

Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero

Volumen 1 - N° 1 - Noviembre 1979

Director: Cap. de Navío (RE) Alberto Oscar CASELLAS
Jefe de Información Científica: Dr. Héctor E. PERALTA
Jefe de Publicaciones Científicas: Rodolfo Luis DESPLATS

ECOLOGIA TROFICA DE LA CABALLA DEL MAR ARGENTINO (Scombridae, *Scomber japonicus marplatensis*)

Parte I. ALIMENTACION Y CRECIMIENTO

por
VÍCTOR ANGELESCU *

CONTENIDO

SUMMARY

INTRODUCCION

1. MATERIAL EXAMINADO Y METODO DE INVESTIGACIONES
 - 1.1 Muestras y muestreo
 - 1.2 Registro de datos biométricos y cálculos estadísticos
2. OCURRENCIA DE LOS CARDUMENES EN LAS AGUAS DEL SECTOR BONAERENSE (HABITAT TROFICO ESTIVAL)
 - 2.1 Distribución diferencial y estacional
 - 2.2 Fluctuaciones estacionales y anuales
3. MORFOLOGIA DEL SISTEMA DIGESTIVO
 - 3.1 Boca y cavidad bucal
 - 3.2 Abertura bucal
 - 3.3 Faringe
 - 3.4 Arcos branquiales
 - 3.5 Esófago
 - 3.6 Estómago
 - 3.7 Intestino y apéndices pilóricos
 - 3.8 Glándulas anexas
4. ALIMENTACION Y REGIMEN ALIMENTARIO
 - 4.1 Espectro trófico específico
 - 4.2 Alimento principal y tipo de régimen alimentario
 - 4.3 Variaciones cuali-cuantitativas y cronológicas
 - 4.4 Cadena alimentaria
 - 4.5 Repleción estomacal y capacidad de ingestión de alimento
 - 4.6 Equivalencias tróficas
5. COMPORTAMIENTO TROFICO Y RELACIONES INTERESPECIFICAS
 - 5.1 Búsqueda e ingestión de alimento
 - 5.2 Desplazamientos diurnos en el plano vertical
 - 5.3 Competidores y predadores
 - 5.4 Parásitos en el conducto gastrointestinal
6. RITMO Y MODALIDAD DE CRECIMIENTO ABSOLUTO DEL CUERPO
 - 6.1 Factor de condición
 - 6.2 Exponente n de la relación largo/peso
 - 6.3 Razones de crecimiento aritmético (RA) y geométrico (RG) en largo y peso
 - 6.4 Ritmo metabólico

CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES

TABLAS

BIBLIOGRAFIA

* Biólogo del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero y miembro de la carrera de investigador científico del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

Trophic Ecology of the Mackerel of the Argentine Continental Shelf. (*Scombridae*, *Scomber japonicus marplatensis*).

Part I. Feeding and growth

VÍCTOR ANGELESCU

SUMMARY

The present study describes the morphology of the digestive system, the feeding and feeding behaviour, and the trophic relationships of the mackerel in the coastal waters region, pelagic zone, along the Province of Buenos Aires. At the same time, this study is completed with a bio-statistical analysis on growth rhythm of body length and body weight of secondary juveniles, pre-adults and adults (65-455 mm total length). All the biological information and statistical data correspond, only to the period November-March and the summer trophic habitat area.

MORPHOLOGY OF THE DIGESTIVE SYSTEM. The most relevant characteristics in this subject are shown mainly in the structure of the gill rakers apparatus developed in order to hold food species with a body diameter of about 1 mm (zooplankton elements), and in the presence of pharyngeal patches, provided with sharp teeth to prevent small preys from escaping (micronekton elements). The great capacity of gastric lodging for preys of larger size (adults of anchovy and silver side fish, small squids) is also important, since when the intake of food takes place, a tube-shaped space is formed from the mouth cavity to the posterior region of the cardiac stomach. The biometric investigations made in relation to the relative growth of different parts of the digestive system lead to the following facts: the mouth diameter and the corresponding quotient show an isometric rhythm of increase with regard to the growth of body length (quotient = 3,7 — 4 %); the increase in length of the jaws diminishes slowly with the growth of the body length (values of quotient, from 15,1 % in juveniles, to 13,9 % in adults); the total number of gill rakers of the first gill arch varies between 36-48 and tends to stabilize in pre-adults and adults from classes of 215-235 mm; the intestinal quotient is maintained above 1 within the range of a reduced variation and the adults present the highest value (1,20); finally, the coelomatic quotient between 43,6-48 %, reaches its maximum values in adults from classes of 285-305 mm onwards.

FEEDING AND TYPE OF DIET, FEEDING BEHAVIOUR. The investigations made on this subject have completed the knowledge about the specific integration of the trophic spectrum of mackerel in the habitat that corresponds to the summer months, which includes food species from copepods to small fish and small squids; the main food, consisting of calanoid copepods and anchovies derives from two different communities of the pelagic neritic zone: the planktonic community with the meso-zooplanktonic elements, and the nektonic community with micronekton elements. The feeding appears to be of a mixed type and with a different strategy of food obtention: a plankton feeder by a filtering process, and a small carnivorous by catching preys of larger size. This characteristic leads to the diversification and extension of the food chain to the type of a "food web", specially in the case of adults. From the ecological standpoint, there is coincidence in time and space between the feeding habitat and the spawning and nursery area of the anchovy, thus allowing a permanent trophic availability of this species in each stage of development, i.e. eggs, larvae, postlarvae, juveniles and adults. The fact that the mackerel occupies several trophic levels in the pelagic ecosystem shows a high ecological adaptation, to which it should be added the morphological adaptation of the digestive system in relation to the modality of obtaining and intaking food species of different sizes.

The results of the investigations on these subjects reveal some qualitative and quantitative characteristics, such as: the size of the food species expressed by the relation "maximum diameter/body length", varies according to the specific integration of the trophic spectrum, between 0,6/1 — 20/140 mm; the consumption of crustaceans of zoo-

plankton and ichthyoplankton species is verified in all sizes of the consumer and the amount increases in direct relation to the growth of body length of the consumer, specially in the case of sergestids and chaetognaths and postlarvae of fish of micronekton; the trophic selectivity becomes evident in adults by the consumption of secondary juveniles and adults of anchovy and small squids, which are available due to the consumer's high capacity of ingestion and stomach lodging; the quotient of stomach repletion ranges from 5 to 22% when natural food and bait are considered, and from 7 to 13% for natural food alone; the predator-prey size relationship, in the case of ichthyophagy, shows values between 33 and 43 % when it feeds on adults of anchovy; the trophic equivalents established on a standard basis of interspecific comparison of the natural food and their gravimetric and caloric values assign the first place to the adults of anchovy, followed in decreasing order by their own secondary juveniles, jack mackerel, squids, zooplankton crustaceans and finally to chaetognaths; the main trophic activity of search and ingestion of food takes place during daylight, especially as regards particulate feeding (catching of prey) and the region where food is obtained is confined to the layer between the levels of 5-40 m approximately.

GROWTH. The statistical analysis of the parameters considered, particularly the exponent n of the length-weight relation, the arithmetic and geometric growth rate A and G and the metabolic rate as a function of the relation surface-weight, demonstrate that in the mackerel's life cycle there exists a short critic period of change in the growth rate of the body corresponding to the individuals of classes 185-235 mm. From the physiological point of view, this period corresponds to the first sexual maturity, and according to the limits of sizes it is situated theoretically between the age group 0-1. From the length class of 245 mm, onwards, i.e. individuals of the 1st and 2nd year, a faster rate in weight growth than in body length takes place, this is also verified by the arithmetic and geometric growth rates A and G in length and weight, by classes of older ages. Due to this change, the body of adults becomes torpedo-shaped with an increasing degree of plumpness as they approach the asymptotic length. At the same time, there exists a coincidence between the period of change and the moments of stabilization of the number of gill rakers and the gradual decrease in the rate of the 2nd section of the metabolic curve. There also exists, during the adults' life cycle, a period of transitory stationary changes in the growth rate and body shape between stages of body condition, related to the spawning period during the summer top months and the cycle of migrations between the shore waters and the open ocean.

The main conclusions, which can be gathered from investigations carried out on this subject, are detailed as follows: the condition factor C , determined for summer months and classes of 65-465 mm, varies between the limits of 0,55 and 1,08 and shows a positive correlation with regard to the increase in body length; between the condition factor and the lipids contained in the muscular tissue of adults, there exists a direct relation, the highest values corresponding to the months of beginning and end of summer ($C = 0,98$; lipids = 17-25 %) and the lowest to the months during which mass spawning takes place ($C = 0,94$; lipids = 2,5 %); the exponent n of the body length-weight relation, presents values above 3, in adults as well as secondary juveniles; a temporary decrease below 3 happens only in adults, coincident with the month of mass spawning ($n = 2,96$); among the values of the exponent n of specific character, small variations are observed; the least values correspond to individuals in way to their first sexual maturity ($n = 3,09$) and also to adult females ($n = 3,35$) as compared to adult males ($n = 3,42$); between the first and second year, the individuals reach over 70 % of total body length with regard to the corresponding average of age class VIII (42,63 cm); the increase in weight, in the second year of age, represents 38 % of the medium weight of class VIII (808,24 g); the rhythm of increase of the following classes is more sustained and of a lower annual differentiation than that of growth in length; the value of 3,19 in the relation between the geometric rates (G) of the growth in weight and in length, lies within the limits of the values of the specific exponent n and thus corroborates the sustained rhythm of increase in weight above the one of body length for individuals of age classes II-VIII; the metabolic rhythm, calculated on the basis of the constant $A = 7,93$ for the totality of classes (65-455 mm) shows, for the secondary juveniles an average of 3,62 and for the adults an average value of 1,15; the decrease tends to stabilize in individuals of larger sizes next to asymptotic length; the separation sector between both sections of the metabolic curve is limited between the classes of 185-235 mm and, within the specific life cycle, corresponds to the beginning of the first sexual maturity.

Introducción

El presente trabajo constituye la parte inicial de un amplio programa de investigaciones referente a las "Relaciones tróficas interespecíficas en el ecosistema pelágico del Sector Bonaerense, Mar Epicontinental Argentino", con aplicación a la explotación pesquera. Dentro del programa considerado, se asignó mayor prioridad a las especies anchoíta (*Engraulis anchoita*), caballa (*Scomber japonicus marplatensis*) y merluza (*Merluccius hubbsi*), en razón de que ocupan un destacado lugar, tanto en la bioeconomía del Mar Argentino como en la economía pesquera del país. Las investigaciones desarrolladas a este respecto en los años anteriores y a desarrollar en los próximos, tienen como objetivo principal las siguientes finalidades:

- establecer el esquema cronológico y espacial de las relaciones tróficas entre la anchoíta, caballa y merluza sobre la base del estudio de la ecología trófica de cada una de estas tres especies;
- conocer los sistemas tróficos básicos de bio-producción y estimar las cantidades de alimento consumido para convertirse en biomasa de efectivos de anchoíta, caballa y merluza existentes en determinados momentos en el mar o equivalentes a las capturas comerciales; y
- esbozar un plan de ordenación pesquera apoyado en los conocimientos de las relaciones tróficas interespecíficas, con mayor incidencia en la explotación de los efectivos de anchoíta.

Las investigaciones que abarcan temas de esta índole se iniciaron en la Argentina desde hace más de 20 años, las primeras en colaboración con la desaparecida Dra. María L. Fuster de Plaza y, a partir del año 1961, se conectaron con el muestreo bioestadístico regular del ex Instituto de Biología Marina de Mar del Plata. Los resultados preliminares obtenidos de las investigaciones llevadas a cabo en el lapso de los años 1960-1970, permitieron comprobar que de las tres especies mencionadas, la anchoíta desempeña el papel de mayor magnitud bioeconómica en el sistema trófico-pesquero de una gran extensión del Mar Argentino, es decir de una "especie clave", en el mecanismo de bio-producción de efectivos de especies de peces comerciales situadas en niveles tróficos superiores (Angelescu y Fuster de Plaza, 1962; Angelescu y Cousseau, 1967). Al mismo tiempo, estos resultados evidenciaron que existe una gran coincidencia espacial durante los meses de la estación cálida del

año entre el área de distribución de los cardúmenes de adultos, postlarvas y juveniles de anchoíta y la región del habitat trófico de la caballa en las aguas costeras y de plataforma del Sector Bonaerense.

Dadas estas circunstancias, se consideró oportuno sintetizar mediante la presente publicación los conocimientos logrados de las investigaciones desarrolladas sobre la ecología trófica de la caballa por parte del ex Instituto de Biología Marina y el actual Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), complementando los conocimientos con respecto a la morfología del sistema digestivo y al crecimiento absoluto de esta especie en los estadios de juvenil secundario, pre-adulto y adulto. Por otra parte, se reunió mayor información de datos de la bibliografía internacional sobre las especies de Scombridae, en lo concerniente a los problemas relacionados con la biología de la especie del Mar Argentino, en particular aquellos que no se hallan aún completamente elucidados.

Con el propósito de disponer de patrones de comparación de índole bioquímica y bioenergética, el programa biológico se conectó de manera parcial a un programa bioquímico en lo referente a las determinaciones de la composición química proximal de las especies consumidoras, en este caso la caballa, y de las especies alimento, complementado con ensayos de digestión enzimática "in vitro" sobre algunas especies alimento. Las investigaciones analíticas se llevaron a cabo por los Dres. V. J. Moreno y J. E. Aizpún de Moreno, y las de digestión enzimática por el Lic. R. H. Calabrese, todos miembros integrantes del personal científico del INIDEP.

AGRADECIMIENTOS

Gran parte de las investigaciones biológicas y bioquímicas se realizaron con el apoyo financiero de dos subsidios acordados por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (Nº 7122/1975-77) por lo cual se expresa aquí el agradecimiento a la Presidencia de dicho Consejo, e igualmente a la Dirección del INIDEP y a todas las personas que han participado en las investigaciones y la realización del trabajo, en particular a:

Profesora María B. Cousseau y Técnico Juan J. Buono, por el suministro de datos del muestreo bioestadístico regular del INIDEP;

Dres. Fernando C. Ramírez y Enrique E. Boschi y Lics. Jorge L. Fenucci y Mónica Müller, de

INIDEP, por la identificación taxonómica de especies de microcrustáceos y de sus estadíos larvales encontrados en el contenido estomacal de caballa;

Licenciado Carlos Gregorio y calculista científica Sra. Elizabet Petrocelli, de INIDEP, por el desarrollo y ejecución del programa computacional; y

Técnico Alejandro Anganuzzi, INIDEP, por el apoyo en los cálculos estadísticos y elaboración de datos.

1. Material examinado y método de investigaciones

1.1 MUESTRAS Y MUESTREO. Los datos básicos utilizados para las investigaciones desarrolladas durante el período 1975-78 proceden en su mayoría del examen de muestras y submuestras obtenidas del muestreo bioestadístico regular llevado a cabo por el ex Instituto de Biología Marina y el actual Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), con material biológico extraído al azar de los desembarques de pesca comercial de caballa en el Puerto de Mar del Plata. El muestreo consiste principalmente en mediciones de longitud y peso del cuerpo con agrupamiento por clases de Lt ($i = 10$ mm), y determinaciones de los sexos y del estado de desarrollo gonadal. Además, se obtuvieron dos muestras de las capturas ocasionales de caballa por el B/I "Shinkai Maru", de bandera japonesa, en su primera y cuarta campaña de pesca exploratoria del año 1978 en la región norte de la plataforma continental argentina, y también varias muestras de caballas importadas de Brasil y proporcionadas por la fábrica conservera "Casca-bel" de Mar del Plata.

En la Tabla N° 1 se da el detalle numérico con respecto a las fechas y procedencia del material examinado, tipo de muestra y sus principales características biológicas y estadísticas y a su destino de investigaciones adicionales (recuentos merísticos y análisis bioquímicos).

1.2 REGISTROS DE DATOS BIOMÉTRICOS Y CÁLCULOS ESTADÍSTICOS. En las investigaciones biológicas y biométricas y la evaluación de los datos se siguieron los métodos ya utilizados en el período de los años 1960-68 (Angelescu y Gneri, 1965; Gagliardi y Cousseau, 1968), como también los conceptos y métodos expuestos en algunos trabajos japoneses referentes a especies del género *Scomber* (Suzuki, 1974; Yasuda, 1960a-d) y en los documentos publicados por la FAO (Organización de la Alimentación y Agricultura de las Naciones Unidas) referentes a las especies del género *Rastrelliger* en particular (Holt, 1959; Jones y Rosa, 1965), y a in-

vestigaciones aplicadas a recursos pesqueros en general (Holden y Raitt, 1974).

En el material estudiado se realizaron por cada individuo registros numéricos de datos merísticos (aletas DI + DII; P; pínulas; branquispinas) y mediciones de longitud y peso; luego se determinaron e interpretaron de manera bioestadística las siguientes relaciones:

- Largo standard (Lst)/largo total del cuerpo (Lt) para calcular la ecuación y confeccionar el gráfico y la tabla de conversión entre ambas mediciones;
- Diámetro de la boca (B1)/largo standard (Cociente bucal CB);
- Largo de la mandíbula (B2)/largo standard (Cociente mandibular CM);
- Largo de la cavidad del cuerpo (Lcc)/largo standard (Cociente celomático CC);
- Número total de branquispinas del primer arco branquial/largo total del cuerpo; y
- Peso del contenido estomacal (Pce)/peso total del cuerpo (Cociente de repleción estomacal CR).

Además del cálculo de estas relaciones y de sus regresiones y correlaciones correspondientes, se calcularon y/o se analizaron estadísticamente los siguientes parámetros de crecimiento del cuerpo:

- Factor de condición C por clases de Lt ($i = 10$ mm), sexos y meses de la estación cálida del año;
- Exponente n de la relación largo/peso ($P = cL^n$) como valor específico y por tramos de la curva largo/peso (L/P);
- Razones de crecimiento aritmético (RA) y geométrico (RG) del cuerpo;
- Largo infinito o asintótico (L_∞); y
- Ritmo metabólico ($\frac{M}{P}$) de la curva de la constante metabólica A por clases de Lt, en función de superficie y peso del cuerpo.

Para el cálculo de las razones aritmética (RA) y geométrica (RG), se recurrió al procedimiento indicado por Simpson et al. (1960, pp. 375 y 392), y para el cálculo del ritmo metabólico se utilizaron las fórmulas dadas por Gray (1953) y Winberg (1960, pp. 75-76 y 93); la superficie del cuerpo, sin aletas, se determinó mediante la obtención de

moldes en papel de aluminio y posterior cálculo de su superficie en cm².

Los datos correspondientes al material investigado en el período anterior al año 1974 proceden igualmente del muestreo bioestadístico regular del ex Instituto de Biología Marina y se refieren a un número aproximado de 7.600 individuos de caballa (estadios juvenil, preadulto y adulto) de varias temporadas de pesca (1959/60-1966/67).

Finalmente, con respecto a la diferenciación de los grupos de tamaño en la caballa, se adoptó la siguiente clasificación empírica por clases de largo total:

- Juveniles primarios, entre 21 y 60 mm Lt;
- Juveniles secundarios, entre 61 y 180 mm Lt;
- Preadultos, entre 181 y 250 mm Lt; y
- Adultos, desde 251 mm Lt en adelante.

Esta clasificación mantiene en general el mismo tipo de agrupamiento establecido por Watanabe (1970) para la caballa de las costas de Japón (*Scomber japonicus*) sobre la base de las características externas y morfométricas y del ritmo de crecimiento de los principales estadios de desarrollo en el ciclo vital específico.

2. Ocurrencia de los cardúmenes en las aguas del Sector Bonaerense (habitat trófico estival)

2.1 DISTRIBUCIÓN DIFERENCIAL Y ESTACIONAL.

La caballa del Mar Argentino, clasificada como una subespecie de *Scomber japonicus* (*S. japonicus marplatensis*)¹, ocurre en las aguas del Sector Bonaerense, tanto individuos adultos como juveniles, principalmente en los meses de la estación cálida del año (octubre-abril), en las regiones costera e intermedia de la plataforma entre las latitudes de 35° y 40° Sur e isobatas de 5 a 50 brazas. Esta delimitación corresponde al área de distribución estival que incluye, a su vez, las regiones del habitat trófico, de desove y crianza de postlarvas y juveniles las que abarcan en conjunto una superficie aproximada de 155.000 km² (Ciechomski, 1971).

La mayor concentración de los cardúmenes se comprueba, de acuerdo con las capturas de pesca comercial condicionadas por el radio de acción de

las lanchas pesqueras, en la región de las isobatas de 10-40 brazas, comprendida entre las latitudes de 37°30' y 39°30' Sur, con variaciones de carácter mensual, estacional y anual (Angelescu y Gneri, 1965; Chiodi, 1964; Gagliardi y Cousseau, 1968 y 1970; López, 1959). También se conoce la ocurrencia de cardúmenes en las regiones intermedia y externa de la plataforma bonaerense, de aguas profundas y alejadas de la costa a distancias mayores de 100 millas, ubicadas en la zona latitudinal de 39°-40°30' Sur y entre las isobatas de 40-100 brazas, e igualmente en la zona frente al Río de La Plata y del sureste de la costa uruguaya, con mayor frecuencia para individuos juveniles secundarios.

Los primeros cardúmenes llegan a las aguas costeras desde el límite norte del Mar Argentino con rumbo suroeste, a la altura aproximada de la zona Punta Médanos-Faro Querandí (36°50'-37°30' LS) en el período de octubre-noviembre; luego se desplazan en los meses siguientes hacia Mar del Plata y regiones más al sur de Necochea (39°30' LS) y a distancias mayores de la costa. Producido el desove masivo, en el lapso de diciembre-enero, los cardúmenes se retiran paulatinamente del área de pesca costera hacia el noreste y el borde de la plataforma continental y de aquí se dirigen a una región aún desconocida y que presumiblemente corresponde al área de distribución invernal.

No obstante la particularidad de la permanencia estival de la caballa en las aguas costeras del Sector Bonaerense, suelen capturarse en forma esporádica durante los meses de invierno individuos juveniles y adultos en la zona de Mar del Plata-Necochea o detectarse cardúmenes pequeños en alta mar, en el área de pesca de merluza. Se trataría en este caso de individuos y cardúmenes "residuales" que permanecen en aguas fuera de las del "habitat invernal" por alguna razón fisiológica o cambios en las condiciones oceanográficas, hecho ya conocido en la especie *Scomber scombrus* del Atlántico Norte, Mar del Norte y Mar Negro (Banarescu, 1964, p. 801; Demir y Acara, 1955; Kändler, 1954; Popovici y Angelescu, 1954, p. 438; Sette, 1950).

La ocurrencia y permanencia en los meses de verano de los cardúmenes de caballa en las aguas del Sector Bonaerense están condicionadas, entre otros factores, por el proceso de maduración sexual y desove, la disponibilidad y abundancia de alimento y las características térmicas ambientales. Durante el período estival, los cardúmenes se desplazan y dispersan en búsqueda de alimento en la capa superior del mar (0-40 m), por encima de la termoclina y segregados por grupos de tamaño, co-

¹ Respecto a la taxonomía de la caballa del Mar Argentino ver: Angelescu y Gneri (1965), Ciechomski (1971), Gagliardi y Cousseau (1970), López (1959) y Ringuelet y Aramburu (1960).

rrespondiendo este período del año a la fase de vida pelágica de la especie.

Desde el punto de vista oceanográfico, el habitat trófico estival se halla incluido dentro de la región de "aguas costeras" o "aguas de plataforma" del Sector Bonaerense, delimitado por las isotermas de superficie de 15° y 22°C en los meses de verano y con la salinidad que varía entre 30 y 33,70‰ (Brandhorst y Castello, 1971; Lusquiños y Váldez, 1971; Thomsen, 1962). El óptimo térmico de la especie se puede establecer, de acuerdo con los conocimientos actuales en relación con el momento de desove masivo, entre 17° y 20°C (Ciechowski, 1971; Gagliardi y Cousseau, 1970) y el mínimo entre 10° y 12°C, siendo estos últimos valores propios en los meses de invierno (junio-agosto) de las aguas costeras de la zona de Mar del Plata. Capas de agua con temperatura inferior a 10°C constituyen un impedimento en los movimientos de natación y descenso de los cardúmenes, en particular para individuos de tallas grandes, o en la permanencia de los cardúmenes en las regiones del mar que han experimentado perturbaciones hidrometeorológicas bruscas o rompimiento de la termoclina. En sentido ecológico, la caballa del Mar Argentino, se puede considerar como una especie integrante de las comunidades del eupelagial nerítico y oceánico perteneciente al conjunto íctico de especies estenotermas de aguas templadas-cálidas, juntamente con el bonito (*Sarda sarda*), el pez limón (*Seriola lalandei*) y la anchoa azul (*Pomatomus saltatrix*) que se caracterizan por migraciones estacionales de gran amplitud geográfica entre las regiones de aguas costeras y de alta mar.

2.2. FLUCTUACIONES ESTACIONALES Y ANUALES. De las investigaciones realizadas sobre la biología de la caballa y de los registros estadísticos de las capturas por temporadas de pesca (período 1949/50-1977/78), se comprueba la existencia de fluctuaciones de gran amplitud en el tiempo de permanencia de los cardúmenes en las aguas costeras del Sector Bonaerense, como también en la composición de clases de longitud y edad y en el monto de las capturas anuales. Las temporadas de pesca deficiente se caracterizan por una baja representación o casi falta total de clases de tamaño mediano y grande (32-45 cm Lt), o solamente por una escasa presencia de clases de tamaño inferior (20-31 cm Lt) y una irregularidad en la secuencia cronológica y regional de los movimientos de los cardúmenes (Castello y Cousseau, 1976; Cousseau et al., 1977, p. 87; Gagliardi y Cousseau, 1970). Hechos similares han sido observados también en las pesquerías de otras especies de caballa, como

por ejemplo de *Scomber scombrus* de la costa atlántica de América del Norte, del Mar del Norte y del Mar Negro; de *S. japonicus* de la costa atlántica de África del Sur, de *S. japonicus* y *S. tapeincephalus* del Pacífico Norte; y de *Rastrelliger kargata* de las costas de la India².

Las fluctuaciones se deben en general a los cambios en las condiciones hidrometeorológicas en el área de distribución específica, a la mortandad de huevos embrionados y larvas, falta de alimento principal, y a la disminución de los efectivos de desovantes o a la reducción del área de desove. Los cambios ambientales que a veces pueden constituir barreras ecológicas temporarias en la ruta de migraciones hacia las aguas costeras, influyen con toda probabilidad en la cronología del ingreso y egreso de los cardúmenes en la región de desove y del habitat trófico estival, con consecuencias negativas en la duración e intensidad del desove y en la dinámica del reclutamiento de las futuras clases de tamaño comercial.

3. Morfología del sistema digestivo

En líneas generales, la caballa del Mar Argentino guarda el mismo tipo de organización del sistema digestivo que las demás especies del género *Scomber* del Atlántico y Pacífico Norte (Godsil, 1954; Kisinouye, 1923, p. 356; Lozano Cabo, 1958, p. 118; Suyehiro, 1942, p. 113) (Fig. 1).

3.1 BOCA Y CAVIDAD BUCAL. Es amplia, terminal y superior y con la quijada inferior proyectada visiblemente hacia arriba; el dentario, premaxilar y maxilar están revestidos por un tegumento fino y el maxilar, cuando la boca se halla cerrada, se encuentra introducido en una vaina formada por la membrana del hocico. Las tres piezas dentarias, que son de aspecto laminar, presentan el borde ligeramente aserrado, faltando por lo tanto, una verdadera implantación de dientes. El prevomer no

² Mayor información sobre este tópico con respecto a las pesquerías de caballa de otras regiones del mundo, se encuentra en particular en los trabajos de los siguientes autores: Baird, 1978a; Bigelow y Schroeder, 1953 p. 317; Bolster, 1971; Fitch, 1952; Frey, 1971; Gong et al., 1972; Hamre, 1978; Ivanov, 1966; Jackman y Steven, 1955; Jensen, 1930; Kändler, 1954; Kawamura y Fuwa, 1974; Kawasaki, 1971; Kramer, 1969; Kurogane, 1974; Molloy, 1973; Nedelec, 1958; Parrish y Maccall, 1978; Postuma, 1972; Pradhan y Gangadhara Reddy, 1962; Sahrhage, 1964; Sato y Kotaki, 1971; Sette, 1943 y 1950; Takano, 1961; Tanoue, 1958; Taylor et al., 1959; Templeman, 1966; Templeman y Fleming, 1953; Tsujita y Kondo, 1957; Watanabe, 1970 y 1972.

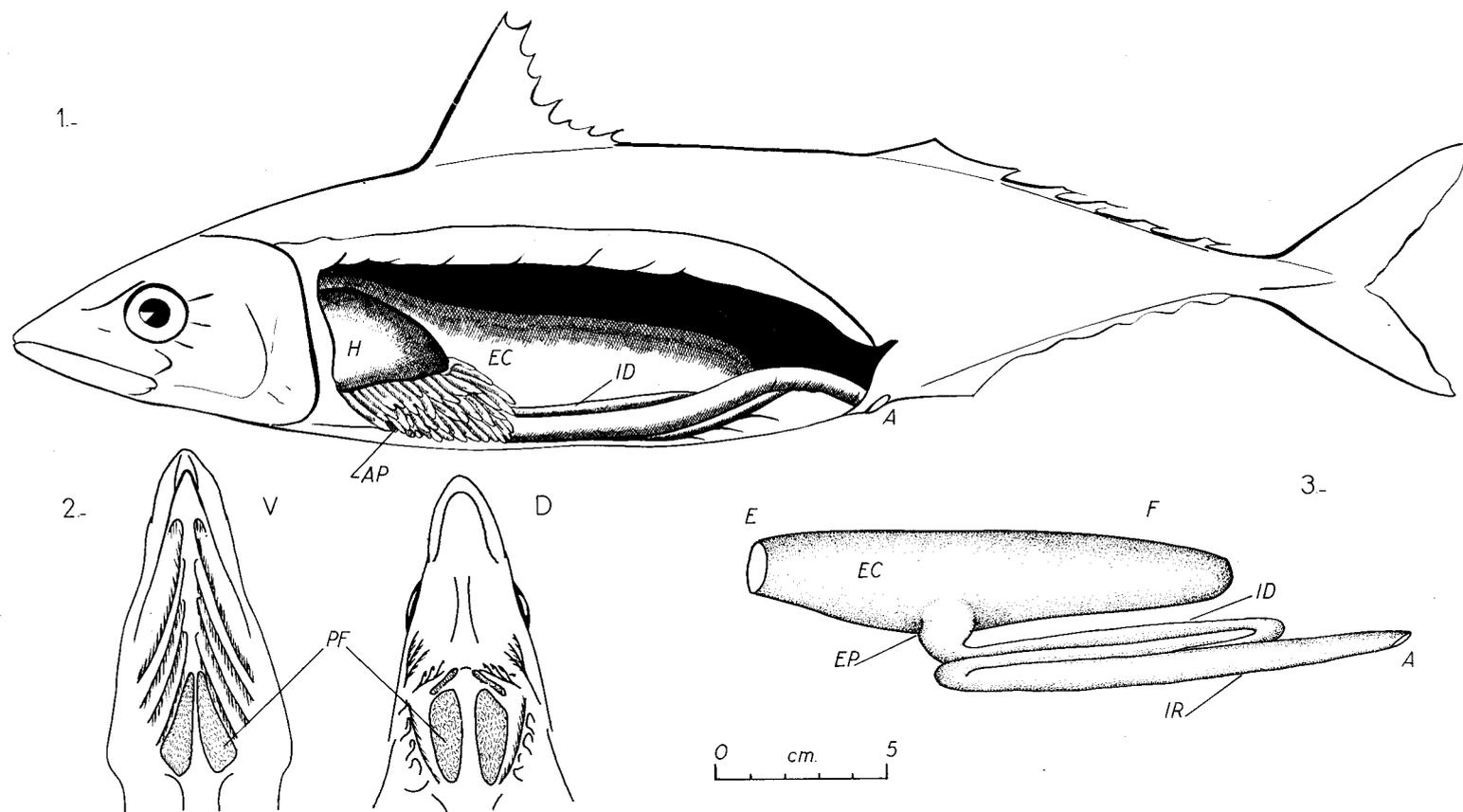


Fig. 1. Caballa: disposición esquemática del sistema digestivo en un ejemplar adulto de 450 mm. Lt. 1) Cavidad del cuerpo abierta con la ubicación del conducto gastrointestinal; 2) Corte anteroposterior por la cavidad bucofaringea a la altura de la comisura mandibular con la ubicación de las placas faríngeas; 3) Conducto gastrointestinal sin glándulas anexas. E = esófago; H = hígado; EC = estómago cardiaco; EP = estómago pilórico; AP = apéndice pilórico; F = fundus; ID = intestino duodenal; IR = intestino rectal; A = orificio anal; D = parte dorsal; V = parte ventral.

tiene dientes, la lengua es pequeña y termina en un ápice de estructura cartilaginosa y la parte basal se une al glosiohial. El epitelio que cubre la cavidad bucal tiene una coloración oscura debido a la pigmentación melánica muy intensa del mismo. Las mandíbulas son relativamente cortas y fuertes, y las comisuras mandibulares llegan en los adultos a la altura del plano transversal correspondiente al diámetro vertical de los ojos.

3.2. ABERTURA BUCAL, o diámetro de la boca, medida sobre un eje transversal entre las comisuras mandibulares, es amplia y de fácil extensión; el diámetro de la boca aumenta en relación directa con el crecimiento del cuerpo en largo (Lt), es decir, en un ritmo isométrico y el cociente bucal (CB) acusa para los preadultos y adultos de las clases de 185-335 mm Lt un valor de alrededor de 3,87 con variaciones de rango reducido entre las clases de Lt (Gráfico fig. 2). Con respecto al cociente mandibular (CM) se verifica una paulatina disminución en sus valores por cada clase de Lt, desde 15,13 a 13,90; se evidencia en este caso una relación alométrica ligeramente negativa (Gráfico fig. 2) que se debe, probablemente, a la disminución del ritmo de crecimiento de longitud de la cabeza con relación al Lt del cuerpo y a la modalidad de búsqueda e ingestión de alimento (ver más adelante 4.2). De acuerdo con las relaciones morfológicas determinadas y la estructura morfológica de la boca, el tipo de la boca de la caballa, se puede definir desde el punto de vista funcional, como una forma de transición entre los tipos de peces planctófagos e ictiófagos con más aproximación a este último tipo (ver también Alecv, 1969, p. 225).

3.3. FARINGE. Es también amplia y muestra varias placas dentarias de forma y tamaño diferentes. Sobre la parte dorsal se hallan dos pares de placas de consistencia cartilaginosa y provistas de numerosos denticulos largos y agudos; las placas del primer par de disposición anterior, son pequeñas, alargadas y orientadas en sentido transversal, mientras que las placas posteriores son de mayor tamaño y de forma oval (Fig. 1). En la parte ventral de la faringe se encuentran solamente dos placas de contorno triangular y cubiertas con dientes del mismo tipo que en las placas dorsales.

3.4. ARCOS BRANQUIALES. Hay cuatro más una pseudobranquia de cada lado de la cavidad bucofaringea y presentan branquias desarrolladas en el primer par, que son alargadas y poseen espinas

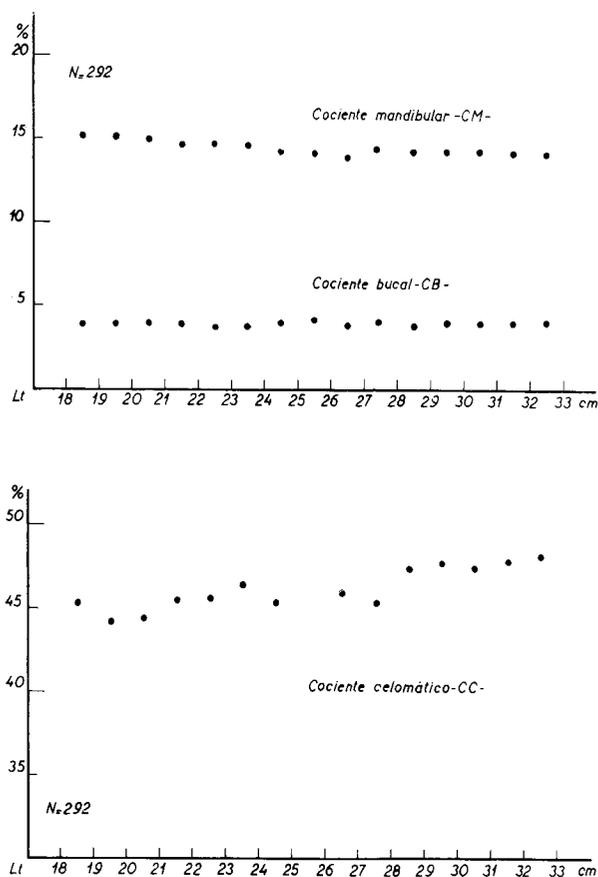


Gráfico fig. 2. Caballa: representación de los valores promedio porcentuales de los cocientes mandibular (CM), bucal (CB) y celomático (CG), por clases de Lt con $i = 1$ cm.

finas sobre el borde interno; las branquias de los pares restantes son rudimentarias, con aspecto de protuberancias distribuidas sobre la rama del arco y están cubiertas por espinas viliformes. El número de branquias del primer arco varía entre 40 y 48 (13-16+27-32) y los espacios entre las branquias se hallan generalmente por debajo de 1 mm, especialmente en los individuos de las clases de 165-305 mm Lt³; a tallas mayores aumen-

³ En los juveniles primarios de las clases de 65-35 mm Lt, el número de branquias es menor, con un valor promedio de 31, y la distancia de los espacios interespinales varía entre 0,17-0,45 mm (según R. Sánchez, 1979).

tan los espacios interespinales de la misma manera de como fue comprobado en la especie *Scomber japonicus* del Pacífico Norte (Magnuson y Heitz, 1971; Yasuda, 1953, 1960b), y por lo tanto disminuye la capacidad de filtración de alimento.

En relación con el crecimiento del cuerpo en lon-

gitud (Lt) se verifica un aumento relativo en el número total de branquiaspinas; esta característica se evidencia de los cálculos estadísticos efectuados en una muestra de $N = 272$ con agrupamientos por tres distintos grupos de Lt, tal como se detalla a continuación:

65–165 mm ($N = 38$), 36–46 branquiaspinas (promedio 41,39 $\sigma = 2,10$);

175–265 mm ($N = 119$), 41–48 branquiaspinas (promedio 43,68 $\sigma = 2,08$);

245–425 mm ($N = 115$), 40–48 branquiaspinas (promedio 44,76 $\sigma = 1,10$).

Además, la graficación de los recuentos individuales de la misma muestra por clases de Lt y la curva de ajuste y la ecuación obtenidas con los valores observados, demuestran que a partir de la aparición de la primera maduración sexual, es decir desde el segundo grupo, se pone de manifiesto la tendencia en la estabilización del número de branquiaspinas hacia valores mayores y con rangos de variación menor en las clases correspondientes a los adultos (Gráfico fig 3). El proceso morfológico y funcional del aparato branquial permite una acción de filtración de alimento de tamaño reducido, de alrededor de 1 mm, y las modificaciones

producidas en la estructura y número de branquiaspinas a través de la edad derivan del tipo de régimen alimentario y modalidad de ingestión de alimento (ver 4.2 y 4.3).

3.5 ESÓFAGO, es corto y provisto en su parte interna de pliegues longitudinales fuertes que aumentan de esta manera su ancho al mismo alcance del diámetro de la abertura bucal en el plano transversal.

3.6 ESTÓMAGO. Presenta el aspecto de un saco cónico y alargado y está constituido por dos regio-

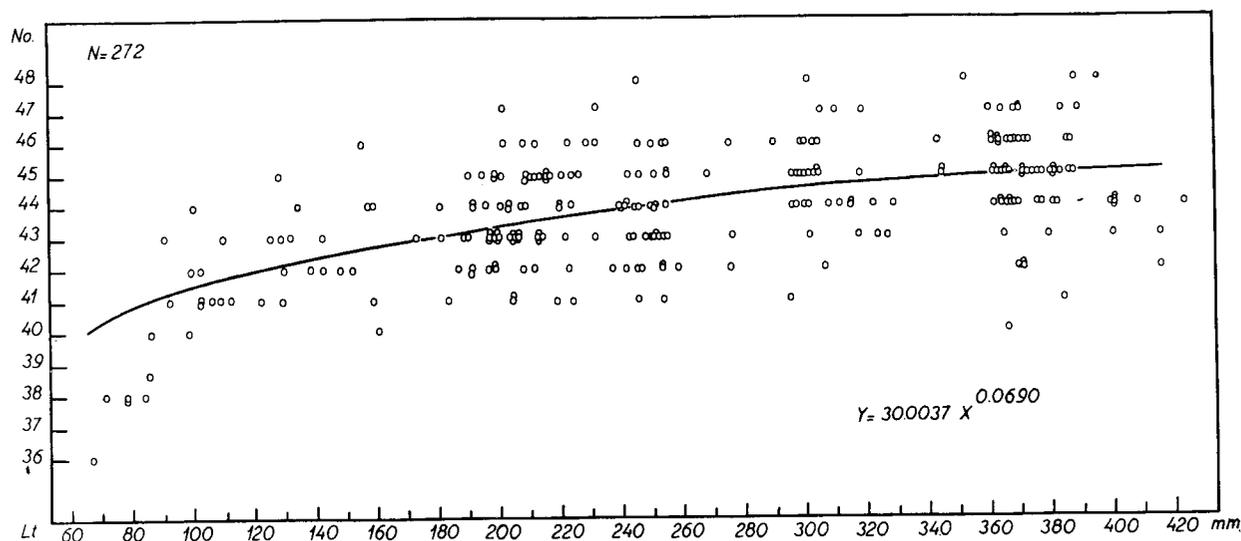


Gráfico fig. 3. Caballa: variación del número total de branquiaspinas, valores individuales de la muestra $N = 272$, y la curva de ajuste obtenida a partir de los valores observados con la ecuación correspondiente.

nes bien distintas. La primera o "cardia" de ubicación anterodorsal, tiene la parte posterior o "fundus" con paredes finas y de gran capacidad de extensión hacia el intestino rectal (Fig. 1); la segunda o "pilórica" es pequeña, de ubicación posteroventral y con paredes musculares gruesas. La superficie interna de la región cardíaca presenta numerosos pliegues longitudinales, entre 15 y 17, que son en realidad la continuación de los del esófago.

3.7. INTESTINO Y APÉNDICE PILÓRICOS. El intestino es más bien corto, dispuesto en sentido anteroposterior sobre el plano ventral de la cavidad del cuerpo y forma una sola dobladura longitudinal (Fig. 1). En su región anterior o duodenal desembocan después de la unión con el estómago pilórico los apéndices pilóricos de manera individual; estos son finos y muy numerosos, de largo variable y envuelven todo el esófago pilórico siendo cubiertos, a su vez, por una membrana transparente que los une entre sí. En la dobladura intestinal hacia su codo posterior se halla conectada la vesícula biliar que es alargada y de forma tubular. La región posterior del intestino o rectal está más dilatada que el intestino duodenal y termina con el orificio anal en una hendidura antes de la iniciación de la aleta ventral. El cociente intestinal (CI) o la relación entre la longitud del intestino y la del cuerpo (Lst) se mantiene en valores superiores a 1, con variantes de 1,08 a 1,20, siendo los mayores propios de los adultos de las clases de 300 mm Lt en adelante.

3.8 GLÁNDULAS ANEXAS. El hígado: de aspecto compacto y de contorno triangular asimétrico, ocupa el espacio anterosuperior de la cavidad del cuerpo entre el pericardium y los apéndices pilóricos (Fig. 1); su masa tiene mayor desarrollo hacia la parte izquierda del cuerpo. El bazo: de forma alargada y constitución desmenuzable, se extiende sobre el intestino duodenal antes del comienzo de la dobladura y por debajo de los apéndices pilóricos; su coloración es pardo oscura.

4. Alimentación y régimen alimentario

Toda la información que se desarrolla a continuación sobre este tópico se refiere solamente a los meses de la estación cálida del año y al hábitat trófico estival, cuando los cardúmenes de caballa

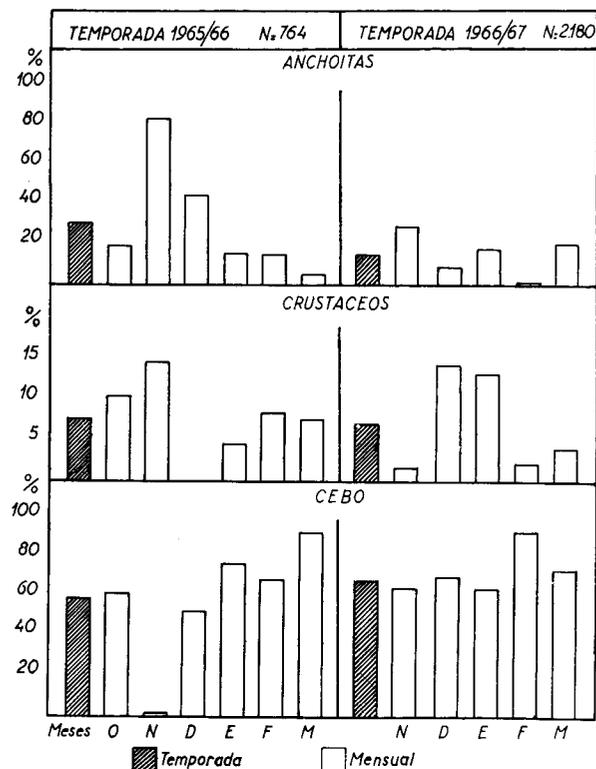


Gráfico fig. 4. Caballa: frecuencia porcentual del alimento principal (anchoítas y crustáceos) y la incidencia de ingestión del "cebo" (alimento artificial) por temporadas de pesca (1965/66 y 1966/67) y meses del periodo de alimentación estival.

se encuentran en la región de las aguas costeras y de plataforma del Sector Bonaerense; la región del hábitat invernal es aún desconocida y se presume que los cardúmenes se concentran durante los meses de invierno en una región de aguas profundas y más cálidas, llevando en esta época del año una vida demersal-pelágica. Es muy probable que la caballa del Sector Bonaerense realice durante el ciclo anual el mismo tipo de migraciones que las especies *Scomber japonicus* y *S. tapeinocephalus* de las costas de Corea, China y Japón, al tener en cuenta la similitud del sistema hidrográfico de corrientes y masas de agua entre el Mar Argentino y sus adyacencias y aquella región del Pacífico Norte con la diferencia de inversión latitudinal y cronológica (Gong et al., 1972; Tanoue, 1966; Tsujita y Kondo, 1957; Watanabe, 1970). Por lo general, el ritmo de las migraciones y sus causas son comparables con los desplazamientos estacionales de las especies de Scombridae del Hemisferio Nor-

te, dado que se trata en ambos casos de desplazamientos de cardúmenes a lo largo de la costa continental y de gran amplitud latitudinal.⁴

4.1 ESPECTRO TRÓFICO ESPECÍFICO. Sobre la base de análisis periódicos del contenido estomacal en muestras de juveniles, preadultos y adultos, se determinó la composición del espectro trófico de la caballa del Mar Argentino con la siguiente integración por grupos taxonómicos:

COELENTERATA

Scyphozoa: pequeños trozos de tentáculos de especies de medusas costeras no identificables.

CEPHALOPODA

Loliginidae: *Loligo brasiliensis*, *Rossia tenera*.

CRUSTACEA

Copepoda, Calanoidea: *Calanoides carinatus*, *Paracalanus parvus*, *Clausocalanus brevipes*, *Drepanopus forcipatus*, *Labidocera fluviatilis*.

Harpacticoidea: *Euterpina acutifrons*.

Amphipoda, Hyperidea: *Parathemisto* sp. (estadio adulto).

Stomatopoda, Squillidae: *Heterosquilla platen-sis* (estadios postlarvales).

Euphausiacea, Euphausiidae: *Euphausia similis* (adultos).

Decapoda, Natantia: estadios de *Mysis* de Penaeidae, *Peisos petrunkevitchi* (adultos).

Reptantia: estadios en *Zoea* y *Megalopa* de Xanthidae, Portunidae, Pinnotheridae, Grapsidae, Porcellanidae (*Pachycheles haigae*).

CHAETOGNATHA

Sagittidae: *Sagitta friderici*.

TUNICATA

Salpidae: *Iasis* sp.

PISCES

Engraulidae: *Engraulis anchoita* (huevos embrionados, larvas, postlarvas, juveniles y adultos).

Carangidae: *Trachurus picturatus australis* (juveniles).

Atherinidae: *Austroatherina incisa* (postlarvas, juveniles y adultos).

Scomberidae: *Scomber japonicus marplatensis* (juveniles primarios).

Stromateidae: *Stromateus brasiliensis* (juveniles).

El agrupamiento por las especies determinadas en el contenido estomacal evidencia una amplia extensión del espectro trófico específico, tanto en sentido taxonómico (más de 20 especies alimento) como en la variación de tamaño del alimento ingerido, desde 1 mm aproximadamente (copépodos) hasta 140 mm (adultos de anchoíta y cornalito, calamaretos). Por consiguiente, la alimentación de la caballa se caracteriza por una tendencia hacia la eurifagia y propia de un consumidor oportunista. Esta particularidad ha sido señalada también en las especies *Scomber scombrus* del Atlántico Norte, costas de Canadá y Estados Unidos (Moore et al., 1975); y *S. japonicus* de la costa atlántica de Africa del Sur (Baird, 1978b) y del Mar de Japón (Yasuda, 1960d).

4.2 ALIMENTO PRINCIPAL Y TIPO DE RÉGIMEN ALIMENTARIO. De los análisis cualitativos y frecuencias porcentuales de las especies alimento realizados por temporadas de pesca, resulta que el alimento principal de la caballa está formado por crustáceos del zooplankton con dominancia de copépodos calánidos, y por peces del micronecton con dominancia de anchoítas en distintos estadios de desarrollo (postlarva, juvenil, adulto) (Tabla N° 2 y Gráfico fig. 4). De las dominancias destacadas, se deduce que el régimen alimentario es de un pez pequeño carnívoro de tipo mixto, es decir, planctófago-carcinófago y predador-ictiófago. Además, no existen grandes diferencias entre los juveniles secundarios y adultos con respecto a los casos de ictiofagia que siempre se manifiesta sobre la anchoíta, con una correlación positiva entre el tamaño del consumidor y el de la presa (ver más adelante, 4.5).

4.2). Desde este punto de vista, la caballa del Mar Argentino presenta las mismas características tróficas observadas en otras especies del género *Scomber* de los mares del Hemisferio Norte, como por

⁴ Con respecto al ritmo de las migraciones de los efectivos y cambios ecológicos en la biología de especies del género *Scomber*, ver en la bibliografía internacional: Aker, 1971; Artuz, 1959; Bigelow y Schroeder, 1953 p. 317; Bolster, 1974; Corbin, 1947; Demir y Acara, 1955; Ehrenbaum, 1936; Fry y Roedel, 1949; Hamre, 1978; Ida, 1972; Imai, 1967; Kawasaki, 1966 y 1968; Kramer, 1960 y 1969; Kurogane, 1974; Kwei, 1971; Mac Kay, 1967; Molloy, 1973; Moores et al., 1975; Nalbandoglu, 1957; Nedelec, 1958; Nümann, 1955; Roedel, 1949; Sahrhage, 1964; Sato, 1968; Sato et al., 1968; Serbetis, 1955; Sette, 1950; Steven, 1948 y 1954; Tanoue, 1956; Usami, 1969, 1970a, 1970b.

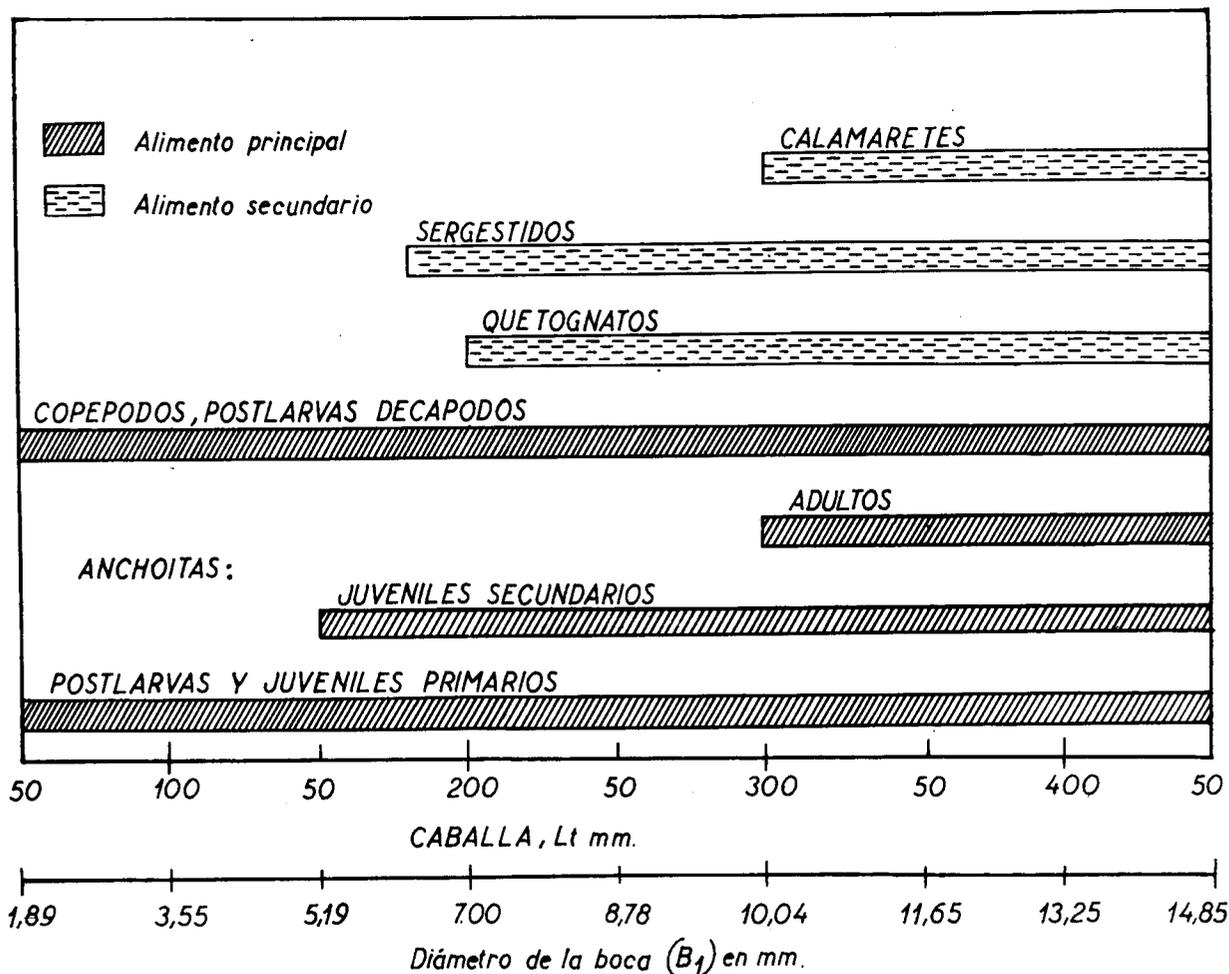


Gráfico fig. 5. Caballa: presencia de especies alimento en el contenido estomacal en relación con la longitud del pez consumidor (Lt) y el diámetro de la boca (B₁), y por grupos "alimento principal" y "alimento secundario".

ejemplo *Scomber scombrus* y *S. japonicus*, cuya alimentación ha sido estudiada bajo aspectos ecológico y pesquero por numerosos investigadores.⁵

4.3 VARIACIONES CUALI-CUANTITATIVAS Y CRONOLÓGICAS. La ingestión de alimento, tanto en juveniles como en adultos, se realiza por dos mecanismos diferentes: el de filtración y el de aprehensión (ver comportamiento trófico, 5.1). No obstante esta característica común, las variaciones cuali y cuantitativas con respecto a los grupos de especies alimento son de mayor amplitud en los adultos, en cuya dieta se encuentra representada toda la gama del espectro trófico (Gráfico fig. 5). En la alimentación de los juveniles dominan los copépodos, sergéstidos, postlarvas y juveniles de

anchoíta, mientras que en la de los adultos se agregan a estos elementos, quetognatos, calamaretos y adultos de anchoíta y cornalito. Las variaciones de tamaño entre el pez consumidor y su alimento se evidencian mejor si se considera en este caso par-

⁵ Para mayores detalles en lo referente a la alimentación y hábitos tróficos de las especies del género *Scomber*, consultar en la bibliografía internacional: Andreu y Rodríguez Roda, 1953; Baird, 1978b; Bas, 1960; Bigelow y Schroeder, 1953 p. 317; Ehrenbaum, 1936; Fitch, 1956; Fry, 1936; Hagmeier y Künne, 1950; Hatanaka y Takahashi, 1960; Kändler, 1954; Karlovac, 1961; Kwei, 1971; Moores et al., 1975; Nalbandoglu, 1957; Noble, 1962; Park et al., 1973; Sato et al., 1968; Sette, 1950; Steven, 1948 y 1949; Takahashi, 1966; Tuggac, 1957; Usami, 1967; Yamashita, 1957a y 1957b; Yasuda, 1960c y 1960d; Yokota et al., 1961; Yoshida, 1967; Zolezzi, 1937.

particular la relación entre el diámetro de la boca del consumidor con el diámetro máximo/longitud del cuerpo de las especies alimento; el cambio de tamaño de alimento, cuando se trata de peces y calamares, se debe además, al aumento de la capacidad de ingestión en los adultos que se produce de manera progresiva con el crecimiento en longitud y desarrollo en sentido anteroposterior de la cavidad del cuerpo (Gráfico fig. 2, cociente celomático; ver más adelante, 4.5). Por otra parte, la diferenciación específica y de tamaño del alimento tiene una consecuencia en la variación del número de individuos ingeridos de una determinada especie alimento por un individuo de caballa, tal como se destaca del cálculo de las equivalencias tróficas interespecíficas en lo referente a la relación número individuos ingeridos/cociente de repleción estomacal (Tabla N° 3).

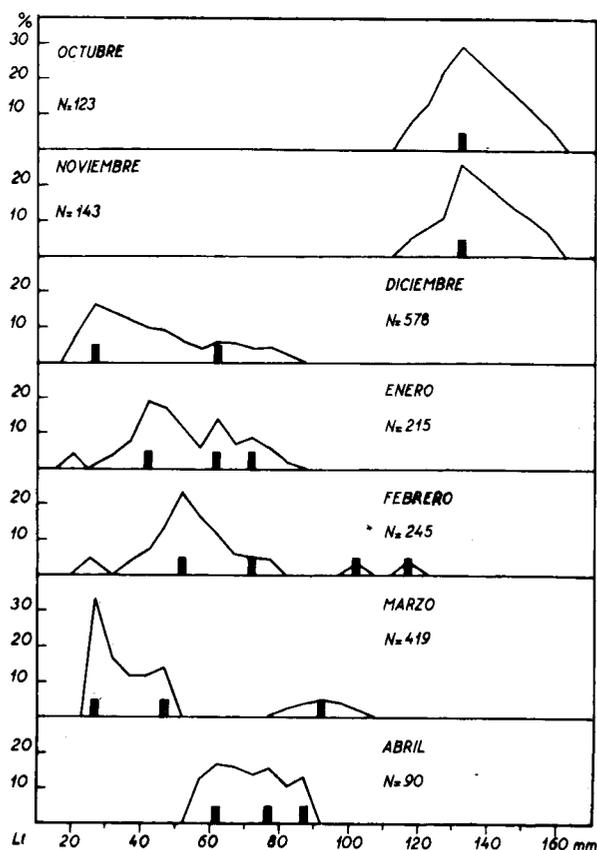


Gráfico fig. 6. Caballa: frecuencia porcentual de ingestión de anchoítas (contenido estomacal) por clases de Lt y el desplazamiento de las tallas modales (histogramas en negro) en el período de alimentación estival (temporadas de pesca 1959-1962).

También se comprueban variaciones cronológicas y regionales en la especificidad del alimento consumido en relación con los movimientos de los cardúmenes de caballa en las aguas del Sector Bonaerense a través del período octubre-abril. Cuando los cardúmenes se hallan en la zona costera de Mar Chiquita-Mar del Plata ($37^{\circ}30'-38^{\circ}$ LS), al comienzo del verano, los adultos se alimentan preferentemente de anchoítas de tallas mayores a 90 mm Lt y, en segundo lugar, de crustáceos del zooplancton; durante los meses siguientes hasta el fin de la temporada de pesca o comienzo del otoño, dominan en el contenido estomacal las postlarvas y juveniles de anchoíta de las clases 20-100 mm Lt con una variación progresiva en el aumento y mezcla de las tallas modales dominantes en los cardúmenes de anchoíta en el transcurso de la época estival (Gráfico fig. 6). Este hecho se debe a la coincidencia entre la época de reproducción prolongada de la anchoíta y el período de alimentación estival de los adultos de caballa, al existir una superposición entre el hábitat trófico de esta especie con la región de desove y crianza de postlarvas y juveniles de anchoíta.

Los casos de canibalismo comprobados sobre juveniles de las clases de 40-125 mm Lt son relativamente de baja frecuencia, dado que los adultos de caballa de gran tamaño (>350 mm Lt), una vez pasado el período de desove masivo, se alejan del área de crianza hacia las aguas de la plataforma externa. Como una particularidad en la alimentación de los adultos, se puede mencionar la ingestión de trozos de tentáculos de medusas o pequeñas medusas enteras (Scyphozoa) y salpas (Tunicata), hecho señalado también en las caballas del Mar Negro y Bósforo, del Mar de Japón y de la costa atlántica de Africa del Sur, considerándose este caso como un consumo de alimento ocasional (Baird, 1978b; Lissner, 1937; Yasuda, 1960d).

Por último, al comparar la alimentación de la caballa del Mar Argentino con la de las demás especies del género *Scomber*, se destacan los mismos rasgos generales en el tipo de régimen alimentario y en la especificidad de los organismos integrantes del espectro trófico, es decir, mayor incidencia en especies de crustáceos del zooplancton y de peces del micronecton. La anchoíta resulta ser el alimento de mayor dominancia y sostén trófico, y por esta particularidad la caballa del Mar Argentino muestra más similitud con las especies afines del Pacífico Norte que se nutren principalmente con postlarvas, juveniles y adultos de clupeidos, engráulidos y carángidos y crustáceos de los grupos copépodos y eufaúsias. En este sentido, la caballa evidencia durante el período de alimentación estival

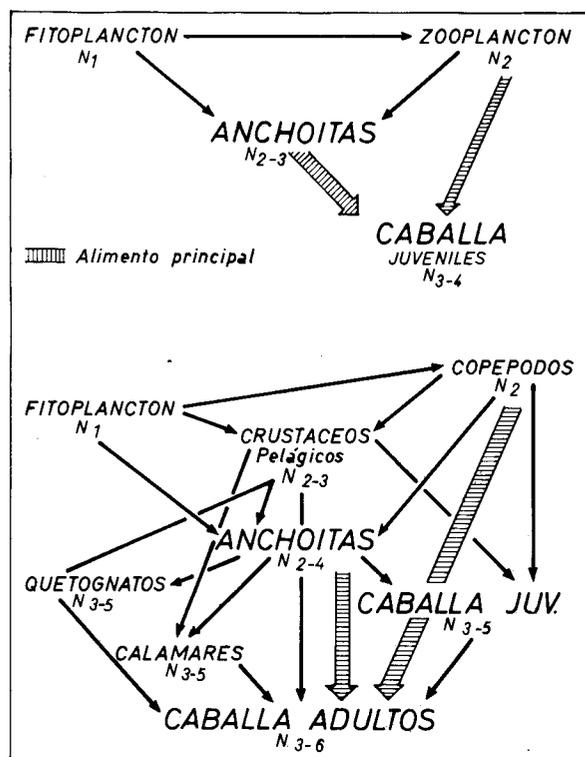


Fig. 7. Caballa: esquematización gráfica de la cadena alimentaria de los juveniles y adultos y la secuencia de los niveles tróficos (N_1 , N_2 , etc.); se destacan como alimento principal los copépodos del zooplancton y las anchoítas del micronecton.

en la región de las aguas del Sector Bonaerense, una tendencia de microictiofagia más acentuada que en otras especies del género *Scomber* y manifiesta una preferencia hacia la anchoíta a la cual consume en todos los estadios de su ciclo vital.

4.4 CADENA ALIMENTARIA. En razón de que en la alimentación estival de la caballa intervienen especies alimento de distintos niveles tróficos, el número de los eslabones de su cadena es variable según la dominancia específica del último nivel. Aunque esta especie ingiere organismos animales de una sola región del mar (eupelagial nerítico), la cadena alimentaria aparece en la totalidad del espectro trófico como una transición entre el tipo de disposición simple y el de disposición compleja, debido a la presencia simultánea o alternada en su dieta de crustáceos del zooplancton y peces del micronecton. Teniendo en cuenta el hecho de que los copépodos y la anchoíta constituyen el alimento

principal, la cadena de la caballa se puede considerar en este caso de disposición simple, ubicándose al consumidor final en el tercer o cuarto eslabón (N_{3-4}). La cadena alimentaria de los juveniles se mantiene siempre de disposición simple por la relación directa con los crustáceos del zooplancton y la anchoíta en los estadios de larvas y postlarvas (Gráfico fig. 7). Por el contrario, los adultos al consumir además de estos alimentos, otros organismos que ya en sus propias cadenas ocupan el cuarto o quinto lugar (N_{4-5}), como por ejemplo anfípodos, quetognatos, calamaretos, juveniles de peces carnívoros o sus propios juveniles, la cadena alimentaria se diversifica y se alarga hasta el quinto o sexto eslabón (N_{5-6}) con un circuito de disposición más compleja que se acerca al tipo de "red alimentaria" en el sentido de los conceptos de Margalef (1974, p. 509), Paine (1966) y Wyatt (1976).

Comparada la caballa con la anchoíta en la secuencia de los niveles tróficos y nichos ecológicos, la primera se sitúa en el nivel siguiente de la segunda que es característico a los peces pequeños carnívoros e ictiofagos; no obstante existe la posibilidad de cambios hacia niveles inferiores o superiores, circunstancia que evidencia una cierta plasticidad trófica de la caballa dentro del ecosistema del Sector Bonaerense (ver también Dodson, 1970).

4.5 REPLECIÓN ESTOMACAL Y CAPACIDAD DE INGESTIÓN DE ALIMENTO. El grado de repleción estomacal y su cociente con respecto al peso total del cuerpo varían en la caballa de manera apreciable, pero no con tanta amplitud como ocurre en algunas especies de peces predadores (p. ej. pescadilla y merluza). Los valores del cociente de repleción estomacal (CR), incluyendo el alimento natural y el cebo ingeridos, se determinaron entre los límites de 5-22 %; los por debajo de 5 % no se consideraron en razón de que el peso del contenido estomacal era poco significativo, ya que los individuos habían consumido en realidad poco alimento o éste se hallaba en estado adelantado de digestión. Dentro de los límites mencionados, se estableció una escala empírica de graduación porcentual la cual indica el volumen de repleción estomacal de acuerdo con los siguientes cocientes calculados:

5-10 %: corresponden a un estado de repleción normal de 30-50 % del volumen máximo del estómago cardíaco, con mayor desarrollo en sus ejes vertical y transversal y las paredes mantienen aún su estructura habitual;

11-15 %: estómago bien dilatado en sus tres ejes

con mayor desarrollo en sentido longitudinal y la cardía ocupa la parte posterior de la cavidad del cuerpo, las paredes se presentan extendidas y parcialmente transparentes, la repleción se halla por encima de 50 % de la extensión máxima estomacal;

16-20 %: estómago en estado de repleción hasta el 100 % de su volumen de extensión máxima, las paredes se hallan muy dilatadas y transparentes en forma total con el peligro de romperse, la cardía ocupa toda la parte posterior de la cavidad del cuerpo y presiona de manera bien visible sobre la misma con mayor empuje en sentido lateral y ventral.

Los casos más comunes de repleción estomacal en el material investigado se encontraron con valores de 7 a 13 % y sin evidenciarse grandes diferencias entre juveniles secundarios y adultos, si bien se comprueba una leve disminución del cociente con el aumento de la longitud del cuerpo en las clases superiores de Lt (Tabla N° 4). Los valores del CR = 7-13 % son frecuentes durante todo el período de alimentación estival que se caracteriza por el consumo continuo de anchoítas en sus distintos estadios de desarrollo. El número de individuos ingeridos, cuando se trata de una misma especie alimento con una determinada talla modal, se halla en directa dependencia con los valores de los cocientes considerados; esta relación se evidencia en el caso particular de la anchoíta al existir diferencias de tamaño según las tallas dominantes de los estadios de desarrollo (Gráfico fig. 6).

La capacidad de ingestión de alimento de tamaño grande como son juveniles y adultos de anchoíta, cornalito y calamarete, aumenta con la talla de la caballa y se verifica en este sentido una correlación positiva entre el aumento del diámetro de la boca y de la longitud de la cavidad del cuerpo del consumidor con el diámetro máximo y longitud del cuerpo de la presa. Generalmente, a partir de las clases de 295-305 mm Lt, cuando el diámetro de la boca en la caballa es mayor a 10 mm y la longitud de la cavidad del cuerpo sobrepasa de 100 mm, se comprueban casos de ingestión de anchoítas de 110-140 mm Lt, con diámetro máximo del cuerpo de 15-20 mm; la relación de tamaño presa/consumidor se determinó entre 33-43 % con respecto al largo total del consumidor y en algunos casos la longitud de la presa excede hasta un 20 % la de la cavidad del cuerpo del consumidor. Dado que el estómago cardíaco de la caballa se extiende con mayor desarrollo en sentido longitudinal y forma conjuntamente con el esófago y la faringe un espacio tubular alargado cuya longitud es mayor a la de la cavi-

dad del cuerpo, la presa se aloja en este espacio sin doblamiento, al encontrarse la cabeza en la parte posterior de la cardía y la cola en la cavidad bucal del consumidor. De esta manera la capacidad de ingestión en los adultos de tamaño grande resulta ser algo mayor al grado máximo de la repleción estomacal (Fig. 8).

Los valores indicados más arriba con respecto al cociente de repleción estomacal y a la relación de tamaño entre el consumidor y la presa coinciden en general con los valores determinados para la caballa de Japón, *Scomber japonicus*, de las observaciones en condición natural y de los experimentos en acuario (Hatanaka y Takahashi, 1960; Kariya y Takahashi, 1969a; Kariya et al., 1968; Takahashi, 1966).

Finalmente, es necesario destacar que los valores máximos del cociente de repleción estomacal indican al mismo tiempo en los adultos de caballa el límite de saciedad que se evidencia en los casos de ingestión de postlarvas y juveniles primarios y secundarios de anchoíta y cebo, demostrando por otra parte, la gran voracidad de esta especie.

4.6 EQUIVALENCIAS TRÓFICAS. Respecto a este tópico se siguió la misma modalidad de evaluación utilizada en el estudio de la alimentación invernal de la merluza del Mar Argentino, al tratarse de una relación gravimétrica y calórica entre las especies alimento y el número de individuos correspondientes a una determinada unidad standard de comparación interespecífica (Angelescu y Cousseau, 1969, pp. 61-62). En el caso de la caballa, se tomó como unidad standard dos individuos de anchoíta de 120 mm Lt cada uno y peso en conjunto de 19 g que corresponde a un cociente de repleción estomacal CR = 6% para un individuo de caballa de 315 g Pt y 335 mm Lt; luego se calcularon las equivalencias numéricas entre varias especies alimento de distinta categoría taxonómica, tamaño, composición química proximal y valor calórico (Tabla N° 3).

Los resultados obtenidos sobre esta base de evaluación evidenciaron que el alimento de mayor valor utilitario para los adultos de caballa, en sentido ecológico y bioenergético, es la anchoíta en sus estadios juvenil secundario, preadulto y adulto. Para equivaler a la anchoíta con otra especie alimento de tamaño y valor calórico menores, un adulto de caballa necesitaría ingerir mayor cantidad de alimento en número de individuos con mayor duración de tiempo de búsqueda y probablemente cambios alternados entre los mecanismos de filtración y aprehensión, lo que significa un aumento del desgaste energético. Además, la comparación interespecífica

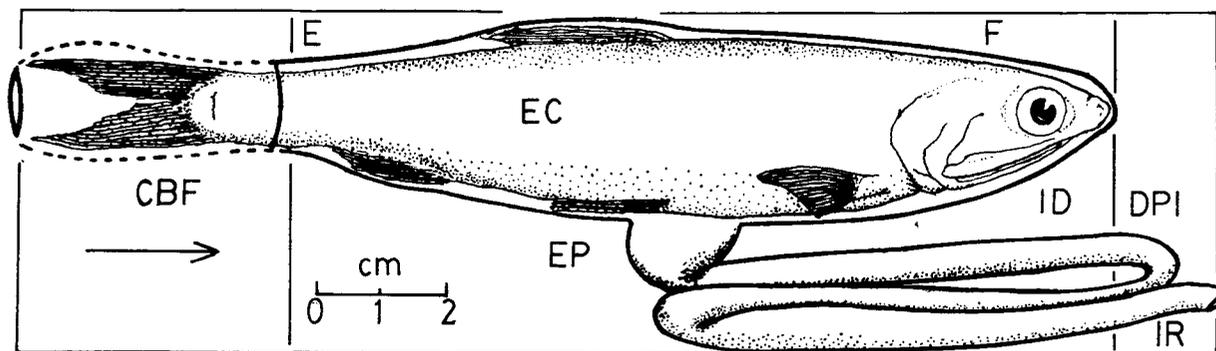


Fig. 8. Caballa: Ubicación de un individuo adulto de anchoíta en el estómago y cavidad bucofaringea en un individuo de caballa de tamaño grande (> 450 mm Lt). CBF = cavidad bucofaringea; E = esófago; EC = estómago cardíaco; EP = estómago pilórico; F = fundus; ID = intestino duodenal; DPI = dobladura posterior del intestino; IR = intestino rectal.

de las equivalencias establecidas permite llegar de manera indirecta a una estimación cuantitativa de la accesibilidad trófica a una determinada especie alimento, condicionada en este caso por la relación inversa entre el tamaño individual y el número de individuos del mismo alimento en función de tiempo y un cociente de repleción estomacal variable.

5. Comportamiento trófico y relaciones interespecíficas

5.1. BÚSQUEDA E INGESTIÓN DE ALIMENTO. La actividad trófica de la caballa es de distinto comportamiento y magnitud, según la modalidad de búsqueda e ingestión de alimento y los cambios en este sentido derivan del tamaño de las especies alimento y del grado de abundancia de las mismas. Tal como se ha destacado anteriormente (4.2), el alimento principal está constituido por dos grupos específicos diferentes, los crustáceos del zooplankton y las anchoítas, manifestándose por lo tanto cambios alternados en la modalidad de búsqueda e ingestión de alimento, especialmente en el caso de los adultos.

El primer grupo incluye en su mayoría especies de copépodos (Calanoidea) del mesozooplankton, que por su tamaño reducido (1-3 mm) son ingeridos mediante el mecanismo de filtración de la cámara branquial por los juveniles secundarios y los adultos de caballa; la búsqueda e ingestión de alimento son de tipo pasivo al igual que en todos los peces consumidores de elementos del micro y mesozooplankton. Cuando se trata de especies de ma-

yor tamaño del mismo grupo, como por ejemplo eufáusias y anfípodos (5-15 mm), ocurre presumiblemente una ingestión de tipo "particulado" por el mecanismo de aprehensión individual del alimento. La modalidad de doble tipo de ingestión ha sido demostrada de manera experimental en la caballa de la costa de California (*Scomber japonicus*) y la alimentación particulada se pone de manifiesto a medida que disminuye la densidad de los individuos de la especie alimento (*Artemia*) o que aumenta el tamaño de los mismos (O'Connell y Zweifel, 1972). En el caso del segundo grupo, representado por anchoítas en distintos estadios de desarrollo, la búsqueda e ingestión de alimento son de tipo activo, al cazar y atrapar por la boca las presas de tamaño superior a 20-30 mm Lt; existe también una acción de selectividad trófica, particularmente en los adultos de las clases superiores de Lt (> 305 mm) y frente a presas de tamaño grande, como son juveniles secundarios y adultos de anchoíta, cornalito y calamarete (Gráfico fig. 5).

El tiempo de mayor actividad trófica parece ser en las horas del amanecer y de día. De acuerdo con las muestras obtenidas de distintos momentos de captura en el área de pesca de Mar del Plata, la especificidad del alimento ingerido, el estado de digestión y repleción estomacal y la frecuencia de cebo en los estómagos examinados, se comprobaron los siguientes hechos:

- en horas de la mañana, aproximadamente hasta 10 horas, los estómagos se presentan en general vacíos, o con poco alimento natural digerido o recién ingerido, y aumenta la ingestión de cebo o carnada (alimento artificial) utilizado en las operaciones de pesca como medio de atracción y concentración de los cardúmenes;

- después del mediodía y en horas de la tarde aumentan tanto la ingestión de alimento natural (postlarvas y juveniles de anchoíta) como la de cebo; los valores máximos del cociente de repleción estomacal se registraron para las muestras provenientes de las capturas en horas del día y a mayor luminosidad;

- existencia de una estratificación específica del alimento en los estómagos, tal como copépodos en la región posterior de la cardía y postlarvas de anchoíta o cebo en la región anterior, o postlarvas y cebo, lo que deja suponer varios momentos de ingestión de alimento durante las horas diurnas.

Desde este punto de vista, la cronología trófica de la caballa del Mar Argentino se asemeja con la de la especie de las costas de Japón (*Scomber japonicus*), que está relacionada a su vez con los desplazamientos rítmicos diurnos de los cardúmenes en el plano vertical (Imai, 1967; Suzuki, 1974, p. 49; Usami, 1969 y 1970). La duración del tiempo de búsqueda e ingestión de alimento articulado hasta el estado de saciedad, se puede estimar de manera aproximada en alrededor de un minuto al tener en cuenta los casos de repleción estomacal con cebo (CR = 11-20 %) y el tiempo de duración de la operación de pesca con redes de cerco ("lámpara"); ésta no es mayor a dos minutos, es decir, es igual o menor al tiempo empleado en la realización del cierre completo de la red en operación (ver también López, 1959, pp. 118-119). De los experimentos realizados en Japón con juveniles de *Scomber japonicus* alimentados en acuario, se comprobó que la duración de ingestión hasta la saciedad es mucho más corta, solamente de 1 a 4 segundos y la búsqueda de alimento disminuye en relación inversa con la repleción estomacal (Kariya y Takahashi, 1969b; Kariya et al., 1968).

Por otra parte, los datos de las observaciones realizadas de cuatro temporadas de pesca, período 1959-1964, como también de las del período 1976-1978, indican una actividad trófica intensa de la caballa en las aguas costeras del Sector Bonaerense, y con preferencia hacia la anchoíta (Tabla N° 2 y Gráfico fig. 4); los cardúmenes se desplazan en las mismas capas de agua que habita la anchoíta, existiendo por lo tanto, una permanente posibilidad de encuentro entre el pez consumidor y su presa preferida en los estadios de postlarvas, juveniles y adultos en todo el período de alimentación estival.

El proceso de reducción de las anchoítas consumidas se manifiesta con las mismas características definidas mediante experimentos de laboratorio en algunas especies de peces ictiófagos; la razón de

digestión es rápida, particularmente cuando se trata de presas de tamaño menor, con un alto contenido en agua y de fácil desmenuzamiento de las partes integrantes del cuerpo, tal como es el caso de las postlarvas y juveniles primarios. Estos, una vez ingeridos, se convierten de inmediato por la acción mecánica y enzimática de las paredes del estómago cardíaco, en una masa compacta, que luego, con el avance de la digestión gástrica, se reduce a una pasta espesa de color gris y de reacción ácida. El tiempo transcurrido entre estas dos etapas del contenido estomacal se puede estimar, al tener en cuenta el momento de captura de los individuos examinados y el estado del cebo ingerido, entre 8-12 horas y el de la digestión total (gástrica e intestinal) de hasta 24 horas. Las observaciones directas sobre el material estudiado coinciden con los resultados de los experimentos en acuario llevados a cabo en el Japón con juveniles secundarios de la especie *Scomber japonicus* (Hatanaka y Takahashi, 1956 y 1960; Kariya et al., 1969; Kariya y Takahashi, 1969 a y b; Takahashi y Hatanaka, 1958).

5.2 DESPLAZAMIENTOS DIURNOS EN EL PLANO VERTICAL. Hay pocas observaciones e información disponibles acerca de los movimientos de ritmo nictemeral de la caballa del Mar Argentino en el plano vertical y de la amplitud batimétrica. De acuerdo con los registros ecoicos obtenidos durante una campaña de pesca experimental realizada en las aguas costeras de Mar del Plata⁶ en noviembre de 1959, se comprobó que los cardúmenes de adultos se mantienen en horas tempranas del día a una distancia de la superficie del mar, entre 6-8 m y que en las horas de mayor luminosidad descienden hacia los niveles comprendidos entre 10-20 m de profundidad. En la región de aguas más profundas, alejadas de la costa y hacia el borde de la plataforma bonaerense donde la influencia de la corriente fría de Malvinas se hace más sensible, los cardúmenes de caballa se mantienen en la capa superior del mar y no descienden por debajo de la termoclina. Generalmente, las termoclinas se forman en los meses de verano entre los niveles de 10 y 50 m, a partir

⁶ En la mencionada campaña participaron el experto de la FAO, H. Kristjonsson y el autor del presente trabajo; se utilizó a tal propósito la lancha pesquera "Santo Stefano" que fue equipada con una ecosonda portátil "Furuno" y una lámpara sumergible para la pesca nocturna con luz eléctrica. El citado experto tuvo la oportunidad de confirmar una similitud entre los movimientos en el plano vertical de la caballa del Mar Argentino con los realizados del mismo tipo por la especie *Scomber scombrus* del Mar Negro (Kristjonsson, 1955).

de una distancia aproximada de 40 millas desde la costa, alcanzando mayor extensión batimétrica y latitudinal en la zona sureste de Mar del Plata y Necochea⁷. Resulta pues que la extensión del habitat trófico en el plano vertical es de reducida amplitud batimétrica, limitada a los niveles de 0-40 m del eupelagial nerítico, al igual que en el caso de la anchoíta (Angelescu y Cousseau, 1967). Esta característica en el comportamiento estival de los cardúmenes constituidos por juveniles secundarios y adultos, está corroborada por otra parte, por la ausencia total en el contenido estomacal de los individuos examinados de elementos faunísticos pertenecientes a las comunidades bentónicas y de la capa próxima al fondo (demersal), o de elementos propios de las capas más profundas de aguas frías.

La misma modalidad de desplazamientos verticales se comprobó en el efectivo de caballa de la costa de Brasil, zona de Río de Janeiro-Santos, con una mayor amplitud de descenso de los cardúmenes en las horas diurnas hasta la profundidad de 60 m (Rijavec y Carvalho Amaral, 1977; Yesaki y Bager, 1975). Desplazamientos similares con limitación de descenso al nivel de la termoclina, se conocen también en las especies *Scomber japonicus* y *S. tapeinocephalus* de las costas sur de Corea y Japón; la concentración de los cardúmenes se produce en la capa de "aguas cálidas", entre 20 y 30 m y temperatura de alrededor de 20°C, y en los lugares donde no se forma la termoclina, la amplitud batimétrica de descenso es aún mayor (Gong et al., 1972; Ida, 1972; Imai, 1967; Tanoue, 1966; Usami, 1969 y 1970).

5.3 COMPETIDORES Y PREDADORES. Todas las especies de peces pelágicos que tienen el mismo tipo de régimen alimentario y actividad trófica que la caballa y que se encuentran en el área del mismo habitat trófico, se pueden considerar como sus competidores, sobre todo para la alimentación de los preadultos y adultos. Entre los competidores permanentes de mayor incidencia cabe mencionar al bonito (*Sarda sarda*), pez limón (*Seriola lalandei*) y a la anchoa azul (*Pomatomus saltatrix*) en cuya dieta de los meses de verano la anchoíta y el cornalito ocupan un lugar preponderante (ver también Aasen, 1967, p. 13). Cuando se trata de la caballa en los estadios de juveniles primarios y secundarios, deben incluirse entre los competidores ocasionales a todas las especies de peces pelágicos del eupelagial nerítico costero, consumidoras de organismos del zooplancton (copépodos, anfípodos, *Peisos*) y de postlarvas y juveniles primarios de anchoíta, tales como: anchoa azul, surel (*Trachurus picturatus australis*), adultos de anchoíta, palome-

tas (*Stromateus brasiliensis*, *Parona signata*), varias especies de "sardinias" (*Ramnogaster arcuata*, *Sardinella aurita*, *Lycengraulis olidus*, *Anchoa marinii*), y también a los juveniles primarios de la mayoría de las especies de peces del ecosistema de aguas costeras (Olivier et al., 1968).

Con respecto a los predadores, hay muy poca información; por ejemplo, se conocen casos de predación sobre juveniles secundarios de caballa por peces pelágicos de tamaño mayor (> 50 cm Lt) como son el bonito y el pez limón y sobre adultos por parte de la merluza solamente en casos aislados y cuando individuos "residuales" de caballa penetran casualmente en las capas de aguas por encima de las demersales habitadas por los cardúmenes de la primera especie. Entre otros predadores potenciales en la región de alta mar, se pueden considerar algunas especies de tiburones pelágicos (*Prionace glauca*) y de delfines que persiguen los cardúmenes de caballa en sus migraciones hacia la región del habitat invernal.

5.4 PARÁSITOS EN EL CONDUCTO GASTROINTESTINAL. Los exámenes del contenido gastrointestinal permitieron comprobar, por otra parte, una infestación reducida de parásitos estomacales en los adultos de caballa. Fue identificada una sola especie en estado de adulto por la Dra. M. Suriano del CONICET, perteneciente al género *Pseudolepidapedon*, familia Allocreadidae (Digenea); especies del mismo género han sido descritas para las caballas del Pacífico Norte (ver también Cousseau et al., 1968, p. 45).

6. Ritmo y modalidad de crecimiento absoluto del cuerpo

Para lograr un conocimiento sobre el requerimiento trófico específico a través del ciclo vital, luego de haber definido el tipo de régimen alimentario con sus variaciones cuali y cuantitativas en la alimentación de los juveniles y adultos de caballa, es necesario tener en primer término una idea en conjunto acerca del ritmo de crecimiento absoluto del cuerpo; en segundo término, los datos referentes a este tópico permiten ubicar en tiempo los momentos importantes de los cambios ocurridos en la

⁷ Según los datos de las campañas oceanográficas "Pesquería" y de otras anteriores del Servicio de Hidrografía Naval de la Armada Argentina (ver: Aragno, 1968a y b; Villanueva, 1969).

modalidad de crecimiento del cuerpo sobre una base biométrica. Con tal finalidad, se calcularon y analizaron estadísticamente los siguientes parámetros:

- factor de condición (C);
- exponente n de la relación largo/peso del cuerpo;
- Razones de crecimiento aritmético (RA) y geométrico (RG) en largo (Lt) y peso (Pt) del cuerpo; y
- Ritmo metabólico $\frac{M}{P}$ en función de superficie y peso del cuerpo.

Los datos obtenidos de los cálculos efectuados se relacionaron en algunos casos para su mejor interpretación con el largo infinito (L_{∞}); este último se determinó mediante el método de Ford-Walford (Walford, 1946), al utilizar los datos básicos previos al mismo tipo de cálculo de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy en lo referente a la relación "edades/largos teóricos y largos observados", publicados por Gagliardi y Cousseau (1970) y Castello y Cousseau (1976).

6.1 FACTOR DE CONDICION⁸. De las investigaciones realizadas anteriormente por el grupo de Biología Pesquera del ex Instituto de Biología Marina de Mar del Plata, se comprobó que el factor de condición en la caballa, para individuos adultos y ambos sexos de las clases de 255-455 mm Lt, se mantiene con valores bastante altos, entre 0,80 y 1,10; al mismo tiempo, se observaron ciertas variaciones mensuales con los mínimos correspondientes a la época de desove masivo en el mes de enero y los máximos al principio y fin de la temporada de pesca (Angelescu y Gneri, 1965; Cousseau et al., 1968, p. 44; Gagliardi y Cousseau, 1970, p. 32).

En el presente trabajo, al calcular el factor C por clases de Lt con $i = 10$ mm en una muestra de $N = 1.454$ individuos con mayor representación de tallas, de 65 a 455 mm Lt, se obtuvieron valores con una variación de mayor amplitud: de 0,55 para la clase más inferior a 1,08 para la clase más superior; la recta resultante de los promedios graficados evidencia una correlación positiva ($r = 0,96$) entre el aumento de la longitud del cuerpo y el factor C (Gráfico fig. 9). La misma modalidad de correlación ha sido destacada también para las especies *Scomber scombrus* del Mar del Norte (Aker, 1961;

Lundbeck, 1951, p. 423) y *S. japonicus* de la costa pacífica de América del Norte (Kramer, 1969).

Luego, al determinar el valor promedio total del factor C por muestras de individuos adultos por períodos antes y después de la época de desove masivo⁹, resultó una leve diferencia, correspondiendo el valor mayor de 1,00 (muestra $N = 518$) al período de la llegada de los cardúmenes en la región de las aguas costeras de la zona de Mar Chiquita-Mar del Plata, y el menor de 0,94 (muestra $N = 606$) al mes siguiente de la época de desove. Por otra parte, al efectuar el mismo tipo de cálculo en muestras separadas por sexos¹⁰, con individuos comprendidos entre las tallas de 265-445 mm Lt, no se registraron valores de diferencias significativas del factor C entre los machos y las hembras. Esta particularidad se debe probablemente al hecho de que no existe en la caballa del Mar Argentino una evidencia de crecimiento diferencial en largo y peso del cuerpo entre los sexos (Cousseau et al., 1968, p. 41).

Finalmente, al relacionar las variaciones mensuales del factor C con las del contenido en lípidos en la carne (tejido muscular del filete) de individuos adultos, se corroboró una correlación positiva entre ambas variaciones, tal como se muestra en el Gráfico fig. 10, confeccionado sobre la base de los datos del período de la temporada de pesca 1963/64. También los datos correspondientes al mes de diciembre de las temporadas de pesca 1975/76 y 1977/78, evidencian con respecto a la relación factor C/contenido en lípidos, diferencias entre adultos en estado de maduración sexual menos adelantada y juveniles secundarios, acusando estos últimos los valores inferiores (Tabla N° 5). La variación del contenido de lípidos en relación con el ciclo del desarrollo gonadal en la caballa, ha sido ya estudiada anteriormente por Chiodi (1966), correspondiendo a muestras de las temporadas de pesca 1960/61-1963/64, y sus resultados coinciden desde el punto de vista biológico con los referidos por Cousseau et al. (1968, pp. 44-45) y los obtenidos a este respecto en el presente trabajo. El ritmo de variación es similar con el comprobado en

⁸ Como símbolo del factor de condición se utiliza la letra C para diferenciarlo de esta manera del k metabólico de la ecuación de von Bertalanffy, siguiendo en este sentido la terminología de Jones (1976).

⁹ Para este cálculo se utilizaron los datos de la temporada de pesca 1963/64 por ser más exactos en su manera de registro básico.

¹⁰ Corresponden a la temporada de pesca 1967/68, período octubre-diciembre: muestra machos $N = 380$ y muestra hembras $N = 508$.

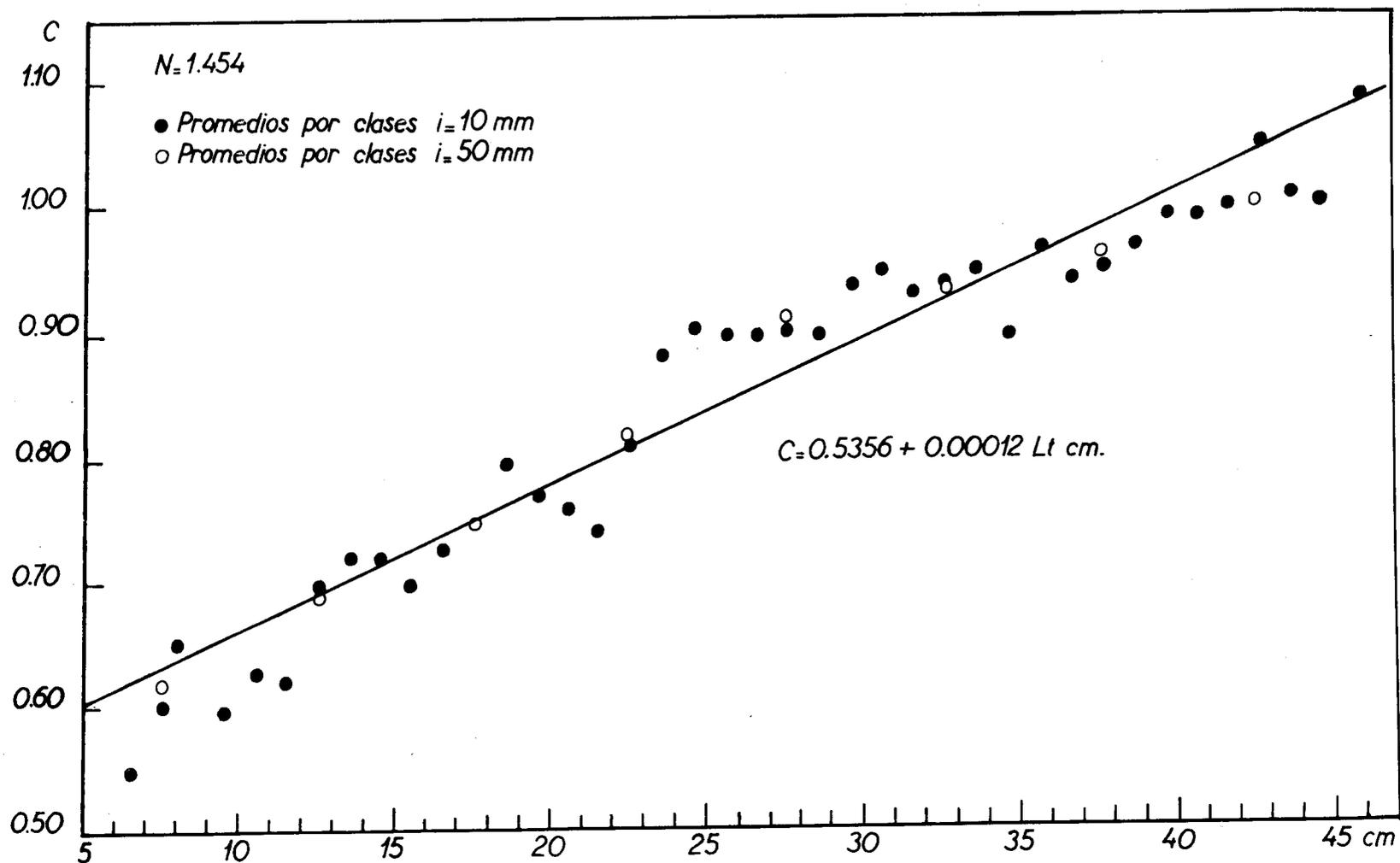


Gráfico fig. 9. Caballa: representación de los valores promedios del factor de condición C , por clases de Lt ($i=10$ mm; $i=50$ mm) con la recta resultante y la ecuación de la regresión calculada.

la especie *Scomber scombrus* del Hemisferio Norte (Acara, 1957; Ackman y Eaton 1971; Coppini, 1967; Hardy y Keay, 1972), y los valores máximos en ambas especies coinciden con el momento previo al desove masivo.

6.2 EXPONENTE n DE LA RELACIÓN LARGO/PESO. Para el examen analítico y comparativo del exponente n con respecto al ritmo de crecimiento específico y a las variaciones mensuales y por tramos de la curva largo/peso, se utilizaron los datos correspondientes al período 1960-1971 (Angelescu y Gneri, 1965; Cousseau et al., 1968 y 1973). Los cotejos realizados desde estos puntos de vista, permitieron obtener sobre la base de análisis estadísticos, una idea más exacta acerca del ritmo y de la modalidad de crecimiento del cuerpo de la caballa durante el ciclo vital.

En primer término, el exponente n considerado como valor específico, es decir, determinado para la totalidad de las muestras de varias temporadas de pesca que incluyen solamente individuos adultos de las clases de 245-455 mm Lt, aparece siempre con valores por encima de 3; las variaciones anuales son de orden exponencial bajo ($n = 3,18-3,30$). Al calcular la ecuación empírica de la relación L/P para la misma muestra de $N = 1.454$ utilizada en la interpretación del factor C, con límites de clases entre 65-455 mm Lt, el valor del exponente n resultó igualmente por encima de 3 ($P = 1,6836 \times 10^{-6} L^{3,2951}$).

1er. segmento ($N = 62$), $P = 1,9131 \times 10^{-6} L^{3,2636}$ ($r = 0,9988$);

2do. segmento ($N = 57$), $P = 4,7388 \times 10^{-6} L^{3,0907}$ ($r = 0,9870$);

3er. segmento ($N = 1.335$), $P = 3,1392 \times 10^{-6} L^{3,1888}$ ($r = 0,9992$).

En individuos juveniles primarios y secundarios de las clases de 35-205 mm Lt, R. Sánchez (1979) investigador del INIDEP, comprobó mismo tipo de desarrollo de los valores del exponente n , con la disminución entre las clases de 65-165 mm Lt ($n = 2,79$), seguida luego por un aumento apreciable ($n = 3,90$) en las clases de 175-205 mm Lt, que se debe probablemente a un cambio ambiental y por consiguiente de los hábitos de vida.

Los valores del exponente n evidencian diferencias bajas entre los segmentos considerados, correspondiendo el valor mínimo al segmento intermedio. La misma particularidad se confirma tam-

Esta característica que es de índole específica, demuestra que el ritmo de crecimiento en longitud del cuerpo es algo inferior al ritmo de aumento en peso, y por esta razón el cuerpo de los adultos tiene un aspecto robusto torpediforme, especialmente cuando éstos se hallan en el período de alimentación intensa o sea en buen estado de condición (factor C alto).

En segundo término, al cotejar los valores del exponente n determinados en muestras agrupadas por períodos antes y después del desove masivo, como también por segmentos de la relación largo/peso graficada en escala logarítmica doble, se ponen de manifiesto ciertas variaciones que derivan, sin duda, de los cambios fisiológicos y ecológicos ocurridos en el ciclo vital de los individuos. En efecto, el exponente n que al comienzo del verano (temporada de pesca 1963/64) se presenta superior a 3 ($n = 3,29$) disminuye por debajo de 3 ($n = 2,96$) durante el período de desove masivo y de post-desove (Gráfico fig. 11); por otra parte, la graficación en escala logarítmica de la relación largo/peso muestra tres segmentos de pendiente diferente, con la interrupción entre las clases de 185-225 mm Lt (Gráfico fig. 12). Luego, al calcular las ecuaciones de la relación largo/peso separadamente por cada segmento mediante el método de regresiones logarítmicas ponderadas, se obtuvieron los siguientes valores del exponente n :

bién aplicando la prueba t -student entre las pendientes de los segmentos considerados, resultando diferencias significativas entre el primero con el segundo segmento ($t = -29,51$ y grados de libertad = 111), y el segundo con el tercer segmento ($t = -214,44$ y grados de libertad = 1390).

Desde el punto de vista biológico, el segmento intermedio con los límites de tallas comprendidos entre 185 y 225 mm Lt, correspondería al período de iniciación de la primera maduración sexual seguido después por el primer desove en el ciclo sexual de la caballa. Las tallas mencionadas son algo inferiores a las tallas comprobadas en las

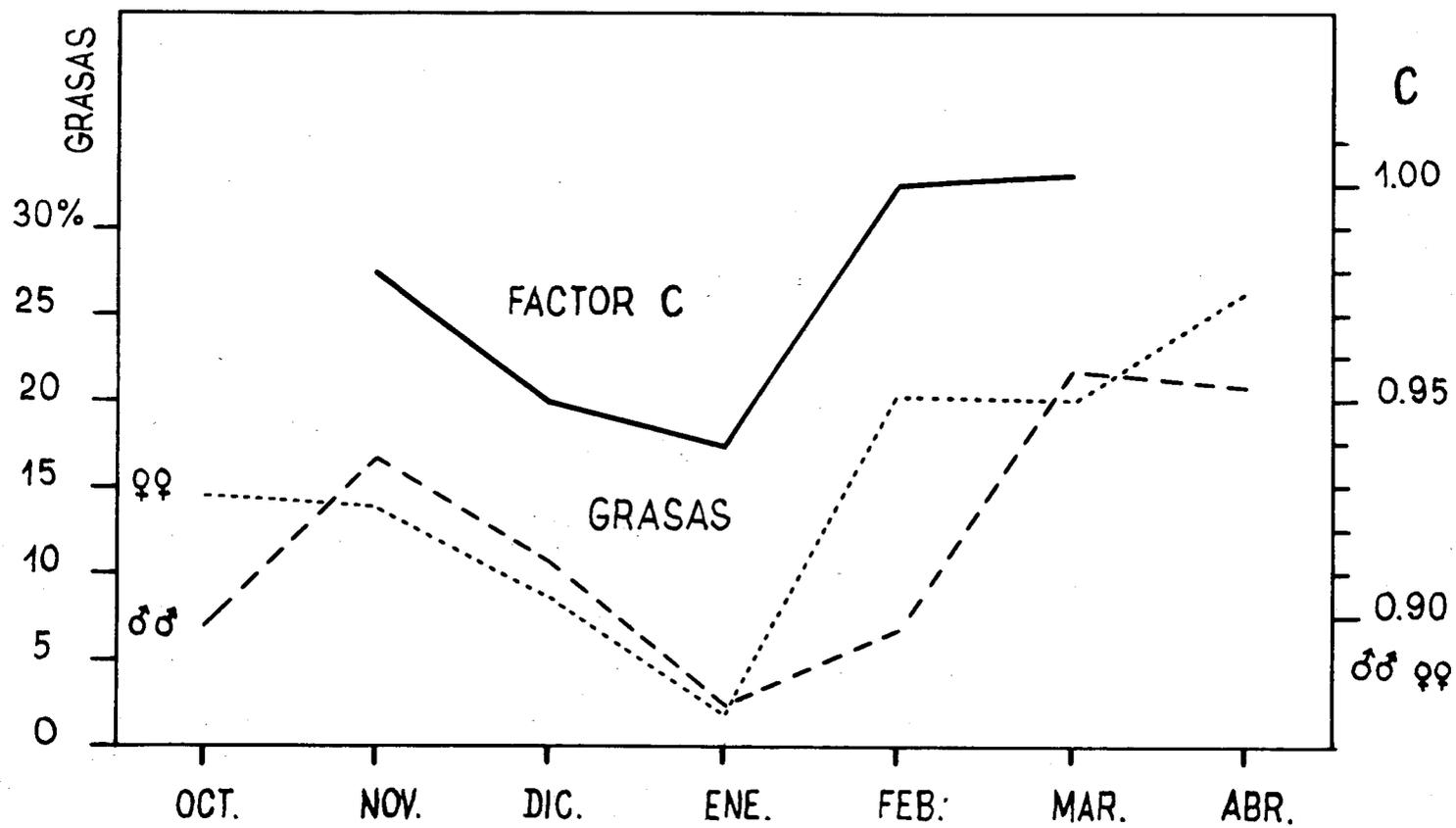


Gráfico fig. 10. Caballa: relación entre el factor de condición (C), ambos sexos-adultos, y el contenido en lípidos por sexos, a través de los meses del período de alimentación estival, región de aguas costeras.

muestras de la temporada de pesca 1977/78, en las que se identificaron machos y hembras de las clases de 225-245 mm Lt con las glándulas sexuales al comienzo de su desarrollo gonadal (estadios II y III). La diferencia de alrededor de 2 cm entre las tallas del segmento intermedio y las comprobadas en el muestreo, deriva probablemente de la poca representación de las clases 65-185 mm Lt y de la falta total de representación en la clase de 175 mm Lt en la muestra utilizada para estos cálculos.

La particularidad que se destaca de la graficación en escala logarítmica de la relación largo/peso, con tres etapas de ritmo diferente de crecimiento, ha sido ya comprobada con anterioridad por Bas (1960) en la especie *Scomber scombrus* de la costa española del Mediterráneo, con la diferencia de que los valores de n se hallan en los primeros dos segmentos por debajo de 3 y en el último se acerca a 4 ($n = 3,96$). No obstante esta modalidad, el mismo autor menciona casos de inversión con valores decrecientes del exponente n desde el sector de tallas inferiores al sector de tallas superiores, como por ejemplo en algunas especies de gádidos y clupeídos (*loc. cit.* p. 36). Igualmente Steven (1952) encontró un desarrollo de modalidad similar en el ritmo de crecimiento de la caballa de la costa suroeste de Inglaterra (*S. scombrus*) con una "etapa crítica" entre los segmentos de las relaciones largo/edad y largo/peso graficadas en escala logarítmica doble. Ambos autores coinciden en que la discontinuidad en el ritmo de crecimiento evidenciada por la "etapa crítica" se debe a la aparición de la primera maduración sexual en el ciclo vital específico.

Por último, los cálculos realizados para la determinación del exponente n en muestras de adultos del período anterior al desove masivo (temporada de pesca 1967/68) y separadas por sexos, evidenciaron una leve diferenciación entre los valores de n a favor de los machos, tal como se verifica de las ecuaciones obtenidas:

$$\text{Machos (N = 305), } P = 2,0978 \times 10^{-3} L^{3,4203};$$

$$\text{Hembras (N = 462), } P = 2,6202 \times 10^{-3} L^{3,3558}.$$

La diferenciación señalada a este respecto se debe presumiblemente al mayor desarrollo ponderal de las gonadas en los machos que en las hembras (ver también Bas, 1960, p. 43).

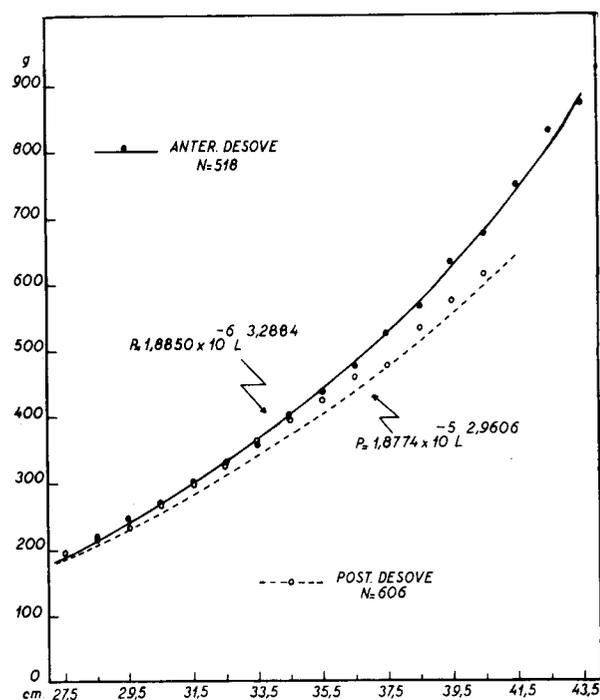


Gráfico fig. 11. Caballa: representación de las curvas teóricas de la relación largo/peso, antes y después del período de desove masivo, con los valores observados de P_t (g), por clases de L_t ($i = 1$ cm) y las ecuaciones correspondientes.

6.3 RAZONES DE CRECIMIENTO ARITMÉTICO (RA) Y GEOMÉTRICO (RG) EN LARGO Y PESO.

Con la finalidad de lograr una comparación cuantitativa acerca de los incrementos absolutos y porcentuales en largo (Lt) y peso (Pt) por clases de edad, y por ende de la velocidad o ritmo de crecimiento del cuerpo en la caballa del Mar Argentino, se utilizaron para los cálculos de las razones A y G los datos básicos publicados por Gagliardi y Cousseau (1970, Tabla 6, p. 15) en lo referente a los largos teóricos determinados según edades leídas; los pesos promedios correspondientes a cada clase hasta la edad VIII, se obtuvieron mediante la aplicación de la ecuación de la curva largo/peso calculada por Cousseau en una muestra de $N = 1035$, temporada de pesca 1969/1970 (Cousseau et al., 1973, p. 59). Se llegó a la elección de estos datos por el motivo de que los incrementos anuales absolutos se desarrollaban con una disminución de manera continua, sin saltos contradictorios entre las clases de edades mayores.

Los datos obtenidos de los cálculos efectuados por cada clase de edad para ambas razones se hallan consignados en las Tablas N^{os} 6 y 7. El ritmo de crecimiento en largo aparece alto hasta el final del segundo año, o mejor interpretado desde el punto de vista fisiológico, hasta la aparición de la primera maduración sexual, momento desde el cual se produce una disminución rápida y de poca diferenciación anual entre las clases siguientes (Gráfico fig. 13). La caballa alcanza entre el primer y segundo año de edad más de un 70 % del largo total con respecto al promedio de la clase VIII = 42,63 cm, que a su vez se acerca del largo asintótico, determinado en este caso en 46,90 cm. Esta particularidad de crecimiento en largo se confirma también por los datos de Castello y Cousseau (1975, p. 200), que con un $L_{\infty} = 44,60$ cm estimaron un aumento de 60 % para la edad I cumplida.

El ritmo de crecimiento en peso se presenta más sostenido, es decir, de menor disminución a través de las clases de edad en comparación con el del largo (Tabla N^o 7 y Gráfico fig. 14); normalmente se halla por encima de 3, tal como se evidencia de la relación obtenida entre las razones geométricas de Pt y Lt (Tabla N^o 7, última columna). Este valor que se mantiene constante para las clases de edad II-VIII, es muy similar al del exponente n de la relación largo/peso. El aumento de peso alcanzado en el segundo año de edad representa más de 38 % del peso promedio correspondiente a la clase de edad VIII = 808,24 g Pt, que por su valor se halla también cerca del peso asintótico, determinado por Castello y Cousseau en 896 g (*loc. cit.*)

De estas comprobaciones se puede inferir que existen en el ciclo vital de la caballa momentos críticos en los cambios del ritmo de crecimiento del cuerpo que se evidencian tanto por los valores diferenciales de las razones A y G, como por las variaciones de los valores del factor C y exponente n de la relación largo/peso. Durante el primer y segundo año se produce un crecimiento más rápido en largo que en peso; en los años subsiguientes, a partir del primer ciclo sexual y desove, el ritmo de crecimiento cambia y el cuerpo de los adultos se hace más robusto, de aspecto torpediforme y con desarrollo preponderante en los ejes vertical y transversal. Además, en el ciclo anual de los adultos ocurren cambios alternados y transitorios con variación de peso y forma del cuerpo motivados principalmente por el desarrollo gonadal y el desove.

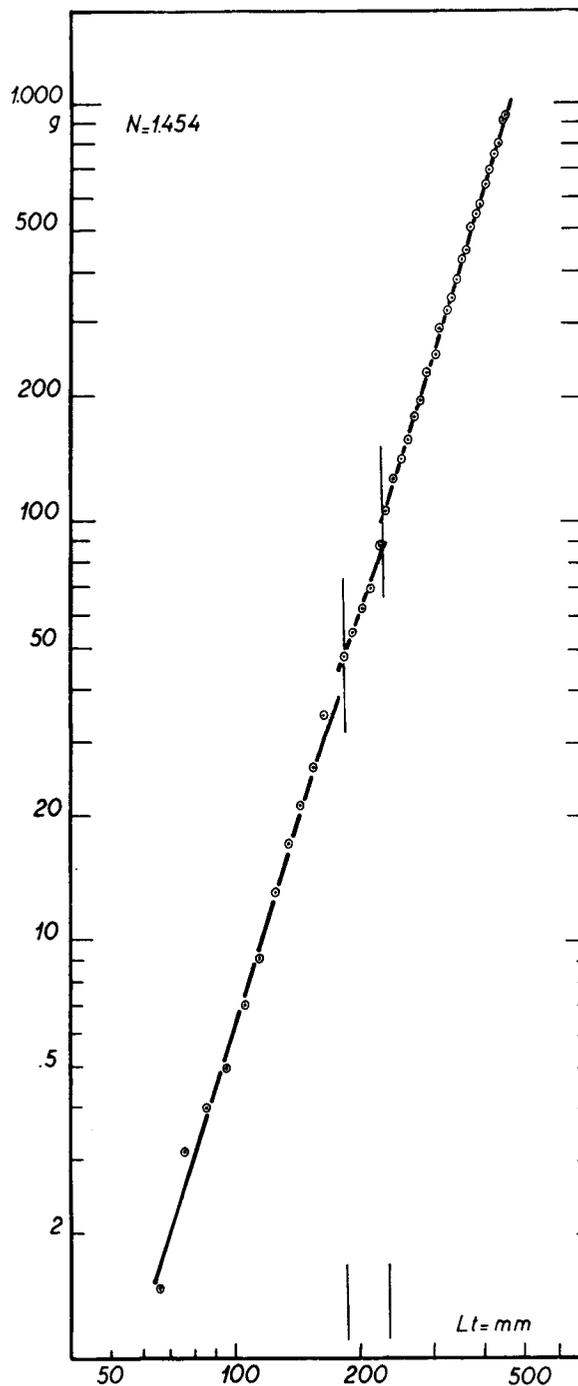


Gráfico fig. 12. Caballa: representación en escala logarítmica doble de la relación largo/peso del cuerpo (Pt/g) por clases de Lt; el segmento intermedio coincide con el momento de la iniciación de la primera maduración sexual.

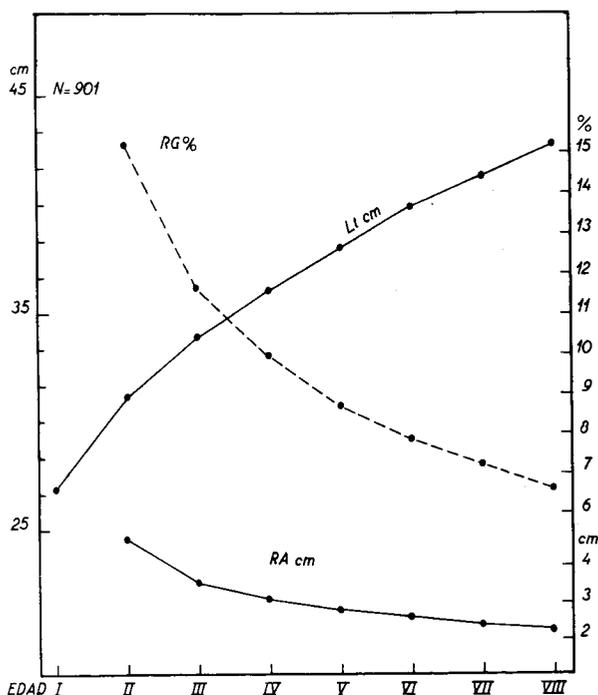


Gráfico fig. 13. Caballa: las razones aritmética (RA) y geométrica (RG) del crecimiento absoluto del cuerpo en longitud (Lt/cm), por clases de edad.

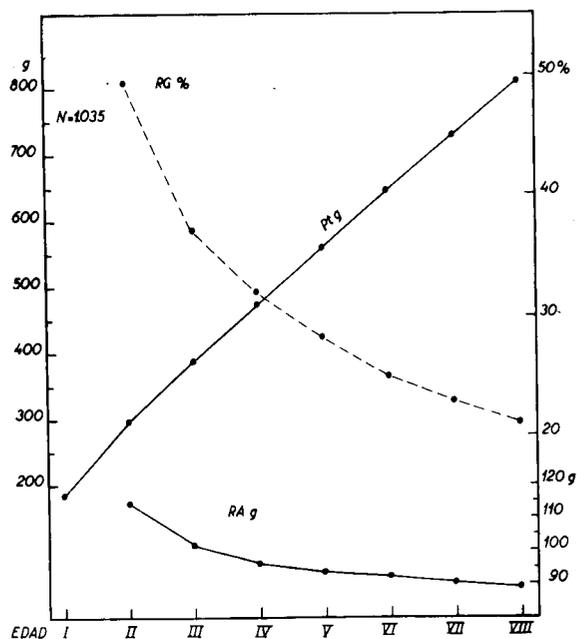


Gráfico fig. 14. Caballa: las razones aritmética (RA) y geométrica (RG) del crecimiento absoluto del cuerpo en peso (Pt/g), por clases de edad.

En síntesis, todas las características destacadas en la modalidad de crecimiento absoluto del cuerpo en la caballa del Mar Argentino coinciden con los resultados de investigaciones similares en otras especies de Scombridae¹¹, de las cuales se comprueba que el mayor impacto en el ritmo de crecimiento y aumento de biomasa individual por unidad de tiempo se produce en los primeros dos años del ciclo vital específico.

6.4 RITMO METABÓLICO. Se intentó obtener una interpretación cuantitativa acerca del metabolismo específico de la caballa en relación con el crecimiento absoluto del cuerpo, al determinar el ritmo metabólico por clases de Lt ($i = 10$ mm) en función de superficie y peso. Primeramente se estimó la constante metabólica específica (A) en una muestra de $N = 62$ individuos con tallas comprendidas entre 79 y 466 mm Lt; el valor promedio de la constante A resultó ser de 7,93 y es algo mayor, en orden de unidades decimales, que el promedio referido por Gray (1953) para la especie *Scomber scombrus* del Atlántico Norte ($A = 7,20$)¹². Seguidamente se calcularon los valores del ritmo metabólico ($\frac{M}{P}$) por cada clase de Lt en una muestra

de $N = 1393$ individuos de 60 a 460 mm Lt; la curva obtenida con los valores teóricos y observados pone de manifiesto una evidente disminución del ritmo a medida que aumenta la longitud del cuerpo (Gráfico fig. 15).

La mencionada curva, de acuerdo con las diferencias de $\frac{M}{P}$ observadas entre las clases, se puede separar en dos tramos: el del lado izquierdo que corresponde a los juveniles y preadultos (clases 65-205 mm Lt) con un valor promedio de $\frac{M}{P} = 3,62$,

¹¹ Para mayor información a este respecto, ver en la bibliografía de la especialidad: Aikawa, 1937; Aker, 1961; Algarsawami et al., 1969; Ann, 1971; Baird, 1977; Bas, 1959, 1960 y 1964; Castello y Hamre, 1969; Dannewig, 1948; George y Banerji, 1964; Iizuka, 1967; Ivanov, 1966 y 1971; Kändler, 1954 y 1957; Knaggs y Parrish, 1973; Kondo, 1966; Kondo y Kuroda, 1966; Kramer, 1969; Lissner, 1939; Moores et al., 1975; Nedelec, 1958; Ouchi, 1978; Postuma, 1972; Pradhan, 1956; Radhakrishman, 1964; Shapiro, 1943; Steven, 1952; Tuggac, 1957.

¹² Para individuos juveniles primarios y secundarios, la constante A resultó ser, según R. Sánchez (1979), de 10,80-7,60 con disminución paulatina de los valores en relación con el aumento de talla de las clases de 35 a 205 mm Lt.

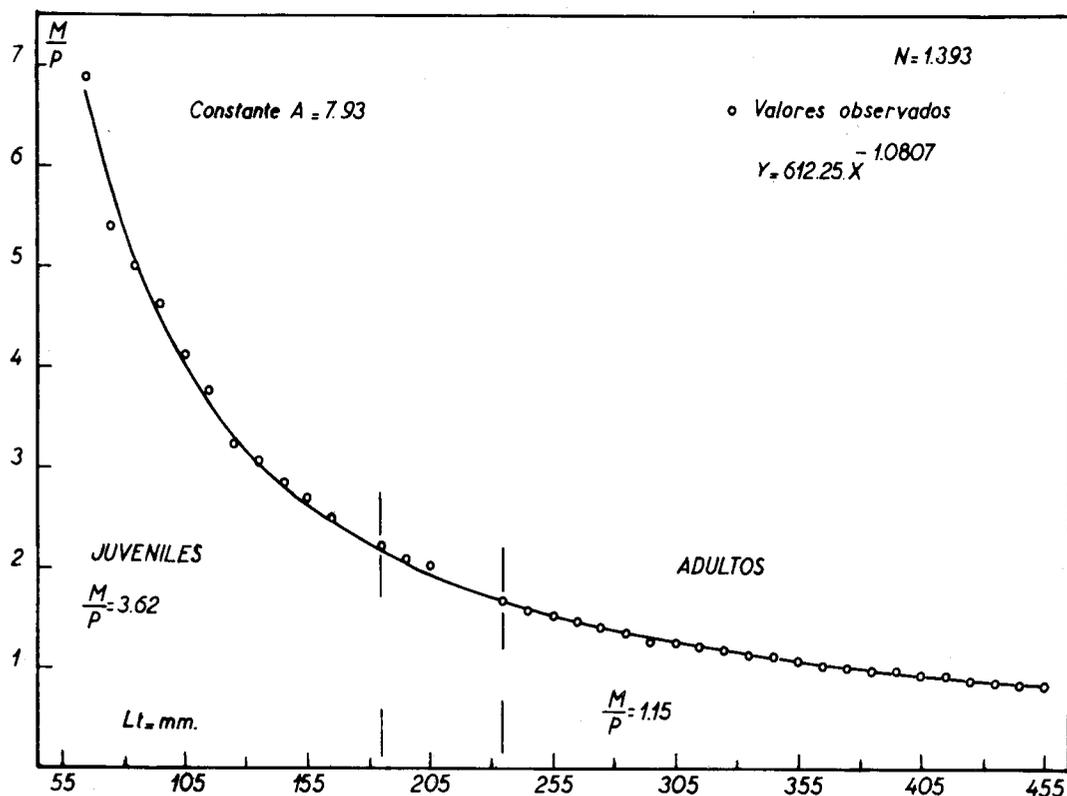


Gráfico fig. 15. Caballa: representación de la curva teórica y de los valores observados del ritmo metabólico $\frac{M}{P}$ en función de superficie y peso total del cuerpo, por clase de Lt con $i = 10$ mm y la ecuación correspondiente; el sector delimitado coincide con el momento de la iniciación de la primera maduración sexual.

y el del lado derecho a los adultos (clases 235-455 mm Lt), con el promedio de $\frac{M}{P} = 1,15$. Las diferencias de los valores de $\frac{M}{P}$ entre las clases del tramo de los adultos son de amplitud muy reducida ($< 0,09$), hecho que indica una tendencia hacia la estabilidad del ritmo metabólico cuanto más se acercan del largo asintótico. Al graficar los valores de $\frac{M}{P}$ en escala logarítmica doble, se comprueba la misma particularidad observada en la graficación similar de la relación largo/peso, con la interrupción de los segmentos entre las clases de 185-235 mm Lt; el tramo de la curva del ritmo me-

tabólico que incluye estas clases correspondería igualmente como en el caso de la relación largo/peso al período de iniciación de la primera maduración sexual en la caballa (Gráfico fig. 16).

Los cálculos de las regresiones logarítmicas ponderadas y de sus correlaciones efectuados por cada segmento, es decir de los juveniles secundarios, preadultos y adultos, evidencian la misma característica tal como se comprueba de la comparación de los valores del exponente metabólico m de las ecuaciones obtenidas:

$$1er. \text{ segmento } (N = 62), \frac{M}{P} = 527,21 \times L^{-1,0466} (r = -0,9953);$$

$$2do. \text{ segmento } (N = 14), \frac{M}{P} = 1305,22 \times L^{-1,2209} (r = -0,9960);$$

$$3er. \text{ segmento } (N = 1317), \frac{M}{P} = 514,59 \times L^{-1,0500} (r = 0,9791).$$

También al aplicar la prueba *t - student* con respecto a los valores del exponente *m*, resultaron diferencias significativas entre el primero con el segundo segmento, ($t = 2,7033$ y grados de libertad = 72), y entre el segundo con el tercer segmento, ($t = -2,6443$ y grados de libertad = 1330).

Concluyendo, se puede afirmar que se observan en la curva del ritmo metabólico las mismas características destacadas en la curva de la relación largo/peso, con la diferencia, de que la primera tiene un desarrollo de tipo exponencial negativo debido a la disminución continua de la superficie del cuerpo en función del crecimiento absoluto en peso. El hecho en sí, demuestra que en el estadio adulto de la caballa se produce con la disminución del ritmo metabólico y, por ende del desgaste energético, una acumulación de sustancias de reserva (tejido muscular y lípidos) con el aumento progresivo de la edad y la formación de un cuerpo de alta robustez, evidenciadas al mismo tiempo por los valores del factor de condición C, del exponente *n* y de las razones de crecimiento A y G.

CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES

La información aportada por el presente trabajo sobre la ecología trófica de la caballa del Mar Argentino cumple en general con la primera parte del programa de investigaciones propuesto, en lo referente a la alimentación y crecimiento sobre la base de interpretaciones ecológicas y evaluaciones biométricas. Falta aún por desarrollar y concluir la parte referente al requerimiento trófico por individuo y biomasa de consumidores en función de tiempo y al esquema de las relaciones trofodinámicas en la región del habitat estival de la especie. Una vez concluidos los tópicos mencionados, será posible pasar a la última parte del programa y definir de manera cuali- y cuantitativa el papel de la caballa dentro del sistema trófico y de la productividad biológica de las comunidades de peces pelágicos y demersal-pelágicos del Sector Bonaerense.

La información obtenida hasta el presente de las investigaciones desarrolladas permite llegar a ciertas conclusiones que se detallan a continuación de acuerdo con la secuencia de los tópicos tratados en los capítulos 3, 4, 5 y 6 de este trabajo.

MORFOLOGÍA DEL SISTEMA DIGESTIVO. Las características más importantes que se destacan con respecto a este tópico, se evidencian principalmente en la estructura del filtro branquial desarrollado para retener las especies alimento de diá-

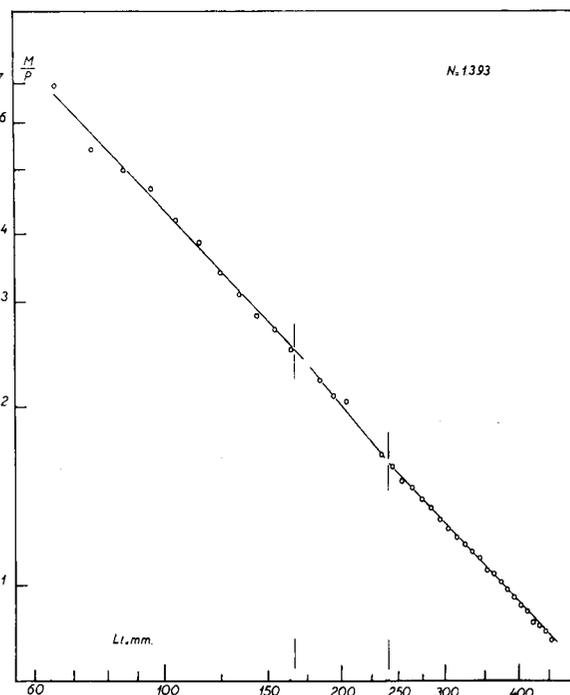


Gráfico fig. 16. Caballa: representación en escala logarítmica doble del ritmo metabólico $\frac{M}{P}$ por clases de L_t ; el segmento intermedio coincide con el momento de la iniciación de la primera maduración sexual.

metro del cuerpo inferior o igual a 1 mm (elementos del zooplacton), y en la presencia de placas faríngeas provistas de dientes agudos para no permitir el escape de las pequeñas presas atrapadas por la boca (elementos del micronecton). También se destaca la amplia capacidad de alojamiento gástrico de presas de mayor tamaño (adultos de anchoíta y cornalito, calamaretos), por formarse en el momento de la ingestión un espacio alargado tubular desde la cavidad bucofaríngea hasta la región posterior del estómago cardíaco.

Las investigaciones biométricas realizadas con relación al crecimiento relativo de distintas partes integrantes del sistema digestivo conducen a las siguientes conclusiones:

- El diámetro de la abertura bucal y su correspondiente cociente (CB) presentan un ritmo

isométrico de aumento con respecto al crecimiento del largo del cuerpo (Lt); la relación porcentual entre el diámetro de la abertura bucal y el Lst del cuerpo varía entre 3,7 y 4 % aproximadamente;

- El aumento de la longitud de la mandíbula disminuye de manera paulatina con el crecimiento en largo del cuerpo; el cociente mandibular (CM) varía de 15,1 en juveniles secundarios a 13,9 en adultos de las clases superiores de Lt;
- El número total de branquiaspinas del primer arco branquial varía entre 36 y 48, y tiende a estabilizarse en los preadultos y adultos a partir de tallas de 220-240 mm Lt en adelante;
- El cociente intestinal (CI) se mantiene con valores superiores a 1 dentro de rangos de variación reducida, al presentar los adultos de las clases de 305-455 mm Lt los valores mayores (1,20);
- El cociente celomático (CC) varía entre 43,6 y 48%; los valores mayores son propios de los adultos desde las clases de 286-305 mm Lt en adelante.

ALIMENTACIÓN Y RÉGIMEN ALIMENTARIO; COMPOR-TAMIENTO TRÓFICO. Las investigaciones desarrolladas bajo ese aspecto han ampliado y completado el conocimiento de la integración específica del espectro trófico de la caballa en la región del habitat estival, que comprende especies alimento desde copépodos hasta pequeños peces y calamaretos. El alimento principal, constituido por copépodos calánidos y anchoítas, proviene de dos comunidades diferentes del eupelagial nerítico: la planctónica con elementos del mesozooplankton, y la nectónica con elementos del micronecton. El régimen alimentario se presenta de tipo mixto y con distinta modalidad de obtención de alimento: de un pez planctófago con ingestión de alimento por un proceso de filtración, y de un pez pequeño-carnívoro al cazar y atrapar las presas de mayor tamaño. Esta característica hace a diversificar y alargar la cadena alimentaria hacia el tipo de "red alimentaria",

especialmente para los adultos que ingieren a su vez pequeños carnívoros.

Desde el punto de vista ecológico, se destaca una coincidencia en tiempo y espacio entre el hábitat trófico de la especie y el área de desove y crianza de la anchoíta, particularidad que permite una disponibilidad trófica permanente hacia esta especie alimento en todos sus estadios de desarrollo, es decir, huevo embrionado, larva, postlarva, juvenil y adulto. Se evidencia en este sentido una alta adaptación ecológica de la especie por el hecho de ocupar varios niveles tróficos dentro del ecosistema, a la cual se agrega la adaptación morfológica del sistema digestivo con respecto a la modalidad de obtención e ingestión de alimento de tamaño variable (ver también Weatherley, 1963 y 1966).

Los resultados de las investigaciones concernientes al tópico considerado, permiten inferir algunas conclusiones de índole cuali y cuantitativa, tales como:

- El tamaño de las especies alimento, expresado mediante la relación "diámetro máximo/longitud del cuerpo", varía según la integración específica del espectro trófico entre 0,6/1 mm y 20/140 mm;
- El consumo de especies alimento del zooplankton e ictioplancton se verifica en todas las clases de Lt del consumidor, y su tamaño aumenta en relación directa con el tamaño del consumidor, especialmente en el caso de los sergéstidos y quetognatos y postlarvas de peces del micronecton presentes en la dieta de los juveniles secundarios y adultos;
- La selectividad trófica se hace evidente en los adultos por el consumo de juveniles secundarios y adultos de anchoíta y calamaretos, los cuales son asequibles debido a la alta capacidad de ingestión del consumidor;
- El cociente de repleción estomacal (CR) varía dentro de los límites de 5-22 %; en la mayoría de los casos de ingestión de alimento natural se comprobó un $CR = 7-13\%$;
- La relación de tamaño entre "presa/predador", con casos de ictiofagia, acusa valores

comprendidos entre 33 y 43% con respecto a la longitud (Lt) del consumidor;

- Las equivalencias tróficas establecidas sobre una base standard de comparación interespecífica del alimento natural consumido, sitúan en primer lugar a los adultos de anchoíta, seguidos en orden decreciente por sus propios juveniles secundarios, surel, calamarete, crustáceos del zooplancton, y en último caso, se consideran los quetognatos;
- La mayor actividad trófica, de búsqueda e ingestión de alimento, ocurre en las horas de luminosidad especialmente en el caso de la alimentación particulada (prehensión de presas); la región de obtención de alimento se halla delimitada en el plano vertical por los niveles de 4 y 40 m aproximadamente.

RITMO Y MODALIDAD DE CRECIMIENTO ABSOLUTO DEL CUERPO. El análisis estadístico de los parámetros considerados, en particular el exponente n de la relación largo/peso, las razones A y G y el ritmo metabólico $\frac{M}{P}$, demuestra la existencia en el ciclo vital de la caballa de un corto período de cambio en el ritmo de crecimiento del cuerpo comprendido entre las clases de 185 y 235 mm Lt aproximadamente. Desde el punto de vista fisiológico, este período corresponde con la aparición de la primera maduración sexual, y por los límites de tallas se ubica teóricamente entre los grupos O y I⁺ de edad. A partir de la clase de 265 mm Lt en adelante, es decir individuos entre el primer y segundo año de edad, se produce un ritmo mayor de crecimiento en peso que en largo del cuerpo, que se verifica también por las razones A y G en Lt y Pt consideradas para las clases de edades mayores. Del cambio ocurrido, resulta en los adultos la forma de torpedo del cuerpo cuyo grado de robustez aumenta cuanto más se acercan al estado asintótico. Al mismo tiempo, hay una coincidencia entre el período de cambio y los momentos de la estabilización del número de branquispinas y de la disminución paulatina del ritmo metabólico del segundo tramo de la curva metabólica. Existen además, durante el ciclo vital de los adultos, períodos de cambios estacionales transitorios en el ritmo de crecimiento y forma del

cuerpo entre estados de mayor y menor condición o de engorde y flaquez, relacionados con la época de reproducción y desove en los meses cúspide del verano y el ciclo de migraciones entre las aguas costeras y de alta mar.

Las principales conclusiones que se pueden inferir de las investigaciones realizadas sobre este tópico, se detallan en los párrafos siguientes:

- El factor de condición C, determinado para la época estival y las tallas de 65-465 mm Lt, varía entre los límites de 0,55 y 1,08 y acusa una correlación positiva con respecto a la longitud del cuerpo; la ecuación resultante es $C = 0,5356 + 0,00012 \text{ cm Lt}$;
- Existe entre el factor de condición y el contenido en lípidos del tejido muscular en los adultos una relación directa, correspondiendo los valores máximos a los meses del principio y fin del verano ($C > 0,98$; lípidos = 17-25 %) y los mínimos a los meses del desove masivo ($C = 0,94$; lípidos = 2,5%);
- El exponente n de la relación largo/peso del cuerpo presenta valores por encima de 3, tanto en los juveniles secundarios como en los adultos; solamente ocurre una disminución temporaria por debajo de 3, en los adultos que coincide con los meses de desove masivo ($n = 2,96$);
- Entre los valores del exponente n de carácter específico se observan pequeñas variaciones, al corresponder los mínimos a los individuos en vía de la aparición de la primera maduración sexual ($n = 3,09$), y también a las hembras adultas ($n = 3,35$) en comparación con los machos adultos ($n = 3,42$);

individuos alcanzan más de un 70% del largo

- Entre el primero y segundo año de edad, los total del cuerpo con respecto al promedio correspondiente a la clase de edad VIII (Lt = 42,63 cm); el aumento de peso representa en el segundo año de edad un 38 % del peso

medio de la clase VIII ($Pt = 808,24$ g); el ritmo de aumento de las clases siguientes es más sostenido y de menor diferenciación anual.

- El valor de la relación entre las razones geométricas (RG) de crecimiento en peso (Pt) y en largo (Lt) de 3,19 se halla dentro de los límites de los valores del exponente n específico, y confirma de este modo el ritmo sostenido de aumento en peso sobre el del largo del cuerpo para los individuos de las clases de edad II-VIII;
- El ritmo metabólico, calculado sobre la base

de la constante $A = 7,93$ para la totalidad de las clases de Lt (65-455 mm), acusa para el tramo de los juveniles secundarios un valor promedio de 3,62 y para el tramo de los adultos un valor promedio de 1,15; la disminución tiende a estabilizarse en los individuos de tallas grandes próximas al largo asintótico;

- El sector de separación entre ambos tramos de la curva metabólica se delimita entre las clases de 185-235 Lt y corresponde en el ciclo vital específico al momento de la iniciación de la primera maduración sexual.

TABLA N° 1. Distribución de las muestras de caballa para las investigaciones biométricas, biológicas y bioquímicas, período diciembre 1975 - julio 1978, con los datos básicos del muestreo bioestadístico (N = 3010), pesca costera de Mar del Plata.

Fecha de captura	Tipo de muestreo	N	Límites Lt mm	x Lt mm	Investig. adicionales
16/12/1975	MR-L.	129	240-420	328,8	AQ.
29/12/1975	MR-L.	565	210-400	275,5	—
7/12/1977	MR-F.	121	210-340	300,0	—
7/12/1977	MR-F.	421	190-370	297,9	—
7/12/1977	MR-L.	119	170-370	222,7	AQ, DM
13/12/1977	MR-L.	118	210-330	285,8	AQ, DM
15/12/1977	MR-F.	465	200-350	292,2	—
27/12/1977	MR-L.	342	180-310	235,4	AQ, DM
14/ 4 /1978	MB. ^a	632	180-290	206,5	DM
16/ 7 /1978	M.B. ^a	98	167-247	194,7	AQ, DM

^a Lugares de captura: 38°58' LS/58°58'W, profundidad 44 m, temperatura superficie 18°3 C (latitud de Bahía Blanca); 36°30'LS/55°59'W, profundidad 19 m, temperatura superficie 12°3 C (latitud de Cabo San Antonio).

Abreviaturas: MR-L. = muestreo regular en laboratorio; MR-F. = muestreo regular en fábricas; MB. = muestreo en el B/I "Shinkai Maru"; AQ = submuestra para análisis de la composición química proximal; DM = registro de datos merísticos.

TABLA N° 2. Frecuencia porcentual de la especificidad del contenido estomacal en adultos de caballa de 8 temporadas de pesca, período 1959-1978 (N = 5919), según registro de casos individuales.^a

Temporadas de pesca	N	Con alimento %	Anchoítas ^b %	Crustáceos ^c %	Otro alimento ^d %	Cebo y alimento %	Cebo solamente %	Vacíos %
1959/60	439	68,0	26,0	1,8	6,2	—	60,0	6,8
1960/61	530	35,9	31,9	2,0	2,0	—	60,0	4,8
1961/62	851	—	44,0	1,5	0,4	—	49,0	6,0
1963/64	740	—	26,0	4,5	3,6	—	62,0	4,6
1965/66	764	—	31,4	7,8	—	—	59,0	2,9
1966/67	2180	—	15,8	7,5	—	—	74,8	1,9
1975/76 ^e	129	96,9	96,9	—	—	93,0	—	3,1
1977/78 ^e	286	63,6	58,4	17,1	—	32,2	37,1	—

^a Muestras y/o submuestras obtenidas de las capturas comerciales en el intervalo de las horas del amanecer y después del mediodía, mediante la atracción con cebo natural en el lugar de pesca.

^b Individuos adultos, juveniles y postlarvas, con dominancia de los últimos dos grupos.

^c Particularmente especies de copépodos calánidos y zoeas de decápodos.

^d Calamares y especies de pequeños peces pelágicos.

^e Corresponde solamente al mes de diciembre.

TABLA N° 3. Equivalencias tróficas de varias especies alimento calculadas sobre la base standard de dos individuos de anchoíta al comienzo del estadio de adulto para un individuo de caballa de 335 mm Lt y 315 g Pt y CR = 6 %.^a

Especies alimento	Promedios básicos por un individuo de especie alimento			Equivalencias a dos individuos de anchoíta = 26,30 calorías	
	Lt, mm	Pt, g	Calorías	Número individuos	Pt, g
Anchoíta-base standard	120	9,50	13,15	2	19,00
Anchoíta, juveniles	65	1,35	1,25	21	28,40
Anchoíta, juveniles	75	2,20	2,04	12½	27,40
Anchoíta, juveniles	95	4,45	4,55	5¾	25,60
Anchoíta, preadultos	105	6,25	6,80	3¾	23,80
Anchoíta, huevos ^b	—	1,00	1,84	(35.750)	14,30
Cornalito, adultos	100	5,85	5,26	5	29,25
Surel, juveniles	90	6,15	6,46	4	25,00
Calamarete, juveniles	75	5,25	4,36	6	31,66
Copépodos ^b	—	1,00	0,75	(140.000)	35,00
Eufausias	15	0,020	0,016	1.643	32,86
Anfípodos	12	0,017	0,013	2.023	34,38
Sergéstidos	25	0,050	0,043	674	33,70
Quetognatos	11	0,003	0,002	12.524	37,57

^a Los datos bioquímicos que se utilizaron en los cálculos de las equivalencias tienen la siguiente procedencia:

- para anchoíta (diferentes estadios de desarrollo), calamarete y copépodos (*Paracalanus parvus*), INIDEP, análisis de composición química proximal realizados por los Dres. V. J. Moreno y J. E. Aizpún de Moreno (Aizpún de Moreno et al., 1979; Moreno, 1977);
- para especies de sergéstidos (*Peisos petrunkevitchi*), eufausias y anfípodos (*Parathemisto* sp.), INIDEP, datos analíticos proporcionados por Lic. R. H. Calabrese;
- para cornalito, surel y copépodos (*Paracalanus parvus*), datos analíticos publicados por el Dr. O. R. Chiodi (1968).

En lo referente a quetognatos, se recurrió a datos analíticos de la bibliografía internacional (Reeve et al., 1970); igualmente para algunos cotejos interespecíficos y ajustes del valor calórico, particularmente en el caso de especies del zooplancton, se utilizaron datos de misma procedencia (Mauchline y Fisher, 1969; Nakai, 1955; Suyama et al., 1965).

^b Debido al tamaño individual muy reducido, se tomó como unidad standard para los cálculos correspondientes la cantidad de 1 g peso húmedo.

TABLA N° 4. Valores mínimos, máximos y promedios del cociente de repleción estomacal (CR) en preadultos y adultos de caballa agrupados por clases de largo total con $i = 50$ mm (N = 312).

Clases Lt mm	N	CR Mínimo	CR Máximo	CR Promedio
< 200	17	5,26	17,00	9,61
201-250	40	5,32	20,36	9,97
251-300	25	5,31	12,80	10,10
301-350	75	5,50	17,86	8,95
351-400	111	5,00	21,64	9,66
401-450	40	5,00	17,68	8,46
> 451	4	5,12	10,20	7,62

Observación: el material considerado proviene de varias submuestras de las temporadas de pesca 1963/64, 1975/76 y 1977/78.

TABLA N° 5. Contenido de lípidos en la caballa, individuos juveniles secundarios (JS), preadultos (PA) y adultos (A) y por sexos, con datos adicionales referentes al valor calórico y al factor de condición C, período diciembre 1975-julio 1978.^a

Fechas y muestras	Grupos y sexos	Clases Lt mm ^b	Lípidos %	Calorías 100 g	Factor C ^c
17/12/1975					
Músculos	A ♂ ♂	375-415	3,32	127,8	0,97
Músculos	A ♀ ♀	355	5,74	152,8	
Gonadas	A ♂ ♂	375-415	2,25	—	
Gonadas	A ♀ ♀	355	9,02	—	
6/12/1977					
Músculos	JS	185-215	3,26	120,8	0,76
Cuerpo entero	JS	185-215	4,71	128,0	
13/12/1977					
Músculos	A ♂ ♂	305-325	7,11	165,4	0,93
Músculos	A ♀ ♀	315-325	7,25	166,4	0,91
27/12/1977					
Músculos	PA ♂ ♂	220-235	8,12	174,2	
Músculos	PA ♀ ♀	225-235	9,52	184,2	0,88
16/ 7 /1978					
Cuerpo entero	JS	175-185	4,78	125,5	0,72

^a Según datos de composición química proximal de los análisis realizados por los Dres. J. E. Aizpún de Moreno y V. J. Moreno y el técnico A. M. Malaspina (INIDEP).

^b Los valores se refieren a los límites de Lt o al promedio de Lt.

^c Los valores corresponden a los promedios de las clases de Lt consideradas en este caso.

Observación: los preadultos y adultos se hallaban con respecto al desarrollo gonadal en un estado de maduración menos adelantada.

TABLA N° 6. Razones de crecimiento aritmético (RA) en longitud (Lt) y peso del cuerpo (Pt) en la caballa, según clases de edad y ambos sexos (N = 1035), y el incremento anual en la relación g/cm.

Clases de edad	Lt cm	Pt g	Razón A Lt cm	Razón A Pt g	Incremento anual g/cm
I	26,80	184,2	—	—	—
II	31,19	298,6	4,39	114,46	3,67
III	33,86	387,9	3,53	101,91	3,01
IV	36,06	474,1	3,08	96,66	2,68
V	38,00	560,3	2,80	94,04	2,47
VI	39,74	642,2	2,59	92,42	2,32
VII	41,27	728,9	2,41	90,80	2,20
VIII	42,63	808,2	2,26	89,16	2,09

TABLA N° 7. Relación entre las razones de crecimiento geométrico porcentual (RG) en longitud (Lt) y peso total del cuerpo (Pt) en la caballa, según clases de edad y ambos sexos (N = 901).

Clases de edad	Lt cm	Pt g	Razón G Lt (%)	Razón G Pt (%)	RR/Pt RG/Lt
I	26,80	184,2	—	—	—
II	31,19	298,6	15,16	48,34	3,19
III	33,86	387,9	11,69	37,26	3,19
IV	36,06	474,1	9,89	31,53	3,19
V	38,00	560,3	8,73	27,82	3,19
VI	39,74	642,2	7,88	25,11	3,19
VII	41,27	728,9	7,20	22,93	3,19
VIII	42,63	808,2	6,63	21,13	3,19

BIBLIOGRAFIA

- AASEN, O. 1967. Campañas de pesca exploratoria con el buque "Repunte" en la región norte de la plataforma argentina. II. Investigaciones sobre bonito (*Sarda sarda*) en aguas argentinas. Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata (3): 24 p.
- ACARA, A. 1957. The oil content variation of anchovy, horse mackerel and mackerel in the Black Sea. FAO Proc. Pap. Fish. Counc. Mediterr., Rome (4): 167-174.
- ACKMAN, R. G. y EATON, C. A. 1971. Mackerel lipids and fatty acids. J. Can. Inst. Food Technol., 4 (4): 169-174.
- AIKAWA, H. 1937. Age determination of chub-mackerel, *Scomber japonicus* (Houttuyn). Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., Tokyo, 6 (1): 9-12.
- AIZPÚN de MORENO, J. A., MORENO, V. J. y MALASPINA, A. M. 1979. Variaciones en la composición bioquímica proximal de la anchoíta durante tres temporadas de pesca (1975-1977). Rev. Investig. Des. Pesq. (INIDEP), Mar del Plata, 1 (1): 45-53.
- AKER, E. 1961. Untersuchungen über die Biologie der Makrele (*Scomber scombrus*) in der Nordsee. Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch., Hamburg, 16 (2): 105-128.
- ALAGARSWAMI, K., HIYAMA, Y. y NOSE, Y. 1969. Studies on age and growth of the Japanese mackerel. Rec. Oceanogr. Works Japan, Tokyo, 10 (1): 39-63.
- ALEEV, YU. G. 1969. Function and gross morphology in fish. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 268 p.
- ANDREU B. y RODRÍGUEZ RODA, J. 1953. Contribución a la biología de la caballa (*Scomber scombrus* L.) del Levante español (Mediterráneo occidental). Publ. Inst. Biol. apl., Barcelona, (12): 129-180.
- ANGELESCU, V. y COUSSEAU, M. B. 1967. Distribución espacial y cronológica de la anchoíta en el Mar Epicontinental Argentino. FAO/CARPAS, Doc. Téc., Río de Janeiro, (9): 48 p.
- 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 (19): 92 p.
- 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, 1ª Reunión, Doc. Téc., Río de Janeiro, (6/6): 13 p.
- ANGELESCU, V. y GNERI, F. S. 1965. Resultados preliminares de las investigaciones sobre biología y pesca de la caballa en el área de Mar del Plata. FAO/CARPAS, Doc. Téc., Río de Janeiro, (3): 19 p.
- ANN, H. B. 1971. Studies on the age and growth of the Pacific mackerel, *Scomber japonicus* Houttuyn. Bull. Fish. Res. Dev. Agency, Pusan, (7): 7-24.
- ARAGNO, F. J. (Ed.). 1968a. Datos y resultados de las campañas Pesquería. "Pesquería II" (9 de noviembre al 12 de diciembre de 1966). Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata, (10/II): 129 p.
- ARAGNO, F. J. (Ed.). 1968b. Datos y resultados de las campañas Pesquería. "Pesquería III" (20 de febrero al 20 de marzo de 1967). Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata, (10/III): 162 p.
- ARTUZ, I. 1959. Fluctuations in the catches of some pelagic fishes in the Marmara and Black Sea. FAO Proc. Pap. Fish. Counc. Mediterr., Rome, (5): 306-309.
- BAIRD, D. 1977. Age, growth and aspects of reproduction of the mackerel, *Scomber japonicus* in South African waters (Pisces, Scombridae). Zool. Afr., Cape Town, 12 (2): 347-362.
- BAIRD, D. 1978a. Catch composition and population structure of the commercially exploited mackerel *Scomber japonicus*. 1954-1975. Fish. Bull. Div. Sea Fish. S. Afr., Cape Town, (10): 50-61.
- BAIRD, D. 1978b. Food of the mackerel *Scomber japonicus* from western Cape waters. Fish. Bull. Div. Sea Fish. S. Afr., Cape Town, (10): 62-68.
- BANARESCU, P. 1964. Fauna R. P. Romine. Pisces-Osteichthyes. Ed. Acad. R.P. Romine, Bucuresti, 13: 861 p.
- BAS, C. 1959. Consideraciones acerca del crecimiento de la caballa (*Scomber scombrus* L.) en el Mediterráneo español. Invest. Pesq., Barcelona, 14: 65-113.
- BAS, C. 1960. Consideraciones acerca del crecimiento de la caballa (*Scomber scombrus* L.) en el Mediterráneo español. Invest. Pesq., Barcelona, 16: 33-90.
- BAS, C. 1964. Aspectos del crecimiento relativo en peces del Mediterráneo occidental. Invest. Pesq., Barcelona, 27: 13-119.
- BIGELOW, H. B. y SCHROEDER, W. C. 1953. Fishes of the Gulf of Maine. Fish. Bull. Fish. Wildlife Serv., Washington D.C., 53 (74): 577 p.
- BOLSTER, G. C. 1971. Mackerel of the south-west. Lab. Leaflet. Fish. Lab. Lowestoft, Min. Agr. Fish. Food U.K., N.S., (23): 18 p.
- BOLSTER, G. C. 1974. The mackerel in British waters. En: Sea Fisheries Research (Ed. F.R. Harden Jones), London, pp. 101-116.
- BRANDHORST, W. y CASTELLO, J. P. 1971. Evaluación de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoíta*) frente a la Argentina y Uruguay. I. Las condiciones oceanográficas, sinopsis del conocimiento actual sobre la anchoíta y el plan para su evaluación. Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata, (29): 63 p.
- CASTELLO, J. P. y COUSSEAU, M. B. 1976. Observaciones sobre la caballa en las temporadas de pesca del período 1969 a 1975 (Pisces, *Scomber japonicus marplatensis*). Physis, Bs. Aires, 35 (91): 195-203.
- CASTELLO, J. P. y HAMRE, J., 1969. Age and growth of mackerel from Skagerack and North Sea. CIEM, Pel. Fish (S) Cttee., Copenhagen, Doc. H7: 12 p.

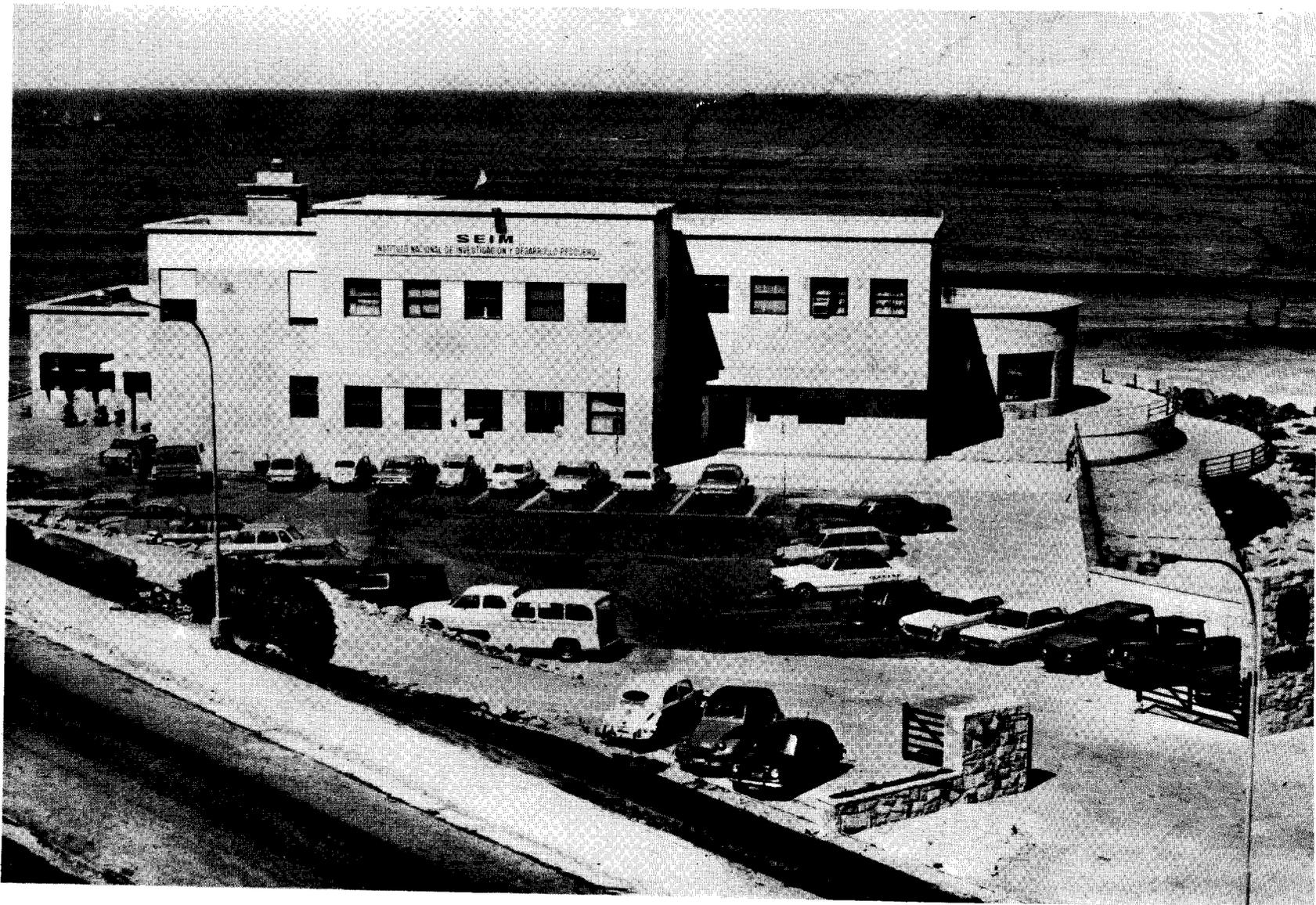
- CHIODI, O. R. 1966. La caballa del Atlántico Sud-zona de Mar del Plata (*Pneumatophorus japonicus marplatensis*). FAO/CARPAS, Río de Janeiro, Doc. Téc., (5): 22 p.
- CHIODI, O. R. 1968. Composición química de pescados y mariscos capturados en el Atlántico Sudoccidental (Sector Provincia de Buenos Aires). Publ. Dept. Invest. Pesq., Secr. Estado Agric. Ganad., Bs. Aires, 14 p.
- CIECHOMSKI, J. D. 1971. Consideraciones sobre la reproducción de la caballa, *Scomber japonicus marplatensis* y su desarrollo embrionario y larval. Physis, Bs. Aires, 30 (81): 547-555.
- COPPINI, R. 1967. Etude des variations de la composition chimique de la chair de maquereaux de l'Adriatique moyenne occidentale, particulierement en ce qui concerne les lipides. FAO Proc. Pap. Fish. Counc. Mediterr., Rome, (8): 395-399.
- CORBIN, P. G. 1947. The spawning of mackerel, *Scomber scombrus* L., and pilchard, *Clupea pilchardus* Walbaum, in the Celtic Sea in 1937-39. J. mar. biol. Assoc., Plymouth: 27 (1): 65-132.
- COUSSEAU, M. B., CASTELLO, J. P., CAPEZZANI, 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 p.
- COUSSEAU, M. B., CASTELLO, J. P., COTRINA, 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 de 1968-diciembre de 1971. Contrib. Inst. Biol. mar., Mar del Plata, (244): 80 p.
- COUSSEAU, M. B., CASTELLO, J. P. y COTRINA, C. P. 1977. Informe sobre el muestreo bioestadístico de desembarque de pescado en el Puerto de Mar del Plata, período enero de 1972-diciembre de 1974. Contrib. Inst. Biol. mar., Mar del Plata, (330): 68 p.
- DANNEVIG, A. 1948. Spawning and growth of young mackerel on the Norwegian Skagerak coast. J. Cons. CIEM, Copenhagen, 15 (2): 218-220.
- DEMIR, M. y ACARA, A. 1955. Biological and hydrological factors controlling the migration of mackerel from the Black Sea to the Sea of Marmara. FAO Proc. Pap. Fish. Counc. Mediterr., Rome, (3): 365-376.
- DODSON, S. I. 1970. Complementary feeding niches sustained by size selective predation. Limnol. Oceanogr., Lawrence, Ka., 15 (1): 131-137.
- EHRENBAUM, E. 1936. Naturgeschichte und wirtschaftliche Bedeutung der Seefische Nordeuropas. Handb. Seefisch. Nordeuropas. Stuttgart, 2: 337 p.
- FITCH, J. E. 1952. The decline of the Pacific mackerel fishery. Calif. Fish Game, 38: 381-389.
- FITCH, J. E. 1956. Pacific mackerel. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Prog. Rep., : 29-32.
- FREY H. W. (Ed.) 1971. California's living marine resources and their utilization. Pacific mackerel. Publ. Dept. Fish Game, State of California: 56-58.
- FRY, D. H. 1936. A preliminary summary of the life history of the Pacific mackerel (*Pneumatophorus diego*). Calif. Fish. Game, 22 (1): 30-39.
- FRY, D. H. y ROEDEL, P. M. 1949. Tagging experiments on the Pacific mackerel (*Pneumatophorus diego*). Fish. Bull. Calif., Sacramento, (73): 64 p.
- GAGLIARDI, R. P. y COUSSEAU, M. B. 1968. Conocimientos biológicos sobre la caballa (*Scomber japonicus marplatensis*) a través de muestreos bioestadísticos. FAO/CARPAS, Doc. Téc. 4º Período de sesiones, Río de Janeiro, (37): 23 p.
- GAGLIARDI, R. P. y COUSSEAU, M. B. 1970. Estudios biológico-pesqueros sobre la caballa (Scombridae, *Scomber japonicus marplatensis*). Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata, (28): 36 p.
- GEORGE, K. C. y BANERJI, S. K. 1964-68. Age and growth studies on the Indian mackerel *Rastrelliger kankana* (Cuvier) with special reference to length-frequency data collected at Cochin. Indian J. Fish., 11 (2) Sec. A: 621-638.
- GODSIL, H. C. 1954. A descriptive study of certain tunalike fishes. Fish. Bull., Calif., Sacramento, (97): 185 p.
- GONG, Y., KANG, Y. J. y CHO, S. Y. 1972. Fishery oceanographic studies on the mackerel purse-seine fishing grounds off the southwestern coast of Korea. Bull. Fish. Res. Dev. Agency, Pusan, 9: 95-110.
- GRAY, I. E. 1953. The relation of body weight to surface in marine fishes. Biol. Bull. Mar Biol. Lab., Woods Hole, (105): 284-288.
- HAGMEIER, A. y KÜNNE, C. 1950. Die Nahrung der Meerestiere. Handb. Seefisch. Nordeuropas, Stuttgart, 1 (5a): 85 p.
- HAMRE, J. 1978. The effect of recent changes in the North Sea mackerel fishery on stock and yield. Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer Copenhagen, 172: 197-200.
- HARDY, R. y KEAY, J. N. 1972. Seasonal variations in the chemical composition of Cornish mackerel, *Scomber scombrus* (L.), with detailed reference to the lipids. J. Food Technol., 7 (2): 125-137.
- HATANAKA, M. y TAKAHASHI, M. 1956. Utilization of food by mackerel, *Pneumatophorus japonicus* (Houttuy). Tohoku J. Agric. Res., Sendai, 7 (1): 51-57.

- HATANAKA, M. y TAKAHASHI, M. 1960. Studies on the amounts of the anchovy consumed by the mackerel. *Tohoku J. Agric. Res.*, Sendai, 11 (1): 83-100.
- HOLDEN, M. J. y RAITT, D.F.S. 1974. Manual of fisheries science. Part. 2. Methods of resource investigation and their application. FAO Fish. Tec. Pap., Rome, (115): 214 p.
- HOLT, S. J. 1959. Report of the International center of the methodology and techniques of research on mackerel (*Rastrelliger*). FAO, Doc. Expanded Technical Assistance Program, Rome, (1095): 130 p.
- IDA, H. 1972. Some ecological aspects of larval fishes in waters off Central Japan. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, Tokyo, 38 (9): 981-994.
- IZUKA, K. 1967. Age and growth of mackerel, *Pneumatophorus japonicus* (Houttuyn), in the north-eastern sea of Japan. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, Shioyama, (27): 21-43.
- IMAI, T. 1967. Some notes on the common Japanese mackerel, *Pneumatophorus japonicus*, in the southern waters of the East China Sea, in summer (Preliminary report). *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.*, 16: 76-84.
- IVANOV, L. S. 1966. On the biology of the Black Sea mackerel (*Scomber scombrus* L.). *Proc. Res. Inst. Fish. Oceanogr.*, Varna, 7: 97-134.
- IVANOV, L. S. 1971. On Lee's phenomenon and compensatory growth of the Black Sea mackerel (*Scomber scombrus* L.). *Proc. Inst. Oceanogr. Fish. Varna*, 11: 101-124.
- JACKMAN, L. A. J. y STEVEN, G. A. 1955. Temperatures and mackerel movements in the inshore waters of Torbay, Devonshire. *J. Cons. CIEM, Copenhagen*, 21 (1): 65-71.
- JONES, R. 1976. Growth of fishes. En: *The ecology of the seas* (Ed. D. H. Cushing y J. J. Walsh). W. B. Saunders Comp., Philadelphia y Toronto, Cap. 11: 251-279.
- JONES, S. y ROSA, H. 1965. Synopsis of biological data on Indian mackerel *Rastrelliger kanagurta* (Cuvier) 1817 and short bodied mackerel *Rastrelliger brachysoma* (Bleeker) 1851. FAO Fisheries Synopsis, Rome, (29): 40 p.
- KÄNDLER, R. 1954. Über das Laichen der Makrele (*Scomber scombrus* L.) in der Kieler Bucht. *Kieler Meeresforsch.*, Univ. Kiel, 10 (2): 182-201.
- KÄNDLER, R. 1957. The stock of mackerel in the North Sea in 1956. *Ann. Biol. CIEM, Copenhagen*, 14: 204-206.
- KARIYA, T., HOTTA, H. y TAKAHASHI, M. 1969. Relation between the condition of the stomach mucous folds and the stomach content in the mackerel. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, Tokyo, 35 (5): 441-445.
- KARIYA, T., SHIRATA, S. y NAKAMURA, Y. 1968. An experiment to estimate the satiation rate of feeding in fish. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, Tokyo, 34 (1): 29-35.
- KARIYA, T. y TAKAHASHI, M. 1969a. The relationship of food intake to the stomach contents in the mackerel, *Scomber japonicus*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, Tokyo, 35 (4): 386-390.
- KARIYA, T. y TAKAHASHI, M. 1969b. On the feeding behaviour of the mackerel. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, Tokyo, 35 (7): 619-623.
- KARLOVAC, J. 1961. Analyse du contenu du tractus digestif. du stade planctonique du maquereau (*Scomber scombrus* L.) en Adriatique. *Rap. Inst. Oceanogr.*, Split, 4 (4A): 16 p.
- KAWAMURA, G. y FUWA, S. 1974. Analysis of periodic fluctuation of the catch of spotted mackerel, *Pneumatophorus tapeinocephalus* Bleeker, in the fishing ground off the Yacu Island by use of auto-correlation coefficient. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.*, 23: 9-18.
- KAWASAKI, T. 1966. Structure of the Pacific population of the mackerel. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, Tokyo, 47: 1-30.
- KAWASAKI, T. 1968. On the ecology of the young mackerel of the Pacific population. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, Tokyo, 55: 59-114.
- KAWASAKI, T. 1971. Fluctuation of the Pacific subpopulation of mackerel (*Pneumatophorus japonicus*) in Japan. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, Tokyo, (66): 75-78.
- KISINOUE, K. 1923. Contributions to the comparative study of the so-called Scombroid fishes. *J. Coll. Agric.*, Tokyo, 8 (3): 293-475.
- KNAGGS, E. H. y PARRISH, R. H. 1973. Maturation and growth of Pacific mackerel, *Scomber japonicus* Houttuyn. *Calif. Fish Game*, 59 (2): 114-120.
- KONDO, K. 1966. Growth of the Japanese mackerel. II. Age determination with use of scales. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, Tokyo, (47): 31-49.
- KONDO, K. y KURODA, K. 1966. Growth of the Japanese mackerel. I. Comparison of resting zones on different organs. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, Tokyo, (45): 31-60.
- KRAMER, D. 1960. Development of eggs and larvae of Pacific mackerel and distribution and abundance of larvae 1952-56. *Fish. Bull.*, Fish. Wildlife Serv., Washington D.C., 60 (174): 393-438.
- KRAMER, D. 1969. Synopsis of the biological data on the Pacific mackerel *Scomber japonicus* Houttuyn (North-east Pacific). FAO Fisheries Synopsis N° 40 a. U.S. Fish. Wildlife Serv., Circ. N° 302: 18 p.

- KRISTJONSSON, H. 1955. A brief survey of Turkish Black Sea coast fisheries 20-31 March 1954. FAO Proc. Pap. Fish. Counc. Mediterr., Rome, (3): 387-405.
- KUROGANE, K. 1974. Review of mackerel resources of the Western Pacific. FAO Proc. Indo-Pacific Fish. Counc., Sec. III, 15th Sess., Bangkok: 253-264.
- KWEI, E. A. 1971. The migration and biology of the Spanish mackerel, *Scomber japonicus* (Houttuyn). Ghana J. Sci., 11 (2): 75-86.
- LISSNER, H. 1937. Zur Biologie der Makelele des Bosphorus. Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. u. Hydrographie, Leipzig, 36: 184-212.
- LISSNER, H. 1939. Über die Makelele des Adriatischen Meeres. Thalassia, 5 (8): 3-82.
- LÓPEZ, R. B. 1959. La caballa del Mar Argentino. I. Sistemática, distribución y pesca. Com. Mus. Arg. Cienc. Nat. B. Rivadavia, Cienc. Zool., Bs. Aires, 3 (3): 95-130.
- LOZANO CABO, F. 1958. Los escómbridos de las aguas españolas y marroquíes y su pesca. Trab. Inst. Español Oceanogr., Madrid, (25): 243 p.
- LUNDBECK, J. 1951. Biologisch-statistische Untersuchungen über deutsche Hochseefischerei. III. Das Körpergewicht und das Längegewicht-Verhältnis bei den Nutzfischen. Ber deutsch. wiss. Komm. Meeresforsch., N. F., Hamburg, 12 (3): 317-429.
- LUSQUIÑOS, A. y VALDEZ, A. J. 1971. Aportes al conocimiento de las masas de agua del Atlántico Sudoccidental. Publ. Serv. Hid. Naval, Armada Argentina, Bs. Aires, (H. 659): 48p.
- MAC KAY, K. T. 1967. An ecological study of mackerel *Scomber scombrus* (Linnaeus) in the coastal waters of Canada. Tech. Rep. Fish. Res. Bd. Canada, (31): 127 p.
- MAGNUSON, J. J. y HEITZ, J. C. 1971. Gill raker apparatus and food selectivity among mackerels, tunas and dolphins. Fish. Bull. NMFS/NOAA, Seattle, Wash., 69 (2): 361-370.
- MARGALEF, R. 1974. Ecología. Ediciones Omega, Barcelona, 951 p.
- MAUCLINE, J. y FISCHER, L. R. 1969. The biology of euphausiids. En: Advances in Marine Biology (Ed. F. S. Russel y M. Yonge), Academic Press, London y New York, 7: 454 p.
- MOLLOY, J. P. 1963. Mackerel investigations off the south coast of Ireland (1962-63). Dept. Rep. Sea a. Inland Fish. year 1963, Dublin, App. (29): 12 p.
- MOORES, J. A., WINTERS, G. H. y PARSONS, L. S. 1975. Migrations and biological characteristics of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) occurring in Newfoundland waters. J. Fish. Res. Bd. Canada, 32 (8): 1347-1357.
- MORENO, V. J. 1977. Composición lipídica y biosíntesis de ácidos grasos de organismos del fitoplancton y zooplancton marinos: *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin) 1879 y *Paracalanus parvus* (Claus) 1863, respectivamente. Tesis doctorado, Univ. Nac. La Plata, Fac. Cienc. Exactas, La Plata, 165 p.
- NALBANDOGLU, U. 1957. Contents of the stomachs of mackerel (*Scomber scombrus* L.) caught in the Marmara, the Bosphorus and in the areas of the Black Sea bordering the Bosphorus. FAO Proc. Pap. Gen. Fish. Counc. Mediterr., Rome, (4): 181-192.
- NAKAI, Z. 1955. The chemical composition, volume, weight, and size of the important marine plankton. Spec. Publ. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., Tokyo, (5): 12-24.
- NEDELEC, C. 1958. Biologie et pêche du maquereau. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., Paris, 22 (2): 121-134.
- NOBLE, A. 1962. The food and feeding habits of the Indian mackerel. *Rastrelliger kanagurta* (Cuvier) at Karwar. Indian J. Fish. 9 (2)A: 701-715.
- NÜMANN, W. 1955. Die Makrele (*Scomber scombrus*) des Schwarzen Meeres, des Bosphorus und der Marmara. Hydrobiologi Seri B, Istanbul, 3 (4).
- O'CONNELL, C. P. y ZWEIFEL, J. R. 1972. A laboratory study of particulate feeding of the Pacific mackerel, *Scomber japonicus*. Fish. Bull. NMFS/NOAA, Seattle, Wash., 70 (3): 973-981.
- OLIVIER, S. R., BASTIDA, R. y TORTI, M. R. 1968. Ecosistema de las aguas litorales. Publ. Serv. Hid. Naval, Armada Argentina, Bs. Aires, (H. 1205): 46 p.
- OUCHI, A. 1978. Studies on age and growth of common mackerel, *Scomber japonicus*, in the waters of Kyushu and east of Tsushima Islands. Bull. Seikai Reg. Fish. Lab., Nagasaki, (51): 97-110.
- PAINE, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. Am. Nat., Lancaster, Pa., 100 (910): 65-75.
- PARK, J. S., LEE, S. S. y BAE, K. U. 1973. Studies on the relation between the food habits of mackerel, *Scomber japonicus* Houttuyn, and the composition of plankton in the South Sea of Korea. Bull. Fish. Res. Dev. Agency, Pusan, 10: 7-23.
- PARRISH, R. H. y MAC CALL, A. D. 1978. Climatic variation and exploitation in Pacific mackerel fishery. Calif. Fish. Bull., Sacramento, (167): 110 p.
- POPOVICI Z. y ANGELESCU, V. 1954. La economía del mar y sus relaciones con la alimentación de la humanidad. Ser. Ext. Cult. Didáctica, Mus. Arg. Cienc. Nat. B. Rivadavia, Bs. Aires, 1: 659 p.
- POSTUMA, K. 1972. On the abundance of mackerel (*Scomber scombrus* L.) in the northern and northeastern North Sea in the period 1959-1969. J. Cons. CIEM, Copenhagen, 34 (3): 455-465.

- PRADHAN, L. B. 1956. Mackerel fishery of Karwar. Indian J. Fish., (3): 141-185.
- PRADHAN, L. B. y GANGADHARA REDDY, C. V. 1962. Fluctuations in mackerel landing at Calicut in relation to hydrographical factors. Indian J. Fish., 9 (1): 100-109.
- RADHAKRISHMAN, N. 1964. Age and growth of the Indian mackerel, *Rastrelliger kanagurta* (Cuvier) with notes on its fishery at Karwar. Indian J. Fish., 11, Sec. A: 187-216.
- REEVE, M. R., RAYMONT, J. E. G. y RAYMONT, J. K. B. 1970. Seasonal biochemical composition and energy sources of *Sagitta hispida*. Mar. Biol., Berlin, 6 (4): 357-364.
- RIJAVEC, L. y CARVALHO AMARAL, J. 1977. Distribuição e abundância de peixes pelágicos na costa sul e sudeste do Brasil. (Resultados da pesquisa com eointegrador). Doc. Téc. Prog. Pesquisa Desenvolv. Pesq. Brasil, Minist. Agric./SUDEPE, Brasília, (24): 72 p.
- RINGUELET, R. A. y ARAMBURU, R. H. 1960. Peces marinos de la República Argentina. Clave para el reconocimiento de familias y géneros. Catálogo crítico abreviado. Publ. Téc. AGRO, Minist. Asuntos Agrarios, Prov. Bs. Aires, (5): 141 p.
- ROEDEL, P. M. 1949. Movements of Pacific mackerel as demonstrated by tag recoveries. Calif. Fish Game, 35 (4): 281-291.
- SAHRHAGE, D. 1964. Über die Verbreitung der Fischarten in der Nordsee. I. Juni-Juli 1959 and Juli 1960. Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch., Hamburg, 17 (3): 165-278.
- SANCHEZ, R. P. 1979. Estudios biológicos sobre huevos, larvas y juveniles de la caballa *Scomber japonicus marplatensis*. Informe de beca de iniciación del CO-NICET, Bs. Aires, período 1978-79.
- SATO, Y. 1968. On the distribution and abundance of the mackerel population migrating to the northern waters of northeastern Sea of Japan during 1963-1967 fishing season. Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab., Shioyama, (28): 73-115.
- SATO, Y., IIZUKA, K. y KOTAKI, K. 1968. Some biological aspects of the mackerel, *Pneumatophorus japonicus* (Houttuyn) in the north-eastern Sea of Japan. Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab., Shioyama, 28: 1-50.
- SATO, Y. y KOTAKI, K. 1971. The characteristics of catch and fishing efficiencies of the mackerel purse seine operating on the fishery grounds off east Hokkaido and Hachinohe, north-eastern sea of Japan. Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab., Shioyama, (31): 81-96.
- SERBETIS, Ch. 1955. Migrations des pélamides et des maquereaux de la mer Egée. FAO Proc. Pap. Fish. Counc. Mediterr., Rome, (5): 381-385.
- SETTE, O. E. 1943. Biology of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) of North America. Part I: Early life history, including the growth, drift, and mortality of the egg and larval populations. Fish. Bull., Fish Wildlife Serv., Washington D.C., 50 (38): 149-237.
- SETTE, O. E. 1950. Biology of the Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus*) of North America. Part II. Migrations and habits. Fish. Bull., Fish. Wildlife Serv., Washington D.C., 51 (49): 251-358.
- SHAPIRO, S. 1943. The relationship between weight and body form in various species of Scombroid fishes. Zoologica, New York, 28 (12): 87-104.
- SIMPSON, G. G., ROE, A. y LEWONTIN, R. C. 1960. Quantitative Zoology. Harcourt, Brace & Comp., New York, 440 p.
- STEVEN, G. A. 1948. Contributions to the biology of the mackerel, *Scomber scombrus* L.: mackerel migrations in the English Channel and Celtic Sea. J. mar. Biol. Assoc. UK, 27 (3): 517-539.
- STEVEN, G. A. 1949. Contributions to the biology of the mackerel *Scomber scombrus* L. P. II. A study of the fishery in the southwest England, with special reference to spawning, feeding, and "fishermen's signs". J. mar. Biol. Assoc. UK, 28 (3): 555-575.
- STEVEN, G. A. 1952. Contributions to the biology of the mackerel *Scomber scombrus* L. III. Age and growth. J. mar. Biol. Assoc. UK, 30 (3): 549-568.
- STEVEN, G. A. 1954. The migrations of mackerel. Fish. Year-book a. Directory 1953-54. British Cont. Trade Press Ltd., London, : 63-67.
- SUZUKI, H. 1974. Feeding habit. En: Fisheries Biology and Population Dynamics of Marine Resources. Textbook for Marine fisheries research course. Japan Internat. Coop. Agency, Tokyo, : 40-50.
- SUYAMA, M., NAKAJIMA, K. y NONAKA, J. 1965. Studies on the protein and non-protein nitrogenous constituents of *Euphausia*. Bull. Jap. Soc. Sci., Fish., Tokyo, 31 (4): 302-306.
- SUYEHIRO, Y. 1942. A study on the digestive system and feeding habits of fish. Jap. J. Zool. Trans., Tokyo, 10 (1): 303 p.
- TAKAHASHI, M. 1966. Studies on the ecology of feeding of the mackerel, *Pneumatophorus japonicus*. I. On the food habit and the selective feeding. J. Fac. Fish. Anim. Husb. Hiroshima Univ., 6 (2): 431-446.
- TAKAHASHI, M. y HATANAKA, M. 1958. Experimental studies on the utilization of food by young mackerel, *Pneumatophorus japonicus* (Houttuyn). Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., Tokyo, 24 (6-7): 449-455.
- TAKANO, H. 1961. Fishing grounds and age composition of mackerel on the southern coast of Honsu, Japan. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., Tokyo, (29): 1-9.
- TANOUE, T. 1958. Studies on the relation between the fluctuation in catch and the environmental factors of the principal fishes in Kagoshima Bay. III. On young mackerel. Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ., 6: 109-114.

- TANOUE, T. 1966. Studies on the seasonal migration on reproduction of the spotted mackerel, *Pneumatophorus tapeinocephalus* (Bleeker). Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ., 15: 91-175.
- TAYLOR, C. C., BIGELOW, H. B. y GRAHAM, H. W. 1959. Climatic trends and the distribution of marine animals. Fish. Bull., Fish Wildlife Serv., Washington D.C., 57 (115): 293-345.
- TEMPLEMAN, W. 1966. Marine resources of Newfoundland. Bull. Fish. Res. Bd. Canada, (154): 170 p.
- TEMPLEMAN, W. y FLEMING, A. M. 1953. Longterm changes in hydrographic conditions and corresponding changes in abundance of marine animals. Annual Proc. ICNAF, Dartmouth N. S., 3: 79-86.
- THOMSEN, H. 1962. Masas de agua características del Océano Atlántico Sur. Publ. Serv. Hid. Nav., Armada Argentina, Bs. Aires, (H. 632): 22 p.
- TSUJITA, T. y KONDO, M. 1957. Some contributions on the ecology of the mackerel and the oceanography of the fishery grounds in the East China Sea (1). Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab., Nagasaki, (14): 7-47.
- TUGGAC, M. 1957. On the biology of the *Scomber colias* Gmelin. FAO Proc. Pap. Gen. Fish. Counc. Mediterr., Rome, (4): 145-159.
- USAMI, S. 1967. Mode of life of the adult mackerel (Japanese mackerel, *Scomber japonicus* Houttuyn), in the sea off Kanto district. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., Tokyo, (58): 97-125.
- USAMI, S. 1969. Mode of life of the adult mackerel in the sea off Kanto district. II. Characters of aggregation and environmental condition. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., Tokyo, (60): 9-27.
- USAMI, S. 1970a. Mode of life of the adult mackerel in the sea off Kanto district. III. Variance in body size composition by grade of sexual maturity. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., Tokyo, (63): 17-28.
- USAMI, S. 1970b. Mode of life of the adult mackerel in the sea off Kanto district. IV. Characters of aggregation and environmental conditions. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., Tokyo, (63): 29-60.
- VILLANUEVA, S. F. (Ed.). 1969. Datos y resultados de las campañas Pesquería. "Pesquería VI" (2 de noviembre al 6 de diciembre de 1967). Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq. Mar del Plata, N° 10/VI.
- WALFORD, L. A. 1946. A new method of describing the growth of animals. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole, (90): 141-147.
- WATANABE, T. 1970. Morphology and ecology of early stages of life in Japanese common mackerel, *Scomber japonicus* Houttuyn, with special reference to fluctuation of population. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., Tokyo, (62): 1-283.
- WATANABE, T. 1972. The recent trend in the stock size of the Pacific population of the common mackerel off Honshu, Japan, as viewed from egg abundance. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., Tokyo, 38 (5): 439-444.
- WEATHERLEY, A. H. 1963. Notions of niche and competition among animals, with special reference to freshwater fish. Nature, London, 197 (4862): 14-17.
- WEATHERLEY, A. H. 1966. Ecology of fish growth. Nature, London, 212 (5068): 1321-1324.
- WINBERG, G. G. 1960. Rate of metabolism and food requirements of fishes. Translat. Ser. Fish. Res. Bd. Canada, (194): 202 p. y 32 tablas.
- WYATT, T. 1976. Food chains in the sea. En: The ecology of the seas (Ed. D. H. Cushing y J. J. Walsh). W. B. Saunders Comp., Philadelphia y Toronto, Cap. 14: 341-358.
- 13 (6): 648-671.
- YAMASHITA, H. 1957a. Relations of the foods of sardine, jack mackerel, mackerel and so on, in the waters adjacent to west Kyushu. Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab., Nagasaki, (11): 45-53.
- YAMASHITA, H. 1957b. On the relation between the food and shape of the intestines of sardine, jack mackerel, mackerel and their kindered species found in the west coast of Kyushu. Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab., Nagasaki, (11): 55-68.
- YASUDA, F. 1953. The food selectivity of some plankton feeders, with regard to amount and size of bait. Rec. Oceanogr. Works Japan, 7 (1): 57-64.
- YASUKA, F. 1960a. The feeding mechanism in young fishes. Rec. Oceanogr. Works Japan, 5 (2): 132-138.
- YASUDA, F. 1960b. The relationship of the gill structure and food habits of some coastal fishes in Japan. Rec. Oceanogr. Work Japan, 5 (2): 139-152.
- YASUDA, F. 1960c. The feeding mechanism in some carnivorous fishes. Rec. Oceanogr. Works Japan, 5 (2): 153-160.
- YASUDA, F. 1960d. The types of food habits of fishes assured by stomach contents examination. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., Tokyo, 26 (7): 653-662.
- YESAKI, M. y BAGER, K. J. 1975. Histórico da evolução da pesca industrial em Rio Grande. Doc. Téc. Progr. Pesquisa Desenvolv. Pesq. Brasil, Minist. Agric./SUDEPE, Brasília, (11): 39 p.
- YOKOTA, T., TORIYAMA, M., KANAI, F. y NOMURA, S. 1961. Studies on the feeding habit of fishes. Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab., Sanbashi-dari Kochi, (14): 1-234.
- YOSHIDA, Y. 1967. On the feeding mechanisms of plankton-feeders. Inf. Bull. Planktology Japan, : 271-278.
- ZOLEZZI, G. 1937. Contributo allo studio dell'alimentazione dei pesci *Scomber scambrus* L. ligure. Studio larvale e post-larvale. Boll. Pesca Pisc. Idrobiol., Roma, 13 (6): 648-671.



Sede del Instituto de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) – Mar del Plata – Argentina