central con óvulos maduros. 13 de dichos folículos se orientan hacia ventral, mientras que los restantes 2 hacia dorsal. La gónada izquierda presenta 13 folículos, todos orientados hacia ventral. Los folículos testiculares tienen forma de granos de arroz. Las gónadas femeninas son circulares. Hay un ducto espermático corto y grueso en la cara derecha, dispuesto sobre el oviducto. Sobre la cara izquierda hay dos ductos espermáticos, también cortos y gruesos, que abren hacia ambos lados del oviducto. Los ductos espermáticos son apenas más largos que los oviductos. Ambos abren a una distancia media del orificio atrial (Fig. I-21D).

Observaciones

El presente material eleva a 3 el número total de individuos de *Molgula coactilis* descritos. Los otros dos ejemplares presentan un tamaño mucho menor (1,2 cm en relación a 3 cm de diámetro) y un número más reducido de vasos longitudinales (3-4 en relación a 9-10). No obstante, es altamente probable que ambas variables estén correlacionadas.

Este es el primer registro de la especie en el Océano Atlántico. Es también el registro más somero.

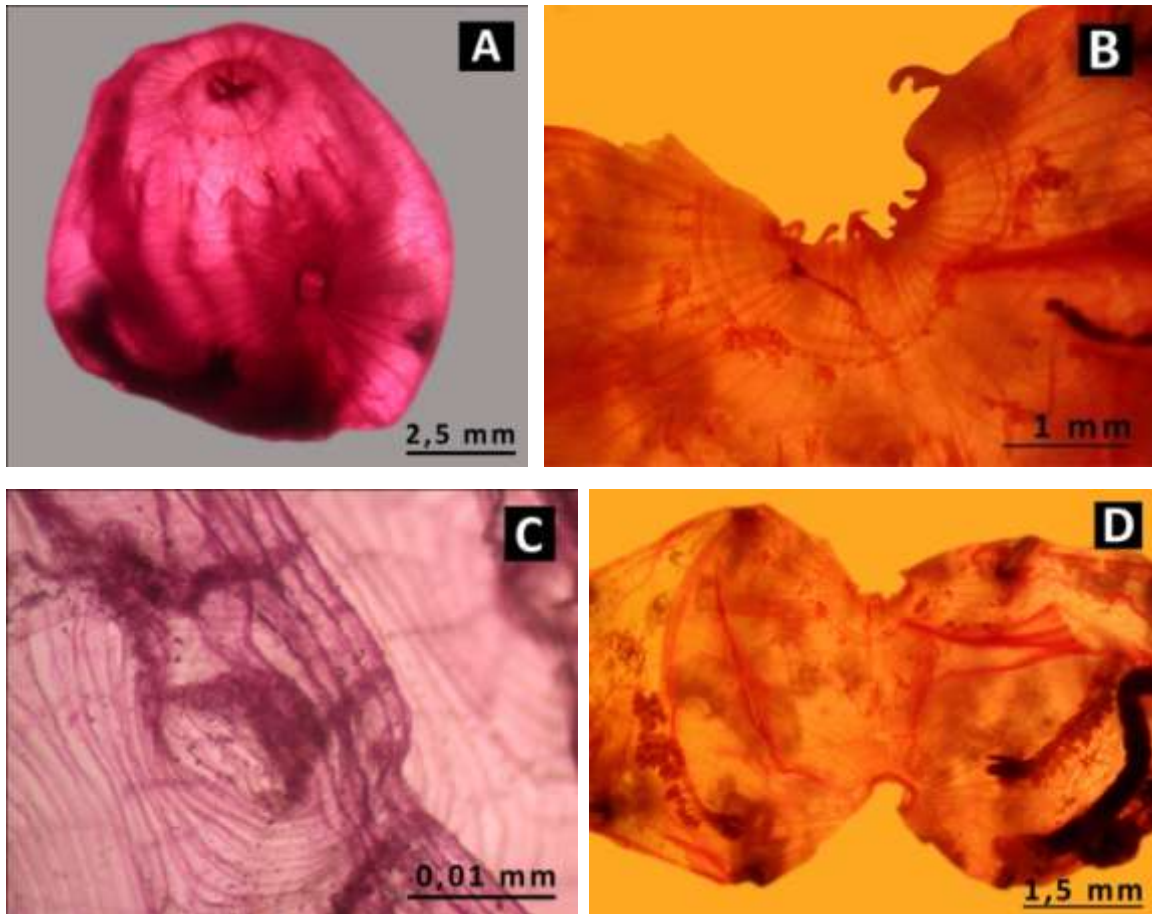


Fig. I-21. *Molgula coactilis*. **A:** región dorsal desprovista de la túnica; **B:** detalle de zona oral; **C:** detalle de infundíbula, saco branquial; **D:** disposición general de las gónadas. **A, B, C, D:** tinción Rosa de Bengala.

Género *Asajirus* Kott, 1989

Asajirus indicus (Oka, 1913)

Referencias y sinonimia: *Hexacrobylus indicus* Oka, 1913: 6 ; *Asajirus indicus* Kott, 1989: 521-524, fig. 1; 1992: 648; Sanamyan y Sanamyan, 1999: 1873; 2006: 339-342; fig. 19.

Material examinado: 1 individuo; rastra; 37°57,907'S 54°31,921'O; 1.144 m; 11 de agosto de 2012 - 3 individuos; red; 37°56,688'S 54°10,977'O; 1.508 m; 13 de agosto de 2012 - 11 individuos; red; 37°52,303'S 53°57,433'O; 1738 m; 15 de agosto de 2012 - 1 individuo; red; 38°01,631'S 54°30,275'O; 997 m; 26 de mayo de 2013 - 2 individuos; red; 38°1.913'S 53°39.268'O; 2.934 m; 5 de septiembre de 2013; 79 individuos; red; 37°52.614'S 53°54.246'O; 1.763 m; 8 de septiembre de 2013 - 15 individuos; red; 37°52.154'S 53°51.582'O; 1712 m; 8 de septiembre de 2013; 2 individuos; red; 37°49.688'S 54°5.236'O; 1.398 m; 10 de septiembre de 2013 - 10 individuos; rastra; 37°49.661'S 54°7.943'O; 1.395 m; 11 de septiembre de 2013 (Figs. I-22A-D).

Los especímenes son globosos, ovoides o piriformes (Fig. I-22A). El ejemplar más grande alcanza 2,8 cm de largo por 2,4 cm de ancho, mientras que el más pequeño 0,75 cm de largo por 0,55 cm de ancho. El sifón oral está rodeado por 6 grandes y gruesos lóbulos triangulares (que Kott, 1989 denomina "brazos branquiales") con márgenes pinnados (Figs. I-22A, C y D). Internamente, estos lóbulos adquieren ramas de 3° orden. El sifón atrial, situado aproximadamente a 1/5 del sifón oral, es poco evidente. Algunos individuos presentaron una túnica densamente cubierta por una capa gruesa de detritos y pelos finos y cortos, otros mostraron sólo unos pocos pelos (posteriormente), y otros se observaron completamente desnudos. La túnica es transparente, delgada y flexible excepto en el área alrededor del sifón oral, donde adquiere un mayor grosor. El sifón oral presenta una musculatura longitudinal y circular extremadamente desarrollada (Fig. I-22C). El sifón atrial, largo y delgado, es inervado por una serie de fibras longitudinales y circulares (Fig. I-22D). No hay tentáculos orales. En su lugar una fuerte tapa muscular dispuesta transversalmente a través de la primera sección del sifón oral, a excepción de un pequeño orificio dorsal que se conecta directamente con un esófago prominente. El ganglio neural tiene dos pares anteriores de nervios y un nervio posterior grueso que se divide en dos más delgados. Hay dos bandas longitudinales de músculos ventrales que se extienden a cada lado de la línea ventral media y se unen en el extremo posterior del cuerpo, y una serie circular concéntrica de fibras musculares más delgadas a cada lado de la región medio dorsal. El resto del manto es transparente y delgado. La faringe es corta y presenta dos perforaciones circulares que se conectan con las cámaras faríngeas laterales que, a su vez, se abren a la cavidad atrial (Fig. I-22B). El estómago ocupa la totalidad del lado ventral. Su forma y dimensiones varían según el individuo. Está conectado con la bolsa hepática, grande y plegada situada sobre ella a través de un ducto corto. La curva intestinal es cerrada. El borde del ano es bilobulado. El saco renal, de forma ovoide, está situado ventralmente, entre el sifón oral y la curva intestinal. Hay dos gónadas en cada lado del cuerpo. Los ovarios, tubulares y ligeramente curvados, completos de folículos amarillentos. Los gonoductos son cortos y abren cerca del ano. Los testículos están formados por numerosos lóbulos blanquecinos en la parte distal de los ovarios. Los ductos espermáticos son también cortos y abren directamente a la cavidad atrial.

Observaciones

En la revisión de la familia Hexacrobylidae, Kott (1989b) nombró a *Hexacrobylus indicus* Oka, 1913 la especie tipo de su nuevo género *Asajirus*. Monniot y Monniot (1990) describieron varias especies de este grupo bajo su nuevo género *Hexadactylus* (un sinónimo objetivo de *Asajirus*). Sanamyan y Sanamyan (2006) discutieron las características usadas por Monniot y Monniot (1990) para distinguir entre varias especies y concluyeron, como lo hizo Kott (1989), que no podían justificar una separación específica. De acuerdo a Kott (1989), hasta el momento se reconocen sólo tres especies en *Asajirus*: *A. indicus* (Oka, 1913), *A. dichotomus* (Monniot y Monniot, 1984) y *A. gulosus* (Monniot y Monniot, 1984). Sin embargo, no apoyamos a Kott (1989) y Sanamyan y Sanamyan (2006) al asignar el género *Asajirus* a la familia Hexacrobylidae. Recientes estudios filogenéticos basados en secuencias de rDNA 18S mostraron que son, de hecho, Molgulidae carnívoros muy modificados (Tatián *et al.*, 2011).

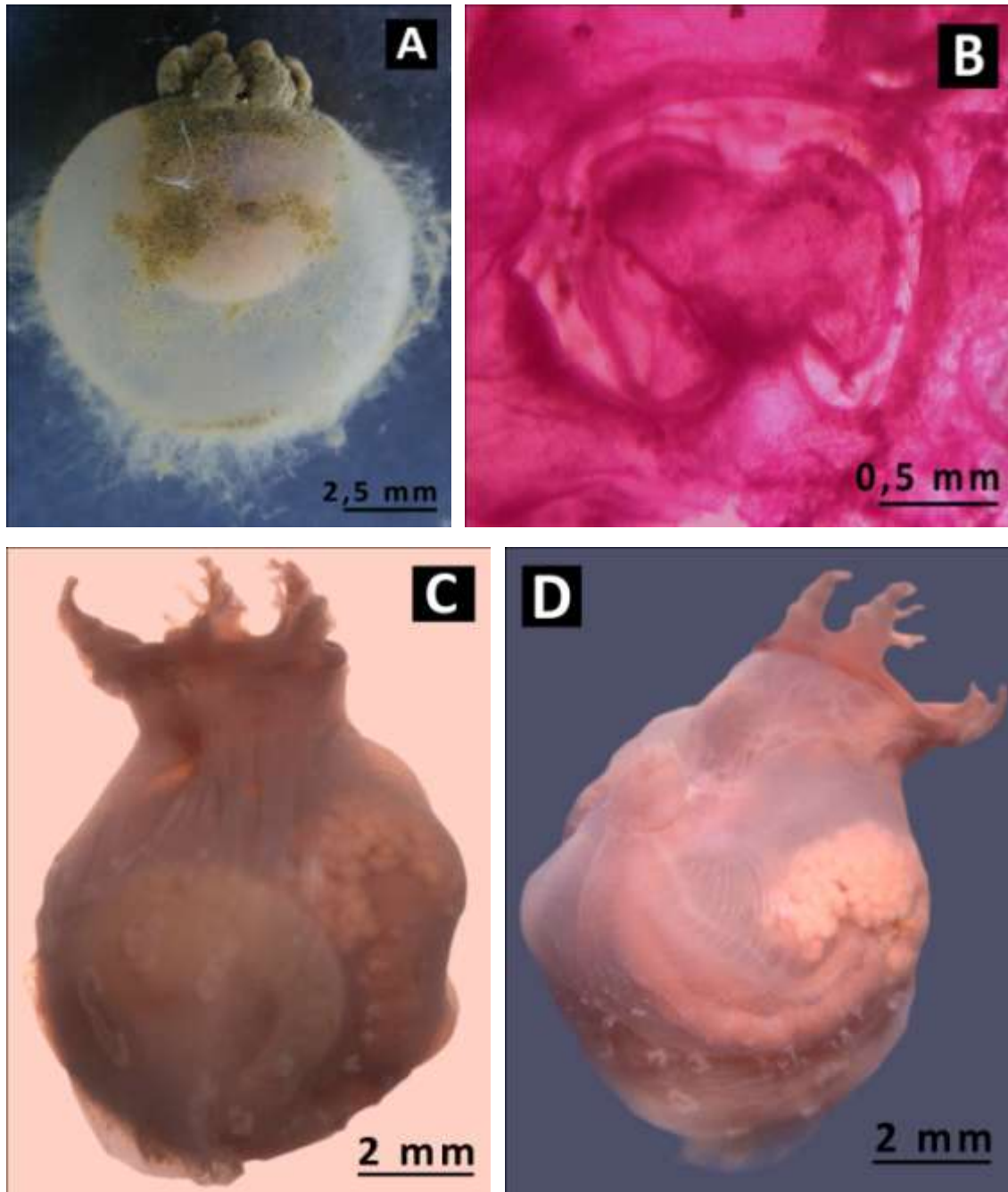


Fig. I-22. *Asajirus indicus*. **A:** fotografía de un individuo en vivo; **B:** detalle de las perforaciones laterales de la faringe; **C:** vista ventral, detallando haces musculares longitudinales, sistema digestivo y gónadas; **D:** vista dorsal, detallando haces musculares circulares, sistema nervioso, sifón atrial y gónadas.

A modo de resumen, se presenta una tabla con las distribuciones y rangos batimétricos de todas las especies recolectadas. En la misma se corrobora el cumplimiento de los objetivos específicos establecidos.

Tabla I-1. Distribuciones y rangos batimétricos conocidos de las especies recolectadas y nuevos registros.

Especie	Rango de distribución conocida	Nuevo rango de distribución	Gradiente batimétrico conocido	Nuevo registro batimétrico
<i>Aplidium meridianum</i> (Sluiter, 1906)	Circumpolar (Antártida), Islas Kerguelen, Crozet y Heard	Río de la Plata	0-1.674 m	-
<i>Aplidium variabile</i> (Herdman, 1886)	Circum-Subantártica	-	20-1.097 m	-
<i>Aplidium marplatensis</i> sp. nov.	-	Río de la Plata	-	250 m
<i>Aplidium puella</i> sp. nov.	-	Río de la Plata	-	308 m
<i>Synoicum georgianum</i> Sluiter, 1932	Patagonia, Islas Georgias del Sur, Islas Shetland del Sur, Península Antártica, Tierra de Wilkes, Tierra Adélie, Islas Kerguelen	Río de la Plata	0-552 m	819 m
<i>Synoicum molle</i> (Herdman, 1886)	Río de la Plata	-	1.097 m	308 m
<i>Synoicum</i> sp.	-	Río de la Plata	-	319 m
<i>Polysyncraton trivolutum</i> (Millar, 1960)	Islas Malvinas, Estrecho de Magallanes y Patagonia, Mar de Weddell, Península Antártica, Islas Georgias del Sur, Islas Kerguelen, Tierra Adélie	Río de la Plata	70-935 m	1.398 m
<i>Sycozoa umbellata</i> (Michaelsen, 1898)	Desde Tierra del Fuego al Norte de la Patagonia, Estrecho de Magallanes, Islas Gerogias del Sur	Río de la Plata	20-102 m	647 m
<i>Protoholozoa pedunculata</i> Kott, 1969	Estrecho de Magallanes y Pasaje de Drake, Tierra del Fuego, Península Antártica, Mar de Scotia, Islas Gerogias y Sandwich del Sur, cuenca del Pacífico Sudeste	Río de la Plata	1.950-5.631 m	1.144 m
Aplousobranchia	-	Río de la Plata	-	3.282 m
<i>Ascidia meridionalis</i> Herdman, 1880	Río de la Plata	-	740-1.097 m	1.308 m
<i>Caenagnesia complementa</i> Monniot F. & Monniot C., 1976	Río de la Plata	-	1.661-1.679 m	1.404 m
<i>Cnemidocarpa drygalskii</i> (Hartmeyer, 1911)	Islas Shetland del Sur, Estrecho Bransfield, Península Antártica, Mar de Weddell, Mar de Ross,	Río de la Plata	200-1.376 m	-

	Tierra Guillermod, Islas Kerguelen, Crozet y Macquarie			
<i>Styela squamosa</i> Herdman, 1881	Cosmopolita	-	600-5.000 m	-
<i>Styela</i> sp.	-	Río de la Plata	-	725-1.395 m
<i>Pyura pilosa</i> Monniot C. & Monniot F., 1974	Tierra del Fuego, Islas Macquarie y Kerguelen, Tasmania, Islas Marion y Crozet	Río de la Plata	100-585 m	1.200 m
<i>Molgula pyriformis</i> Herdman, 1881	Río de Janeiro, Río de la Plata, Islas Orcadas	-	100-1.097 m	2.212 m
<i>Molgula setigera</i> Ärnäck Christie-Linde 1938	Islas Malvinas, Estrecho de Magallanes, Isla de los Estados, Banco Burdwood, Islas Georgias del Sur, Pasaje de Drake, Islas Macquarie	Río de la Plata	3-494 m	1.398 m
<i>Molgula coactilis</i> Monniot C. & Monniot F., 1977	Océano Índico	Río de la Plata	3.240 m	1.395 m
<i>Asajirus indicus</i> (Oka, 1913)	Cosmopolita	-	500-7.880 m	-

Ascidas abisales del Mar de Weddell

Introducción

La planicie abisal (3.000 m a 6.500 m) es el ambiente marino profundo bentónico de mayor extensión y el menos explorado de la Tierra (Smith *et al.*, 2008; Ebbe *et al.*, 2010; Wolley *et al.*, 2016). Se estima que constituye el 65,4% de los ambientes marinos profundos (Watling *et al.*, 2013). La planicie abisal es un ambiente extremo, aunque relativamente estable y homogéneo en comparación con otros ambientes marinos profundos: temperaturas bajas, presiones altas, salinidades de 35 ‰, oxígeno disuelto cercano al límite de saturación (excepto en zonas OMZs) y aportes energéticos escasos y limitados (Sanders, 1968; Thistle, 2003; Ramírez-Llorda *et al.*, 2010; Sweetman *et al.*, 2017). Estos aportes son, no obstante, aprovechados por los organismos que habitan el fondo, los que poseen adaptaciones metabólicas y morfológicas tendientes a maximizar esos recursos. La capa de sedimentos que cubre la planicie abisal puede tener cientos de metros de espesor y es, en su mayor parte, inorgánica (Ramírez-Llorda *et al.*, 2010). Si bien las diferentes cuencas oceánicas de la Tierra se encuentran separadas por barreras topográficas, existen numerosas interrupciones que permiten el flujo de aguas abisales entre una cuenca y otra (Watling *et al.*, 2013).

La ascidiofauna del Océano Antártico ha sido estudiada e inventariada en grandes compilaciones (Kott, 1969; 1971; Monniot y Monniot, 1983). Sin embargo, la fauna del Mar de Weddell permanece como una de las menos estudiadas (Monniot y Monniot, 1994). Hasta el presente, el área cuenta con una lista de 43 especies de ascidias, de las cuales 23 son representantes de ambientes marinos profundos, capturadas en diferentes campañas (Monniot y Monniot, 1994; Sanamyan y Sanamyan, 2002). Ellas son: *Aplidium cyaneum* Monniot & Monniot, 1983; *Aplidium meridianum* (Sluiter, 1906); *Aplidium millari* Monniot & Monniot, 1994; *Polysyncraton trivolutum* (Millar, 1960); *Corynascidia cubare* Monniot & Monniot, 1994; *Corynascidia mironovi* Sanamyan & Sanamyan, 2002; *Adagnesia charcoti* Monniot & Monniot, 1973; *Adagnesia weddelli* Monniot & Monniot, 1994; *Ascidia challengerii* Herdman, 1882; *Kaikoja multitentaculata* (Vinogradova, 1975); *Cibacapsa gulosa* Monniot & Monniot, 1983; *Bathystyeloides enderbyanus* (Michaelsen, 1904); *Cnemidocarpa bathyphila* Millar, 1955; *Cnemidocarpa bythia* (Herdman, 1881); *Cnemidocarpa eposi* Monniot & Monniot, 1994; *Cnemidocarpa platybranchia* Millar, 1955; *Styela glans* Herdman, 1881; *Styela squamosa* Herdman, 1881; *Bathypera splendens* Michaelsen, 1904; *Pyura squamata* Harmeyer, 1911; *Culeolus anonymus* Monniot & Monniot, 1976; *Molguloides coronatum* Monniot C., 1978; y *Pareugyrioides arnbackae* (Millar, 1960). El estudio de la biodiversidad en estos ambientes permite comparar e interpretar resultados a nivel de escalas geográficas extensas y de gradientes latitudinales. Pero para ello se requieren esfuerzos de muestro importantes, sobre todo en lo que refiere a las aguas marinas profundas.

Hipótesis

Debido a que las planicies abisales se caracterizan por una homogeneidad de condiciones relativamente limitantes y a la existencia de interrupciones en las barreras topográficas que comunican a las cuencas oceánicas, la fauna de ascidias abisales es diferente de la de ambientes más someros y presenta un número alto de especies cosmopolitas.

Predicciones

1. En ambientes abisales antárticos se encontrará una fauna de ascidias diferente a la correspondiente a ambientes someros de la Antártida.
2. La ascidiofauna abisal antártica presentará semejanzas con la ascidiofauna de otros ambientes abisales del mundo.
3. Esta fauna presentará adaptaciones morfológicas adecuadas a las limitaciones del ambiente (por ejemplo, reemplazo de estructuras para la filtración por otras necesarias para una dieta carnívora).

Objetivos específicos

1. Identificación hasta nivel específico de ascidias abisales recolectadas en del Mar de Weddell.
2. Actualización de su rango conocido de distribución geográfica y batimétrica.
3. Descripción de la variación morfológica respecto a ascidias de ambientes someros.

Materiales y métodos

Las muestras fueron tomadas entre los meses de enero y abril de 2005 durante la campaña de investigación del bentos profundo ANTXXII/3-ANDEEP III a bordo del RV "Polarstern", perteneciente al Alfred Wegener Institute de Alemania. El material fue recolectado mediante rastra Agassiz, entre 1.200 y 5.000 m de profundidad, en diferentes localidades del Mar de Weddell, Antártida (Cuenca Powell, Kapp Norvegia y Cuenca Weddell entre 61°S y 70°S y 0°Oy 49°O). Los objetivos de esta expedición articularon con los siguientes programas: (1) CeDAMar (Census of the Diversity of the Abyssal Marine life), cuyo propósito es documentar la diversidad de las planicies abisales, para el conocimiento de causas históricas y factores ecológicos que regulan la biodiversidad; y (2) ANDEEP (estudio del mar profundo Antártico en el sector Atlántico), cuyo principal objetivo es la evaluación de endemismos y/o gradientes latitudinales comparando la biodiversidad hallada con la correspondiente a otras latitudes e infiriendo la existencia de barreras biogeográficas para la distribución de la fauna abisal.

Las ascidias se separaron a bordo, se fotografiaron in vivo y se relajaron durante un mínimo de 2 horas en agua de mar con cristales de mentol. Luego se fijaron en formalina 5% diluida en agua de mar y se almacenaron con el fijador, en bolsas cerradas de plástico para el traslado al laboratorio de Ecología Marina (IDEA-CONICET, UNC). En el caso de las ascidias coloniales, se removió un mínimo de 10 zooides por colonia, los cuales se observaron y analizaron bajo lupa estereoscópica provista de cámara de fotos. Cada zooide fue medido y fotografiado. Para los especímenes solitarios, los ejemplares fueron disectados, y sus estructuras estudiadas bajo lupa y fotografiadas. Para una mejor observación se empleó en algunos casos, la tinción Rosa de Bengala. Todos los especímenes fueron depositados en la colección del Museo de Zoología, Universidad Nacional de Córdoba.

El estado actual de los nombres y las entidades específicas se verificó a través de literatura y mediante los sitios web del Registro Mundial de Especies Marinas (WoRMS) (www.marinespecies.org) y del Registro de Especies Marinas Profundas (WoRDSS) (www.marinespecies.org/deepsea). El rango de distribución se verificó a través de literatura y mediante el sitio web de la Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (www.gbif.org).

Resultados y discusión

Fueron recolectadas un total de 7 especies de ascidias, una colonial y las restantes solitarias (Fig. I-23). Cinco especies fueron registradas por primera vez en el área de estudio, ampliando su rango de distribución conocida. Una de ellas, *Culeolus likae*, también amplió su rango batimétrico conocido, extendiéndose hacia una menor profundidad. Con la excepción de *Corynascidia suhmi*, cuyo límite más somero de distribución vertical es de 107 m, las restantes 6 especies son propias de ambientes profundos (<200 m). No obstante, 5 de ellas también presentan registros en la zona del talud. Sólo *Culeolus likae* presenta una distribución abisal exclusiva (Tabla 6). En relación a su distribución geográfica, todas son cosmopolitas. Cabe destacar que 3 de ellas presentaron registros en el Atlántico Sudoccidental y en el Océano Antártico. Ninguna resultó endémica para la zona.

Se aumenta a 48 el número de especies de ascidias profundas conocidas para el Mar de Weddell.



Fig. I-23. Mapa del área de estudio detallando los puntos donde las muestras fueron recolectadas.

Lista de especies

Orden **APLOUSOBRANCHIA** Lahille, 1886

Familia **HOLOZOIDAE** Berrill, 1950

Género ***Protoholozoa*** Kott, 1969

Protoholozoa pedunculata Kott, 1969

Orden **PHLEBOBRANCHIA** Lahille, 1886

Familia **CORELLIDAE** Lahille, 1888

Género ***Corynascidia*** Herdman, 1882

Corynascidia suhmi Herdman, 1882

Orden STOLIDOBRANCHIA Lahille, 1886

Familia **PYURIDAE** Hartmeyer, 1908

Género **Culeolus** Herdman, 1881

Culeolus suhmi Herdman, 1881

Culeolus anonymus Monniot C. & Monniot F., 1976

Culeolus likae Sanamyan & Sanamyan, 2002

Familia **MOLGULIDAE** Lacaze-Duthiers, 1877

Género **Oligotrema** Bourne, 1903

Oligotrema lyra Monniot C. & Monniot F., 1973

Género **Asajirus** Kott, 1989

Asajirus indicus (Oka, 1913)

Descripciones

Orden **APLOUSOBRANCHIA** Lahille, 1886

Familia **HOLOZOIDAE** Berril, 1950

Género **Protoholoza** Kott, 1969

Protoholoza pedunculata Kott, 1969

Referencias y sinonimia: *Protoholoza pedunculata* Kott, 1969: 35, figs. 17-20; Monniot y Monniot, 1982: 103, pl. 1C; fig. 3; Monniot y Monniot, 1983: 36, pl. 5A; Sanamyan y Sanamyan, 2002: 315, figs. 6A-C; Tatián *et al.*, 2005: 209.

Material examinado: 1 ejemplar; rastra; 61°45'S 47°7'O; 1.180 m; 20 de marzo de 2005 (Fig. I-24).

El único ejemplar recolectado posee una cabeza de 2 cm de extensión y un pedúnculo de 2 cm de extensión (Fig. I-24). El pedúnculo, que presenta el mismo diámetro a lo largo de toda su longitud, no muestra rizoides ni restos de sustrato en la base, lo cual indicaría que la colonia se encontraba anclada sobre una superficie rocosa. La túnica es transparente y libre de epibiontes y material incrustante. Los zooides se ubican en hileras oblicuas en la cabeza de la colonia. Las características de los zooides son las mismas que las descritas para esta especie en la sección anterior.

Observaciones

Si bien *Protoholoza pedunculata* es frecuente en los mares Antárticos y Sub-Antárticos, este es el primer registro de la especie en el Mar del Weddell.



Fig. I-24. Colonia de *P. pedunculata* en vivo.

Familia **CORELLIDAE** Lahille, 1886
Género ***Corynascidia*** Herdman, 1882

Corynascidia suhmi Herdman, 1882

Referencias y sinonimia: *Corynascidia suhmi* Herdman, 1882: 186; Kott, 1969: 87; Millar, 1988: 1429; Monniot y Monniot, 1994: 22, fig. 2B; Sanamyan y Sanamyan, 2002: 335, fig. 19; Sanamyan y Sanamyan 2005: 2006, fig. 1; Monniot *et al.*, 2011: fig. 16.

No *Corynascidia suhmi* Hartmeyer, 1924: 19 (= *Corynascidia hartmeyeri* Monniot & Monniot, 1994).

Material examinado: 1 ejemplar; rastra; 68°32'S 20°24'O; 4.930 m; 27 de febrero de 2005 (Figs. I-25A-C).

El ejemplar, sin el pedúnculo, mide 7,5 cm de largo y 2 cm de ancho. El pedúnculo se extiende 5 cm y presenta un diámetro que permanece constante hasta la mitad del mismo para luego ensancharse levemente hasta la base. Ésta no presenta rizoides ni restos de sedimento, probablemente debido a que se hallaba anclada a un sustrato rocoso. La túnica es transparente, fina y completamente libre de material exógeno (Fig. I-25A). Su consistencia es débil. Ambos sifones se ubican hacia un lado del animal. El sifón oral se ubica a corta distancia del pedúnculo. El sifón atrial se dispone aproximadamente a media distancia entre el pedúnculo y la región posterior. Los tentáculos orales son largos y filiformes. En número de 104, grandes y pequeños, se insertan en un círculo. La banda perifaríngea, circular y de bordes lisos, envuelve en una corta "V" al tubérculo dorsal, que presenta forma de "J" (Fig. I-25B). La lámina dorsal está compuesta por lengüetas triangulares. Fuertes haces musculares atraviesan la región dorsal del animal, desde un extremo del sifón oral hasta el otro extremo del sifón atrial. Se extienden desde la zona media dorsal hasta 1/3 del cuerpo, culminando abruptamente. Haces musculares circulares más finos se distribuyen en ambos sifones. El resto del manto carece de musculatura. El saco branquial presenta estigmas espiralados. Cada estigma realiza dos vueltas aproximadamente. Los tamaños de los espirales no son regulares. Se pueden encontrar espirales pequeños entre otros más grandes (Fig. I-25C). Los vasos longitudinales son numerosos: 73 vasos en el costado derecho del cuerpo y 80 en el izquierdo. También se detectaron, aunque en menor número, papilas en forma de "T". Cada espiral es interrumpida por 1 ó 2 vasos longitudinales. El tracto digestivo se ubica por debajo del saco branquial, desplazado hacia la derecha del cuerpo, describe una pequeña curva en

la parte posterior. El estómago tiene forma de barril, presenta 20 pliegues. El recto se extiende hacia el borde atrial en paralelo a la lámina dorsal y al gonoducto. No pudo observarse el borde anal. Las gónadas se ubican en el centro de la curva intestinal. La masa testicular se distinguió claramente de los ovocitos.

Observaciones

A partir de una revisión de ejemplares de *C. suhmi* provenientes del Hemisferio Sur (Kott, 1969 y Millar, 1988) y del Atlántico Norte (Hartmeyer, 1924), Monniot y Monniot (1994) remarcaron que se trataban de entidades específicas diferentes, proponiendo en el último caso una especie nueva: *Corynascidia hartmeyeri*. Los caracteres que diferencian a *C. hartmeyeri* son: lámina dorsal lisa, menor número de vasos longitudinales por estigma espiralado y borde anal sin lóbulos. En base a nuevo material recolectado en el Atlántico Norte (Sanamyan y Sanamyan, 2005) y en el Atlántico Sudoccidental (Sanamyan y Sanamyan, 2002), Sanamyan y Sanamyan no adhirieron a la existencia de *C. hartmeyeri*. Para ellos las observaciones de Monniot y Monniot (1994) de la lámina dorsal y del borde del ano fueron erróneas, lo que es difícil de asegurar. En el presente trabajo se mantiene a *C. hartmeyeri*. Sin embargo, la presencia de *C. suhmi* es posible a lo largo del Atlántico Norte, considerando su distribución cosmopolita.

Sanamyan y Sanamyan (2005) proponen tres caracteres diferenciales entre poblaciones de *C. suhmi* del Hemisferio Norte y Sur. Uno de ellos (el número de vasos transversales) es descartado por estar asociado al crecimiento del animal. Nuestro ejemplar posee uno de los caracteres señalados por estos autores para las poblaciones del Sur (forma de la banda perifaríngea). El otro carácter (número de vasos longitudinales), concuerda parcialmente con lo antes descrito para dichas poblaciones (Tabla 7), por lo que es difícil asegurar que tales caracteres sean suficientemente robustos y estables para diferenciar entre poblaciones del Norte y poblaciones del Sur. Como bien señalan Sanamyan y Sanamyan (2005), se requiere más material para poder confirmar definitivamente esta hipótesis.

El presente es el primer registro de la especie en el Mar de Weddell.

Tabla 7. Caracteres diferenciales entre poblaciones de *C. suhmi* del Norte y *C. suhmi* del Sur.

	<i>C. suhmi</i> Norte	<i>C. suhmi</i> Sur	<i>C. suhmi</i> Mar de Weddell
N° de vasos longitudinales o papilas	3 cada dos espirales	2 por espiral	1 ó 2 por espiral
Banda perifaríngea	Lamela posterior al tubérculo dorsal en forma de "V"	Sin lamela posterior al tubérculo dorsal en forma de "V"	Sin lamela posterior al tubérculo dorsal en forma de "V"

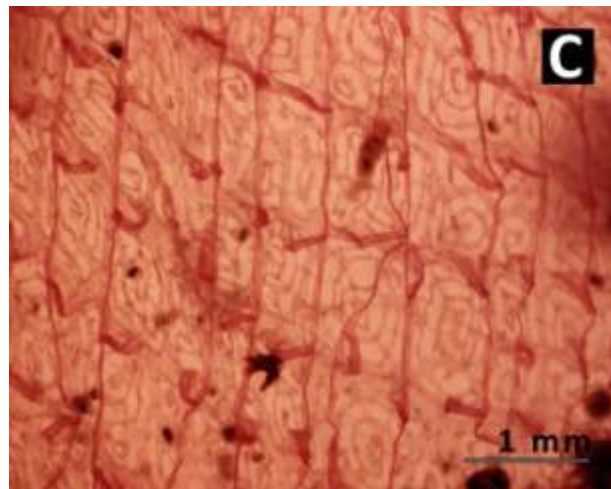
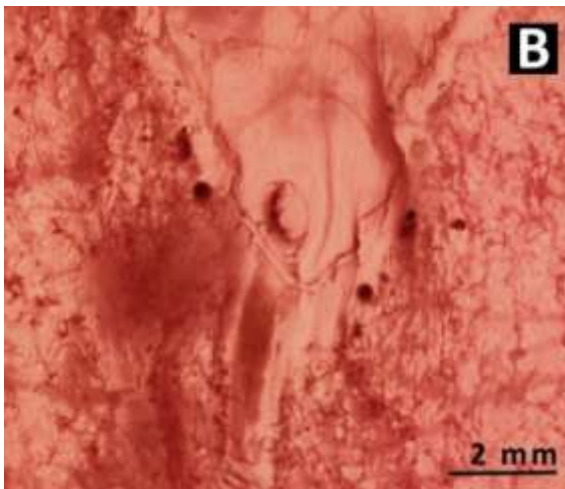
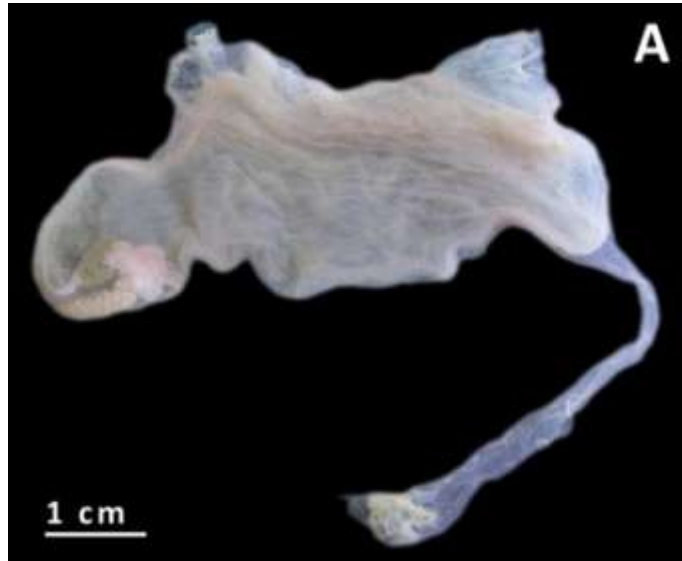


Fig. I-25. *Corynascidia suhmi*. **A:** ejemplar en vivo. Tonalidad rosa: masa testicular. Tonalidad naranja pálido: oocitos. Tonalidad verde oliva: estómago; **B:** detalle de banda perifaríngea sin lamela posterior al tubérculo dorsal; **C:** detalle de saco branquial: estigmas en espiral y vasos longitudinales. **B, C:** tinción Rosa de Bengala.

Género *Culeolus* Herdman, 1881

Culeolus suhmi Herdman, 1881

Referencias y sinonimia: *Culeolus suhmi* Herdman, 1881: 86; Monniot y Monniot, 1973: 453, fig. 28 A, 29; Monniot y Monniot 1974: 765; Monniot y Monniot, 1985a: 300, fig. 10A; Monniot y Monniot, 1985b: 31; Millar, 1955: 232; Millar, 1959: 199 (parte: todo excepto material de estaciones 663 y 668), figs. 11A, 11C, 11D Y 11E; Sanamyan y Sanamyan, 2002: 350, fig. 28; Sanamyan y Sanamyan, 2005: 2015, fig. 8; Sanamyan y Sanamyan 2006: 331, fig. 13; *Culeolus ushakovi* Redikorzev, 1941: 183; *Culeolus murrayi* Vinogradova, 1970, 498. No *Culeolus suhmi* Millar, 1970: 136 (= *Culeolus anonymus*).

Material examinado: 5 ejemplares; rastra; 63°34'S 50°41'O; 2.610 m; 14 de marzo de 2005 (Figs. I-26A-D).

La totalidad de los ejemplares presenta la misma apariencia externa y un tamaño similar. En promedio midieron 5,5 cm de ancho y 3,5 cm de largo. El cuerpo es ovoide y algo robusto. La túnica es gruesa, coriácea y opaca. Presenta una tonalidad marrón-parduzca. Está cubierta en su totalidad por vesículas (Fig. I-26C). En la región anterior, presenta un pedúnculo delgado que puede llegar a extenderse más del doble de la longitud del cuerpo. El sifón oral se ubica en la región antero-dorsal. El sifón atrial se ubica en la zona postero-dorsal y está rodeado completamente por una cresta circular con ondulaciones, conformada por papilas densamente distribuidas (Fig. I-26A). Las papilas que conforman esta cresta también están tapizadas por vesículas, como el resto de la túnica. Algunos de los ejemplares presentan una extensión longitudinal de dichas papilas en la línea medio ventral. Otros carecieron de la misma. Los tentáculos orales son anchos y con ramificaciones de 1° y 2° orden. Unos 25 tentáculos, de tamaños grandes y pequeños, se distribuyen intercaladamente en un círculo. El velo oral presenta un borde liso y una textura con burbujas. La banda perifaríngea es doble y circular, con leves ondulaciones. El tubérculo dorsal tiene forma de “J”. La lámina dorsal es una serie de lengüetas triangulares independientes, que se extienden desde la base del tubérculo dorsal hasta la entrada del esófago. El manto es delicado y fino, pero la musculatura, fuerte y gruesa. Una serie de haces musculares longitudinales y transversales forma una red cuadriculada que cubre la totalidad del cuerpo. El saco branquial se reduce a una red de vasos longitudinales y transversales, sin estigmas. Hay 6 pliegues por cada lado. La fórmula branquial del ejemplar de mayor tamaño es:

E - 2 (8) 6 (10) 6 (12) 7 (15) 7 (12) 6 (11) 4-LD

LD - 4 (13) 5 (11) 6 (12) 10 (11) 8 (9) 4 (9) 4 - E.

El tubo digestivo forma una curva abierta. El esófago es corto. El estómago está completamente cubierto por divertículos hepáticos. El borde anal es multiobulado (Fig. I-26D). Tanto el número como la cantidad de lóbulos por gónada pueden variar. En el costado izquierdo hay dos gónadas, una de las cuales se ubica dentro del tubo digestivo. El costado derecho puede presentar dos o tres gónadas. Excepto en un ejemplar mutilado, en los restantes 4 ejemplares se observaron dos gónadas lobuladas en cada cara. El número de lóbulos gonadales varía entre 1 y 8. La posición de las gónadas en relación al tubo digestivo es constante, pero el número de lóbulos por gónada varió. En el lado izquierdo del cuerpo, ambas gónadas poseen el mismo tamaño que el asa descendente del tubo digestivo (Fig. I-26B). El número de lóbulos de la gónada ubicada dentro del tubo digestivo es entre 4 y 6. El número de lóbulos de la gónada que se ubica por fuera de la curva del tubo digestivo es entre 5 y 8. En el costado derecho, las dos gónadas se ubican paralelas en relación al endostilo y entre sí. La gónada posterior, más cercana al endostilo, es en todos los casos más corta que la gónada anterior. El número de lóbulos de la gónada posterior es de 3. El número de lóbulos de la gónada anterior varía entre 5 y 7.

Observaciones

El género *Culeolus* cuenta con unas de las descripciones más pobres dentro de Ascidiacea (Monniot y Monniot, 1976; Kott, 2002; Sanamyan y Sanamyan, 2002). Ello se debe fundamentalmente a la escasez de ejemplares recolectados y a una alta variabilidad intraespecífica en caracteres frecuentemente utilizados en las identificaciones. En el caso de *Culeolus*, estos caracteres son la posición y número de las gónadas y la estructura de la cresta postero-ventral (Sanamyan y Sanamyan 2002, arco postero-ventral, según Kott, 1969). Monniot y Monniot (1976) utilizaron la posición de las gónadas en relación entre sí y con la curva intestinal y la forma del ano para establecer diferencias entre *C. suhmi* y *C. anonymus*, la otra especie

relacionada, citada para el área del Atlántico Sudoccidental. En base al estudio de nuevo material y en revisiones de material previamente identificado, Sanamyan y Sanamyan (2002) excluyeron a ambos como caracteres comparativos válidos debido a que presentan una alta variabilidad. Concluyeron que la única característica suficientemente estable para distinguir entre *C. anonymus* y *C. suhmi* reside en la forma general de la cresta (Tabla 8). El número de gónadas dentro de ciertas especies del género *Culeolus* puede variar. Este es el caso de *C. suhmi* (Sanamyan y Sanamyan, 2005). Luego del estudio de nuevo material, los autores concluyeron que el número de gónadas en la cara derecha, aunque en la mayoría de los ejemplares es de 2, puede ser de 3. Anteriormente, (Sanamyan y Sanamyan, 2002) habían establecido que se trataba de una anomalía.

Este es el primer y único registro de *C. suhmi* en el Océano Antártico. Constituye también el registro más austral y el único sitio geográfico que comparte con *C. anonymus*.

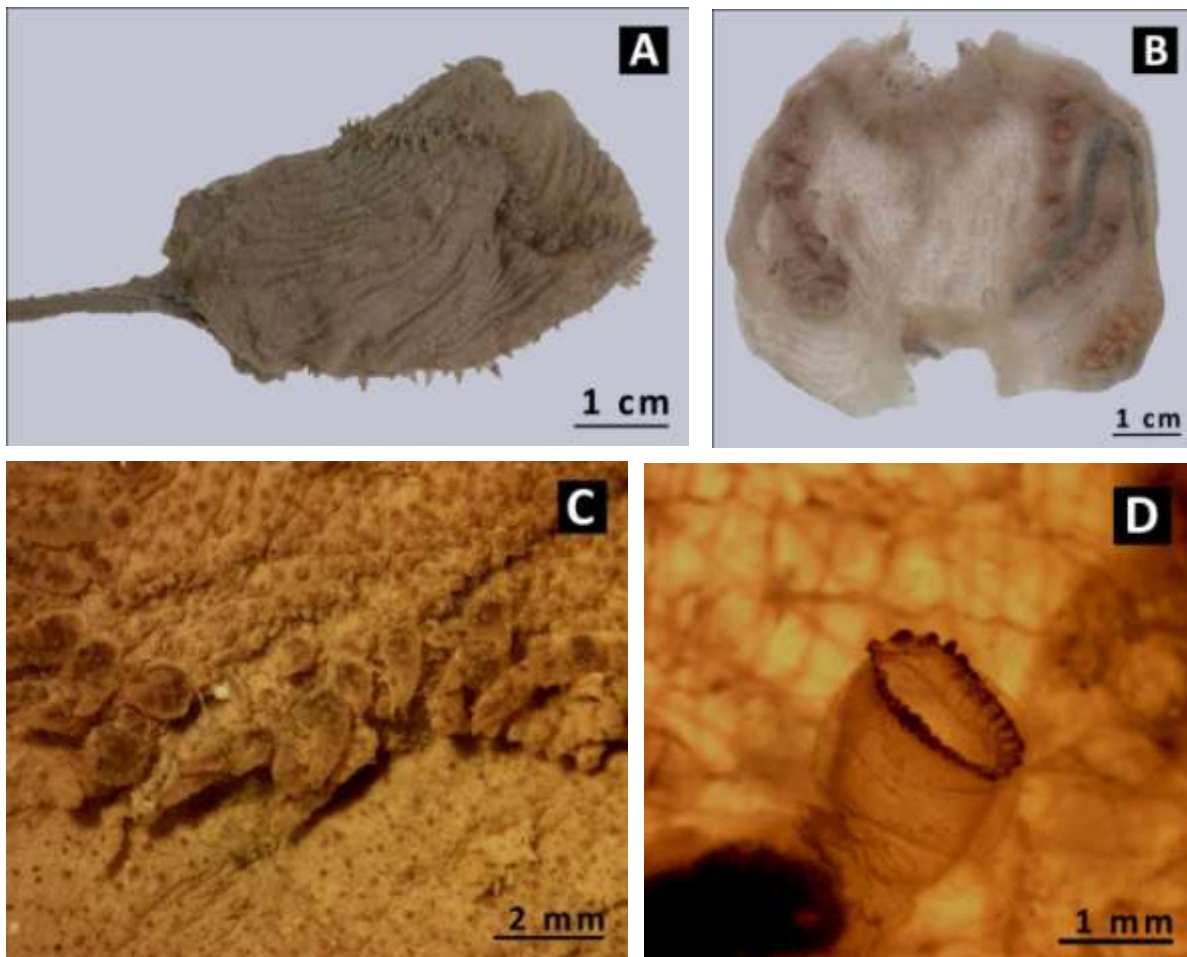


Fig. I-26. *Culeolus suhmi*. **A:** ejemplar en vivo; **B:** gónadas, sistema digestivo y musculatura; **C:** detalle de papilas de la cresta postero-ventral y vesículas de la túnica; **D:** detalle de borde anal.

Culeolus anonymus Monniot C. & Monniot F., 1976

Referencias y sinonimia: *Culeolus anonymus* Monniot y Monniot, 1976: 645, fig. 9; Monniot y Monniot 1982: 121, fig. 29, pl. 3A y 3D; Monniot y Monniot 1985: 31; Sanamyan y Sanamyan 1999:

1862, fig. 20B; Sanamyan y Sanamyan 2002: 344, fig. 25. *Culeolus suhmi* Millar, 1959: 199, figs. 11 B y 11 F (parte: material de estaciones 663 y 668); Millar, 1970: 136, fig. 28.

Material examinado: 1 ejemplar; rastra; 68°32'S 20°34'O; 4.930 m; 27 de febrero de 2005 (Figs. I-27A-C).

El único ejemplar recolectado presenta las características externas propias de *C. anonymus*, aunque el pedúnculo es un poco más corto que lo frecuentemente registrado (Fig. I-27A). El ancho del cuerpo es de 2,7 cm y el largo 1,8 cm. El largo del pedúnculo es de 6,5 cm. La túnica es blanca y de consistencia rígida. Está completamente cubierta por vesículas muy pequeñas, de puntas redondeadas, que dan una apariencia granulada a la superficie del ejemplar (Fig. I-27B). El sifón oral se ubica en la región antero-dorsal, a poca distancia del pedúnculo. El sifón atrial es una hendidura transversal ubicada en la región postero-dorsal. La túnica está rodeada de una cresta de papilas que se interrumpen dorsalmente. En la región ventral, las papilas de la cresta son más gruesas y sus lados se unen, creando una especie de lámina robusta. No hay papilas en la zona media ventral ni en ninguna otra región del cuerpo. Unos 32 tentáculos orales, con ramificaciones de 1° orden, se disponen en un círculo. Intercalan tentáculos grandes, de bases anchas, con tentáculos más pequeños. Algunas de las bases son tan anchas que sobresalen de la línea de inserción y se extienden hacia la apertura oral. No se observó un velo oral. La banda perifaríngea es una lámina simple. Envuelve un tubérculo dorsal en forma de “J” en una “V” muy pronunciada. La lámina dorsal está compuesta por una hilera de unas 20 lengüetas triangulares relativamente grandes. Los fuertes haces musculares forman una red cuadrículada en la totalidad del manto. El saco branquial presenta 6 pliegues por lado. La fórmula de vasos longitudinales del lado izquierdo del saco branquial es:

LD - 2 (7) 2 (6) 3 (9) 3 (7) 3 (6) 2 (4) 4 - E.

El corto esófago conecta con un estómago pequeño, cubierto por dos hileras de divertículos hepáticos. El intestino es largo y grueso. Tanto el asa ascendente como el asa descendente realizan un trayecto curvilíneo. El borde del ano es multilobulado. Se observó un corto velo atrial. La posición y morfología de las gónadas son casi idénticas al esquema presentado por Monniot y Monniot (1973) para ejemplares de *C. suhmi* del Atlántico Norte (Fig. I-27C). Hay dos gónadas por cada lado del cuerpo. En el izquierdo, hay una gónada con un solo lóbulo dentro del asa o curva intestinal. La gónada que se ubica por fuera del asa presenta 2 lóbulos y se ubica por encima del borde del asa intestinal. Ambas gónadas de la cara derecha se disponen paralelas al endostilo, una debajo de la otra. La gónada dorsal presentó 2 lóbulos, mientras que la gónada ventral presentó sólo 1.

Observaciones

Millar (1959) fue el primero en reconocer dos entidades diferentes basado en la morfología de las crestas postero-ventrales de varios ejemplares de *Culeolus*, a los que denominó provisoriamente como *C. suhmi*. Monniot y Monniot (1976), tras estudiar nuevo material, caracterizaron a todos aquellos ejemplares con crestas posteriores interrumpidas dorsalmente como *Culeolus anonymus*. Los autores describieron originalmente dos poblaciones de acuerdo a la caracterización del aspecto externo: un grupo con una cresta continua y el otro con una cresta compuesta por papilas separadas. Sin embargo, muestreos subsiguientes evidenciaron la existencia de formas intermedias (Monniot y Monniot, 1982) producto de variaciones intraespecíficas. El número de pliegues branquiales también puede variar en *C. anonymus*. Si bien lo más frecuente son 6 pliegues por cara, Sanamyan y Sanamyan (1999) observaron 5 pliegues en ejemplares del Indo-Pacífico.

Otras especies de *Culeolus* registradas en el Océano Antártico son: *C. antarcticus*, *C. likae*, *C. pinguis* y *C. recumbens*. *C. anonymus* se diferencia claramente de *C. antarcticus* y de *C. likae* por la forma de la cresta postero-ventral y por el número de gónadas. Las crestas de *C. antarcticus* y *C. likae* consisten en dos láminas que envuelven la apertura atrial y se interrumpen dorsalmente, más una tercera lámina que recorre la línea medio-ventral hasta la mitad del cuerpo. *C. antarcticus* tiene una gónada lobulada a cada lado del cuerpo, mientras que *C. likae* presenta tres gónadas por cada lado. *C. pinguis* cuenta con una cresta postero-ventral que rodea la apertura atrial y dos gónadas bilobuladas a cada lado. Finalmente, *C. recumbens* carece de gónadas ubicadas externamente al asa intestinal en la cara izquierda y la cresta postero-ventral rodea completamente la apertura atrial.

En una revisión del género, Kott (2002) postula la conespecificidad entre *C. anonymus* y *C. suhmi*. En este estudio no adherimos a esa propuesta. Tampoco a la descripción de las gónadas de la especie (testículos foliculares divididos en 4 o más en cada ovario). Las gónadas de *C. anonymus* y *C. suhmi* son variables y casi idénticas, pudiendo presentar entre 1 y 8 lóbulos. Si bien el único carácter robusto para diferenciar entre *C. suhmi* y *C. anonymus* radica en la configuración de la cresta postero-ventral (Sanamyan y Sanamyan, 2002), el hallazgo de poblaciones de las dos especies en el Mar de Weddell, ambas con características internas más frecuentemente halladas en la otra, podría estar indicando que se tratan de la misma entidad. No obstante, hasta que una mayor cantidad de material sea analizado y sea complementado con análisis moleculares, se mantiene a *C. anonymus* y a *C. suhmi* como especies separadas.

Tabla 8. Diferencias entre *C. suhmi* y *C. anonymus*.

	<i>Culeolus suhmi</i>	<i>Culeolus anonymus</i>
Cresta postero-ventral: posición	Encierra completamente el sifón atrial. Puede extenderse en una línea media ventral.	Se interrumpe dorsalmente. No se extiende en una línea media ventral.
Cresta postero-ventral	Está constituida por papilas densamente agrupadas.	Puede estar constituida por papilas o por una lámina continua.
Distribución geográfica	Océanos Atlántico Norte, Índico, Pacífico Norte y Antártico.	Océanos Pacífico Sudoccidental, Atlántico Sudoccidental y Antártico.

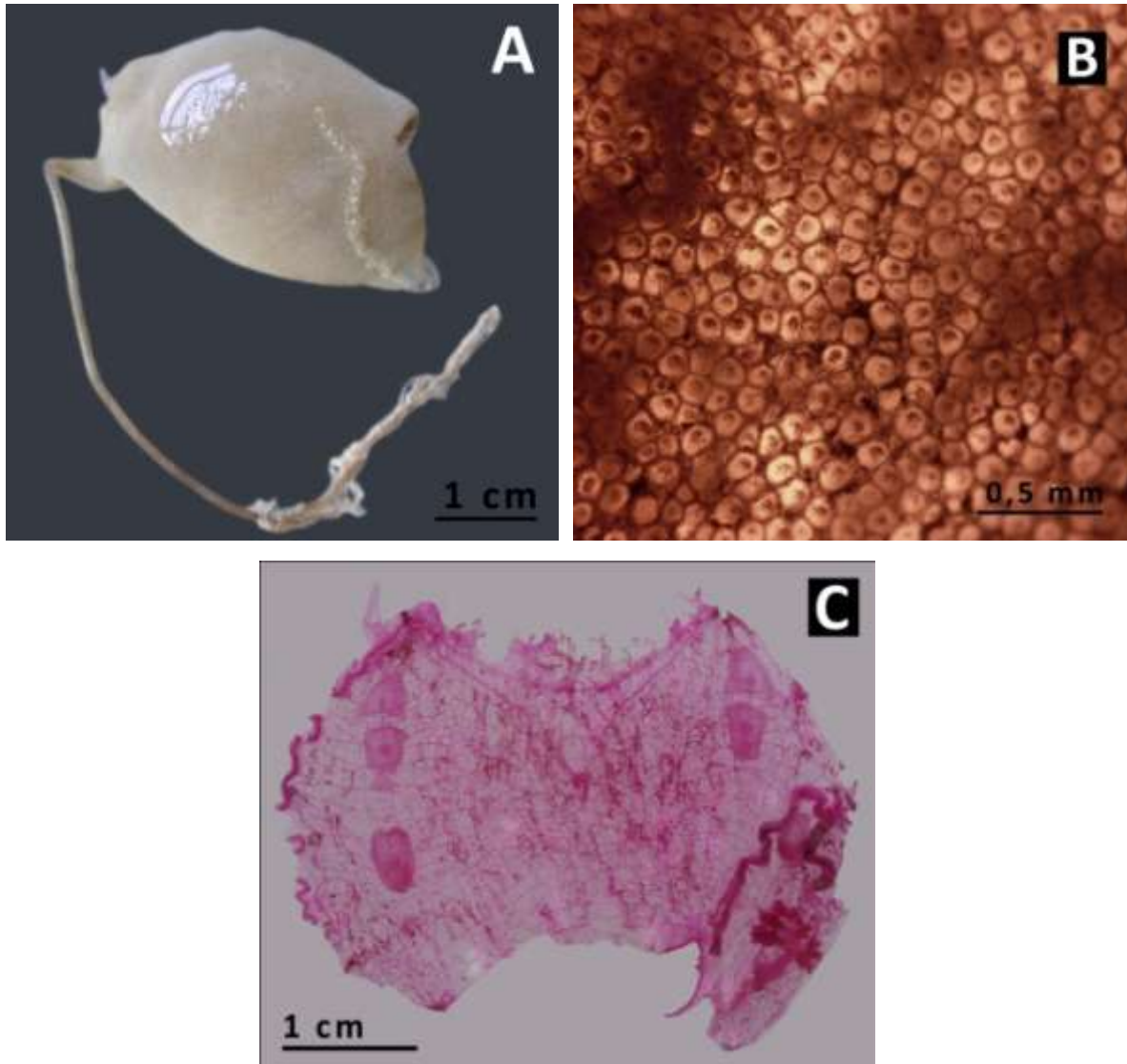


Fig. I-27. *Culeolus anonymus*. **A:** ejemplar fresco; **B:** detalle de vesículas de la túnica; **C:** disposición de gónadas y sistema digestivo. Se observa la musculatura. Tinción Rosa de Bengala.

Culeolus likae Sanamyan y Sanamyan, 2002

Referencias y sinonimia: *Culeolus likae* Sanamyan y Sanamyan 2002: 347, fig. 26-27.

Material examinado: 1 ejemplar; rastra; 70°40'S 14°43'O; 3.000 m; 22 de febrero de 2005 – 1 ejemplar; rastra; 68°32'S 20°24'O; 4.930 m; 27 de febrero de 2005 (Figs. I-28A-D).

Ambos ejemplares presentan la misma morfología externa (Fig. I-28A), aunque el individuo más grande tiene un pedúnculo de mayor extensión. El ejemplar más pequeño alcanza 4 cm de largo y 1,7 cm de ancho y el pedúnculo 15 cm de extensión. El ejemplar más grande alcanza 10,9 cm largo y 5,2 cm de ancho, mientras que el pedúnculo 1,87 m de longitud. La túnica es blanca, casi transparente, a través de la cual se visibiliza la musculatura. Después de la fijación en formalina adquiere una tonalidad amarillenta. Presenta una apariencia lisa, aunque está totalmente

recubierta por pequeños vesículas con extremos puntiagudos dispuestos algo alejados los unos de los otros (Fig. I-28B). La cresta postero-ventral tiene forma de "T": consta de 3 láminas continuas que culminan en la región media del cuerpo del animal. Las dos láminas que rodean la apertura atrial se interrumpen en la región dorsal, no llegando a conformar un círculo completo. La tercera lámina recorre la línea media ventral. El sifón oral se ubica a una corta distancia del pedúnculo. El sifón atrial se ubica en el extremo posterior y es de grandes dimensiones. En el ejemplar más grande, esta estructura presenta 2 cm de diámetro. Un total de 34 tentáculos orales de tamaños grande, mediano y chico se disponen alternativamente en un círculo. Cuentan con ramificaciones de 3° orden. El tentáculo que se ubica en la región dorsal es el más largo. La banda perifaríngea, ubicada a corta distancia de la apertura oral, está compuesta por dos láminas lisas. Realiza un recorrido en forma de "V" alrededor de un prominente tubérculo dorsal con forma de "J" (Fig. I-28C). La lámina dorsal se extiende desde el tubérculo dorsal hasta la entrada del esófago. Está compuesta por lengüetas triangulares separadas. En el ejemplar de mayor tamaño, se contabilizaron 55 lengüetas. La musculatura es típica del género: fuertes haces longitudinales intercalan con fuertes haces transversales, conformando una red. Fibras circulares más delgadas envuelven ambos sifones. Las branquias tienen 6 pliegues por cada lado. La fórmula branquial del lado izquierdo en el ejemplar más grande es:

LD - 7 (10) 6 (10) 8 (6) 10 (7) 7 (5) 5 (5) 8-E.

La curva intestinal es abierta. El estómago presenta dos hileras de numerosos divertículos hepáticos. Hay un velo atrial amplio, de bordes plegados. El borde anal es liso. Cada gónada consiste en una masa globosa compacta compuesta por numerosos folículos espermáticos dispuestos sobre un ovario corto. Ambas estructuras están embebidas en un gran endocarpo. Las gónadas no presentan lóbulos. Hay tres gónadas acada lado del cuerpo. En el lado izquierdo, una gónada pequeña se ubica dentro del asa intestinal. Las restantes dos se disponen casi paralelas en relación al intestino. En el lado derecho, dos gónadas corren casi paralelas al endostilo, una debajo de la otra. La restante, de mayor tamaño, se ubica hacia dorsal (Fig. I-28D).

Observaciones

Entre los ejemplares analizados, el de menor tamaño, carece de branquias, aparato digestivo y gónadas. Sólo la musculatura, el sistema neural, los tentáculos orales y la lámina dorsal, están intactos. Aún así, el aspecto externo es idéntico a la descripción provista por Sanamyan y Sanamyan (2002) para la especie. En el ejemplar de mayor tamaño la longitud del pedúnculo supera 1 m a la descripción de este carácter detallada por los mismos autores para el ejemplar de mayor tamaño. También supera en 1 cm el largo del cuerpo.

Aunque la posición y estructura de las gónadas puede variar en algunas especies de *Culeolus*, el presente ejemplar muestra la misma disposición y forma que la correspondiente a la descripción de Sanamyan y Samanyan (2002) para el holotipo de *C. likae*. Las únicas diferencias consisten en el número de tentáculos orales (20 en relación a 34 del presente ejemplar), la forma del tubérculo dorsal (forma de "S" en relación a forma de "C") y el borde del ano (con dos lóbulos en relación a liso). La diferencia en el número de tentáculos puede deberse a que anteriormente se hayan contabilizado la totalidad de tentáculos, sino sólo los medianos y grandes. La forma del tubérculo dorsal es variable en numerosas especies de ascidias, por lo que no consideramos que constituya un carácter diagnóstico a nivel específico. El borde del ano puede ser producto de una defectuosa conservación.

Este es el tercer registro que se tiene de *C. likae*, aumentando a 7 el número de ejemplares descriptos. Se amplía tanto su rango geográfico como su rango batimétrico, siendo el presente el registro más austral y el más somero.

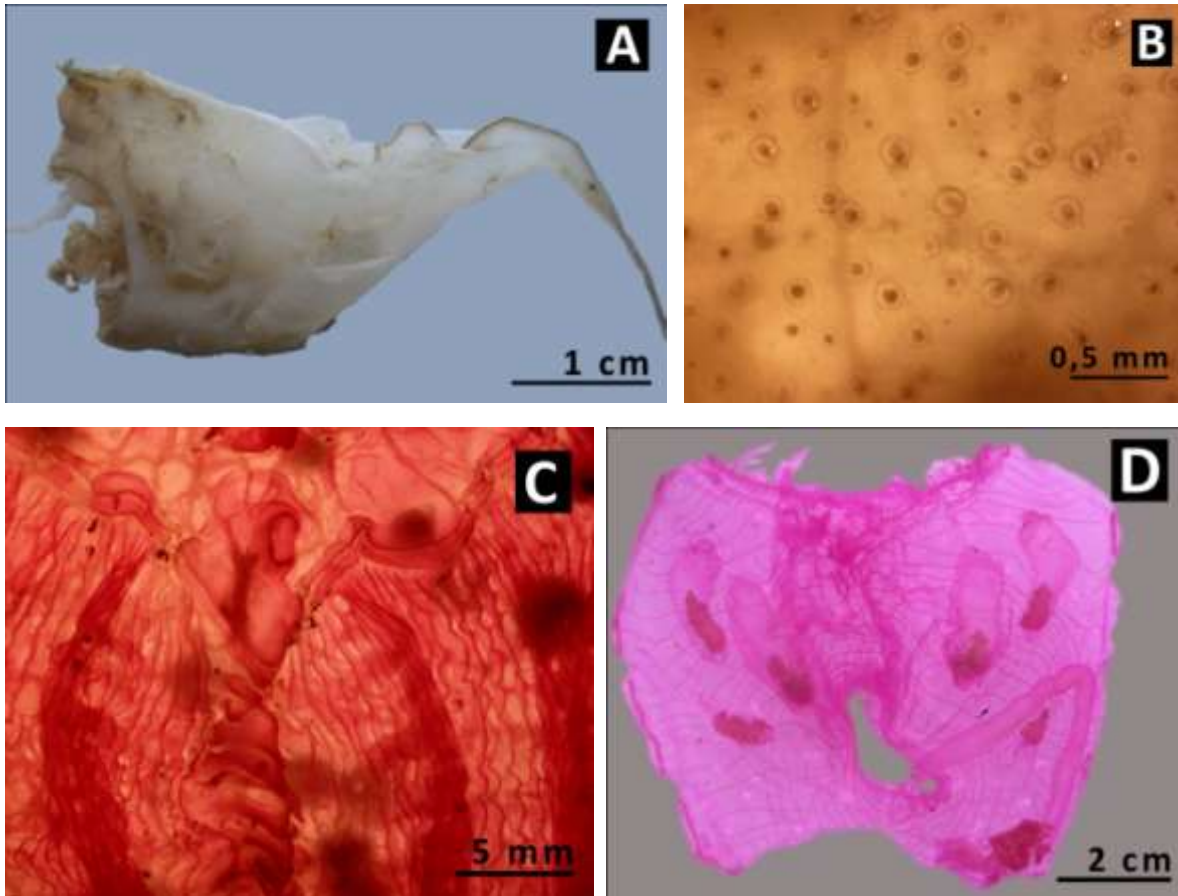


Fig. I-28. *Culeolus likae*. **A:** ejemplar vivo; **B:** detalle de vesículas de la túnica; **C:** banda perifaríngea, tubérculo dorsal y lámina dorsal. Se observa el saco branquial; **D:** gónadas y sistema digestivo. Se observa la musculatura. **C, D:** tinción Rosa de Bengala.

Familia **MOLGULIDAE** Lacaze-Duthiers, 1877

Género ***Oligotrema*** Bourne, 1903

Oligotrema lyra (Monniot C. & Monniot F., 1973)

Referencias y sinonimia: *Gasterascidia lyra* Monniot y Monniot, 1973: 457, figs. 31E-F, 32, 33A; Monniot y Monniot, 1974: 777; Monniot y Monniot, 1977: 697; Monniot y Monniot, 1984a: 209; Monniot y Monniot, 1984b: 131; Monniot y Monniot, 1985: 35; Monniot y Monniot, 1990: 251, figs. 1B, 5A-C. *Oligotrema lyra* Kott, 1989: 526, Sanamyan y Sanamyan, 1999: 1873; Tatián *et al.*, 2011: fig. 1.

Material examinado: 4 ejemplares; rastra; 62°9'S 49°3'O; 3.400 m; 18 de marzo de 2005 (Figs. I-29A-D).

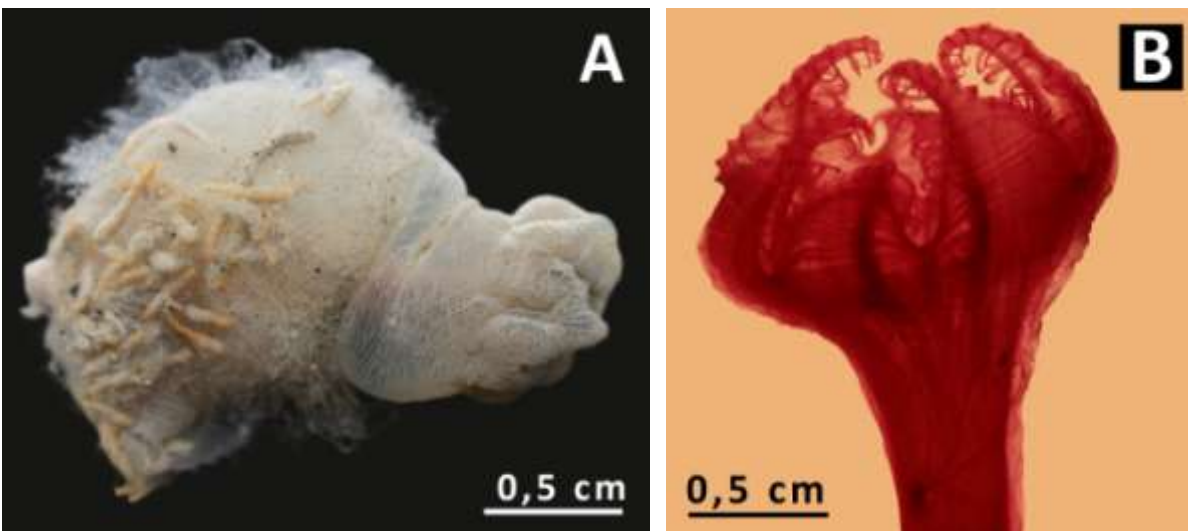
Los 4 ejemplares miden entre 3,6 y 2,2 cm de largo (distancias entre aperturas oral y atrial). La túnica es transparente y se encuentra completamente cubierta por finas proyecciones y algunos restos de detritos (Fig. I-29A). El sifón oral ocupa 1/3 de la longitud total del cuerpo. Está

constituido por 6 lóbulos pinnados (“brazos branquiales” según Kott, 1989) (Fig. I-29B). Su interior está tapizado por 7 hileras de aproximadamente 16 papilas longitudinales. El sistema nervioso es prominente y se ubica en la zona media del sifón. El sifón atrial se ubica en la región posterior. Consiste en una pequeña proyección de tamaño variable. En la base del sifón oral hay 14 tentáculos orales pequeños dispuestos en un círculo. Debajo de esta hilera de tentáculos, el saco branquial presenta numerosas perforaciones circulares que conectan con la cavidad atrial (Fig. I-29C). El manto es transparente y fino. La musculatura es fuerte, densamente distribuida y cubre la mayor parte del cuerpo. El sifón oral se encuentra innervado en toda su longitud por una serie de fibras longitudinales. Los lóbulos orales y la base del sifón presentan haces musculares circulares. A cada uno de los lados del sifón oral, desde la base del mismo hasta la zona media del cuerpo, se extienden fibras musculares longitudinales que cubren ambas gónadas. Entre ambos sifones, en la región dorsal, se distribuyen haces musculares transversales. La región ventral carece de musculatura. El esófago es corto y ancho. Conecta con un estómago redondo de gran tamaño, llegando a ocupar más de la mitad del cuerpo. Presenta paredes lisas y muy finas. Sobre el estómago, justo a la altura del esófago, hay una vesícula con una concreción en su interior. El recto es corto y desemboca en la apertura atrial. Hay dos gónadas a cada lado del cuerpo. Los ovarios tienen una característica forma de “S” y se encuentran completos de oocitos (Fig. I-29D). En el extremo distal del ovario se presentan dos grupos de folículos testiculares, cada uno de los cuales cuenta con un delgado y corto ducto espermático. El oviducto es corto y ancho y desemboca en la cavidad atrial.

Observaciones

En la revisión de la familia Hexacrobilidae, Kott (1989) establece que las especies asignadas a *Sorbera* Monniot & Monniot, 1974 y a *Gasterascidia* Monniot & Monniot, 1968 presentan todos los caracteres de *Oligotrema* y que las diferencias señaladas para cada una de ellas no justifican el mantenimiento de ambos géneros. Para esta autora *Sorbera* y *Gasterascidia* son sinónimo junior de *Oligotrema*.

Si bien esta especie es cosmopolita, sus registros son más frecuentes en el Hemisferio Norte. El presente hallazgo constituye el segundo registro para el Mar de Weddell.



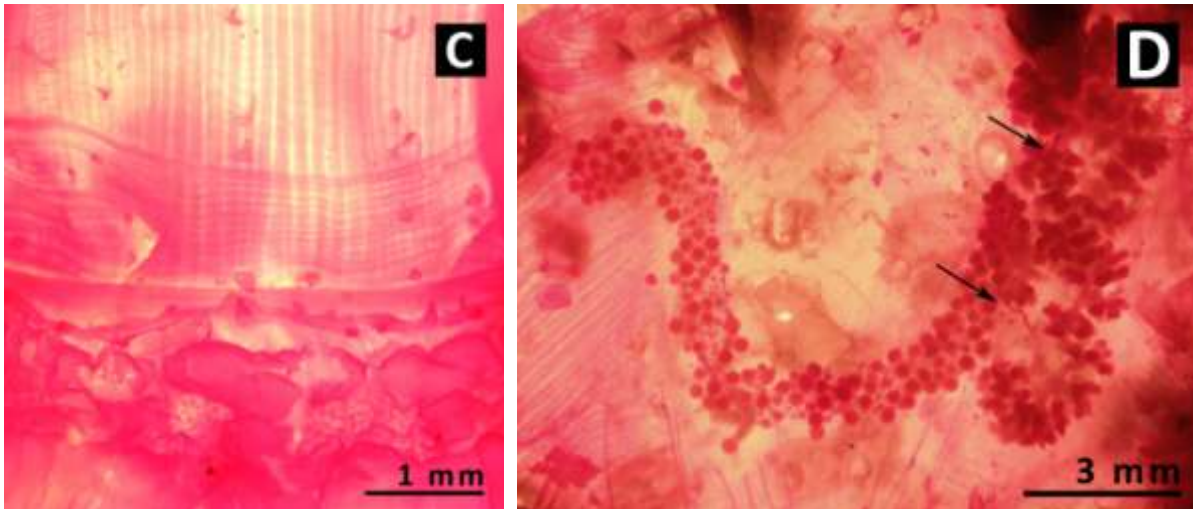


Fig. I-29. *Oligotrema lyra*. **A:** ejemplar en vivo; **B:** sifón oral. Detalle de lóbulos pinnados, musculatura y sistema neural; **C:** detalle de papilas y lóbulos orales, perforaciones faríngeas y musculatura; **D:** gónadas. Flechas: ductos espermáticos. **B, C, D:** tinción Rosa de Bengala.

Género *Asajirus* Kott, 1989

Asajirus indicus (Oka, 1913)

Referencias y sinonimia: *Hexacrobylus indicus* Oka, 1913: 6; *Asajirus indicus* Kott, 1989: 521-524, fig. 1; 1992: 648; Sanamyan y Sanamyan, 1999: 1873; 2006: 339-342; fig. 19.

Materialexaminado: 1 ejemplar; rastra; 70°40'S 14°43'O; 3.000 m; 22 de febrero de 2005 (Fig. I-30).

El único ejemplar posee 3,1 cm de largo y 2,3 cm de ancho (Fig. 28). Excepto por los enormes lóbulos orales (brazos branquiales, según Kott, 1989), el resto de la túnica se halla cubierta completamente por detritos, especialmente restos de arena. La parte ventral presenta cortas y delgadas proyecciones. Las características internas son las mismas que las descritas para la especie en la sección anterior.

Observaciones

A.indicus es una de las especies con mayores rangos geográficos conocidos. Sin embargo, este es el primer registro en el Mar de Weddell.



Fig. I-30. *Asajirus indicus* en vivo. Cara dorsal.

A modo de resumen, se presenta una tabla con las distribuciones y rangos batimétricos de todas las especies recolectadas.

Tabla I-6. Distribuciones y rangos batimétricos conocidos de las especies recolectadas y nuevos registros.

Especie	Rango de distribución conocida	Nuevo rango de distribución	Gradiente batimétrico conocido	Nuevo registro geográfico
<i>Protoholozoa pedunculata</i> Kott, 1969	Río de La Plata, Estrecho de Magallanes y Pasaje de Drake, Tierra del Fuego, Península Antártica, Mar de Scotia, Islas Georgias y Sandwich del Sur, Cuenca del Pacífico Sudeste	-	1.144-5.631 m	Mar de Weddell
<i>Corynascidia suhmi</i> Herdman, 1882	Cosmopolita	-	107-6.489 m	Mar de Weddell
<i>Culeolus suhmi</i> Herdman, 1881	Cosmopolita	-	107-3.489 m	Mar de Weddell
<i>Culeolus anonymus</i> Monniot C. & Monniot F., 1973	Cuenca Argentina, Arco de Scotia, Islas Orcadas, Islas Georgias y Sandwich del Sur, Mar de Weddell, Islas Macquarie	-	2.653-5.798 m	-

<i>Culeolus likae</i> Sanamyan & Sanamyan, 2002	Mar de Scotia y Cuenca Argentina	3.000 m	4.664-5.631 m	Mar de Weddell
<i>Oligotrema lyra</i> (Monniot C. & Monniot F., 1973)	Cosmopolita	-	2.028-5.260 m	-
<i>Asajirus indicus</i> (Oka, 1913)	Cosmopolita	-	500-7.880 m	Mar de Weddell

Capítulo II

Análisis faunístico y de la estructura de los
ensambles de ascidias del talud argentino
(zonación vertical)

Introducción

Los márgenes continentales profundos o taludes, son regiones dinámicas desde los puntos de vista ecológico, geológico, químico e incluso hidrodinámico (Wefer *et al.*, 2003; Ramírez-Llorda *et al.*, 2010). Todos estos procesos, de forma colectiva, ayudan a crear ecosistemas únicos tales como arrecifes fríos de coral, cañones submarinos y zonas de oxígeno mínimo. Cada uno de estos ecosistemas presenta biomasa y productividades inusualmente altas, organismos con adaptaciones fisiológicas particulares y un porcentaje de endemismos aparentemente alto. Bajo esta nueva concepción, los patrones fundamentales de la distribución de especies observados y explicados bajo un contexto inicial de márgenes continentales profundos monótonos ha tenido que ser re-evaluado (Menot *et al.*, 2010; Levin y Sibuet, 2012).

El talud continental argentino adyacente al litoral bonaerense (en cercanías a 38°S) se caracteriza tanto por su geomorfología (Violante *et al.*, 2010) como por su sistema de corrientes (Piola y Rivas, 1997). Se extiende desde 140 m hasta 3500 m de profundidad y está constituido por tres sectores principales: el talud superior (TS) (140 m a 800 m) se caracteriza por una fuerte pendiente; el talud medio (TM) (800 m a 1.300 m), también conocido como Terraza Ewing, presenta una pendiente leve; y el talud inferior (TI), que vuelve a ser de fuerte pendiente y llega hasta 3.500 m, desde donde comienza la emersión continental y la zona abisal. El área presenta una tasa alta de nutrientes provenientes de la Corriente fría de Malvinas y del aporte de la escorrentía del Río de La Plata. Esta estructura oceanográfica, si bien presenta oscilaciones, es constante y genera una producción importante de fitoplancton, con concentraciones de clorofila que superan con frecuencia 1 µg/L (Pereira Brandini *et al.*, 2000; Carreto *et al.*, 2007).

Desde el descubrimiento de una fauna marina profunda diversa, se han esbozado varias hipótesis para intentar explicar los patrones de distribución de diversos organismos bentónicos. Es de particular interés para nuestro estudio la hipótesis que establece que la fauna de los márgenes continentales profundos se caracteriza por una zonación en bandas (Carney *et al.*, 1983; 2005). Debido a las marcadas transiciones físicas propias de los márgenes continentales profundos (disminución de la luz, termoclina, incremento de presión, disminución del aporte de energía y de la fuerza de las corrientes con la profundidad), es esperable encontrar, en paralelo, transiciones bióticas. De hecho, una reciente revisión bibliográfica (Menot *et al.*, 2010) confirmó la existencia de un patrón de zonación en los 6 márgenes continentales profundos más estudiados: Golfo de México, Mar Mediterráneo, Porcupine Seabight (Atlántico Nororiental), Cuenca Cascadia (Pacífico Nororiental) y la emersión continental Chatham (Nueva Zelanda). Es decir, la fauna de dichos taludes siempre presentó tasas de recambio a profundidades determinadas. Sin embargo, los límites de dichas zonas no fueron iguales. Ello estaría indicando la importancia de fenómenos locales en la estructuración de la zonación regional, algo que ya había sido notado por autores como Grassle, Sanders y Smith en la década de 1970.

En una revisión de zonación sobre los márgenes continentales profundos, Carney (2005), establece que para un amplio espectro de taxa, las profundidades de los límites de cada zona coinciden con cambios muy marcados de las condiciones de la columna de agua y del sustrato. Dichos límites, que se evidenciarían como cambios graduales en la composición de las especies, se encontrarían en la transición entre plataforma y talud, en otras áreas del talud superior y en la zona de transición del talud inferior con la emersión continental y planicie abisal.

Para evaluar la estructura de los ensamblajes de ascidias del talud argentino se seleccionó como variable de estudio *a priori* la topografía. Ésta brinda información sobre el efecto de la pendiente y de la estabilidad ambiental, ambas variables previamente relacionadas con la caracterización de los patrones de distribución de las ascidias en otras áreas de estudio. La temperatura y el oxígeno disuelto en cambio, no afectarían la distribución de estos organismos

(Monniot y Monniot, 1994; Havenhand *et al.*, 2005). Monniot y Monniot (1977) demostraron que si bien la profundidad influye en la estructuración de los ensambles de ascidias abisales, su distribución heterogénea o en parches es reflejo de la heterogeneidad del medio. Los ambientes más estables (zonas de pendientes menores) y los suelos lodosos favorecerían el desarrollo de poblaciones de ascidias profundas. En este sentido, los autores observaron la ausencia de ascidias en zonas profundas con tasas altas de aporte de material sedimentario proveniente de la escorrentía de ríos cercanos (Monniot y Monniot, 1974; 1976). En contraposición, registraron abundancias comparativamente más elevadas en zonas abisales más estables (Monniot y Monniot, 1973, 1977).

Si bien se están comenzado a realizar estudios de zonación en los márgenes continentales profundos de Argentina en algunos grupos de invertebrados bentónicos (Muñoz *et al.*, 2012; Figuerola *et al.*, 2014), éstos son escasos. En lo que respecta a la ascidiofauna profunda argentina, sólo existen menciones sobre su ecología trófica y biogeografía en trabajos aislados (Monniot y Monniot, 1978; Monniot y Monniot, 1979). Aún no hay publicaciones que hayan evaluado la estructuración de las ascidias a lo largo del talud.

Hipótesis particular

Los taludes continentales se caracterizan por presentar un patrón de zonación en cuanto a la distribución de ascidias, con zonas cuyos límites varían independientemente de acuerdo a condiciones regionales.

Predicciones

1. Se identificará un patrón de zonación que incluirá al menos 3 zonas;
2. Los límites de las zonas identificadas reflejarán cambios de la topografía local.

Objetivos específicos

1. Determinar cambios en la composición de los ensambles de ascidias a lo largo de un gradiente batimétrico.
2. Definir patrones de distribución a lo largo de dicho gradiente.

Materiales y métodos

II. a. Análisis faunístico

Siguiendo la caracterización realizada por Violante *et al.*, 2010, se dividió el talud en tres zonas, de acuerdo a la inclinación de pendiente: TS; TM (=Terraza Ewing); y TI (Fig. II-1). Se estudió la riqueza (S), abundancia (N), diversidad, equitatividad (J) y dominancia (D) de las especies de ascidias recolectadas. Se utilizaron tres índices de diversidad: Margalef, Shannon-Wiener y Simpson. El índice de Margalef se basa en el número o riqueza de especies (S), mientras que los restantes en la abundancia. El índice de Shannon-Wiener (H') está más determinado por la ocurrencia de especies raras. El índice de Simpson en cambio, por las especies más dominantes (Figuerola *et al.*, 2014).

- **Tablas de abundancia (N)**

Para los análisis de abundancia (N), se realizaron tablas con las frecuencias absolutas y relativas de cada especie registrada. En una primera aproximación, se utilizaron datos provenientes exclusivamente de las campañas Talud 2012 y 2013, los que cubrieron toda la extensión del talud continental argentino (datos TALUD). En un segundo análisis, se añadió a dichos registros, información de material bibliográfico correspondiente a campañas realizadas con anterioridad en el área de estudio (datos TOTAL). Estos datos correspondieron a 3 expediciones: la expedición británica *Challenger* (1872-1876); la 60^{ma} campaña del buque norteamericano *Atlantis II* (1971) y la campaña 43 del buque ruso *Dimitry Mendeleev* (1989) (Herdman, 1886; Monniot y Monniot 1976, 1985; Sanamyan y Sanamyan, 2002). Con la inclusión de estos datos se aumentó el registro de especies hasta una profundidad de 5.400 m, lo que permitió ampliar el estudio hasta la zona abisal (A).

- **Análisis faunístico en relación a la profundidad**

Para evaluar la variación de la abundancia (N), riqueza (S) y diversidad (H') en función de la profundidad se realizaron análisis de correlación. Para estos análisis se utilizaron los datos TOTAL (Campañas Talud 2012 y 2013 y material de bibliografía). Para los análisis de abundancia se utilizaron los datos de profundidad correspondientes a cada uno de los lances. Los valores de abundancias absolutas fueron transformados a \log_{10} . Para los análisis de riqueza (S) y diversidad (H'), la profundidad se dividió en rangos de 200 m.

- **Análisis faunístico en relación a las zonas verticales**

Para evaluar la abundancia (N), riqueza (S), diversidad (índices de Margalef, Shannon-Wiener y Simpson) en función de las zonas TS, TM, TI y A se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA) a un nivel de significación del 5%. Previo al análisis, se evaluaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad mediante los tests Shapiro-Wilks y Levene. En función de la distribución normal o no normal de los datos, se procedió a realizar un ANOVA o un Test de Kruskal-Wallis, respectivamente. Cuando se registraron diferencias significativas, se realizaron Tests de Tukey (ANOVAs paramétricos) o comparaciones de a pares (ANOVAs no paramétricos). Para estos análisis se utilizaron los datos TOTAL (Campañas Talud 2012 y 2013 e información bibliográfica).

- **Análisis de familias**

Se analizaron los porcentajes de familias registradas, comparando los datos obtenidos en las Campañas Talud 2012 y 2013 (datos TALUD) en función de los datos TOTAL.

El listado de las 49 especies consideradas en los análisis se detalla en el Anexo II-1.

II. b. Análisis de zonación vertical

De la misma manera que en el análisis faunístico, en una primera aproximación se utilizaron datos provenientes exclusivamente de las Campañas Talud 2012 y 2013, y en un segundo análisis se añadió información de la bibliografía.

Se realizaron Análisis Multivariados de Clasificación (conglomerados o *clusters*) y Análisis Multivariados de Ordenamiento (Escalamiento Multidimensional No Métrico o NMDS). Para el análisis de conglomerados se utilizó el algoritmo de grupos pareados (UPGMA) y el índice de similitud de Bray-Curtis sobre una matriz de datos de presencia-ausencia. El índice de Bary-Curtis fue seleccionado en función a su amplia utilización en estudios de ecología marina. Cuando se aplica a una matriz de presencia-ausencia, es algebraicamente equivalente al índice de Sørensen (Yoshioka P.M., 2008a; 2008b). Para los análisis de NMDS se utilizó el mismo índice y se trabajó sobre la misma matriz de datos de presencia-ausencia. Los gráficos se modificaron con el software de uso libre Inkscape versión 0.91 (Free Software Foundation, Inc.). Para seleccionar el número de agrupamientos significativamente diferentes obtenidos en el dendrograma ($p < 0,05$), se realizó un test SIMPROF con el paquete estadístico “clustsig” en R (Whitaker y Christman, 2015).

Se calculó el índice de diversidad Beta (Wilson-Shmida) para determinar el recambio de especies entre los grupos definidos *a priori* (TS, TM Y TI y TS, TM, TI y A). El índice Wilson-Shmida tiene la capacidad de reflejar cambios bióticos a lo largo de gradientes ambientales. Este índice fue seleccionado debido en parte, a que considera únicamente la composición específica sin tener en cuenta la abundancia de las especies. Es decir, considera diferencias en términos de presencia-ausencia de especies (Cramer & Willing, 2005). Wilson y Shmida (1984) afirman que consiste en uno de los mejores estimadores de diversidad Beta para datos binarios porque es insensible a los tamaños de las muestras y logra un buen desempeño en estudios comparativos.

Finalmente, se aplicó un test SIMPER para detectar cuál de las especies contribuyó en mayor medida a la disimilitud entre cada uno de los grupos establecidos por el test SIMPROF. Los últimos dos estudios se realizaron con el software de uso libre Past versión 3.15 (Hammer, 2017). Para facilitar la resolución y visualización en algunos análisis se reemplazó el nombre de las especies por las tres primeras letras del género seguidas por las tres primeras letras de la especie en mayúsculas (Anexo II-2).

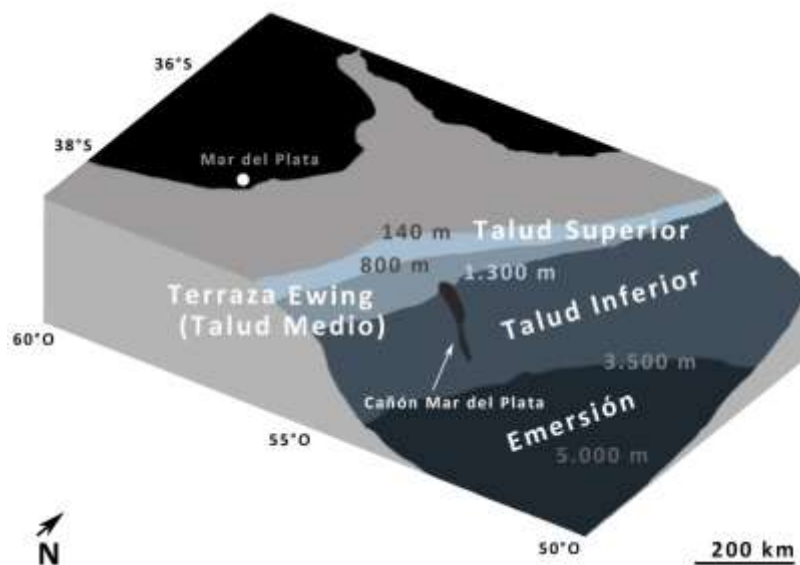


Fig. II-1. Mapa geomorfológico del área de estudio. Modificado de Violante *et al.*, 2010.

Resultados

II. a. Análisis faunístico

- Tablas de abundancia (N)

Las campañas Talud 2012 y 2013 registraron un total de 21 especies de ascidias, las cuales sumaron un total de 379 ejemplares. A estas profundidades la abundancia fue baja en la mayoría de los casos (Tabla II-1). Sin embargo, tres especies fueron las más abundantes, sumando un 68% del total de ejemplares recolectados. Ellas fueron *Asajirus indicus* (n = 124), *Molgula setigera* (n = 73) y *Ascidia meridionalis* (n = 62). Otras tres especies y una entidad identificada hasta nivel de orden presentaron una abundancia media, sumando un 22% del total de los ejemplares. Ellas fueron *Polysyncraton trivolutum* (n = 24), *Aplidium meridianum* (n = 22), Aplousobranchia (n = 21) y *Molgula pyriformis* (n = 18). Las restantes 14 especies registraron abundancias bajas. De estas 14, 8 registraron un único ejemplar y 3 sólo dos ejemplares. Es decir, en el 52% de las especies recolectadas sólo pudieron obtenerse 1 ó 2 ejemplares.

Tabla II-1. Abundancias absolutas y relativas de las especies encontradas en el talud del Mar Argentino durante las campañas TALUD 2012 y 2013. Gris oscuro: especies más abundantes; gris claro: especies con abundancias medias; blanco: especies con abundancias bajas.

Espece	Abundancias absolutas TALUD	Abundancias relativas TALUD (%)
<i>Polysyncraton trivolutum</i>	24	6,3
<i>Aplidium marplatensis</i>	1	0,3
<i>Aplidiummeridianum</i>	22	5,8
<i>Aplidium variable</i>	1	0,3
<i>Aplidium puella</i>	2	0,5
<i>Synoicum georgianum</i>	1	0,3
<i>Synoicum molle</i>	7	1,8
<i>Synoicum sp.</i>	1	0,3
<i>Sycozoa umbellata</i>	9	2,4
<i>Protoholozoa pedunculata</i>	5	1,3
Aplousobranchia	21	5,5
<i>Ascidia meridionalis</i>	62	16,4
<i>Caenagnesia complementa</i>	2	0,5
<i>Cnemidocarpa drygalskii</i>	1	0,3
<i>Styela squamosa</i>	1	0,3
<i>Styela sp.</i>	2	0,5
<i>Pyura pilosa</i>	1	0,3
<i>Molgula coactilis</i>	1	0,3
<i>Molgula setigera</i>	73	19,2
<i>Molgula pyriformis</i>	18	4,7
<i>Asajirus indicus</i>	124	32,7

Previo a las campañas Talud 2012 y 2013, se registraban sólo 33 especies de ascidias para la zona (estación 320 *Challenger*; 60^{ma} campaña *Atlantis II* y estación 4109, campaña 43, *Dimitry Mendeleev*). Al añadir el material recolectado, este número ascendió a 49, sumando un total de 1.030 individuos (Tabla II-2). Del total de las 21 especies recolectadas por nuestras campañas, 5 de ellas ya habían sido registradas en campañas anteriores, mientras que 16 fueron nuevos registros (Figura II-2). Estas 16 especies equivalen a un 33% de registros nuevos.

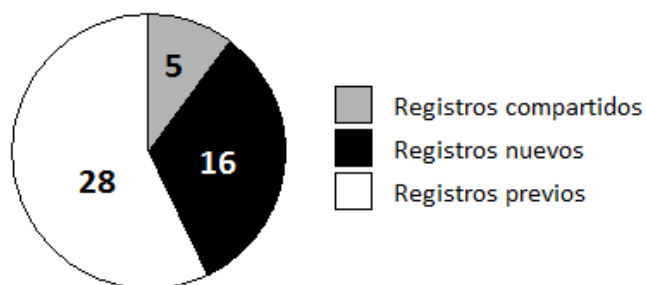


Fig. II-2. Registros absolutos de especies de ascidias del talud del Mar Argentino, área 38°S.

Al analizar las abundancias añadiendo los registros de campañas anteriores, se observó el mismo patrón: unas pocas especies con las mayores abundancias, otras pocas especies con abundancias medias y la mayor proporción (un 49%) con abundancias escasas. *Molgula pyriformis* (n = 213), *Asajirus indicus* (n = 196) y *Aplidium* sp. (n = 100) registraron las mayores abundancias, sumando entre las tres un 49,4% del total de los ejemplares recolectados. 7 especies, 1 entidad identificada hasta nivel de familia y 1 entidad identificada hasta nivel de orden registraron abundancias medias: *Polysyncraton trivolutum* (n = 24), *Aplidium meridianum* (n = 22), Polycitoridae sp. (n = 19), Aplousobranchia (n = 21), *Ascidia meridionalis* (n = 62), *Polycarpa pseudoalbatrossi* (n = 24), *Styela chaini* (n = 58), *Culeolus anonymus* (n = 49) y *Molgula setigera* (n = 73). Todas ellas constituyeron un 34,2% de la abundancia total. Finalmente, las restantes 37 especies presentaron abundancias bajas. De esas 37, 15 presentaron sólo 1 registro y 9 sólo 2. Es decir, 24 especies, lo que suma un 49% de las abundancias relativas, estuvieron representadas sólo por 1 ó 2 ejemplares.

Tabla II-2. Abundancias absolutas y relativas de las especies encontradas a lo largo del talud del Mar Argentino adicionando datos obtenidos de bibliografía. Gris oscuro: especies más abundantes; gris claro: especies con abundancias medias; blanco: especies con abundancias bajas.

Especie	Abundancias absolutas Total	Abundancias relativas Total (%)
<i>Didemnum tenue</i>	1	0,1
<i>Polysyncraton trivolutum</i>	24	2,3
<i>Aplidium effrenatum</i>	2	0,2
<i>Aplidium marplatensis</i>	1	0,1
<i>Aplidium meridianum</i>	22	2,1
<i>Aplidium variabile</i>	1	0,1
<i>Aplidium puella</i>	2	0,2
<i>Aplidium</i> sp.	100	9,7
<i>Coelocormus huxleyi</i>	1	0,1
<i>Syonicum georgianum</i>	1	0,1

<i>Synoicum molle</i>	8	0,8
<i>Synoicum sp.</i>	1	0,1
Polycitoridae	19	1,8
<i>Sycozoa umbellata</i>	9	0,9
<i>Protoholoza pedunculata</i>	5	0,5
Aplousobranchia	21	2,0
<i>Pseudodiazona abyssa</i>	2	0,2
<i>Araneum sigma</i>	7	0,7
<i>Octacnemus ingolfi</i>	1	0,1
<i>Agnezia celtica</i>	1	0,1
<i>Adagnesia fissa</i>	3	0,3
<i>Adagnesia charcoti</i>	2	0,2
<i>Adagnesia sp.</i>	2	0,2
Ascidia meridionalis	62	6,0
<i>Clatriples flaccidus</i>	5	0,5
<i>Caenagnesia complementa</i>	4	0,4
Polycarpa pseudoalbatrossi	24	2,3
<i>Polycarpa aspera</i>	1	0,1
<i>Dicarpa spinifera</i>	11	1,1
<i>Bathystyeloides enderbyanus</i>	1	0,1
<i>Cnemidocarpa drygalskii</i>	1	0,1
<i>Cnemidocarpa bathyphila</i>	3	0,3
<i>Styela squamosa</i>	3	0,3
<i>Styela glans</i>	2	0,2
Styela chaini	58	5,6
<i>Styela sp.</i>	2	0,2
<i>Pyura pilosa</i>	1	0,1
Culeolus anonymus	49	4,7
<i>Culeolus likae</i>	1	0,1
<i>Minipera tacita</i>	2	0,2
<i>Minipera sp.</i>	1	0,1
<i>Protomolgula bythia</i>	11	1,1
<i>Molgula coactilis</i>	1	0,1
Molgula setigera	73	7,1
Molgula pyriformis	213	20,7
<i>Molguloides sp.</i>	63	6,1
<i>Fungulus perlucidus</i>	4	0,4
<i>Fungulus curlus</i>	2	0,2
Asajirus indicus	196	19,0

- **Análisis faunístico en relación a la profundidad**

No se encontró una relación entre ninguno de los parámetros e índices analizados y la profundidad: abundancia ($p = 0,39$), riqueza ($p = 0,24$) y diversidad (Margalef $p = 0,07$; Shannon $p = 0,15$; Simpson $p = 0,27$).

- **Análisis faunístico en relación a las zonas verticales**

Los valores de riqueza (S), diversidad (Margalef, H' y Simpson), dominancia (D), y equitatividad (J) correspondientes a las zonas TS, TM, TI y A provenientes de las Campañas Talud 2012-2013 y añadiendo registros de bibliografía se muestran en la Tabla II-3.

Tabla II-3. Valores de riqueza (S), diversidad (H'), dominancia (D) y equitatividad (J). TS = talud superior; TM = talud medio; TI = talud inferior; A = abisal.

	TS	TM	TI	A
Riqueza (S)	8	22	25	10
Margalef	1,33	3,71	4,08	1,71
Shannon (H')	0,56	2,06	2,04	1,52
Simpson	0,22	0,81	0,79	0,73
Dominancia (D)	0,69	0,18	0,21	0,27
Equitatividad (J)	0,27	0,67	0,63	0,66

Se detectaron diferencias tanto en la riqueza ($p = 0,019$) (Fig. II-4) como en la diversidad medida con los índices de Margalef ($p = 0,024$) (Fig. II-5) y Shannon ($p = 0,047$) (Fig. II-6). No se detectaron diferencias en la diversidad cuantificada con el índice de Simpson ($p = 0,102$).

En cuanto a la riqueza, el test de comparación de a pares mostró que TM fue diferente de A. Ninguna de dichas dos zonas fue diferente a TS y TI.

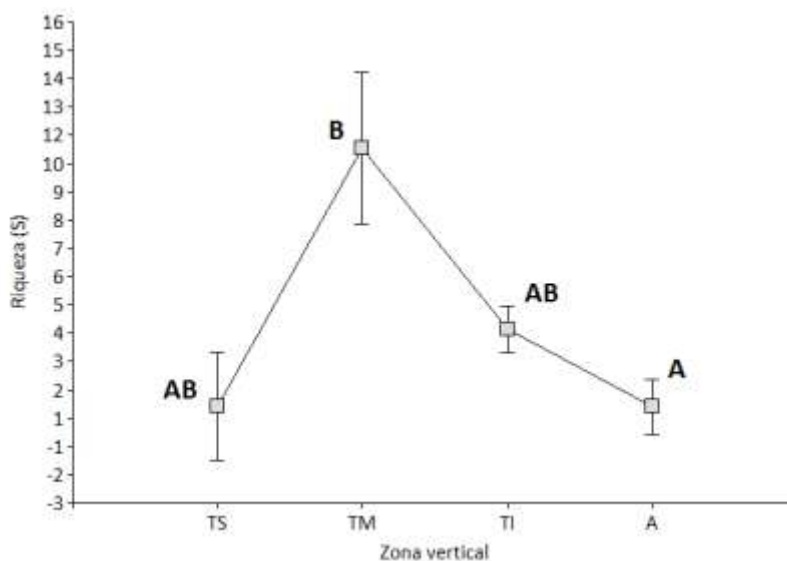


Fig. II-4. Riqueza (S) de especies de ascidias en función de la zona vertical (mediana \pm ES). TS: talud superior; TM: talud medio; TI: talud inferior; A: abisal. Letras distintas indican diferencias significativas.

En cuanto a la diversidad, el test de comparación de a pares reflejó el mismo patrón que el obtenido para la riqueza tanto para el índice de Margalef como para el índice de Shannon: TM resultó diferente de A y ninguna de dichas dos zonas fue diferente a TS y TI.

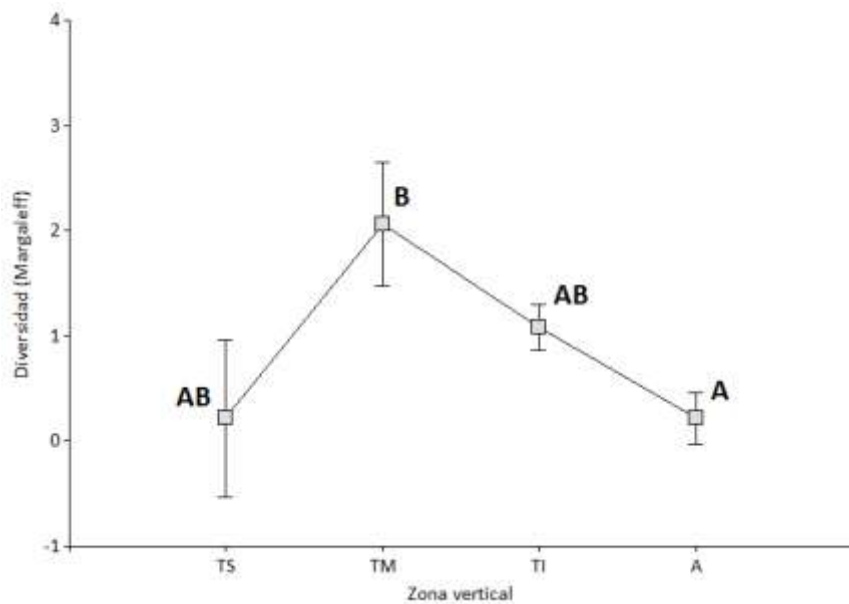


Fig. II-5. Diversidad de especies de ascidias (índice de Margalef) en función de la zona vertical (mediana \pm ES). TS: talud superior; TM: talud medio; TI: talud inferior; A: abisal. Letras distintas indican diferencias significativas.

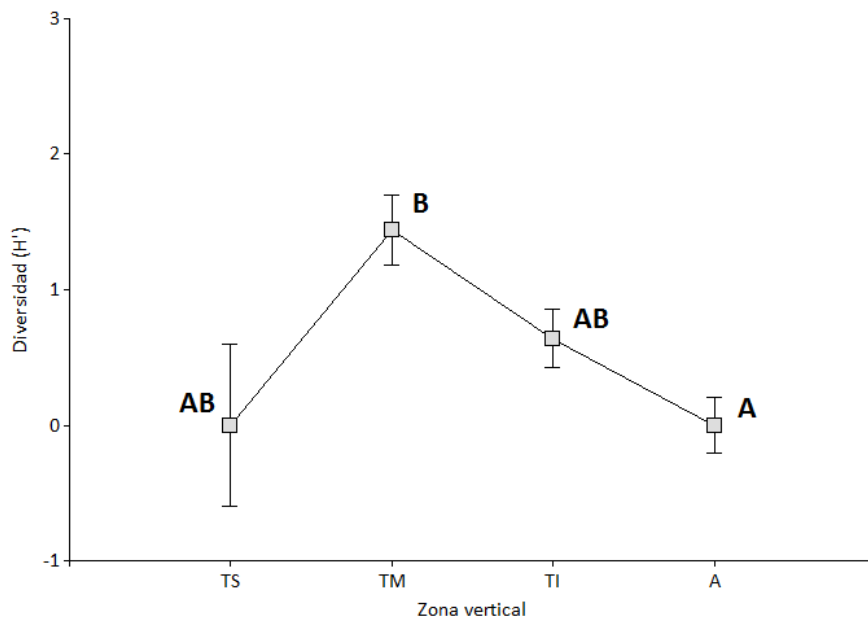


Fig. II-6. Diversidad de especies de ascidias (H') en función de la zona vertical (mediana \pm ES). TS: talud superior; TM: talud medio; TI: talud inferior; A: abisal. Letras distintas indican diferencias significativas.

- **Análisis de familias**

Las Campañas Talud 2012 y 2013 mostraron una proporción comparativamente alta de Molgulidae en relación al resto de las familias (Fig. II-7). En orden decreciente le siguieron: Polyclinidae; Ascidiidae y Didemnidae; Styelidae y Holozoidae. Entre las familias encontradas, Pyuridae y Agneziidae fueron las menos representadas.

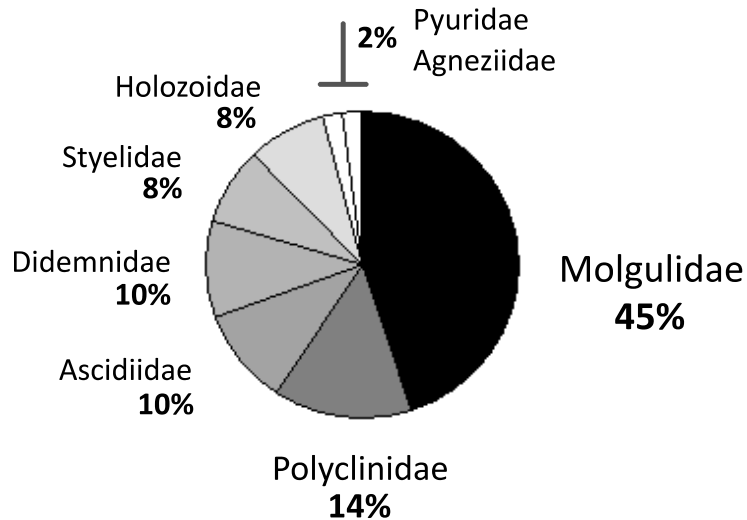


Fig. II-7. Porcentaje de familias de ascidias encontradas (Campañas Talud 2012 y 2013).

Al añadir material bibliográfico a las muestras de las Campañas Talud 2012 y 2013, el número de familias aumentó de 8 a 13. Las proporciones también cambiaron, aunque Molgulidae y Polyclinidae se mantuvieron como dos de las más representadas (Fig. II-8). Styelidae resultó la familia más representada. Le siguieron: Molgulidae; Polyclinidae; Agneziidae; Pyuridae y Didemnidae; Holozoidae. Las restantes 6 familias fueron las menos representadas: Polycitoridae, Diazonidae, Ascidiidae, Corellidae, Cionidae y Octacnemidae.

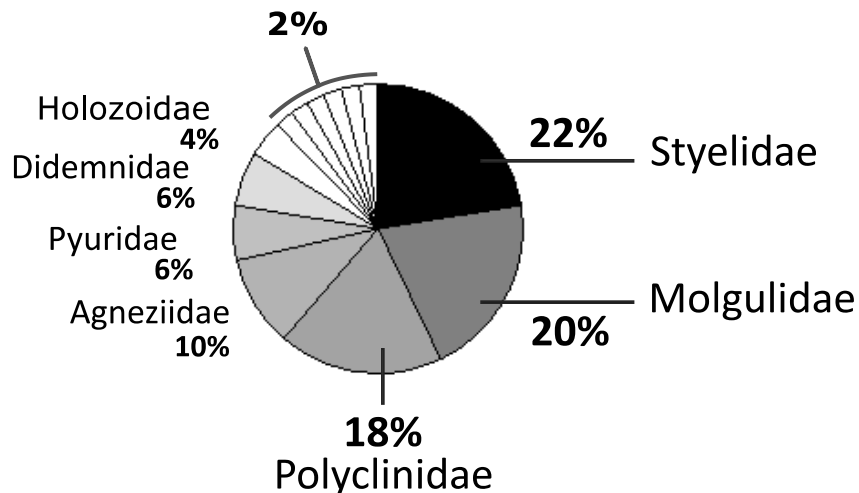


Fig. II-8. Porcentaje de familias de ascidias encontradas, Campañas Talud 2012 y 2013 y áreas adyacentes (registros de la bibliografía).

II. b. Análisis de zonación vertical

Campañas Talud 2012 y 2013

- Análisis de Clasificación y Ordenamiento

El análisis SIMPROF reveló dos grupos de ascidias diferentes ($p < 0,05$) (Figs. II-9 y II-10). El grupo 1 comprendió aquellas especies que presentaron registros exclusivos en el TS (*Synoicum* sp., *Synoicum molle*, *Aplidium marplatensis*, *Aplidium variabile* y *Aplidium puella*) y la única especie con registros en el TS y TM (*Sycozoa umbellata*). El grupo 2 incluyó únicamente el resto de las especies, las cuales presentan registros exclusivos en el TM (*Cnemidocarpa drygalskii*, *Pyura pilosa*, *Aplidium meridianun*, *Styela squamosa* y *Synoicum gerogianum*), exclusivos en el TI (*Molgula coactilis*, *Aplousobranchia*, *Caenagnesia complementa* y *Styela* sp.) y especies con registros en TM y TI (*Asajirus indicus*, *Molgula pyriformis*, *Molgula setigera*, *Protoholozoa pedunculata* y *Ascidia meridionalis*), TS y TS (*Styela* sp.) y TS, TM y TI (*Polysyncraton trivolutum*).

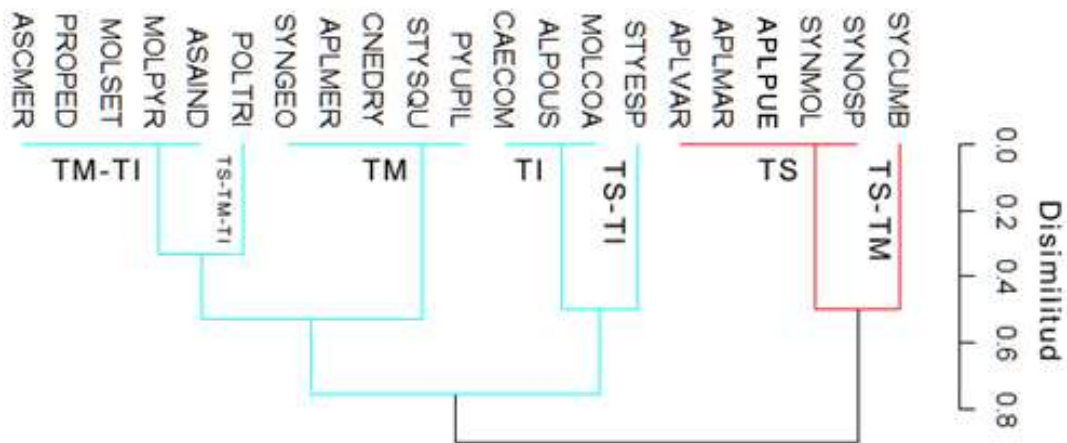


Fig.II-9. Análisis de Clasificación. TS: Talud Superior; TM: Talud Medio; TI: Talud Inferior. Colores distintos indican diferencias significativas en el análisis SIMPROF ($p < 0,05$).

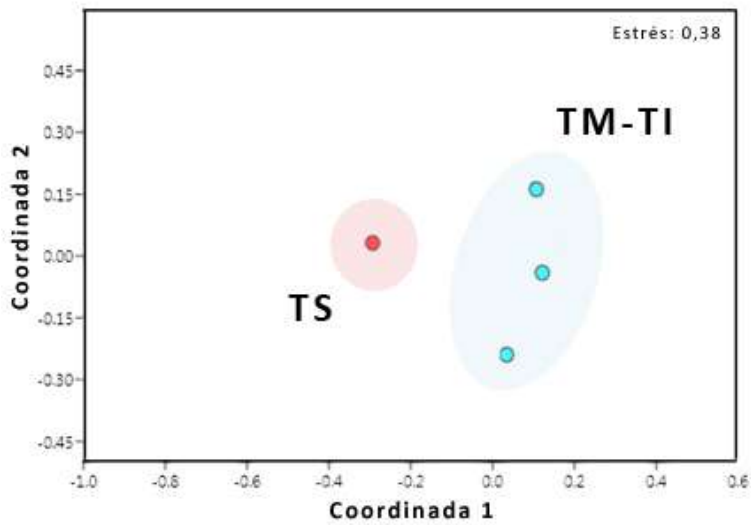


Fig. II-10. Análisis de Ordenamiento (NMDS). TS: Talud Superior; TM: Talud Medio; TI: Talud Inferior. Colores distintos indican diferencias significativas en el análisis SIMPROF ($p < 0,05$).

- **Diversidad Beta**

Los resultados del índice de diversidad Beta (Wilson-Shmida) se exponen en la Tabla II-4. La Fig. II-11 esquematiza las especies compartidas entre cada una de las zonas verticales.

Tabla II-4. Valores del Índice Wilson-Shmida entre regiones del talud. TS: Talud Superior; TM: Talud Medio; TI: Talud Inferior.

	TS	TM	TI
TS	0	0,8	0,78
TM		0	0,45
TI			0

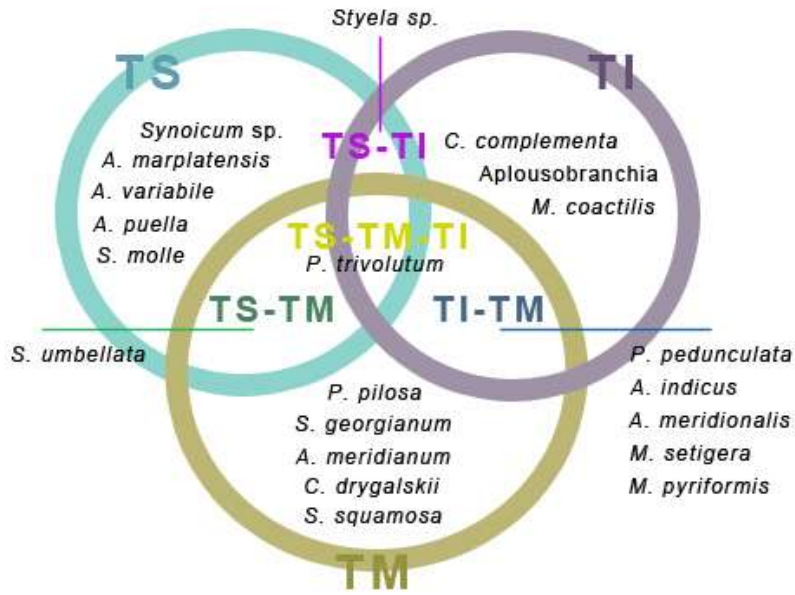


Fig. II-11. Distribución esquemática de las ascidias del talud del Mar Argentino. TS: Talud Superior; TM: Talud Medio; TI: Talud Inferior.

- Test SIMPER

El test SIMPER reveló que la disimilitud general entre los dos grupos fue alta: 97,8% (Tabla II-5). Sólo 6 especies contribuyeron a la mitad de dicha disimilitud: *Asajirus indicus*, *Sycozoa umbellata*, *Synoicum sp.*, *Molgula pyriformis*, *Polysyncraton trivolutum* y *Molgula setigera*. Cuatro de ellas presentaron las mayores frecuencias (Fig. II-12).

Tabla II-5. Valores de disimilitud (SIMPER) contrastando presencia/ausencia en todo el rango del talud. D: disimilitud. Ab: Abundancia.

ESPECIE	Disimilitud media	Ab media	Ab media	Contribución %	Acumulado %
D = 97,8					
<i>Asajirus undicus</i>	12,9	0	0,5	13,2	13,2
<i>Sycozoa umbellata</i>	10,8	0,4	0	11,1	24,3
<i>Synoicum sp.</i>	7,9	0,2	0	8,1	32,4
<i>Molgula pyriformis</i>	7	0	0,3	7,1	39,5
<i>Polysyncraton trivolutum</i>	6,3	0,2	0,2	6,5	46
<i>Molgula setigera</i>	6,2	0,2	0,3	6,3	52,3

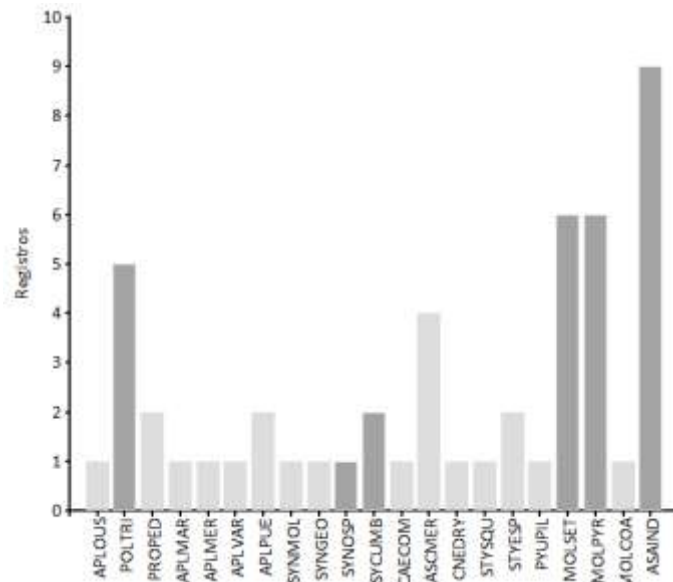


Fig. II-12. N° de registros (totales) de ascidias en el talud continental. Colores oscuros indican las especies que más contribuyeron a la disimilitud de los ensambles en el talud.

Campañas Talud 2012 y 2013 y material bibliográfico

- Análisis de Clasificación y Ordenamiento

El análisis SIMPROF reveló 5 grupos de ascidias diferentes ($p < 0,05$) (Figs. II-13 y II-14). El grupo 1 (A) incluyó aquellas especies con registros exclusivos en A (*Fungulus perlucidus*, *Fungulus curlus*, *Molgula* sp., *Culeolus anonymus*, *Clatriples flaccidus*, *Agnezia celtica* y *Adagnesia fissa*). El grupo 2 (TS) incluyó las ascidias con registros exclusivos en el TS (*Synoicum* sp., *Aplidium puella* y *A. marplatensis*). El grupo 3 (TM y TS-TM) incluyó todas aquellas ascidias con registros exclusivos en el TM (*Pyura pilosa*, *Styela squamosa*, *Cnemidocarpa drygalskii*, *Pyura abyssa*, *Polycarpa aspera*, *Synoicum georgianum*, *Aplidium meridianum*, *A. effrenatum*, *Coelocormus huxleyi*, Polycitoridae, *Didemnum tenue*) y con registros en el TS y TM (*Sycozoa umbellata*, *Synoicum molle* y *Aplidium variabile*). El grupo 4 (TI) comprendió aquellas ascidias con registros exclusivos en el TI (*Molgula coactilis*, *Protomolgula bythia*, *Minipera* sp., *M. tacita*, *Styela chaini*, *Cnemidocarpa bathyphila*, *Bathystyeloides enderbyanus*, *Dicarpa spinifera*, *Polycarpa pseudoalbatrossi*, *Caenagnesia complementa*, *Adagnesia* sp., *A. chaini*, *Aplousobranchia* y *Octacnemus ingolfi*). El grupo 5 (TRA) incluyó a todas las ascidias con registros en dos o más regiones del talud, sin incluir a las mencionadas en los grupos anteriores (*Molgula pyriformis*, *Polysyncraton trivolutum*, *Styela* sp., *Molgula setigera*, *Styela glans*, *Ascidia meridionalis*, *Protoholozoa pedunculata*, *Aplidium* sp., *Aplidium sigma* y *Asajirus indicus*).

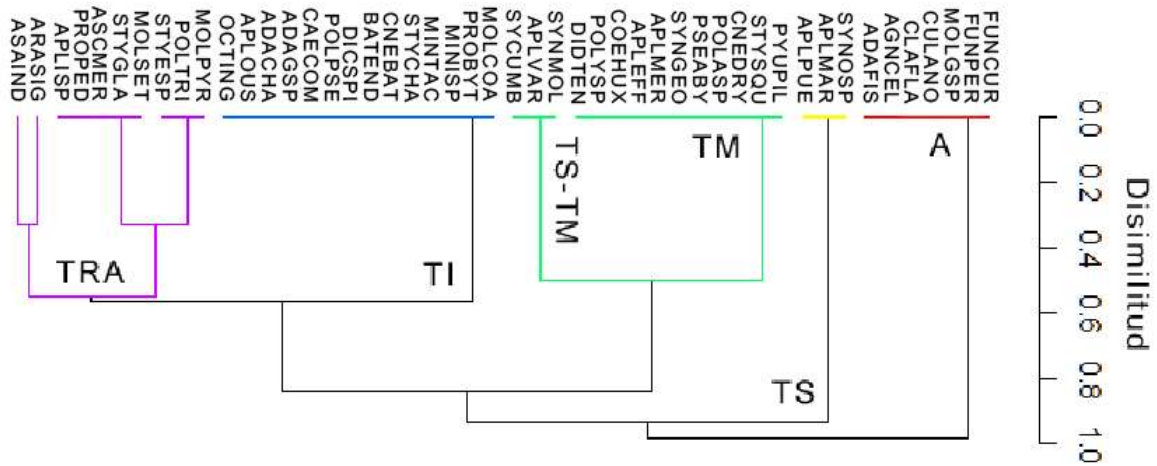


Fig. II-13. Análisis de Clasificación. TS: Talud Superior; TM: Talud Medio; TI: Talud Inferior; A: Abisal; TRA: transición. Colores distintos indican diferencias significativas en el análisis SIMPROF ($p < 0,05$).

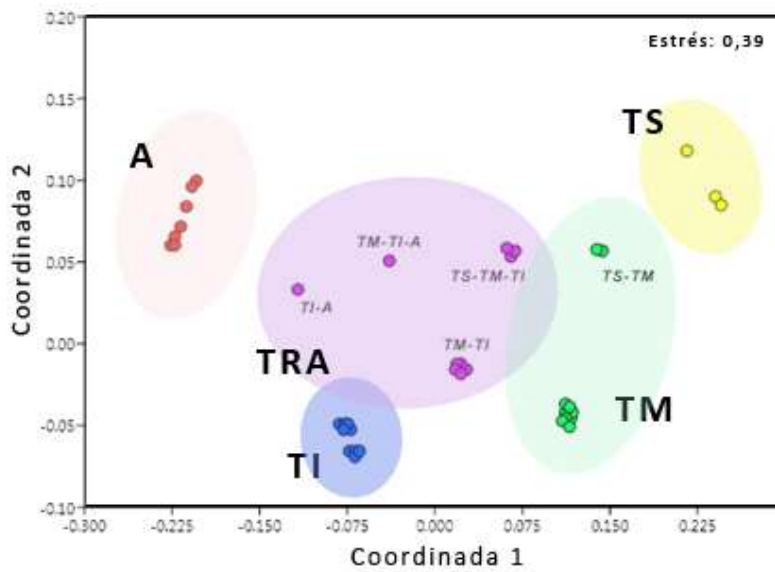


Fig. II-14. Análisis de ordenamiento (NMDS). TS: Talud Superior; TM: Talud Medio; TI: Talud Inferior; A: Abisal; TRA: transición. Colores distintos indican diferencias significativas en el análisis SIMPROF ($p < 0,05$).

- **Diversidad Beta**

Los resultados de los índices de diversidad Beta (Wilson-Shmida) se exponen en la Tabla II-6. La Fig. II-15 esquematiza las especies compartidas entre cada una de las zonas verticales.

Tabla II-6. Índice Wilson-Shmida entre áreas del talud y zona abisal. TS: Talud Superior; TM: Talud Medio; TI: Talud Inferior; A: Abisal.

	TS	TM	TI	A
TS	0	0,63	0,82	1
TM		0	0,62	0,94
TI			0	0,88
A				0

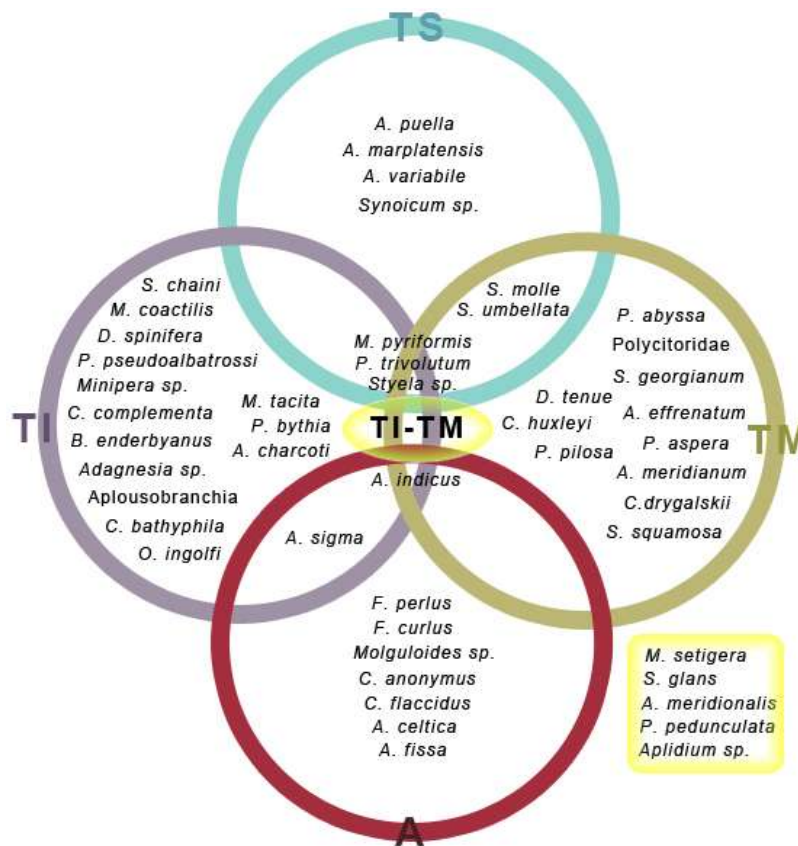


Fig. II-15. Distribución esquemática de las ascidias del talud del Mar Argentino. TS: Talud Superior; TM: Talud Medio; TI: Talud Inferior; A: Abisal.

- **Test SIMPER**

El test SIMPER reveló una disimilitud general entre los 5 grupos de 100% (Tabla II-7). De un total de 48 especies, 11 contribuyeron en un 50% a la disimilitud en la estructura de los ensambles de ascidias a lo largo del talud y la región abisal. Siete de ellas presentaron el mayor número de registros (Fig. II-16).

Tabla II-7. Valores de disimilitud (SIMPER) contrastando presencia/ausencia en todo el rango del talud continental y región abisal. TRA: transición; TS: talud superior; TM: talud medio; TI: talud inferior; A: abisal. D: Dominancia. Ab: Abundancia.

ESPECIE	Disimilitud media	Ab media	Ab media	Ab media	Ab media	Ab media	Contribución %	Acumulado %
D = 100		TRA	TS	TM	TI	A		
<i>Asajirus indicus</i>	9,7	0,4	0	0	0	0	9,7	9,7
<i>Molgula pyriformis</i>	5,8	0,4	0	0	0	0	15,5	15,5
<i>Styela chaini</i>	5,8	0	0	0	0,4	0	5,8	21,2
<i>Culeolus anonymus</i>	5,1	0	0	0	0	0,7	5,1	26,3
<i>Polysyncraton trivolutum</i>	3,5	0,2	0	0	0	0	3,5	29,8
<i>Ascidia meridionalis</i>	3,2	0,2	0	0	0	0	3,2	33
<i>Sycozoa umbellata</i>	2,9	0	0	0,2	0	0	2,6	35,9
<i>Caenagnesia complementa</i>	2,9	0	0	0	0,2	0	2,9	38,8
<i>Molguloides sp.</i>	2,7	0	0	0	0	0,3	2,7	41,5
<i>Dicarpa spinifera</i>	2,7	0	0	0	0,2	0	2,7	44,2
<i>Protomolgula bythia</i>	2,6	0	0	0	0,3	0	2,5	46,8
<i>Polycarpa pseudoalbatrossi</i>	2,6	0	0	0	0,3	0	2,5	49,4

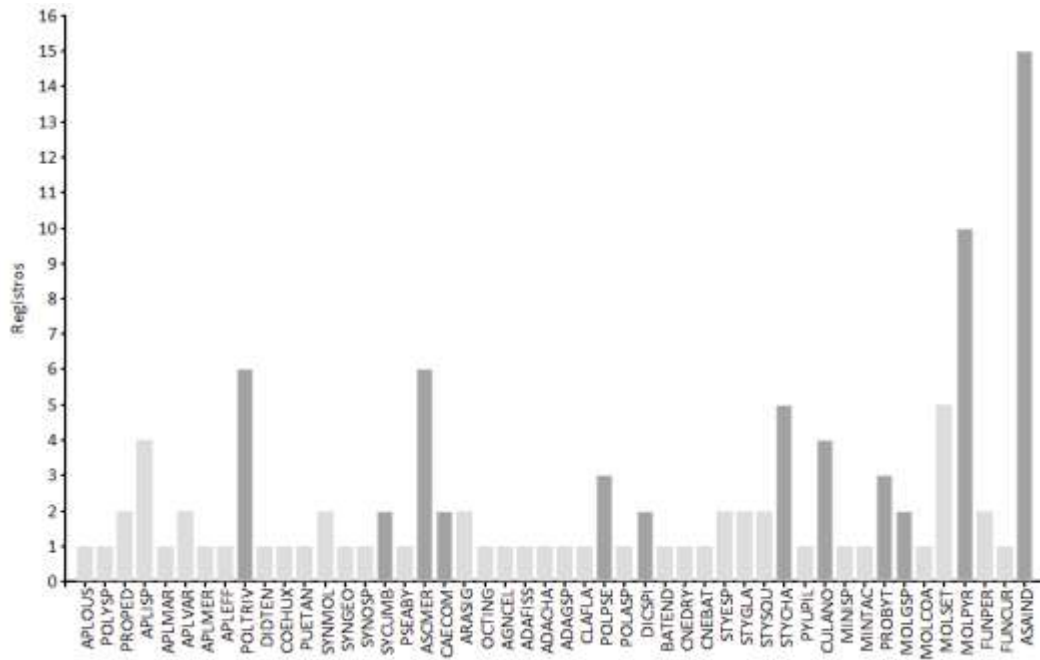


Fig. II-16. Registros (totales) de ascidias en el talud y región abisal. Colores oscuros indican las especies de mayor contribución a la disimilitud de los ensambles.

Discusión

Las campañas Talud 2012 y 2013 incrementaron el conocimiento acerca de la diversidad y distribución de la ascidiofauna profunda del Mar Argentino: un 33% de las especies recolectadas no habían sido reportadas previamente en la zona. Además, 11 especies aumentaron el rango batimétrico conocido: 4 presentaron registros más someros y 7 los registros más profundos (Capítulo I de esta tesis). Se descubrieron dos especies nuevas y se logró recolectar y redescubrir de forma completa un ejemplar que había sido comunicado por primera y única vez en 1886. En términos del conocimiento de la ascidiofauna, las de las áreas profundas del Atlántico Sudoccidental son una de las menos estudiadas en el mundo (Monniot y Monniot, 1976; 1979; 1985), lo que pone de relevancia la presente contribución.

Hacia el final del siglo XX, se habían establecido tres hipótesis, a escala macro, que caracterizaban en términos generales la biología de los márgenes continentales profundos y las planicies abisales (Mills, 1978; Carney, 2005). La primera de dichas hipótesis establece que la abundancia, medida como biomasa o como densidad, decrece de manera exponencial con la profundidad. Esta hipótesis ha sido confirmada numerosas veces en distintas cuencas. Sin embargo, nuestros hallazgos no reflejaron dicho patrón. No se encontró ninguna diferencia entre las abundancias de la ascidiofauna del talud y la profundidad. Lo que sí se encontró a lo largo de un rango batimétrico de 200 y 5.400 m, fue el siguiente patrón: un porcentaje mínimo de especies con abundancias altas, un porcentaje bajo de especies con abundancias intermedias y una alta proporción de especies con abundancias bajas. Dichas proporciones en la abundancia no fueron equitativamente registradas. En las campañas Talud 2012 y 2013 se obtuvieron cantidades numerosas en uno o en pocos lances. Destaca el caso de *Aplousobranchia*, con 21 ejemplares obtenidos en un único lance. Por otra parte, *Ascidia meridionalis* registró un lance con 47 ejemplares, *Asajirus indicus* uno con 79 y *Molgula setigera* uno con 58. El caso contrario se observó en aquellas especies que sólo fueron recolectadas una vez con una abundancia de uno o dos ejemplares: *Aplidium marplatensis*, *Aplidium variable*, *Aplidium puella*, *Synoicum georgianum*, *Synoicum* sp., *Caenagnesia complementa* y *Cnemidocarpa drygalskii*. Durante las expediciones previas a las de Talud 2012 y 2013, el mismo patrón fue reflejado. Así, por ejemplo, Monniot y Monniot (1976; 1985) recolectaron 171 ejemplares de *Molgula pyriformis* y 91 de *Aplidium* sp. en lances únicos. La mayoría de las especies, sin embargo, presentaron abundancias de 1, 2 ó 3 ejemplares. Este patrón es indicativo de una distribución en parches para las especies más abundantes y de la rareza de las especies menos abundantes. De hecho, tanto en sustratos duros como en sustratos blandos, varias ascidias solitarias se han registrado en agregaciones numerosas compuestas por múltiples especies y en donde los individuos se disponen uno junto al otro (Svane y Young, 1989). La distribución en parches ha sido asociada a la distribución desigual de diversas fuentes de alimento en el mar profundo (Grassle, 1991), fenómeno que se encuentra ligado a la productividad superficial (Tecchio, 2013; Billet *et al.*, 2001). En zonas de acumulación de alimento, la presencia de depredadores previene que una sola o bien pocas especies monopolicen los recursos alimenticios, lo que contribuiría a generar y mantener la distribución de las especies en parches. En zonas de baja entrada de alimento, por el contrario, las densidades serían más escasas, fomentando la aparición de especies raras. Densidades tan bajas sugieren competencias bajas entre especies debido a la existencia de pocas oportunidades de interacción directa (Grassle, 1991). Sin embargo, el alto porcentaje de especies raras registradas podría también no estar reflejando la distribución real de las especies. Estos registros podrían deberse a la falta de muestreos en la zona (Monniot y Monniot, 1979; 1985). De hecho, McClain (2007) estimó que un porcentaje menor a 1% de todo el ambiente marino profundo ha sido estudiado hasta la fecha. En particular, los taludes permanecen tan escasamente estudiados que la fracción que ha sido

muestreada no se ha cuantificado y es catalogada como “mínima” (Ramírez-Llorda, 2010; Menot *et al.*, 2010).

El análisis de las abundancias totales (datos de las campañas Talud 2012, 2013 y datos de bibliografía) revela a *Molgula pyriformis*, especie muy similar a *Molgula setigera* y que incluso suele registrarse con ésta en los mismos lances, como la especie más abundante. Ello se debió a la inclusión de un lance (estación 236, Atlantis II) en el cual se obtuvieron 171 individuos. *M. setigera*, empero, no había sido registrada en la zona del talud argentino hasta las expediciones Talud 2012 y 2013. *Asajius indicus* fue la segunda especie más abundante. También fue la especie más frecuente, recolectada 15 veces en total. Las abundancias de *Asajius indicus* en cada uno de los lances fueron diversas: entre 1 y 79 ejemplares (Anexo I). *Asajius indicus* se mostró de esta manera como una de las especies mejor adaptadas a las condiciones del talud. Sus abundancias pueden deberse tanto a los mecanismos diferenciales de muestreo como a la capacidad de la especie de movilización y concentración en sitios de acumulación de alimento. Jumars y Fauchald (1977) establecieron que aquellas especies que buscan alimento más ampliamente serían favorecidas en ambientes con pobres o con escasos recursos. La corroboración de esta última hipótesis, sin embargo, requiere de muestreos que incorporen el análisis del sedimento circundante, de la disponibilidad de acuarios a bordo del buque de investigación e incluso de la implementación de nuevas tecnologías de investigación *in situ* (sumergibles tripulados, vehículos operados por control remoto, vehículos submarinos autónomos, entre otros). El caso de *Aplidium* sp., la tercera especie más abundante, resulta llamativo. En un único lance, se obtuvieron 91 ejemplares de un total de 100 ejemplares de todas las especies. *Aplidium* es un género de organización colonial. Se cree que la colonialidad en las ascidias se pierde con la profundidad debido al costo energético que implica la reproducción asexual (Monniot y Monniot, 1978). Sin embargo la alta concentración de nutrientes en la zona de estudio podría explicar este hallazgo. También explicaría las abundancias medias registradas para otras especies coloniales: *Polysyncraton trivolutum* (n = 24), *Aplidium meridianum* (n = 22) y las entidades Aplousobranchia (n = 21) y Polycitoridae (n = 19). *Aplidium meridionalis* y *Molgula setigera* habían sido registradas en las campañas Talud 2012 y 2013, junto con *Asajius indicus*, como dos de las más abundantes. Sin embargo, como ya se mencionó, no se obtuvieron ejemplares de *Molgula setigera* sino hasta las campañas Talud 2012 y 2013. Si bien *Ascidia meridionalis* ya había sido registrada en el talud argentino por Herdman (1886), la descripción original no brinda el número exacto de individuos recolectados; sólo señala que fueron varios ejemplares. Por lo mismo, estos ejemplares no se pudieron sumar a las abundancias de las presentes campañas. No obstante, creemos que si el número de individuos se conociese, *A. meridionalis* sería sin duda una de las especies con mayores abundancias relativas. *P. trivolutum* y Aplousobranchia tampoco habían sido registradas anteriormente, por lo que sus abundancias totales permanecieron iguales. El caso contrario ocurrió con Polycitoridae, *Polycarpa pseudoalbatrossi*, *Styela chaini* y *Culeolus anonymus*, especies que no fueron recolectadas en las presentes campañas. Sus abundancias pertenecen a registros de campañas anteriores.

La segunda hipótesis que se estableció hacia finales de siglo XX para caracterizar la biología de los taludes y las planicies abisales hace referencia a la diversidad. Esta hipótesis postula la existencia de un pico de diversidad de la macrofauna, la megafauna y los peces en cierto punto entre el talud medio y el talud inferior (entre aproximadamente los 1.500 y los 2.500 m) (Rex, 1983; Levin y Sibuet, 2012). Contrariamente a las otras dos hipótesis, la validez general de este patrón continúa siendo debatido ampliamente (Carney, 2005; Levin y Dayton, 2009), aunque cada vez exista mayor evidencia que la apoya (Menot *et al.*, 2010; Levin y Sibuet, 2012). Si bien las causas responsables del aumento de la diversidad en la zona del talud medio-bajo aún son poco conocidas, Menot *et al.* (2010) hallaron una característica universal, aplicable a todos los

márgenes continentales profundos: la heterogeneidad espacio-temporal de las variables físicas, actuando de forma jerárquica y dependiente de la escala, influye en el patrón de diversidad de los taludes. Al nivel de la escala más grande, o macro-escala (cientos de km), actúa la hidrografía asociada a las masas de agua. En particular, la temperatura y el oxígeno disuelto junto con la productividad de las capas superficiales. Al nivel de la escala media, o meso-escala (decenas de km), actúa la topografía en forma de cañones submarinos, zonas de mucha o poca pendiente, bancos de arena y formaciones rocosas. Finalmente, al nivel de la escala más pequeña o micro-escala (decenas de metros), actúan las mismas especies como ingenieros ecosistémicos proveyendo refugio y sirviendo como fuentes de sustrato.

Ni la riqueza ni la diversidad de la ascidiofauna del talud argentino mostró una correlación con la profundidad. Sin embargo, sí se observaron diferencias entre las zonas verticales. Tanto la riqueza como la diversidad medida con los índices de Margalef y Shannon del talud medio se diferenciaron de la de la zona abisal. No se encontraron diferencias con el índice de diversidad de Simpson, lo cual es concordante con el hecho de que sólo una proporción muy baja de especies resultaron dominantes. En cambio, la mayoría de las especies registradas fueron raras (1, 2 ó 3 ejemplares), lo cual explica que el índice de Shannon mostrara diferencias. La zona con mayor dominancia y menor equitatividad fue el talud superior. Ello se debe a que, de las 8 especies recolectadas, 7 presentaron abundancias de entre 1 y 7 ejemplares y sólo una (*Molgula pyriformis*) presentó 171. Este último es el registro de mayor abundancia en toda la zona de estudio.

La riqueza y la diversidad de la zona media del talud fueron mayores que las de la zona abisal. La diversidad de la ascidiofauna, de esta manera, no estaría determinada por la batimetría. Tal cual afirman Menot *et al.* (2010), la heterogeneidad del medio sería la responsable de la determinación de los patrones de diversidad observados. Figuerola *et al.* (2014) encontraron resultados similares para comunidades de briozoos en Patagonia, con riquezas más altas en la zona del talud medio. Los autores lo atribuyen a la corriente de Malvinas, la cual genera una zona de *upwelling* rica en nutrientes por debajo de 900 m de profundidad y está asociada a *blooms* fitoplanctónicos en la superficie (Muñoz *et al.*, 2012). En menor medida, también atribuyen sus hallazgos a la existencia de altas densidades de corales de aguas frías con fauna acompañante.

La diversidad de ascidias estudiada también respondería a la influencia de la Corriente de Malvinas debido, principalmente, al aporte de nutrientes. El oxígeno disuelto no representaría una barrera para la dispersión de las ascidias profundas (Havenhand *et al.*, 2005). La topografía, actuando a nivel regional, se postula como el factor más determinante. La zona del talud medio comprende una relativamente corta fracción de terreno casi plano ubicada entre dos áreas de pendientes muy marcadas. Es por esta característica que se la denomina "Terraza". La concentración de clorofila en las capas superficiales de la plataforma bonaerense es alta (Pereira Brandini *et al.*, 2000; Carreto *et al.*, 2007) gracias a los nutrientes que aporta la escorrentía del Río de La Plata y a los que llegan por la Corriente de Malvinas. Esta alta productividad superficial se traduce en fitodetritos que precipitan a las profundidades del mar y se acumulan diferencialmente de acuerdo a la topografía (Thiel *et al.*, 1989; Grassle, 1991; Levin y Dayton, 2009). Es de esperar que las mayores concentraciones de fitodetritos se acumulen en el talud medio, lo que ayudaría a explicar la diversidad registrada. De hecho, cada vez más estudios señalan la disponibilidad energética como principal responsable de los patrones de diversidad en los ambientes marinos profundos (Cartes y Sardá, 1993; Wei *et al.*, 2010; Techio *et al.*, 2013; McClain y Barry, 2015; Wolley *et al.*, 2016). También se debe considerar que el arribo y la acumulación de fitodetritos sean diferenciales o esporádicos, tanto espacialmente como temporalmente, actuando como una forma de disturbio a meso-escala. El disturbio se postula como una de las fuerzas más importantes de generación de biodiversidad en los ambientes marinos profundos a todas las escalas (Levin y Dayton, 2009). La teoría del desequilibrio contemporánea podría explicar cómo ciertos eventos

periódicos o esporádicos que generan heterogeneidad espacial y temporal aumentan la diversidad (Huston, 1979; Levin y Dayton, 2009).

A nivel de micro-escala, la diversidad de ascidias podría estar afectada por la presencia de corales de aguas frías actuando como ingenieros ecosistémicos, los cuales fueron recolectados en grandes cantidades durante las campañas Talud 2012 y 2013. En dichas oportunidades se observaron algunas ascidias epibiontes de corales (Capítulo 1 de esta tesis). Tampoco podemos descartar el rol de las mismas ascidias como ingenieros ecosistémicos (Levin y Dayton, 2009; Rimondino *et al.*, 2015). De hecho, durante las campañas Talud 2012 y 2013 se registraron varios ejemplares de *Polysyncrator trivolutum*, epibiontes de *Ascidia meridionalis* (Capítulo 1 de esta tesis).

Tanto los órdenes (Aplousobranchia, Phlebobranchia y Stolidobranchia) como las familias de Ascidiacea se distribuyen de manera desigual de acuerdo a la batimetría. Monniot y Monniot (1976) establecieron un *ranking* de familias de acuerdo al orden de importancia decreciente para las cuencas del Atlántico, la Cuenca Argentina y la Cuenca Antártica. Para la Cuenca del Atlántico es: Styelidae, Pyuridae, Agneziidae y Molgulidae. El de la cuenca Argentina: Molgulidae, Agneziidae y Styelidae. Finalmente, el de la Cuenca Antártica es: Styelidae, Molgulidae, Corellidae y Pyuridae. En el presente estudio se obtuvo el siguiente ranking de familias: Styelidae, Molgulidae, Polyclinidae y Agneziidae. Tanto para la Cuenca Argentina como para la Cuenca del Atlántico las familias más abundantes continúan siendo Styelidae, Molgulidae y Agneziidae. Es llamativa la alta proporción de Polyclinidae encontrada. Esta familia es el miembro del orden Aplousobranchia con mayor representación en ambientes marinos profundos (Monniot y Monniot, 1991). En el Hemisferio Sur, presenta la mayor diversidad, especialmente en el continente Antártico y en las islas subantárticas. Monniot y Monniot (1991) propusieron un origen antiboreal para la familia Polyclinidae, hipótesis que todavía debe ser puesta a prueba. Molgulidae es la familia más frecuente en todos los ambientes marinos profundos (Monniot y Monniot, 1978). El talud del Mar Argentino no es la excepción. Molgulidae incluye los dos géneros con las adaptaciones más extremas a un ambiente con escasez de alimento: *Asajirus* y *Oligotrema*. Previo a recientes estudios moleculares (Tatián *et al.*, 2011), estos organismos eran considerados como miembros de la familia Hexacrobylidae (Orden Aspiraculata, Clase Ascidiacea) (Seelinger, 1906) pero también como una clase diferente, Sorberacea (Monniot *et al.*, 1975). Ambos géneros han perdido sus sacos branquiales, han desarrollado sifones orales hipertrofiados, son carnívoros y presentan tamaños reducidos. Llama la atención la casi total ausencia de miembros de la familia Octacnemidae (Orden Phlebobranchia). Sólo se ha registrado 1 ejemplar de *Octacnemus inglofi* en un estado inmaduro (Monniot y Monniot, 1976). Los miembros de esta familia habitan con exclusividad los ambientes marinos profundos y suelen encontrarse en parches numerosos en los taludes (Havenhand *et al.*, 2005; Mecho *et al.*, 2013). Es probable que las técnicas de muestreo empleadas no sean las adecuadas para su recolección. La familia Agneziidae está distribuida ampliamente en todo el Atlántico (Monniot y Monniot, 1976; 1991), por lo que no llama la atención su alta representatividad. Cabe destacar a la especie *Caenagnesia complementa*, la cual sólo cuenta con registros en el Mar Argentino. La familia Styelidae presenta, al igual que Agneziidae, una distribución amplia en todo el Atlántico (Monniot y Monniot, 1976). Es por ello que estos autores se extrañaron por la escasa representatividad de Styelidae registrada hasta ese momento en la Cuenca Argentina: sólo un 8% en relación a un 45% de Molgulidae (Fig. II-7). Las campañas Talud 2012 y 2013 lograron revertir este patrón, mostrando tanto a Styelidae como a Molgulidae como dos de las familias más numerosas (Fig. II-8).

La tercera hipótesis establecida a finales de siglo XX para caracterizar los taludes y planicies abisales postula la existencia de un patrón de zonación con la profundidad (Carney, 2005). Este patrón consiste en una progresión en el cambio de especies con la profundidad de

forma tal que la fauna del talud es distinta a la fauna de la plataforma más somera y a la de la planicie abisal más profunda (Carney, 1983; Gage y Tyler, 1991). Carney (2005) brinda una definición de zonación muy precisa, advirtiendo que se trata de un término ecológicamente neutral, sin ningún tipo de asociación funcional: “un patrón de ocurrencia de especies a través del espacio en el cual todas o algunas especies están restringidas a zonas más pequeñas que el área total y distribuidas en paralelo con respecto a ese área total” (216 pp.). En el caso de los taludes, “las zonas corren paralelas a las isobatas y los gradientes se alinean con la profundidad” (216 pp.). La existencia de un patrón de zonación universal en los márgenes continentales profundos es ampliamente aceptada (Menot *et al.*, 2010; Levin y Sibuet, 2012). La discusión actual se centra en sus causas, las que han sido atribuidas a la disponibilidad de luz, a la temperatura, presión, masas de agua y con mayor importancia a la disponibilidad de alimento (Wei *et al.*, 2010). No obstante, la existencia de zonas no necesariamente prueba la existencia de factores reguladores, sino que implica sus presencias (Carney, 2005).

En el presente trabajo se buscó evaluar la estructuración de los ensamblajes de ascidias del talud argentino en función de la topografía, una variable definida *a priori*. El movimiento del agua a través de pendientes más empinadas afecta la distribución de los sedimentos, generando mayor turbidez (Sokolova, 1972). La selección de esta variable se debió a bibliografía previa, la cual postula que ambientes más estables son más favorables para desarrollo de poblaciones de ascidias (Monniot y Monniot 1973; 1974; 1976; 1977). Se estima que esto puede deberse al mecanismo de filtración que presentan las ascidias (removiendo las carnívoras). Excepto ciertas especies antárticas (Torre *et al.*, 2014), las ascidias filtradoras han probado no estar bien adaptadas a condiciones de alta sedimentación y turbidez (Petersen, 2007).

El análisis realizado únicamente con los datos de las campañas Talud 2012 y 2013 reveló dos grupos que se separaron con 0,9 de disimilitud (colores rojo y celeste) (Fig. II-9). Estas diferencias son reconocibles en el NMDS, aún siendo el valor de estrés elevado (Fig. II-10). Dentro del grupo 1 (color rojo) se observó un 0,5 de disimilitud entre las ascidias con registros exclusivos en el TS y ascidias con registros en el TS y TM. Esto podría deberse a que sólo hay una especie (*Sycozoa umbellata*) con registros en el TS y TM y es probable que sea por azar. Un mayor número de muestreos en la zona en ese rango batimétrico serían necesarios para corroborar la estructura de los ensamblajes reflejada. Dentro del grupo 2 (color celeste), a 0,7 de disimilitud, se separaron todas aquellas especies que presentan registros en el TM de aquellas especies que presentan registros en el TI. Sin embargo, dicha segregación no es suficiente para asegurar que no haya sido producto asimismo del azar. Una vez más, un mayor número de muestreos serían necesarios para corroborar los resultados encontrados. A 0,5 de disimilitud se separaron las especies con registros exclusivos en el TI de una especie que presenta registros en el TI y el TS (*Styela* sp.). También a la misma disimilitud se separaron las especies con registros exclusivos en el TM de aquellas con registros en los tres estratos (TS, TM y TI) y de aquellas con registros en el TM y el TI. Así, de acuerdo a los datos obtenidos en las campañas Talud 2012 y 2013, el talud estaría caracterizado por dos ensamblajes: uno de ellos se distribuiría en la zona del TS (hasta los 800 m), mientras que el otro se distribuiría a lo largo de todo el TM y el TI. Ambos ensamblajes estarían caracterizados por un patrón de transición en la distribución de las ascidias: se evidenció un solapamiento gradual de especies con distribución exclusiva en el TM, especies con distribución exclusivas en el TI, especies con distribuciones en el TM y TI, especies con distribución en el TS y TI, y especies con distribución en las tres regiones (TS, TM y TI).

Para corroborar esta distribución gradual de las especies, se calculó la diversidad Beta. La diversidad Beta hace referencia a la tasa de recambio de las especies a través de hábitats, ecosistemas o un gradiente ambiental (Levin y Dayton, 2009). De acuerdo a Koleff *et al.* (2003), la diversidad Beta es una medida de la diferencia en la composición de las especies tanto entre dos o

más ensamblajes locales o entre ensamblajes locales y regionales. El índice de Wilson-Shmida presenta valores entre 0-1, donde 0 es indicativo de una tasa nula de recambio (la totalidad de las especies son compartidas) y 1 es indicativo de una tasa de recambio máxima. Las tasas máximas de recambio se observaron entre TS y TM (div. Beta = 0,8) y entre TS y TI (div. Beta = 0,78) (Tabla II-4). Efectivamente, sólo se comparte una especie entre ambas zonas simultáneamente (*S. umbellata* entre TS y TM y *Styela* sp. entre TS y TI) (Fig. II-11). La tasa de recambio más baja se observó entre TI y el TM (div. Beta = 0.45) (Tabla II-4). Ello se debe a que comparten el mayor número de especies: *P. pedunculata*, *A. indicus*, *A. meridionalis*, *M. setigera* y *M. pyriformis*. TS y TM, por otra parte, presentan 5 especies de distribución exclusiva en cada una de esas zonas (Fig. II-11).

Estos resultados reflejan los resultados encontrados con los análisis de Clasificación y Ordenamiento (Figs. II-9 y II-10). El ensamblaje distribuido en el TS presenta mayores y más similares tasas de recambio con TM y TI (0,8 y 0,78, respectivamente). TM y TI, por su parte, revelaron las tasas de recambio más bajas (0,45), no por ello nulas. Ello indicaría una fauna de transición en la extensión de ambas regiones.

El test SIMPER indicó cuáles de las especies explicaron en mayor proporción la disimilitud entre los dos grupos obtenidos (Tabla II-5). Seis especies, lo cual constituye un 29% del total, fueron responsables de un 50% de la disimilitud observada. *A. indicus* contribuyó en 13,2% a la disimilitud en la estructura de los ensamblajes del talud. Precisamente, esta especie presentó el mayor número de registros y es una de las más ampliamente distribuidas a lo largo del talud. Cuenta con 9 registros entre los 850 y los 3.000 m, cubriendo desde el límite superior del TM hasta casi el límite inferior del TI. No cuenta, sin embargo, con ningún registro en el TS. *S. umbellata* contribuyó en un 11,1%. Esta especie presentó sólo dos registros (Fig. II-12). Sin embargo, tiene el registro más profundo dentro del grupo TS; TS-TM: 1.200 m. *Synoicum* sp. contribuyó en un 8,1% a la disimilitud. A pesar de que sólo cuenta con un registro, esta especie presentó el segundo registro más profundo dentro del grupo TS; TS-TM: 319 m. *M. pyriformis* contribuyó a la disimilitud del talud en un 7,1%. Esta especie presentó, junto con *M. setigera*, el segundo mayor número de registros (Fig. II-12). Al igual que *A. indicus*, también está ampliamente distribuida en el TM y el TI, pero su rango batimétrico es más estrecho: 850-2.200 m. *P. trivolutum* contribuyó a la disimilitud en un 6,5%. Esta especie presenta el cuarto mayor número de registros (Fig. II-12) y está distribuida en los tres estratos. Su registro en el TS es muy somero (308 m), pero su registro más profundo se encuentra cercano al límite con el TM (1.400). *M. setigera* contribuyó en un 6,3% a la disimilitud. Su aporte es similar al aporte de *P. trivolutum*. Como se mencionó anteriormente, *M. setigera* cuenta con el segundo número de registros junto a *M. pyriformis* (6) (Fig. II-12). Se distribuye en el TM y el TI, aunque su rango batimétrico es más restringido que el de las especies anteriores: 850-1.400 m.

En función de contrastar los resultados obtenidos únicamente con los datos de las campañas Talud 2012 y 2013 y para obtener un reflejo más exacto de la estructuración de los ensamblajes de ascidias en el talud, se incluyó material de bibliografía. Es interesante resaltar que estos nuevos análisis incluyen la planicie abisal, la cual previamente no había sido contemplada. La fracción entre el talud inferior y la planicie abisal representa la región menos estudiada de los márgenes continentales profundos (Carney, 2005).

En el nuevo análisis de conglomerados (Fig. II-13), el primer grupo que se separó, con 1.0 de disimilitud, incluyó el ensamblaje de ascidias con registros exclusivos en la zona abisal (A). De hecho, con excepción de dos especies (*A. sigma* y *A. indicus*), ninguna especie presentó registros tan profundos. El siguiente grupo que se separó es aquel que incluye ascidias con registros exclusivos en el TS (0,9 de disimilitud). El NMDS registra claramente esta división (Fig. II-14). De hecho, es la división que mejor explica el gráfico: el eje de coordenadas 1 separa en cada uno de

sus extremos a A de TS. Asimismo, el eje 2 de coordenadas también separa TS y A de TI y TM, en mayor medida, y de TRA, en segunda medida. Con un 0,8 de disimilitud, TM se separa de TI y TRA (Fig. II-13). Esta división puede verse claramente reflejada en el NMDS, siendo la segunda división que mejor explica el gráfico: el eje de coordenadas 1 separa ambos grupos, quedando TI y TRA en relación a TM. TI queda separado de TRA con un 0,6 de disimilitud. TI sólo incluye especies con registros exclusivos en el TI, mientras que TRA incluye especies con registros en toda la extensión del talud. Esta división también puede verse reflejada en el eje de coordenadas 2 del NMDS, aunque es la menor explicada (Fig. II-14).

Los resultados los análisis de Ordenamiento y Clasificación reflejaron parcialmente los resultados obtenidos con las muestras del Talud 2012 y 2013. En aquellos, el test SIMPROF reveló únicamente dos grupos diferentes (Figs. II-9 y II-10): un ensamble distribuido en el TS y un ensamble distribuido en toda la extensión del TM y el TI. Si bien la disimilitud entre estos dos últimos grupos (ascidias con registros en el TM y ascidias con registros en el TI) fue de 0,5, el test SIMPROF reveló que no eran distintos. Ello se debió, en parte, a que ambos grupos no incluyeron ascidias con registros exclusivos únicamente: el grupo TI incluyó un registro TI-TS; mientras que el grupo TM incluyó registros TM-TI y TS-TM-TI.

El agregado de muestras de bibliografía permitió obtener diferencias entre TM y TI. También conservó el ensamble de ascidias con distribución en el TS como un grupo diferente. Por otra parte, agregó un nuevo grupo: las ascidias de transición (TRA). Este grupo de ascidias presenta la distribución más amplia de todas, la cual recorre la totalidad de la extensión del talud. Incluso, algunas especies de TRA son capaces de conquistar ambientes abisales. Los ambientes abisales, por su parte, se separaron claramente del resto del talud.

Los análisis con el índice de diversidad Beta indicaron que la zona abisal (A) presentó las mayores tasas de recambio con respecto al resto de las zonas, lo cual es coincidente con los resultados obtenidos en los análisis de Clasificación y Ordenamiento (Tabla II-6; Figs. II-13 y II-14). A reveló la mayor tasa de recambio en relación a TS (div. Beta = 1). Efectivamente, ambas zonas son las únicas que no comparten ninguna especie (Fig. II-15). La segunda mayor tasa de recambio se observó entre A y TM (div. Beta = 0,94). Estas sólo comparten una especie en común, aunque también es compartida con TI: *A. indicus* (Fig. II-15). La tercera mayor tasa de recambio se observó entre A y TI (div. Beta = 0,88). Estas comparten una sola especie (*A. sigma*), la cual es compartida únicamente por estos dos zonas (Fig. II-15). TS, TM y TI presentaron tasas de recambio mayores a 0,5. Aún así, todas ellas fueron magnitudes inferiores a las registradas entre A y el resto. TI presentó una tasa de recambio más elevada en relación a TS (div. Beta = 0,82) que en relación a TM (div. Beta = 0,62) (Tabla II-6). Este resultado es coincidente con los resultados obtenidos en los análisis de Clasificación y Ordenamiento (Figs. II-13 y II-14). Si bien TI y TM comparten el mayor número de especies, ambas zonas también presentan el mayor número de especies exclusivas de ese ambiente cada una (14 en el TI y 11 en el TM) (Fig. II-15). TS y TI, por otra parte, comparten 3 especies (*M. pyriformis*, *P. trivolutum* y *Styela* sp.), aunque todas ellas son compartidas también con TM. Finalmente, TM presentó una tasa de recambio en relación a TS similar a la tasa de recambio entre TI y TM (div. Beta = 0,63). En este caso, ambas zonas sólo comparten dos especies (*S. molle* y *S. umbellata*), pero TM presenta dos veces más especies con distribución exclusiva que TS (Fig. II-15).

El test SIMPER reveló que, al igual que en las campañas Talud 2012 y 2013, *Asajirus indicus* fue la especie que más contribuyó a la disimilitud en la estructura de los ensambles de ascidias a lo largo del talud y la zona abisal (9,2%). Una vez más, esta especie fue la más frecuente y obtuvo el mayor número de registros (14) (Fig. II-16). Su distribución batimétrica fue una de las más amplias (877-5.223 m) cubriendo las zonas del TM, el TI e incluso A. La única zona donde no fue registrada fue en el TS. *Molgula pyriformis* contribuyó en un 5,8% a la disimilitud. Esta especie contó con el

segundo número de registros (Fig. II-16). Su distribución batimétrica fue también extensa, aunque menor que la de *Asajirus indicus* (100-2.212 m). Se la encontró principalmente distribuida en el TM, aunque fue la única especie con un registro tan somero (100 m). *Styela chaini* también contribuyó en un 5,8%. Esta especie sólo presentó 5 registros. Sin embargo, todos ellos se obtuvieron en el TI, entre los 1.600 y los 1.700 m. *Culeolus anonymus* contribuyó en un 5,1% a la disimilitud del talud y zona abisal. Aunque sólo fue registrada en A, el gradiente batimétrico en el cual fue detectada es extenso: 4.410-5.225 m. Asimismo, presentó 4 registros. *Polysyncraton trivolutum* contribuyó en un 3,5%. Los 6 registros se distribuyeron entre los 290 m y los 1.400 m, abarcando tanto el TS, como el TM y el TI. *Ascidia meridionalis* contribuyó en un 3,2% a la disimilitud. Esta especie, junto con *Polysyncraton trivolutum*, presentó el tercer número de registros (Fig. II-16). Su distribución incluyó el TM y el TI, aunque sus registros fueron más frecuentes en el TM. Su rango batimétrico fue un poco menos extenso que el de las especies anteriores: 850-1.300 m. *Sycozoa umbellata* contribuyó en un 2,9% a la disimilitud del talud y la planicie abisal. Esta especie presentó tan sólo dos registros, aunque uno fue en el TS y el otro en el TM. Su registro batimétrico fue relativamente extenso: 647-1.200 m. *Caenagnesia complementa* también explicó la disimilitud en un 2,9%. Obtuvo 2 registros entre los 1.400 m y los 1.600 m. *Molguloides* sp. y *Dicarpa spinifera* contribuyeron cada una en un 2,7% a la disimilitud. *Molguloides* sp. fue registrada dos veces, una en el TI y otra en A. El rango batimétrico se extendió entre 2.400 m a 5.200 m. *Dicarpa spinifera* también presentó dos registros, ambos en el TI. *Polycarpa pseudoalbatrossi* y *Protomolgula bythia* contribuyeron en un 2,6% cada una a la disimilitud. Ambas obtuvieron 3 registros en el TI, entre los 2.700 m y los 3.330 m.

Cuatro de estas 12 especies (*Asajirus indicus*, *Molgula pyriformis*, *Polysyncraton trivolutum* y *Sycozoa umbellata*) también estuvieron entre las 6 especies que explicaron hasta un 50% de la disimilitud a lo largo del talud en los estudios realizados únicamente con muestras de las campañas Talud 2012 y 2013 (Tabla II-12). *Asajirus indicus*, en ambos casos, fue la que mayormente explicó la disimilitud. En ambos casos, el porcentaje de especies que explica el 50% de la disimilitud es similar: 29% sólo con datos de las campañas al talud en relación a 25% añadiendo datos de bibliografía. Aun así, cabe destacar que se requiere una menor proporción de especies para explicar la disimilitud de una extensión mayor de terreno.

Los resultados obtenidos, tanto con muestras provenientes sólo de las campañas Talud 2012 y 2013 como añadiendo material de bibliografía, nos permiten concluir que la ascidiofauna del talud se caracteriza por presentar ensambles en zonas delimitadas por la topografía, pero cuyos límites no son abruptos. El recambio de especies entre las zonas es gradual. Este patrón ya ha sido identificado anteriormente en un área similar al área de estudio de este trabajo (Wei *et al.*, 2010) y ha sido asociado a la exportación de la producción de fitoplancton superficial (una hipótesis que sin dudas debería ser puesta a prueba). No obstante, el hallazgo de un grupo de ascidias distribuida a lo largo de toda la extensión del talud (TRA) sugiere que el patrón hallado podría modificarse con muestreos subsiguientes.

Carney (2005) propone que la fauna del talud sea analizada como si se tratara del solapamiento de tres componentes: especies que se extienden desde la plataforma, especies que ascienden desde las planicies abisales y especies propias del talud. En estos dos primeros capítulos se ha reunido evidencia suficiente que confirma esta propuesta. La ascidiofauna del talud del Mar Argentino es sin lugar a dudas una combinación de los mencionados componentes. En el siguiente capítulo se analizarán con un poco más de detalle los rangos de distribución vertical.

Anexo II-1

Lista de especies del margen continental profundo del Mar Argentino (38°S).

Especie	Familia	LAT	LONG	Campaña oceanográfica	Prof. (m)
<i>Didemnum tenue</i>	Didemnidae	37°17'S	53°52'W	Challenger st. 320	1097
<i>Polysyncraton trivolutum</i>	Didemnidae	37°57,182'S	55°11,060'W	Talud agosto 2012	291
<i>Polysyncraton trivolutum</i>	Didemnidae	37°59,258'S	54°41,436'W	Talud agosto 2012	854
<i>Polysyncraton trivolutum</i>	Didemnidae	37°57,907'S	54°31,921'W	Talud agosto 2012	1144
<i>Polysyncraton trivolutum</i>	Didemnidae	37°54,045'S	54°24,091'W	Talud mayo 2013	1245
<i>Polysyncraton trivolutum</i>	Didemnidae	37°58,054'S	54°31,715'W	Talud mayo 2013	1275
<i>Polysyncraton trivolutum</i>	Didemnidae	37°49.688'S	54°5.236'W	Talud septiembre 2013	1398
<i>Coelocormus huxleyi</i>	Didemnidae	37°17'S	53°52'W	Challenger st. 320	1097
<i>Aplidium</i> sp.	Polyclinidae	36°32,6'S	53°23,0'W	Atlantis II 60	993-1011
<i>Aplidium</i> sp.	Polyclinidae	36°55,7'S	53°01,4'W	Atlantis II 60	2707
					3305
<i>Aplidium</i> sp.	Polyclinidae	37°13,3'S	52°54,0'W	Atlantis II 60	-
<i>Aplidium</i> sp.	Polyclinidae	37°15,1'S	52°45,0'W	Atlantis II 60	3317
<i>Aplidium</i> sp.	Polyclinidae	37°15,1'S	52°45,0'W	Atlantis II 60	3343
<i>Aplidium effrenatum</i>	Polyclinidae	37°17'S	53°52'W	Challenger st. 320	1097
<i>Aplidium meridianum</i>	Polyclinidae	38°0,984'S	54°30,326'W	Talud agosto 2012	1006
<i>Aplidium marplatensis</i>	Polyclinidae	37°59,657'S	55°13,050'W	Talud agosto 2012	250
<i>Aplidium variable</i>	Polyclinidae	37°59,657'S	55°13,050'W	Talud agosto 2012	250
<i>Aplidium puella</i>	Polyclinidae	37°58,698'S	55°11,899'W	Talud agosto 2012	308
<i>Synoicum molle</i>	Polyclinidae	37°17'S	53°52'W	Challenger st. 320	1097
<i>Synoicum molle</i>	Polyclinidae	37°58,698'S	55°11,899'W	Talud agosto 2012	308
<i>Synoicum georgianum</i>	Polyclinidae	38°1,499'S	54°44,171'W	Talud agosto 2012	819
<i>Synoicum</i> sp.	Polyclinidae	37°59,800'S	55°12,479'W	Talud agosto 2012	319
Polycitoridae	Polycitridae	36°32,6'S	53°23,0'W	Atlantis II 60	993-1011
<i>Pseudodiazona</i>	Diazonidae	36°32,6'S	53°23,0'W	Atlantis II 60	993-

<i>abyssa</i>					1012
<i>Sycozoa umbellata</i>	Holozoidae	37°57,857'S	54°57,406'W	Talud agosto 2012	647
<i>Sycozoa umbellata</i>	Holozoidae	37°52,852'S	54°15,352'W	Talud mayo 2013	1200
<i>Protoholozoa pedunculata</i>	Holozoidae	37°59,308'S	54°25,207'W	Talud mayo 2013	1099
<i>Protoholozoa pedunculata</i>	Holozoidae	38°1.913'S	53°39.26'W	Talud septiembre 2013	2934
<i>Aplousobranchia</i>		38°5.310'S	53°39.988'W	Talud septiembre 2013	3282
<i>Araneum sigma</i>	Cionidae	43°33,0'S	48°58,1'W	Atlantis II 60	5223 - 5208
<i>Araneum sigma</i>	Cionidae	36°05,2'S	52°17,9'W	Atlantis II 60	2440 - 2480
<i>Ascidia meridionalis</i>	Asciidiide	37°17'S	53°52'W	Challenger st. 320	1097
<i>Ascidia meridionalis</i>	Asciidiide	37°59,706'S	54°41,854'W	Talud agosto 2012	852
<i>Ascidia meridionalis</i>	Asciidiide	37°59,258'S	54°41,436'W	Talud agosto 2012	854
<i>Ascidia meridionalis</i>	Asciidiide	38°0,500'S	54°25,069'W	Talud agosto 2012	1200
<i>Ascidia meridionalis</i>	Asciidiide	37°57,288'S	54°23,456'W	Talud agosto 2012	1308
<i>Ascidia meridionalis</i>	Asciidiide	37°59,308'S	54°25,207'W	Talud mayo 2013	1099
<i>Octacnemus ingolfi</i>	Octacnemidae	36°12,7'S	52°42,7'W	Atlantis II 60	2041 - 2048
<i>Agnezia celtica</i>	Agneziidae	37°40,9'S	52°19,3'W	Atlantis II 60	3906 - 3917
<i>Adagnesia charcoti</i>	Agneziidae	36°53,4'S	53°10,2'W	Atlantis II 60	2195 - 2323
<i>Adagnesia fissa</i>	Agneziidae	43°33,0'S	48°58,1'W	Atlantis II 60	5223 - 5208
<i>Adagnesia sp.</i>	Agneziidae	36°49,0'S	53°15,4'W	Atlantis II 60	1661 - 1679
<i>Cenagnesia complementa</i>	Agneziidae	36°49,0'S	53°15,4'W	Atlantis II 60	1661 - 1679
<i>Cenagnesia</i>	Agneziidae	37°55.184'S	54°13.895'W	Talud septiembre	1404

<i>complementa</i>				2013	
					5223
					-
<i>Clatripes flaccidus</i>	Corellidae	43°33,0'S	48°58,1'W	Atlantis II 60	5208
					2195
					-
<i>Cnemidocarpa batyphila</i>	Styelidae	36°53,4'S	53°10,2'W	Atlantis II 60	2323
<i>Cnemidocarpa drygalskii</i>	Styelidae	38°0,500'S	54°25,069'W	Talud agosto 2012	1200
<i>Polycarpa aspera</i>	Styelidae	37°17'S	53°52'W	Challenger st. 320	1097
<i>Polycarpa pseudoalbatrossi</i>	Styelidae	36°55,7'S	53°01,4'W	Atlantis II 60	2707
					3305
					-
<i>Polycarpa pseudoalbatrossi</i>	Styelidae	37°13,3'S	52°54,0'W	Atlantis II 60	3317
<i>Polycarpa pseudoalbatrossi</i>	Styelidae	37°15,1'S	52°45,0'W	Atlantis II 60	3343
					3305
					-
<i>Dicarpa spinifera</i>	Styelidae	37°13,3'S	52°54,0'W	Atlantis II 60	3317
<i>Dicarpa spinifera</i>	Styelidae	37°15,1'S	52°45,0'W	Atlantis II 60	3343
					2195
					-
<i>Bathystyeloides enderbyanus</i>	Styelidae	36°53,4'S	53°10,2'W	Atlantis II 60	2323
<i>Styela glans</i>	Styelidae	37°17'S	53°52'W	Challenger st. 320	1097
					1661
					-
<i>Styela glans</i>	Styelidae	36°49,0'S	53°15,4'W	Atlantis II 60	1679
					1661
					-
<i>Styela chaini</i>	Styelidae	36°49,0'S	53°15,4'W	Atlantis II 60	1679
<i>Styela chaini</i>	Styelidae	36°55,7'S	53°01,4'W	Atlantis II 60	2707
					2440
					-
<i>Styela chaini</i>	Styelidae	36°05,2'S	52°17,9'W	Atlantis II 60	2480
					2041
					-
<i>Styela chaini</i>	Styelidae	36°12,7'S	52°42,7'W	Atlantis II 60	2048
					2195
					-
<i>Styela chaini</i>	Styelidae	36°53,4'S	53°10,2'W	Atlantis II 60	2323
<i>Styela squamosa</i>	Styelidae	37°17'S	53°52'W	Challenger st. 320	1097
<i>Styela squamosa</i>	Styelidae	37°57,907'S	54°31,921'W	Talud agosto 2012	1144
<i>Styela sp.</i>	Styelidae	37°53,557'S	54°42,941'W	Talud mayo 2013	780
					2041
					-
<i>Styela sp.</i>	Styelidae	37°49.661'S	54°7.943'W	Talud septiembre 2013	1395
<i>Pyura pilosa</i>	Pyuridae	38°0,500'S	54°25,069'W	Talud agosto	1200

				2012	
					4382
<i>Culeolus anonymus</i>	Pyuridae	38°16,9'S	51°56,1'W	Atlantis II 60	- 4402
					5223
<i>Culeolus anonymus</i>	Pyuridae	43°33,0'S	48°58,1'W	Atlantis II 60	- 5208
<i>Culeolus anonymus</i>	Pyuridae	38°29,8'S	52°09,1'W	Atlantis II 60	4435
<i>Culeolus anonymus</i>	Pyuridae	38°39,4'S	48°10,4'W	DimitryMendelee v 43, st. 4109	5225
<i>Culeolus likae</i>	Pyuridae	38°39,4'S	48°10,4'W	Dimitry Mendeleev 43, st. 4109	5225
<i>Minipera tacita</i>	Molgulidae	37°15,1'S	52°45,0'W	Atlantis II 60	3343
					3305
<i>Minipera sp.</i>	Molgulidae	37°13,3'S	52°54,0'W	Atlantis II 60	- 3317
<i>Protomolgula bythia</i>	Molgulidae	36°55,7'S	53°01,4'W	Atlantis II 60	2707
					3305
<i>Protomolgula bythia</i>	Molgulidae	37°13,3'S	52°54,0'W	Atlantis II 60	- 3317
<i>Protomolgula bythia</i>	Molgulidae	37°15,1'S	52°45,0'W	Atlantis II 60	3343
					5223
<i>Molguloides sp.</i>	Molgulidae	43°33,0'S	48°58,1'W	Atlantis II 60	- 5208
					2440
<i>Molguloides sp.</i>	Molgulidae	36°05,2'S	52°17,9'W	Atlantis II 60	- 2480
<i>Molgula pyriformis</i>	Molgulidae	37°17'S	53°52'W	Challenger st. 320	1097
<i>Molgula pyriformis</i>	Molgulidae	36°27,0'S	53°31,0'W	Atlantis II 60	479- 518
<i>Molgula pyriformis</i>	Molgulidae	36°32,6'S	53°23,0'W	Atlantis II 60	993- 1011
<i>Molgula pyriformis</i>	Molgulidae	37°59,706'S	54°41,854'W	Talud agosto 2012	852
<i>Molgula pyriformis</i>	Molgulidae	37°59,258'S	54°41,436'W	Talud agosto 2012	854
<i>Molgula pyriformis</i>	Molgulidae	38°0,984'S	54°30,326'W	Talud agosto 2012	1006
<i>Molgula pyriformis</i>	Molgulidae	37°57,907'S	54°31,921'S	Talud agosto 2012	1144
<i>Molgula pyriformis</i>	Molgulidae	37°59,110'S	54°41,136'W	Talud mayo 2013	877
<i>Molgula pyriformis</i>	Molgulidae	38°1.447'S	53°51.011'W	Talud septiembre 2013	2212
<i>Molgula pyriformis</i>	Molgulidae	37°49.688'S	54°5.236'W	Talud septiembre	1398

				2013	
<i>Molgula setigera</i>	Molgulidae	37°59,706'S	54°41,854'W	Talud agosto 2012	852
<i>Molgula setigera</i>	Molgulidae	37°57,907'S	54°31,921'W	Talud agosto 2012	1144
<i>Molgula setigera</i>	Molgulidae	37°59,110'S	54°41,136'W	Talud mayo 2013	877
<i>Molgula setigera</i>	Molgulidae	37°49.688'S	54°5.236'W	Talud septiembre 2013	1398
<i>Molgula setigera</i>	Molgulidae	37°49.661'S	54°7.943'W	Talud septiembre 2013	1395
<i>Molgula coactilis</i>	Molgulidae	37°49.661'S	54°7.943'W	Talud septiembre 2013	1395
<i>Fungulus perlucidus</i>	Molgulidae	38°16,9'S	51°56,1'W	Atlantis II 60	4382 -
<i>Fungulus perlucidus</i>	Molgulidae	38°39,4'S	48°10,4'W	Dimitry Mendeleev 43, st. 4109	4402 5225
<i>Fungulus curlus</i>	Molgulidae	43°33,0'S	48°58,1'W	Atlantis II 60	5223 -
<i>Asajirus indicus</i>	Molgulidae	36°55,7'S	53°01,4'W	Atlantis II 60	5208 2707
<i>Asajirus indicus</i>	Molgulidae	37°13,3'S	52°54,0'W	Atlantis II 60	3305 -
<i>Asajirus indicus</i>	Molgulidae	36°05,2'S	52°17,9'W	Atlantis II 60	3317 2440 -
<i>Asajirus indicus</i>	Molgulidae	36°12,7'S	52°42,7'W	Atlantis II 60	2480 2041 -
<i>Asajirus indicus</i>	Molgulidae	43°33,0'S	48°58,1'W	Atlantis II 60	2048 5223 -
<i>Asajirus indicus</i>	Molgulidae	36°53,4'S	53°10,2'W	Atlantis II 60	5208 2195 -
<i>Asajirus indicus</i>	Molgulidae	37°57,907'S	54°31,921'W	Talud agosto 2012	2323 1144
<i>Asajirus indicus</i>	Molgulidae	37°56,688'S	54°10,997'W	Talud agosto 2012	1508
<i>Asajirus indicus</i>	Molgulidae	37°52,303'S	53°57,433'W	Talud agosto 2012	1738
<i>Asajirus indicus</i>	Molgulidae	37°59,110'S	54°41,136'W	Talud mayo 2013	877
<i>Asajirus indicus</i>	Molgulidae	38°1.913'S	53°39.26'W	Talud septiembre 2013	2934
<i>Asajirus indicus</i>	Molgulidae	37°52.614'S	53°54.246'W	Talud septiembre	1763

				2013	
<i>Asajirus indicus</i>	Molgulidae	37°52.154'S	53°51.582'W	Talud septiembre 2013	1712
<i>Asajirus indicus</i>	Molgulidae	37°49.688'S	54°5.236'W	Talud septiembre 2013	1398
<i>Asajirus indicus</i>	Molgulidae	37°49.661'S	54°7.943'W	Talud septiembre 2013	1395

Anexo II-2

Lista de especies del margen continental profundo del Mar Argentino (38°S) detallando abreviatura utilizada en algunos análisis de esta tesis.

Especie	Abreviatura
<i>Didemnum tenue</i>	DIDTEN
<i>Polysyncraton trivolutum</i>	POLTRI
<i>Aplidium effrenatum</i>	APLEFF
<i>Aplidium marplatensis</i>	APLMAR
<i>Aplidium meridianum</i>	APLMER
<i>Aplidium variabile</i>	APLVAR
<i>Aplidium puella</i>	APLPUE
<i>Aplidium</i> sp.	APLISP
<i>Coelocormus huxleyi</i>	COEHUX
<i>Synoicum georgianum</i>	SYNGEO
<i>Synoicum molle</i>	SYNMOL
<i>Synoicum</i> sp.	SYNOSP
Polycitoridae	POLYCI
<i>Sycozoa umbellata</i>	SYCUMB
<i>Protoholoza pedunculata</i>	PROPED
Aplousobranchia	APLOUS
<i>Pseudodiazona abyssa</i>	PSEABY
<i>Araneum sigma</i>	ARASIG
<i>Octacnemus ingolfi</i>	OCTING
<i>Agnesia celtica</i>	AGNCEL
<i>Adagnesia fissa</i>	ADAFIS
<i>Adagnesia charcoti</i>	ADACHA
<i>Adagnesia</i> sp.	ADAGSP
<i>Ascidia meridionalis</i>	ASCMER
<i>Clatriples flaccidus</i>	CLAFLA
<i>Caenagnesia complementa</i>	CAECOM
<i>Polycarpa pseudoalbatrossi</i>	POLPSE
<i>Polycarpa aspera</i>	POLASP
<i>Dicarpa spinifera</i>	DICSPI
<i>Bathystyeloides enderbyanus</i>	BATEND
<i>Cnemidocarpa drygalskii</i>	CNEDRY
<i>Cnemidocarpa bathyphila</i>	CNEBAT

<i>Styela squamosa</i>	STYSQU
<i>Styela glans</i>	STYGLA
<i>Styela chaini</i>	STYCHA
<i>Styela</i> sp.	STYESP
<i>Pyura pilosa</i>	PYUPIL
<i>Culeolus anonymus</i>	CULANO
<i>Culeolus likae</i>	CULLIK
<i>Minipera tacita</i>	MINTAC
<i>Minipera</i> sp.	MINISP
<i>Protomolgula bythia</i>	PROBYT
<i>Molgula coactilis</i>	MOLCOA
<i>Molgula setigera</i>	MOLSET
<i>Molgula pyriformis</i>	MOLPYR
<i>Molguloides</i> sp.	MOLGSP
<i>Fungulus perlucidus</i>	FUNPER
<i>Fungulus curlus</i>	FUNCUR
<i>Asajirus indicus</i>	ASAIND

Capítulo III

Análisis zoogeográfico de ascidias de ambientes
marinos profundos

Introducción

La visión de los ambientes marinos profundos ha cambiado radicalmente durante los últimos años (Ramírez-Llorda *et al.*, 2010; Sweetman *et al.*, 2017). A mediados y fines del siglo XIX, cuando se comenzaron a realizar las primeras campañas oceanográficas mundiales, se consideraba a estos ambientes como desiertos oscuros, fríos y homogéneos, desprovistos de biodiversidad e inmutables en el tiempo. Debido a la homogeneidad y estabilidad de estos ambientes, se postuló que la fauna marina profunda presentaba una distribución igualmente homogénea y cosmopolita (Ortman, 1986). Sin embargo, los ambientes marinos profundos son más heterogéneos de lo que se creía. En los últimos años se han registrado 22 ambientes marinos profundos con características diferentes (Ramírez-Llorda *et al.*, 2010), una insospechada biodiversidad (Hessler y Sanders, 1967; Sanders, 1968; Grassle, 1989) y una alta tasa de recambio (Grassle y Maciolek, 1992; Brandt *et al.*, 2005). Estos hallazgos han llevado a cuestionar la idea de la distribución cosmopolita de las especies.

Actualmente coexisten dos hipótesis sobre los patrones de distribución de las especies en ambientes marinos profundos (Ramírez-Llorda *et al.*, 2010). La primera postula la existencia de distribuciones amplias o cosmopolitas, las cuales se explicarían por la ausencia de barreras ecológicas, la relativa homogeneidad de los factores abióticos en estos ambientes y por características propias de los organismos (tales como el potencial de dispersión larval) (McClain y Hardy, 2010). Estudios moleculares recientes han comenzado a revelar la existencia de cosmopolitismo para numerosos taxa (Hurtado *et al.*, 2004; Johnson *et al.*, 2006; Samadi *et al.*, 2006; Mincks *et al.*, 2009). La segunda hipótesis postula la existencia de provincias zoogeográficas, inicialmente configuradas en base a criterios topográficos (Ekman, 1953; Vinogradova, 1958; Menzies *et al.*, 1973).

En el año 2009 se definió la primera clasificación biogeográfica de ambientes marinos profundos de carácter global, la cual reúne diversos enfoques y metodologías (taxonómica, fisionómica, ecológica y socio-económica) (Watling *et al.*, 2013). Dicha propuesta, producto de un grupo de expertos reunidos por la Comisión Intergubernamental Oceanográfica de la UNESCO, se plasmó en el documento “Global Open Oceans and DeepSeabed” (GOODS) (UNESCO, 2009). En el mismo se establecieron 30 provincias pelágicas, 38 provincias bentónicas y 10 provincias hidrotermales. Las provincias bentónicas comprenden 14 batiales, 14 abisales y 10 hadales. Watling *et al.* (2013) redefinieron la clasificación de las 28 provincias batiales y abisales, incorporando información adicional de alta resolución sobre la hidrografía y el flujo de la materia orgánica particulada (POC) a los fondos marinos.

Sin embargo, los patrones de distribución geográfica de las especies son diferentes en función de la profundidad (Vinogradova, 1997). Por ello es necesario realizar análisis zoogeográficos separados para cada zona vertical (Ekman, 1953; Zenkevick, 1956; Briggs, 1974; Vinogradova, 1997; McClain y Hardy, 2010). Así, los patrones biogeográficos varían considerablemente entre zonas abisales (>3.000 m) y zonas batiales (200-3.000 m), las cuales experimentan heterogeneidades muy marcadas en el flujo de carbono, en la topografía, en el tipo de sustrato y en las corrientes (Carney, 2005; Levin y Dayton, 2009). Estudios previos y recientes con técnicas moleculares, sugieren que la extensión de los rangos geográficos aumentaría con la profundidad a medida que las condiciones ambientales se tornan más homogéneas (McClain y Hardy, 2010).

Si bien el rango de distribución vertical de las especies es frecuentemente reportado en la literatura, ha recibido muy poca atención como fenómeno en sí mismo (Pineda, 1993). En cambio, el rango de distribución vertical ha sido utilizado mayormente en asociación al concepto de zonación para evaluar la hipótesis de zonas verticales discretas (Carney, 1983; 2005; Gage y Tyler,

1991). El primer esquema de zonación vertical del mar profundo, propuesto por oceanógrafos y biólogos rusos (Belyaev *et al.*; 1959; Vinogradova, 1962), comprende las siguientes zonas de distribución vertical: zona abisal (3.000-6.000 m); zona de transición entre la zona batial y la zona abisal (2.500-3.000 m); zona hadal (>6.000 m). La zona abisal comprende la sub-zona abisal superior (3.000-4.500 m) y la sub-zona abisal inferior (4.500-6.000 m).

Vinogradova (1962) propuso la clasificación de los grupos de animales marinos bentónicos profundos de acuerdo a su distribución vertical, dado que la extensión del rango de distribución geográfica de las especies se relacionaba a su grado de euribatía:

- Especies euribáticas: presentan rangos de distribución vertical mayores a 1.000 m;
- Especies estenobáticas: presentan rangos de distribución vertical menores a 1.000 m.

Según la autora, aquellos taxa con una proporción de especies mayormente euribáticas, presentan un rango de distribución horizontal amplio. De forma contraria, aquellos taxa con una proporción de especies mayormente estenobáticas presentan un rango de distribución horizontal proporcionalmente acotado. Los grupos con una proporción alta de especies abisales exclusivas muestran los niveles de endemismo más altos.

Pineda (1993) estudió los rangos de distribución vertical de numerosos organismos marinos bentónicos profundos. Demostró una relación unimodal entre la distribución vertical y las zonas de ocurrencia, donde los rangos verticales más amplios se ubican en profundidades intermedias (1.500 – 3.500 m). Ello estaría determinado por la tasa de cambio ambiental, en ambientes someros y por la topografía, en ambientes más profundos.

Hipótesis particular

En ambientes marinos profundos, los rangos geográficos en la distribución de las especies aumentan con la profundidad a medida que las condiciones ambientales se tornan más homogéneas. Especies euribáticas tienen una distribución geográfica más amplia que especies estenobáticas.

Predicciones

1. Con el aumento en la profundidad se encontrarán especies de ascidias euribáticas y con distribuciones geográficas amplias;
2. Las ascidias estenobáticas presentarán distribuciones geográficas restringidas o serán endémicas de ciertas áreas.

Objetivos específicos

1. Evaluar el grado de euribatía/estenobatia de la ascidiofauna marina profunda.
2. Detectar especies de ascidias con distribuciones cosmopolita y endémica.

Materiales y métodos

Se elaboró un inventario global de especies de ascidias con registros profundos (>200m). Se utilizaron datos propios (campaña TALUD 2012 y 2013) y de la bibliografía, incluyendo aquellos datos provenientes del Global Biodiversity Information Facility (GBIF).

Se incluyó la siguiente información sobre cada uno de los registros de cada especie: familia y género, sitios de recolección, profundidad del lance, campaña oceanográfica de la recolección y material bibliográfico de referencia.

Para realizar una caracterización batimétrica general de las ascidias de ambientes marinos profundos, se cuantificó el número de especies de acuerdo a la zona de distribución vertical. Se removieron las ascidias con un único registro.

III. a. Relación entre la distribución batimétrica y geográfica

Se generaron nuevas tablas donde se incluyeron, además de los datos previamente señalados: la caracterización batimétrica (estenobáticas o euribáticas): el número de provincias biogeográficas batiales inferiores (800-3.500 m), abisales (3.500 – 6.000 m) y hadales (6.000 m en adelante) en donde la especie fue registrada; el número de cuencas en donde la especie está distribuida; las zonas verticales donde han sido registradas (Anexo III-1).

Para la determinación del número de provincias biogeográficas profundas (batiales inferiores, abisales y hadales) se utilizó la clasificación biogeográfica propuesta por Watling *et al.* (2013). Para la determinación del número de cuencas en donde la especie está distribuida se siguió el criterio establecido por Vinogradova (1997), donde: (1) equivale a especies endémicas; (2) equivale a especies con distribución amplia en una cuenca oceanográfica; (3) equivale a especies con distribución cosmopolita (2 o más cuencas oceanográficas). Para la determinación de las zonas verticales se siguió la división establecida por Vinogradova (1997), donde (B): zona batial, la cual se extiende desde los 200 m hasta los 3.500 m; (A): zona abisal, que se extiende entre 3.500 y 6.000 m; (H): zona hadal, la cual se extiende desde los 6.000 m.

Se llevaron a cabo análisis de correlación entre el rango batimétrico de las especies (distribución vertical) y el número de provincias biogeográficas profundas donde esas especies fueron registradas (distribución geográfica), discriminando entre ascidias euribáticas y estenobáticas. El mismo análisis se llevó a cabo por separado, entre ascidias con distribución exclusiva en la zona abisal y ascidias con distribución amplia (abisal ascendente en la zona batial). Se removieron de estos análisis aquellas especies con distribuciones exclusivas en la zona batial, con distribuciones la zona batial ascendente en la plataforma y con distribuciones hadales, ya que la hipótesis de Vinogradova sólo se aplica a especies con distribución abisal (abisales estrictas y abisales ascendentes en la zona batial). También se removieron aquellas ascidias que cuentan con un sólo registro debido a la incerteza de su verdadero rango batimétrico. Análisis sobre la estructura de los ensambles de ascidias del talud son proporcionados en el capítulo 2 de esta tesis.

III. b. Caracterización de los rangos de distribución vertical

Para evaluar la hipótesis de Pineda (1993), se evaluó el rango de distribución vertical de las especies en relación a la zona de distribución vertical en un gráfico de barras. Para estos análisis se removieron las especies con un único registro.

III. c. Cosmopolitismo

Se relevó el número de ascidias presentes en las distintas cuencas oceanográficas. Siguiendo el mencionado criterio de Vinogradova (1997) se determinaron las especies endémicas, las especies con distribución amplia y las especies cosmopolitas. Los resultados fueron graficados. Para contrastar el número de especies estenobáticas y euribáticas en relación a las cuencas oceanográficas donde fueron registradas, se realizó un gráfico de dispersión. Para evaluar la representación de cada grupo con distribución vertical en relación a cada cuenca oceanográfica se realizó un gráfico de barras. Finalmente, se determinaron las proporciones de familias correspondientes a las ascidias cosmopolitas. Para estos análisis se consideraron las especies con todos los tipos de distribución vertical, no así aquellas con registros únicos.

Resultados

La caracterización batimétrica general de las ascidias de ambientes marinos profundos analizadas (159 especies) reveló un mayor porcentaje de especies con distribución abisal ascendente en la zona batial (42,1%). Le siguieron ascidias con distribución exclusiva en la zona batial (19,5%), ascidias con distribución en la zona batial ascendente en la plataforma (17%), ascidias con distribución exclusiva abisal (16,4%) y finalmente, ascidias con distribución hadal (8%) (Fig. III-1).

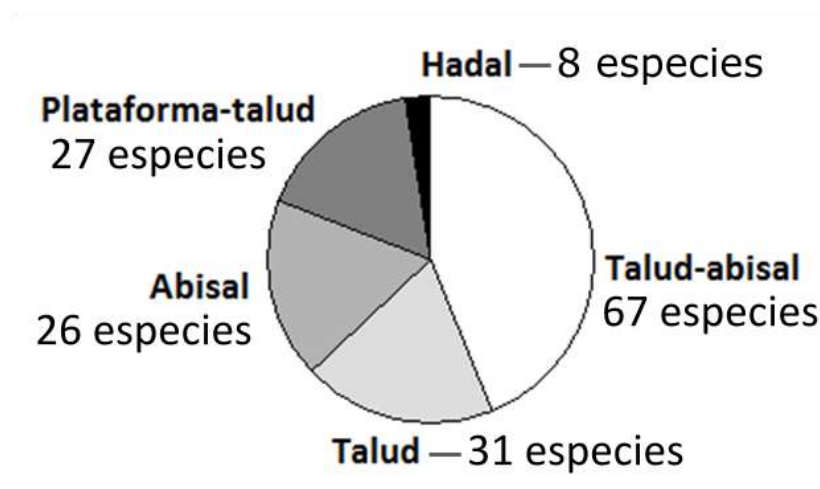


Fig. III-1. Caracterización batimétrica de las ascidias de ambientes marinos profundos.

III. a. Relación entre distribución batimétrica y geográfica

- **Caracterización zoogeográfica de ascidias profundas (con distribución exclusiva en la zona abisal y abisal ascendente en el talud o amplia)**

Sólo un 28% de la ascidiofauna profunda mostró una distribución estrictamente abisal. Las restantes especies (72%) presentaron una distribución amplia (abisal ascendente en el talud).

Los análisis de las ascidias incluyendo la distribución abisal y amplia revelaron una mayor proporción de especies de ascidias euribáticas en relación a las especies estenobáticas (Fig. III-2A). Las especies euribáticas estuvieron representadas asimismo por un mayor número de familias (Figs. III-2B y III-2C). Todas las familias con distribuciones estenobáticas estuvieron incluidas en el grupo de familias con distribución euribática. Styelidae y Molgulidae constituyeron las familias con una mayor representación en cuanto al número de especies.

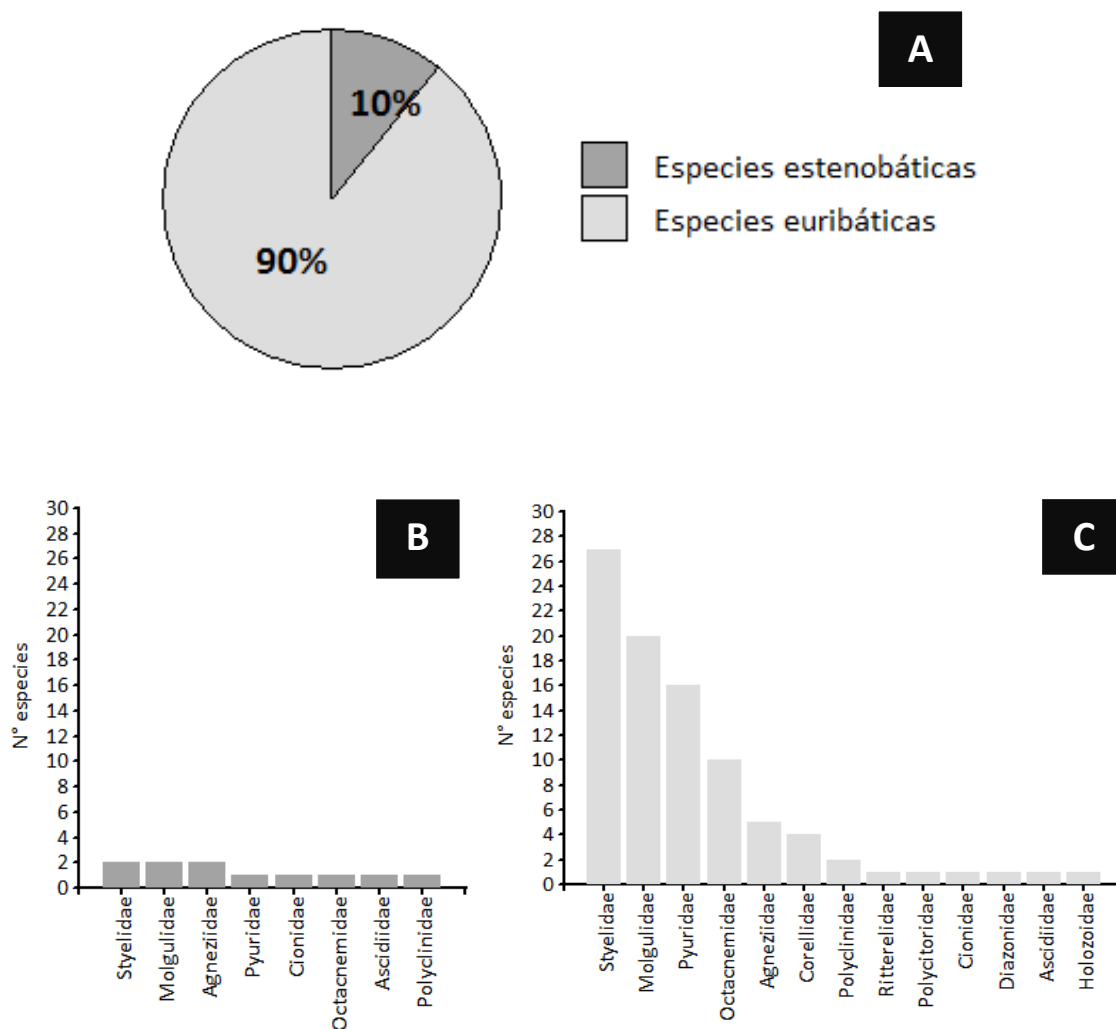


Fig. III-2. Ascidias de ambientes profundos. **A.** Proporciones de especies estenobáticas y euribáticas. **B.** Número de especies estenobáticas de las diferentes familias. **C.** Número de especies euribáticas de las diferentes familias.

En una primera aproximación, se pudo demostrar una correlación entre la distribución vertical de la ascidiofauna estudiada (rango batimétrico) y la distribución geográfica de las especies analizadas (representada por el número de provincias biogeográficas profundas), $r = 0,62$; $p < 0,0001$ (Fig. III-3).

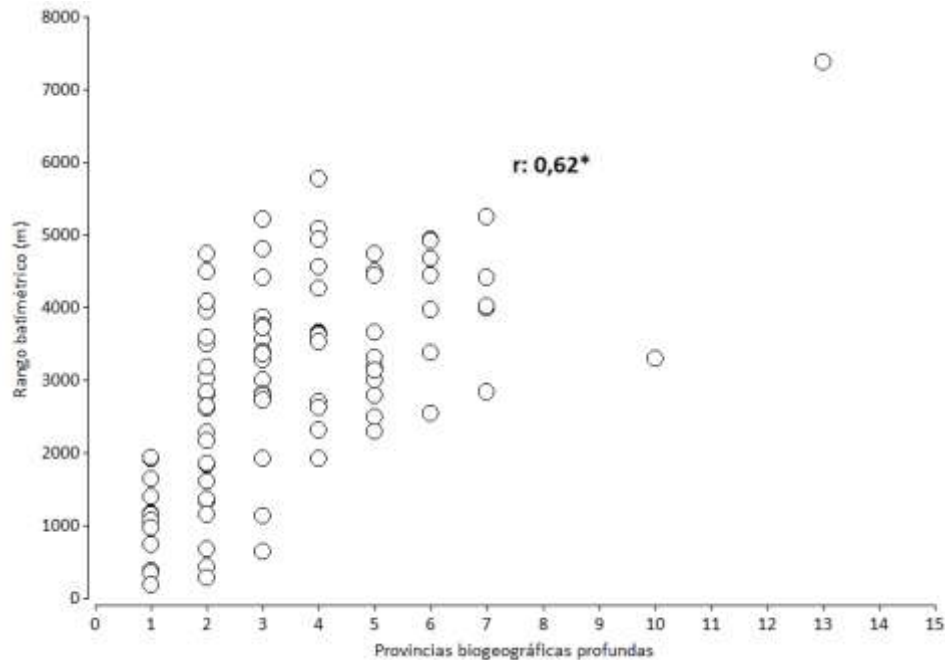


Fig. III-3. Relación entre rango batimétrico y el número de provincias biogeográficas profundas en la distribución de distintas especies. Se incluye sólo aquellas con registros exclusivos en la zona abisal y abisal ascendente en el talud. * indica correlación.

Sin embargo, sólo las ascidias euribáticas presentaron una correlación positiva ($r = 0,57$) con el número de provincias biogeográficas profundas ($p < 0,0001$). Las ascidias estenobáticas, por el contrario, no presentaron una correlación entre ambas variables ($r = 0,05; p = 0,89$) (Fig. III-4).

- **Caracterización zoogeográfica de ascidias con distribución exclusiva en la zona abisal**

La mayor cantidad de especies de ascidias con distribución exclusiva abisal fueron euribáticas (65%). Las especies estenobáticas resultaron mucho menos numerosas (35%). Considerando las variables rango de profundidad (distribución vertical) y número de provincias biogeográficas (distribución geográfica), se encontró correlación para las ascidias euribáticas ($r = 0,7; p = 0,0019$). Sin embargo, no hubo correlación para las ascidias estenobáticas ($r = 0,05; p = 0,89$) (Fig. III-5). El porcentaje de especies endémicas fue 15,4%.

- **Caracterización zoogeográfica de ascidias con distribución amplia (abisal ascendente en el talud)**

La totalidad de las especies de ascidias con distribución geográfica amplia (abisal y ascendente en el talud) fueron euribáticas (Fig. III-6). Como se esperaba, la correlación entre el rango batimétrico y el número de provincias biogeográficas profundas fue significativa ($p < 0,0001$) y positiva ($r = 0,48$). No hubo endemismos.

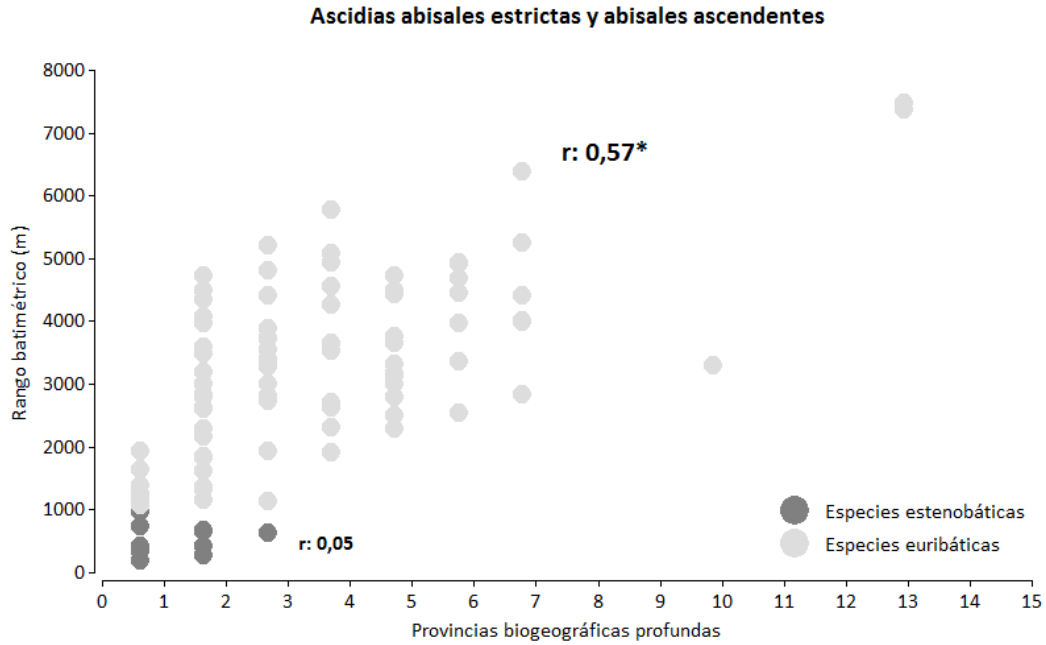


Fig. III-4. Relación entre rango batimétrico y provincias biogeográficas profundas de ascidias con distribución abisal exclusiva y abisal ascendente en el talud de acuerdo a la caracterización batimétrica. * indica correlación.

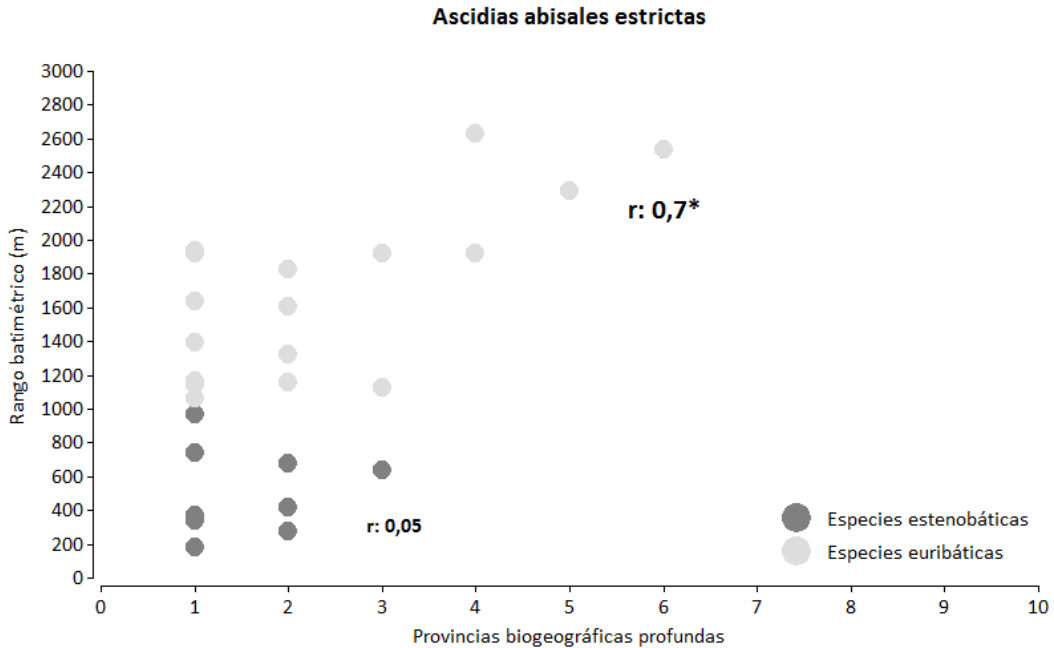


Fig. III-5. Relación entre rango batimétrico y provincias biogeográficas profundas de ascidias con distribución abisal exclusiva de acuerdo a su caracterización batimétrica. * indica correlación.

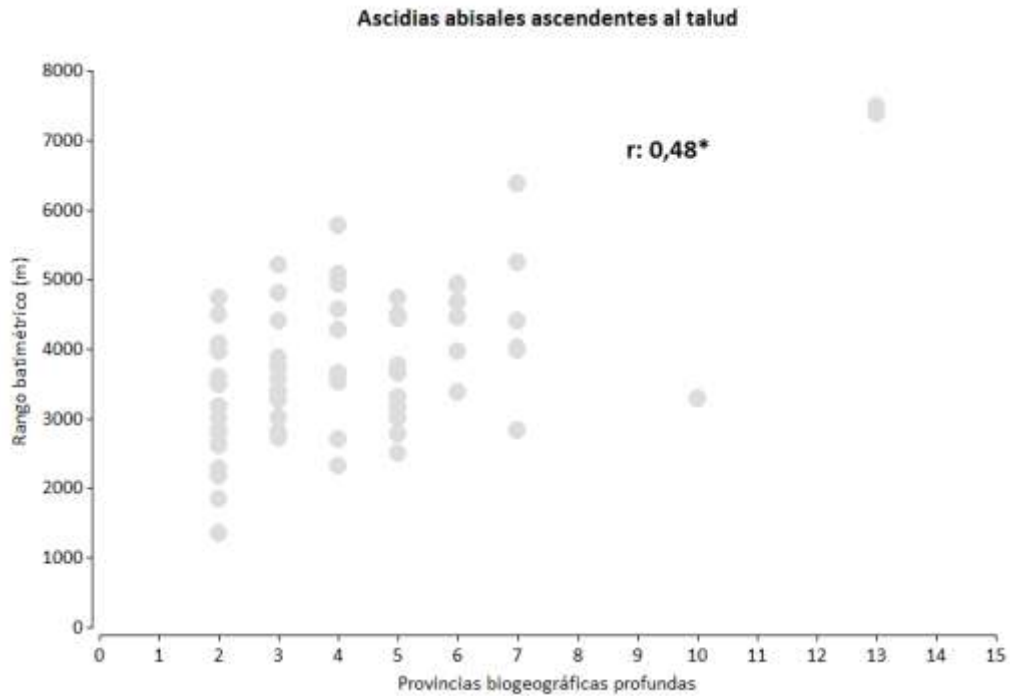


Fig. III-6. Relación entre rango batimétrico y provincias biogeográficas profundas de ascidas con distribución abisal ascendente en el talud. Todos los puntos corresponden a especies euribáticas. * indica correlación.

III. b. Caracterización de los rangos de distribución vertical

Las ascidas con distribución en el talud y zona abisal presentaron el rango vertical más amplio. Las ascidas de ambientes más someros y más profundos presentaron los rangos verticales de distribución más estrechos (Fig. III-7).

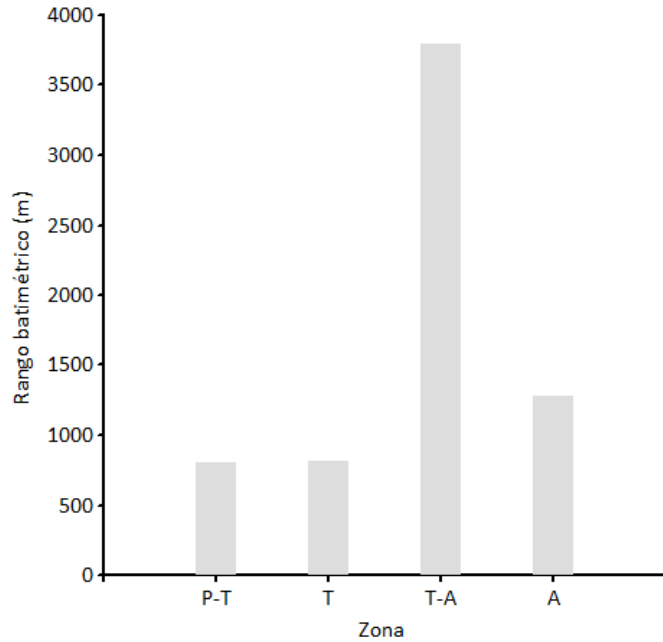


Fig. III-7. Relación entre los rangos verticales y la distribución vertical de las ascidias en las diferentes zonas. P-T: talud ascendente a la plataforma; T: talud; T-A: abisal ascendente al talud; A: abisal.

III. c. Cosmopolitismo

Las ascidias de ambientes marinos profundos presentaron principalmente distribuciones de tipo amplia (43,4%) y cosmopolita (38,4%). Sólo el 18,2% de las especies fueron endémicas. Styelidae y Molgulidae presentaron el mayor número de especies, en iguales proporciones cada una (Tabla III-1). Estas familias fueron frecuentes en ambientes abisales, con representantes euribáticas como estenobáticas (Fig. III-2B y III-2C).

Las especies euribáticas fueron mayormente cosmopolitas o presentaron distribuciones amplias. Las ascidias estenobáticas, por el contrario, resultaron mayormente endémicas (Fig. III-8). El mayor número de especies cosmopolitas y de distribución amplia correspondió a aquellas ascidias con distribución vertical abisal ascendente en el talud (Fig. III-9).

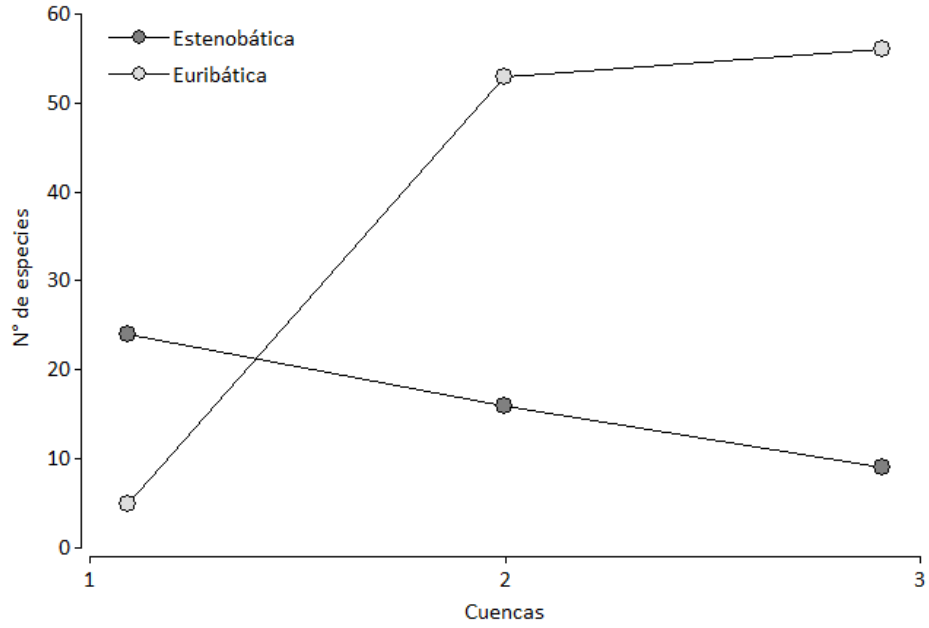


Fig. III-8. Relación entre estenobatía y euribatía en ascidias y su distribución en el océano. 1: especies restringidas a una región dentro de una cuenca (endémicas); 2: especies ampliamente distribuidas en una cuenca; 3: especies distribuidas en 2 o más cuencas (cosmopolitas).

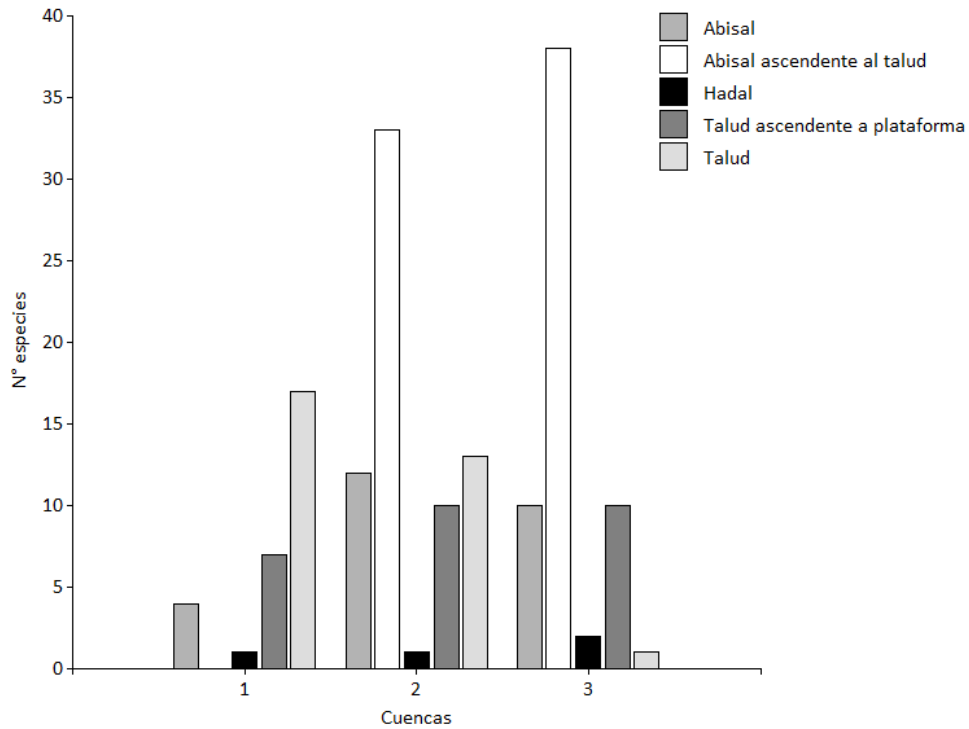


Fig. III-9. Relación entre el número de especies y la distribución oceanográfica de acuerdo a la zona vertical de distribución. 1: especies restringidas a una región dentro de una cuenca (endémicas); 2: especies ampliamente distribuidas en una cuenca; 3: especies distribuidas en 2 o más cuencas (cosmopolitas).

Tabla III-1. Lista de familias con especies cosmopolitas (distribuidas en 2 ó más cuencas).

Familia	N° de especies
Molgulidae	15
Styelidae	15
Pyuridae	7
Octacnemidae	4
Agneziidae	4
Corellidae	3
Asciidiidae	1
Riterellidae	1
Holozoidae	1

Discusión

A partir de los resultados de la expedición *Challenger*, a finales del siglo XIX, hubo nueva evidencia que determinaba que la fauna de la zona abisal era completamente distinta a la fauna de plataforma continental y que ambas estaban unidas por una zona intermedia. Esta zona, denominada arquibéntica, fue desde entonces objeto de numerosas investigaciones. El debate se centró entre contemplar la zona arquibéntica como una región caracterizada por una transición entre la fauna más somera de plataforma y la fauna más profunda abisal (Murray y Hjort, 1912) o como una región caracterizada por presentar una fauna propia, diferente a la de las otras zonas (Ekman, 1953). A mediados de siglo XX, con el advenimiento de nuevos estudios y desarrollos en el campo de la ecología teórica (Sanders *et al.*, 1965; Menzies *et al.*, 1973; Hutchinson, 1975), la naturaleza de transición de la zona arquibéntica (o AZT) fue acentuada por la comunidad científica. Aunque esta vez, la transición era vista como mixta: la AZT presentaba una combinación de fauna de transición entre zonas someras y profundas además de su fauna propia (Carney *et al.*, 1983; 2005). Esta visión se mantiene hasta el presente, aunque los factores causales todavía permanezcan bajo estudio (Gage y Tyler, 1999; Carney, 2005; Levin y Sibuet, 2012).

Respondiendo a esta última visión de la AZT, la ascidiofauna del talud del Mar Argentino presentó tres componentes: fauna exclusiva del talud; fauna del talud ascendente en la plataforma y fauna del talud descendente a la zona abisal (Capítulos 1 y 2 de esta tesis). La caracterización batimétrica de la totalidad de las ascidias de ambientes marinos profundos refuerza dichos hallazgos (Fig. III-1). Asimismo agrega dos nuevos componentes: ascidias con distribuciones exclusivas en el talud y ascidias con distribuciones hadales. Contrariamente a lo esperable, sólo 1 de las especies hadales fue endémica de esa zona (*Agnezia abyssa*). Las restantes 7 especies relevadas presentaron distribuciones amplias, extendiéndose más allá de la zona hadal. El rango de distribución de *Octacnemus kottae*, *Culeolus tenuis* y *Molguloides sphaeroidea* incluyó la planicie abisal. *Culeolus anonymus*, *Bathystyeloides enderbyanus* y *Cnemidocarpa bythia* también fueron registradas en la zona abisal y en el talud. Finalmente, *Corynascidia suhmi* presentó la mayor distribución vertical: se encontró en la plataforma, el talud, la planicie abisal y la zona hadal. Estos hallazgos estarían indicando una alta adaptabilidad de la ascidiofauna profunda, además de su capacidad de superar barreras topográficas.

Vinogradova (1962; 1997) estableció como norma general de distribución zoogeográfica para muchos animales marinos bentónicos que, tanto para grupos euribáticos como para grupos estenobáticos, mientras mayor es la distribución vertical de las especies mayor es su distribución geográfica. La ascidiofauna profunda mostró ese patrón (Fig. III-3). El rango batimétrico y el rango geográfico de distribución estuvieron correlacionados. Sin embargo, entre ellas sólo las especies euribáticas mostraron dicha correlación (Fig. III-4). De hecho, es esperable que el grado de distribución geográfica difiera entre estos dos grupos batimétricos. Ello se debe a que las especies euribáticas son consideradas euribiónticas, es decir, especies con alta tolerancia a diferentes condiciones físicas. Sanders (1977), uno de los pocos autores que se dedicó a investigar la distribución vertical como fenómeno en sí mismo, postuló que taxa con distribuciones verticales más amplias tendrían una distribución geográfica y una tolerancia fisiológica más amplia y una menor tendencia a la especiación que aquellos taxa con distribuciones verticales restringidas. Una propuesta relacionada es la de Siebenaller y Somero (1989), quienes establecieron que el factor más determinante en la distribución vertical de los organismos reside en el desarrollo de proteínas adaptadas a altas presiones. En este sentido, Sumida *et al.* (2015) demostraron la resistencia a presiones de hasta 200 atm en larvas de *Polyandrocarpa zorritensis*, una especie de ambientes someros. No obstante, los estudios al respecto, más específicamente sobre proteínas o moléculas, aún son escasos.

La proporción de especies estenobáticas y euribáticas no está igualmente representada en la fauna abisal de distintos grupos taxonómicos. Aquellos taxa que presentan numerosas especies euribáticas tienen una distribución geográfica más amplia que aquellos taxa dominados por especies estenobáticas. En el caso de las ascidiofauna profunda, el 90% de las especies resultó euribática. Sólo un 10% fue estenobática (Fig. III-2A). Estos porcentajes explican la correlación hallada entre la distribución vertical y la distribución geográfica de las ascidias profundas en general.

Sin embargo, sólo las ascidias con distribuciones exclusivas de la zona abisal incluyeron ascidias estenobáticas (Fig. III-5 y III-6). Por el contrario, la totalidad de las ascidias con distribución abisal ascendente en el talud presentó una distribución vertical euribática (Fig. III-6). Los únicos y escasos endemismos (4 en total) se registraron en el grupo de ascidias con distribución exclusiva en la zona abisal: *Aplidium solum*, *Styela rebaini*, *Kaikoja multitentaculata* y *Dicarpa spinnifera*. *Aplidium solum* cuenta con registros únicamente en el centro del Atlántico Norte. *Styela rebaini*, *Kaikoja multitentaculata* y *Dicarpa spinnifera* son especies propias del Océano Antártico.

El rango de distribución de los organismos puede estar afectado por diversas causas, tanto físicas como biológicas, operando a una escala de tiempo contemporánea o evolutiva (Pineda, 1993; Brown *et al.*, 1996). Según McClain y Hardy (2010) las distribuciones geográficas más amplias ocurrirían con mayor frecuencia a mayores profundidades a medida que las condiciones se tornan más homogéneas. Estudios recientes parecen indicar que, sin importar el tipo de hábitat (montes submarinos, respiraderos hidrotermales, entre otros), numerosos géneros y especies se distribuyen ampliamente a lo largo de todos los ambientes marinos profundos. Estos autores postulan que los gradientes batimétricos limitan la distribución vertical de los organismos. En contraposición, Vinogradova (1962) postula que el endemismo aumenta con la profundidad y lo atribuye principalmente, a la existencia de barreras topográficas que aislarían a las poblaciones de algunas especies profundas. Las especies con distribuciones principalmente estenobáticas tendrían una baja capacidad para superar dichas barreras y quedarían restringidas a áreas locales. Por el contrario, muchas especies con distribución mayormente euribática tendrían capacidad de traspasar dichas barreras y consecuentemente incrementar la extensión de su rango geográfico. Pineda (1993) obtuvo resultados similares a los de Vinogradova, corroborando que los taxa de ambientes marinos profundos pueden clasificarse en “abisales estenobáticos” y “batiales euribáticos”. Los rangos verticales más amplios fueron observados sólo en profundidades intermedias (2.500 – 3.500 m), mientras que los rangos verticales más restringidos fueron registrados en todas las profundidades (aunque con mayor frecuencia en plataforma continentales o planicies abisales). El autor advierte, no obstante, que la distribución geográfica de las especies abisales puede estar sesgada debido a la dificultad de muestrear estos ambientes (y en consecuencia a la escasez de muestreos) o incluso a la posible distribución en parches de numerosas especies. Aun así, propuso la siguiente hipótesis: los rangos de distribución vertical son proporcionales a la tasa de cambio ambiental en la plataforma y el talud mientras que en planicies abisales y en la emergencia continental (donde las tasas de cambio ambiental son más bajas) las barreras geográficas tendrían un mayor peso.

El análisis de la ascidiofauna profunda coincide con el patrón propuesto por Pineda (1993) (Fig. III-7). Las ascidias con distribución en la zona abisal ascendente en el talud mostraron el mayor rango de distribución vertical. Por el contrario, las ascidias con distribución exclusiva en el talud y en el talud ascendente en la plataforma mostraron los rangos verticales más acotados. Las ascidias con distribución exclusiva en la zona abisal presentaron el segundo rango vertical más amplio. Efectivamente, la tasa de cambio ambiental estaría influyendo en la estructuración vertical de los ensambles de las ascidias de las zonas más someras (ver Capítulo 2 de esta tesis para mayores detalles). Los rangos verticales restringidos de la zona abisal, sin embargo, podrían

explicarse en mayor medida por la falta de muestreos a esas profundidades que debido a la existencia de barreras topográficas.

Estudios realizados con ascidias profundas han cuestionado el rol de la topografía como barrera de dispersión (Monniot y Monniot, 1978; 1979; 1988). Para este grupo taxonómico, los límites topográficos servirían más bien como zonas de mezcla faunística y no tanto como barreras impermeables. Monniot y Monniot (1975) advirtieron que la distribución geográfica de las ascidias de ambientes marinos profundos aumentaba a medida que nuevos registros se acumulaban. Basados en estas observaciones, los autores analizaron la distribución de las ascidias en el Océano Atlántico en función de la topografía (Monniot y Monniot, 1979). Encontraron que la distribución de las ascidias del Atlántico Norte no respetaba las barreras topográficas propuestas por Vinogradova (1958). Las afinidades resultaron más débiles entre las cuencas del Atlántico Sur, aunque la cantidad de muestreos en dichas cuencas al momento del análisis fue escasa. En un estudio realizado con ascidias a ambos lados del Estrecho de Gibraltar, una barrera que separa el Mar Mediterráneo del Océano Atlántico, Monniot y Monniot (1988) encontraron dos grupos de ascidias: especies abisales con distribuciones geográficas cosmopolitas y especies batiales, con distribuciones geográficas acotadas al talud. Una vez más, la topografía no sería un impedimento para la dispersión de estos organismos en la zona abisal.

Al contrario de lo esperable en función de los resultados de Monniot y Monniot (1979) que revelaban una amplia distribución geográfica, Vinogradova (1979) señaló que las ascidias eran mayormente estenobáticas, con sólo un 20% de especies euribáticas. Resultados similares se obtuvieron para ascidias con distribución en el Océano Pacífico (Vinogradova, 1997). Nuestros análisis revelaron como se mencionó anteriormente, una proporción mucho mayor de especies euribáticas (90%) en relación a las especies estenobáticas (10%) (Fig. III-2A). Estos hallazgos refuerzan tanto la hipótesis de Monniot & Monniot (1978) acerca del rol de la topografía como barrera semipermeable o zona de mezcla faunística, como la hipótesis de Vinogradova (1962) sobre la relación directamente proporcional entre el grado de euribatía y la distribución geográfica de las especies de ambientes marinos profundos.

Los factores históricos también pueden aportar información sobre el hallazgo de especies estenobáticas y endemismos únicamente en aquellas ascidias con distribuciones abisales exclusivas. La hipótesis más reciente y aceptada del origen de la fauna marina profunda se centra en la "extinción y reemplazo" (McClain y Hardy, 2010; Sumida *et al.*, 2015). Se trata de una extinción masiva de la fauna marina profunda generada por eventos de anoxia, hace unos 34 millones de años, con subsecuentes invasiones y radiaciones de las especies marinas de ambientes marinos someros (Rogers, 2000). De acuerdo a esta hipótesis, la fauna marina profunda sería muy joven, excepto por aquellos taxa que lograron sobrevivir a estos eventos. Levin (2003) postula que los episodios de anoxia podrían haber eliminado a las especies más vulnerables y generado una fauna marina profunda más resistente y tolerante a concentraciones bajas de oxígeno. O por el contrario, la anoxia podría haber impulsado la especiación en vez de la extinción, al impedir el flujo génico entre capas de agua bajas en oxígeno, promoviendo la especiación alopátrica en refugios con concentraciones de oxígeno altas (Rogers, 2000). Algunas especies de ascidias han demostrado ser altamente tolerantes a la falta de oxígeno. De hecho, se han registrado especies viviendo en zonas de oxígeno mínimo (OMZs) con abundancias bajas (Young y Vázquez, 1997) o en parches de abundancias altas (Havenhand *et al.*, 2005). Sin embargo, estos casos revelarían una colonización posterior a una extinción masiva. *Styela gagetylei* sería una especie reciente y endémica de la OMZ donde fue registrada (Levin, 2003). Por otra parte, estudios realizados con *Megalodicopia hians* revelaron que las larvas de esta especie muestran respuestas a la luz. Dicho comportamiento es típico de larvas de ascidias de ambientes someros (Svane y Young, 1989). Asimismo, la morfología de las larvas de *M. hians* y su desarrollo, también fueron idénticas a las de

ascidias de ambientes más superficiales (Havenhand *et al.*, 2005). Estas evidencias, aunque escasas, sugieren que la hipótesis de “extinción y reemplazo” es aplicable a las ascidias.

La proporción de la distribución abisal exclusiva podría reflejar la historia de colonización de los ambientes marinos profundos (Vinogradova, 1997). Según la autora, hay dos grupos de especies abisales: aquellas que cuentan con menos del 50% de especies de distribución abisal exclusiva y aquellas que presentan más del 50%. Las especies del primer grupo, o colonizadoras profundas secundarias, serían remanentes de especies batiales. Es decir, especies que extienden su rango de distribución hacia mayores profundidades y encuentran sus límites allí. Las especies del segundo grupo, colonizadoras profundas primarias, representarían especies verdaderamente adaptadas a vivir en ambientes abisales y estarían claramente delimitadas respecto a la fauna del talud. De acuerdo a esta categorización, las ascidias corresponden a especies colonizadoras secundarias, ya que sólo el 28% fue estrictamente abisal. Estos datos sumados a las evidencias previamente expuestas, sugieren que la relación entre el porcentaje de distribución en zonas abisales exclusivas y la historia de colonización es probable.

En relación a los factores ecológicos, Rex (1977) postuló que las diferencias encontradas en los rangos de distribución vertical de las especies se podrían explicar parcialmente por las interacciones biológicas. Aquellas poblaciones de niveles tróficos más elevados presentarían rangos verticales de distribución más acotados debido a la competencia interespecífica, mientras que aquellas poblaciones pertenecientes a niveles tróficos más bajos, controlados por la depredación, tendrían distribuciones verticales más amplias. Esta última hipótesis, no obstante, no explica los patrones de distribución vertical de la ascidiofauna marina profunda. La especie con el mayor rango vertical fue *Asajirus indicus*, una especie carnívora.

El cosmopolitismo hace referencia a la distribución global de las especies. En la presente tesis se adoptó la terminología de Vinogradova (1997), para quien las especies cosmopolitas presentan ocurrencias en dos o más cuencas oceanográficas. Si la euribatía y estenobatía están correlacionadas con la distribución geográfica, es de esperar que especies euribáticas presenten tasas de cosmopolitismo mayores que especies estenobáticas. En el caso de las ascidias, esto se reflejó en los resultados obtenidos (Fig. III-8). El mayor número de especies estenobáticas se registró en un área reducida de una cuenca oceánica. Por el contrario, el mayor número de especies euribáticas se registró en 2 ó más cuencas oceánicas. Sin embargo, mientras que las especies estenobáticas mostraron una relación lineal, las ascidias euribáticas mostraron una curva aplanada. Es decir, el número de especies euribáticas fue similar entre aquellas especies registradas ampliamente en una cuenca como entre aquellas especies registradas en 2 ó más cuencas. Este resultado estaría reflejando la falta de muestreos y que habría una mayor proporción de especies cosmopolitas. Hasta el momento un 43,4% de la ascidiofauna presenta registros amplios en una cuenca, 38,4% es cosmopolita y 18,2% se restringe a un área de una cuenca en particular.

En concordancia con el análisis de rangos verticales (Fig. III-7), las especies de distribución vertical amplia (abisal ascendente en el talud) fueron las que mostraron un mayor cosmopolitismo (Fig. III-9). También fueron las de mayor amplitud en la distribución en una cuenca. Las especies del talud fueron principalmente endémicas. Sin embargo, entre las especies abisales estrictas se registraron escasas especies endémicas. De hecho, un mayor número de especies abisales estrictas fue registrada en 2 ó más cuencas o distribuida ampliamente en una cuenca. En relación, el porcentaje de especies endémicas en la zona del talud fue mucho mayor. Nuevamente, la falta de muestreos en la zona abisal podría ser un factor de error en los resultados.

Uno de los factores que señalado como causante del éxito en la colonización de ambientes profundos es el potencial larval (McClain y Hardy, 2010). En el caso de las ascidias, existen estudios que revelan que las larvas de algunas especies de ambientes someros soportan enormes presiones

y son postuladas como potenciales colonizadoras de ambientes marinos profundos (Sumida *et al.*, 2015). Havenhand *et al.* (2005) encontraron que la duración de la vida larval de la ascidia *Megalodicopia hiansle* brindaba un alto potencial de dispersión a la especie. Los autores estimaron una distancia de dispersión mínima de 50 km por generación. Por otra parte, la longevidad del esperma de la ascidia colonial *Botryllus schlosseri* es mayor que la de cualquier otro taxa de invertebrados marinos (Johnson y Yund, 2004). Si bien *Botryllus schlosseri* es una ascidia de ambientes someros y potencialmente invasora, el tiempo de vida funcional del esperma puede ser considerado y evaluado en ascidias profundas.

La diversidad en la explotación del nicho es otro de los factores a tener en cuenta. Para Monniot y Monniot (1978) las posibilidades de adaptación de las ascidias son escasas, excepto para las formas de aguas profundas. Molgulidae y Styelidae mostraron una mayor proporción de cosmopolitismo (Tabla III-1). También fueron las que presentaron un mayor número de especies euribáticas (Fig. III-2C). Molgulidae cuenta con 3 géneros que viven exclusivamente en profundidad: *Molguloides* (ampliamente distribuido en el Hemisferio Sur), *Fungulus* (distribuida mayormente en el Océano Antártico) y *Protomolgula* (frecuente en el Atlántico). Además, otros dos géneros de la familia Molgulidae (*Asajirus* y *Octacnemus*) han desarrollado adaptaciones extremas de sus aparatos digestivos para la carnivoría y son de tamaño reducido. Son los únicos que han perdido totalmente el saco branquial. De hecho, *Asajirus indicus* es una de las especies más ampliamente distribuidas tanto geográficamente como en rango vertical. Los tres géneros más numerosos de la familia Styelidae en ambientes someros se encuentran con la misma frecuencia en la planicie abisal. *Styela*, *Cnemidocarpa* y *Polycarpa* se registran en todas las cuencas oceánicas (Monniot y Monniot, 1973). Numerosas especies de esta familia presentan tamaños pequeños y especialmente, branquias reducidas. Además, son frecuentes los casos de neotenia y existen especies con sacos branquiales sin cilios. Pyuridae fue la tercera con mayor número de representantes cosmopolitas. Esta familia cuenta con géneros adaptados y exclusivos de ambientes profundos: *Culeolus*, *Bolteniopsis*, *Pyurella* y *Bathypyura*. Los sacos branquiales han perdido los cilios y asimismo algunos representantes muestran neotenia. La familia Octacnemidae, la cuarta con representantes de distribución cosmopolita, es la única que presenta géneros en donde el sifón oral se ha hipertrofiado para convertirse en dos grandes "labios" que funcionan como una trampa de alimento. Sus sacos branquiales también han perdido sus cilios. Agneziidae cuenta con géneros frecuentes de ambientes marinos profundos: *Caenagnesia*, *Agnezia*, *Adagnesia*, *Proagnesia* y *Pterygascidia*. El tamaño de estos organismos es muy pequeño. Corellidae asimismo cuenta con representantes adaptados a la profundidad: *Corynascidia*, *Abyssascidia*, *Clatripes*, *Cheliosoma*, *Corellopsis* y *Mysterascidia*. Hay representantes con branquias sin cilios. Dentro de este grupo se registra el ejemplar con mayor distribución vertical de todas las ascidias estudiadas: *Corynascidia suhmi*. Esta especie presenta registros desde la plataforma hasta la zona hadal (107 m – 6.500 m). Ascidiidae no es una familia frecuente en ambientes profundos. *Ascidia bathybia* es el único ejemplar registrado en la zona abisal de la familia. Es llamativo el hallazgo de dos familias pertenecientes al orden Aplousobranchia, ya que el modo de organización colonial no sería frecuente en ambientes profundos. Una de ellas es *Pharyngodictyon mirabile* (familia Ritterelidae), la cual ha sido registrada en el Océano Antártico, el Sudeste del Océano Atlántico, el Sudoeste del Océano Índico y en la Cuenca Argentina. Es decir, excepto por el Océano Pacífico, en todo el Hemisferio Sur. Su rango batimétrico es muy extenso: entre 1.200 m y 5.630 m. La otra es *Protoholozoa pedunculata* (familia Holozoidae), registrada en el Océano Antártico, en la Cuenca del Pacífico Sudoriental y en la Cuenca Argentina. El rango batimétrico de esta especie es similar: entre 1.144 m y 5.630 m.

Se pudo confirmar la relación entre los rangos de distribución batimétrica y geográfico de las ascidias, siendo las especies estenobáticas más frecuentes en las zonas más someras y más

profundas. Las especies de zonas abisales exclusivas fueron las únicas que presentaron especies estenobáticas y endemismos. Las especies de ascidias con distribuciones amplias presentaron los rangos verticales más amplios. La explicación que mejor se ajusta a estas observaciones reside en la hipótesis de Pineda (1993), para quien la tasa de cambio ambiental y la topografía serían los principales reguladores de los rangos de distribución de las especies. Sin embargo, la cantidad de muestreos en ambientes abisales debe aumentar considerablemente para poder descartar un posible sesgo en los valores de endemismos y estenobatía registrados. Ni los factores históricos ni los ecológicos parecen explicar los rangos de distribución restringidos de las ascidias con distribución exclusiva en la zona abisal.

Existen pocas dudas de que las ascidias representan un grupo con un enorme potencial de colonización de ambientes marinos profundos, al cual las barreras topográficas se le presentan más como puntos de mezcla faunística que como barreras impermeables. La tolerancia fisiológica y el potencial larval se postulan como dos de las explicaciones más plausibles, aunque un número mayor de estudios debe ser desarrollado para corroborarlo.

Anexo III-1

Caracterización zoogeográfica de las ascidiofauna marina profunda.

Especie	Familia	Rango vertical (m)	Zona	Caracterización batimétrica	Cuencas	Provincias
<i>Aplidium balleniae</i>	Polyclinidae	571	P-T	Estenobática	2	2
<i>Aplidium meridianum</i>	Polyclinidae	1.674	P-T	Euribática	3	3
<i>Aplidium falklandicum</i>	Polyclinidae	750	P-T	Estenobática	3	2
<i>Aplidium variabile</i>	Polyclinidae	1.077	P-T	Euribática	3	4
<i>Aplidium aurorae</i>	Polyclinidae	130	P-T	Estenobática	1	1
<i>Synoicum pererratum</i>	Polyclinidae	635	P-T	Estenobática	2	2
<i>Eudistoma vitreum</i>	Polycitoridae	2.073	P-T	Euribática	3	2
<i>Polysyncraton trivolutum</i>	Didemnidae	1.089	P-T	Euribática	3	4
<i>Riterella rete</i>	Ritterellidae	104	P-T	Estenobática	1	1
<i>Sycozoa umbellata</i>	Holozoidae	627	P-T	Estenobática	3	1
<i>Ascidia correi</i>	Asciidiidae	1.130	P-T	Euribática	2	1
<i>Ascidia meridionalis</i>	Asciidiidae	1.199	P-T	Euribática	3	1
<i>Ascidia alterna</i>	Asciidiidae	60	P-T	Estenobática	1	1
<i>Ascidia prunum</i>	Asciidiidae	334	P-T	Estenobática	2	1
<i>Ascidia callosa</i>	Asciidiidae	160	P-T	Estenobática	1	1
<i>Caenagnesia schmitti</i>	Agneziidae	1.058	P-T	Euribática	2	2
<i>Kukenthalia borealis</i>	Styelidae	2.063	P-T	Euribática	2	3
<i>Cheliosoma columbianum</i>	Corellidae	310	P-T	Estenobática	2	2
<i>Cnemidocarpa irene</i>	Styelidae	214	P-T	Estenobática	1	1
<i>Polycarpa pomaria</i>	Styelidae	336	P-T	Estenobática	1	1
<i>Styela schmitti</i>	Styelidae	219	P-T	Estenobática	3	2
<i>Pyura bouvetensis</i>	Pyuridae	2.150	P-T	Euribática	2	7
<i>Pyura pilosa</i>	Pyuridae	1.113	P-T	Euribática	3	4
<i>Pyura tesellata</i>	Pyuridae	470	P-T	Estenobática	1	1

<i>Molgula setigera</i>	Molgulidae	849	P-T	Estenobática	3	1
<i>Molgula lutulenta</i>	Molgulidae	223	P-T	Estenobática	2	2
<i>Preugyrioides arnbackae</i>	Molgulidae	1.089	P-T	Euribática	2	3
<i>Aplidium scyphus</i>	Polyclinidae	250	T	Estenobática	1	1
<i>Synoicum molle</i>	Polyclinidae	789	T	Estenobática	1	2
<i>Protoholozoa liliium</i>	Holozoidae	1.560	T	Euribática	3	2
<i>Tylobranchion nordgaardi</i>	Diazonidae	650	T	Estenobática	1	3
<i>Fimbrora calsubia</i>	Asciidiidae	839	T	Estenobática	2	1
<i>Ascidia iberica</i>	Asciidiidae	350	T	Estenobática	2	1
<i>Ascidia tritonis</i>	Asciidiidae	845	T	Estenobática	1	1
<i>Cibacapsa gulosa</i>	Octacnemidae	243	T	Estenobática	2	2
<i>Adagnesia weddelli</i>	Agneziidae	761	T	Estenobática	1	2
<i>Caenagnesia complementa</i>	Agneziidae	275	T	Estenobática	1	1
<i>Corynascidia herdmani</i>	Corellidae	532	T	Estenobática	1	2
<i>Ciona gelatinosa</i>	Cionidae	530	T	Estenobática	1	2
<i>Dicarpa intritae</i>	Styelidae	620	T	Euribática	1	1
<i>Polycarpa pusilla</i>	Styelidae	470	T	Estenobática	1	1
<i>Polycarpa itera</i>	Styelidae	1.075	T	Euribática	2	2
<i>Polycarpa beuziti</i>	Styelidae	600	T	Estenobática	1	1
<i>Styela brevigaster</i>	Styelidae	1.450	T	Euribática	1	2
<i>Styela glans</i>	Styelidae	582	T	Estenobática	1	1
<i>Pyura multiruga</i>	Pyuridae	527	T	Estenobática	2	1
<i>Culeolus caudatus</i>	Pyuridae	195	T	Estenobática	1	1
<i>Culeolus gigas</i>	Pyuridae	1.502	T	Euribática	2	2
<i>Culeolus herdmani</i>	Pyuridae	1.524	T	Euribática	2	3
<i>Culeolus recumbens</i>	Pyuridae	2.066	T	Euribática	2	5
<i>Bolteniopsis prenati</i>	Pyuridae	325	T	Estenobática	1	1
<i>Molgula vara</i>	Molgulidae	615	T	Estenobática	2	2
<i>Molgula tethys</i>	Molgulidae	1.800	T	Euribática	2	2
<i>Molgula pyriformis</i>	Molgulidae	997	T	Estenobática	2	5
<i>Molgula</i>	Molgulidae	880	T	Estenobática	1	3

<i>platybranchia</i>						
<i>Molgula delicata</i>	Molgulidae	720	T	Estenobática	2	2
<i>Molguloides tonsus</i>	Molgulidae	115	T	Estenobática	2	1
<i>Namiella bistigmata</i>	Molgulidae	1.532	T	Euribática	1	1
<i>Aplidium enigmaticum</i>	Polyclinidae	3.875	T-A	Euribática	2	3
<i>Synoicum daucum</i>	Polyclinidae	3.556	T-A	Euribática	2	3
<i>Polycitor profundus</i>	Polycitoridae	4.563	T-A	Euribática	2	4
<i>Pharyngodictyon mirabile</i>	Ritterellidae	4.405	T-A	Euribática	3	3
<i>Protoholozoa pedunculata</i>	Holozoidae	4.487	T-A	Euribática	2	5
<i>Pseudodiazona abyssa</i>	Diazonidae	4.730	T-A	Euribática	2	5
<i>Ascidia clementea</i>	Asciidae	3.959	T-A	Euribática	2	2
<i>Megalodicopia hians</i>	Octacnemidae	3.400	T-A	Euribática	2	3
<i>Megalodicopia rineharti</i>	Octacnemidae	3.275	T-A	Euribática	3	3
<i>Dicopia antirrhinum</i>	Octacnemidae	2.800	T-A	Euribática	2	2
<i>Situla lanosa</i>	Octacnemidae	3.005	T-A	Euribática	2	3
<i>Situla galeata</i>	Octacnemidae	3.496	T-A	Euribática	2	2
<i>Octanemus ingolfi</i>	Octacnemidae	3.370	T-A	Euribática	3	6
<i>Octacnemus bythius</i>	Octacnemidae	3.354	T-A	Euribática	2	3
<i>Anezia celtica</i>	Agneziidae	3.005	T-A	Euribática	3	5
<i>Agnezia atlantica</i>	Agneziidae	4.488	T-A	Euribática	2	2
<i>Adagnesia charcoti</i>	Agneziidae	4.450	T-A	Euribática	3	6
<i>Proagnesia depressa</i>	Agneziidae	3.980	T-A	Euribática	3	7
<i>Corynascidia suhmi</i>	Corellidae	6.382	T-A	Euribática	3	7
<i>Corynascidia translucida</i>	Corellidae	4.800	T-A	Euribática	2	3
<i>Abyssacidia millari</i>	Corellidae	5.075	T-A	Euribática	3	4
<i>Araneum sigma</i>	Cionidae	2.783	T-A	Euribática	2	5
<i>Cnemidocarpa</i>	Styelidae	3.177	T-A	Euribática	3	5

<i>bathyphila</i>						
<i>Cnemidocarpa barbata</i>	Styelidae	2.821	T-A	Euribática	3	3
<i>Cnemidocarpa bythia</i>	Styelidae	4.727	T-A	Euribática	3	5
<i>Cnemidocarpa digonas</i>	Styelidae	3.315	T-A	Euribática	2	5
<i>Dicarpa pacifica</i>	Styelidae	4.269	T-A	Euribática	3	4
<i>Polycarpa albatrossi</i>	Styelidae	2.702	T-A	Euribática	3	4
<i>Polycarpa pseudoalbatrossi</i>	Styelidae	3.960	T-A	Euribática	2	6
<i>Polycarpa biscayensis</i>	Styelidae	2.808	T-A	Euribática	2	2
<i>Polycarpa delta</i>	Styelidae	4.732	T-A	Euribática	2	2
<i>Bathyoncus mirabilis</i>	Styelidae	4.406	T-A	Euribática	3	7
<i>Bathystyeloides enderbyanus</i>	Styelidae	7.480	T-A	Euribática	3	13
<i>Styela calva</i>	Styelidae	3.648	T-A	Euribática	3	5
<i>Styela crinita</i>	Styelidae	3.746	T-A	Euribática	3	3
<i>Styela chaini</i>	Styelidae	3.727	T-A	Euribática	2	3
<i>Styela charcoti</i>	Styelidae	3.660	T-A	Euribática	3	4
<i>Styela kottae</i>	Styelidae	1.360	T-A	Euribática	2	2
<i>Styela oculosa</i>	Styelidae	3.013	T-A	Euribática	2	2
<i>Styela similis</i>	Styelidae	4.930	T-A	Euribática	2	4
<i>Styela squamosa</i>	Styelidae	4.680	T-A	Euribática	3	6
<i>Bathypyura asymerica</i>	Pyuridae	2.791	T-A	Euribática	3	3
<i>Culeolus anonymus</i>	Pyuridae	3.767	T-A	Euribática	3	5
<i>Culeolus antarcticus</i>	Pyuridae	4.436	T-A	Euribática	3	5
<i>Culeolus suhmi</i>	Pyuridae	2.315	T-A	Euribática	3	4
<i>Boltenia pilosa</i>	Pyuridae	5.213	T-A	Euribática	3	3
<i>Boltenia hirta</i>	Pyuridae	2.830	T-A	Euribática	2	2
<i>Bolteniopsis sessilis</i>	Pyuridae	2.607	T-A	Euribática	2	2
<i>Bathypera ovoida</i>	Pyuridae	4.940	T-A	Euribática	2	4
<i>Bathypera splendens</i>	Pyuridae	2.286	T-A	Euribática	2	2
<i>Fungulus perlucidus</i>	Pyuridae	2.831	T-A	Euribática	3	7
<i>Fungulus cinereus</i>	Pyuridae	3.138	T-A	Euribática	2	5
<i>Molgula coactilis</i>	Molgulidae	1.845	T-A	Euribática	3	2

<i>Molgula dextrocarpa</i>	Molgulidae	3.646	T-A	Euribática	2	4
<i>Protomolgula bythia</i>	Molgulidae	2.793	T-A	Euribática	2	3
<i>Molguloides crenatum</i>	Molgulidae	2.725	T-A	Euribática	3	3
<i>Molguloides monocarpa</i>	Molgulidae	3.595	T-A	Euribática	3	2
<i>Molguloides cyclocarpa</i>	Molgulidae	3.630	T-A	Euribática	2	4
<i>Molguloides immunda</i>	Molgulidae	5.764	T-A	Euribática	3	4
<i>Eugyra borealis</i>	Molgulidae	3.185	T-A	Euribática	2	2
<i>Pareugyroides galathae</i>	Molgulidae	4.930	T-A	Euribática	3	6
<i>Minipera pedunculata</i>	Molgulidae	2.500	T-A	Euribática	3	5
<i>Minipera papillosa</i>	Molgulidae	4.910	T-A	Euribática	3	6
<i>Oligotrema psammatodes</i>	Molgulidae	2.634	T-A	Euribática	3	2
<i>Olygotrema lyra</i>	Molgulidae	3.295	T-A	Euribática	3	10
<i>Oligotrema unigonas</i>	Molgulidae	4.010	T-A	Euribática	3	7
<i>Oligotrema sandersi</i>	Molgulidae	3.527	T-A	Euribática	2	4
<i>Oligotrema psammites</i>	Molgulidae	5.250	T-A	Euribática	3	7
<i>Asajirus gulosus</i>	Molgulidae	2.165	T-A	Euribática	3	2
<i>Asajirus ledanoisi</i>	Molgulidae	4.080	T-A	Euribática	2	2
<i>Asajirus indicus</i>	Molgulidae	7.380	T-A	Euribática	3	13
<i>Aplidium solum</i>	Polyclinidae	740	A	Estenobática	1	1
<i>Ascidia bathybia</i>	Asciidiidae	675	A	Estenobática	3	2
<i>Situla rebainsi</i>	Octacnemidae	1.830	A	Euribática	1	2
<i>Kaikoja multitentaculata</i>	Octacnemidae	1.166	A	Euribática	1	1
<i>Octanemus zarcoi</i>	Octacnemidae	420	A	Estenobática	3	2
<i>Adagnesia fissa</i>	Agneziidae	634	A	Estenobática	3	3
<i>Adagnesia rimosa</i>	Agneziidae	1.321	A	Euribática	2	2
<i>Abyssascidia wyvillii</i>	Corellidae	1.142	A	Euribática	3	1
<i>Ciona imperfecta</i>	Cionidae	372	A	Estenobática	2	1
<i>Cnemidocarpa platybranchia</i>	Styelidae	2.536	A	Euribática	3	6

<i>Dicarpa simplex</i>	Styelidae	1.925	A	Euribática	2	3
<i>Dicarpa spinnifera</i>	Styelidae	338	A	Estenobática	1	1
<i>Dicarpa antarctica</i>	Styelidae	1.155	A	Euribática	2	2
<i>Dicarpa lata</i>	Styelidae	274	A	Estenobática	3	2
<i>Bathystyeloides laubieri</i>	Styelidae	1.922	A	Euribática	2	1
<i>Bathystyeloides dubius</i>	Styelidae	1.063	A	Euribática	2	1
<i>Styela ordinaria</i>	Styelidae	1.640	A	Euribática	2	1
<i>Styela sericata</i>	Styelidae	2.294	A	Euribática	3	5
<i>Styela tenuibranchia</i>	Styelidae	1.920	A	Euribática	3	4
<i>Bathypyura celata</i>	Pyuridae	1.940	A	Euribática	2	1
<i>Culeolus likae</i>	Pyuridae	2.631	A	Euribática	3	4
<i>Culeolus longipedaculatus</i>	Pyuridae	185	A	Estenobática	2	1
<i>Culeolus parvus</i>	Pyuridae	1.393	A	Euribática	2	1
<i>Culeolus pyramidalis</i>	Pyuridae	1.607	A	Euribática	2	2
<i>Molgula millari</i>	Molgulidae	1.129	A	Euribática	3	3
<i>Pareugyrioides chardyi</i>	Molgulidae	966	A	Estenobática	2	1
<i>Octacnemus kottae</i>	Octacnemidae	4.350	H-A	Euribática	3	2
<i>Agnezia abyssa</i>	Agneziidae	422	H	Estenobática	1	1
<i>Culeolus tenuis</i>	Pyuridae	1.252	A-H	Euribática	2	1
<i>Molguloides sphaeroidea</i>	Molgulidae	643	A-H	Estenobática	3	2
<i>Culeolus anonymus</i>	Pyuridae	3.767	T-A-H	Euribática	3	5
<i>Bathystyeloides enderbyanus</i>	Styelidae	7.480	T-A-H	Euribática	3	13
<i>Cnemidocarpa bythia</i>	Styelidae	4.727	T-A-H	Euribática	3	5
<i>Corynascidia suhmi</i>	Corellidae	6.382	P-T-A-H	Euribática	3	7

Capítulo IV

Análisis de la Ecología trófica de ascidias de
ambientes marinos profundos

Introducción

Uno de los factores más importantes para el análisis de la estructura y la funcionalidad de las comunidades en los ambientes marinos profundos (excepto en filtraciones y afloramientos hidrotermales) es la disponibilidad de energía (Rex, 1981; Tecchio *et al.*, 2013; McClain y Barry, 2015; Woolley *et al.*, 2016). La entrada de energía a estos ambientes está asociada estrechamente a los procesos fotosintéticos de la capa fótica superior, la distancia relativa a las fuentes de nutrientes continentales y a los condicionamientos oceanográficos y topográficos propios de la zona de estudio (Billet *et al.*, 2001; Chang *et al.*, 2014; Childress, 1995; Vinogradova, 1997; Witte *et al.*, 2003). Con el incremento de la profundidad, la macrofauna epibentónica desarrolla estrategias de alimentación más eficientes para adaptar su dieta diversas fuentes de alimento (Herring, 2002; Thistle, 2003). En este sentido, las adaptaciones tróficas tienen un rol central en la determinación de los atributos morfológicos de los organismos marinos profundos (Ramírez-Llodra *et al.*, 2010).

En comparación con otros invertebrados, las ascidias presentan una mayor riqueza de especies a mayores profundidades (Vinogradova, 1962; Monniot y Monniot, 1978). De acuerdo a Monniot y Monniot (1975; 1978) este incremento se debe a la persistencia de tipos de organización morfológicos propios de la zona litoral y a la aparición de otros nuevos, inexistentes en aguas someras. Estos últimos consisten en: cuerpos pedunculados y branquias sin cilios; especies con sifones orales hipertrofiados y especies carnívoras sin branquias. Asimismo, la reducción del tamaño corporal, la aparición de caracteres neoténicos y la disminución de formas coloniales serían frecuentes en ambientes profundos.

Hipótesis particular

Debido a la ausencia de fotosíntesis y a la limitada disponibilidad y entrada de energía, en los ambientes profundos se producen cambios en la organización morfológica y en el tipo de dieta de las ascidias a lo largo de un gradiente batimétrico.

Predicciones

- 1- Se registrará una disminución de las formas de vida coloniales a mayores profundidades.
- 2- Se encontrará un reemplazo de la filtración por la depredación a mayores profundidades.
- 3- La composición de los contenidos estomacales reflejará cambios en el tipo de dieta de las ascidias, desde micrófaga hasta macrófaga o mixta.

Objetivos específicos

- 1- Evaluar la relación entre el tipo de organización (colonial, social o solitaria) y la profundidad.
- 2- Evaluar la representación de diferentes tipos de dieta y mecanismos de alimentación a lo largo de un gradiente batimétrico.
- 3- Identificar los contenidos estomacales presentes en diferentes especies a lo largo de un gradiente batimétrico.

Materiales y métodos

IV. a. Tipos de organización

Las ascidias presentan tres tipos de organización: colonial, social y solitaria. Las ascidias coloniales comparten una matriz (*túnica*) y relaciones funcionales; las ascidias sociales se hallan unidos por alguna parte del cuerpo (usualmente individuos conectados vascularmente mediante sus bases) o por dicha matriz; las ascidias solitarias no comparten ni la matriz ni las relaciones funcionales. Se evaluó la relación entre estos tres niveles de organización y la profundidad mediante un análisis de regresión lineal. Para ello se utilizaron los datos de las ascidias registradas en talud continental argentino y región abisal alrededor de 38°S (datos propios y datos de bibliografía). Para una mejor visualización se plasmaron los resultados en un gráfico de barras apilado.

IV. b. Tipos de dieta

Se evaluó la relación entre el tipo de dieta y la profundidad. Para ello, se utilizaron los datos de las ascidias registradas en el talud continental del Mar Argentino y en la región abisal, en un área ubicada alrededor de 38°S (datos propios y datos de bibliografía). Se realizaron análisis de regresión lineal entre la profundidad y cada uno de los tipos de dieta (micrófaga, macrófaga y mixta). Para una mejor visualización se plasmaron los resultados en un gráfico de barras apilado.

IV. c. Organización morfológica

Se analizó la relación entre diferentes aspectos de la organización morfológica (sacos branquiales y tamaños corporales normales; sacos branquiales regresivos y tamaños reducidos; sacos branquiales sin cilios y presencia de pedúnculos; sacos branquiales sin cilios y presencia de sifones orales hipertrofiados; sacos branquiales ausentes) y la profundidad mediante análisis de regresión. Se utilizaron los datos de las ascidias registradas en el talud continental del Mar Argentino y en la región abisal, en un área ubicada alrededor de 38°S (datos propios y datos de bibliografía). Para evaluar la representación proporcional de cada grupo por rango batimétrico se plasmaron los resultados en un gráfico de barras apilado.

IV. d. Contenidos estomacales

Se diseccionaron y extrajeron los contenidos estomacales en 18 ejemplares de la ascidia micrófaga *Ascidia meridionalis* y en 38 ejemplares de la ascidia macrófaga *Asajirus indicus* provenientes de las campañas del talud continental argentino, Talud 2012 y 2013. El material fue separado y preservado en una solución de formalina al 5%.

IV. d. 1. Ascidiar micrófagas

Se midió la longitud de la totalidad de los estómagos y se estimó el volumen del contenido estomacal mediante el desplazamiento de un volumen conocido de solución de formaldehído en un tubo graduado. Se calculó el Porcentaje de Repleción (R %) (Tatián *et al.*, 2004) como una medida indirecta de la disponibilidad de alimento al momento de la recolección de los ejemplares.

$$R (\%) = [\text{volumen del contenido estomacal (ml)} / \text{largo del estómago (mm)}] * 100$$

Se realizaron Análisis de Varianza (ANOVA) y Test de Tukey para evaluar cambios en los índices de repleción de acuerdo a la profundidad. Previo al ANOVA, se evaluaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad mediante los Tests Shapiro-Wilks y Levene. Para determinar si la repleción de los estómagos estaba relacionada al tamaño del individuo, se llevaron a cabo análisis de correlación entre R % y la longitud total de los individuos.

Para evaluar la diversidad y densidad relativa de los diferentes componentes de los contenidos estomacales se realizaron observaciones mediante el empleo de una cámara de recuento SEDGEWICK RAFTER S52 y un microscopio invertido junto a sus accesorios (cámara fotográfica y software). Para llenar la cámara de recuento se utilizó una pipeta de 1 ml debido a la probabilidad de errores volumétricos, que aumenta si no se entregan volúmenes constantes (Adam, 1951; Gilbert, 1942). Para evaluar la diversidad de los contenidos estomacales, los mismos se identificaron hasta el menor nivel taxonómico posible, en al menos 10 campos elegidos al azar. Dichas identificaciones se realizaron con la ayuda de guías para grupos zoológicos y algales principales (Frenguelli y Orlando, 1958; Balech, 1984). Para evaluar la densidad relativa del contenido estomacal al momento de la captura, se contabilizaron los diferentes componentes estomacales presentes en las intersecciones del grillado con el que cuenta la cámara (475 conteos totales por estómago). Los conteos se clasificaron de acuerdo a las siguientes categorías: vacío, arena, partícula < 5mm, detrito y diatomea. Relacionando la abundancia relativa de cada componente estomacal con el R % del ejemplar, se estimaron las cantidades absolutas de cada componente por estómago. Para la realización de los análisis estadísticos, los conteos fueron expresados como cantidades estimadas por estómago. Las diferencias para cada componente alimentario entre distintas profundidades fueron evaluadas mediante Análisis de Varianza (ANOVA) a un nivel de significación del 5%. Previo al ANOVA, se evaluaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad mediante los Tests Shapiro-Wilks y Levene. Cuando fue necesario, los datos fueron transformados (\log_{10}) para homogeneizar las varianzas.

IV. d. 2. Ascidiar macrófagas

Para evaluar la diversidad de presas encontradas en los contenidos estomacales de las ascidiar carnívoras (*Asajirus indicus*), se empleó un ZooSCAN, sistema que utiliza una cámara estanca para el escaneo para muestras zooplanctónicas líquidas. Se obtuvieron imágenes digitales de alta resolución de cada uno de los elementos de los contenidos estomacales. Dichas imágenes fueron inicialmente analizadas e identificadas de manera automática a través de la comparación de cada imagen escaneada con una imagen de un inventario previamente calibrado. Se procedió con el cálculo de frecuencias relativas y absolutas de los grupos taxonómicos registrados. Las diferencias para cada ítem alimentario entre distintas profundidades fueron evaluadas mediante el análisis no paramétrico Kruskal-Wallis a un nivel de significación del 5%. Para la realización de todos los

análisis estadísticos se utilizó el programa InfoStat versión 2015. Los gráficos fueron modificados con el software de uso libre Inkscape versión 0.91.

Resultados

IV. a. Tipos de organización

Se resumieron los datos del tipo de organización de un total de 48 especies distribuidas en el talud continental del Mar Argentino cercano a 38°S. La batimetría se segmentó en rangos batimétricos de 200 m (Tabla IV-1).

Tabla IV-1. Tipos de organización de ascidias del talud continental del Mar Argentino (38°S).

Rango batimétrico (m)	Coloniales	Sociales	Solitarias
200-400	6	0	0
401-600	0	0	1
601-800	0	0	1
801-1000	4	0	5
1001-1200	9	0	8
1201-1400	1	0	6
1401-1600	0	0	2
1601-1800	0	0	5
1801-2000	0	0	0
2001-2200	0	0	6
2201-2400	0	0	4
2401-2600	0	0	3
2601-2800	1	0	4
2801-3000	1	0	1
3001-3200	0	0	0
3201-3400	2	0	6
3401-3600	0	0	0
3601-3800	0	0	0
3801-4000	0	0	1
4001-4200	0	0	1
4201-4400	0	0	0
4401-4600	0	0	1
4601-4800	0	0	1
4801-5000	0	0	0
5001-5200	0	0	0
5201-5400	0	0	7

No se observaron especies correspondientes a ascidias sociales. Se detectó una relación lineal entre el número de especies coloniales y la profundidad ($R = 0,21$; $p = 0,017$). La relación fue inversamente proporcional, coincidiendo con la hipótesis planteada. En contraposición, no se

observó una correlación entre ascidias solitarias y la profundidad ($R = 0,07$; $p = 0,2$) (Fig. IV-1). Las proporciones entre las especies solitarias y coloniales pueden observarse en la Fig. IV-2.

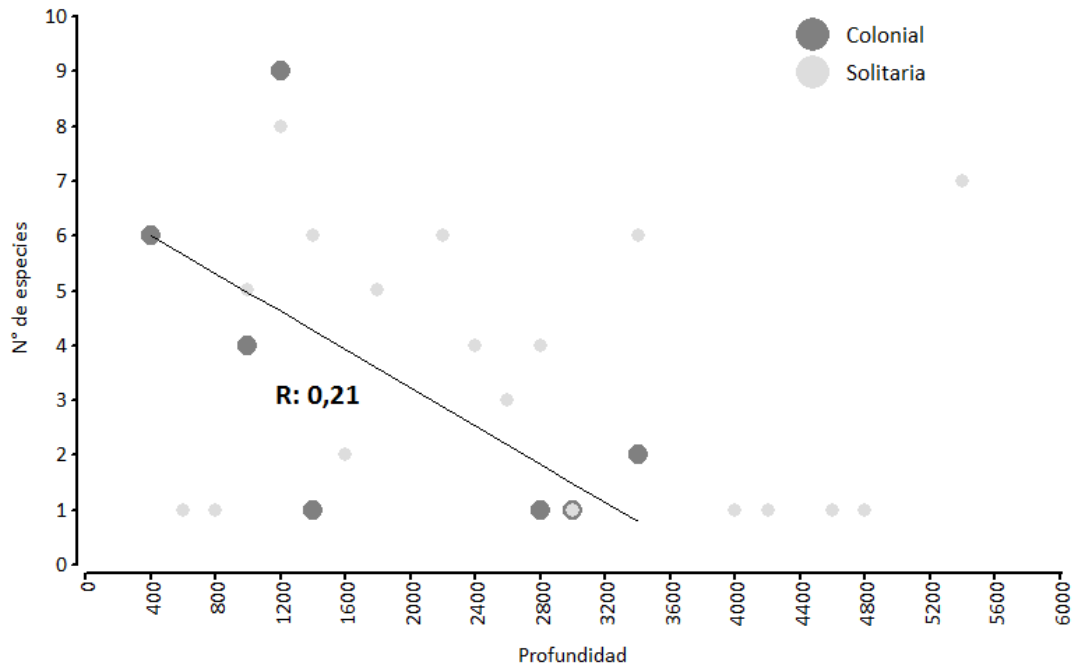


Fig. IV-1. Relación entre el tipo de organización de las ascidias y la profundidad.

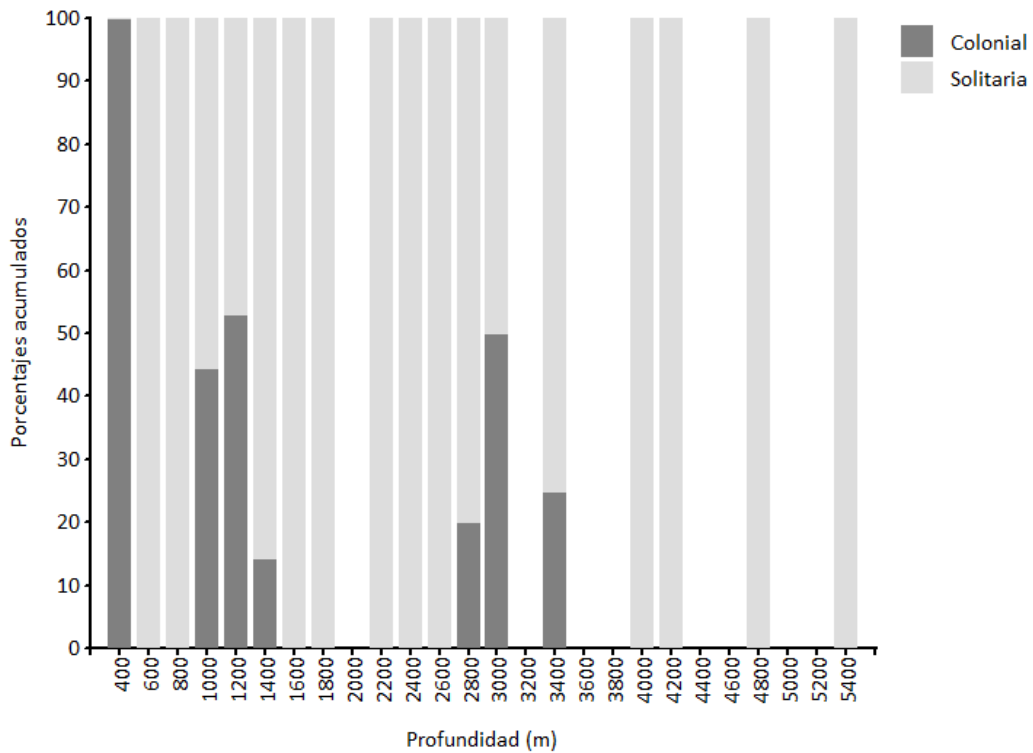


Fig. IV-2. Proporción acumulada (%) de ascidias coloniales y solitarias en un gradiente batimétrico.

IV. b. Tipo de dieta

Se resumieron los datos del tipo de dieta de un total de 48 especies distribuidas en el talud continental del Mar Argentino (38°S). La batimetría se expresó en rangos batimétricos de 200 m cada uno (Tabla IV-2).

Tabla IV-2. Tipos de dieta en ascidias del talud continental del Mar Argentino (38°S).

Rango batimétrico	Micrófagas	Macrófagas	Mixtas
200-400	6	0	0
401-600	1	0	0
601-800	1	0	0
801-1000	8	1	0
1001-1200	17	0	0
1201-1400	6	1	0
1401-1600	1	1	0
1601-1800	4	1	0
1801-2000	0	0	0
2001-2200	4	1	1
2201-2400	4	0	0
2401-2600	2	1	0
2601-2800	4	1	0
2801-3000	1	1	0
3001-3200	0	0	0
3201-3400	7	1	0
3401-3600	0	0	0
3601-3800	0	0	0
3801-4000	1	0	0
4001-4200	0	0	1
4201-4400	0	0	0
4401-4600	0	0	2
4601-4800	0	0	1
4801-5000	0	0	0
5001-5200	0	0	0
5201-5400	2	1	4

Se observó una relación inversamente proporcional entre el tipo de dieta micrófaga y la profundidad ($R = 0,22$; $p = 0,015$). A mayores profundidades se evidenció una disminución en el tipo de alimentación micrófaga (Fig. IV-3). No se evidenció una correlación entre la macrofagia y la profundidad ($R = 0,04$; $p = 0,32$) (Fig. IV-3). Finalmente, se observó una correlación directamente proporcional entre la dieta mixta y la profundidad ($R = 0,22$; $p = 0,016$) (Fig. IV-3). Las proporciones entre los tipos de dieta pueden observarse en la Fig. IV-4.

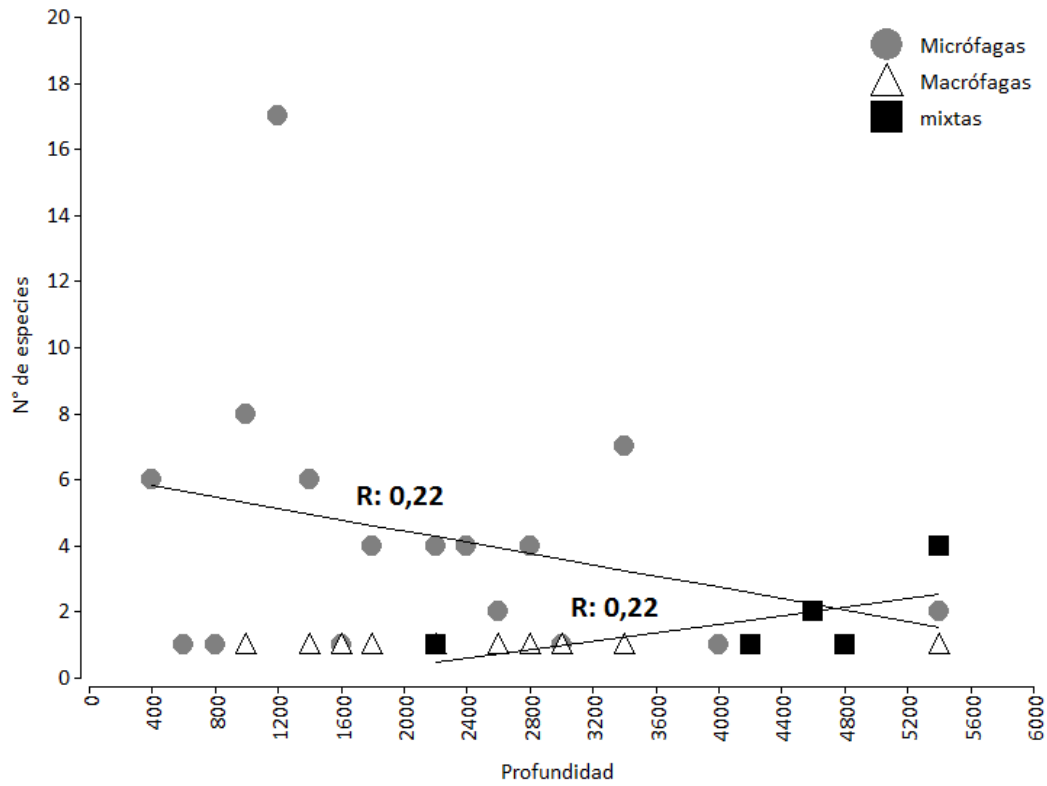


Fig. IV-3. Relación entre los tipos de dieta de las ascidias y la profundidad.

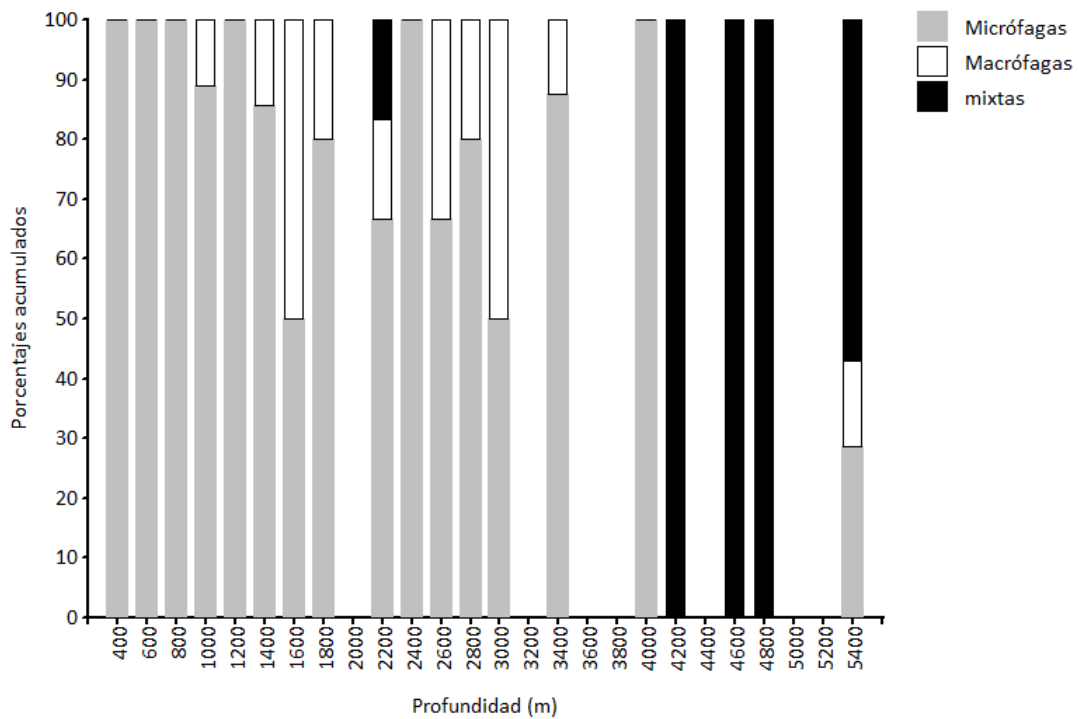


Fig. IV-4. Proporción acumulada de ascidias con dietas micrófaga, macrófaga y mixta a lo largo de un gradiente batimétrico.

IV. c. Organización morfológica

La única organización morfológica que mostró una relación lineal con la profundidad fue la categoría de ascidias con sacos branquiales sin cilios y cuerpos pedunculados ($R = 0,57$; $p = 0,03$).

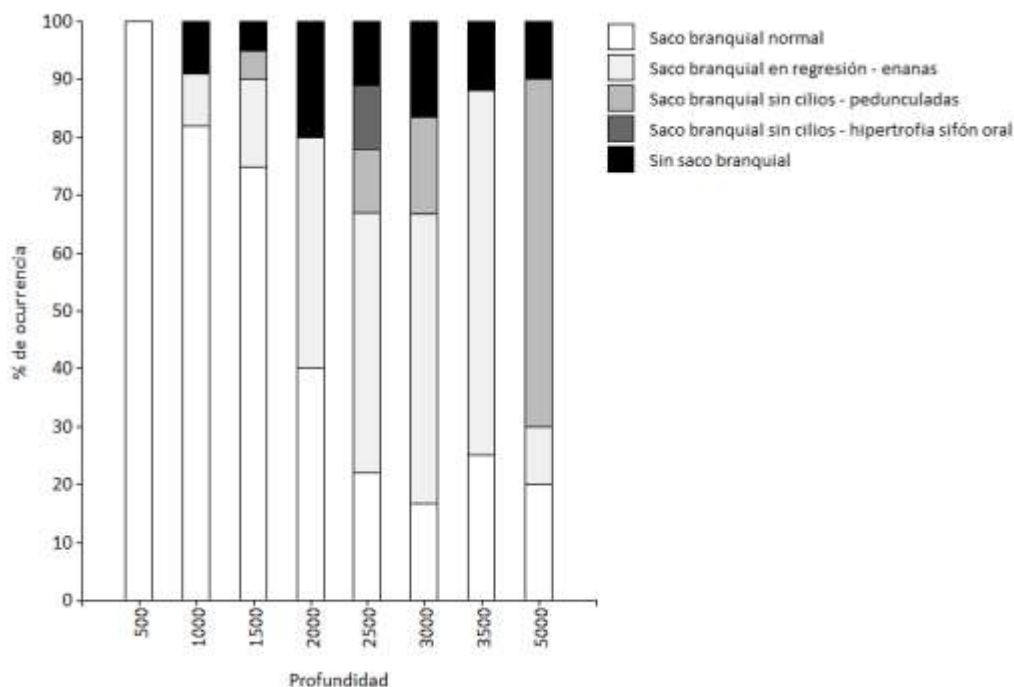


Fig. IV-5. Proporción acumulada de ascidias de acuerdo a la organización morfológica a lo largo de un gradiente de profundidad.

IV. d. Contenidos estomacales

IV. d. 1. Ascidias micrófagas: *Ascidia meridionalis*

- Porcentaje de Repleción

Los resultados estimados fueron, en todos los casos, menores a 25% (Tabla IV-3). R % no varió de acuerdo a la profundidad ($p = 0,079$).

Tabla IV-3. R% en *Ascidia meridionalis* del talud continental argentino.

Ejemplar	Profundidad (m)	R %
<i>A. meridionalis</i> 1	854	6,7
<i>A. meridionalis</i> 2	854	21,7
<i>A. meridionalis</i> 3	854	11,7
<i>A. meridionalis</i> 4	854	20,8
<i>A. meridionalis</i> 5	854	11,4
<i>A. meridionalis</i> 6	854	24
<i>A. meridionalis</i> 7	1.200	13,6
<i>A. meridionalis</i> 8	1.200	12

<i>A. meridionalis</i> 9	1.200	16,7
<i>A. meridionalis</i> 10	1.200	6,7
<i>A. meridionalis</i> 11	1.200	10
<i>A. meridionalis</i> 12	1.308	25,7
<i>A. meridionalis</i> 13	1.308	6,4
<i>A. meridionalis</i> 14	1.009	12,1
<i>A. meridionalis</i> 15	1.009	1
<i>A. meridionalis</i> 16	1.009	9
<i>A. meridionalis</i> 17	1.009	10,9
<i>A. meridionalis</i> 18	1.009	1,3

El tamaño corporal tampoco estuvo relacionado con el R % ($p = 0,34$). Las comparaciones entre meses (agosto y mayo) no se realizaron debido a que en el muestreo del mes de mayo sólo se obtuvieron 5 ejemplares de *Ascidia meridionalis* en un único lance (1.009 m).

- Diversidad

Los contenidos estomacales de las ascidias micrófagas presentaron en mayor proporción los siguientes componentes: arena, partículas $<5 \mu\text{m}$, detritos y diatomeas. En menor proporción, también se detectaron: silicoflagelados (*Dictyochafibula* y *Dictyochaspeculum*), foraminíferos (*Cornuspiraspp.*), tintínidos (*Cymatocylissp.*) e incluso zooplancton (un copépodo ciclopoideo) y fibras de microplásticos (Figs. IV-6 y IV-7). En cuanto a las diatomeas, la mayor proporción consistió en diatomeas céntricas, aunque también se observaron diatomeas pennadas.

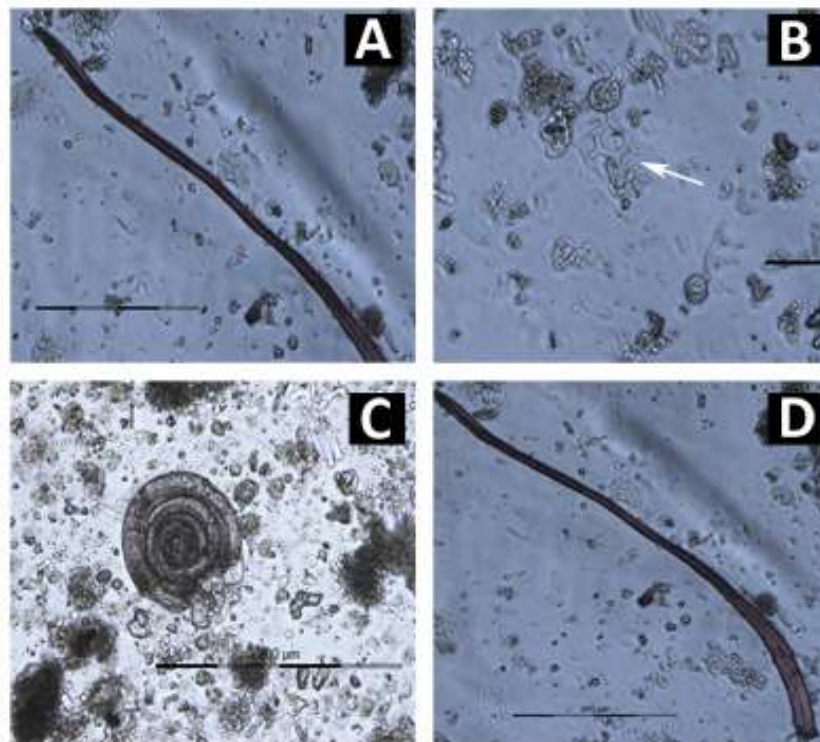


Fig. IV-6. Contenidos estomacales en ejemplares de *Ascidia meridionalis*. **A-D:** fibra de microplástico; **B:** silicoflagelado *Dictyocha fibula* (señalado con una flecha); **C:** foraminífero *Cornuspira* sp.

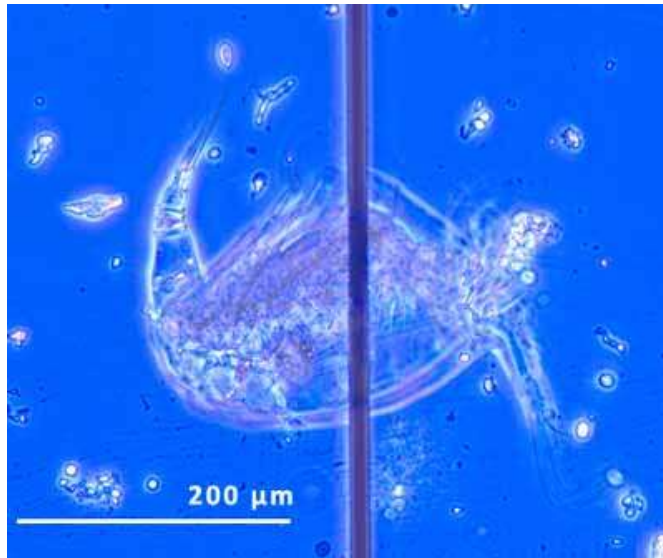


Fig. IV-7. Copépodo ciclopoideo en estómago de *Ascidia meridionalis*.

- Densidades relativas

Un amplio rango de tamaños de componentes estomacales fue observado en los estómagos de todas las ascidias estudiadas. Entre los más grandes se encontraron aglomeraciones de partículas de hasta 1,5 mm de longitud (detrito). Por otro lado, se registraron componentes muy pequeños, partículas <5 μm. También se observaron granos de arena de tamaños diversos y diatomeas (el único componente biológico que alcanzó proporciones importantes) (Figs. IV-8 y IV-9).

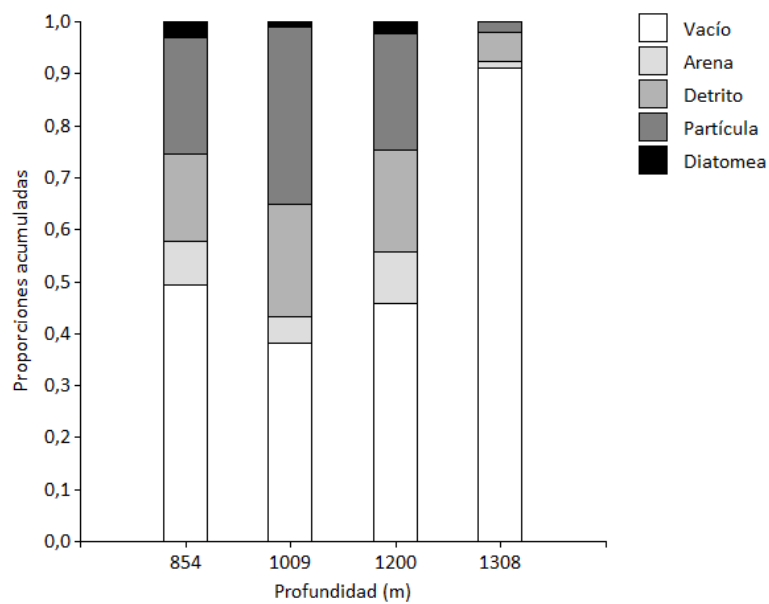


Fig. IV-8. Abundancia relativa de cada componente en los contenidos estomacales de *Ascidia meridionalis* (proporciones acumuladas).

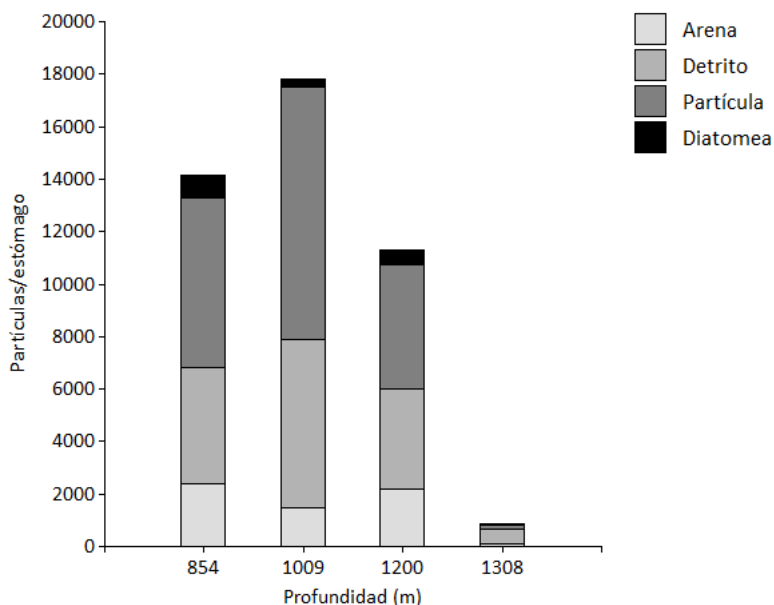


Fig. IV-9. Cantidades absolutas estimadas de cada componente en los contenidos estomacales de *Ascidia meridionalis*.

Todas las variables presentaron distribuciones normales para cada rango batimétrico estudiado ($p > 0,05$). Sin embargo, los componentes detrito y partículas no presentaron homogeneidad de varianzas y debieron ser transformadas (\log_{10}).

Los ANOVA no mostraron diferencias significativas entre ningún o de los componentes observados entre las diferentes profundidades ($p = 0,49$ para diatomeas; $p = 0,69$ para arena; $p = 0,19$ para partículas $< 5 \mu\text{m}$; $p = 0,27$ para detritos).

Si bien no se detectaron diferencias, se pueden establecer algunas consideraciones generales. Las partículas $< 5 \mu\text{m}$ y los detritos constituyeron las fracciones mejor representadas en todos los casos. Las diatomeas, por el contrario, fueron el componente más escaso en todas las profundidades. El grupo de ascidias de mayor profundidad y el de 1.009 m presentaron las concentraciones más escasas de dicho componente alimentario. Por el contrario, el grupo de ascidias recolectadas a 854 m y 1.200 m presentaron la mayor proporción de diatomeas. Cabe destacar que el grupo de ascidias de mayor profundidad (1.308 m) registró la menor proporción de componentes potencialmente alimentarios en todas las categorías (partículas, detritos y diatomeas). El grupo de ascidias recolectadas a 1.009 m, el único obtenido durante el mes de mayo, presentó la mayor proporción de partículas $< 5 \mu\text{m}$. Asimismo, también registró la mayor cantidad del componente detritos junto con las ascidias de 1200 m.

IV. c. 2. Ascidias macrófagas: *Asajirus indicus*

La totalidad de los contenidos estomacales de *Asajirus indicus* ($n = 38$) estuvo representado por crustáceos. Se identificaron un total de 4 componentes: Copepoda, Amphipoda, Ostracoda, Isopoda, además de crustáceos indeterminados (Fig. IV-10).

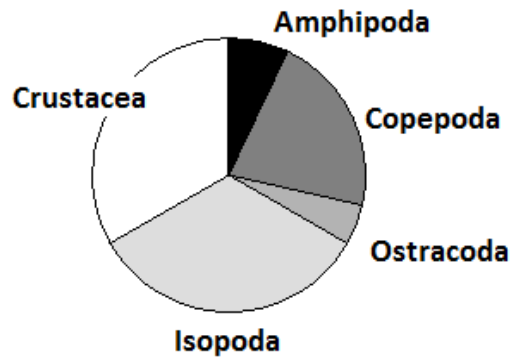


Fig. IV-10. Proporciones relativas de componentes alimentarios en los contenidos estomacales de *Asajirus indicus*.

En mayor proporción se registraron Isopoda y Crustacea (33%). Copepoda mostró la segunda mayor proporción (21%). Por su parte, Amphipoda (7%) y Ostracoda (5%) fueron los componentes menos frecuentes. Las presas se encontraron en diversos estados: organismos intactos, partes intactas y restos cuyo estado avanzado de digestión no permitieron su identificación (Fig. IV-11).

No se registraron diferencias significativas entre las distintas profundidades evaluadas: 1.144 m, 1395 m, 1.712 m, 1.738 m y 1.763 m (Kruskal-Wallis $p = 0,89$ para Amphipoda; $p = 0,15$ para Copepoda; $p = 0,44$ para Isopoda; $p = 0,44$ para Crustacea), excepto en el caso particular de Ostracoda ($p = 0,001$).

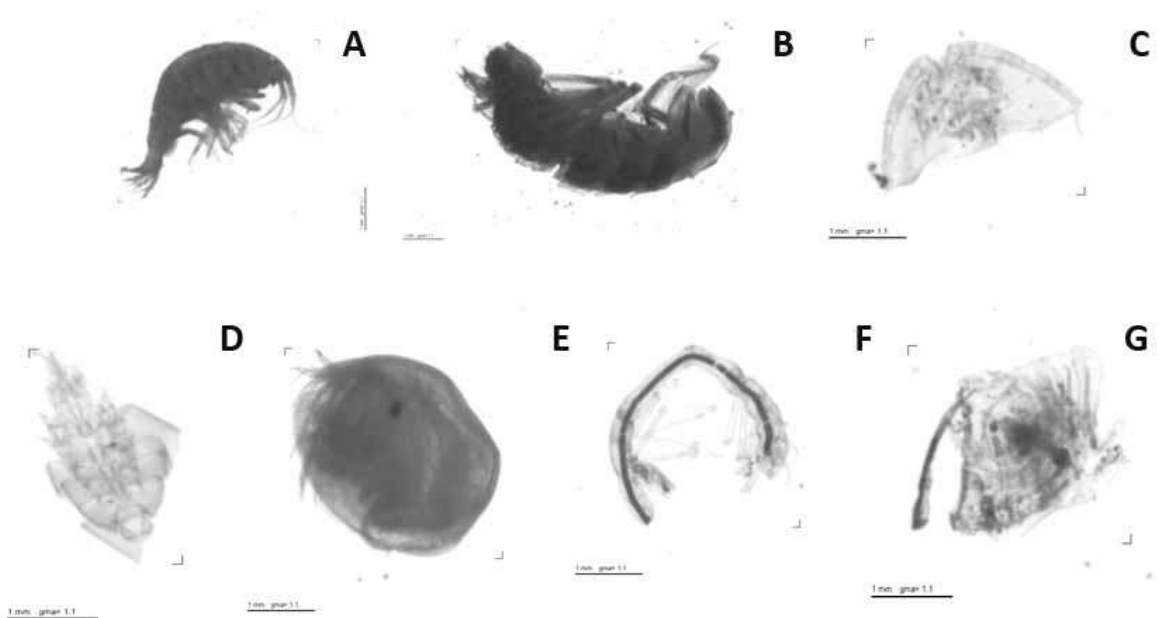


Fig. IV-11. Componentes representativos de los contenidos estomacales de *Asajirus indicus*. **A:** Amphipoda; **B:** Isopoda (Munnopsidae); **C:** Isopoda (Serolidae); **D:** Copepoda; **E:** Ostracoda (Mydocopa); **F:** Isopoda (Ichnomesidae); **G:** Crustacea indet.

Discusión

Las ascidias existen como entidades individuales (solitarias), como agregaciones de individuos conectados vascularmente mediante sus bases (sociales), o como pequeñas unidades modulares interdependientes en términos fisiológicos (coloniales) (Monniot *et al.*, 1991). En este último caso, los individuos que conforman las colonias se denominan zooides. En las ascidias, los tres tipos de organización evolucionaron de manera independiente (Wada *et al.*, 1992), aunque la mayoría de las formas coloniales correspondan al orden Aplousobranchia. Todas se reproducen de forma sexual. Pero sólo las ascidias coloniales se reproducen asexualmente (Millar, 1971). Hasta la fecha, se han descrito 12 modos distintos de reproducción asexual (Monniot *et al.*, 1991). La ausencia de formas coloniales con el aumento de la profundidad es un patrón que parece confirmarse con el desarrollo de nuevos estudios (Monniot y Monniot, 1978; Monniot *et al.*, 1991; Lambert, 2005). Por el contrario, las formas solitarias se encuentran distribuidas desde las costas hasta las zonas más profundas (Vinogradova, 1969; Sanamyan y Sanamyan, 2002).

Los resultados obtenidos en la presente tesis confirman el patrón consistente en una disminución de la organización colonia a medida que aumenta la profundidad. Los análisis mostraron una relación lineal e inversa entre ambas variables. Sin embargo, y como se esperaba, no se detectó relación entre la forma de organización solitaria y el gradiente batimétrico (Fig. IV-1). Aun así, el valor del coeficiente R (0,21) indica que la profundidad explica sólo una fracción de la ocurrencia de las formas coloniales. En dicha Figura pueden observarse dos puntos alejados de la recta a 1.200 m y a 1.300 m. Esto implica que, además de la profundidad, existen otros factores que ayudarían a entender el patrón de presencia/ausencia de ascidias coloniales.

La escasez de formas coloniales en ambientes profundos se debería principalmente al costo energético que conlleva la reproducción asexual de estos organismos, ya que se requiere de la acumulación de reservas de alimento en los zooides de la colonia madre para iniciar el proceso Monniot y Monniot (1978). La reproducción sexual, en cambio, está asociada a condiciones ecológicas menos favorables (Monniot *et al.*, 1991), por lo que sólo aquellas formas con reproducción sexual serían exitosas en ambientes profundos donde la alimentación es escasa o esporádica. No obstante, este postulado no sería del todo cierto. Naukauchi (1966) reveló que la reproducción asexual en ascidias es compleja y presenta dos tipos funcionales: uno de regeneración y otro de degeneración. Frente a condiciones adversas, las ascidias coloniales tienen la capacidad de reabsorber los zooides y entrar en un estado de hibernación. Pero cuando las condiciones son óptimas la colonia se expande o forma nuevas colonias, iniciando un proceso de regeneración. Se han observado colonias con zooides en estado de degeneración tanto en ambientes someros como en ambientes profundos (ver Capítulo 1 de esta tesis).

La producción de larvas durante la reproducción sexual podría también explicar la disminución de formas coloniales en ambientes profundos. Las ascidias coloniales desarrollan larvas más grandes y en menor número que las ascidias solitarias (Svane y Young, 1989). Esto ha sido relacionado a la capacidad de las formas coloniales de aumentar su potencial de dispersión (Richmond, 1987) y de asegurar tasas altas de supervivencia de las nuevas colonias en rangos de distribución cercanos (Davis y Butler, 1989). Pero la producción de larvas de tamaño grande y en poca cantidad, tiene un costo energético elevado (Ayre *et al.*, 1997). Las ascidias solitarias, por el contrario, producen larvas pequeñas y en mayor número, lo cual sería más favorable en ambientes con disponibilidad escasa de alimento. Además, la morfología de las larvas de formas coloniales es también distinta a la de larvas de ascidias solitarias, lo cual podría conllevar un significado tanto ecológico como comportamental (Svane y Young, 1989). Las larvas de formas coloniales son más complejas y presentan un mayor número de estructuras, mientras que las larvas de las formas solitarias son más simples (Millar, 1971).

Pero la hipótesis que mejor parece explicar la ausencia de formas coloniales en ambientes profundos refiere a la eficiencia de filtración. La disponibilidad de alimento no alcanzaría para mantener numerosos zooides con un saco branquial proporcionalmente pequeño en relación al tamaño corporal y a la túnica (Monniot y Monniot, 1978; Lambert, 2005). McFadden (1986), en un estudio con corales, demostró que la tasa de captura de partículas por pólipos (lo que es equivalente a un zooides) disminuye a medida que el tamaño de la colonia aumenta, sin importar la velocidad de la corriente. En este sentido, se podría pensar que en ambientes con un ingreso bajo de energía, los tipos de organización con una menor cantidad de individuos serían los más favorecidos. Es decir, las formas solitarias o las formas coloniales con un número reducido de zooides. De hecho, Monniot y Monniot (1978) destacan que la mayor parte de las colonias de profundidad presentan un número reducido de zooides.

Todo ambiente donde la disponibilidad de alimento es escasa, impone a los organismos que lo habitan restricciones energéticas que demandan modificaciones extremas que involucran su alimentación (Herring, 2002; Vacelet y Boury-Esnault, 1995). Como regla general, a mayores profundidades la macrofagia mediante la carnivoría se convierte en una mejor estrategia que la microfagia mediante la filtración (Gage y Tyler, 1991; Monniot y Monniot, 1975; 1978; Monniot *et al.*, 1991). De hecho, varios grupos de animales bentónicos que en ambientes someros suntuosamente filtradores tienen representantes profundos con hábitos carnívoros, tales como las esponjas (Vacelet y Boury-Esnault, 1995; Dressler-Allame *et al.*, 2016), los moluscos (Herring, 2002) y las ascidias (Monniot y Monniot 1975; 1978). Recientemente, se registró el primer doliólido (Tunicata, Thaliacea) carnívoro: *Pseudusa bostigrinus* (Robinson *et al.*, 2005).

Los presentes resultados mostraron que las dietas micrófaga y mixta presentan una relación lineal con la profundidad (Fig. IV-3). La dieta micrófaga desaparece a mayores profundidades, mientras que la dieta mixta aparece a mayores profundidades. La dieta carnívora, por el contrario, no mostró una relación lineal con la profundidad. Esto se explica porque existen numerosas especies micrófagas en ambientes someros, donde la diversidad alcanza el punto máximo en las ascidias (Lambert, 2005). Sin embargo, las especies carnívoras y de dietas mixtas son proporcionalmente menos numerosas (Monniot y Monniot, 1975; 1978). En el talud del Mar Argentino sólo se registró una especie carnívora (*Asajirus indicus*) y 6 con dieta mixta (*Octacnemus ingolfi*, *Culeolus anonymus*, *Culeolus likae*, *Fungulus perlucidus*, *Fungulus curlus* y *Clatriples flaccidus*). Las restantes especies presentaron dieta micrófaga. De hecho, las especies carnívoras son las menos numerosas dentro de Ascidiacea. Sólo se han establecido dos géneros: *Asajirus* y *Oligotrema*, cada uno de ellos con 5 especies. Es decir, sólo existen 10 especies de ascidias carnívoras. No cabe duda de su enorme potencial de adaptación (ver Capítulo 3 de esta tesis). Sin embargo, en términos de alimentación, la carnivoría no resultó la estrategia más frecuente en ambientes profundos. Por el contrario, fueron las formas con dietas mixtas las que mostraron una mayor proporción en relación a la profundidad (Fig. IV-4).

El tipo de alimentación implica una transformación de los mecanismos de captura (Monniot y Monniot, 1975). Así, las ascidias con dieta micrófaga son filtradoras activas. Cada una de las perforaciones de sus sacos branquiales (estigmas), están rodeadas de numerosos cilios cuyo movimiento continuo genera corrientes de agua. Las ascidias con dieta mixta no tienen estos cilios, por lo que se las considera filtradoras pasivas. Las ascidias carnívoras, por su parte, son depredadoras.

Los organismos filtradores activos deben invertir energía para generar un flujo de agua que atraviese sus estructuras de alimentación (sacos branquiales). Los filtradores pasivos, en cambio, dependen de las corrientes externas (Herring, 2002). Para ambos, la tasa de captura de partículas resulta de la combinación de la velocidad del flujo de agua y de la concentración de las partículas en el medio, lo que se conoce como *flujo de partículas* (Thiel, 2003). Sin embargo,

únicamente los filtradores pasivos dependen del flujo de partículas del entorno. Los filtradores activos sólo dependen de la concentración de partículas del medio debido a que son ellos quienes controlan la velocidad del flujo de agua (Cahalan *et al.*, 1989). Debido a que los filtradores pasivos no invierten energía en la generación de un flujo de agua, necesitan de una concentración de partículas en el medio menor en relación a los filtradores activos. Es así como en ambientes profundos, donde la concentración de partículas es escasa y las corrientes en los fondos son moderadas, el modo de filtración pasivo se ve favorecido (Monniot y Monniot, 1975, Herring, 2002). De hecho, Jumars y Gallagher (1982) ya habían postulado un patrón estableciendo la disminución de filtradores activos con la profundidad.

El mecanismo de captura afecta la morfología del animal. En las ascidias, las estructuras que presentan las modificaciones más marcadas son el sifón oral y el saco branquial (Monniot y Monniot, 1975). La reducción del tamaño y la aparición de caracteres neoténicos están asociadas a la escasez energética que prevalece en los ambientes profundos (Monniot y Monniot, 1978). Estos autores (1975; 1978; 1991) postulan cinco categorías morfológicas considerando el tipo de alimentación, la morfología externa (tamaño y desarrollo de los sifones) y la estructura de las branquias. Cuatro de ellas son exclusivas de los ambientes marinos profundos; sólo una se encuentra además en ambientes de plataforma (Fig. IV-5). Ellas son: (1) ascidias con sacos branquiales normales; (2) ascidias con sacos en regresión y tamaños corporales reducidos – enanas-; (3) ascidias pedunculadas con sacos branquiales sin cilios; (4) ascidias con sacos branquiales sin cilios y sifones hipertrofiados; (5) ascidias sin sacos branquiales. Excepto por las formas con branquias sin cilios y cuerpos pedunculados, no se encontró una relación lineal entre las restantes categorías y la profundidad. Las ascidias pertenecientes a esta categoría, que pueden ser coloniales o solitarias, están especialmente adaptadas a ambientes abisales, donde las corrientes son moderadas y los suelos son lodosos. De hecho, Monniot y Monniot (1978) las caracterizan como formas exclusivas del ambiente abisal. Nuestros resultados, no obstante, lograron registrar la profundidad más somera de una de estas especies: *Protoholoza pedunculata* (ver Capítulo 1 de esta tesis). Si bien la abundancia de las especies de esta categoría en las planicies abisales ha sido asociada a su eficiencia energética (Monniot y Monniot, 1978; Millar, 1971), aún se desconocen las razones de su ausencia en ambientes de plataforma (Kott, 1989). La prevalencia de suelos duros y la turbidez de la zona del talud (Priotto, 2017) podrían estar condicionando su dispersión más allá de la planicie abisal.

Los restantes tipos de organización morfológica no respondieron linealmente a la profundidad, incluidas las formas con sacos branquiales normales. Todas estas formas presentan adaptaciones a los condicionamientos extremos que imponen los ambientes marinos profundos, las cuales pueden ayudar a explicar el éxito de las ascidias en términos de su amplia distribución (ver Capítulo 3 de esta tesis). Riisgard (1988) determinó que los sacos branquiales normales de las ascidias operan con un costo energético bajo en relación a otros invertebrados. En ambientes profundos, el saco branquial se puede complejizar para aumentar la superficie de filtración (mayor número de pliegues y presencia de estigmas espiralados) o simplificar con el fin de disminuir el gasto energético (Monniot y Monniot, 1978). Numerosas especies presentan tamaños corporales milimétricos. El mayor porcentaje de ascidias *enanas* corresponde a las familias Styelidae y Molgulidae (Monniot y Monniot, 1978; Monniot *et al.*, 1991). Es frecuente que estas especies presenten el saco branquial y las gónadas extremadamente reducidos, lo cual está asociado a la escasez de alimento. En consecuencia, muchas de ellas retienen caracteres neoténicos, es decir, la conservación de ciertos órganos en estado juvenil durante la adultez. La hipertrofia de los sifones orales constituye otra adaptación importante. El desarrollo de aperturas bucales más grandes permite la obtención de un rango de comida más grande en cuanto al tamaño del material ingerido, a expensas de un gasto energético adicional mínimo (Thistle, 2003). Este es el caso de los

miembros de la familia Octacnemidae, que utilizan sus sifones hipertrofiados en forma de trampas esperando pasivamente la caída de partículas o incluso alguna presa. La dieta mixta de las especies pertenecientes a esta categoría se pudo confirmar sólo recientemente (Havenhand *et al.*, 2005; Mecho *et al.*, 2013). Las especies carnívoras también cuentan con el sifón oral hipertrofiado. Kott (1989) los denomina *brazos branquiales*. Son órganos prensiles con musculatura e inervaciones muy desarrolladas. Por otro lado, las ascidias carnívoras cuentan con estómagos de grandes dimensiones, lo cual les otorga la posibilidad de capturar presas de diversos tamaños y dureza. Aún no se conoce el comportamiento de estos organismos, pero se cree que pueden desplazarse y cazar a sus presas (Monniot y Monniot, 1968).

La escasez de alimento en el talud argentino se pudo corroborar mediante el cálculo del índice de Repleción. Ninguno de los individuos de *Ascidia meridionalis* analizados superó el 25% de repleción, sin importar la profundidad, o el mes de colecta (Tabla IV-3). El porcentaje más frecuente fue 11,5%. Estos porcentajes son similares a los registrados en ascidias antárticas durante los períodos invernales de menor disponibilidad de alimento (Tatián *et al.*, 2004). Los hallazgos resultan llamativos, dado que los organismos se recolectaron en cantidades numerosas e incluso presentaron organismos epibiontes en sus túnicas (ver Capítulo 1 de esta tesis), lo cual estaría indicando cierta disponibilidad de energía alimentos abundantes. No puede descartarse la posibilidad de que durante las horas que tardó la rastra en ascender desde la profundidad hasta la superficie, las ascidias hayan eliminado gran parte del contenido digestivo.

Tras examinar los contenidos estomacales de 4 ascidias micrófagas de ambientes profundos (*Styela sericata*, *Styela loculosa*, *Dicarpa pacifica* y *Bathystyeloides enderbyanus*), Millar (1970) postuló que serían parcialmente detritívoras. Los contenidos incluían: partículas inorgánicas de tamaños pequeños; restos de estructuras de radiolarios y otras formas; numerosos cuerpos esféricos y tubulares que se asimilaban a bacterias. Al contrario de *Ascidia meridionalis*, las especies que examinó Millar son de tamaños muy reducidos (especies *enanas*). Aun así, los contenidos estomacales son muy similares. La diferencia más notoria radica en que los ejemplares de *Ascidia meridionalis* presentaron una cantidad apreciable de diatomeas. Si bien los contenidos presentaron una alta proporción de materia inorgánica (arena y partículas <5 µm) no contamos con elementos para afirmar que la dieta de esta especie sea detritívora. Las bacterias constituyen una potencial fuente de alimento para la ascidiofauna profunda y debería ser considerada en futuras investigaciones.

La mayor proporción de diatomeas consistió en diatomeas céntricas, aunque también se observaron diatomeas pennadas. La mayoría de las diatomeas céntricas son de origen planctónico, mientras que las pennadas pueden ser tanto planctónicas como bentónicas. El origen planctónico o bentónico de las diatomeas (y de otros grupos, tales como los foraminíferos) es importante para caracterizar los mecanismos que proveen alimento a las ascidias en ambientes someros (Tatián *et al.*, 2004). En función de la variedad de componentes y su origen se deduce que la caída libre de partículas y presas y asimismo el transporte horizontal proveen de energía al sistema bentónico profundo. La resuspensión de ese material probablemente contribuye a su disponibilidad para la fauna epibentónica.

El hallazgo de un copépodo ciclopoideo (Fig. IV-7) junto a una mayor proporción de detritos, arena y partículas en relación a organismos (Fig. IV-8) estaría indicando una amplitud en la composición de las dietas en comparación con organismos de aguas más someras. Cabe recordar que las ascidias no cuentan con mecanismos de selección de partículas (Monniot y Monniot, 1978), aunque pueden rechazar partículas demasiado grandes mediante contracciones musculares corporales. El copépodo registrado alcanzó una longitud de 200 µm.

El hallazgo de dos especies de silicoflagelados (*Dictyocha*) refleja la zona de convergencia que constituye el talud en relación a la corriente fría de Malvinas y la corriente cálida de Brasil (Balech,

1977; Piola y Rivas, 1997; Violante *et al.*, 2010). *D. speculum* es una especie de aguas frías, muy abundante en toda la Provincia Magallánica e incluso en Antártida. Por otro lado, *D. fibula*, una especie muy abundante dentro del género, es la más frecuente en mares templados y en zonas de afloramientos (Balech, 1977).

La observación de microplásticos entre los contenidos estomacales de *Ascidia meridionalis* es un dato significativo, ya que se tratan de registros de más de 850 m de profundidad y sugieren contaminación por agentes externos antrópicos, muy probablemente asociados a los aportes del Río de La Plata. Cabe destacar que es la primera vez que se detectan microplásticos en contenidos estomacales de ascidias a estas profundidades. El primer registro de microplásticos en contenidos estomacales de organismos marinos profundos (reportado en equinodermos, cnidarios y artrópodos), fue publicado recientemente (Taylor *et al.*, 2016).

La totalidad de los contenidos estomacales de *Asajirus indicus* fueron crustáceos. Sin embargo, se ha registrado una variedad mucho más amplia de organismos en los estómagos de estas ascidias carnívoras: nematodos, radiolarios, diatomeas, foraminíferos, poliquetos e incluso ofiuros (Kott, 1969; Millar, 1970; Monniot y Monniot, 1975). El hecho de que las presas se hayan encontrado en diversos estados (organismos intactos, partes intactas y restos cuyo estado avanzado de digestión no permitieron su identificación) hace pensar que *Asajirus indicus* cuenta con un mecanismo de alimentación activo, utilizando su sifón oral hipertrofiado para la captura de las presas. Sin embargo, aún se desconoce el mecanismo de alimentación de estos organismos. Kott (1989) y Millar (1970) advirtieron que podría tratarse de un mecanismo pasivo, aunque Monniot y Monniot (1975) sugieren lo contrario.

La única diferencia registrada entre los contenidos estomacales a profundidades se debió a que en la estación de 1.144 m se obtuvieron dos ejemplares de *A. indicus* con la totalidad de sus estómagos ocupados por dos ostrácodos. En ningún otro lance se registró este componente. Ambos organismos pertenecen a la subclase Myodocopa (Fig. IV-11E). El hallazgo de cantidades muy abundantes de alimento en los estómagos de *A. indicus* ya ha sido reportada. Monniot y Monniot (1975) encontraron más de 100 foraminíferos, 100 nemátodos, numerosas setas de poliquetos, 11 copépodos, 8 ostrácodos, 4 isópodos y restos de ofiuras en el estómago de un único ejemplar de 8 mm de largo.

Cabe destacar que ninguno de los individuos de *Asajirus indicus* presentó el estómago vacío. Los contenidos estomacales variaron entre organismos enteros y partes de organismos en diversos grados de digestión. Además, la especie no parece realizar una selección de sus presas. Más bien, todo apunta a que posee hábitos generalistas e incluso carroñeros. Estos resultados explican el éxito de esta especie. Como ya hemos visto en capítulos anteriores, *Asajirus indicus* presenta una de las mayores distribuciones tanto vertical como geográfica en los océanos del mundo, siendo también cosmopolita. Asimismo, fue la especie que mejor explicó las diferencias en la estructura de los ensambles de ascidias en toda la extensión del talud continental del Mar Argentino y la región abisal.

Conclusiones

Capítulo I: taxonomía

- La ascidiofauna del talud del Mar Argentino es arquibéntica. Es decir, una fauna de transición que incluye especies abisales, especies de plataforma y especies propias del talud.
- La actualización sistemática y de distribución de las ascidias del talud Mar Argentino (38°S) comprende: la descripción de 2 especies nuevas; la redescipción de 1 especie; el registro por primera vez en el área de 9 especies; la ampliación del rango de distribución vertical (batimétrica) de 11 especies.
- Se propone una lista actualizada de caracteres para distinguir y diferenciar las especies *Ascidia meridionalis* y *Ascidia challengerii*.
- Se confirma y se actualiza con nuevos caracteres la variabilidad intraespecífica de las especies *Caenagnesia complementa* y *Cnemidocarpa drygalskii*.
- Se rechaza la sinonimia propuesta entre *Molgula pyriformis* y *Molgula malvinensis* (Monniot y Monniot, 1983). Ambas se mantienen como entidades separadas.
- Se propone la sinonimia: *Molgula robini* Monniot C. y Monniot F., 1983 = *Molgula marioni* Millar, 1960 = *Molgula setigera* Ärnäck-Christie-Linde, 1938, siendo éste último el nombre válido.
- *Asajirus indicus* es la especie más frecuente y con el mayor número de registros del talud.
- La ascidiofauna profunda del Mar de Weddell es distinta a la de ambientes someros y presenta una distribución amplia o cosmopolita.
- La actualización sistemática y de distribución de las ascidias profundas del Mar de Weddell comprende: el registro de 5 especies nuevas para la zona, aumentando a 48 el número de ascidias registradas para la zona; y la ampliación del rango de distribución vertical de 1 especie.

Capítulo II: diversidad y zonación

- Se incrementó el conocimiento acerca de la diversidad y distribución de la ascidiofauna profunda del Mar Argentino.
- La actualización sistemática del margen continental profundo argentino (talud, emergencia continental y planicie abisal) en cercanías a 38°S comprende un 33% de registros nuevos para la zona.
- En todo el rango batimétrico las ascidias se distribuyen en parches muy abundantes o como individuos aislados, patrón que se encontraría ligado al acceso a la productividad superficial.
- La diversidad de las ascidias resultó más alta en la zona del talud medio. Este patrón no se explica por la batimetría, sino por diversos factores actuando en consonancia espacial y temporalmente a macro, meso y microescalas. A nivel de macroescala influiría la Corriente de Malvinas mediante el *upwelling* de nutrientes y *blooms* fitoplanctónicos asociados. A nivel de mesoescala influiría la topografía y la concentración en el fondo de fitodetritos que caen desde la superficie. A nivel de microescala influirían los organismos que actúan como ingenieros ecosistémicos.

- Las familias con mayor número de representantes en el mar profundo son aquellas que cuentan con el mayor número de adaptaciones en esos ambientes.
- La mayor proporción de las especies de ascidias estudiada muestra un patrón de zonación influido por la topografía. Un grupo de menor proporción presenta una distribución amplia a lo largo de toda la extensión del talud.
- El recambio de las especies entre los límites de las zonas es gradual.

Capítulo III: zoogeografía

- Las ascidias constituyen un grupo con un enorme potencial de colonización de ambientes marinos profundos; las barreras topográficas representan puntos de mezcla faunística más que barreras impermeables.
- Para las ascidias euribáticas, el rango de distribución vertical se correlaciona con el rango de distribución geográfica. Las ascidias estenobáticas no presentan este patrón.
- La mayor cantidad de especies son euribáticas (rangos de distribución vertical superiores a 1.000 m); tienen distribución geográfica amplia o cosmopolita (se encuentran ampliamente distribuidas en una cuenca oceánica o en dos o más cuencas).
- Las especies estenobáticas se restringen a la zona del talud y a la zona abisal. Sin embargo, el escaso número de muestreos en las planicies abisales probablemente esté sesgando estos resultados.
- Los únicos endemismos registrados ocurrieron en la planicie abisal.
- La enorme capacidad de distribución, tanto geográfica como vertical de la ascidiofauna profunda, se relaciona con su capacidad de adaptación a estos ambientes. La misma estaría dada por la tolerancia fisiológica, la dispersión larval y el desarrollo de mecanismos de alimentación y morfologías eficientes energéticamente.

Capítulo IV: ecología trófica

- Las formas solitarias y las formas coloniales con un número reducido de zooides son frecuentes en ambientes profundos. No se encontraron formas sociales.
- Sólo el tipo de organización colonial presenta una relación lineal e inversa con la batimetría. Las formas de organización solitaria son igualmente frecuentes en todos los rangos batimétricos del mar profundo (<200 m).
- La variable que mejor explica el patrón registrado entre la batimetría y los tipos de organización de la ascidiofauna sería la eficiencia energética en función de la relación superficie de la branquia-volumen corporal.
- Sólo los tipos de dieta micrófaga y mixta presentan una relación lineal con la batimetría. El tipo de dieta macrófaga es igualmente frecuente en todos los rangos batimétricos del mar profundo (<200 m). El tipo de dieta micrófaga disminuye con la profundidad. El tipo de dieta mixta, por el contrario se incrementa con la profundidad.
- Las dietas y la organización morfológica se diversifican con la batimetría. Sin embargo, no están igualmente representadas en el gradiente de profundidad.

- La dieta macrófaga es igualmente frecuente a lo largo de todo el gradiente batimétrico. La dieta micrófaga disminuye con la profundidad y la dieta mixta aparece en ambientes más profundos.
- Los tipos morfológicos son frecuentes en todo el gradiente batimétrico, excepto las formas pedunculadas con branquias sin cilios que únicamente se registran en zonas abisales.
- La caída libre de partículas y presas y asimismo el transporte horizontal, proveen de energía al sistema bentónico profundo. La resuspensión del fondo permite la disponibilidad del material depositado.
- Hay evidencia que indica que el nivel de contaminación en ambientes marinos profundos es alto.

Referencias

- Adam K.M.G. (1951). The quantity and distribution of the ciliate Protozoa in the large intestine of the horse. *Parasitology*, 41(3-4): 301-311.
- Ayre D.J., Davis A.R., Billingham M., Llorens T. y C. Styan. Genetic evidence for contrasting patterns of dispersal in solitary and colonial ascidians. *Marine Biology*, 130: 51-61.
- Balech E. (1977). *Introducción al fitoplancton marino*. Editorial Universitaria de Buenos Aires, Argentina, 211 pp.
- Belyaev G.M., Birstein J.A., Bogorov V.G., Vinogradova N.G., Vinogradova M.E. y L.A. Zenkevitch (1959). A diagram of the vertical biological zonality of the ocean. *Doklady Akademii Nauk SSSR*, 129(3): 658-661.
- Berecoechea J.J., Brogger M.I. y P. Penchaszadeh (2017). New evidence of brooding in the deep-sea brittle star *Astrostoma agassizii* Lyman, 1876 from a South Western Atlantic Canyon. *Deep-Sea Research I*, 127: 105-110.
- Billet D.S.M., Bett B.J., Rice A.L., Thurston M.H., Galéron J., Sibuet M. & Wolff G.A. (2001). Long-term change in the megabenthos of the Porcupine Abyssal Plain (NE Atlantic). *Progress in Oceanography*, 50: 325-348.
- Brandt A., Brix, S., Brokeland, W., Choudhury, M., Kaiser, S. y Malyutina, M. (2005). Deep-sea isopod biodiversity, abundance, and endemism in the Atlantic sector of the Southern Ocean—results from the ANDEEP I-III expeditions. *Deep-Sea Research II*, 54: 1760–1775.
- Briggs J.C. (1974). *Marine Zoogeography*. McGraw-Hill, New York.
- Brown J.H., Stevens G.C. y D.M. Kaufman (1996). The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 597–623.
- Cahalan J.A., Siddall S.E. y M.W. Luchenbach (1989). Effects of flow velocity, food concentration and particle flux on growth rates of juvenile bay scallops *Argopecten irradians*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 129: 45-60.
- Carney R.S., Haedrich R.L. y G.T. Rowe (1983). Zonation of fauna in the deep sea. En: *The Sea*, Vol. 8: Deep-Sea Biology, G.T. Rowe (Editor). New York, Wiley-Interscience, pp. 97–122.
- Carney R.S. (2005). Zonation of deep biota on continental margins. *Oceanography and Marine Biology*, 43: 211-278.
- Carreto J.I., Carignan M.O., Montoya N.G. y A.D. Cucchi Colleoni (2007). Ecología del fitoplancton en los sistemas frontales del Mar Argentino. *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros*, 5: 11-31.
- Cartes J.E. y F. Sardá (1993). Zonation of deep-sea decapod fauna in the Catalan Sea (Western Mediterranean). *Marine Ecological Progress Series*, 94: 27-34.
- Clarke K.R. y R.M. Warwick (2001). *Change in Marine Communities: an Approach to Statistical analysis and interpretation*. 2nd Ed. PRIMER-E, Plymouth.
- Clarke K.R. (1993). Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18:117-143.
- Chang N., Jen-Chieh S., Gwo-Ching G., Shuh-Ji K. y H. Chih-hao (2014). Stable isotope ratios reveal food source of benthic fish and crustaceans along a gradient of trophic status in the East China Sea. *Continental Shelf Research*, 84: 23-34.
- Childress J.J. (1995). Are there physiological and biochemical adaptations of metabolism in deep-sea animals? *Trends in Ecology and Evolution*, 10(1): 30-36.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M. y C.W. Robledo (2008). *InfoStat*, versión 2008, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Dressler-Allame M., Gocke Ch., Kersken D., Plotkin A. y D. Janussen (2016). Carnivorous sponges (Cladorhizidae) of the deep Weddell Sea, with descriptions of two new species. *Deep-Sea Research II*.
- Ebbe B., Billett D.S.M., Martínez Arbizu P., Molodtsova T., Rex M., Smith C. y A. Tselepidis. Diversity of Abyssal Marine Life. En: *Life in the World's Oceans: Diversity, Distribution, and Abundance*. A. McIntyre (Editor). Capítulo 8, Wiley Blackwell, Oxford, pp. 139-160.
- Ekman S. (1953). *Zoogeography of the Sea*. Sidgwick & Jackson, London.

- Figuerola B., Gordon D.P., Polonio V., Cristobo J. y C. Avila (2014). Cheilostome bryozoan diversity from the southwest Atlantic región: Is Antarctica really isolated? *Journal of Sea Research*, 85: 1-17.
- Flood R. y A. Fiala-Médioni (1979). Filter Characteristics of Ascidan Food Trapping Mucous Films. *Acta Zoologica*, 60: 271-272.
- Forbes E. (1844). Reports on the Mollusca and Radiata of the Aegean Sea, and on their distribution, considered as bearing on geology. Report of the 13th Meeting of the British Association of Advanced Science, 1843: 93-130.
- Frenguelli J. y H.J. Orlando (1958). Diatomeas y silicoflagelados del sector Antártico Sudamericano. Instituto Antártico Argentino, Buenos Aires.
- Gage J.D. y P.A. Tyler (1991). *Deep-sea Biology: A Natural History of Organisms at the Deep-Sea Floor*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 493.
- Gilbert J.Y. (1942). The errors of the Sedgwick-Rafter Counting Chamber in the enumeration of Phytoplankton. *Transactions of the American Microscopical Society*, 61(3): 217-226.
- Grassle J.F., Sanders H.L. y W.K. Smith (1979). Faunal changes with depth in the deep-sea benthos. *Ambio Special Report*, 6: 47-50.
- Grassle J.F. (1989). Species diversity in deep-sea communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 12–15.
- Grassle J.F. (1991). Deep-sea Benthic Biodiversity. *BioScience*, 41(7): 464-469.
- Grassle, J.F. y N.J. Maciolek (1992) Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples. *The American Naturalist*, 139: 313–341.
- Gray J.S., Poore G.C.B., Uglund K.I., Wilson R.S., Olsgard F. y O. Johannessen. (2007) Coastal and deep benthic diversities compared. *Marine Ecology Progress Series*, 159: 97-103.
- Goodbody I. (1974). The Physiology of Ascidiaceae. En: *Advances in Marine Biology*, Vol. 12. Russell F.S. y C.M. Yonge (Editores). Academic Press, London, pp. 18-150.
- Hartmeyer R. (1924). Ascidiacea Part II. Zugleich eine Übersicht über die arktische und boreale Ascidiaceenfauna auf Tiergeographischer Grundlage. *Danish Ingolf Expedition*, 2: 1-275.
- Havenhand J.N., Matsumoto G.I. y E. Seidel (2005) *Megalodicopia hians* in the Monterey submarine canyon: Distribution, larval development, and culture. *Deep-Sea Research I*, 53: 215-222.
- Herdman W.A. (1886). Report on the Tunicata collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-76. Part II, Ascidiaceae compositae. Report of the Scientific Results of the Voyage of the H. M. S. Challenger during the years 1873-76... *Zool.*, 14(38): 1-425.
- Herring P. (2002). *The Biology of the Deep Ocean*. Oxford University Press.
- Hessler R.R. y H.L. Sanders (1967) Faunal diversity in the deep-sea. *Deep-Sea Research*, 14, 66-78.
- Hurtado L.A., Lutz R.A. y R.C. Vrijenhoek (2004). Distinct patterns of genetic differentiation among annelids of eastern Pacific hydrothermal vents. *Molecular Ecology*, 13: 2603-2615.
- Huston M. (1979) A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113: 81–101.
- Hutchinson G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- Johnson S.B., Young C.R., Jones W.J., Warren A. y Vrijenhoek R.C. (2006). Migration, isolation, and speciation of hydrothermal vent limpets (Gastropoda; Lepetodrilidae) across the Blanco Transform Fault. *Biological Bulletin*, 210: 140-157.
- Jumars P.A y K. Fauchald (1979). The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 17: 193-284.
- Jumars P.A. y E.D. Gallagher (1982). Deep-sea community structure: three plays on the benthic proscenium. En: *Ecosystem Processes in the Deep Ocean*. J. Morin (Editor). Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J., pp. 217-255.
- Koleff P., Gaston K.J. y J.J. Lennon (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72(3): 367-382.
- Kowalevsky A. (1886) *Entwickelungsgeschichte der einfachen Ascidiaceen*. Mémoires de l' Academie Impériale des Sciences de St. Petersburg, VIIe Série X (15), 1-19.
- Kott P. (1969). Antarctic Ascidiaceae. *Antarctic Research Series*, 13: 1-239.
- Kott P. (1971). Antarctic Ascidiaceae II. *BANZ Antarctic Research Expedition*, 17: 11-82.
- Kott P. (1989). Form and function in the Ascidiaceae. *Bulletin of Marine Science*, 45(2): 253-276.

- Kott P. (1989b). The family Hexacrobylidae Seeliger, 1906 (Asciacea, Tunicata). *Memoirs of the Queensland Museum*, 27: 517-534.
- Kott P. (2002). *Culeolus herdmani* Sluiter, 1904 (Asciacea, Tunicata) from the northwestern Australian continental slope with an overview of the genus. *Records of the Western Australian Museum*, 21: 62-70.
- Lambert G. (2005). Ecology and natural history of the protochordates. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 34-50.
- Lauretta D. y P. Penchaszadeh (2017). Gigantic oocytes in the deep-sea black coral *Dendrobathypathes grandis* (Antipatharia) from the Mar del Plata submarine canyon area (southwestern Atlantic). *Deep-Sea Research I*, 128: 109-114.
- Levin L.A. (2003). Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Ecology: an Annual Review*, 41: 1-45.
- Levin L.A. y P.K. Dayton (2009) Ecological theory and continental margins: where shallow meets deep. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 606–617.
- Levin L.A. y M. Sibuet (2012). Understanding Continental Margin Biodiversity: A New Imperative. *Annual Review of Marine Science*, 4: 79-112.
- Maggioni T., Taverna A. y M. Tatián (2016). Redescription of the deep-sea colonial ascidian *Synoicum molle* (Herdman, 1886): first record since its original finding during the Challenger Expedition. *Zoosystematics and Evolution*, 92(2): 181-185.
- Martínez M. y P. Penchaszadeh (2016). A new species of brooding Psolidae (Echinodermata: Holothuroidea) from the deep-sea off Argentina, Southwestern Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research II* (in press).
- McClain R.C. (2007). Seamounts: identity crisis or split personality? *Journal of Biogeography*, 34(12): 2001-2008.
- McClain R.C. y S.M. Hardy (2010). The dynamics of biogeographic ranges in the deep sea. *Proceedings of the Royal Society B*, 277: 3533-3546.
- McClain R.C. y J. Barry (2015). Beta-diversity on deep-sea wood falls reflects gradients in energy availability. *Biology Letters*, 10: 20140129.
- McFadden C.S. (1986). Colony fission increases particle capture rates of a soft coral: advantages of being a small colony. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 103: 1-20.
- Mecho A., Aguzzi J. Company J.B., Canals M., Lastras G. y X. Turon (2013). First in situ observations of the deep-sea carnivorous ascidian *Dicopia antirrhinum* Monniot C., 1972 in the Western Mediterranean. *Deep-Sea I*, 83: 51-56.
- Menzies R.J., George R.Y. y G.T. Rowe (1973). *Abyssal Environment and Ecology of the World Oceans*. John Wiley and Sons, New York.
- Menot L., Sibuet M., Carney R.S., Levin L. A., Rowe G.T., Billett D.S.M., Poore G., Kitazato H., Vanreusel A., Galeron J., Lavrado H.P., Sellanes J., Ingole B. y E.M. Krylova (2010). New perceptions of continental margin biodiversity. En: *Life in the World's Oceans: Diversity, Distribution, and Abundance*. McIntyre A.D. (Editor). Wiley-Blackwell, 79–103 pp.
- Millar R.H. (1959). *Galathea Report 1*. 189-209.
- Millar R.H. (1969). *Asciacea*. *Discovery Report*, 30: pp. 159.
- Millar R.H. (1970). Ascidiaceans, including specimens from the deep sea, collected by the RV Vema and now in the American Museum of Natural History. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 49: 99-159.
- Millar R.H. (1971). The biology of Ascidiaceans. *Advances in Marine Biology*, 9: 1-100.
- Millar R.H. (1988). Ascidiaceans collected during the South-east Pacific Biological Oceanographic Program (SEPBO). *Journal of Natural History*, 22(1): 225-240.
- Mills E.L. (1987). Edward Forbes, John Gwyn Jeffreys, and the British dredging before the "Challenger" Expedition. *Journal of the Society for the Bibliography of Natural History*, 8: 507-536.
- Mincks S.L., Dyal P.L., Paterson G.L.J., Smith C.R. y A.G. Glover (2009). A new species of *Aurospio* (Polychaeta, Spionidae) from the Antarctic shelf, with analysis of its ecology, reproductive biology and evolutionary history. *Marine Ecology*, 30: 181-197.
- Monniot C. y F. Monniot (1973). Ascidiées abyssales récoltées au cours de la campagne océanographique Biacores par le «Jean-Charcot». *Bulletin du Muséum national d'Historie Naturelle, Paris, ser. 3, Zoologie* 93, 121: 389-475.

- Monniot C. y F. Monniot (1974). Ascidiés abyssales de l'Atlantique récoltées par le «Jean-Charcot» (campagnes Noratlante, Walda, Polygas A). Bulletin du Muséum national d'Historie Naturelle, Paris, ser. 3, Zoologie 154, 226: 389-475.
- Monniot C. y F. Monniot (1975). Feeding behaviour of abyssal Tunicates. En: Proceedings of the 9th European Marine Biological Symposium. H. Barnes (Editor). Aberdeen University Press, pp. 357-372.
- Monniot C. y F. Monniot (1976) Tuniciers abyssaux du bassin argentin récoltés par l' «Atlantis II». Bulletin du Museum national d'Historie Naturelle, Paris, ser. 3, Zoologie 323, 466: 695-719.
- Monniot C. y F. Monniot (1977). Tuniciers benthiques profonds du Nord-Est Atlantique. Résultats des campagnes Biogas. Bulletin du Muséum national d'Historie Naturelle, Paris, ser. 3, Zoologie 154, 226: 389-475.
- Monniot C. y F. Monniot (1978). Recent work on the deep-sea tunicates. Oceanography and Marine Biology Annual Review, 16: 181-228.
- Monniot C. y F. Monniot (1982). Some Antarctic deep-sea tunicates in the Smithsonian collections. En: Biology of the Antarctic Seas X. Antarctic Research Series 32. L.S. Kornicker (Editor). Antarctic Geophysical Union, pp. 95-130.
- Monniot C. y F. Monniot (1983). Ascidiés antarctiques et subantarctiques: morphologie et biogéographie. Mémoires du Muséum national d'Historie Naturelle, serie A, Zoologie 125, pp. 168.
- Monniot C. y F. Monniot (1985). Nouvelles récoltes de Tuniciers benthiques profonds dans l'océan Atlantique. Bulletin du Muséum national d'Historie Naturelle, Paris, ser. 4, sección A, 7(1): 5-37.
- Monniot C. y F. Monniot (1988). Ascidiés profondes de chaque coté du seuil de Gibraltar (Campagne BALGIM). Bulletin du Muséum national d'Historie Naturelle, Paris, ser. 4, sección A, n°3, 10: 415-428.
- Monniot C. y F. Monniot (1990). Revision of the class Sorberacea (benthic tunicates) with descriptions of seven new species. Zoological Journal of the Linnean Society, 99: 239-290.
- Monniot C. y F. Monniot (1991). Tunicata: Peuplements d'ascidiés profondes en Nouvelle-Calédonie. Diversité des stratégies adaptatives. En: Résultats des Campagnes Musorstom, Vol. 8, Mémoires du Museum national d'Historie naturelle (A), 151. A. Crosnier (Editor). Paris, France, pp. 357-448.
- Monniot C. y F. Monniot (1994). Ascidiés collectés in the Weddell Sea by the RV "Polarstern" (EPOS cruise leg 3). Bulletin du Museum national d'Historie Naturelle, Paris, ser. 4, sección A, 1: 13-37.
- Monniot F. (1979). Faunal affinities among abyssal Atlantic basins. Sarsia, 64(1-2): 93-95.
- Monniot C., Monniot F. y P. Laboute (1991). Coral Reefs of New Caledonia. Orstom, Paris.
- Monniot F., Dettai A., Eleaume M., Cruaud C. y N. Ameziane (2011). Antarctic Ascidiés (Tunicata) of the French-Australian survey CEAMARC in Terre Adélie. Zootaxa, 2817: 1-54.
- Murray J. y J. Hjort (1912). The Depths of the Ocean. London: MacMillan.
- Muñoz A., Cristobo J., Rios P., Druet M., Polonio V., Uchupi E. y J. Acosta (2012). Sediment drifts and cold-water coral reefs in the Patagonian upper and middle continental slope. Marine Petroleum Geology, 36(1): 70-82.
- Nakauchi M. (1966). Budding and colony formation in ascidian *Amaroucium multiplicatum*. Japanese Journal of Zoology, 15(2): 151.
- Newlon A.W.I., Yund P.O. y J. Stewart-Savage (2003). Phenotypic plasticity of reproductive effort in a colonial ascidian, *Botryllus schlosseri*. Journal of Experimental Zoology A, 297: 180-188.
- Ortman A. (1896). "Grundzuge der marinen Tiergeographie". Gustav Fischer, Jena.
- Penchaszadeh P., Atencio M., Martinez M. y G. Pastorino (2016). Giant egg capsules and hatchlings in a deep-sea moon snail (Naticidae) from a southwestern Atlantic Canyon, 163: 209.
- Pereira Brandini F., Boltovskoy D., Piola A., Kocmur S., Röttgers R., Abreu P.C. y R. Mandes Lopes (2000). Multiannual trends in fronts and distribution of nutrients and chlorophyll in the southwestern Atlantic (30-62°S). Deep-Sea Research I, 47: 1015-1033.
- Petersen J.K. (2007). Ascidian suspension feeding. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 342: 127-137.
- Piola A.R. y A.L. Rivas (1997). Corrientes en la Plataforma Continental. El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros, 1: 119-132.
- Pineda J. (1993). Boundary effects on the vertical ranges of deep-sea benthic species. Deep-Research I, 40 (11/12): 2179-2192.

- Priotto S.E. (2017). Dinámica de compuestos nitrogenados en zonas productivas del Mar Argentino en relación con la producción de biomasa de crustáceos planctónicos. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina: 175 pp.
- Ramirez-Llodra E., Brandt A., Danovaro R., De Mol B., Escobar E., German C.R., Levin L.A., Martinez Arbizu P., Menot L., Buhl-Mortensen P., Narayanaswamy B.E., Smith C.R., Tittensor D.P., Tyler P.A., Vanreusel A. y M. Vecchione (2010). Deep, diverse and definitely different: unique attributes of the world's largest ecosystem. *Biogeosciences*, 7: 2851-2899.
- Rex M.A. (1977). Zonation in deep-sea gastropods: the importance of biological interactions to rates of zonation. *European Symposium of Marine Biology*, 11: 521-530.
- Rex M.A. (1981). Community Structure in the deep-sea benthos. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 12: 331-353.
- Rex M.A. (1983) Geographic patterns of species diversity in the deep-sea benthos. En: *The Sea* (8). Rowe G.T. (Editor). Wiley Interscience, 453-472 pp.
- Rimondino C., Torre L., Sahade R. y M. Tatián (2015). Sessile macro-epibiotic community of solitary ascidians, ecosystem engineers in soft substrates at Potter Cove, Antarctica. *Polar Research*, 34: 24338.
- Riisgard H.U. (1988). The ascidian pump: properties and energy cost. *Marine Ecology Progress Series*, 47: 129-134.
- Rivadaneria P., Brogger M. y Penchaszadeh (2017). Aboral brooding in the deep water sea star *Ctenodiscus australis* Lutken, 1817 (Asteroidea) from the Southwestern Atlantic. *Deep-Sea Research I*, 123: 105-109.
- Robinson B.H., Raskoff K.A. y R.E. Sherlock (2005). Adaptations for living deep: a new bathypelagic doliolid, from the eastern North Pacific. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85: 595-602.
- Rogers A.D. (2000). The role of the oceanic oxygen minima in generating biodiversity in the deep sea. *Deep-Sea Research II*, 47: 119-148.
- Samadi S., Bottan L., Macpherson E., De Forges B.R. y M.C. Boisselier (2006). Seamount endemism and population genetic structure of marine invertebrates. *Marine Biology*, 149: 1463-1475.
- Sanamyan K.E. y N.P. Sanamyan (1999). Some benthic Tunicata from the Indo-Pacific Ocean. *Journal of Natural History*, 33: 1835-1876.
- Sanamyan K.E. y N.P. Sanamyan (2002) Deep-water ascidians from the south-western Atlantic. *Journal of Natural History*, 36 (3), 305-359.
- Sanamyan K.E y N.P. Sanamyan (2005). Deep-water ascidians from the North Atlantic (RV Academic Keldysh, cruise 46 and 49). *Journal of Natural History*, 39 (22): 2005-2021.
- Sanamyan K.E. y N.P. Sanamyan (2006). Deep-water ascidians (Tunicata: Ascidiacea) from the northern and western Pacific. *Journal of Natural History*, 40(5-6): 307-344.
- Sanamyan K. (1992) Ascidians from the sea of Okhotsk collected by R.V. "Novoulyanovsk". *Ophelia*, 36(3): 187-194.
- Sanders H.L. (1968) Marine benthic diversity: a comparative study. *Am. Nat.* 102, 243-282
- Sanders H.L. (1969). Benthic marine diversity and stability-time hypothesis. En: *Diversity and Stability in Ecological Systems*. G.M. Woodwell y H.H. Smith (Editores). Brookhaven National Laboratory, Upton, New York, 71-80 pp.
- Sanders H.L. (1977). Evolutionary ecology and the deep-sea benthos. En: *Changing scenes in natural sciences, 1776-1976*, Vol. 12. Goulden C.E. (Editor). Academy of Natural Sciences (special publication), Philadelphia, 223-243 pp.
- Siebenaller J.F. y G.N. Somero (1989). Biochemical adaptation to the deep sea. *Reviews in Aquatic Sciences*, 1: 1-25.
- Shenkar N. (2012). Ascidian (Chordata, Ascidiacea) diversity in the Red Sea. *Marine Biodiversity*, 42:459-469.
- Shenkar N. y B.J.S. Swalla (2012). Global diversity of Ascidiacea. *PLoS One* 6(6): e20657.
- Smith C.R., De Leo F.C., Bernardino A.F., Sweetman A.K. y Martínez Arbizu P. (2008). Abyssal food limitation, ecosystem structure and climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 518-528.
- Sokolova M.N. (1972). Trophic structure of Deep-Sea Macrobenthos. *Marine Biology*: 16- 1-12.
- Sumida P.Y.G., Zaggiatti Gutt A. y M. Mies (2015) Pressure tolerance of tadpole larvae of the Atlantic ascidian *Polyandorcarpa zorritensis*: potential for deep-sea invasion. *Brazilian Journal of Oceanography*, 63(4): 515-520.

- Svane I. y C.M. Young (1989). The ecology and behavior of ascidian larvae. *Oceanography and Marine Biology Annual Reviews*, 27: 45-90.
- Sweetman A.K., Thurber A.R., Smith C.R., Levin L.A., Mora C., Wei C.L., Gooday A.J., Jones D.O.B., Rex M., Yasuhara M., Ingel S.J., Ruhl H.A., Frieder C.A., Danovaro R., Würzberg L., Baco A., Grube B.M., Pasulka A., Meyer K.S., Dunlop K.M., Henry L.A. y J.M. Roberts (2017). Major impacts of climate change on deep-sea benthic ecosystems. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 5: 4.
- Tatián M., Sahade R., Doucet M.E. y G. Esnal (1998). Ascidiens (Tunicata, Ascidiacea) of Potter Cove, South Shetland Islands, Antarctica. *Antarctic Science*, 10(2): 147-152.
- Tatián M., Sahade R. y G. Esnal (2004) Diet components in the food of Antarctic ascidians living at low levels of primary production. *Antarctic Science*, 16(2): 123-128.
- Tatián M., Lagger, C., Demarchi M. y C. Mattoni (2011). Molecular phylogeny endorses the relationship between carnivorous and filter-feeding tunicates (Tunicata, Ascidiacea). *Zoologica Scripta*, 40(6): 603-612.
- Taylor M.L., Gwinnett C., Robinson L.F. y L.C. Woodall (2016). Plastic microfibre ingestion by deep-sea organisms. *Scientific Reports*, 6, 33997.
- Tecchio S., van Oevelen D., Soetaert K., Navarro J. y E. Ramírez-Llorda (2013). Trophic Dynamics of Deep-Sea Megabenthos Are Mediated by Surface Productivity. *PLoS ONE* 8(5): e63796.
- Thiel H., Pfannkuche O. y G. Schriever (1989). Phytodetritus on the Deep-Sea Floor in a Central Oceanic Region of the North East Atlantic. *Biological Oceanography*, 6: 203-239.
- Thistle D. (2003). The deep-sea floor: an overview. En: *Ecosystems of the Deep Ocean*. P.A. Tyler (Editor). School of Ocean and Earth Science, Southampton Oceanography Centre, Southampton, United Kingdom,
- Torre L., Abele D., Lagger C., Momo F. y R. Sahade (2014) When shape matters: Strategies of different Antarctic ascidians morphotypes to deal with sedimentation. *Marine Environmental Research*, 99: 179-187.
- UNESCO (2009). *Global Open Oceans and Deep Seabed (GOODS) – Biogeographic Classification*. Paris, UNESCO-IOC (IOC Technical Series, 84).
- Van Duzer Ch.A. (2013). *Sea Monsters on Medieval and Renaissance Maps*. British Library, London, pp. 143.
- Van Name W.G. (1945). The North and South American ascidians. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 84: pp. 476.
- Vacelet J. y N. Boury-Esnault (1995). Carnivorous sponges. *Nature*, 373: 333-335.
- Vinogradova N.G. (1958). The zoogeographical distribution of the deep-water bottom fauna in the abyssal zone of the ocean. *Deep-sea Research*, 5(2-4): 205-208.
- Vinogradova N.G. (1962). Vertical zonation in the distribution of deep-sea benthic fauna in the ocean. *Deep-sea Research*, 8: 245-250.
- Vinogradova N.G. (1969). On the finding of a new aberrant ascidian in the ultrabayssal of the Kurile-Kamchatka Trench. *Byull. Mosk. Obshch. Ispyt. Prirody, Biological part*, 74(3): 27-43.
- Vinogradova N.G. (1997). Zoogeography of the Abyssal and Hadal Zones. *Advances in Marine Biology*, 32: 326-387.
- Violante R.A., Paterlini C.M., Costa I.P., Hernández-Molina F.J., Segovia L.M., Cavallotto J.L., Marcolini S., Bozzano G., Laprida C., García Chaporí N., Bickert T. y Spieß V. (2010) Sismoestratigrafía y Evolución Geomorfológica del Talud Continental adyacente al Litoral del Este Bonaerense, Argentina. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*, 17 (1), 33-62.
- Violante R.A., Costa I.P., Cavallotto J.L., Paterlini C.M., Marcolini S. y G. Bozzano (2014). Rasgos morfosedimentarios, procesos y evolución de la plataforma continental argentina desde el último máximo glacial. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 71(2): 292-310.
- Wada H., Makabe K.W., Nakauchi M. y N. Satoh (1992). Phylogenetic Relationships between Solitary and Colonial Ascidiens, as Inferred from the Sequence of the Central Region of their Respective 18S rDNAs. *The Biological Bulletin*, 183 (3): 448-455.
- Watling L., Guinotte J., Clark M.R. y C.R. Smith (2013). A proposed biogeography of the deep sea ocean floor. *Progress in Oceanography*, 111: 91-112.
- Wefer G., Billet D., Hebbeln D., Jorgensen B.B., Schlüter M., Weering T.C.E.V. (Editors) (2003). *Ocean Margin Systems*. Berlin and Heilderberg: Springer.

- Wei Ch., Rowe G.T., Hubbard G.F., Scheltema A.H., Wilson G.D.F., Petrescu I., Foster J.M., Wicksten M.K., Chen M., Davenport R., Soliman Y. y Y. Wang (2010). Bathymetric zonation of deep-sea macrofauna in relation to export of surface phytoplankton production. *Marine Ecological Progress Series*, 399: 1-14.
- Witte U., Wenzhöfer F., Sommer S., Boetius A., Heinz P., Aberle N., Sand M., Cremer A., Abraham W.R., Jørgensen B.B. & Pfannkuche O. (2003). In situ experimental evidence of the fate of a phytodetritus pulse at the abyssal sea floor. *Nature*, 424: 763-764.
- Woolley S.N.C., Titterson D.P., Dunstan P.K., Guillera-Arroita G., Lahoz-Monfort J.J., Brendan A.W., Worm B. y O'Hara T.D. (2016). Deep-sea diversity patterns are shaped by energy availability. *Nature*, 1.
- Yoshioka P.M. (2008a). Misidentification of the Bray-Curtis similarity index. *Marine Ecology Progress Series*, 368: 309-310.
- Yoshioka P.M. (2008b). The Bray-Curtis similarity index remains misidentified: Reply to Somerfield. *Marine Ecology Progress Series*, 372: 307-309.
- Young C.M. y E. Vázquez (1997). *Agnezia monnioti* and *Styela gagetyleri*, new deep-sea ascidians specialized for life within and below the oxygen minimum layer in the Arabian Sea. *Invertebrate Biology*, 116: 252-276.
- Zenkevick L.A. (1956) Recent oceanographic research in the northwestern Pacific. *Zvestiya Akademii Nauk SSSR, Seriya geograficheskaya*, 4: 26-37.