

**ESTUDIO SOBRE LA REPRODUCCIÓN
DE NOTOTHENIOIDEI
(PISCES: PERCIFORMES)
DEL OCÉANO AUSTRAL.**

**SILVINA VAN DER MOLEN
2003**

A mis nonos y abuelos:
Amelia, Armando, Hilario, Pilar,
Isabel y Claridad.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primer lugar al Dr. Jesús Matallanas por darme la oportunidad, sin conocerme, de hacer este trabajo. También le agradezco, su constante apoyo, su guía y su confianza.

Agradezco al Dr. J.C. Hureau, Dr. G. Duhamel, Sr. X. Gregorio y Sr. M. Pruvost, del Museo Nacional de Ciencias Naturales de París por su ayuda en la obtención del material de estudio y bibliográfico.

Gracias a la Dra. Margarida Casadevall y a la Dra. Marta Muñoz por su inestimable ayuda y sus consejos, por los momentos dedicados a descifrar las imágenes del microscopio y por los buenos ratos que pasé con ellas.

Muchísimas gracias a “las chicas de Girona”: María, Sandra y Gemma, por la confianza que me brindaron haciéndome sentir como en casa.

Agradezco a Pilar Lurbe por brindarme su ayuda con la burocracia universitaria y por su compañía en los muchos días deshabitados de nuestra Unitat.

Agradezco a Josep Graells por sus lecciones de histología, por el tiempo que dedicó a enseñarme y por su buen humor.

Gracias a Salva por su colaboración con las imágenes, la edición y la impresión.

Gracias a toda la peña que me brindó su cariño y pasó a ser mi familia en Barcelona. Especialmente gracias a Vir, Ale, Mari y Jerónimo.

Gracias Clau, por estar ahí.

A Marienza y Albert, por su amistad, por todos los dinars de estos años, por escucharme y acompañarme, gracias.

A Cesc, gracias por los tallats de las mañanas y tot aixó.

A Miquel Hernández, por su apoyo constante, su interés y su afecto, muchas gracias.

De aquel lado del Atlántico, gracias:

A Guillermo Caille, quiero agradecer especialmente a mi mentor en los avatares de la investigación científica, por sus preciosos consejos y por su amistad.

Agradezco sinceramente al Dr. Néstor Ciocco, por su perpetuo respaldo, su estímulo y su entusiasmo.

A Sussy, es imposible Ma, enumerar todas las cosas que tengo para agradecerte, pero sobre todo tu apoyo incondicional a todas mis aventuras, y tus abrazos.

Gracias Julio, por el banque.

A Hector, gracias Pa, por tu aliento y tus mimos a distancia.

Gracias Techy, por tu dulzura y tu fuerza.

A Leo, gracias por incluirme en las tarjetas de cumpleaños y sobre todo, por ser mi faro allende el mar.

A Sir Gerard de L'Tropé de Sistemé, en calidad de "inspirador último de esta obra", arigato brother.

A mi familia patagónica, Sonia, Raúl y Fofó, por abrigarme en el sur.

A Vero, Edison & Cía., gracias por tantas e inolvidables risas y abrazos.

A Any, Jorge, Luis y Pato, gracias por las charlas, por ser mi refugio.

Finalmente quiero agradecerle por sus mordaces comentarios y su infinita ayuda en todo el trabajo, por esta experiencia compartida y por lo que vendrá, a Rolo.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	vii
ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS	vx
ABREVIATURAS	xviii
CAPITULO I	1
INTRODUCCIÓN	3
1. La Antártida	5
1.1 Historia de las investigaciones científicas en la Antártida	5
1.2 Historia geológica del Continente Antártico	19
1.2.1 Historia climática del Continente Antártico	24
1.3 El Océano Austral	28
1.3.1 Circulación de las masas de agua	33
1.3.2 Mar de Weddell	37
1.4 Estacionalidad	41
1.4.1 Fluctuación de las capas de hielo	42
1.4.2 Producción Primaria	45
1.5 Ecosistema marino antártico	48
2. Ictiofauna Antártica	55
2.1 Suborden Notothenioidei	57
2.2 Biogeografía	60
2.3 Origen y diversificación del Suborden Notothenioidei	67
2.4 Biología	71
2.4.1 Adaptación al frío	72
2.5 Familias estudiadas	74
2.5.1 Familia Artedidraconidae	74
2.5.2 Familia Bathydraconidae	78

2.5.3 Familia Channichthyidae	81
2.5.4 Familia Harpagiferidae	85
3. Importancia del estudio de la reproducción en Notothenioidei	87
4. Objetivos	89
CAPITULO II	91
MATERIALES Y MÉTODOS	91
1. Material	93
1.1 Procedencia de los ejemplares	93
1.2 Identificación de las especies	94
1.3 Extracción y conservación de las gónadas	95
1.4 Composición de la muestra	95
2. Métodos	97
2.1 Consideraciones generales	97
2.2 Análisis histológico	98
2.3 Caracterización de la ovogénesis	102
2.3.1 Distribución de frecuencias de los ovocitos	106
2.3.2 Distribución topográfica de los ovocitos en el ovario	107
2.4 Madurez Gonadal	110
2.5 Fecundidad	112
2.5.1 Cálculo de la fecundidad	113
2.6 Comparación de metodologías	115
2.7 Terminología.	116

CAPITULO III	117
RESULTADOS	119
1. Caracterización de la ovogénesis	120
1.1 Distribución de frecuencias de los ovocitos	120
1.2 Distribución topográfica de los ovocitos en el ovario	125
1.3 Comparación de metodologías	128
2. Familia Artedidraconidae	131
2.1 <i>Artedidraco oriana</i>	131
2.1.1 Anatomía de los ovarios	131
2.1.2 Caracterización de la ovogénesis	131
2.1.3 Madurez Gonadal	137
2.1.4 Fecundidad	139
2.2 <i>Dolloidraco longedorsalis</i>	140
2.2.1 Anatomía de los ovarios	140
2.2.2 Caracterización de la ovogénesis	140
2.2.3 Madurez Gonadal	144
2.3 <i>Pogonophryne marmorata</i>	146
2.3.1 Anatomía de los ovarios	146
2.3.2 Caracterización de la ovogénesis	146
2.3.3 Madurez Gonadal	149
3. Familia Bathydraconidae	150
3.1 <i>Akarotaxis nudiceps</i>	150
3.1.1 Anatomía de los ovarios	150
3.1.2 Caracterización de la ovogénesis	150
3.1.3 Madurez Gonadal	153

3.2 <i>Bathyraco macrolepis</i>	154
3.2.1 Anatomía de los ovarios	154
3.2.2 Caracterización de la ovogénesis	154
3.2.3 Madurez Gonadal	158
3.3 <i>Gerlachea australis</i>	160
3.3.1 Anatomía de los ovarios	160
3.3.2 Caracterización de la ovogénesis	160
3.3.3 Madurez Gonadal	165
3.3.4 Fecundidad	166
4. Familia Channichthyidae	167
4.1 <i>Champocephalus esox</i>	167
4.1.1 Anatomía de los ovarios	167
4.1.2 Caracterización de la ovogénesis	167
4.1.3 Madurez Gonadal	171
4.1.4 Fecundidad	172
4.2 <i>Cryodraco antarcticus</i>	173
4.2.1 Anatomía de los ovarios	173
4.2.2 Caracterización de la ovogénesis	173
4.2.3 Madurez Gonadal	176
5. Familia Harpagiferidae	177
5.1 <i>Harpagifer spinosus</i>	177
5.1.1 Anatomía de los ovarios	177
5.1.2 Caracterización de la ovogénesis	177
5.1.3 Madurez Gonadal	181
5.1.4 Fecundidad	183
6. Síntesis de los resultados	184

CAPITULO IV	191
DISCUSIÓN	193
1. Reproducción en Notothenioidei	193
1.1 Anatomía de los ovarios	194
1.2 Estrategias reproductivas y ovogénesis	195
1.3 Caracterización de la ovogénesis	202
1.4 Madurez sexual	204
2. Familia Artedidraconidae	207
2.1 <i>Artedidraco orianae</i>	207
2.2 <i>Dolloidraco longedorsalis</i>	210
2.3 <i>Pogonophryne marmorata</i>	211
3. Familia Bathydraconidae	212
3.1 <i>Akarotaxis nudiceps</i>	212
3.2 <i>Bathydraco macrolepis</i>	213
3.3 <i>Gerlachea australis</i>	214
4. Familia Channichthyidae	216
4.1 <i>Champscephalus esox</i>	217
4.2 <i>Cryodraco antarcticus</i>	218
5. Familia Harpagiferidae	220
5.1 <i>Harpagifer spinosus</i>	220
6. Estrategias reproductivas	223
7. Radiación en Notothenioidei	228

CAPITULO V	233
CONCLUSIONES	235
BIBLIOGRAFÍA	241
APÉNDICES	259
Apéndice I	261
Apéndice II	263
Apéndice III	267

FIGURAS

1. Mapa de la Terra Australis	6
2. Factoría Ballenera	11
3. Bases Antárticas, año 1957	17
4. Configuración de las masas continentales	22
5. Principales acontecimientos climáticos	25
6. Continente Antártico e islas asociadas	29
7. Posición del Frente Polar Antártico	30
8. Principales cuencas oceánicas	32
9. Circulación superficial	34
10. Esquema las corrientes en la columna de agua	37
11. Circulación en el Mar de Weddell	39
12. Costa del Mar de Weddell	40
13. Extensión de los hielos, variación estacional	42
14. Foto de una polinia	43
15. Variación de la radiación y la clorofila	46
16. Zonas pelágicas del Océano Austral	48
17. Cadena trófica	49
18. <i>Euphausia superba</i>	50
19. Distribución geográfica del "krill"	51
20. Divisiones geográficas clásicas del Océano Austral	62
21. Zonas ecológicas del Océano Austral	65
22. Cladograma: Suborden Notothenioidei	68
23. <i>Artedidraco orianae</i>	76
24. <i>Dolloidraco longedorsalis</i>	77
25. <i>Pogonophryne marmorata</i>	78
26. <i>Akarotaxis nudiceps</i>	80
27. <i>Bathhydraco macrolepis</i>	80
28. <i>Gerlachea australis</i>	81
29. <i>Champscephalus esox</i>	83

30. <i>Cryodraco antarcticus</i>	84
31. <i>Harpagifer spinosus</i>	86
32. Ubicación geográfica de las localidades de captura	94
33. Estadísticos descriptivos	121
34. Comparación de metodologías	129
35. <i>A. oriana</i> : Diámetro medio- N/C	136
36. <i>A. oriana</i> : Madurez gonadal	137
37. <i>D. longedorsalis</i> : Diámetro medio- N/C	143
38. <i>D. longedorsalis</i> : Madurez gonadal	144
39. <i>P. marmorata</i> : Diámetro medio- N/C	148
40. <i>P. marmorata</i> : Madurez gonadal	149
41. <i>A. nudiceps</i> : Diámetro medio- N/C	152
42. <i>A. nudiceps</i> : Madurez gonadal	153
43. <i>B. macrolepis</i> : Diámetro medio- N/C	157
44. <i>B. macrolepis</i> : Madurez gonadal	158
45. <i>G. australis</i> : Diámetro medio- N/C	164
46. <i>G. australis</i> : Madurez gonadal	165
47. <i>C. esox</i> : Diámetro medio- N/C	170
48. <i>C. esox</i> : Madurez gonadal	171
49. <i>C. antarcticus</i> : Diámetro medio- N/C	175
50. <i>C. antarcticus</i> : Madurez gonadal	176
51. <i>H. spinosus</i> : Diámetro medio- N/C	181
52. <i>H. spinosus</i> : Madurez gonadal	182
53. Temporadas de desove	209

TABLAS

I.	Expediciones a la Antártida	13
II.	Escala geológica, principales acontecimientos	20
III.	Familias del Suborden Notothenioidei	58
IV.	Localidades y fechas de captura	93
V.	Composición de la muestra	96
VI.	Fases de Madurez gonadal	111
VII.	Terminología	116
VIII.	Número de ovocitos analizados	119
IX.	Distribución topográfica de los ovocitos en el ovario	126
X.	Comparación de metodologías	128
XI.	<i>A. oriana</i> : fecundidad absoluta	139
XII.	<i>G. australis</i> : fecundidad absoluta	166
XIII.	<i>C. esox</i> : fecundidad absoluta	172
XIV.	<i>H. spinosus</i> : fecundidad absoluta	183
XV.	Síntesis de los resultados	185
XVI.	Síntesis de los resultados: madurez gonadal	186

ABREVIATURAS

CPA: Círculo Polar Antártico

m.a: millones de años

FPA: Frente Polar Antártico

CCA: Corriente Circumpolar Antártica

DA: Divergencia Antártica

LT: Longitud total

HE: Hematoxilina - Eosina

FCP: Fase de Crecimiento Primario

FCS: Fase de Crecimiento Secundario

N/C: Relación nucleoplasmática

NC: Etapa nucleocromatínica

PN: Etapa Peri Nuclear

ACI: Etapa de Alvéolos Corticales I

ACII: Etapa de Alvéolos Corticales II

VI: Etapa de Vitelo I

VII: Etapa de Vitelo II

VIII: Etapa de Vitelo III

Mad: Etapa Madura

atr: Atrésicos

POF: Folículos post-ovulatorios

ZR: Zona radiata

CAPÍTULO I
INTRODUCCIÓN

INTRODUCCIÓN

*...Decir que el pez está hecho para el agua me parece mucho menos
que decir que el pez está hecho en el agua y por el agua;
porque esto último expresa con mucha mayor claridad
lo que en lo primero no está más que oscuramente oculto:
que la existencia del pez sólo es posible
en las condiciones de un elemento que llamamos agua,
no sólo para estar en él, sino también para desarrollarse en él.*

Goethe.

Esta tesis versa sobre aspectos de la biología reproductiva de algunas especies pertenecientes al suborden Notothenioidei. Cinco familias de este suborden dominan en abundancia y diversidad la ictiofauna adulta del Océano Austral, y sus larvas son un componente importante del ictioplancton de las aguas costeras.

El continente antártico es una de las regiones del planeta que más rigurosidad despliega en cuanto a condiciones ambientales. Por ejemplo, la temperatura más baja jamás consignada en nuestro planeta es de $-89,6^{\circ}\text{C}$ que se ha registrado en la estación rusa de Vostok, en el polo sur geomagnético. Es debido a estas características y a su extrema posición geográfica que la Antártida, desde la antigüedad hasta nuestros días, despierta una curiosidad especial en diversas disciplinas. El interés en esta región ha incluido aspectos tan disímiles como... descubrimientos científicos y geográficos, expediciones de aventureros, explotación comercial de los

recursos, estrategias políticas y militares y, más recientemente, turismo, manejo de recursos ambientales y conservación.

Las primeras crónicas acerca de la Antártida surgen de una combinación de exploraciones, descubrimientos geográficos, actividades económicas y científicas. Para comprender las peculiaridades de esta región y los avatares de dichas exploraciones, a continuación se ha realizado un breve resumen acerca de la historia de la investigación en la Antártida y del marco geológico y climático de este continente.

Con el fin de acercarnos a un entendimiento de la biología de los peces que habitan esta región, también es preciso entender la dinámica de las aguas que la circundan y situarse en la complejidad de sus ecosistemas; así como profundizar en las características biogeográficas, origen y diversificación del grupo íctico que domina estas aguas. En los siguientes apartados del presente capítulo, estos temas se tratarán con detalle.

1. La Antártida

*Ya hemos agotado billones de estíos
Quedan billones por delante y billones después
¿Quién justificará estas incansables expediciones?
¿Quién contará el secreto de la impasible Tierra?*

Walt Whitman.

*“Porque nosotros deseamos saber las tierras y
poblaciones que hay de la otra parte de dicho Estrecho
y entender los secretos que hay en aquella tierra...”*

Doña Juana, hija de Carlos V, 1555.

1.1 Historia de la Investigación Científica en la Antártida

La idea de la existencia de un gran continente austral data del siglo VI a.C.; en la antigua Grecia se postulaba que desde el punto de vista de la simetría debería existir una gran masa continental en el Hemisferio Sur, para balancear las masas de tierra del norte. Ptolomeo, en el año 150 de nuestra era, consideró la existencia de un continente de grandes dimensiones, la “terra incognita”, unida a África y Asia.

En los mapas del siglo XVI aun se constataba la presencia de la “Terra Australis Incognita” unida a Asia, África y América del Sur, aunque numerosas expediciones habían navegado al sur de África y de Sudamérica (Figura 1).

Las expediciones a tierras australes comienzan a sucederse a partir de finales del siglo XV. Luego del descubrimiento de América, el gran objetivo de los países de Europa era descubrir una ruta que condujera a las fabulosas riquezas de Oriente. La competencia por encontrar dichas

rutas y por anexar nuevas tierras a sus imperios, desatada entre España y Portugal, fue particularmente fructífera en cuanto a expediciones se refiere. En el año 1494, las coronas española y portuguesa suscriben el Tratado de Tordesillas, y esta partición de tierras genera numerosas expediciones que buscan un paso hacia los mares del Sur.



Figura 1: Mapa, confeccionado por el cartógrafo alemán Ortelius en 1531, donde se muestra la ubicación de la "Terra Australis Incógnita" (tomado de www.70south.com).

Las primeras crónicas de los mares del Sur comienzan con el viaje alrededor del globo que llevó a cabo Fernando de Magallanes en 1520, descubriendo el estrecho que lleva su nombre y las tierras más australes jamás avistadas, a las que

denominó Tierra del Fuego, debido a las fogatas que divisaron en sus costas. Durante siglos estas tierras aparecieron en los mapas como Terra Magallánica o Terra Australis, ya que los cartógrafos de la época creyeron ver en este descubrimiento el ansiado continente desconocido. Dichas crónicas se continúan luego con las del viaje del San Lesmes en 1555, comandado por el gallego Francisco Hoces, quién navegó hasta la latitud de 55°S, al sur de la Tierra del Fuego, pasando por el estrecho de Le Maire y que descubrió aguas libres: el pasaje que conectaba el océano Atlántico con el Pacífico. El mismo pasaje fue transitado en el año 1578 por Francis Drake y dado lo avanzado de la industria cartográfica inglesa, este pasaje lleva su nombre, así como muchos otros accidentes geográficos llevan también nombres ingleses.

Las crónicas acerca del descubridor de tierras típicamente antárticas son contradictorias. Existe una versión que dice que en marzo de 1603 Gabriel de Castilla llegó a los 64° de latitud Sur, en una expedición que partió del Callao, donde “tuvieron mucha nieve”, avistando las actualmente llamadas islas Shetland del Sur. Otra versión cuenta que el holandés Dirck Cherritsz, en el año 1599, fue el primero en llegar a esas latitudes (Pinochet de la Barra, 1993).

Durante el siglo XVI varias expediciones españolas, como la dirigida por Pedro Fernández de Quirós, llegaron a altas latitudes y bautizaron con nombres peninsulares cientos de islas (Capdevila, 1991).

Si bien en el transcurso del siglo XVII no hubo grandes acontecimientos en lo que a descubrimientos antárticos se

refiere, en el siglo XVIII se retornó a la sucesión de descubrimientos de épocas anteriores. En el año 1756 el marino castellano Gregorio Jerez, luego de ser arrastrado por un temporal al sur del Cabo de Hornos, se encuentra frente a una isla que denomina San Pedro, actualmente conocida como isla Georgia del Sur. En otra expedición española, la de la fragata "Aurora" en 1762, fueron avistadas las islas Aurora, las cuales fueron rebautizadas por James Weddell en 1825 como Shag Rocks (islas Cormorán) (Capdevila, 1991). Entre los años 1771 y 1773 diversas expediciones francesas, orientadas principalmente hacia el océano Índico sur, descubrieron las islas Kerguelen, Crozet y Príncipe Eduardo.

La revolución industrial en Europa hizo aumentar la demanda de recursos, lo que condujo a una explotación de los recursos marinos de forma exhaustiva, principalmente pieles y aceites (Navarro *et al.*, 1998); impelidas por esta demanda y alentadas por los descubrimientos anteriores, las naciones acostumbradas a dominar los mares, como Inglaterra y Holanda, se embarcaron en nuevas expediciones. Así, en el año 1775, James Cook redescubre las islas Georgias del Sur bautizándolas Tierra de Sandwich, creyendo que se trataba del continente austral, pero luego se verá que se trataba sólo de islas (Pinochet de la Barra, 1993). El único desembarco de esta expedición en tierras antárticas fue precisamente en las islas Georgias del Sur:

"..My first care , after the ship was moored, was to send a boat and people a-fishing; in the mean time, some of the gentlemen killed a

seal (out of the many that were upon a rock), which made us fresh meal..”¹

Fueron estos reportes de Cook, publicados en “*A voyage towards the South Pole and Round the World*” en 1777, acerca de la presencia de focas y elefantes marinos en las islas Georgias del Sur los que dieron lugar a la primera fase de explotación comercial de recursos antárticos y, ligado a esta actividad, el comienzo de la exploración de la Antártida. Las explotaciones se basaban principalmente en la caza de lobos y elefantes marinos, pingüinos y ballenas, y las bases de operaciones estratégicas eran las islas Georgias del Sur e islas Malvinas (Delasa, 1998).

Otra importante expedición fue la del español Malaspina, a bordo del “*Atrevida*” entre los años 1789 y 1794, que continuó la búsqueda de islas de la zona que llamaban “borde antártico”, con el fin de inventariar las posesiones españolas y evaluar las posibilidades económicas de la región (Palomo, 1990).

A principios del siglo XIX se realizaron descubrimientos geográficos importantes, tal es el caso de las islas Shetland y la Península Antártica. Un acontecimiento que cabe destacar es el ocurrido al barco español *San Telmo*, que salió del puerto de Cádiz en 1818 junto a otros tres barcos con rumbo a Lima, con la intención de sofocar movimientos independentistas. Una tormenta sorprendió a este navío al doblar el cabo de Hornos,

¹ “...Mi primera preocupación, luego de amarrar el barco, fue mandar un bote con gente a pescar; mientras tanto, algunos de los hombres mataron una foca (una de las muchas que había sobre las rocas), lo cual nos procuró alimento fresco...”

desviándolo de su rumbo y haciéndolo naufragar en una isla a una latitud de 62°S. Tiempo después llegaría a esta isla un capitán inglés, William Smith, quién encontró restos del naufragio y tomó posesión de la misma en nombre de Inglaterra bautizándola Isla Livingston (Shetland del Sur); este es el primer naufragio que se conoce en la Antártida (Palomo, 1990).

Debido a la feroz competencia desatada por los potenciales recursos de la zona, la carrera por la conquista del Continente Antártico dio lugar a importantes acontecimientos.

La costa de la Península Antártica fue explorada tempranamente por James Weddell, Edward Bransfield, Nathaniel Palmer y George Powell. Estos últimos descubrieron las islas Orcadas del Sur en el año 1821 y James Weddell, entre 1822 y 1834, llegó hasta los 74°15'S, en el mar que actualmente lleva su nombre. A finales de este siglo, el reporte hecho por J.C. Ross acerca de la presencia de ballenas francas, generó el emprendimiento de diversas campañas exploratorias a aguas antárticas por parte de balleneros escoceses, noruegos y alemanes. Durante el siglo XIX y debido al gran interés comercial despertado a partir de la caza de focas y ballenas, los avances en la investigación biológica de la Antártida cobraron impulso. Uno de los picos en la cacería de focas que se llevaban a cabo en las islas subantárticas fue durante los años 1800-1801 y con él coinciden las primeras referencias acerca de los peces en esa zona, que datan del año 1800 (Headland, 1990) refiriéndose a lo que pescaban los cazadores para tener provisiones frescas durante sus travesías (Figura 2).

A principios del siglo XIX, las ciencias naturales tienen un importante auge y los grandes museos naturalistas están en su apogeo. Estos hechos generaron la competencia entre los distintos países por poseer las mejores colecciones, que dieron



Figura 2: Factoría ballenera en Puerto Foster (tomado de Palomo, 1990).

lugar a expediciones científicas. Las primeras colecciones de peces antárticos se configuraron durante cuatro expediciones realizadas en el período comprendido entre los años 1819 y 1843 por Rusia, Francia, Estados Unidos e Inglaterra, con fines de exploración geográfica y de observación astronómica, aunque llevaban aparejado mucho interés por cualquier otro tipo de descubrimiento. Bellingshausen a cargo de la expedición rusa, circunnavegó el continente antártico entre 1819 y 1821; la expedición naval francesa (1837-1840) dirigida por Dumont D'Urville exploró los sectores Atlántico, Pacífico e Índico del Océano Austral, descubriendo la Tierra de Adelia; la expedición de los Estados Unidos, guiada por Charles Wilkes entre 1838 y 1842, navegó 2.400 kilómetros bordeando la zona este de la banquisa de la Antártida y, por último, la expedición naval británica dirigida por James Clark Ross, exploró el área del ahora llamado mar de Ross en 1841, descubriendo la plataforma de hielo de Ross y la Tierra de Victoria. En todas

estas expediciones, con mayor o menor éxito, se conformaron valiosas colecciones.

Las primeras descripciones de peces de la Antártida, fueron llevadas a cabo por Richardson (1844), a partir de especímenes obtenidos durante las expediciones británicas de los buques "Erebus" y "Terror" (1839-1843) (Andriashev, 1965). Otro aporte importante al conocimiento de la ictiofauna se realizó durante la expedición del H.M.S Challenger en 1874, en las islas Príncipe Edward y Kerguelen, donde se describieron 13 nuevas especies. En los años 1882 y 1883, la Expedición Alemana Internacional del Año Polar a las islas Georgias del Sur conformó una extensa colección, con la descripción de cuatro especies nuevas.

Un cambio significativo en la forma de explorar la Antártida se produjo luego de la resolución del Congreso Geográfico Internacional, celebrado en Londres en 1895, donde se resaltó unánimemente la importancia de la exploración científica de la Antártida. La consecuencia de esta recomendación para la ictiología y las otras ramas de la biología fue el surgimiento de una abundante y diversa cantidad de investigaciones del Océano Austral (Tabla I). En este sentido, el continente Antártico entraba formalmente en la agenda científica.

El período comprendido entre los años 1895 y 1915 fue denominado "Era Heroica", debido al gran desarrollo de la exploración geográfica y de los estudios científicos en la Antártida. En el año 1899 se produjo la primera invernada al sur del Círculo Polar Antártico (CPA), llevada a cabo por la

Expedición Antártica Belga, comandada por Adrien Gerlache; durante esta expedición se obtuvieron nuevas especies de peces, pescados con trampas colocadas debajo del hielo.

Tabla I: Expediciones más importantes durante la “Era Heroica” (tomado y modificado de Hanson y Gordon, 1998) Exp.: expedición.

Expedición	Barco	Fecha	Capitán
Exp. Antártica Belga	Belgica	1897-99	de Gerlache
Exp. Antártica Británica	Southern Cross	1898-1900	Borchgrevink
Exp. Alemana al Polo Sur	Gauss	1901-03	von Drygalski
Exp. Sueca al Polo Sur	Antarctic	1901-04	Nordenskjöld
Exp. Antártica Nacional Británica	Discovery	1901-04	Scott
Exp. Antártica Nacional Escocesa	Scotia	1902-04	Bruce
Exp. Antártica Francesa	Français	1903-05	Charcot
Exp. Antártica Británica	Nimrod	1907-09	Shackleton
Exp. Antártica Francesa	Pourquoi Pas?	1908-10	Charcot
Exp. Antártica Noruega	Fram	1910-12	Amundsen
Exp. Antártica Japonesa	Kainan Mara	1910-12	Shirase
Exp. Antártica Británica	Terra Nova	1910-13	Scott
Exp. Antártica Alemana	Deutschland	1911-12	Filchner
Exp. Antártica Australiana	Aurora	1911-14	Mawson
Exp. Trans-Antártica Imperial	Endurance	1914-16	Shackleton

Uno de los primeros escritos que reúne los conocimientos ictiológicos del Océano Austral hasta el año 1904 es la “*Carte des Trente Points de l’Antarctique et de la zone Subantarctique où des poissons ont été observés d’une manière précise*” escrita por Dollo (1904), con el material recolectado en la campaña belga. Entre los años 1898 y 1914, se realizaron numerosos reportes ictiológicos sobre la base de colecciones de diversas expediciones de Alemania, Gran Bretaña, Suecia, Escocia,

Francia y Australia, pero este trabajo expedicionario se vio interrumpido por el comienzo de la Primera Guerra Mundial. La base del conocimiento actual sobre los peces antárticos se debe en gran parte a los trabajos de Boulenger (1902), Lönnberg (1905) y Regan (1914, 1916), generados durante dichas expediciones. En resumen, durante la "Era Heroica" se describieron 63 nuevas especies de peces, además, se produjo el primer descubrimiento de peces fósiles en las islas Snowhill y Seymour, por una expedición sueca en los años 1901-1903.

A principios del siglo XX la mayor parte de la caza de ballenas se realizaba en el Mar de Escocia y alrededor de la Península Antártica, estableciéndose factorías balleneras en las islas Georgias del Sur y Shetland del Sur en los años 1904 y 1905. Fue también durante estos años cuando se establecieron las primeras bases antárticas permanentes. Escocia instaló la primera base meteorológica en la isla Laurie del archipiélago Orcadas del Sur y, a raíz de un convenio internacional, Argentina la mantiene en funcionamiento desde entonces. Esta base de la isla Laurie constituye el asentamiento permanente más antiguo de la Antártida y durante alrededor de 40 años Argentina fue el único ocupante permanente del Continente Antártico. En el año 1917, el gobierno británico estableció el Comité Interdepartamental de Investigación en las islas Malvinas, con el fin de evaluar el manejo racional de la industria ballenera y adicionalmente estudiar los aspectos biológicos de la región. Este fue el comienzo de las campañas "Discovery", financiadas por medio de un impuesto a la producción de aceite de ballena, que se continuaron hasta el

comienzo de la Segunda Guerra Mundial generando un cúmulo importante de información, tanto biológica como oceanográfica. El fruto de estas campañas puede constatarse en una serie de monografías sobre ictiología realizadas por Norman (1938) y en los estudios acerca de los límites biológicos del Océano Austral realizados entre los años 1925 y 1927.

Una vez establecida la industria ballenera y viendo que no sería rentable a largo plazo, se consideró la potencialidad de las pesquerías. De este modo, a mediados del siglo XX, el gobierno de Noruega encomendó al ictiólogo Steinar Olsen estudiar la posibilidad de establecer pesquerías comerciales en las cercanías de las islas Georgias del Sur, donde estaban ubicados los asentamientos balleneros. Sin embargo, luego de diversas pruebas se estimó que tal emprendimiento no sería rentable. A pesar del fracaso del intento pesquero, los trabajos de Olsen (1954, 1955) sobre *Notothenia rossi*, *Chaenocephalus aceratus*, *Champscephalus gunnari* y *Pseudochaenichthys georgianus*, fueron los primeros estudios sobre la biología de las especies de peces que habitan el océano Austral (Andriashev, 1965; Headland, 1990). En este contexto surgieron también las primeras aproximaciones a la zoogeografía y taxonomía de los Notothenioidei, realizadas por Nybelin (1947, 1951). Poco después comenzaron a estudiarse aspectos fisiológicos, como la resistencia al congelamiento, el metabolismo y la respiración (Walvig, 1958) y fue descubierta la ausencia de hemoglobina y eritrocitos en la sangre de los Channichthyidae (Ruud, 1954). La Unión Soviética también realizó estudios ictiológicos a partir de 1955, utilizando los barcos balleneros para realizar

expediciones biológicas: los resultados obtenidos fueron importantes colecciones de peces de la Antártida y regiones adyacentes, océano abierto y continental y plataformas insulares, las cuales fueron estudiadas por Andriashev (1965).

En la década del '50 comenzaron las investigaciones internacionales en el océano Austral, que se incrementaron, aunque desorganizadamente, hasta el año 1957, cuando se celebró el Año Geofísico Internacional. A pesar de la existencia de conflictos políticos entre varios de los países participantes, principalmente en cuestiones de superposición de los reclamos de territorio antártico, el éxito de esta reunión se basó en formular una serie de reglamentaciones para las diversas tareas llevadas a cabo en la Antártida. Durante el Año Geofísico Internacional, había 55 estaciones científicas establecidas en la Antártida y los diversos países cooperaban libremente (Figura 3).

Con el fin de consolidar los avances hechos por la ciencia internacional, se creó el Comité Científico de Investigaciones Antárticas (SCAR, en sus siglas en inglés) cuya tarea fue reunir a todos los científicos de países que investigaran activamente en la Antártida para promover el desarrollo de la ciencia antártica desde distintas disciplinas.

A partir de las acciones realizadas por este comité, en diciembre de 1959, 12 naciones firmaron el Tratado Antártico, con el fin de garantizar una libre actividad científica y de cooperación entre las naciones miembro y legislar las actividades desarrolladas en la Antártida.

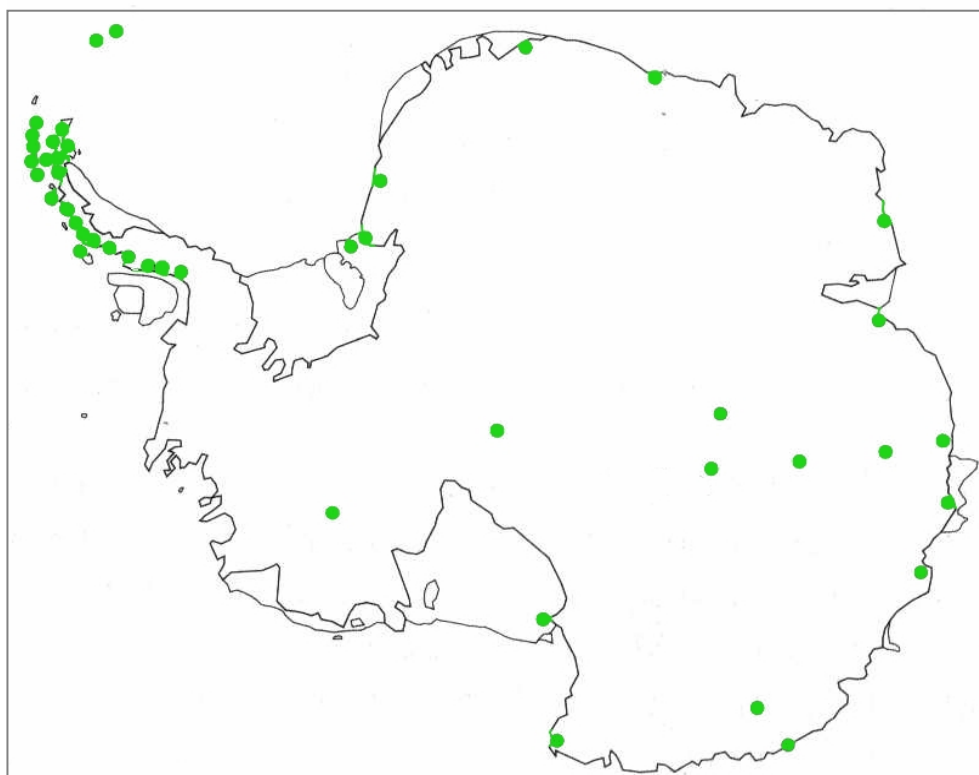


Figura 3: Ubicación de las bases antárticas de invierno que operaban en el año 1957, durante el Año Geofísico Internacional (tomado de Hanson y Gordon, 1998).

Actualmente, el Tratado Antártico está integrado por 30 países, y durante los últimos 40 años este acuerdo fue el marco de todas las actividades pacíficas de cooperación científica realizadas en la Antártida, cuyo objetivo primordial era la protección ambiental. Durante las décadas de 1970 y 1980, debido al gran avance tecnológico asociado a la guerra fría, las especulaciones acerca de los recursos antárticos fueron en aumento, especialmente aquellas referidas a la explotación de krill y peces en el Océano Austral, como así también la explotación de potenciales fuentes minerales tanto en el continente como en la plataforma continental y, además, la

aparición del turismo antártico. Durante los últimos años, el Protocolo de Protección Ambiental brinda las bases para adoptar las medidas necesarias de protección ambiental y manejo, cuyas bases postulan que la Antártida se convierta en una reserva natural.

La distancia geográfica y su inaccesibilidad hacen que este continente se constituya en un laboratorio natural que supone un desafío a la investigación científica en todos sus aspectos.

1.2 Historia geológica del Continente Antártico

La evolución de la fauna marina antártica está íntimamente relacionada con la tectónica y la historia climática de la región (Eastman y Clarke, 1998). Para un mayor entendimiento de dichos procesos, a continuación se detallan los principales acontecimientos geológicos que involucran al Continente Antártico.

Si bien en la actualidad la Antártida está cubierta por una única capa de hielo, las rocas subyacentes comprenden dos bloques con una historia tectónica diferente: por un lado, la Antártida Este y, por otro lado, la Antártida Oeste, que a su vez incluye a la Península Antártica (Eastman y Clarke, 1998).

Durante el Paleozoico tardío existió un supercontinente, Pangea, y un único océano, Panthalassa, que posteriormente daría lugar al océano Pacífico. Los procesos de deriva continental que darían lugar a la configuración actual de los continentes, comenzaron hace aproximadamente 200 millones de años (m.a.) (Tabla II), a mediados del Mesozoico, cuando el supercontinente Pangea se dividió en dos grandes masas continentales: Laurasia en el Hemisferio Norte y Gondwana en el Hemisferio Sur, separadas por el mar Tethys. Gondwana oriental comprendía las actuales Antártida, Australia e India, mientras que la parte occidental incluía África y América del Sur. En este punto existían dos ambientes someros diferenciados: uno en la costa de Sudamérica y Sudoeste de la Antártida, hacia el océano Pacífico y el otro al Noreste de la

Tabla II: Escala geológica con los principales eventos ocurridos en la Antártida.
m.a: edad absoluta en millones de años.

ma	Edad		Evento
0,1	Cuaternario	Holoceno	Calentamiento general, retroceso de los glaciares, expansión de la banquisa
		Pleistoceno	Fluctuaciones menores de la banquisa
2	Plioceno	Tardío	Estabilidad relativa de las capas de hielo
		Temprano	La banquisa de la zona oeste de la Antártida se termina de formar
5	Mioceno	Tardío	Comienza a formarse la banquisa de la zona oeste de la Antártida Ambientes internos áridos - Breve período templado La banquisa de la zona este de la Antártida se termina de formar
		Medio	Se desarrolla completamente la CCA. Formación del FPA Establecimiento de condiciones de aguas profundas en el Pasaje de Drake Período de Glaciaciones – Formación de hielo en la zona este de la Antártida Formación incipiente del Pasaje de Drake
25	Oligoceno	Temprano	
		Tardío	Comienza a formarse la banquisa de la zona este de la Antártida
38	Eoceno	Tardío	Glaciares de marea en la zona este de la Antártida Presencia de glaciares en las islas Georgias del Sur - Enfriamiento general Período cálido en la Península Antártica
		Medio	No existe separación profunda entre Sudamérica y Antártida. Intercambio de fauna de aguas someras.
55	Paleoceno	Temprano	
		Tardío	
60	Paleoceno	Tardío	
65		Temprano	
120	Mesozoico	Cretácico	Sudamérica se separa de África – Formación del Océano Atlántico Intercambio de fauna entre el océano Pacífico y la zona del Mar de Weddell. Clima templado
		Jurásico	
		170	Triásico
215			

Antártida y Australia, que conforman el margen sur del mar de Tethys (Kennett, 1982; Eastman y Clarke, 1998).

A fines del período Jurásico (hace aproximadamente 135 m.a.) al separarse Sudamérica de África, se formó el océano Atlántico Sur, India derivó hacia Asia, y Australia y Antártida, que aun permanecían conectadas, sufrieron una traslación hacia mayores latitudes (Figura 4). Los intercambios de fauna entre el océano Pacífico y la zona del Mar de Weddell podrían haber comenzado durante este período (Eastman y Clarke, 1998). Entre finales del Paleoceno y principios del Eoceno, hace aproximadamente 56,6 m.a. Antártida y Australia comienzan a separarse (Figura 4) (Kennett, 1982; Zinsmeister, 1982). El continente antártico deriva hasta su posición actual y la parte sur de los océanos Pacífico y Atlántico se hallan conectados por aguas poco profundas.

A principios del Eoceno (55 m.a.), todavía no existía una separación profunda entre Sudamérica y Antártida Oeste (Península Antártica), es decir, que las cuencas profundas del Mar de Weddell y las del océano Pacífico todavía no estaban comunicadas durante este período (Eastman y Clarke, 1998). Aunque existe evidencia acerca de intercambio de fauna de aguas someras, las cuencas profundas del océano Atlántico y Pacífico permanecían separadas (Crossley, 1995).

A comienzos del Oligoceno, hace aproximadamente 37-38 m.a., se produce la separación final entre Australia y Antártida y se generan condiciones de aguas profundas entre ambas masas continentales (Kennett, 1977; Zinsmeister, 1982). Es en este período cuando comienza a formarse la Corriente

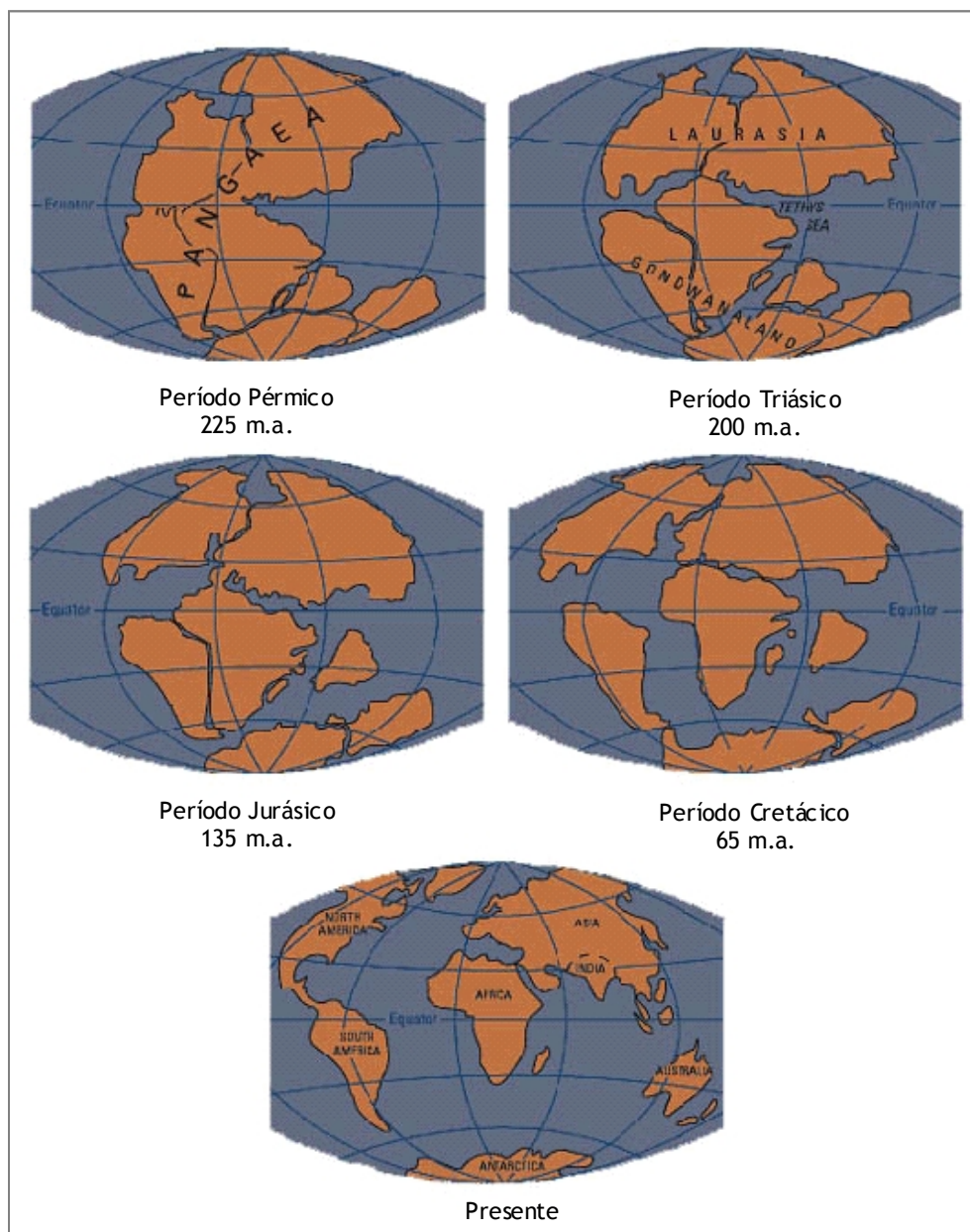


Figura 4: Deriva continental. Configuración de las masas continentales a lo largo de la historia geológica.

Circumpolar Antártica, aunque debido a la falta de profundidad en determinados puntos, como el paso entre Antártida y Sudamérica, la CCA sólo incluía en ese entonces

masas de agua superficiales e intermedias (Kennett, 1982). El paso entre Antártida y Sudamérica, es decir, entre el extremo norte de la Península Antártica y Tierra del Fuego, comienza a abrirse hace 30 m.a. (Loeb *et al.*, 1993) y aparece el Pasaje de Drake.

Por último, a fines del Oligoceno y principios del Mioceno, entre 22 y 25 m.a. (aproximadamente 23,5 m.a.), se establecen las condiciones de aguas profundas en el pasaje de Drake (Zinsmeister, 1982) lo que marcó el desmembramiento final de Gondwana y el aislamiento del continente antártico. Este acontecimiento es uno de los fenómenos geológicos más importantes en la historia biológica, climatológica y oceanográfica, puesto que marcó el comienzo de las condiciones actuales de la Antártida.

Durante este período se produjo un intercambio de fauna entre el océano Pacífico, previamente aislado, y el Mar de Weddell. Este suceso junto con el aislamiento oceanográfico debido al establecimiento de la CCA y la formación del Frente Polar, redujo el intercambio de fauna entre el Sur de Sudamérica y Antártida Oeste (Eastman y Clarke, 1998).