

ACADEMIA BRASILEIRA DE CIÉNCIAS

Contribución del  
INSTITUTO DE BIOLOGIA MARINA  
Mar del Plata · Argentina

Nº. 33

MIGRACIONES VERTICALES RITMICAS DE LA MERLUZA DEL  
SECTOR BONAERENSE (Merlucciidae, *Merluccius hubbsi*)  
Y SU SIGNIFICADO ECOLOGICO

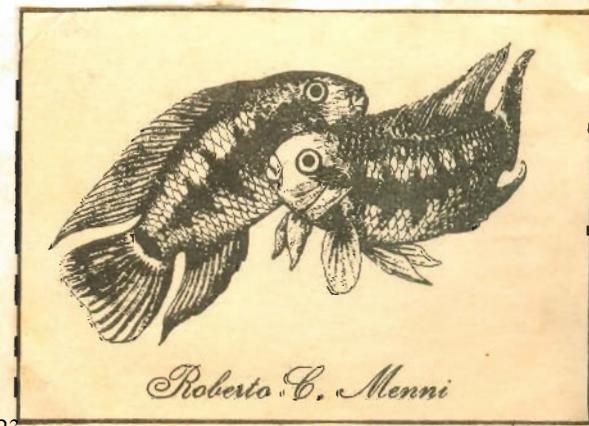
VICTOR ANGELESCU & MARIA L. FUSTER DE PLAZA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires,  
Buenos Aires, Argentina

DE CIÉNCIAS"

SEPARATA DO VOL. 57, SUPLEMENTO, DOS "ANAI'S DA ACADEMIA BRASILEIRA

RIO DE JANEIRO  
1965



Roberto C. Menni

# **MIGRACIONES VERTICALES RITMICAS DE LA MERLUZA DEL SECTOR BONAERENSE (Merlucciidae, *Merluccius hubbsi*) Y SU SIGNIFICADO ECOLOGICO**

**VICTOR ANGELESCU & MARIA L. FUSTER DE PLAZA**

*Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires,  
Buenos Aires, Argentina*

## **INTRODUCCIÓN**

Las especies del orden Gadiformes tienen la costumbre de efectuar migraciones diurnas en el plano vertical motivadas por la búsqueda de alimento en otras capas del mar fuera de su hábitat específico (capa demersal fría) y por el ritmo alternante entre las horas de luminosidad y oscuridad. Existen varias contribuciones aportadas con respecto al tópico en *Gadus callarias*, *G. aeglefinus*, *G. virens*, *Merluccius merluccius*, *M. bilinearis*, *M. productus* y *M. capensis*, sean de índole ecológica o bien en relación con las causas de las variaciones en el rendimiento horario de la pesca de arrastre (Belloc, 1935; Best, 1963; Davies, 1949; Ehrenbaum, 1936; Ellis, 1956; Fritz, 1962; Hickling, 1927; Jones, 1954; Karlovac, 1959; Rattray, 1947; Roux, 1949; Schaefers & Powell, 1958; Schmidt, 1955; Strzyzewska, 1959; Wagner, 1959). Por lo general, las migraciones diurnas de las especies mencionadas corresponden a las del "tipo D" de la clasificación de Hela & Laevastu (1962, p. 37 y fig. 13) que son de concentración en las horas de día en la capa próxima al fondo, y de dispersión durante la noche hacia la capa superior del mar, separadas ambas por la termoclinia. Para las especies de Merlucciidae de los mares de América del Sur se dispone, desde este punto de vista, de una información más reducida y los estudios realizados se refieren en particular al espectro trófico y cadena alimentaria, como por ejemplo, en las merluzas de la costa de Chile, *Merluccius australis* y *M. gayi* y del Mar Epicontinental Argentino, *M. hubbsi* (Angelescu, Gneri & Nani, 1958; Bahamonde, 1953; Bahamonde & Cárcano, 1959; De Buen, 1954, 1958; Hart, 1946; Hulot & Hermosilla, 1960).

Desde el año 1960 se ha comenzado con el estudio de las relaciones tróficas interespecíficas en el Sector Bonaerense del Mar Argentino, en las cuales se destaca la merluza especialmente por las migraciones diurnas en el plano vertical y su dependencia a ciertas "especies clave" entre la producción primaria y los organismos carnívoros de niveles tróficos superiores. Las investigaciones que se llevan a cabo comprenden la identificación específica y la ubicación ecológica de los elementos faunísticos encontrados en el contenido estomacal de merluzas obtenidas

de muestras mensuales de los caladeros de pesca comercial ubicados entre las latitudes de 37°S-42°S y profundidades de 100 a 240 m; determinación del exponente  $n$  de la relación largo/peso y del factor de condición  $K$ ; cálculo del índice metabólico  $M/P$  en función de la superficie y peso del cuerpo, de acuerdo con los criterios de Bertalanffy (1957); determinación del cociente de ingestión del pez consumidor y del estado de digestión del alimento ingerido; y análisis químicos de las especies integrantes de la fauna nutritiva. Además, con el propósito de tener un cuadro más completo acerca de las características ambientales y las variables ecológicas, se han considerado los resultados de las campañas oceanográficas del Servicio de Hidrografía Naval del período 1957-1963 en lo que se refiere a las condiciones hidrográficas locales y a la producción primaria (Angelescu & Boschi, 1959; Capurro, 1955; Rep. Argentina, Serv. Hid. Naval, 1962; Texas A. & M. Coll. y Texas A. & M. Univ., 1963; 1964; Thomsen, 1962).

La presente contribución constituye solamente una síntesis de los resultados actuales con referencia a la ecología trófica de la merluza y a los factores abióticos y bióticos que influyen de manera positiva y negativa en el ritmo trófico diurno de esta especie y en la disponibilidad de alimento.

## I — ESPECTRO Y HABITAT TRÓFICOS Y CADENA ALIMENTARIA DE DE LA MERLUZA

El espectro trófico de la merluza bonaerense se extiende sobre un número variable de componentes nutritivos que pertenecen a los grupos zoológicos siguientes:

**CRUSTACEOS** — Copepoda, Mysidacea, Amphipoda, Eufausiacea, Galatheidae.

**CEFALÓPODOS** — Ommastrephidae, Loligidae.

**PECES** — Rajidae, Engraulidae, Scopelidae, Congridae, Moridae, Merlucciidae, Macrouridae, Carangidae, Gempylidae, Nototheniidae, Zoarcidae, Scorpaenidae.

Sobre la base de la componencia de este espectro trófico, el régimen alimentario resulta ser carnívoro mixto con mayor incidencia en los tipos carcinófago e ictiófago y con características de depredación hacia presas de tamaño grande (40-70 cm). Los peces ocupan el lugar principal en la dieta en una proporción de 55-84% durante el ciclo anual y con la dominancia estacional de la anchoita (*Engraulis anchoita*) y mictófidos (*Mictophum affine*, *Electrona* sp., *Lampadena*, sp.); siguen en importancia los crustáceos pelágicos (anfípodos y eufáusidos) con un promedio de 35%, y en el último lugar se sitúan los calamares (*Illex illecebrosus argentinus*) con variaciones de 1,6 a 13,6% (Fig. 1). Los individuos juveniles (100-200 mm Lt) consumen principalmente elementos del macrozooplancton (crustáceos pelágicos), y a partir de la talla de 200 mm en adelante, empiezan a ingerir además de crustáceos, elementos del necton como calamares pequeños, anchoitas, mictófidos y juveniles primarios de su propia especie. En cambio, la alimentación de los individuos adultos de las clases de 300-550 mm incide en los grupos de peces pequeños (anchoitas, mictófidos, macrúridos, juveniles de mer-

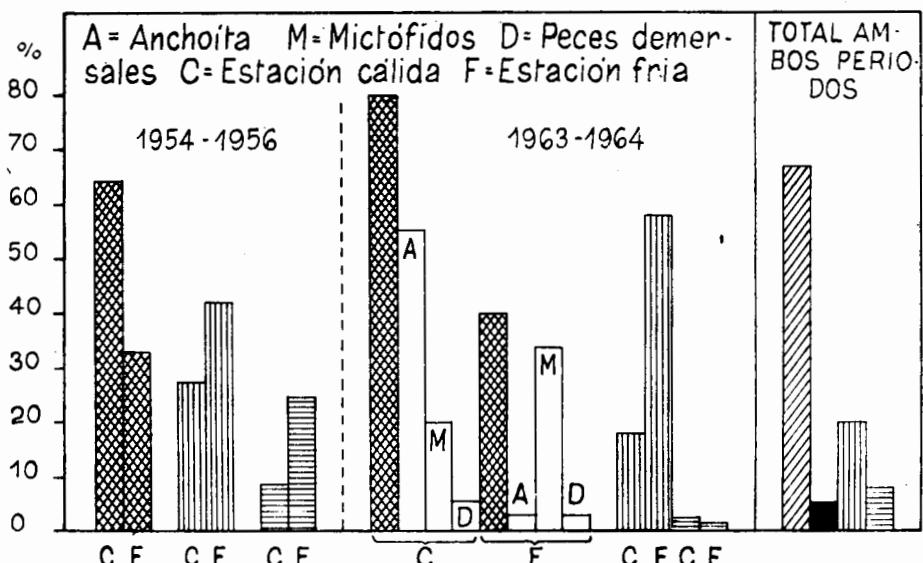
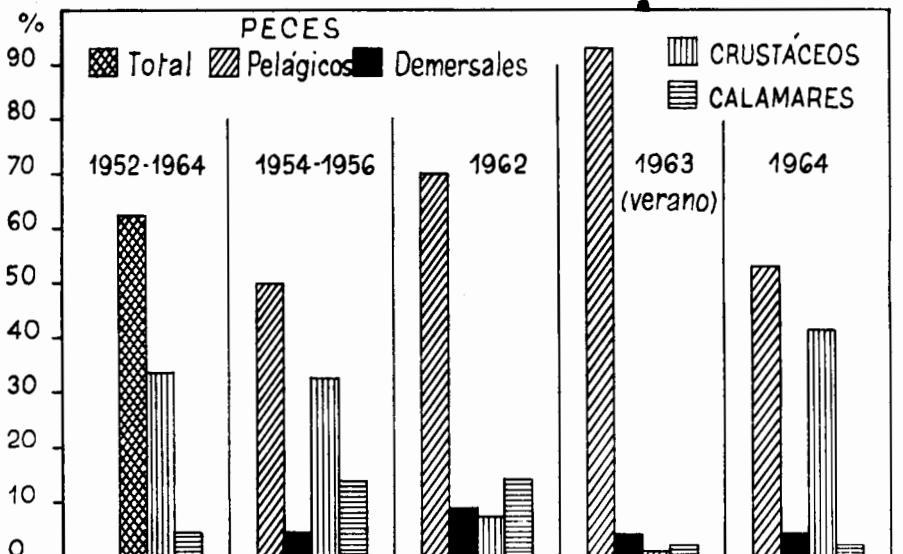
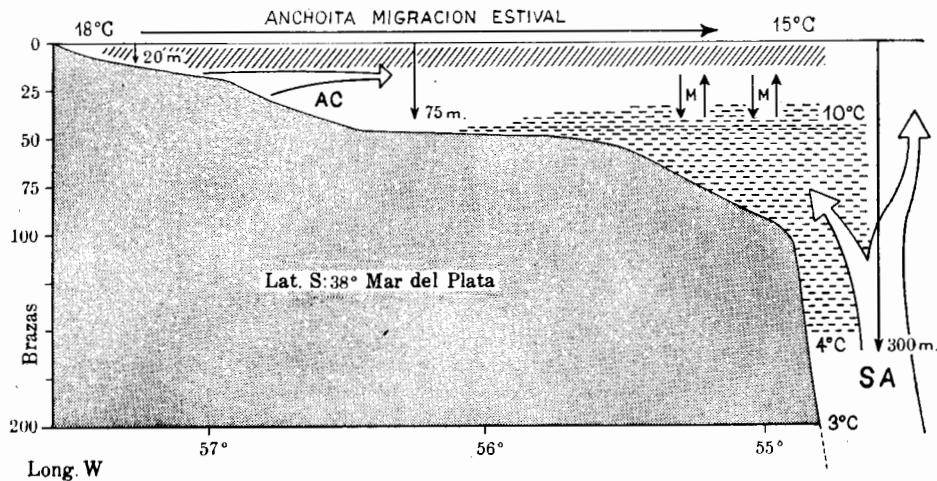


Fig. 1 — Distribución porcentual de los componentes nutritivos de la dieta de la merluza sobre la totalidad de los casos específicos registrados en el contenido estomacal de los individuos examinados, por períodos de investigación, ciclo anual y estaciones cálida y fría. (Observación: los cálculos con respecto a las proporciones obtenidas se referieren solamente a merluzas con alimento en estómago; las merluzas sin alimento o alimento vomitado representan entre 35-37% de la totalidad de los individuos examinados).

luza) y crustáceos pelágicos, y con menor frecuencia en calamares y crustáceos de la familia Galatheidae; por último, las merluzas grandes de las clases de 550-900 mm se nutren de organismos demersales y bentónicos, con preferencia peces (nototénidos, zoárcidos, escorpiónidos) y calamares y sin despreciar a sus propios congéneres de tallas mediana e inferior (250-500 mm). El régimen alimentario de los adultos se caracteriza por dos distintos períodos de nutrición, uno estival

y otro invernal, con diferencias cual y cuantitativas en la sucesión de los mismos y dentro de un ciclo de un número mayor de años. Durante los meses de la estación cálida (noviembre-abril) dominan los peces entre 64 y 94%, debido especialmente a la presencia de la anchoita en las regiones de alta mar, y en cantidad más reducida se encuentran los crustáceos pelágicos (17-27%) y los calamares (2,3-8,5%). Por el contrario, en los meses del invierno (mayo-octubre) los peces disminuyen casi a la mitad a consecuencia del retorno de los cardúmenes de anchoita hacia las aguas costeras y aumentan los crustáceos pelágicos (42-58%); los calamares guardan una proporción menor con una amplitud de variación entre 2 y 24%. Los cambios estacionales señalados en la dieta tienen también un carácter regional, en razón de que se relacionan con las migraciones periódicas en el plano horizontal de los cardúmenes de merluza entre las regiones del talud continental y plataforma externa donde se concentran en el invierno, y de la plataforma intermedia donde acuden en el verano a los efectos de la reproducción y de la necesidad de encontrar alimento abundante y de alto valor nutritivo.

De mayor significado ecológico son las migraciones en el plano vertical, tratándose en esto caso de un ritmo trófico diurno o nocturno que se manifiesta tanto en la región del talud continental como en las aguas de la plataforma externa e intermedia y todos los meses del año (Fig. 2). Este tipo de migración se verifica en la merluza al tener en cuenta la procedencia ecológica de los organismos identificados en el contenido estomacal, los valores del rendimiento de captura y las ecogramas obtenidas entre distintas horas de día y noche en las operaciones de pesca. Los componentes nutritivos que constituyen el alimento principal de los juveniles y adultos provienen en su mayoría (90-96%) de las



**CAPA SUPERIOR CON ANCHOITA**

## CAPAS DEMERSALES CON MERLUZA

M = MIGRACIONES VERTICALES DE LA MERLUZA; SA = AGUAS SUBANTARTICAS;  
AC = AGUAS COSTERAS Y DE PLATAFORMA

Fig. 2 — Distribución en el plano vertical sobre la plataforma bonaerense (latitud de 38°S) de la anchoita y merluza en relación con su amplitud térmica específica y las capas correspondientes de masas de agua de distinta calidad.

capas superiores, por encima o debajo de la termoclina, y mucho menos de la capa próxima al fondo y región bentónica (Fig. 3). Las migraciones verticales son de mayor alcance en los meses de verano, debido a la presencia de la anchoita en las capas superiores en las regiones de alta mar (Fig. 2). Varios datos obtenidos a este respecto confirman que la merluza, particularmente individuos de tallas inferiores a medianas, llegan durante las horas nocturnas en las capas con temperaturas de 12° a 16°C; en las horas del día, los cardúmenes se hallan concentrados en las capas demersales de aguas frías con temperatura comprendida entre 4° y 8°C, es decir, en la proximidad del fondo (Fig. 3). La diversificación específica y ecológica de los componentes nutritivos en el plano vertical, evidencia que la merluza busca su alimento en un intervalo de 24-48 horas o aún mayor en capas de distinta profundidad o "pisos tróficos" con diferencias cuali y cuantitativas, tal como se detalla a continuación:

1 — Capa superior del mar por encima de la termoclina (0-20; 0-30; 0-40 m); alimento principal representado por adultos de anchoita y crustáceos pelágicos, con un aporte de la anchoita en la dieta de algunos meses de verano de hasta un 95%.

2 — Capa de la termoclina y por debajo de la misma (20-70 m), con disponibilidad de alimento dentro de los grupos de crustáceos pelágicos, peces mictófidos y calamares, alcanzando los componentes de los primeros grupos un aporte en ciertas épocas del año de 18-58% y 20-40% respectivamente.

3 — Capas demersales y próximas al fondo (70-250 m) de aguas frías todo el año, en las cuales la disponibilidad trófica incide en presas de tamaño grande como calamares, merluzas de talla mediana, peces nototénidos, zoárcidos, escorpénidos, congrios, etc., y el aporte en la totalidad de los componentes nutritivos es bastante reducido (5-10%).

4 — Región bentónica o del fondo propiamente dicho, con disponibilidad y accesibilidad tróficas muy limitadas, y por lo tanto, el suministro de alimento en la nutrición de la merluza es insignificante.

La ubicación ecológica y extensión en el mar del hábitat trófico varían con el crecimiento de la talla de los individuos, la sucesión de las estaciones fría y cálida del año, la distribución y el grado de abundancia de los componentes nutritivos en los planes horizontal y vertical. La presencia de los cardúmenes en las capas de aguas templadas situadas por encima de la termoclina es de duración corta, siendo limitada a un número reducido de horas (6-8) de la noche y esta región del mar constituye en sentido cronológico un *hábitat trófico temporario*; en cambio, las capas demersales y próximas al fondo, de temperatura inferior y propia a la vida de la merluza, corresponden al *hábitat trófico específico*. El primero, si bien difiere por sus características hidrográficas de las condiciones normales del ambiente físico de la merluza, le proporciona la mayor cantidad de alimento que en los meses de la estación cálida llega a suministrar hasta un 90% de la totalidad de los componentes nutritivos integrantes de la dieta (Fig. 3). La cadena alimentaria considerada a través de los ciclos vital, anual, estacional y diurno, experimenta una variación notable en el número de eslabones y en la

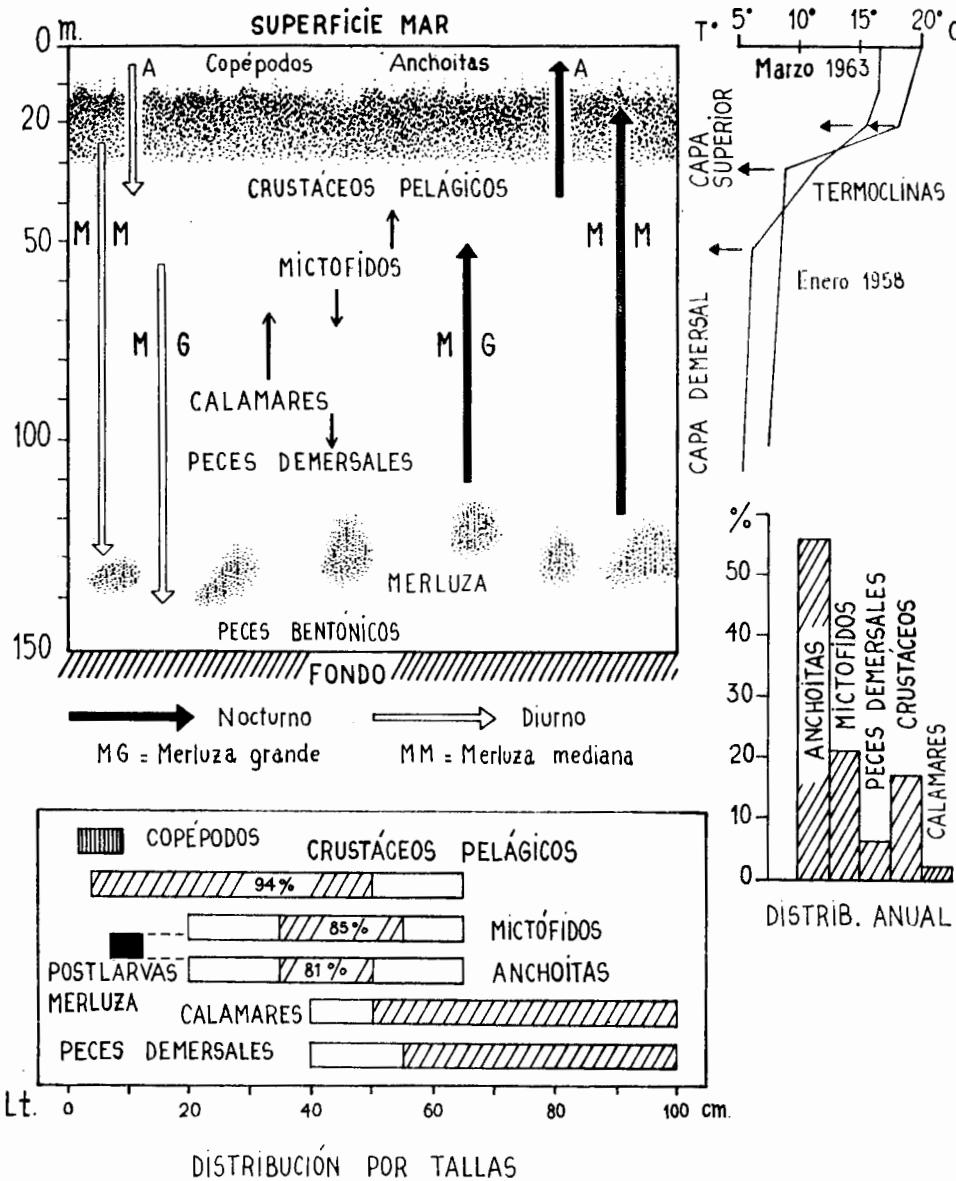


Fig. 3 — Representación gráfica sobre la base de ecogramas de las migraciones verticales de la merluza y la distribución batinométrica y porcentual, en la totalidad anual del contenido estomacal, de los componentes nutritivos por pisos tróficos y en relación con la posición de la termoclin y el aumento de la talla de los individuos consumidores. (Observación: las ecogramas fueron proporcionadas por el Señor S. Jonsson, técnico pesquero de la F.A.O.).

jerarquía de los niveles tróficos del individuo consumidor (Fig. 4). Los cambios continuos de un nivel a otro se hallan en dependencia directa con el ritmo y la amplitud batimétrica de las migraciones verticales y la presencia o ausencia periódicas de los cardúmenes de anchoitas y mictófidos en las regiones del hábitat trófico. Las merluzas juveniles, cuyo alimento principal está constituido todos

los meses por crustáceos pelágicos a los cuales se agregan en la época de nutrición estival los peces consumidores de zooplancton (anchoitas y mictófidos de talla pequeña), presentan una cadena de tres a cuatro eslabones con mayor incidencia en el tercero, tratándose de una cadena de disposición simple que incluye organismos ubicados en niveles tróficos inferiores ( $N_2-N_3$ ) provenientes de las capas superiores del mar. Por el contrario, en la cadena de los adultos ocurren, de acuerdo con la procedencia ecológica y el régimen alimentario de los componentes nutritivos, cambios de mayor amplitud en la secuencia de los eslabones, situando a un mismo individuo consumidor entre distintos niveles tróficos dentro de un lapso de 24 a 48 horas o de un período de nutrición a otro a través del ciclo anual. Resulta así que la cadena de los adultos se extiende sobre un número de tres a seis eslabones y es de circuito mixto; se origina, por una parte, del fitoplancton cuando el alimento proviene del piso superior del mar, y por otra parte, del detrito orgánico cuando las merluzas ingieren organismos detritívoros y carnívoros (invertebrados y peces) de la región bentónica y capa demersal próxima al fondo. En consecuencia, la cadena de los adultos que comprende organismos de varios pisos tróficos es más bien de disposición compleja y similar al tipo de "red alimentaria" (Margalef, 1962, p. 67), ubicándose las merluzas de tamaño y edades mayores en un nivel trófico superior ( $N_4-N_6$ ) y alejado de la producción primaria que es propio a los peces carnívoros y grandes predadores.

PRODUCCIÓN PRIMARIA		PRODUCCIÓN INTERMEDIA					
DIATOMEAS	COPEPODOS COPEPODOS MISIDACEOS EUFAUSIDOS	ANFIPODOS		ANCHOITAS MICTOFIDOS MERLUZAS		MERLUZAS CALAMARES MERLUZAS	
		I	II	III	IV	V	VI
I - VI = eslabones	1 - 6 = niveles tróficos	2		3	4	5	6
		FITOPAGOS		CARCINOFAPOS	CARCINOFAPOS ICTIOFAPOS	ICTIOFAPOS y GRANDES PREDADORES	

Fig. 4 — Cadena alimentaria de la merluza incluyendo organismos del Plancton y Necton con cambios de nivel trófico según categoría específica del componente nutritivo y del tipo del régimen alimentario.

## II — VARIABLES ABIÓTICAS Y BIÓTICAS EN LAS MIGRACIONES VERTICALES DE LA MERLUZA Y DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO

Con referencia a la determinación de las variables deben considerarse, en primer término, las condiciones hidrográficas locales y la sucesión periódica de las masas de agua de distinta calidad y los consiguientes procesos de mezcla en la región del Sector Bonaerense y sus adjacencias. Especialmente el régimen té-

mico y las irregularidades producidas en el mismo a través de los meses del año y de un año a otro, influyen de manera considerable en la abundancia, disponibilidad y accesibilidad de alimento para la merluza. La diversificación hidrográfica se hace más evidente en los meses de la estación cálida por la presencia en las regiones de la plataforma intermedia y externa y del borde del talud de dos capas bien diferentes (Fig. 2). Sobre el fondo y en la región demersal dominan las aguas frías de origen subantártico (Corriente de Malvinas) con temperatura de 4°-7°C y salinidad alrededor de 34‰; en la capa superior, entre las profundidades de 0-50 m, existe una influencia de aguas costeras y de plataforma con procesos de mezcla, siendo la temperatura más elevada (12°-19°C) y la salinidad algo menor (33,30-33,90‰); fuera del borde de la plataforma, se evidencian con un desplazamiento latitudinal varios centros de afloramiento (37°-38°LS; 41°-43°LS) con grande aporte de fosfatos ( $PO_4-P$ : 2  $\mu\text{g at./L}$ ) (Figs. 5, 7). En esta época del año, la distribución de las temperaturas en el plano vertical se caracteriza por termoclinas de distinto tipo (normal, extendido, superficial, etc.) entre las profundidades de 10-50 m y con variantes mensuales y locales de la capa del "salto térmico" (Figs. 9, 10). Por el contrario, en los meses de la estación fría hay una tendencia hacia la homogeneidad de las condiciones hidrográficas con la dominancia de las aguas frías subantárticas y acciones intensas meteorológicas de origen eólico (Figs. 6, 7); las termoclinas desaparecen debido a los procesos de turbulencia y el abastecimiento con nutrientes por vía de aguas de afloramiento es aún más intenso y de mayor difusión sobre la plataforma.

Resulta de esta breve descripción hidrográfica que se pueden diferenciar una serie de variables ecológicas de acción positiva y de acción negativa en relación con la amplitud de extensión del espectro trófico de la merluza bonaerense y la disponibilidad de alimento. Dentro de las variables de *acción positiva* deben señalarse la estabilidad térmica entre los límites de 12°-18°C en las capas superiores de las regiones de alta mar que condiciona la aparición y permanencia de los cardúmenes de adultos de anchoita, y el desarrollo abundante del fitoplancton (diatomeas) y luego de los copépodos (Calanidae), los cuales forman el alimento principal de la anchoita. Desde este punto de vista, se comprueba una coincidencia en tiempo y espacio entre las áreas con valores altos de carbono asimilado por las poblaciones de fitoplancton, las áreas de distribución estival de la merluza y anchoita, y la dominancia de esta última en el contenido estomacal de la merluza todos los meses del verano (Figs. 1, 2, 8). La máxima posibilidad de encuentro entre el pez consumidor y su presa se halla condicionada por la profundidad absoluta del mar y el tipo de la termoclinia. Generalmente, la accesibilidad hacia el alimento preferido aumenta con la disminución de la profundidad absoluta del mar, o bien con la formación del salto térmico a una profundidad mayor, entre los niveles de 30-50 m (Fig. 10). Las merluzas de las clases de 350-500 mm Lt son las que acuden con mayor frecuencia rítmica hacia las capas superiores y los individuos de estas clases constituyen casi el 80% de la captura total de la pesca estival. Cuanto más duradera es la estabilidad térmica de la capa superior en la parte final del período de nutrición estival y la disminución

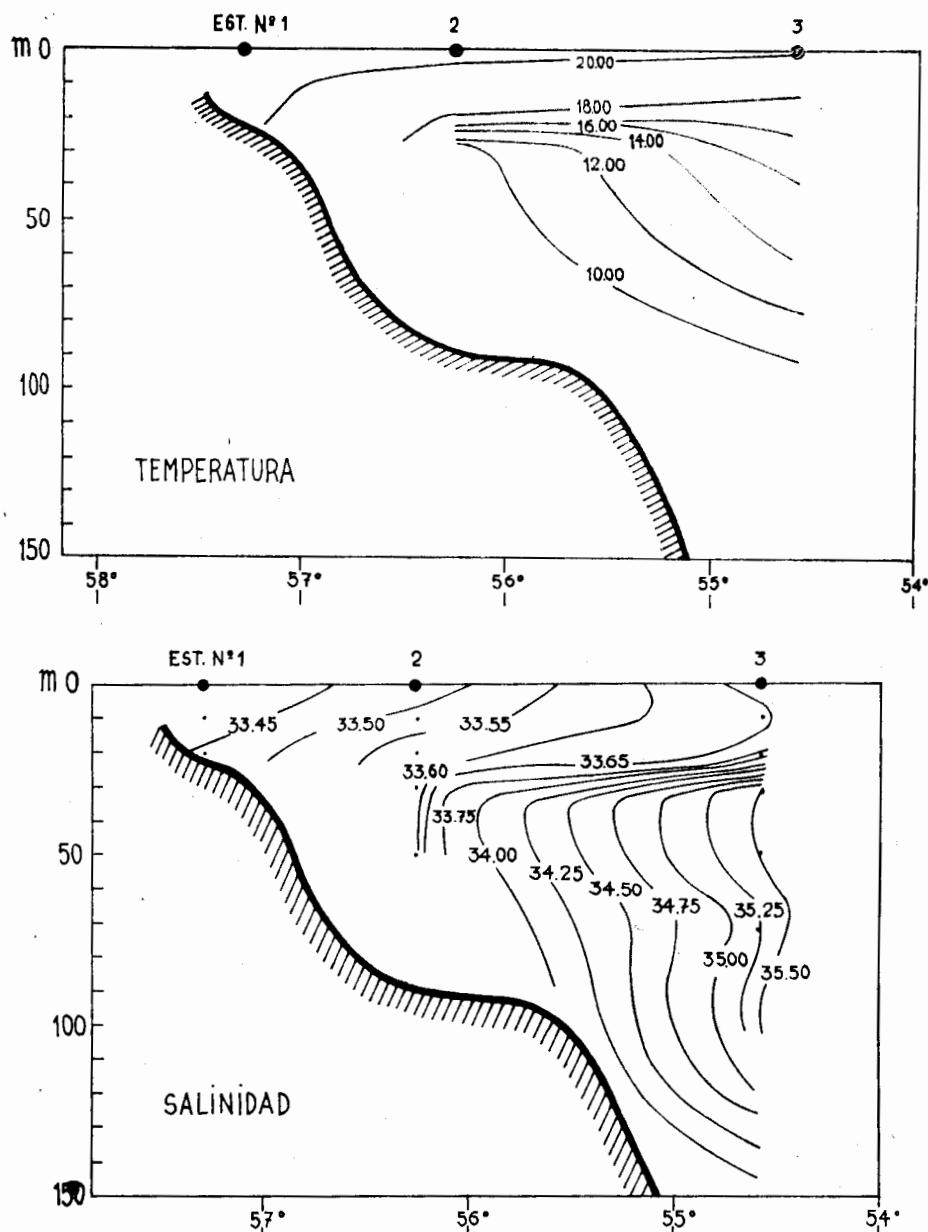


Fig. 5 — Perfiles transversales de temperatura y salinidad sobre la latitud de 38°S (Mar del Plata) correspondientes al mes de enero de 1958 (según datos del Servicio de Hidrografía Naval, Publ. H. 612/1962).

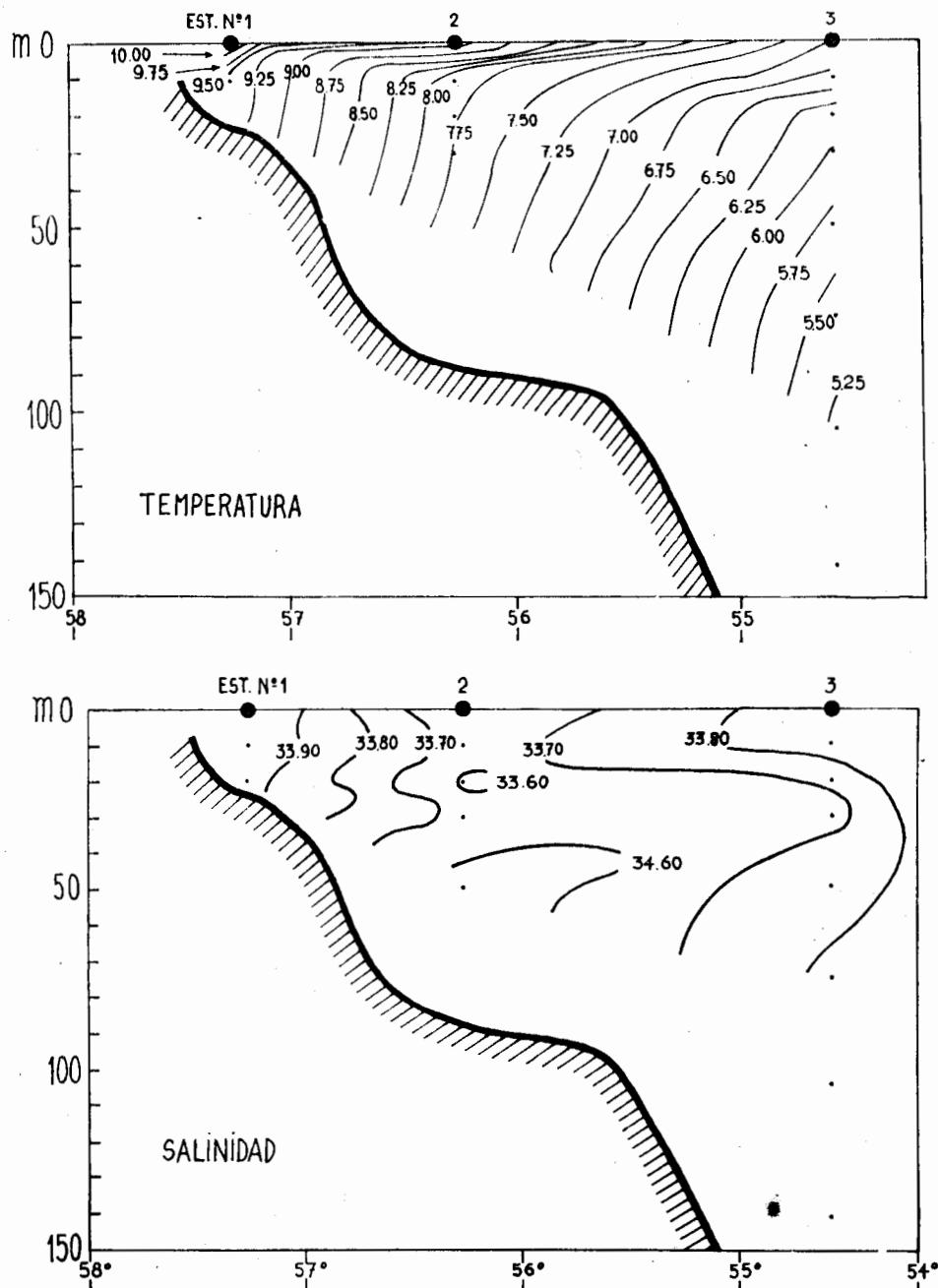
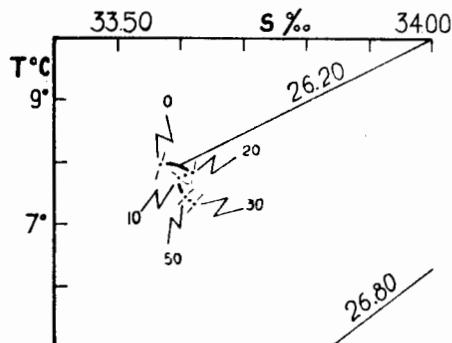
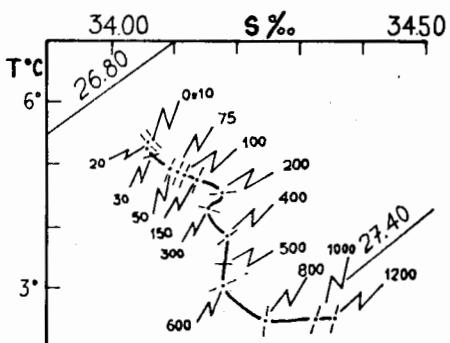


Fig. 6 — Perfiles transversales de temperatura y salinidad sobre la latitud de 38°S (Mar del Plata) correspondientes al mes de septiembre de 1957 (según datos del Servicio de Hidrografía Naval, Publ. H. 612/1962).

INVIERNO (Tridente I)

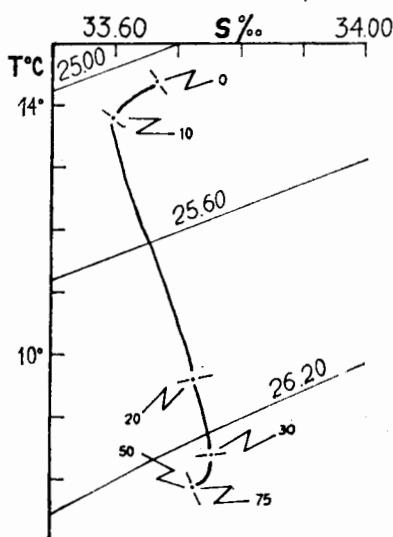


ESTACIÓN N° 468

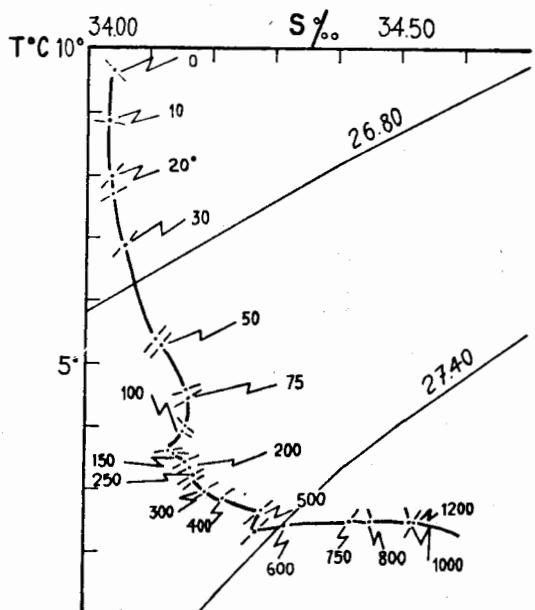


ESTACIÓN N° 470

VERANO (Tridente II)



ESTACIÓN N° 493



ESTACIÓN N° 542

Fig. 7 — Diagramas T-S de distintas estaciones oceanográficas de las campañas Tridente I y II del Servicio de Hidrografía Naval: Est. N.º 468, 3 sept. 1962, 38°50'LS/56°23'W, plataforma intermedia, aguas costeras de relativa baja salinidad y temperatura algo superior a las aguas subantárticas; Est. N.º 470, 11 sept. 1962, 39°50'LS/54°39'W, talud continental, aguas subantárticas sin capas de variación térmica notable; Est. N.º 493, 17 nov. 1962, 36°56'LS/54°18'W, plataforma externa, en la capa superior aguas costeras calentadas y alguna influencia subantártica en las capas de las profundidades de 20-75 m; Est. N.º 542, 12 dic. 1962, 41°16'LS/56°30'W, talud continental, aguas subantárticas con un gradiente térmico superficial de mayor cuantía y variación muy limitada en la salinidad.

de la temperatura se hace en los meses iniciales de la estación fría con un ritmo paulatino, las anchoitas persisten aún en la dieta de la merluza tal como fue el caso en el año 1963 durante el lapso de mayo a julio (Fig. 10). Como variables de *acción negativa* se consideran todos los cambios irregulares en el régimen térmico.

mico local a consecuencia de la penetración brusca de aguas frías hacia las capas superiores o turbulencias locales que provocan el alejamiento o la dispersión de los cardúmenes de anchoita de las áreas del hábitat trófico estival de la merluza. También la formación de termoclínas de tipo superficial y de epitermoclínas en las regiones de la plataforma externa y del borde del talud, aumenta la amplitud batimétrica de las migraciones verticales de la merluza y se reduce, por lo tanto, la accesibilidad hacia los cardúmenes de anchoita. Se ha observado, de acuerdo con la componencia del contenido estomacal, que los individuos de talla grande (550-950 mm Lt) realizan desplazamientos verticales de menor amplitud batimétrica o permanecen en las capas próximas al fondo, siendo reemplazados en su dieta los peces de las capas superiores (anchoitas y mictófidos) por calamares y especies de la fauna íctica demersal (Fig. 3). Además, la falta de la anchoita en los meses correspondientes al período de nutrición invernal o de los mictófidos

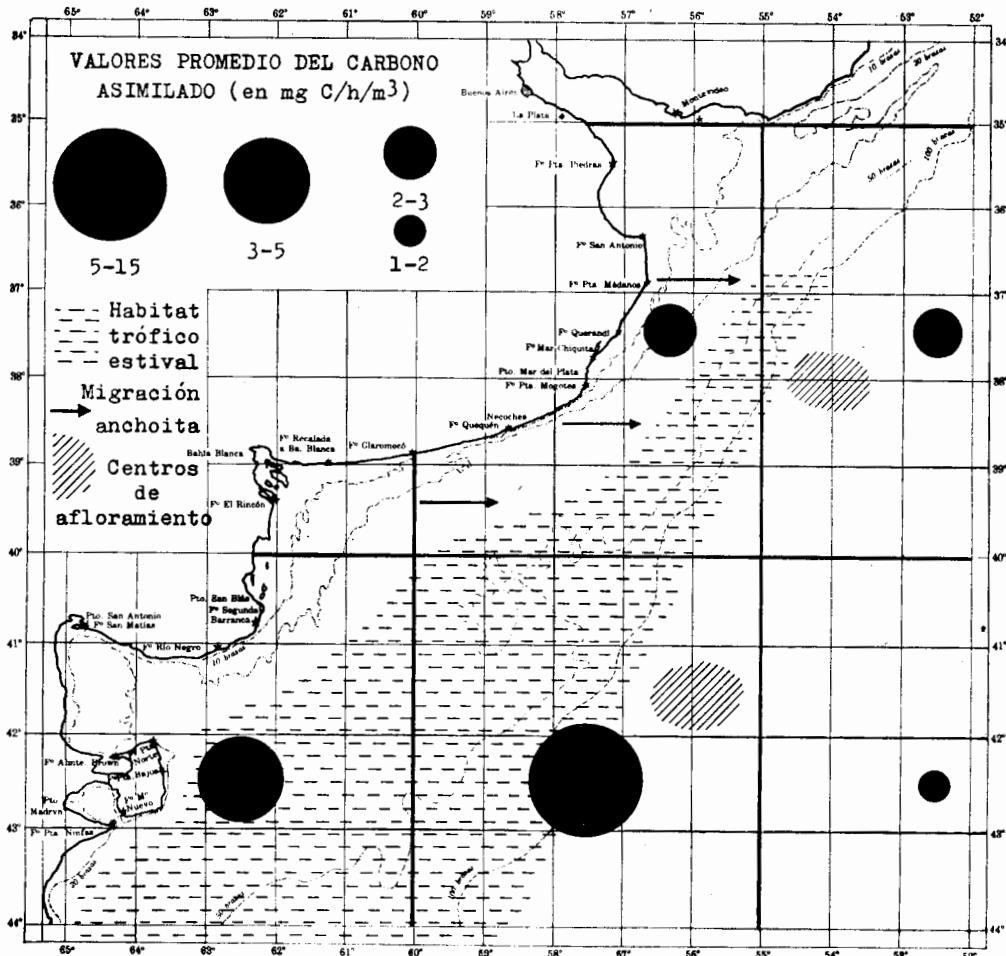


Fig. 8 — Distribución del carbono asimilado por el fitoplancton por rectángulos de 5° y las áreas del hábitat trófico estival de la anchoita y merluza. (Observación: los valores de producción primaria provienen del Departament of Oceanography and Meteorology, Univ. Texas y del Servicio de Hidrografía Naval de la República Argentina).

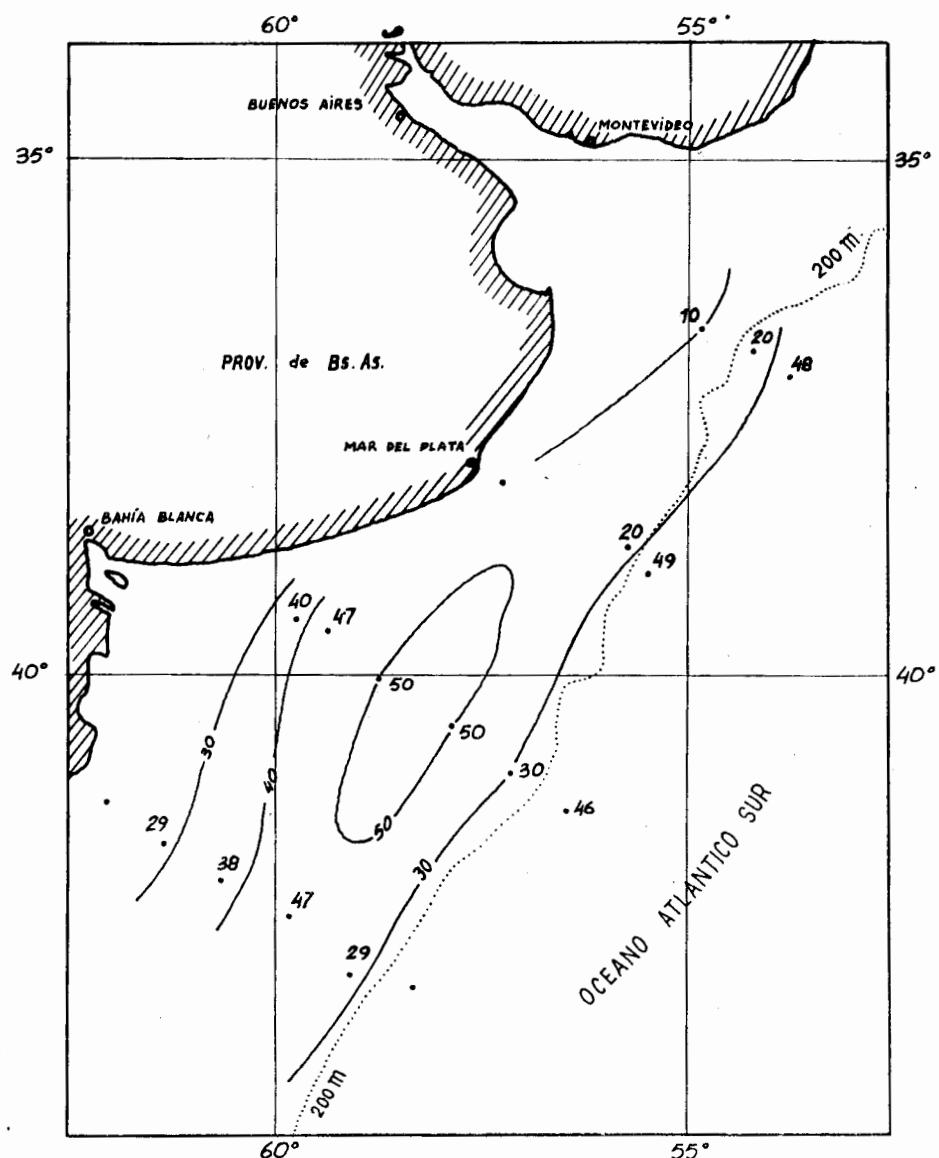


Fig. 9 — Termoclinas en las capas de 20-50 m en la región de la plataforma del Sector Bonaerense y vecindades (según datos del Servicio de Hidrografía Naval, campaña oceanográfica "Tridente II", noviembre-diciembre de 1962).

que cual y cuantitativamente no pueden ser compensados por los calamares y peces demersales y bentónicos, provoca a veces una penuria trófica temporaria para los cardúmenes de merluzas, sobre todo en las regiones del borde de la plataforma y del talud continental.

Las diferencias registradas con respecto a la especificidad y proporción de los componentes nutritivos en la dieta de la merluza entre los distintos años del último decenio, son causadas por la sucesión irregular en los movimientos de las masas de agua de distinta calidad y de la magnitud de los procesos de mezcla en la

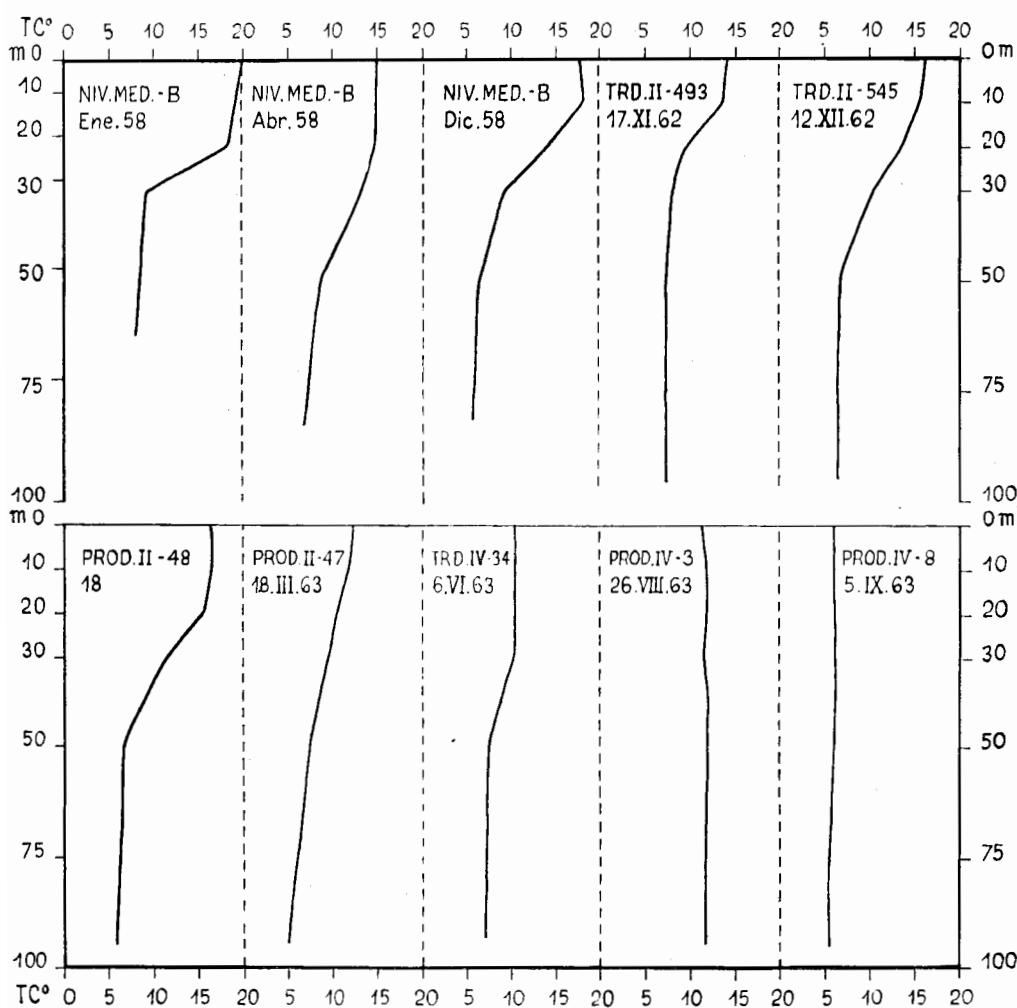


Fig. 10 — Perfiles térmicos por profundidad standard, con o sin termoclina, de algunas estaciones oceanográficas de distintas campañas del Servicio de Hidrografía Naval realizadas en la región del Sector Bonaerense durante el periodo 1958-1963 (Niv. Med. B. = "Operación Nivel Medio", Est. oc. B,  $38^{\circ}LS/56^{\circ}15'W$ ; Trd. II = "Operación Tridente II"; Prod. II = "Campaña Productividad II"; Trd. IV = "Operación Tridente IV"; Prod. IV = "Campaña Productividad IV").

región del hábitat trófico. Particularmente las modificaciones ocurridas en el régimen térmico mensual y en la distribución de las temperaturas en el plano vertical condicionan la aparición, permanencia y la desaparición de los cardúmenes de anchoita en las regiones de alta mar, o por el contrario, la invasión de mictófidos sobre la plataforma. En consecuencia, se producen en la dieta de la merluza dominancias alternantes e irregulares dentro del ciclo anual o de un año a otro entre la anchoita, los mictófidos y crustáceos pelágicos (Fig. 1). La anchoita desempeña en sentido ecológico-trófico el papel de una "especie clave" y por consiguiente constituye la variable biótica directa de importancia máxima en la nutrición y bienestar de los efectivos de merluza de las áreas de pesca comer-

cial (Angelescu & Fuster de Plaza, 1962; Fuster de Plaza, 1964). A su vez los copépodos de la familia Calanidae y las temperaturas correspondientes a los límites del óptimo específico de la anchoita, constituyen en conjunto las variables ecológicas condicionantes del ritmo y duración de las migraciones estivales de esta especie en las regiones de alta mar que se superponen en su extensión con el hábitat trófico de la merluza (Figs. 2, 8).

### III — SIGNIFICADO ECOLOGICO DE LAS MIGRACIONES VERTICALES RITMICAS DE LA MERLUZA Y CONCLUSIONES

Todo lo expuesto anteriormente demuestra que la merluza obtiene su alimento de varios pisos tróficos del mar y los componentes nutritivos principales provienen de dos grandes comunidades, a saber: el *plancton* con la representación de los crustáceos del macrozooplancton (anfípodos y eufáusidos), y el *necton* con calamares y peces, destacándose en el último grupo la anchoita y los mictófidos. La merluza necesita realizar las migraciones verticales en búsqueda de un hábitat trófico con mayor disponibilidad de alimento que en el hábitat específico; su alimentación y bienestar dependen de un complejo trófico básico formado por la relación: aguas de afloramiento y nutrientes → fitoplancton → copépodos → anchoitas o en lugar de estas últimas por anfípodos → mictófidos; y luego, de la magnitud de la alternancia entre la anchoita, mictófidos y crustáceos pelágicos dentro del ciclo trófico anual. También dependen de las condiciones hidrográficas locales a favor del acceso de un mayor número de individuos hacia las capas del hábitat trófico temporario. De acuerdo con los conceptos de Margalef (1962), las migraciones verticales de la merluza derivan de la necesidad de supervivencia como consecuencia de la disponibilidad reducida de alimento y de la mayor competencia trófica en su propio hábitat específico; los ritmos diurnos afectan de una manera distinta a la totalidad de los individuos, según las frecuencias de las tallas, lográndose así una segregación entre los consumidores que alivia la presión de la competencia trófica intraespecífica. La modalidad de búsqueda y obtención de alimento y la dependencia de un determinado hábitat trófico con características físicas algo apartadas de las condiciones normales de vida de la merluza, tienen una cierta repercusión en las características biofisiológicas y en la evolución ecológica de esta especie. Desde este punto de vista, la merluza se destaca como una especie de lento desarrollo del peso en función del largo y de mucho desgaste energético. El valor del exponente *n* de la relación largo/peso, de 2,718, indica que el crecimiento del cuerpo no es isométrico, siendo caracterizado por un déficit de peso con el aumento progresivo de la longitud. La misma peculiaridad muestra el cotejo de los valores del factor de condición *K* por clases de largo total; los máximos de 0,63-0,68 corresponden a los individuos de tallas y edades inferiores (150-350 mm), y los mínimos de 0,45-0,54, a los de tallas y edades grandes (800-950 mm). La determinación del índice metabólico, en base de la constante *A* = 8 e igualmente por clases de largo total, y de los valores promedio de los grupos de juveniles (*M/P* = 2,10) y adultos (*M/P* = 0,97) confirman los hechos señalados; los valores diferenciales de amplitud reducida entre ambos grupos evidencian que en los adultos el ritmo metabólico se man-

tiene a un nivel alto y sin declinación pronunciada a través de las clases de largo total (Fig. 11). Por otra parte, se verifica en los adultos de merluza una gran capacidad de ingestión con un cociente máximo de 33-35%, que es muy similar al de los peces marinos predadores. Los altos valores del cociente de ingestión indican para esta especie una capacidad grande de almacenamiento de alimento que deriva sea de su hábito de pez predador o de la condición de irregularidad en la disponibilidad de sus presas preferidas, en este caso anchoitas y mictófidos. Con el aumento de la talla de los individuos, se verifica también una selectividad de alimento, guardándose siempre una relación directa de tamaño entre predador y presa (Fig. 3). Los juveniles de 100-200 mm Lt son consumidores de crustáceos del macrozooplancton; los de 200-350 mm Lt ingieren, además de crustáceos, anchoitas y mictófidos de tamaño pequeño; los de 350-550 mm Lt tienen una preferencia especial para anchoitas y mictófidos; y, por último, en la dieta de las merluzas grandes, de 550-950 mm Lt, dominan los calamares y peces demersales y bentónicos. Al mismo tiempo, la competencia trófica y el canibalismo aumentan para los individuos de tallas medianas a grandes, y como alimento de reemplazo de mayor disponibilidad en el período de nutrición invernal aparecen los crustáceos pelágicos. Además, se comprueba en la merluza una cierta tolerancia térmica con gradientes de 6° a 10°C por encima de su óptimo térmico (5°-8°C), si bien pertenece al complejo faunístico de aguas frías de la Corriente de Malvinas, y una capacidad de soportar cambios de presión entre las capas de fondo y superficie \*. Durante los meses del período de nutrición estival, los cardúmenes de esta especie permanecen un número limitado de horas (6-8) en las capas superiores del mar con temperaturas de 12°-16°C y con intervalos de 24-48 horas entre los movimientos ritmicos de ascenso y descenso. La tolerancia térmica y de cambio de presión debe ser considerada en el caso de la merluza como una adaptación ecológica (cambio temporario de ambiente y nicho) relacionada con la necesidad de búsqueda de alimento en una región del mar fuera de su hábitat específico. La modalidad de las migraciones verticales ritmicas y la extensión de la amplitud del espectro trófico con cambios alternantes en el número de los eslabones de la cadena alimentaria derivan del hecho de que los cardúmenes desarrollan su vida dentro de un conjunto de comunidades menos maduras, características a las regiones de mayor latitud geográfica y de aguas templadas-frías (Boschi, 1964, p. 16; Fisher, 1960; Margalef, 1961; Szidat, 1961). Si bien los individuos de merluza se hallan situados cuanto más aumentan de tamaño y edad al final de cadenas largas y complejas, al encontrarse en un ecosistema de nichos menos ocupados por especies competitadoras y de niveles tróficos superiores, tienen la posibilidad de obtener alimento en otras regiones de su hábitat específico, es decir, en las capas superiores del mar. En consecuencia, las particularidades señaladas permiten calificar a la merluza como una especie de mayor adaptación

\* La tolerancia térmica hacia gradientes superiores al óptimo específico, ha sido comprobada también en las merluzas del Sector Patagónico, región de Rawson (43°20'LS), y de los caladeros de pesca frente a la costa del Estado de Santa Catarina, Brasil (27°-28°LS) (Mistakidis & Boschi, 1964; Tremel *et al.*, 1964).

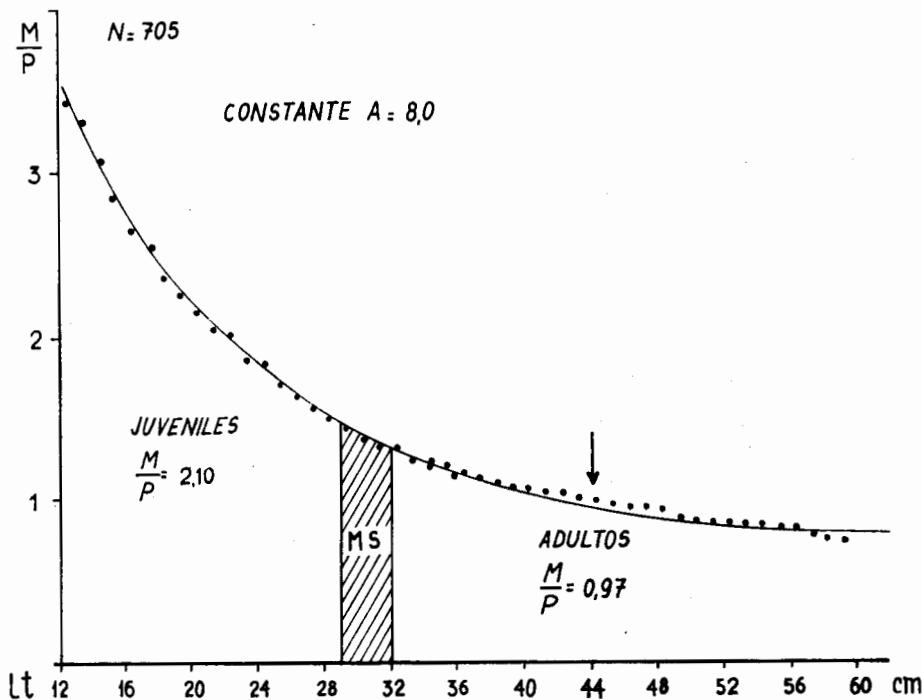


Fig. 11 — Curva del índice metabólico en la merluza por clases de largo total y los valores promedio obtenidos por los grupos de juveniles y adultos; MS = lugar que incluye el tramo con las tallas correspondientes a los individuos en el momento de la aparición de la primera maduración sexual.

ecológica y plasticidad trófica con una neta manifestación de eurifagía y euritopía, sobre todo en los individuos pertenecientes a las clases de tallas medianas a inferiores (ver también Day, 1963 y Margalef, 1959).

En síntesis, todos los datos expuestos en la presente contribución con las consiguientes consideraciones sobre el tópico, conducen a inferir las siguientes conclusiones:

- 1 — El régimen alimentario de la merluza bonaerense es eurifágico de tipo carnívoro mixto, con incidencia en los componentes nutritivos de los grupos de crustáceos del macrozooplancton, calamares y peces pelágicos y demersales.
- 2 — El espectro trófico es de amplia extensión, al incluir organismos de distintas comunidades y ubicación ecológica en el plano vertical que representan, de acuerdo con su régimen alimentario, los niveles tróficos principales de la producción intermedia.
- 3 — La cadena alimentaria de los adultos experimenta grandes cambios de nivel trófico dentro de un intervalo de tiempo reducido (24-48 horas), desde consumidor de organismos del macrozooplancton (carcinofagía) hasta con-

sumidor de organismos carnívoros del necton (ictiofagía y depredación), situando a los individuos del quinto nivel en la cúspide de la pirámide de productividad.

- 4 — Las migraciones de los cardúmenes en el plano vertical ocurren con un ritmo mayor al lapso de 12-24 horas, hallándose en dependencia con la profundidad absoluta del mar, calidad de las masas de agua, ubicación batimétrica y espesor del salto térmico, presencia de la anchoita en las capas superiores y grado de abundancia de sus cardúmenes, tamaño del pez consumidor y duración de digestión del alimento ingerido.
- 5 — La competencia trófica y el canibalismo son mayores en las capas demersales del hábitat trófico específico y entre las merluzas de las clases de 550-950 mm Lt; para estas el espectro trófico es de menor amplitud con incidencia en peces y calamares de la misma comunidad, y al mismo tiempo, se hallan expuestas a una mayor penuria trófica.
- 6 — La mayor cantidad de alimento en la dieta de la merluza proviene de la capa superior del mar, por encima y debajo de la termoclina, siendo constituido el alimento principal durante los meses del período de nutrición estival por anchoitas y mictófidos, y en el período invernal, por crustáceos pelágicos.
- 7 — La acción de selectividad trófica se destaca sobre todo en los individuos de las clases de 350-550 mm Lt y mientras que permanecen los cardúmenes de anchoitas y mictófidos en las capas superiores del mar; los juveniles (100-300 mm Lt) y las merluzas grandes (550-950 mm Lt) se hallan más ligadas en su dieta a un determinado tipo y tamaño de alimento.
- 8 — Las adaptaciones tróficas y a los cambios físicos ambientales a través de las migraciones en el plano vertical, se hacen más evidentes para las merluzas comprendidas entre las clases de 350-550 mm Lt; son estas las que buscan con mayor frecuencia ritmica su alimento en las capas superiores del mar.
- 9 — Existe una coincidencia en tiempo y espacio entre las áreas de migración estival de los adultos de anchoita y las áreas con altos valores del carbono asimilado por las poblaciones de fitoplancton que se superponen con el hábitat trófico temporario de la merluza durante su período de nutrición de los meses de la estación cálida.
- 10 — El suministro de nutrientes por vía de aguas de afloramiento a lo largo del borde de la plataforma condiciona el desarrollo del complejo trófico básico de la cadena alimentaria de la merluza por las relaciones: diatomeas → copépodos → anchoita; diatomeas → copépodos → anfípodos → mictófidos; y diatomeas → eufáusidos + misidáceos, destacándose los copépodos calánidos y la anchoita como "organismos clave" en la transferencia de la energía química primaria hacia los organismos de niveles tróficos superiores (merluza).

Finalmente, se manifiesta a través de las conclusiones obtenidas que es difícil ubicar a la merluza en estado adulto en un determinado nivel trófico con respecto a la eficiencia de utilización de la energía desde la producción primaria y dar una expresión cuantitativa para la totalidad de los individuos; esta dificultad deriva de la segregación de los individuos durante el ritmo diurno y de la obtención de alimento de distintos pisos tróficos y comunidades del mar, y por lo tanto, sería preferible realizar las estimaciones cuantitativas de acuerdo con los distintos momentos del ciclo vital y considerando la frecuencia de las clases de tamaño de los consumidores y del aporte de alimento por pisos tróficos y épocas del año.

#### SUMMARY

The hake, *Merluccius hubbsi*, performs daily rhythmic migrations similar to those performed by other species on the Gadiformes, caused by feeding and the vertical displacement of the food in its trophic habitat. Such displacements were demonstrated by the regular analysis of the stomach contents, the relation between the hake and the depth at which they caught their food, and the state of digestion, the efficiency of the catch of hake by trawlers and the echosounder readings taken at different hours while fishing. All data suggest that the hake obtains its food from different trophic levels as well as different depths in the sea, namely: on the bottom (benthic organisms), from the water layer near the bottom (demersal fishes: nototheniids, zoarcids, smaller hake); from the layer under the thermocline (pelagic fishes; myctophiids and smaller hake; pelagic crustaceans: amphipods, mysids, euphausiids; squids); and the surface layer or mixed layer above the thermocline in which during summer there is a large number of adult anchovies (*Engraulis anchoita*).

A series of observations made over a period of 10 years allows for the following preliminary conclusions:

1 — The hake of the area of the Buenos Aires continental shelf exhibits a wide trophic spectrum with faunistic elements from several water layers and from different trophic levels of the food cycle of the sea.

2 — The search for food in the upper layers of the sea, over demersal waters with temperature from 4 to 8°C, is a consequence of scarcity of food in its specific habitat.

3 — The vertical displacements are performed with a rhythm greater than 12-24 hours which depends on the depth, hydrographic characteristics of the water masses, presence of anchovies in the surface layer (temperature 12-18°C), depth and width of the thermocline, quantity of food ingested and time of digestion.

4 — For a demersal species belonging to the cold water fauna of the Malvinas (Falkland) Current the adaptability of the hake to temperature and bathymetric changes is very wide. It can tolerate changes of temperature of 6°-10°C and 200 m of depth over a period of 12-24 hours. This wide tolerance is common for specimens of the classes from 30-55 cm total length.

5 — As the size of the hake grows and the depth of the sea becomes greater, the availability of anchovies, myctophiids and pelagic crustaceans as food decreases in the upper layer of the sea. In such cases the frequency and amplitude of the vertical displacements are reduced and are limited to a region between the bottom and the layers under the thermocline, then the main food consists of large squids and demersal fishes.

6 — The trophic competition and cannibalism are greater in the demersal layer and among fish of 55-95 cm total length. For these the trophic spectrum is narrower and includes fish and squid from the same community.

7 — The food chain of the adults of this species shows great changes of trophic level within a short time within 24 to 48 hours varying from the larger zooplankton (crustacea) to carnivorous organisms of the nekton (ichthyophagous fishes and squids).

8 — There is a coincidence in time and space between the period of greater availability of food and intensity of feeding of the hake in the areas of upwelling at the edge of the shelf; the great increase of nutrients favours the basic elements of the trophic chain for this species, which is, during summer, represented by the relation diatoms-copepods-anchovies.

The above conclusions place the hake of the area of the Buenos Aires continental shelf in a high trophic level ( $N_4-N_6$ ), in other words, near the top of the productivity pyramid. It may be considered of advanced ecological evolution and great trophic plasticity. The determination of the metabolic index ( $M/P$ ) for the juvenile (2.10) and adult (0.97) stages, shows no great difference throughout the life cycle. The exponent  $n$  (2.72) which shows the length-weight relationship, indicates the physiological effort of the hake used in its vertical migrations and also points to the need for highly nourishing food (anchovies and myctophiids). There is a great expenditure of energy acting against an increase in individual body weight.

The type of vertical rhythmic migrations and the extension of the trophic spectrum with alternating changes in the number of links in the food chain are caused by the fact that the schools live in less mature communities which are typical of areas of higher latitudes and temperate-cold waters.

Although the hakes are located at the end of a large and complex food chain, they find themselves in an ecosystem with new niches which are occupied by competitor species of higher trophic levels, they are able to obtain food in regions other than their specific habitat, i.e., in the upper layers of the sea. As a consequence of this, the hake can be classified as a species of great ecological adaptability and trophic plasticity, with definite manifestations of euryphagia and eurytopia, specially among those individuals belonging to medium and lower length classes.

## BIBLIOGRAFIA

- ANGELESCU, V. & BOSCHI, E. E., (1959), Serv. Hidrogr. Naval, Buenos Aires, Publ. H. 1017, 135 p.
- ANGELESCU, V. & FUSTER DE PLAZA, M. L., (1962), F.A.O., 1<sup>a</sup> Reunión CARPAS, Rio de Janeiro, Doc. Tema 6/6, 13 p.
- ANGELESCU, V., GNERI, F. S. & NANI, A., (1958), Serv. Hidrogr. Naval, Buenos Aires. Publ. H. 1004, 224 p.
- BAHAMONDE, N. N., (1953), Invest. Zool. Chilenas, 2 (2), 23-30.
- BAHAMONDE, N. N. & CARCANO, M., (1959), Invest. Zool. Chilenas, 5, 212-216.
- BELLOC, G., (1935), Rev. Trav. Peches Marit., 8 (2), 145-202.
- BERTALANFFY, L., (1957), Quart. Rev. Biol., 32 (3), 217-231.
- BEST, E. A., (1963), Rep. Calif. Coop. Oc. Fish. Invest., 9, 51-56.
- BOSCHI, E. E., (1964), Bol. Inst. Biol. Mar., Mar del Plata, (6) 99 p.

- CAPURRO, L. R. A., (1955), Expediciones oceanográficas actuales en el Mar Epi continental Argentino, Publ. Dir. Gen. Naveg. Hidr., Minist. Marina, Buenos Aires, 13 p.
- DAVIES, D. H., (1949), Invest. Rep. Fish. Mar. Biol. Surv., Pretoria, (11), 1-36.
- DAY, J. H., (1963), Speciation in the Sea, Systematics Ass., (5), 31-49.
- DE BUEN, F., (1954), Rev. Chilena Hist. Nat., **54** (1), 73-93.
- DE BUEN, F., (1958), Bol. Soc. Biol. Concepción, **33**, 107-124.
- EHRENBAUM, E., (1936), Handb. Seefisch. Nordeuropas, **2**, 1-337.
- ELLIS, G. H., (1956), J. mar. biol. Ass., U.K., **35** (2).
- FISHER, A. G., (1960), Evolution, **14**, 64-81.
- FRITZ, R. L., (1962), U.S. Dept. Int., Fish Widlf. Serv., Fish. Leaflet (538), 7 p.
- HART, T. J., (1946), Discovery Rep., **23**, 223-408.
- HELA, I. & LAEVASTU, T., (1962), Fisheries Hydrography, London, Fishing News (Books) Ltd., 137 p.
- HICKLING, C. F., (1927), Fish. Invest., Min. Agric. Fish., Ser. II, **10** (2).
- HULOT, A. & HERMOSILLA, I., (1960), Actas y Trabajos 1er. Congr. sudamer. Zool., Univ. Nac. La Plata, **1**, 115-122.
- JONES, R., 1954, Mar. Res., (2).
- KARLOVAC, O., (1959), F.A.O., Gen Fish. Coun. Mediterr., Rome, Proc. a. Techn. Pap., (5), 33-339.
- MISTAKIDIS, M. & BOSCHI, E. E., (1964), F.A.O., 2<sup>a</sup> Reunión CARPAS, Mar del Plata, Doc. Tec. (11), 12 p.
- MARGALEF, R., (1959), Proc. XVth Intern. Congr. Zool., Lond., p. 787-789.
- MARGALEF, R., (1961), 2<sup>o</sup> Simpósium Latinoamericano sobre Plancton, UNESCO, Concepción de Chile, Doc. (9), 11 p.
- MARGALEF, R., (1962), Publ. esp. Inst. biol. mar. Univ. Puerto Rico, 469 p.
- RATTRAY, J. M., (1947), Ann. South Afr. Mus., **36**, 315-331.
- REPÚBLICA ARGENTINA, SECRETARÍA DE MARINA, SERVICIO DE HIDROGRAFÍA NAVAL, (1962), Publ. H. **612**, 163 p.
- ROUX, E. R., (1949), Trans. Roy. Soc. South Africa, **32** (2), 217-231.
- SCHAEFERS, E. A. & POWELL, D. E., (1958), Comm. Fish. Rev., **20** (2), 7-15.
- SCHMIDT, U., (1955), Ber. deutsch. Wiss. Komm. Meeresforsch., **14**, 46-85.
- STRZYZEWSKA, K., (1959), Publ. Gdanskie Towarzystwo Naukowa, p. 45-59.
- SZIDAT, L., (1961), Mitt. Inst. f. Auslandsbeziehungen, Buenos Aires, **11** (2/3).
- TEXAS, A. & M., COLLEGE, DEPARTMENT OF OCEANOGRAPHY AND METEOROLOGY, (1963), A. & M. Project 336, 56 p.
- TEXAS, A. & M., COLLEGE, DEPARTMENT OF OCEANOGRAPHY AND METEOROLOGY, (1964), A. & M. Project 336, 76 p.
- THOMSEN, H., (1962), Serv. Hidrogr. Naval, Buenos Aires, Publ. H. **632**, 22 p.
- TREMEL, E., WISE, J. P., MISTAKIDIS, M. N. & JONSSON, S., (1964), Relatório do projeto de pesca exploratória na costa de Santa Catarina, Janeiro-Fevereiro, 1963, Estado de Santa Catarina, Dept. Estadual de Caça e Pesca, Florianópolis, Brasil, 46 p.
- WAGNER, G., (1959), Mitt. Inst. Fischereibiol. Univ. Hamburg, (9), 61-103.

## ProBiota

*(Programa para el estudio y uso sustentable de la biota austral)*

Museo de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP  
Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina

### Directores

**Dr. Hugo L. López**  
hlopez@fcnym.unlp.edu.ar

**Dr. Jorge V. Crisci**  
crisci@fcnym.unlp.edu.ar

### Versión Electrónica Diseño, composición y procesamiento de imágenes

Justina Ponte Gómez  
División Zoología Vertebrados  
FCNyM, UNLP  
jpg\_47@yahoo.com.mx

<http://ictiologiaargentina.blogspot.com.ar/>

<http://raulringuelet.blogspot.com.ar/>

<http://aquacomm.fcla.edu>

<http://sedici.unlp.edu.ar/>

Indizada en la base de datos ASFA C.S.A.