

ISSN, 0327-9332

**INIDEP Documento Científico 1**  
Noviembre 1993

**ECOLOGIA TROFICA DE LA  
MERLUZA COMUN (*Merluccius hubbsi*)  
DEL MAR ARGENTINO**

**Parte 3**

**CONSUMO ANUAL DE ALIMENTO  
A NIVEL POBLACIONAL  
Y SU RELACION CON LA EXPLOTACION  
DE LAS PESQUERIAS MULTIESPECIFICAS**

por

L. B. Prenski y V. Angelescu

Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca  
Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero  
Mar del Plata, ARGENTINA



**INIDEP Documento Científico 1**  
Noviembre 1993

República Argentina

Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero  
INIDEP

**ECOLOGIA TROFICA DE LA  
MERLUZA COMUN (*Merluccius hubbsi*)  
DEL MAR ARGENTINO**

**Parte 3**

**CONSUMO ANUAL DE ALIMENTO  
A NIVEL POBLACIONAL  
Y SU RELACION CON LA EXPLOTACION  
DE LAS PESQUERIAS MULTIESPECIFICAS**

por

**L. B. Prenski\* y V. Angelescu\*\***

\*Investigador del INIDEP/CONICET

\*\*Investigador del CONICET/INIDEP

CC 175 - 7600 Mar del Plata - Fax: 54(23) 51-7442

Prohibida la reproducción total o parcial sin mencionar la fuente.

ISSN: 0327-9332

INIDEP Documento Científico 1

Noviembre 1993

Mar del Plata, República Argentina

Citado en: Aquatic Sciences and Fisheries  
Abstracts (Asfis); Agrindex (Agris).

Autoedición & Diseño Digital

**La Barrosa • Centro de Servicios Gráficos**

Calle 28 # 979 • 7620 Balcarce

Impresión: **Offset Vega** - Norberto J. Vega

Bolívar 3715 - 7600 Mar del Plata

# ECOLOGIA TROFICA DE LA MERLUZA COMUN (*Merluccius hubbsi*) DEL MAR ARGENTINO

## Parte 3

### CONSUMO ANUAL DE ALIMENTO A NIVEL POBLACIONAL Y SU RELACION CON LA EXPLOTACION DE LAS PESQUERIAS MULTIESPECIFICAS

**PALABRAS CLAVES:** Merluza común (*Merluccius hubbsi*). Mar Argentino. Modelos. Requerimientos tróficos. Biomosas consumidas. Manejo de los efectivos.

## CONTENIDO

SUMMARY	xii
INTRODUCCION	1
1. MATERIAL INVESTIGADO Y METODOLOGIA	4
1.1 Procedencia de las muestras	4
1.2 Obtención de datos básicos	4
1.3 Cálculos estadísticos	6
1.4 Aplicación de modelos	7
2. CARACTERISTICAS MORFOLOGICO-FUNCIONALES DEL CONDUCTO GASTROINTESTINAL Y CAPACIDAD DE INGESTION DE ALIMENTO	8
2.1 Descripción de la morfología general del sistema digestivo de la merluza común	8
2.2 Capacidad de ingestión de alimento y escala de repleción estomacal	10

3.	PERIODICIDAD DE CONSUMO DE ALIMENTO Y COMPORTAMIENTO TROFICO DE LOS INDIVIDUOS DE MERLUZA COMUN EN EL LAPSO DE 24 HORAS	11
3.1	Interpretación de los registros continuos de ecogramas obtenidos en el lapso de 24 horas	12
3.2	Caracterización ecológica del comportamiento trófico nictemeral de los cardúmenes de merluza común	16
4.	ESTIMACION DEL CONSUMO DE ALIMENTO A NIVEL INDIVIDUAL	17
4.1	Consideraciones bibliográficas relacionadas con el tema	17
4.2	Observaciones directas sobre la modalidad de reducción gástrica del alimento ingerido por los individuos de merluza común realizadas en el lapso de 24 horas	18
4.2.1	Consumo de anchoítas	18
4.2.2	Consumo de mictófidios	21
4.2.3	Consumo de calamares	24
4.2.4	Síntesis comparativa	24
4.3	Elección y aplicación de modelos para la estimación de consumo de alimento a nivel individual	25
4.3.1	Modelos correspondientes a especies del género <i>Merluccius</i>	25
4.3.2	Aplicación de modelos en la estimación de consumo de alimento por los individuos de merluza común	26
5.	CRECIMIENTO Y REQUERIMIENTO TROFICO- CALORICO A NIVEL INDIVIDUAL	29
5.1	Crecimiento en longitud y peso del cuerpo por clases de edad y estaciones del año en los individuos de merluza común	29
5.1.1	Características específicas del crecimiento en longitud y peso del cuerpo	29
5.1.2	Tasas instantáneas anuales y estacionales de crecimiento en longitud (CL) y peso (CP) del cuerpo	30
5.1.3	Relación longitud-peso	33
5.1.4	Factor de condición C (índice ponderal)	33
5.2	Análisis bioenergético del crecimiento en peso y variación de los contenidos lipídico, proteico y calórico totales y parciales por clases de edad y estaciones del año	34
5.2.1	Variación de los contenidos en lípidos y proteínas	35
5.2.2	Variación del contenido total en calorías	38
5.2.3	Tasas instantáneas diarias en el crecimiento del peso del cuerpo (Cd-P) y del contenido calórico total (Cd-C); comparación entre ambas tasas	39

5.3	Aplicación de un modelo bioenergético de crecimiento del cuerpo para estimar el requerimiento trófico-calórico total anual (teórico) a nivel individual por clases de edad y estaciones del año	42
5.3.1	Formulación del modelo y modalidad de su desarrollo	42
5.3.2	Requerimiento trófico-calórico correspondiente al crecimiento de los pesos gonadal y somato-hepático y la eficiencia de conversión de alimento	43
5.3.3	Requerimiento trófico-calórico correspondiente a los desoves y comparación con algunas especies de gádidos	46
5.3.4	Requerimiento trófico-calórico correspondiente a los gastos de natación, incluido el mantenimiento somático	47
5.3.5	Comparación bioenergética de los requerimientos trófico-calóricos parciales	48
5.3.6	Requerimiento trófico-calórico total correspondiente a un pulso y dos pulsos en los desoves anuales	50
5.3.7	Comparación entre el requerimiento trófico-calórico total (teórico) y el consumo real anual de alimento por clases de edad	52
5.3.8	Comparación de los resultados obtenidos de la aplicación de los modelos en el caso de la merluza común con resultados similares para especies de gádidos	54
6.	ESTIMACION DEL CONSUMO DE ALIMENTO A NIVEL POBLACION-AÑO POR LOS EFECTIVOS DE MERLUZA COMUN	55
6.1	Algunas consideraciones bibliográficas relacionadas con estimaciones de consumo anual de alimento por efectivos de especies de gádidos y merlúcidos	55
6.2	Formulación de un modelo para la estimación de la biomasa instantánea de los efectivos de merluza común y su aplicación para la simulación del consumo anual de alimento en el período 1970-1986	59
6.3	Análisis de las variaciones anuales en las estimaciones simuladas del consumo de biomasa tróficas específicas por los efectivos de merluza común y su relación con la explotación pesquera	62
	CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES	67
	REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	72
	TABLAS (Nrs. 1-23)	91

**TROPHIC ECOLOGY OF THE  
COMMON HAKE ( *Merluccius hubbsi* )  
IN THE CONTINENTAL SHELF  
OFF ARGENTINA**

**Part 3**

**Annual food consumption  
by stocks and its relation to  
exploitation of multispecific fisheries**

by

L.B. PRENSKI and V. ANGELESCU\*

**KEYWORDS :** Common hake (*Merluccius hubbsi*). Argentine shelf. Models. Trophic requirements. Consumed biomasses. Stocks management.

**CONTENTS**

SUMMARY	xii
INTRODUCTION	1
1. MATERIAL AND METHODS	4
1.1 Origin of samples	4
1.2 Basic data	4
1.3 Statistical processing	6
1.4 Application of models	7
2. MORPHOLOGICAL AND FUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF GASTROINTESTINAL TRACT AND FOOD CAPACITY INTAKE	8
2.1 Description of the general morphology of the common hake digestive system	8
2.2 Food intake capacity and stomach repletion scale	10

\* Members of the scientific staff of INIDEP and CONICET.

3. PERIODICITY OF FOOD CONSUMPTION AND TROPHIC BEHAVIOUR OF COMMON HAKE INDIVIDUALS WITHIN 24 HOURS	11
3.1 Interpretation of continuous echogram records obtained during 24 hours	12
3.2 Ecological characteristics of the nictemeral trophic behaviour of common hake schools	16
4. ESTIMATION OF INDIVIDUAL FOOD CONSUMPTION	17
4.1 General bibliographical review	17
4.2 Direct observations on the gastric digestion of food consumed by common hake individuals in an interval of 24 hours	18
4.2.1 Consumption of anchovies	18
4.2.2 Consumption of mictophids	21
4.2.3 Consumption of squids	24
4.2.4 Comparative synthesis	24
4.3 Election and application of models to estimate the individual food consumption	25
4.3.1 Models corresponding to species of the genus <i>Merluccius</i>	25
4.3.2 Application of food consumption models in the case of common hake individuals	26
5. INDIVIDUAL GROWTH AND ESTIMATION OF TROPHIC-CALORIC REQUIREMENTS	29
5.1 Seasonal growth in length and weight by age classes	29
5.1.1 Specific characteristics of growth in length and weight	29
5.1.2 Annual and seasonal instantaneous growth in length (CL) and weight (CP)	30
5.1.3 Length-weight relationship	33
5.1.4 Condition factor C (ponderal index)	33
5.2 Bioenergetic analysis of growth in body weight and variations of lipids, proteins and caloric partial and total contents by age classes and seasons	34
5.2.1 Variation of lipid and protein contents	35
5.2.2 Variation of total caloric content	38
5.2.3 Daily instantaneous rates in weight growth (Cd-P) and of total caloric content growth; comparison between both rates	39
5.3 Application of a bioenergetic model of body growth to estimate the total trophic requirement (theoretical) of individuals by age classes and seasons	42
5.3.1 Construction of a model and its components	42

5.3.2	Trophic-caloric requirement corresponding to gonad and somatohepatic growths in weight and food conversion efficiency	43
5.3.3	Trophic-caloric requirement corresponding to spawning activity; comparison with some gadoid species	46
5.3.4	Trophic-caloric requirement corresponding to swimming activity, included somatic maintenance	47
5.3.5	Bioenergetical comparison of partial trophic caloric requirements	48
5.3.6	Total trophic-caloric requirements corresponding to one and two batches during the annual spawning cycle	50
5.3.7	Comparison by age classes between total trophic-caloric requirement (theoretical) and real food consumption	52
5.3.8	Comparison between results of application of models corresponding to common hake with those corresponding to some gadoid species	54
6.	ESTIMATION OF ANNUAL FOOD CONSUMPTION OF COMMON HAKE STOCKS	55
6.1	Some bibliographic considerations regarding the estimation of annual food consumption by stocks of cod and hake species	55
6.2	Construction of a model to estimate the instantaneous biomass of common hake stocks and its application to simulate annual food consumption during 1970-1986	59
6.3	Analysis of annual variations in the simulated estimations of consumed trophic biomass of different food species groups and its relation to fishery exploitation in the area of common hake stocks	62
7.	FINAL CONSIDERATIONS AND CONCLUSIONS	67
	BIBLIOGRAPHICAL REFERENCES	72
	TABLES (Nrs. 1-23)	91
	ANNEXES	115
a)	List of Figure legends	115
b)	List of Table headings	117

## SUMMARY

The English contents gives a general view on the topics treated in this contribution developed mainly on the basis of a quantitative and ecological analysis of trophic relationships in the Argentinian Continental Shelf, in which common hake and its food species are involved (anchovy, mictophids, small fishes, squids and macrozooplankton crustaceans). The most original part consists in the application of bioenergetic and simulation models for estimating the annual food consumption by individuals and by stocks of common hake during 1970-1987, considering at the same time, the effects of commercial catches on the stock biomasses in predator-prey relationships. From this point of view three trophic-fishery relationships are evident, namely: "Common hake-Anchovy"; "Common hake-Squids" and "Common hake-Common hake". The first one refers to a potential fishery, since the anchovy stocks are not yet intensively exploited; in the second relationship, the stocks of both integrant species makes the object of the main argentinian marine commercial fisheries; and the third corresponds to cannibalism. Consequently, the importance of the "trophic catch", that is to say, the food biomass consumed by the common hake stocks (corresponding to a part of the natural mortality  $M$ ), and the necessity to consider this catch together with the commercial catch to attain a complete management strategy for the multispecies fisheries in the region of the Argentinian Continental Shelf.

In the following paragraphs the most relevant conclusions according to the order of chapters 4, 5, and 6 of this contribution are pointed out\*.

1. The gastric digestion of food consumed by common hake individuals is developed in the case of small preys (anchovy and mictophids) according to a negative exponential model, and in the case of large preys (squids) it fits to a linear trend (Fig 7).

2. From daily food ration modelling, Jones model (1974a) shows the best fitness for common hake individuals. This model considers the environmental temperature and the gastric evacuation time as a function of the size increase of predator body (Tables 1 and 2).

3. The total caloric content (Kcal) referred to increase of common hake total body length (both sexes), describes during the annual cycle a similar curve than in the case of the length-weight relationship; the maximum value of the coefficient "b" (2.94) corresponds to the spring months and the lowest value (2.76) to the winter months (Fig. 14 and Table 5).

4. The development of daily instantaneous growth rate in total body weight (Cd-P) by age classes (3-11 years) for both sexes of common hake is characterized by an annual seasonal cycle of gains and losses, with maximum values in the fall-winter period and minimum values in the spring-summer period (Table 11); on the other hand, a slow decrease in the differential seasonal amplitude of rates between individuals belonging to 7-11 age classes with a stability tendency was provided (Fig. 16). On the contrary, the seasonal and annual variations of total caloric content rates (Cd-C) showed a great differential amplitude, recording losses in negative scale from class 5 on, with a continuous increase during spring and summer months as age increases (Fig. 17). The cyclical variations of both rates are caused by gonad development and spawning, the

---

\* To facilitate the connection of some conclusions with the related Figures and Tables, see the "English annex" with the lists of Figure legends and Table headings, p. 115.

energetic gains and losses being of greater physiological importance mainly in the lipid contents. Moreover, during the annual cycle a seasonal succession between the maximum values of Cd-P rates occurs in fall-winter with the maximum Cd-C rates of summer-autumn and winter-spring intervals (Fig. 18).

5. Models to estimate the partial trophic-caloric requirements (somatohepatic growth, spawning of one and two batches, swimming and somatic maintenance for both sexes) make evident significant changes in the way and intensity of the energy used through the elapsed time, according to instantaneous rates "g" and "k.g" from the Gompertz equation (Table 15); the greatest expenditures corresponded to two batches of the spawning period (45% of total caloric requirement), characterized also by greater temporal fluctuations, while the other two requirements showed a more balanced development, approaching to an asymptotic level ( $R_{tc} \infty$ ) in older individuals (8-12 years) (Table 15).

6. A high correlation was evident between total annual trophic caloric requirement and the results of real food consumption models, with 75% of explained variance for one batch in the spawning period (spring-summer) and 80% for two batches.

7. The simulation of the total annual trophic catches presents the "Zooplanktonic crustaceans" group (euphausiids and hyperiids) at the first place, with 41.45% of total food consumed biomass, followed by the "Anchovies" (27.54%), "Squids"(14.36%), "Mictophids"(5.43%), and "Other fishes"(4.98%); the total fish species biomass represents more than 45.6% of total annual food consumed by the hake stocks in the considered region.

8. The total trophic quotient in relation to common hake biomass ("consumer species"), varied between 1:2.44 and 1:3.21 during 1970-1986 (Table 23). This relative ratio is congruent within the given limits for several Gadidae (*Gadus morhua*) and Merlucciidae (*Merluccius bilinearis*) species from the northern hemisphere seas characterized mainly by ichthyophagous habits, including cannibalism.

9. From the mean total annual trophic catches simulated for 1970-1986 (Table 22), 23.60% (3,461,725 mtn) corresponded to commercially exploited species (common hake, squids and other fishes). The remainder food biomass of 76.60% is formed by species commercially unimportant living in the Argentine Continental Shelf region. Total trophic catches exceed several times the commercial catches of species involved in trophic-fishery relationships of common hake; the biomass corresponding to cannibalism is equal or greater than the hake annual commercial catch.

10. The estimation of common hake stocks biomass for 1986 (3,208,128 mtn) represented only 44% of the same biomass for 1970 (7,228,258 mtn). This decrease is related to the continuous commercial catch increase (national and international); cannibalism adds up to this situation resulting in a decrease in natural mortality rate from 0.64 (1970) to 0.38 (1986) and 0.18 (1987) (Fig 28).

11. Between the causes of quantitative-interannual variations with biological and economical effects on trophic-fishery relationships concerning common hake stocks, the continuous increase of commercial catches in the last two decades appears at first place. This action caused changes in the interspecific situations of those relationships which affected common hake stocks. These changes could cause, at the same time, a decrease of commercial stocks (common hake and squids) and of trophic available biomass of these stocks, and also as surplus of trophic biomass of species still not commercially exploited.

12. The management policies of fisheries resources in the region of the Argentine Continental Shelf must include studies based on the simulation of trophic-fishery relationships in the ecosystem, with the purpose to maintain a steady balance between the commercial stocks and the biomass of food species, some of them being of relative economic importance.

# **ECOLOGIA TROFICA DE LA MERLUZA COMUN (*Merluccius hubbsi*) DEL MAR ARGENTINO**

## **Parte 3**

### **CONSUMO ANUAL DE ALIMENTO A NIVEL POBLACIONAL Y SU RELACION CON LA EXPLOTACION DE LAS PESQUERIAS MULTIESPECIFICAS**

#### **INTRODUCCION**

La presente contribución es la última de la serie "Ecología trófica de la merluza común del Mar Argentino" editada por el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) de Mar del Plata. La primera parte, se refiere a la alimentación de los juveniles de esta especie que se interpretó dentro de un marco ecomorfológico (Del Río y Palacios, 1983). En la segunda parte, se estudió la dinámica de la alimentación analizada sobre la base de las condiciones ambientales, la estructura y las evaluaciones de los efectivos de merluza común en su área de distribución ecológica, con el propósito de definir los procesos biofuncionales por vía trófica en el ecosistema pesquero (Angelescu y Prenski, 1987). En la tercera parte, se intentó estimar el consumo de alimento, por grupos específicos y total a nivel individual y poblacional, para determinar las "capturas tróficas anuales" (componente de la mortalidad natu-

ral) correspondientes al período 1970-1987, y luego, considerar las variaciones posibles entre las biomásas de los efectivos de merluza común y de las especies consumidas en relación con el desarrollo de las capturas comerciales de las especies involucradas en el sistema "Producción-Consumo".

Desde el punto de vista aplicado, los resultados logrados por la presente contribución aportan una información orientativa y de apoyo en la programación del manejo racional de las pesquerías multiespecíficas del Mar Argentino juntamente con sus ecosistemas, en razón de que las capturas tróficas constituyen el sostén básico de los efectivos explotados. Generalmente, las capturas tróficas superan varias veces las capturas comerciales (ver más adelante Cap. 6.1); éstas no se consideran en las estadísticas pesqueras y afectan tanto a los efectivos de las especies predatoras como a los de las especies presas que están explotadas al mismo tiempo por la pesca comercial e industrial.

Investigaciones similares, es decir de tipo trófico-pesquero, se han iniciado en numerosos países del litoral marítimo y oceánico con un ritmo de mayor avance científico y de integración ecológica y económica desde hace más de tres décadas. A este respecto cabe destacar que en el año 1990 existían en el mundo más de 55 proyectos de investigaciones tróficas relacionadas con los ecosistemas pesqueros (Rev. NAGA, 1990 p. 10); también se realizaron varias reuniones internacionales sobre lo mismo, como por ejemplo, la referida al "Manejo de los efectivos de pesquerías integradas por especies predatoras y especies presas" (La Haya, Holanda, octubre de 1989; ver Daan y Sissenwine, Eds., 1991), y al tema "Large marine ecosystem concept and its applications to regional marine resource management" que tuvo lugar en Mónaco en el mes de octubre de 1990. Además, se publicaron en el último decenio varias contribuciones de índole generalista que son de gran utilidad para el desarrollo de este tipo de investigaciones, entre las cuales se pueden mencionar las de Laevastu y Hayes (1981), Laevastu y Larkins (1981), Jones (1982), Mercer (Ed., 1982), May (Ed., 1984), Caddy y Sharp (1986), Sherman *et al.* (Eds., 1990). De la bibliografía consultada se evidencian dos características comunes, a saber: una, que las investigaciones se desarrollan a partir de las relaciones "Predador-Presas" y/o de las acciones interespecíficas por vía trófica y del flujo energético en el ecosistema (Cohen *et al.*, 1982; Jones, 1982; Jones y Henderson, 1987; Laevastu y Favorite, 1988; Mills y Fournier, 1979); y otra, de la necesidad de aplicar "modelos de simulación" en los casos de estimaciones y predicciones cuantitativas en el sistema "Producción-Consumo", lo que requiere un apreciable número de parámetros ambientales y de otros derivados de las investigaciones bioenergéticas y de nutrición y de la estructura y dinámica de poblaciones de peces y de otras especies vinculadas con el referido sistema (Bax y Laevastu, 1990; Laevastu, 1990; Larkin y Gazey, 1982; Laevastu y Favorite, 1988; Palomares y Pauly, 1989; Parrish, 1975; Ursin, 1984).

Por otra parte, al realizar un cotejo de la bibliografía consultada, se comprueba una diversificación y ampliación del espectro temático de las investigaciones trófico-pesqueras en sentido ecológico, desde el tipo "parcial" al tipo "integral", tal como se detalla a continuación:

- Primer grupo. Se refiere a investigaciones que contemplan principalmente la relación predador-presa, incluido el canibalismo\*, con estimaciones de capturas tróficas anuales, estacionales y mensuales de especies de interés comercial (ver por ejemplo. Akenhead *et al.*, 1982; Cohen y Grosslein, 1981; Livingston, 1989; Macpherson, 1980; Minet y Perodou, 1987; Pauly y Tsukayama, 1987; Winters y Carscadden, 1980).
- Segundo grupo. Comprende investigaciones basadas en estimaciones anuales o estacionales de biomasa de los efectivos de especies predatoras y de especies alimento consumidas, complementadas con el desarrollo de las capturas comerciales y, en algunos casos, con el análisis de las variaciones de la intensidad de la explotación pesquera y de los efectos causados en la relación predador-presa (ver p. ej. Daan, 1975; Edwards y Bowman, 1979; Gislason y Helgason, 1985; Gulland, 1987; Magnusson y Palsson, 1989).
- Tercer grupo. Las investigaciones de este grupo abarcan de manera integral los ecosistemas pesqueros, a veces de gran extensión geográfica, incluyendo además de la relación producción-consumo, estimaciones por unidades de superficie y tiempo de la producción del fitoplancton, del zooplankton, del zoobentos y de las biomasa pesqueras con expresiones calóricas por niveles tróficos, como también estimaciones de rendimientos potenciales de pesca (ver p. ej. Cohen *et al.*, 1982; Grosslein *et al.*, 1980; Jones, 1984; Jones y Henderson, 1987; Laevastu *et al.*, 1982; Mills y Fournier, 1979; Sherman *et al.*, 1988).

\* Para detalles mayores con relación a especies pertenecientes a las familias Gadidae y Merlucciidae, ver las consideraciones bibliográficas del Cap. 6.1.

En lo que se refiere a las investigaciones con respecto a los efectivos pesqueros del Mar Argentino hay pocas contribuciones, en particular aquellas que contemplan la merluza común. Los primeros intentos se deben a Angelescu y Fuster de Plaza (1962) que estimaron, mediante la utilización de un procedimiento similar al cálculo del interés compuesto, el consumo mensual de la especie alimento anchoíta (*Engraulis anchoita*) para el período noviembre 1961-abril 1962 correspondiente a las capturas comerciales de merluza común bonaerense. Posteriormente, Prenski y Bezzi (1990) al aplicar los modelos de Elliott y Persson (1987) y Jones (1974a) estimaron el canibalismo en unas 90.000 tm (año 1986) por parte del efectivo distribuido en la zona común de pesca de Argentina y Uruguay (34°-39°30' LS). También Prenski *et al.* (1991) realizaron investigaciones sobre la estructura y las interacciones de los conjuntos pesqueros de la región austral de la plataforma continental argentina (46°-55° LS), que incluyen entre otras especies algunas del grupo de los Gadiformes (por ejemplo merluza común, merluza austral, polaca, bacalao austral), con la finalidad de detectar los cambios en los nichos tróficos causados por las condiciones ambientales y la explotación de la pesca comercial. Con relación a otras especies, se mencionan la contribución de Angelescu y Anganuzzi (1986) en la cual se estimó el consumo anual de alimento a nivel individual de la anchoíta, sobre la base de datos observados y teóricos (modelo de Elliott y Persson, 1987), y la contribución de Scolaro *et al.* (1989) que aporta información cuantitativa acerca del consumo de anchoítas por las colonias de aves marinas (Pingüino de Magallanes) del litoral patagónico norte.

Para concluir, es menester llamar la atención que en el manejo racional de las pesquerías multiespecíficas del Mar Argentino, integradas por especies demersales y pelágicas vinculadas entre sí por vía trófica, se debe considerar también el mantenimiento de un equilibrio estable entre las capturas tróficas y las capturas de la pesca comercial, para evitar de esta manera cambios hacia situaciones irre-

versibles en el ecosistema pesquero. Una explotación sobredimensionada de los efectivos podría afectar seriamente el mencionado equilibrio con cambios de nichos tróficos y descensos considerables de las capturas comerciales, tal como ha ocurrido en algunas pesquerías de especies de gádidos, clupeidos y engráulidos de las costas de Europa occidental, de ambas Américas, de Africa occidental y de Asia oriental (Daan, 1975 y 1980; Glantz y Thompson, 1981 pp. 35, 107, 401; Gulland y Garcia, 1984 p. 154; Kondo, 1980; Pauly y Tsukayama, 1987 pp. 89, 219, 248, 276; Saetersdal, 1989 pp. 12-13; Sharp y Csirke, 1983; Sherman, 1990; Vilchez *et al.*, 1991; Zuta *et al.*, 1987, p. 237).

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores del presente trabajo expresan en este lugar su gratitud al Licenciado Daniel R. Hernández y a los señores Juan J. Buono y Luis E. Bajo del Servicio de Computación del INIDEP por su competente prestación en la realización de varios cálculos estadísticos y de graficación computacional; a los Licenciados Guillermo A. Verazay, Guillermo R. Cañete y Marta A. Renzi, biólogos pesqueros del INIDEP, por el suministro de datos relacionados con el crecimiento individual y las evaluaciones de los efectivos de merluza común, respectivamente; a los Doctores Víctor J. Moreno y Julia E. Aizpún de Moreno del Laboratorio de Bioquímica de Organismos Marinos del INIDEP, por facilitar datos aún no publicados sobre la composición bioquímica proximal (parcial y total) de juveniles y adultos de merluza común; a la Profesora Mónica N. Di Pace y al personal restante del Laboratorio de Ecología Trófica del INIDEP, por su permanente ayuda en la clasificación y tabulación de los datos de análisis de los contenidos estomacales y en el desarrollo de los cálculos previos estadísticos. Finalmente, un agradecimiento especial a los Licenciados Rut Akselman y Norberto S. Scarlato, por su ayuda en la revisión del manuscrito y su procesamiento electrónico.

## 1.- MATERIAL INVESTIGADO Y METODOLOGIA

A continuación se da una breve descripción acerca de la modalidad de obtención del material biológico estudiado y de la metodología empleada, siguiendo en general aquella utilizada tradicionalmente en las investigaciones de Biología pesquera y Ecología trófica, tal como ocurre también en el INIDEP. Es necesario precisar en este lugar que el "muestreo biológico" se refiere tanto a las mediciones de longitud total y peso total del cuerpo de los individuos de merluza común como a los contenidos estomacales extraídos de las submuestras de los mismos individuos medidos, con el agregado de registros gravimétricos y del estado de reducción gástrica e identificación taxonómica de las especies consumidas (ver para más detalles: Angelescu y Prenschi, 1987 p. 11; Caddy, 1985; Crow, 1982; Hyslop, 1980; Int. Counc. Explor. Sea, 1990; Tyler, 1978).

### 1.1.- Procedencia de las muestras

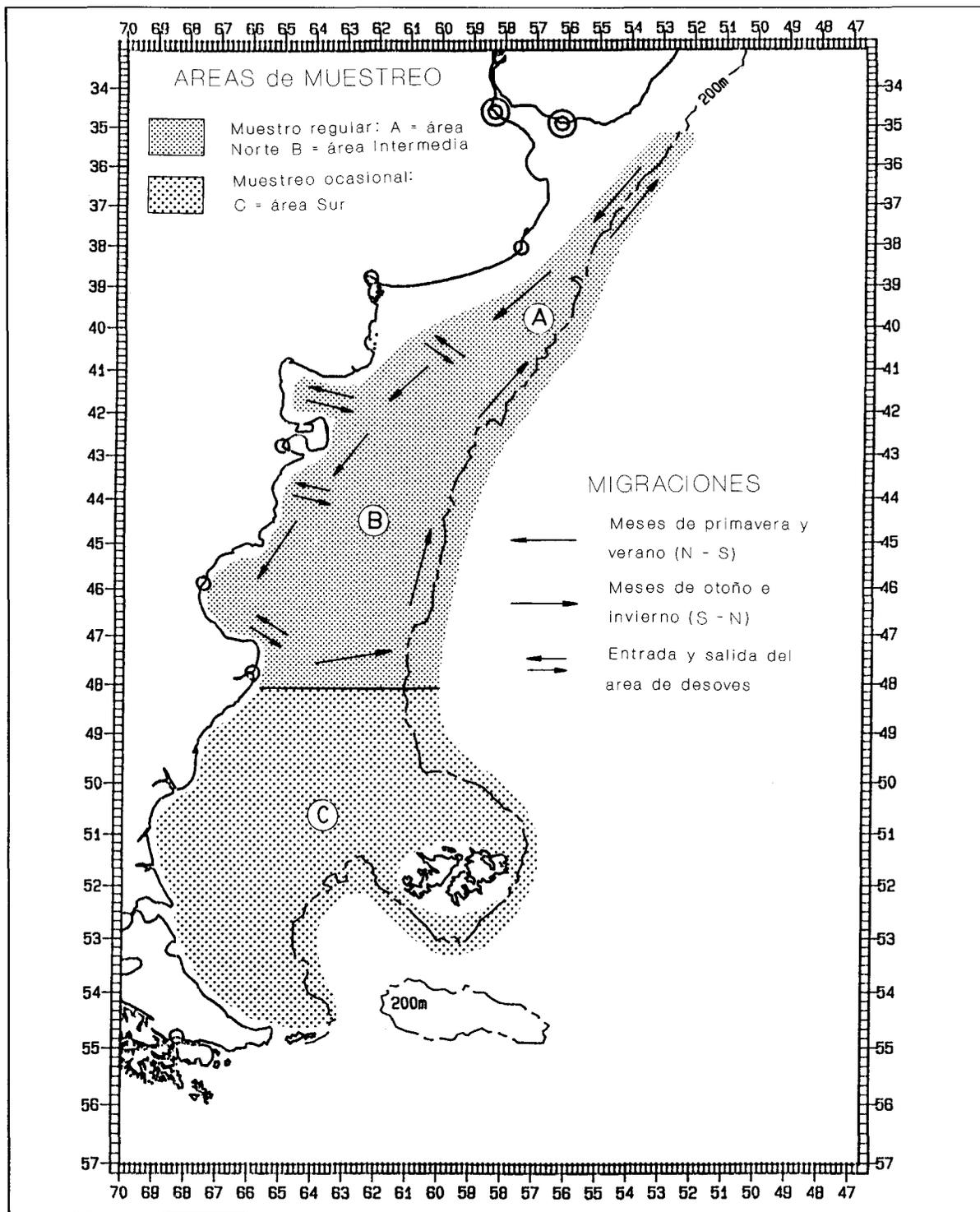
El material biológico investigado durante el período 1965-1987 proviene de los sectores de pesca demersal de altura del Mar Argentino comprendidos entre las latitudes de 36°-52° S que totalizan una superficie aproximada de 232.500 mn<sup>2</sup>(= 797.000 km<sup>2</sup>) (ver Mapa anexo en página 18). Las muestras se obtuvieron de los desembarques de los buques de pesca comercial en el puerto de Mar del Plata y de las campañas exploratorias de los buques de investigación pesquera desarrolladas de manera sistemática por etapas sucesivas en sentido cronológico y regional desde el año 1978 en adelante\*. En el primer caso se trata del "muestreo bioestadístico regular" lle-

\* Se refiere a las campañas binacionales de los B/I "Shinkai Maru" (Japón, abril de 1978-abril de 1979) y "Walter Herwig" (Rep. Fed. de Alemania, mayo-noviembre de 1979) y a las campañas de los BIPs del INIDEP "Dr. E. L. Holmberg", "Cap. Cánepa" y "Cap. Oca Balda" realizadas en distintas áreas de pesca del Mar Argentino (Angelescu, 1981 pp. 13-19; Otero *et al.*, 1982 pp. 8-10).

vado a cabo al principio por el ex Instituto de Biología Marina de Mar del Plata entre los años 1965-1977, y continuado en los años subsiguientes por el INIDEP (Cousseau *et al.*, 1968 y 1980); la procedencia de las muestras está ubicada de manera aleatoria según los lugares de las capturas encuadrados por rectángulos estadísticos de pesca de 1° de latitud y 1° de longitud (Cousseau *et al.*, 1973 p.13). En el segundo caso cada lance de pesca con la muestra correspondiente tiene bien determinada su posición geográfica y, además, se tuvo la oportunidad de explorar por cada campaña de duración relativamente corta (15-25 días de pesca efectiva) el área ocupada por la mayoría de los efectivos del recurso merluza común (Otero y Hernández, 1981; Otero *et al.*, 1982, pp. 8-10). Es conocido que dentro de esta extensa área de distribución existen varias poblaciones de la especie en estudio, es decir, de efectivos pesqueros explotados que se mezclan entre sí, para unos, dos o tres, y para otros hasta cinco (Angelescu y Prenschi, 1987 p. 39; Bezzi y Perrotta, 1983; Christiansen, 1982; Ehrlich y Ciechowski, 1991; Otero y Kawai, 1981; Pérez Comas, 1989 y 1990; Perrotta y Sánchez, 1990; Roldán, 1989). Debido a la variación regional de las características biológicas y biométricas de los individuos de merluza común sin la posibilidad de su identificación poblacional y a la diferente modalidad de la ubicación de las muestras en las áreas de pesca, el material biológico estudiado se debe considerar como perteneciente a una "población mixta". El concepto de "población mixta" se refiere a la distribución de los efectivos o fracciones de los mismos en el amplio espacio geográfico y ecológico de la plataforma continental argentina y a su grado de abundancia relativa, o bien en una determinada área y época del año (ver también Sinclair, 1988 pp. 1-4).

### 1.2.- Obtención de datos básicos

Generalmente, se ha utilizado en el presente trabajo la misma información referida en la segunda parte de la serie "Ecología trófica de la merluza común del Mar Argentino" que



**Mapa:** Delimitación de las áreas de procedencia de las muestras de merluza común en el Mar Argentino (efectivo bonaerense y patagónico) y la indicación de las rutas de las migraciones estacionales en el ciclo anual.

cubre el período 1965-1980 (Angelescu y Prenski, 1987 pp. 11-15 y Tabla 1); la información del período 1980-1987 está originada también de los datos del muestreo bioestadístico regular y de las campañas de los buques de investigación pesquera del INIDEP. Los resultados de los análisis de los contenidos estomacales corresponden a individuos agrupados por clases de longitud total (Lt con  $i = 5$  cm) y sin separación por sexos; se refieren en particular a la composición específica y los pesos registrados para seis grupos integrantes del alimento principal (anchoítas, mictófidos, merluzas, otros peces, calamares y crustáceos del meso y macrozooplancton) y a su estado de reducción gástrica. A partir de los datos gravimétricos, se determinaron el tamaño (L en cm o mm) y el peso (P en g) individual de las especies del grupo de los peces mediante las ecuaciones de la relación longitud-peso, de acuerdo con las "Tablas de reconstrucción del alimento al momento de ingestión" confeccionadas por el Laboratorio de Ecología Trófica del INIDEP; para el grupo de los calamares (p. ej. *Illex argentinus*), el peso inicial se recalculó sobre la base de las regresiones entre el largo del manto y la longitud de las plumas, estas últimas extraídas de los contenidos estomacales. A los datos obtenidos del muestreo bioestadístico regular y del análisis de los contenidos estomacales se agregaron otros relacionados con la temática del presente trabajo, como son:

- Los pesos del hígado y de las glándulas sexuales de los individuos de merluza común, ambos sexos juntos, para determinar los índices hepatosomático (IH) y gonadosomático (IG).
- Los contenidos lipídico, proteico y calórico en individuo entero, hígado y glándulas sexuales, utilizando a tal fin los datos de composición química (peso húmedo) proporcionados por el Laboratorio de Bioquímica de Organismos Marinos del INIDEP (Aizpún de Moreno y Moreno, 1984; Aizpún de Moreno *et al.*, 1980).
- Los contenidos calóricos de las especies alimento, organismo entero, se calcularon igualmente con los datos de composición

química proximal determinados por el Laboratorio arriba mencionado y también con otros publicados en los años anteriores (Moreno *et al.*, 1990; Angelescu, 1982 pp. 37 y 39; Angelescu y Prenski, 1987 p. 157; Aristizábal Abud, 1987). Los datos calóricos se utilizaron, a su vez, en las estimaciones de los requerimientos trófico-calóricos parciales y total anuales.

Los datos ambientales de mayor interés en el presente estudio, p. ej. la distribución horizontal y vertical de temperaturas, el desarrollo batimétrico de la plataforma y talud continental por zonas latitudinales, la distribución ecológica de las especies alimento y algunas relaciones entre éstos con las migraciones y la ubicación en la columna de agua del habitat trófico de los individuos de merluza común, son los mismos que están detallados en la segunda parte de la serie "Ecología trófica de la merluza común del Mar Argentino" (Angelescu y Prenski, 1987 pp. 18, 43 y 48). En lo que se refiere a los datos estadísticos de capturas comerciales de pesca demersal de altura y del esfuerzo de captura (CPUE), éstos fueron suministrados en gran parte por el Laboratorio de Dinámica de Poblaciones y Evaluación de Recursos Pesqueros del INIDEP (Lic. G.A. Verazay y colaboradores).

### 1.3.- Cálculos estadísticos

Los datos resultantes de los cálculos de la relación longitud-peso, realizados según la ecuación  $P = aL^b$  (Ricker, 1979 p.681) y en particular los valores del exponente b, se utilizaron en el análisis comparativo de la variación en el crecimiento del peso total (Pt-g) del cuerpo, por cada sexo y ambos sexos, estaciones del año y entre años; el *test* del análisis de pendientes de la misma relación se desarrolló según los procedimientos indicados en el manual de Sokal y Rohlf (1979 pp. 496-503). El análisis de la mencionada relación se complementó con la determinación del factor de condición ponderal o "C" (Weatherley y Gill, 1987 p. 15), por meses y zonas latitudinales y batimétricas para individuos de ambos sexos, y

luego, se comparó con el índice metabólico de la relación superficie-peso del cuerpo, sobre la base de determinaciones anteriores (Angelescu y Fuster de Plaza, 1965 Fig. 11). Los datos referentes a los valores de los coeficientes  $a$  y  $b$  de la relación longitud-peso fueron suministrados por el Laboratorio de Muestreo Bioestadístico regular del INIDEP (Lic. G.R. Cañete y colaboradores)

El crecimiento absoluto en longitud y peso se describió sobre la base de los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy determinados por Gaggiotti y Renzi (1990), Giussi *et al.* (1989), Pérez Comas (1982), Villarino (1990) y Wysokinski (1977); se utilizaron especialmente en la formulación del modelo bioenergético de crecimiento en peso para estimar los requerimientos trófico-calóricos anuales (parciales y total) de los individuos de merluza común por clases de edad y estaciones del año (ver en Cap 5.3.1 y Fig. 19 con el diagrama de flujo). El crecimiento diferencial en la longitud y en el peso del cuerpo se analizó por clases de edad, en individuos separados por sexos, mediante la determinación de las tasas instantáneas anuales CL y CP, y lo mismo se analizó con respecto al crecimiento del peso total y del contenido calórico total en individuos ambos sexos, de acuerdo con los valores de las tasas instantáneas diarias correspondientes (Cd-P y Cd-C), utilizando en todos los casos las fórmulas indicadas por Ricker (1975 p. 207 y 1979 pp. 681-683).

La conversión de las clases de longitud total en clases de edad con los valores resultantes necesarios en el ordenamiento y la interpretación de los datos con relación a la estimación del consumo de alimento a nivel individual y poblacional y de los requerimientos trófico-calóricos anuales (parciales y total), se realizó a través de una extrapolación de la longitud media a las edades correspondientes, recurriendo también en este caso a la curva longitud-edad con los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy (Cap. 5.3 y Cap. 6.2).

La programación y el procesamiento computacional de los datos biológicos, bioestadísticos y bioenergéticos se desarrollaron, desde el punto de vista técnico-logístico, por el Laboratorio de Ecología Trófica con una computadora HP modelo 85 y por el Laboratorio de Computación y Estadística (Lic. D. R. Hernández y colaboradores) con las computadoras HP modelo 1000 y HP/PC/AT modelo 286, ambos dependientes del INIDEP.

#### 1.4.- Aplicación de modelos

Dada la gran extensión y diversificación temáticas con relación a esta parte del presente trabajo, se prefirió detallar las referencias metodológicas y bibliográficas en los lugares correspondientes, es decir, en los capítulos 4, 5 y 6. No obstante esta particularidad, conviene hacer aquí algunas especificaciones como una previa introducción a lo expuesto en los capítulos mencionados, principalmente en lo que se refiere al desarrollo metódico de los siguientes temas:

- Determinación de las tasas de evacuación gástrica del alimento ingerido por grupos específicos (p. ej. anchoítas, mictófidios, calamares).
- Consumo anual de alimento a nivel individual calculado por clase de edad mediante la utilización de datos teóricos (modelo bioenergético) y de datos observados de las determinaciones gravimétricas de los contenidos estomacales (modelo de consumo real).
- Estimación del efectivo de los consumidores (biomasas instantáneas y anuales en peso y número de individuos de merluza común) por clases de longitud total para el período 1965-1987 (aplicación del análisis de cohortes y del método de área barrida).
- Estimación del consumo anual de alimento a nivel poblacional por cada uno de los seis grupos integrantes del espectro trófico básico de los individuos de merluza común (clases de 15-75 cm Lt) para el período 1970-1986.

- Estimación de la captura trófica anual (específicas y total) por los efectivos de merluza común durante el período 1970-1986 y análisis estadístico-ecológico de las variaciones ocurridas en relación con las capturas comerciales de pesquerías multi-específicas.

El desarrollo temático anteriormente detallado se apoya en la aplicación de "modelos de simulación" como un procedimiento más apropiado para las estimaciones de índole cuantitativo-tróficas que involucran a los efectivos de merluza común en su ecosistema; además, no hubo la posibilidad de realizar experimentos de alimentación en tanques con individuos de esta especie y tampoco se encontró información bibliográfica disponible sobre el mismo tema que concierne a especies del género *Merluccius* de otros mares del mundo. Por consiguiente, teniendo en cuenta las características biológicas, fisiológicas y ecológicas de los individuos de merluza común y algunas consideraciones generales de varios investigadores (ver los capítulos 4.3, 5.3 y 6.2), resultan ser más indicados en el caso de la especie del Mar Argentino los modelos de Jones (1974a y 1978) aplicados para especies de gádidos del Mar del Norte, que implican un número reducido de parámetros derivados de experimentos de alimentación en acuario, del metabolismo y de la modalidad de crecimiento en peso con relación a los requerimientos trófico-calóricos anuales (consultar además en la lista bibliográfica: Albers y Anderson, 1985; Dwyer *et al.*, 1987; Francis, 1983; Kerr, 1982; Magnusson y Palsson, 1989; Paul *et al.*, 1990a; Prenski, 1980a, 1980b y 1986; Smith *et al.*, 1989).

## **2.- CARACTERÍSTICAS MORFOLOGICO-FUNCIONALES DEL CONDUCTO GASTROINTESTINAL Y CAPACIDAD DE INGESTION DE ALIMENTO**

### **2.1.- Descripción de la morfología general del sistema digestivo de la merluza común**

Con respecto a este tema se consideraron en primer lugar los trabajos realizados con anterioridad por Angelescu (1965), y en los años subsiguientes por Del Río y Palacios (1983) y Díaz (1987). Además, en la contribución de Díaz se estudiaron principalmente las características histológicas e histoquímicas de distintas partes de este sistema. En segundo lugar, es necesario destacar que el sistema digestivo de la merluza común mantiene las mismas características morfológicas descritas para la especie *Merluccius merluccius* de la costa europea del Atlántico y del Mar Mediterráneo (Harder, 1960 p. 6 y 1975, pp. 143 y 156), y que las especies de la familia Merlucciidae se diferencian de las especies de la familia Gadidae (*Gadus morhua*, *Pollachius virens*, etc.) por la falta de apéndices pilóricos desarrollados (Bishop y Odense, 1966; Wagner 1959, p.65). A continuación, se da una breve descripción para la especie del Mar Argentino, limitada de acuerdo con la temática del presente trabajo, sólo al conducto gastrointestinal, lo cual se desarrolló en gran parte sobre la base de datos de los autores anteriormente citados.

a) **Estómago.** Es de tipo "cecal" según las clasificaciones de Bertin (1958 p.1271) y Harder (1975). Se divide en las regiones cardíaca y pilórica; la primera está provista de pliegues longitudinales (primarios y secundarios) continuados desde el esófago y tiene gran capacidad de dilatación en sus tres ejes, con tendencia a la formación de un esferoide cuando se llena totalmente de alimento (Fig. 1). El proceso de la dilatación estomacal está facilitado por la amplia distensibilidad de la pared de la cavidad celomática cuyo tejido muscular presenta una alta tonicidad distónica. Por esta característica, el perímetro de dicha cavidad experimenta variaciones estimadas entre el 37 y 43% con relación a la longitud total del cuerpo, a lo cual debe tenerse en cuenta también el desarrollo volumétrico de las gonadas (Rojo y Capezzani, 1971 p.607). La región pilórica es pequeña y debido al desarrollo considerable de su capa muscular, permite actuar en la trituración y mezcla del alimento parcialmente reducido en la región cardíaca. Desde el punto

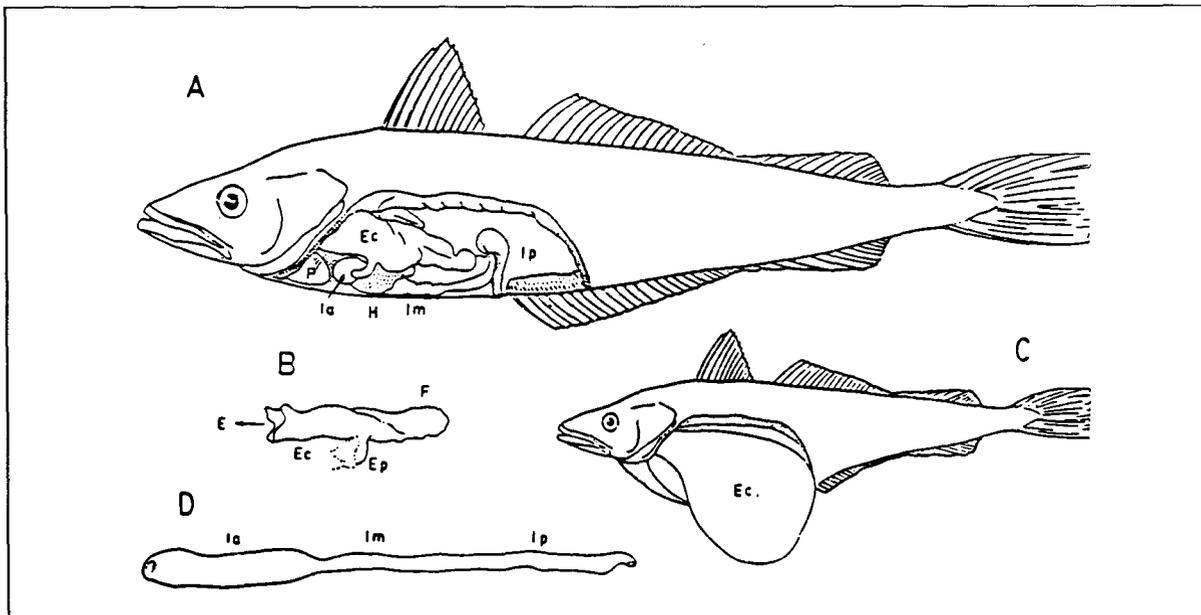


Fig. 1: Disposición esquemática del conducto gastrointestinal en un ejemplar adulto de merluza común (70 cm Lt). **A.** Cavidad celómica abierta. **B.** Estómago sin alimento (contraído). **C.** Estómago repleto de alimento (Ci = 30%). **D.** Intestino extendido en plano horizontal. Abreviaturas: **E** = esófago; **Ec** = estómago cardíaco; **Ep** = estómago pilórico; **F** = fundus; **H** = hígado; **Ia** = intestino anterior; **Im** = intestino medio; **Ip** = intestino posterior; **P** = pericardio.

de vista histológico e histoquímico el epitelio se hace significativamente glandular a partir del esófago; la presencia abundante de células caliciformes coayuda en la formación del bolo alimentario mediante un proceso emulsificante. En la parte apical del estómago se evidencia la existencia de gránulos P.A.S. positivos y de metacromasia (con azul de toluidina), que confirma su acción secretante. Las formaciones glandulares de la región cardíaca presentan un solo tipo de células que producen pepsinógeno y ácido clorhídrico. La región pilórica carece de formaciones glandulares. Toda la organización morfológico-funcional de esta sección del conducto gastrointestinal de la merluza, muestra características propias de los peces grandes predadores, las que permiten la ingestión y digestión de presas de tamaño grande, como por ejemplo, en algunas especies de las familias Gadidae, Siluridae y Esocidae (Bucke, 1971; Harder, 1960; Wagner, 1959; Wander, 1970).

**b) Intestino.** De acuerdo con su diámetro y

estructura interna, se divide en tres secciones: la anterior que es corta, con paredes gruesas provistas en el interior de pequeños pliegues longitudinales; la mediana, más delgada y alargada; y la posterior que forma un codo ascendente antes de desembocar en el orificio anal, sin presentar una región rectal bien definida (Fig. 1). El conducto intestinal al aumentar en longitud durante el ciclo vital de los individuos, desarrolla una dobladura por debajo del estómago y lóbulo izquierdo del hígado, con una disposición en forma de letra "S" achatada. En el lugar de unión de la sección anterior con la región pilórica del estómago, se halla un solo apéndice pilórico rudimentario, con aspecto de una pequeña protuberancia apenas visible (Fig. 1). En los adultos, a partir de la talla de 40 cm Lt, la longitud del intestino acusa con respecto a la longitud total del cuerpo un cociente de amplia variación, comprendido entre el 0,45 y 0,90. En lo que se refiere a la relación de peso entre el del estómago y el del intestino, resulta de los cálculos efectuados que el cociente aumenta conforme a

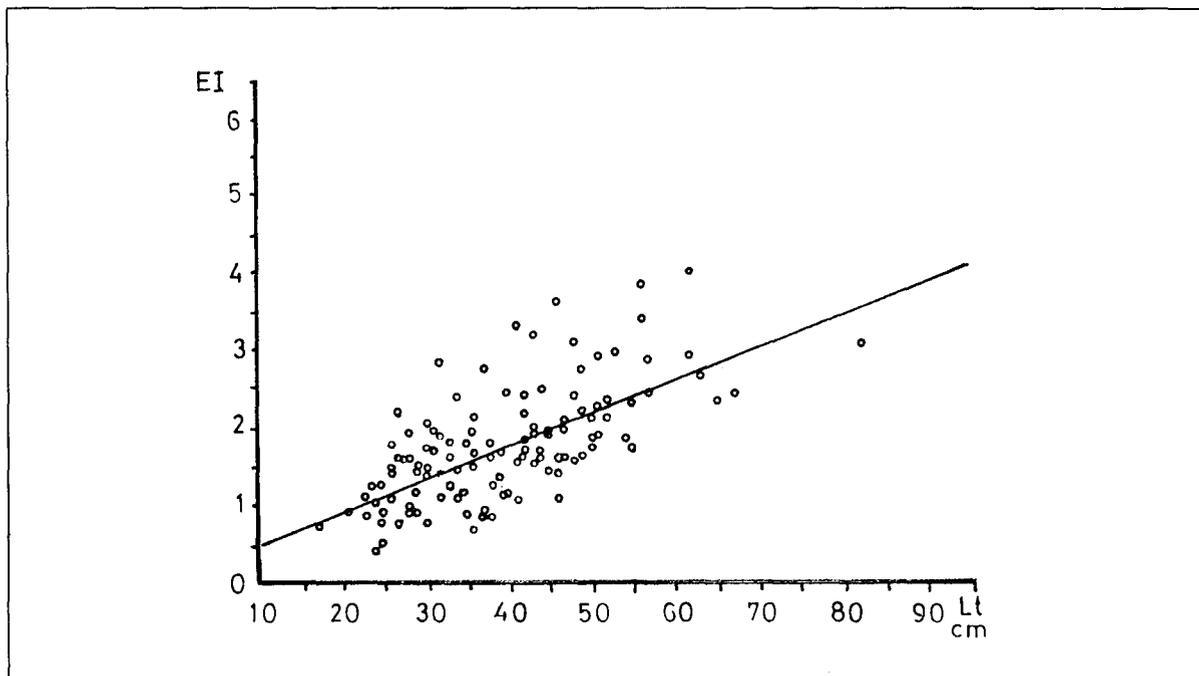


Fig. 2: Distribución del cociente entre los pesos del estómago e intestino (EI) en juveniles y adultos de merluza común (ambos sexos) por clases de longitud total (Lt). Regresión predictiva, ajuste lineal:  $a = 0,069$ ;  $b = 4,299$ ;  $r = 0,68$ .

una función lineal ( $r = 0,68$ ) a medida que aumenta la longitud de los individuos, y que la mayor intensidad de aumento de peso corresponde al estómago (Fig. 2). Esta comprobación deriva de la alta capacidad de ingestión de alimento e indirectamente se deduce que la superficie estomacal es mayor que la del intestino. Microscópicamente, las tres secciones tienen una estructura similar, con diferencias menores en la forma de los pliegues; las microvellosidades de las células absorbentes son P.A.S. positivas, al igual que las células caliciformes que constituyen las únicas formaciones glandulares del intestino. La marcada reacción de fosfatasa alcalina que presenta la capa estriada muestra la importancia de los procesos fisiológicos llevados a cabo a ese nivel.

Las características morfológicas descriptas aquí para los juveniles secundarios y adultos de merluza común, se observan *grosso modo* en los estadios de postlarva y juvenil primario, especialmente por la separación de las regiones cardíaca y pilórica del estómago

y del desarrollo incipiente o avanzado de las dobladuras intestinales (Ciechowski y Weiss, 1974a; Del Río y Palacios, 1983).

## 2.2.- Capacidad de ingestión de alimento y escala de repleción estomacal

Mediante la utilización del cociente de ingestión (CI), se comprobó que la capacidad alcanza sus límites de máxima repleción estomacal entre los valores de 30-33%, significando en este caso que el alimento recién consumido equivale a un tercio del peso real del cuerpo de un adulto de merluza común. Sobre la base de la determinación del cociente de ingestión en individuos de distintas clases de longitud total de varias muestras y con alimento de diferentes especies (anchoítas, mictófidis, peces demersales, calamares), se confeccionó una escala empírica que indica simultáneamente el grado de repleción estomacal, tal como se detalla a continuación:

**CI = 3-10%:** estómago en estado normal de dilatación en sentido anteroposterior del cuerpo; la cantidad de alimento ingerido corresponde a la mitad del volumen de repleción total.

**CI = 11-20%:** estómago en estado de repleción total, las paredes bien dilatadas y el contenido ejerce una cierta presión sobre las paredes de la cavidad sin modificar de manera sensible la altura y el espesor del cuerpo.

**CI = 21-33%:** estómago en estado de repleción excepcional, las paredes bien dilatadas hasta llegar a ser transparentes. Al mismo tiempo se produce una extensión de la cavidad celomática que altera visiblemente la altura y el espesor del cuerpo; el bolo formado por el almacenamiento de las presas, con mayor empuje en los ejes anteroposterior y dorsoventral del cuerpo, ocupa hasta un 90% de la longitud de la cavidad celomática.

La capacidad de ingestión de la merluza le permite ingerir presas de una longitud superior al 50% de su longitud total del cuerpo y de ancho igual al diámetro máximo de la abertura bucal (> 8 cm), o bien presas de menor tamaño, pero en mayor número de individuos\*. En el caso particular de la anchoíta, se encuentran comunmente por cada merluza entre 1-3 ejemplares en el contenido estomacal, y en el estado de repleción total entre 5-10, tratándose de ejemplares con una talla de 130-180 mm Lt y peso de 15-50 g; la suma total de sus pesos como alimento consumido, se estima según el número de las presas y el tamaño del consumidor, entre 40 y 250 g. Estos valores del peso del contenido estomacal corresponden a las merluzas de las clases de 38-55 cm Lt que predominan hasta un 60% en el monto total de las capturas anuales de la pesca comercial argentina; el cociente de ingestión para estas tallas oscila entre el 2 y 15%. Con respecto a

los mictófidios, cuyos límites de variación de tallas son más amplios (50-170 mm Lt), según las especies presentes en el habitat trófico y su grado de abundancia, el número de individuos ingeridos *per capita* varía de 1 a 30 para presas como *Mictophum affine*, *Diaphus dumerilli*, *Electrona sp.*, y de 1 a 6 para *Lampadena sp.* y *Lampanychtus sp.*; el peso total de presas ingeridas por individuo consumidor se estima entre 3-250 g, y por consiguiente, el cociente de ingestión es similar al de la anchoíta. En el consumo de alimento de tamaño grande, el número de presas por cada ingestión se reduce considerablemente con una frecuencia de 1 a 2 individuos de calamares (*Illex argentinus*) con un peso de 100-600 g y de uno de merluza común con un peso de 200-650 g; en cambio, el cociente de ingestión alcanza valores superiores a 15%, principalmente en los adultos de las clases de 45-85 cm Lt. Además, existe una tendencia para un ligero aumento de la capacidad de ingestión de alimento a través de las clases de longitud total de la merluza; un CI = 3-10% es común en los individuos de 35-55 cm Lt, y un CI superior a 15% aparece con mayor frecuencia en los individuos de los grupos de tamaño mediano a grande. Esta característica se evidencia de manera más exacta al realizar una regresión predictiva entre los valores máximos del cociente de ingestión por clases de longitud total de los individuos de las muestras examinadas; del procedimiento estadístico aplicado resultó un ajuste exponencial con un  $r = 0,99$ , tal como se comprueba en la Fig. 3. Algo similar fue señalado en especies de atunes, gádidos y merlúcidos de los mares del hemisferio norte, en las cuales la capacidad de ingestión aumenta con el crecimiento de la talla y del volumen de la cavidad celomática del pez consumidor (Durbin *et al.*, 1983; Magnuson, 1969; Wagner, 1959).

### 3.- PERIODICIDAD DE CONSUMO DE ALIMENTO Y COMPORTAMIENTO TROFICO DE LOS INDIVIDUOS DE MERLUZA COMUN DURANTE EL LAPSO DE 24 HORAS

\* En lo referente a la variación de tamaño en la relación "merluza-especies alimento", examinada por clases de longitud total del predador y la frecuencia relativa de presas, consultar Angelescu y Prenske, 1987 pp. 88-93.

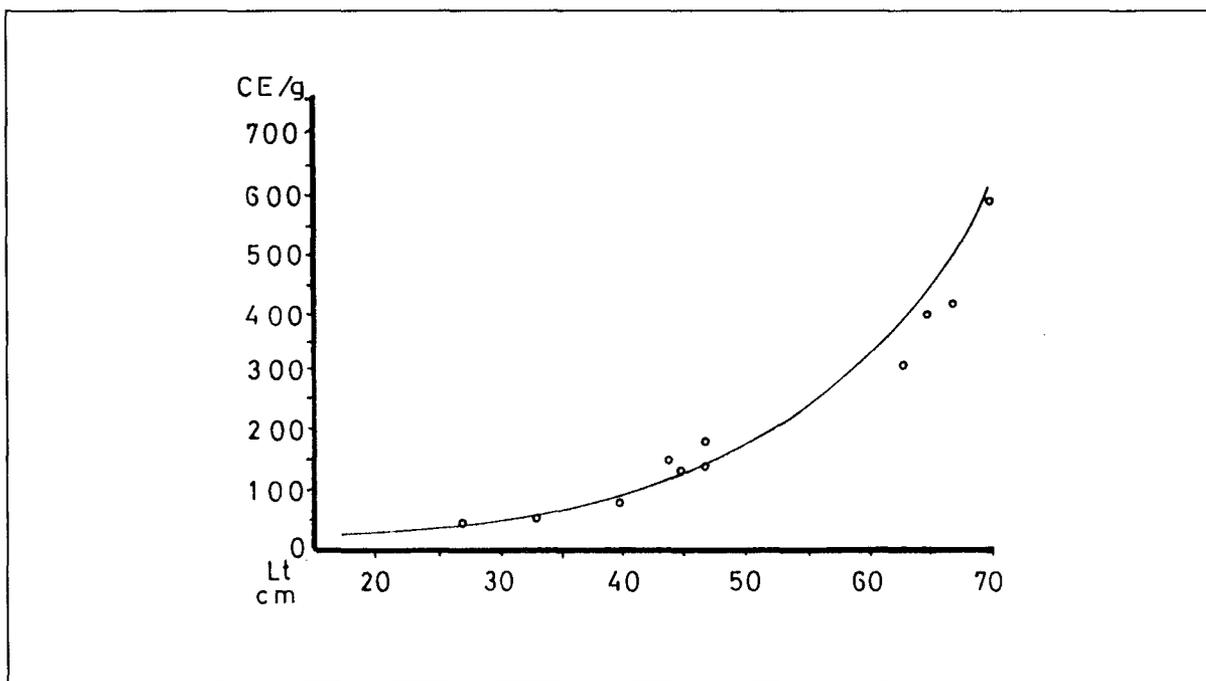


Fig. 3: Regresión predictiva de la relación entre el peso máximo del contenido estomacal (CE/g) y el aumento de tamaño de los individuos de merluza común según clases de longitud total (Lt). Ajuste exponencial:  $a = 7,65$ ;  $b = 6,25$ ;  $r = 0,99$ .

### 3.1.- Interpretación de los registros continuos de ecogramas obtenidos en el lapso de 24 horas

En razón de que los cardúmenes de los adultos de merluza común realizan migraciones de ritmo nictemeral en el plano vertical (Angelescu y Prenski, 1987 p.44), es necesario examinar el comportamiento trófico de los individuos de esta especie entre las horas de obscuridad y de luminosidad por distintos niveles batimétricos del mar. Con el propósito de obtener un patrón básico acerca de la relación entre estas migraciones y la periodicidad de búsqueda y consumo de alimento en el lapso de 24 horas, se confeccionó un cronograma a partir de registros ecoicos continuos y de los estados de repleción estomacal y de reducción gástrica del alimento ingerido, en este caso adultos de anchoíta. El cronograma así esquematizado corresponde a la época cálida del año (noviembre-abril) y a la región de las profundidades inferiores a los 120 m de las plataformas bonaerense y patagónica norte

(36°-44° LS). Se utilizaron en especial los ecogramas obtenidos durante las campañas de los BIP "Dr. E.L. Holmberg" y "Cap. Oca Balda" archivados en el Laboratorio de Hidroacústica Aplicada del INIDEP, y además, se consideraron las interpretaciones de índole similar de Angelescu (1982 p.47), Angelescu y Fuster de Plaza (1965), Burczinski y Wrzesinski (1974 pp. 5-12), Madirolas (1991), Wöhler (1987) y Wrzesinski (1975) referidas a la cronología de las migraciones en el plano vertical de los cardúmenes de merluza común y de anchoíta. En primer lugar, se destacaron en el mencionado cronograma la sucesión de los intervalos horarios de obscuridad y luminosidad del ciclo diario completo, la ubicación batimétrica de los habitats tróficos con los promedios de temperatura, los momentos de concentración y dispersión de los cardúmenes de merluza y anchoíta y el comportamiento trófico de los individuos de la primera especie. De este modo, teniendo en cuenta el cronograma de las migraciones verticales de las dos especies, es decir, del predador y de la presa

con los cambios periódicos del habitat trófico entre las capas demersal y superior del mar, se deducen para el lapso de 24 horas las siguientes posibilidades y modalidades de búsqueda y consumo de alimento por los individuos de merluza común:

- El intervalo de anoecer y de obscuridad total (19:30-04:30 hs). Los cardúmenes de merluza se encuentran durante el crepúsculo vespertino todavía concentrados cerca del fondo a una distancia de 0,50 - 1 m del mismo y su altura varía entre 3 y 6 m; también los cardúmenes de anchoíta presentan un comportamiento similar con la diferencia de que se hallan separados del fondo a una distancia superior a 5 - 10 m y con mayor extensión en la columna de agua hasta la capa intermedia con la termoclina (Fig. 4). Al producirse la obscuridad total (20:30 - 21:00 hs.), los cardúmenes de ambas especies comienzan a desconcentrarse y los individuos ascienden hacia la capa superior con un aumento continuo de la amplitud de dispersión en el plano vertical. Los movimientos de ascen-

so, tanto de la merluza como de la anchoíta duran hasta la medianoche, cuando los individuos de ambas especies se hallan completamente dispersos en la capa superior, generalmente por encima de la termoclina ubicada entre los niveles de 15-30 m; la dispersión de los individuos de anchoíta alcanza mayor amplitud que la de los individuos de merluza, al acercarse los primeros casi a la superficie del mar, mientras que en la capa intermedia los individuos de ambas especies se mantienen al mismo nivel batimétrico, a una distancia de 40-50 m desde el fondo (Fig. 4). La velocidad de cambio batimétrico se estima, término medio, en 20 cm por minuto sobre una amplitud del plano de dispersión vertical de 40 a 50 m en un lapso de 3 a 3:30 horas. Esta situación continúa hasta la aparición del crepúsculo matutino (04:30-05:30 hs) y corresponde con el momento de alimentación intensa de la totalidad de los individuos de merluza mediante la persecución y aprehensión de las presas en estado de dispersión. En las horas nocturnas (22:00-04:30) no se registra más en los

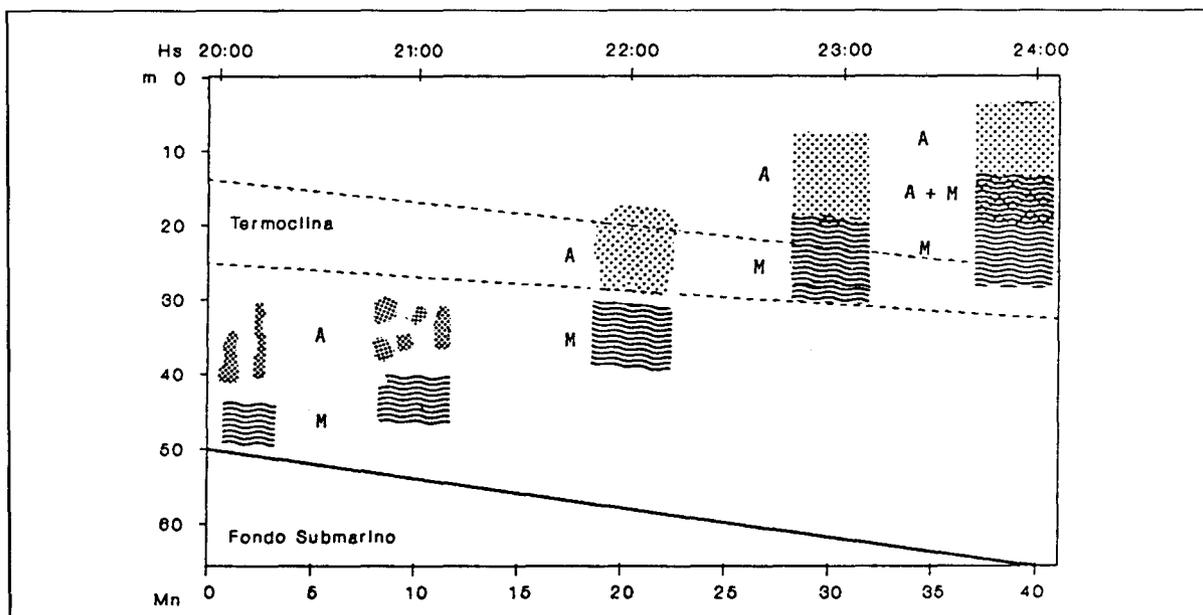


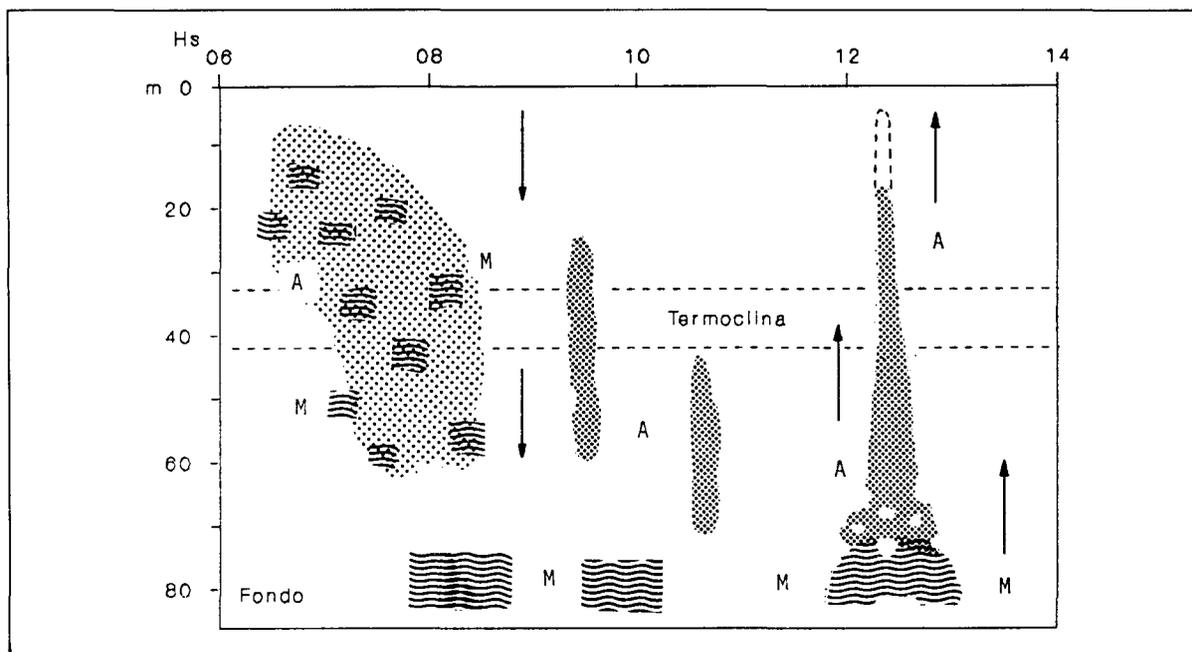
Fig. 4: Los movimientos de ascenso y dispersión de los cardúmenes de merluza común (M) y anchoíta (A) según distintas situaciones horarias y batimétricas en el intervalo de 20:00 a 24:00 horas. Representación esquemática realizada sobre la base de ecogramas seriados obtenidos por el Ingeniero Adrián Madirolas durante la campaña del BIP "Cap. Oca Balda" del INIDEP, el día 5 de diciembre de 1988 en la zona de la latitud 43°40' S.

ecogramas la presencia de cardúmenes de merluza y anchoíta en la capa demersal y tampoco movimientos de ascenso hacia la capa superior del mar.

- El intervalo de amanecer y la luminosidad total (05:00-19:30 hs). Con la aparición del crepúsculo matutino (04:30 - 05:30 hs), los individuos de merluza y anchoíta comienzan a la vez los movimientos de descenso hacia la capa demersal y a concentrarse con la formación de cardúmenes compactados a medida que se llega a las horas de luminosidad total. Los movimientos de descenso son de menor duración y de mayor velocidad de cambio batimétrico que los movimientos de ascenso y prácticamente concluyen en el intervalo de 07:00-08:30 hs, según la variación de la profundidad del mar. Durante las horas del día (09:00 - 18:00) existen dos posibilidades de modalidad diferente en la búsqueda y el consumo de alimento que se desarrollan en las capas superior y demersal por cortos períodos de tiempo, con movimientos de descenso y ascenso por parte de los indivi-

duos de merluza. La primera posibilidad se comprueba para el intervalo del descenso matutino con una modalidad reducida de perseguir y atrapar las anchoítas aún dispersas (Fig. 5). La segunda posibilidad se manifiesta por el ataque concentrado de los individuos de merluza al desagregarse temporariamente de sus cardúmenes compactados cerca del fondo y rodear los bordes inferiores de los cardúmenes de anchoíta ubicados a poca distancia por encima de los de la merluza (Fig. 5). De esta manera se produce un rompimiento del cardumen de la presa que provoca un movimiento de ascenso del mismo hacia la superficie del mar y la dispersión de las anchoítas de la parte rodeada, lo que aumenta la accesibilidad de la merluza para su alimento. En ambos casos, la intensidad de alimentación es reducida para la totalidad de los individuos de merluza, debido principalmente al estado de compactación de los cardúmenes del predador y de la presa.

La descripción del ritmo trófico nictemeral correspondiente a la época cálida del



**Fig. 5:** Los movimientos de descenso y compactación de los cardúmenes de merluza común (M) y anchoíta (A) según distintas situaciones horarias y batimétricas en el intervalo de 06:00 a 14:00 horas. Representación esquemática realizada sobre la base de los ecogramas correspondientes a los meses de la época estival, región intermedia de la plataforma argentina de las latitudes de 38°-42° S.

año en la que se consideró a la anchoíta como alimento principal, es aplicable también para el consumo de otras especies como son las de los grupos mictófidos y calamares. En el caso de este último grupo, se comprobó mediante las mismas técnicas ecográficas, ataques de los individuos de merluza concentrados en las horas de luminosidad cerca del fondo sobre las congregaciones de calamares (*Illex argentinus*) distribuidas por encima de los cardúmenes del predador, especialmente en los días de mayor nubosidad.

Igualmente en la época fría del año (mayo-octubre), los cardúmenes de merluza y las especies alimento (anchoítas, mictófidos, calamares) realizan migraciones de ritmo nictemeral con algunos cambios en la distribución regional y en la cronología de los movimientos de ascenso y descenso de los individuos (Angelescu y Cousseau, 1969 p. 20). Por lo general, aumenta el número de horas de oscuridad crepuscular y total y también la amplitud batimétrica de dispersión de los individuos, cuando los cardúmenes de merluza se hallan concentrados en la región de la plataforma externa y del talud continental del sector bonaerense (150-350 m). Por consiguiente, disminuyen las diferencias térmicas entre las capas superior y demersal, con valores de 1-2 °C, al ocurrir una relativa homogeneización en la columna de agua con tendencia a temperaturas bajas comprendidas entre 5 y 6 °C. Para esta época del año, los análisis de contenidos estomacales evidenciaron índices de "importancia trófica" de valores inferiores (Angelescu y Prenski, 1987 pp. 48-50), debido presumiblemente a la menor disponibilidad de anchoítas y a la mayor duración de reducción gástrica del alimento ingerido (ver más adelante Cap. 4.2).

Por otra parte, se tuvo la oportunidad de efectuar un examen comparativo de los rendimientos horarios de captura diurna y nocturna de 4 buques factoría ("Bonn" y "Broelmann" de la República Federal de Alemania, y "Rokko Maru" y "Banshu Maru" de Japón) que operaron entre julio de 1978 y marzo de 1979 por medio de contratos con el

Gobierno Argentino, en distintas áreas de pesca de la plataforma y talud continental comprendidas entre las latitudes de 40°-54° S y las profundidades de 50-450 m (Bellisio y Aguirre 1979). Los valores mayores de dichos rendimientos corresponden a la pesca diurna con una variación de 50 a 94% de la captura total de un día de pesca de 24 horas, lo que confirma a su vez la concentración diurna de los individuos de merluza común en la capa próxima al fondo y la dispersión nocturna en la capa superior del mar. La variación del rendimiento horario se debe relacionar principalmente con la variación de la profundidad, la latitud y las estaciones del año.

Del examen cronológico de las migraciones verticales en el lapso de 24 horas, es posible llegar a ciertas deducciones en lo que se refiere a la duración del tiempo utilizado durante los movimientos de ascenso y descenso y de la permanencia en cada uno de los hábitats tróficos (capa demersal y capa superior) de los individuos de merluza común. Los movimientos de ascenso y descenso insumen una duración aproximada de 5-6 horas en los meses de ambas épocas del ciclo anual en la región de profundidades menores a 150 m de la plataforma interna, mientras que en la región de la plataforma externa y del talud continental el tiempo utilizado se alarga sobre todo en los meses de la época fría, cuando los movimientos de ascenso comienzan a horas más tempranas (17:00 - 18:00) y los de descenso en horas más tardías (07:00-08:00). La permanencia de los individuos en la capa superior del mar se puede establecer para los meses de la época cálida entre 5-6 horas y en la capa demersal entre 10-12 horas; por el contrario, esta situación se invierte en la época fría a favor del hábitat trófico de la capa superior, con una permanencia de los individuos en el intervalo de 22:00-08:00 horas aproximadamente. Es necesario destacar que las migraciones en el plano vertical se combinan al mismo tiempo con las migraciones en el plano horizontal, en razón de que los movimientos de ascenso y descenso de los individuos en el lapso de 24 hs se efectúan sobre una diagonal entre las capas demersal y

superior del mar de distancia variable con relación a la amplitud batimétrica entre ambas capas (ver más adelante Cap. 5.3.4).

### 3.2.- Caracterización ecológica del comportamiento trófico noctemeral de los cardúmenes de merluza común

Las interpretaciones realizadas con respecto a los movimientos de ascenso y descenso de los cardúmenes en el lapso de 24 horas permiten lograr una caracterización en sentido ecológico del comportamiento trófico de los individuos de esta especie que se basa en gran parte en la relación predador-presa y el horario de la fotoperiodicidad, tal como se sintetiza a continuación.

- El encuentro y el consumo de alimento, principalmente de anchoítas, es factible durante el lapso de 24 horas tanto en la etapa de dispersión como en la etapa de concentración de los cardúmenes de merluza (predador) y de anchoítas (presa), debido a la presencia de los individuos de ambas especies en dos hábitats tróficos de ubicación batimétrica diferente, separados en los meses de la época cálida por la termoclina.
- La mayor intensidad de consumo de alimento corresponde a los momentos de permanencia de los individuos del predador y de la presa en la capa superior del mar durante el intervalo nocturno, con la estrategia de perseguir y atrapar a los individuos dispersos de la presa, que también se hallan alimentándose.
- La menor posibilidad de consumo de alimento ocurre durante los movimientos de ascenso y descenso de los cardúmenes del predador y de la presa en la capa demersal del mar, en el intervalo diurno, cuando los cardúmenes de ambas especies están en estado de compactación y separados a poca distancia en la columna de agua.
- La estrategia de búsqueda y consumo de alimento en la capa demersal consiste en ataques aislados por los individuos del predador sobre los bordes inferiores de los cardúmenes compactados de la presa, al producirse una desconcentración temporaria de los individuos del predador y de la presa con movimientos de ascenso de amplitud batimétrica reducida.
- No existe una superposición total en el plano vertical de las migraciones entre los individuos del predador y de la presa. Durante las horas nocturnas la dispersión de la presa se extiende casi hasta la superficie del mar, mientras que la dispersión del predador es de menor amplitud batimétrica. En las horas diurnas, los cardúmenes compactados del predador y de la presa se mantienen algo separados en la capa demersal; los del predador tienen menor altura (3-6 m) y se hallan más cerca del fondo, en cambio los cardúmenes de la presa se extienden hasta las capas intermedia y superior, alcanzando por la tanto mayor altura (20-60 m). De esta separación batimétrica parcial resulta una zona temporaria de refugio y protección de la presa.
- La duración de permanencia de los individuos del predador en la capa superior del mar (= capa de dispersión trófica) varía con el ciclo de las estaciones del año, es decir con el número de horas del intervalo de oscuridad total. Es más corta en los meses de primavera y verano, de 5 a 6 horas, no obstante correspondiendo para estas estaciones del año mayor densidad y accesibilidad de alimento, principalmente anchoítas y calamares. En los meses del invierno, la permanencia es de mayor duración, de hasta 10 a 12 horas, pero disminuyen la densidad y la accesibilidad de las especies alimento.
- La periodicidad de ingestión de alimento de los individuos de merluza y las tasas de evacuación gástrica son dependientes en cierta medida de las variaciones térmicas estacionales en los planos horizontal y vertical de los hábitats tróficos. En los meses de la época cálida, los individuos de esta especie experimentan en el lapso de 24 horas cambios térmicos en la columna de agua con una amplitud de 7 a 10 °C ( $T^\circ$  capa demersal = 5-6 °C,  $T^\circ$  capa superior = 12° -16°C), mientras que en la época fría la amplitud es reducida, de 1 a 2 °C ( $T^\circ$  capa demersal = 5-6 °C,  $T^\circ$  capa superior = 6-7

°C). A su vez, los cambios hacia temperaturas bajas influyen negativamente en las tasas de consumo de alimento.

Los patrones del comportamiento trófico nictemeral así esquematizado en el presente capítulo, son aplicables para todas las áreas de distribución de la merluza común en el Mar Argentino y para ambas épocas del ciclo anual, sobre todo en las definidas por termoclinas (ver también Angelescu y Prenski, 1987 pp.18 y 160). Sin embargo, en las estimaciones e interpretaciones a este respecto se deben tener en cuenta las variaciones latitudinales, batimétricas y térmicas de los hábitats tróficos, la especificidad y el grado de abundancia del alimento principal, y la densidad de los cardúmenes de merluza a través de las estaciones del año. Concluyendo, es dable destacar que la especie del Mar Argentino presenta desde el punto de vista comparativo, características similares con el comportamiento trófico nictemeral de otras especies de merlúcidos y gádidos, como son por ejemplo, *Merluccius productus* de la costa pacífica de América del Norte (McFarlane y Beamish, 1985; Outram y Haegele, 1972; Stauffer, 1985), *M. bilinearis* de la costa atlántica del mismo continente (Bowman y Bowman, 1980; Durbin *et al.*, 1983; Sherstyukov y Nazarova, 1991), *M. capensis* y *M. paradoxus* de la costa oeste de África del Sur (Konkhina, 1989; Payne *et al.*, 1987; Prenski, 1980b), y *Micromesistius poutassou* del Mar del Norte (Dengbol y Munch-Petersen, 1985).

#### 4.- ESTIMACION DEL CONSUMO DE ALIMENTO A NIVEL INDIVIDUAL

##### 4.1.- Consideraciones bibliográficas relacionadas con el tema

La cuestión más difícil en la alimentación de los individuos de merluza común, es la de determinar la duración de digestión del alimento consumido con las tasas correspondientes hasta la evacuación gástrica total y el lapso transcurrido hasta la nueva ingestión. En la bibliografía de la especialidad no se

encontró información a este respecto sobre las especies del género *Merluccius* originada de experimentos en acuario; por lo tanto, es necesario hacer algunas consideraciones bibliográficas que conciernen a otras especies de peces, que por sus aportes se podrían relacionar con el tema desarrollado en este capítulo. En la actualidad, se dispone de una amplia información derivada principalmente de experimentos en acuario que tienen aplicación a la piscicultura de especies de aguas dulces y marinas y mucho menos a poblaciones del ambiente natural (Fänge y Grove, 1979; Jobling, 1981). No obstante la particularidad señalada, algunos datos experimentales y modelos matemáticos que involucran especies de peces carnívoros e ictiófagos de aguas templadas y frías de las familias Salmonidae, Gadidae, Pleuronectidae y Bothidae son orientativos en el caso de la alimentación de la merluza común. Así por ejemplo, Jobling (1981) y Persson (1986) realizaron desde estos puntos de vista un análisis crítico sobre la base de un estudio comparativo de los datos de varios investigadores, con la finalidad de definir las ecuaciones más adecuadas para el cálculo de las tasas de evacuación gástrica y de la ración diaria de consumo de alimento. Además, el primer autor destacó la necesidad de medir tres parámetros importantes, a saber: el grado de repleción estomacal al principio del muestreo o del experimento; el grado de repleción estomacal después de un determinado intervalo de tiempo; y la tasa instantánea de evacuación gástrica.

Con respecto a la predicción de la modalidad funcional en la evacuación gástrica se ajustan generalmente tres tipos de modelos tal como se pone de manifiesto de la mayoría de los trabajos experimentales y analítico-comparativos relacionados con el tema. Según la bibliografía consultada\*, las expresiones matemáticas aplicables se describen a partir de

\* Ver en la lista bibliográfica: Boisclair y Legett, 1988; Bordeur y Percy, 1987; Bromley, 1987; Cochran, Eggers y Elliott, 1979; Durbin y Durbin, 1980; Durbin *et al.*, 1983; Eggers, 1977; Elliott y Persson, 1979; From y Rasmussen, 1984; Hall, 1987; Jobling, 1981; 1986 y 1987; Olson y Mullen, 1986; Pauly, 1989; Pennington, 1985; Ruggcrone, 1989; Simenstad y Cailliet, 1986.

la relación entre la superficie y peso del cuerpo de las especies alimento, de acuerdo con las siguientes funciones:

- Desarrollo de un modelo exponencial cuando el alimento está constituido por piezas de tamaño reducido (p. ej. sardinas, anchoítas, alevinos y juveniles de peces, crustáceos del macrozooplancton).
- Desarrollo de un modelo lineal cuando el alimento es de gran tamaño (p. ej. calamares y peces grandes), sea una pieza o dos piezas ingeridas al mismo tiempo.
- Entre estas dos funciones existen otras formas de expresión matemática, siendo lo más común el modelo de raíz cuadrada.

Los primeros dos modelos son los más frecuentemente utilizados tanto en las investigaciones experimentales en acuario como en las referentes a las poblaciones del ambiente natural de especies de peces, por ofrecer la posibilidad de una mejor estimación funcional de las tasas de evacuación en un determinado horario (Boisclair y Leggett, 1988; Cochran, Eggers y Elliott, 1979; Pennington, 1985; Worobec, 1984). En todas estas situaciones y aún más cuando se trata de la elección de los modelos, se deben tener en cuenta los factores dependientes de la variabilidad del proceso fisiológico de evacuación gástrica\*, entre los cuales se mencionan a los siguientes:

- Temperatura ambiental (constante o en escala de amplia variación).
- Tamaño del pez consumidor y el volumen del estómago en relación con la longitud y el peso del cuerpo de las especies alimento.
- Características morfológicas y fisiológicas del conducto gastrointestinal del pez consumidor y su requerimiento trófico calórico.

\* Con respecto a los factores considerados, ver en la lista bibliográfica : Bagge, 1977; Basimi y Grove, 1985a y 1985b; Brett, 1979; Durbin y Durbin, 1980; Edwards, 1971; Fletcher *et al.*, 1984; Flowerdew y Grove, 1979; Garber, 1983; Gwyther y Grove, 1981; Jobling, 1980; Jobling y Spencer Davies, 1979; Jobling *et al.*, 1977; Jones, 1974a; Medved, 1985; Swenson y Smith, 1973.

- Espectro trófico del pez consumidor y el comportamiento en la frecuencia de ingestión de alimento en el lapso de 24 horas.
- Cantidad de alimento ingerido en un momento dado y duración de la formación del bolo alimenticio en el estómago y la ración diaria.
- Tamaño, estructura morfológica y composición química de las especies alimento; incluidos el valor energético y el grado de digestibilidad.

De los factores aquí enumerados, los más importantes con relación a la duración de digestión son la temperatura ambiental, la composición química del alimento, la frecuencia de ingestión y el tamaño de la ración (Fänge y Grove, 1979 pp. 200 y 212; Kapoor *et al.*, 1975 pp. 184-189); todo esto en conjunto influye a su vez en la variación de las tasas instantáneas de evacuación gástrica (Paul *et al.*, 1990a y 1990b; Ruggerone, 1989; Smith *et al.*, 1989; Tyler, 1970). En lo que se refiere a especies de gádidos marinos (*Gadus morhua*, *Melanogrammus aeglefinus*, *Merlangius merlangus*, *Pollachius virens*) con alguna similitud al comportamiento trófico de las del género *Merluccius*, se comprueba que la duración de digestión gástrica puede llegar a un máximo de hasta 72 horas y la digestión total (gastrointestinal) hasta 120 horas a temperaturas comprendidas entre los 5 y 12 °C, correspondiendo los intervalos mayores a los valores térmicos inferiores (Daan, 1973; Jones, 1974a p.226; Tyler, 1970; Wagner, 1959).

#### 4.2.- Observaciones directas sobre la modalidad de reducción gástrica del alimento ingerido por los individuos de merluza común realizadas en el lapso de 24 horas

##### 4.2.1.- Consumo de anchoítas

Los análisis del contenido estomacal de muestras de merluza provenientes de los

lances de pesca de distintas fechas y horas del día de los meses de la época cálida del año (diciembre-abril) efectuados en las regiones interna y externa de la plataforma bonaerense, permitieron estudiar la modalidad de transformación morfológica y reducción del peso del alimento constituido por individuos adultos de anchoíta (120-180 mm Lt). Entre los momentos de ingestión de alimento y evacuación total del contenido estomacal se observan diferencias notables en la transformación morfológica de las partes integrantes del cuerpo de las presas, que se pueden concretar en seis estados de reducción gástrica con el siguiente desarrollo:

- Doblamiento del cuerpo de las presas y desprendimiento de las escamas que se producen después de la ingestión por la acción mecánica de las paredes del estómago del predador.
- Digestión cutánea avanzada por la acción de los fermentos gástricos sobre la epidermis y dermis del tronco del cuerpo y las membranas de las aletas y de los ojos; rotura de la cavidad celomática sobre su borde ventral y la evaginación del intestino.
- Reducción de la pared muscular de la región lateroventral del cuerpo correspondiente a la cavidad celomática y destrucción parcial de la cabeza.
- Reducción avanzada de la región dorsal de la cavidad celomática y de los órganos viscerales con el desprendimiento parcial de la columna vertebral.
- Separación total de los flancos musculares laterales del tronco del cuerpo en forma de filets, también de los huesos de la cabeza (mandíbulas y arcos branquiales) y de los cristalinios oculares.
- Transformación del contenido estomacal en una masa pastosa y grasosa de color gris claro (quimo) en la cual se reconocen escamas, vértebras, radios de aletas, partes óseas de la cabeza, otolitos y cristalinios oculares.

De la descripción realizada, se eviden-

cia que la modalidad de reducción de las presas ingeridas es al comienzo de mayor acción en los tejidos epidérmicos, y luego aumenta en los tejidos musculares y adiposos hasta su desintegración y formación del quimo, momento cuando se produce la evacuación gástrica total. Por lo general, la escala de los seis estados diferenciados coincide con las escalas de varios autores en el caso de consumo de peces pequeños y en el desarrollo de algunas se consideraron la temperatura ambiental y el número de horas transcurridos hasta el vaciamiento del estómago\*. Al relacionar los estados de transformación morfológica del cuerpo de las anchoítas ingeridas con la reducción progresiva del peso individual a partir del estado fresco o inicial (= 100%), fue posible confeccionar otra escala más sencilla en sentido de su utilización, de solamente tres estados, tal como se especifica:

- Anchoítas al principio de digestión, con una reducción del peso inicial entre 5-10% (= estados 1°-2° de la escala anterior).
- Anchoítas en estado semidigerido en el que persisten aún el tronco del cuerpo sin vísceras y la parte superior de la cabeza (neurocraneal), con una reducción del peso inicial de alrededor de 50% (= estados 3°-4° de la escala anterior).
- Anchoítas en estado de digestión avanzada hasta la desintegración total del tronco y de la cabeza, con una reducción del peso inicial hasta un 85-90% (= estados 4°-5° de la escala anterior).

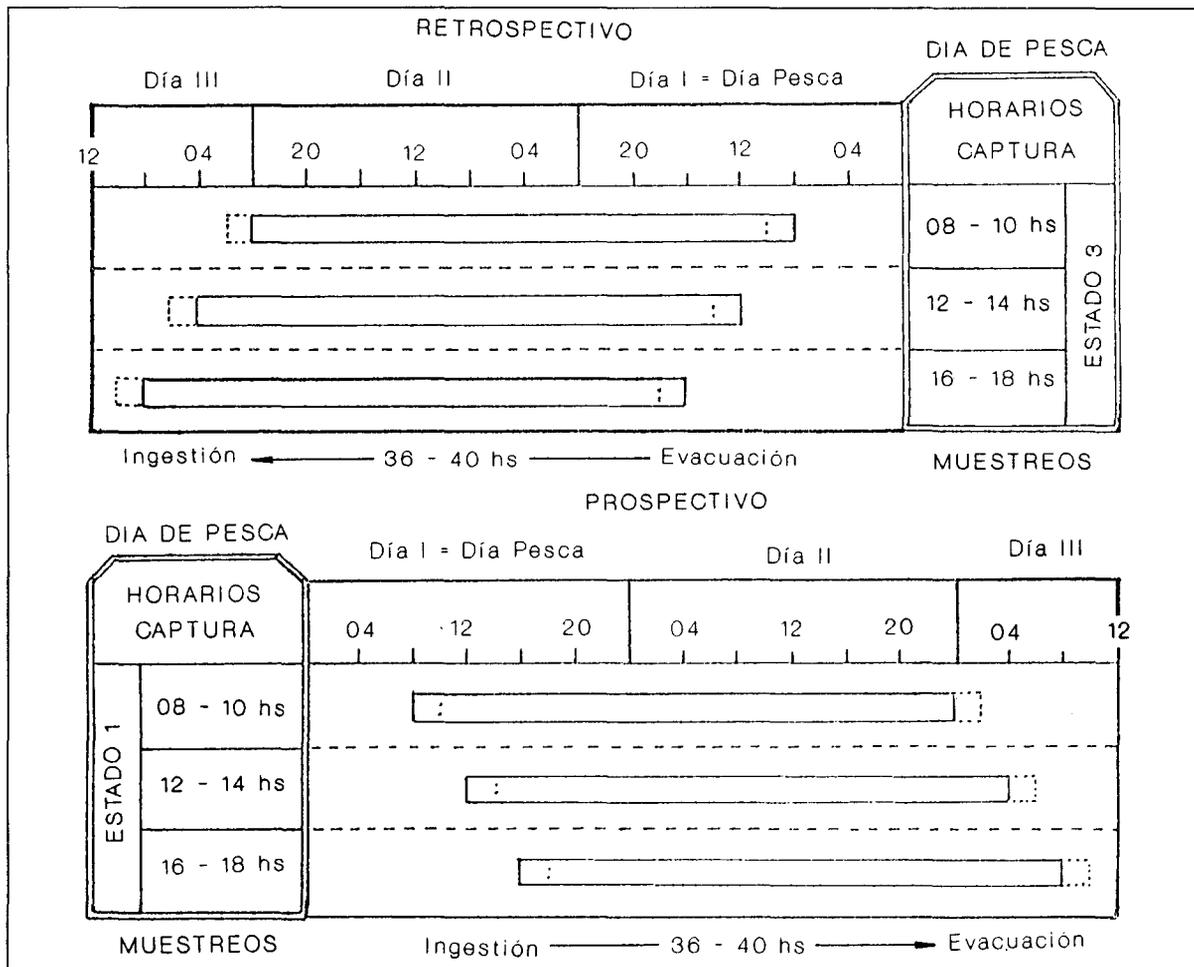
Sobre la base de la escala de tres estados, se realizó un cotejo estadístico con los datos de las determinaciones gravimétricas de las anchoítas extraídas del contenido estomacal de individuos de merluza de varias muestras con un N total de 900 (= 100%) obtenidas de los lances de pesca en las horas del día (06:00-18:00), el cual arrojó los siguientes resultados:

\* Consultar en la lista bibliográfica: Bromley, 1987 p. 504; Daan, 1973 p. 486; Edwards y Bowman, 1979 p. 397; Herting y Witt, 1968 p. 27; Lambert, 1985 p. 817; Magnuson, 1969 p. 384; Molnar *et al.*, 1967 p. 145; Wagner, 1959 p. 67.

- El estado primero, con una representación de 14,14%;
- El estado segundo, con una representación de 34,39%;
- El estado tercero, con una representación de 51,47%.

De esta representación, se evidencia que los estados segundo y tercero son los más frecuentes (= 85,96%) y que el bajo porcentaje del estado primero se debe al hecho de que en las horas de luminosidad el consumo de anchoí-

tas se reduce considerablemente; además, el alimento en estado primero se encontró en el contenido estomacal mezclado con alimento en estado tercero. Luego, al comparar los resultados obtenidos con la secuencia horaria de los lances de pesca, se comprobó que el estado primero tuvo mayor frecuencia en las horas de mañana hasta después del mediodía, mientras que los estados segundo y tercero se mantuvieron en forma alternante casi con la misma representación en todas las horas del día, con un ligero aumento en el intervalo de 14:00-18:00 horas.



**Fig. 6:** Cronograma con la ubicación "retrospectiva" y "prospectiva" de los momentos de ingestión y evacuación del alimento anchoí- a partir de los estados 1 y 2 de la segunda escala de reducción gástrica identificados en un día de pesca, según los horarios de las capturas de los individuos de merluza común muestreados a borde de buques pesqueros.

Teniendo en cuenta la similitud de la modalidad de reducción gástrica de las anchoítas detallada en la segunda escala con los resultados de algunas investigaciones experimentales con especies de peces carnívoros en temperaturas diferentes\*, es posible ubicar mediante el empleo de un cronograma el horario aproximado de los momentos de ingestión de alimento y de evacuación gástrica correspondientes, a partir de los horarios de captura de las merluzas muestreadas en un mismo día de pesca (Fig.6). Con tal propósito, se asumió un promedio térmico de 8 °C entre los límites de 6 y 16 °C de la columna de agua durante la época cálida del año, en razón de que los individuos adultos de merluza permanecen en cada uno de los hábitats tróficos un 40% del lapso de 24 horas. La comparación de los resultados obtenidos sobre la modalidad de disminución del peso de las anchoítas de los contenidos estomacales permite además, hacer las siguientes inferencias:

- El proceso de reducción gástrica se desarrolla conforme a una curva de ajuste exponencial negativo, con tasas de mayor velocidad en las primeras horas (5-7) después de la ingestión del alimento.
- A una reducción gástrica del peso del alimento hasta 50% corresponde una duración de ingestión de 10 a 12 horas.
- La evacuación gástrica total (estado sexto de la primera escala) podría alcanzar una duración dos veces mayor que la estimada para la etapa de 10 a 50% de reducción del peso del contenido estomacal.
- Los individuos de merluza pueden ingerir de nuevo alimento cuando su contenido estomacal se encuentre entre los estados segundo y tercero de reducción gástrica de la segunda escala.

Como un factor positivo de la velocidad de reducción gástrica se debe considerar

\* Ver en la lista bibliográfica: Basimi y Grove, 1985a ; Brodeur y Percy, 1987; Bromley, 1987; Daan, 1973 ; Elliott, 1972; Jobling y Spencer Davies, 1979); Ruggerone 1989; Tyler, 1970.

asimismo la posible acción de las enzimas del conducto gastrointestinal de las anchoítas ingeridas sobre las paredes de su propia cavidad celomática. Esta aseveración coincide con las características de los estados segundo y tercero de la primera escala de reducción gástrica y también se la puede reforzar con los resultados de las investigaciones experimentales de Establier y Gutiérrez (1978) sobre la actividad proteolítica en los individuos de la especie *Engraulis encrasicolus* del Mar Mediterráneo. En lo que se refiere a los meses de la época fría del año (mayo-octubre), cuando la temperatura en la columna de agua tiende a uniformizarse entre los límites de 5-7,5 °C, se entiende de acuerdo con los datos de la bibliografía anteriormente citada, que la duración de la evacuación gástrica total se debe extender hasta el segundo o tercer día desde el momento de la ingestión de alimento, sobrepasando así un lapso mayor de 35 - 40 horas de digestión (Fig. 6).

#### 4.2.2.- Consumo de mictófidios

Durante una campaña del INIDEP con el BIP "Dr. E.L. Holmberg" para determinar el poder de pesca en las pesquerías de merluza común llevada a cabo en el mes de julio de 1981 en un área restringida de la plataforma bonaerense, ubicada entre los 38°20' S y 53°20' W y las isobatas de 120-180 m, se analizaron de manera seriada los contenidos estomacales de individuos de merluza capturados en un mismo día de pesca. El alimento estaba constituido por especies de mictófidios de los géneros *Diaphus*, *Electrona*, *Symbolophorus*, *Gymnoscopelus* y *Myctophum*, con una variación de talla de 50 a 100 mm de largo y con dominancia total en el contenido estomacal de los individuos de las clases de 30 a 50 cm Lt. Por cada lance de pesca de los cinco realizados en el intervalo de 08:00-18:00 hs, se determinó el peso promedio del contenido estomacal en su estado de reducción, y además, se estimó el valor teórico del peso inicial correspondiente al momento de ingestión de alimento. Se asumió en este caso la hipótesis de que los mictófidios

fueron comidos en horas nocturnas (24:00-04:00) en la capa superior del mar; los muestreos matutinos evidenciaron un contenido estomacal caracterizado por los estados de "comienzo de digestión" y "comienzo de evacuación gástrica", y en las horas más tardías aumentó la frecuencia de trozos de miómeras desmenuzados del tejido muscular del cuerpo de las presas. Luego, para cuantificar la

modalidad de reducción del peso del contenido estomacal, con los datos del muestreo ordenados por dos grupos de tamaño de las merluzas extraídas de las capturas, se realizaron los cálculos estadísticos mediante la utilización de una regresión funcional entre el peso de los mictófidos en distintos estados de reducción gástrica y el intervalo transcurrido desde 04:00 a 18:00 horas que arrojaron los siguientes

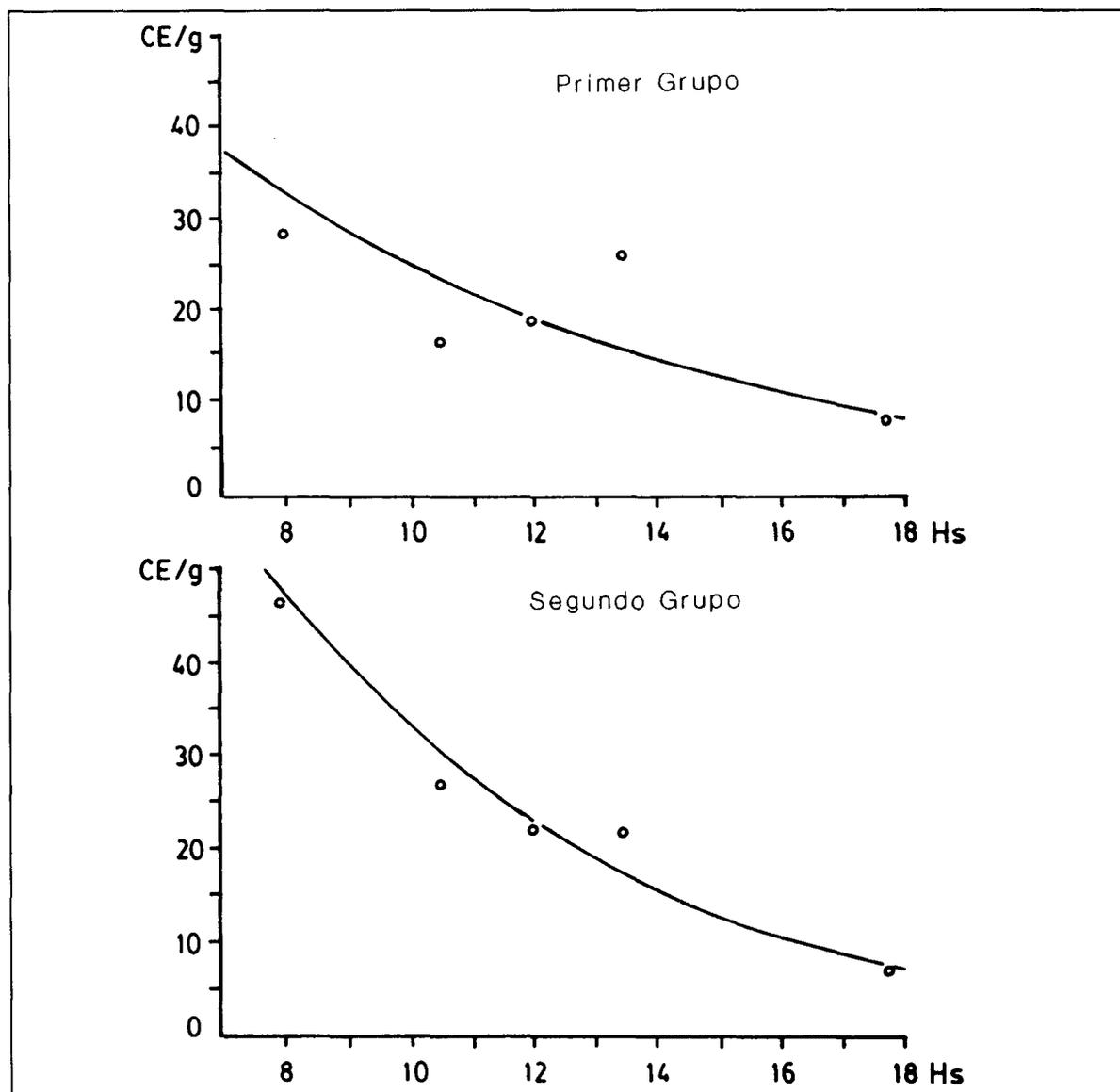


Fig. 7: Modalidad de reducción gástrica del alimento "mictófidos" en dos grupos diferentes de tamaño de merluza común. Regresión funcional, ajuste exponencial: Primer grupo (30-39 cm Lt),  $a = 96,5$ ;  $b = - 0,136$ ;  $r = 0,79$ ; segundo grupo (40-49 cm Lt),  $a = 213,04$ ;  $b = - 0,187$ ;  $r = 0,78$ .

resultados:

- Para el grupo de los individuos de merluza de las clases de 30-39 cm Lt (Pt promedio del predador = 366 g; N promedio de presas en el contenido estomacal = 5,75; CI promedio = 14,2%). A partir de un peso inicial promedio de 56 g de alimento por individuo (valor teórico), se obtuvo una curva cuyo mejor ajuste corresponde a un modelo exponencial con un  $r = 0,79$  (Fig. 7); después de un lapso de 18 horas, se estimó un peso del contenido estomacal de 8,4 g, lo que significa una reducción de 84 % del peso inicial reconstruido al momento de las 04:00 hs. La tasa instantánea de evacuación gástrica se determinó en 0,136.
- Para el grupo de los individuos de merluza de las clases de 40-49 cm Lt (Pt promedio del predador = 744 g; N promedio de presas en el contenido estomacal = 9,15; CI promedio = 11,5%). En este caso, el ajuste exponencial ( $r$ ) resultó = 0,98 a partir de un peso inicial promedio de 101 g de alimento por individuo (Fig. 7); después de un lapso de 18 horas, se estimó un peso del contenido estomacal de 7,4 g o sea una reducción de hasta 92% del peso inicial del alimento reconstruido al momento de las 04:00 hs. La tasa instantánea de evacuación gástrica se determinó en 0,187.

Los ecogramas registrados durante las horas de los lances de pesca señalaron la concentración de los cardúmenes de merluza en la capa demersal cerca del fondo, y que después de las 18:00 hs los individuos comenzaban los movimientos de ascenso hacia la capa intermedia sin haberse marcado la presencia de cardúmenes de otras especies alimento. La temperatura de las capas demersal e intermedia se hallaba entre los 5,5-7 °C y la de la capa superior algo por encima de los 7 °C.

Los datos cuantitativos calculados para cada grupo de tamaño de los individuos de merluza evidencian en cierta medida tasas altas de evacuación gástrica, si se tienen en cuenta la temperatura ambiental, los valores de los cocientes de ingestión (CI) y el número de horas transcurridas en el intervalo de las

observaciones. Este hecho se puede atribuir al número menor de los individuos examinados ( $N = 240$ ) que en realidad han consumido alimento en momentos de distintas horas nocturnas (24:00-04:00) y a la gran variación del peso inicial de los contenidos estomacales. No obstante estas particularidades, los resultados logrados permiten destacar tres características con respecto a la modalidad de reducción gástrica del alimento "mictófidós", tal como se especifica a continuación:

- Las curvas correspondientes al desarrollo de reducción gástrica del peso del alimento ingerido describen para la merluza común el mismo tipo de ajuste exponencial negativo comprobado mediante experimentos en acuario a temperaturas diferentes dentro del rango de 5° - 15°C por Tyler (1970, Fig.1) con juveniles de *Gadus morhua* y por Ruggerone (1989, Fig.1) con juveniles de *Oncorhynchus kisutch*. A un modelo similar llegaron también Fletcher *et al.* (1984) para la especie *Limanda limanda* y Smith *et al.* (1989) para la especie *Theragra chalcogramma* alimentadas con raciones de distinto tamaño a temperaturas en una escala variable.
- La mayor intensidad de reducción gástrica del alimento ingerido de hasta un 50% del peso inicial, corresponde a las primeras 5-6 horas desde el comienzo de las observaciones a bordo del buque de investigación; este porcentaje se ubica entre los límites térmicos de 5°-10°C de Tyler (1970) y Ruggerone (1989) para el mismo intervalo de tiempo.
- La diferencia de las tasas instantáneas de evacuación gástrica entre ambos grupos de tamaño de merluza, con un valor mayor para los individuos del segundo grupo, coincide con las comprobaciones de Jones (1974a) concernientes a especies de Gadidae, de Brodeur y Percy (1987) a la especie *Oncorhynchus kisutch*, y de Basimi y Grove (1985a), Flowerdew y Grove (1979), Jobling y Spencer Davies (1979) y Jobling *et al.*, (1977) a especies de Pleuronectidae y Bothidae, derivadas en todos los casos de experimentos en acuario con dietas controladas.

#### 4.2.3.- Consumo de calamares

La reducción del peso del contenido estomacal constituido por individuos de la especie *Illex argentinus* (calamar argentino o común) se estudió con la misma metodología que en el caso de consumo de mictófidios. Las investigaciones se desarrollaron igualmente a bordo del BIP "Dr. E.L. Holmberg" durante una campaña del mes de febrero de 1989 llevada a cabo en la región de la plataforma interna del sector patagónico norte (43°30' S/63°30' W, profundidad 90 m), con realización de análisis de contenidos estomacales de muestras seriadas de merluza obtenidas de 8 lances de pesca de dos días de fechas diferentes. Se muestrearon en total 950 individuos de las clases de 45-80 cm Lt; el tamaño de los calamares extraídos de los estómagos, encontrados en su mayoría en los estados "semidigerido" y "digerido", se estimó entre 160-220 mm de longitud del manto y entre 100-225 g de peso total del cuerpo correspondientes al momento de ingestión. La longitud del manto se determinó a partir de mediciones de "plumas" y "picos" de los contenidos estomacales, utilizando una regresión lineal con relación a la longitud del manto de los calamares capturados juntamente con los individuos de merluza; el peso total del cuerpo se determinó sobre la base de la relación "longitud-peso" calculada para los mismos calamares muestreados de los lances de pesca del área mencionada. Los datos gravimétricos registrados de los contenidos estomacales se ordenaron luego sobre papel milimetrado mediante un diagrama de distribución por intervalos entre las 07:00-20:00 hs del día de pesca, y los cotejos efectuados permitieron llegar a las siguientes comprobaciones:

- Las curvas resultantes en función de la relación entre el peso inicial de las presas consumidas y el número de horas transcurridas hasta el último lance del día de pesca evidencian una tendencia lineal; y
- Las tasas de evacuación gástrica varían entre 2,5 y 3 g por hora, según el peso ini-

cial de las presas ingeridas en el intervalo de las horas de la mañana hasta las del atardecer a una temperatura de 7-8 °C (capa demersal); de acuerdo con esta comprobación, la duración de digestión y evacuación gástricas se estima en 3 días aproximadamente.

Es necesario destacar que estos resultados tienen solamente un significado orientativo. Sin embargo, se ajustan por las características señaladas a un modelo de función lineal, que según algunos autores (p.ej. Jobling, 1987 p. 302 y Persson, 1986 p. 52) corresponde a consumo de presas de tamaño grande, como son las especies alimento de los grupos "otros peces" y "calamares" comunes en la dieta de los adultos de merluza de las clases de 50-80 cm Lt (Angelescu y Prenski, 1987 pp. 88 y 93).

#### 4.2.4.- Síntesis comparativa

De los tres ejemplos descriptos con respecto al consumo de alimento de tamaño variable por los individuos de merluza común de las clases de 30-80 cm Lt, se infiere que la modalidad de reducción del contenido estomacal se ajusta en el caso de presas de tamaño mediano a pequeño (anchoítas y mictófidios) a un modelo de tipo exponencial y en el caso de presas de tamaño grande (calamares), a un modelo de tipo lineal. En lo que se refiere al consumo de especies de crustáceos del macrozooplancton (eufáusidos y anfípodos hipéridos), si bien no hubo la posibilidad de realizar muestreos seriados por lances de un día de pesca a bordo de un buque de investigación, correspondería igualmente un modelo de ajuste exponencial con tasas mayores de evacuación gástrica, debido al tamaño reducido de los individuos (12-20 mm Lt) y a la fácil penetración de los jugos gástricos, tal como se comprobó en algunas especies del género *Merluccius*, de gádidos y de lenguados de las costas atlántica y pacífica de América del Norte (Bowman y Bowman, 1980; Livingston, 1983; McDonald *et al.*, 1982).

Dada la gran extensión del horario de las actividades de búsqueda hasta el encuentro

con las presas a través de la columna de agua, existe la posibilidad para un mismo individuo de merluza de experimentar cambios alternantes en el lapso de 24 horas en relación con la ubicación cronológica y ecológica del momento de ingestión del alimento, el tamaño de las presas y de la ración diaria (CI), y por consiguiente, en la duración de la evacuación gástrica. También estos cambios se ponen de manifiesto a lo largo de las estaciones del año en directa dependencia con la variación de la temperatura ambiental, de la presencia o ausencia de termoclinas y de la amplitud batimétrica del hábitat trófico. De estas consideraciones resultaría teóricamente una alternación o combinación entre los dos modelos mencionados, y por ende en la modalidad de la reducción gástrica del contenido estomacal, lo que a su vez repercute en la ubicación cronológica y ecológica de un nuevo momento de ingestión de alimento.

Las comprobaciones y las comparaciones realizadas justifican la necesidad de la aplicación de modelos experimentales que facilitan la estimación de las tasas de evacuación gástrica y del tamaño de la ración diaria, para disponer de patrones cuantitativos en los cálculos sobre el consumo de alimento a los niveles individual y poblacional de la merluza común por clases de longitud total y edad.

#### **4.3.- Elección y aplicación de modelos para la estimación de consumo de alimento a nivel individual**

##### **4.3.1.- Modelos correspondientes a especies del género *Merluccius***

La mayoría de los modelos relacionados con este tema se originan del antiguo modelo ideado por Bajkov (1935) y se apoyan básicamente en la variable "tiempo". En lo que se refiere a la modalidad de alimentación de los peces en su ambiente natural, se asumen dos posibilidades, a saber:

- La primera, que los peces consumen ali-

mento con un ritmo continuo de igual tamaño de la ración diaria; y

- La segunda, que los peces consumen alimento de manera discontinua con una variación en el número y tamaño de las presas ingeridas.

Por lo tanto, es necesario considerar en la elección de los modelos, el comportamiento y la modalidad de alimentación de los individuos de merluza común de acuerdo con los resultados obtenidos de las investigaciones detalladas en el Cap. 3 y Cap. 4.2, con interpretaciones ecológicas. En este caso particular, se deben tener en cuenta los siguientes hechos o situaciones:

- La amplitud batimétrica de la distribución en el plano vertical de las especies alimento con las consiguientes variaciones de tipo dimensional somático del alimento consumido con relación al tamaño del predador.
- El comportamiento trófico de los individuos de merluza en el lapso de 24 hs entre capas de agua de distinta temperatura y amplitud batimétrica y la variación en la intensidad de consumo de alimento.
- La dominancia de los estados de reducción gástrica avanzada de las presas durante el lapso de 24 horas con la superposición de alimento recién ingerido.
- La variación estacional y regional en el número de individuos de merluza común con estómago sin alimento.

De lo anteriormente detallado, resulta que los modelos más indicados en el caso de esta especie son los que se refieren a la modalidad de alimentación de los peces de manera discontinua. Todos los modelos de consumo, sean de tipo "continuo" o "discontinuo", se desarrollan a partir de la determinación de la tasa de evacuación gástrica. Los trabajos que contemplan a las especies de la familia Merlucciidae de otros mares del mundo son de escaso número; a este respecto se mencionan, según la bibliografía consultada, las contribuciones de

los siguientes autores:

- Prenski (1980a) : especie *Merluccius capensis* de la costa oeste de Africa del Sur, aplicación del modelo de Jones (1974a).
- Cohen y Grosslein (1982) : especie *Merluccius bilinearis* de la costa atlántica de América del Norte, aplicación de los modelos de Elliott y Persson (1978), Eggers (1977) y Pennington (1981).
- Durbin, Durbin, Langton y Bowman (1983) : especie *Merluccius bilinearis* de la costa atlántica de América del Norte, aplicación del modelo de Elliott y Persson (1978).
- Francis (1983) : especie *Merluccius productus* de la costa pacífica de América del Norte, aplicación de un modelo bioenergético basado en el requerimiento trófico a nivel individual y poblacional.
- Livingston (1983) : especie *Merluccius productus* de la costa pacífica de América del Norte, aplicación de los modelos de Elliott y Persson (1978) y Durbin y Durbin (1980) para determinar la tasa de ración diaria en relación con la temperatura ambiental.
- Lleonart, Salat y Macpherson (1985) : especie *Merluccius capensis* de la costa oeste de Africa del Sur, aplicación de un modelo basado en la evaluación de los efectivos y en la tasa de mortalidad por canibalismo, desarrollado con datos de Prenski (1980a).
- Payne, Rose y Leslie (1987): especies *Merluccius capensis* y *M. paradoxus* de la costa oeste de Africa del Sur, aplicación del modelo de Jones (1974a) desarrollado con datos de Prenski (1980a).
- Roel y Macpherson (1988): ambas especies de merluzas sudafricanas, con aplicación de modelos utilizados por algunos de los autores anteriormente mencionados y modificaciones en la estimación de las tasas de evacuación gástrica.

#### 4.3.2.- *Aplicación de modelos en la estimación de consumo de alimento por los individuos de merluza común*

Para llegar a la estimación del consumo de alimento a nivel poblacional de esta especie, es necesario disponer de una base similar a nivel individual, de acuerdo con lo expuesto en las consideraciones anteriores. En este caso el punto de partida consiste en el conocimiento de la tasa diaria de consumo de alimento (= ración diaria) que se puede calcular por varios métodos, si se determinan satisfactoriamente los parámetros requeridos, entre ellos: la tasa de evacuación gástrica, el tamaño y tipo específico de las presas y la modalidad de alimentación. En lo que se refiere a la merluza común, uno de los parámetros básicos para la determinación de la ración diaria de consumo de alimento es el tiempo de la duración de digestión, y lamentablemente sobre este tópico no se disponen de datos experimentales para las especies del género *Merluccius*, tal como se comprueba en la bibliografía consultada. Debido a esta situación y teniendo en cuenta las particularidades del comportamiento trófico de los individuos de merluza común anteriormente destacadas, se realizaron ensayos con tres modelos diferentes para la estimación del consumo de alimento cuyos resultados se detallan en los párrafos siguientes.

a) Modelo generalizado de Tseitlin (1980), al cual se le agregó la modificación propuesta por Jobling (1981):

$$t = 57,9 W^{0,18} Y_m^{0,5} \exp 0,086 (20 - T)$$

donde: t = tiempo de digestión (horas); W = peso total del pez consumidor;  $Y_m = M_p/W$  (relación entre  $M_p$  = el peso inicial del alimento ingerido y el peso W del pez consumidor) y T = temperatura ambiental. El modelo de Tseitlin es indicado para peces de aguas frías, pero no permite la discriminación en diferentes tasas de evacuación gástrica según el tipo específico de las presas. Los resultados de los ensayos realizados a este respecto dieron sola-

mente una orientación general acerca del consumo diario y anual de alimento por clases de longitud total de los individuos de merluza común sin considerarse la especificación del tipo de las presas, es decir, a qué grupo taxonómico pertenecen. Esta particularidad podría llevar a una subestimación de la cantidad del alimento consumido, razón por la cual el modelo citado ha sido descartado en el caso de la especie en estudio.

b) Modelo exponencial de Elliott y Persson (1978), utilizado por Roel y Macpherson (1988) para las especies *Merluccius capensis* y *M. paradoxus* de la costa oeste de Africa del Sur, considerando el hecho de que el pez permanece inactivo después de haber ingerido la presa; la digestión del alimento se expresa como:

$$S_t = S_0 e^{-Rt}$$

donde :  $S_t$  = peso del alimento al final de un determinado período (arbitrariamente se considera el 2% del peso inicial);  $S_0$  = peso inicial del alimento recalculado al momento de ingestión;  $R$  = coeficiente instantáneo de evacuación gástrica;  $t$  = tiempo de digestión. El coeficiente  $R$  de evacuación gástrica se calculó sobre la base de los resultados de algunos autores, relacionándolo con la especie alimento y la temperatura ambiental (Macpherson, 1985), según la ecuación:

$$R = -0,0442 + 0,0175T \quad (r^2 = 0,64; \text{d.f.} = 34)$$

utilizada en el caso de consumo de especies de crustáceos del zooplancton. Esta ecuación fue tomada por Roel y Macpherson (1988 p. 229) del trabajo de Vorobec (1984) que a su vez proviene del trabajo de Fänge y Grove (1979 p. 200), resultando en general para peces carnívoros ictiófagos, como sigue:

$$R = 0,004808 + 0,00527 T \quad (r^2 = 0,95; \text{d.f.} = 5)$$

La última ecuación fue deducida de los datos obtenidos de los experimentos en acuario con especies de peces ictiófagos (p. ej. el lucio,

bacalao, eglefino) por Daan (1973), Jones (1974a), Diana (1979) y Brodeur (1984). Para el consumo de especies de moluscos cefalópodos (calamares) por los individuos de merluza común se asumió la misma ecuación, de acuerdo con los datos de los experimentos de Jones (1974a) con especies de Gadidae (*Melanogrammus aeglefinus*, *Gadus morhua*, *Merlangius merlangus*) alimentadas con carne de mejillón (*Mytilus edulis*).

c) Modelo ideado por Jones (1974a) para las especies de gádidos arriba mencionadas, modificado por Zalachowski (1977) y aplicado por Prenski (1980a y 1980b) para las dos especies de merluzas sudafricanas. Este modelo que determina el tiempo de evacuación gástrica, ofrece la ventaja de ser utilizado para especies del grupo Gadiformes e incluye la variación de la longitud del cuerpo ( $L_t$ ) del pez consumidor, correspondiendo la ecuación:

$$t = \frac{M^{0,54} 175 L^{-1,4}}{Q 10^{0,0035 (t_0 - t_c)}}$$

donde:  $t$  = tiempo de evacuación gástrica en número de horas;  $M$  = peso inicial del alimento recalculado al momento de ingestión;  $L$  = longitud del pez consumidor;  $Q$  = coeficiente que se determina considerando la evacuación gástrica de 1 g peso húmedo de alimento en función del tiempo transcurrido;  $t_0$  = temperatura ambiental; y  $t_c$  = temperatura estándar según el  $Q$  utilizado (6°C ó 12°C). En el caso de la merluza común, los valores del  $Q$  se ajustaron a partir de los resultados de Jones (1974a pp. 236 y 238), según los grupos específicos del alimento principal y las mismas temperaturas estándar, tal como se detalla a continuación:

Grupos específicos del alimento	Temperatura	
	6 °C	12 °C
Q - Peces	0,086	0,140
Q - Crustáceos	0,200	0,310
Q - Moluscos	0,090	0,140

Solamente para el grupo de los crus-

táceos se asignaron valores más altos del Q en razón de que este grupo está representado en el espectro trófico de la merluza común por especies integrantes del zooplancton, principalmente eufaúsidos (*Euphausia lucens*) y anfípodos hipéridos (*Themisto gaudichaudii*) de un tamaño individual reducido (12-17 mm y 0,023 g) y de caparazón liviano. Los datos de Jones se refieren a la especie *Crangon vulgaris* provista de un caparazón macizo y de hábitos demersal-bentónicos, con un peso individual promedio de 1,5 g; a este peso corresponden alrededor de 65 individuos de eufaúsidos o anfípodos hipéridos. Esta modificación se apoya en los resultados de los trabajos de Zalachowski (1977 p. 20) y Paul, Paul y Smith (1990a pp. 121-22) referentes a las especies *Gadus morhua* y *G. macrocephalus*, respectivamente; los autores citados asumieron igualmente valores superiores para el coeficiente Q de especies de crustáceos pelágicos en comparación con los valores dados por Jones.

Con respecto al cálculo de la ración diaria de consumo de alimento por los individuos de merluza común, se consideraron las fórmulas de Diana (1979, p. 2122), Macpherson (1985 pp. 254-55) y Roel y Macpherson (1988 p. 228) referidas a especies de peces predadores que permanecen tróficamente inactivos entre dos momentos de ingestión, sintetizadas en la siguiente ecuación:

$$DR = \frac{W \times N_f}{DT \times N_t}$$

donde: DR = ración diaria de consumo en g; W = peso promedio inicial de las presas recién ingeridas en g;  $N_f$  = número total de estómagos con alimento; DT = duración del tiempo de digestión expresada en número de días o de horas; y  $N_t$  = número total de estómagos muestreados, con y sin alimento.

d) Resultados obtenidos. De acuerdo con los datos experimentales y las ecuaciones anteriormente comentadas, se realizaron varios ensayos para estimar la ración diaria del consumo de alimento de los individuos de mer-

luza común (población mixta) por clases de longitud total y grupos específicos de su espectro trófico integral. Los resultados obtenidos desde este punto de vista figuran en las Tablas 1 y 2. La primera tabla, elaborada a partir de los muestreos gravimétricos de los contenidos estomacales de un período de casi 25 años, incluye los datos reconstruidos al momento inicial de ingestión de las especies alimento y constituye la base de "entrada" para la aplicación del modelo de consumo de Jones (1974a) y del procedimiento utilizado por Macpherson (1985) en las estimaciones correspondientes a tres especies de peces de la costa de Namibia, que es en realidad una combinación de modelos de otros autores (Elliott y Persson, 1978; Diana, 1979; Persson, 1984; Worobec, 1984). La segunda tabla, considerada como la "salida" en este caso de modelación, se refiere a las raciones diarias de consumo de alimento, que se convierten en anuales por la multiplicación de 365 días. El modelo de Jones resulta ser más adecuado por considerar el tiempo de evacuación gástrica como un parámetro variable en función de la cantidad y calidad del alimento ingerido, según la especificidad de las presas, el tamaño del pez consumidor y la temperatura ambiental. Debido a estas particularidades, este modelo se ajusta mejor al comportamiento trófico de los individuos de merluza común, como por ejemplo, en la estimación del consumo de crustáceos del meso y macrozooplancton (eufaúsidos y anfípodos hipéridos), dado que es difícil recalcular el peso inicial de este tipo de alimento. En cambio, en el procedimiento utilizado por Macpherson, el tiempo de la duración de evacuación gástrica se mantiene constante y varía solamente la temperatura del hábitat trófico.

Por último, cabe mencionar que el modelo de Jones (1974a) o parámetros del mismo, fueron comparados o aplicados por otros investigadores para especies de Gadiformes, entre ellos: Prenski (1980a, *Merluccius capensis*), Keer (1982, spp. fam. Gadidae), Alberts y Anderson (1985, *Gadus macrocephalus*), Smith et al. (1989, *Theragra chalcogramma*) y Paul et al. (1990a, *G. macrocephalus*).

## 5.- CRECIMIENTO Y REQUERIMIENTO TROFICO-CALORICO A NIVEL INDIVIDUAL

### 5.1.- Crecimiento en longitud y peso del cuerpo por clases de edad y estaciones del año en los individuos de merluza común

#### 5.1.1.- Características específicas del crecimiento en longitud y peso del cuerpo

El conocimiento de las características biométricas del crecimiento individual constituye la parte básica para realizar las estimaciones del requerimiento trófico-calórico en la merluza común por clases de edad. Desde este punto de vista, se dispone de amplia información biológico-pesquera aportada por los grupos de investigación del ex Instituto de Biología Marina de Mar del Plata, el Proyecto de Desarrollo Pesquero de la FAO y el Instituto de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), de la cual se utilizaron en el presente trabajo varios datos con respecto a las curvas de crecimiento en longitud con los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy, a la relación longitud-peso y al factor de condición\*. En los casos de mayor necesidad de información, como por ejemplo, en la estimación de los contenidos total y parcial en lípidos y proteínas por individuo, se recurrió a datos aun no publicados del INIDEP (Aizpún de Moreno, 1984), y también a investigaciones propias en lo referente a los cálculos de las tasas anuales de crecimiento en longitud y peso y de las tasas instantáneas de crecimiento en peso y contenido calórico total, todo esto en función del tiempo transcurrido, es decir, por clases de edad y estaciones del año. Por otra parte, se agregaron nuevos datos cuantitativos con relación al desarrollo del peso y del contenido calórico del hígado y de las

gónadas (índices hepatosomático y gonadosomático) y al desarrollo del factor de condición. Los individuos de merluza común, sean del efectivo bonaerense o del efectivo patagónico, presentan durante el ciclo vital grandes variaciones en el crecimiento en longitud y peso del cuerpo con diferencias notables entre ambos sexos y entre años. Estas variaciones han sido destacadas con anterioridad por Angelescu, Gneri y Nani (1958 p. 74), corroboradas en los años posteriores por Simonazzi y Otero (1986) y Gaggiotti y Renzi (1990), y se deben principalmente a las siguientes causas:

- Largo ciclo vital con mayor duración en las hembras.
- Diferencias por sexos en las tasas de crecimiento en longitud y peso.
- Extensas épocas de reproducción con distintos momentos o pulsos de desoves en el año y recuperación lenta del agotamiento somático.
- Realización de migraciones periódicas extensas en el plano horizontal con gran desgaste energético de los individuos.
- Retardo en el crecimiento del cuerpo de los individuos de algunas clases anuales originado por la disminución de la disponibilidad de alimento en ciertas épocas del año y regiones del mar.

Con respecto al crecimiento en longitud (Lt) por clases de edad, las hembras por ser más longevas alcanzan un tamaño superior al de los machos, diferencia que se pone de manifiesto por los valores de los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy. En este sentido se consideraron los valores actualizados por Gaggiotti y Renzi (1990) y Giussi, Villarino y Dato (1990), calculados por cada sexo en muestras de distinta procedencia geográfica a través de las estaciones del año (Tabla 3); en todos los casos, el valor del k catabólico de la ecuación resultó ser mayor para los machos, de la misma manera como ocurre en las especies de peces con dimorfismo sexual a favor de las hembras (Jones, 1976 p. 257). Además, se com-

\*Ver en la lista bibliográfica: Angelescu, 1958; Bambill, 1986; Cousseau *et al.*, 1968 y 1980; Gaggiotti y Renzi, 1990; Giussi, 1988; Giussi *et al.*, 1990; Martínez, 1990; Odemar y Silvosa, 1971a y 1971b; Otero, 1977; Pérez Comas, 1982; Rojo y Silvosa, 1969a, 1969b y 1970; Simonazzi y Otero, 1986; Villarino, 1990.

probó una correlación positiva entre el aumento de la longitud infinita de los individuos separados por sexos y el aumento de la latitud en las áreas de pesca comercial de los 35°-46° LS. También los datos publicados por Wysokinski (1977) de la campaña del B/I "Prof. Siedlecki" llevada a cabo en la plataforma argentina en los meses de noviembre y diciembre de 1973, evidenciaron para las muestras procedentes del sector patagónico características similares a las destacadas anteriormente (Tabla 3).

Por otra parte, al comparar las curvas del crecimiento en peso (Pt) por clases de edad (1-12) en muestras de individuos de ambos sexos (población mixta), se obtuvo una imagen más completa acerca de la variación estacional del peso del cuerpo hasta la edad máxima de 12 años (Fig. 8). Del gráfico de la figura mencionada se pueden distinguir tres grupos diferentes con las siguientes particularidades de cada uno de ellos:

- Grupo de los juveniles y preadultos, edades 1-4. Crecimiento continuo con un ritmo sostenido hasta la aparición de la primera maduración sexual y los primeros desoves; las tasas diarias estacionales muestran una disminución paulatina sin alternancia con valores negativos (Tabla 12).
- Grupo de los adultos, edades 5-9. Crecimiento de ritmo lento en los meses de primavera y verano (septiembre-febrero), seguido luego de un ritmo más rápido hasta el mes de junio (invierno), intervalo que corresponde al período de alimentación intensa después de los desoves primaverales y estivales; durante los meses del invierno (julio-setiembre) se observa un detenimiento en el crecimiento causado probablemente por los desoves invernales o por la disminución de la disponibilidad de alimento.
- Grupo de los adultos de las clases mayores, edades 10-12. En general, este grupo está integrado en su mayoría por hembras en proceso de senescencia y el detenimiento en el crecimiento se acentúa aún más en los meses de invierno (junio-agosto); las tasas diarias estacionales presentan valores negativos durante los meses de primavera y ve-

rano (Tabla 12).

De lo arriba expuesto, se infiere que los intervalos de mayor intensidad de crecimiento en los adultos de merluza común corresponden en el ciclo anual a los meses de marzo a junio y que el desarrollo gravimétrico se cumple por saltos o "stanzas", modalidad destacada asimismo por Francis (1983) en la especie *Merluccius productus* de la costa pacífica de América del Norte.

### 5.1.2.- *Tasas instantáneas anuales y estacionales de crecimiento en longitud (CL) y peso del cuerpo (CP)*

En razón de que existe un crecimiento diferencial entre los machos y las hembras a través de su ciclo vital (Angelescu *et al.*, 1958 p.75; Gaggiotti y Renzi, 1990; Otero, 1977; Rojo y Silvana, 1969b), las tasas CL y CP se calcularon separadamente por cada sexo. Los resultados básicos están dados en la Tabla 4 y corresponden a los individuos de las clases de edad comprendidas en el sector de los 1-12 años; de los mismos, se comprueba una disminución para ambas tasas anuales a medida que aumenta la edad. Además, el análisis de varianza de las tasas CP (ANOVA\*), sin repetición, considerando como factores de clasificación los sexos y las clases de edad, evidencia cambios interanuales con mayor intensidad a favor de las hembras (Fig. 9); al mismo tiempo, se observa aparentemente que las diferencias entre ambos sexos disminuyen en las clases de mayor edad.

En lo que se refiere a las variaciones estacionales se consideró únicamente la tasa CP; del examen comparativo de los resultados graficados en la Fig. 10, se advierten pérdidas cíclicas en el peso del cuerpo que coinciden con el intervalo de los meses invernales y prima-

\*Análisis realizado por el Lic. Daniel R. Hernández (INIDEP) de acuerdo con los procedimientos estadísticos indicados por Sokal y Rohlf (1979 pp. 354-361), pero introduciendo una corrección en el cálculo de los cuadrados medios, debido a la correlación entre las tasas CP de años consecutivos para cada uno de los sexos.

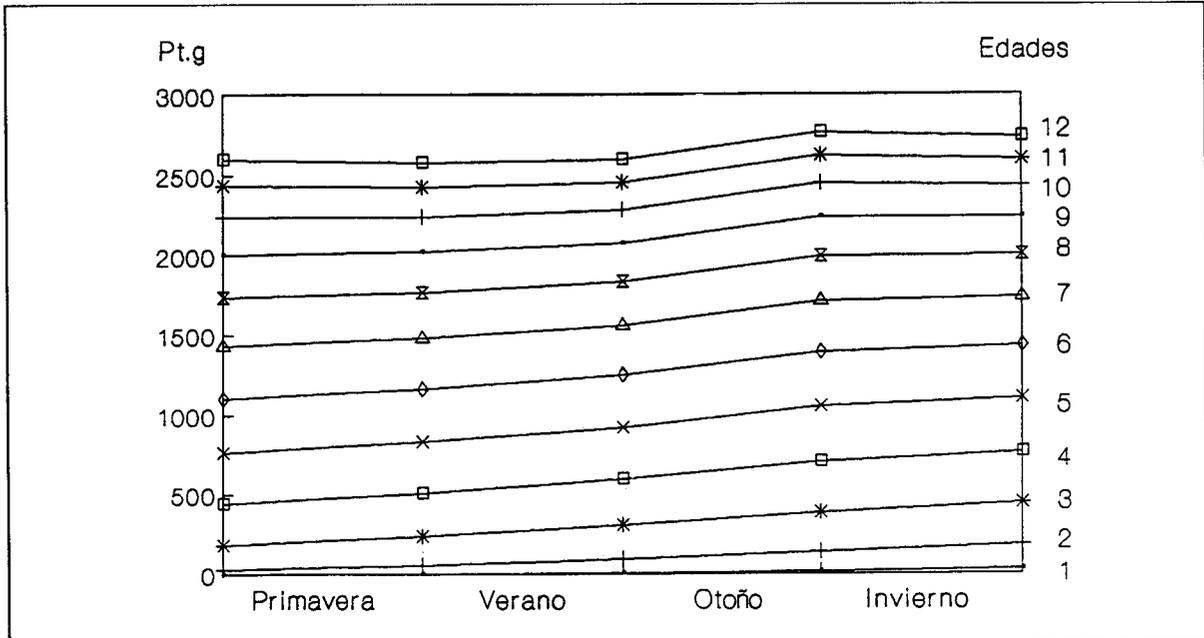


Fig. 8: Variación estacional del peso del cuerpo (Pt.g) por clases de edad (1-12) en los individuos de merluza común (población mixta).

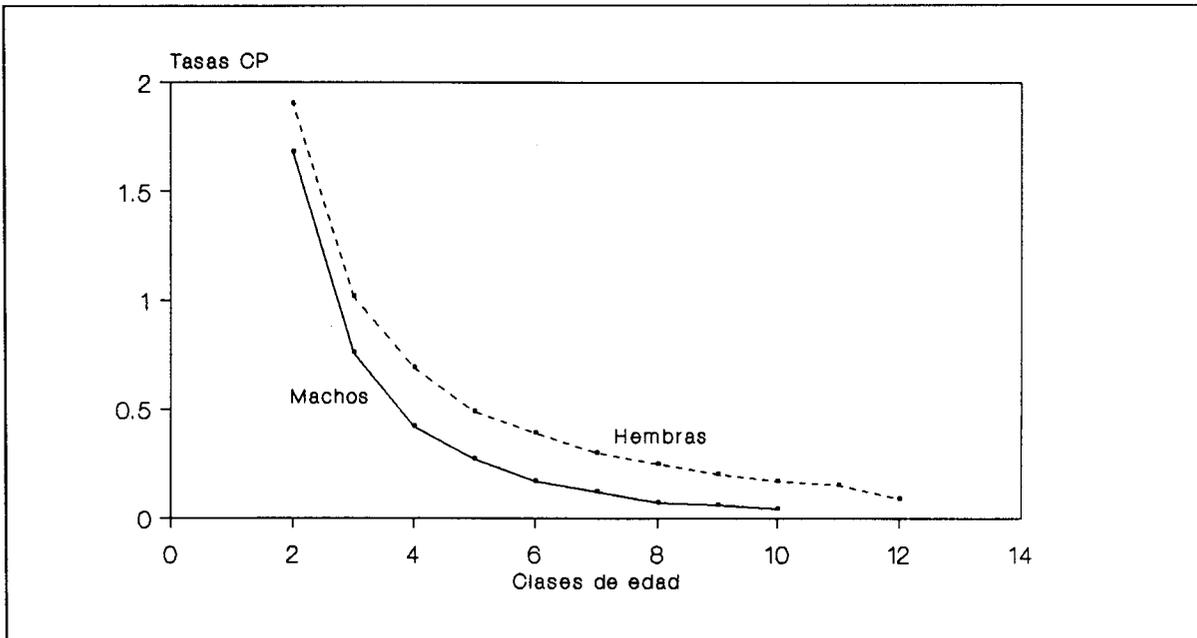


Fig. 9: Desarrollo de las tasas anuales CP por clases de edad en individuos de merluza común separados por sexos (población mixta) con la indicación de los valores estadísticos del F según el procedimiento ANOVA (los datos básicos figuran en la Tabla N° 5): F (sexos) = 114,30 ; F (edades) = 501,01; F (sexos corregido) = 13.940,30.

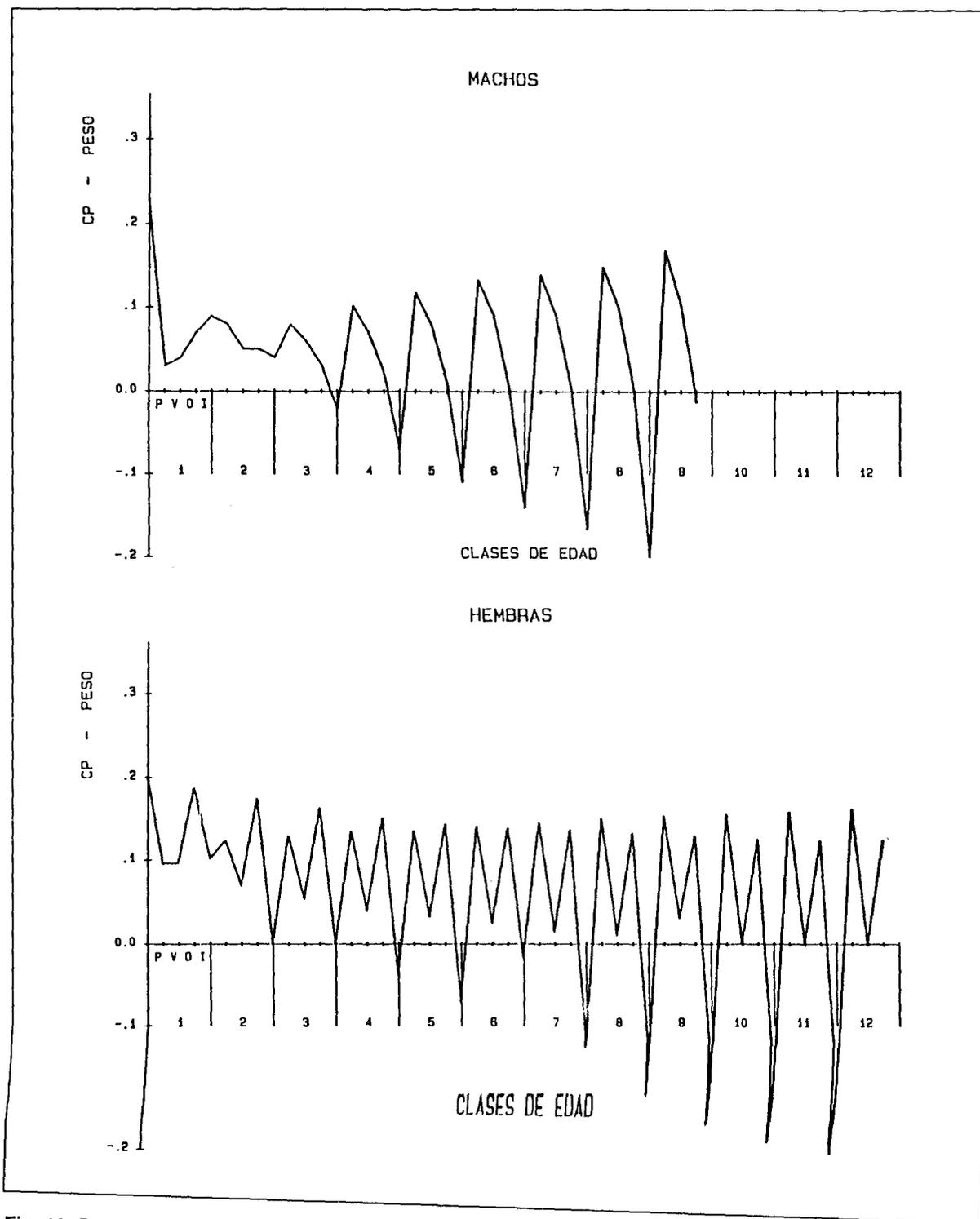


Fig. 10: Desarrollo cíclico de las ganancias y pérdidas en el peso total del cuerpo en machos y hembras de merluza común a partir de los valores calculados de la tasa anual CP por clase de edad y estaciones del año (P = primavera; V = verano; O = otoño; I = invierno).

verales a partir de la edad 3 en los machos y de la edad 4 en las hembras. Las variaciones observadas se relacionan con la aparición de la primera madurez sexual y los desoves sucesivos interanuales, alcanzando mayor amplitud entre "ganancias y pérdidas" en las clases de edades superiores (ver más adelante Cap. 5.3.3).

### 5.1.3.- Relación longitud-peso

Todos los datos comparados por muestras con agrupamiento de individuos de ambos sexos y separados por cada sexo, obtenidos de distintos sectores de pesca y estaciones del año del período 1968 - 1987, evidencian valores del exponente  $b$  de la ecuación utilizada generalmente inferiores a 3, salvo en algunas pocas excepciones. Casos con valores superiores a 3 fueron señalados con anterioridad por Rojo y Silvosa (1970 p.7) en algunas muestras procedentes del Golfo Nuevo (enero-febrero de 1970) y también para otras especies del género *Merluccius*, como por ejemplo, *M. productus* (Francis, 1983; Mc. Farlane y Beamish, 1985) y *M. capensis* (Macpherson, 1985; Prenski, 1984). Dentro de los límites de los valores registrados del exponente  $b$ , comprendidos entre 2,181 y 3,093, se comprueban para los machos y las hembras y ambos sexos juntos, la tendencia de

un ligero aumento del exponente durante los meses de verano y otoño, y una diferenciación entre los sexos correspondiendo los valores mayores para las hembras (Tabla 5). Sin embargo, según los datos de Rojo y Silvosa (1969b, p.6), son los juveniles los que presentan al principio de su ciclo vital hasta una longitud total promedio de 25 cm valores del  $b$  superiores a los de los adultos. De la misma tabla se evidencia una alternancia entre períodos de una relativa estabilidad y cambios interanuales de valores descendentes y ascendentes del exponente  $b$  que son de corta duración. Esta modalidad de desarrollo corresponde según Ricker (1979 pp. 689-70), a un crecimiento de tipo discontinuo, que en el caso de la merluza común se podría atribuir a los cambios regionales y anuales en la disponibilidad del alimento principal, y quizás a las variaciones de la proporción entre los machos y las hembras en las muestras estudiadas, que como ya se mencionó, proceden de distintas zonas latitudinales y estaciones del año.

### 5.1.4.- Factor de condición C (índice ponderal)

El factor de condición  $C$  es también una forma de expresión de la relación entre la longitud y el peso del cuerpo y posibilita reconocer

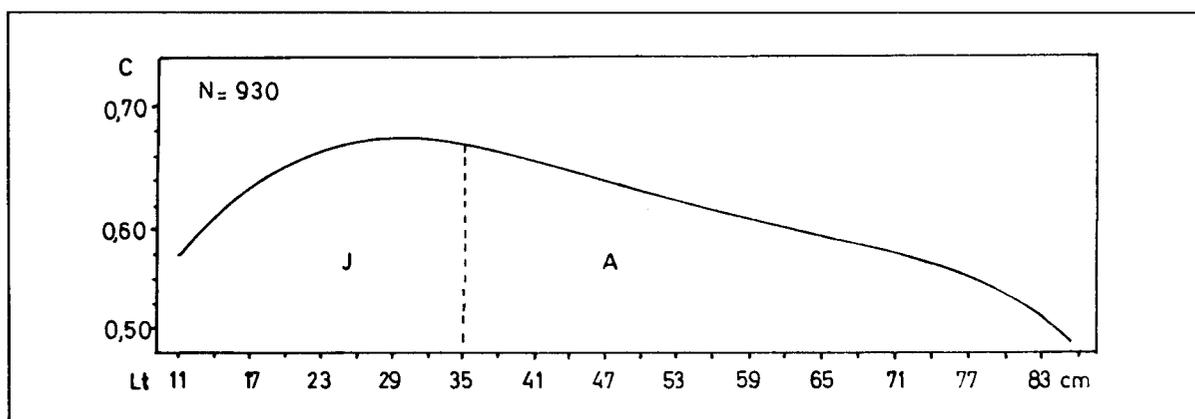


Fig. 11: Distribución de los valores promedio del factor de condición  $C$  por clases de longitud total en los individuos de merluza común ( $N = 930$ , ambos sexos), con la línea de separación entre los sectores de los juveniles (J) y los adultos (A).

los cambios estacionales ocurridos en la modalidad del crecimiento absoluto por clases de Lt y edad en función de los ciclos sexual y trófico, indicando a la vez el estado de "bienestar" de los individuos de un efectivo o población de las especies de peces (Angelescu *et al.*, 1958 p. 87; Mouneimné, 1981; Troadec, 1968 p. 81; Weatherley y Gill, 1987 p. 5). En la merluza común, este factor se estudió en muestras de individuos de ambos sexos (población mixta) ordenadas por las estaciones de un ciclo anual completo (1978/79) y por zonas latitudinales y batimétricas, y además, en muestras obtenidas de una misma área de pesca del sector bonaerense en los meses del intervalo primavera-verano, distribuidas por clases de Lt (Fig. 11). En ambos casos, los valores del factor C se hallan comprendidos entre los límites de 0,50 y 0,70 como valores promedio; los límites dados son similares en el rango de amplitud con los valores anteriores al año 1967 de Angelescu *et al.* (1958 p. 90) y Cousseau *et al.* (1968, p. 22 y tablas 16-17) calculados separadamente por machos y hembras y ambos sexos en muestras procedentes del sector bonaerense de varios meses de las épocas cálida y fría del año.

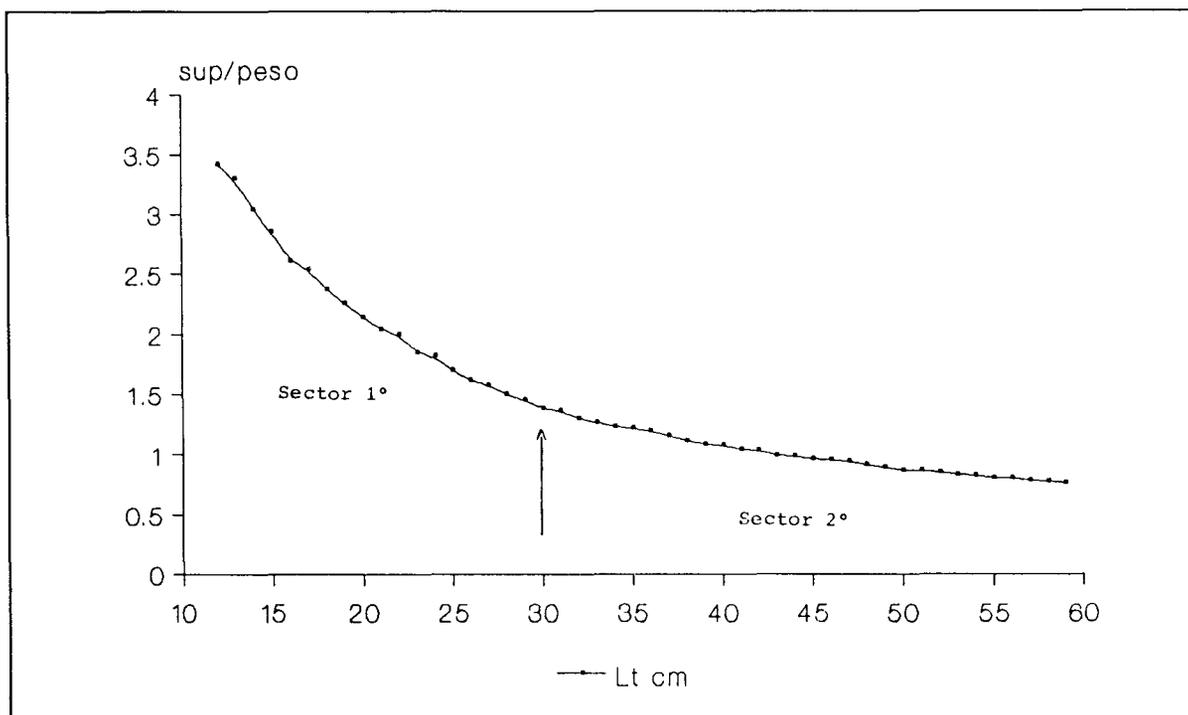
En primer lugar, se evidencian de las comparaciones realizadas por estaciones del año y zonas latitudinales, variaciones cíclicas del factor C con valores más altos en la primavera y un desplazamiento mensual desde el norte hacia el sur que coinciden con las concentraciones de los efectivos desovantes en la región norteña del sector patagónico (Tabla 6); esta aseveración tiene también un paralelismo con el desarrollo mensual de los índices hepatosomático y gonadosomático (Tablas 7 y 8). Los mismos valores disminuyen en el verano por tratarse de individuos desgastados después de los desoves primaverales, a los cuales sigue un período de lenta recuperación somática hasta los meses del otoño; luego se produce un nuevo descenso en el invierno causado en el norte por los desoves, y en el sur, por la reducción de la disponibilidad del alimento, principalmente la anchoíta. De igual manera, se registraron para esta estación del año valores menores de los índices hepatosomático y gonadosomático; por

otra parte, se comprueba una correlación positiva entre las variaciones estacionales del factor C y del contenido total en lípidos del individuo entero, con una alternativa de "subas" en los meses de primavera y otoño y "bajas" en los meses de verano e invierno (ver más adelante Cap. 5.2).

En segundo lugar, la distribución de los valores promedio del factor C por clases de longitud total, de individuos de ambos sexos, permite distinguir en la curva obtenida dos sectores: el primero, de las tallas de 10-35 cm, correspondiente a los juveniles y preadultos caracterizado por un continuo ascenso, y el segundo, de los adultos, con un paulatino descenso hasta el límite inferior (0,50) a medida que aumenta el largo de los individuos (Fig. 11). La modalidad observada se relaciona con la aparición de la primera maduración sexual, momento de separación entre ambos sectores, y con la disminución rápida de las tasas diarias estacionales del crecimiento en peso (Fig. 16) y del índice metabólico (Fig. 12) comprobada en los adultos a partir de la talla de 35 cm Lt y la edad algo mayor de 3 años.

## **5.2.- Análisis bioenergético del crecimiento en peso del cuerpo y variación de los contenidos lipídico, proteico y calórico totales y parciales por clases de edad y estaciones del año**

Los resultados más destacables a este respecto corresponden en los individuos de merluza común a las variaciones cíclicas de los contenidos lipídico, proteico y calórico totales y parciales (contenidos somático, hepático y gonadal) y de las tasas instantáneas diarias en el crecimiento del peso individual (Cd-P) y en el contenido calórico total (Cd-C). Se refieren en este caso a individuos de ambos sexos, inmaduros y maduros, y las interpretaciones realizadas son ajustables en su mayoría a los individuos pertenecientes al efectivo bonaerense, por presentar dos épocas distintas de desove en el año y un ritmo cronológico bien



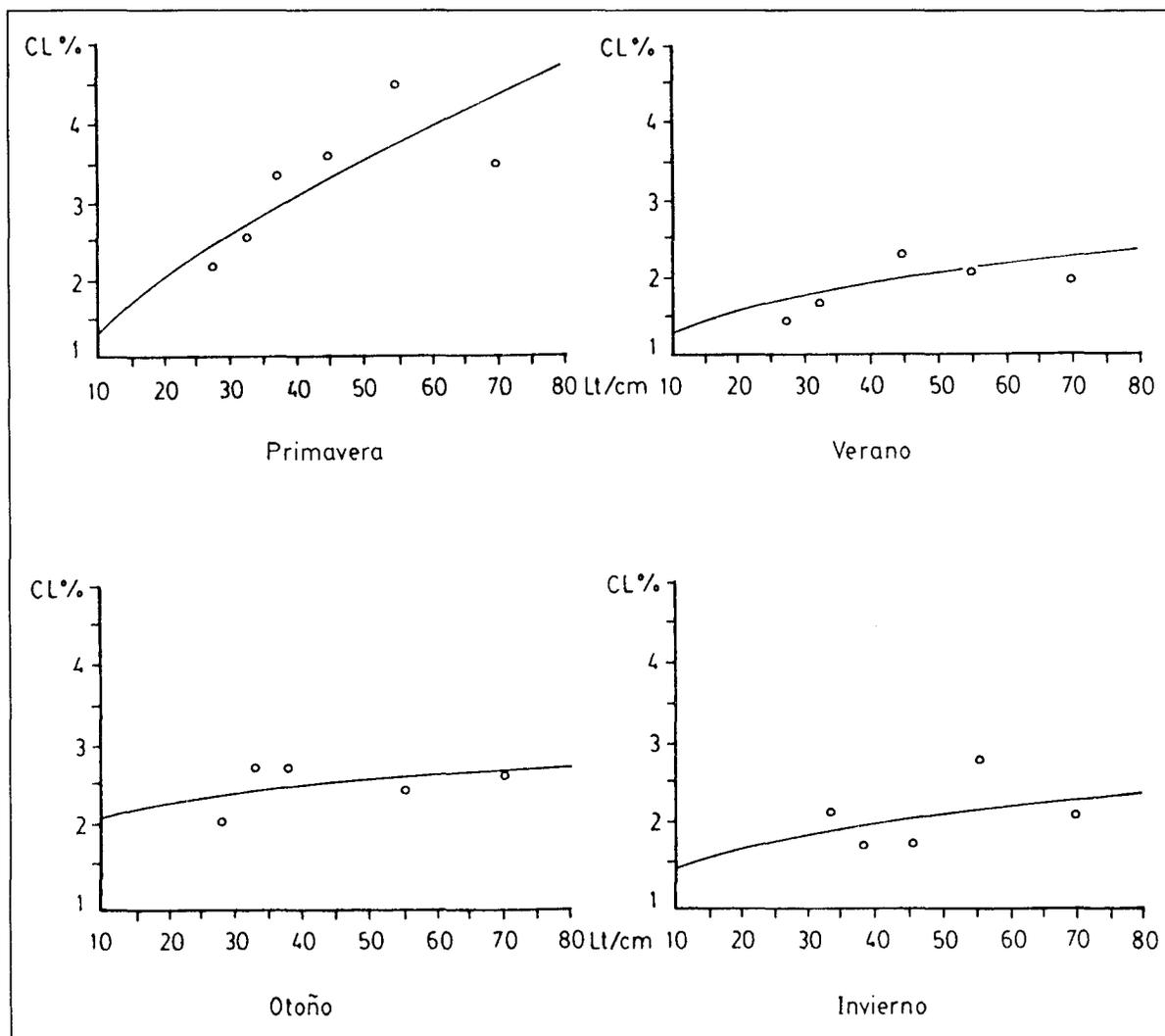
**Fig. 12:** Distribución del índice metabólico "Superficie/Peso" por clases de largo total (Lt) en individuos de merluza común, ambos sexos (N = 705); la flecha entre los sectores 1° (juveniles) y 2° (adultos) indica el cambio diferencial causado por la tendencia de estabilización de los valores inferiores a medida que los adultos se acercan a la longitud asintótica.

definido de las migraciones estacionales entre las regiones de latitudes menores a mayores y viceversa (34°-43° S).

### 5.2.1.- Variación de los contenidos en lípidos y proteínas

En los juveniles y adultos de esta especie, es el contenido total en lípidos el que experimenta variaciones significativas según las estaciones del año, mientras que el contenido en proteínas se mantiene con valores de amplitud reducida (Chiodi, 1966); resulta así un ciclo lipídico anual que se puede relacionar con los ciclos sexual, trófico y de las migraciones estacionales. Durante el ciclo vital, la variación general en el contenido total de los lípidos se ubica entre los límites de 1,25% y 4,50%; existe un aumento continuo de ritmo

lento con el crecimiento en longitud e indirectamente de la edad hasta los 12-13 años, que se debe en los adultos al desarrollo gravimétrico del hígado y de las glándulas sexuales, comprobándose durante el ciclo anual una correlación positiva con los índices hepatosomático (IH) y gonadosomático (IG; Tablas 7 y 8). El acumulador de lípidos, al igual que en todas las especies de Merluccidae y Gadidae es el hígado, que alcanza en los individuos de merluza común un contenido máximo de hasta el 46,60% en los meses de primavera (Tabla 9); a los valores máximos corresponden altos índices hepatosomáticos, especialmente en los individuos procedentes de las zonas latitudinales de 36° a 42° S (Tabla 7; ver también Crupkin *et al.*, 1988). La intensidad en la acumulación de los lípidos se acentúa desde la clase de 35-40 cm Lt en adelante, es decir, en los adultos sexualmente maduros, y a medida que aumenta el



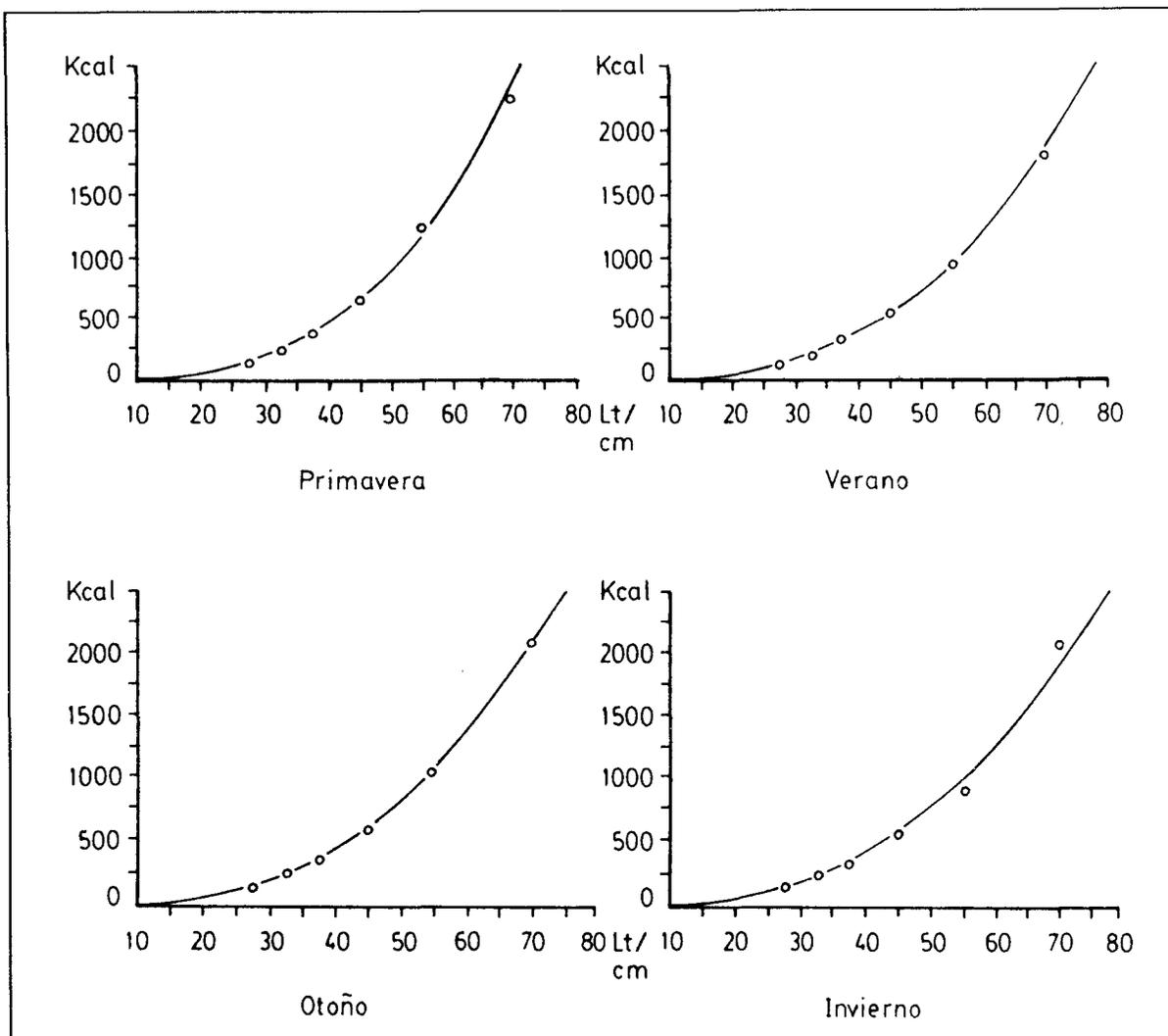
**Fig. 13:** Variación del contenido en lípidos en los individuos de merluza común, cuerpo entero (ambos sexos), a través de las estaciones del ciclo anual y clases de longitud total (Lt cm).

peso del hígado. Los cambios cíclicos estacionales en el contenido total de los lípidos se desarrollan en los individuos de merluza común de la siguiente manera:

- Primavera, se registran los valores mayores de todos los meses del año hasta un máximo de 4,50% (Fig. 13).
- Verano, hay una caída hacia valores menores de todo el año (1,25-2,25%) que se relaciona con el desgaste causado por los

desoves y las migraciones regionales (Fig. 13).

- Otoño, se produce un leve repunte de alrededor de 2,50% debido a la alimentación intensiva, después del desove primaveral-estival, con especies de alto valor energético (p. ej. anchoíta; Fig. 13).
- Invierno, se llega casi a un estado similar de los contenidos del verano, pero con una amplitud de menor diferencia a través de las clases de longitud total (Fig. 13).



**Fig. 14:** Variación del contenido calórico total (Kcal) en los individuos de merluza común, cuerpo entero, ambos sexos, a través de las estaciones del ciclo anual y clases de longitud total (Lt cm). Regresión predictiva (Primavera:  $a = 8,82 E^{-2}$  y  $b = 2,94$ ; Verano:  $a = 1,21 E^{-2}$  y  $b = 2,81$ ; Otoño:  $a = 1,31 E^{-2}$  y  $b = 2,82$ ; Invierno:  $a = 1,53 E^{-2}$  y  $b = 2,76$ )

El ciclo lipídico así descrito para la merluza común es en cierta medida comparable con el ciclo de la especie *Merluccius productus* de la costa pacífica de América del Norte, en el cual igualmente se comprobaron variaciones estacionales y regionales derivadas de las migraciones de reproducción (Patashnick *et al.*, 1970).

La variación del contenido en proteínas, considerado el individuo adulto entero,

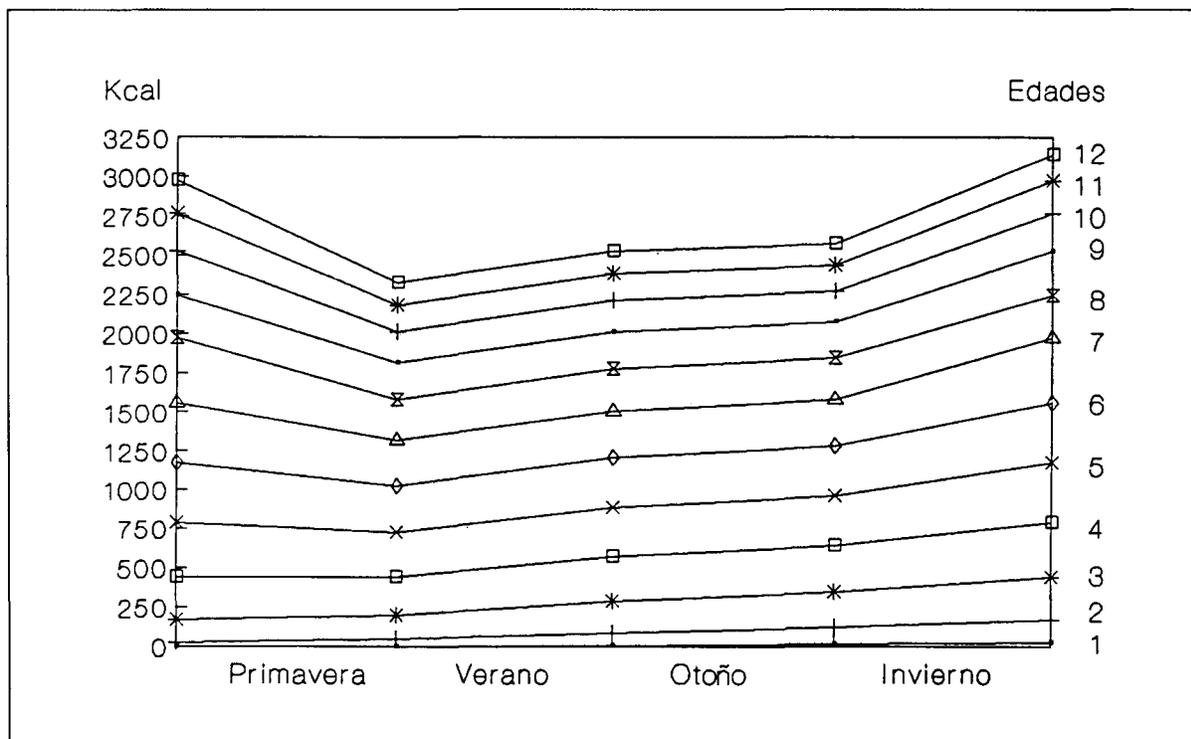
acusa a lo largo de las estaciones del año valores comprendidos entre el 15,20% y el 16,90% (Tabla 10). El valor más bajo corresponde a los meses del verano, después del período primaveral-estival de los desoves masivos; valores por encima del promedio individual-anual se determinaron en la piel y el tejido muscular (carne) y los más bajos en el hígado y las vísceras (Aizpún de Moreno y Moreno, 1984; Chiodi, 1966).

### 5.2.2.- Variación del contenido total en calorías

Este contenido se estimó en peso húmedo según distintas partes del cuerpo de la merluza (carne, hígado, gónadas, etc.), al utilizar como factor de conversión los valores de 9,5 Kcal/g para los lípidos y de 4,5 Kcal/g para las proteínas, y sumando luego los resultados para el individuo entero. El contenido calórico así determinado, se analizó por clases de largo total y estaciones del año para los individuos agrupados por ambos sexos de las mismas muestras utilizadas en el estudio de la relación longitud-peso (período 1980-1987). Del análisis efectuado, se comprobó un desarrollo del tipo de crecimiento exponencial en el contenido calórico dependiente del aumento de la longitud del cuerpo, con una variación significativa del exponente  $b$  de la ecuación empleada (Fig. 14); el valor más alto del exponente (2,94) corresponde a la primavera y el más bajo (2,76)

al invierno, evidenciándose de esta manera un comportamiento similar al del exponente de la relación longitud-peso. Además, se realizó un examen comparativo de las curvas de crecimiento en contenido calórico total por clases de edad y estaciones del año para determinar la modalidad de la variación temporal ocurrida en los individuos de merluza en relación con el aumento de la edad hasta la clase 12; del cotejo efectuado sobre la base del gráfico de la Fig. 15 se ponen de manifiesto las siguientes características:

- Hasta la clase de edad 3 hay una tendencia estable de un crecimiento continuo del contenido calórico en el ciclo estacional que se intensifica desde el mes de diciembre en adelante; se trata en este caso de individuos sexualmente inmaduros o al principio de la primera madurez sexual, sin registrarse caídas de signo negativo en las tasas diarias estacionales (Tabla 11).



**Fig. 15:** Variación estacional del contenido calórico total (Kcal) por clases de edad (1-12 años) en los individuos de merluza común, ambos sexos (población mixta).

- A partir de la clase de edad 4 se produce una diferenciación en la modalidad del crecimiento mensual y estacional del contenido calórico con una alternancia entre valores mínimos y máximos; los primeros corresponden al intervalo de fin de primavera y principio de verano (noviembre-diciembre), y los segundos corresponden al intervalo de fin de invierno y principio de primavera (agosto-septiembre); la diferenciación se hace más intensa a medida que aumenta la edad y se relaciona con los ciclos sexual y trófico y los contenidos altos en lípidos del hígado. Al mismo tiempo, las tasas diarias estacionales siguen un desarrollo de disminución creciente con un mantenimiento constante de los valores negativos en los meses de primavera (Tabla 11).

### 5.2.3.- *Tasas instantáneas diarias en el crecimiento del peso del cuerpo (Cd-P) y del contenido calórico total (Cd-C); comparación entre ambas tasas*

Los valores de las tasas Cd-P y Cd-C determinados por clases de edad y estaciones del año dan una imagen más exacta acerca de las variaciones en el peso del cuerpo y en el contenido calórico total de la merluza común, lo que permite definir la magnitud y ciclicidad del proceso de ganancias y pérdidas en peso y calorías en los individuos de ambos sexos de esta especie hasta la edad de 12 años. Los resultados de los cálculos efectuados y graficados facilitan realizar comparaciones e interpretaciones entre ambas tasas según los eventos más importantes ocurridos durante el ciclo vital. Con tal propósito, se da a continuación una descripción sobre la modalidad de la variación estacional y anual separadamente por cada tasa, y luego, una síntesis comparati-

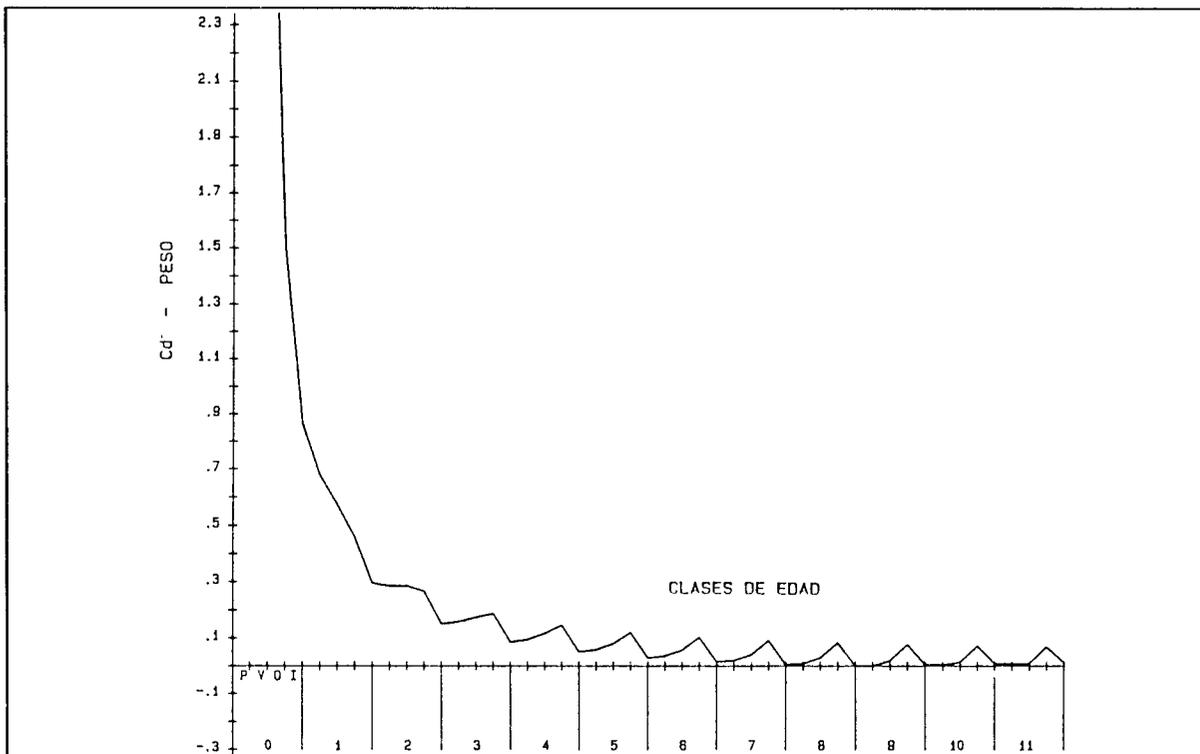


Fig. 16: Desarrollo cíclico de las ganancias y pérdidas en peso total del cuerpo en los individuos de merluza común (ambos sexos) a partir de los valores calculados de las tasas instantáneas diarias Cd-P por clases de edad y estaciones del año (P = primavera; V = verano; O = otoño; I = invierno).

va entre ambas tasas con las interpretaciones gravimétricas y bioenergéticas correspondientes.

a) Desarrollo de la tasa Cd-P. Hasta la edad 2 cumplida se observa una disminución rápida y continua desde tasas comprendidas entre valores de 3,48-1,99 hasta valores inferiores a 0,30 y sin presentar alguna variación estacional. En la edad 3 comienza ya la variación cíclica estacional con el primer descenso invernal, y a partir de la edad 4, se establece el verdadero ciclo ponderal estacional, con una lenta variación en el peso del cuerpo desde los meses del verano con el mayor pico entre los meses del intervalo otoño-invierno. Esta ciclicidad se mantiene hasta la edad 11 con valores positivos, pero a medida que aumenta la edad, las tasas menores del intervalo invierno-primavera se acercan al +0 (Fig. 16), y una vez cumplida la edad de 11 años, las tasas del intervalo primavera - verano se con-

vierten en negativas (-0).

b) Desarrollo de la tasa Cd-C. Igualmente como en el caso de la tasa ponderal, la tasa calórica disminuye continuamente hasta el comienzo de la edad 2 en el intervalo primavera-verano, y desde aquí se inicia el desarrollo cíclico estacional que es de amplitud diferencial mayor que en la tasa ponderal (Fig. 17). El mencionado ciclo se evidencia mejor desde la edad 4 en adelante, cuando ya aparecen los valores negativos correspondientes al intervalo primavera-verano, es decir, con pérdida en el contenido calórico total que aumenta su amplitud de variación en las clases de edades mayores. Dentro de cada clase de edad se producen dos picos de valores positivos, el primero del intervalo verano-otoño y el segundo del intervalo invierno - primavera, que indican ganancias en el contenido calórico total; al principio (clases 2-4), el primer pico es de mayor amplitud y a medida que aumenta la

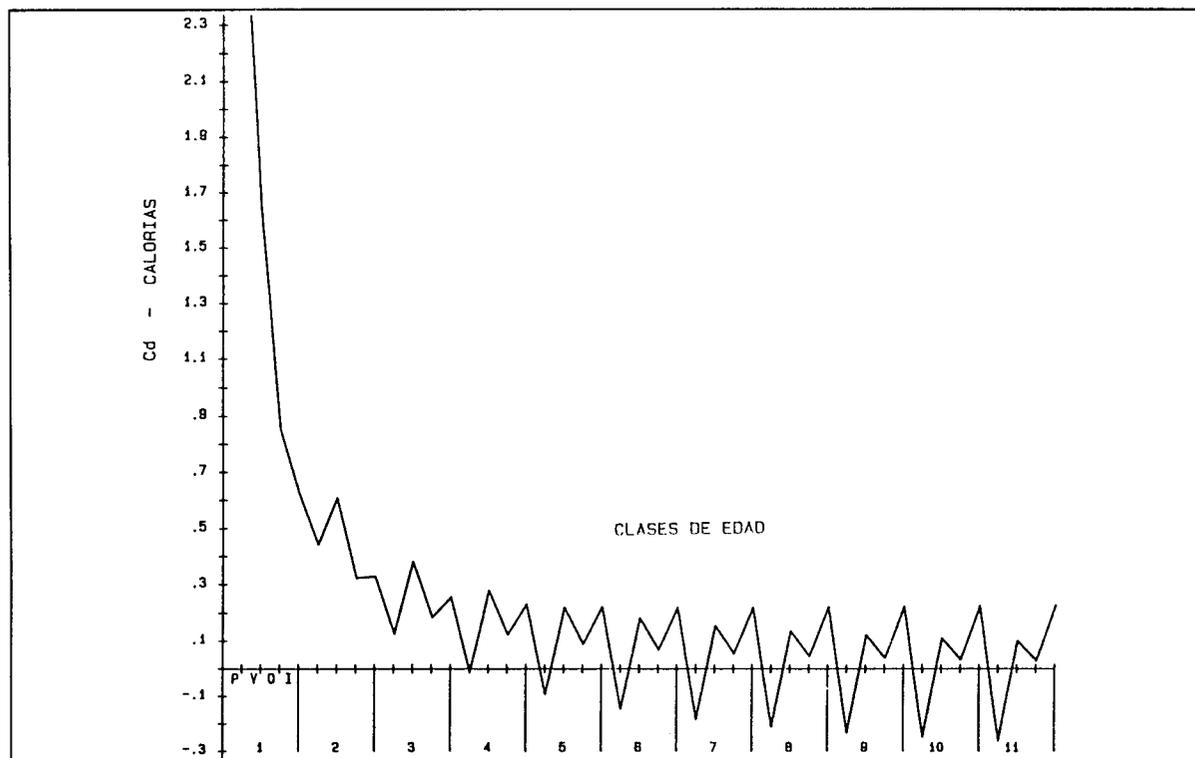
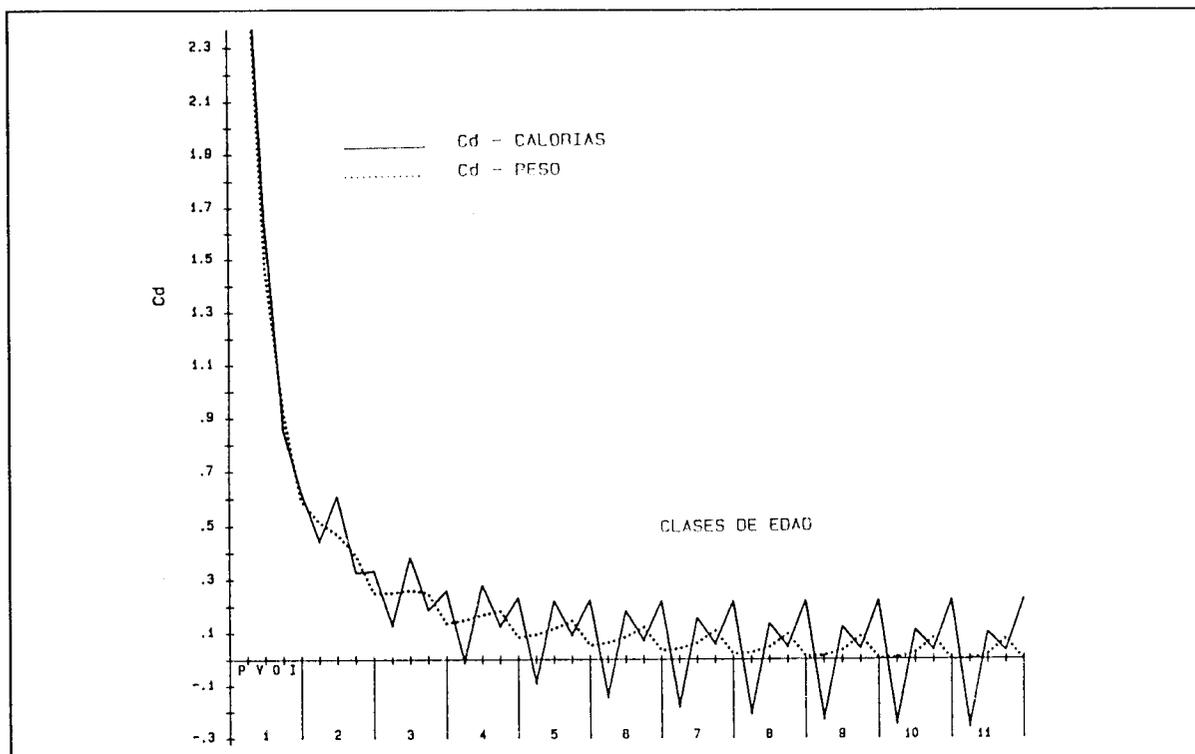


Fig. 17: Desarrollo cíclico de las ganancias y pérdidas del contenido calórico total del cuerpo en los individuos de merluza común (ambos sexos) a partir de los valores calculados de las tasas instantáneas diarias Cd-P por clases de edad y estaciones del año (P = primavera; V = verano; O = otoño; I = invierno).



**Fig. 18:** Desarrollo cíclico de las ganancias y pérdidas en peso total y contenido calórico total del cuerpo en los individuos de merluza común (ambos sexos) a partir de los valores calculados de las tasas instantáneas diarias Cd-P por clases de edad y estaciones del año (P = primavera; V = verano; O = otoño; I = invierno).

edad (clases 5-11), el segundo pico crece en su amplitud diferencial con el primero. El desarrollo cíclico estacional y anual caracterizado por un aumento progresivo de la amplitud diferencial entre las tasas positivas y negativas se relaciona, por un lado, con los desoves primaverales, y por otro, con el período de la alimentación intensa de los meses de verano y otoño (ciclos sexual y trófico).

c) Comparación entre las tasas Cd-P y Cd-C. En el gráfico de la Fig. 18 se presenta juntamente el desarrollo cíclico estacional por clases de edad de las curvas de ambas tasas consideradas, del cual se ponen de manifiesto en el balance de ganancias y pérdidas ponderales y calóricas tres hechos propios de la merluza común, a saber:

- El primero, que no existen coincidencias en el ciclo estacional de cada clase de edad de los individuos de esta especie entre los picos positivos de las tasa Cd-P y Cd-C, y las pérdidas calóricas se hacen mayores con el aumento de la edad mientras que las ganancias se mantienen al mismo nivel;
- El segundo, que las ganancias y pérdidas son de amplitud mayor en las tasas calóricas que en las tasas ponderales, debido a las variaciones de amplitud mayor en los contenidos parciales de los lípidos; y
- El tercero, que el aumento de los valores positivos de las tasas ponderales del intervalo otoño-invierno está seguido por el aumento de las tasas calóricas del intervalo invierno-primavera.

Comparada la modalidad del desarrollo de ambas tasas con casos similares de otras especies de peces\*, se evidencia que la merluza

\* Ver en la lista bibliográfica: Diana y Mackay, 1979; Eliassen y Vahl, 1982; Jangaard *et al.*, 1967; Jensen, 1979; Love 1970; Mackinnon, 1972; Schevchenko, 1972; Tyler y Dunn, 1976.

común presenta los ciclos ponderal y calórico por clases de edad y estaciones del año de una manera bastante compleja en la cual se debe tener en cuenta las siguientes características biológico-específicas:

- Tasas mayores de crecimiento en la longitud que en el peso por unidad de tiempo para ambos sexos.
- Dimorfismo sexual en el crecimiento absoluto de los individuos a favor de las hembras, por ser éstas más longevas que los machos.
- Dos épocas de desove en el ciclo anual, una primaveral-estival y otra otoñal-invernal, que se verifican principalmente para el efectivo distribuido en el sector bonaerense.
- Migraciones verticales de ritmo nictemeral y horizontales de ritmo estacional que requieren grandes gastos energéticos causados por los movimientos de natación de los individuos y los cambios térmicos alternantes.
- Variaciones estacionales y regionales de amplitud mayor de las tasas de consumo de alimento y del valor bioenergético de las especies integrantes del alimento principal.
- Ciclos estacionales de los lípidos y proteínas (contenidos parciales y totales) diferentes que en otras especies de peces de aguas templadas y frías como son, por ejemplo, las de Gadidae, Pleuronectidae, Bothidae y Salmonidae de los mares del hemisferio norte.

En síntesis, resulta de las interpretaciones y comparaciones realizadas que los ciclos ponderal y calórico desarrollados por individuos de merluza común están definidos por la modalidad de crecimiento del peso del cuerpo y del contenido calórico total, y que las variaciones estacionales y anuales comprobadas encuentran su mejor forma de expresión cuantitativa mediante el análisis de las tasas instantáneas calculadas por clases de edad y estaciones del año; éstas describen a su vez el proceso dinámico de las ganancias y pérdidas ponderales y calóricas en relación con el

aumento de la edad y los ciclos sexual, trófico y de los lípidos a través del tiempo transcurrido.

### **5.3.- Aplicación de un modelo bioenergético de crecimiento del cuerpo para estimar el requerimiento trófico-calórico total anual (teórico) a nivel individual por clases de edad y estaciones del año**

#### **5.3.1.- Formulación del modelo y modalidad de su desarrollo**

Para la convalidación del modelo de consumo real discriminado por grupos de especies integrantes del alimento principal, se recurrió a la aplicación de un modelo de simulación que se basa en parámetros de crecimiento y de actividades metabólicas de los individuos de merluza común, a partir de estimaciones de requerimientos trófico-calóricos parciales por clases de edad y estaciones del año. Se consideró más adecuado este tipo de modelo por corresponder de manera más factible en concordancia con el origen, la distribución y la estructura de las muestras estudiadas y las características de los resultados detallados en el Capítulo anterior. A tal efecto, se utilizaron los datos de las relaciones de longitud, peso y edad obtenidos del estudio analítico de las muestras de merluza del período 1977-1987 realizado en el INIDEP por varios investigadores, y también los datos referentes al crecimiento en peso del hígado y de las gónadas y al ciclo estacional de los contenidos parciales y totales en lípidos y proteínas con estimaciones calóricas, todo esto desarrollado en los Capítulos 5.1 y 5.2. Luego, con la finalidad de facilitar los cálculos pertinentes, se asumieron las siguientes condiciones o conveniencias:

- Considerar a los individuos de merluza común procedentes de dos sectores de pesca diferentes (bonaerense y patagónico) como integrantes de una población mixta y sin separación por sexos, salvo en algunos casos especiales.

- Expresar la eficiencia de conversión calórica del alimento consumido en valores porcentuales relativos por clases de edad y estaciones del año.
- Utilizar un promedio térmico anual unitario de 6,5°C (sistema homotérmico) correspondiente a la capa demersal del mar para el área de distribución de los efectivos de merluza comprendida entre las latitudes de 34° y 47°S.
- Considerar en el ciclo sexual anual de la merluza una frecuencia reproductiva de un pulso y dos pulsos de desoves, tanto para las hembras como para los machos.

Los resultados obtenidos de los cálculos efectuados sirven a su vez para verificar la validez de los modelos de consumo de alimento a niveles individuo-año y población-año mencionados en el Cap. 4 y desarrollados en este Capítulo y en el siguiente. Además, se tuvieron en cuenta en la formulación del modelo bioenergético los conceptos y las comprobaciones de Boisclair y Leggett (1989), Diana y Mackay (1979), Francis (1983), Jones (1976, 1978), Jones y Hislop (1972, 1978), Jones y Johnston (1977), Kerr (1982), Kitchell *et al.* (1977), Mackinnon (1972), Stewart *et al.*, (1983), Tseitlin (1989) y Tyler y Dunn (1976). De mayor utilidad resultaron en este caso los trabajos de Jones y sus colaboradores, por tratarse de investigaciones referentes a especies de la familia Gadidae y de ecuaciones aplicables en el modelo formulado, en razón de que se apoyan en un número reducido de parámetros derivados del estudio del crecimiento del peso del cuerpo, total y parcial (soma, hígado, gónadas), y de los procesos dinámicos relacionados con las ganancias y pérdidas ponderales y calóricas durante las estaciones del año.

Del análisis bioenergético realizado en el Cap. 5.2 se destacan tres características principales del ciclo vital de los individuos de merluza común que son de importancia en la modalidad de desarrollo del modelo aplicado, a saber:

- La primera, que la variación en el crecimiento del peso del cuerpo y de los contenidos totales de lípidos y de calorías es una función relacionada con el aumento de la edad y con los ciclos sexual y trófico realizados periódicamente entre distintas regiones de la plataforma continental argentina y estaciones del año;
- La segunda, que la mayor amplitud de variación ocurre en el contenido de los lípidos del hígado y en el contenido calórico total de los adultos, especialmente después de los desoves de los meses de primavera y verano; y
- La tercera, que los individuos de merluza común están sometidos a un esfuerzo fisiológico de grandes gastos energéticos que se manifiestan en ciertos momentos del ciclo anual por la aparición de valores negativos de las tasas instantáneas en el crecimiento del peso del cuerpo y del contenido calórico total.

De acuerdo con estas características se elaboró un diagrama de flujo (Fig. 19) a partir de los parámetros de crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy que comprende los pasos de los cálculos especificados por bloques de los componentes fisiológicos, bioquímicos y bioenergéticos utilizados en la estimación de los requerimientos trófico-calóricos parciales según los distintos procesos metabólicos de los individuos desarrollados durante su ciclo vital. A continuación, se describe cada paso de dicho diagrama hasta la estimación del requerimiento trófico-calórico total anual, para ser luego comparado con el consumo real de alimento determinado por clases de edad sobre la base de los pesos del contenido estomacal de los individuos de merluza común muestreados.

### **5.3.2.- Requerimiento trófico-calórico correspondiente al crecimiento de los pesos gonadal y somatohepático y la eficiencia de conversión de alimento**

Los resultados de los cálculos realizados a este respecto se hallan consignados en la

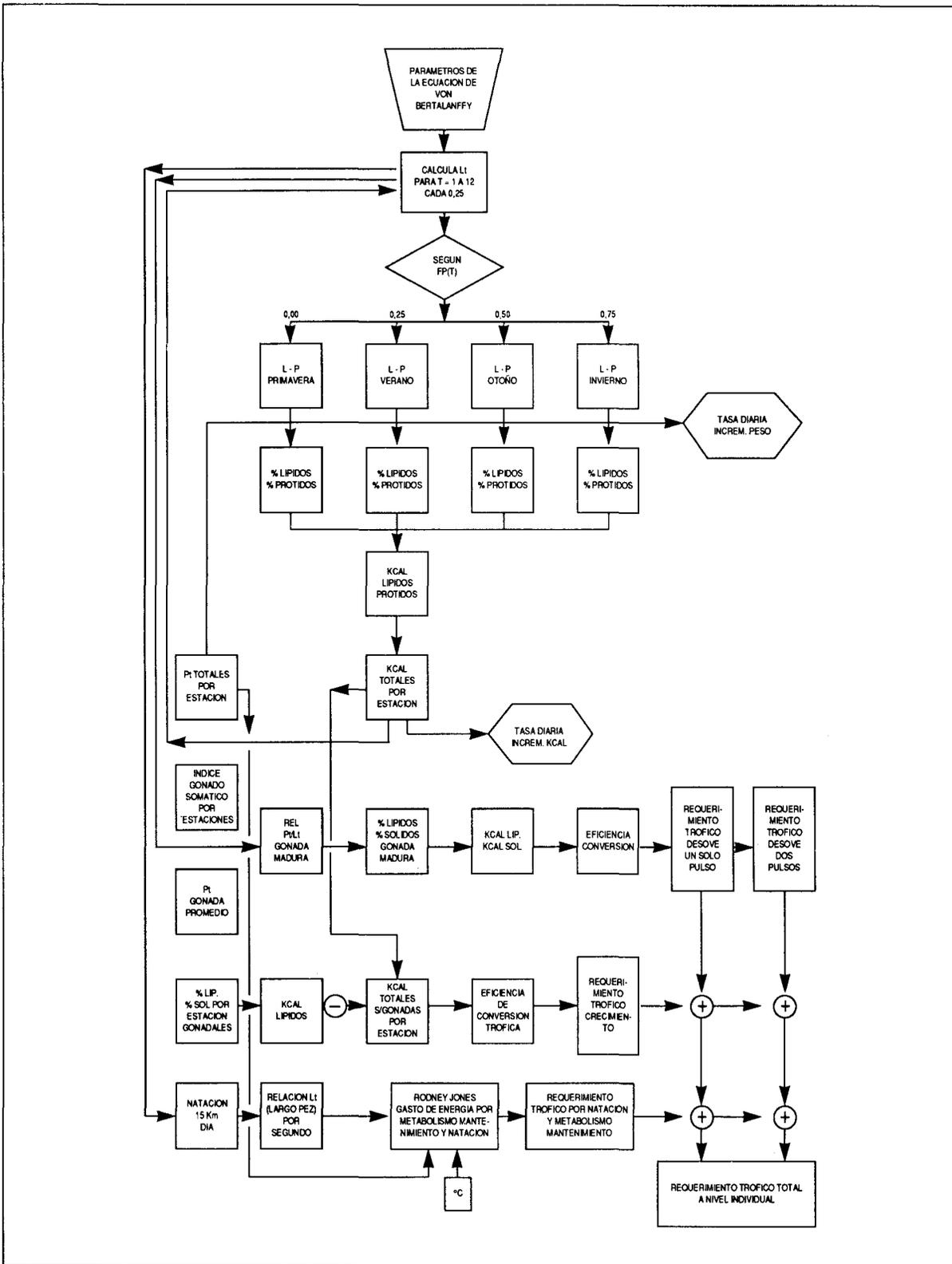


Tabla 12. En primer lugar, se consideraron el desarrollo del peso gonadal (ambos sexos) y de su contenido calórico expresados en valores promedio que involucran a todos los estadios del ciclo sexual anual para restarlo del peso total del cuerpo. En segundo lugar, se efectuaron los cálculos correspondientes al crecimiento somatohepático, o sea del peso del cuerpo excluidas las gónadas y el conducto gastrointestinal. Los resultados de estos últimos cálculos permitieron estimar el requerimiento trófico-calórico de este crecimiento hasta la clase de edad 12. De los datos tabulados se evidencian algunas variaciones periódicas de ganancias y pérdidas ponderales y calóricas a través de las clases de edad y estaciones del año, que se relacionan principalmente con el crecimiento en peso de las gónadas y del hígado.

Las variaciones en el ciclo gonadal comienzan desde la edad 3 en adelante, al producirse un aumento en peso y contenido calórico de las glándulas sexuales durante la primavera, una disminución en los meses de verano y otoño y de nuevo un aumento en el invierno; los valores inferiores se deben vincular con los desoves primaverales y estivales, y coinciden parcialmente con el ciclo estacional del índice gonadosomático (Tabla 8). En cambio, el peso somatohepático sigue un crecimiento progresivo y también se observan variaciones estacionales en el contenido calórico caracterizadas por una disminución en el verano y un aumento en el otoño, alcanzando sus valores máximos en el período invernal-primaveral; dichas variaciones coinciden en general con las del índice hepatosomático y del contenido de los lípidos en el hígado (Tablas 7 y 9) y sus amplitudes son de menor diferencia en el crecimiento somático.

En lo que se refiere a la eficiencia de conversión de alimento ( $E_c$  = eficiencia neta),

ésta se determinó según la fórmula dada por Jones y Johnston (1977, pp. 24 y 44; también por Jones y Hislop, 1978, p.248):

$$E_c = 0,79 W (P_t)^{-0,15}$$

aplicada a especies de gádidos del Mar del Norte en el estudio del crecimiento del cuerpo y de las gónadas acorde al requerimiento trófico-calórico. En el caso de la merluza común, la eficiencia de conversión disminuye igualmente de manera paulatina (0,65 - 0,24%) desde edades menores a mayores desde los meses de primavera a los de invierno, y se debe relacionar con las variaciones estacionales y anuales de las tasas instantáneas de crecimiento en peso y contenido calórico del cuerpo (Tabla 12 y Fig. 18) y del índice metabólico determinado por clases de longitud total (Fig. 12) (ver además, Brett y Groves, 1979 pp. 326 y 329 y Jarre, 1990, Fig.3).

Concluyendo, se infiere que el requerimiento trófico-calórico del crecimiento somatohepático está sujeto a las variaciones ponderales y calóricas de las gónadas y del hígado; el proceso dinámico de estas variaciones se alterna dentro del ciclo estacional de cada clase de edad del grupo de los adultos (clases 4-12) entre un requerimiento trófico-calórico de crecimiento progresivo y otro detenido en un punto estacionario, es decir nulo, con el siguiente desarrollo en el corrimiento de las edades:

- En los individuos de los clases de edad 4-6, hay un requerimiento alto en los meses de primavera que llega a ser "nulo" en el verano;
- Desde la edad 6 en adelante, el requerimiento "nulo" registrado en el verano, aparece también en los meses de invierno (ver en la Tabla 12, columna 10).



Fig. 19: Diagrama de flujo del crecimiento de los individuos de merluza común que comprende los pasos de los cálculos de los componentes fisiológicos, bioquímicos y bioenergéticos para la estimación de los requerimientos trófico-calóricos parciales y total anuales.

Una variación similar fue comprobada con anterioridad en la anchoíta del Mar Argentino (*Engraulis anchoita*), con un desarrollo de menor alcance, lo que indica un balance energético con gastos utilizados solamente para el mantenimiento del cuerpo (Angelescu y Anganuzzi, 1986 p. 211).

### 5.3.3.- *Requerimiento trófico-calórico correspondiente a los desoves y comparación con algunas especies de gádidos*

Los resultados obtenidos con relación a este tema se refieren a los individuos de merluza de las clases de edad 3-12, y en el desarrollo de los cálculos se tuvieron en cuenta los datos y las conclusiones de los trabajos de Ciechowski (1967), Christiansen y Cousseau (1971), Grunwaldt (1986), Olivieri y Christiansen (1987), Louge y Christiansen (1990) y Rey y Grundwaldt (1986). Para las estimaciones efectuadas, se consideraron el número promedio de ovocitos de un pulso y la modalidad de crecimiento en peso y en contenido calórico de los ovarios, con la finalidad de determinar el requerimiento trófico-calórico correspondiente a un pulso y dos pulsos en los desoves anuales (Tabla 13). Las estimaciones se realizaron para las hembras sexualmente maduras; en lo que se refiere a los machos, se asumieron teóricamente los mismos valores calculados para las hembras por considerar que los gastos energéticos son aproximadamente de igual cuantía en el proceso del crecimiento gonadal (ver también Jones, 1978 p. 20).

El análisis de los datos tabulados por clases de edad muestra una diferenciación creciente en el peso y en el contenido calórico de las gónadas en función del tiempo transcurrido, que se verifica con una razón de incremento de 7,7 veces para el peso y de 14,3 veces para el contenido calórico en los individuos de la clase 12 con relación a los individuos de la clase 3. La mayor amplificación diferencial en el contenido calórico se debe al aumento progresivo del contenido lipídico de las gónadas que alcan-

za los valores máximos en los meses de primavera y otoño (Tabla 9). Este aumento se realiza a expensas del crecimiento somatohepático, y existe por lo tanto, una relación directa con el proceso de la maduración de las gónadas y los desoves que mantiene el mismo patrón de desarrollo cronológico y cuantitativo conocido en especies de gádidos, como por ejemplo *Gadus morhua*, *Melanogrammus aeglefinus* y *Pollachius virens* (Eliassen y Vahl, 1982; Jangaard, 1967; Jensen, 1979; Jones y Johnston, 1977 p. 51; Love, 1970; Schevchenko, 1972). Las pérdidas energéticas se comprueban en los adultos durante los meses de primavera y verano, desde la clase de edad 5 en adelante, cuando se registran valores negativos con un aumento progresivo en el desarrollo cíclico de las tasas instantáneas diarias del contenido calórico total (Fig. 17); estos valores coinciden en tiempo con la época de los desoves masivos que ocurren en la región intermedia de la plataforma continental comprendida entre las latitudes de 36° y 45°S (Ciechowski *et al.*, 1983).

Por otra parte, al comparar el requerimiento trófico-calórico correspondiente a los desoves de la merluza común con el de las especies *Gadus morhua* y *Melanogrammus aeglefinus* sobre la base de un mismo patrón de equivalencias del peso del cuerpo por clases de longitud total, se observa una neta diferencia manifestada a favor de la primera especie (Tabla 13, últimas dos columnas). Esta particularidad deriva probablemente del intenso esfuerzo fisiológico de los individuos de merluza en la realización de las migraciones de reproducción que son de larga distancia y de un período de desoves más prolongado con varios pulsos en el año. Además, se agrega a todo esto el comportamiento demersal-pelágico de los individuos que exige mayores gastos energéticos en los desplazamientos, a diferencia de algunas especies de gádidos que por integrar la comunidad bentónico-demersal llevan una vida más reposada.

#### 5.3.4.- *Requerimiento trófico-calórico correspondiente a los gastos de natación, incluido el mantenimiento somático*

Los movimientos de natación requieren generalmente en los peces predadores con hábitos de vida demersal-pelágica elevados gastos energéticos (Beamish, 1978 pp. 163-168). Como es conocido, los adultos de merluza común efectúan migraciones periódicas en los planos horizontal y vertical de significado ecofisiológico en el ciclo anual; el primer tipo de migraciones se relaciona con los ciclos reproductivo y trófico, mientras que el segundo tipo es de ritmo nictemeral y deriva de la búsqueda de alimento en la columna de agua (ver Cap. 3 y además, Pérez Comas, 1990 pp. 20,21 y 45). De los resultados de las investigaciones realizadas con respecto a las migraciones en el plano horizontal, se comprueba que los individuos de esta especie, agrupados en cardúmenes, recorren a lo largo de las estaciones del año extensas distancias comprendidas entre las latitudes de 35°S y 46°S (Angelescu y Prenski, 1987 p. 48; Bellisio *et al.*, 1978 p. 5; Ciechowski y Weiss, 1974b; Ciechowski *et al.*, 1979; Otero, 1986; Podestá, 1987 y 1989). Por lo que se conoce hasta el presente, los cardúmenes se desplazan de manera sucesiva a partir de los meses de primavera con rumbo desde el norte hacia el sur, es decir, hacia el hábitat de desoves ubicado en zonas de latitudes mayores, siguiendo el sistema interno de circulación de igual dirección; por el contrario, en los meses de otoño ocurre un movimiento inverso de los cardúmenes a lo largo del borde de la plataforma continental, de acuerdo con la dirección de la corriente de Malvinas hacia zonas de latitudes menores (Podestá, 1989 Fig. 2; Severov, 1990 Figs. 4 y 13; ver Mapa p. 5).

Con el propósito de estimar los gastos energéticos correspondientes a la natación y mantenimiento somático, se tuvo que determinar primero la amplitud de la distancia recorrida de ida y vuelta y la velocidad diaria media de natación de los cardúmenes. Según la información de Rojo y Silvosa (1969a p.10) basada

en marcaciones y recapturas de individuos, se estimó una velocidad de 8,6 a 16,6 km/día sobre una distancia de ida y vuelta de 2400 km, lo que equivale a una duración aproximada de 6 meses de las migraciones. Los datos de Podestá (1987 pp. 152-158 y 212) obtenidos de los cálculos referentes a la distribución mensual por rectángulos estadísticos de la captura por unidad de esfuerzo (CPUE), permitieron deducir un recorrido diario de los cardúmenes de 6 a 10 km durante las migraciones de los meses de primavera y verano, con rumbo N-S, y de 1 a 4 km/día en los meses de otoño e invierno. El período de las migraciones de reproducción se extiende en el área de las latitudes de 35°-46°S, con los desplazamientos de ida y vuelta de los cardúmenes en el lapso de los meses de octubre - abril, y se superpone con el período de alimentación intensa (Angelescu y Prenski, 1987 p.48; Otero 1986, p. 81).

De acuerdo con estos comentarios y de la delimitación espacio-temporal de las áreas de reproducción, se infiere que los individuos de merluza común de tallas medianas (40-45 cm Lt), los que son más frecuentes en los cardúmenes de los adultos, necesitarían un recorrido diario de alrededor de 15 km\* para cubrir una distancia máxima de ida y vuelta estimada en 2700 km, que se debe considerar como factible para el sector bonaerense y patagónico norte. Este valor diario se asumió como un promedio anual y la velocidad de natación de los individuos se determinó por clases de edad con el promedio de la longitud total del cuerpo según la relación longitud total/segundo. Seguidamente, se calcularon los gastos energéticos en Kcal por día y estaciones del año a partir de los valores del peso total promedio del cuerpo hasta la clase 12, utilizando en este caso la ecuación de Jones (1978 pp. 19 y 27):

$$F = 0,00747 W^{0,8} \exp(0,081 T + 0,76 V) \text{ kcal/d}$$

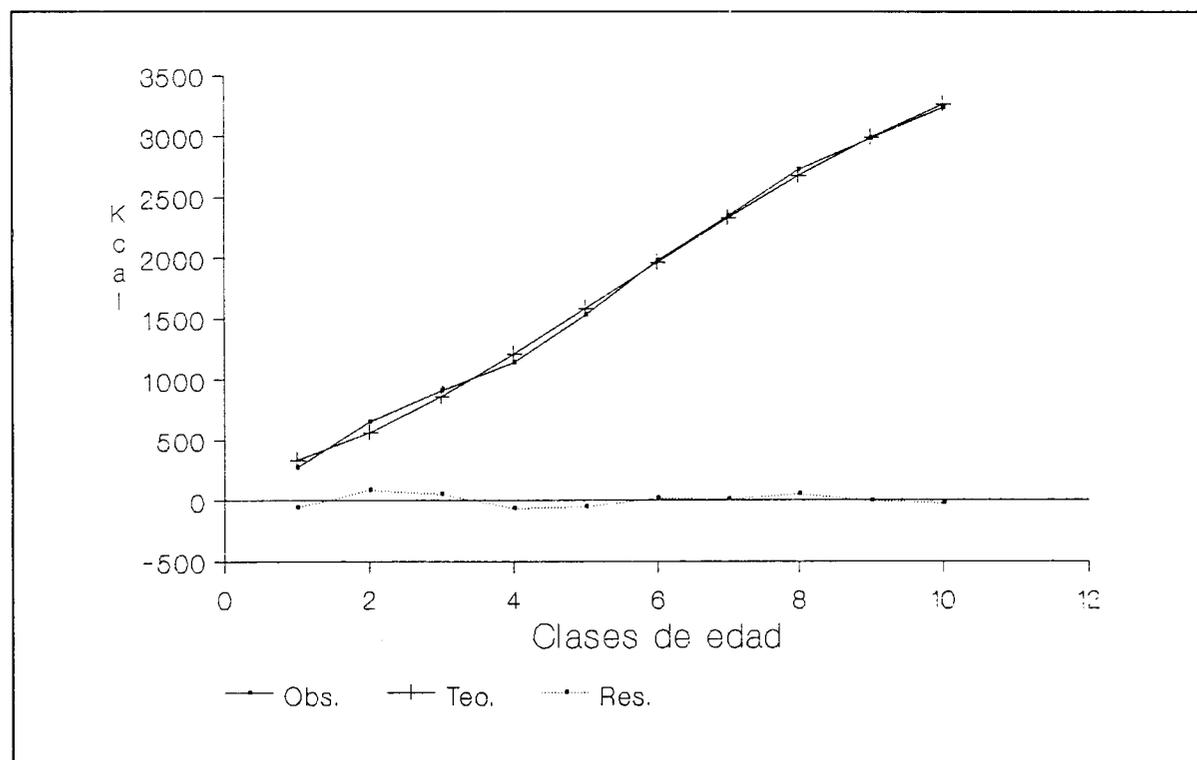
donde: F es el contenido calórico del alimento

\* El recorrido diario de 15 km se estableció sobre la base de un valor teórico de velocidad de 17,3 cm por segundo para los individuos de las clases de edad consideradas en la Tabla 15.

consumido diariamente;  $W$  es el peso total del cuerpo;  $T$  es la temperatura ambiental ( $6,5^{\circ}\text{C}$ ); y  $V$  es la velocidad de natación por segundo ( $\text{Lt/s}$ ). Los resultados de los cálculos realizados por clases de edad y estaciones del año figuran en la Tabla 14; a tal efecto, se consideraron los promedios estacionales de  $Lt$  cm y  $Pt$  g y la relación  $Lt/s$  para determinar los gastos calóricos diarios y estacionales. Por último, al cotejar la modalidad de desarrollo de la eficiencia de conversión de alimento (Tabla 13, columna 9) con la modalidad de desarrollo de la relación  $Lt/s$ , en ambos casos por clases de edad, se evidencia un paralelismo similar, particularidad comprobada también por Bjornsson (1985) de manera experimental en la especie *Gadus morhua*; además, el mencionado autor destacó que la velocidad máxima de natación requiere una energía correspondiente a casi la mitad de la cantidad del alimento ingerido (ver también Paul *et al.*, 1990b).

### 5.3.5.- Comparación bioenergética de los requerimientos trófico-calóricos parciales

Con la finalidad de evaluar la magnitud del proceso de ganancias y pérdidas calóricas, es decir del balance bioenergético durante el ciclo vital de los individuos de merluza común hasta la clase de edad 12, se realizó una comparación entre los requerimientos trófico-calóricos anteriormente descritos. En razón de que se trata del desarrollo de un proceso bioenergético en función del tiempo (edades) de distinta amplitud de variación según el tipo del requerimiento parcial, se encontró que lo más indicado para disponer de una base de comparación es la aplicación de la ecuación de Gompertz que define el comportamiento de curvas de crecimiento (ver Ricker, 1979 p. 705, ecuación 22 derivada de la ecuación 21), adaptada en este caso a parámetros relacionados con el desarrollo del contenido calórico, tal



**Fig. 20:** Gráfico con las series de los valores observados (Obs.), teóricos (Teo.) y residuales (Res.) correspondientes al desarrollo del requerimiento trófico-calórico (Kcal-miles) del crecimiento somatohepático por clases de edad de los individuos de merluza común (población mixta).

como se detalla:

$$R_{tc} = R_{tc \infty} e^{-k} (e^{gt})$$

donde:  $R_{tc}$  = requerimiento trófico-calórico parcial para una determinada edad en la escala de las edades 0-12;  $R_{tc \infty}$  = requerimiento trófico-calórico asintótico; "g" = tasa instantánea de rapidez en los cambios energéticos; "k" = parámetro adimensional, tal que "k.g" es la tasa instantánea de crecimiento energético; t = tiempo (edades); y e = base del logaritmo neperiano. Del cotejo de los resultados de los cálculos efectuados que están presentados en la Tabla 15 y de las curvas obtenidas para cada uno de los requerimientos parciales mediante el ajuste por mínimos cuadrados a partir del algoritmo de Marquardt (1963), se destacan las siguientes características:

- El mayor valor del  $R_{tc}$  asintótico se evidencia en el  $R_{tc}$  somatohepático que presenta a la vez el menor valor de la tasa instantánea "g". (Fig. 20).
- Las tasas "g" y "k.g" alcanzan valores máximos en el  $R_{tc}$  de los desoves, existiendo una tendencia de estabilización del proceso energético a un nivel de tiempo (edad) más temprano, y por lo tanto, a un valor menor del  $R_{tc}$  asintótico; además, el desarrollo de la curva de la serie de residuales\* indica una mayor variabilidad temporal que en otros dos  $R_{tc}$  parciales (Fig. 21).
- Ambas tasas instantáneas del  $R_{tc}$  de natación y mantenimiento somático presentan comparativamente con los otros dos  $R_{tc}$  parciales valores intermedios, y la tendencia asintótica de ambas se observa en las clases de edades mayores (Fig. 22).

\* Respecto al significado y análisis de los "residuales", ver en la lista bibliográfica Draper y Smith, 1981 p. 141.

Como una conclusión general de todas estas características, se infiere que los  $R_{tc}$

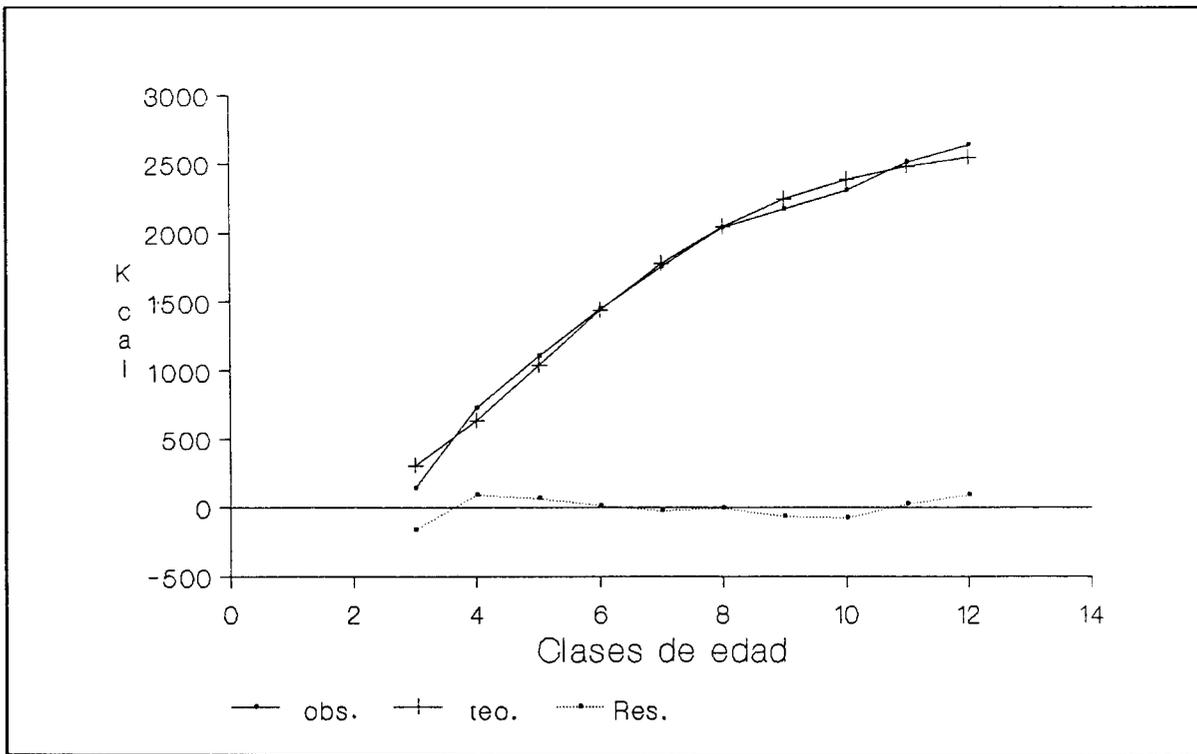


Fig. 21: Gráfico con las series de los valores observados (Obs.), teóricos (Teo.) y residuales (Res.) correspondientes al desarrollo del requerimiento trófico-calórico (Kcal-miles) de los desoves de un solo pulso en el año, por clases de edad de las hembras de merluza común (población mixta).

somatohepático y de natación y mantenimiento somático tienen un desarrollo más equilibrado a través de las clases de edad, mientras que el Rtc de los desoves se manifiesta en función del tiempo con altas tasas de rapidez de cambios energéticos ("g") y del crecimiento energético ("k.g"), debido sin duda al desarrollo rápido del peso gonadal y a las pérdidas calóricas experimentadas por la expulsión de los productos sexuales durante la época de reproducción. Por otra parte, la tendencia de estabilización del requerimiento trófico-calórico de los desoves a una edad más temprana, se debe relacionar con la aparición del estado de senilidad en los individuos, que según los datos de Christiansen *et*

*al.* (1985) se hace evidente en los machos entre las tallas de 50-55 cm Lt (7 años) y en las hembras entre las tallas de 60-65 cm Lt (7 años).

### 5.3.6.- *Requerimiento trófico-calórico total correspondiente a un pulso y dos pulsos en los desoves anuales*

La sumatoria de los tres requerimientos trófico-calóricos parciales permite estimar el requerimiento trófico-calórico total anual, considerando un pulso y dos pulsos en los desoves, los que en general involucran la totalidad de los individuos del efectivo desovante\*. Los resultados de esta sumatoria, ordenados también por clases de edad, están reunidos en la Tabla 16, en la cual se agregó el consumo real anual de alimento (columna 8) determinado sobre la base de los datos de los análisis gravimétricos de los contenidos estomacales convertidos en expresiones calóricas. Igualmente que

\* Existen dos regiones principales para los desoves de la merluza común: la primera, comprendida entre las latitudes de 36°-39°S, y la segunda, entre 42°-45°S; esta separación latitudinal dejaría suponer la presencia de dos efectivos durante la época principal de reproducción que ocurre en el lapso de octubre a diciembre (Ciechowski *et al.*, 1983, pp. 9 y 10; Ehrlich y Ciechowski, 1991).

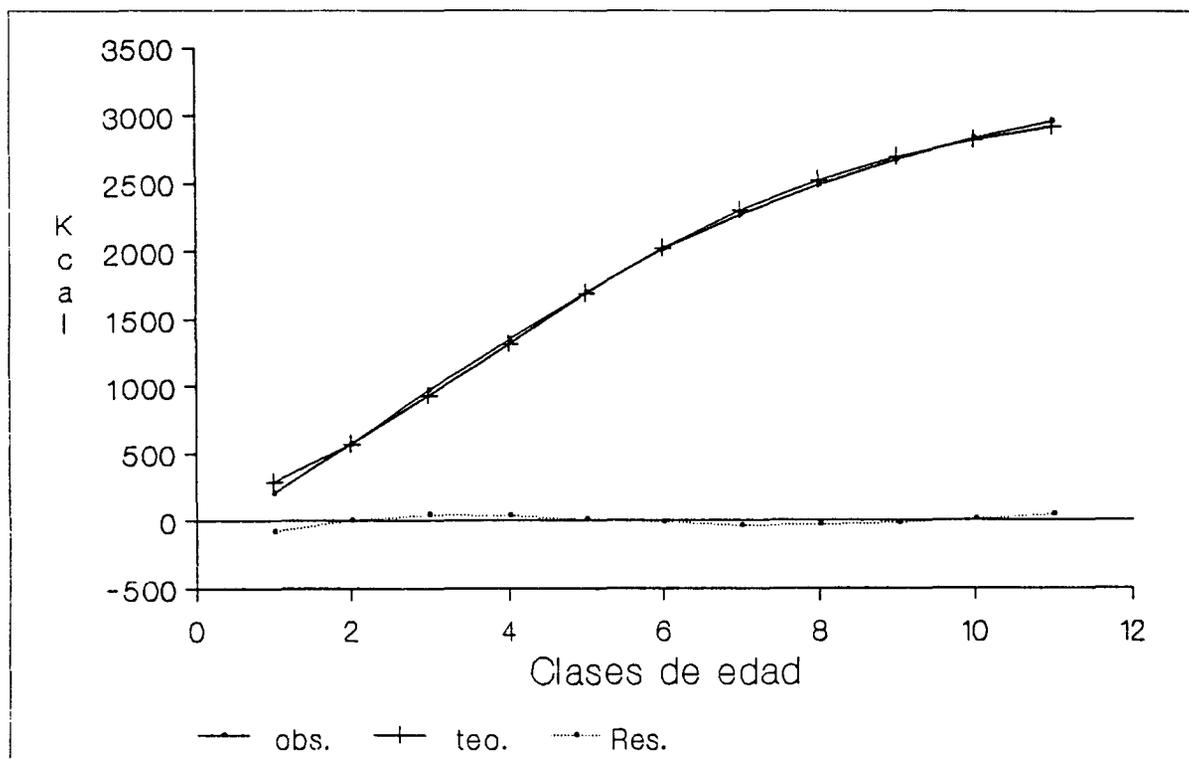
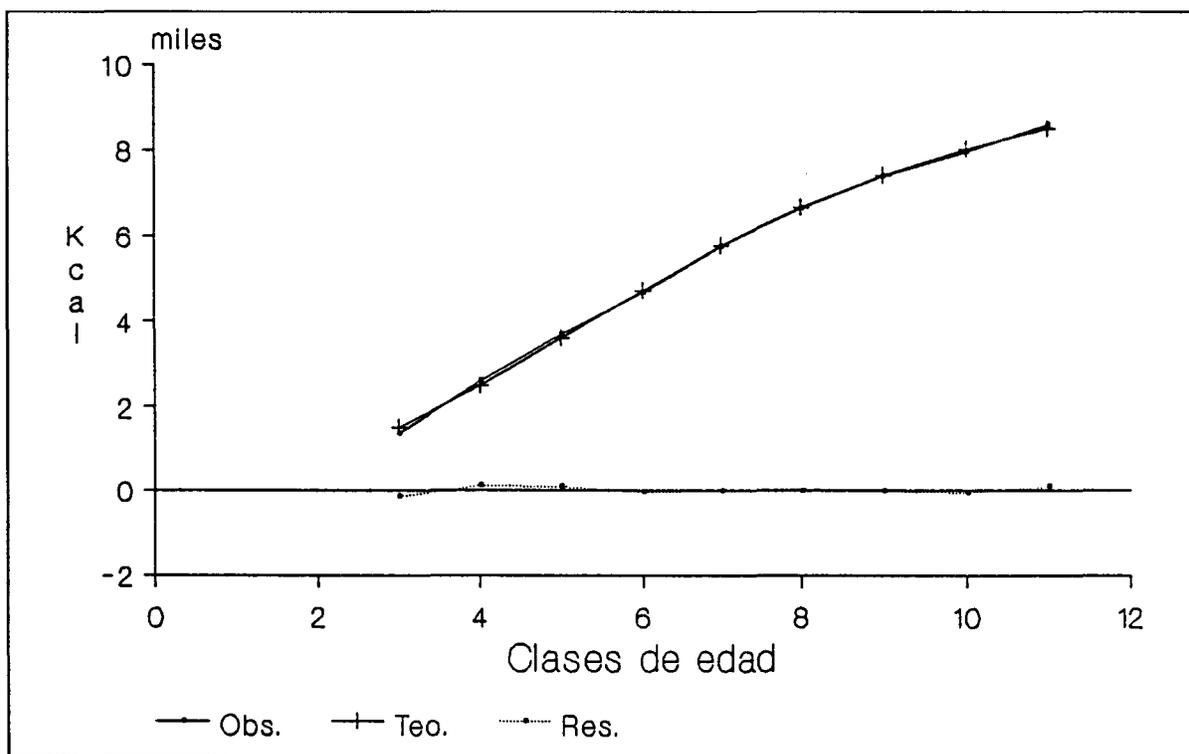


Fig. 22: Gráfico con las series de los valores observados (Obs.), teóricos (Teo.) y residuales (Res.) correspondientes al desarrollo del requerimiento trófico-calórico (Kcal-miles) de los gastos de natación y mantenimiento somático, por clases de edad de los individuos de merluza común (población mixta).

en el caso de los requerimientos trófico-calóricos parciales, se calcularon el Rtc asintótico y las tasas instantáneas "g" y "k.g" para interpretar desde el punto de vista bioenergético, la modalidad del desarrollo del requerimiento trófico-calórico total anual en función del tiempo transcurrido. De los resultados obtenidos se evidencia que dicho requerimiento mantiene valores intermedios de ambas tasas instantáneas con respecto a las mismas tasas de los requerimientos trófico-calóricos parciales; luego, el Rtc asintótico determinado en 9.927 Kcal/año para un solo pulso de los desoves, casi se superpone con una pequeña diferencia de +354 Kcal con el Rtc total de un pulso de la clase de 12 años (Tabla 16, columna 6); esta coincidencia indicaría que para los individuos de merluza común de las clases superiores a la edad 12, el Rtc total se mantendría sin experimentar cambios significativos. En el caso de dos pulsos en los desoves anuales, el Rtc asintótico tendría que alcanzar un valor de 11.992

Kcal/año, que también es algo mayor, con una diferencia de +808 Kcal, que el Rtc total estimado para la clase de edad 12 (Tabla 16, columna 7). Por último, se debe destacar que la curva resultante por clases de edad con los valores observados y teóricos del Rtc total (Fig. 23) da un buen ajuste con una variación de amplitud reducida en la "Serie de residuales", lo que a su vez indicaría que este requerimiento se desarrolla en forma equilibrada, mantenida por un proceso de compensación en el balance bioenergético entre los tres requerimientos trófico-calóricos parciales.



**Fig. 23:** Gráfico con las series de los valores observados (Obs.), teóricos (Teo.) y residuales (Res.) correspondientes al desarrollo del requerimiento trófico-calórico total anual (Kcal-miles) por clases de edad de los individuos de merluza común (población mixta).

### 5.3.7.- Comparación entre el requerimiento trófico-calórico total (teórico) y el consumo real anual de alimento por clases de edad

Para llegar a esta comparación fue necesario estimar, en primer lugar, el consumo real de alimento separado por grupos de especies alimento y luego totalizado, a partir de los resultados obtenidos de las determinaciones específicas y gravimétricas de los contenidos estomacales de los individuos de merluza común muestreados en el laboratorio y los buques de investigación, principalmente del INIDEP (Angelescu y Prenski, 1987 pp. 43 y 48). Los valores promedio calculados de los datos básicos aportados por las investigaciones del periodo de los años 1965-1985, figuran en la Tabla 17; también están dados por clases de edad y complementados a la vez con los contenidos calóricos correspondientes a los grupos específicos del alimento consumido. En la realización de los cálculos bioenergéticos se asumieron, de acuerdo con la composición química proximal de las especies integrantes del espectro trófico de la merluza común\*, los siguientes promedios anuales discriminados por los grupos del alimento principal, tal como se detalla:

Grupo Mictófidios	1,70 Kcal/g peso húmedo
Grupo Anchoítas	1,50 Kcal/g peso húmedo
Grupo Calamares ( <i>Illex argentinus</i> )	1,20 Kcal/g peso húmedo
Grupo Merluzas (individuos menores de 35 cm Lt)	1,12 Kcal/g peso húmedo
Grupo Otros peces (especies de carne blanca)	1,12 Kcal/g peso húmedo
Grupo Crustáceos (hipéridos y eufáusidos)	0,90 Kcal/g peso húmedo

\* Generalmente, se consideraron los datos proporcionados por el Laboratorio de Bioquímica de Organismos Marinos del INIDEP; los cálculos calóricos se efectuaron mediante la utilización de los factores de conversión de 9,5 Kcal/g para los lípidos y de 4,5 Kcal/g para las proteínas.

En segundo lugar, el análisis desarrollado por agrupamiento de clases de edad con los valores promedios de los datos gravimétricos y calóricos correspondientes al consumo real por grupos de especies alimento y al consumo total reunidos en la Tabla 17, permite llegar a las siguientes estimaciones:

- En los individuos de merluza común de las clases inferiores de edad (2-5 años), las incidencias específicas de mayor significado trófico caen en los grupos anchoítas, mictófidios, otros peces y crustáceos pelágicos, con un consumo anual *per capita* que varía entre 1,132 Kg (clase 2) y 3,921 Kg (clase 5); los individuos de las clases inferiores constituyen el volumen principal de la biomasa total del efectivo pesquero.
- Considerando lo mismo para los individuos de las clases superiores de edad (9 - 12 años), las mayores incidencias tróficas (95%) corresponden a los grupos calamares y merluzas, con una variación del consumo anual comprendida entre 9,318 kg (clase 9) y 11,490 kg (clase 12); los individuos pertenecientes a las clases superiores son de representación reducida en la biomasa total del efectivo pesquero.
- El consumo total integrado por los seis grupos de especies alimento especificados en la Tabla 17, se estima a través del ciclo vital de un individuo de merluza común en 10,356 kg hasta la edad 5, en 35,636 kg hasta la edad 9, y en 67,661 kg hasta la edad 12 cumplida.

Por otra parte, el cálculo del cociente trófico\*\* realizado igualmente por clases de edad (1- 12), arrojó valores de 2,18 a 3,92, aumentando éstos con el crecimiento de la edad. Los valores mayores del cociente coinciden en general con los datos correspondientes para algunas especies de Merlucciidae y Gadidae que presentan una variación entre los límites determina-

\*\*El cociente trófico o el factor de conversión de alimento es una relación gravimétrica por unidad de tiempo entre el peso del alimento consumido y el peso del pez consumidor, de acuerdo con la composición química y el contenido calórico de las especies alimento (ver Lagler *et al.*, 1962 p. 161; Pauly *et al.*, 1990).

dos para la merluza común (ver más adelante Cap. 6.1). La tendencia hacia valores menores del cociente trófico en las clases inferiores de edad (2-6 años), se debe presumiblemente al consumo mayor de especies alimento de alto contenido lipídico, y por consiguiente de alto valor energético, como son por ejemplo, las anchoítas y los mictófididos (Angelescu y Prenski, 1987 Tabla 21, p. 157).

Con el propósito de verificar la validez del modelo bioenergético formulado (datos teóricos) con el modelo de consumo real anual de alimento (datos observados), se realizó un análisis de correlación sobre la base de las estimaciones calóricas presentadas en las Tablas 16 y 17. A este respecto, se consideraron las series correspondientes que surgen del modelo bioenergético de un pulso y de dos pulsos en los

desoves anuales a partir de la clase de edad 3 hasta la clase 12, y la serie de los valores promedio de los contenidos estomacales expresados en Kcal, igualmente para las mismas clases de edad. Los resultados obtenidos de los cálculos efectuados\* evidencian valores relativamente altos del índice de correlación ( $R^2$ ), tal como se especifica:

- En el caso de un solo pulso de los desoves,  $R^2 = 0,754$  (75%); y
- En el caso de dos pulsos de los desoves,  $R^2 = 0,795$  (80%).

Estos resultados confirman la validez del modelo de consumo real de alimento en un 75% de varianza explicada para un solo pulso y en un 80% para dos pulsos en el modelo bioenergético. Comparando luego el desarrollo del requerimiento calórico total anual correspondiente a un pulso y a dos pulsos con el desarrollo de los valores calóricos del modelo del con-

\* Se refiere a la determinación del índice según el procedimiento descrito por Ostle (1978 p. 252).

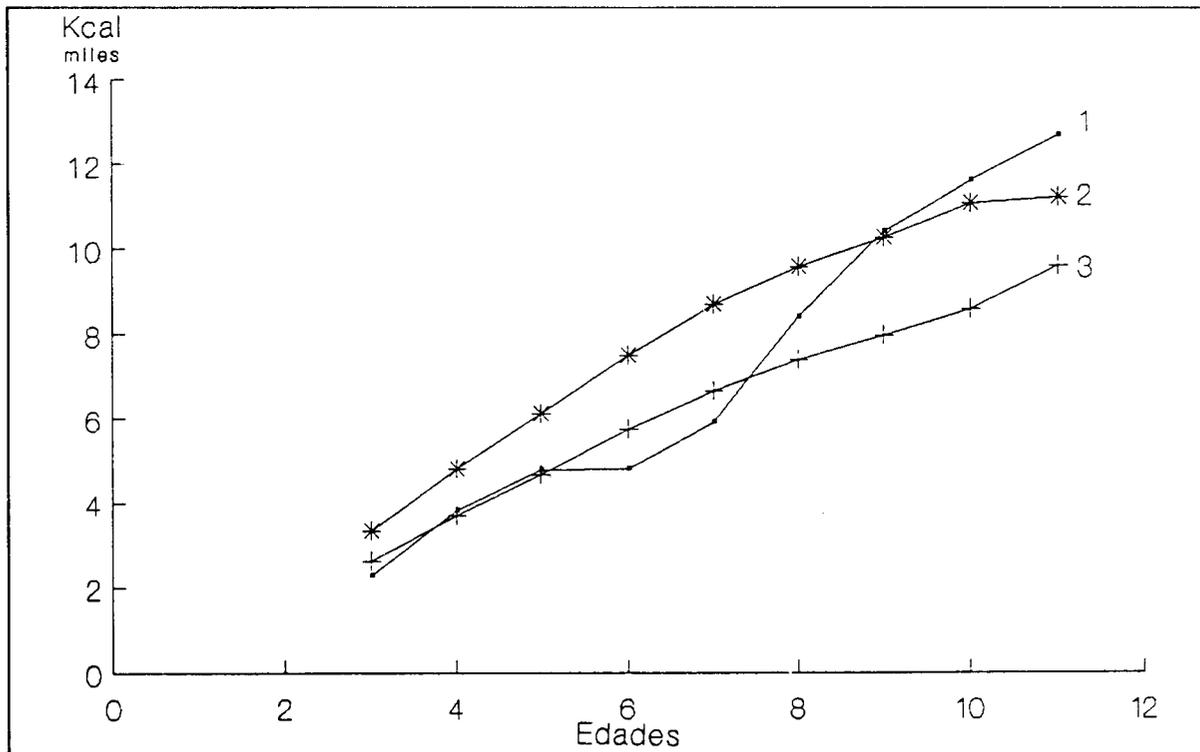


Fig. 24: Gráfico comparativo por clases de edad de los individuos de merluza común (población mixta) entre el modelo de consumo real anual de alimento (Serie 1) y los modelos bioenergéticos correspondientes a un solo pulso (Serie 3) y a dos pulsos (Serie 2) de los desoves en el año.

sumo real de alimento, se observa una alternancia por sectores de clases de edad entre un *surplus* y un déficit energético (Tabla 17 y Fig. 24). La particularidad señalada se puede relacionar con la distribución ecológico-regional de los individuos de merluza común durante la época primaveral-estival en el área del habitat trófico y de reproducción de las latitudes de 41°-47°S, lo cual permite a su vez diferenciar tres grupos de edades caracterizado cada uno por su "balance bioenergético", tal como se detalla a continuación:

- El primero, constituido por individuos de edades inferiores (clases 3-5 años; 35-55 cm Lt) distribuido en aguas costeras y que forma el volumen principal del efectivo desovante. El consumo real de alimento se superpone casi con el modelo bioenergético de un pulso, mientras que en el de dos pulsos hay un déficit calórico; el supuesto déficit se podría atribuir al intervalo corto, de aproximadamente 20 días entre el primer y el segundo desove, lo que no daría tiempo suficiente a una parte de los individuos desovantes de reponerse en forma total de las pérdidas energéticas experimentadas.
- El segundo, integrado por individuos de las clases de edad 6 y 7 distribuido en aguas de profundidad media (>50m) que aparentemente se encuentran en un estado de déficit calórico, correspondiendo los valores observados a niveles inferiores de los del modelo bioenergético, tanto para un pulso como para dos pulsos de los desoves. Este hecho se podría asociar con la aparición de una posible "crisis trófica" originada por el cambio en los hábitos de alimentación de los individuos de merluza, de un régimen de "pequeño predador" a un régimen de "gran predador".
- El tercero, representado por las hembras de las clases superiores de edad (>8 años; 70 cm Lt) y que desarrollan gran parte de su ciclo vital en aguas de mayor profundidad (>150m). Se evidencia para dicho grupo un *surplus* calórico al correspondiente en el modelo de consumo real de alimento, que tal como se destacó en el Cap. 5.3.5, sería debido a la disminución de los gastos energéticos requeridos por los desoves, por encontrarse los individuos de estas clases en

un estado incipiente de senilidad, o bien en uno de reabsorción de las ovas no evacuadas.

La distribución así diferenciada coincide en general con los datos y las conclusiones de los trabajos de varios investigadores del INIDEP que se refieren al desarrollo histológico e histométrico de los ovarios y al proceso dinámico-cronológico de los desoves (Christiansen *et al.*, 1985; Louge, 1990; Louge y Christiansen, 1989), y a las densidades de los huevos y de la biomasa de los individuos en actividad reproductiva por unidad de superficie en el área principal de los desoves de la merluza común (Ciechowski y Weiss, 1974; Ciechowski *et al.*, 1979).

Finalmente, de la aplicación del modelo bioenergético total se evidencia que los gastos calóricos mayores corresponden a los desoves en un 45%; el resto de los gastos, de 55%, se mantiene casi en una proporción igual entre los requerimientos somatohepático y de natación incluido el mantenimiento somático. Proporciones similares se comprobaron también en otras especies de peces, como por ejemplo, en *Hippoglossoides platessoides* (Mackinnon, 1972), *Pseudopleuronectes americanus* (Tyler y Dunn, 1976) y *Salvelinus namaycush* (Stewart *et al.*, 1983).

### **5.3.8.- Comparación de los resultados obtenidos de la aplicación de los modelos en el caso de la merluza común con resultados similares para especies de gádidos**

En razón de que en la metodología de la "modelación" se recurrió principalmente a las ecuaciones de Jones (1978) aplicadas a las especies *Melanogrammus aeglefinus* (eglefino) y *Gadus morhua* (bacalao) de los efectivos pesqueros del Mar del Norte y del área de las Islas Feroe (Atlántico Norte), resulta conveniente realizar una comparación entre las comprobaciones del citado autor y las correspondientes a la merluza común. En primer lugar, se debe destacar el alto grado de validez del modelo de

consumo de alimento con el modelo bioenergético, hecho evidenciado tanto por las investigaciones de Jones (1978) como por las desarrolladas en el presente trabajo. En segundo lugar, con respecto a la comparación con las dos especies de gádidos estudiadas por Jones, la merluza común se acerca más a la especie *Melanogrammus aeglefinus*, debido a las siguientes similitudes o coincidencias:

- Surplus calórico en el modelo de consumo de alimento para los individuos de las clases inferiores y superiores de tamaño (Pt) del efectivo del Mar del Norte y déficit calórico en los individuos de las clases intermedias del mismo efectivo (Jones, 1978 Fig. 4), particularidad evidenciada también en el modelo bioenergético de un pulso en los desoves anuales de merluza común (Fig. 24).
- Considerando el efectivo del área de las Islas Feroe, el modelo bioenergético supera en sus requerimientos calóricos al modelo de consumo de alimento (Jones, 1978 Fig. 5), característica que corresponde en gran parte con el modelo bioenergético de dos pulsos en los desoves anuales de merluza común (Fig. 24).

En cambio, la merluza común se diferencia de ambos efectivos de la especie *Gadus morhua*, en cuyo caso el modelo de consumo de alimento supera totalmente en sus estimaciones al modelo bioenergético (Jones, 1978 Figs. 6 y 7). El hecho señalado deriva probablemente de las tasas metabólicas más bajas del bacalao en comparación con las tasas de merluza común y del eglefino, especies que por sus hábitos de vida demersal-pelágica presentan un metabolismo activo más alto.

## 6.- ESTIMACION DEL CONSUMO DE ALIMENTO A NIVEL POBLACION-AÑO POR LOS EFECTIVOS DE MERLUZA COMUN

### 6.1.- Algunas consideraciones bibliográficas relacionadas con estimaciones de consumo anual de alimento por efectivos de especies de gádidos y merlúcidos

Antes de presentar los resultados de las estimaciones a nivel poblacional, es necesario realizar una síntesis bibliográfica de temas similares con el propósito de disponer de un patrón comparativo en el caso de la merluza común. Por lo general, las investigaciones efectuadas desde este punto de vista se refieren a:

- Estimaciones del consumo total y por grupos de especies alimento correspondientes a las capturas comerciales anuales de la especie predatora.
- Estimaciones del consumo total y por grupos de especies alimento correspondientes a la biomasa (*standing stock*) del efectivo entero y a la vez fraccionada por clases de longitud y edad de la especie predatora.
- Estimaciones sobre el canibalismo expresadas en número y peso de los individuos por clases de edad del predator y de la presa.

A continuación se comentan algunos ejemplos extraídos de la bibliografía consultada referentes a especies de gádidos y merlúcidos de distintas regiones de pesquerías marítimas de los hemisferios norte y sur.

Las primeras estimaciones del consumo anual de alimento o de biomasa trófica, que en el proceso natural de producción-consumo corresponde a la captura trófica y al crecimiento de la biomasa capturable (*standing crop*), se realizaron sobre el valor anual de las capturas comerciales desembarcadas. A este respecto se menciona el trabajo de Strzyzewska (1962) en el que se estimó para el bacalao (*Gadus morhua*) del sector sur del Mar Báltico, sobre una captura de 50.000 tm (año 1955), un consumo total de alimento equivalente a 228.000 tm del cual un 78,8% corresponde a especies de peces pelágicos de la familia Clupeidae; el cociente trófico promedio (CT) se determinó entre los límites de 1:2,3 y 1:4,5 con valores mayores para los individuos de tamaño grande.

Posteriormente, Zalachowski (1977 pp. 103-106) amplió la información acerca del con-

sumo del alimento del bacalao del mismo sector de pesca del Mar Báltico para el efectivo entero durante el período 1972-1974, a partir del empleo de parámetros de tipo nutricional-fisiológico indicados por Jones (1974a). La extracción de biomasa trófica anual fue calculada en 2.180.500 tm para una biomasa del predador = 482.000 tm; de esta cantidad, los peces, principalmente especies pelágicas, representan el 38 % y el cociente trófico se estimó en 1:4,5 (Bagge, 1989 p. 53).

Por otra parte, Daan (1975 pp. 41-45) desarrolló investigaciones entre los años 1967-1970 sobre el consumo y producción a nivel individual y poblacional del bacalao del Mar del Norte (sectores central y sur) mediante la aplicación de modelos matemáticos integrados por parámetros nutricionales, bioenergéticos y de crecimiento, reclutamiento y mortalidad. De esta manera se determinó el consumo anual de alimento, compuesto solamente por especies de peces, en 359.000 tm y el canibalismo alcanzó un 15,6%.

En lo que se refiere a los efectivos del bacalao de la costa norteamericana del Océano Atlántico (Canadá y Estados Unidos), se citan los trabajos de Minet y Perodou (1978) y de Majkowski y Waiwood (1981). Los primeros dos autores estimaron, a partir del cálculo de tasas de ingestión y evacuación gástrica, el consumo de *Mallotus villosus* (fam. Osmeridae), especie considerada como alimento principal del efectivo distribuido en la región del Golfo St. Lawrence, la costa de Labrador y la costa este de Terranova (períodos 1965-69 y 1975-76). Al asumirse un consumo de las presas de 0,8 a 1,3 veces mayor con relación al peso del cuerpo del predador y una biomasa de su efectivo de 2.900.000 tm (años 1965-69), el consumo anual de *Mallotus* se evaluó entre los límites de 2.240.000 y 3.800.000 tm; la variación hacia un consumo menor de biomasa trófica está explicada por la disminución de las capturas comerciales del predador ocurridas en el período 1975-76. Los datos de Majkowski y Waiwood (1981) corresponden al efectivo de la región sur del Golfo St. Lawrence y para los cálculos reali-

zados se utilizaron modelos de consumo de alimento derivados de las teorías de Ursin (1967 y 1979) sobre el crecimiento individual y poblacional de peces, con la inclusión de parámetros nutricionales, metabólicos y ambientales (temperatura). La biomasa del consumidor se determinó por clases de edad (1-15), con expresiones en peso individual promedio y en número de individuos, lo que permitió estimar una biomasa trófica anual de 727.000 tm para un efectivo de 367.080 tm (año 1978).

Un estudio ecológico-trófico con respecto al consumo total y discriminado por especies alimento del efectivo del bacalao de las costas de Islandia fue realizado por Magnússon y Pálsson (1989), con la finalidad de cuantificar las fluctuaciones anuales (período 1980-84) debidas al aumento del esfuerzo de pesca y de la predación sobre las biomasas de esta especie y de su alimento principal (*Mallotus villosus*), aplicándose en este caso los modelos de Jobling (1981) y Jones (1974a); los resultados de las investigaciones evidenciaron un paralelismo simultáneo entre la disminución de los efectivos del bacalao y de la especie del alimento principal con una proporción de igual porcentaje de las tasas de predación (M) y de la mortalidad por pesca (F).

Como un complemento a lo destacado anteriormente, se menciona el trabajo de Sparholt (1990) en el que se utilizó un modelo de "Análisis de poblaciones virtuales" para estimar las biomasas de cuatro especies de gádidos del Mar del Norte y de las capturas tróficas correspondientes a los años 1983-1985. Por otra parte, Bax y Eliassen (1990) desarrollaron un estudio crítico referente a la resolución de las ecuaciones utilizadas en la estimación de las biomasas de "especies consumidoras" y de "especies alimento" en un tipo de pesquerías multiespecíficas de un fiordo de la costa norte de Noruega, con dominancia de gádidos, clupeidos y "capelin" (*Mallotus villosus*) y realizaron a la vez un análisis de "sensibilidad" del modelo ecológico a aplicar; por lo general, las biomasas determinadas mediante el modelo de resolución resultaron ser superiores a los valo-

res obtenidos de las campañas de evaluación de los efectivos pesqueros de la región considerada.

Sobre el canibalismo en peces gádidos hay una información más completa concerniente a la especie *Theragra chalcogramma* del sector oriental del Mar de Bering, que fue estimado por Dwyer, Bailey y Livingston (1987) en unas 2,7 millones tm/año (período 1981-83) con mayor impacto en los juveniles de la clase de edad 0, principalmente en los meses de otoño e invierno. A la vez Mito (1990) consideró los efectos del canibalismo en la misma especie y región del Pacífico Norte, con expresiones de biomazas en número de individuos por clases de edad (0-3 años) y ecosistemas pesqueros, complementadas con determinaciones de las tasas de mortalidad por el canibalismo (período 1983-85), y luego, los resultados obtenidos se relacionaron con el reclutamiento anual.

También se realizaron contribuciones de índole similar sobre los efectivos de algunas especies de merluzas, tales como *Merluccius bilinearis* del hemisferio norte y *M. capensis* y *M. paradoxus* del hemisferio sur. Las estimaciones se refieren sean al consumo total de biomasa trófica, o solamente al canibalismo y su relación con la mortalidad natural y el reclutamiento. Con respecto a la primera especie, en particular al efectivo distribuido en el área de Georges Bank de la costa atlántica de los Estados Unidos de América del Norte, Cohen y Grosslein (1982) utilizando los modelos de consumo de alimento de Eggers (1977) y Elliott y Persson (1978), calcularon primero la biomasa trófica por clases de edad (0-4+), y luego estimaron el consumo total anual en una cantidad aproximada de 2.125.000 tm para un efectivo pesquero de 448.000 tm (período 1972-76). De esta cantidad corresponden 1.564.000 tm a las especies alimento del grupo peces (73,6%) y de las mismas estimaciones se comprobó que el canibalismo ocupa un lugar importante en la mortalidad natural de la especie (ver también Edwards y Bowman, 1979 p. 403). El coeficiente trófico se determinó para el consumo de

biomasa trófica total en una proporción de 1:4,7 y para el consumo de peces, incluido el canibalismo, en 1:3,5.

La información sobre las especies de merluza del hemisferio sur (*M. capensis* y *M. paradoxus*) proviene principalmente de las investigaciones desarrolladas en la región de la costa suroeste de África del Sur que se halla bajo la influencia de la corriente fría de Benguela. Una estimación completa para las poblaciones de juveniles y adultos de ambas especies está dada por Bergh, Field y Shannon (1985), con un total anual de 3.866.000 tm de biomasa trófica consumida; la mayor incidencia en las especies alimento se evidencia en los grupos peces (72,7%) y calamares (15,5%) y el canibalismo alcanza un 35%. Los valores obtenidos por los autores citados están deducidos de las estimaciones realizadas del proceso producción-consumo en el ecosistema con expresiones en tm de carbono/año, en las que se consideraron como componentes principales las biomazas del plancton, de los consumidores de plancton y de los consumidores de peces de la región investigada. Por otra parte, Payne, Rose y Leslie (1987) estimaron el consumo de biomasa trófica (año 1983) de los efectivos de las dos especies sudafricanas distribuidos en el sector comprendido entre la desembocadura del Río Orange y el Cabo Agulhas. De la biomasa pesquera total del sector mencionado, estas especies representan un 75% y el consumo anual de alimento se determinó en 1.077.000 tm, correspondiendo para *M. capensis* el 64% y para *M. paradoxus* el 36%. La ictiofagia tiene en ambas especies un alto porcentaje (62%) y el canibalismo es mayor en la primera especie (27,5%). Los cálculos se efectuaron por grupos de especies alimento, al determinarse en primer lugar el tamaño de la ración anual por clase de edad del predador; y luego sobre la base de los datos de evaluación de los efectivos de ambas especies obtenidos de las campañas de exploración pesquera y de la conversión de la longitud del predador en peso total del cuerpo, se calcularon las biomazas tróficas específicas y totales consumidas en el año. Otra especie del hemisferio sur sobre la cual se

dispone solamente de una información parcial de captura trófica, es la merluza de la costa del Perú (*Merluccius gayi peruanus*); el consumo de su alimento principal constituido por la sardina (*Sardinops sagax sagax*) se estimó en un promedio anual de 300.000 tm, con amplias variaciones comprendidas entre 50.000 y 850.000 tm (Palacios Patrón, 1990).

El canibalismo fue estudiado en la especie *Merluccius capensis* con la finalidad de conocer la magnitud de la predación intraespecífica con relación a la evaluación del efectivo y del impacto producido sobre el reclutamiento. Las contribuciones realizadas a este respecto se deben a Prenski (1980b), Macpherson (1980) y Lleonart, Salat y Macpherson (1985). En estos casos, se empleó una metodología basada en la aplicación de modelos analíticos (el VPA = análisis virtual de poblaciones y el de crecimiento por cohortes) para obtener estimaciones de consumo de alimento por clases de edad del predador expresadas en número y peso de los individuos de la presa. De los datos presentados por Prenski (*op. cit.*, Tablas 5, 6 y 7) referentes al periodo de los años 1965-1967, se deduce que a un promedio anual de biomasa del predador de 676.415 tm corresponde casi una biomasa igual de la presa consumida, de alrededor de 588.700 tm. De esta relación resulta un cociente trófico de 1:0,87, lo que indica una alta tasa de canibalismo. El mencionado autor destacó que a mayor captura de ejemplares de talla grande del predador (>55 cm Lt) disminuye la tasa del canibalismo. Las estimaciones de biomasa de Lleonart *et al.* (1985) están dadas en número de individuos por año y clases de edad para el periodo 1979-1982, tanto para el predador (clases 4-13) como para la presa (clases 1-6). La mortalidad natural se calculó mediante dos procedimientos: el primero, VPA, que se refiere a la mortalidad natural total (M); y el segundo, CVPA derivado del VPA, en el que se determinó la mortalidad por el canibalismo (Q) en relación con la mortalidad natural total (ver Lleonart *et al.*, 1985). Los resultados obtenidos por el empleo del doble procedimiento, evidenciaron una diferencia notable entre las tasas M (= 0,30) y Q (=

0,15), lo que dió lugar a una amplia variación en la estimación del consumo de biomasa presa (*op. cit.*, Tabla 15). De las mismas estimaciones anuales se comprobó que el canibalismo aumenta considerablemente por parte de los individuos de las clases 8-13 del predador, con algunas variaciones interanuales debidas a la intensidad del esfuerzo de pesca.

De lo anteriormente expuesto, se destacan algunos hechos relevantes que realzan o justifican la "importancia utilitaria" de las investigaciones relacionadas con este tipo de estimaciones, los cuales se pueden precisar por las siguientes conclusiones:

- La mayoría de las especies integrantes del espectro trófico de peces predadores son integrantes a la vez de los recursos pesqueros explotados.
- La "captura trófica" es superior a la biomasa del efectivo de la especie predadora y también a la "captura comercial" de la misma.
- Las especies de merluzas se caracterizan en sus hábitos tróficos por un alto canibalismo con mayor impacto en las poblaciones de juveniles.
- El aumento del esfuerzo de pesca, tanto sobre el efectivo del predador como sobre los efectivos de las presas, puede causar cambios en la relación consumo-producción, en algunos casos con un corrimiento de las especies en la amplitud del nicho trófico.
- Las estimaciones del consumo de biomasa tróficas, total y discriminado por grupos de especies alimento, parten obligatoriamente de los datos obtenidos de las determinaciones específicas y gravimétricas de los contenidos estomacales de la especie predadora.
- Los modelos aplicados en estas estimaciones, son de tipo analítico y de simulación (VPA, análisis de cohortes, etc.), y se apoyan principalmente en parámetros de dinámica de poblaciones y parámetros nutricionales, metabólicos y ambientales, complementado todo esto con datos obtenidos de las evaluaciones de efectivos pesqueros.

## 6.2.- Formulación de un modelo para la estimación de la biomasa instantánea de los efectivos de merluza común y su aplicación para la simulación del consumo anual de alimento en el período 1970-1986

En primer lugar se consideró el modelo de "análisis de poblaciones virtuales" concebido por Gulland (1965 y 1977). De los ensayos realizados, este modelo resultó no aplicable, debido principalmente a las grandes fluctuaciones de la mortalidad natural (tasa  $M$ ) asociada con un alto canibalismo (tasa  $Q$ ) en la merluza común (Angelescu y Prenski, 1987 p.93; Bambill, 1986; Prenski y Bezzi, 1990). Además, no hubo la posibilidad de utilizar datos más completos y generalizados de las lecturas de otolitos y de las claves longitud-edad de los individuos de merluza transferibles a los años del período 1970 - 1986, en razón de que este tema de investigación se halla todavía en estudio por el Laboratorio de Dinámica de Poblaciones y Evaluación de Recursos Pesqueros del INIDEP.

Dadas estas circunstancias, se intentó solucionar las dificultades señaladas mediante la aplicación del modelo de "análisis de cohortes" de Pope (1972) modificado por Jones (1974b, 1981, 1990) que resultó ser más funcional como un modelo de simulación a partir de la distribución de las frecuencias anuales de las clases de longitud total en las capturas comerciales desembarcadas para estimar la biomasa de consumidores de la especie en estudio (ver también Hilborn y Walters, 1992 pp. 349 - 367). En este caso, surgió la necesidad de complementar las distribuciones de  $L_t$  con las correspondientes a los descartes de los juveniles de merluza ( $<30$  cm  $L_t$ ) a una mayor extensión en tiempo, para disponer de resultados más exactos. Con tal propósito, se utilizó la "curva de descartes" de Cousseau y John (1976) obtenida de muestreos realizados a bordo de buques comerciales en la pesca de merluza común de los años 1973 y 1974; dicha curva se extrapoló al período 1970 - 1974 durante el cual se empleaban redes de arrastre

con el copo de mallas de 7-8 cm medidas en la extensión de los nudos opuestos. Con respecto a los años siguientes se recurrió, con un procedimiento similar, a los datos de Pérez Comas *et al.* (1986) derivados de muestreos de las capturas comerciales de los años 1979 y 1980, con redes de arrastre con mallas del copo de 10 cm (ver también Cañete *et al.*, 1986). Una vez superada esta deficiencia, se procedió a la estimación de la biomasa instantánea (*standing stock*) del efectivo de consumidores en su área de distribución comprendida entre las latitudes de  $35^\circ$  y  $48^\circ$ S. Como base de los cálculos efectuados, se tomó el promedio anual de 2.500.000 tm de biomasa de merluza de los datos de Bezzi *et al.* (1986) de las campañas estacionales de prospección pesquera del INIDEP desarrolladas por el método de área barrida. Se recurrió a este valor por constituir un patrón más exacto, y mediante la utilización de los valores de densidad efectiva de pesca determinados por Otero y Verazay (1988 Tabla 2; Verazay, com. pers.) se extrapoló a cada uno de los años del período 1970-1986 (Tabla 18).

En lo que se refiere a la aplicación del modelo de Jones (1974b, 1981) para la estimación de la biomasa instantánea de merluza en número de individuos por clases de longitud total, se incluyeron como "datos de entrada" la mortalidad total anual  $Z$  (Tablas 19 y 20) calculada según el método de Pauly (1983) y los valores de longitud infinita y  $k$  catabólico de la ecuación de von Bertalanffy (según Wysokinski, 1977), mantenidos los parámetros de crecimiento en un estado constante. Seguidamente, variando la tasa de mortalidad natural  $M$  para cada uno de los años del período 1970-1987, se determinó la biomasa instantánea en número de individuos por cohortes, que a través de la curva longitud-peso (Tabla 5) se convirtió en tm de biomasa en forma iterativa hasta alcanzar valores similares a los consignados en la Tabla 18.

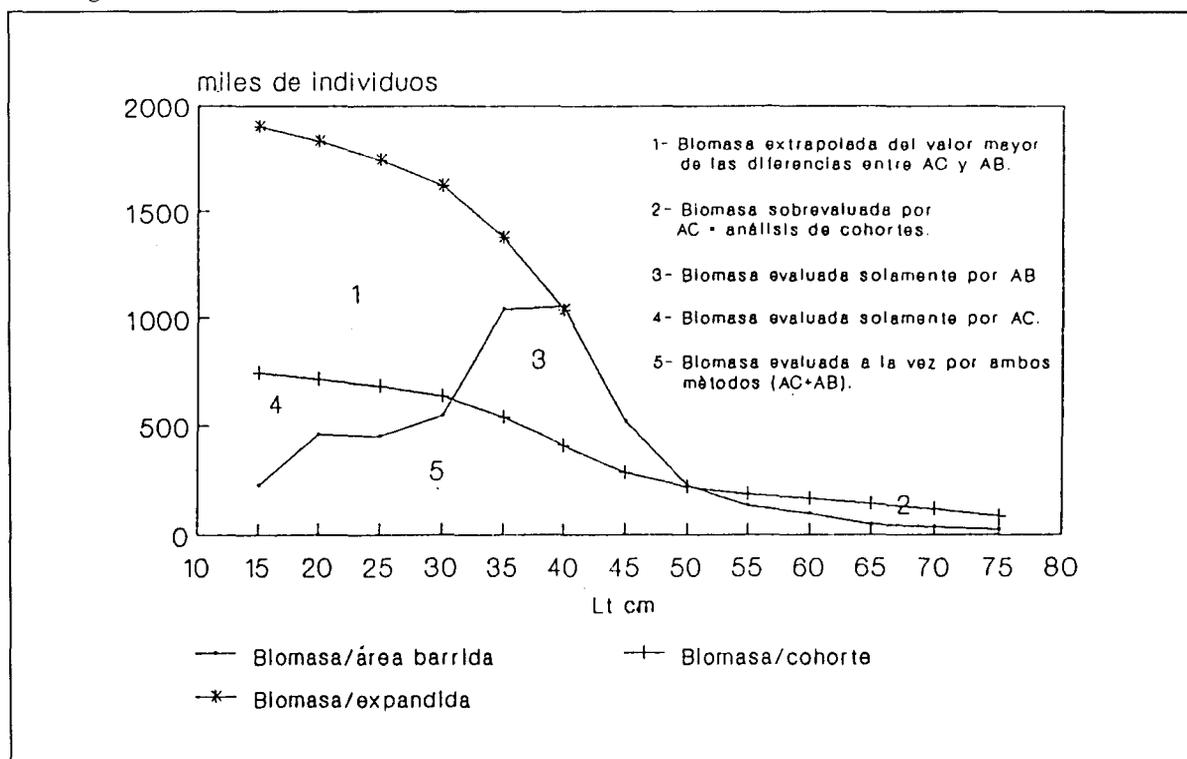
Con el propósito de verificar el grado de validez de las estimaciones en número de individuos obtenidas por el método de análisis de cohortes, se realizó un "test" entre estas esti-

maciones y las correspondientes al método de área barrida sobre la base de los datos grabados de 360 lances de pesca de merluza común de las campañas de los buques del INIDEP "Cap. Cánepa" y "Dr. E.L. Holmberg" de los años 1981, 1982 y 1983, ordenados por clases de longitud total de la siguiente manera:

- Las estimaciones para los años anteriormente mencionados se efectuaron con valores extrapolados a cada clase de Lt desde la clase de 40 cm hasta las clases inferiores (15 cm), suponiendo que la clase de 40 cm estaría plenamente reclutada; para las clases mayores a 40 cm Lt, se utilizó el método de área barrida por ser el más adecuado en este caso. Los resultados de la aplicación de los métodos de evaluación de biomasa por clases de longitud de los individuos están presentados en forma de un gráfico en la Fig. 25.

- Para las estimaciones de los años restantes (1970-1981 y 1984-1986), se asumió un valor de corrección de los años 1981-1983 resultante de las diferencias entre los valores obtenidos por los dos métodos aplicados, tomando también la clase de 40 cm Lt como punto de partida en la extrapolación al sector de las clases inferiores de Lt (Tabla 21).

Finalmente, los valores resultantes se multiplicaron por los valores de las estimaciones de consumo de alimento a nivel individual de la Tabla 2, simulando así las capturas tróficas anuales en tm discriminadas en seis grupos de especies que integran la dieta básica de los individuos de merluza (Tabla 22); luego, los valores de las capturas tróficas específicas se sumaron en biomasa total de alimento consumido anualmente y se relacionaron con las



**Fig. 25:** Gráfico comparativo de las biomasa de merluza común expresadas en número de individuos por clases de longitud total para el año 1983. Estimaciones realizadas por tres distintos procedimientos con la distribución de los sectores correspondientes de 1 a 5, según cada tipo de método o combinación entre dos métodos (AC = análisis de cohortes; B = área barrida).

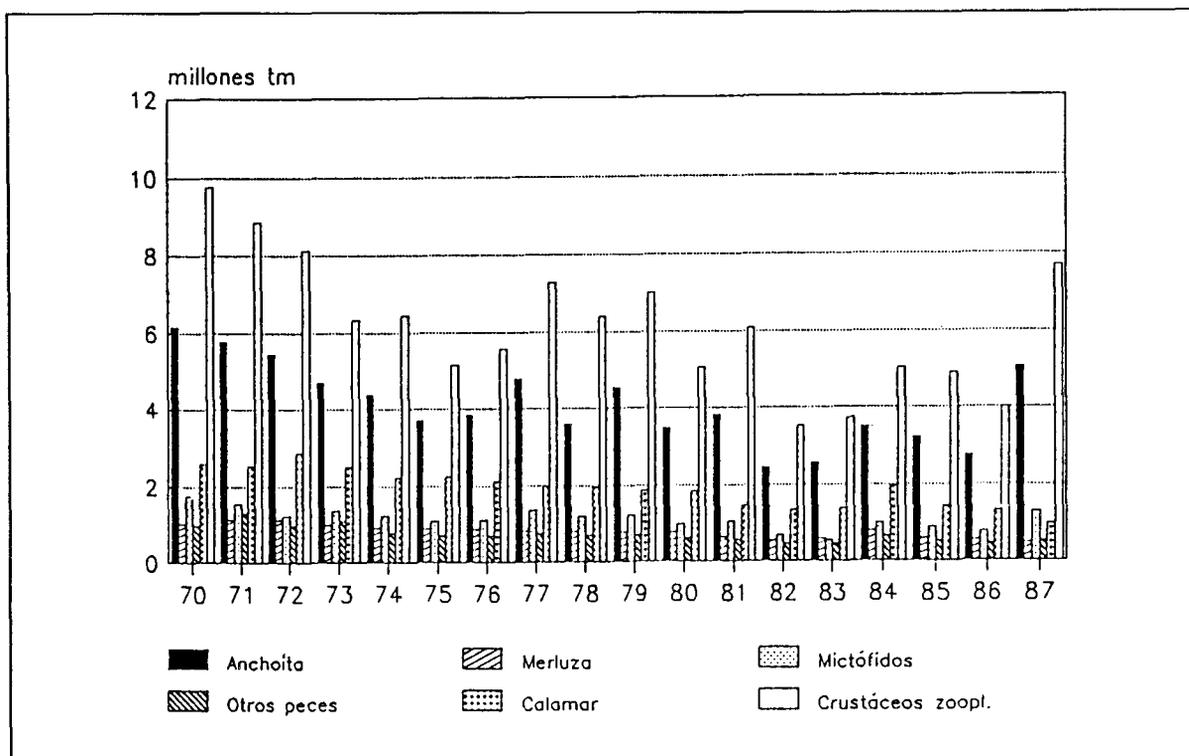


Fig. 26: Gráfico comparativo con las estimaciones de biomazas consumidas anualmente por diferentes grupos de especies integrantes del alimento principal por los individuos de merluza común de las clases 15-80 cm Lt, período 1970-1987.

biomazas simuladas de los efectivos de merluza para determinar el cóciente trófico correspondiente (Tabla 23).

Por otra parte, los datos presentados en las Tablas 22 y 23 y Fig. 26 permiten hacer ciertas inferencias con respecto a los guarismos interespecíficos de las capturas promedio estimadas para el período 1970- 1986, que derivan de la simulación de las biomazas de los efectivos de merluza común y de las biomazas de los seis grupos de especies alimento, tal como se puntualiza a continuación:

- Las mayores biomazas de las capturas tróficas anuales inciden en especies de los grupos peces (45,20%) y crustáceos del meso y macrozooplancton (41,35%), hallándose ambos en una relación diferencial de amplitud menor. Del grupo de los peces, el mayor consumo corresponde a las anchoítas

(27,54%), siguiendo en orden decreciente los mictófidios (7,24%), los juveniles y preadultos de merluza (5,43%) y otros peces (4,98%). El grupo de los calamares representa un 13,46% de la totalidad de alimento consumido. La discriminación cuantitativo-específica así detallada se aparta en algo de la integración del espectro trófico de la merluza a nivel individual analizada mediante la determinación del índice de importancia trófica y del coeficiente de alimentación (ver Angelescu y Prenschi, 1987 pp. 48-58 y Figs. 7-23). Esta diferencia deriva del hecho de que las estimaciones de consumo de alimento a nivel poblacional tienen incluidas, por el modelo aplicado, las tasas de evacuación gástrica que incluyen la variable tiempo de la digestión de las sustancias nutritivas, mientras que los valores del índice de importancia trófica y del coeficiente de alimentación son de tipo instantáneo.

- De los seis grupos específicos integrantes de las capturas tróficas, las biomásas de los crustáceos del meso y macrozooplancton, principalmente de eufáusidos y anfípodos hipéridos, alcanzan los valores máximos anuales; los crustáceos se encuentran en los contenidos estomacales de todas las clases de Lt de los efectivos de los consumidores, y desde este punto de vista, la merluza común se asemeja con la especie *Merluccius productus* de la costa pacífica de América del Norte que se destaca por una alta carcinofagia (Alton y Nelson, 1970; Livingston y Bailey, 1985; Outram y Haegele, 1972; Stauffer, 1985).
- El cociente trófico determinado entre los límites de 1:2,44 y 1:3,21 con mayor incidencia por encima de 1:3 es bastante inferior a los cocientes de varias especies de gádidos y merlúcidos de otros mares del mundo (ver Cap. 6.1 y además, Mehl, 1986 y Pauly *et al.*, 1990); esta particularidad se debe relacionar con la dominancia de las biomásas de especies alimento de los grupos peces y calamares de alto valor energético (ver Cap. 5.3.7).

Por último, merece ser destacado el hecho de que el valor simulado de la biomasa de los efectivos de merluza común del año 1973 (Tabla 23) se acerca a las estimaciones dadas por Burczynski y Wrzesinski (1974 pp. 31-33) correspondientes al efectivo del sector patagónico que sobrepasan en algo el límite de 6 millones tm determinado mediante integraciones ecoicas.

### 6.3.- Análisis de las variaciones anuales en las estimaciones simuladas del consumo de biomásas tróficas específicas por los efectivos de merluza común y su relación con la explotación pesquera

Al realizar un análisis de incidencias y

correlaciones numéricas en orden decreciente de los promedios anuales de las capturas tróficas de los seis grupos de especies alimento del período 1970-1986 de acuerdo con los valores simulados en las Tablas 22 y 23, complementados al mismo tiempo con los promedios anuales de capturas comerciales y evaluaciones de efectivos pesqueros involucrados en el sistema "producción-consumo", se puede establecer un esquema sinóptico comparativo tal como se detalla a continuación:

#### 1° CRUSTACEOS PLANCTONICOS, 41,35%\*

Solamente captura trófica, promedio anual = 6.079.584 tm; las estimaciones simuladas colocan a este grupo en el primer lugar como biomasa trófica consumida por los efectivos de merluza distribuidos en áreas con mayores densidades de zooplancton pesquero.

#### 2° ANCHOITAS, 27,54%

Captura trófica, promedio anual = 4.050.223 tm; es el máximo volumen dentro del grupo totalizado de los peces. Captura comercial, promedio anual = 17.000 tm; sin importancia en la tasa de mortalidad por pesca (F). Biomasa instantánea de los efectivos alrededor de 2.500.000 tm, estimada sobre la base de los efectivos desovantes de los meses de primavera y verano.

#### 3° CALAMARES, 14,36%

Captura trófica, promedio anual = 1.921.720 tm; constituye un *item* importante en la alimentación de los individuos de merluza común de las clases de edad 5 - 13, con la dominancia de la especie *Illex argentinus* (Tabla 22). Captura comercial, variación interanual entre 30.000 y 700.000 tm (pesca nacional e internacional, incluyendo a las tres especies de calamares). Biomasa instantánea de los efectivos aproximadamente 2.500.000 tm de las cuales 90% corresponde a la especie *Illex argentinus*, con amplias fluctuaciones interanuales.

#### 4° MICTOFIDOS, 7,24%

Solamente captura trófica, promedio anual = 1.064.736 tm; no se dispone de

\* Se refiere a los porcentajes de cada uno de los seis grupos de especies alimento del consumo total anual de biomasa trófica simulada en un promedio anual de 14.706.268 tm del período 1970-1986 al cual corresponde un efectivo del consumidor de 4.881.368 tm.

estimaciones de biomazas en el área del talud continental argentino.

#### 5° MERLUZAS, 5,43%

Captura trófica, promedio anual = 798.182 tm; es importante por el canibalismo como alimento de emergencia o de reemplazo (Tabla 22). Captura comercial, variación interanual entre 100.000 y 460.000 tm; es la mayor de las pesquerías demersales del Mar Argentino (pesca nacional). Biomasa instantánea de los efectivos (simulada): variación interanual entre 3.208.128 y 7.278.258 tm (Tabla 23); los valores simulados resultaron ser más elevados que los obtenidos por el método de área barrida, en razón de que influye en esta circunstancia la acción de selectividad de la red empleada, al excluirse ciertas clases de longitud total.

#### 6° OTROS PECES, 4,98%

Captura trófica, promedio anual = 731.823 tm; incluye varias especies demersal-bentónicas y demersal-pelágicas, con la dominancia de los nototénidos y granaderos. Captura comercial, sin importancia en la economía pesquera del Mar Argentino. Biomasa instantánea de los efectivos alrededor de 190.000 tm, especies de nototénidos y de 250.000 tm, especies de granaderos.

De lo anteriormente detallado en el marco comparativo de los valores simulados de las capturas tróficas *versus* las capturas comerciales se evidencian, en primer lugar, que las biomazas de alimento consumido están integradas principalmente por especies de los grupos "peces" (45,20%) y de "crustáceos del zooplancton" (41,30%); estos últimos aparecen con altos porcentajes debido presumiblemente a su presencia en cantidad apreciable en la dieta de los individuos de merluza común de casi todas las clases de longitud total. También los "calamares" constituyen un grupo importante, si se consideran al mismo tiempo las capturas tróficas y las capturas comerciales. En segundo lugar, las capturas tróficas sobrepasan de manera apreciable las capturas comerciales de las pesquerías de merluza

común y de calamares, y en algunos casos, también a las biomazas instantáneas de especies alimento (ver Tablas 22 y 23). Por consiguiente, es necesario analizar los efectos que ocurren o que podrían ocurrir en la relación capturas-consumo en función de las variaciones de la intensidad de explotación pesquera, sobre todo cuando se trata de especies alimento que son objeto de la pesca comercial. Desde este punto de vista resultan varias situaciones que se examinan separadamente por cada grupo específico teniendo en cuenta las simulaciones de las capturas tróficas, las estimaciones de las biomazas de los efectivos de merluza común y de especies alimento y el desarrollo interanual de las capturas comerciales.

a) Relación trófico-pesquera "Merluza común-Calamares". Se trata en realidad de una relación de predador-presa en la cual están involucradas las especies *Illex argentinus*, *Loligo sanpaulensis* y *L. gahi* (Angelescu y Prenski, 1987 pp. 88-90). Hay una relativa información acerca de las estimaciones de los efectivos de calamares por distintas áreas de pesca del Mar Argentino (Brunetti, 1990; Brunetti e Ivanovic, 1990; Brunetti y Pérez Comas, 1989a y 1989b; Csirke, 1987 p. 45; Malaret, 1986 pp. 17-19; Otero *et al.*, 1982 y 1983); las capturas comerciales (nacionales e internacionales) experimentaron un aumento continuo en el último decenio, particularmente para la especie *Illex argentinus*, desde 150.000 tm a 600.000 tm/año. De acuerdo con la variación de los valores de CPUE, se presentan tres situaciones diferentes en el desarrollo de esta relación:

- La primera, en la que el aumento continuo de las capturas comerciales de merluza común en la "Zona Económica Exclusiva" (ZEE) del Mar Argentino\*, período 1970-1983, tuvo como efecto la disminución de la predación sobre los calamares, que a su vez causó un aumento de la biomasa de sus efectivos en dicha zona de pesca (Fig. 27).

\* Concepto considerado en el Diario de Sesiones, Cámara de Senadores de la Nación, Rep. Argentina, Buenos Aires (3 sept. 1986 p. 2413), con respecto al estudio analítico de la "Convención de las Naciones Unidas sobre el derecho del mar".

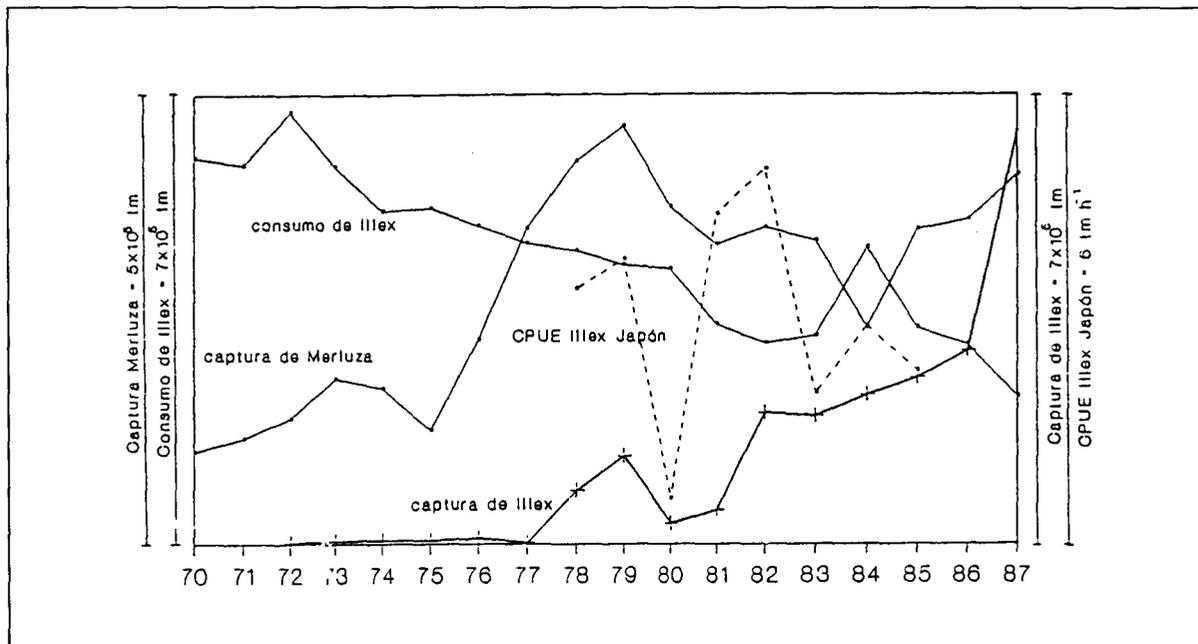


Fig. 27: Gráfico comparativo con la variación entre las capturas comerciales anuales totales (pesca nacional e internacional) de merluza común y calamar *Illex* y el CPUE de esta especie correspondiente a la flota pesquera de Japón, con el consumo de calamar por los efectivos de merluza común para los años 1970-1987.

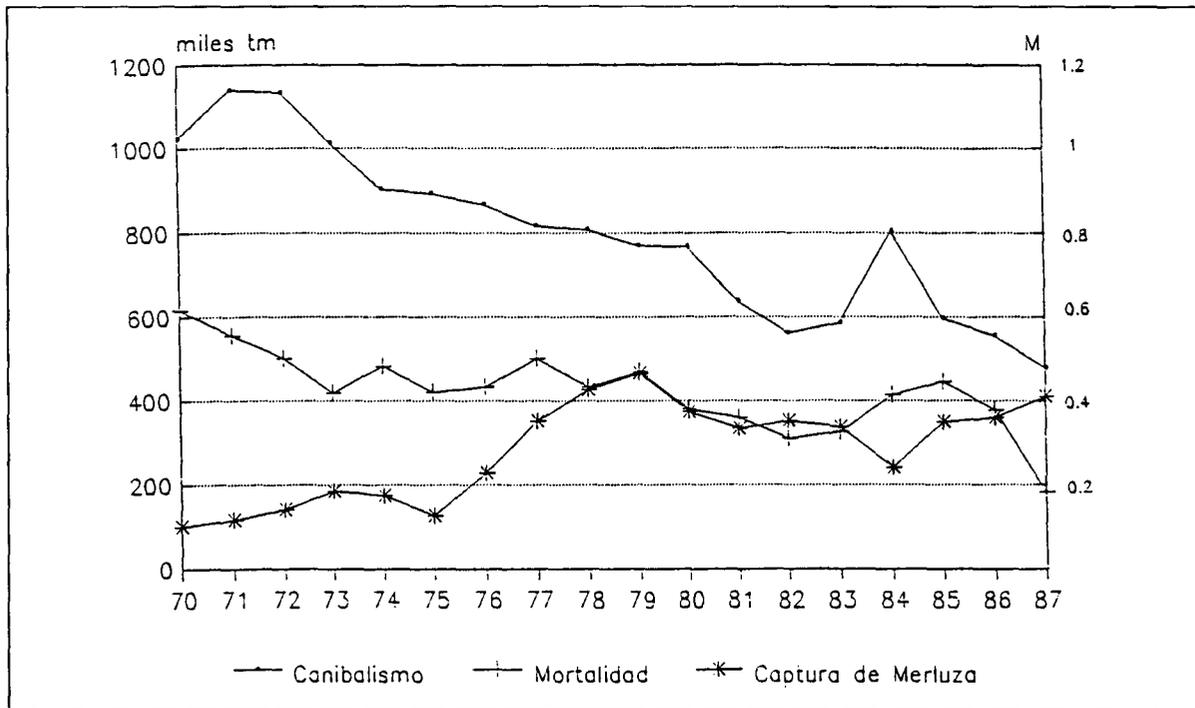


Fig. 28: Gráfico comparativo referente a las relaciones entre el canibalismo (captura trófica), la mortalidad natural (M) y las capturas comerciales de merluza común provenientes de la pesca total del periodo 1970-1987 (nacional e internacional).

- La segunda, en que la pesca intensiva de calamares dentro y fuera del área circundante a las Islas Malvinas durante los años 1984-1986 (ver Malaret, 1986 p. 65), habría afectado probablemente a los individuos de merluza común de las clases superiores a los 50 cm Lt, causando una mayor mortalidad natural por la merma del alimento principal en esta área (Figs. 27 y 28).
- La tercera, en que un mayor aumento del esfuerzo de pesca sobre los efectivos de calamares en la región austral del Mar Argentino comprendida entre las latitudes de 46° y 50°S, habría provocado una disminución de la disponibilidad del alimento principal para las especies de peces predadores (p. ej. las merluzas común y austral, la merluza de cola, el tiburón espinoso); las investigaciones tróficas realizadas en el año 1987 en la región mencionada, evidenciaron que el alimento principal estaba constituido por un 75% de calamares *Illex* (Prenski *et al.*, 1991).

b) Relación trófico-pesquera "Merluza común-Merluza común" (canibalismo). Se ha comprobado de las investigaciones desarrolladas por el INIDEP en los años anteriores que el canibalismo ocupa un lugar importante en la mortalidad natural de esta especie (Angelescu y Prenski, 1987 pp. 93-99; Prenski y Bezzi, 1991). Los cambios que pueden ocurrir en este caso derivan de la magnitud del canibalismo (tasa Q) en la mortalidad natural y de la intensidad de la explotación pesquera (tasa E) lo que tiende a aumentar las capturas comerciales, presentándose en consecuencia dos alternativas:

- La primera, en que la acción del canibalismo disminuye con el aumento de la captura de individuos de merluza común de tamaño grande (>50 cm Lt); y
- La segunda, en que el canibalismo aumenta progresivamente cuando falta el alimento principal proveniente de otros grupos específicos (p. ej. anchoítas, mictófidis, calamares).

De acuerdo con lo graficado en la Fig. 26, referente a la variación anual de las capturas tróficas en el período 1970-1987, se evi-

dencian ciertos cambios que se pueden identificar por tres variables independientes, a saber: el canibalismo (tasa Q), la mortalidad natural (tasa M), y la intensidad de la explotación pesquera de los efectivos de merluza común (Fig. 28). El aumento de las capturas comerciales tuvo como resultado una disminución del canibalismo, por lo cual la tasa M bajó desde 0,62 a 0,18 durante el período 1970-1987 (Tabla 19 y Fig. 28). La estimación de la mortalidad natural es un problema difícil para resolver en el caso del canibalismo por los métodos tradicionales de dinámica de poblaciones, debido en particular a la acción de la pesca comercial sobre los individuos de merluza de las clases de mayor tamaño que se caracterizan por un alto consumo de sus propios congéneres, y por la dependencia de las variables involucradas en esta modalidad de alimentación.

c) Relación trófico-pesquera "Merluza común-Anchoíta". La especie de mayor impacto por la predación en el Mar Argentino es la anchoíta; hay más de 45 especies pertenecientes a distintos grupos zoológicos y a distintas comunidades biológicas que se cuentan entre sus predadores, de las cuales aproximadamente 18 desempeñan un papel de acción intensiva (Angelescu, 1982 pp. 58-65); entre estas últimas figuran la merluza común y los calamares (*Illex argentinus* y *Loligo sanpaulensis*). Juntamente con estos dos grupos de predadores, la anchoíta integra un sistema tritrófico básico de las pesquerías demersal-pelágicas explotadas por la pesca comercial (Angelescu y Prenski, 1987 pp. 79 y 110, Fig. 26.1), y además, se destaca por constituir sus efectivos un recurso potencial de alta capacidad de bioproducción (Ciechomski y Sánchez, 1988).

Las simulaciones correspondientes al consumo de anchoítas por los efectivos de merluza del período 1970-1986 arrojaron valores que superan entre 50 y 100% las estimaciones de las biomásas instantáneas de sus efectivos (Tabla 22). Generalmente, estas estimaciones se hallan dentro de límites de amplitud muy variable, según la metodología empleada, la

extensión en tiempo y espacio de las áreas exploradas, y los valores asignados a las tasas de mortalidad natural (Ciechomski y Sánchez, 1988; Hansen *et al.*, 1986). A este respecto se consideraron los resultados obtenidos por Ciechomski y Sánchez (1988), basados en recuentos de ictioplancton para estimar los efectivos desovantes de anchoíta durante los meses de primavera y verano, y el informe de Hansen (1990), en el cual los datos estimados se originan de campañas hidroacústicas; en ambos casos, las estimaciones se refieren a los efectivos distribuidos en los sectores bonaerense y patagónico norte (35°-47°LS). Las estimaciones de Hansen (1990) totalizan una biomasa de 1.520.000 tm y evidencian una diferencia en menos de 1.000.000 tm con el valor promedio de las estimaciones de Ciechomski y Sánchez (1988); además, estos dos autores como también Lima y Castello (1990, efectivo del extremo sur de Brasil) comprobaron grandes variaciones del monto de las biomásas de los efectivos de anchoíta con diferencias interanuales menores o superiores a 100%. Por otra parte, debe aclararse que las estimaciones de las biomásas son de tipo instantáneo, sin ser complementadas con las tasas de renovación de los efectivos en el transcurso del año, para tener una idea más exacta acerca de su biomasa total más aún cuando se trata de especies de corto ciclo vital (p. ej. calamar, anchoíta).

Las simulaciones presentadas en la Tabla 22 demuestran una reducción paulatina de ritmo variable en el consumo anual de anchoítas, llegando para el año 1986 a una disminución de más de 50% con respecto al año 1970, consecuencia de la disminución de los efectivos de merluza común (Tabla 23). De acuerdo con esta disminución, tendría que aumentar el consumo de anchoítas para algu-

nas especies competidoras de la merluza común, como son por ejemplo, los calamares y las aves marinas de la costa norte de Patagonia, entre éstas principalmente el pingüino de Magallanes (Scolaro *et al.*, 1989). En el caso del desarrollo en los próximos años de una pesca industrial de la anchoíta, y de sobrepasar los límites de la captura biológicamente aceptable\*, podría afectarse seriamente la capacidad de defensa de los cardúmenes por la reducción de su biomasa, a los ataques de los predadores, hecho ya ocurrido en las pesquerías de anchoveta (*Engraulis ringens*) de la costa de Perú (Pauly y Tsukayama, 1987 pp. 208 y 325; Zuta *et al.*, 1983 p. 237).

d) Relación trófico-pesquera "Merluza común-Crustáceos del zooplancton". Las investigaciones zooplanctónicas en el Mar Argentino se relacionan principalmente con la identificación taxonómica de las especies, su distribución ecológica y sus densidades por unidades de superficie y volumen. De los grupos integrantes de los crustáceos del zooplancton, son las especies de hipéridos y eufáusidos los que ocupan un lugar importante en la alimentación de la merluza común, sobre todo para los individuos de las clases de 1 a 8 años de edad (Tabla 17). El mayor consumo de estas especies se comprobó en las regiones comprendidas entre las latitudes de 36° y 50°S, con una variación de 45 a 60% en la integración total del espectro trófico; por lo general, las incidencias de consumo aumentan desde las latitudes menores a mayores, con máxima dominancia durante los meses de invierno y primavera (Cordo, 1981 Figs. 1 y 2; Del Río y Palacios, 1983). Es conveniente destacar que los resultados de las investigaciones del último decenio permiten establecer una coincidencia espacio-temporal entre las áreas de densidades mayores de zooplancton (Angelescu y Prenske, 1987 p. 27; Ciechomski y Sánchez, 1983; Viñas *et al.* 1991) y las áreas de concentración de los cardúmenes de merluza común (Irusta, 1990; Otero *et al.*, 1982 y 1983) que se verifica en las siguientes zonas latitudinales del Mar Argentino:

- Zona de 37°-42°LS que incluye las platafor-

\* Este término ha sido utilizado en los estudios biológico-pesqueros en la Argentina (Boschi *et al.*, 1984 p. 66); ha sido propuesto por algunos biólogos pesqueros para reemplazar el término más antiguo de rendimiento máximo sustentable (RMS), por ser más adecuado cuando se contempla el manejo de los efectivos juntamente con su ecosistema (Laevastu y Larkins, 1981 p. 130).

mas interna y externa del sector bonaerense (meses de invierno y primavera);

- Zona de 42°-46° LS correspondiente a Península Valdés, Isla Escondida y Golfo San Jorge (meses de primavera y verano); y
- Zona de 49° - 51° LS circundante a las Islas Malvinas (meses de primavera y verano).

Entre las especies competidoras de la merluza común con hábitos carcinofágicos se mencionan la merluza de cola (*Macruronus magellanicus\**), la polaca (*Micromesistius australis*), dos especies de granaderos (fam. Macrouridae) y el calamar grande (*Illex argentinus*) (Angelescu y Prenski, 1987 pp. 84 y 85). Las capturas comerciales de algunas de estas especies, como son por ejemplo la polaca y la merluza de cola, han aumentado considerablemente en el último decenio por parte de la flota pesquera internacional y los más perjudicados resultaron ser los efectivos de polaca (Csirke, 1987 pp. 25-45 y Figs. 13, 14 y 15; Malaret, 1986 pp. 66-69, 77-81 y 89-90). Las estimaciones de las biomásas instantáneas de los efectivos variaron antes de la intensificación de su explotación (años 1980-82) entre 500.000 y 1.500.000 tm, según los métodos utilizados, áreas de pesca y estaciones del ciclo anual; el rendimiento potencial de captura se determinó entre los límites de 70.000 y 170.000 tm/año (Csirke, 1987 pp. 35 y 41; Malaret, 1986 pp. 66-68; Sánchez *et al.*, 1986 p.35). Debido a la disminución de biomasa de los efectivos de las especies competidoras de la merluza común en el *item* crustáceos del zooplancton, aumentaría la disponibilidad de este tipo de alimento para los efectivos de la misma merluza y a la vez de los calamares, suponiendo en este caso que las capturas comerciales de las especies en esta relación se mantendrían en el futuro próximo a niveles de equilibrio de acuerdo con los valores iniciales preestablecidos del rendimiento potencial de captura. También podrían verse beneficiadas las dos especies de granaderos, cuyos efectivos no han experimentado aún el impacto de la flota pesquera internacional.

## CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES

De acuerdo con los propósitos del presente trabajo y del desarrollo temático del mismo, se ponen de manifiesto algunas comprobaciones de relevante importancia tanto con respecto a la metodología utilizada como a la validez de los resultados logrados, las que merecen ser puntualizadas con un criterio analítico y sintético en los párrafos siguientes.

### a) Aplicación de modelos

De la manera como ha sido encarado el estudio trófico-pesquero de la merluza común, principalmente en lo relacionado con la estimación de consumo diario y anual de alimento a nivel individual, se evidenció la necesidad de la aplicación de modelos de simulación, en este caso los de Jones y colaboradores desarrollados a partir de datos obtenidos de ensayos experimentales de alimentación con especies de gádidos del Mar del Norte (Cap.4.3.2). En lo referente a la merluza común no fue posible realizar experimentos en acuario tal como se destacó en los Capítulos 4.1 y 4.2; no obstante, esta deficiencia fue subsanada parcialmente mediante la realización de muestreos seriados de contenidos estomacales en individuos de merluza común a bordo de buques pesqueros y de investigación por lances y días de pesca para determinar la modalidad de reducción gástrica del alimento ingerido (anchoítas, micrófidos, calamares) en función de la temperatura ambiental, del tamaño de las presas y del tiempo transcurrido en número de horas (Cap. 4.2), con el objetivo de comparar las observaciones *in situ* con los resultados experimentales de otros autores.

Los datos del modelo individual presentados en las Tablas 1 y 2 facilitaron el desarrollo de los modelos bioenergéticos de los requerimientos trófico-calóricos parciales y del requerimiento total anual (Tabla 16), lo que a su vez juntamente con el modelo de consumo real de alimento (Tabla 17) permitieron estimar el consumo de alimento a nivel poblacional por gru-

pos específicos y total anual correspondientes al período 1970-1986 (Tablas 22 y 23). También en el caso de la estimación de los efectivos de merluza común, es decir de la biomasa instantánea de la especie consumidora, se recurrió al mismo tipo de modelación, en razón de que las estimaciones realizadas por otros métodos (p. ej. área barrida y análisis de cohortes, años 1981, 1982 y 1983), dieron resultados diferentes en una escala con límites de amplia variación. Sobre la base de los resultados de estas simulaciones se calculó el consumo anual de alimento a nivel poblacional. Por otra parte, cabe señalar que todo modelo de simulación tiene sus límites de error derivados principalmente de la calidad y número de los parámetros referidos a la biología de las especies y a las características ambientales (ecosistema). Según Laevastu y Larkins (1981, p. 118 y Tabla 16), los límites máximos para especies de los géneros *Gadus* y *Theragra* (fam. Gadidae) se estiman en un 20 % con relación a la biomasa de equilibrio y para las especies pelágicas (p. ej. el arenque) llegan hasta un 25 %. Desde el punto de vista comparativo, los límites máximos en las simulaciones que conciernen a la merluza común, especie bien definida por sus hábitos demersal-pelágicos, se podrían ubicar entre los porcentajes anteriormente mencionados. Por lo general, la amplitud de los límites de error en las estimaciones realizadas se halla subordinada a los cambios estacionales y regionales en las tasas de crecimiento del cuerpo y a la disponibilidad de alimento principal, a la magnitud de los procesos de desgastes calóricos de los individuos ocasionados por los desoves con varios pulsos en el ciclo anual, y a las migraciones de gran extensión geográfica en el área de distribución de los efectivos de esta especie que cubre casi un 80% de la superficie del mar epicontinental argentino.

#### **b) Variación interanual de las estimaciones simuladas; causas y efectos**

En las estimaciones de consumo de alimento por los individuos de merluza común a nivel poblacional se analizaron los efectos probables de las capturas comerciales a través de

los años del período 1970-1986 (Cap. 6.3), tanto con respecto a sus efectivos como también a los efectivos de las especies alimento, de los cuales algunos son de importancia actual o futura en las pesquerías del Mar Argentino (p. ej. los de calamares y anchoíta). Las capturas comerciales tienen una doble forma de acción en el sistema producción-consumo\*: una directa sobre los efectivos de merluza común, y otra indirecta, que se verifica por la variabilidad interanual de las capturas tróficas específicas por parte de los efectivos de esta especie incluido el canibalismo, resultando así una relación de "causas y efectos" que se halla dependiente de la intensidad de explotación pesquera. Dentro del mencionado sistema se distinguen dos grupos de especies según sus características tróficas y biodinámicas: el primero, representado por la merluza común, especie con hábitos de gran predador y de largo ciclo vital caracterizado por tasas de mortalidad natural (M) de valores intermedios dependientes a su vez de las tasas de explotación (E); y el segundo, integrado por las especies alimento, consumidoras principalmente de meso y macrozooplancton, que son en su mayoría de corto a mediano ciclo vital (calamares, anchoítas, micrófidos), y por consiguiente con tasas altas de mortalidad natural. De esta diferenciación resultan distintas tasas de reclutamiento y de renovación de las biomásas de la especie predadora y de las especies alimento, y asimismo distintas eficiencias de utilización del nicho trófico por las especies involucradas en el sistema "Producción-Consumo". En dicho sistema, al intervenir la explotación pesquera caracterizada por un continuo aumento de las capturas comerciales (proceso exógeno), éstas se podrían convertir en un factor de desequilibrio biológico, con cambios de situaciones interespecíficas en las relaciones trófico-pesqueras descritas en el Cap. 6.3, que afectarían de manera negativa los efectivos de merluza común y los efectivos de las especies alimento explotadas por la pesca comercial. Estas suposiciones se hacen

(\*) Para mayores detalles acerca del significado ecológico y bioenergético del sistema "Producción-Consumo", consultar en la lista bibliográfica: Francis, 1983 p. 1940; Grosslein *et al.*, 1982 p.99; y Pauly, 1986 p. 827

aún más factibles, en el caso del sistema tritrófico de las pesquerías demersal-pelágicas integrado por la merluza común, anchoíta y calamares (ver Angelescu y Prenski, 1987 p. 110 y Fig. 21.1), en el cual a una sobreexplotación simultánea, disminuirían los efectivos de anchoíta y calamar *Illex* y aumentarían el canibalismo por parte de merluza común y calamares y la disponibilidad de alimento en el *item* crustáceos del zooplancton.

Por último, las variaciones interanuales de las estimaciones simuladas del período 1970-1986 con respecto a las capturas tróficas en las que se consideraron solamente los efectos de las capturas comerciales, parecen ser en su desarrollo de tipo "divergente" o sea mostrando una tendencia de amplificación a largo plazo similar a los fenómenos económicos del mercado de consumo señalada por Leontieff (cit. Cépède y Lengellé, 1964 pp. 56-58), los que se caracterizan por una demora entre las causas (aumento de las capturas comerciales) y los efectos (disminución de las capturas tróficas) a lo largo del tiempo transcurrido.

**c) Manejo de los efectivos de especies de peces y calamares integrantes de las relaciones trófico-pesqueras correspondientes a la merluza común**

Durante los últimos dos decenios se ha incrementado de manera considerable en el mundo de las Ciencias Pesqueras la tendencia de complementar la planificación del manejo racional de los efectivos explotados por la pesca comercial, con estudios del ecosistema o por lo menos de la estructura de las comunidades que comparten las especies (Daan y Sissenwine, 1991; Sherman *et al.*, 1990). De aquí se originó el concepto de "ecosistema pesquero", y actualmente la parte más importante de acuerdo con este concepto corresponde a las investigaciones referentes a las relaciones interespecíficas por vía trófica, que conducen a la identificación de los sistemas "Producción-Consumo" y de los efectos de las capturas comerciales sobre los mismos, de lo cual depende a su vez el equilibrio biológico entre las especies consumidoras y

las especies alimento. A este respecto, algunos autores sugirieron considerar en los planes de manejo de los recursos pesqueros también el manejo de las cadenas tróficas a partir de la producción del alimento primario hasta los eslabones superiores de los predadores con las eficiencias correspondientes, en razón de que la variabilidad de los procesos de producción y consumo influye en la variabilidad de la estimación de los rendimientos de captura (Dickie, 1976 y 1979; Kitchell *et al.*, 1981 p.4; Jones, 1982). En cambio, otros autores insistieron en la necesidad de incluir en los planes de manejo el estudio integral del ecosistema pesquero con sus características abióticas y bióticas, máxime cuando se trata de pesquerías multiespecíficas de extensas áreas geográficas, y con particular interés en el estudio trofodinámico de los efectivos explotados por la pesca comercial y de los efectivos que constituyen las capturas tróficas. Se han ideado con relación al manejo del ecosistema pesquero varios tipos de programas de investigación y de modelación (principalmente modelos de simulación) con el propósito de llegar a predicciones de pesca más acertadas a la estructura y función del ecosistema juntamente con la determinación de las "capturas biológicamente aceptables" (Bax y Laevastu, 1990; Caddy y Sharp, 1986; Gulland, 1987 y 1989; Hobson y Lenarz, 1977; ICES, 1990; Laevastu, 1990; Laevastu y Larkins, 1981 pp. 123 y 130; Sherman, 1990; Sherman *et al.*, 1988; Starfield *et al.*, 1988; Ubal *et al.*, 1990).

La finalidad principal del presente trabajo fue, en primer lugar, realizar estimaciones de consumo de alimento a nivel individual y poblacional por parte de la merluza común en el período 1970-1987 (Tablas 1, 2, 16, 17, 22 y 23), y en segundo lugar, analizar las variaciones posibles en las relaciones trófico-pesqueras de los efectivos de esta especie con los efectivos de las especies que integran su alimento principal. Toda la información obtenida a este respecto constituye una base ecológico-cuantitativa de suficiente orientación en el caso de la estructuración de planes de manejo de las pesquerías multiespecíficas del Mar Argentino, en los cuales se debe tomar como punto de par-

tida la premisa de que los efectivos tienen que ser administrados juntamente con su ecosistema.

A los efectos de complementar esta premisa se mencionan cuatro puntos principales que se deberían considerar en la estructuración de dichos planes, tal como se detallan a continuación:

- Las capturas tróficas incluyen tanto especies explotadas como no explotadas por la pesca comercial y generalmente sobrepasan varias veces las capturas comerciales con amplias variaciones estacionales y anuales de acuerdo con la intensidad de la explotación pesquera y la disponibilidad de alimento principal.
- De las relaciones trófico-pesqueras que involucran a la merluza común, tres son de mayor importancia en la planificación de manejo: "Merluza común-Anchoíta", "Merluza común - Calamares" y "Merluza común-Merluza común". La primera relación se refiere a una especie que aún constituye un recurso pesquero potencial; no obstante desde el punto de vista trófico, la anchoíta es la especie de mayor ocurrencia en las cadenas tróficas de peces del Mar Argentino; las dos restantes relaciones implican especies de importancia comercial siendo la última caracterizada por canibalismo.
- La necesidad de estimar simultáneamente las capturas tróficas correspondientes al canibalismo por parte de la merluza común y las capturas tróficas de las especies alimento explotadas al mismo tiempo por la pesca comercial, con la finalidad de lograr una base más exacta en la determinación de las cuotas de captura.
- En el caso de desarrollar en el próximo futuro una explotación de tipo industrial de los efectivos de anchoíta, se deberían establecer las cuotas anuales de captura comercial en directa dependencia con las capturas tróficas de esta especie para no alterar el equilibrio en el sistema "Producción-Consumo" de las pesquerías multiespecíficas del Mar Argentino.

#### d) Conclusiones

De lo expuesto particularmente en los Capítulos 4, 5 y 6, se desprenden varias conclusiones que sintetizan una parte de los resultados obtenidos en el presente trabajo, algunos de los cuales son de interés para ser considerados en la planificación de futuros estudios ecológico-tróficos como también en el manejo de las pesquerías multiespecíficas del Mar Argentino. A continuación se puntualizan desde estos puntos de vista las conclusiones más relevantes, siguiendo el orden temático del contenido de los capítulos anteriormente especificados.

- La modalidad de reducción gástrica del alimento consumido por los individuos de merluza común se desarrolla para especies de peces de tamaño pequeño (anchoítas, mictófidios) conforme a un modelo exponencial negativo, mientras que en el caso de especies de tamaño grande (calamares) se evidencia una tendencia lineal.
- De los ensayos de modelación realizados para la estimación de la ración diaria de alimento resultó de mayor eficacia para los individuos de merluza común el modelo de Jones (1974a), en el cual se consideran la temperatura ambiental y el tiempo de evacuación gástrica en función del aumento de tamaño de la especie consumidora.
- El contenido calórico total (Kcal) referido al aumento de la longitud total de los individuos de merluza común (ambos sexos) describe en el ciclo anual una curva similar a la de la relación longitud-peso, con una variación significativa del exponente  $b$  cuyo valor más alto (2,94) corresponde a la primavera y el valor más bajo (2,76) al invierno.
- El desarrollo de las tasas instantáneas diarias en el crecimiento del peso del cuerpo (Cd-P) se caracteriza para los individuos (ambos sexos) de las clases de edad 3-11 por un ciclo estacional anual de ganancias y pérdidas, registrándose los valores máximos en el intervalo otoño-invierno, y los valores mínimos en el intervalo primavera - verano; al mismo tiempo, la amplitud diferencial inter-anual disminuye de manera paulatina para

los individuos de las clases de edad 7-11. En cambio, las variaciones estacionales y anuales de las tasas instantáneas del contenido calórico total (Cd-C) son de mayor amplitud diferencial, comprobándose pérdidas en escala de valores negativos desde la clase 5 en adelante con un aumento continuo entre los meses de primavera y verano a medida que aumenta la edad. Las variaciones cíclicas de ambas tasas se relacionan con el desarrollo gonadal y los desoves, siendo de mayor significado fisiológico las ganancias y pérdidas energéticas, especialmente en el contenido de lípidos; además, ocurre durante el ciclo anual una sucesión del valor máximo de las tasas Cd-P del intervalo otoño-invierno con los valores máximos de las tasas Cd-C de los intervalos verano-otoño e invierno-primavera.

- Los modelos aplicados para la estimación de los requerimientos trófico-calóricos referidos al crecimiento somatohepático, a los desoves de un pulso y dos pulsos, y a la natación y mantenimiento somático en individuos ambos sexos, demostraron cambios significativos en la modalidad e intensidad de utilización de la energía a través del tiempo transcurrido conforme a la variación de las tasas instantáneas "g" y "k.g". Comparativamente resultó de esta variación que los mayores gastos corresponden a los desoves de dos pulsos en el año (= 45 % del requerimiento trófico total), caracterizados también por una mayor fluctuación temporal, mientras que los otros dos requerimientos presentan un desarrollo más equilibrado con tendencia a alcanzar el nivel asintótico en las clases superiores de edad (8 -12 años).
- El cotejo de los modelos del requerimiento trófico-calórico total anual y del consumo real de alimento evidencia un alto grado de correlación entre ambos, con un 75% de varianza explicada en el caso de un solo pulso y con un 80% en el caso de dos pulsos en los desoves de la época de reproducción correspondiente a los meses de primavera-verano.
- Las simulaciones de las capturas tróficas anuales ubican en primer lugar al grupo de los "Crustáceos del Zooplancton" (41,35% de la biomasa total consumida), siguiendo en orden decreciente las "Anchoítas" (27,54%), los "Calamares" (14,36%), los "Mictófidios"

(5,43%) y "Otros peces" (4,98%); totalizada la biomasa de los grupos de los peces, ésta representa más del 45% del consumo anual de alimento principal integrado por seis grupos diferentes de especies.

- El cociente trófico total con relación a la biomasa de los efectivos de merluza común (especie consumidora) varía para el período de los años 1970-1986 entre 1:2,44 y 1:3,21; esta proporción que es de índole relativa, se halla comprendida entre los límites dados para algunas especies de Gadidae (*Gadus morhua*) y Merlucciidae (*Merluccius bilinearis*) de los mares del hemisferio norte en cuya dieta predominan los peces, incluido el canibalismo.
- Del promedio anual de las capturas tróficas totales simuladas para el período 1970-1986, el 23,60% (= 3.451.725 tm) corresponde a especies explotadas por la pesca comercial (merluza común, calamares y otros peces); el resto de 76,60% está integrado por especies sin importancia actual en la explotación pesquera del Mar Argentino. Las capturas tróficas totales superan varias veces las capturas comerciales de las especies involucradas en las relaciones trófico-pesqueras correspondientes a merluza común y la biomasa extraída por el canibalismo resulta ser igual o superior a las capturas comerciales de esta especie.
- La estimación de la biomasa de los efectivos de merluza común del año 1986 (= 3.208.128 tm) representa solamente un 44% de la misma biomasa estimada para el año 1970 (= 7.278.258 tm). Esta disminución se relaciona con el aumento continuo de las capturas comerciales (nacionales e internacionales); como efecto de esta acción a la cual se agrega el canibalismo, considerado en este caso como un factor dependiente de la densidad, las tasas de mortalidad natural bajaron de 0,64 en el año 1970 a 0,38 y 0,18 de los años 1986 y 1987 respectivamente.
- Entre las causas de mayor variación cuantitativo-interanual con efectos biológicos y económicos en las relaciones trófico-pesqueras que corresponden a la merluza común, aparece en primer lugar el aumento continuo de las capturas comerciales registradas en los últimos dos decenios. Esta

acción produce cambios de situaciones inter-específicas en dichas relaciones, que afectan tanto a los efectivos de merluza común como a los efectivos de las especies alimento explotadas por la pesca, lo que a su vez podría causar una disminución de los efectivos de las especies de valor comercial (merluza común, calamares), de la disponibilidad trófica para estas especies, y un surplus de biomasa trófica para especies todavía no explotadas por la pesca o de poco interés comercial.

- Como una conclusión final de lo considerado en la última parte del presente trabajo (Cap. 6.3), se destaca la necesidad de complementar las estimaciones de los efectivos de especies demersal-pelágicas del Mar Argentino y la planificación de su manejo racional con estudios sobre la estructura y función del ecosistema pesquero, a partir de la simulación de situaciones interespecíficas de las relaciones trófico-pesqueras que involucran a la merluza común y a otras especies de interés comercial, con la finalidad de mantener un equilibrio estable entre las biomásas de las especies consumidoras, las biomásas de las especies alimento (capturas tróficas) y las capturas comerciales (especies consumidoras y especies alimento).

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- AIZPUN de MORENO, J.E., MORENO, V.J., MALASPINA, A.M., ROLDAN, M.I. y GONZALEZ, V. M. 1980. Variaciones estacionales en la composición bioquímica de la merluza común (*Merluccius hubbsi*) del Mar Argentino. INIDEP, Mar del Plata, MS.
- AIZPUN de MORENO, J.E. y MORENO, V.J. 1984. Variaciones estacionales en la composición lipídica en ácidos grasos en los distintos tejidos de la merluza. INIDEP, Mar del Plata, MS.
- AKENHEAD, S.A., CARSCADDEN, J., LEAR, H. y WELLS, R. 1982. Cod-capelin interaction off Northeast Newfoundland and Labrador. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. (Ed. M. C. Mercer), Ottawa, 59: 141-148.
- ALBERS, W.D. y ANDERSON, P.J. 1985. Diet of Pacific cod, *Gadus macrocephalus*, and predation on the northern pink shrimp, *Pandalus borealis*, in Pavlov Bay, Alaska. Fish. Bull., NOAA, Seattle, Wa., 83(4): 601-610.
- ALLEN, R.L. 1976. Method for comparing fish growth curves. N. Z. J. Mar. a. Freshwater Res., Wellington, 10: 687-692.
- ALTON, M.S. y NELSON, M.O. 1970. Food of Pacific hake, *Merluccius productus*, in Washington and Northern Oregon coastal waters. U.S. Fish. a. Wildlife Serv., Washington D.C., Circular Nr. 332: 35-42.
- ANGELESCU, V. 1965. Alimentación de peces del Mar Argentino: Merluza (Merlucciidae, *Merluccius hubbsi*), período 1952-1964. Instituto de Biología Marina, Mar del Plata, MS.
- ANGELESCU, V. (Ed.). 1981. Campañas de investigación pesquera realizadas en el Mar Argentino por los BI "Shinkai Maru" y "Walther Herwig" y el BP "Marburg", años 1978 y 1979. Resultados de la parte argentina. Contrib. INIDEP, Mar del Plata, N° 383, 339 pp.
- ANGELESCU, V. 1982. Ecología trófica de la anchoíta del Mar Argentino (Engraulidae, *Engraulis anchoita*). Parte II. Alimentación, comportamiento y relaciones tróficas en el ecosistema. Contrib. INIDEP, Mar del Plata, N° 409, 83 pp.
- ANGELESCU, V. y ANGANUZZI, A. 1986. Ecología trófica de la anchoíta (Engraulidae, *Engraulis anchoita*) del Mar Argentino. Parte III. Requerimiento trófico individual en relación con el crecimiento, ciclo sexual y las migraciones estacionales. Rev. Invest. Des. Pesq. INIDEP, Mar del Plata, N° 5: 194-223.

- ANGELESCU, V. y COUSSEAU, M.B. 1969. Alimentación de la merluza en la región del talud continental argentino, época invernal (Merlucciidae, *Merluccius merluccius hubbsi*) Bol. Inst. Biol. Mar., Mar del Plata, N° 19, 93 pp.
- ANGELESCU, V. y FUSTER de PLAZA, M.L. 1962. El papel de la anchoíta en la Bioeconomía general del Mar Argentino (sector bonaerense) . Resultados preliminares. FAO/CARPAS, Primera Reunión, 10-14 dic. 1962, Río de Janeiro ,Doc 6/6, 13 pp.
- ANGELESCU, V. y FUSTER de PLAZA, M.L. 1965. Migraciones verticales rítmicas de la merluza del sector bonaerense (Merlucciidae, *Merluccius hubbsi*) y su significado ecológico. An. Acad. Brasil. Cienc., Río de Janeiro, Supl. 37: 194-214.
- ANGELESCU, V., GNERI, F.S. y NANI, A. 1958. La Merluza del Mar Argentino. Biología y Taxonomía. Serv. Hidr. Nav., Buenos Aires, Publ. H. 1004, 224 pp.
- ANGELESCU, V. y PRENSKI, L.B. 1987. Ecología trófica de la merluza común del Mar Argentino (Merlucciidae, *Merluccius hubbsi*) . Parte 2. Dinámica de la alimentación analizada sobre la base de las condiciones ambientales, la estructura y las evaluaciones de los efectivos en su área de distribución. Contrib. INIDEP , Mar del Plata, N° 561, 205 pp.
- ARISTIZABAL ABUD, E.O. 1987. Equivalencias calóricas de organismos del Mar Argentino. Seminario Licenciatura, Cienc. Biol., FCEN, Univ. Nac. Mar del Plata e INIDEP, Mar del Plata, MS.
- BAGGE, O. 1977. Meal size and digestion in cod (*Gadus morhua* L.) and sea scorpion (*Myoxocephalus scorpius* L.). Meddr. Dann. -og Havunders., Copenhagen N.S., 7: 437-446.
- BAGGE, O. 1989. A review of the investigations of the predation of cod in the Baltic Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, Copenhagen, 190: 51-56.
- BAILEY, K. M., FRANCIS, R.C. y STEVENS, P.R. 1982. The life history and fishery of Pacific whiting, *Merluccius productus*. Repts. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest., Sacramento, Calif., 23: 81-98.
- BAJKOV, A.D. 1935. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions. Trans. Am. Fish. Soc., Washington D.C., 65: 288-289.
- BAMBILL, G.A. 1986. Determinación de la edad, crecimiento y mortalidad , natural y total, de la merluza común en el período 66-67. Seminario Licenciatura Cienc. Biol., FCEN, Univ. Nac. Mar del Plata e INIDEP, Mar del Plata, MS.
- BASIMI, R. A. y GROVE, D. J. 1985a. Gastric emptying rate in *Pleuronectes platessa*. J. Fish Biol., London, 26(5): 545-552.
- BASIMI, R. A. y GROVE, D. J. 1985b. Estimates of daily food intake by an inshore population of *Pleuronectes platessa* L. off eastern Anglesey, North Wales. J. Fish Biol., London, 27(4): 505-520.
- BAX, N. y ELLIASSEN, J. E. 1991. Multispecies analysis in Balsfjord, northern Norway: solution and sensitivity analysis of a simple ecosystem model. J. Cons. int. Explor. Mer, Copenhagen, 47(2): 175-204.
- BAX, N. y LAEVASTU, T. 1990. Biomass potential of large marine ecosystems. A systems approach. En: Large marine ecosystems: patterns, processes, and yields. Eds K. Sherman, L. M. Alexander y B. D. Gold. Amer. Assoc. Advance Sci., Washington D. C. Cap. 15 : 188-205.
- BEAMISH, F. W. H. 1978. Swimming capacity. En: Fish Physiology (Eds W. S. Hoar y D. J. Randall). Academic Press, New York, etc., Vol. 7, Cap. 2:107-187.

- BELLISIO, N. B. y AGUIRRE, B. (Eds.) 1979. Informes de pesca comercial. Ministerio de Economía, Subsecretaría de Pesca, Buenos Aires, Nrs. 1-25.
- BELLISIO, N. B., PERROTTA, R.G., ANELLE, J. , FORTUNY, A. y PADILLA, G. 1978. Merluza. Ministerio de Economía, Subsecretaría de Pesca, Buenos Aires, 95 pp.
- BERGH, M. O., FIELD, J. G. y SHANNON, L. V. 1985. A preliminary carbon budget of the southern Benguela pelagic ecosystem. Simp. Int. Atl. O Afr., Inst. Inv. Pesq., Barcelona, 1: 281-304.
- BERTIN, L. 1958. Appareil digestiv. En: *Traité de Zoologie* (Dir. P. Grassé). Masson, Paris, Vol. XIII (Agnathes et Poissons): 1248-1302.
- BEZZI, S. I. y PERROTTA, R. G. 1983. Determinación de la unidad de stock de la merluza (*Merluccius hubbsi*) del Mar Argentino a través del análisis de los caracteres merísticos y morfométricos. Contrib. INIDEP, Mar del Plata, N° 429, 28 pp.
- BEZZI, S. I., RENZI, M. A. y DATO, C. V. 1986. Evaluación de los recursos pesqueros demersales del Mar Argentino y sector uruguayo en la zona común de pesca, período noviembre 1982-julio 1983. Publ. Com. Téc. Mix. Fr. Mar., Montevideo, 1(2) : 409-437.
- BEZZI, S. I., VERAZAY, G. A. y DATO, C. V. 1991. Biology and fisheries of the Argentine hake, *Merluccius hubbsi*. INIDEP, Mar del Plata, MS 56 pp., 31 Figs, 9 Tablas.
- BISHOP, C. y ODENSE, P. H. 1966. Morphology of the digestive tract of the cod, *Gadus morhua*. J. Fish. Res. Bd. Canada, Ottawa, 23(10): 1607-1615.
- BJÖRSSON, B. 1985. Bioenergetics of cod (*Gadus morhua* L.): a response to food intake with possible implications for fisheries management. Abstract of theses approved, Dalhousie Univ. Dep. Oceanogr. Biennial Rep. 1985-86, Halifax, IS. S., pp. 12-13.
- BOISCLAIR, D. y LEGGETT, W. C. 1988. An in situ experimental evaluation of the Elliott and Persson and the Eggers models for estimating fish daily ration. Can. J. Fish. Aquat. Sci., Ottawa, 45(1): 138-145.
- BOISCLAIR, D. y LEGGETT, W. C. 1989. The importance of activity in bioenergetics models applied to actively foraging fishes. Can. J. Fish. Aquat. Sci., Ottawa, 46(11): 1859-1867.
- BOSCHI, E. E. , BERTUCHE, D. A. y WYNGAARD, J. G. 1984. Estudio biológico pesquero de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. Contrib. INIDEP, Mar del Plata, N° 441: 1-72.
- BOWMAN, R. E. y BOWMAN, E. V. 1980. Diurnal variation in the feeding intensity of silver hake (*Merluccius bilinearis*) . Can. J. Fish. Aquat. Sci., Ottawa, 37(10): 1565-1572.
- BRETT, J. R. 1979. Environmental factors and growth. En: *Fish Physiology*, (Eds W. S. Hoar, D. J. Randall y J. R. Brett), Academic Press, New York, etc., Vol. VIII, Cap. 4: 599-675.
- BRETT, J. R. y GROVES, T. D. D. 1979. Physiological energetics. En: *Fish Physiology*, Academic Press (Eds W. S. Hoar, D. J. Randall y J. R. Brett), New York, etc., 8(6): 279-352.
- BRODEUR, R. D. y PEARCY, W. G. 1987. Diel feeding chronology, gastric evacuation and estimated daily ration of juvenile coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum), in the coastal marine environment. J. Fish Biol., London, 31(4) : 465-477.
- BROMLEY, P. J. 1987. The effects of food type, meal size and body weight on digestion and gastric evacuation in turbot , *Scophthalmus maximus* L. J. Fish Biol., Academic Press, London, 30(4): 501-512.

- BRUNETTI, N. E. 1990. Evolución de la pesquería de *Illex argentinus* (Castellanos, 1960). Inf. Téc. Inv. Pesq., Inst. Cienc. Mar, Barcelona, N° 155, 19 pp.
- BRUNETTI, N. E. e IVANOVIC, M. L. 1990. Calamar (*illex argentinus*). En: Muestreo bioestadístico de desembarque del puerto de Mar del Plata período 1980-1985, (Ed. M. B. Cousseau). Contrib. INIDEP, Mar del Plata, N° 585: 185-219.
- BRUNETTI, N. E. y PEREZ COMAS, J. E. 1989a. Abundancia, distribución y composición poblacional del recurso calamar (*Illex argentinus*) en aguas uruguayo-bonaerenses en mayo, septiembre y noviembre de 1988 y en marzo y mayo de 1987. Publ. Com. Téc. Mix. Fr. Mar., Montevideo, Vol. 5(A) : 39-59.
- BRUNETTI, N. E. y PEREZ COMAS, J. A. 1989b. Abundancia, distribución y estructura poblacional del calamar (*Illex argentinus*) en aguas de la plataforma patagónica en diciembre de 1986 y enero-febrero de 1987. Publ. Com. Téc. Mix. Fr. Mar., Montevideo, Vol 5(A): 61-70.
- BUCKE, D. 1971. The anatomy and histology of the alimentary tract of the carnivorous fish the pike *Esox lucius* L. J. Fish Biol., London, 3(4): 421-431.
- BURCZYNSKI, J. y WRZESINSKI, O. 1974. Abundance estimation of hake on the Argentine shelf. Publ. Polish-UNDP/FAO Highseas Fish. Res. Proj., Gdynia, Poland, 98 pp.
- CADDY, J. F. 1985. Species interactions and stock assesment. Some ideas and approaches. Simp. Int. Atl. O. Afr., Inst. Inv. Pesq., Barcelona, 2: 703-734.
- CADDY, J. F. y SHARP, G. D. 1986. An ecological framework for marine fishery investigations. FAO, Fish. Tech. Paper, Rome, Nr. 283, 152 pp. (Versión española, 1988, 155 pp.).
- CAÑETE, G. R., PERROTTA, R. G. y PEREZ COMAS, J. A. 1986. Aspectos comparativos entre muestreos de desembarque y muestreos en alta mar de la especie merluza (*Merluccius hubbsi*), considerando el descarte efectuado por la flota marplatense en el período julio/1979-septiembre/1980. Publ. Com. Téc. Mix. Fr. Mar., Montevideo, 1(2) : 447- 453.
- CASTELLO, J. P. 1974. Evaluación de abundancia de merluza en el Mar Argentino, año 1973, entre las latitudes 40°30'S y 48°30'S según datos del BI Profesor Siedlecki. Contrib. Inst. Biol. Mar., Mar del Plata, N° 285, 11 pp.
- CEPEDE, M. y LENGELLE, M. 1964. L'économie de l'alimentation. Press. Univ. France, col. "Que sais-je", Paris, N° 639, 125 pp.
- CHIODI, O. R. 1966. Variaciones estacionales en la composición química de la merluza del Atlántico Sudoccidental. Publ. Dir. Gen. Pesca y Conserv. Fauna, (Dep. Invest. Pesq.), FAO/CARPAS III/1966, Montevideo, Doc. Téc. N° 3.
- CHRISTIANSEN, H. E. 1982. Variaciones en el número de miocélulas de la musculatura blanca de la merluza (*Merlucciidae*, *Merluccius hubbsi*), en la plataforma argentina. Rev. Invest. Des. Pesq., INIDEP, Mar del Plata, N° 3: 95-105.
- CHRISTIANSEN, H. E. y COUSSEAU, M. B. 1971. La reproducción de la merluza en el Mar Argentino (*Merlucciidae*, *Merluccius merluccius hubbsi*). La reproducción de la merluza y su relación con otros aspectos biológicos de la especie. Bol. Inst. Biol., Mar del Plata, N° 20: 42-72.
- CHRISTIANSEN, H. E., OLIVIERI, C. E. y CHAUBELL, M. J. 1985. Numerosidad y tamaño de miocélulas de merluza (*Merluccius hubbsi*) y su correlación con fenómenos reaccionales y citolíticos en el ovario en función de la talla. Hist. Nat., Corrientes, Argentina, 5(34): 309- 318.

- CIECHOMSKI, J. D. de. 1967. Carácter del desove y fecundidad de la merluza argentina, *Merluccius merluccius hubbsi*, del sector bonaerense. Bol. Inst. Biol. Mar., Mar del Plata, N° 13, 30 pp.
- CIECHOMSKI, J. D. de y SANCHEZ, R. P. 1983. Relationship between ichthyoplankton abundance and associated zooplankton biomass in the shelf waters off Argentina. Biol. Oceanogr., New York, 3(1): 77-101.
- CIECHOMSKI, J. D. de y SANCHEZ, R. P. 1988. Análisis comparativo de las estimaciones de biomasa de la anchoíta argentina (*Engraulis anchoita*) en el Atlántico Sudoccidental en diferentes años con distintas metodologías. Publ. Com. Téc. Mix. Fr. Mar., Montevideo, 4: 117-131.
- CIECHOMSKI, J. D. de y WEISS, G. 1974a. Estudios sobre la alimentación de larvas de merluza, *Merluccius merluccius hubbsi*, y de anchoíta, *Engraulis anchoita* en el mar. Physis, Buenos Aires, 33, Secc. A(86) : 199-208.
- CIECHOMSKI, J. D. de y WEISS, G. 1974b. Distribución de huevos y larvas de merluza *Merluccius merluccius hubbsi*, en las aguas de la plataforma de Argentina y Uruguay en relación con la anchoíta, *Engraulis anchoita*, y las condiciones ambientales. Physis, Buenos Aires, 33, Secc. A(86): 185-198.
- CIECHOMSKI, J. D. de, SANCHEZ, R. P., EHRLICH, M. D. y LASTA, C. A. 1979. Distribución de huevos y larvas de merluza (*Merluccius hubbsi*) en el Mar Argentino en distintas épocas del año y evaluación de sus efectivos de adultos desovantes. Contrib. INIDEP, Mar del Plata, N° 380, 12 pp.
- CIECHOMSKI, J. D. de, SANCHEZ, R. P., LASTA, C. A. y EHRLICH, M. D. 1983. Distribución de huevos y larvas de anchoíta (*Engraulis anchoita*) y de merluza (*Merluccius hubbsi*), evaluación de sus efectivos desovantes y análisis de los métodos empleados. Contrib. INIDEP, Mar del Plata, N° 432: 3-37.
- COCHRAN, P. A., EGGERS, D. M. y ELLIOTT, J. M. 1979. Comment on some recent methods for estimating food consumption by fish. J. Fish. Res. Bd. Canada, Ottawa, 36: 1018- 1019.
- COHEN, D. M., INADA, T., IWAMOTO, T. y SCIALABBA, N. 1990. FAO Species catalogue. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. FAO Fish. Synopsis, Rome, N° 125, Vol. 10, 442 pp.
- COHEN, E. y GROSSLEIN, M. 1981. Food consumption in five species of fish on Georges Bank. Cons. int. Explor. Mer, Copenhagen, Paper ICES C. M./G: 68, 21 pp.
- COHEN, E. y GROSSLEIN, M. 1982. Food consumption by silver hake (*Merluccius bilinearis*) on Georges Bank with implications for recruitment. En: Proc. Third Pacific fish food studies (Eds G. M. Cailliet y Ch. A. Simenstad). Publ. Univ. Washington, Seattle Wa., pp. 286-294.
- COHEN, E., GROSSLEIN, M. D., SISENWINNE, M. P., STEIMLE, F. y WRIGHT, W. R. 1982. Energy budget of Georges Bank. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. (Ed. C. Mercer), Ottawa, Vol. 59: 95-107.
- CORDO, H. D. 1981. Resultados sobre la alimentación de la merluza del Mar Epicontinental Argentino (*Merluccius hubbsi*). Análisis biológico y estadístico de los datos obtenidos de las campañas de los BI "Shinkai Maru" y "Walther Herwig" (1978-1979). Contrib. INIDEP, Mar del Plata, N° 383: 299-312.
- COUSSEAU, M. B. (Ed.). 1980. Informe sobre el muestreo bioestadístico de desembarque de pescado en el puerto de Mar del Plata, período

- do enero de 1975-diciembre de 1979, Contrib INIDEP, Mar del Plata, N° 391, 85 pp.
- COUSSEAU, M. B., CASTELLO, J. P., COTRI-NA, C. P. y SILVOSA, J. M. 1973. Informe sobre el muestreo bioestadístico de desembarque de pescado en el puerto de Mar del Plata, Argentina. Período enero 1968-diciembre 1971. Contrib. Inst. Biol. Mar, Mar del Plata, N° 244, 80 pp.
- COUSSEAU, M. B., CASTELLO, J. P., CAPEZ- ZANI, D., GAGLIARDI, R. y SILVOSA, J. M. 1968. Informe sobre el muestreo bioestadístico de desembarque de pescado, período enero de 1965-diciembre de 1967. Publ. Inst. Biol. Mar y Dir. Gen. Pesca Nación, Mar del Plata, 120 pp.
- COUSSEAU, M. B. y JOHN, H. C. 1976. Undesirable catches of small fish in Argentinian hake fisheries. Arch. Fisch.Wiss., Berlin, 26(3): 45-54.
- CROW, M. E. 1982. Some statistical techniques for analyzing the stomach content of fish. En: Proc. Third Pacific Workshop Fish food habits studies. (Eds G. M. Cailliet y Ch. A. Simenstad). Publ. Univ. Washington (Sea Grant), Seattle, Wa., pp. 8-15.
- CRUPKIN, M., MONTECCHIA, C. L. y TRU-CCO, R. E. 1988. Seasonal variations in gonado-somatic index, liver-somatic index and myosin/actin ratio in actomyosin of mature hake (*Merluccius hubbsi*). Comp. Biochem. Physiol., Oxford a. New York, 89A(1): 7-10.
- CSIRKE, J. 1987. Los recursos pesqueros patagónicos y las pesquerías de altura en el Atlántico Sudoccidental. Doc. Téc. Pesca, FAO, Roma, N° 286, 78 pp.
- CSIRKE, J. y SHARP, G. D. (Eds). 1985. Informes de la consulta de expertos para examinar los cambios en la abundancia y comparación por especies de recursos de peces marítimos. FAO, Inf. Pesca, Roma, N° 291(Vol. 1), 104 pp.
- DAAN, N. 1973. A quantitative analysis of the intake of North Sea cod, *Gadus morhua*. Netherlands J. Sea Res., Den Helder, 6(4): 479-517.
- DAAN, N. 1975. Consumption and production in North Sea cod, *Gadus morhua* : an assessment of the ecological status of the stock. Netherlands J. Sea Res., Den Helder, 9(1): 24-55.
- DAAN, N. 1980. A review of replacement of depleted stocks by other species and the mechanisms underlying such replacement. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, Copenhagen, 177: 405-421.
- DAAN, N. y SISSEWINE, M.P. 1991. (Eds). Multispecies models relevant to management of living resources (ICES Marine Science Symposia). J. Mar. Sci., Internat. Counc. Explor. Sea, Copenhagen, vol. 193, 358 pp.
- DEGNBOL, P. y MUNCH-PETERSEN. 1985. On the relation between diurnal migration and feeding of blue whiting in the Skagerrak. Int. Com. Explor. Sea, Copenhage, Pelagic Fish, Comm. Doc. C. M. 1985/H: 46, 21 pp. (Mimeo).
- DEL RIO, M. E. y PALACIOS, M. F. 1983. Alimentación en juveniles de merluza (Merlucciidae, *Merluccius hubbsi*). Seminario Licenciatura Cienc. Biol., FCEN Univ. Buenos Aires e INIDEP, Mar del Plata, MS.
- DIANA, J. S. 1979. The feeding pattern of a top carnivore, the northern pike (*Esox lucius*). Can. J. Zool., Ottawa, 57:2121-2127.
- DIANA, J. S. y MAC KAY, W. C. 1979. Timing and magnitude of energy deposition and loss in the body, liver, and gonads of northern pike (*Esox lucius*). J. Fish. Res. Bd. Canada, Ottawa, 36(5): 481-487.

- DIAZ, A. O. 1987. Estudios histológicos e histoquímicos en peces de la costa bonaerense. Tesis doctoral, Facultad Cienc. Vet., Univ. Nac. La Plata, MS.
- DICKIE, L. M. 1976. Predation, yield, and ecological efficiency in aquatic food chains. J. Fish. Res. Bd. Canada, Ottawa, 33(2): 313-316.
- DICKIE, L. M. 1979. Perspectives on fisheries biology in implications for management. J. Fish. Res. Bd. Canada, Ottawa, 36: 838-844.
- DRAPER, N.R. y SMITH, H. 1981. Applied regression analysis (Cap. 3: The examination of residuals). J. Wiley & Sons, New York, 709 pp.
- DURBIN, E. A. y DURBIN, A. G. 1980. Some factors affecting gastric evacuation in fishes. Int. Counc. Explor. Sea, Charlottenlund, Doc. C.M./L: 59: 16 pp.
- DURBIN, E. G., DURBIN, A. G., LANGTON, R. W. y BOWMAN, R. E. 1983. Stomach contents of silver hake, *Merluccius bilinearis*, and Atlantic cod, *Gadus morhua*, and estimations of their daily rations. Fish. Bull., NOAA, Seattle, Wa., 81(3): 437-457.
- DWYER, D. A., BAILEY, K. M. y LIVINGSTON, P. A. 1987. Feeding habits and daily ration of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in the Eastern Bering Sea, with special reference to cannibalism. Can. J. Fish. Aquat. Sci., Ottawa, 44(11): 1972-1984.
- EDWARDS, D. J. 1971. Effect of temperature on rate of passage of food through the alimentary canal of the plaice *Pleuronectes platessa* L. J. Fish Biol., London, 3(4): 433-439.
- EDWARDS, R. L. y BOWMAN, R. E. 1979. Food consumed by continental shelf fishes. En: Predator-prey systems in fisheries management. Sport Fishing Inst., USA, pp. 387-406.
- EGGERS, D. M. 1977. Factors in interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs. J. Fish. Res. Bd. Canada, Ottawa, 34: 290-294.
- EHRICH, S. 1980. Biologische Untersuchungen über die Grundfischbestände von Argentinien. Mitt. Inst. Seefisch., Bundesforsch. f. Fisch., Hamburg, Nr. 30, 59 pp.
- EHRlich, M. D. y CIECHOMSKI, J. D. de. 1991. Reseña sobre la distribución de huevos y larvas de merluza (*Merluccius hubbsi*) basada en veinte años de investigaciones. 7° Simp. Científ. Com. Téc. Mixt. Fr. Mar., Montevideo, (en prensa).
- ELIASSEN, J. E. y VAHL, O. 1982. Seasonal variations in biochemical composition and energy content of liver, gonad and muscle of mature and immature cod, *Gadus morhua* (L.) from Balsfjord, northern Norway. J. Fish Biol., London, 20(6): 707-716.
- ELLIOTT, J. M. 1972. Rates of gastric evacuation in brown trout, *Salmo trutta* L. Freshwat. Biol., Oxford, 2: 1-18.
- ELLIOTT, J. M. y PERSSON, L. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. J. Anim. Ecol., Cambridge, 47: 977-991.
- ESTABLIER, R. y GUTIERREZ, M. 1978. Actividad proteolítica del estómago, intestino y ciegos pilóricos del boquerón (*Engraulis encrasicolus* L.). Inf. Téc. Inst. Invest. Pesq., Barcelona, N° 60, 11 pp.
- FÄNGE, R. y GROVE, D. 1979. Digestion. En: Fish Physiology, (Eds W. S. Hoar, D. J. Randall y J. R. Brett). Academic Press, New York, etc., (Bioenergetics and Growth) Vol. 8, Cap. 4: 161-260.
- FLETCHER, D. J., GROVE, D. J., BASIMI, R. A. y GHADAFF, A. 1984. Emptying rates of single and double meals of different food quality from the stomach of the dab,

- Limanda limanda* (L.). J. Fish Biol., London, 25(4): 435-444.
- FLOWERDEW, M. W. y GROVE, D. J. 1979. Some observations of the effects of body weight, temperature, meal size and quality on gastric emptying time in the turbot, *Scophthalmus maximus* (L.) using radiography. J. Fish Biol., London, 14(3): 229-238.
- FRANCIS, R. C. 1983. Population and trophic dynamics of Pacific hake (*Merluccius productus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., Ottawa, 40(11): 1925-1943.
- FROM, J. y RASMUSSEN, G. 1984. A growth model, gastric evacuation, and body composition in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, 1836. Dana, Charlottenlund, 3: 61-139.
- GAGGIOTI, O. E. y RENZI, M. A. 1990. El crecimiento alométrico en la merluza común (*Merluccius hubbsi*) y elección de un modelo de crecimiento apropiado. Frente Marítimo. Pub. Com. Téc. Mix. Fr. Mar., Montevideo, 6, Secc. A: 7-24.
- GARBER, K. J. 1983. Effect of fish size, meal size and dietary moisture on gastric evacuation of pelleted diets by yellow perch, *Perca flavescens*. Aquaculture, Amsterdam, 34: 41-49.
- GISLASON, H. y HELGASON, Th. 1985. Species interaction in assessment of fish stocks with special application to the North Sea. Dana, Charlottenlund, 5: 1-44.
- GIUSSI, A. 1988. Aspectos de la estructura poblacional de la merluza (*Merluccius hubbsi*). Análisis de las distribuciones estacionales y estimación de la biomasa por grupos de edad. Seminario Licenciatura FCEN, Univ. Nac. Mar del Plata e INIDEP, MS (38 pp.).
- GIUSSI, A., VILLARINO, M. F. y DATO, C. A. 1990. Distribución geográfica por grupos de edad y estimación de los parámetros de crecimiento de la merluza (*Merluccius hubbsi*) a partir de campañas de investigación realizadas durante 1983 en el Mar Argentino entre los 35°-47° LS. Publ. Com. Téc. Mix. Fr. Mar., Montevideo (en prensa).
- GLANTZ, M. H. y DANA THOMPSON, J. (Eds) 1981. Resource management and environmental uncertainty. Lessons from coastal upwelling fisheries. J. Wiley a. Sons (Interscience Publ.), New York, etc., 491 pp.
- GRUNWALDT, P. 1986. Contribución al conocimiento de la fecundidad y el carácter del desove de la merluza (*Merluccius hubbsi*). Publ. Com. Téc. Mix. Fr. Mar., Montevideo, 1(1): 66-74.
- GULLAND, J. A. 1965. Manual of method for fish stock assessment. Part I. Fish population analysis. FAO, Rome, Fish. Tech. Pap., Nr 40, 68 pp.
- GULLAND, J. A. 1977. The analysis of data and development of models. En: Fish Population Dynamics. (Ed. J. A. Gulland ). John Wiley and Sons, London, etc., Cap.4: 67-95.
- GULLAND, J. A. 1987. The effect of fishing in the community structure. S. Afr. J. mar. Sci. (The Benguela and Comparable Ecosystems). Cape Town, 5: 839-849.
- GULLAND, J. A. 1989. Fish populations and their management. J. Fish Biol., London, 35 (Supl. A): 1-9.
- GULLAND, J. A. y GARCIA, S. 1984. Observed patterns in multispecies fisheries. En: Exploitation of marine communities (Ed. R.M. May). Springer-Verlag, Berlin, etc., pp.155-190.
- GWYTHER, D. y GROVE, D. J. 1981. Gastric emptying in *Limanda limanda* (L.) and the return to appetite. J. Fish Biol., London, 18(3): 245-249.

- HALL, S. J. 1987. Maximum daily ration and the pattern of food consumption in haddock, *Melanogrammus aeglefinus* (L.), and dab, *Limanda limanda* (L.). *J. Fish Biol.*, London, 31(4): 479-491.
- HANSEN, J. E. 1990. Rendimiento potencial de la especie anchoíta. Inf. interno INIDEP, Mar del Plata, 3 pp.
- HANSEN, J. E., GRU, D. L. y PERROTTA, R. G. 1986. Resultados de una campaña de investigación sobre la anchoíta (*Engraulis anchoita*) del sector bonaerense en el otoño de 1983. Distribución, abundancia y algunos aspectos biológico-pesqueros. *Rev. Invest. Des. Pesq.*, INIDEP, Mar del Plata, N° 5: 49-68.
- HARDER, W. 1960. Zur Anatomie des Darmtraktes einiger Gadiformes und Macruriformes (Osteichthys, Pisces). *Kurze Mitt. Inst. Fisch. Biol. Univ. Hamburg*, N° 10: 1-41.
- HARDER, W. 1975. *Anatomy of Fishes. (The digestive tract)*. Schweizerbart Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, pp. 128-164.
- HERTING, G. H. y WITT, A. 1968. Rate of digestion in the bowfin. *Progr. Fish-Cult., Fish and Wildlife Serv., Washington, D.C.*, 30(1): 26-28.
- HILBORN, R. y WALTERS, C. J. 1992. *Quantitative fisheries stock assessment. Choice, dynamics and uncertainty*. Chapman & Hall, New York y London, 570 pp.
- HOBSON, M. S. y LENARZ, W. H. 1977. Report of a colloquium on the multispecies fisheries problem, June 1976. *Mar. Fish. Rev.*, NOAA, Seattle, Wa., 39(9): 8-13.
- HYSLOP, E. J. 1980. Stomach content analysis - a review of methods and their application. *J. Fish Biol.*, London, 17(4): 411-429.
- INTERNATIONAL COUNCIL FOR THE EXPLORATION OF THE SEA. 1990. Report from a special meeting of the multispecies assessment working group (Bergen, 23-27 April 1990). Copenhagen, C. M. Assess., N° 28, 16 pp.
- IRUSTA, C. G. 1990. Relaciones espacio-temporales entre la merluza común (*Merluccius hubbsi*) y otras especies de su fauna acompañante. Seminario Licenciatura Cienc. Biol., FCEN, Univ. Nac. Mar del Plata e INIDEP, Mar del Plata, MS (38 pp., 20 Tablas y 45 Figs.).
- JANGAARD, P. M., BROCKERHOFF, R. D., BURGHER, R. D. y HOYLE, R. J. 1967. Seasonal changes in general condition and lipid content of cod from inshore waters. *J. Fish. Res. Bd. Canada, Ottawa*, 24(3): 607-612.
- JARRE, A. 1990. Estimating the food consumption of fishes: one step in linking a species with its ecosystem. *NAGA, the ICLARM Quarterly, Manila*, 13(2): 3-4.
- JENSEN, A. J. 1979. Energy content analysis from weight and liver index measurements of immature pollock (*Pollachius virens*). *J. Fish. Res. Bd. Canada, Ottawa*, 36(1): 1207-1213.
- JOBLING, M. 1980. Gastric evacuation in plaice, *Pleuronectes platessa* L.: effects of dietary energy level and food composition. *J. Fish Biol.*, London, 17(2): 187-196.
- JOBLING, M. 1981. Mathematical models of gastric emptying and the estimation of daily rates of food consumption of fish. *J. Fish Biol.*, London, 19(3): 245-257.
- JOBLING, M. 1986. Mythical models of gastric emptying and implications for food consumption studies. En: *Contemporary studies on fish feeding of GUTSHOP '84*. (Eds Ch. A. Simenstad y G. M. Cailliet), Asilomar Conf. Center, Pacific Grove, Calif., USA, pp. 35-57.

- JOBLING, M. 1987. Influence of food particle size and dietary energy content on patterns of gastric evacuation in fish: test of a physiological model of gastric emptying. *J. Fish Biol.*, London, 30(3): 299-314.
- JOBLING, M., GWYTHYER, D. y GROVE, D. J. 1977. Some effects of temperature, meal size and body weight on gastric evacuation time in the dab *Limanda limanda* (L.). *J. Fish Biol.*, London, 10(3): 291-298.
- JOBLING, M. y SPENCER DAVIES, P. 1979. Gastric evacuation in plaice, *Pleuronectes platessa* L.: effects of temperature and meal size. *J. Fish Biol.*, London, 14(6): 539-546.
- JONES, R. 1974a. The rate of elimination of food from the stomachs of haddock *Melanogrammus aeglefinus*, cod *Gadus morhua* and whiting *Merlangius merlangus*. *J. Cons. int. Explor. Mer*, Copenhagen, 35(3): 225-243.
- JONES, R. 1974b. Assessing the long term effects in fishing effort and mesh size from length composition data. *Int. Com. Explor. Sea (C. M. F.)*, Copenhagen, N° 33, 13 pp.
- JONES, R. 1976. Growth of fishes. En: *The Ecology of the Seas* (Eds D. H. Cushing y J. J. Walsh). W. B. Saunders Comp., Philadelphia a. Toronto, Cap. 11: 251-279.
- JONES, R. 1978. Estimates of food consumption of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) and cod (*Gadus morhua*). *J. Cons. Int. Explor. Mer*, Copenhagen, 38(1): 18-27.
- JONES, R. 1981. The use of length composition data in fish stock assessments (with notes on VPA and cohort analysis). *FAO Fish. Circular*, Rome, N° 734, 59 pp.
- JONES, R. 1982. Ecosystems, food chains and fish yields. En: *Theory and management of tropical fisheries* (Eds D. Pauly y G. I. Murphy), ICLARM Conf. Procc., Manila, N° 9: 195-236.
- JONES, R. 1984. Some observations on energy transfer through the North Sea and Georges Bank food webs. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, Copenhagen, 183: 204-217.
- JONES, R. 1990. Length-cohort analysis: the importance of choosing the correct growth parameters. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, Copenhagen, 46(2): 133-139.
- JONES, R. y HENDERSON, E. W. 1987. The dynamics of energy transfer in marine food chains. *S. Afr. J. mar. Sci. (The Benguela and Comparable Ecosystems)*. Cape Town, 5: 447-465.
- JONES, R. y HISLOP, J. R. G. 1972. Investigations into the growth of haddock, *Melanogrammus aeglefinus* (L) and whiting, *Merlangius merlangus* in aquaria. *J. Cons. int. Explor. Mer*, Copenhagen, 34(2): 174-189.
- JONES, R. y HISLOP, J. R. G. 1978. Further observations on the relation between food intake and growth of gadoids in captivity. *J. Cons. int. Explor. Mer*, Copenhagen, 38(2): 244-251.
- JONES, R. y JOHNSTON, C. 1977. Growth, reproduction and mortality in gadoid fish species. En: *Fisheries mathematics*. (Ed. J. H. Steele). Academic Press, London, etc., Cap. 3:37-62.
- KAPOOR, B. G., SMITH, H. y VERIGHINA, I. A. 1975. The alimentary canal and digestion in Teleosts. En: *Advances Mar. Biol.*, London, 13: 100-239.
- KERR, S. R. 1982. Estimating the energy budgets of actively predatory fishes. *Can. J. Aquat. Sci.*, Ottawa, 39(3): 371-379.
- KITCHELL, J. F., STEWART, D. J. y WEININGER, D. 1977. Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *J. Fish. Res. Bd.. Canada*, Ottawa, 34(10): 1922-1935.

- KITCHELL, J. F. et al. 1981. Report of the expert consultation of the management of lakes by food-chain manipulation. FAO, 9-13 March 1981, Rome, 75 pp.
- KONCHINA, Yu. V. 1989. Feeding of South African hake, *Merluccius capensis*. J. Ichthyol., Wiley Scripta Technica, New York, 29(5): 62-70.
- KONDO, K. 1980. The recovery of the Japanese sardine - the biological basis of the stock-size fluctuations. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, Copenhagen, 177: 332-354.
- LAEVASTU, T. 1990. Fish ecosystem biomass assessment programme. Nat. Mar. Fish. Serv., Alaska Fish. Sci. Cen., Seattle, Wa., Progr. Doc. Nr. 32, 27 pp.
- LAEVASTU, T. y FAVORITE, F. 1988. Fishing and stock fluctuation. Publ. Fishing News Books, Farnham, Surrey, England, 239 pp.
- LAEVASTU, T. y HAYES, M. L. 1981. Fisheries Oceanography and Ecology. Fishing News Books, Ltd., Farnham, Surrey, England, 199 pp.
- LAEVASTU, T. y LARKINS, H. A. 1981. Marine Fisheries Ecosystems. Its quantitative evaluation and management. Publ. Fishing News Books, Farnham, Surrey, England, 162 pp.
- LAEVASTU, T., FAVORITE, F. y LARKINS, H. A. 1982. Resource assessment and evaluation of the dynamics of the fisheries resources in the Northern Pacific with numerical ecosystem models. En: Multispecies approaches to fisheries management advice. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. (Ed. M. C. Mercer), Ottawa, 59: 70-81.
- LAGLER, K. F., BARDACH, J. E. y MILLER, R. R. 1962. Ichthyology. The study of fishes. J. Wiley a. Sons, New York, 545 pp.
- LAMBERT, T. C. 1985. Gastric emptying time and assimilation efficiency in Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*). Can. J. Zool., Ottawa, 63: 817-820.
- LARKIN, P. A. y GAZEY, W. 1982. Applications of ecological simulation models to management of tropical multispecies fisheries. En: Theory and management of tropical fisheries (Eds D. Pauly y G. I. Murphy). ICLARM Conf. Procc., Manila, Nr. 9: 123-140.
- LIMA, I. D. y CASTELLO, J. P. 1990. Distribución y abundancia de la anchoíta (*Engraulis anchoita*) en el extremo sur de Brasil. Resum. Trab. investig. 7° Simposio Com. Téc. Mix. Fr. Mar., Montevideo, N° 26.
- LIVINGSTON, P. A. 1989. International trends in Pacific cod *Gadus macrocephalus*, predation on three commercially important crab species in the Eastern Bering Sea. Fish. Bull., NOAA, Seattle, Wa., 87(4): 807-827.
- LIVINGSTON, P. A. y BAILEY, K. M. 1985. Trophic role of the Pacific whiting, *Merluccius productus*. Mar. Fish. Rev., NOAA, Seattle, Wa., 47(2): 16-22.
- LLEONART, J., SALAT, J. y MACPHERSON, E. 1985. CVPA, an expanded VPA with cannibalism. Application to a hake population. Fish. Res., Amsterdam, 3: 61-79.
- LOUGE, E. B. y CHRISTIANSEN, H. E. 1990. Estructura reproductiva de la merluza *Merluccius hubbsi* Marini 1933, durante su concentración estival de 1988. INIDEP, Mar del Plata, MS.
- LOVE, R. M. 1970. The chemical biology of fishes. Academic Press, London a. New York, 547 pp.
- MACDONALD, J. S., WAIWOOD, K. G. y GREEN, R. H. 1982. Rates of digestion of different prey in Atlantic cod (*Gadus morhua*), ocean pout (*Macrozoarces americanus*), win-

- ter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) and American plaice (*Hippoglossoides platessoides*). Can. J. Fish. Aq. Sci., Ottawa, 39(5): 651-659.
- MACKINNON, J. C. 1972. Summer storage of energy and its use for winter metabolism and gonad maturation in American plaice (*Hippoglossoides platessoides*). J. Fish. Res. Bd. Canada, Ottawa, 29: 1749-1759.
- MACPHERSON, E. 1980. Algunos comentarios sobre canibalismo en *Merluccius capensis* de la subárea 1. Collect. Sci. Pap. Int. Comm. S. E. Atlantic Fish., Madrid, 7: 217-222.
- MACPHERSON, E. 1985. Daily ration and feeding periodicity of some fishes off the coast of Namibia. Mar. Ecol.(Progr. Ser.), Berlin, 26: 253-260.
- MADIROLAS, A. O. 1991. Resultados preliminares de la aplicación de métodos hidroacústicos para la estimación de distribución y abundancia de merluza común (*Merluccius hubbsi*). Frente Marítimo, Publ. Com. Téc. Mix., Montevideo, 8 (Secc. A): 29-36.
- MAGNUSON, J. J. 1969. Digestion and food consumption by skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*). Trans. Amer. Fish. Soc., Washington, D. C., 98(3): 379-392.
- MAGNUSSON, K. G. y PALSSON, O. K. 1989. Trophic ecological relationships of Icelandic cod. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, Copenhagen, 188: 206-224
- MAJKOWSKI, J. y WAIWOOD, K. G. 1981. A procedure for evaluating the food biomass consumed by a fish population. Can. J. Fish. Aquat. Sci., Ottawa, 38(10): 1199-1208.
- MALARET, A. E. (Ed.). 1986. Impacto económico y ecológico de las capturas alrededor de las Malvinas después de 1982. Contrib. INIDEP, Mar del Plata, N° 513, Cap. 2: 41-63.
- MARQUARDT, D. W. 1963. An algorithm for least-squares estimation of non-linear parameters. J. Soc. Indust. Appl. Math., USA, 11(2): 431-441.
- MARTINEZ, P. A. 1990. Estudio de la edad y el crecimiento de la merluza común (*Merluccius hubbsi*) durante el período 1971-1973. Análisis de las capturas, esfuerzos y abundancias relativas de la merluza común (*M. hubbsi*) durante el período 1971-1973. Seminario Licenciatura Cienc. Biol., FCEN, Univ. Nac. Mar del Plata e INIDEP, Mar del Plata, MS (17 pp., 17 Tablas y 7 Figs.).
- MAY, R. M. (Ed.). 1984. Exploitation of marine communities. Dahlem Konferenzen. Springer Verlag. Berlin, etc. Life Sciences Research Report., 32, 366 pp.
- McFARLANE, G. A. y BEAMISH, A. 1985. Biology and fishery of Pacific whiting, *Merluccius productus*, in the strait of Georgia. Mar. Fish. Rev., NOAA, Seattle, Wa., 47(2): 23- 24.
- MEDVED, R. J. 1985. Gastric evacuation in the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*. J. Fish Biol., London, 26(3): 239-253.
- MEHL, S. 1986. Stomach contents of north-east arctic cod and possible changes in the diet the last years. Int. Counc. Explor. Sea, Copenhagen, Demersal Fish. Commit., C. M. 1986/G: 29, 24 pp.
- MERCER, M. C. (Ed.). 1982. Multispecies approaches to fisheries management advice. Canadian Spec. Publ. Fish. a. Aquat. Sci., Ottawa, Nr. 59, 169 pp.
- MESSTORFF, J. 1989. Veränderungen von Biomasse, Produktion und Artenzusammensetzungen der Fischbestände im Nordwestatlantik während der letzten 30 Jahre und ihre möglichen Ursachen. Inf. Fischw., Hamburg, 36(4): 155-156.

- MILLS, E. L. y FOURNIER, R. O. 1979. Fish production and the marine ecosystems of the Scotian shelf, Eastern of Canada. *Mar. Biol.*, Berlin, 54: 101-108.
- MINET, J. P. y PERODOU, J. B. 1978. Predation of cod, *Gadus morhua*, on capelin *Mallotus villosus* off Eastern Newfoundland and in the Gulf of St. Lawrence. *Res. Bull. ICNAF*, Dartmouth, Canada, 13: 11-20.
- MITO, K. 1990. Estimation of consumption by cannibalism of pollock in the Eastern Bering Sea under assumption of multistocks. *Bull. int. N. Pacific Fish. Comm.*, Vancouver, Canada, Nr. 50: 179-205.
- MOLNAR, Gy., TAMASSY, E. y TOLG, I. 1967. The gastric digestion of living predatory fish. En: *The biological basis of freshwater fish production* (Ed. S. D. Gerking). Blackwell Sci. Publs., Oxford a. Edinburg, pp. 135-149.
- MORENO, V. J., AIZPUN de MORENO, J. E. y ROLDAN, M. I. 1990. Variación en la composición bioquímica del calamar *Illex argentinus* en relación a la talla, sexo y madurez sexual. INIDEP, Mar del Plata, MS.
- MOUNEIMNE, N. 1981. Remarques sur la relation longueur/poids et le facteur de condition chez les poissons. *Cybiurn*, Paris, 3e Sér., 5(4): 77-85.
- NAGA (The ICLARM Quarterly). 1990. Trophic models of marine ecosystem: construction and comparison. *Manila*, 13(2): 10.
- ODEMAR, M. W. y SILVOSA, J. M. 1971a. Abundancia, distribución y biología de la merluza del sector bonaerense en primavera (Campaña "Merluza 70-III" 30 de septiembre-14 de octubre 1970). *Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq.*, Mar del Plata, N° 31, 27 pp.
- ODEMAR, M. W. y SILVOSA, J. M. 1971b. Distribución, abundancia y biología de la merluza y otras especies demersales en el sector bonaerense y patagónico durante el verano. *Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq.*, Mar del Plata, N° 35, 52 pp.
- OLIVIERI, C. y CHRISTIANSEN, H. E. 1987. Consideraciones preliminares sobre la frecuencia reproductiva de la merluza común (*Merluccius hubbsi*). *Publ. Com. Téc. Mix. Fr. Mar.*, Montevideo, 3: 67-71.
- OLSON, R. J. y MULLEN, A. J. 1986. Recent developments for making gastric evacuation and daily ration determinations. En: *Contemporary studies on fish feeding of GUTSHOP '84*. (Eds Ch. A. Simenstad y G. M. Cailliet), Asilomar Conf. Center, Pacific Grove, Calif., USA, pp. 183-191.
- OSTLE, B. 1979. *Estadística aplicada*. Editorial Limusa, México, D. F., 629 pp.
- OTERO, H. 1977. Edad y crecimiento de la merluza (*Merluccius merluccius hubbsi*). *Physis*, Buenos Aires, 36, Secc. A (92): 41-58.
- OTERO, H. 1986. Determinación del ciclo migratorio de la merluza común (*Merluccius hubbsi*) mediante el análisis de índices de densidad poblacional y concentración del esfuerzo de pesca. *Publ. Com. Téc. Mix. Fr. Mar.*, Montevideo, 1(1): 75-92.
- OTERO, H. O. y HERNANDEZ, D. R. 1981. Diseño de un muestreo estratificado para el monitoreo del stock de merluza común (*Merluccius hubbsi*). *Contrib. INIDEP*, Mar del Plata, N° 361, 18 pp.
- OTERO, H. O. y KAWAI, T. 1981. The stock assessment on common hake (*Merluccius hubbsi*) in the Southwest Atlantic. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, Tokyo, Nr. 104: 35-53.
- OTERO, H. y VERAZAY, G. A. 1988. El estado actual del recurso merluza común (*Merluccius hubbsi*) y pautas para su manejo pesquero. *Publ. Com. Téc. Mix. Fr. Mar.*, Montevideo, 4: 7-24.
- OTERO, H. O., BEZZI, S. I., RENZI, M. A. y VERAZAY, G. A. 1982. Atlas de los recursos pesqueros demersales del Mar Argentino. *Contr. INIDEP*, Mar del Plata, N° 423, 248 pp.

- OTERO, H. O., BEZZI, S. I., VERAZAY, G. A., PEREZ COMAS, J. A., PERROTTA, R. G., SIMONAZZI, M. A. y RENZI, M. A. 1983. Distribución, áreas de concentración, biomasa y rendimiento potencial de diferentes especies comerciales del Mar Argentino. Contrib. INIDEP, Mar del Plata, N° 433: 39-87.
- OUTRAM, D. N. y HAEGELE, C. 1972. Food of Pacific hake (*Merluccius productus*) on offshore bank southwest of Vancouver Island, British Columbia. J. Fish. Res. Bd., Canada, Ottawa, 29(12): 1792-1795.
- PALACIOS PATRON, R. 1990. Estudio del nivel de predación que soporta la sardina peruana (*Sardinops sagax sagax*) en la región norte del Perú. Resúm. Trab. investig. 7° Simposio Com. Téc. Mix. Fr. Mar., Montevideo, N° 54.
- PALOMARES, M. L. y PAULY, D. 1989. A multiple regression model for predicting the food consumption of marine fish populations. Aust. J. Mar. Freshwater Res., Melbourne, 40(3): 259-273.
- PARRISH, J. D. 1975. Marine trophic interactions by dynamic simulation of fish species. Fish. Bull., NOAA, Seattle, Wa., 73(4): 695-716.
- PATASHNIK, M., BARNETT, H. J. y NELSON, R. W. 1970. Proximate chemical composition of Pacific hake. En: Pacific hake, U. S. Fish a. Wildlife Serv., Washington, D. C., Cir. Nr.332: 121-125.
- PAUL, A. J., PAUL, J. M. y SMITH, R. L. 1990a. Consumption, growth and evacuation in the Pacific cod, *Gadus macrocephalus*. J. Fish Biol., London, 37: 117-124.
- PAUL, A. J., PAUL, J. M. y SMITH, R. L. 1990b. Energy ingestion and conversion rate in pollock (*Theragra chalcogramma*) fed different prey types. J. Cons. int. Explor. Mer, Copenhagen, 46(3): 232-234.
- PAULY, D. 1981. The relationship between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of the von Bertalanffy's theory of growth. Meeresforsch., Hamburg u. Berlin, 28(4): 251-282.
- PAULY, D. 1983. Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks. FAO Fish. Tech. Pap., Rome, N° 234, 52 pp.
- PAULY, D. 1986. A simple method for estimating the food consumption of fish populations from growth data and food conversion experiments. Fish. Bull., NOAA, Seattle, Wa., 84(4): 827-840.
- PAULY, D. 1989. Food consumption by tropical and temperate fish populations: some generalizations. J. Fish Biol., London, 35 (Suppl. A): 11-20.
- PAULY, D. y TSUKAYAMA, I.(Eds). 1987. The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of changes. ICLARM studies a. Reviews (Colab. IMRPE, Perú, GTZ, Rep. Fed. Alemania, ICLARM, Filipinas), Manila, N° 15, pp. 208-293.
- PAULY, D., CHRISTENSEN, V. y SAMBILAY, V. Jr. 1990. Some features of fish food consumption estimates used by ecosystem modelers. ICES, Copenhagen, C. M. 1990/G:17, Sers. O, 9 pp.
- PAYNE, A. I. L., ROSE, B. y LESLIE, R. W. 1987. Feeding of hake and a first attempt at determining their trophic role in the South African west coast marine environment. S. Afr. J. mar. Sci. (The Benguela and Comparable Ecosystems), Cape Town, 5: 471-501.
- PENNINGTON, M. 1985. Estimating the average food consumption by fish in the field from stomach contents data. Dana, Charlottelund, 5: 81-86.
- PEREZ COMAS, J. A. 1982. Determinación de la edad y crecimiento en la merluza común.

- Construcción de tablas largo-edad. Inf. interno, Proyecto pesca demersal, INIDEP, Mar del Plata, MS
- PEREZ COMAS, J. A. 1985. Informe sobre los primeros resultados de las investigaciones sobre la merluza común en el Golfo San Jorge. Inf. Téc. N° 16, 6 Junio 1985, INIDEP, Mar del Plata, MS.
- PEREZ COMAS, J. A. 1989. Linear discrimination of hake (*Merluccius hubbsi*) groups from the South-west Atlantic Ocean. Univ. of Wa., Seattle, Wa., Center for Quantitative Sciences, MS.
- PEREZ COMAS, J. A. 1990. Biology and distribution of the Argentine hake (*Merluccius hubbsi*): considerations on its stock structure, migrations and dynamics of its nursery ground at San Jorge Gulf (Argentina). Tesis para la obtención del Título de "Master of Science", Univ. Washington, School of Fisheries, Seattle, Wa., MS 179 pp.
- PEREZ COMAS, J. A., PERROTTA, R. G. y CAÑETE, G. R. 1986. Análisis de los descartes de merluza (*Merluccius hubbsi* Marini, 1933) de la flota pesquera desde julio 1979 a septiembre de 1980. Inv. Pesq., Barcelona, 50(4): 531- 551.
- PERROTTA, R. G. y SANCHEZ, F. 1990. Nuevamente sobre la diferenciación de las poblaciones de merluza (*Merluccius hubbsi*). Resúm. Trab. Invest. Com. Téc. Mix. Fr. mar., Montevideo, N° 17.
- PERSSON, L. 1984. Food evacuation and models for multiple meals in fishes. Environ. Biol. Fish., The Hague, 10: 305-309.
- PERSSON, L. 1986. Patterns of food estimation in fishes: a critical review. En: Contemporary studies on fish feeding of GUTSHOP '84. (Eds Ch. A. Simenstad y G. M. Cailliet), Asilomar Conf. Center, Pacific Grove, Calif., pp. 51-58.
- PODESTA, G. P. 1987. The fishery for Argentine hake, (*Merluccius hubbsi*) and oceanic processes in the Southwestern Atlantic Ocean. Tesis Doctoral, Univ. of Miami, Florida, USA, MS, 327 pp.
- PODESTA, G. P. 1989. Migratory pattern of Argentine hake *Merluccius hubbsi* and oceanic processes in the Southwestern Atlantic Ocean. Fish. Bull., NOAA, Seattle, Wa., 88: 167-177.
- POPE, J. G. 1972. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Res. Bull., Dartmouth, Canada, Nr. 9: 65-74.
- PRENSKI, L. B. 1980a. The food and feeding behaviour of *Merluccius capensis* in Division 1.5 (with some observations on Division 1.4). Colln Scient. Pap. int. Comm. SE Atl. Fish. (ICSEAF), Madrid, 7(2): 283-296.
- PRENSKI, L. B. 1980b. Problems associated with hake stock assessment. Colln Scient. Pap. int. Comm. SE Atl. Fish. (ICSEAF) p. II, Madrid, pp. 297-309.
- PRENSKI, L. B. 1984. Research on Cape hake, *Merluccius capensis* Castelnau, 1861 off Namibia shelf. 1. Age, growth, age and recruitment and total mortality. Acta Ichthyologica et Piscatoria, Szczecin, Poland, 14(1-2): 3-24.
- PRENSKI, L. B. 1986. Studies on hake, *Merluccius capensis* Castelnau, 1861, from off Namibia. 2. Studies on food and feeding. Acta Ichthyologica et Piscatoria, Szczecin, Poland, 16(2): 3-21.
- PRENSKI, L. B. y BEZZI, S. I. 1991. Interdependencia de la estructura de talla de la merluza (*Merluccius hubbsi*) y los factores abióticos y bióticos. Estimación cuantitativa del canibalismo en la zona común de pesca argentino-uruguaya. Frente Marítimo, Com.

- Téc. Mix. Fr. Mar., Montevideo , 8(Secc. A): 7-28.
- PRENSKI, L. B., RETA, R., MARI, R. N. y LOGIOIA, A. 1991. How to identify a fishery ecological impact. A methodology approach applied to a fishery exploratory cruise. Contrib. INIDEP, Mar del Plata, N° 732 (MS).
- REY, M. y GRUNWALDT, P. 1986. Evaluación de la merluza (*Merluccius hubbsi*) en la zona común de pesca argentino-uruguaya, verano 1982. Publ. Com. Téc. Mix. Fr. Mar., Montevideo, 1(1): 121-134.
- RICKER, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Bd. Canada, Ottawa, Nr. 191,382 pp.
- RICKER, W. E. 1979. Growth rates and models. En: Fish Physiology (Eds W. S. Hoar, D. J. Randall y J. R. Brett). Academic Press, New York, etc., Vol.8 (Cap. 11): 678-743.
- ROEL, B. A. y MACPHERSON, E. 1988. Feeding of *Merluccius capensis* and *M. paradoxus* off Namibia. S. Afr. J. mar Sci., Cape Town, 6: 227-243.
- ROJO, A. L. y CAPEZZANI, D. A. 1971. Características morfométricas y merísticas de la merluza argentina (*Merluccius merluccius hubbsi*). Invest. Pesq., Barcelona, 35(2): 589-637.
- ROJO, A. L. y SILVOSA, J. M. 1969a. Investigaciones sobre la merluza (*Merluccius merluccius hubbsi*) del sector bonaerense (Campaña "Merluza 68-I, 20 nov.- 5 dic. 1968). Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata, N° 17, 42 pp.
- ROJO, A. L. y SILVOSA, J. M. 1969b. Stock invernal de la merluza (*Merluccius merluccius hubbsi*) del talud del sector bonaerense. Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata, N° 20, 42 pp.
- ROJO, A. L. y SILVOSA, J. M. 1970. La merluza de los Golfos San Matías, Nuevo y de la Plataforma adyacente (Campaña "Merluza 70-I", 28 enero-10 febrero 1970). Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata, N° 23, 34 pp.
- ROLDAN, M. I. 1989. Estudios genético-enzimáticos preliminares en *Merluccius hubbsi*: fosfoglucomutasa (PGM), alfa- glicerofosfato dehidrogenasa (alfa-GPDH) y esterasa 1. Resúm. Jornadas Nac. Cienc. Mar, CONICET/CNP, Puerto Madryn, Argentina (17-23 set. 1989), pp. 55-56.
- RUGGERONE, G. T. 1989. Gastric evacuation rate and daily ration of piscivorous coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* Walbaum. J. Fish Biol., London, 34(3): 451-463.
- SAETERSDAL, G. 1989. Fish resources and fishery management: a review of nearly a century of experience in the Northeast Atlantic and some recent global perspectives. J. Cons. int. Explor. Mer, Copenhagen, 46: 5-15.
- SANCHEZ, R. P. y CIECHOMSKI, J. D. de y ACHA, E. M. 1986. Estudios sobre la reproducción y fecundidad de la polaca (*Micromesistius australis* Norman, 1937) en el Mar Argentino. Rev. Invest. Des. Pesq., INIDEP, Mar del Plata, 6: 21-43.
- SCHEVCHENKO, V. V. 1972. Dynamics of the content of dry fat-free residue and of lipid content in the body and organs of the North Sea haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in the course of growth and gonadal maturation. J. Ichthyol. USSR, Moscow, 12: 830-837.
- SCOLARO, J. A., SUBURO, A. M., ZARO, C. H. y OTAÑO, S. H. 1989. Hábito alimentario del pingüino de Magallanes en Punta Lobería, Chubut. Resum. Jornadas Nac. Cienc. Mar., 17-23 setiembre de 1989, CONICET/CNP, Puerto Madryn, Argentina, p. 60.
- SEVEROV, D. N. 1990. Particularidades de las condiciones oceanológicas del Atlántico

- Sudoccidental sobre la base de características temporales medias procedentes de una serie de años. Frente Marítimo, Com. Téc. Mix. Fr. Mar., Montevideo, 6: 109-119.
- SHARP, G. D. y CSIRKE, J. (Eds) 1983. Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, San José, Costa Rica, 18-29 April 1983. FAO Fish. Res., Rome, N° 291, Vol. 2, 553 pp.
- SHERMAN, K. 1990. Productivity, perturbations, and options for biomass yields in large marine ecosystems. En: Large marine ecosystems: patterns, processes, and yields (Eds K. Sherman, L. M. Alexander y B. D. Gold). Amer. Assoc. Advance. Sci., Wa., DC, Cap. 16: 206-219.
- SHERMAN, K., GROSSLEIN, M., MOUNTAIN, D., BUSCH, D., O'REILLY, J. y THE-ROUX, R. 1988. The continental shelf ecosystem off the Northeast coast of the United States. En: Continental shelves, Ser. Ecosystems of the World (Eds H. Postma y J. J. Zijlstra). Elsevier Sci. Publish., Amsterdam a. New York, Vol. 27, Cap. 9: 279-337.
- SHERMAN, K., ALEXANDER, M. y GOLD, B. 1990. Large marine ecosystems. Patterns, processes, and yields. Publ. Amer. Assoc. Advance. Sci., Washington., DC, 250 pp.
- SHERSTYUKOV, A. I. y NAZAROVA, G. I. 1991. Vertical migrations and feeding of 0-group silver hake (*Merluccius bilinearis*) on the Scotian shelf, November 1985. NAFO Sci. Counc., Dartmouth, Canada, Nr. 15: 53- 58.
- SIMENSTAD, Ch. A. y CAILLIET, G. M. 1986. Contemporary studies on fish feeding: summary of GUTSHOP '84. En: Contemporary studies on fish feeding of GUTSHOP '84. (Eds Ch. A. Simenstad y G. M. Cailliet), Asilomar Conf. Center, Pacific Grove, Calif., pp. 321-326.
- SIMONAZZI, M. A. y OTERO, H. O. 1986. Aspectos de la estructura de población de la merluza común (*Merluccius hubbsi*). I. Largo y edad de la primera madurez, relación largopeso. Publ. Com. Téc. Mix. Fr. Mar., Montevideo, 1(1): 135-146.
- SINCLAIR, M. 1988. Marine populations. En : Books in Recruitment Fishery Oceanography, Washington Sea Grant Program, Univ. of Washington Press, Seattle, 252 pp.
- SMITH, R. L., PAUL, J. M. y PAUL, A. J. 1989. Gastric evacuation in walleye pollock, *Theragra chalcogramma*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., Ottawa, 46(2): 489-493.
- SOKAL, R. R. y ROHLF, F. J. 1979. Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. H. Blume Ediciones, Madrid, 832 pp.
- SPARHOLT, H. 1990. Improved estimates of the natural mortality rates of nine commercially important fish species included in the North Sea multispecies VPA model. J. Cons. int. Explor. Mer, Copenhagen, 46(2): 211-223.
- STARFIELD, A. M., SHELTON, P. A., FIELD, J. G., CRAWFORD, R.J. M. y ARMSTRONG, M. J. 1988. Note on a modelling schema for renewable resource problems. S. Afr. J. mar. Sci., Cape Town, 7: 299-303.
- STAUFFER, G. A. 1985. Biology and life history of the coastal stock of Pacific whiting, *Merluccius productus*. Mar. Fish. Rev., NOAA, Seattle, Wa., 47(2): 2-7.
- STEWART, D. J., WEININGER, D., ROTTIER, S. D. V. y EDSALL, T. A. 1983. An energetics model for lake trout, *Salvelinus namaycush*: application to the Lake Michigan population. Can. J. Fish. Aquat. Sci., Ottawa, 40: 681-698.
- STRZYZEWSKA, K. 1962. Nourishment and food of Southern Baltic cod. Rep. Sea Fish. Inst. of Gdynia, Part A, Oceanographical and Ichthyological. Gdynia, Vol. 11/A: 387-419.

- SWENSON, W. A. y SMITH, L. L. 1973. Gastric digestion, food consumption, feeding periodicity and food conversion efficiency in walleye (*Styzostedion vitreum vitreum*). J. Fish. Res. Bd. Canada, Ottawa, 30(9): 1327-1336.
- TROADEC, J. P. 1968. Observations sur la biologie et la dynamique des *Pseudotolithus senegalensis* (V.) dans la région de Pointe Noire (Rep. du Congo). Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr., Paris, 6(1): 43-94.
- TSEITLIN, V. B. 1980. Duration of gastric digestion in fishes. Mar. Ecol. Progr. Ser., Berlin, 2: 277-280.
- TSEITLIN, V. B. 1989. Reproductive and somatic production. J. of Ichthyology, Scripta Technica, Inc., J. Wiley, Comp., New York, 29(4): 18-25.
- TYLER, A. V. 1970. Rate of gastric emptying in young cod. J. Fish. Res. Bd. Canada, Ottawa, 27(7): 1177-1189.
- TYLER, A. V. 1978. Statistical analysis of diet differences related to body size. En: Proc. Second Pacific Northwest Technical Workshop Fish food habits studies. Eds S. J. Lipovsky y Ch. A. Simenstad. Publ. Univ. of Washington (Sea Grant), Seattle, Wa., pp. 51-55.
- TYLER, A. V. y DUNN, R. S. 1976. Ration, growth, and measures of somatic and organ condition in relation to meal frequency in winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, with hypotheses regarding population homeostasis. J. Fish. Res. Bd.. Canada, Ottawa, 33(1): 63-75.
- UBAL, W., GIORDANO, S. y PARIETTI, M. 1990. Desarrollo de una pesquería multi-específica: rotación de unidades de producción pesquera. Com. Téc. Mix. Fr. Mar., Resúm. Trab. Invest. Com. Téc. Mix. Fr. mar., Montevideo N° 31.
- UBAL, W., NORBIS, W., BOSCH, B. y PAGANO, D. 1987. Estudio del stock desovante de la merluza (*Merluccius hubbsi*) en la zona común de pesca argentino-uruguaya. Publ. Com. Téc. Mix. Fr. Mar., Montevideo, 3: 59-66.
- URSIN, E. 1967. A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration and mortality. J. Fish. Res. Bd.. Canada, Ottawa, 24: 2355-2453.
- URSIN, E. 1979. Principles of growth in fishes. Symp. Zool. Soc., London, 44: 63-87.
- URSIN, E. 1984. The tropical, the temperate and the arctic seas as media for fish production. Dana, Charlottenlund, 3: 43-60.
- VILCHEZ, R. *et al.* 1991. Evaluación de los principales recursos pelágicos de la costa peruana. Crucero de evaluación acústica BIC/Humboldt, BIC/SNP-1 y BIC/F. Nansen 9002-04. Inf. Inst. Mar Perú, Callao, Perú, Nr. 101, 71 pp.
- VILLARINO, M. F. 1990. Estudio de la edad y crecimiento del recurso merluza común (*Merluccius hubbsi*) durante el período 1968-1970. Determinación de las fluctuaciones del recurso. Seminario Licenciatura, Cienc. Biol., FCEN, Univ. Nac. Mar del Plata e INIDEP, Mar del Plata, MS (17 pp.).
- VIÑAS, M. D., RAMIREZ, F. C., SANTOS, B. A. y PEREZ SEIJAS, G.M. 1992. Zooplancton distribuido en el área de desove y crianza norpatagónica de la merluza (*Merluccius hubbsi*). Frente Marítimo, Montevideo, Vol. 11. Sec. A: 105-113.
- WAGNER, G. 1959. Untersuchungen über die Tagesperiodizität der Nahrungsaufnahme bei *Pollachius virens*, L. Kurze Mitteil. Inst. Fischereibiologie. Univ. Hamburg, Nr. 9: 61-103.
- WEATHERLEY, A. H y GILL, H.S. 1987. The biology of fish growth. Academic Press, London, etc., 443 pp.

- WINDELL, J. T. 1978. Estimating food consumption rates of fish populations. En: Methods for assessment of fish production in fresh waters (Ed. T. B. Bagenal). IBP Handbook, Blackwell Sci. Publs., Oxford, etc., Nr. 3, Cap. 10: 227-254.
- WINTERS, G. H. y CARSCADDEN, J. E. 1978. Review of capelin ecology and estimation of surplus yield from predator dynamics. ICNAF Res. Bull., Dartmouth, Canada, Nr. 13: 21-30.
- WÖHLER, O. C. 1987. Contribución al estudio de la distribución batimétrica de algunas especies de peces demersales y calamares en el Mar Argentino. Seminario Licenciatura Cienc. Biol., FCEN, Univ. Nac. Mar del Plata e INIDEP, Mar del Plata, MS, 78 pp.
- WOROBEC, M. N. 1984. Field estimates of the daily ration of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum), in a southern New England salt pond. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., Amsterdam, 77: 183-196.
- WRZESINSKI, O. 1975. Relation between *Engraulis anchoita* concentrations and presence of *Merluccius hubbsi* on the Patagonian continental shelf. Mar. Biol., Berlin, 32: 13-17.
- WUNDER, W. 1970. Über Bau und Funktion des Magens und Darmes bei verschiedenen Raubfischen des Süßwassers. Allgemeine Fischerei Zeitung, 95(17/18).
- WYSOKINSKI, A. 1977. Biologia i zasoby morszczuków argentyńskich (Biología y recurso de merluza argentina). MIR, Studia i materialy, Gdynia, Poland, Ser. B, Nr. 40: 53-146.
- ZALACHOWSKI, W. 1977. Quantitative and ecological analysis of food consumed by southern Baltic cod population. Akad. Rolnicza w Szczecinie, Poland, Nr. 53, 109 pp. (en polaco, resumen en inglés pp. 103-106).
- ZUTA, S., TSUKAYAMA, I. y VILLANUEVA, R. 1983. El ambiente marino y las fluctuaciones de las principales poblaciones pelágicas de la costa peruana. En: FAO, Informe de pesca N° 291 (Vol. 2, Eds G. D. Sharp y J. Csirke), Roma, pp. 179-253.

TABLA 1. Datos básicos de "entrada" para la aplicación del modelo de Jones (1974a) y del procedimiento de Macpherson (1985) en la estimación de la ración diaria de alimento para los individuos de merluza común por clases de Lt ( $i = 5$  cm) obtenidos de las determinaciones gravimétricas de contenidos estomacales ( $N = 44297$ , período 1965 - 1987).

Clases Lt cm	N total	N con alimento	Anchoíta		Merluza		Mictófidós	
			S <sub>0</sub> -g	Fr	S <sub>0</sub> -g	Fr	S <sub>0</sub> -g	Fr
15-19	425	175	8,00	0,0016	7,00	0,0140	—	—
20-24	905	328	9,74	0,0430	11,60	0,0190	—	—
25-29	1243	332	10,80	0,0796	11,10	0,0112	5,00	0,0097
30-34	3084	954	24,40	0,1220	19,80	0,0065	23,50	0,0180
35-39	9139	3415	28,47	0,1470	35,20	0,0046	30,40	0,0380
40-44	14008	5041	29,86	0,1390	52,60	0,0053	33,50	0,0450
45-49	9113	3051	40,91	0,1220	46,56	0,0110	43,15	0,0480
50-54	3389	1067	53,11	0,0800	62,80	0,0190	56,00	0,0540
55-59	1349	420	56,00	0,0430	121,80	0,0370	24,16	0,0330
60-64	721	224	216,60	0,0360	163,00	0,0410	83,60	0,0170
65-69	485	144	113,14	0,0890	189,60	0,0089	14,00	0,0082
>70	434	132	143,10	0,0210	298,00	0,1130	—	—

S<sub>0</sub>-g = Peso promedio inicial de alimento ingerido expresado en gramos.

Fr = Frecuencia absoluta entre la frecuencia de ocurrencia del grupo de especies alimento y el N total de individuos de cada clase de Lt.

TABLA 1. Continuación.

Clases Lt cm	N total	N con alimento	Otros peces		Calamares		Crustáceos	
			S <sub>0</sub> -g	Fr	S <sub>0</sub> -g	Fr	S <sub>0</sub> -g	Fr
15-19	425	175	1,10	0,0160	5,20	0,0250	1,48	0,410
20-24	905	328	2,10	0,0420	5,60	0,0270	3,05	0,267
25-29	1243	332	1,27	0,0190	6,70	0,0137	3,73	0,160
30-34	3084	954	30,60	0,0090	16,20	0,0065	6,40	0,130
35-39	9139	3415	20,68	0,0096	52,50	0,0057	5,05	0,178
40-44	14008	5041	41,90	0,0093	82,46	0,0099	4,63	0,148
45-49	9113	3051	42,60	0,0094	108,00	0,0290	6,40	0,116
50-54	3389	1067	72,80	0,0160	103,00	0,0730	5,16	0,091
55-59	1349	420	112,64	0,0460	180,26	0,1200	4,33	0,053
60-64	721	224	103,10	0,0590	209,30	0,1320	6,00	0,033
65-69	485	144	232,40	0,0660	265,98	0,1050	3,10	0,012
>70	434	132	120,00	0,0210	534,00	0,1480	4,10	0,014

TABLA 2. Estimación de las raciones diarias de alimento en peso húmedo (g) para los individuos de merluza común, ambos sexos, (N = 44297) por clases de Lt ( $i = 5$  cm) y grupos de especies alimento; los valores sin paréntesis corresponden al modelo de Jones (1974a) y los entre paréntesis al procedimiento de Macpherson (1985).

Clases Lt cm	Anchoítas (g)		Merluza (g)		Mictófidios (g)	
15-19	0,027	(0,033)	0,022	(0,022)	—	—
20-24	0,113	(0,108)	0,054	(0,108)	—	—
25-29	0,290	(0,041)	0,041	(0,032)	0,025	(0,012)
30-34	0,827	(0,763)	0,040	(0,033)	0,118	(0,108)
25-39	1,290	(1,070)	0,045	(0,042)	0,350	(0,300)
40-44	1,530	(1,060)	0,076	(0,071)	0,510	(0,390)
45-49	1,780	(1,270)	0,170	(0,130)	0,720	(0,530)
50-54	1,520	(1,080)	0,390	(0,180)	1,042	(0,775)
55-59	0,960	(0,620)	1,160	(1,160)	0,500	(0,204)
60-64	1,630	(1,900)	1,630	(1,930)	0,440	(0,280)
65-69	1,020	(0,790)	4,327	(4,327)	0,120	(0,030)
>70	1,020	(0,770)	7,600	(8,630)	—	—

TABLA 2. Continuación.

Clases Lt cm	Otros peces (g)		Calamares (g)		Crustáceos (g)	
15-19	0,0170	(0,005)	0,036	(0,033)	0,620	(0,300)
20-24	0,0540	(0,023)	0,058	(0,039)	0,950	(0,390)
25-29	0,0260	(0,007)	0,042	(0,024)	0,840	(0,290)
30-34	0,0670	(0,070)	0,037	(0,027)	0,460	(0,400)
25-39	0,0730	(0,050)	0,071	(0,076)	1,670	(0,430)
40-44	0,1200	(0,120)	0,170	(0,210)	1,590	(0,330)
45-49	0,1395	(0,103)	0,696	(0,803)	1,690	(0,357)
50-54	0,3490	(0,300)	1,950	(1,930)	1,378	(0,226)
55-59	1,3900	(1,320)	4,700	(5,600)	0,820	(0,110)
60-64	1,9000	(1,560)	6,170	(7,080)	0,680	(0,095)
65-69	3,4900	(3,933)	6,200	(7,160)	0,210	(0,020)
>70	0,9600	(0,646)	13,870	(20,260)	0,310	(0,027)

TABLA 3. Valores de los parámetros de crecimiento en largo total del cuerpo de la ecuación de von Bertalanffy en los individuos de merluza común separados por sexos y según sectores latitudinales de pesca y años del muestreo bioestadístico.

Sexos	$L_{\infty}$ cm	k	$t_0$	Métodos
Muestreo por sectores latitudinales (bonaerense y patagónico), según Giussi et al., 1989 (*)				
Machos				
35°-42°S	52,82	0,360	-0,630	
42°-46°S	48,89	0,410	-0,480	
Hembras				
35°-42°S	74,02	0,260	-0,330	Método no lineal de Allen (1966)
42°-46°S	87,17	0,160	-0,940	
Muestreo del tipo población mixta, ambos sectores de pesca, según Gaggiotti y Renzi, 1988 (**)				
Machos				
Edades 3 - 10	54,38	0,278	-3,197	
Hembras				
Edades 3 - 13	98,00	0,191	-4,950	Modelo generalizado de von Bertalanffy (Pauly, 1981)
Muestreo del tipo de población mixta, ambos sectores de pesca, según Wysokinski, 1977 (***)				
Machos				
Edades 1 - 9	55,41	0,346	0,186	
Hembras				
Edades 1 - 11	111,79	0,109	0,059	Ecuación de von Bertalanffy

(\*) Campañas de los BIP "Cap. Cánepa" y "Dr. E. L. Holmberg" del INIDEP, meses de verano e invierno de 1983.

(\*\*) Muestreo de desembarque de la pesca comercial en el puerto de Mar del Plata, realizado por el INIDEP en el período de enero-diciembre de 1983.

(\*\*\*) Campaña del BI "Prof. Siedlecki" (Rep. Polonia) de los meses de noviembre y diciembre de 1973.

TABLA 4. Tasas instantáneas anuales de crecimiento en largo (CL) y peso (CP) en la merluza común calculadas separadamente para machos y hembras por clases de edad, en muestras correspondientes al año 1973, población mixta (\*).

Clases de edad	MACHOS				HEMBRAS			
	Lt-cm	Pt-g	CL	CP	Lt-cm	Pt-g	CL	CP
1	13,60	26	—	—	10,90	11	—	—
2	25,80	140	0,64	1,68	21,30	74	0,67	1,90
3	34,50	298	0,29	0,76	30,60	205	0,36	1,02
4	40,60	457	0,16	0,42	39,00	406	0,24	0,69
5	44,90	595	0,10	0,27	46,50	668	0,18	0,49
6	48,00	707	0,07	0,17	53,30	982	0,13	0,39
7	50,10	794	0,04	0,12	59,30	1327	0,13	0,30
8	51,70	859	0,03	0,07	64,70	1698	0,07	0,25
9	52,80	908	0,02	0,06	69,60	2087	0,07	0,20
10	53,50	945	0,02	0,04	73,90	2472	0,06	0,17
11	—	—	—	—	77,80	2859	0,05	0,15
12	—	—	—	—	81,30	3140	0,05	0,09

(\*) Los cálculos se efectuaron con los datos básicos publicados por Wysokinski (1977, Tablas 17 y 18) obtenidos de la campaña del BI polaco "Prof. Siedlecki", mes de diciembre de 1973.

TABLA 5. Valores anuales y estacionales de los coeficientes a y b de la ecuación longitud - peso determinados por cada sexo y ambos sexos de varias mues tras de merluza común del período 1977 - 1987. Cálculos realizados mediante regresiones predictivas (Abreviaturas: A = anual; V = verano; O = otoño; I = invierno; P = primavera)

Años y estaciones	Machos		Hembras		Ambos sexos		Fuente de información
	a	b	a	b	a	b	
1977-A	-0,996	2,245	-1,898	2,799	-1,300	2,435	Cousseau,1980
1978-A	-1,737	2,714	-2,000	2,880	-1,969	2,860	""
1979-A	-1,407	2,517	-1,466	2,560	-1,470	2,566	""
1979-A	-1,789	2,750	-2,060	2,920	-2,010	2,890	Otero,1977
1980-V	-1,316	2,460	-2,545	2,617	-1,614	2,654	INIDEP(*)
1980-O	-2,193	2,395	-2,452	2,564	-1,469	2,571	"
1980-I	-1,926	2,861	-1,716	2,728	-1,749	2,749	"
1980-P	-1,010	2,258	-1,550	2,598	-1,483	2,554	"
1980-A	-1,505	2,585	-1,533	2,610	-1,599	2,646	"
1981-V	-1,225	2,408	-1,668	2,705	-1,714	2,719	"
1981-O	-1,762	2,725	-2,010	2,890	-1,990	2,874	"
1981-I	-1,592	2,654	-1,496	2,603	-1,586	2,653	"
1981-P	-2,295	3,093	-1,825	2,799	-2,023	2,924	"
1981-A	-2,068	2,939	-1,917	2,844	-1,943	2,861	"
1981-I	0,009	2,939	0,011	2,875	0,010	2,722	Simonazzi y Otero, 1986
1982-V	0,023	2,722	0,020	2,776	0,016	2,829	INIDEP (*)
1983-V	-1,883	2,181	-1,573	2,640	-1,318	2,465	"
1983-O	-1,490	2,577	-1,919	2,797	-1,836	2,804	"
1983-I	-1,962	2,883	-1,859	2,813	-1,871	2,823	"
1983-P	-1,907	2,840	-1,902	2,839	-1,926	2,853	"
1983-A	-1,664	2,686	-1,857	2,816	-1,830	2,795	"
1984-V	-1,340	2,490	-1,763	2,762	-1,670	2,699	"
1984-O	-1,053	2,307	-1,510	2,596	-1,477	2,575	"
1984-P	-1,996	2,898	-1,941	2,856	-1,944	2,862	"
1984-A	-1,576	2,636	-1,760	2,749	-1,753	2,745	"
1986-V	-1,263	2,427	-1,952	2,862	-1,939	2,848	"
1986-O	-1,288	2,450	-1,582	2,638	-1,584	2,638	"
1986-I	-1,506	2,587	-1,652	2,679	-1,665	2,686	"
1986-P	-1,285	2,465	-1,871	2,824	-1,674	2,706	"
1986-A	-1,356	2,495	-1,720	2,723	-1,701	2,711	"
1987-V	-1,822	2,776	-2,162	2,997	-2,190	3,009	"
1987-O	-1,575	2,638	-1,661	2,703	-1,697	2,721	"
1987-I	-1,265	2,448	-1,685	2,707	-1,601	2,656	"
1987-P	-1,330	2,489	-1,497	2,589	-1,423	2,546	"
1987-A	-1,625	2,664	-1,893	2,837	-1,874	2,822	"

(\*) Muestreo bioestadístico regular del INIDEP, datos básicos suministrados por el Lic. G. R. Cañete.

TABLA 6. Valores promedio del factor de condición (C) en los individuos de merluza común (ambos sexos, N = 4827) para el grupo de las clases de 40 - 50 cm Lt distribuidos por estaciones del año y zonas latitudinales y batimétricas (muestras de la campaña del BI "Shinkai Maru", 1978 - 1979).

Zonas latitudinales y batimétricas	Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
	<100 m	>100 m	<100 m	>100 m	<100 m	>100 m	<100 m	m
36°-37°59'S	0,69	0,66	—	—	0,62	0,66	—	0,64
38°-39°59'S	0,73	0,66	—	—	0,64	0,66	0,61	—
40°-41°59'S	0,62	0,61	—	0,60	0,66	0,70	0,58	0,65
42°-43°59'S	0,67	—	0,61	0,62	0,67	0,62	0,58	0,56
44°-45°59'S	0,68	0,69	0,63	0,61	—	0,64	0,66	0,59
46°-47°59'S	0,65	0,66	—	0,55	0,68	0,64	0,58	0,54
48°-49°59'S	—	—	—	0,55	0,65	0,68	—	0,53

TABLA 7. Valores mensuales promedio del índice hepatosomático (IH) en los adultos de merluza común (N = 5500, ambos sexos) distribuidos por zonas latitudinales y batimétricas, obtenidos de los muestreos del INIDEP del período 1978 - 1983 (los números entre paréntesis corresponden a la desviación S).

Meses	Zonas latitudinales y batimétricas									
	34° - 36°S		36° - 38°S		38° - 40°S		40° - 42°S		42° - 44°S	
	100m	100m	100m	100m	100m	100m	100m	80m	80—100m	100m
OCTUBRE	—	6,26 (4,28)	—	4,43 (1,62)	—	—	—	—	1,46 (0,59)	—
NOVIEMBRE	—	—	—	5,63 (0,52)	—	—	—	—	5,96 (1,73)	—
DICIEMBRE	—	—	—	5,60 (1,06)	—	5,83 (1,36)	7,48 (2,04)	—	—	—
ENERO	—	—	—	—	2,00 (0,34)	—	—	3,63 (0,94)	1,37 (2,60)	—
FEBRERO	—	—	—	11,58	5,92 (0,02)	0,90 (0,53)	—	—	—	—
MARZO	—	—	—	4,00 (0,23)	3,71 (2,07)	—	1,52 (0,54)	—	—	1,74 (0,47)
ABRIL	—	—	—	—	2,96 (1,44)	—	—	—	—	—
MAYO	—	—	4,41 (0,63)	5,03 (1,66)	—	—	—	—	—	2,04 (1,34)
JUNIO	—	—	2,89 (1,79)	—	3,14 (2,92)	—	—	—	—	—
JULIO	1,43 (0,24)	—	2,02 (1,15)	—	—	—	—	—	—	1,56 (0,82)
AGOSTO	—	—	3,10 (1,39)	—	—	—	—	—	—	1,64 (0,42)
SEPTIEMBRE	—	—	2,11 (0,45)	3,02 (1,24)	2,53 (0,59)	5,09 (1,91)	—	3,73 (1,62)	6,31 (1,76)	2,29 (1,22)

TABLA 8. Valores mensuales promedio del índice gonadosomático (IG) en los adultos de merluza común (N=2800, ambos sexos) distribuidos por zonas latitudinales y batimétricas, obtenidos de los muestreos del INIDEP del período 1978 - 1983 (los números entre paréntesis corresponden a la desviación S).

Meses	Zonas latitudinales y batimétricas									
	34° - 36°S		36° - 38°S		38° - 40°S		40° - 42°S		42° - 44°S	
	100m	100m	100m	100m	100m	100m	100m	80m	80-100m	100m
OCTUBRE	—	3,84 (2,48)	—	2,93 (0,82)	—	—	—	—	1,18 (0,43)	—
NOVIEMBRE	—	—	—	4,59 (1,58)	—	—	—	—	3,47 (2,04)	—
DICIEMBRE	—	—	—	3,04 (5,60)	—	3,16 (2,89)	4,27 (2,91)	—	—	—
ENERO	—	—	—	—	2,63 (1,58)	—	—	4,82 (3,35)	1,37 (2,60)	—
FEBRERO	—	—	—	5,35	1,61	1,34 (0,98)	—	—	—	—
MARZO	—	—	—	1,47 (0,26)	1,50 (0,58)	—	1,48 (0,72)	—	—	1,45 (0,28)
ABRIL	—	—	—	—	1,23 (0,06)	—	—	—	—	—
MAYO	—	—	1,39 (0,31)	2,72 (3,13)	—	—	—	—	—	1,91 (1,58)
JUNIO	—	—	1,48 (0,30)	—	2,12 (1,87)	—	—	—	—	—
JULIO	0,96 (0,17)	—	1,97 (0,81)	—	—	—	—	—	—	1,56 (0,82)
AGOSTO	—	—	0,87 (0,21)	—	—	—	—	—	—	1,32 (0,31)
SEPTIEMBRE	—	—	1,41 (0,26)	1,05 (0,35)	1,80 (0,34)	2,31 (0,97)	—	1,14 (0,39)	2,28 (1,65)	1,63 (0,61)

TABLA 9. Valores promedio del contenido lipídico en adultos de merluza común (ambos sexos) por estaciones del ciclo anual en individuo entero y distintas partes del cuerpo, en % del peso húmedo (\*).

Estaciones del ciclo anual	Individuo entero	Piel	Carne	Gonadas	Hígado
Primavera	3,50	11,90	0,97	5,44	46,57
Verano	2,00	11,80	0,73	2,88	26,46
Otoño	2,60	12,62	0,75	3,36	44,24
Invierno	2,10	9,70	0,65	2,16	40,92

TABLA 10. Valores promedio del contenido proteico en adultos de merluza común (ambos sexos) por estaciones del ciclo anual en individuo entero y distintas partes del cuerpo, en % del peso húmedo (\*).

Estaciones del ciclo anual	Individuo entero	Piel	Carne	Gonadas	Hígado
Primavera	16,90	18,70	17,80	14,08	16,90
Verano	15,20	19,00	16,55	11,75	11,95
Otoño	16,10	18,74	17,65	13,52	8,53
Invierno	16,10	19,72	17,57	13,33	9,50

(\*) Estimaciones realizadas sobre la base de los datos de composición química proximal proporcionados por el Laboratorio de Bioquímica de organismos marinos del INIDEP, de muestras estacionales procedentes de las áreas de pesca comercial de esta especie (Aizpún de Moreno y Moreno, 1984; Aizpún de Moreno et al., 1980).

TABLA 11. Desarrollo del crecimiento del peso total del cuerpo (Pt) y del contenido calórico total (Ct) en la merluza común por clases de edad y estaciones del año, con la estimación de las tasas instantáneas diarias correspondientes (Cd-P y Cd-C), período 1986 - 1987.

Edades y Estaciones	Crecimiento en Pt			Crecimiento en Ct		
	Pt en g	Dif. Pt en g	Tasa Cd-P	Ct en Kcal	Dif. Ct en Kcal	Tasa Cd-C
<b>0,00</b>	0,00	0,00	0,000	0,00	0,00	0,000
0,25	0,17	0,17	0,000	0,12	0,12	0,000
0,50	3,60	3,44	3,482	3,26	3,13	3,695
0,75	13,72	10,14	1,496	11,65	8,39	1,426
<b>1,00</b>	29,76	16,05	0,864	25,78	14,13	0,886
0,25	54,65	24,89	0,678	44,91	19,14	0,619
0,50	91,54	36,88	0,575	85,53	40,61	0,718
0,75	138,30	46,76	0,460	121,71	36,18	0,393
<b>2,00</b>	180,49	42,19	0,296	170,71	49,00	0,377
0,25	223,49	53,00	0,286	197,99	27,28	0,165
0,50	301,99	68,50	0,286	285,94	87,95	0,409
0,75	383,88	81,89	0,267	343,87	57,93	0,205
<b>3,00</b>	439,87	55,99	0,151	439,49	95,62	0,273
0,25	507,39	67,52	0,159	438,28	-1,21	-0,003
0,50	593,88	86,99	0,175	566,70	128,43	0,286
0,75	703,14	109,26	0,188	636,86	70,16	0,130
<b>4,00</b>	760,56	57,42	0,087	789,20	152,34	0,239
0,25	829,44	68,87	0,096	725,36	-63,84	-0,094
0,50	921,16	91,72	0,117	883,53	158,16	0,219
0,75	1050,15	129,00	0,146	958,41	74,89	0,090
<b>5,00</b>	1100,53	50,38	0,052	1173,71	215,30	0,225
0,25	1161,60	61,07	0,060	1024,81	-148,91	-0,151
0,50	1249,56	87,96	0,081	1202,85	178,05	0,178
0,75	1392,25	142,69	0,120	1277,58	74,73	0,067
<b>6,00</b>	1430,87	38,62	0,030	1557,52	279,94	0,220
0,25	1478,93	48,07	0,037	1313,22	-244,30	-0,189
0,50	1557,83	78,90	0,058	1503,55	190,33	0,150
0,75	1709,80	151,97	0,103	1575,33	71,78	0,052
<b>7,00</b>	1734,70	24,90	0,016	1917,74	342,41	0,219
0,25	1767,54	32,84	0,021	1577,11	-340,63	-0,217
0,50	1834,84	67,30	0,041	1774,39	197,28	0,131
0,75	1993,02	158,18	0,092	1841,88	67,49	0,041
<b>8,00</b>	2004,02	10,99	0,006	2242,01	400,13	0,219
0,25	2021,36	17,34	0,010	1810,27	-431,74	-0,237
0,50	2076,38	55,02	0,030	2010,97	200,70	0,117
0,75	2238,68	162,31	0,084	2073,74	62,77	0,034
<b>9,00</b>	2236,60	-2,08	-0,001	2525,42	451,67	0,219
0,25	2239,32	2,72	0,001	2011,19	-514,22	-0,253
0,50	2282,50	43,18	0,021	2213,14	201,95	0,106
0,75	2447,53	163,03	0,078	2271,29	58,16	0,029
<b>10,00</b>	2433,72	-13,81	-0,006	2767,83	496,54	0,220
0,25	2423,27	-10,45	-0,005	2181,23	-586,60	-0,264
0,50	2455,65	32,37	0,015	2383,14	201,91	0,098
0,75	2622,47	166,82	0,073	2437,05	53,91	0,025
<b>11,00</b>	2598,45	-24,02	-0,010	2971,89	534,84	0,221
0,25	2576,52	-21,93	-0,009	2323,18	-648,71	-0,273
0,50	2599,38	22,86	0,010	2524,38	201,20	0,092
0,75	2767,38	168,00	0,010	2574,54	50,17	0,022
<b>12,00</b>	2734,67	-32,71	-0,013	3141,59	567,05	0,221

Especificación de las estaciones del ciclo anual: 0,00 = primavera; 0,25 = verano; 0,50 = otoño; 0,75 = invierno, y así en adelante hasta la clase de edad 12.

TABLA 12. Desarrollo del crecimiento del peso gonadal (Pg) y del cuerpo sin gonadas (Pt-Pg) con los contenidos calóricos correspondientes y la estimación de la eficiencia de conversión de alimento (Ec) y del requerimiento trófico-calórico (Rtc) del crecimiento somatohepático en los individuos de merluza común, ambos sexos, por clases de edad y estaciones del año, período 1986 - 1987.

Edades y estaciones	Pt cuerpo en g	% Pg del Pt cuerpo	Pg promedio en g	Pt cuerpo sin Pg en g	Kcal gonadas	Kcal Pt sin gonadas	Dif. Kcal entre estaciones	Eficiencia Ec en %	Rtc somatohepático Kcal
<b>0,00</b>	0,00	0,30	—	—	—	—	—	—	—
0,25	0,17	0,30	—	—	—	0,12	—	—	0,20
0,50	3,60	0,30	0,011	3,59	—	3,26	3,14	0,65	4,70
0,75	13,72	0,30	0,040	13,68	—	11,70	8,44	0,53	15,24
<b>1,00</b>	29,76	0,30	0,090	29,67	0,08	25,70	14,00	0,47	29,78
0,25	54,65	0,40	0,220	54,43	0,20	44,71	19,09	0,43	44,21
0,50	91,54	0,40	0,370	91,17	0,29	85,24	40,53	0,40	101,32
0,75	138,30	0,40	0,550	137,75	0,63	121,10	35,86	0,38	94,37
<b>2,00</b>	180,49	0,81	1,460	179,03	1,15	169,56	48,46	0,36	134,61
0,25	223,49	0,48	1,120	232,37	1,03	197,00	27,44	0,35	78,40
0,50	307,99	1,32	3,990	298,00	3,16	282,80	85,80	0,34	252,35
0,75	383,88	0,72	2,760	381,12	3,13	341,00	58,20	0,32	182,80
<b>3,00</b>	439,87	2,60	11,440	428,43	9,09	430,45	89,45	0,32	279,53
0,25	507,39	1,07	5,930	501,96	5,41	433,00	2,55	0,32	8,22
0,50	593,88	1,15	6,830	587,05	5,40	561,30	128,30	0,31	414,80
0,75	703,14	1,72	12,100	691,04	13,75	623,11	61,81	0,30	206,03
<b>4,00</b>	760,36	2,60	19,010	741,55	15,10	774,10	151,00	0,29	520,65
0,25	829,44	1,60	13,270	816,17	12,13	713,23	-60,87	0,29	xxxx
0,50	921,16	1,40	12,900	908,26	10,22	873,31	160,10	0,28	572,90
0,75	1050,15	3,70	38,850	1011,30	44,20	914,21	41,00	0,28	146,43
<b>5,00</b>	1100,53	3,40	37,420	1063,11	29,60	1144,11	230,00	0,28	821,43
0,25	1161,60	1,20	13,940	1143,66	12,74	1012,10	-132,01	0,27	xxxx
0,50	1249,56	1,70	21,240	1228,32	16,82	1186,03	174,00	0,27	644,44
0,75	1392,25	4,80	66,830	1325,42	75,93	1202,00	16,00	0,27	59,26

xxxx: Para las estaciones del año así señaladas, el requerimiento trófico-calórico se considera nulo.

Especificación de las estaciones del ciclo anual: 0,00=primavera; 0,25=verano; 0,50=otoño; 0,75=invierno, y así en adelante hasta la clase de edad 12.

Pt-Pg = peso somatohepático.

TABLA 12. Continuación.

Edades y estaciones	Pt cuerpo en g	% Pg del Pt cuerpo	Pg promedio en g	Pt cuerpo sin Pg en g	Kcal gonadas	Kcal Pt sin gonadas	Dif. Kcal entre estaciones	Eficiencia Ec en %	Rtc somato-hepático Kcal
<b>6,00</b>	1430,87	2,60	37,200	1393,70	29,40	1528,12	326,12	0,27	1208,00
0,25	1478,93	1,90	28,120	1450,80	25,70	1286,00	-241,12	0,26	xxxx
0,50	1557,83	1,30	20,250	1537,60	17,03	1487,00	200,00	0,26	769,23
0,75	1709,80	4,70	80,360	1629,44	91,30	1484,00	-3,00	0,26	xxxx
<b>7,00</b>	1734,70	2,60	45,100	1689,60	35,65	1882,10	391,10	0,26	1534,90
0,25	1764,54	1,90	33,580	1734,00	30,71	1546,00	-336,10	0,26	xxxx
0,50	1834,84	1,30	23,850	1811,00	18,90	1756,10	209,10	0,26	804,23
0,75	1993,02	4,70	93,670	1899,00	106,44	1735,44	-19,66	0,25	xxxx
<b>8,00</b>	2004,02	2,60	52,100	1952,00	41,20	2001,00	465,60	0,25	1862,40
0,25	2021,36	1,90	38,480	1983,00	35,20	1775,10	-426,60	0,25	xxxx
0,50	2076,38	1,30	27,000	2049,00	21,40	1989,60	214,00	0,25	856,00
0,75	2238,68	4,70	105,220	2133,50	119,60	1954,14	-35,50	0,25	xxxx
<b>9,00</b>	2236,60	2,60	58,150	2178,00	45,95	2479,50	525,40	0,25	2102,00
0,25	2239,32	1,90	42,550	2197,00	38,90	1872,30	-507,20	0,25	xxxx
0,50	2282,50	1,30	29,670	2253,00	23,50	2190,00	218,00	0,25	872,00
0,75	2447,53	4,70	115,030	2332,50	130,70	2140,60	-41,40	0,25	xxxx
<b>10,00</b>	2433,73	2,60	63,280	2370,00	50,02	2718,00	577,40	0,25	2310,00
0,25	2423,27	1,90	46,040	2377,00	42,10	2139,12	-579,80	0,24	xxxx
0,50	2455,60	1,30	31,920	2424,00	25,30	2358,00	219,80	0,24	916,00
0,75	2622,47	4,70	123,260	2499,21	110,10	2297,00	-61,00	0,24	xxxx
<b>11,00</b>	2598,45	2,60	67,540	2531,00	53,42	2918,50	495,50	0,24	2064,60
0,25	2576,52	1,90	48,950	2537,00	44,75	2278,43	-640,10	0,24	xxxx
0,50	2599,38	1,30	33,790	2765,00	26,70	2498,00	219,60	0,24	912,50
0,75	2767,38	4,70	130,100	2637,10	148,00	2426,50	-71,50	0,24	xxxx
<b>12,00</b>	2734,67	2,60	71,100	2663,60	56,22	3085,40	659,00	0,24	2746,00

TABLA 13. Estimación del requerimiento trófico-calórico (Rtc) por clases de edad (3 - 12 años) para las hembras de merluza común con relación a los desoves correspondientes a un pulso y dos pulsos en el año.

Edades y Lt promedio en cm	N ovocitos por 1 pulso (*)	P ovarios maduros en g	Cont. Cal. ovarios en Kcal.	Rtc de 1 pulso en Kcal.	Rtc de 2 pulsos en Kcal.	Rtc spp.	
						Pt indiv. Merluza en g	Kcal Gádidos (**)
3 (40)	65.769	47	44	138	276	439,87	307
4 (49)	168.457	120	210	726	1452	760,56	576
5 (56)	248.326	177	310	1107	2214	1100,53	881
6 (61,5)	311.079	222	390	1444	2888	1430,87	1192
7 (66)	362.424	252	445	1750	3500	1734,70	1487
8 (70)	408.063	291	509	2036	4072	2004,02	1755
9 (72,4)	434.305	310	542	2168	4336	2236,60	1991
10 (74,6)	460.548	329	575	2300	4600	2433,73	2195
11 (76,4)	481.085	344	606	2502	5004	2598,45	2366
12 (78,6)	506.187	361	631	2629	5258	2734,67	2509

(\*) Valores determinados sobre la base de los datos de Louge y Christiansen (1989) con respecto a la fecundidad de la merluza común en el área de concentración estival del sector patagónico norte.

(\*\*) Según los datos de Jones (1987a) referentes a las especies *Melanogrammus aeglefinus* y *Gadus morhua* del Mar del Norte; los valores obtenidos se ajustaron al peso total promedio de un individuo de merluza común de acuerdo a la variación del promedio de Lt/cm de los individuos de las dos especies de gádidos mencionadas.

TABLA 14. Estimación del requerimiento trófico-calórico por clases de edad y estaciones del ciclo anual en los individuos de merluza común, ambos sexos, necesario para los gastos de natación y mantenimiento somático (expresiones en Kcal correspondientes a un promedio térmico ambiental de 6,5°C).

Edades y Estaciones	Lt promedio en cm	Relación L/s' (*)	Pt cuerpo en g	Kcal diarios	Kcal estacionales
<b>1,00</b>	14,90	0,45	29,76	0,27	13,00
0,25	18,49	0,45	54,65	0,44	39,20
0,50	22,32	0,45	91,54	0,66	59,30
0,75	25,69	0,45	138,30	0,92	82,60
<b>2,00</b>	28,88	0,45	180,49	1,14	102,20
0,25	31,46	0,45	233,49	1,40	125,50
0,50	34,74	0,45	301,99	1,71	154,22
0,75	37,43	0,45	383,88	2,08	186,80
<b>3,00</b>	40,00	0,43	439,87	2,28	205,20
0,25	42,00	0,41	507,39	2,52	226,80
0,50	45,00	0,38	593,88	2,79	251,10
0,75	47,00	0,37	703,14	3,17	285,30
<b>4,00</b>	49,00	0,35	760,56	3,33	299,70
0,25	50,00	0,35	829,44	3,57	321,30
0,50	52,50	0,33	921,16	3,81	349,90
0,75	54,20	0,32	1050,15	4,21	378,90
<b>5,00</b>	56,00	0,31	1100,53	4,33	389,70
0,25	56,60	0,31	1161,60	4,53	407,70
0,50	58,80	0,30	1249,56	4,78	430,20
0,75	60,20	0,29	1392,25	5,16	464,40
<b>6,00</b>	61,50	0,28	1430,87	5,25	472,50
0,25	61,80	0,28	1478,93	5,39	485,10
0,50	64,00	0,27	1557,83	5,62	505,30
0,75	65,20	0,27	1709,80	6,05	544,50
<b>7,00</b>	66,00	0,26	1704,70	6,04	534,60
0,25	67,00	0,26	1767,54	6,21	558,90
0,50	68,00	0,25	1834,84	6,22	559,80
0,75	69,00	0,25	1993,02	6,68	601,20
<b>8,00</b>	70,00	0,25	2004,02	6,71	603,90
0,25	69,30	0,25	2021,36	6,75	607,50
0,50	71,00	0,24	2076,38	6,83	614,70
0,75	72,00	0,24	2238,68	7,26	653,40
<b>9,00</b>	72,40	0,24	2236,60	7,25	652,50
0,25	72,70	0,24	2239,32	7,24	653,40
0,50	73,60	0,23	2282,50	7,33	659,70
0,75	74,10	0,23	2247,50	7,76	698,40
<b>10,00</b>	74,60	0,23	2433,70	7,72	694,80
0,25	74,10	0,23	2423,30	7,69	692,10
0,50	75,60	0,23	2455,70	7,78	700,20
0,75	76,00	0,23	2622,50	8,20	738,00
<b>11,00</b>	76,40	0,23	2598,50	8,14	732,60
0,25	76,60	0,23	2576,50	8,10	729,00
0,50	77,20	0,22	2599,40	8,06	725,40
0,75	77,50	0,22	2767,40	8,47	762,30
<b>12,00</b>	78,60	0,22	2734,67	8,39	755,10

(\*) La relación L/s' expresa la velocidad de natación del individuo en función del largo del cuerpo (Lt cm) por unidad de tiempo (segundo).

Especificación de las estaciones del ciclo anual: 1,00 = primavera; 0,25 = verano; 0,50 = otoño; 0,75 = invierno, y así en adelante hasta la clase de edad 12.

TABLA 15. Comparación entre los requerimientos trófico-calóricos (Rtc) parciales y el total en el caso de un solo desove anual, realizada sobre la base de los resultados de los cálculos referentes al requerimiento trófico-calórico asintótico y a las tasas instantáneas "g" (rapidez en los cambios energéticos) y "k.g" (incremento energético). (\*)

Rtc trófico-calóricos parciales	Rtc asintótico (Kcal)	Tasa "g" (1/t)	Tasa "k.g"	Indice de correlación ( $r^2$ )
Rtc somato-hepático	4586,34	0,2258	0,7438	0,997
Rtc desoves (1 pulso)	2669,97	0,4193	3,2250	0,990
Rtc natación y mantenimiento	3164,58	0,3349	1,1263	0,998
Rtc total anual	9926,99	0,3095	1,4773	0,999

(\*) Aplicación de la ecuación de Gompertz que describe el comportamiento de las curvas de crecimiento (ver Ricker, 1979 p. 705, ecuación 22).

TABLA 16. Requerimientos trófico-calóricos parciales (Rtc) y requerimiento trófico-calórico total correspondientes a un pulso y dos pulsos en los desoves anuales de los individuos de merluza común, ambos sexos, estimados por clases de edad (valores teóricos) y comparación con los valores observados del consumo real de alimentos expresados en Kcal (modelo bioenergético).

Clases de edad	Rtc-crec. somato-hepático	Rtc-natación y mantenimiento	Rtc-desoves 1 pulso	Rtc-desoves 2 pulsos	Rtc-total 1 pulso	Rtc-total 2 pulsos	Consumo real de alimento (*)	Dif. entre cons. real alim. y Rtc total de 1 pulso
0-1	20,64	20,14	—	—	—	—	51	10
1-2	269,78	205,30	—	—	—	—	396	-79
2-3	648,16	568,52	137	275	1354	1491	1338	-16
3-4	908,58	968,40	726	1451	2603	3328	2261	-341
4-5	1237,00	1341,90	1107	2214	3685	4793	3818	133
5-6	1525,13	1692,00	1444	2888	4661	6105	4762	101
6-7	1977,23	2007,90	1750	3500	5735	7485	4802	-933
7-8	2338,23	2254,50	2036	4072	6629	8665	5905	-724
8-9	2718,40	2479,50	2168	4336	7366	9534	8370	1005
9-10	2974,00	2664,00	2300	4600	7938	10238	10373	2435
10-11	3226,00	2825,10	2501	5002	8552	11053	11583	3031
11-12	2977,00	2949,30	2629	5258	8555	11184	12637	4082

(\*) Valores en Kcal totales determinados sobre la base de los datos gravimétricos de los análisis de los contenidos estomacales recalculados al momento de ingestión de alimento según los grupos de especies integrantes del espectro trófico de la merluza común (ver Tabla 1).

TABLA 17. Estimación del consumo real anual de alimento por los individuos de merluza común, ambos sexos, realizada sobre la base de las determinaciones gravimétricas de los contenidos estomacales expresados en peso húmedo (Pg) y calorías (Kcal) según clases de edad y grupos de especies integrantes del espectro trófico; valores ajustados al intervalo medio de longitud-edad obtenidos mediante interpolaciones (N = 44297, período 1965 - 1985).

Clases de edad	ANCHOITAS		MICTOFIDOS		MERLUZAS		OTROS PECES		CALAMARES (1)		CRUSTACEOS (2)		TOTAL Kcal
	Pg	Kcal	Pg	Kcal	Pg	Kcal	Pg	Kcal	Pg	Kcal	Pg	Kcal	
0-1	—	—	—	—	—	—	10,9	12,3	18,3	21,9	18,3	16	51
1-2	43,8	65,7	3,7	6,2	18,3	20,4	18,3	20,4	18,3	21,9	292,0	262	396
2-3	394,2	591,3	73,0	124,1	21,9	24,5	29,2	37,7	29,2	35,0	584,0	525	1338
3-4	602,3	903,4	219,0	372,3	36,5	40,9	197,1	220,0	138,7	166,4	620,5	558	2261
4-5	613,2	919,8	372,0	634,0	146,0	163,5	715,4	801,3	711,8	859,1	489,0	440	3818
5-6	500,1	750,1	183,6	311,0	328,5	367,9	956,3	1071,6	1682,7	2019,0	270,0	243	4762
6-7	438,0	657,0	91,3	155,0	657,0	735,8	160,6	179,9	2409,3	2891,0	204,4	184	4802
7-8	372,3	558,5	43,8	75,0	1460,0	1635,2	18,3	20,5	2920,0	3504,0	124,0	112	5905
8-9	365,0	547,5	7,3	12,4	2409,0	2698,1	—	—	4197,5	5037,0	83,9	76	8370
9-10	365,0	547,5	—	—	3011,3	3372,0	—	—	5329,0	6395,0	65,7	59	10373
10-11	365,0	547,5	—	—	3504,0	3924,5	—	—	5876,5	7052,0	65,7	59	11583
11-12	365,0	547,5	—	—	4015,0	4497,0	—	—	6278,0	7534,0	65,7	59	12637
12-13	365,0	547,5	—	—	4416,5	4945,0	—	—	6643,0	7972,0	65,7	59	13524

(1) Principalmente *Illex argentinus*.

(2) Principalmente especies de hipéridos y eufaúsidos.

TABLA 18. Estimación mediante un procedimiento de extrapolación de las biomásas instantáneas (B. inst.) de merluza común determinadas por el método de área barrida a partir de los datos de varias campañas de pesca exploratoria y de la densidad efectiva de pesca obtenida de las capturas comerciales (período 1970 - 1987).

Años	Captura total (tm)	Densidad efectiva de pesca (1)	Esfuerzo efectivo de pesca (2)	Extrapolación B. inst. por área barrida (tm)	B. inst. calculada por área barrida (tm)
1970	101.700	6,20	17,44	4.531.163	3.700.000 (3)
1971	116.400	6,28	18,54	4.589.629	
1972	139.300	6,35	21,94	4.640.788	
1973	183.700	5,68	32,34	4.151.130	
1974	172.600	5,04	34,25	3.683.397	
1975	125.700	4,83	26,02	3.529.922	
1976	226.700	4,30	52,67	3.142.581	
1977	350.700	4,16	84,35	3.040.264	
1978	426.100	4,33	98,41	3.164.506	3.900.000 (4)
1979	464.800	4,04	115,05	2.952.564	3.900.000 (4)
1980	364.400	3,93	95,27	2.872.172	
1981	332.900	3,54	94,04	2.587.148	
1982	351.900	3,22	109,29	2.353.282	
1983	336.800	3,42	98,48	2.499.449	2.499.449 (5)
1984	239.900	4,36	55,02	3.186.430	
1985	349.300	3,38	103,34	2.470.215	
1986	360.000	2,92	123,29	2.134.032	
1987	410.000	2,61	157,09	2.400.785	

(1) En kg/HP x h, según Otero y Verazay, 1986 Tabla 2.

(2) En millones HP x h, según Otero y Verazay, 1986 Tabla 2.

(3) Según Castello, 1974 p. 8.

(4) Según Otero et al., 1983 p. 48.

(5) Según Bezzi et al., 1986 Tabla 4.

Tabla 19. Biomosas instantáneas anuales por clases de longitud total ( $i=5$  cm) expresadas en número de individuos ( $N \times 10^3$ ) de merluza común (población mixta), período 1980 - 1987, con la determinación de los valores promedio de las tasas Z (mortalidad total), M (mortalidad natural) y E (explotación por pesca).

Lt-cm	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978
15	2313721	1887277	1655953	1281056	1309511	938413	1078619	1573804	1309889
20	2019626	1681840	1503948	1195037	1197494	877332	1003851	1430654	1218369
25	1740687	1482185	1352622	1104868	1073838	815277	928004	1289160	1125048
30	1476039	1288589	1200579	1007723	966330	750756	848072	1145123	1023826
35	1221236	1097642	1044762	898261	842795	678107	743104	978079	885488
40	970662	906523	880351	761039	703035	589612	607878	760671	685619
45	739151	724981	714223	597924	550636	490413	479354	539752	479229
50	550484	566570	578101	459400	422121	401937	383124	385454	343622
55	400471	431671	445825	363218	333379	330730	310495	288124	268605
60	274698	313616	337540	285321	258278	267044	247252	212862	211175
65	170658	210115	239701	217768	185290	206108	187835	147600	159220
70	89274	121484	150550	153767	118743	145551	130531	90502	110071
75	31871	50564	71455	88785	58728	84169	73697	41935	61357
TASAS									
Z	0,64	0,56	0,52	0,44	0,51	0,44	0,44	0,53	0,45
M	0,62	0,55	0,50	0,42	0,48	0,42	0,43	0,50	0,43
E	0,037	0,008	0,009	0,050	0,055	0,045	0,018	0,566	0,038

Tabla 19. Continuación.

Lt-cm	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
15	1539600	981307	1217859	751214	748151	989885	1040397	801566	1434731
20	1413615	925644	1111365	727719	719834	921976	963318	751223	1455165
25	1286167	866126	1002988	701793	684821	851722	882785	713720	1459009
30	1149638	800757	882937	663306	638234	776333	796213	661357	1436143
35	969209	710324	728142	577663	542645	676463	679250	573694	1277143
40	712273	559134	526908	428774	408626	545102	506103	435284	863249
45	468953	398593	350685	286020	287715	426998	346974	301864	385693
50	323635	301291	250446	207814	222388	347978	258129	221231	128428
55	239690	245405	189504	170203	190713	287060	202033	177170	69761
60	173455	202675	141899	145501	167278	231515	155449	143749	50898
65	128854	163844	99717	125023	144534	178799	114010	113412	34213
70	83763	124464	62776	104165	119303	127106	76348	83623	22513
75	42515	80312	30854	79066	88196	74591	41030	51920	1352
TASAS									
Z	0,50	0,40	0,55	0,33	0,34	0,42	0,48	0,42	0,44
M	0,47	0,38	0,36	0,31	0,32	0,41	0,44	0,38	0,18
E	0,060	0,045	0,347	0,075	0,025	0,026	0,069	0,108	

TABLA 20. Valores anuales por clases de Lt ( $i = 5$  cm) de la tasa de mortalidad total (Z) de la merluza común (población mixta) determinados sobre la base del análisis de cohortes (período 1970 - 1987).

Lt-cm	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978
15	0,62	0,56	0,50	0,42	0,48	0,42	0,43	0,50	0,43
20	0,62	0,56	0,51	0,43	0,49	0,42	0,43	0,50	0,44
25	0,62	0,56	0,51	0,44	0,50	0,42	0,44	0,50	0,44
30	0,63	0,57	0,52	0,46	0,51	0,43	0,45	0,52	0,47
35	0,66	0,59	0,54	0,50	0,54	0,47	0,58	0,63	0,63
40	0,71	0,62	0,59	0,61	0,63	0,54	0,67	0,83	0,85
45	0,70	0,62	0,60	0,69	0,68	0,56	0,61	0,82	0,85
50	0,65	0,59	0,55	0,56	0,57	0,50	0,52	0,64	0,59
55	0,63	0,57	0,53	0,50	0,49	0,46	0,48	0,56	0,49
60	0,63	0,56	0,52	0,46	0,51	0,45	0,46	0,54	0,47
65	0,62	0,56	0,51	0,44	0,50	0,44	0,45	0,52	0,45
70	0,62	0,56	0,51	0,43	0,50	0,44	0,44	0,52	0,45
75	0,62	0,56	0,51	0,43	0,49	0,43	0,43	0,51	0,44
	Valor inicial de Z y del promedio de M para la entrada en el análisis de cohortes.								
Z	0,64	0,56	0,52	0,44	0,51	0,44	0,44	0,53	0,45
M	0,62	0,55	0,50	0,42	0,48	0,42	0,43	0,50	0,43

TABLA 20. Continuación.

Lt-cm	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
15	0,47	0,39	0,49	0,32	0,34	0,43	0,44	0,38	0,18
20	0,47	0,40	0,49	0,32	0,34	0,44	0,45	0,38	0,19
25	0,48	0,40	0,50	0,33	0,34	0,44	0,47	0,40	0,25
30	0,52	0,43	0,57	0,40	0,35	0,46	0,49	0,43	0,28
35	0,69	0,55	0,74	0,67	0,38	0,60	0,67	0,66	0,71
40	1,00	0,87	1,02	0,99	0,43	0,71	0,97	0,90	1,40
45	0,89	0,75	0,83	0,85	0,74	0,58	0,77	0,81	1,95
50	0,67	0,53	0,63	0,54	0,91	0,48	0,57	0,56	1,25
55	0,56	0,45	0,54	0,42	0,68	0,46	0,52	0,46	0,56
60	0,51	0,41	0,53	0,37	0,46	0,45	0,49	0,44	0,56
65	0,49	0,40	0,52	0,34	0,37	0,44	0,48	0,41	0,55
70	0,48	0,39	0,50	0,33	0,34	0,43	0,46	0,41	0,39
75	0,48	0,39	0,49	0,32	0,33	0,42	0,46	0,40	0,46
	Valor inicial de Z y del promedio de M para la entrada en el análisis de cohortes.								
Z	0,50	0,40	0,55	0,33	0,34	0,42	0,48	0,42	0,44
M	0,47	0,38	0,36	0,31	0,32	0,41	0,44	0,28	0,18

TABLA 21. Estimaciones de biomazas instantáneas de merluza común (población mixta) por los procedimientos del análisis de cohortes (AC) y del método de área barrida (AB) por clases de Lt ( $l = 5$  cm) para los años 1981, 1982 y 1983 expresadas en N individuos  $\times 10^3$  con los coeficientes de corrección anuales (CCA) y promedio (CCP) para los mismos años con la desviación típica (S) correspondiente.

Lt-cm	1981			1982			1983			1981 - 1983	
	Biomasa en N		CCA	Biomasa en N		CCA	Biomasa en N		CCA	CCP	S
	AC	AB		AC	AB		AC	AB			
15	1.212.859	12.561	0,01	751.214	28.360	0,04	748.151	228.404	0,31	0,12	0,165
20	1.111.365	99.491	0,09	727.719	97.792	0,13	791.834	459.505	0,63	0,28	0,301
25	1.002.928	229.122	0,23	701.793	405.585	0,58	684.821	452.254	0,66	0,49	0,229
30	882.997	377.229	0,43	663.306	890.881	1,34	638.234	548.305	0,85	0,87	0,455
35	728.142	947.559	1,30	577.663	991.543	1,72	542.475	1.041.367	1,91	1,64	0,312
40	526.908	1.513.169	2,87	428.774	960.874	2,24	408.626	1.056.170	2,50	2,54	0,317
45	350.685	854.979	2,44	286.020	527.325	1,84	287.715	521.613	1,81	2,03	0,355
50	250.446	270.792	1,08	207.814	222.008	1,07	222.388	227.966	1,03	1,06	0,026
55	189.504	116.206	0,61	170.203	124.174	0,72	190.713	136.339	0,71	0,67	0,058
60	141.099	73.970	0,52	145.501	101.453	0,69	167.278	99.248	0,59	0,64	0,078
65	99.717	43.930	0,44	125.023	62.878	0,50	144.534	51.391	0,35	0,43	0,075
70	62.776	27.481	0,43	104.165	29.067	0,28	119.303	38.296	0,32	0,34	0,078
75	30.854	22.231	0,72	79.066	24.302	0,31	88.196	25.318	0,28	0,44	0,246

TABLA 22. Simulación en toneladas métricas de las biomásas anuales consumidas (captura trófica) por los efectivos de merluza común integrados por individuos con tallas de 15 - 80 cm Lt según los grupos específicos del alimento principal, período 1970 - 1986.

Años	ANCHOITAS	MICTOFIDOS	MERLUZAS	Ol. PECES	CALAMARES	CRUSTACEOS
1970	6.162.425	1.753.708	1.022.404	979.693	2.580.262	9.773.167
1971	5.775.943	1.534.497	1.139.713	1.292.210	2.532.589	8.855.192
1972	5.450.304	1.127.109	1.133.453	989.354	2.884.909	8.142.843
1973	4.702.332	1.368.750	1.013.934	1.087.043	2.521.748	6.334.597
1974	4.400.987	1.229.795	903.090	771.318	2.222.960	6.440.717
1975	3.713.269	1.102.318	892.013	719.594	2.242.232	5.167.922
1976	3.845.713	1.119.929	866.269	709.188	2.120.832	5.555.570
1977	4.791.793	1.373.623	815.315	745.588	2.005.338	7.276.343
1978	3.600.241	1.201.339	808.429	699.318	1.955.092	6.403.927
1979	4.546.290	1.238.570	769.092	708.184	1.862.444	7.011.653
1980	3.491.304	989.856	766.527	613.937	1.836.794	5.061.894
1981	3.833.507	1.046.105	637.386	569.374	1.461.810	6.082.305
1982	2.455.545	686.466	562.137	455.786	1.333.357	3.532.229
1983	2.574.878	540.419	585.621	462.214	1.387.117	3.729.030
1984	3.508.434	1.012.240	802.361	652.959	1.978.125	5.055.538
1985	3.244.715	899.258	595.194	523.892	1.436.242	4.915.191
1986	2.756.111	769.453	556.157	461.345	1.327.396	4.014.803

TABLA 23. Simulación en toneladas métricas de las biomásas anuales de los efectivos de merluza común integrados por individuos de 15 - 80 cm Lt y de la biomasa total de alimento consumido, con la indicación del cociente trófico correspondiente (período 1970 - 1986).

Años	Biomásas de merluza consumida (BM)	Biomásas de alimento consumido (BA)	Cociente trófico
1970	7.278.258	22.271.659	1 : 3,06
1971	6.844.346	21.130.144	1 : 3,09
1972	6.701.127	19.837.972	1 : 2,96
1973	5.677.989	17.028.404	1 : 3,00
1974	5.269.463	15.968.867	1 : 3,03
1975	4.675.003	13.837.348	1 : 2,96
1976	4.889.313	14.217.501	1 : 2,91
1977	5.302.848	17.008.000	1 : 3,21
1978	4.702.241	14.668.342	1 : 3,12
1979	5.132.141	16.136.233	1 : 3,14
1980	4.120.017	12.760.312	1 : 3,10
1981	4.340.604	13.630.481	1 : 3,14
1982	3.695.786	9.025.560	1 : 2,44
1983	3.113.499	9.281.279	1 : 2,98
1984	4.258.073	13.009.659	1 : 3,06
1985	3.774.430	11.614.492	1 : 3,08
1986	3.208.128	9.855.265	1 : 3,07

## ANNEXES

## a) LIST OF FIGURE LEGENDS

Map. Delimitation of sampling areas of common hake stocks distributed in the Argentinian Continental Shelf, with the indication of seasonal migration routes ( A and B = regular sampling; C= occasional sampling).

Fig. 1. Schematic disposition of gastrointestinal tract in a common hake adult (70 cm TL). A = coelomatic cavity; B= empty stomach; C= stomach replete with food (CI = 30%); D = horizontally extended intestine; E= oesophagus; Ec = cardiac stomach; F = fundus; H = liver; Ia = anterior intestine; Im = medium intestine; Ip = posterior intestine; P = pericardium.

Fig. 2. Distribution of the quotient between stomach and intestine weights (EI) of common hake by total length classes. Predictive regression, linear fitting:  $a = 0.069$ ;  $b = 4.299$ ;  $r = 0.68$ .

Fig. 3. Predictive regression of the relation between maximal stomach content weight (CE/g) and size increase of common hake individuals (both sexes), by total length classes. Exponential fitting:  $a = 7.65$ ;  $b = 6.25$ ;  $r = 0.99$ .

Fig. 4. Ascending and dispersion movements of common hake (M) and anchovy (A) schools by different depths (bathymetric zones) during the interval 20:00 -24:00.h Graph obtained on the basis of echograms provided by Eng. Adrian Madirolas during the cruise of FRV "Cap. Oca Balda", INIDEP, December 1988 along 43°40'S.

Fig. 5. Descending movements and concentration times of common hake (M) and anchovy (A) schools by different times and depths (bathymetric zones) during the interval 06:00 - 14:00.h Graph obtained on the basis of

echograms recording during summer months in the area 38° - 42°S.

Fig. 6. Chronogram of the retrospective and prospective moments between intake and gastric evacuation of ingested anchovies obtained on the basis of stages 1 and 2 described in the second food gastric digestion scale in Chap. 4.2.1.

Fig. 7. Gastric digestion velocity of mictophids by two different size groups of common hake (30-39 cm TL and 40-49 cm TL; CE/g = stomach content in grams). Functional regression, exponential fitting: 1st group,  $a = 96.5$ ;  $b = -0.136$  and  $r = 0.79$ ; 2nd group,  $a = 213.04$ ;  $b = -0.187$  and  $r = 0.78$ .

Fig. 8. Seasonal variation of total body weight (Pt g) by age classes (1-12) in common hake individuals, both sexes (mixed population).

Fig. 9. Development of annual instantaneous growth rate (total body weight, CP) of common hake individuals by age classes and sexes. Application of ANOVA method: F sexes = 114.3; F ages = 501.01; F corrected sexes = 13,940.30.

Fig 10. Development of the annual cycle of gains and losses in total body weight of common hake (males and females) by means of the annual instantaneous growth rate (CP) by age classes (1-12) and seasons (P=spring; V= summer; O= autumn; I= winter).

Fig. 11. Distribution of the condition factor (C) by length classes (Lt cm) in common hake individuals, both sexes; the separation between juveniles (J) and adults (A) sectors is marked by a vertical line.

Fig. 12. Distribution of metabolic index "Surface/body weight" by length classes in common hake individuals, both sexes, (N= 705); the arrow shows the change between juveniles and adults (sector 2) with tendency to stabilize the values of this index in the second sector.

Fig. 13. Seasonal variation of total lipid contents in common hake individuals by length classes (both sexes and entire body). Predictive regression (spring:  $a = 0.308$  and  $b = 0.623$ ; summer:  $a = 0.640$  and  $b = 0.305$ ; autumn:  $a = 1.630$  and  $b = 0.120$ ; winter:  $a = 0.850$  and  $b = 0.232$ ).

Fig. 14. Seasonal variation of total caloric contents in common hake individuals (both sexes and entire body) by length classes. Predictive regression (Spring:  $a = 8.82 e^{-2}$  and  $b = 2.94$ ; summer:  $a = 1.21 e^{-2}$ ; autumn:  $a = 1.31 e^{-2}$  and  $b = 2.82$ ; winter:  $a = 1.53 e^{-2}$  and  $b = 2.76$ ).

Fig. 15. Seasonal variation of total body caloric contents (Kcal) by age classes (1-12) in common hake individuals (both sexes).

Fig. 16. Cyclical development by age classes (1-11) and seasons of gains and losses in total body weight of common hake individuals (both sexes) determined by means of the calculation of daily instantaneous growth rates (Cd - Peso). (P=spring; V= summer; O= autumn; I= winter).

Fig. 17. Cyclical development by age classes (1-11) and seasons of gains and losses in total body weight of common hake individuals (both sexes) determined by means of the calculation of daily instantaneous growth rate (Cd-Peso). (P=spring; V= summer; O= autumn; I= winter).

Fig. 18. Comparison of cyclic development of instantaneous growth rates by age classes (1-11) and seasons Cd-Weight (Cd-Peso) and Cd-Calories (Cd-Calorías) of common hake individuals, both sexes. (P=spring; V= summer; O= autumn; I= winter).

Fig. 19. Flow diagram of length (L) and weight (P) growth of common hake individuals (both sexes) developed by means of step calculation of physiological, biochemical and bioenergetic components for the estimation of partial and total annual trophic-caloric requirements.

Fig. 20. Graphical representation with the series of observed (Obs.), theoretical (Teo.) and residuals (Res.) values corresponding to trophic-caloric requirement of somatohepatic growth by age classes in common hake individuals (both sexes, mixed population).

Fig. 21. Graphical representation with the series of observed (Obs.), theoretical (Teo.) and residuals (Res.) values corresponding to trophic-caloric requirement of one batch in the spawning season by age classes in common hake females (mixed population).

Fig. 22. Graphical representation of observed (Obs.), theoretical (Teo.) and residuals (Res.) values corresponding to trophic-caloric requirement of swimming and maintenance expenses by age classes in common hake individuals (both sexes, mixed population).

Fig. 23. Graphical representation of observed (Obs.), theoretical (Teo.) and residuals (Res.) values corresponding to total annual trophic-caloric requirement by age classes in common hake individuals (both sexes, mixed population).

Fig. 24. Comparative graphical representation between the real annual food consumption (Series 1) and the bioenergetic models corresponding to one batch (Series 3) and two batches (Series 2) in common hake individuals during the spawning season (mixed population).

Fig. 25. Comparative graphical representation of common hake biomasses expressed in individual numbers by length classes corresponding to 1983. Estimations by means of three different methods specified in the sectors 1-5 according to one or to combination of both methods (AC= cohort analysis; AB= swept area).

Fig. 26. Estimation of annual food consumption (biomasses in metric tons) of common hake individuals (15-80 TL cm) during 1970-1987, discriminated by different food items

(anchovy, mictophids, other fish, squids, zooplankton crustaceans).

Fig. 27. Comparative graphical representation among annual variation of total commercial catch of common hake (national and international), squids (*Illex*), the CPUE of squids (corresponding to the Japanese fleet) and the squid biomass consumed by common hake stocks (mixed population). Period 1970-1987.

Fig. 28. Comparative graphical representation among annual variation of cannibalism (trophic catch), natural mortality (M), and total commercial catch of common hake (national and international). Period 1970-1987.

#### b) LIST OF TABLE HEADINGS

Table 1. Estimation of daily food ration of common hake individuals stomach contents, gravimetric data ("input"); application of Jones model (1947a) and the Macpherson method (1985). (N = 44,297, period 1965-1987).

Table 2. Estimation of daily food ration (wet weight in grams) for common hake individuals (N= 44,297) by length classes and food species groups; the values without brackets correspond to Jones model (1947a) and between brackets to Macpherson method (1985).

Table 3. Growth parameters values in total length of common hake individuals separated by sexes and latitudinal fishing areas; application of the von Bertalanffy equation. Data from different authors, period 1973-1983.

Table 4. Annual instantaneous growth rates in length (CL) and weight (CP) in common hake individuals calculated by sexes and age classes, corresponding to 1973 (basic data from Wysokinski, 1977).

Table 5. Annual and seasonal *a* and *b* values of

the length-weight relationship in common hake individuals corresponding to each sex and both sexes from various samples, period 1977-1987 (A= annual; V= summer; O= autumn; I= winter, data from different authors).

Table 6. Average condition factor values (C) in common hake individuals, both sexes, determined by seasons and latitudinal and bathymetric zones (N= 4,827, period 1978-1979).

Table 7. Monthly hepatosomatic index values (IH) in common hake adults, both sexes, determined by latitudinal- and bathymetric zones (N= 5500, period 1978-1983, INIDEP samples).

Table 8. Monthly gonadosomatic index values (IG) in common hake adults, both sexes, determined by latitudinal- and bathymetric zones (N= 2800, period 1978-1983, INIDEP samples).

Table 9. Average lipid contents (% wet weight) in common hake adults, both sexes, by seasons for entire individual and different parts of body (skin, meat, gonads and liver; basic data from INIDEP).

Table 10. Average protein contents (% wet weight) in common hake adults, both sexes, by seasons for whole individual and different parts of body (skin, meat, gonads and liver; basic data from INIDEP).

Table 11. Growth in body weight (Pt) and total caloric content (Ct) of common hake individuals by seasons of the annual cycle with estimation of daily instantaneous rates (Gd-P= weight; Gd-C= caloric content), period 1986-1987. (0.00 = spring, 0.25 = summer, 0.50 = autumn, 0.75 = winter, 1.00 = spring and so on until age class 12).

Table 12. Gonad weight growth (Pg) and body weight without gonads (Pt - Pg) with the corresponding values of caloric contents (Kcal), food conversion efficiency (Ec%) and trophic

caloric requirement ( $R_{tc}$ ) of somatohepatic growth in common hake individuals by age classes and seasons, period 1986-1987. (0.00 = spring, 0.25 = summer, 0.50 = autumn, 0.75 = winter and so on until class 12).

Table 13. Estimation of trophic-caloric requirement ( $R_{tc}$ ) in common hake females by age classes (3-12) in relation to one batch and two batches during the spawning season.

Table 14. Estimation of trophic-caloric requirement (Kcal) in common hake individuals by age classes and seasons in relation to swimming and somatic maintenance expenditure (average water temperature 6.5 °C). (1.00 = spring; 0.25 = summer; 0.50 = autumn; 0.75 = winter and so on until class 12).

Table 15. Comparison between partial and total trophic-caloric requirements for one batch in the spawning season made on the basis of calculation of instantaneous rate in energetic changes ("g") and energetic increment instantaneous rate ("k.g"). Application of Gompertz equations which describe different types of growth curves (see Chapter 5.3.5).

Table 16. Partial and total trophic-caloric requirements ( $R_{tc}$ ) for one and two batches during the spawning season of common hake individuals estimated by age classes, theoretical values, and their comparison with the actual values of reconstructed food stomach contents expressed in Kcal (bioenergetic model).

Table 17. Estimation of annual food consumption of common hake individuals by different food species groups and by age classes (0-13) on the basis of gravimetric determination of food contents (Pg, wet weight) with the corresponding caloric values (Kcal). (N = 44,427, period 1965-1985).

Table 18. Estimation by means of the extrapolation of instantaneous biomasses (B. inst.) of common hake calculated by the swept-area method from data of various fishing exploratory surveys and also from the effective densities of fishing obtained from commercial catches (1970-1987).

Table 19. Annual instantaneous biomasses by total length classes of common hake stocks expressed in number of individuals ( $N \times 10^3$ ) with estimation of the Z, M and E (fishing exploitation) rates (1970-1987).

Table 20. Estimation of total mortality rate (Z) annual values of common hake stocks by total length classes calculated by means of cohort analysis (1970-1987).

Table 21. Estimation of instantaneous biomasses of common hake stocks by means of cohort analysis (AC) and the swept-area method (AB) by length classes for the years 1981, 1982 and 1983 expressed in number of individuals  $\times 10^3$  with the annual (CCA) and mean (CCP) correction coefficients for the years considered with their corresponding standard deviation (S).

Table 22. Simulation of the annual biomasses in metric tons (trophic catch) consumed by common hake stocks (15-80 cm TL) by food items (anchovies, mictophids, hake, other fish, squids, and crustaceans). 1970-1986.

Table 23. Simulation of the annual biomasses in metric tons of common hake stocks (15-80 cm TL) (BM) and of the total annual trophic catch (BA) with the corresponding trophic coefficient (CT). 1970-1986.

## FE DE ERRATAS

PAGINA	DONDE DICE	DEBE DECIR
14	relativ	relative
20, Fig. 6	borde	bordo
24, 1a. col., 2a. lin.	constitudo	constituído
29, nota pie pag.	Angelescu, 1958	Angelescu <i>et al.</i> , 1958
37, Fig. 14	$E^{-2}$	$e^{-2}$
	b - 2,81	b = 2,81
40, Fig. 17	Cd-P	Cd-C
41, Fig. 18	diarias Cd-P por	diarias Cd-P y Cd-C por
52, 2a. nota pie pag.	alimenot	alimento
54, 2a. col.	Feroe	Faeroe
55, 1a. col.	Feroe	Faeroe
87, Saetersdal..	Atlatic	Atlantic
	perspectives	perspectives
116, Fig. 14	summer:a=1.21 $e^{-2}$	summer:a=1.21 $e^{-2}$ and b=2.81
116, Fig. 17	in total body weight	in total caloric content
	growth rate (Cd-Peso)	growth rate (Cd-Calorías)