

Tesis de Posgrado

Estudio comparado de la alimentación entre algunos predadores de alto nivel trófico de la comunidad marina del norte y centro de Patagonia

Koen Alonso, Mariano

1999

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias
Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Koen Alonso, Mariano. (1999). Estudio comparado de la alimentación entre algunos predadores de alto nivel trófico de la comunidad marina del norte y centro de Patagonia. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3206_KoenAlonso.pdf

Cita tipo Chicago:

Koen Alonso, Mariano. "Estudio comparado de la alimentación entre algunos predadores de alto nivel trófico de la comunidad marina del norte y centro de Patagonia". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1999.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3206_KoenAlonso.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES**

Tema de Tesis

**ESTUDIO COMPARADO DE LA ALIMENTACIÓN ENTRE
ALGUNOS PREDADORES DE ALTO NIVEL TRÓFICO DE LA
COMUNIDAD MARINA DEL NORTE Y CENTRO DE PATAGONIA**

Autor

Lic. Mariano Koen Alonso

Director de Tesis

Dr. Enrique Alberto Crespo
Centro Nacional Patagónico (CONICET)

Co-directora de Tesis

Dra. Dinorah Diana Echeverría
Universidad Nacional de Buenos Aires (FCEyN)

Lugar de Trabajo

Centro Nacional Patagónico (CONICET)

**Tesis presentada para optar por el título de
Doctor en Ciencias Biológicas**

1999

Para Sara, mi esposa, por su amor incondicional y constante apoyo.

Para Guadalupe, mi hija, porque cada hora de cada día me recuerda cuáles son las cosas importantes de la vida.

Para ambas, porque ellas hacen de mi un hombre feliz.

INDICE

AGRADECIMIENTOS	7
CRÉDITOS	9
Trabajos publicados o en prensa:	9
Trabajos presentados en reuniones científicas:	9
RESUMEN	11
ABSTRACT	15
INTRODUCCIÓN	19
Objetivos y relevancia del presente trabajo	22
PARTE 1: METODOLOGÍA	25
CAPÍTULO 1: MÉTODOS Y HERRAMIENTAS DE ANÁLISIS	27
Análisis de la dieta	27
Análisis de los contenidos del tracto digestivo	27
Importancia relativa de las presas	30
Análisis intraespecífico de la dieta	31
Determinación de especies tróficas	32
Comparación de la importancia relativa de las presas entre especies tróficas	33
Análisis de las tallas consumidas	34
Estudio de la relación entre el tamaño del predador y el tamaño de la presa	35
Análisis interespecífico de la dieta	36
Estimación de la diversidad trófica poblacional	36
Análisis de agrupamiento jerárquico	38
PARTE 2: ESTUDIOS DE LA DIETA	39
CAPÍTULO 2: ANÁLISIS DE LA DIETA DEL LOBO MARINO DE UN PELO <i>Otaria flavescens</i>	41
Materiales y Métodos	42
Características de la muestra estudiada	42
Análisis de la dieta	44
Análisis de las fuentes de sesgo y determinación de especies tróficas	44
La función de los gastrolitos	45
Resultados	45
Especies presa	45
Análisis de las fuentes de sesgo y determinación de especies tróficas	47
Importancia relativa de las presas	48
Análisis de las tallas consumidas	50
Gastrolitos	55
Discusión	56
CAPÍTULO 3: ANÁLISIS DE LA DIETA DEL DELFIN OSCURO <i>Lagenorhynchus obscurus</i>	61
Materiales y métodos	62
Resultados	63
Características de la muestra analizada	63
Importancia relativa de las presas	64
Análisis de las tallas consumidas	66
Discusión	69
CAPÍTULO 4: ANÁLISIS DE LA DIETA DE LA RAYA PICUDA <i>Raja flavirostris</i>	72
Materiales y métodos	73
Características de la muestra	73
Análisis de la dieta	75
Determinación de especies tróficas	75
Relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas	76
Resultados	76
Características de la muestra	76
Determinación de especies tróficas	77
Importancia relativa de las presas	78
Análisis de las tallas consumidas	81

Relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas	86
Discusión	87
CAPÍTULO 5: ANÁLISIS DE LA DIETA DEL TIBURÓN ESPINOSO <i>Squalus acanthias</i>	93
Materiales y Métodos	94
Características de la muestra	94
Análisis de la dieta	96
Determinación de especies tróficas	97
Relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas	97
Resultados	97
Características de la muestra	97
Determinación de especies tróficas	98
Importancia relativa de las presas	99
Análisis de las tallas consumidas	103
Relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas	106
Discusión	107
CAPÍTULO 6: ANÁLISIS DE LA DIETA DE LA TONINA OVERA <i>Cephalorhynchus commersonii</i> Y EL TIBURÓN VITAMÍNICO <i>Galeorhinus galeus</i>	113
Materiales y Métodos	115
Características de las muestras	115
Análisis de la dieta	116
Relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas	116
Resultados	116
Características de las muestras	116
Análisis de la dieta	117
Análisis de las tallas consumidas	120
Relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas	124
Discusión	125
Tonina overa	125
Tiburón vitamínico	127
PARTE 3: ANÁLISIS COMPARATIVO DE LA ALIMENTACIÓN	131
CAPÍTULO 7: ANÁLISIS COMPARATIVO DE LA DIETA ENTRE LOS MAMÍFEROS MARINOS Y ELASMOBRANQUIOS ESTUDIADOS	133
Materiales y Métodos	135
Estimación de la diversidad trófica poblacional	135
Importancia relativa de las presas	136
Análisis del solapamiento trófico	136
Análisis de las tallas consumidas	137
Análisis de agrupamiento jerárquico	137
Resultados	137
Diversidad trófica poblacional	137
Análisis del solapamiento trófico e importancia relativa de las presas	140
Análisis de las tallas consumidas	143
Análisis de agrupamiento jerárquico	153
Discusión	155
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	163

AGRADECIMIENTOS

Durante todos estos años son muchas las personas que me han ayudado de distintas formas y que me han permitido culminar esta etapa de mi formación. A algunas de ellas las nombraré en las líneas que siguen, a las que no, mis sinceras disculpas y mi más profundo agradecimiento.

En primer lugar, quisiera agradecerles a Enrique A. Crespo (CENPAT-CONICET y UNPSJB) y Susana N. Pedraza (CENPAT-CONICET y UNPSJB). Ellos no sólo han sido mi director y co-director de las becas que me permitieron llevar adelante este trabajo, sino también han sido amigos, consejeros y maestros. De ellos he aprendido mucho más que ciencia y por ello siempre les estaré agradecido.

Dinorah Diana Echeverría (UBA), mi consejera de estudios y co-directora de tesis, me brindó un continuo apoyo y aliento, abriendo desde el primer día las puertas de su laboratorio y brindándole su confianza a un, por entonces, total desconocido. Por esto, sus comentarios, correcciones y tantas otras cosas, muchas gracias.

Mis eternos compañeros de trabajo y amigos incondicionales, Silvana L. Dans (CENPAT-CONICET y UNPSJB) y Néstor A. García (CENPAT-CONICET y UNPSJB), siempre estuvieron ahí cuando hizo falta. Por el trabajo compartido, las discusiones académicas y no tanto, su permanente apoyo y cariño, muchas gracias.

También quiero agradecerles a quienes vinieron después, Mariano A. Coscarella (CENPAT-CONICET y UNPSJB), Bárbara Berón Vera (UNPSJB), Pablo A. Mariotti (UNPSJB) y Nancy Mora (UNPSJB), porque me brindaron su amistad y siempre estuvieron dispuestos a dar una mano cuando hizo falta, tanto en los embarques como con el trabajo de laboratorio.

Un agradecimiento especial es para Susana B. García de la Rosa (INIDEP), por sus comentarios sobre algunos capítulos de esta tesis y por permitirme generosamente utilizar su Tesis Doctoral en las discusiones de este trabajo.

En términos institucionales, quiero agradecerle al CONICET por las becas otorgadas y que hicieron posible esta tesis. Al Centro Nacional Patagónico y a su gente tengo que agradecerles muchas cosas. Sin este apoyo, este trabajo hubiera sido imposible.

Las empresas pesqueras Harengus S.A. y Alpesca S.A. brindaron el apoyo necesario para la realización de embarques en sus buques y que permitieron gran parte del muestreo. A las tripulaciones de sus barcos tengo que agradecerles su permanente interés y colaboración durante los embarques.

La National Geographic Society (Grant 5548/95), la Whale and Dolphin Conservation Society, el Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica (GEF/PNUD FPN/WCS), la Fundación Patagonia Natural, el Programa de Cooperación Científica con Iberoamérica (BOE 29-III-96) y la Universidad Nacional de la Patagonia brindaron su apoyo económico y/o logístico para poder llevar adelante muchas de las tareas que han quedado plasmadas en este trabajo.

La Prefectura Naval Argentina, la Dirección de Administración y Fiscalización del Recurso Pesquero, SAGPyA, y el Organismo Provincial de Turismo, Pcia. del Chubut, siempre estuvieron dispuestos a dar una mano en aquellas cosas que les competen.

Para ir terminando, quisiera agradecerle a mi madre, Cristina, porque siempre hizo todo lo posible, y aún más, para ayudarme en el camino que he elegido para mi vida. Nadie como ella me ha enseñado a luchar por lo que creo y a seguir adelante a pesar de las dificultades. A mi hermano Javier, a quién la biología le importa muy poco, quiero agradecerle todas esas cosas que me demuestran que su hermano le importa mucho.

Por último, pero no por ello menos importante, quiero agradecerle a Sara, mi esposa, por su apoyo permanente, su amor incondicional y su increíble tenacidad en mantener mis pies sobre la tierra. A mi hijita, Guadalupe, tengo que agradecerle su eterna sonrisa y su maravillosa dulzura. A ambas, quiero pedirles disculpas por tantas horas robadas.

Mariano Koen Alonso
Puerto Madryn, Septiembre de 1999

CRÉDITOS

Resultados preliminares o parciales de esta tesis han sido presentados en diversas reuniones científicas y publicados en revistas internacionales con referato de acuerdo al siguiente detalle:

Trabajos publicados o en prensa:

Crespo, E.A., S.N. Pedraza, S.L. Dans, M. Koen Alonso, L.M. Reyes, N.A. García, M. Coscarella y A.C.M. Schiavini. 1997. Direct and indirect effects on the high seas fisheries on the marine mammal populations in the northern and central patagonian coast. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, Vol. 22:189-207.

Koen Alonso, M., E.A. Crespo, N.A. García, S.N. Pedraza y M. Coscarella. 1998. Diet of dusky dolphins, *Lagenorhynchus obscurus*, in waters of Patagonia, Argentina. *Fishery Bulletin* 96(2):366-374.

Koen Alonso, M., E.A. Crespo, S.N. Pedraza, N.A. García y M. Coscarella. En prensa. Food habits of the South American sea lion *Otaria flavescens* of Patagonia, Argentina. FB1869-2, *Fishery Bulletin* 98(1).

Trabajos presentados en reuniones científicas:

Koen Alonso, M., N. García, E.A. Crespo y S.N. Pedraza. 1992. Estudios sobre la alimentación del lobo marino común *Otaria flavescens* en el norte de Patagonia. Resúmenes de la 5ª Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sud. Buenos Aires, Argentina, 28 Setiembre - 2 de Octubre de 1992. pág: 36.

Koen Alonso, M., S.N. Pedraza, E.A. Crespo, y N. García. 1993. Análisis de la dieta y diversidad trófica del delfín oscuro (*Lagenorhynchus obscurus*) en el litoral norpatagónico. Resúmenes de la 16ª Reunión Argentina de Ecología. Puerto Madryn, Argentina, 19-22 de abril de 1993. pág: 180.

Koen Alonso, M., E.A. Crespo y S.N. Pedraza. 1993. Análisis de contenidos estomacales del lobo marino de un pelo, *Otaria flavescens*, en el norte de Patagonia. Resúmenes de las Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar 93. Puerto Madryn, Argentina, 19-25 de Septiembre de 1993. pág: 151.

Koen Alonso, M., S.N. Pedraza y E.A. Crespo. 1993. Diversidad trófica del lobo marino de un pelo, *Otaria flavescens*, en el litoral norpatagónico. Resúmenes de las Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar 93. Puerto Madryn, Argentina, 19-25 de Septiembre de 1993. pág: 152.

Koen Alonso M., E.A. Crespo, N.A. García, S.N. Pedraza y M. Coscarella. 1996. Diet of dusky dolphins, *Lagenorhynchus obscurus*, in the coast of Patagonia, Argentina. Trabajo Científico SC/48/SM19 presentado en la 48th Annual Meeting of the International Whaling Commission, Scientific Meeting, Small Cetacean Sub-Committee, Aberdeen, Escocia, 5-17 de Junio de 1996. 13 pág.

- Koen Alonso, M., S.N. Pedraza, E.A. Crespo y P.A. Mariotti.1997. Estudio preliminar del solapamiento trófico entre algunos mamíferos marinos y elasmobranquios en Patagonia. Resúmenes de la XVIII Reunión Argentina de Ecología, Buenos Aires, Argentina, 21-23 de Abril de 1997. pág: 68.
- Koen Alonso, M., P. Mariotti, B. Berón Vera, N.A. García, M. Coscarella, E.A. Crespo y S.N. Pedraza. 1997. Estudio de la alimentación de la raya picuda (*Raja flavirostris*) en el litoral norpatagónico. Resúmenes del XII Simposio Científico-Tecnológico de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo, Montevideo, Uruguay. 12-14 de Noviembre de 1997. Pág: 14-15.

RESUMEN

El estudio comparado de la alimentación de predadores de alto nivel trófico permite evaluar la forma en que estas especies utilizan los recursos tróficos, posibilitando así el análisis de las potenciales relaciones de competencia y el papel que estos predadores pueden tener en la regulación y estructuración de la comunidad a la cuál pertenecen. La comunidad marina del norte y centro de Patagonia se estructura alrededor del sistema tritrófico conformado por la anchoíta (*Engraulis anchoita*), el calamar común (*Illex argentinus*) y la merluza (*Merluccius hubbsi*). En este sentido, varias especies de mamíferos marinos y elasmobranquios utilizan a estas especies como recursos tróficos. Por esta razón, el objetivo de este trabajo es analizar comparativamente la dieta del lobo marino de un pelo (*Otaria flavescens*), el delfín oscuro (*Lagenorhynchus obscurus*), la tonina overa (*Cephalorhynchus commersonii*), la raya picuda (*Raja flavirostris*), el tiburón espinoso (*Squalus acanthias*) y el tiburón vitamínico (*Galeorhinus galeus*).

Para ello, se estudió la dieta de estas especies sobre la base de los contenidos del tracto digestivo. Se utilizaron los restos hallados en los contenidos (huesos y otolitos de peces, picos y plumas de cefalópodos, exoesqueletos de crustáceos, etc.) para identificar y cuantificar a las presas. Las tallas y pesos de las presas al momento de la ingesta fueron reconstruidos empleando regresiones alométricas.

La importancia relativa de las presas fue evaluada mediante el índice de importancia relativa $IRI=(PH\%+N\%)FO\%$, donde PH% es el porcentaje en peso húmedo, N% es el porcentaje en número y FO% es la frecuencia de ocurrencia porcentual de la presa en la dieta. Este índice fue relativizado a 100% (IRI%). Las diferencias intraespecíficas en la dieta permitieron determinar especies tróficas dentro de algunas de las especies biológicas estudiadas. Estas diferencias en la dieta fueron determinadas empleando dos índices de solapamiento, el solapamiento general (GO) y el solapamiento específico (SO). Estos índices fueron calculados utilizando las ocurrencias de aquellas presas que presentaron valores de IRI% mayores de 1% en la muestra total de cada especie biológica estudiada. Las diferencias en las tallas consumidas por las especies tróficas determinadas fueron estudiadas empleando la prueba de Mann-Whitney o el análisis de la varianza unifactorial por rangos de Kruskal-Wallis y contrastes de a pares.

La dieta del lobo marino de un pelo fue estudiada a partir de muestras obtenidas de individuos hallados muertos en la costa y de animales recuperados de las capturas incidentales de la pesquería. Se identificaron 41 especies presa en los 59 contenidos estomacales estudiados. Las presas más importantes fueron la merluza, el pulpo colorado (*Enteroctopus megalocyathus*), el calamar común, la raneya (*Raneya brasiliensis*), el calamar patagónico (*Loligo gahi*) y la anchoíta. Sobre la base de las ocurrencias de estas presas y empleando el GO y el SO se estudiaron las diferencias en la dieta asociadas con la fuente de muestreo (ejemplares enmallados y ejemplares muertos en la costa) y sexo. Sólo se detectaron diferencias significativas en la dieta entre los sexos.

Las hembras se alimentaron fundamentalmente de especies bentónicas (pulpo colorado), mientras que los machos se alimentaron mayormente de especies demersales-pelágicas (merluza). Estas diferencias en la dieta fueron asociadas con áreas diferentes de alimentación y/o diferentes rangos de acción ("home range") para cada sexo. Los resultados obtenidos sugieren que las hembras se estarían alimentando en aguas más costeras y someras, mientras que los machos se alimentarían en aguas más profundas y alejadas de la costa. Con referencia a las especies de importancia comercial consumidas por el lobo marino de un pelo, la merluza fue consumida mayormente en tallas no comerciales (largo total <30cm), mientras que el calamar común fue consumido mayormente en tallas comerciales (largo dorsal del manto >15cm). Aún así, las distribuciones de talla de las principales presas sugieren que los lobos marinos estarían utilizando a estos recursos de acuerdo a la oferta existente en el ambiente.

La dieta del delfín oscuro fue estudiada sobre la base de 25 ejemplares capturados, en su mayoría, en lances nocturnos pelágicos para la pesca de langostino (*Pleoticus muelleri*). Debido al pequeño tamaño muestral, no se analizaron las diferencias intraespecíficas en la dieta de esta especie.

Las principales presas del delfín oscuro fueron la anchoíta, el calamar común, el calamar patagónico y la merluza. Las tallas consumidas de estas especies, tales como adultos de anchoíta, juveniles de calamares y juveniles primarios de merluza, permiten caracterizar a esta especie como un predador típicamente pelágico, predando sobre especies pelágicas o estadios pelágicos de especies demersales que forman cardúmenes.

La dieta de la raya picuda fue estudiada a partir de una muestra de 274 ejemplares, obtenidos fundamentalmente de las capturas incidentales de la pesquería de merluza. Las presas más importantes para la raya picuda fueron la merluza, la nototenia (*Patagonotothen ramsayi*), el calamar común, el isópodo (*Serolis schythei*), la raneya y la anchoíta, identificándose un total de 45 especies presa en la dieta de este predador. Los resultados obtenidos a partir de los análisis de solapamiento indicaron que no existen diferencias en la dieta entre sexos pero sí entre ejemplares maduros e inmaduros.

La nototenia y la merluza fueron las presas más importantes de las rayas picudas inmaduras, aunque los crustáceos alcanzaron también altas importancias. En el caso de los ejemplares maduros, la merluza y el calamar común fueron las presas más importantes, disminuyendo notoriamente la importancia de los crustáceos. En términos generales, las rayas picudas inmaduras consumieron presas en tallas significativamente menores que las consumidas por los animales maduros. Asimismo, se encontraron correlaciones significativas entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas, tanto para los ejemplares inmaduros y maduros por separado, como para la muestra total. Puede concluirse que la raya picuda cambia su dieta a medida que crece y madura. Los ejemplares pequeños e inmaduros consumen fundamentalmente crustáceos, incorporando a los peces en su dieta a medida que crecen. A partir de la maduración sexual, la dieta de esta especie está constituida básicamente por peces y calamares. Asimismo, se evidencia un cambio del dominio del ambiente donde se alimentan, siendo las rayas inmaduras predadores típicamente demersales-bentónicos, mientras que los ejemplares maduros se alimentan predominantemente de especies demersales-pelágicas.

La dieta del tiburón espinoso fue estudiada sobre la base de 132 ejemplares provenientes en su mayor parte de capturas incidentales en lances comerciales dirigidos a merluza y colectados en el período 1996-1998. Se estudió la alimentación de esta especie teniendo en cuenta las potenciales diferencias en la dieta relacionadas con el sexo y el estado de madurez sexual. Mediante el GO y el SO, se detectaron diferencias en la dieta entre ejemplares inmaduros (SA_{inm}), machos maduros (SA_{mm}) y hembras maduras (SA_{hm}).

Los resultados obtenidos indican que el calamar común, los ctenóforos y la merluza fueron las presas más importantes de los SA_{inm}. En el caso de los ejemplares maduros, el calamar común y la merluza fueron las presas más importantes tanto para SA_{mm} como para SA_{hm}. Aún así, se detectaron diferencias en la dieta entre estas tres especies tróficas. Los SA_{inm} son predadores fundamentalmente pelágicos, luego de la madurez sexual se produce un cambio en la dieta y los tiburones espinosos maduros (SA_{mm} y SA_{hm}) tienden a alimentarse más asociados al fondo, disminuyendo el consumo de los ctenóforos ($IRI\%_{SA_{inm}}=18\%$, $IRI\%_{SA_{mm}}=4\%$ y $IRI\%_{SA_{hm}}=0.4\%$) y aumentando el consumo de especies demersales-pelágicas y demersales-bentónicas.

Comparativamente, los estudios de la dieta del tiburón espinoso en el período 1985-1994 indican que la merluza era la principal presa para esta especie en el área, seguida del calamar común (García de la Rosa y Sánchez, 1997; García de la Rosa, 1998). En este trabajo, que abarca el período 1996-1998, los resultados indican que este orden de importancia se invierte, siendo el calamar común la presa más

importante, seguida por la merluza. Este hecho, parece confirmar el carácter de predador generalista y oportunista del tiburón espinoso, dado que entre ambos periodos de estudio la abundancia de la merluza en la región ha disminuido drásticamente como consecuencia de la sobre-explotación.

La dieta de la tonina overa fue estudiada a partir de 9 ejemplares capturados incidentalmente en redes de pesca. Si bien la muestra es pequeña y sólo permite un análisis preliminar, la merluza y el calamar común fueron las presas más importantes para esta especie. Las tallas consumidas de estas presas indican claramente que la tonina overa se alimentó de juveniles primarios de merluza y juveniles pequeños de calamar. De esta forma, es posible caracterizar a esta especie, en el norte y centro de Patagonia, como un predador pelágico que se alimenta de especies o estadios de especies que forman cardúmenes.

La dieta del tiburón vitamínico fue analizada a partir de 23 contenidos estomacales provenientes de animales capturados incidentalmente en lances de pesca. Las presas más importantes para el tiburón vitamínico fueron la merluza, el calamar común y el pulpo colorado, además de la nototenia y el calamar patagónico. En términos de grupos ecológicos, las presas principales del tiburón vitamínico fueron especies demersales-pelágicas y bentónicas, sugiriendo así que esta especie se estaría alimentando asociada al fondo marino. En términos de tallas consumidas los resultados obtenidos sugieren que esta especie se estaría alimentando de acuerdo a la disponibilidad ambiental.

Para el análisis comparativo interespecífico se utilizaron los IRI%, calculados tanto para las especies presa como para los grupos ecológicos de las presas. Sobre la base de la información obtenida y de los tamaños muestrales, las especies de predadores fueron divididas en especies tróficas. Estas fueron los machos (OFm) y hembras (OFh) del lobo marino de un pelo, el delfín oscuro (LO), los ejemplares inmaduros (RFinm) y maduros (RFmad) de la raya picuda, los individuos inmaduros (SAinm), machos maduros (SAm) y hembras maduras (SAhm) del tiburón espinoso, la tonina overa (CC) y el tiburón vitamínico (GG).

Para determinar si la muestra de cada especie trófica era representativa de la población de la cuál proviene se empleó el método de cuadrados acumulados de Pielou y basado en el índice de diversidad de Brillouin. Asimismo, se empleó este procedimiento para estimar la diversidad trófica poblacional (H_p) de cada especie trófica. Las H_p fueron comparadas empleando la prueba de Kruskal-Wallis y contrastes de a pares. Además, se realizaron análisis de agrupamiento jerárquico utilizando los valores del IRI% obtenidos para las especies presa y los grupos ecológicos de las presas.

Los resultados obtenidos indican que todas las muestras analizadas fueron representativas de las poblaciones de las cuáles provienen con la excepción de CC. Por esta razón, esta especie fue excluida del análisis. Asimismo, se detectó un gradiente de H_p , siendo OFh y LO las especies tróficas que presentaron la máxima y mínima H_p respectivamente. Este gradiente de H_p está positivamente correlacionado con el IRI% de las presas bentónicas y demersales-bentónicas, sugiriendo así que la diversidad trófica está reflejando la diversidad de los ambientes donde las distintas especies tróficas se alimentan. Asimismo, este resultado indica que todos los predadores estudiados pueden considerarse generalistas y oportunistas en el contexto del dominio del ambiente que utilizan para alimentarse.

El análisis de agrupamiento considerando el IRI% de los grupos ecológicos de las presas permitió distinguir 3 grupos de predadores, aquellos que consumen presas demersales-pelágicas (OFm, RFmad, SAm, SAhm y GG), aquellos donde las presas pelágicas son relevantes (SAinm y LO) y aquellos donde las presas bentónicas y demersales-bentónicas adquieren altas importancias (OFh y RFinm).

El análisis de agrupamiento considerando el IRI% de las especies presa permitió distinguir 6 grupos de predadores. El grupo "OFm y RFmad", está caracterizado por una alta importancia de la merluza en su dieta; el grupo "GG" está caracterizado por una distribución relativamente equitativa de la importancia de

la merluza, el calamar común y el pulpo colorado; el grupo "RFinm" presenta alta importancia de nototenia, seguida por merluza e isópodos; el grupo "SAinm, SAmm y SAhm" esta asociado a altas importancias de calamar común y a la presencia de ctenóforos; el grupo "LO" esta definido por una alta importancia de anchoíta, seguida de calamar común y calamar patagónico; y el grupo "OFh" está definido por la alta importancia del pulpo colorado en la dieta.

Los análisis de solapamiento entre estas especies tróficas indican que los solapamientos tróficos son bajos y siempre significativamente diferentes del solapamiento total. De esta forma, estos predadores de alto nivel trófico estarían usando los mismos recursos, abundantes y frecuentes en el medio, pero en formas distintas y dependiendo del hábitat trófico que utilizan. De esta manera, este uso diferencial de los recursos implica una separación de sus nichos tróficos y una disminución de la posibilidad de competencia entre ellas.

ABSTRACT

The comparative analysis of the food habits between top predator allows the evaluation of how these species use the trophic resources. They also make possible the study of potentially competitive relationships and the role of these predators in the regulation and structure of the community. The marine community of northern and central Patagonia is structured on the tri-trophic system composed by the Argentine anchovy (*Engraulis anchoita*), the Argentine shortfin squid (*Illex argentinus*), and Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). Several marine mammals and elasmobranchs use these species as food resources. For this reason, the objective of this work was to analyze comparatively the diet of the South American sea lion (*Otaria flavescens*), the dusky dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*), the Commerson's dolphin (*Cephalorhynchus commersonii*), the beaked skate (*Raja flavirostris*), the spiny dogfish (*Squalus acanthias*) and the school shark (*Galeorhinus galeus*).

The diet of these predators was studied by stomach content analysis. The prey remains found in the contents (fish bones and otoliths, cephalopod beaks, crustacean exoskeletons, etc.) were used to identify and quantify the preys. The length and weight of prey at the moment of the ingestion were estimated by allometric regressions.

The relative importance of prey species was evaluated by the relative importance index $IRI = (PH\% + N\%)FO\%$, where PH% is the percent in wet weight, N% is the percent in number, and FO% is the frequency of occurrence of the prey species in the diet. This index was relativized to 100% (IRI%). Intraspecific differences in diet allow the determination of trophospecies within a biological species. These differences were evaluated using the general overlap (GO) and the specific overlap (SO) index. These indexes were calculated using the occurrences of those prey species which had IRI% values greater than 1% in the total sample of the biological species. Differences in the sizes consumed by the trophospecies were evaluated using the Mann-Whitney test or the Kruskal-Wallis non-parametric one way ANOVA and paired comparisons.

The diet of the South American sea lion was studied using samples obtained from animals found dead on the beach and incidentally caught by the fishery. Forty-one prey species were identified from the 59 stomachs analyzed. The most important prey were the Argentine hake, the red octopus (*Enteroctopus megalocyathus*), the raneya (*Raneya brasiliensis*), the Patagonian squid (*Loligo gahi*), and the Argentine anchovy. The differences in the diet associated with the source of sampling (dead on beach or entangled) and sex were evaluated using the GO and SO. Only differences between sexes were found.

Females fed mostly on benthic species (red octopus) while males fed mostly on demersal-pelagic species (Argentine hake). These differences were associated with different feeding grounds and/or different home ranges between sexes. The results suggest that females could be feeding in more coastal and shallow waters, while males could be feeding farther in deeper waters. With reference to commercial species, the Argentine hake was consumed mostly in non-commercial sizes (total length <30cm) while the Argentine shortfin squid was eaten mostly in commercial sizes (dorsal mantle length >15cm). Nevertheless, the size frequency distributions of the principal preys suggest that the South American sea lion use the food resources according to their environmental availability.

The dusky dolphin diet was studied from a sample of 25 dolphins. Most of this sample was obtained from incidental catches in nocturnal midwater hauls directed to the capture of Argentine red shrimp (*Pleoticus muelleri*). Intraspecific differences in the diet were not analyzed due the small sample size.

The most important prey of the dusky dolphin were the Argentine anchovy, the Argentine shortfin squid, the Patagonian squid, and the Argentine hake. The sizes of prey indicated that the dusky dolphin

fed on adult anchovies, primary juveniles of hake, and juveniles of both species of squid. These results indicate that dusky dolphin is a pelagic predator, consuming pelagic species or pelagic stages of demersal species which have schooling behavior.

The diet of the beaked skate was studied from a sample of 274 individuals obtained from the incidental catches of the hake fishery. The most important prey were the Argentine hake, the Southern cod (*Patagonotothen ramsayi*), the Argentine shortfin squid, the isopod (*Serolis schythei*), the raneya, and the Argentine anchovy. A total of 45 prey species were identified. The overlap analysis indicated no differences in the diet between sexes, but significant differences in the diet between immature and mature individuals.

The Southern cod and the Argentine hake were the most important prey for the immature beaked skates, but the crustaceans showed high values of importance too. The most important prey for mature beaked skates were the Argentine hake and the Argentine shortfin squid, while the importance of crustaceans decreased. In general terms, the immature beaked skates consumed preys in sizes significantly smaller than the mature ones. Significant correlations were found between the size of the predator and the size of the prey, considering the immature individuals, the mature individuals or the total sample.

This results indicate that the beaked skate change its diet with growth and sexual maturity. The small and immature individuals feed mostly on crustaceans, including fishes in the diet along its growth. When the beaked skate reach the sexual maturity, switch its diet and consume mostly fishes and cephalopods. Also, this diet switching imply a change in the trophic habitat. The immature individuals are benthic predators while the mature ones feed on demersal-pelagic species.

The diet of the spiny dogfish was studied from a sample of 132 individuals obtained from the incidental catches of the hake fishery between 1996 and 1998. The food habits were analyzed taking into account the potential differences in diet related to sex and maturity condition. Using the GO and SO index, differences in diet were found between immature individuals (SA_{imm}), mature males (SA_{mm}) and mature females (SA_{hm}).

The Argentine shortfin squid, ctenophores, and the Argentine hake were the most important prey for SA_{imm}. In the cases of SA_{mm} and SA_{hm}, the Argentine shortfin squid and the Argentine hake were the most important prey species. Nevertheless, differences in diet were found between these trophospecies. The SA_{imm} are pelagic predators. After the sexual maturity, the spiny dogfish switch its diet and the mature individuals tend to feed more associated to the bottom, reducing the consumption of ctenophores ($IRI\%_{SA_{imm}}=18\%$, $IRI\%_{SA_{mm}}=4\%$ y $IRI\%_{SA_{hm}}=0.4\%$) and increasing the consumption of demersal-pelagic and demersal-benthic species.

Previous studies of the diet of the spiny dogfish in the period 1985-1994 indicated that the Argentine hake was the most important prey in the area, followed by the Argentine shortfin squid (García de la Rosa and Sánchez, 1997; García de la Rosa, 1998). In this work, carried out within the period 1996-1998, the order of importance of these prey showed an inversion. The Argentine shortfin squid was the most important prey, followed by the Argentine hake. This result confirms the character of generalist and opportunistic predator of the spiny dogfish, because the abundance of Argentine hake decreased as a consequence of overfishing between these study periods.

The diet of the Commerson's dolphin was studied from 9 stomach contents obtained from incidentally caught individuals. Even that this sample is small and only allows a preliminary analysis, the Argentine hake and the Argentine shortfin squid were the most important prey species. The sizes of prey indicate that the Commerson's dolphin fed on primary juveniles of hake and small juveniles of squid.

Then, it is reasonable to consider that this species, in the north and central Patagonia, is a pelagic predator which feed on pelagic species or pelagic stages of species which exhibit schooling behavior.

The diet of the school shark was analyzed from 23 stomach contents obtained from individuals incidentally caught in commercial hauls. The most important prey were the Argentine hake, the Argentine shortfin squid and the red octopus, followed by the Southern cod and the Patagonian squid. Considering the ecological groups of the prey, the school shark fed mostly on demersal-pelagic and benthic species, suggesting that this predator feeds associated to the bottom. The sizes of the prey suggest that the school shark consume its prey according to their environmental availability.

The inter-specific comparative diet analysis was made using the IRI%, calculated for prey species and ecological groups of prey. Considering the previous results and the sample sizes, the predator species were divided in trophospecies. These trophospecies were the males (OFm) and females (OFh) of the South American sea lion, the dusky dolphin (LO), the immature (RFinm) and mature (RFmad) individuals of the beaked skate, the immature (SAinm), mature males (SAm) and mature females (SAhm) of the spiny dogfish, the Commerson's dolphin (CC) and the school shark (GG).

In order to determine if the sample size of each trophospecies was representative of the putative population, the Pielou's pooled quadrat method and the Brillouin's diversity index were employed. Also, this procedure was used to estimate the population trophic diversity (H_p) for each trophospecies. The H_p were compared using the Kruskal-Wallis test and paired comparisons. Additionally, two cluster analysis were performed using the IRI% for the prey species and the ecological groups of prey. The results indicate that all the sample sizes were representative of the populations, with the exception of the CC sample. For this reason, this species was excluded from the analysis. A gradient of H_p was detected, where OFh and LO were the trophospecies which showed the maximum and minimum values for H_p respectively. This gradient was positively correlated with the IRI% of the benthic and demersal-benthic prey. It suggests that the trophic diversity is reflecting the biological diversity of the environments where the trophospecies are feeding. Moreover, this result indicates that all these predators could be considered as generalist and opportunistic in the context of the environmental patch that they use as trophic habitat.

Considering the cluster analysis based on the IRI% of the ecological groups of prey, three groups were identified. These groups were related to the consumption of demersal-pelagic preys (OFm, RFmad, SAm, SAhm and GG), the high importance of pelagic preys (SAinm and LO), and the high importance of demersal-benthic preys (OFh and RFinm).

Considering the IRI% of the prey species, the cluster analysis allowed the identification of 6 groups of predators. The "OFm and RFmad" group was characterized by the high importance of Argentine hake in the diet. The "GG" group was characterized by a relatively even distribution of the importance of Argentine hake, Argentine shortfin squid, and red octopus. The "RFinm" group presented high importance of Southern cod, followed by Argentine hake and isopods. The "SAinm, SAm and SAhm" was related to the high importance of Argentine shortfin squid and the presence of ctenophores. The "LO" group was defined by the high importance of Argentine anchovy, followed by Argentine shortfin squid and Patagonian squid. The "OFh" group was defined by the high importance of red octopus in the diet.

The overlap analysis between trophospecies indicated that the overlaps were low, and always significantly different to the complete overlap. Then, these top predators will used the same, abundant and frequent, trophic resources, but in different ways according to their trophic habitats. These differential uses of the food resources lead to a separation of their trophic niches and to reduce the possibility of ecological competition between them.



INTRODUCCIÓN

La evaluación de cuales son los procesos y mecanismos que determinan la estructura observada en las comunidades naturales es un área del conocimiento actualmente bajo intensa investigación (Pimm, 1980; Menge *et al.*, 1986; Menge y Sutherland, 1987; Yodzis, 1988; Abrams y Roth, 1994; Adler y Morris, 1994; Bengtsson, 1994; Billick y Case, 1994; McCann y Yodzis, 1994; Tanner *et al.*, 1994; Wootton, 1994a; 1994b; Menge, 1995). Los diferentes procesos que pueden estar involucrados en la regulación de las comunidades, tales como predación, competencia, mutualismo, parasitismo, etc., son conocidos desde hace tiempo en el ámbito de la ecología. Sin embargo, la incidencia relativa de estos procesos en la regulación de la estructura comunitaria, sobre todo en comunidades naturales con cierto nivel de complejidad, permanece en el terreno de las hipótesis en la mayoría de los casos.

El análisis de las tramas tróficas ha permitido establecer que la estructura observada en las comunidades naturales no es producto del azar (Cohen, 1978; Pimm, 1980; 1991; Yodzis, 1988), sino que es consecuencia de la conjunción de diversos procesos. Muchos de estos mecanismos regulatorios son emergentes de la interacción entre tres o más especies (interacciones de mayor orden -HOI-, efectos indirectos, modificaciones de la interacción), por lo cual no pueden observarse ni inferirse mediante el estudio de la interacción entre pares de especies (Yodzis, 1988; Adler y Morris, 1994; Billick y Case, 1994; Wootton, 1994a; Menge, 1995).

En este sentido, los estudios de la alimentación constituyen el primer paso en la elaboración de hipótesis sobre los mecanismos regulatorios de las comunidades naturales. El análisis comparativo de la dieta permite construir los esquemas de redes tróficas que permitirán plantear las diferentes hipótesis sobre la regulación y dinámica del sistema en estudio.

En el caso particular de los ecosistemas marinos bajo explotación pesquera, el análisis de los mecanismos que estructuran y determinan la dinámica de la comunidad resulta particularmente relevante debido a su importancia en el manejo de las poblaciones explotadas, llevando incluso al desarrollo de una extensa batería de herramientas analíticas (Ricker, 1940; 1948; 1954; 1958; DeLury, 1947; Beverton y Holt, 1957; Chapman, 1961; Murphy, 1965; Gulland, 1969; Everhart y Youngs, 1981; Edwards y Megrey, 1989; ICES, 1991; entre otros). Asimismo, la aparición de pesquerías de gran magnitud y a nivel global durante los últimos veinte años a provocado un cambio en la forma de abordar el manejo de las comunidades explotadas. Este cambio, resultante de los altos niveles de esfuerzo pesquero y el enorme impacto que este produce sobre los ecosistemas, consiste en la paulatina incorporación al manejo de variables no directamente relacionadas con los stocks bajo explotación. Estas nuevas variables se traducen

en incorporar a los modelos de dinámica de los stocks pesqueros, la influencia de otras especies que pueden modificar la abundancia de las especies de interés comercial, ya sea mediante relaciones de predación o competencia (Mercer, 1982; Pope, 1989; Bledsoe y Megrey, 1989; McGlade, 1989; ICES, 1991; Yodzis, 1991; Hillborn y Walters, 1992).

En este contexto, las interacciones entre los mamíferos marinos y las pesquerías comerciales han sido motivo de un amplio debate (Beddington *et al.*, 1985; Anónimo, 1991; Lavigne, 1992; Read y Lavigne, 1992; Crespo *et al.*, 1994a;1994b; 1995; 1996; 1997a; Punt, 1994; entre otros), generando la discusión de esta problemática en el ámbito de diversos organismos internacionales tales como la International Whaling Commission (IWC), el Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA), el International Council for Exploration of the Sea (ICES) y la Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO) (Report of the 2nd Meeting of the SAC of the MMAP, 1992; Report of the 3rd Meeting of the SAC of the MMAP, 1994; Perrin *et al.*, 1994; Anónimo, 1995).

Además de los mamíferos marinos, el efecto que otras especies depredadoras de alto nivel trófico (elasmobranquios, aves marinas, etc.) pueden ejercer sobre la dinámica y abundancia de los stocks comerciales también debe considerarse. Los elasmobranquios constituyen un grupo amplio con representantes en todos los niveles tróficos de las redes alimentarias marinas. Sin embargo, una proporción importante de las rayas y tiburones son considerados depredadores tope de la cadena trófica. Son estas especies las que por predación y competencia pueden influir en la dinámica de especies comerciales como son la merluza *Merluccius hubbsi* Marini, 1933 y el calamar común *Illex argentinus* Castellanos, 1960 en el Mar Argentino.

En este sentido, un primer paso en la consideración del efecto que los diferentes depredadores pueden tener sobre la dinámica de las especies de interés comercial lo constituyen los modelos multiespecíficos estructurados por edades (análisis multiespecífico de poblaciones virtuales -AMPV-). Estos análisis incorporan en un único modelo a varias especies de peces (en general todas de interés comercial) vinculadas por relaciones tróficas (Sheperd, 1988; Pope, 1989; ICES; 1991; Hillborn y Walters; 1992). Este tipo de estudios han permitido establecer que si bien los modelos monoespecíficos estructurados por edades (análisis de poblaciones virtuales en sentido amplio -APV-) pueden funcionar adecuadamente para el manejo de stocks pesqueros a corto plazo; las predicciones a largo plazo requieren necesariamente tener en cuenta, al menos, las principales relaciones tróficas de la comunidad (Pope, 1989; Bax, 1998). De esta manera el establecimiento de estrategias de manejo a largo plazo y la subsecuente programación de la industria pesquera requieren del desarrollo de modelos que consideren a las relaciones clave que estructuran a la comunidad bajo explotación.

Las pesquerías de Patagonia involucran una flota pesquera heterogénea y varias especies blanco diferentes (merluza, calamar común, langostino *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888), polaca *Micromesistius australis* Norman, 1937, entre otras) (Crespo *et al.*, 1997a). La principal pesquería en términos de tonelaje es la pesquería de merluza, que capturó en 1994 y 1995 aproximadamente 500.000 toneladas por año (Anónimo, 1996) y en 1996 llegó a las 600.000 toneladas (García, 1997). Esta pesquería se desarrolla fundamentalmente frente a las costas de Chubut y norte de Santa Cruz, entre los 42 y 48°S (Giangiobbe y Gregorio, 1991; Giangiobbe *et al.*, 1993; Crespo *et al.*, 1995). Para esta pesquería se estimó una captura incidental de 140-388 lobos marinos de un pelo *Otaria flavescens* (Shaw, 1800) y 33-123 delfines oscuros *Lagenorhynchus obscurus* (Gray, 1828) para 1994 (Crespo *et al.*, 1997b), estimándose preliminarmente una captura incidental (especies no comerciales o en tallas no comerciales) de alrededor del 20-40% de la captura total en número y del 10-25% en peso (LAMAMA¹, datos no publicados). Entre las especies capturadas incidentalmente pueden nombrarse, entre otras, a las rayas (*Raja flavirostris* Philippi, 1892, *Psammodon* spp., *Discopyge tschudii* Heckel, 1846, *Sympterygia* spp.), los tiburones de pequeño porte (*Squalus acanthias* Linné, 1758, *Mustelus schimitti* Springer, 1939, *Schroederichthys bivius* Müller & Henle, 1841), los tiburones de mediano y gran tamaño (*Galeorhinus galeus* Linné, 1758, *Notorhynchus cepedianus* (Peron, 1807), *Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788), *Prionace glauca* (Linné, 1758)) y peces óseos (*Patagonotothen ramsayi* (Regan, 1913), *Patagonotothen cornucola* (Richardson, 1845), *Stromateus brasiliensis* Fowler, 1906, *Austrolycus laticinctus* (Berg, 1895), *Congiopodus peruvianus* (Cuvier, 1829)); además de aquellas especies no buscadas pero que tienen valor comercial (*Genypterus blacodes* (Schneider, 1801), *Acanthistius brasiliensis* Valenciennes, 1828, *Seriola punctata* (Schneider, 1801), *Polyprion americanus* Bloch & Schneider, 1801). Actualmente, las estimaciones de abundancia de los stocks de merluza mediante APV indican que este recurso se encuentra sobre-explotado, ya que las estimaciones de biomasa total descendieron de 2.5 millones de toneladas en 1991 (Bezzi *et al.*, 1994) a 1.2-2.0 millones de toneladas en 1993, donde el 50% de la merluza desembarcada pertenecía a la clase anual de reclutas (grupo de edad 2) (Bezzi *et al.*, 1995).

En este contexto, el conocimiento de como los predadores de alto nivel en la trama trófica utilizan sus recursos alimentarios permitiría comenzar a evaluar cuáles pueden ser las vías principales mediante las que se estructura la comunidad explotada. Así, el análisis trófico comparativo permite analizar el impacto diferencial que estarían ejerciendo los diferentes predadores.

¹ LAMAMA: Laboratorio de Mamíferos Marinos, Centro Nacional Patagónico, CONICET

Objetivos y relevancia del presente trabajo

La implementación de un modelo AMPV puede ser una herramienta útil para el manejo de los stocks pesqueros del litoral patagónico, aunque para ello es necesaria una importante inversión en el relevamiento de información básica. Además, para que este tipo de modelos sea posible es necesario conocer en términos generales como se relacionan tróficamente las especies en la comunidad (Yodzis, 1988; Pimm, 1991; Wootton, 1994a; Menge, 1995).

Los estudios comparados del uso de los recursos alimentarios son el primer paso hacia la construcción de hipótesis y modelos de funcionamiento posibles de la red trófica (Wootton, 1994a, Menge, 1995), los cuales podrían permitir la identificación de las cadenas de interacción importantes (camino principales) que determinan la estructura comunitaria. Esto permitiría aportar información útil para la elección de las especies que deben incluirse en un futuro modelo de la dinámica de la comunidad del tipo AMPV (Pope, 1989) u otro tipo de modelos dinámicos aplicables a las comunidades (Yodzis e Innes, 1992; Holmes *et al.*, 1994; Berryman *et al.*, 1995).

En términos generales las relaciones tróficas de varias especies importantes en la comunidad (anchoíta *Engraulis anchoita* Hubbs & Marini, 1935, merluza, calamar, mero *Acanthistius brasilianus*, etc.) han sido estudiadas con variado nivel de profundidad (Angelescu, 1982; Angelescu y Anganuzzi, 1986; Angelescu y Prenski, 1987; Goldstein y Cousseau, 1987; Goldstein, 1988; Prenski y Angelescu, 1993; Ivanovic y Brunetti, 1994). Con relación a los elasmobranquios, los estudios de la dieta del gatuzo *Mustelus schimitti*, la pintarroja *Schroederichthys bivius*, el tiburón espinoso y la raya picuda *Raja flavirostris* también cuentan con antecedentes en la Argentina (Menni *et al.*, 1979; 1986; Menni, 1985; 1986; García de la Rosa y Sánchez, 1997; García de la Rosa, 1998). Sin embargo, estudios comparativos sobre la utilización de los recursos tróficos entre predadores de alto nivel trófico cuentan con escasos trabajos previos (Crespo *et al.*, 1997a).

En este contexto, el presente trabajo tiene por objetivo aportar información sobre algunas de las relaciones tróficas existentes en los estratos superiores de la comunidad marina del litoral norte y centro de Patagonia donde la pesquería de merluza ejerce el mayor impacto de extracción. A lo largo de esta tesis se pretende: a) estudiar la dieta de algunos mamíferos marinos de la región que podrían tener un rol en la dinámica de especies de interés comercial como son el lobo marino de un pelo *Otaria flavescens* y el delfín oscuro *Lagenorhynchus obscurus*, b) estudiar la alimentación de la raya picuda *Raja flavirostris* y el tiburón espinoso *Squalus acanthias* como representantes de otro grupo de predadores de alto nivel trófico como son los elasmobranquios; c) complementar estos estudios con información más fragmentaria de

otras especies de estos grupos como la tonina overa *Cephalorhynchus commersonii* (Lacépede, 1804) y el tiburón vitamínico *Galeorhinus galeus*; y c) analizar en forma comparada el rol trófico que estos mamíferos marinos y elasmobranquios tienen en la comunidad.

Para alcanzar estos objetivos, esta tesis ha sido estructurada en tres partes. La primera parte, constituida por un único capítulo, presenta en detalle los métodos y herramientas de análisis utilizados a todo lo largo del trabajo. La segunda parte, dividida en cinco capítulos independientes, aborda los estudios de alimentación de las distintas especies consideradas y profundizando el análisis en cada caso en función de las características del material estudiado. La tercera parte, conteniendo un único capítulo, se centra en el análisis comparativo entre los diferentes predadores estudiados.



PARTE 1

METODOLOGÍA



CAPÍTULO 1

MÉTODOS Y HERRAMIENTAS DE ANÁLISIS

La base de un estudio comparativo es, en primer lugar, que todos los casos de estudio hayan sido tratados siguiendo una metodología similar. De esta forma, los resultados obtenidos son comparables y pueden ser analizados en este sentido. En el caso de los estudios de dieta, existe una enorme variedad de aproximaciones al estudio de la alimentación y una gran cantidad de índices que pueden utilizarse para caracterizar a la dieta de una especie (Hyslop, 1980; Pierce y Boyle, 1991; Gerkin, 1994; Cortéz, 1997). En este trabajo se estudió la dieta de tres especies de mamíferos marinos y tres especies de elasmobranquios. Debido al enfoque comparativo adoptado en esta tesis, se utilizó una metodología similar para el estudio de la dieta de cada una de ellas. Si bien en cada caso existen particularidades asociadas con las características y tamaños de las muestras obtenidas de cada especie, los métodos y herramientas de análisis fueron esencialmente los mismos. Por esta razón, si bien en cada caso se detalla brevemente la metodología utilizada, se ha preferido presentar en términos generales y con mayor detalle en este capítulo los métodos y herramientas de análisis utilizados a todo lo largo de este trabajo.

Análisis de la dieta

La dieta de cada una de las especies fue estudiada mediante el análisis de los contenidos del tracto digestivo. Para cada ejemplar estudiado se determinó, siempre que fue posible, el sexo, largo en cm, peso total en kg y condición de madurez sexual (maduro o inmaduro).

En el caso de los mamíferos marinos se estudió básicamente el contenido estomacal, analizándose en algunos casos el contenido intestinal. En el caso de los elasmobranquios se estudió el contenido del tracto digestivo completo.

Análisis de los contenidos del tracto digestivo

Los contenidos fueron conservados en alcohol 70% o congelados a -20°C . Los restos duros fueron separados utilizando una columna de tamices de diferentes tamaños de malla (de 10 a 0.5 mm) y bateas de decantación (Murie, 1987). Los huesos y otolitos (*sagitta*) de peces, los picos de cefalópodos, el exoesqueleto de los crustáceos y otros restos duros fueron utilizados para identificar las diferentes especies presa y cuantificar su abundancia. La identificación fue realizada empleando los catálogos

disponibles (Clarke, 1962; 1980; 1986; Torno, 1976; Meini *et al.*, 1984; Roper *et al.*, 1984; Hecht, 1987; Boschi *et al.*, 1992; Gosztonyi y Kuba, 1996; Boltovskoy, 1999) y la colección de referencia del Laboratorio de Mamíferos Marinos (LAMAMA) del Centro Nacional Patagónico, CONICET. Los restos completos y no digeridos (presas completas, otolitos y picos) fueron medidos con calibres digitales (apreciación mínima 0.01 mm) o regla (apreciación mínima 1 mm) según el caso. Cuando se hallaron restos duros rotos o digeridos en un estómago, las medidas de estos elementos fueron asignadas a partir de una muestra aleatoria de las piezas completas o no digeridas de la misma especie presa en dicho estómago. Un otolito fue considerado demasiado digerido para ser medido cuando presentó los bordes y el *rostrum* redondeados y el *sulcus* poco definido.

El tamaño (largo total (LT) para los peces y el largo dorsal del manto (LDM) para los cefalópodos en cm) y el peso húmedo (PH) en g de las presas fueron estimados a partir de los restos duros empleando regresiones alométricas (Clarke, 1980; 1986; George-Nascimento *et al.*, 1985; Hetch, 1987; Prime y Hammond, 1987; Castley *et al.*, 1991) (Tabla 1.1). En aquellos casos donde las regresiones no estuvieron disponibles, se utilizaron las regresiones de especies relacionadas (Tabla 1.1). Cuando no existieron las regresiones de especies relacionadas, el PH fue asignado por comparación directa con individuos frescos, pesados y medidos, de tamaño similar a los restos hallados en el estómago, o a través del peso de los restos.

Tabla 1.1. Regresiones utilizadas para estimar el largo y el peso de las presas al momento de la ingesta a partir de los restos encontrados en los tractos digestivos. Se presentan alineadas a la izquierda las especies para las cuales fueron obtenidas las regresiones y, entre corchetes [...] y alineadas a la derecha, aquellas especies presa relacionadas para las cuales se utilizaron las mismas regresiones. N: tamaño muestral; r^2 : coeficiente de determinación. Cuando no se presenta el r^2 se debe a que este índice no se indica en la fuente original. LAMAMA: Laboratorio de Mamíferos Marinos, CENPAT(CONICET).

Especie	Ecuación	N	r^2	Fuente
Peces y agnatos				
<i>Acanthistius brasilianus</i>	LT(cm) = 10.4444 + 1.8673 LO (mm)	23	0.78	LAMAMA
	PH(g) = 0.0082 LT(cm) ^{3.1713}	11	0.96	LAMAMA
<i>Congiopodus peruvianus</i>	LT(cm) = -18.67 + 14.127 LO(mm)	6	0.75	LAMAMA
	PH(g) = 0.0144 LT(cm) ^{2.9645}	8	0.96	LAMAMA
<i>Engraulis anchoita</i>	LT(cm) = 2.36817 + 3.56 LO(mm)	79	0.70	LAMAMA
	PH(g) = 0.0025 LT(cm) ^{3.353}	81	0.93	LAMAMA
<i>Genypterus blacodes</i>	LT(cm) = -18.3696 + 5.6394 LO(mm)	45	0.79	LAMAMA
	PH(g) = 0.0016 LT(cm) ^{3.2251}	24	0.98	LAMAMA
<i>Macruronus magellanicus</i>	LT(cm) = 16.247 + 2.684*LO(mm)	8	0.88	LAMAMA
	PH(g) = 0.0226 LT(cm) ^{2.5437}	551	0.96	Bezzi, 1984
<i>Merluccius hubbsi</i>	LT(cm) = 1.823 LO(mm) ^{1.072} si LO < 15mm	447	0.93	LAMAMA
	LT(cm) = 1.984 LO(mm) ^{1.05} si LO ≥ 15mm	693	0.91	LAMAMA
	PH(g) = 0.00476 LT(cm) ^{3.061} si LO < 15mm	469	0.92	LAMAMA
	PH(g) = 0.00972 LT(cm) ^{2.886} si LO ≥ 15mm	742	0.96	LAMAMA

Tabla 1.1. Continuación

Especie	Ecuación	N	r ²	Fuente
Peces y agnatos (continuación)				
<i>Mixine sp.</i>	PH(g) = 0.003 LT(cm) ^{2.81089}	7	0.93	LAMAMA
<i>Nemadactylus bergi</i>	LT(cm) = -3.8317 + 5.6735 LO(mm)	56	0.91	LAMAMA
	PH(g) = 0.0144 LT(cm) ^{2.9301}	23	0.98	LAMAMA
Nototeniás (varias especies) [<i>Patagonotothen ramsayi</i>] [<i>Patagonotothen cornucola</i>] [<i>Patagonotothen sp.</i>]	LT(cm) = -3.33204 + 4.21936 LO(mm)	121	0.72	LAMAMA
	PH(g) = 0.001261017 LT(cm) ^{3.668}	75	0.97	LAMAMA
<i>Paralichthys isosceles</i> [<i>Etropus longimanus</i>]	LT(cm) = -0.9035 + 4.6962 LO(mm)	17	0.94	LAMAMA
	PH(g) = 0.0013 LT(cm) ^{3.6036}	8	0.99	LAMAMA
<i>Patagonotothen ramsayi</i>	LO(mm) = -0.5372 + 0.4895 LBD(mm)	18	0.85	LAMAMA
	LO(mm) = 0.4531 + 0.5081 LPM(mm)	18	0.82	LAMAMA
<i>Prionotus nudigula</i>	LT(cm) = 9.352 + 2.277 LO(mm)	28	0.54	LAMAMA
	PH(g) = 0.00835 LT(cm) ^{3.088}	15	0.98	LAMAMA
<i>Pseudoperca semifasciata</i> [<i>Pinguipes brasiliensis</i>]	LT(cm) = -12.9242 + 4.6425 LO(mm)	27	0.98	LAMAMA
	PH(g) = 0.005 LT(cm) ^{3.2066}	13	0.98	LAMAMA
<i>Pseudoxenomystax albescens</i>	LT(cm) = 10.461 + 6.1008 LO(mm)	64	0.57	LAMAMA
	PH(g) = 0.003 LT(cm) ^{3.3879}	32	0.77	LAMAMA
<i>Raneya brasiliensis</i>	LT(cm) = -0.7671 + 3.1968 LO(mm)	52	0.68	LAMAMA
	PH(g) = 0.0022 LT(cm) ^{3.2685}	26	0.93	LAMAMA
<i>Seriolella punctata</i>	LT(cm) = -0.1533 + 4.1987 LO(mm)	45	0.90	LAMAMA
	PH(g) = 0.0182 LT(cm) ^{2.8635}	22	0.88	LAMAMA
<i>Stromateus brasiliensis</i>	LT(cm) = 3.042 LO(mm) ^{1.159}	51	0.98	LAMAMA
	PH(g) = 0.0006418 LT(cm) ^{3.917}	63	0.98	LAMAMA
<i>Triathalassothia argentina</i>	LT(cm) = 0.8116 + 2.775 LO(mm)	4	0.43	LAMAMA
	PH(g) = 0.1987 LT(cm) ^{2.1123}	4	0.62	LAMAMA
<i>Xystreuris rasile</i>	LT(cm) = -9.3533 + 6.0379 LO(mm)	10	0.90	LAMAMA
	PH(g) = 0.0019 LT(cm) ^{3.4682}	5	0.98	LAMAMA
Moluscos				
<i>Eledone sp.</i>	PH(g) = e ^{(1.68 + (2.85 Ln(LHL(mm))))}	214	—	Clarke, 1986
<i>Illex argentinus</i>	LDM(cm) = -3.178 + 5.617 LHL(mm)	27	0.93	LAMAMA
	LDM(cm) = 0.08257 + 6.009 LRL(mm)	63	0.87	LAMAMA
	PH(g) = 0.00982 LDM(cm) ^{3.238}	66	0.98	LAMAMA
	PH(g) = 0.801133 LRL(mm) ^{3.541908}	64	0.91	LAMAMA
<i>Loligo gahi</i> [<i>Loligo sanpaulensis</i>]	LDM(cm) = -0.712 + 4.622 LHL(mm)	98	0.76	LAMAMA
	PH(g) = 0.026 LDM(cm) ^{2.753}	102	0.93	LAMAMA
<i>Octopus vulgaris</i> [<i>Enteroctopus megalocyathus</i>] [<i>Octopus tehuelchus</i>]	PH(g) = e ^{(1.82 + 3.03 Ln(LHL(mm))))}	108	—	Clarke, 1986

Tabla 1.1. Continuación

Especie	Ecuación	N	r ²	Fuente
Crustáceos				
Zooplankton [Anfipodos no identificados] [<i>Themisto gaudichaudii</i>]	PH(g) = 0.711 V(ml)	63	0.92	Santos, 1994
Cangrejos (varias especies) [<i>Eurypodius latreillei</i>] [<i>Libinia spinosa</i>] [<i>Lithodes confundens</i>] [<i>Peltarion spinosulum</i>] [<i>Platyxanthus patagonicus</i>]	PH(g) = 0.00007 LC(mm) ^{3.3794}	15	0.98	LAMAMA
<i>Pterygosquilla armata armata</i>	LT(cm) = 0.1529 + 0.3947 LCT(mm)	5	0.99	LAMAMA
	LT(cm) = 1.4474 + 0.3975 AMT(mm)	5	0.99	LAMAMA
	PH(g) = 0.007 LT(cm) ^{3.2341}	5	0.99	LAMAMA
<i>Serolis schythei</i>	PH(g) = 0.0402 LT(cm) ^{3.0737}	32	0.93	LAMAMA
Abreviatura	Significado			
AMT(mm)	Ancho máximo del telson en mm			
LBD(mm)	Largo de la base del dentario en mm			
LC(mm)	Largo del caparazón en mm			
LCT(mm)	Largo del cefalotórax en mm			
LDM(cm)	Largo dorsal del manto en cm			
LHL(mm)	Largo del capuchón inferior (lower hood length) en mm			
LO(mm)	Largo del otolito en mm			
LPM(mm)	Largo de la base del premaxilar en mm			
LRL(mm)	Largo rostral inferior (lower rostral length) en mm			
LT(cm)	Largo total en cm			
PH(g)	Peso húmedo en g			
V(ml)	Volúmen en ml			

Importancia relativa de las presas

La importancia relativa de las presas fue evaluada mediante el índice de importancia relativa (IRI) (Pinkas *et al.*, 1971; Hyslop, 1980). El IRI fue calculado para cada especie presa en cada predador como $IRI = (N\% + PH\%)FO\%$, donde FO% es la frecuencia de ocurrencia, N% es el porcentaje en número y PH% es el porcentaje en peso húmedo al momento de la ingesta obtenido a partir de las regresiones. Este índice es una versión modificada del índice original donde el término de volúmen porcentual es reemplazado por PH% (Castley *et al.*, 1991). Para facilitar la interpretación del IRI, este índice fue relativizado a 100% (IRI%) (Cortéz, 1997).

Además de estimar la importancia relativa de las especies presas, el IRI% fue calculado considerando grandes grupos zoológicos (peces, moluscos, crustáceos, etc) y grupos ecológicos de las presas (bentónicas, demersal-bentónicas, demersal-pelágicas y pelágicas) con el objeto de caracterizar en un sentido más amplio a la dieta de cada uno de los predadores estudiados. Los grupos ecológicos fueron asignados siguiendo a Angelescu (1982), Menni (1983), Menni *et al.* (1984), Angelescu y Prenski (1987), y Boschi *et al.* (1992).

Análisis intraespecífico de la dieta

Es sabido que en numerosas especies existen cambios en la dieta asociados a variaciones estacionales, regionales, temporales, al desarrollo ontogenético (crecimiento y estado reproductivo) y al sexo (Bax, 1998). En este sentido y como parte del estudio de ensamblajes biológicos y redes tróficas suelen definirse especies tróficas (Cohen, 1989). Una especie trófica no es necesariamente asimilable a una especie biológica, considerando la definición usual de este término (conjunto de organismos con una base genética común y capacidad de generar descendencia fértil). Una especie trófica puede definirse como un conjunto de organismos que utilizan los recursos tróficos de manera similar, pudiendo estar constituida por varias especies biológicas (gremio trófico) o por un estado en el ciclo de vida de una especie biológica (en sentido amplio un subconjunto de la especie biológica cuyos integrantes presentan una dieta similar y diferente de otros subconjuntos de la misma especie biológica) (Cohen, 1989). Por ejemplo, en numerosos estudios de dieta se observa que individuos de tallas similares de diferentes especies biológicas presentan mayores similitudes en su dieta que individuos de diferentes tallas de una misma especie biológica (Bax, 1998).

En este trabajo, la totalidad de la muestra fue obtenida entre los 41°S y los 47°S y entre la línea de costa y la isobata de 100m. Esta región es denominada, en términos generales, como norte y centro de Patagonia o "Patagonia Norte". En un sentido amplio, esta área es relativamente homogénea en cuanto a composición de especies en comparación con la región bonaerense y la Patagonia Austral (Angelescu y Prenski, 1987; Cousseau y Perrota, 1998; García de la Rosa, 1998, entre otros).

Debido a que los ejemplares fueron obtenidos mediante un muestreo oportunista, tanto de ejemplares hallados muertos en la costa (lobos marinos comunes) como de ejemplares capturados incidentalmente en redes de pesca dirigidas a merluza y langostino (lobos marinos comunes, delfines oscuros, toninas overas, rayas picudas, tiburones espinosos y tiburones vitamínicos), no fue posible realizar un análisis considerando las variaciones temporales y estacionales, aunque las especies más representadas en el muestreo abarcan en general todas las estaciones del año y se distribuyen en toda el área de estudio. Sin embargo, se analizaron las diferencias en la dieta de subconjuntos biológicamente coherentes y que podrían presentar potenciales diferencias en su alimentación (especies tróficas). Estos subconjuntos fueron definidos considerando el estado de maduración sexual (inmaduros y maduros) y el sexo.

Determinación de especies tróficas

Para evaluar las potenciales diferencias entre los subconjuntos biológicos definidos y determinar si constituyen o no especies tróficas diferentes se emplearon dos índices de solapamiento, el índice de solapamiento general (GO) y el índice de solapamiento específico (SO) (Petraitis, 1979; Ludwig y Reynolds, 1988).

Estos índices fueron elegidos por dos razones. En primer lugar, ambos índices tienen propiedades estadísticas que permiten poner a prueba la hipótesis nula de que el solapamiento es total (Petraitis, 1979; 1985; Ludwig y Reynolds, 1988). Además, el GO es uno de los índices que presenta los menores sesgos, ya sea debido a la variabilidad en la equitabilidad de los recursos o a variaciones en el tamaño muestral (Smith y Zaret, 1982).

El GO es un índice simétrico ($GO_{BA}=GO_{AB}$) que representa la probabilidad de que la curva de utilización² de cada predador provenga de la curva de utilización común a todos ellos. En este sentido, si bien el GO es el índice que posee las propiedades estadísticas mencionadas y por lo tanto el que se utiliza para poner a prueba las hipótesis, su rango de valores posibles depende del tamaño muestral y del número de recursos considerados (Ludwig y Reynolds, 1988). A los efectos comparativos y para clarificar la interpretación, el GO se ajusta para que varíe entre 0 y 1 obteniéndose un índice ajustado (GOa) (Ludwig y Reynolds, 1988). El GO se define como:

$$GO = e^{\left(\frac{\sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^r n_{ij} (\ln c_j - \ln p_{ij})}{\sum_{i=1}^s N_i} \right)}$$

con

$$c_j = \frac{\sum_{i=1}^s n_{ij}}{\sum_{i=1}^s N_i} \quad \text{y} \quad p_{ij} = \frac{n_{ij}}{N_i}$$

² La proporción en que cada especie usa los recursos se denomina curva de utilización (Petraitis, 1979). Estos recursos pueden ser presas, guaridas, territorios reproductivos, etc. (Hurlbert, 1978). Cada recurso puede subdividirse en unidades consideradas como homogéneas (clases o estados del recurso), siendo la curva de utilización de una especie la proporción en que usa cada una de estas clases o estados del recurso (Hurlbert, 1978; Petraitis, 1979; Ludwig y Reynolds, 1988).

donde s es el número total de predadores, r es el número total de clases de recurso, n_{ij} es el número de ocurrencias de la presa j en el predador i , y N_i es la sumatoria de los n_{ij} en el predador i .

La hipótesis nula del solapamiento completo ($H_0: GO=1$ versus $H_a: GO \neq 1$) puede ponerse a prueba utilizando el estadístico V . Este estadístico se calcula como $V = -2 \left(\sum_{i=1}^s N_i \right) \ln GO$, el cuál se distribuye según una Chi-cuadrado con $(s-1)(r-1)$ grados de libertad (Ludwig y Reynolds, 1988).

Por su parte, el SO evalúa la probabilidad de que la curva de utilización de un predador pueda ser obtenida a partir de la curva de utilización del otro y sólo puede calcularse para un par de predadores (nótese que el GO puede calcularse para cualquier número de predadores). Esta direccionalidad en el cálculo de la probabilidad implica que el SO es un índice asimétrico ($SO_{AB} \neq SO_{BA}$), ya que las probabilidades en ambos sentidos no deben ser necesariamente iguales. La probabilidad de que la curva de utilización del predador i sea obtenida a partir de la curva de utilización del predador m (el solapamiento de i sobre m) se denota como SO_{im} y se define como:

$$SO_{im} = e^{\left(\sum_{j=1}^r (p_{ij} \ln p_{mj}) - \sum_{j=1}^r (p_{ij} \ln p_{ij}) \right)}$$

donde p_{mj} se define para el predador m de la misma forma que p_{ij} se define para el predador i . El significado de los demás símbolos es el mismo que para el GO .

La hipótesis nula de un solapamiento específico completo ($H_0: SO_{im}=1$ versus $H_a: SO_{im} \neq 1$) puede ponerse a prueba utilizando el estadístico U_{im} . Este estadístico se calcula como $U_{im} = -2N_i \ln SO_{im}$, el cuál se distribuye según una Chi-cuadrado con $(r-1)$ grados de libertad.

Los datos utilizados para estudiar el solapamiento intraespecífico fueron las ocurrencias de aquellas especies presa que presentaron un $IRI\% > 1\%$ cuando se considera la muestra total de la especie sin discriminar subconjuntos biológicos.

Comparación de la importancia relativa de las presas entre especies tróficas

Cuando se detectaron diferencias en la dieta entre subconjuntos biológicos, estos subconjuntos fueron considerados como especies tróficas. En estos casos, la importancia relativa de las presas para cada especie trófica fue analizada empleando los índices de $FO\%$, $N\%$, $PH\%$ e $IRI\%$. Asimismo, se utilizaron estos índices considerando los grupos zoológicos y los grupos ecológicos de las presas. Mediante la

comparación de estos índices se establecieron las similitudes y diferencias en la dieta entre las especies tróficas.

Análisis de las tallas consumidas

Además de las variaciones en la dieta en cuanto a la composición e importancia de las especies presa, otra variable relevante que puede definir una diferencia en la dieta entre especies tróficas es un cambio en las tallas consumidas de una misma especie presa. Por esta razón, cuando se detectaron diferencias en la composición de la dieta entre subconjuntos biológicos de una misma especie (especies tróficas), se estudiaron las diferencias en las tallas consumidas de las principales especies presa.

En aquellos casos en que se compararon dos especies tróficas, las diferencias en las tallas se evaluaron utilizando la prueba U de Mann-Whitney. Cuando la comparación abarcó más de dos especies tróficas se utilizó la prueba del análisis de la varianza unifactorial por rangos de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf, 1995; Zar, 1996, Siegel y Castellan, 1995). Al igual que en un análisis de la varianza paramétrico, cuando se encuentran diferencias significativas mediante la prueba de Kruskal-Wallis es necesario realizar contrastes para poder detectar donde se encuentran estas diferencias. Si bien existe una gran variedad de contrastes posibles, en este caso se optó por el método de contrastes múltiples detallado por Siegel y Castellan (1995). Si bien el procedimiento para realizar la prueba de Kruskal-Wallis se encuentra claramente detallado en diversas fuentes (Sokal y Rohlf, 1995; Zar, 1996, Siegel y Castellan, 1995), esto no ocurre con este método de contrastes. Por esta razón se detalla a continuación los pormenores de su cálculo.

Cuando se comparan k muestras mediante la prueba de Kruskal-Wallis se obtiene los rangos medios para cada uno de los k grupos (\bar{R}_i). Para poner a prueba la hipótesis nula de que dos de estos grupos u y v provienen de una misma distribución (en sentido estricto que u y v poseen la misma mediana) contra una hipótesis alternativa de que u y v provienen de distribuciones distintas (en sentido estricto que u y v poseen diferentes medianas), se calcula el estadístico ε de la forma

$$\varepsilon = |\bar{R}_u - \bar{R}_v|$$

Este estadístico se compara con un valor crítico (VC) que se obtiene como

$$VC = Z_{\alpha/[k(k-1)]} \sqrt{\frac{N(N+1)}{12} \left(\frac{1}{n_u} + \frac{1}{n_v} \right)}$$

donde $Z_{\alpha/[k(k-1)]}$ es el valor de una variable normal estándar que deja a su derecha (cola a la derecha) una probabilidad de $\alpha/[k(k-1)]$, α es el nivel de significación elegido para el conjunto de comparaciones a realizar (α global) y fue establecido en 0.05, N es el número total de datos, y n_u y n_v son los tamaños muestrales de los grupos u y v respectivamente.

Para cada comparación el criterio de decisión establece que si $\epsilon \geq VC$ se rechaza la hipótesis nula y puede concluirse que u y v provienen de distribuciones diferentes (en sentido estricto que u y v poseen diferentes medianas).

Este contraste presenta ventajas y desventajas. En primer lugar posee como ventajas que considera el tamaño muestral total y los tamaños muestrales de cada grupo al realizar las comparaciones y que permite mantener el nivel de significación global de la prueba. La desventaja de este contraste es que, al aumentar el número de comparaciones (valores grandes de k , muchos grupos a comparar), el α de cada comparación se hace muy pequeño, tomando al contraste en una prueba muy conservativa. Este hecho, si bien puede enmascarar diferencias significativas, también permite una mayor seguridad de que las diferencias que se detectan son verdaderamente significativas.

Estudio de la relación entre el tamaño del predador y el tamaño de la presa

La relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas es una característica que permite, por un lado analizar si los cambios en la dieta pueden deberse en parte a procesos ontogenéticos (crecimiento y maduración sexual) y, además, es una relación relevante en la estructuración de las redes tróficas y una variable de importancia en diversos modelos de dinámica de las comunidades biológicas (Yodzis e Innes, 1992; Cohen *et al.*, 1993).

En este trabajo, la relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas fue estudiado mediante un análisis de la correlación entre el largo total del predador y el peso promedio de las presas en el estómago. La elección de estas variables se debe básicamente a dos razones, la primera es que el largo total de los predadores fue una variable que pudo obtenerse en prácticamente todos los casos, mientras que la segunda fue que para algunas presas (los pulpos por ejemplo) no se encontraron regresiones que permitieran estimar el largo de las presas, pero sí estuvieron disponibles regresiones que permitieron estimar su peso. Esta relación fue estudiada empleando el índice de correlación por rangos de Spearman (r_s) (Siegel y Castellan, 1995). Este análisis fue realizado considerando las muestras por especie biológica y discriminado por especies tróficas cuando estas fueron determinadas.

Análisis interespecífico de la dieta

Con el objetivo de comparar la dieta de las diferentes especies tróficas identificadas se utilizaron las mismas herramientas empleadas en el análisis intraespecífico (análisis de solapamiento, comparación de la importancia relativa de las presas y análisis de las tallas consumidas de las principales especies presa).

En el caso de los análisis de solapamiento y debido a que en varios casos pudieron definirse especies tróficas constituidas por subconjuntos de una misma especie biológica, la muestra total de una dada especie biológica quedó particionada en dos o más especies tróficas. Esta partición implicó necesariamente una reducción en el tamaño muestral de cada especie trófica en comparación con la especie biológica a la cuál pertenecen. Por esta razón, cuando se realizó el análisis comparativo interespecífico, los índices de solapamiento fueron calculados considerando las ocurrencias de aquellas presas que presentaran un IRI% > 5% en al menos una de las especies tróficas a comparar.

Asimismo, estos estudios fueron complementados con estimaciones de la diversidad trófica poblacional y con análisis de agrupamiento jerárquico entre especies tróficas (clusters).

Estimación de la diversidad trófica poblacional

El análisis de diversidad trófica implica la evaluación de la diversidad de los contenidos del tracto digestivo empleando índices de diversidad clásicos (Brillouin, Shannon-Wiener, etc). En este trabajo se utilizó como índice de diversidad el índice de Brillouin. Además, empleando el método de cuadrados acumulados de Pielou (1966), es posible determinar si la muestra obtenida es representativa de la población y si esto es así, evaluar la diversidad trófica poblacional (Pielou, 1966; Hurtubia, 1973).

La diversidad trófica de una muestra (contenido de un tracto digestivo o conjunto de tractos digestivos) se define mediante el índice de Brillouin como

$$H = \frac{\log_2 N! - \sum \log_2 n_j!}{N}$$

donde N es el número total de presas en la colección analizada y n_j es el número de presas de la especie j en la colección analizada. Las unidades del índice son bits/individuo.

El método de cuadrados acumulados para estimar la diversidad trófica poblacional se basa en el índice de diversidad de Brillouin (Pielou, 1966, Hurtubia, 1973). El modelo consiste en calcular, incorporando de a una unidad muestral (tracto digestivo) por vez, la diversidad trófica acumulada (H_k). El

orden en que cada tracto digestivo es incorporado en el análisis se determina aleatoriamente. Posteriormente se grafican las H_k en función del número de tractos digestivos acumulados (k). Este gráfico culmina en el punto z , donde se han acumulado todos los tractos digestivos y que permite calcular la diversidad trófica de la muestra total (H_z). Si la curva obtenida se hace asintótica en un punto t , a partir del cuál la incorporación de un estómago no produce un aumento significativo en la diversidad, el tamaño muestral es suficiente para describir la diversidad trófica de la población de origen y permite estimar la diversidad trófica poblacional. Utilizando los valores de esta curva a partir de dicho punto t puede calcularse la diversidad trófica poblacional (H_p) como

$$H_p = \frac{1}{z-t+1} \sum h_k,$$

donde h_k está definido como

$$h_k = \frac{N_k H_k - N_{k-1} H_{k-1}}{N_k - N_{k-1}}$$

siendo N_k y N_{k-1} el número de presas acumuladas y H_k y H_{k-1} las diversidades acumuladas en la muestra para k y $k-1$ tractos digestivos.

Sin embargo, el empleo del modelo de cuadrados acumulados sólo produce una curva de diversidad acumulada. Debido a que esta curva depende del orden aleatorio en que son incorporados los tractos digestivos, se ha sugerido que para estimar adecuadamente el H_p es necesario aplicar este modelo un número grande de veces y estimar el H_p como la mediana de los H_p obtenidos en cada corrida del modelo (Magurran, 1988). Asimismo, la determinación del punto t a partir del cuál la curva de diversidad acumulada se hace asintótica es un procedimiento subjetivo y depende del criterio del investigador.

En este trabajo, para estimar el H_p se realizaron 100 corridas del modelo, considerándose como representativa a la muestra si más de 70 corridas se hicieron asintóticas. El criterio utilizado para definir que una corrida fuera asintótica fue que al menos 2 valores de H_k previos al H_z se encontraran dentro del intervalo $H_z \pm 0.025H_z$.

Las diversidades tróficas poblacionales de las diferentes especies tróficas fueron comparadas empleando la prueba de Kruskal-Wallis y el método de contratos múltiples descripto en la sección **Análisis de las tallas consumidas** en este capítulo.

Análisis de agrupamiento jerárquico

Con el objetivo agrupar a las diferentes especies tróficas identificadas considerando las similitudes en su dieta se realizaron dos análisis de agrupamiento jerárquico (clusters). El primero se realizó considerando la importancia relativa de las principales presas ($IRI\% > 5\%$ en al menos una de las especies tróficas) y utilizando como matriz básica de datos la matriz de los $IRI\%$ clasificados en función de las especies tróficas y las presas. Este análisis permitió agrupar a las especies tróficas considerando la importancia de sus principales presas en la dieta. El segundo se realizó considerando la importancia relativa de los grupos ecológicos de las presas. En este caso el análisis utiliza toda la información contenida en las muestras y no sólo la de las principales especies presas como en el caso anterior. Este análisis permitió agrupar a las especies tróficas considerando las similitudes en la importancia relativa de los distintos grupos ecológicos de presas y permite clasificarlas de acuerdo al dominio del ambiente donde se alimentan. En ambos casos se utilizó la distancia euclídea como medida de distancia y el método del promedio aritmético de a pares no pesado (UPGMA) como método de ligamiento. La representatividad de los dendrogramas obtenidos fue evaluada empleando el coeficiente de correlación cofenética (r_c). Este coeficiente de correlación no es otra cosa que el coeficiente de correlación de Pearson calculado entre los datos originales de la matriz de distancias y las distancias obtenidas en el dendrograma. Altas correlaciones indican bajos niveles de distorsión entre el dendrograma y la matriz de distancias original (Cuadras, 1981).

PARTE 2

ESTUDIOS DE LA DIETA

CAPÍTULO 2

ANÁLISIS DE LA DIETA DEL LOBO MARINO DE UN PELO *Otaria flavescens*

El lobo marino de un pelo *Otaria flavescens* (Shaw, 1800) es una de las especies de mamíferos marinos más abundantes en el litoral patagónico. Su rango de distribución se extiende a lo largo de la costa sudamericana desde Perú hasta el sur de Brasil (Vaz Ferreira, 1982; Crespo, 1988).

La mayoría de los estudios sobre el lobo marino de un pelo se han focalizado en el comportamiento social, biología reproductiva y dinámica de poblaciones (Vaz Ferreira, 1982; Campagna, 1985; Crespo, 1988; Campagna y Le Boeuf, 1988; Cappozzo *et al.*, 1991; Crespo y Pedraza, 1991). Sólo en años recientes, la investigación sobre esta especie ha aportado nueva información sobre las interacciones operacionales del lobo marino de un pelo con las pesquerías (Crespo *et al.*, 1994a; 1997a; 1997b), sobre su tamaño y tendencia poblacional (Dans *et al.*, 1996; Reyes *et al.*, 1999) y sobre el comportamiento de buceo de hembras durante el período de lactancia (Werner y Campagna, 1995).

En relación a sus hábitos alimentarios, el lobo marino de un pelo es considerado como un predador oportunista y generalista. Se alimenta de peces, calamares, crustáceos y aves marinas (Boswall, 1972; Vaz Ferreira, 1982; George-Nascimento *et al.*, 1985; Crespo *et al.*, 1994c; 1997a). En aguas chilenas, sus presas más importantes son la merluza de cola *Macruronus magellanicus* Lönnberg, 1907 y el abadejo *Genypterus* spp., no encontrándose ninguna relación entre el tamaño del lobo marino y el de sus presas (George-Nascimento *et al.*, 1985). En aguas patagónicas, solo información preliminar ha sido publicada (Crespo *et al.*, 1994c; 1997a).

Asociado con sus hábitos alimentarios, la presencia de gastrolitos ha sido registrada en esta especie (Hamilton, 1934; Vaz Ferreira, 1982; George-Nascimento *et al.*, 1985; Crespo *et al.*, 1994c), habiéndose sugerido distintas funciones asociada con su presencia (molienda del alimento, control de la flotabilidad, eliminación de parásitos internos y alivio de la sensación de hambre) (Taylor, 1993).

El ecosistema marino de Patagonia esta soportando una de las más intensas pesquerías del planeta, con alrededor de un millón de toneladas capturadas por año (Anónimo, 1996). Asimismo, capturas incidentales de lobos marinos de un pelo han sido registradas en las pesquerías de arrastre para merluza *Merluccius hubbsi* Marini, 1933 y langostino *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) (Crespo *et al.*, 1994a; 1997a; 1997b). Algunas de las especies blanco y capturadas incidentalmente por estas y otras pesquerías de la región, como la de calamar común *Illex argentinus* Castellanos, 1960, parecen ser consumidas por el lobo

marino de un pelo (Crespo *et al.*, 1994c; 1997a). En este sentido, hace algunos años ha sido sugerido que el desarrollo de las pesquerías en Patagonia podría haber sido uno de los factores que produjeron el retraso en la recuperación de la población de lobos marinos de un pelo desde el cese de su explotación consumptiva a mediados de los años 60 (Crespo y Pedraza, 1991).

En este marco, los objetivos de este capítulo son describir la composición de la dieta y la importancia relativa de las presas del lobo marino de un pelo en Patagonia, evaluar algunas hipótesis sobre la función de los gastrolitos y explorar algunos puntos sobre la posible competencia trófica entre esta especie y las pesquerías comerciales.

Materiales y Métodos

Características de la muestra estudiada

La muestra total esta constituida por 59 estómagos provenientes de 28 machos y 31 hembras colectados a todo lo largo del área de estudio (Fig. 2.1). Esta muestra fue obtenida entre 1982 y 1998, aunque 49 de los ejemplares estudiados fueron obtenidos entre 1990 y 1998.

Con referencia a las fuentes de muestreo, 11 de los ejemplares estudiados (8 machos y 3 hembras) provienen de capturas incidentales en redes de pesca ocurridas entre los años 1990 y 1998. El resto de la muestra (n=48) está constituida por ejemplares hallados muertos en la costa (20 machos y 28 hembras).

El sexo y largo estándar (LE) en cm fue registrado en todos los casos en que fue posible. Los machos considerados en este estudio presentaron un rango de LE entre 114 y 243 cm, mientras que las hembras presentaron un rango entre 102 y 196 cm de LE (Fig. 2.2).

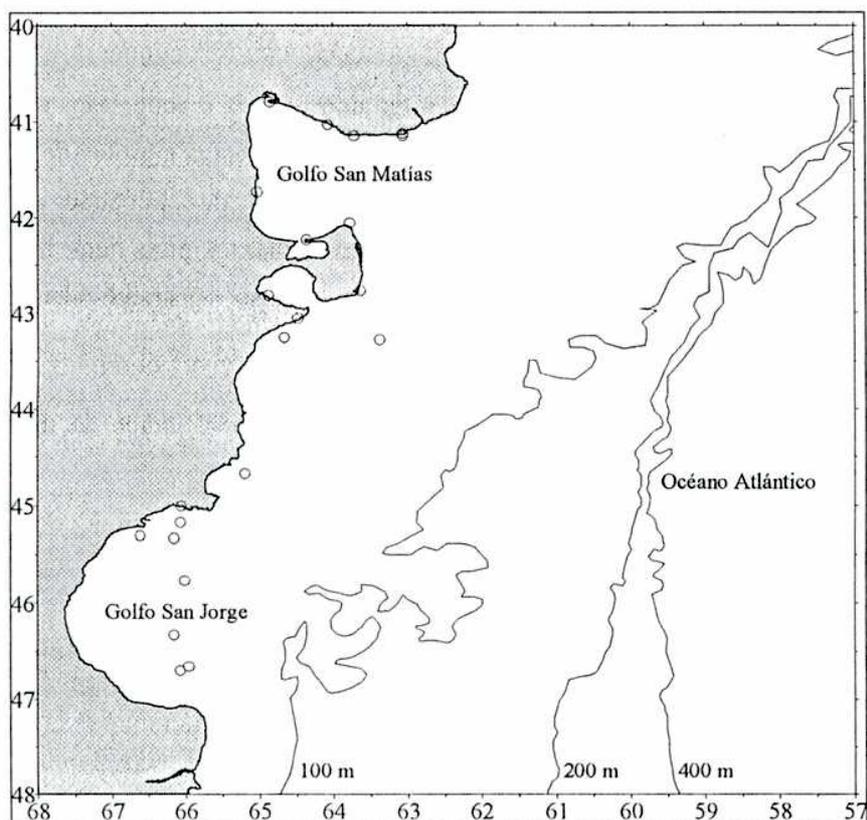


Figura 2.1. Sitios de muestreo de los ejemplares de lobo marino de un pelo utilizados en este estudio.

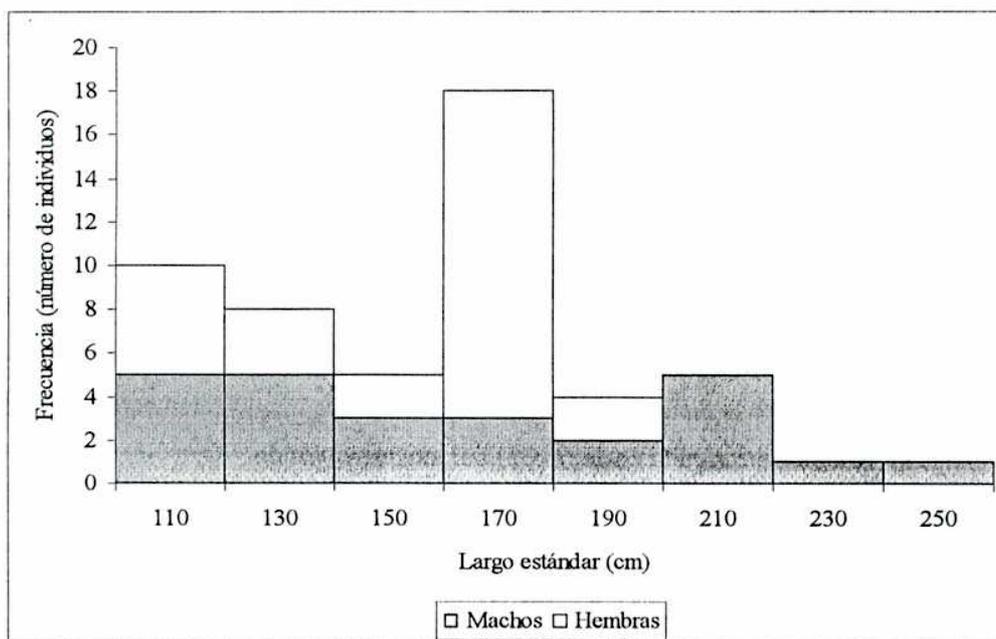


Figura 2.2. Distribución de frecuencias de talla de la muestra de lobos marinos de un pelo analizadas en este capítulo. Tres machos y 4 hembras no fueron incluidos en este gráfico debido a que sus largos estándar no pudieron ser obtenidos.

Análisis de la dieta

Los contenidos estomacales fueron conservados en alcohol 70% o congelados a -20°C . Los restos duros fueron separados utilizando una columna de tamices de diferentes tamaños de malla y bateas de decantación. Se utilizaron los huesos y otolitos de los peces, los picos de cefalópodos y los exoesqueletos de los crustáceos para identificar a las presas, estimar su tamaño y peso húmedo, y cuantificar su abundancia (ver Capítulo 1). La presencia de gastrolitos y parásitos fue registrada. Además, el peso total de los gastrolitos en el estómago fue obtenido.

La importancia relativa de las presas fue evaluada mediante el índice de importancia relativa relativizado al 100% (IRI%) (ver Capítulo 1).

La relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas fue evaluada utilizando el índice de correlación por rangos de Spearman (r_s) entre el LE de los lobos marinos de un pelo y el peso promedio de las presas en cada estómago (ver Capítulo 1). Este análisis fue realizado considerando la muestra total y discriminado por sexo.

Análisis de las fuentes de sesgo y determinación de especies tróficas

Si bien la muestra fue obtenida en un amplio rango de tiempo y espacio, si esta se subdivide por año o por regiones geográficas, los tamaños muestrales resultantes para estos grupos resultan demasiado pequeños como para permitir un análisis estadístico confiable de los resultados obtenidos. Por esta razón, estas fuentes de variabilidad no fueron analizadas. Aún así, dos importantes fuentes de variación fueron consideradas.

La primera de ellas se refiere a las fuentes de muestreo. Dado que algunos ejemplares provienen de capturas incidentales, existe la posibilidad que los contenidos estomacales no reflejen la dieta habitual del lobo marino sino que se encuentren sesgados hacia las especies blanco de la pesca en los lances donde fueron capturados. Considerando que los ejemplares capturados incidentalmente fueron obtenidos en el período 1990-1998, se comparó la dieta de los ejemplares capturados incidentalmente ($n=11$) con la dieta de los ejemplares hallados muertos en la costa ($n=38$) durante este período.

La segunda fuente de variación considerada implica potencialmente la existencia de dos especies tróficas. El lobo marino de un pelo es una especie poligínica y marcadamente dimórfica (Vaz Ferreira, 1982; Campagna, 1985; Crespo, 1988). Por este motivo, sería razonable esperar que existieran diferencias en los hábitos alimentarios entre machos y hembras. Teniendo esto en cuenta, y el hecho que las muestras

de machos y hembras fueron obtenidas en todo el rango geográfico y temporal de muestreo, se analizaron las diferencias en la dieta entre los sexos del lobo marino de un pelo.

Para evaluar las potenciales diferencias entre estas fuentes de variación se emplearon los índices de solapamiento general (GO) y de solapamiento específico (SO), poniéndose a prueba para ambos índices la hipótesis nula del solapamiento completo. Los datos utilizados para estas comparaciones fueron las ocurrencias de aquellas especies presa que presentaron un IRI% mayor del 1% en la muestra total (ver Capítulo 1)

Las diferencias en las tallas consumidas fueron estudiadas utilizando la prueba U de Mann-Whitney en aquellos casos donde se detectaron diferencias entre las fuentes de variación (ver Capítulo 1).

La función de los gastrolitos

Se estudio el rol de los gastrolitos en relación con su potencial vinculación en la eliminación de parásitos y en el control de la flotabilidad. La independencia entre la presencia de gastrolitos y la presencia de parásitos en el estómago fue evaluada mediante la prueba exacta de Fisher. La relación entre el LE del predador y el peso total de los gastrolitos en el estómago (PG) fue estudiada empleando el índice de correlación por rangos de Spearman (r_s) (Siegel y Castellan, 1995). Estas relaciones fueron analizadas considerando la muestra total y discriminada por sexos.

Resultados

Especies presa

De los 59 estómagos revisados, sólo 48 presentaron restos de alimento, 22 machos y 26 hembras. Sobre esta base, 42 especies presa fueron identificadas a diferentes niveles taxonómicos. La colección estuvo compuesta mayoritariamente por peces y cefalópodos. Sin embargo, agnatos, crustáceos, poliquetos, esponjas y tunicados también fueron encontrados. La mayoría de las presas fueron especies de hábitos demersales y bentónicos (Tabla 2.1). Algunos de los crustáceos hallados (anfípodos, algunos cangrejos, *Serolis schythei* Lütken, 1858) fueron pequeños ($LT < 1$ cm), muy fragmentados y presentaron un alto grado de digestión.

Las dos especies de esponjas fueron halladas en el mismo contenido estomacal, el cual pertenece a un ejemplar hembra hallado muerto en la costa. La causa de muerte de este ejemplar no pudo ser establecida con certeza, pero presentó signos evidentes de infección y anemia. En este contenido también

se encontraron restos de poliquetos tubícolas, nudibranquios y mixines. Debido a que este ejemplar fue considerado enfermo y anómalo, fue excluido de los análisis posteriores.

Tabla 2.1. Especies presa identificadas en la dieta del lobo marino de un pelo y grupos ecológicos a los cuales pertenecen.

Nombre científico	Nombre común	Grupo ecológico
Peces		
<i>Engraulis anchoita</i>	Anchoíta	pelágico
<i>Trachurus lathami</i>	Jurel	pelágico
<i>Seriotelele punctata</i>	Savorín	demersal-pelágico
<i>Stromateus brasiliensis</i>	Pampanito	demersal-pelágico
<i>Merluccius hubbsi</i>	Merluza	demersal-pelágico
<i>Nemadactylus bergi</i>	Papamoscas	demersal-bentónico
<i>Percophis brasiliensis</i>	Pez palo	demersal-bentónico
Elasmobranquios		demersal-bentónico ¹
<i>Acanthistius brasilianus</i>	Mero	demersal-bentónico
<i>Pseudopercis semifasciata</i>	Salmón de mar	demersal-bentónico
<i>Pinguipes brasilianus</i>	Turco	demersal-bentónico
<i>Genypterus blacodes</i>	Abadejo	demersal-bentónico
<i>Raneya brasiliensis</i>	Raneya	demersal-bentónico
<i>Patagonotothen cornucola</i>	Salmonete	demersal-bentónico
<i>Ilucoetes fimbriatus</i>	Viuda	demersal-bentónico
Rayas		bentónico
<i>Prionotus</i> sp.	Testolín	bentónico
<i>Triathalassothia argentina</i>	Pez sapo	bentónico
<i>Paralichthys isosceles</i>	Lenguado	bentónico
Peces no identificados		No asignado
Agnatos		
<i>Mixine</i> sp.		bentónico
Moluscos		
<i>Illex argentinus</i>	Calamar común	demersal-pelágico
<i>Loligo gahi</i>	Calamar patagónico	demersal-pelágico
<i>Loligo sanpaulensis</i>	Calamar norteño	demersal-pelágico
<i>Semirossia tenera</i>	Globito tierno	demersal-bentónico
<i>Enteroctopus megalocyathus</i>	Pulpo colorado	bentónico
<i>Octopus tehuelchus</i>	Pulpito	bentónico
<i>Eledone</i> sp.	Pulpo	bentónico
Nudibranquios	Babosa de mar	bentónico
Crustáceos		
Anfipodos no identificados		pelágico
<i>Pleoticus muelleri</i>	Langostino	demersal-bentónico
<i>Peisos petrunkevitchi</i>	Camarón blanco	demersal-bentónico
Cangrejos		bentónico
<i>Munida subrugosa</i>	Bogavante	bentónico
<i>Munida gregaria</i>	Bogavante	bentónico
<i>Heterosquilla platensis</i>	Estomatópodo	bentónico
<i>Serolis schythei</i>	Isópodo	bentónico

Tabla 2.1. Continuación

Nombre científico	Nombre común	Grupo ecológico
Anélidos		
<i>Eunice argentinensis</i>	Poliqueto	bentónico
Poliquetos tubícolas		bentónico
Esponjas		
Hexactinélida	Esponja	bentónico
Demospongia	Esponja	bentónico
Tunicados		
<i>Ascidia pedicelada</i>	Papa de mar	bentónico

I. Los elasmobranquios fueron considerados como especies demersales-bentónicas debido a que las posibles presas del lobo marino de un pelo que pertenecen a este grupo (rayas, *Mustelus* spp., *Squalus* spp., *Schroederichthys bivius*, *Callorhynchus callorhynchus*, etc.) son especies bentónicas o demersales-bentónicas (Angelescu y Prenske, 1987). Si bien el tipo de presa "Elasmobranquios" incluye a las rayas, se hace la distinción entre rayas y elasmobranquios debido a que en algunos casos los restos hallados permiten no sólo ubicar a la presa entre los elasmobranquios, sino también ubicarla dentro de la familia Rajidae.

Análisis de las fuentes de sesgo y determinación de especies tróficas

Sólo siete especies presa presentaron un IRI% mayor del 1% en la muestra total. Estas especies fueron la merluza *M. hubbsi*, el pulpo colorado *Enteroctopus megalocyathus* Gould, 1852, el calamar común *I. argentinus*, el calamar patagónico *Loligo gahi* d'Orbigny, 1835, la raneya *Raneya brasiliensis* (Kaup, 1856), la anchoíta *Engraulis anchoita* Hubbs & Marini, 1935 y el salmonete *Patagonotothen cornucola* (Richardson, 1845). Estas especies representaron el 83.37% en número y el 84.82% del peso estimado para la muestra total, acumulando el 96.78% del IRI%. Las ocurrencias de estas especies fueron utilizadas para los análisis de solapamiento entre las fuentes de variación estudiadas.

Con referencia a la fuente de muestreo, no se hallaron diferencias significativas entre los ejemplares muertos en la costa y los capturados incidentalmente en redes de pesca en el período 1990-1998 con ninguno de los índices de solapamiento empleados (Tabla 2.2).

Cuando se analizó la diferencia entre sexos, no se hallaron diferencias empleando el GO (Tabla 2.2). Sin embargo, el SO indica que la curva de utilización de un sexo no puede ser obtenida a partir de la curva de utilización del otro (Tabla 2.2). Teniendo en cuenta que el GO analiza las diferencias entre las curvas de utilización de cada grupo con referencia a una curva común a todos ellos, mientras que el SO analiza una curva de utilización con respecto a la otra, puede concluirse que existen diferencias en la dieta entre los sexos debida a un uso diferencial de los mismos recursos. Por esta razón, cada sexo del lobo marino de un pelo fue considerado como una especie trófica.

Tabla 2.2. Análisis de solapamiento trófico entre las fuentes de variación analizadas (fuentes de muestreo y sexo). GO: índice de solapamiento general, GOa: índice de solapamiento general ajustado, V: estadístico para poner a prueba la hipótesis nula $GO=1$, gl: grados de libertad, p: probabilidad asociada al estadístico obtenido, SOik: solapamiento específico del grupo i sobre el grupo k, U: estadístico para poner a prueba la hipótesis nula $SOik=1$. Se indica entre paréntesis (#) para cada subconjunto analizado el número total de ocurrencias de las 7 especies presa consideradas para el análisis.

Índice de solapamiento general					
Fuente de Variación	GO	GOa	V	gl	p
Fuente de muestreo	0.986	0.971	2.776	6	0.836
Sexo	0.968	0.936	7.335	6	0.291

Índice de solapamiento específico						
Fuente de variación	i	k	SOik	U	gl	p
Fuente de muestreo	Ejemplares enmallados (31)	Ejemplares muertos en la costa (71)	0.938	3.959	6	0.682
	Ejemplares muertos en la costa (71)	Ejemplares enmallados (31)	0.935	9.569	6	0.144
Sexo	Hembras (51)	Machos (63)	0.863	14.970	6	0.020
	Machos (63)	Hembras (51)	0.887	15.1	6	0.019

Importancia relativa de las presas

Teniendo en cuenta las diferencias encontradas entre sexos, la importancia relativa de las presas fue analizada considerando a cada sexo como una especie trófica. Las presas más importantes fueron las mismas para ambos sexos. Estas fueron la merluza, el pulpo colorado, el calamar común, el calamar patagónico, la raneya y la anchoíta (Tabla 2.3). La colección analizada estuvo compuesta por 1449 presas individuales y el peso total estimado fue de 209.79 kg.

Los machos presentaron un espectro trófico más amplio con 32 especies presa (Tabla 2.3). Su dieta estuvo dominada por la merluza con un IRI% de 68.58%, seguida del calamar patagónico, el calamar común, la raneya y el pulpo colorado con valores de IRI% superiores al 3%. La anchoíta, el salmonete y el salmón de mar presentaron valores de IRI% entre 1 y 2%, mientras que el resto de las presas no alcanzaron el 1% de IRI%. Sólo la merluza presentó un IRI% mayor del 10%. El número total de presas en los estómagos de los machos fue de 738 y la biomasa total estimada fue de 91.35 kg, donde las presas con $IRI% > 1%$ representaron el 84.28% en número, el 87.17% en peso y acumularon el 96.77% del IRI%.

Tabla 2.3. Importancia de las presas del lobo marino de un pelo, discriminado por especie trófica (sexo) y para el total de la muestra. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IRI%: índice de importancia relativa porcentual (IRI%).

Especies presa	Hembras					Machos					Total				
	n	N%	PH%	FO%	IRI%	n	N%	PH%	FO%	IRI%	n	N%	PH%	FO%	IRI%
Peces															
<i>Merluccius hubbsi</i>	101	14.21	9.01	34.62	11.88	286	38.75	52.45	72.73	68.58	387	26.71	27.93	52.08	39.68
<i>Raneya brasiliensis</i>	151	21.24	2.98	19.23	6.89	67	9.08	2.84	40.91	5.04	218	15.04	2.92	29.17	7.31
<i>Engraulis anchoita</i>	123	17.30	1.98	15.38	4.38	33	4.47	0.81	27.27	1.49	156	10.77	1.47	20.83	3.55
<i>Patagonotothen cornucola</i>	34	4.78	0.26	7.69	0.57	40	5.42	0.37	22.73	1.36	74	5.11	0.31	14.58	1.10
<i>Pseudopercis semifasciata</i>	3	0.42	0.94	3.85	0.08	3	0.41	11.37	9.09	1.11	6	0.41	5.48	6.25	0.51
<i>Paralichthys isosceles</i>	18	2.53	0.74	7.69	0.37	8	1.08	2.62	18.18	0.70	26	1.79	1.56	12.50	0.58
<i>Triathalassothia argentina</i>	13	1.83	0.40	15.38	0.51	5	0.68	0.23	9.09	0.09	18	1.24	0.33	12.50	0.27
<i>Gnypterus blacodes</i>	12	1.69	0.72	3.85	0.14	3	0.41	3.43	9.09	0.36	15	1.04	1.90	6.25	0.26
<i>Stromateus brasiliensis</i>	5	0.70	0.73	3.85	0.08	5	0.68	1.40	9.09	0.19	10	0.69	1.02	6.25	0.15
Rayas	5	0.70	2.11	3.85	0.16	1	0.14	0.55	4.55	0.03	6	0.41	1.43	4.17	0.11
<i>Acanthistius brasilianus</i>	1	0.14	0.42	3.85	0.03	2	0.27	1.36	9.09	0.15	3	0.21	0.83	6.25	0.09
<i>Percophis brasiliensis</i>	1	0.14	0.84	3.85	0.06	1	0.14	0.58	4.55	0.03	2	0.14	0.73	4.17	0.05
<i>Seriotelella punctata</i>	-	-	-	-	-	9	1.22	0.53	4.55	0.08	9	0.62	0.23	2.08	0.02
Elasmobranquios	1	0.14	0.84	3.85	0.06	-	-	-	-	-	1	0.07	0.48	2.08	0.02
<i>Ilucoetes simbricatus</i>	-	-	-	-	-	7	0.95	0.15	4.55	0.05	7	0.48	0.07	2.08	0.02
<i>Pinguipes brasilianus</i>	2	0.28	0.00	3.85	0.02	1	0.14	0.06	4.55	0.01	3	0.21	0.03	4.17	0.01
<i>Nemadactylus bergi</i>	-	-	-	-	-	3	0.41	0.17	4.55	0.03	3	0.21	0.07	2.08	0.01
Peces no identificados	1	0.14	0.01	3.85	0.01	1	0.14	0.11	4.55	0.01	2	0.14	0.05	4.17	0.01
<i>Trachurus lathami</i>	1	0.14	0.08	3.85	0.01	-	-	-	-	-	1	0.07	0.04	2.08	<0.01
<i>Prionotus punctatus</i>	-	-	-	-	-	1	0.14	0.09	4.55	0.01	1	0.07	0.04	2.08	<0.01
Agnatos															
<i>Mixine</i> sp.	-	-	-	-	-	18	2.44	0.68	13.64	0.44	18	1.24	0.29	6.25	0.13
Moluscos															
<i>Enteroctopus megalocyathus</i>	54	7.59	61.70	53.85	55.16	21	2.85	9.27	27.27	3.42	75	5.18	38.87	41.67	25.59
<i>Illex argentinus</i>	108	15.19	15.68	38.46	17.56	27	3.66	8.17	54.55	6.67	135	9.32	12.41	45.83	13.89
<i>Loligo gahi</i>	18	2.53	0.17	26.92	1.08	145	19.65	1.88	40.91	9.10	163	11.25	0.92	33.33	5.65
<i>Octopus tehuelchus</i>	6	0.84	0.12	11.54	0.16	9	1.22	0.39	22.73	0.38	15	1.04	0.24	16.67	0.30
<i>Eledone</i> sp.	6	0.84	0.11	7.69	0.11	18	2.44	0.28	13.64	0.38	24	1.66	0.18	10.42	0.27
<i>Loligo sanpaulensis</i>	3	0.42	0.05	7.69	0.05	1	0.14	0.03	4.55	0.01	4	0.28	0.04	6.25	0.03
<i>Semirossia tenera</i>	2	0.28	0.01	3.85	0.02	3	0.41	0.02	4.55	0.02	5	0.35	0.01	4.17	0.02
Crustáceos															
Cangrejo	9	1.27	0.01	15.38	0.29	4	0.54	0.01	13.64	0.08	13	0.90	0.01	14.58	0.18
<i>Pleoticus muelleri</i>	3	0.42	0.02	3.85	0.03	6	0.81	0.13	9.09	0.09	9	0.62	0.07	6.25	0.06
Anfipodos no identificados	12	1.69	<0.01	3.85	0.10	-	-	-	-	-	12	0.83	<0.01	2.08	0.02
<i>Peisos petrunkevitchi</i>	-	-	-	-	-	5	0.68	<0.01	4.55	0.03	5	0.35	<0.01	2.08	0.01
<i>Munida subrugosa</i>	2	0.28	<0.01	3.85	0.02	1	0.14	<0.01	4.55	0.01	3	0.21	<0.01	4.17	0.01
<i>Munida gregaria</i>	-	-	-	-	-	2	0.27	0.01	9.09	0.03	2	0.14	<0.01	4.17	0.01
<i>Serolis schythei</i>	-	-	-	-	-	2	0.27	<0.01	9.09	0.03	2	0.14	<0.01	4.17	0.01
<i>Heterosquilla platensis</i>	1	0.14	<0.01	3.85	0.01	-	-	-	-	-	1	0.07	<0.01	2.08	<0.01
Anélidos															
<i>Eunice argentinensis</i>	8	1.13	0.01	3.85	0.06	-	-	-	-	-	8	0.55	0.01	2.08	0.02
Tunicados															
Ascidia pedicelada	7	0.98	0.02	7.69	0.11	-	-	-	-	-	7	0.48	0.01	4.17	0.03
Totales	711	100.00	100.00	100.00	100.00	738	100.00	100.00	100.00	100.00	1449	100.00	100.00	100.00	100.00

Un total de 30 especies presa fueron identificadas en los estómagos de las hembras (excluyendo las dos especies de esponjas, los nudibranchios y los mixines encontrados en el ejemplar enfermo). Las presas más importantes fueron el pulpo colorado, el calamar común, la merluza, la raneya y la anchoíta

con valores de IRI% mayores de 4%, seguidas por el el calamar patagónico con un IRI% mayor del 1% (Tabla 2.3). Sólo las primeras tres especies presentaron un IRI% mayor del 10%. El número total de presas identificadas en los estómagos de las hembras fue de 711 y el peso total estimado de esta colección fue 118.44 kg. Las presas más importantes (IRI%>1%) representaron el 78.06% en número, el 91.52% en peso y acumularon el 96.85% del IRI%.

Con referencia a los grupos zoológicos, fueron los peces el grupo más importante en la dieta de los machos (IRI%=77.91%), mientras que los moluscos fueron el grupo zoológico más importante en la dieta de las hembras (IRI%=56.66%) (Tabla 2.4). En términos de grupos ecológicos, las presas demersal-pelágicas fueron las más importantes para los machos (IRI%=67.06), mientras que las presas bentónicas fueron las más importantes para las hembras (IRI%=49.20%) (Tabla 2.5). Además, la importancia relativa de los grupos ecológicos de las presas se distribuyó más equitativamente en la dieta de las hembras que en la dieta de los machos, observándose incluso que las presas pelágicas alcanzaron un IRI% de 4.17% (Tabla 2.5).

Tabla 2.4. Importancia de los grupos zoológicos presa del lobo marino de un pelo, discriminado por especie trófica (sexo) y para el total de la muestra. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IRI%: índice de importancia relativa porcentual (IRI%). Los agnatos fueron incluidos entre los peces para este análisis.

Grupo zoológico	Hembras					Machos					Total				
	n	N%	PH%	FO%	IRI%	n	N%	PH%	FO%	IRI%	n	N%	PH%	FO%	IRI%
Peces	472	66.39	22.09	65.38	42.49	494	66.94	79.81	90.91	77.91	966	66.67	47.22	77.08	59.11
Moluscos	197	27.71	77.84	73.08	56.66	224	30.35	20.04	72.73	21.40	421	29.05	52.67	72.92	40.12
Crustáceos	27	3.80	0.04	26.92	0.76	20	2.71	0.15	40.91	0.68	47	3.24	0.09	33.33	0.75
Anélidos	8	1.13	0.01	3.85	0.03	-	-	-	-	-	8	0.55	0.01	2.08	0.01
Tunicados	7	0.98	0.02	7.69	0.06	-	-	-	-	-	7	0.48	0.01	4.17	0.01
Totales	711	100.00	100.00		100.00	738	100.00	100.00		100.00	1449	100.00	100.00		100.00

Tabla 2.5. Importancia de los grupos ecológicos de las presas del lobo marino de un pelo, discriminado por especie trófica (sexo) y para el total de la muestra. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IRI%: índice de importancia relativa porcentual (IRI%).

Grupo ecológico	Hembra					Macho					Total				
	n	N%	PH%	FO%	IRI%	n	N%	PH%	FO%	IRI%	n	N%	PH%	FO%	IRI%
Bentónico	129	18.14	65.23	69.23	49.20	90	12.20	14.14	77.27	13.74	219	15.11	42.99	72.92	32.18
Demersal bentónico	210	29.54	7.05	38.46	11.99	141	19.11	20.49	68.18	18.22	351	24.22	12.90	52.08	14.69
Demersal pelágico	235	33.05	25.65	69.23	34.64	473	64.09	64.45	77.27	67.06	708	48.86	42.55	72.92	50.63
Pelágico	136	19.13	2.06	23.08	4.17	33	4.47	0.81	27.27	0.97	169	11.66	1.51	25.00	2.50
No asignado	1	0.14	0.01	3.85	<0.01	1	0.14	0.11	4.55	0.01	2	0.14	0.05	4.17	0.01
Total	711	100.00	100.00		100.00	738	100.00	100.00		100.00	1449	100.00	100.00		100.00

Análisis de las tallas consumidas

No se hallaron diferencias significativas entre sexos en las tallas consumidas de merluza ($U=13785.5$ $n_{machos}=286$ $n_{hembras}=101$ $p=0.496$), calamar común ($U=1331.5$ $n_{machos}=27$ $n_{hembras}=108$ $p=0.486$), anchoíta ($U=1627$ $n_{machos}=33$ $n_{hembras}=123$ $p=0.080$) y salmonete ($U=590$ $n_{machos}=40$ $n_{hembras}=34$ $p=0.329$).

La mayoría de las merluzas consumidas presentaron un LT menor de 30 cm (Fig. 2.3). Los calamares comunes presentaron un LDM mayor de 15 cm (Fig. 2.4), mientras que las anchoitas consumidas presentaron un LT entre 12 y 17 cm (Fig. 2.5). Los salmonetes consumidos presentaron una distribución unimodal, con una moda entre los 10 y 12 cm de LT (Fig. 2.6).

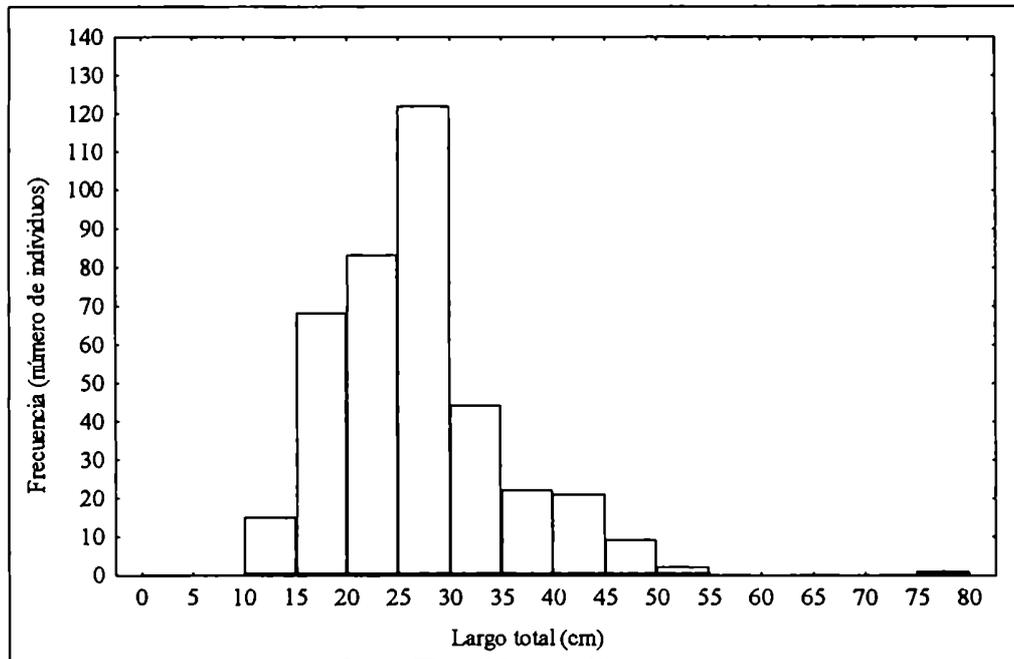


Figura 2.3. Distribución de frecuencias de largo total de la merluza *Merluccius hubbsi* consumida por el lobo marino de un pelo en Patagonia. La merluza es la especie comercial más importante en Patagonia y su talla comercial mínima son los 30 cm de LT.

El pulpo colorado, el calamar patagónico y la raneya fueron consumidos en tallas diferentes por ambos sexos del lobo marino de un pelo. Los pulpos colorados consumidos por los machos fueron significativamente más livianos que aquellos consumidos por las hembras ($U=194.5$ $n_{machos}=21$ $n_{hembras}=54$ $p<0.0001$) (Fig. 2.7). En este caso, las diferencias en el tamaño de las presas fueron evaluadas utilizando los pesos húmedos estimados, debido a que no existen regresiones disponibles que permitan estimar la talla a partir de los picos.

Los calamares patagónicos consumidos por los machos presentaron LDMs mayores que los consumidos por las hembras ($U=880$ $n_{machos}=145$ $n_{hembras}=18$ $p=0.024$), pero el rango del LDM de los calamares patagónicos consumidos por las hembras fue más amplio que el observado para los machos (Fig. 2.8). La raneya fue consumida por los machos en tallas más grandes que las hembras ($U=2681$ $n_{machos}=67$ $n_{hembras}=151$ $p<0.0001$) (Fig. 2.9).

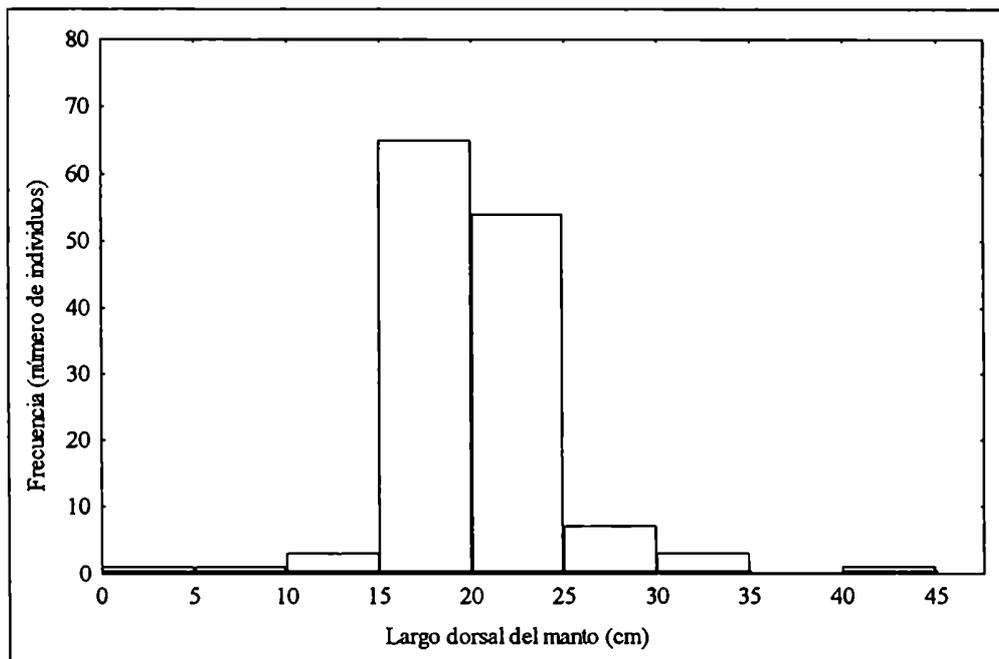


Figura 2.4. Distribución de frecuencias del largo dorsal del manto del calamar común *Illex argentinus* consumido por el lobo marino de un pelo. La talla comercial mínima de esta especie es de aproximadamente 15 cm de LDM.

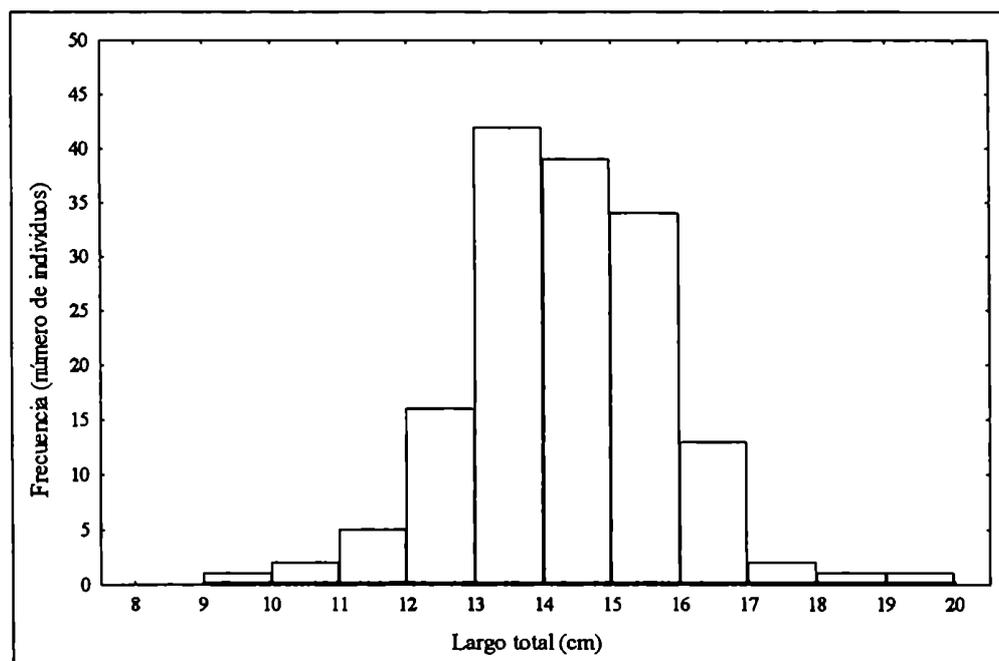


Figura 2.5. Distribución de frecuencias de largo total de la anchoíta *Engraulis anchoita* consumida por el lobo marino de un pelo en Patagonia.

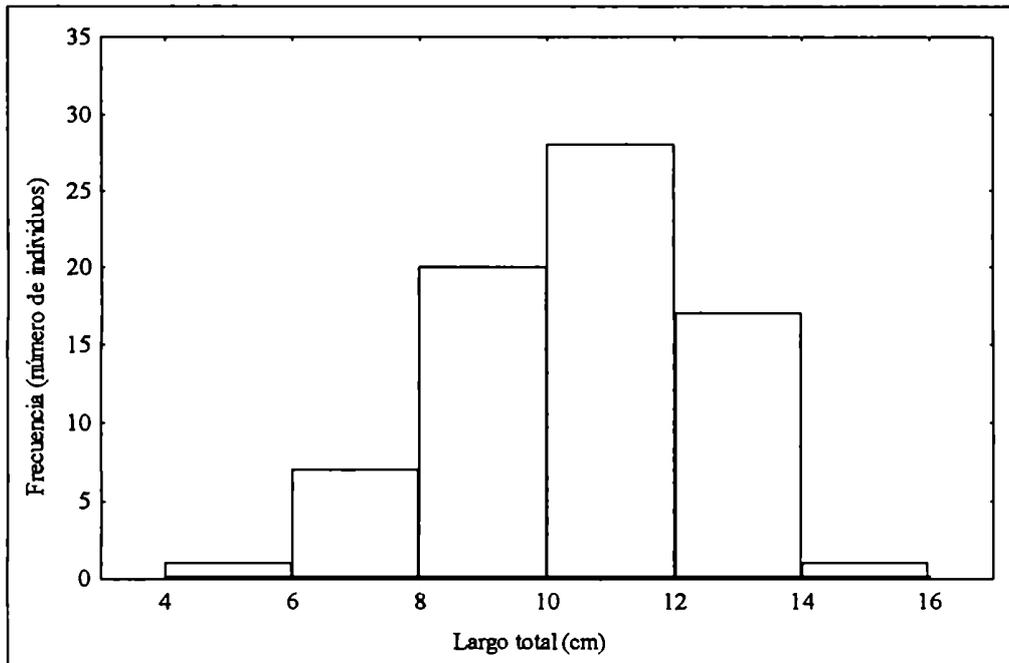


Figura 2.6. Distribución de frecuencias de largo total del salmonete *Patagonotothen cornucola* consumido por el lobo marino de un pelo en Patagonia



Figura 2.7. Gráficos de cajas (box plots) del peso húmedo estimado para los pulpos colorados *Enteroctopus megalocyathus* consumidos por machos y hembras del lobo marino de un pelo.

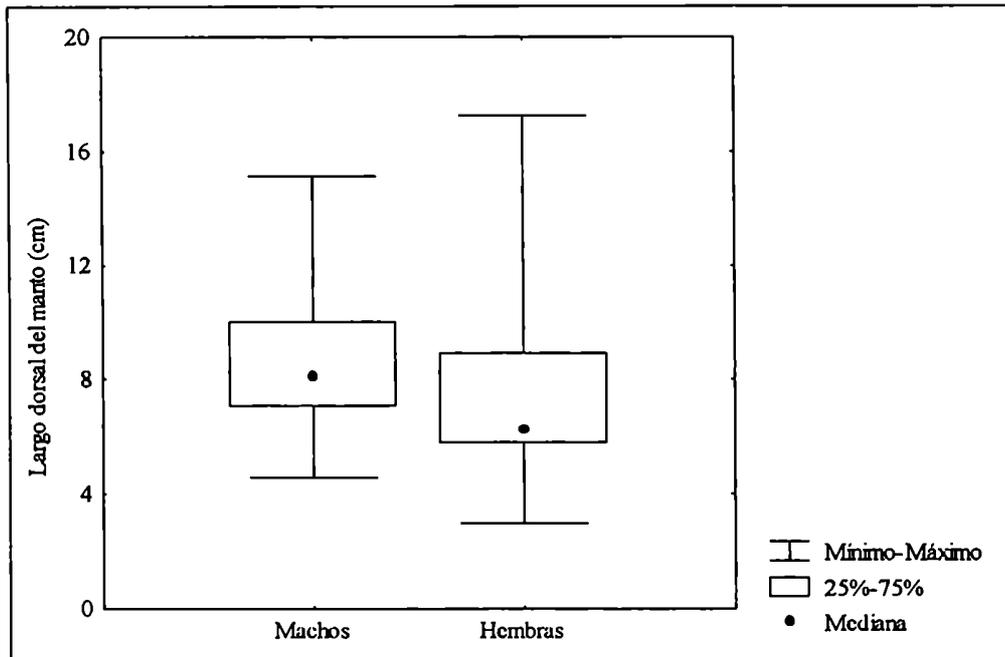


Figura 2.8. Gráficos de cajas (box plots) del largo dorsal del manto de los calamares patagónicos *Loligo gahii* consumidos por machos y hembras del lobo marino de un pelo.

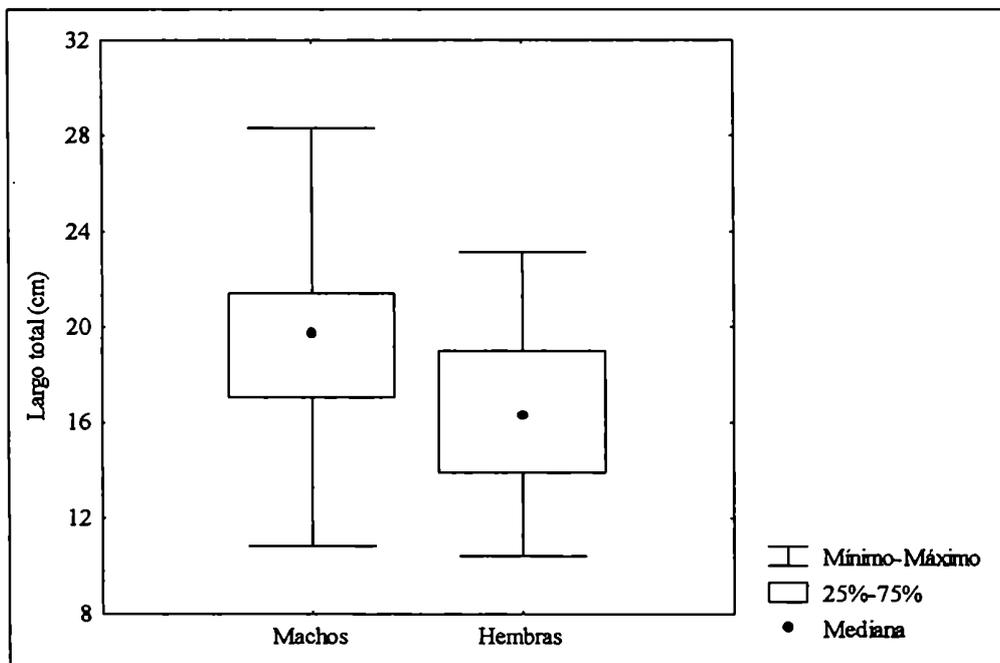


Figura 2.9. Gráficos de cajas (box plots) del largo total de las raneyas *Raneya brasiliensis* consumidas por machos y hembras del lobo marino de un pelo.

No se encontró ninguna correlación significativa entre el tamaño del predador (evaluado mediante el LE) y el tamaño de sus presas (evaluado mediante el peso promedio de las presas en el estómago),

tanto considerando a la muestra total ($r_s=0.263$ $n=44$ $p=0.085$), como a los machos ($r_s=0.277$ $n=21$ $p=0.0225$) y hembras ($r_s=0.0.130$ $n=23$ $p=0.599$) separadamente.

Gastrolitos

Del total de estómagos analizados, el 60.35% contenía gastrolitos mientras que el 87.93% presentó parásitos. Los parásitos hallados en los estómagos fueron mayoritariamente nematodos. La presencia de parásitos fue independiente de la presencia de gastrolitos (Prueba exacta de Fisher $p=0.999$). Se encontró una correlación positiva y significativa entre el LE de los lobos marinos de un pelo y el peso total de los gastrolitos en el estómago (PG) ($r_s=0.572$ $n=45$ $p<0.0001$) (Fig. 2.10).

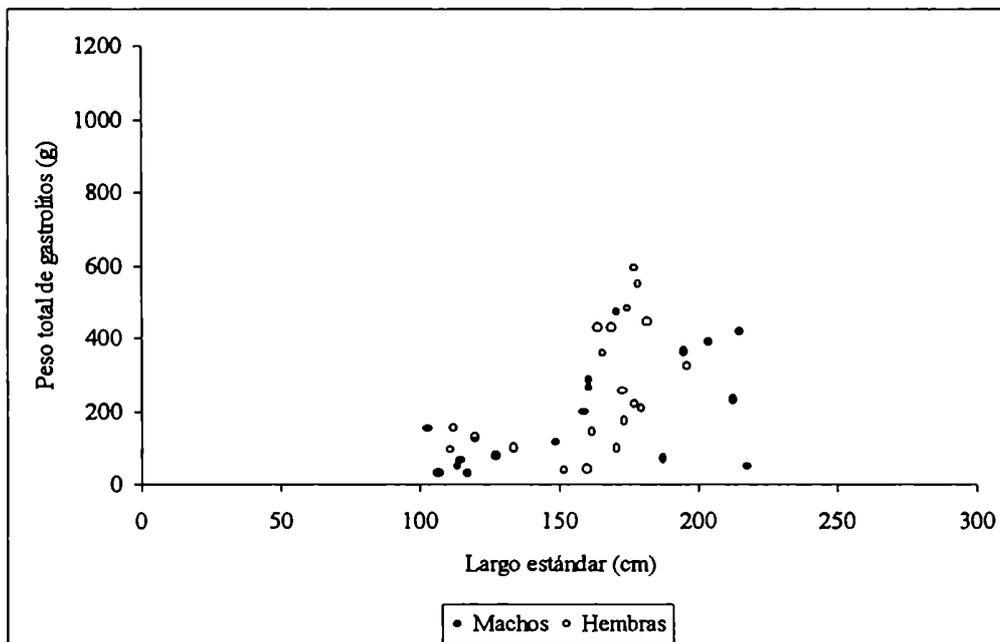


Figura 2.10. Peso total de los gastrolitos en el estómago en función del largo estándar del lobo marino de un pelo, discriminado por sexos.

Considerando los sexos, las hembras presentaron gastrolitos en el 56.67% de los estómagos, mientras que en el 90.00% se hallaron parásitos. No se detectó dependencia entre la presencia de gastrolitos y parásitos (Prueba exacta de Fisher $p=0.5645$), encontrándose una correlación positiva y significativa entre el LE y el PG ($r_s=0.66$ $n=23$ $p=0.0006$).

En el caso de los machos, el 85.71% de los estómagos tuvieron gastrolitos y el 64.29% presentaron parásitos. La independencia entre la presencia de gastrolitos y parásitos no fue rechazada (Prueba exacta de Fisher $p=1$), hallándose una correlación positiva y significativa entre el LE y el PG ($r_s=0.599$ $n=22$ $p=0.0032$).

Discusión

Se identificaron 42 especies presa en la dieta del lobo marino de un pelo, confirmandose así el carácter de predador generalista de esta especie. Algunas de sus presas (merluza, calamar común y anchoíta) son especies clave en la comunidad marina del norte y centro de Patagonia y, además, poseen valor comercial (Brandhorst *et al.*, 1974; Angelescu y Anganuzzi, 1981; Cousseau *et al.*, 1981; Angelescu, 1982; Angelescu y Prenski, 1987; Nigmatullin, 1989; Brunetti, 1990; UNESCO, 1990; Bezzi *et al.*, 1994; Hansen, 1994).

La merluza y el calamar común son las dos principales especies blanco de la la pesquería argentina (Anónimo, 1996) y el calamar patagónico es explotado en las Islas Malvinas (Hatfield *et al.*, 1990; Hatfield, 1996). Tallas comerciales y no comerciales de estas especies fueron consumidas por el lobo marino de un pelo.

La pesquería captura merluzas con modas entre los 35 y 40 cm de LT (Simonazzi y Otero, 1986; Cañete *et al.*, 1986; Otero *et al.*, 1986) y la mínima talla comercial para esta especie es de 30 cm de LT. Las merluzas consumidas por el lobo marino de un pelo fueron en su mayoría de tallas no comerciales (menos de 30 cm de LT) (Fig. 2.3). Estimaciones del número de individuos por clases de edad realizadas por medio del análisis de poblaciones virtuales indican que las clases de edad más abundantes de la merluza son aquellas de 1 y 2 años (aproximadamente 30 cm o menos de LT) (Bezzi *et al.*, 1994). Estas clases de edad representan alrededor del 56% en número de individuos del stock estimado de merluza (Bezzi *et al.*, 1994). Estos datos sugieren que el lobo marino de un pelo estaría utilizando esta especie más de acuerdo a la distribución de tallas disponible en el ambiente de lo que hace la propia pesquería. Sin embargo, ambos predadores (el lobo marino de un pelo y la pesquería) estarían sesgados hacia las tallas grandes, dado que ninguno de ellos consume merluzas de LT menor a 10 cm.

Las especies comerciales de calamares encontradas en la dieta del lobo marino de un pelo (calamar común y calamar patagónico) forman cardúmenes de rangos de talla restringidos (Brunetti *et al.*, 1991; Brunetti y Ivanovic, 1992; Hatfield *et al.*, 1990; Hatfield, 1996). Debido a esto, es difícil determinar si las tallas consumidas representan la disponibilidad ambiental de estas especies presa. La talla comercial del calamar común es de aproximadamente 15 cm de LDM y fue consumida por el lobo marino de un pelo en tallas comerciales (Fig. 2.4). El calamar patagónico fue consumido mayoritariamente en tallas no comerciales (menos de 10 cm de LDM), considerando que la mayor parte de las capturas de la pesquería de las Islas Malvinas se encontró entre 10 y 15 cm de LDM (Hatfield, 1996).

Estos resultados indican un cierto solapamiento entre la dieta del lobo marino de un pelo y las capturas de la pesquería. Sin embargo, no existe suficiente información para poder concluir sobre la existencia de competencia entre esta especie y la pesquería. La población de lobos marinos de un pelo en el norte de Patagonia ha estado aumentando durante los últimos años con una tasa de crecimiento superior al 3% anual (Crespo y Pedraza, 1991; Dans *et al.*, 1996). Hasta la fecha, ningún indicador sugiere que las capturas pesqueras estén afectando la disponibilidad de alimento para el lobo marino de un pelo. Aún así, estimaciones más detalladas del consumo de alimento por parte de esta especie y estimaciones de la magnitud y composición de las capturas incidentales de la pesquería son necesarias para clarificar la cuestión de la competencia.

Las diferencias en el número de especies consumidas por los sexos estarían probablemente más relacionadas con el tamaño muestral que con una posible selección de presas. Los anfipodos, pequeños cangrejos y el crustáceo *Serolis schythei* pueden considerarse como presas secundarias, dado el pequeño tamaño de estas presas y el hecho que fueron halladas muy fragmentadas y digeridas. Es más, los anfipodos son presa de la merluza, la anchoíta y el calamar común (Angelescu, 1982; Angelescu y Prenski, 1987, Ivanovic y Brunetti, 1994), los pequeños cangrejos son presa del pulpo colorado (Re, 1980), y *Serolis schythei* fue hallado en el estómago de peces zoárcidos (Néstor García, comunicación personal³). Las esponjas y los poliquetos tubícolas fueron hallados en el estómago de un ejemplar enfermo y estarían reflejando un comportamiento alimentario anómalo.

Sin embargo, se encontraron diferencias en la dieta entre los sexos y cada uno de ellos puede definirse como una especie trófica. Estas diferencias estarían asociadas a un uso diferente de recursos alimentarios comunes y frecuentes, sugiriendo alguna clase de comportamiento trófico diferencial entre los sexos. Entonces, si el lobo marino de un pelo es un predador generalista y oportunista, ¿por qué existen estas diferencias?

El lobo marino de un pelo es una especie poliginica y marcadamente dimórfica, por lo tanto cada uno de los sexos tendría diferentes restricciones ecológicas. Los viajes de alimentación de las hembras duran alrededor de 3 días, tanto en la temporada reproductiva (Cappozzo *et al.*, 1991) como en la no reproductiva (Reyes y Crespo, 1993). Esto puede relacionarse con la presencia de la cría y podría implicar la existencia de restricciones en la distancia hasta las áreas de alimentación. Los machos no tienen esta restricción y la duración de sus viajes de alimentación es mucho más variable (Reyes y Crespo, 1993). Además, existe alguna evidencia obtenida a partir de avistajes realizados en buques pesqueros que indicaría que los machos se alejarían a grandes distancias de la costa (hasta 150 mn), mientras que las

³ Lic. Néstor A. García. Laboratorio de Mamíferos Marinos, CENPAT-CONICET. e-mail: garcia@cenpat.edu.ar

hembras permanecerían más cerca de la costa (datos no publicados). Esto sugiere que los machos podrían estar alimentándose a mayores distancias de la costa que las hembras. Por lo tanto, las diferencias encontradas en la dieta entre los sexos podría asociarse con diferencias en las áreas de alimentación y/o diferentes rangos de acción (home range).

Las presas de las hembras se distribuyeron más equitativamente entre los grupos ecológicos que las presas de los machos (Tabla 2.5). En el caso de las hembras, las presas fueron mayormente bentónicas y demersales-bentónicas, pero las presas pelágicas también tuvieron cierta importancia. Esto sugiere que las hembras se alimentarían fundamentalmente en el fondo en aguas relativamente someras, donde la diferencia entre superficie y fondo no implicarían grandes distancias. La profundidad media de buceo registrada para hembras en lactación en Patagonia fue de 60.9 m y el 69% de los buceos presentó una forma de U achatada en el fondo (Werner y Campagna, 1995), coincidiendo estos resultados con un comportamiento de alimentación en el fondo de aguas someras.

Por otra parte, las presas importantes de los machos fueron mayormente demersales-pelágicas (Tabla 2.5). El pulpo colorado no fue tan importante en la dieta de los machos como en el caso de las hembras (Tabla 2.3), y el componente pelágico fue prácticamente inexistente (Tabla 2.5).

Entonces, si el lobo marino de un pelo es un predador generalista y oportunista y no existe relación entre el tamaño del predador y el de sus presas, las diferencias detectadas en las tallas consumidas para algunas presas deberían estar relacionadas con una distribución diferencial de las clases de talla de estas presas en la plataforma continental y en la columna de agua.

El calamar patagónico desova en aguas someras y la nueva generación migra mar adentro mientras se alimenta, crece y madura (Hatfield *et al*, 1990; Hatfield, 1996). Este patrón de migración implica que los calamares patagónicos pequeños deberían ser más abundantes en aguas costeras que en aguas más profundas mar adentro, pero el rango de tallas en el área costera debería ser mayor dado que los individuos más grandes y maduros retornan a estas aguas para reproducir. El consumo de calamares patagónicos más grandes por parte de los machos y el mayor rango de talla de los calamares de esta especie consumidos por las hembras (Fig. 2.8), concuerdan con la hipótesis de que las hembras se alimentarían en aguas más costeras y someras que los machos.

El pulpo colorado habita en cuevas en fondos rocosos (Re, 1980; 1998a), siendo la principal especie presa para las hembras del lobo marino de un pelo. Considerando que el pulpo colorado alcanza la madurez alrededor de los 120 mm de LDM y 850 g de peso total (Re, 1998a), los machos estarían consumiendo ejemplares inmaduros, mientras que las hembras consumirían fundamentalmente individuos

maduros (Fig. 2.7). Si las hembras buscan a esta presa en los fondos rocosos, probablemente capturen los individuos maduros y de mayor tamaño. Por otra parte, si los machos se alimentan mayormente en la columna de agua cercana al fondo, podrían capturar a los pulpos colorados jóvenes cuando se encuentran moviéndose activamente sobre el fondo. Teniendo en cuenta que los pulpos jóvenes podrían ser más vagantes que los adultos y que incluso en algunas especies los pulpos juveniles presentan un comportamiento pelágico (Boletzky, 1977), la diferencia en las tallas consumidas de esta especie por los machos y hembras del lobo marino de un pelo podría estar asociada con esta característica de la biología de la presa y apoyaría la hipótesis de un comportamiento trófico diferencial entre los sexos.

La biología de la raneya es pobremente conocida, a pesar de ser una especie frecuente en la dieta de aves marinas y elasmobranquios (Malacalza *et al.*, 1994; 1997; Capítulos 4 y 5 de esta tesis). En algunas ocasiones, esta especie ha sido identificada como parte de las capturas incidentales de la pesquería de merluza (Coscarella *et al.*, 1997) pero su baja abundancia en los lances de pesca estaría asociada a su pequeño tamaño (menos de 30 cm de LT) y a la selectividad del arte. Más aún, varias áreas costeras en el norte y centro de Patagonia han sido caracterizadas como áreas de cría para numerosas especies de peces (Angelescu y Prenski, 1987; UNESCO, 1990; Caille y Maldonado, 1993) y las diferencias en las tallas consumidas por los sexos del lobo marino de un pelo podrían estar asociadas a este hecho.

Con relación a la función de los gastrolitos, la hipótesis sobre su papel en la regulación de la flotabilidad ha sido postulada considerando la presencia de gastrolitos en diversos tetrápodos vivientes y extintos que nadan utilizando sus miembros anteriores en la forma de "vuelo subacuático" (Taylor, 1993). En un extenso trabajo comparativo, Taylor (1993) determinó que no existe correlación entre la dieta y la presencia de gastrolitos, pero encontró una correlación significativa entre la presencia de gastrolitos y el "vuelo subacuático". Otra explicación propuesta para la ingesta de rocas sería que los gastrolitos ayudarían a desprender los parásitos estomacales que usualmente infestan a los lobos marinos (Riedman, 1990).

En este caso, considerando que el lobo marino de un pelo nada en forma de "vuelo subacuático", que no se encontró dependencia entre la presencia de gastrolitos y la presencia de parásitos en el estómago y que se detectó una correlación significativa entre el tamaño del lobo marino de un pelo y el peso total de los gastrolitos en el estómago, el rol de los gastrolitos parecería estar mejor explicado por la hipótesis de la regulación de la flotabilidad que por la hipótesis de eliminación de parásitos estomacales. Por lo tanto, para el lobo marino de un pelo, los gastrolitos funcionarían como balastos o lastres que le permitirían regular su flotabilidad. Más aún, los gastrolitos pueden ser rápidamente ingeridos y regurgitados, permitiendo también cambiar la flotabilidad de acuerdo a las necesidades del momento (Harrison y Kooyman, 1968).

Finalmente, los resultados obtenidos indican que el lobo marino de un pelo se alimenta fundamentalmente de especies demersales y bentónicas y, en términos generales, utilizaría los recursos de acuerdo a su disponibilidad en el ambiente. Machos y hembras de esta especie pueden ser considerados como especies tróficas y parecen tener diferentes restricciones en sus comportamientos de alimentación, lo que llevaría a las hembras a alimentarse en aguas más costeras y someras que los machos. Estas potenciales diferencias en las áreas de alimentación y/o sus rangos de acción, permitiría explicar las diferencias observadas en la dieta entre los sexos.

CAPÍTULO 3

ANÁLISIS DE LA DIETA DEL DELFÍN OSCURO *Lagenorhynchus obscurus*

El delfín oscuro, *Lagenorhynchus obscurus* (Gray, 1828), es probablemente una de las especies del género *Lagenorhynchus* mejor conocidas en el Hemisferio Sur. Esta especie es común en aguas templadas de Nueva Zelanda, Sudáfrica, Perú, norte de Chile y Argentina (Crespo, 1991; Van Waerebeek, 1992; Crespo *et al.*, 1997c). Capturas incidentales de delfines oscuros han sido registradas en pesquerías artesanales y de altura en Argentina (Corcuera *et al.*, 1994; Crespo *et al.*, 1994a; 1994b; 1997b; Dans *et al.*, 1997a; 1997b), mientras que capturas directas para consumo humano han tenido lugar en Perú (Read *et al.*, 1988; Van Waerebeek y Reyes, 1990; Reyes, 1992).

La biología del delfín oscuro ha sido estudiada en la Argentina desde la década del 70 (Würsig y Würsig, 1980; Würsig y Bastida, 1986; Dans *et al.*, 1993; 1997a; 1997b; Crespo *et al.*, 1997c). Un estudio detallado sobre el comportamiento de esta especie fue realizado en el Golfo San José, provincia del Chubut, por Würsig y Würsig (1980), existiendo también información sobre su distribución en Patagonia (Crespo *et al.*, 1997c) y sobre la biología reproductiva de las hembras (Dans *et al.*, 1993; 1997a).

Los hábitos alimentarios de esta especie han sido brevemente descriptos para los delfines oscuros de Nueva Zelanda (Gaskin, 1972), Patagonia (Crespo *et al.*, 1994c; 1997a; Dans *et al.*, 1993) y aguas antárticas y sub-antárticas (Goodall y Galeazzi, 1985). En Patagonia, el comportamiento de alimentación del delfín oscuro sobre cardúmenes de anchoíta *Engraulis anchoita* Hubbs & Marini, 1935 fue descripto por Würsig y Würsig (1980). Un estudio más reciente y detallado sobre los hábitos alimentarios de esta especie, basado en el análisis de contenidos estomacales, fue llevado a cabo utilizando ejemplares provenientes de aguas costeras del centro de Perú (McKinnon, 1994). La muestra peruana consistió en animales capturados fundamentalmente en redes agalleras (McKinnon, 1994). La anchoveta *Engraulis ringens* Jenyns, 1842 fue la presa más importante de los delfines oscuros peruanos, representando el 92.5% en número y el 83.8% en peso de la muestra total, presentando una frecuencia de ocurrencia del 97.8% (McKinnon, 1994). No se hallaron diferencias en la dieta entre hembras maduras en lactancia y en reposo, siendo la anchoveta la presa casi exclusiva en ambos sexos (McKinnon, 1994).

El objetivo de este capítulo es describir la dieta del delfín oscuro en el norte y centro de Patagonia, tanto en términos de composición de especies como de tamaño de las presas.

Materiales y métodos

La muestra analizada consistió en 25 delfines oscuros (6 machos y 19 hembras) capturados incidentalmente entre noviembre de 1989 y abril de 1994 en la pesquería de arrastre que opera en el norte y centro de Patagonia. Los delfines fueron capturados en el área comprendida entre los 43°S y los 46°30'S, entre la línea de costa y la isobata de 100m (Fig. 3.1). La mayoría de los ejemplares fueron congelados a bordo a -20°C al momento de ser capturados.

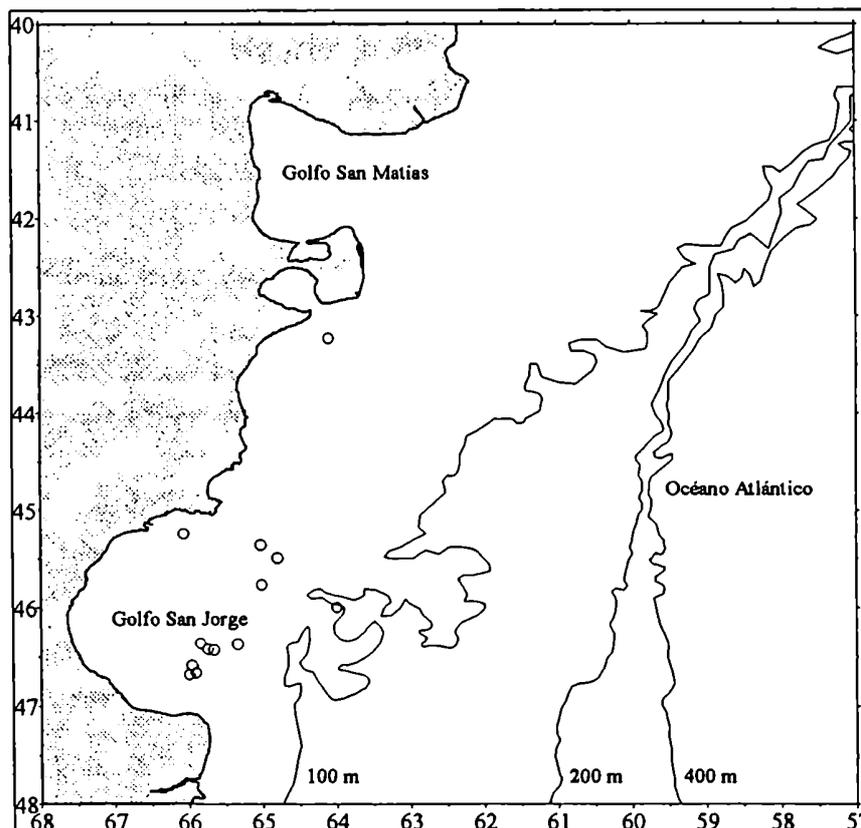


Figura 3.1. Sitios de muestreo de los delfines oscuros *Lagenorhynchus obscurus* analizados en este trabajo.

El peso total, largo estándar y otras medidas corporales (Norris, 1961) fueron registradas para cada delfin antes de proceder con las disecciones. Los contenidos estomacales fueron conservados congelados o en alcohol 70%. Los restos de alimento fueron separados utilizando una columna de tamices y bateas de decantación (ver Capítulo 1).

Todos los elementos duros completos y no digeridos (picos de cefalópodos y otolitos de peces) fueron medidos con calibre digital. Algunos picos y otolitos se hallaron rotos o gastados y no pudieron ser medidos. Alrededor del 42% de los items presa estuvieron representados por elementos rotos o digeridos.

La identificación y cuantificación de las presas, y la estimación de la talla y el peso húmedo de estas se realizó en a partir de los restos duros hallados en los estómagos y empleando regresiones alométricas (ver Capítulo 1). En un estómago (LO22) sólo se hallaron cristalinos de peces y unos pocos picos. En este caso, los cristalinos eran de tamaño similar a los de anchoíta; por lo tanto, se utilizó el peso promedio de las anchoítas para estimar el peso húmedo de estos peces no identificados. Esta estimación se realizó con el único propósito de evaluar la contribución relativa en biomasa de estos peces.

La importancia relativa de las presas fue evaluada empleando el índice de importancia relativa (IRI%) (ver Capítulo 1). Debido al pequeño tamaño muestral, las variaciones anuales y estacionales no fueron evaluadas, analizándose al delfín oscuro como una especie trófica única.

La relación entre el tamaño del predador y el de sus presas fue evaluada empleando el índice de correlación de Spearman (r_s) entre el LE y el peso promedio de las presas en el estómago (ver Capítulo 1).

Resultados

Características de la muestra analizada

Los delfines utilizados para el estudio de dieta (Tabla 3.1) fueron capturados en su mayoría en lances pelágicos nocturnos dirigidos a la captura de langostino *Pleoticus muelleri* Bates, 1888, con la excepción de los individuos LO10 y LO23 que fueron capturados en lances de fondo diurno para langostino, el LO22 que fue capturado en un lance de fondo diurno para merluza *Merluccius hubbsi* Marini, 1933 y el LO26 que no posee procedencia conocida. Las capturas fueron realizadas fundamentalmente en el Golfo San Jorge (aproximadamente entre 45°S y 46°30'S), excepto el ejemplar LO22 que fue capturado en la vecindad de Isla Escondida (43°S) (Fig. 3.1). No existe información sobre las posiciones de captura de dos de los delfines estudiados (LO07 y LO26). La muestra estuvo sesgada hacia las hembras y compuesta tanto por individuos maduros como inmaduros (Tabla 3.1) (Dans *et al.*, 1997a).

Algunos de los delfines en la muestra podrían haber sido capturados en el mismo lance, dado que los pescadores indicaron que ocasionalmente más de un delfín fue capturado en el lance. Sin embargo, cuando los pescadores capturaron varios delfines en un mismo viaje de pesca o marea (entre 30 y 60 días), normalmente descartaron algunos de ellos. Por lo tanto, no fue posible establecer para aquellos delfines capturados en una misma marea (misma fecha de muerte, ver Tabla 3.1) cuales fueron capturados en el mismo lance.

Tabla 3.1. Características de la muestra de delfin oscuro utilizada para el análisis de dieta, indicando la fecha de muerte, sexo, largo estándar (LE), edad, estado reproductivo, número de especies presa consumidas (s) y cuales fueron las presas más importantes en biomasa en los contenidos estomacales de cada uno de los delfines oscuros estudiados. La información biológica de las hembras (H) fue tomada de Dans *et al.* (1997a) y la de los machos (M) fue aportada por S.L. Dans (datos no publicados). La fecha de muerte es aproximada e indica también cuales delfines fueron capturados en la misma marea

Número de campo	Fecha de muerte	Sexo	LE (cm)	Edad (años)	Estado reproductivo	s	Especies presa importantes en el estómago
LO01	19/11/89	H	158	5	Inmadura	3	Anchoíta y calamar común
LO02	19/11/89	H	157	4	Inmadura	4	Calamar común y anchoíta
LO04	27/04/90	H	159	6	Inmadura	3	Calamar común y anchoíta
LO05	01/06/90	H	166.5	6	Madura (en lactancia)	1	Anchoíta
LO06	01/06/90	H	174	8	Madura (en reposo)	4	Anchoíta
LO07	/07/90	M	169	6	Inmaduro	5	Anchoíta
LO08	/04/92	H	161	7	Madura (preñada)	2	Anchoíta
LO09	/04/92	H	174	11	Madura (preñada)	4	Anchoíta
LO10	08/09/92	H	172	3+	Inmadura	4	Calamar común y merluza
LO11	/09/92	H	172	7+	Madura (en reposo)	4	Anchoíta
LO12	/09/92	H	162	7+	Madura (preñada)	6	Merluza
LO13	/09/92	H	170	8+	Madura (en reposo)	5	Anchoíta y merluza
LO14	/09/92	H	167	7+	Inmadura	3	Merluza
LO15	11/03/93	H	166	5	Inmadura	2	Anchoíta
LO16	11/03/93	H	174	6	Madura (preñada)	3	Anchoíta
LO17	16/03/93	H	164	4	Inmadura	2	Anchoíta
LO18	06/04/93	H	171	5	Inmadura	4	Anchoíta
LO19	11/05/93	M	164	8	Maduro	3	Anchoíta
LO20	/09/93	M	161	9	Maduro	2	Merluza
LO21	02/09/93	H	158	3	Inmadura	4	Merluza
LO22	30/10/93	H	164	3	Inmadura	2	Peces no identificados
LO23	15/10/93	M	169	9	Maduro	3	Calamar común
LO24	/03/94	M	173	10	Maduro	4	Anchoíta
LO25	/03/94	M	162	8+	Desconocido	3	Anchoíta
LO26	/94	H	161	8	Madura	5	Anchoíta y merluza

Con la excepción de un estómago (LO22) que contenía sólo cristalinos de peces y unos pocos picos de calamar, todo el resto de los estómagos se encontraron llenos o prácticamente llenos de restos de alimento. En promedio (\pm desvío estándar), se hallaron 3.40 ± 1.19 especies presa por estómago, pero sólo una o dos de ellas fueron relevantes en términos de biomasa consumida (Tabla 3.1). El número medio de items presa por estómago fue 148.08 ± 137.91 y la biomasa estimada promedio de los contenidos estomacales fue de 2675.63 ± 1848.44 g.

Importancia relativa de las presas

Un total de 3702 items presa pertenecientes a ocho especies fueron encontrados en los 25 contenidos estomacales analizados, incluyendo cuatro especies de peces y cuatro de cefalópodos. Las especies de peces fueron la anchoíta *E. anchoíta*, la merluza *M. hubbsi*, el pampanito *Stromateus brasiliensis* Fowler, 1906 y el salmonete *Patagonotothen* sp. Los cefalópodos fueron el calamar común *Illex argentinus* Castellanos, 1960, el calamar patagónico *Loligo gahi* d'Orbigny, 1835, el globito tierno *Semirossia tenera* Verrill, 1880 y el pulpito *Octopus tehuelchus* d'Orbigny, 1834.

La anchoíta fue la especie presa más importante, representando el 39.25% en número y el 46.36% en peso de la colección analizada (Tabla 3.2). Sin embargo, la presa más frecuente fue el calamar patagónico, la cuál estuvo presente en el 84.00% de los estómagos analizados (Tabla 3.2). Considerando el IRI%, la segunda especie en orden de importancia fue el calamar común, seguido del calamar patagónico y la merluza; mientras que considerando la biomasa estimada fue la merluza la segunda especie, seguida del calamar común y el calamar patagónico (Tabla 3.2). El pampanito, el pulpito y el salmonete presentaron escasa importancia en la dieta del delfin oscuro (Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Importancia de las presas del delfin oscuro. N: número total de presas, N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual e IRI%: índice de importancia relativa porcentual.

Especie presa	n	N%	PH%	FO%	IRI%
Peces					
<i>Engraulis anchoita</i>	1453	39.25	46.36	80.00	48.37
<i>Merluccius hubbsi</i>	192	5.19	26.46	48.00	10.73
<i>Stromateus brasiliensis</i>	5	0.14	0.29	12.00	0.04
<i>Patagonotothen</i> sp.	1	0.03	<0.01	4.00	<0.01
Peces no identificados	22	0.59	0.70	4.00	0.04
Cefalópodos					
<i>Illex argentinus</i>	1137	30.71	21.05	68.00	24.86
<i>Loligo gahi</i>	764	20.64	4.58	84.00	14.96
<i>Semirossia tenera</i>	126	3.40	0.57	36.00	1.01
<i>Octopus tehuelchus</i>	2	0.05	<0.01	4.00	<0.01
Totales	3702	100.00	100.00		100.00

En términos de grupos zoológicos, sólo peces y moluscos estuvieron representados en la dieta, siendo los peces el grupo zoológico presa más importante (IRI%=60%) (Tabla 3.3). Con referencia a los grupos ecológicos de las presas, las presas demersal pelágicas y pelágicas fueron las más importantes en la dieta del delfin oscuro, con valores de IRI% de 58.91% y 40.21% respectivamente (Tabla 3.4).

Tabla 3.3. Importancia de los grupos zoológicos presa del delfin oscuro. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual e IRI%: índice de importancia relativa porcentual.

Grupo zoológico	n	N%	PH%	FO%	IRI%
Peces	1673	45.19	73.80	100.00	60.48
Moluscos	2029	54.81	26.20	96.00	39.52
Totales	3702	100.00	100.00		100.00

Tabla 3.4. Importancia de los grupos ecológicos de las presas del delfin oscuro. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual e IRI%: índice de importancia relativa porcentual

Grupo ecológico	n	N%	PH%	FO%	IRI%
Bentónico	2	0.05	<0.01	4.00	<0.01
Demersal bentónico	127	3.43	0.57	36.00	0.84
Demersal pelágico	2098	56.67	52.37	92.00	58.91
Pelágico	1453	39.25	46.36	80.00	40.21
No asignado	22	0.59	0.70	4.00	0.03
Totales	3702	100.00	100.00		100.00

Análisis de las tallas consumidas

La anchoíta presentó una distribución de frecuencia de tallas unimodal, con la moda entre 15 y 16 cm (Fig. 3.2). La anchoíta fue consumida por los delfines oscuros fundamentalmente en tallas maduras (Hansen, 1994).

El calamar común y el calamar patagónico fueron consumidos en tallas pequeñas. El calamar patagónico presentó una única moda alrededor de 3-4 cm de LDM (Fig. 3.3) y la mayor parte de ellos presentaron LDMs menores a 8 cm, implicando esto la predación sobre individuos inmaduros (Hatfield *et al.*, 1990). La distribución de frecuencia de LDM del calamar común mostró dos importantes modas en 1 y 7 cm de LDM (Fig. 3.4), correspondiéndose ambas modas con individuos juveniles (Brunetti e Ivanovic, 1992).

La merluza fue la presa que presentó el rango de tallas consumidas más amplio (Fig. 3.5). Su distribución de frecuencia de largo total presentó tres modas en 7, 23 y 35 cm y en este mismo orden de importancia (Fig. 3.5). Estas modas se corresponden con los grupos de edad 0, 1-2 y 2-5 respectivamente (Gaggiotti y Renzi, 1990).

El largo total medio de los peces consumidos por el delfín oscuro presentó un rango de 7.54 cm (salmonete) hasta 19.81 cm (merluza). El rango de LDM de los cefalópodos presa fue estimado entre 2 cm (LDM observado para el globito tierno) y 6.35 cm (calamar común). Considerando todas las especies presa, el largo promedio de los individuos consumidos fue menor de 20 cm.

El peso húmedo promedio del calamar común, calamar patagónico, merluza y anchoíta varió entre 4 y 92 g. Las anchoítas, merluzas y calamares comunes consumidos por el delfín oscuro presentaron un peso húmedo promedio (\pm desvío estándar) de 21.34 ± 7.49 , 92.17 ± 121.62 y 12.39 ± 33.62 g respectivamente.

No se detectó relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas, encontrándose una correlación no significativa entre el LE de los delfines oscuros y el peso promedio de las presas en el estómago ($r_s = -0.344$ $n=25$ $p=0.093$).

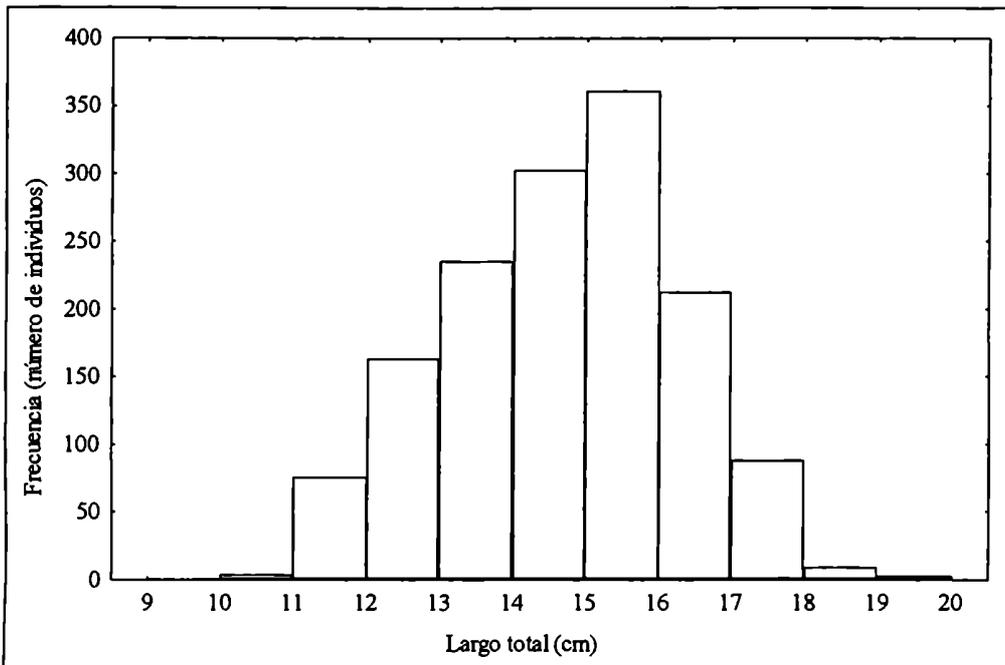


Figura 3.2. Distribución de frecuencia de largo total de anchoita *Engraulis anchoita* consumida por el delfín oscuro.

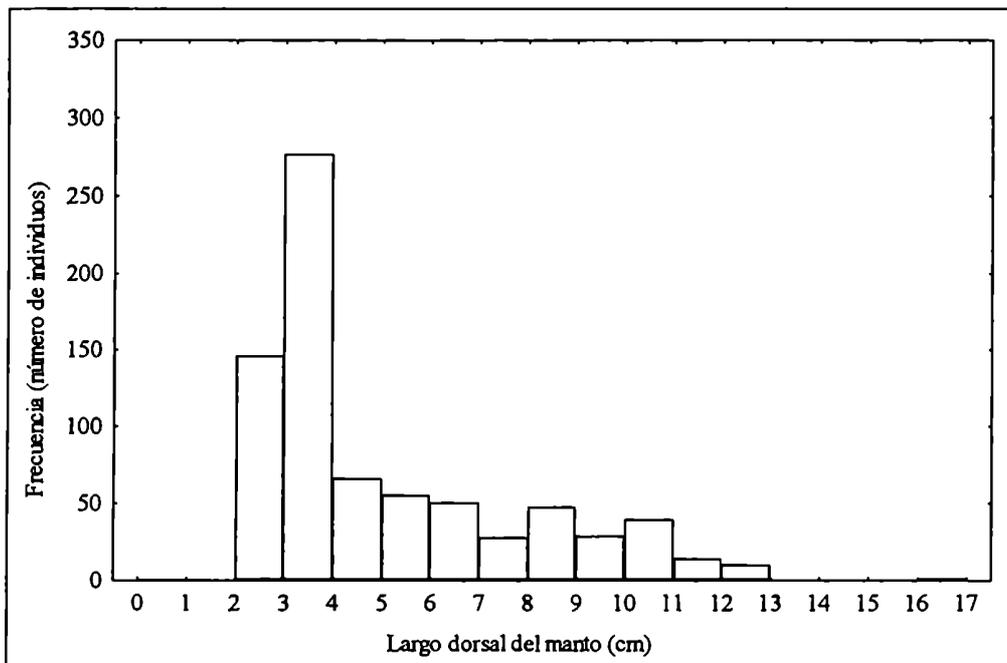


Figura 3.3. Distribución de frecuencia de largo dorsal del manto de calamar patagónico *Loligo gahi* consumido por el delfín oscuro.

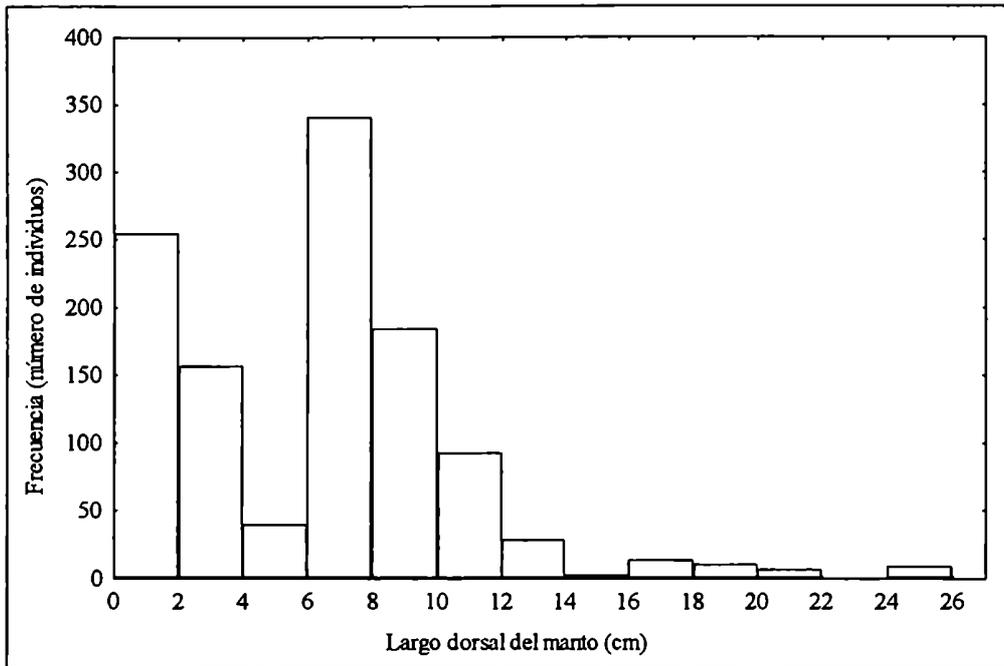


Figura 3.4. Distribución de frecuencia de largo dorsal del manto de calamar común *Illex argentinus* consumido por el delfin oscuro.

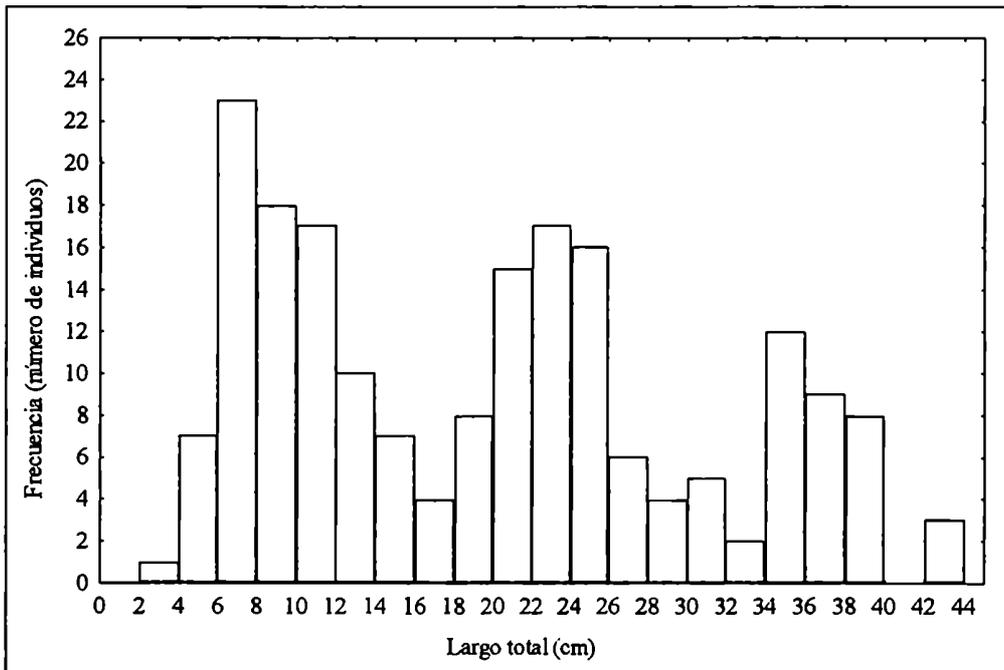


Figura 3.5. Distribución de frecuencia de largo total de merluza *Merluccius hubbsi* consumida por el delfin oscuro.

Discusión

Los delfines oscuros en Patagonia se alimentaron fundamentalmente de especies pelágicas o estadios pelágicos de especies demersales. La anchoíta *E. anchoita* es una especie típicamente pelágica (Brandhorst *et al.*, 1974; Angelescu, 1982; Angelescu y Anganuzzi, 1986; UNESCO, 1990), mientras que el calamar común, el calamar patagónico, la merluza y el pampanito son especies demersales-pelágicas (FAO, 1983; Angelescu y Prenski, 1987; Nigmatullin, 1989; Hatfield *et al.*, 1990; Rodhouse y Hatfield, 1990; Brunetti e Ivanovic, 1992). El globito tierno y el salmonete son especies demersales-bentónicas, y el pulpito es bentónico (Roper *et al.*, 1984; Angelescu y Prenski, 1987).

Los engráulidos son el principal alimento para los delfines oscuros en aguas argentinas y peruanas. *Engraulis ringens* fue la principal especie presa para los delfines oscuros en Perú (McKinnon, 1994) y este estudio muestra como *E. anchoita* es la especie presa más importante en aguas argentinas. Asimismo, los calamares fueron la segunda especie presa en número (*I. argentinus* y *L. gahi* en aguas argentinas, y *L. gahi* y *Dosidicus gigas* d'Orbigny, 1835 en aguas peruanas) y las merluzas fueron la segunda especie en biomasa (*M. hubbsi* y *Merluccius gayi* Guichenot, 1848 en aguas argentinas y peruanas respectivamente) (McKinnon, 1994). Más aún, el número de especies presa frecuentes e importantes (en biomasa) fue muy similar entre los delfines oscuros de Argentina y los de Perú (4 y 6 especies presa respectivamente), a pesar de las diferencias en el tamaño muestral entre este estudio (n=25) y el estudio de McKinnon (1994) (n=136). Ambas poblaciones del delfín oscuro se alimentaron de especies ecológicamente similares, fundamentalmente especies que forman cardúmenes. Sin embargo, mientras que la anchoveta representó el 80% en peso de la dieta de los delfines oscuros de Perú, la anchoíta representó entre el 40-50% en peso de la dieta de los delfines oscuros de Argentina.

La muestra analizada en el presente estudio es relativamente pequeña y posiblemente sesgada en sexo y edad (Dans *et al.*, 1997a). Sin embargo, ésta incluye delfines maduros e inmaduros de ambos sexos, todos los contenidos estomacales fueron muy similares en composición (Tabla 3.1) y nunca se ha registrado la alimentación de delfines oscuros sobre el descarte de buques pesqueros aún cuando los delfines estudiados fueron capturados en lances de pesca. Además, la composición de la dieta de los delfines oscuro de Perú no mostró diferencias entre sexos o estado reproductivo (McKinnon, 1994). En Península Valdés, los grupos de alimentación de delfines oscuros consistieron en individuos de ambos sexos y prácticamente todas las clases de edad (los cachorros y juveniles pequeños podrían ser excluidos de los grupos de alimentación) (Würsig y Würsig, 1980). Por lo tanto, considerando las similitudes generales en la composición de la dieta entre las poblaciones peruana y argentina, la ausencia de diferencias en la dieta entre sexos y estado reproductivo en la población peruana, la falta de evidencia que

sugiera que los delfines oscuros de Argentina se alimentaron del descarte pesquero y el comportamiento gregario de alimentación para los delfines oscuros descrito por Würsig y Würsig (1980), puede sugerirse que la muestra analizada en este estudio es un indicador razonable de la composición de la dieta de los delfines oscuros en aguas argentinas.

Al menos dos poblaciones de anchoíta han sido descritas en la Plataforma Continental Argentina: el stock bonaerense y el stock patagónico (Brandhorst *et al.*, 1974; Angelescu, 1982; Angelescu y Anganuzzi, 1986; UNESCO, 1990; Hansen, 1994). Los pre-adultos y adultos del stock bonaerense migran al noreste desde las áreas costeras de reproducción hasta las áreas de alimentación mar adentro fuera de la plataforma continental, mientras que la información disponible indica que el stock patagónico no muestra migraciones estacionales (Brandhorst *et al.*, 1974; Angelescu, 1982; Angelescu y Anganuzzi, 1986; UNESCO, 1990; Hansen, 1994). Los delfines utilizados en este estudio fueron capturados a lo largo del año en aguas del centro de Patagonia entre 43°S y 46°30'S, sugiriendo que los delfines oscuros se alimentaron de anchoítas del stock patagónico. La ausencia de un patrón bien definido de migración estacional en los delfines oscuros de Argentina (Würsig y Würsig, 1980) podría estar relacionada con la predación sobre el stock patagónico de anchoíta. Aún así, movimientos a grandes distancias después de varios años han sido registrados para dos delfines oscuros en aguas argentinas (Würsig y Bastida, 1986).

El calamar común *I. argentinus* es una especie nerítico-oceánica que se distribuye desde los 30°S hasta los 54°S (Rodhouse y Hatfield, 1990). Al menos tres conjuntos reproductivos han sido identificados en la Plataforma Continental Argentina, el stock bonaerense-norpatagónico (invierno temprano), el stock sud-patagónico (invierno) y el stock desovante de verano (Nigmatullin, 1989; Brunetti *et al.*, 1991; Brunetti e Ivanovic, 1992). Este último desarrolla su ciclo de vida completo sobre la plataforma continental, mientras que los dos primeros tienen sus áreas de desove en el talud continental y las aguas oceánicas adyacentes. Sus larvas y juveniles crecen y maduran sobre la plataforma continental (Nigmatullin, 1989; Rodhouse y Hatfield, 1990; Brunetti e Ivanovic, 1992). Los calamares comunes capturados por los delfines oscuros podrían pertenecer a cualquiera de estos stocks debido a que sus áreas de distribución se solapan en la zona donde los delfines fueron capturados. A pesar de esto, el tamaño de los calamares consumidos se corresponde con tallas juveniles de cualquiera de ellos. Estos calamares juveniles son pelágicos (Brunetti e Ivanovic, 1992; Ivanovic y Brunetti, 1994), y pueden encontrarse mayormente entre las isobatas de 50 y 100 m (Brunetti y Ivanovic, 1992).

El calamar patagónico *L. gahi* es una especie nerítica y su ciclo de vida está asociado con la corriente de Malvinas sobre la plataforma continental y el talud (Hatfield *et al.*, 1990). Las áreas de desove de esta especie se encuentran en aguas costeras y someras, migrando hacia aguas más profundas

para crecer y alcanzando la madurez en tallas mayores de 10 cm de LDM (Hatfield *et al.*, 1990). Los calamares patagónicos consumidos por los delfines oscuros fueron en su mayoría de pequeño tamaño, sugiriendo que la predación sobre esta especie podría ocurrir cuando los juveniles migran de las áreas costeras hacia las áreas más profundas de alimentación más allá del talud continental.

La moda de LT más importante de las merluzas consumidas se corresponde con la clase de edad 0. Esta clase de edad presenta hábitos pelágicos y de cardúmen (Angelescu y Prenski, 1987). Estos juveniles no presentan el patrón típico de migración de las merluzas adultas y permanecen en sus áreas de cría (sur del Golfo San Jorge e Isla Escondida) (Angelescu y Prenski, 1987).

En suma, estos resultados indican que los delfines oscuros en Patagonia se alimentan básicamente de especies o estadios de especies que presentan hábitos pelágicos y comportamiento de cardúmen.

Finalmente, la merluza, la anchoíta y los calamares son especies clave en la red trófica del ecosistema de la plataforma continental y parecen presentar cierto grado de asociación (Angelescu y Prenski, 1987). Los crustáceos peneidos como el langostino parecen estar asociados con estas especies en el área de estudio aún cuando su abundancia es comparativamente mucho menor (Angelescu y Prenski, 1987). El langostino no fue encontrado en los contenidos estomacales de los delfines a pesar de que la mayoría de estos fueron capturados en lances a langostino. No existen datos sobre el comportamiento de los delfines al momento de la captura, pero la ausencia del langostino en los estómagos sugiere que los delfines evitaron al langostino como presa.

CAPÍTULO 4

ANÁLISIS DE LA DIETA DE LA RAYA PICUDA *Raja flavirostris*

La raya picuda *Raja (Dipturus) flavirostris* Philippi, 1892 es uno de los representantes de la Familia Rajidae más frecuentes y abundantes del litoral norpatagónico. Esta especie es capturada frecuentemente como parte de las capturas incidentales (“by-catch”) de la pesquería de merluza (*Merluccius hubbsi* Marini, 1933) que se desarrolla en el litoral patagónico y en los últimos tiempos su importancia comercial ha ido en incremento (Anónimo, 1996; Coscarella *et al.*, 1997; García de la Rosa, 1998).

A pesar de esto, la biología de esta especie es poco conocida. La raya picuda se encuentra a todo lo largo de la costa argentina, en el Banco Burdwood, en el Estrecho de Magallanes y en las costas de Chile (Norman, 1937; Bahamonde, 1950; Bellisio *et al.*, 1979). Esta especie es considerada en la Plataforma Continental Argentina como una especie de amplia distribución, aunque sus mayores densidades se observan en el norte y centro de Patagonia (Menni y López, 1984; García de la Rosa, 1998). Es una especie ovípara y su rango de talla varía entre los 15 y 250 cm de largo total (Norman, 1937; Bahamonde, 1950; este capítulo).

Si bien esta especie es conocida en la Argentina con el epíteto específico de *flavirostris*, Lloris y Rucabado (1991) consideran que el epíteto específico válido para ella es el de *chilensis* atendiendo a las normas de prioridad autorial. Esto se debe a que Guichenot la denominó *chilensis* en 1848 mientras que Philippi le dio el epíteto específico de *flavirostris* en 1892. Además, la ubicación genérica de la especie se encuentra en discusión. En base a un estudio filogenético, McEachran y Dunn (1998) ubican a esta especie en el género *Dipturus*, elevando así al subgénero al nivel genérico, y la denominan *Dipturus chilensis*. En este trabajo, se mantiene la denominación de *Raja flavirostris* debido a que es el nombre científico más utilizado en la Argentina (Menni *et al.*, 1984; Cousseau y Denegri, 1995) y hasta tanto sea claramente establecida la ubicación taxonómica de esta especie.

Existen pocos antecedentes sobre el estudio de los hábitos alimentarios de la raya picuda (Bahamonde, 1950; Olivier *et al.*, 1968; García de la Rosa, 1998). El trabajo de Bahamonde (1950), realizado sobre unos pocos individuos colectados en la costa chilena, señala que los crustáceos son las presas fundamentales para esta especie. En este mismo sentido, el primer antecedente sobre el estudio de la dieta en aguas argentinas y realizado a partir de ejemplares provenientes de la zona costera de Mar del Plata, indica también que los crustáceos son su alimento principal (Olivier *et al.*, 1968).

El único trabajo extenso sobre el estudio de la dieta de la raya picuda en la Argentina es el realizado por García de la Rosa (1998). En este trabajo se señala que la raya picuda es una especie ictiófaga-carcinófaga, de hábitos demersal bentónicos, de carácter generalista y que presenta una tendencia a la ictiofagia a medida que crece. Si bien García de la Rosa (1998) encuentra variaciones de la dieta en función del tamaño y no observa diferencias entre los sexos, no estudia estas variaciones en función del estado de madurez sexual de los ejemplares.

En este contexto, el objetivo del presente capítulo es estudiar la alimentación de la raya picuda *Raja flavirostris* en el litoral norte y centro de Patagonia, tanto en referencia a la importancia relativa de las especies presa como a las tallas consumidas y considerando al sexo y al estado de madurez sexual para evaluar la existencia de potenciales especies tróficas.

Materiales y métodos

Características de la muestra

Se analizaron los tractos digestivos de 274 rayas picudas capturadas en aguas del norte y centro de Patagonia entre los 41° y 47°S de latitud y los 58° y 66°30'W de longitud (Fig. 4.1). La muestra analizada fue obtenida fundamentalmente en profundidades entre 50 y 100 m, en muestreos realizados en los meses de enero (1996), febrero (1996, 1997, 1998), julio (1998), septiembre (1996, 1998), octubre (1996) y noviembre (1998). Todos los ejemplares de esta especie fueron capturados como parte de las capturas incidentales de lances comerciales dirigidos a la pesca de merluza.

En cada ejemplar se registró el sexo y el largo total (LT). El estado de madurez sexual fue determinado mediante el examen de los órganos reproductores. Se consideró la presencia de oocitos maduros y huevos en el útero en el caso de las hembras y la presencia de espermatozoides en improntas de epidídimo y el grado de calcificación de los mixopterigios (cláspers) en el caso de los machos (Holden, 1975; Pratt, 1979; Tanaka *et al.*, 1990; Peres y Vooren, 1991).

La muestra estuvo compuesta por 143 machos (87 inmaduros y 56 maduros) y 131 hembras (86 inmaduras y 45 maduras). El rango de tallas varió entre los 26 y 248 cm de largo total (LT) (Fig. 4.2).

Se puso a prueba la hipótesis de que la proporción de sexos era 1:1 utilizando la prueba de Chi-cuadrado con corrección de Yates (Sokal and Rohlf, 1995). Este análisis se realizó sobre la muestra total y para los ejemplares inmaduros y maduros separadamente. Además, se evaluó la homogeneidad entre los sexos en cuanto a su composición de ejemplares maduros e inmaduros utilizando la misma prueba estadística.

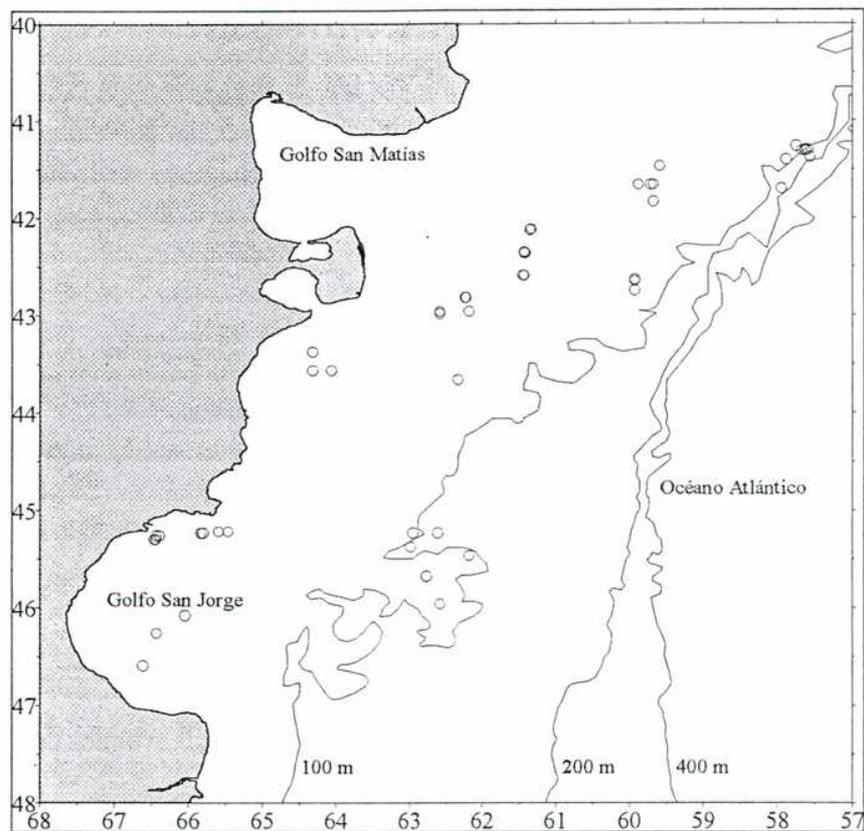


Figura 4.1. Sitios de muestreo de los ejemplares de raya picuda *Raja flavirostris* utilizados en este estudio.

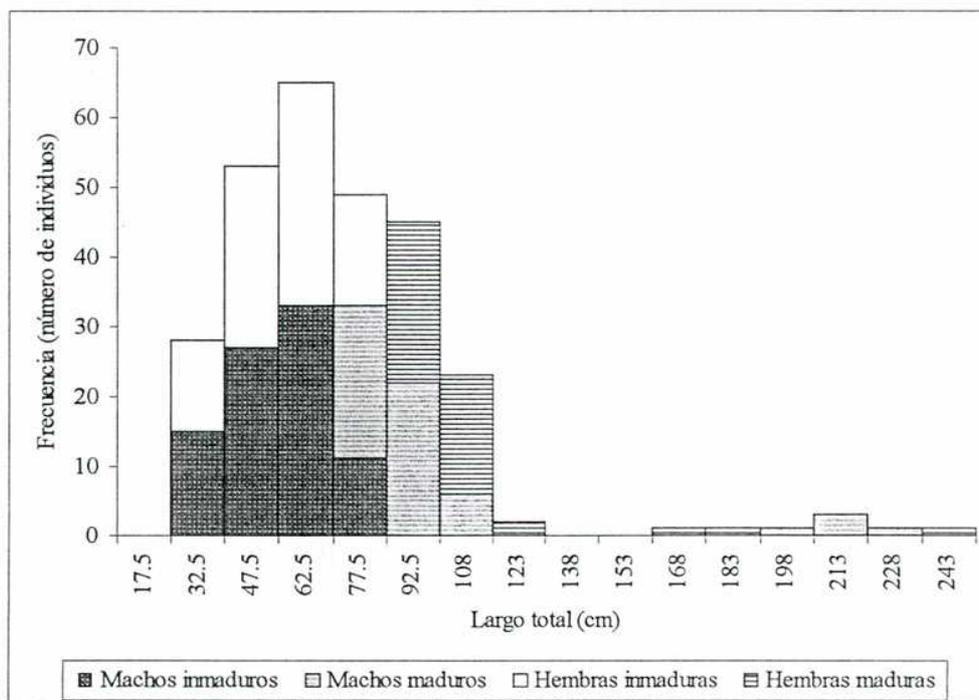


Figura 4.2. Distribución de frecuencias de largo total, discriminada por sexos y estado de madurez sexual, para la muestra analizada de rayas picudas *Raja flavirostris*.

Análisis de la dieta

El estudio de la dieta se realizó mediante el análisis del contenido del tracto digestivo (estómago y válvula espiral). Los tractos digestivos fueron conservados a -20°C luego de la disección y hasta el momento de su análisis. Los contenidos estomacales fueron revisados bajo chorro de agua, separándose el material mediante una columna de tamices y bateas de decantación (ver Capítulo 1).

Los restos duros fueron separados y utilizados para la identificación y cuantificación de las presas. La identificación, cuantificación y la estimación de la talla y peso al momento de la ingesta de las diferentes presas fue realizado de acuerdo a lo descripto en el Capítulo 1.

Cuando se hallaron restos frescos o presas completas, estos fueron medidos y pesados. En términos generales la mayor parte de los restos frescos presentaron algún grado de digestión, razón por la cual en muchos casos pudo medirse la talla (largo total (LT) o largo dorsal del manto (LDM)) en forma directa, pero el peso al momento de la ingesta debió ser estimado mediante regresiones alométricas (ver Capítulo 1). Con referencia a los crustáceos, cuando no se contó con regresiones adecuadas, el peso de las presas fue asignado por comparación con muestras de referencia de talla similar. En el caso particular del zooplankton (anfipodos, por ejemplo), el peso húmedo fue estimado a partir del volumen utilizando las regresiones presentadas por Santos (1994) y determinándose el volumen de las presas por aproximación geométrica o por diferencia de volúmenes, dependiendo del estado del material. Cuando se utilizó la diferencia de volúmenes, las presas fueron secadas suavemente con papel tissue previamente a la determinación.

La importancia relativa de las presas se evaluó mediante el índice de importancia relativa relativizado a 100% (IRI%). La importancia relativa de las presas fue analizada por especie presa, por grupo zoológico y por grupo ecológico (ver Capítulo 1).

Determinación de especies tróficas

Teniendo en cuenta las dos fuentes de variación consideradas (sexo y estado de madurez), se evaluaron las potenciales diferencias en la dieta empleando el índice de solapamiento general (GO) y el índice de solapamiento específico (SO). Empleando el GO, se puso a prueba la hipótesis nula de que el solapamiento es total ($H_0: GO=1$ versus $H_a: GO\neq 1$) utilizando el estadístico V. Además, se utilizó el estadístico U para evaluar si los SO eran significativamente diferentes de 1 (ver Capítulo 1).

Debido a que el tamaño muestral lo permitió, las diferencias en la dieta fueron evaluadas considerando cuatro subconjuntos excluyentes y biológicamente coherentes: machos inmaduros, machos maduros, hembras inmaduras y hembras maduras.

El estudio del solapamiento entre estos subconjuntos se realizó utilizando las ocurrencias de aquellas presas que presentaron un IRI% mayor del 1% en la muestra total. A los efectos del cálculo, cuando una especie presa presentó en alguno de los subconjuntos considerados una ocurrencia igual a cero, esta ocurrencia fue reemplazada por el valor 0.0000001.

Las diferencias en las tallas consumidas de las presas más importantes entre las especies tróficas identificadas fueron estudiadas empleando la prueba U de Mann-Whitney (ver Capítulo 1).

Relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas

La relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas fue estudiada empleando el coeficiente de correlación de Spearman (r_s) entre el LT de las rayas picudas y el peso promedio de las presas en el estómago (ver Capítulo 1). Esta relación fue analizada para la muestra total y para cada una de las especies tróficas identificadas.

Resultados

Características de la muestra

La muestra analizada presentó una estructura de tallas unimodal (Fig. 4.2). Los machos inmaduros presentaron un rango de LT de 28.7-83.5 cm mientras que el rango de LT para las hembras inmaduras fue de 26-85 cm. Para los ejemplares maduros, el rango de LT para los machos fue de 71.5-222 cm mientras que el rango para las hembras fue de 88.4-248 cm. Cabe aclararse que el LT de un macho maduro no pudo ser obtenido debido a que presentó la cola cortada.

La proporción de sexos no difirió significativamente del 1:1 tanto en la muestra total (Chi-cuadrado=0.18 gl=1 p=0.669), como para las rayas inmaduras (Chi-cuadrado=0 gl=1 p=1) o maduras (Chi-cuadrado=0.50 gl=1 p=0.481). Asimismo, ambos sexos fueron homogéneos en cuanto a su composición de ejemplares maduros e inmaduros (Chi-cuadrado=0.49 gl=1 p=0.485).

La mayoría de los tractos digestivos presentó restos de alimento, hallándose sólo 17 ejemplares (6.2%) con el tracto digestivo vacío. Los restos hallados presentaron un variado grado de digestión,

encontrándose en numerosas oportunidades desde presas poco digeridas y prácticamente completas hasta elementos sueltos y desarticulados en un mismo contenido.

Determinación de especies tróficas

En la muestra total, sólo seis especies presa presentaron un IRI% mayor de 1%. Estas especies fueron la merluza *M. hubbsi*, la nototenia *Patagonotothen ramsayi* (Regan, 1913), el calamar común *Illex argentinus* Castellanos, 1960, el isópodo *Serolis schythei* Lütken, 1858, la raneya *Raneya brasiliensis* (Kaup, 1856) y la anchoíta *Engraulis anchoita* Hubbs & Marini, 1935. Estas presas representaron el 60.26% en número, el 79.30% en biomasa y acumularon el 96.94% del IRI% en la muestra total. Sobre la base de las ocurrencias de estas especies se evaluaron las diferencias en la dieta entre los machos inmaduros, machos maduros, hembras inmaduras y hembras maduras empleando el GO y el SO.

Utilizando el GO se encontraron diferencias significativas en la dieta de los cuatro subconjuntos considerados con referencia a la curva común de utilización de los recursos (Tabla 4.1). Utilizando el SO, no se detectaron diferencias significativas entre sexos, tanto para los ejemplares inmaduros como para los ejemplares maduros (Tabla 4.1). Sin embargo, todos los solapamientos específicos que compararon a ejemplares inmaduros con ejemplares maduros fueron significativos (Tabla 4.1). En función de estos resultados, es evidente que no existen diferencias en la dieta entre los sexos, pero si entre ejemplares maduros e inmaduros. Por esta razón, los ejemplares inmaduros y maduros de raya picuda fueron considerados como especies tróficas diferentes.

Tabla 4.1. Análisis de solapamiento trófico entre las principales fuentes de variación analizadas (sexo y estado de madurez). GO: índice de solapamiento general, GOa: índice de solapamiento general ajustado, V: estadístico para poner a prueba la hipótesis nula $GO=1$, gl: grados de libertad, p: probabilidad asociada al estadístico obtenido, SOik: solapamiento específico del grupo i sobre el grupo k, U: estadístico para poner a prueba la hipótesis nula $SOik=1$. Se indica entre paréntesis (#) para cada subconjunto analizado el número de ocurrencias de las 6 especies presa consideradas para el análisis.

Índice de solapamiento general						
Fuente de variación	GO	GOa	V	gl	p	
Sexo y estado de madurez	0.868	0.821	104.294	15	<0.0001	

Índice de solapamiento específico						
Fuente de variación	i	k	SOik	U	gl	p
Sexo y estado de madurez	Hembras inmaduras (127)	Machos inmaduros (113)	0.972	7.12	5	0.2119
	Hembras inmaduras (127)	Machos Maduros (66)	0.020	999.86	5	<0.0001
	Hembras inmaduras (127)	Hembras maduras (63)	0.019	1010.06	5	<0.0001
	Machos inmaduros (113)	Hembras inmaduras (127)	0.971	6.60	5	0.2521
	Machos inmaduros (113)	Machos Maduros (66)	0.011	1021.18	5	<0.0001
	Machos inmaduros (113)	Hembras maduras (63)	0.011	1021.67	5	<0.0001
	Hembras maduras (63)	Machos Maduros (66)	0.981	2.40	5	0.7918
	Hembras maduras (63)	Machos inmaduros (113)	0.543	76.94	5	<0.0001
	Hembras maduras (63)	Hembras inmaduras (127)	0.527	80.78	5	<0.0001
	Machos Maduros (66)	Hembras maduras (63)	0.979	2.80	5	0.7368
	Machos Maduros (66)	Machos inmaduros (113)	0.487	94.86	5	<0.0001
	Machos Maduros (66)	Hembras inmaduras (127)	0.479	97.18	5	<0.0001

Importancia relativa de las presas

Se identificaron un total de 45 especies presa en la dieta de la raya picuda (Tabla 4.2). El espectro trófico de la raya picuda estuvo compuesto por 21 especies de peces, 15 de crustáceos y 5 de moluscos, además de agnatos, anélidos y equinodermos (Tabla 4.2). La colección total estuvo constituida por un total de 1160 items presa, los cuales representaron una biomasa estimada de 64.96 kg. Teniendo en cuenta las diferencias detectadas en la dieta entre animales maduros e inmaduros, el análisis se realizó considerando a cada uno de estos grupos como especies tróficas (Tabla 4.2).

Los ejemplares inmaduros presentaron un espectro trófico de 28 especies presa, pero sólo seis de ellas presentaron un IRI% mayor del 1%. La presa más importante fue la nototenia con un IRI% de 43.85%, seguida de la merluza *M. hubbsi*, el isópodo y el calamar común, todas con valores de IRI% mayores del 10%. La anchoíta y el bogavante *Munida spinosa* Henderson, 1855 presentaron IRI% entre 1 y 3%. El resto de las presas presentó valores de IRI% menores del 1% (Tabla 4.2). Estas seis especies representaron el 77.76% en número, el 94.08% en peso y acumularon el 97.58% del IRI%. La colección proveniente de los tractos digestivos de las rayas picudas inmaduras estuvo constituida por 823 items presa y un peso total estimado de 18.61 kg.

En los ejemplares maduros se identificaron un total de 34 especies presa, seis de las cuales tuvieron valores de IRI% mayores al 1%. La presa más importante fue la merluza (IRI%=62.54%). Junto con la merluza, el calamar común y la nototenia presentaron valores de IRI% que superaron el 10%. La raneya, el pulpo colorado y el estomatópodo *Pterygosquilla armata armata* H. Milne Edwards, 1837 presentaron valores de IRI% entre 1 y 6%, mientras que el resto de las presas no superaron el 1% (Tabla 4.2). Estas seis especies presa representaron el 81.01% en número y el 76.84% en peso de la colección obtenida de los tractos digestivos de los ejemplares maduros, acumulando también el 98.00% del IRI%. Esta colección estuvo constituida por 337 presas individuales y representó una biomasa total estimada de 46.34 kg. Un dato interesante a señalar es que en las rayas picudas maduras se encontró un caso de canibalismo, representado por el consumo de un ejemplar inmaduro de *R. flavirostris*.

Tabla 4.2. Importancia de las presas de la raya picuda, discriminado por especie trófica (estado de madurez sexual) y para el total de la muestra. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IRI%: índice de importancia relativa porcentual (IRI%).

Especies presa	Inmaduros					Maduros					Total				
	n	N%	PH%	FO%	IRI%	n	N%	PH%	FO%	IRI%	n	N%	PH%	FO%	IRI%
Peces															
<i>Merluccius hubbsi</i>	93	11.30	28.67	32.30	24.94	97	28.78	39.47	55.21	62.54	190	16.38	36.38	40.86	46.60
<i>Patagonotothen ramsayi</i>	114	13.85	40.69	41.61	43.85	43	12.76	11.31	26.04	10.40	157	13.53	19.72	35.80	25.74
<i>Raneya brasiliensis</i>	2	0.24	0.46	1.24	0.02	37	10.98	4.77	20.83	5.44	39	3.36	3.53	8.56	1.28
<i>Engraulis anchoita</i>	33	4.01	4.87	16.15	2.77	4	1.19	0.20	3.13	0.07	37	3.19	1.54	11.28	1.15
<i>Genypterus blacodes</i>	1	0.12	0.08	0.62	<0.01	5	1.48	2.53	5.21	0.35	6	0.52	1.83	2.33	0.12
<i>Macruronus magellanicus</i>	-	-	-	-	-	3	0.89	8.26	2.08	0.32	3	0.26	5.89	0.78	0.10
Peces no identificados	8	0.97	1.34	4.97	0.22	-	-	-	-	-	8	0.69	0.38	3.11	0.07
<i>Paralichthys isosceles</i>	-	-	-	-	-	5	1.48	0.91	5.21	0.21	5	0.43	0.65	1.95	0.05
<i>Pseudoxenomyx albescens</i>	3	0.36	1.26	1.86	0.06	3	0.89	1.16	3.13	0.11	6	0.52	1.19	2.33	0.09
<i>Xystreuris rasile</i>	1	0.12	0.16	0.62	<0.01	5	1.48	1.04	4.17	0.17	6	0.52	0.79	1.95	0.05
<i>Sympterygia</i> sp	1	0.12	0.03	0.62	<0.01	3	0.89	2.91	2.08	0.13	4	0.34	2.09	1.17	0.06
<i>Congiopodus peruvianus</i>	-	-	-	-	-	3	0.89	0.75	3.13	0.09	3	0.26	0.54	1.17	0.02
Rayas no identificadas	-	-	-	-	-	2	0.59	0.54	2.08	0.04	2	0.17	0.38	0.78	0.01
<i>Helicolenus lahillei</i>	-	-	-	-	-	1	0.30	1.08	1.04	0.02	1	0.09	0.77	0.39	0.01
<i>Polyprion americanus</i>	-	-	-	-	-	1	0.30	0.86	1.04	0.02	1	0.09	0.62	0.39	0.01
<i>Stromateus brasiliensis</i>	-	-	-	-	-	1	0.30	0.67	1.04	0.02	1	0.09	0.48	0.39	<0.01
<i>Psammobatis</i> sp	1	0.12	0.61	0.62	0.01	1	0.30	0.03	1.04	0.01	2	0.17	0.20	0.78	0.01
<i>Seriola punctata</i>	-	-	-	-	-	1	0.30	0.15	1.04	0.01	1	0.09	0.11	0.39	<0.01
<i>Raja flavirostris</i>	-	-	-	-	-	1	0.30	0.07	1.04	0.01	1	0.09	0.05	0.39	<0.01
<i>Iluoocoetes fimbriatus</i>	-	-	-	-	-	1	0.30	0.04	1.04	0.01	1	0.09	0.03	0.39	<0.01
<i>Triathalassothia argentina</i>	1	0.12	0.27	0.62	<0.01	-	-	-	-	-	1	0.09	0.08	0.39	<0.01
Agnatos															
<i>Mixine</i> sp.	-	-	-	-	-	1	0.30	0.06	1.04	0.01	1	0.09	0.04	0.39	<0.01
Moluscos															
<i>Illex argentinus</i>	54	6.56	18.37	24.84	11.97	58	17.21	17.85	29.17	16.97	112	9.66	18.00	26.46	15.82
<i>Enteroctopus megalocyathus</i>	-	-	-	-	-	19	5.64	3.23	10.42	1.53	19	1.64	2.30	3.89	0.33
<i>Semirossia tenera</i>	3	0.36	0.07	1.86	0.02	-	-	-	-	-	3	0.26	0.02	1.17	0.01
<i>Eledone</i> sp.	-	-	-	-	-	1	0.30	0.18	1.04	0.01	1	0.09	0.13	0.39	<0.01
Nudibranchios	-	-	-	-	-	1	0.30	0.11	1.04	0.01	1	0.09	0.08	0.39	<0.01
Crustáceos															
<i>Serolis schythei</i>	164	19.93	0.42	32.92	12.94	-	-	-	-	-	164	14.14	0.12	20.62	6.36
<i>Pterygosquilla armata armata</i>	11	1.34	0.30	4.35	0.14	19	5.64	0.21	11.46	1.11	30	2.59	0.24	7.00	0.43
<i>Munida spinosa</i>	182	22.11	1.07	2.48	1.11	-	-	-	-	-	182	15.69	0.31	1.56	0.54
Anfipodos no identificados	64	7.78	0.01	4.97	0.75	-	-	-	-	-	64	5.52	<0.01	3.11	0.37
<i>Libinia spinosa</i>	20	2.43	0.26	11.80	0.61	-	-	-	-	-	20	1.72	0.07	7.39	0.29
Isópodos (no Serolidae)	22	2.67	0.06	8.70	0.46	-	-	-	-	-	22	1.90	0.02	5.45	0.23
<i>Lithodes confundes</i>	2	0.24	0.73	1.24	0.02	5	1.48	1.43	5.21	0.25	7	0.60	1.23	2.72	0.11
<i>Peltarion spinosulum</i>	4	0.49	0.09	1.86	0.02	5	1.48	0.05	3.13	0.08	9	0.78	0.06	2.33	0.04
<i>Munida subrugosa</i>	27	3.28	0.07	0.62	0.04	3	0.89	0.03	2.08	0.03	30	2.59	0.04	1.17	0.07
<i>Pleoticus muelleri</i>	6	0.73	0.02	1.86	0.03	2	0.59	0.08	2.08	0.02	8	0.69	0.06	1.95	0.03
Cangrejos	2	0.24	0.03	1.24	0.01	2	0.59	<0.01	1.04	0.01	4	0.34	0.01	1.17	0.01
Crustáceos no identificados	1	0.12	0.03	0.62	<0.01	1	0.30	<0.01	1.04	0.01	2	0.17	0.01	0.78	<0.01
<i>Eurypodius latreillei</i>	1	0.12	0.03	0.62	<0.01	-	-	-	-	-	1	0.09	0.01	0.39	<0.01
<i>Munida gregaria</i>	1	0.12	0.01	0.62	<0.01	-	-	-	-	-	1	0.09	<0.01	0.39	<0.01
<i>Peisos petrunkevitchi</i>	1	0.12	<0.01	0.62	<0.01	-	-	-	-	-	1	0.09	<0.01	0.39	<0.01
Anélidos															
Poliquetos tubícolas	-	-	-	-	-	1	0.30	<0.01	1.04	0.01	1	0.09	<0.01	0.39	<0.01
<i>Eunice argentinensis</i>	-	-	-	-	-	1	0.30	<0.01	1.04	0.01	1	0.09	<0.01	0.39	<0.01
Equinodermos															
<i>Arbacea dufresnei</i>	-	-	-	-	-	1	0.30	0.01	1.04	0.01	1	0.09	<0.01	0.39	<0.01
Totales	823	100.00	100.00	100.00	100.00	337	100.00	100.00	100.00	100.00	1160	100.00	100.00	100.00	100.00

En términos de grupos zoológicos, la dieta de las rayas inmaduras estuvo dominada por los peces (IRI%=65.89%), aunque los crustáceos también presentaron una alta importancia en la dieta (IRI%=28.70%) (Tabla 4.3). Este esquema cambia marcadamente en las rayas maduras, donde la importancia de los peces y moluscos se incrementa (IRI%=85.36% e IRI%=12.72% para peces y moluscos respectivamente), mientras que la importancia de los crustáceos disminuye notoriamente (IRI%=1.90%) (Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Importancia de los grupos zoológicos presa de la raya picuda, discriminado por especie trófica (estado de madurez sexual) y para el total de la muestra. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IRI%: índice de importancia relativa porcentual (IRI%). Los agnatos fueron incluidos entre los peces para este análisis.

Grupo Zoológico	Inmaduro					Maduro					Total				
	n	N%	PH%	FO%	IRI%	n	N%	PH%	FO%	IRI%	n	N%	PH%	FO%	IRI%
Peces	258	31.35	78.43	73.29	65.89	218	64.69	76.82	88.54	85.36	476	41.03	77.29	78.99	75.12
Crustáceos	508	61.73	3.13	54.04	28.70	37	10.98	1.80	21.88	1.90	545	46.98	2.18	42.02	16.61
Moluscos	57	6.93	18.44	26.09	5.42	79	23.44	21.37	41.67	12.72	136	11.72	20.53	31.91	8.27
Anélidos	-	-	-	-	-	2	0.59	<0.01	2.08	0.01	2	0.17	<0.01	0.78	<0.01
Equinodermos	-	-	-	-	-	1	0.30	0.01	1.04	<0.01	1	0.09	<0.01	0.39	<0.01
Totales	823	100.00	100.00		100.00	337	100.00	100.00		100.00	1160	100.00	100.00		100.00

Los cambios observados en la dieta entre ejemplares inmaduros y maduros reflejan claramente una tendencia al incremento en éstos últimos del consumo de peces y moluscos en desmedro de los crustáceos. Estos cambios también están asociados a una modificación en la importancia de los grupos ecológicos de las presas. En las rayas inmaduras las presas bentónicas, demersales bentónicas y demersales pelágicas tienen importancias similares (Tabla 4.4), mientras que las rayas maduras muestran una tendencia al consumo de especies demersales pelágicas (Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Importancia de los grupos ecológicos de las presas de la raya picuda, discriminado por especie trófica (estado de madurez sexual) y para el total de la muestra. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IRI%: índice de importancia relativa porcentual (IRI%).

Grupo Ecológico	Inmaduro					Maduro					Total				
	n	N%	PH%	FO%	IRI%	n	N%	PH%	FO%	IRI%	n	N%	PH%	FO%	IRI%
Bentónico	440	53.46	4.15	52.17	31.92	79	23.44	11.55	38.54	11.12	519	44.74	9.43	47.08	25.21
Demersal bentónico	130	15.80	42.58	47.83	29.64	93	27.60	21.83	50.00	20.38	223	19.22	27.78	48.64	22.60
Demersal pelágico	147	17.86	47.03	50.31	34.67	160	47.48	66.41	72.92	68.47	307	26.47	60.86	58.75	50.72
Pelágico	97	11.79	4.87	20.50	3.63	4	1.19	0.20	3.13	0.04	101	8.71	1.54	14.01	1.42
No asignado	9	1.09	1.37	5.59	0.15	1	0.30	0.00	1.04	0.00	10	0.86	0.40	3.89	0.05
Totales	823	100.00	100.00		100.00	337	100.00	100.00		100.00	1160	100.00	100.00		100.00

Análisis de las tallas consumidas

Entre las especies presa más importantes, la merluza, la nototenia, el calamar común y el estomatópodo fueron, sin duda, consumidas por ambas especies tróficas (Tabla 4.2). El isópodo y el bogavante fueron consumidos sólo por las rayas picudas inmaduras. La anchoíta fue consumidas fundamentalmente por las rayas picudas inmaduras, mientras que la raneya fue consumida fundamentalmente por las rayas picudas maduras. El pulpo colorado fue consumido en forma exclusiva por las rayas picudas maduras (Tabla 4.2). Por estas razones, se estudiaron las posibles diferencias en las tallas consumidas para las cuatro primeras especies presa, analizándose para la muestra total la distribución de tallas de las cinco especies presa restantes.

Se encontraron diferencias significativas en las tallas de merluza ($U=1451$ $n_{\text{inmaduras}}=91$ $n_{\text{maduras}}=96$ $p<0.001$) (Fig. 4.3), nototenia ($U=1547$ $n_{\text{inmaduras}}=114$ $n_{\text{maduras}}=43$ $p<0.001$) (Fig. 4.4) y calamar común ($U=706.5$ $n_{\text{inmaduras}}=54$ $n_{\text{maduras}}=58$ $p<0.001$) (Fig. 4.5) consumidos por las rayas picudas inmaduras y maduras. En estos casos, siempre las presas consumidas por las rayas picudas inmaduras fueron de menor tamaño que las consumidas por los ejemplares maduros (Figs. 4.3, 4.4 y 4.5). Para el estomatópodo no se encontraron diferencias significativas entre las tallas consumidas por ambas especies tróficas ($U=706.5$ $n_{\text{inmaduras}}=11$ $n_{\text{maduras}}=19$ $p=0.576$) (Fig. 4.6).

El isópodo presentó una distribución de tallas unimodal, ubicándose la moda entre los 2.0 y 2.5 cm de largo total (Fig. 4.7). Por el contrario, el bogavante presentó una distribución de tallas bimodal, presentando la máxima moda entre los 0.9 y 1.0 cm de largo del cefalotórax y la segunda entre los 1.3 y 1.4 cm (Fig. 4.8).

La anchoíta presentó una distribución de tallas unimodal, siendo consumidas fundamentalmente entre los 14 y 18 cm de LT (Fig. 4.9). La raneya fue consumida fundamentalmente entre 20 y 25 cm de largo total, presentando también una distribución de tallas unimodal (Fig. 4.10).

Los ejemplares de pulpo colorado consumidos presentaron pesos húmedos estimados menores de 250 g, siendo los tamaños más frecuentes menores de 100 g (Fig. 4.11). Esta especie presa fue consumida exclusivamente por las rayas picudas maduras (Tabla 4.2).

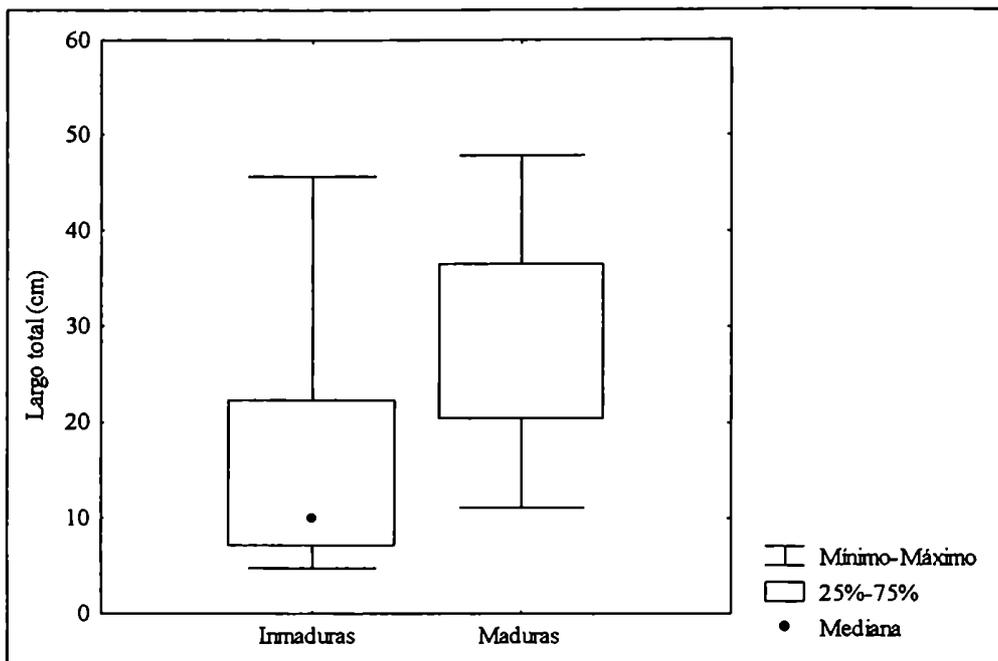


Figura 4.3. Gráficos de cajas (Box plots) del largo total de las merluzas *Merluccius hubbsi* consumidas por las rayas picudas inmaduras y maduras.

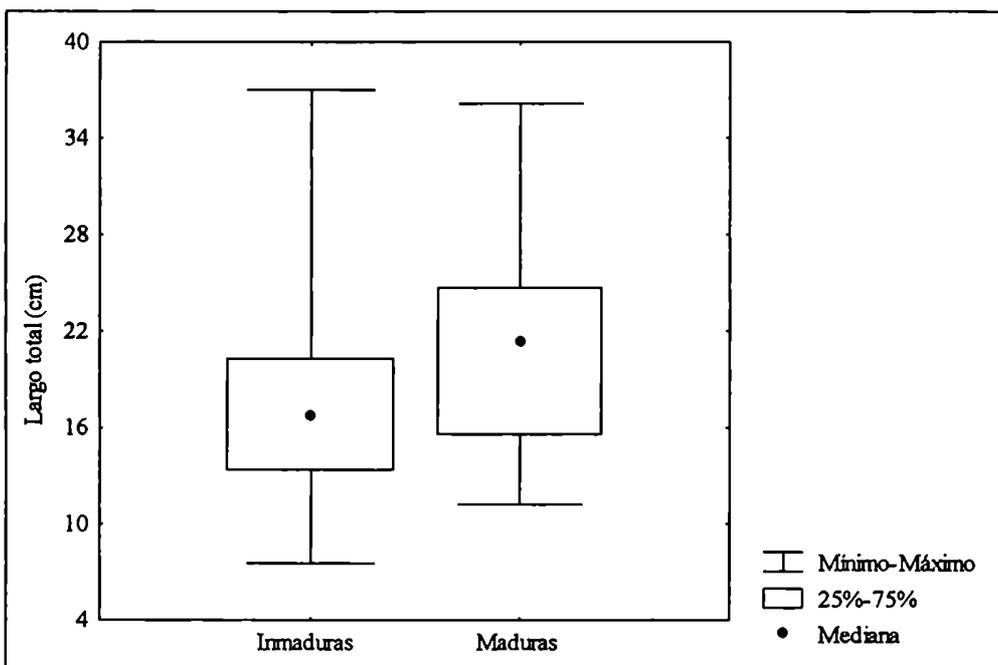


Figura 4.4. Gráficos de cajas (Box plots) del largo total de las nototeniás *Patagonotothen ramsayi* consumidas por las rayas picudas inmaduras y maduras.

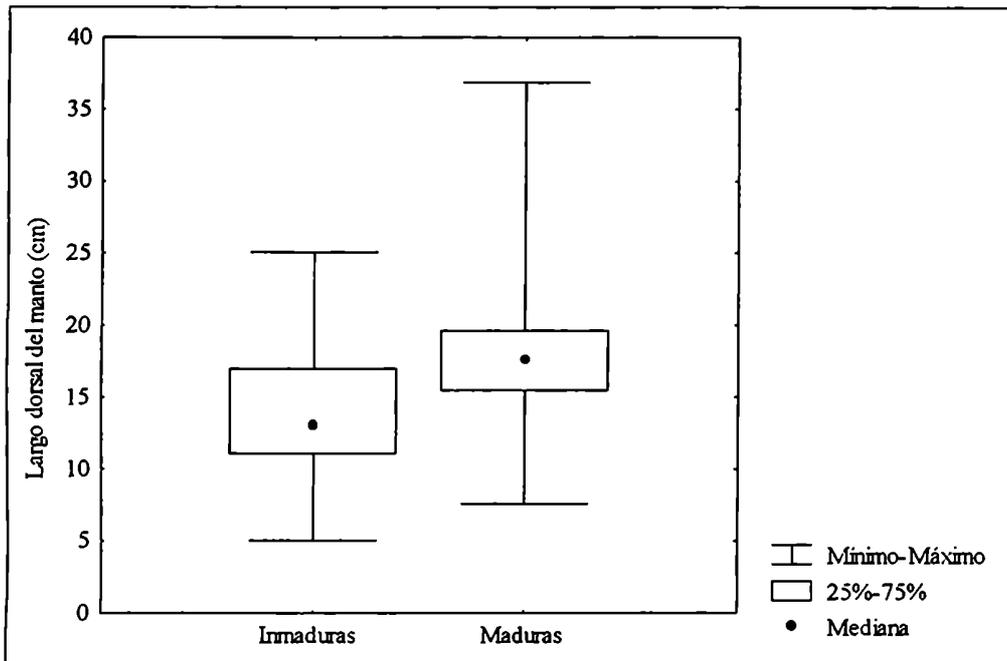


Figura 4.5. Gráficos de cajas (Box plots) del largo dorsal del manto de los calamares comunes *Illex argentinus* consumidos por las rayas picudas inmaduras y maduras.

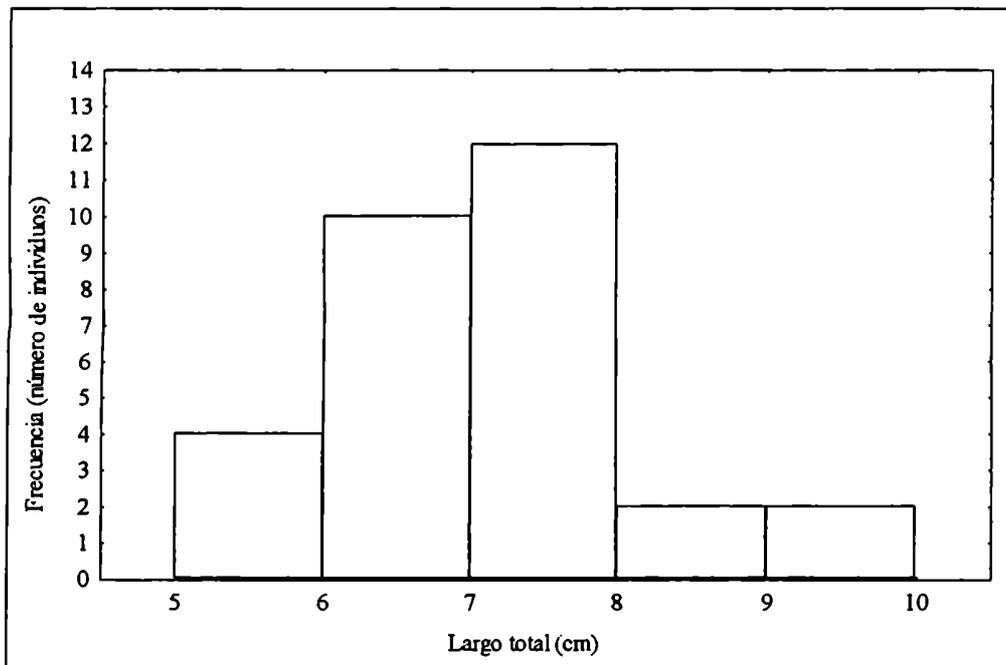


Figura 4.6. Distribución de frecuencias del largo total de los estomatópodos *Pterygosquilla armata* consumidos por las rayas picudas.

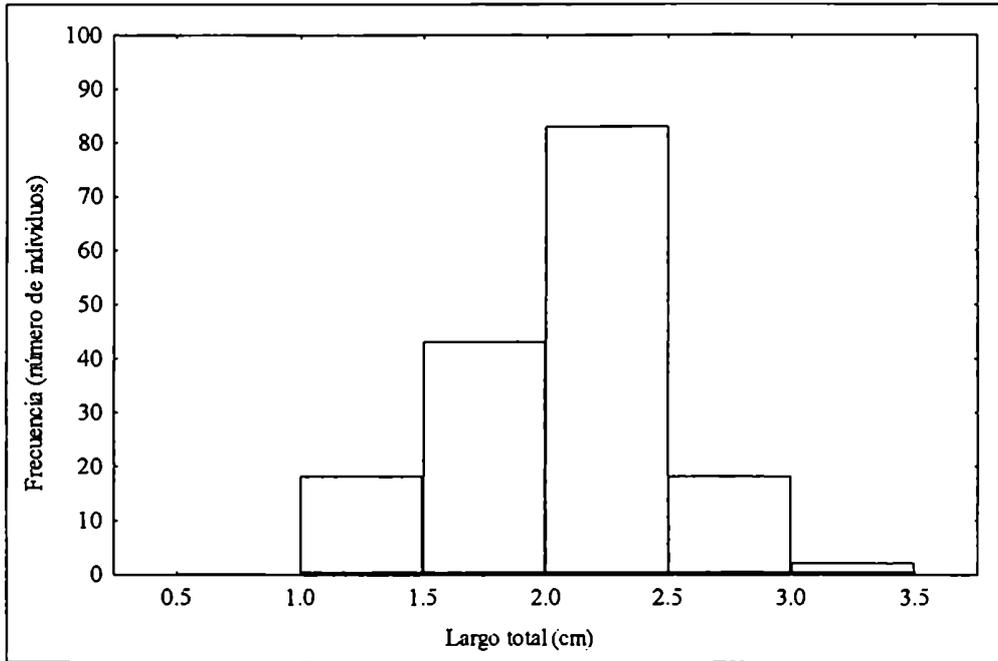


Figura 4.7. Distribución de frecuencias del largo total de los isópodos *Serolis schythei* consumidos por las rayas picudas inmaduras.

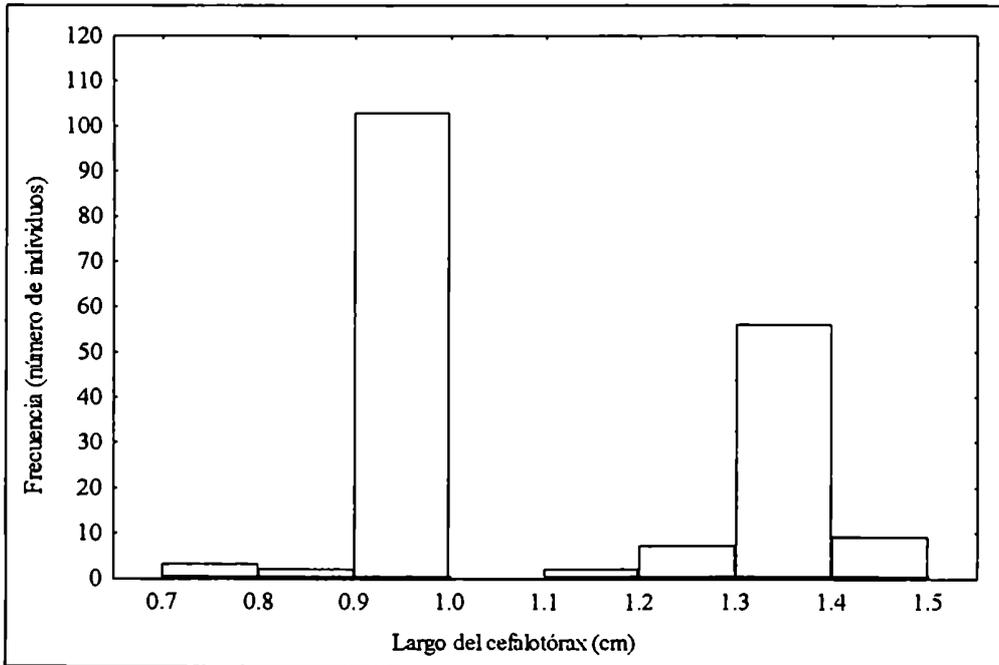


Figura 4.8. Distribución de frecuencias del largo del cefalotórax de los bogavantes *Munida spinosa* consumidos por las rayas picudas inmaduras.

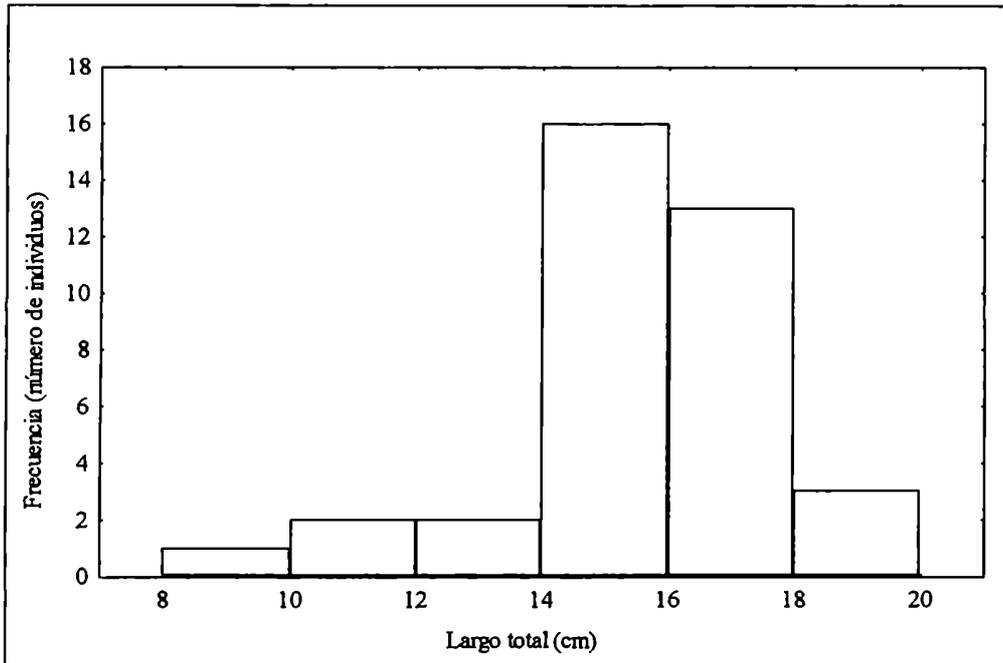


Figura 4.9. Distribución de frecuencias del largo total de las anchoítas *Engraulis anchoita* consumidas por las rayas picudas. Esta especie fue consumida fundamentalmente por las rayas picudas inmaduras.

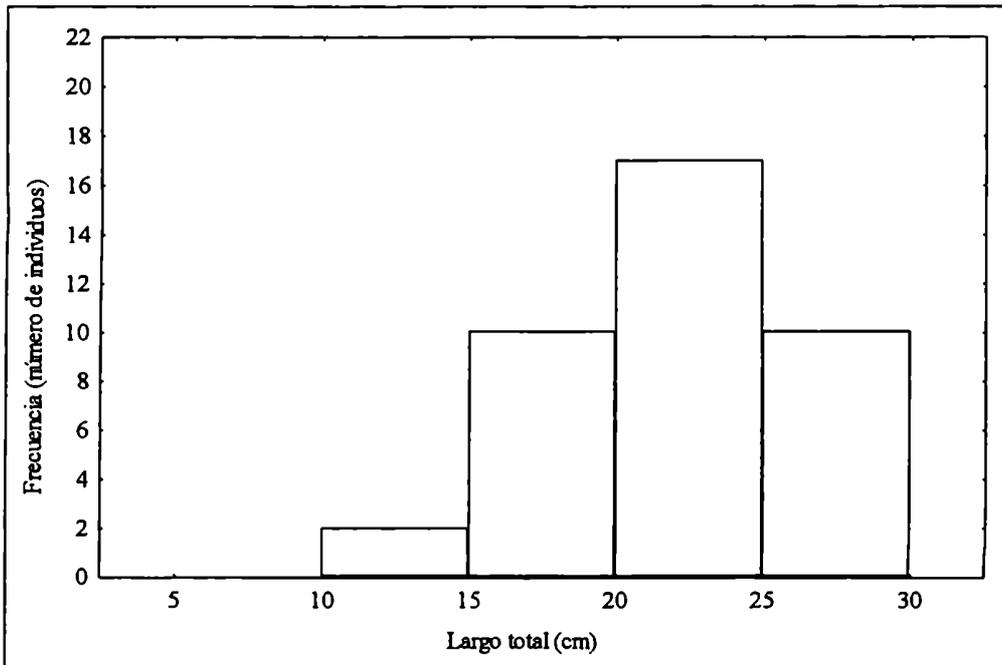


Figura 4.10. Distribución de frecuencias del largo total de las raneyas *Raneya brasiliensis* consumidas por las rayas picudas. Esta especie fue consumida fundamentalmente por las rayas picudas maduras.

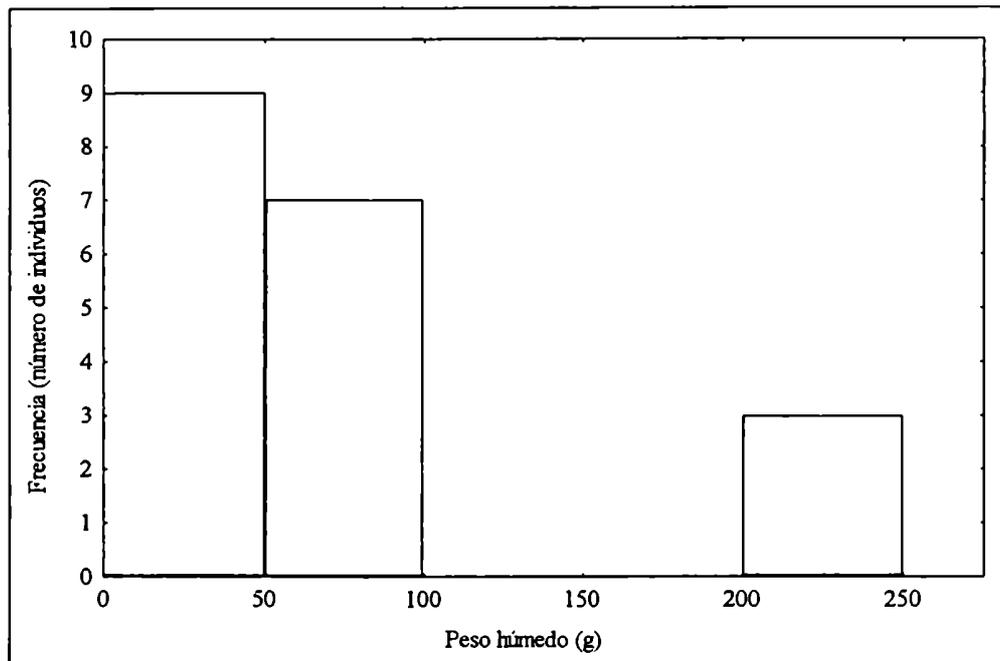


Figura 4.11. Distribución de frecuencias de peso húmedo de los pulpos colorados *Enteroctopus megalocyathus* consumidos por las rayas picudas maduras.

Relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas

Se encontró una correlación positiva y significativa entre el LT de las rayas picudas y el peso promedio de las presas en el estómago. Esta correlación fue significativa tanto para la muestra total ($r_s=0.699$ $n=252$ $p<0.001$) como para las rayas picudas inmaduras ($r_s=0.652$ $n=158$ $p<0.001$) y las maduras ($r_s=0.354$ $n=94$ $p<0.001$) separadamente. Si bien estas correlaciones indican que el tamaño promedio de las presas se incrementa con el tamaño del predador, los bajos valores de los coeficientes de correlación indican también una gran variabilidad en esta relación, haciéndose menos evidente en los ejemplares maduros (Fig. 4.12).

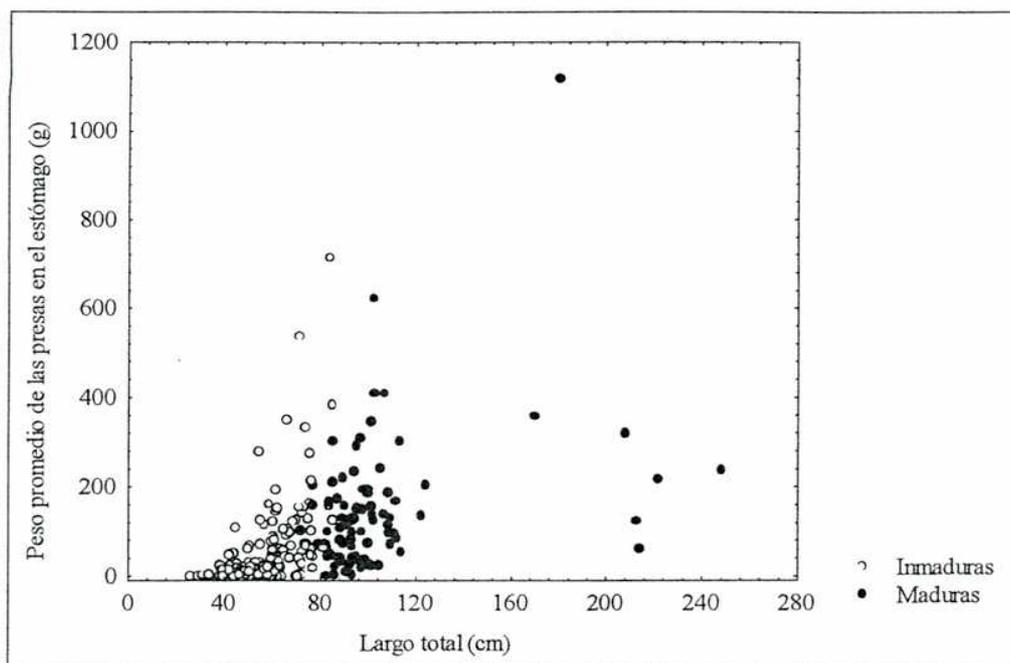


Figura 4.12. Relación entre el largo total de las rayas picudas y el peso promedio de las presas en el estómago discriminado por especies tróficas (inmaduras y maduras).

Discusión

En términos generales, la raya picuda puede caracterizarse como un predador generalista y de hábitos demersal-bentónicos, aunque es de destacarse su capacidad de predador activo evidenciada por el consumo de presas demersales-pelágicas como la merluza y el calamar común.

Los primeros antecedentes sobre estudios de la dieta de la raya picuda sugieren que los crustáceos son la componente fundamental de su dieta (Bahamonde, 1950; Olivier *et al.*, 1968). Sin embargo, esta caracterización de carcinófago para la raya picuda podría deberse a que los ejemplares utilizados en estos estudios no cubren la totalidad del rango de talla para la especie.

Bahamonde (1950) estudió un total de 26 ejemplares provenientes del sur de Chile ($41^{\circ}30'S-42^{\circ}S$) y el rango de talla de estos ejemplares fue de 27.5-65 cm de LT. Estas tallas corresponden a animales inmaduros. En estos ejemplares, el bogavante *Munida gregaria* constituyó el 83.78% en número, encontrándose también el isópodo *Serolis* sp. y estomatópodos (Bahamonde, 1950). Si bien en este trabajo se encontró que la nototenia y la merluza fueron las presas más importantes para las rayas inmaduras, los resultados de Bahamonde (1950) son coincidentes con este trabajo en el sentido que el isópodo *Serolis schythei* y el bogavante *Munida spinosa* fueron los crustáceos más importantes en la dieta de estas rayas. La baja importancia de los peces en la dieta de las rayas picudas estudiadas por Bahamonde (1950), los

cuales sólo alcanzan el 1.8% de la dieta, podría estar relacionada con la metodología utilizada. Si se considera sólo el N%, la dieta de las rayas inmaduras está dominada por los crustáceos (Tabla 4.3). Sin embargo, debe tenerse en cuenta que el utilizar sólo la abundancia numérica tiende a subestimar la importancia de las presas de mayor tamaño (Hyslop, 1980).

El primer antecedente sobre el análisis de la dieta de la raya picuda en la Argentina es el trabajo de Olivier *et al.* (1968). En este estudio, se evaluó en forma conjunta la dieta de *Raja flavirostris* y *Raja platana* Günther, 1880 colectadas en el área costera de Mar del Plata, pero no se discrimina la composición por especie de los 114 ejemplares utilizados ni se indican las tallas de estos. Además, no se indica la forma en que fue evaluada la importancia relativa de las presas (Olivier *et al.*, 1968), aunque es probable que se utilizara la abundancia numérica. En dicho estudio, los crustáceos constituyeron el 88% de la dieta, siendo el camarón *Artemisa longinaris* Bate, 1888, el camarón blanco *Peisos petrunkevitchi* Burkenroad, 1945 y el cangrejo *Corystoides chilensis* Milne Edwards & Lucas, 1844 las presas más importantes. Los peces, fundamentalmente la pescadilla *Cynoscion striatus* (Cuvier, 1829), representaron el 6.75% de la dieta. A la vista de los resultados obtenidos, es probable que la muestra estudiada por Oliver *et al.* (1968) estuviera compuesta por rayas inmaduras.

El otro antecedente del estudio de la alimentación de la raya picuda en la Argentina es el trabajo de García de la Rosa (1998). En este trabajo se analiza la dieta de esta especie a todo lo largo del litoral argentino y cubre prácticamente todo el rango de tallas de la especie. Los resultados obtenidos por García de la Rosa (1998) indican que en el norte y centro de Patagonia la dieta de la raya picuda se encuentra dominada por los bogavantes, aunque señala también que la merluza y la nototenia son presas importantes para la especie en el área.

Las mayores diferencias entre los resultados obtenidos por García del Rosa (1998) y los obtenidos en este trabajo son la mayor importancia de los bogavantes y la menor importancia de los peces, fundamentalmente la merluza y la nototenia, en la dieta de la raya picuda en el norte y centro de Patagonia. Sin embargo, si bien García de la Rosa (1998) estima la biomasa de las presas y calcula el IRI, gran parte de sus conclusiones se basan en el análisis de la FO% de los distintos grupos de presas. Asimismo, García de la Rosa (1998) analiza gran parte de su muestra a bordo. Esto hace que el análisis de los contenidos sea, dada las características propias del trabajo a bordo, menos exhaustivo que el análisis en laboratorio, donde hasta el fragmento más pequeño hallado en el contenido puede ser estudiado con detenimiento. De esta forma, es posible que, dado que los exoesqueletos de los crustáceos son muy evidentes en los contenidos y que el número mínimo de los peces muchas veces está dado por la presencia de huesos muy digeridos (traslúcidos, blandos como consecuencia de la digestión y difíciles de detectar

sin una búsqueda minuciosa) tales como dentarios y premaxilares, la presencia de peces sea menos detectada que la presencia de crustáceos cuando se trabaja a bordo. Además, García de la Rosa (1998) analizó algunas de sus muestras en laboratorio, pero estas fueron fijadas en formol 10%. En estos casos, es posible que restos de peces, tales como los otolitos, se disolvieran completamente, mientras que los restos de los crustáceos se conservaran adecuadamente. Estas diferencias metodológicas, junto con un análisis basado en su mayor parte en la comparación de las FO%, podría ser el motivo de las diferencias entre ambos estudios. Un resultado que respalda la hipótesis de que las diferencias entre este estudio y el de García de la Rosa (1998) se debe básicamente a diferencias metodológicas es que el 83.15% de los tractos digestivos analizados por García de la Rosa (1998) presentaron contenido, mientras que en este estudio esta cifra asciende al 93.8%.

Si este fuera el caso, sería importante desarrollar trabajos comparativos empleando ambas metodologías con el objetivo de determinar las potenciales fuentes de sesgo que cada una de ellas tiene. El trabajo a bordo de buques de investigación permite analizar un número mucho mayor de muestras que el trabajar con ejemplares que provienen de lances de pesca comerciales (muchas veces el tamaño de las muestras está restringido por la capacidad de almacenar muestras no comerciales en la bodega y, dado que la raya picuda tiene valor comercial, por una solución de compromiso con la tripulación del buque sobre cuantas rayas picudas se destinan para el análisis científico y cuantas se destinan a la captura comercial). Sin embargo, el realizar las necropsias y el análisis de los tractos digestivos en tierra permite un estudio más cuidadoso y no limitado por el tiempo en comparación con el que se realiza a bordo.

Otra posible razón para las diferencias encontradas entre este estudio y el de García de la Rosa (1998) podría estar asociada a un sesgo en la muestra analizada en este trabajo. En este caso, la muestra proviene de capturas incidentales en lances a merluza, por lo que el muestreo puede considerarse oportunista y sin un diseño previo. Por otra parte, la muestra analizada por García de la Rosa (1998) proviene de campañas de investigación pesquera dirigidas a la evaluación de abundancia de merluza realizadas por el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), realizadas en base a un muestreo pre-estratificado al azar en función de la batimetría, la latitud y las densidades de merluza obtenidas en campañas anteriores. Por lo tanto podría considerarse que las rayas capturadas en los lances comerciales dirigidos a merluza han consumido más merluza y sus especies asociadas que aquellas capturadas en lances al azar. Sin embargo, esta hipótesis no parece verse respaldada por los datos, ya que si se considera el peso húmedo estimado, la merluza representa el 70% del peso estimado en la muestra analizada por García de la Rosa (1998), mientras que en este estudio el PH% de la merluza en la muestra total representa el 46.60%. Por lo tanto, las diferencias en las conclusiones sobre la importancia de la

merluza se deben fundamentalmente a variaciones en la FO% y el N%, variables que podrían verse más afectadas por las diferencias metodológicas planteadas en el párrafo anterior.

Teniendo en cuenta lo expuesto y a pesar de las diferencias, los resultados obtenidos en ambos estudios son bastante coincidentes en algunos puntos centrales. García de la Rosa (1998) no detecta diferencias en la dieta entre los sexos, encuentra un incremento de la importancia de los peces a medida que las rayas crecen y una mayor importancia de los crustáceos en las rayas pequeñas.

En este sentido, García de la Rosa (1998) detecta, basándose en el análisis de las FO% de las presas, dos cambios en la dieta ("diet switching") de la raya picuda en función del LT. El primero de estos cambios se produciría alrededor de los 35 cm, donde la dieta pasa de ser casi exclusivamente carcinófaga a una dieta donde se incorporan los peces. El segundo de estos cambios se produciría alrededor de los 85 cm de LT, donde la dieta se vuelve predominantemente ictiófaga.

El primero de estos cambios, como tiene lugar dentro de la especie trófica identificada en este trabajo como "Rayas picudas inmaduras", no ha sido detectado. Sin embargo, el segundo cambio en la dieta coincide con la talla a partir de la cual ambos sexos son maduros sexualmente (intervalo de LT entre 85-100 cm, con marca de clase en 92.5 cm, Fig.4.2), aún teniendo en cuenta que la maduración sexual ocurre a tallas menores en los machos que en las hembras (Fig. 4.2). Por lo tanto, el cambio de la dieta detectado por García de la Rosa (1998) alrededor de los 85 cm de LT coincide con las especies tróficas determinadas en este trabajo y puede asociarse con la maduración sexual.

Si se analiza la importancia relativa de las presas en función de las clases de talla, puede distinguirse claramente el primer cambio en la dieta (Fig. 4.13). Sin embargo, el segundo cambio no se aprecia claramente. Esto podría deberse a que este cambio, al estar asociado a la madurez sexual y dadas las diferencias en las tallas de madurez de machos y hembras, se ve enmascarado al agrupar por clases de talla donde se incluyen ejemplares maduros e inmaduros (intervalo de LT de 70-85 cm con marca de clase en 77.5 cm) (Fig. 4.2).

Los cambios en la dieta (diet switching) son fenómenos ampliamente difundidos entre los peces, sin embargo no existen explicaciones únicas sobre las causas que lo provocan (Gerkin, 1994). En términos generales estos cambios suelen relacionarse con alteraciones en las condiciones ambientales o de los requerimientos energéticos de los individuos, donde el cambio de dieta se asocia a la optimización de la ecuación costo-beneficio relacionada con la energía neta obtenida de uno u otro tipo de dieta (Stephens y Krebs, 1986).

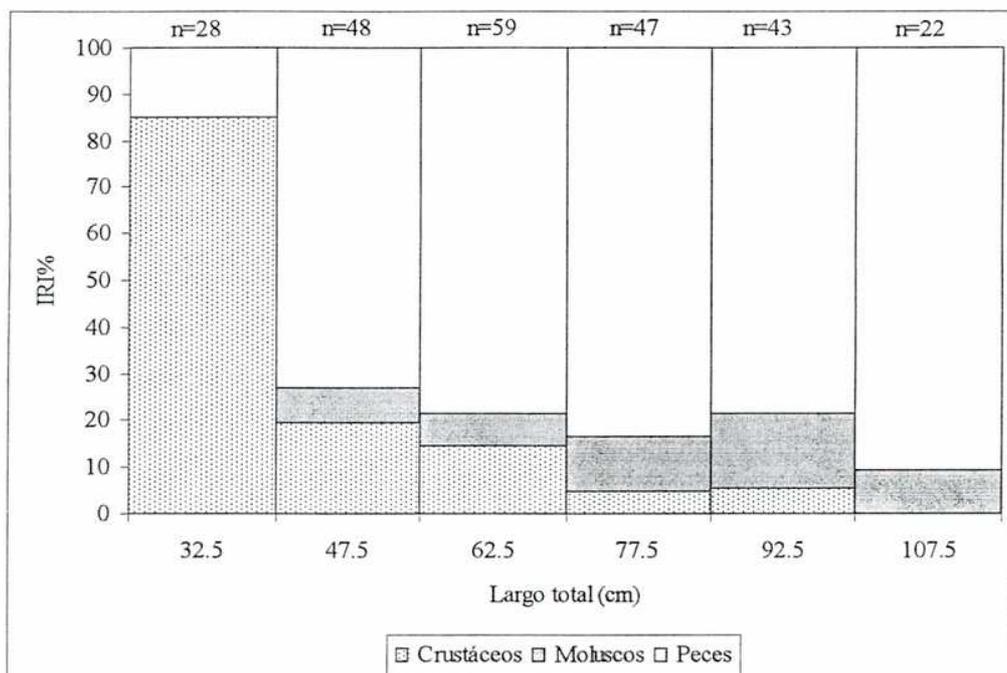


Figura 4.13. Importancia relativa de los grupos zoológicos presa de la raya picuda, calculado por clases de largo total. Se presentan los resultados sólo para aquellos intervalos de talla que presentan un tamaño muestral (n) razonable para este análisis, indicándose sobre cada columna el n en cada caso.

El aumento en la importancia de los peces en función de la clase de talla, pasando de una dieta con una componente carcinófaga importante a una dieta fundamentalmente ictiófaga ha sido descrito para otras especies del género *Raja* alrededor del mundo (Tyler, 1972; McEarchman *et al.*, 1976; Holden y Tucker, 1974; Ajayi, 1982; Templeman, 1982; Pedersen, 1995).

En el caso particular de la raya picuda, además del cambio de dieta, es necesario considerar la relación entre el tamaño de la presa y del predador. Los resultados obtenidos indican que las rayas más grandes tienden a alimentarse de presas más grandes. Más aún, las presas de las rayas inmaduras son fundamentalmente especies bentónicas y demersales bentónicas de pequeño tamaño como los isópodos y bogavantes entre los crustáceos y nototenias entre los peces. Las rayas maduras, no sólo consumen más peces y cefalópodos, sino que las especies consumidas más importantes son demersales-pelágicas como la merluza y el calamar común y son consumidas en tallas mayores.

Entonces, los cambios en la dieta de la raya picuda podrían relacionarse con dos factores diferentes. El primero de ellos sería el incremento de la capacidad predatora de la raya picuda a medida que crece. Esta especie parece alimentarse fundamentalmente de crustáceos durante las primeras etapas de su

desarrollo y, alrededor de los 35 cm de LT, comenzaría a incrementar la componente de peces en su dieta (Fig. 4.13). Podría sugerirse que este primer cambio en la dieta podría deberse a que a partir de los 35 cm, las rayas picudas comenzarían a capturar efectivamente peces de pequeño tamaño y movimientos lentos como las nototénias chicas y los juveniles de merluza (juveniles secundarios de pequeño tamaño).

El segundo cambio en la dieta puede asociarse claramente con la maduración sexual, basándose la alimentación de las rayas picudas maduras en peces y calamares de mayor tamaño. En este sentido, las tallas de merluza consumidas por las rayas picudas inmaduras corresponden a juveniles primarios y secundarios, mientras que las tallas consumidas por las rayas picudas maduras se corresponden con juveniles secundarios, preadultos y adultos (Angelescu y Prenski, 1987). Con referencia a los calamares comunes, las tallas consumidas por las rayas inmaduras se corresponden fundamentalmente con ejemplares juveniles, mientras que las consumidas por las rayas picudas maduras son básicamente calamares adultos, independientemente del stock desovante de calamar común del cual provengan estos ejemplares (Brunetti *et al.*, 1998). Asimismo, aquellos peces consumidos casi exclusivamente por las rayas inmaduras como la anchoíta fueron consumidos fundamentalmente en tallas menores de 18 cm de LT, mientras que aquellos peces consumidos casi exclusivamente por las rayas maduras como la raneya fueron consumidos fundamentalmente en tallas mayores de 15 cm de LT (Figs. 4.9 y 4.10).

Además, si bien los peces y cefalópodos más grandes podrían ser presas más difíciles de capturar debido a su mayor velocidad de natación en comparación con los crustáceos, su rendimiento energético es mayor (Prenski y Angelescu, 1993). De esta forma, este cambio de dieta no sólo implica un cambio en las especies consumidas, sino también un aumento en la calidad de la dieta, incrementándose la cantidad de energía obtenida por gramo de presa. Este tipo de cambios en la dieta suele vincularse con cambios en los requerimientos energéticos del predador como los que tienen lugar con la maduración sexual, y este parece ser el caso para la raya picuda.

Asimismo, este segundo cambio en la dieta implica un cambio en el dominio del ambiente en cuál se alimenta. Hasta la maduración sexual la dieta de esta especie está claramente asociada al fondo, mientras que luego de la madurez comienza a alimentarse con mayor intensidad de especies demersales pelágicas menos asociadas a este.

CAPÍTULO 5

ANÁLISIS DE LA DIETA DEL TIBURÓN ESPINOSO *Squalus acanthias*

El tiburón espinoso *Squalus acanthias* Linné, 1758 es una especie cosmopolita, considerada en la Plataforma Continental Argentina como una especie de amplia distribución (Menni y López, 1984). Además, es uno de los elasmobranquios más abundantes y frecuentes en el litoral argentino (Otero *et al.*, 1982; Angelescu y Prenski, 1987; Cousseau y Perrota, 1988), observándose sus mayores densidades en el norte y centro de Patagonia (García de la Rosa, 1998).

Esta especie es el tiburón más frecuente en las capturas incidentales de la pesquería de merluza *Merluccius hubbsi* Marini, 1933 en el norte y centro de Patagonia (LAMAMA, datos no publicados) y, junto con el gatuzo *Mustelus schmitti* Springer, 1939, es probablemente una de las especies de elasmobranquios más estudiadas en la Argentina (Menni, 1985; 1986; Menni *et al.*, 1986; García de la Rosa y Sánchez, 1997; García de la Rosa, 1998).

El tiburón espinoso es una especie vivípara y forma cardúmenes segregados por talla y sexo. La información sobre esta especie en aguas argentinas indica que las crías nacen con 21-28 cm de largo total (LT) (Menni, 1985; García de la Rosa, 1998). La talla máxima registrada para los machos es de 96 cm de LT, aunque en general los valores extremos registrados oscilan alrededor de los 80 cm (Menni, 1985; 1986; García de la Rosa, 1998). Para las hembras, la talla máxima es de 98 cm de LT y en general las longitudes extremas se acercan a este valor (Menni, 1985; 1986; García de la Rosa, 1998). Según Menni (1985) la talla mínima de madurez para los machos se encuentra alrededor de los 62 cm de LT, mientras que para las hembras esta talla es aproximadamente de 70 cm.

Existen diversos antecedentes del estudio de la dieta del tiburón espinoso en aguas argentinas. Menni (1986) indica que la merluza, el pampanito *Stromateus brasiliensis* Fowler, 1906 y la anchoíta *Engraulis anchoita* Hubbs & Marini, 1935 constituyen entre el 50 y el 100% de los ítems presa identificados, seguidos de restos de calamares y anémonas. Asimismo, presenta datos de 104 ejemplares, 66 de los cuales presentaron contenido, donde la merluza representó el 47.3%, restos de peces no identificados el 17.6%, los calamares el 12.2%, restos de crustáceos el 6.8%, la anchoíta el 5.4% y el pez gallo *Callorhynchus callorhynchus* (Linné, 1758) el 4.1%, observándose también pequeños porcentajes de acorazado *Agonopsis chiloensis* (Jenyns, 1842), abadejo *Genypterus blacodes* (Schneider, 1801) y lenguados. Estos porcentajes corresponden seguramente a la abundancia numérica (N%) de las presas.

Los trabajos más recientes sobre la alimentación del tiburón espinoso en la Argentina son los realizados por García de la Rosa y Sánchez (1997) y García de la Rosa (1998). El trabajo de García de la Rosa y Sánchez (1997) analiza la dieta del tiburón espinoso durante el invierno de 1994, cubriendo un rango de latitud entre los 34°47'S y los 47°S. El trabajo de García de la Rosa (1998), analiza los mismos datos pero complementados con más información proveniente de diversas campañas realizadas por el Instituto de Investigación y Desarrollo pesquero (INIDEP) entre los años 1985 y 1994 y cubriendo todo el litoral argentino. Estos estudios indican que en el norte y centro de Patagonia, la dieta del tiburón espinoso se basa fundamentalmente en el consumo de especies pelágicas y demersales pelágicas, caracterizando a esta especie como un predador generalista y oportunista. Las principales especies presa son el ctenóforo *Pleurobrachia pileus* O.F. Müller, 1776 la merluza y los calamares. Asimismo, encuentran diferencias en la alimentación entre sexos y detectan un cambio en la dieta alrededor de los 62 cm de LT, donde se incrementa la importancia de los peces y calamares y disminuye la importancia de los ctenóforos. Estas autoras sugieren que este cambio podría asociarse a la madurez sexual (García de la Rosa y Sánchez, 1997; García de la Rosa, 1998).

En este contexto, los objetivos de este capítulo son estudiar la dieta del tiburón espinoso en términos de importancia relativa de las presas y tallas consumidas y evaluar la existencia de potenciales diferencias en la dieta entre grupos biológicamente coherentes definidos en función del sexo y el estado de madurez sexual.

Materiales y Métodos

Características de la muestra

La muestra analizada estuvo constituida por 132 ejemplares. La mayor parte de los individuos analizados (n=121) provienen de capturas incidentales de lances comerciales dirigidos a merluza, aunque algunos ejemplares (n=11) provienen de capturas incidentales de lances comerciales dirigidos a langostino *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888). Estos ejemplares fueron colectados entre 1996 y 1998 entre los 41°S y los 46°S, capturándose la mayor parte de los ejemplares en profundidades entre los 50 y 100m (Fig. 5.1). Los ejemplares capturados en lances a merluza fueron conservados en hielo durante el embarque y hasta el momento de la disección. Esta tuvo lugar, en términos generales, dentro de los 4 días posteriores al desembarco de las muestras. Las muestras provenientes de lances a langostino fueron congeladas a bordo a -20°C y permanecieron congeladas hasta el momento de ser estudiadas.

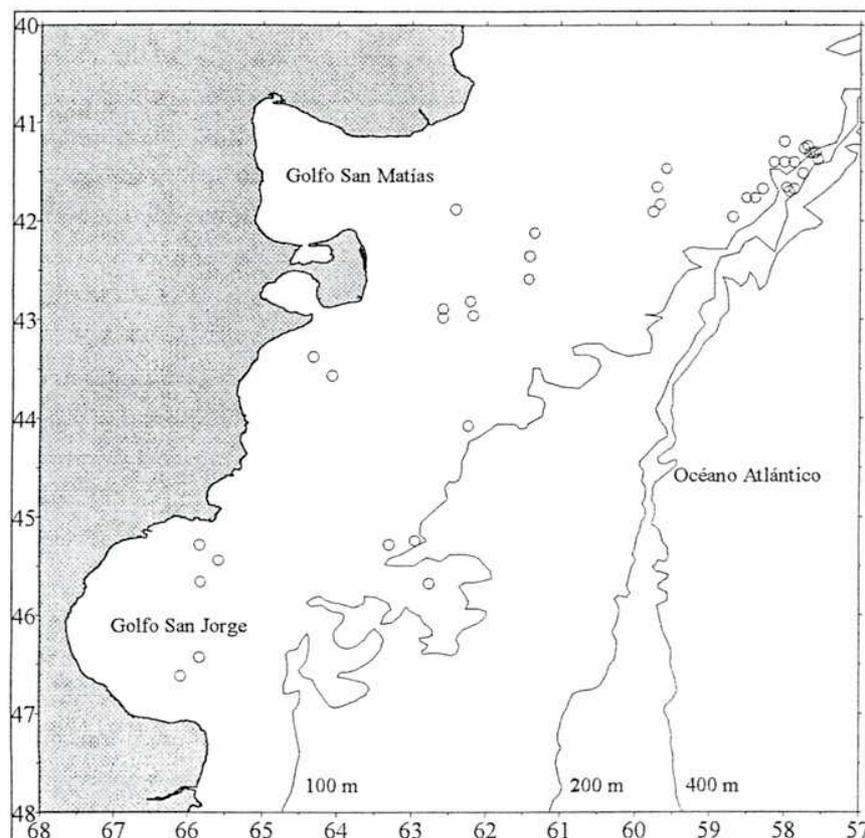


Figura 5.1. Sitios de muestreo de los tiburones espinosos *Squalus acanthias* analizados en este estudio.

En todos los casos en que fue posible se determinó el sexo y se tomó el LT en cm. El estado de madurez sexual fue determinado mediante el examen de los órganos reproductores. Para las hembras, se tuvo en cuenta la presencia de oocitos maduros y de embriones en el útero. Para los machos, se consideró la presencia de espermatozoides en improntas de epidídimo y el grado de calcificación de los mixopterigios (cláspers) (Holden, 1975; Pratt, 1979; Tanaka *et al.*, 1990; Peres y Vooren, 1991).

La muestra estuvo constituida por 9 machos inmaduros, 32 hembras inmaduras, 49 machos maduros y 43 hembras maduras (Fig. 5.2). El rango de tallas de la muestra estudiada fue de 36.1-94.7 cm de LT.

La hipótesis de que la proporción de sexos es 1:1 fue contrastada utilizando la prueba de Chi-cuadrado con corrección de Yates (Sokal and Rohlf, 1995). Este análisis fue realizado para la muestra total y para los ejemplares inmaduros y maduros separadamente. Asimismo, se utilizó esta prueba estadística para estudiar la homogeneidad entre los sexos en cuanto a su composición de ejemplares maduros e inmaduros.

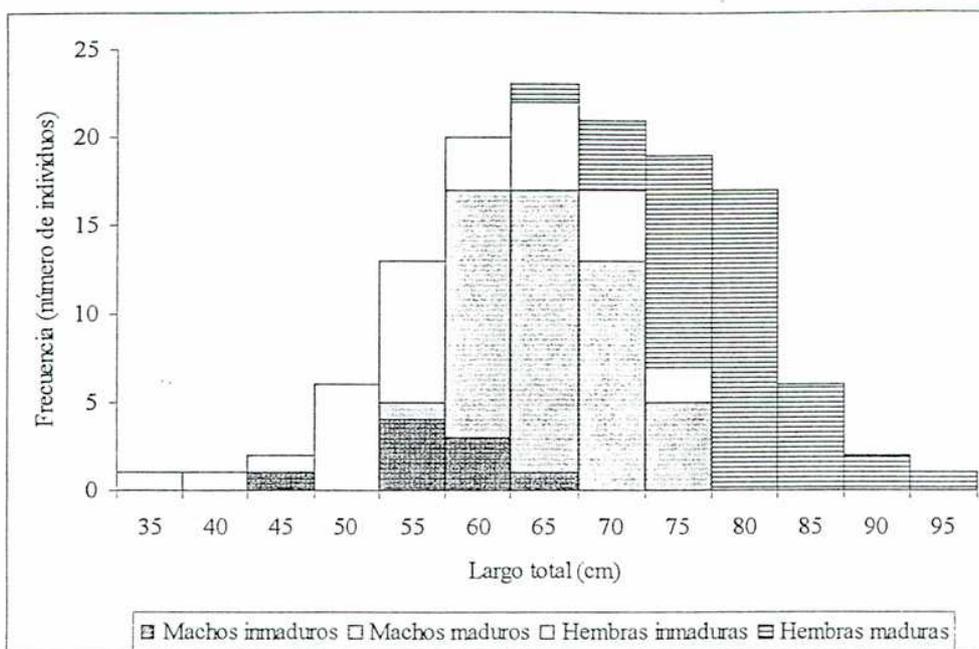


Figura 5.2. Distribución de frecuencias de largo total, discriminada por sexo y estado de madurez sexual, para la muestra analizada de tiburones espinosos *Squalus acanthias*.

Análisis de la dieta

Para el estudio de la dieta se analizaron los contenidos del tracto digestivo completo (estómago y válvula espiral). Los tractos digestivos fueron congelados a -20°C luego de la disección y hasta el momento del análisis. La separación de los restos hallados en los contenidos se realizó bajo chorro de agua, utilizándose una columna de tamices y bateas de decantación (ver Capítulo 1).

Se utilizaron los restos duros hallados en los contenidos para la identificación y cuantificación de las presas. La estimación de la talla y peso al momento de la ingesta de las diferentes presas fue realizada empleando regresiones alométricas o por comparación con material de referencia (ver Capítulo 1). En el caso del zooplancton gelatinoso (ctenóforos), este se encontró muy digerido, aunque fue posible en varias oportunidades distinguir su presencia y estimar el número de individuos. En estos casos, el peso de estas presas fue obtenido en forma directa, pesándose el material gelatinoso extraído del contenido. Para el zooplancton no gelatinoso (anfípodo hipérico *Themisto gaudichaudii* Guérin-Méneville, 1825), el peso fue estimado a partir del volumen de los individuos. El volumen de esta presas fue determinado por aproximación geométrica o por diferencias de volumen. En este último caso, las presas fueron secadas suavemente con papel tissue antes de proceder con la estimación del volumen.

La importancia relativa de las presas fue evaluada considerando las especies, los grupos zoológicos y los grupos ecológicos de las presas. Para este análisis se utilizó el índice de importancia relativa relativizado a 100% (IRI%) (ver Capítulo 1).

Determinación de especies tróficas

Debido al bajo número de machos inmaduros, se consideraron tres subconjuntos excluyentes para la determinación de potenciales especies tróficas. Estos grupos fueron ejemplares inmaduros, machos maduros y hembras maduras. Este análisis fue realizado empleando los índices de solapamiento general (GO) y de solapamiento específico (SO). Para ambos índices se puso a prueba la hipótesis nula del solapamiento completo empleando los estadísticos V y U para el GO y el SO respectivamente (ver Capítulo 1).

Los datos utilizados para el estudio del solapamiento trófico entre estos subconjuntos fueron las ocurrencias de aquellas presas que presentaron un IRI% mayor del 1% en la muestra total. A los efectos del cálculo, cuando una especie presa presentó en alguno de los subconjuntos considerados una ocurrencia igual a cero, esta ocurrencia fue reemplazada por el valor 0.0000001.

Las diferencias en las tallas consumidas de las presas más importantes por parte de las especies tróficas identificadas fueron estudiadas empleando el análisis unifactorial por rangos de Kruskal-Wallis y contrastes múltiples (ver Capítulo 1).

Relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas

La relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas fue estudiada empleando el coeficiente de correlación de Spearman (r_s) entre el LT de los tiburones espinosos y el peso promedio de las presas en el estómago (ver Capítulo 1). Esta relación fue analizada para la muestra total y para cada una de las especies tróficas identificadas.

Resultados

Características de la muestra

La muestra estudiada presentó una distribución de tallas unimodal, encontrándose la moda en los 65 cm de LT (Fig. 5.2). El rango de tallas encontrado para los machos inmaduros fue de 44.5-63.7 cm de LT, mientras que el rango observado para las hembras inmaduras fue de 36.1-75.6 cm de LT. Para los

ejemplares maduros, el rango de tallas encontrado para los machos fue de 57.5-76.8 cm de LT, mientras que para las hembras fue de 66.5-94.7 cm de LT.

La proporción de sexos no difirió significativamente del 1:1 tanto en la muestra total (Chi-cuadrado=0.74 gl=1 p=0.390) como para los tiburones espinosos maduros (Chi-cuadrado=0.09 gl=1 p=0.768). Sin embargo, esta proporción difirió significativamente en los ejemplares inmaduros (Chi-cuadrado=5.34 gl=1 p=0.021), siendo en este caso la proporción sexual de 3.55:1 a favor de las hembras. Asimismo, ambos sexos fueron heterogéneos en cuanto a su composición de ejemplares maduros e inmaduros (Chi-cuadrado=10.07 gl=1 p=0.0015), siendo mayor la proporción de ejemplares inmaduros observada en las hembras que la observada en los machos.

Del total de tractos digestivos analizados, el 90.91% presentó restos de alimento. Considerando los grupos definidos en función del sexo y el estado de madurez sexual, se encontraron vacíos un tracto digestivo de machos inmaduros, 3 de hembras inmaduras, 4 de machos maduros y 4 de hembras maduras. Los restos de alimento hallados en los contenidos presentaron variados niveles de digestión, hallándose frecuentemente desde presas muy poco digeridas hasta elementos sueltos y desarticulados en un mismo tracto digestivo.

Determinación de especies tróficas

Considerando la muestra total, sólo 7 especies presa presentaron valores de IRI% mayores al 1%. Estas fueron, en orden de importancia, el calamar común *Illex argentinus* Castellanos, 1960, la merluza, los ctenóforos, la nototenia *Patagonotothen ramsayi* (Regan, 1913), los peces no identificados, la anchoíta y la raneya *Raneya brasiliensis* (Kaup, 1856). Utilizando las ocurrencias de estas presas se estudiaron las potenciales diferencias en la dieta entre los tiburones espinosos inmaduros, los machos maduros y las hembras maduras.

Los resultados obtenidos con ambos índices de solapamiento indican que existen diferencias significativas en la dieta entre los tres subconjuntos definidos (Tabla 5.1). Por esta razón, estos tres subconjuntos fueron considerados como especies tróficas para los análisis posteriores.

Tabla 5.1. Análisis de solapamiento trófico entre las principales fuentes de variación analizadas (sexo y estado de madurez). GO: índice de solapamiento general, GOa: índice de solapamiento general ajustado, V: estadístico para poner a prueba la hipótesis nula $GO=1$, gl: grados de libertad, p: probabilidad asociada al estadístico obtenido, SOik: solapamiento específico del grupo i sobre el grupo k, U: estadístico para poner a prueba la hipótesis nula $SOik=1$. Se indica entre paréntesis (#) para cada subconjunto analizado el número de ocurrencias de las 7 especies presa consideradas para el análisis.

Índice de solapamiento general					
Fuente de variación	GO	GOa	V	gl	p
Sexo y estado de madurez	0.856	0.783	51.013	12	<0.001

Índice de solapamiento específico						
Fuente de variación	i	k	SOik	U	gl	p
Sexo y estado de madurez	Inmaduros (48)	Machos maduros (52)	0.622	45.623	6	<0.001
	Inmaduros (48)	Hembras maduras (64)	0.522	62.327	6	<0.001
	Hembras maduras (64)	Inmaduros (48)	0.061	357.1	6	<0.001
	Hembras maduras (64)	Machos maduros (52)	0.012	560.940	6	<0.001
	Machos maduros (52)	Inmaduros (48)	0.797	23.638	6	<0.001
	Machos maduros (52)	Hembras maduras (64)	0.652	44.549	6	<0.001

Importancia relativa de las presas

El espectro trófico del tiburón espinoso estuvo constituido por 26 especies presa, 11 especies de peces, 6 de moluscos y 6 de crustáceos, además de ctenóforos, hidrozoos y anélidos (Tabla 5.2). La colección total estuvo compuesta por un total de 278 presas individuales y representó un peso total estimado de 17.92 kg. Los ctenóforos no pudieron ser identificados al nivel específico debido al grado de digestión que presentaron, pero podría tratarse de la especie *Pleurobrachia pileus*, de acuerdo a los antecedentes existentes sobre el consumo de esta especie por parte del tiburón espinoso (García de la Rosa y Sánchez, 1997; García de la Rosa, 1998).

Los tiburones espinosos inmaduros presentaron un espectro trófico de 10 especies presa. De estas presas, la más importante fue el calamar común, seguida por los ctenóforos y la merluza, todas con valores de IRI% superiores al 10%. Además de estas tres especies presa, sólo los peces no identificados y el anfípodo *Themisto gaudichaudii* presentaron valores de IRI% mayores del 1% (Tabla 5.2). La colección analizada proveniente de los ejemplares inmaduros estuvo constituida por 78 ítems presa y representó un peso total estimado de 2.03 kg.

Los machos maduros presentaron un total de 15 especies presa. La presa dominante fue el calamar común con un IRI% de 58.76%, seguida de la merluza y la nototenia con valores muy similares de IRI% alrededor del 14%. Las otras presas que presentaron valores de IRI% mayores del 1% fueron los ctenóforos y los peces no identificados (Tabla 5.2). Esta colección estuvo compuesta por 80 presas individuales y representó un peso total estimado de 5.21 kg.

Las hembras maduras presentaron un espectro trófico de 15 especies presa, siendo el calamar común la presa más importante con un IRI% de 65.42% (Tabla 5.2). La segunda presa en orden de

importancia fue la merluza con un IRI% de 15.16%, seguida por la anchoíta, la raneya y la nototenia con valores de IRI% entre 4 y 7%. Además de las ya mencionadas, sólo el pulpo colorado *Enteroctopus megalocyathus* alcanzó un IRI% mayor del 1% (Tabla 5.2). La colección analizada estuvo constituida por 120 presa individuales y representó un peso total de 10.68 kg.

El calamar común fue la especie presa más importante para los tiburones espinosos inmaduros, machos maduros y hembras maduras. Sin embargo, considerando los grupos zoológicos, son los peces el grupo presa más importante, alcanzando siempre valores de IRI% que superaron el 50% (Tabla 5.3).

Los tiburones espinosos inmaduros presentaron como grupos zoológicos presa más importantes a los peces y moluscos (Tabla 5.3). Sin embargo, los ctenóforos también presentaron una alta importancia en la dieta, alcanzado un IRI% de 18.03% (Tabla 5.3).

En los machos maduros, se mantienen los peces y moluscos como los grupos zoológicos presa más importantes (Tabla 5.3). Asimismo, se observa una disminución en la importancia de los ctenóforos (Tabla 5.3).

En las hembras maduras la importancia de los ctenóforos disminuye aún más, siendo este grupo zoológico presa casi despreciable en la dieta de esta especie trófica (Tabla 5.3). Los peces y los moluscos continúan siendo los grupos zoológicos presa más importantes (Tabla 5.3).

En términos de los grupos ecológicos de las presas, se observa que las especies demersales pelágicas son las presas más importantes para las tres especies tróficas discriminadas (Tabla 5.4). Sin embargo, se observa en los ejemplares inmaduros una mayor importancia de las presas pelágicas y muy bajas importancias de las presas demersales bentónicas y bentónicas (Tabla 5.4). Este panorama cambia para los machos y hembras maduros, donde disminuye la importancia de las presas pelágicas, haciéndose más relevantes las presas demersales bentónicas y bentónicas (Tabla 5.4). Estos resultados indican claramente que luego de la madurez sexual, independientemente del sexo, los tiburones espinosos cambian el dominio del ambiente donde se alimentan, pasando de una mayor vinculación con el dominio pelágico a una mayor asociación con el dominio demersal.

Tabla 5.2. Importancia de las presas del tiburón espinoso, discriminado por especie trófica y para el total de la muestra. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, P11%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IR1%: índice de importancia relativa porcentual (IR%).

Especies presa	Inmaduros				Machos maduros				Hembras maduras				Total						
	n	N%	PH%	FO%	IR1%	n	N%	P11%	FO%	IR1%	n	N%	P11%	FO%	IR1%				
Peces																			
<i>Merluccius hubbsi</i>	10	12.82	31.22	19.44	17.21	11	13.75	21.58	17.78	13.72	19	15.83	14.11	33.33	15.16				
<i>Patagonotothen ramsayi</i>	2	2.56	4.84	5.56	0.83	12	15.00	13.52	22.22	13.84	12	10.00	8.74	15.38	4.38				
Peces no identificados	9	11.54	5.72	25.00	8.67	7	8.75	2.46	15.56	3.81	3	2.50	1.20	7.69	0.43				
<i>Engraulis anchoita</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18	15.00	3.76	23.08	6.58				
<i>Raneya brasiliensis</i>	1	1.28	1.37	2.78	0.15	-	-	-	-	-	13	10.83	6.93	17.95	4.84				
<i>Stromateus brasiliensis</i>	-	-	-	-	-	1	1.25	6.39	2.22	0.37	1	0.83	4.25	2.56	0.20				
<i>Paralichthys isosceles</i>	-	-	-	-	-	1	1.25	5.25	2.22	0.32	-	-	-	-	-				
Rayas no identificadas	-	-	-	-	-	1	1.25	2.30	2.22	0.17	-	-	-	-	-				
<i>Austrolycus latinctus</i>	1	1.28	0.59	2.78	0.10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
<i>Prionotus nudigula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.83	0.56	2.56	0.05				
<i>Porichthys porosissimus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.83	0.47	2.56	0.05				
Moluscos																			
<i>Illex argentinus</i>	14	17.95	51.11	30.56	42.42	24	30.00	45.66	35.56	58.76	38	31.67	48.32	53.85	65.42				
<i>Enteroctopus megalocyalthus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	2.50	10.08	7.69	1.47				
<i>Loligo gahi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	2.50	1.01	7.69	0.41				
Nudibranchios	1	1.28	0.49	2.78	0.10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
<i>Loligo saipaulensis</i>	-	-	-	-	-	1	1.25	0.55	2.22	0.09	-	-	-	-	-				
<i>Semirossa tenera</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.83	0.05	2.56	0.03				
Crustáceos																			
<i>Themisto gaudichaudii</i>	17	21.79	0.17	5.56	2.45	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
Crustáceos no identificados	5	6.41	0.00	2.78	0.36	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
Cangrejos	-	-	-	-	-	2	2.50	0.87	4.44	0.33	-	-	-	-	-				
<i>Munida spinosa</i>	-	-	-	-	-	2	2.50	0.13	4.44	0.25	1	0.83	0.01	2.56	0.03				
<i>Serolis schylliei</i>	-	-	-	-	-	4	5.00	0.01	2.22	0.24	-	-	-	-	-				
<i>Pleoticus muelleri</i>	-	-	-	-	-	1	1.25	0.04	2.22	0.06	1	0.83	0.01	2.56	0.03				
Ctenóforos	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
? <i>Pleurobrachia pileus</i>	18	23.08	4.48	50.00	27.70	11	13.75	1.06	24.44	7.91	5	4.17	0.51	12.82	0.91				
Cnidarios	-	-	-	-	-	1	1.25	0.02	2.22	0.06	-	-	-	-	-				
Hidrozoos	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
Anélidos	-	-	-	-	-	1	1.25	0.17	2.22	0.07	-	-	-	-	-				
<i>Aphrodita</i> sp	-	-	-	-	-	1	1.25	0.17	2.22	0.07	-	-	-	-	-				
Totales	78	100.00	100.00	100.00	100.00	80	100.00	100.00	100.00	100.00	120	100.00	100.00	100.00	100.00	278	100.00	100.00	100.00

Tabla 5.3. Importancia de los grupos zoológicos presa del tiburón espinoso, discriminado por especie trófica y para el total de la muestra. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, P1%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IR1%: índice de importancia relativa porcentual (IR1%).

Grupo zoológico	Inmaduros				Machos maduros				Hembras maduras				Total							
	n	N%	P1%	FO%	IR1%	n	N%	P1%	FO%	IR1%	n	N%	P1%	FO%	IR1%	n	N%	P1%	FO%	IR1%
Peces	23	29.49	43.74	52.78	50.56	33	41.25	51.50	60.00	61.67	68	56.67	40.01	79.49	54.05	124	44.60	43.77	64.17	56.71
Moluscos	15	19.23	51.60	30.56	28.32	25	31.25	46.21	37.78	32.43	45	37.50	59.45	66.67	45.46	85	30.58	54.71	45.00	38.38
Ctenóforos	18	23.08	4.48	50.00	18.03	11	13.75	1.06	24.44	4.01	5	4.17	0.51	12.82	0.42	34	12.23	1.12	28.33	3.78
Crustáceos	22	28.21	0.17	8.33	3.09	9	11.25	1.05	13.33	1.82	2	1.67	0.02	5.13	0.06	33	11.87	0.34	9.17	1.12
Anélidos	-	-	-	-	-	1	1.25	0.17	2.22	0.04	-	-	-	-	-	1	0.36	0.05	0.83	0.00
Cnidarios	-	-	-	-	-	1	1.25	0.02	2.22	0.03	-	-	-	-	-	1	0.36	0.01	0.83	0.00
Totales	78	100.00	100.00	100.00	100.00	80	100.00	100.00	100.00	100.00	120	100.00	100.00	100.00	100.00	278	100.00	100.00	100.00	100.00

Tabla 5.4. Importancia de los grupos ecológicos de las presas del tiburón espinoso, discriminado por especie trófica y para el total de la muestra. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IR1%: índice de importancia relativa porcentual (IR1%).

Grupo ecológico	Inmaduros				Machos maduros				Hembras maduras				Total							
	n	N%	PH%	FO%	IR1%	n	N%	PH%	FO%	IR1%	n	N%	PH%	FO%	IR1%	n	N%	PH%	FO%	IR1%
Bentónico	1	1.28	0.49	2.78	0.06	12	15.00	8.75	20.00	6.28	6	5.00	11.12	12.82	1.77	19	6.83	9.23	12.50	2.28
Demersal bentónico	4	5.13	6.80	11.11	1.49	13	16.25	13.56	22.22	8.76	27	22.50	15.72	30.77	10.08	44	15.83	14.08	21.67	7.36
Demersal pelágico	24	30.77	82.33	47.22	60.10	37	46.25	74.18	48.89	77.87	61	50.83	67.68	79.49	80.70	122	43.88	71.23	58.33	76.31
Pelágico	35	44.87	4.65	55.56	30.96	11	13.75	1.06	24.44	4.79	23	19.17	4.28	35.90	7.21	69	24.82	3.38	37.50	12.02
No asignado	14	17.95	5.72	27.78	7.40	7	8.75	2.46	15.56	2.31	3	2.50	1.20	7.69	0.24	24	8.63	2.08	16.67	2.03
Totales	78	100.00	100.00	100.00	100.00	80	100.00	100.00	100.00	100.00	120	100.00	100.00	100.00	100.00	278	100.00	100.00	100.00	100.00

Análisis de las tallas consumidas

Se estudiaron las diferencias en las tallas consumidas del calamar común, la merluza, la nototenia y los ctenóforos debido a que estas presas fueron consumidas claramente por al menos dos de las tres especies tróficas definidas.

Se encontraron diferencias significativas en las tallas de calamar común consumidos por las tres especies tróficas definidas ($H=7.873$ $n=75$ $p=0.019$). Empleando los contrastes, se encontró que las tallas de los calamares comunes consumidos por los ejemplares inmaduros fueron significativamente diferentes de las consumidas por las hembras maduras ($\epsilon=17.068$ $n_{\text{Imm}}=14$ $n_{\text{HembMad}}=38$ Valor crítico=16.312). Las otras comparaciones resultaron no significativas (Inmaduros vs Machos maduros: $\epsilon=5.574$ $n_{\text{Imm}}=14$ $n_{\text{MachMad}}=23$ Valor crítico=17.686; Machos maduros vs Hembras maduras: $\epsilon=11.493$ $n_{\text{MachMad}}=23$ $n_{\text{HembMad}}=38$ Valor crítico=13.784).

Los ejemplares inmaduros consumieron calamares comunes en un rango de 0.97-22 cm de largo dorsal del manto (LDM), siendo la media (\pm desvío estándar) de 13.00 ± 6.78 cm ($n=14$). Los machos maduros consumieron a esta especie en un rango de 4.80-25 cm de LDM, siendo la media de 15.74 ± 5.17 cm ($n=23$). Las hembras maduras consumieron calamares comunes en un rango de 6.99-25 cm de LDM y con una media de 18.13 ± 3.98 cm ($n=38$) (Fig. 5.3).

No se encontraron diferencias en las tallas consumidas de merluza ($H=4.023$ $n=35$ $p=0.134$) y nototenia ($H=1.008$ $n=26$ $p=0.604$). En el caso de los ctenóforos tampoco se hallaron diferencias ($H=5.422$ $n=34$ $p=0.066$), aunque en este caso se utilizó para el análisis el peso húmedo de las presas registrado en los contenidos.

La merluza fue consumida en un rango de 6-40 cm de largo total (LT). Esta especie presa presentó una distribución de tallas unimodal, hallándose la moda entre los 20 y 30 cm de LT (Fig. 5.4). La talla media de merluza fue de 20.68 ± 8.66 cm de LT ($n=35$).

La nototénias fueron consumidas por el tiburón espinoso en un rango de 7-26 cm de LT, aunque la mayor parte de estas se encontró entre los 15 y 25 cm de LT (Fig. 5.5). La media de las nototénias consumidas fue de 19.03 ± 4.29 cm de LT ($n=26$).

Los ctenóforos consumidos por el tiburón espinoso presentaron en su mayor parte pesos menores a los 10 g (Fig. 5.6), siendo la media del peso húmedo de 5.91 ± 3.80 g ($n=34$). Sin embargo, al ser estos

pesos tomados directamente de los restos hallados, los valores deben estar necesariamente subestimados como consecuencia de la digestión.

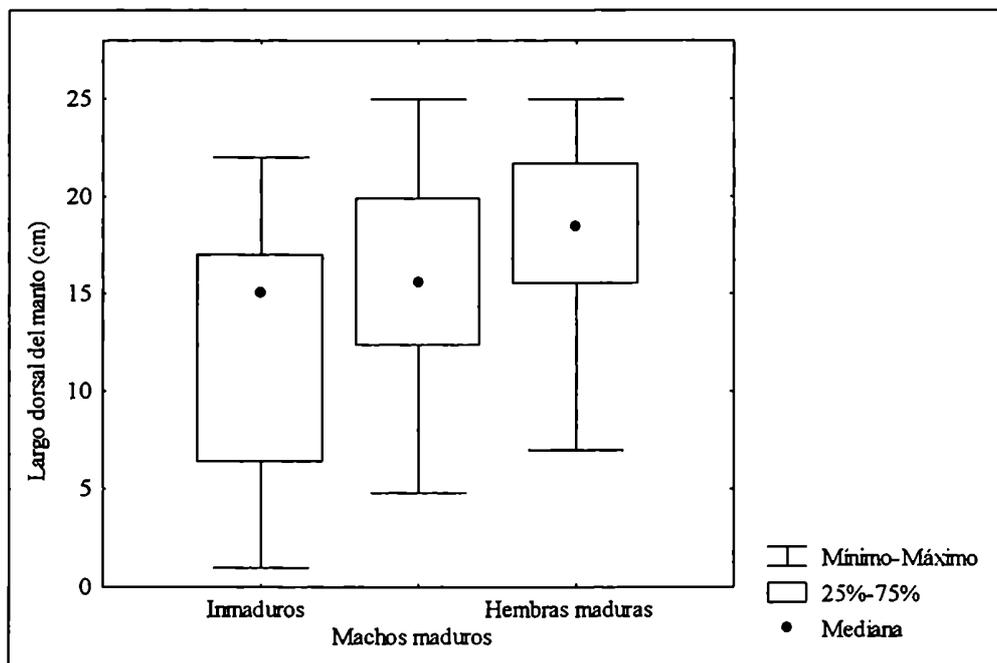


Figura 5.3. Gráficos de cajas (box plots) del largo dorsal del manto de los calamares comunes *Illex argentinus* consumidos por los tiburones espinosos inmaduros, los machos maduros y las hembras maduras.

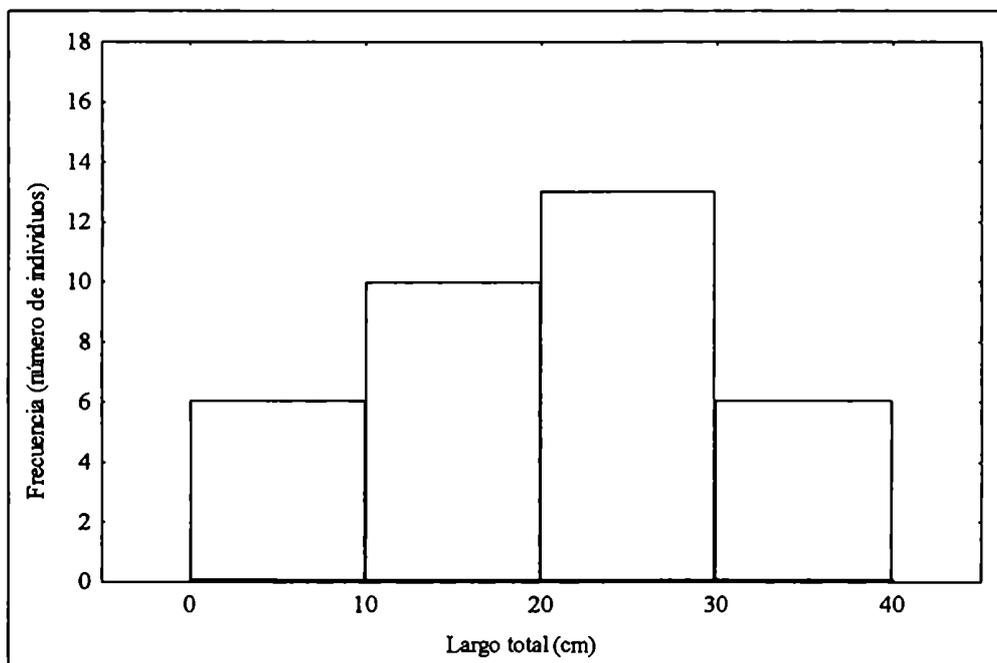


Figura 5.4. Distribución de frecuencias de largo total de las merluzas *Merluccius hubbsi* consumidas por los tiburones espinosos.

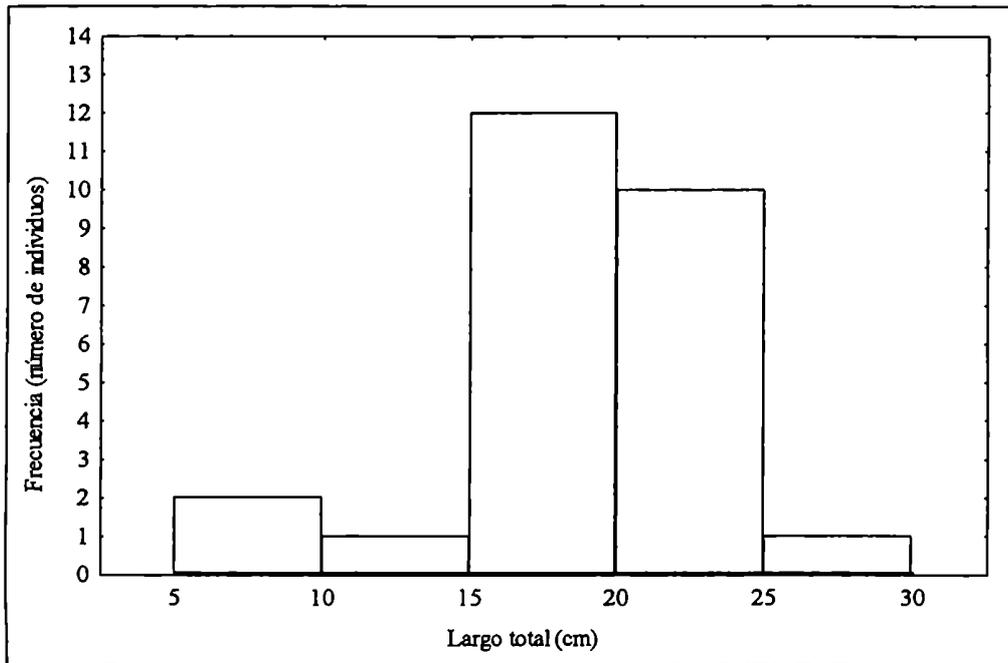


Figura 5.5. Distribución de frecuencias de largo total de las nototeniás *Patagonotothen ramsayi* consumidas por los tiburones espinosos.

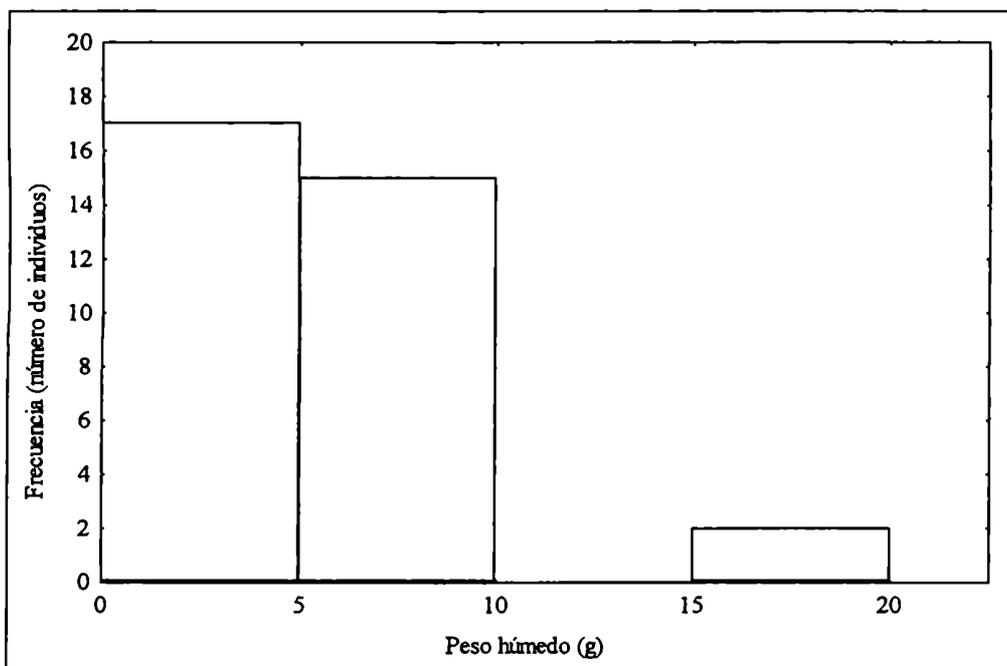


Figura 5.6. Distribución de frecuencias de peso húmedo de los ctenóforos *?Pleurobrachia pileus* consumidos por los tiburones espinosos.

La anchoíta fue consumida exclusivamente por las hembras maduras de tiburón espinoso, siendo el rango de tallas de 12-17.71 cm de LT. Esta especie presentó una media de 14.83 ± 1.87 cm de LT ($n=18$), siendo consumida fundamentalmente en tallas mayores de 14 cm de LT (Fig. 5.7). Por otra parte, la raneya fue consumida fundamentalmente por las hembras maduras, presentando un rango de tallas de 13.59-28.29 cm de LT y un LT medio de 20.70 ± 5.46 cm ($n=14$).

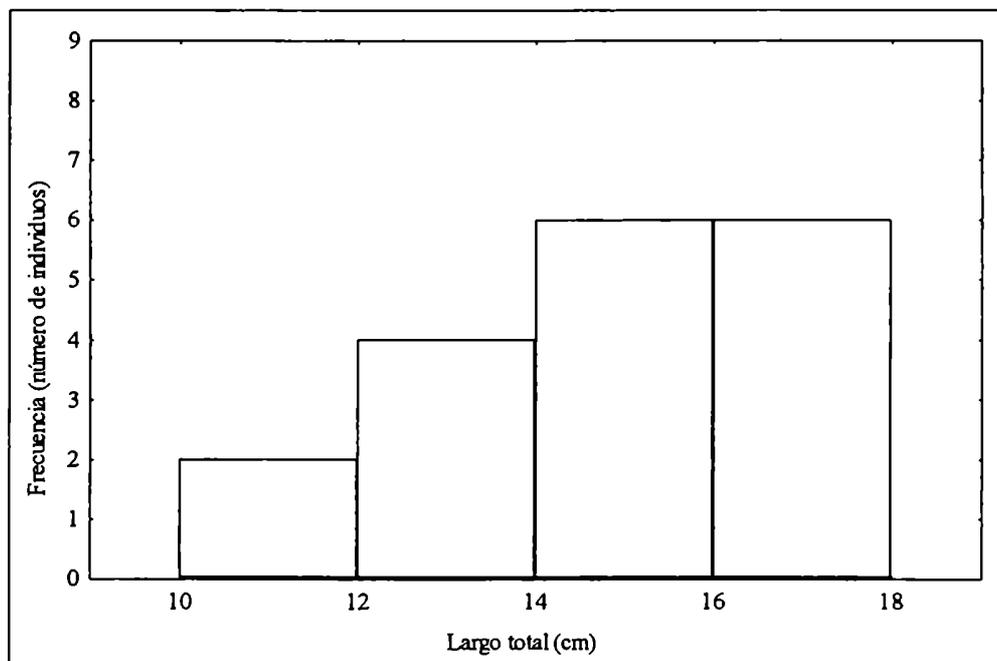


Figura 5.7. Distribución de frecuencias de talla de las anchoítas *Engraulis anchoita* consumidas por las hembras maduras de tiburón espinoso.

Relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas

Considerando la muestra total se encontró una correlación positiva y significativa entre el tamaño de los tiburones espinosos y el peso promedio de las presas en el estómago ($r_s=0.421$ $n=104$ $p<0.001$). Sin embargo, al realizar este análisis para cada una de las tres especies tróficas definidas no se encontraron correlaciones significativas para ninguna de ellas (Inmaduros: $r_s=0.221$ $n=33$ $p=0.218$; Machos maduros: $r_s=0.291$ $n=34$ $p=0.095$; Hembras maduras: $r_s=0.125$ $n=34$ $p=0.459$). Asimismo, la baja correlación hallada para la muestra total indica claramente que esta relación presenta una gran dispersión (Fig. 5.8).

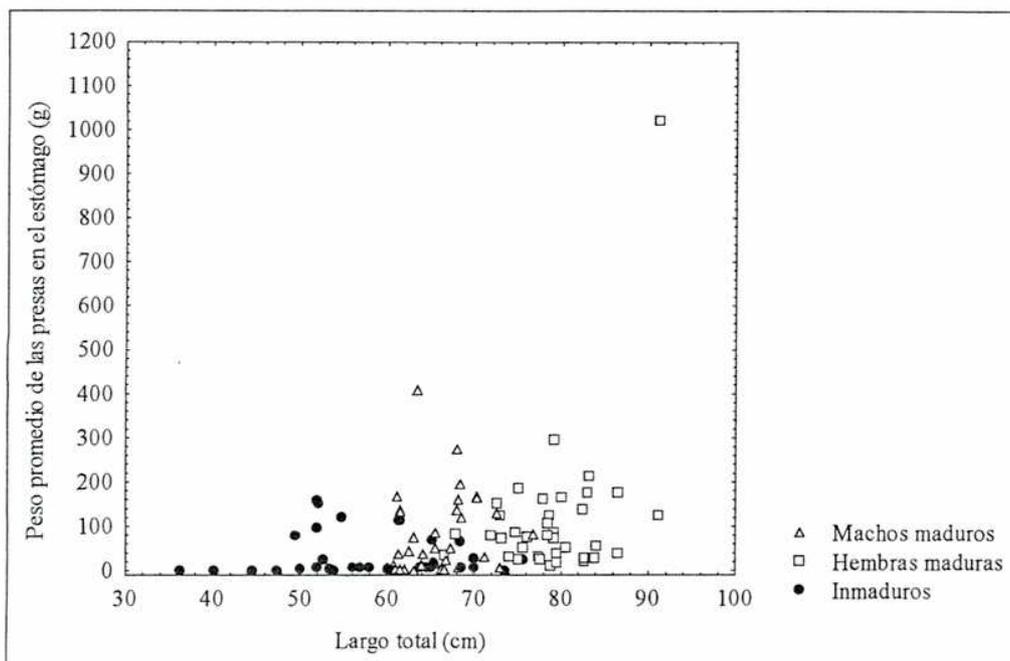


Figura 5.8. Relación entre el largo total de los tiburones espinosos y el peso promedio de las presas en el estómago, discriminado por especies tróficas (ejemplares inmaduros, machos maduros y hembras maduras).

Discusión

Los resultados obtenidos permiten confirmar el carácter de predador generalista y oportunista del tiburón espinoso. Sus presas principales, como el calamar común y la merluza, son especies abundantes en el norte y centro de Patagonia y son consideradas clave en la dinámica de esta comunidad (Otero *et al.*, 1982; Angelescu y Prenski, 1987, Prenski y Angelescu, 1993; Brunetti *et al.*, 1998).

Además, estos resultados permiten discriminar tres especies tróficas en *Squalus acanthias*: los animales inmaduros, los machos maduros y las hembras maduras. Estas especies tróficas implican diferencias en diversos sentidos. En primera instancia, marcan una diferencia en la dieta entre los sexos (debe recordarse que los ejemplares inmaduros no fueron analizados por sexo debido al pequeño tamaño muestral de los machos inmaduros). Esta diferencia es coincidente con lo publicado por otros autores para esta especie en la Argentina (García de la Rosa y Sánchez, 1997; García de la Rosa, 1998) y podría deberse, entre otras razones, a la formación de cárdumenes segregados por talla y sexo que esta especie presenta (Menni, 1985; García de la Rosa, 1998).

En otro sentido, estas especies tróficas marcan una diferencia en la dieta entre animales inmaduros y animales maduros. Analizando la FO% de las presas, García de la Rosa y Sánchez (1997) detectan un cambio de dieta alrededor de los 62 cm de LT, sugiriendo que este cambio podría deberse a la madurez

sexual. Estas autoras fundamentan esta hipótesis en la talla mínima de madurez estimada para los machos en 62 cm de LT (Menni,1985). Sin embargo, García de la Rosa (1998) indica que la talla mínima de hembras con embriones en el útero fue de 70 cm de LT, coincidiendo así con Menni (1985) quien indica que todas las hembras examinadas por encima de esta talla presentaron oocitos con diámetros mayores de 1 mm. Aún así, tanto García de la Rosa y Sánchez (1997) como García de la Rosa (1998) no analizan las diferencias en la dieta teniendo en cuenta directamente el estado de madurez sexual. Los resultados obtenidos en este trabajo indican que las tallas mínimas de madurez para machos y hembras fueron de 57.5 cm y 66.5 cm de LT para machos y hembras respectivamente. Teniendo en cuenta que el análisis realizado por García de la Rosa y Sánchez (1997) donde se detecta el cambio en la dieta no se discrimina por sexos y que el promedio de las tallas mínimas de madurez para ambos sexos encontradas en este trabajo da como resultado exactamente 62 cm, puede concluirse claramente que el cambio en la dieta detectado alrededor de dicha talla esta asociado a la madurez sexual de los tiburones espinosos.

Por otra parte, las tres especies tróficas identificadas implican rangos de talla diferentes. Los ejemplares inmaduros presentan un LT medio (\pm desvío estándar) de 57.66 ± 8.68 cm ($n=40$), siendo esta medida de 65.83 ± 4.63 cm ($n=49$) para los machos maduros y de 78.82 ± 5.91 cm ($n=43$) para las hembras maduras. Para la muestra total se encuentra una correlación baja pero significativa entre el LT de los tiburones espinosos y el peso promedio de las presas. Esta correlación sugeriría que existe una tendencia hacia el consumo de presas más grandes en los tiburones espinosos a medida que crecen. Si bien esta tendencia no parece ser muy marcada, no podría descartarse que, asociado a este proceso, se produzcan modificaciones en la composición de la dieta. De esta forma, las diferencias en la dieta entre las especies tróficas identificadas podrían estar, al menos en parte, influenciadas por el crecimiento en tamaño del predador.

En este sentido, la importancia relativa de los grupos zoológicos presa muestra claramente una tendencia a la disminución de la importancia de los ctenóforos desde los ejemplares inmaduros hasta las hembras maduras. Esta tendencia estaría asociada a un cambio en el dominio del ambiente donde se alimentan, pasando de ser predadores mayormente pelágicos a predadores demersales. En el caso de las hembras, esta tendencia se ve incrementada puesto que especies bentónicas como el pulpo colorado alcanza valores de IRI% mayores del 1%. Este tipo de cambios coincide con lo encontrado tanto para ésta como para otras poblaciones del tiburón espinoso (Jones y Geen, 1977; García de la Rosa y Sánchez, 1997; García de la Rosa, 1998).

Asimismo, las tallas consumidas de calamar común reflejan también este cambio de hábitat trófico. El calamar común modifica su distribución vertical a lo largo de su ontogenia (Brunetti *et al.*, 1998). Las

paralarvas y juveniles son epiplanctónicos, comenzando a adquirir un comportamiento batipelágico entre los 9 y 16 cm de LDM. A partir de los 18 cm de LDM se encuentran completamente adaptados a este modo de vida, distribuyéndose en la columna de agua durante la noche y estando más asociados al fondo durante las horas de luz (Brunetti *et al.*, 1998). Las tallas consumidas por los ejemplares inmaduros corresponden fundamentalmente a calamares juveniles de hábitos mayormente pelágicos, mientras que las tallas consumidas por los machos y hembras maduros se corresponden en su mayor parte con calamares de hábitos batipelágicos. Los tiburones espinosos estudiados fueron capturados durante el día. Además, el variable grado de digestión de las presas halladas en un mismo estómago sugiere claramente que esta especie se alimenta en forma continua, aunque presenta picos de alimentación en ciertos rangos horarios (García de la Rosa y Sánchez, 1997; García de la Rosa, 1998). Por lo tanto, las diferentes tallas de calamar común consumidas por las especies tróficas estarían asociadas al dominio del ambiente donde estos ejemplares habrían sido capturados.

Sin embargo, para la merluza y la nototenia no se encuentran diferencias en las tallas consumidas por las diferentes especies tróficas. En el caso de la merluza, las tallas consumidas corresponden a juveniles primarios, juveniles secundarios, preadultos y adultos. De estos grupos, sólo los juveniles primarios (4-12 cm de LT) presentan hábitos típicamente pelágicos, mientras que el resto presenta el patrón típico de migración vertical que caracteriza a la especie (Angelescu y Prenske, 1987). Teniendo en cuenta que la mayor parte de las merluzas consumidas por el tiburón espinoso son juveniles secundarios (13-30 cm de LT), es probable que la ausencia de diferencias en las tallas consumidas esté vinculada con el consumo de esta especie en el dominio demersal. Asimismo, la nototenia es una especie demersal bentónica y es consumida fundamentalmente por los machos y hembras maduros.

Debe destacarse que cuando se analiza la relación entre el tamaño del predador y el de sus presas, discriminado por especie trófica, no se encuentran correlaciones significativas. Aún más, la correlación significativa obtenida para la muestra total podría deberse al consumo de calamares comunes, ya que esta especie presa fue la más importante para las tres especies tróficas y la que presentó en términos generales las mayores abundancias numéricas.

Por lo tanto, considerando todo lo anterior, las diferencias en la dieta entre las especies tróficas probablemente se encuentren más asociadas a la segregación sexual que presenta el tiburón espinoso, a los mayores requerimientos energéticos como consecuencia de la maduración sexual y a un cambio en el dominio del ambiente donde estos grupos se alimentan, que como consecuencia de un crecimiento en la talla del predador.

Con referencia a las especies presa más importantes, deben señalarse las diferencias encontradas entre este trabajo y los antecedentes más recientes. De acuerdo a los estudios de García de la Rosa y Sánchez (1997) y García de la Rosa (1998), la merluza es la presa más importante para el tiburón espinoso en el norte y centro de Patagonia. Asimismo, estos estudios indican la alta importancia de los ctenóforos para los ejemplares de pequeño tamaño (inmaduros) y el incremento de merluza y calamar común en los individuos de tallas grandes (maduros). En este trabajo, el calamar común fue la presa más importante para el tiburón espinoso, seguido de la merluza y apareciendo los ctenóforos como una presa importante de los ejemplares inmaduros.

Sobre la menor importancia de los ctenóforos hallada en este estudio en comparación con los trabajos previos (García de la Rosa y Sánchez, 1997; García de la Rosa, 1998), esto se debe claramente a un problema metodológico. Esta presa se digiere rápidamente (Arai, 1988) y, al analizar los contenidos de los tractos digestivos luego de ser congelados, es seguro que su aparición en los estómagos está subestimada. Aún más, dado que los pesos de estas presas no fueron reconstruidos al momento de la ingesta, el PH% también está subestimado.

Los ctenóforos constituyen una presa relevante de los ejemplares inmaduros del tiburón espinoso y su presencia en la dieta ha sido descripta para diversas poblaciones (Jones y Geen, 1977; García de la Rosa y Sánchez, 1997; García de la Rosa, 1998). Sin embargo, el aporte energético que este tipo de dieta puede representar es motivo de debate. La información disponible indica que tanto ctenóforos como cnidarios pelágicos podrían aportar suficiente cantidad de carbono como para permitir la subsistencia y, dada la baja movilidad de estas especies, los costos energéticos de la búsqueda, captura y manipuleo de la presa sería sustancialmente menor que para cualquier otro tipo de presa (Arai, 1988, Ates, 1988). Por lo tanto, la predación sobre ctenóforos sería, al menos, una alternativa trófica importante ante bajas abundancias de otras presas energéticamente más rendidoras (Arai, 1988).

La inversión observada en la importancia de la merluza y el calamar común puede deberse a varias causas. En primer lugar, la discusión planteada en el capítulo anterior sobre las diferencias metodológicas entre los estudios previos (García de la Rosa y Sánchez, 1997; García de la Rosa, 1998) y este trabajo puede ser responsable, al menos en parte, de las diferentes conclusiones obtenidas. Sin embargo, las diferencias en el tratamiento de las muestras puede afectar en mayor medida cuando se evalúa la importancia de los crustáceos frente a los peces y parece poco probable que pueda influir demasiado cuando se analiza la importancia de los peces frente a los cefalópodos. Esto se debe a que los restos de calamares, tanto gladios (plumas) como picos, son estructuras muy conspicuas en los contenidos y no sería factible que su presencia pasara desapercibida aún realizando un análisis rápido del contenido. Además,

los restos duros de los cefalópodos no se ven afectados si se fija el contenido en formol 10%. Por lo tanto, estas diferencias deberían tener, en principio, un origen distinto de las observadas para la raya picuda.

Además, la naturaleza de los resultados es marcadamente diferente de la observada para la raya picuda. Los ejemplares estudiados en este trabajo fueron capturados en su mayor parte en lances comerciales a merluza. Por lo tanto, si existiera un sesgo asociado a la procedencia de los animales estudiados, sería de esperar que la importancia de la merluza fuera mayor en este estudio que en los trabajos de García de la Rosa y Sánchez (1997) y García de la Rosa (1998), donde los individuos fueron obtenidos mediante un diseño de muestreo pre-estratificado al azar realizado en campañas de investigación pesquera del INIDEP. Sin embargo, los resultados obtenidos indican que la importancia de la merluza como presa fue menor en este trabajo.

Teniendo en cuenta que las áreas de muestreo cubren aproximadamente la misma zona y que el estudio de García de la Rosa (1998) abarca también muestreos a lo largo de todo el año, no parecería en principio que las diferencias encontradas pudieran estar asociadas a diferencias en las áreas o momentos de muestreo. La dieta de los tiburones espinosos analizados en este trabajo es similar a la encontrada por García de la Rosa (1998) en la Zona Común de Pesca (ZCP) y sur bonaerense. En esta área, el calamar común fue la presa más importante ($FO\%=20\%$ y $PH\%\approx 35\%$; Fig.2.1 en García de la Rosa, 1998), seguido por la merluza ($FO\%=17\%$ y $PH\%\approx 30\%$; Fig. 2.1 en García de la Rosa, 1998). García de la Rosa (1998) asocia estas diferencias entre la ZCP y el norte y centro de Patagonia a la mayor disponibilidad de merluza en esta última área durante todo el año.

En este sentido, los ejemplares de tiburón espinoso estudiados por García de la Rosa (1998) fueron capturados entre 1985 y 1994, mientras que los utilizados en este trabajo fueron capturados entre 1996 y 1998, aunque la mayor parte de estos fueron obtenidos entre 1997 y 1998. Asimismo, la abundancia de merluza ha disminuido drásticamente desde 1987 hasta 1998 como consecuencia de la sobrepesca. Las estimaciones de abundancia para 1987 indicaban que el stock de merluza era de 2.52 millones de toneladas, mientras que las estimaciones obtenidas para 1993 arrojan una cifra de 1.99 millones de toneladas y, de acuerdo a un modelo de simulación donde se proyectan las capturas de 1996 para los siguientes años, la biomasa de merluza para 1998 rondaría en 1.53 millones de toneladas (Bezzi *et al.*, 1994; Bambill *et al.*, 1996; Koen Alonso *et al.*, 1998). Por lo tanto, el incremento del consumo de calamar común en el norte y centro de Patagonia podría estar asociado a una disminución de la disponibilidad ambiental de la merluza.

Si este fuera el caso, se consolida aún más la caracterización de predador generalista y oportunista del tiburón espinoso, el cuál estaría mostrando una plasticidad trófica que le permite utilizar aquellos recursos que son más abundantes y frecuentes en el momento, área y dominio del ambiente donde se alimenta.

CAPÍTULO 6

ANÁLISIS DE LA DIETA DE LA TONINA OVERA *Cephalorhynchus commersonii* Y EL TIBURÓN VITAMÍNICO *Galeorhinus galeus*

La tonina overa *Cephalorhynchus commersonii* (Lacépede, 1804) es un delfín de hábitos mayormente costeros que habita aguas templado frías de Sudamérica y aguas subantárticas. Su rango de distribución en Sudamérica abarca desde la boca del Río de la Plata hasta Tierra del Fuego e islas del Atlántico sur como las Islas Malvinas y Georgias del Sur, existiendo información no confirmada de su presencia en la Isla Crozet. Además, existe una población estable en las Islas Kerguelen, Océano Indico (Goodall *et al.*, 1988). En la Argentina, los registros más frecuentes de toninas overas corresponden al litoral de Santa Cruz y Tierra del Fuego, aunque existen grupos residentes en el área de Rawson, provincia del Chubut.

Esta especie ha sido capturada incidentalmente en redes de arrastre de fondo para merluza *Merluccius hubbsi* Marini, 1933 y redes de arrastre pelágico para langostino *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) en el litoral norte y centro de Patagonia (Crespo *et al.*, 1994a; 1997b), aunque es capturada con mayor frecuencia por la pesquería artesanal del sur de Santa Cruz y Tierra del Fuego, empleando artes costeras de enmalle utilizadas para la pesca del róbalo *Eleginops maclovinus* (Valenciennes, 1830) (Crespo *et al.*, 1994a, Goodall *et al.*, 1994).

Para esta especie han sido descritos diversos comportamientos de alimentación sobre cardúmenes de pequeños peces en áreas muy cercanas a la costa. En este sentido, las observaciones realizadas parecen indicar que grupos de toninas overas de hasta 10-15 individuos actuando en forma cooperativa, dirigen los cardúmenes hacia la costa y utilizan la línea de la rompiente o estructuras artificiales (escolleras por ejemplo) como barreras para impedir su escape, para luego ingresar al cardúmen y alimentarse (Mermoz, 1980; Goodall *et al.*, 1988). Este tipo de comportamientos también han sido observados en aguas abiertas, donde las toninas overas formarían un círculo alrededor del cardúmen, ingresando luego al centro de éste para comer (Goodall *et al.*, 1988). Asimismo, se ha descrito que esta especie pasa una fracción importante de su tiempo en los bosques de macroalgas, presumiblemente buscando alimento (Mermoz, 1980; Goodall *et al.*, 1988).

Existe un solo antecedente sobre el estudio de la dieta de la tonina overa en la Argentina (Bastida *et al.*, 1988). En dicho trabajo, analizando contenidos estomacales de ejemplares provenientes de Tierra del Fuego, se indica que las toninas overas se alimentan fundamentalmente de mísidos (*Arthromysis magellanica* (Cunningham, 1871)), peces (pejerrey *Odontesthes* spp., sardina fueguina *Sprattus fueguensis*

(Jenyns, 1842) y merluza de cola *Macruronus magellanicus* Lönnberg, 1907) y cefalópodos (calamar patagónico *Loligo gahi* d'Orbigny, 1835), aunque también se encontraron algas, otros crustáceos, poliquetos y tunicados como ítems presa (Bastida *et al.*, 1988).

El tiburón vitamínico *Galeorhinus galeus* Linné, 1758 (= *Galeorhinus vitaminicus*) es una especie cosmopolita y que se distribuye en Sudamérica desde Rio Grande do Sul (28°S) en Brasil hasta el sur del Golfo San Jorge (47°S) en la Argentina. En esta región el tiburón vitamínico habita sobre la plataforma continental y el talud, encontrándose en un rango de profundidades de 10-400 m en el extremo norte de su distribución y no superando los 200 m en aguas uruguayas y argentinas (Cousseau y Perrotta, 1998).

Esta especie es objeto de capturas comerciales tanto en Brasil como en Uruguay y Argentina. En el norte y centro de Patagonia, el tiburón vitamínico fue la principal especie blanco de la pesquería durante la década del 40 y sobre la base de sus capturas comenzó el desarrollo pesquero en la región. En este período, las capturas de tiburón vitamínico alcanzaron valores de hasta 3000 toneladas anuales, cifra comparable a las capturas máximas permisibles vigentes en la actualidad (Crespo *et al.*, 1995; Cousseau y Perrotta, 1988). Hoy en día, el tiburón vitamínico es la presa objetivo de algunas pesquerías artesanales, empleándose para su captura redes de agalla y palangres (Corcuera *et al.*, 1994; Crespo *et al.*, 1994a). Asimismo, esta especie es capturada incidentalmente en las pesquerías de arrastre de fondo dirigidas a merluza y langostino. Los ejemplares provenientes de las capturas incidentales de la pesquería de merluza son mayormente desembarcados y comercializados, mientras que los capturados en la pesquería de langostino son usualmente descartados.

Con referencia a los hábitos alimentarios del tiburón vitamínico, existen pocos antecedentes de su estudio en la Argentina (Menni, 1985; Menni *et al.*, 1986). Menni (1985), examinando los contenidos estomacales de 20 ejemplares, encontró que los peces fueron la presa principal con una abundancia numérica del 90%, aunque gran parte de éstos no pudieron ser identificados. Entre las especies identificadas se encontró al cochero *Dules auriga* Cuvier, 1829 y a la anchoíta *Engraulis anchoita* Hubbs & Marini, 1935. El 10% restante de las presas estuvo constituido por restos de calamar. Sobre la base de 12 machos y 18 hembras de tiburón vitamínico colectados en la región aledaña a Mar del Plata, Menni *et al.* (1986) identificaron como presas del tiburón vitamínico al jurel *Trachurus lathami* Nichols, 1920, al testolín *Prionotus* sp., a la anchoíta y al pampanito *Stromateus brasiliensis* Fowler, 1906, junto con pejerreyes, restos de calamares y pulpos, huevos de rajidae y langostino.

Los objetivos de este capítulo son estudiar la dieta de la tonina overa y del tiburón vitamínico en términos de importancia relativa de las presas y de las tallas consumidas, evaluando también la relación

entre el tamaño del predador y el de sus presas. Se presentan los resultados obtenidos para ambas especies en un único capítulo debido a los pequeños tamaño muestrales obtenidos para cada una de ellas.

Materiales y Métodos

Características de las muestras

La muestra analizada de toninas overas estuvo compuesta por 9 ejemplares (2 machos y 7 hembras). Estos individuos fueron en su mayor parte capturados incidentalmente en lances pelágicos a langostino ($n=8$), aunque un ejemplar fue capturado en forma incidental en un lance de fondo dirigido también a la captura de langostino. La muestra fue obtenida entre los 45°S y 47°S (Fig. 6.1) durante el período 1990-1993. Sin embargo, 7 de los animales estudiados fueron capturados durante una misma marea entre septiembre y octubre de 1993.

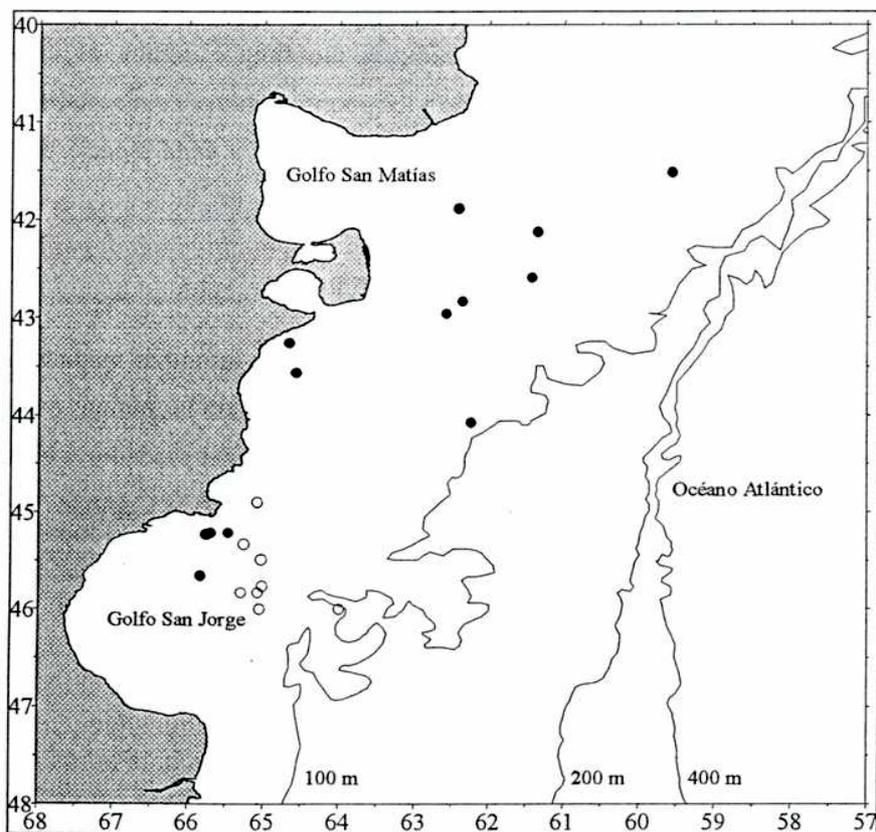


Figura 6.1. Sitios de muestreo de las toninas overas *Cephalorhynchus commersonii* (círculos vacíos) y tiburones vitamínicos *Galeorhinus galeus* (círculos llenos) utilizados en este estudio.

La muestra de tiburones vitamínicos estuvo constituida por 23 ejemplares (20 machos y 3 hembras). Los ejemplares fueron obtenidos fundamentalmente de las capturas incidentales de lances dirigidos a

merluza (n=20), aunque algunos individuos fueron capturados incidentalmente en lances con redes tangoneras dirigidos a la captura de langostino (n=3). La muestra fue obtenida a todo lo largo del año entre los 41°S y 46°S (Fig. 6.1) durante el período 1996-1998.

Se puso a prueba para ambas especies estudiadas si la proporción sexual observada en las muestras difería significativamente de 1:1 empleando la prueba exacta de Fisher (Sokal y Rohlf, 1995).

Análisis de la dieta

La dieta fue analizada a partir de los contenidos estomacales en el caso de la tonina overa y de los contenidos del tracto digestivo completo en el caso del tiburón vitamínico. Se utilizaron los restos duros hallados en los contenidos para la identificación y cuantificación de las presas. La estimación de las tallas y pesos de las presas fue realizada a partir de los restos duros mediante el empleo de ecuaciones alométricas y por comparación con ejemplares de referencia (ver Capítulo 1).

La importancia relativa de las presas fue evaluada mediante el índice de importancia relativa relativizado al 100% (IRI%) (ver Capítulo 1). Debido a los pequeños tamaños muestrales, no se estudiaron las posibles diferencias intraespecíficas en la dieta, considerándose a cada especie biológica como una única especie trófica.

Relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas

La relación entre el tamaño del predador y el de sus presas fue estudiada mediante el coeficiente de correlación de Spearman (r_s). Se utilizó el largo (largo estándar-LE- para las toninas overas y largo total -LT- para los tiburones vitamínicos) como una estimación del tamaño del predador y el peso promedio de las presas en el estómago como un estimador del tamaño de las presas (ver Capítulo 1). Este análisis fue realizado para las dos especies predatoras estudiadas.

Resultados

Características de las muestras

Las toninas overas estudiadas presentaron un rango de tallas de 133-147 cm de LE, siendo la media (\pm desvío estándar) de 138.61 \pm 4.39 cm. La proporción sexual no difirió significativamente de 1:1 en la muestra analizada de toninas overas (Prueba exacta de Fisher $p=0.335$). Todos los contenidos analizados de tonina overa presentaron restos de alimento.

Los tiburones vitamínicos estudiados presentaron un rango de tallas de 92-148 cm, presentando la distribución de frecuencias de largo total una única moda entre 130 y 140 cm (Fig. 6.2). La talla media de los animales analizados de esta especie fue de 130.25 ± 13.64 cm de LT. Para el tiburón vitamínico, la proporción sexual encontrada en la muestra fue de 6.67:1 a favor de los machos. Esta relación fue significativamente diferente de 1:1 (Prueba exacta de Fisher $p=0.023$). De los 23 tractos digestivos estudiados de tiburón vitamínico, ninguno de ellos se encontró vacío.

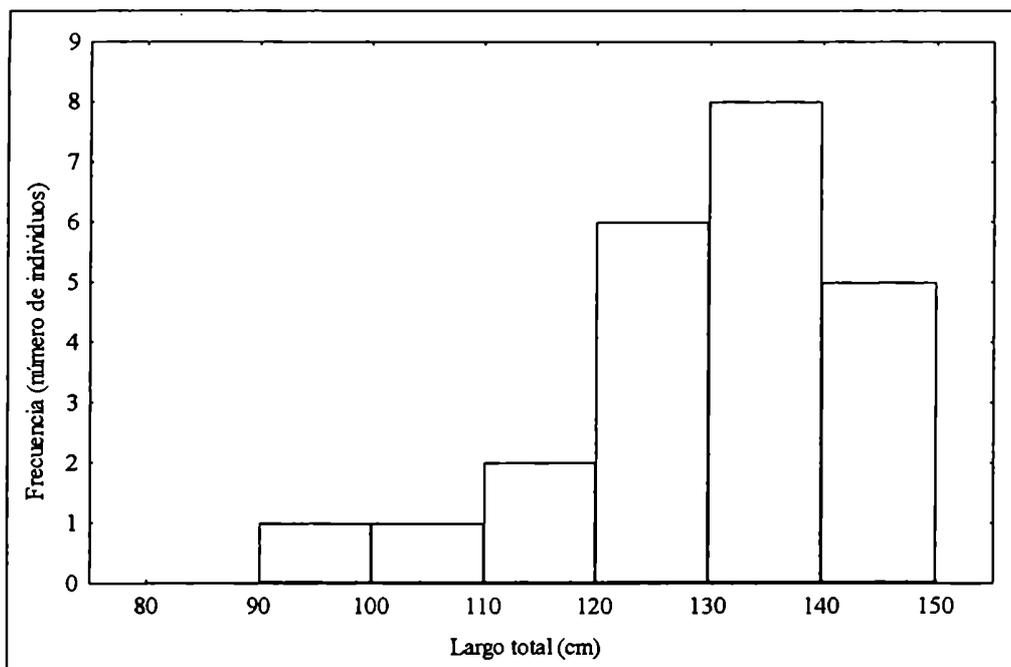


Figura 6.2. Distribución de frecuencias de largo total de los tiburones vitamínicos *Galeorhinus galeus*, utilizados en este estudio.

Análisis de la dieta

En los 9 ejemplares analizados de tonina overa se encontraron 9 especies presa; 4 de peces, 3 de moluscos y 2 de crustáceos (Tabla 6.1). La colección analizada estuvo constituida por 3620 presas individuales y representó una biomasa total estimada de 13.83 kg. Sólo la merluza y el calamar común *Illex argentinus* Castellanos, 1960 alcanzaron valores de IRI% mayores del 1%, siendo la merluza la presa dominante con un IRI% de 85.94%. Estas dos especies presa representaron el 96.8% en número, el 92.95% en peso y acumularon el 98.27% del IRI% en la colección estudiada.

En términos de grupos zoológicos presa, los peces fueron los más importantes con un IRI% de 86.23%, seguidos de los moluscos con un IRI% de 13.36 (Tabla 6.2). Estos valores están directamente asociados al consumo de merluza y calamar común.

En términos de grupos ecológicos, las presas demersal pelágicas fueron las únicas importantes con un IRI% de 97.75%. No se encontraron presas bentónicas en la muestra estudiada de toninas overas (Tabla 6.3).

Tabla 6.1. Importancia de las presas de la tonina overa. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IRI%: índice de importancia relativa porcentual (IRI%).

Especies presa	n	N%	PH%	FO%	IRI%
Peces					
<i>Merluccius hubbsi</i>	3265	90.19	75.73	100.00	85.94
<i>Patagonotothen ramsayi</i>	5	0.14	3.30	11.11	0.20
<i>Stromateus brasiliensis</i>	1	0.03	1.53	11.11	0.09
<i>Engraulis anchoita</i>	7	0.19	0.45	11.11	0.04
Moluscos					
<i>Illex argentinus</i>	239	6.60	17.22	100.00	12.34
<i>Loligo gahi</i>	32	0.88	1.11	88.89	0.92
<i>Semirossia tenera</i>	12	0.33	0.43	44.44	0.17
Crustáceos					
Eufásidos	57	1.57	0.08	33.33	0.29
<i>Pleoticus muelleri</i>	2	0.06	0.14	22.22	0.02
Totales	3620	100.00	100.00		100.00

Tabla 6.2. Importancia de los grupos zoológicos presa de la tonina overa. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IRI%: índice de importancia relativa porcentual (IRI%).

Grupo zoológico	n	N%	PH%	FO%	IRI%
Peces	3278	90.55	81.01	100.00	86.23
Moluscos	283	7.82	18.76	100.00	13.36
Crustáceos	59	1.63	0.23	44.44	0.41
Totales	3620	100.00	100.00		100.00

Tabla 6.3. Importancia de los grupos ecológicos de las presas de la tonina overa. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IRI%: índice de importancia relativa porcentual (IRI%).

Grupo Ecológico	n	N%	PH%	FO%	IRI%
Demersal bentónico	19	0.52	3.87	77.78	1.73
Demersal pelágico	3537	97.71	95.59	100.00	97.75
Pelágico	64	1.77	0.53	44.44	0.52
Totales	3620	100.00	100.00		100.00

El espectro trófico del tiburón vitamínico estuvo representado por 18 especies presa (Tabla 6.4). Entre estas se hallaron 11 especies de peces, 5 especies de moluscos y 2 especies de crustáceos (Tabla 6.4). La colección obtenida de los tractos digestivos de los tiburones vitamínicos estuvo compuesta por 218 ítems presa y representó una biomasa total estimada de 31.27 kg.

Las especies presa más importantes para el tiburón vitamínico fueron la merluza, el calamar común y el pulpo colorado *Enteroctopus megalocyathus* (Gould, 1952). Estas tres especies presentaron valores de IRI% entre 20 y 40%. Además de estas especies presa, sólo los peces no identificados, la nototenia *Patagonotothen ramsayi* (Regan, 1913) y el calamar patagónico alcanzaron valores de IRI% superiores al

1%, encontrándose el IRI% para estas presas entre 1 y 3% (Tabla 6.4). Estas especies presa representaron el 81.19% en número, el 93.11% en peso y acumularon el 97.36% del IRI%.

En términos de grupos zoológicos presa, los moluscos fueron el más importante con un IRI% de 53.79%, seguido por los peces con 46.02% de IRI% (Tabla 6.5). Los crustáceos, representados por 2 especies de cangrejos, presentaron una importancia despreciable (Tabla 6.5).

Los grupos ecológicos más importantes en la dieta del tiburón vitamínico fueron el demersal pelágico y el bentónico, con valores de IRI% de 71.35 y 23.61% respectivamente (Tabla 6.6). Las presas demersal bentónicas presentaron un IRI% de 3.36% mientras que las especies pelágicas no superaron el 1% de importancia relativa (Tabla 6.6). La alta importancia de las presas bentónicas está dado fundamentalmente por el consumo del pulpo colorado, aunque también debe destacarse la predación sobre otras especies de hábitos bentónicos como los lenguados (*Xystreuris rasile* (Jordan, 1890), *Etropus longimanus* Norman, 1933 y *Paralichthis isosceles* Jordan, 1891), el pez sapo *Porichthys porosissimus* (Valenciennes, 1837), el pulpito *Octopus tehuelchus* d'Orbigny, 1834 y los cangrejos (*Platyxanthus patagonicus* A.Milne Edwards, 1879 y *Peltarion spinosulum* (White, 1843)) (Tabla 6.4).

Tabla 6.4. Importancia de las presas del tiburón vitamínico. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IRI%: índice de importancia relativa porcentual (IRI%).

Especies presa	n	N%	PH%	FO%	IRI%
Peces					
<i>Merluccius hubbsi</i>	53	24.31	23.66	56.52	37.40
Peces no identificados	20	9.17	3.01	17.39	2.92
<i>Patagonotothen ramsayi</i>	7	3.21	2.23	26.09	1.96
<i>Raneya brasiliensis</i>	7	3.21	0.41	17.39	0.87
<i>Stromateus brasiliensis</i>	2	0.92	2.30	8.70	0.39
<i>Engraulis anchoita</i>	4	1.83	0.20	8.70	0.24
<i>Xystreuris rasile</i>	2	0.92	0.65	8.70	0.19
<i>Etropus longimanus</i>	2	0.92	0.32	8.70	0.15
<i>Patagonotothen cornucola</i>	2	0.92	0.58	4.35	0.09
<i>Paralichthis isosceles</i>	1	0.46	0.87	4.35	0.08
<i>Porichthys porosissimus</i>	2	0.92	0.32	4.35	0.07
Moluscos					
<i>Enteroctopus megalocyathus</i>	16	7.34	36.54	34.78	21.05
<i>Illex argentinus</i>	73	33.49	26.99	39.13	32.63
<i>Loligo gahi</i>	8	3.67	0.68	21.74	1.30
<i>Octopus tehuelchus</i>	2	0.92	0.17	8.70	0.13
<i>Loligo sanpaulensis</i>	3	1.38	0.70	4.35	0.12
Crustáceos					
<i>Platyxanthus patagonicus</i>	11	5.05	0.26	4.35	0.32
<i>Peltarion spinosulum</i>	3	1.38	0.11	4.35	0.09
Totales	218	100.00	100.00		100.00

Tabla 6.5. Importancia de los grupos zoológicos presa del tiburón vitamínico. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IRI%: índice de importancia relativa porcentual (IRI%).

Grupo zoológico	n	N%	PH%	FO%	IRI%
Moluscos	102	46.79	65.07	73.91	53.79
Peces	102	46.79	34.56	86.96	46.02
Crustáceos	14	6.42	0.37	4.35	0.19
Totales	218	100.00	100.00		100.00

Tabla 6.6. Importancia de los grupos ecológicos de las presas del tiburón vitamínico. n: número total de presas, N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IRI%: índice de importancia relativa porcentual (IRI%).

Grupo ecológico	n	N%	PH%	FO%	IRI%
Bentónico	39	17.89	39.24	56.52	23.61
Demersal bentónico	16	7.34	3.22	43.48	3.36
Demersal pelágico	139	63.76	54.33	82.61	71.35
Pelágico	4	1.83	0.20	8.70	0.13
No asignado	20	9.17	3.01	17.39	1.55
Totales	218	100.00	100.00		100.00

Análisis de las tallas consumidas

Las presas más importantes y casi excluyentes en la dieta de la tonina overa fueron la merluza y el calamar común. La merluza presentó una distribución de tallas unimodal y fue consumida en un rango de 5.20-15.04 cm de LT (Fig. 6.3). La moda se ubicó entre los 7 y 8 cm de LT y la media de LT (\pm desvío estándar) fue de 8.13 ± 1.44 cm ($n=3265$).

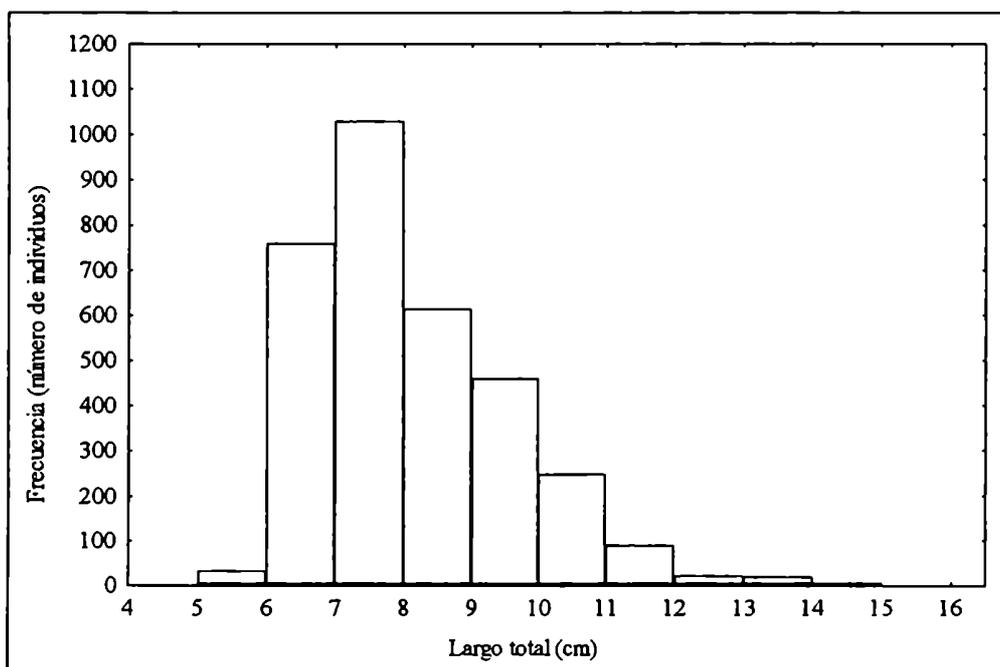


Figura 6.4. Distribución de frecuencias de largo total de las merluzas *Merluccius hubbsi* consumidas por las toninas overas.

El calamar común fue consumido por la tonina overa entre 0.47 y 28.16 cm de largo dorsal del manto (LDM). La distribución de frecuencias de tallas para esta especie presentó una única moda entre los 4 y 6 cm de LDM, siendo la talla media de estos calamares de 5.60 ± 3.68 cm de LDM ($n=239$) (Fig. 6.5).

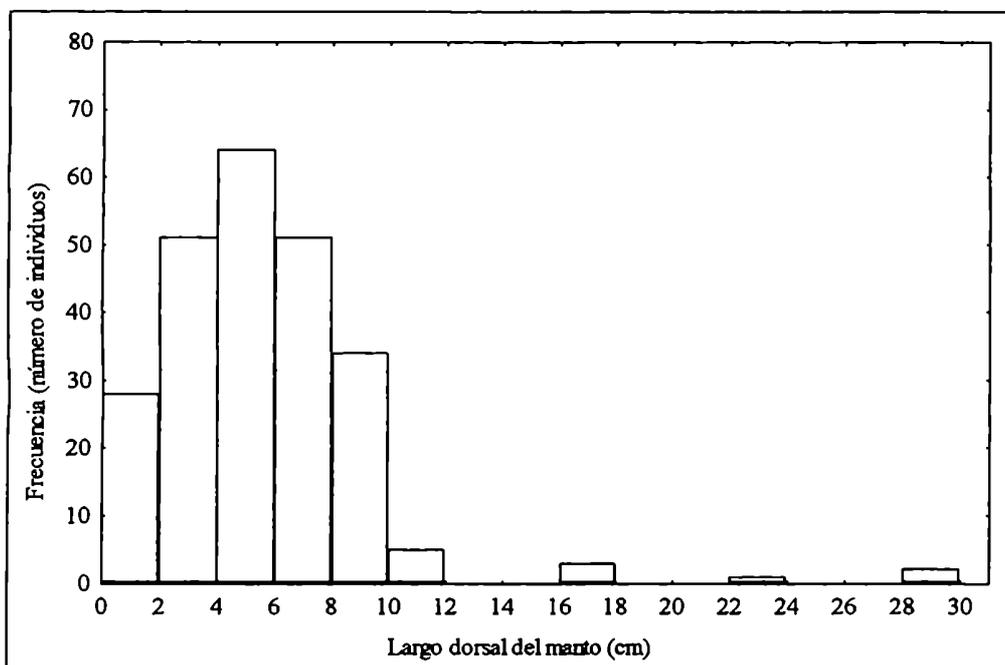


Figura 6.5. Distribución de frecuencias de largo dorsal del manto de los calamares comunes *Illex argentinus* consumidos por las toninas overas.

El calamar patagónico, si bien no alcanzó el 1% de IRI%, fue la tercera presa en orden de importancia para la tonina overa y fue consumido en tallas similares al calamar común. El rango de tallas consumidas fue de 3.77-11.86 cm de LDM, presentando también una distribución de tallas unimodal y ubicándose la moda en el intervalo de 4-6 cm de LDM (Fig. 6.6). La talla media de estos calamares fue de 6.19 ± 1.84 cm de LDM ($n=32$).

Con respecto a las presas del tiburón vitamínico, la merluza, el pulpo colorado, el calamar común, los peces no identificados, la nototenia y el calamar patagónico fueron las especies más importantes. En el caso del pulpo colorado, se estimaron los pesos húmedos en lugar de la talla (ver Capítulo 1).

La merluza fue consumida por el tiburón vitamínico en un rango de 9.95-50.00 cm de LT, presentando esta especie presa una distribución de tallas unimodal y encontrándose la moda entre los 10 y 20 cm de LT (Fig. 6.7). La talla media de las merluzas consumidas por el tiburón vitamínico fue de 23.61 ± 10.95 cm de LT ($n=53$).

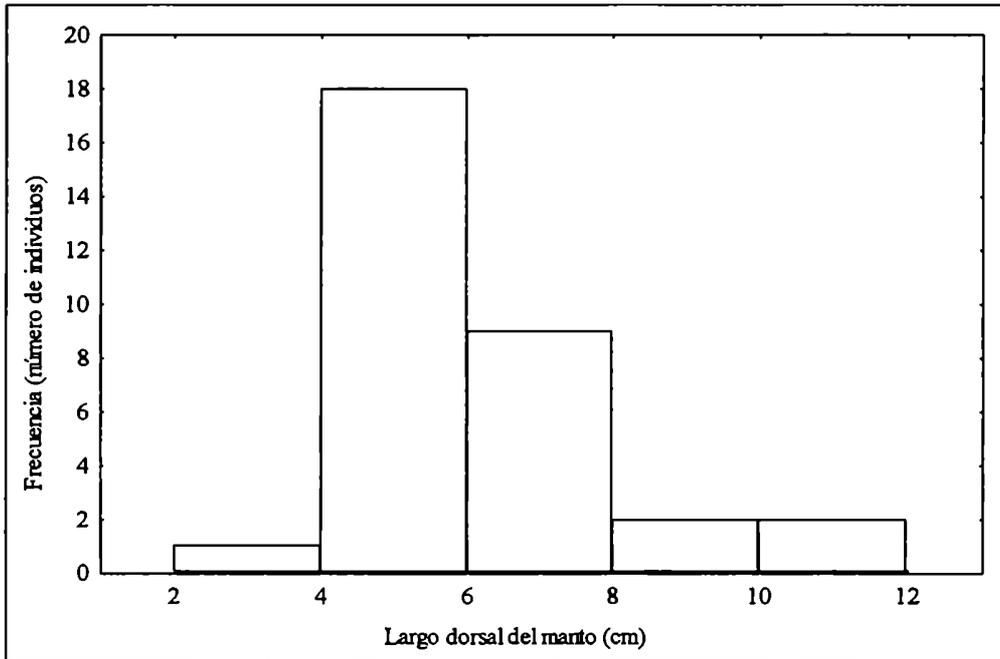


Figura 6.6. Distribución de frecuencias de largo dorsal del manto de los calamares patagónicos *Loligo gahi* consumidos por las toninas overas.

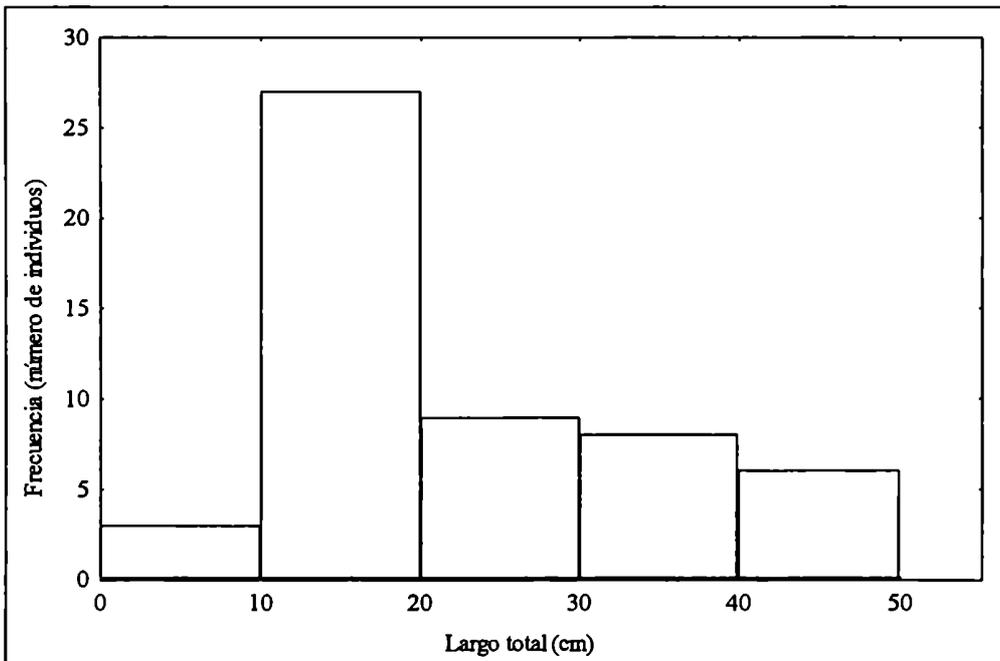


Figura 6.7. Distribución de frecuencias de largo total de las merluzas *Merluccius hubbsi* consumidas por los tiburones vitamínicos.

El calamar común presentó una distribución de frecuencias de talla unimodal, ubicándose la moda entre los 15 y 20 cm de LDM (Fig. 6.8). El rango de talla de los calamares comunes consumidos por el

tiburón vitamínico fue de 12.32-28.73 cm de LDM, siendo la media de estos calamares de 17.33 ± 3.35 cm de LDM (n=73).

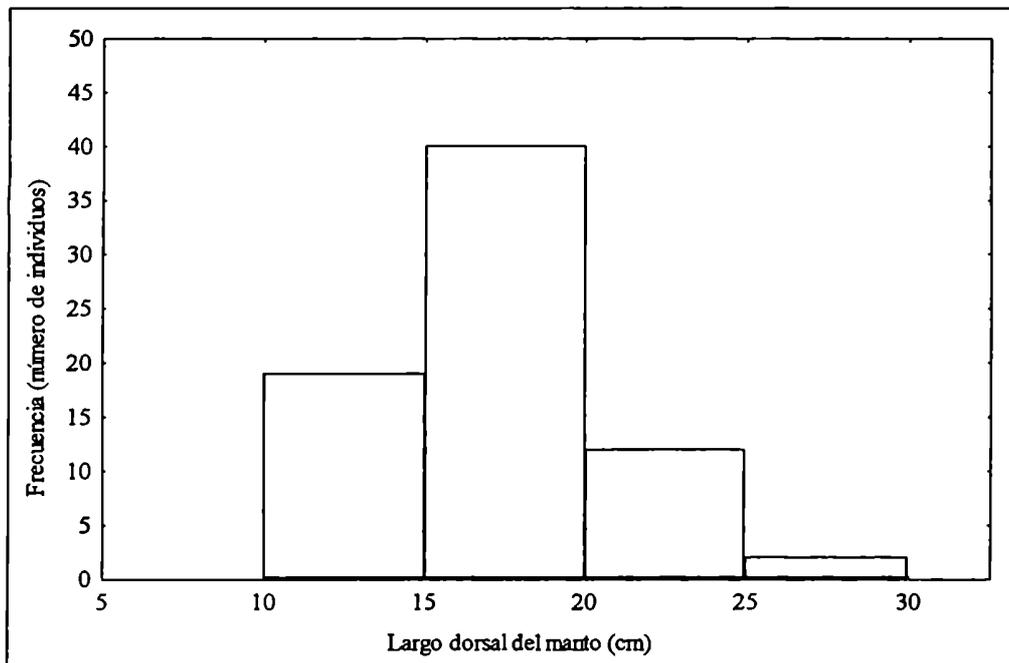


Figura 6.8. Distribución de frecuencias de largo dorsal del manto de los calamares comunes *Illex argentinus* consumidos por los tiburones vitamínicos.

El pulpo colorado fue consumido por el tiburón vitamínico en un rango de 13.35-6163.06 g de peso total estimado. Sin embargo, la mayoría de los pulpos colorados consumidos no superaron los 1000 g de peso (Fig. 6.9), siendo el peso medio de estas presas de 714.00 ± 1821.44 g (n=16).

Los peces no identificados estuvieron representados en su mayor parte por columnas vertebrales completas, aunque la ausencia del cráneo u otras estructuras características impidieron la identificación específica de estos ejemplares. A partir de los restos de estas presas se estimaron en forma aproximada los largos totales de estos peces. Los peces no identificados presentaron un rango de tallas aproximado de 15-23 cm de LT, siendo la talla media para estas presas de 18.10 ± 3.21 cm de LT (n=20).

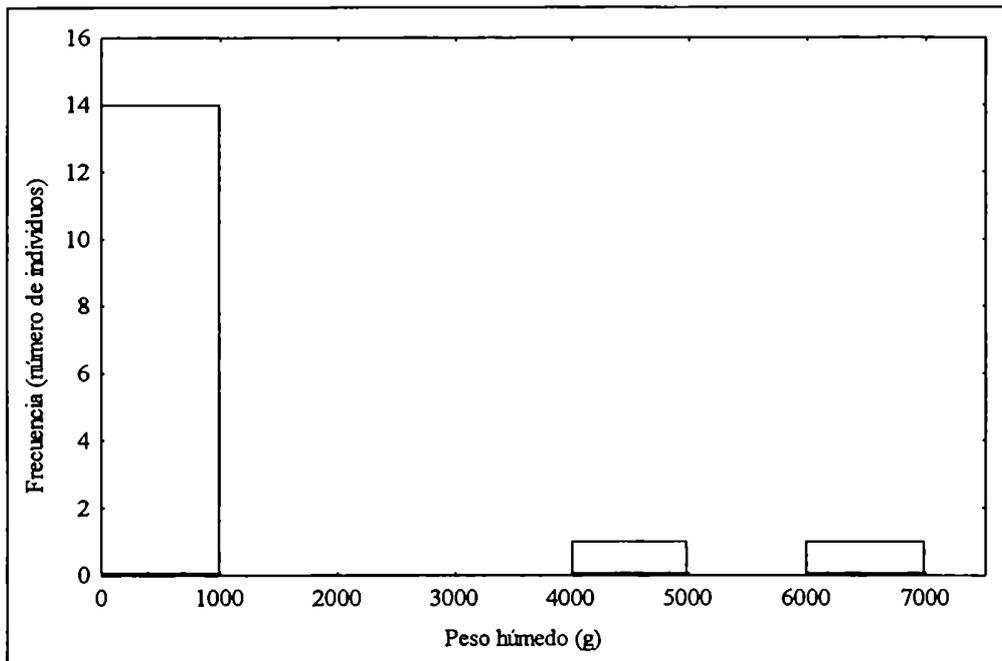


Figura 6.9. Distribución de frecuencias del peso húmedo de los pulpos colorados *Enteroctopus megalocyathus* consumidos por los tiburones vitamínicos.

La nototenia presentó un rango de talla de 15.49-25.55 cm de LT, siendo la talla media de esta especie de 21.03 ± 3.41 cm de LT (n=7).

Los calamares patagónicos hallados en los tractos digestivos de los tiburones espinosos presentaron un rango de talla de 7.75-16.67 cm de LDM. La talla media para estos calamares fue de 11.72 ± 3.33 cm de LDM (n=8).

Relación entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas

Para la tonina overa no se encontró una relación significativa entre el tamaño del predador y el tamaño de sus presas ($r_s = -0.033$ n=9 p=0.932).

En el caso del tiburón vitamínico, se encontró una baja pero significativa correlación positiva entre el LT del predador y el peso promedio de las presas en el estómago ($r_s = 0.435$ n=23 p=0.038). Al igual que en los casos anteriores donde se encontraron correlaciones significativas (ver Capítulos 4 y 5), esta relación presentó una gran dispersión (Fig. 6.10).

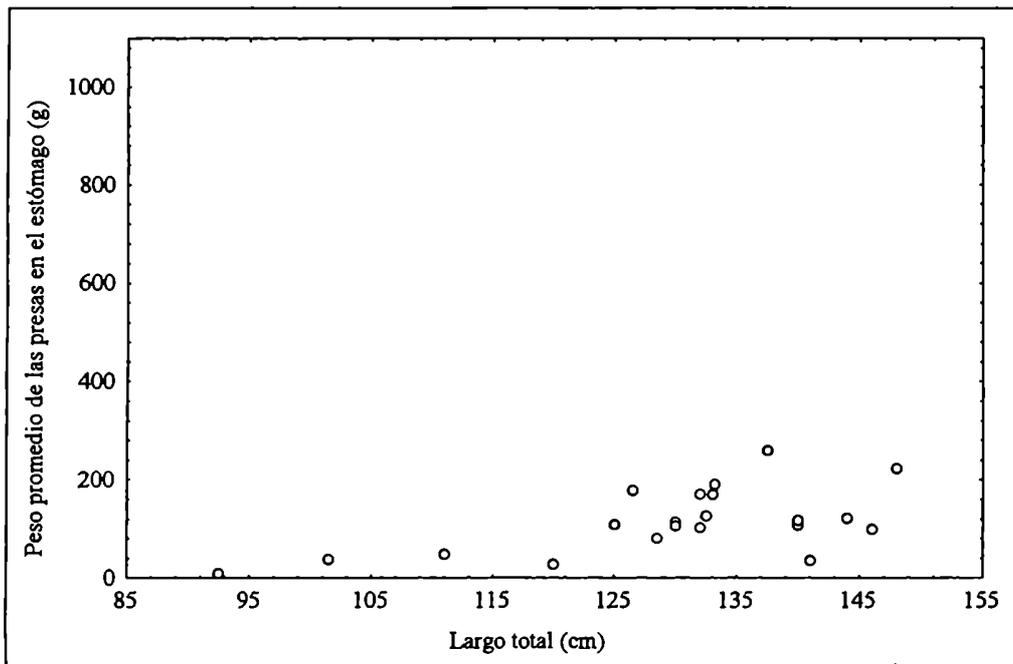


Figura 6.10. Relación entre el largo total de los tiburones vitamínicos y el peso promedio de las presas en el estómago.

Discusión

Tonina overa

Los resultados obtenidos sobre la dieta de la tonina overa, debido al pequeño tamaño de la muestra analizada, deben considerarse como una aproximación preliminar a la alimentación de esta especie en el norte y centro de Patagonia.

Las principales presas de esta especie son la merluza y el calamar común. Estas especies son consideradas demersales pelágicas debido a que presentan un claro patrón de migración vertical, asociándose al fondo durante las horas de luz y distribuyéndose en la columna de agua durante las horas de oscuridad. Sin embargo, las tallas de merluza y calamar común consumidas por la tonina overa se corresponden con estadios de estas especies que presentan hábitos pelágicos.

En el caso de la merluza, las tallas consumidas corresponden a juveniles primarios. Estos juveniles presentan hábitos exclusivamente pelágicos y no siguen el patrón de migración estacional que se observa en las tallas mayores, permaneciendo todo el año en las áreas de cría (Isla Escondida y Golfo San Jorge) (Angelescu y Prenski, 1987).

Asimismo, las tallas consumidas de calamar común se corresponden con estadios juveniles de hábitos pelágicos (Brunetti *et al.*, 1998). Estos juveniles suelen encontrarse con mayor frecuencia entre las isobatas de 50 y 100 m (Brunetti *et al.*, 1998).

Estos resultados sugieren que la tonina overa presenta hábitos pelágicos de alimentación, consumiendo estadios pelágicos de especies demersal pelágicas y que forman cardúmenes. En este sentido, Mermoz (1980) da cuenta de eventos de alimentación de toninas overas sobre cardúmenes de pejerreyes, sardinas fueguinas y anchoítas en el área de Comodoro Rivadavia, donde esta especie utiliza la línea de costa como barrera para impedir el escape del cardúmen. Además, comportamientos de alimentación sobre cardúmenes de especies pelágicas, similar al descrito por Würsig y Würsig (1980) para el delfín oscuro *Lagenorhynchus obscurus* (Gray, 1828), han sido registrados (Goodall *et al.*, 1988) y observados recientemente en los grupos residentes de toninas overas en el área de la desembocadura del Río Chubut (Rawson) (Mariano Coscarella, comunicación personal⁴).

Sin embargo, los resultados obtenidos por Bastida *et al.* (1988) indican que la tonina overa en Tierra del Fuego estaría alimentándose mucho más asociada al fondo. En este sentido, Bastida *et al.* (1988) indican que los ejemplares de su muestra provienen mayoritariamente de las capturas incidentales de la pesquería artesanal que tiene lugar en la Bahía San Sebastián, Tierra del Fuego. Esta área presenta grandes amplitudes de marea y el consumo de especies bentónicas podría estar asociado a la predación en aguas muy someras, donde la turbulencia producida por la marea podría estar desprendiendo del fondo organismos bentónicos (Bastida *et al.*, 1988). Aún así, la presencia de restos de algas, la alta importancia del mívado *A. magellanica*, el cuál en ciertas condiciones estaría asociado al fondo, y la aparente asociación de la tonina overa con bosques de macroalgas parecen sugerir que, al menos en Tierra del Fuego, la tonina overa estaría alimentándose cerca del fondo marino (Bastida *et al.*, 1988).

En este contexto, la dieta y los comportamientos de alimentación de la tonina overa parecen cambiar en función del ambiente. Cuando se encuentra en aguas abiertas, parece ser claro que esta especie consume pequeños peces y calamares de hábitos pelágicos y de cardúmen. Sin embargo, en regiones de grandes amplitudes de mareas, utilizaría la costa para encerrar a estos cardúmenes y consumiría también los recursos bentónicos disponibles en dichas aguas someras. Asimismo, si bien la muestra analizada en este trabajo sólo permite una primera aproximación, la tonina overa utilizaría los recursos más abundantes disponibles, consumiendo juveniles de merluza y calamar común y, probablemente, anchoíta, en el norte y centro de Patagonia; mientras que consumiría pejerrey, sardina fueguina, y calamar patagónico en las aguas costeras de Tierra del Fuego, donde estas especies serían las más abundantes (Bastida *et al.*, 1988).

⁴Lic. Mariano A. Coscarella. Laboratorio de Mamíferos Marinos, CENPAT-CONICET. e-mail: coscarel@cenpat.edu.ar

Tiburón vitamínico

Con referencia al tiburón vitamínico, la muestra analizada se encuentra sesgada hacia los machos. En campañas de investigación utilizando redes de fondo en aguas sudafricanas, Compagno *et al.* (1991) encontraron un sesgo en el muestreo similar al observado en este trabajo. Esta predominancia de los machos estaría asociada al hecho que esta especie muestra segregación sexual y geográfica (Compagno *et al.*, 1991).

Los pocos antecedentes sobre estudios de la alimentación de esta especie en la Argentina indicarían que los peces son su presa principal, encontrándose desde especies pelágicas como la anchoíta, los pejerreyes y el jurel hasta especies bentónicas como el testolín (Menni *et al.*, 1986). Estas especies son características y abundantes en el litoral bonaerense donde los ejemplares estudiados por Menni *et al.* (1986) fueron colectados. Asimismo, se han encontrado restos de pulpos y calamares en la dieta, aunque éstos no fueron identificados a nivel específico (Menni, 1985; Menni *et al.*, 1986).

En este estudio, las presas más importantes fueron los moluscos, representados por el pulpo colorado y el calamar común. Sin embargo, los peces fueron un grupo importante y de hecho presentaron la mayor frecuencia de ocurrencia en la muestra analizada.

Por lo tanto, aunque esta especie ha sido caracterizada como ictiófaga, podría considerarse como un generalista, donde los grupos zoológicos presa más importantes dependerán de la abundancia en el ambiente.

En este sentido, las tallas de merluza consumidas por esta especie se corresponden fundamentalmente con juveniles secundarios, preadultos y adultos. Estos grupos presentan el patrón típico de migración vertical descrito para la merluza (Angelescu y Prenski, 1987) y la distribución de tallas observada se corresponde con la información disponible sobre la estructura de la población de merluza, donde los ejemplares con LT menor de 30 cm son los más abundantes (Bezzi *et al.*, 1994). De esta forma, puede sugerirse que el tiburón vitamínico estaría consumiendo a la merluza de acuerdo a la disponibilidad en el ambiente.

Con referencia a los calamares comunes, estos fueron consumidos en tallas que se corresponden mayormente con ejemplares preadultos y adultos (Brunetti *et al.*, 1998). Dado que las tallas disponibles en el ambiente dependen del momento del año y la subpoblación desovante de que se trate, no es posible determinar si las tallas consumidas podrían representar o no la disponibilidad ambiental. Sin embargo, durante los embarques realizados durante 1997 (1 embarque en verano) y 1998 (1 embarque en verano y

uno en invierno) donde se colectó parte de la muestra analizada de tiburones vitamínicos, pudieron registrarse los LDM de los calamares comunes capturados como parte de la fauna acompañante (LAMAMA, 1998; datos no publicados). En estos casos, si bien pueden existir sesgos asociados a la capturabilidad del calamar común en las redes de arrastre de fondo para merluza, los LDM promedio para cada campaña fueron de 22.62 ± 2.19 (n=94), 18.92 ± 1.99 (n=335) y 19.11 ± 5.92 (n=85) para el verano de 1997, el verano de 1998 y el invierno de 1998 respectivamente. Estos valores son similares al LDM medio de los calamares comunes consumidos por el tiburón vitamínico. Por lo tanto, podría sugerirse que las tallas de calamar común consumidas por este predador estarían asociadas a la disponibilidad ambiental de esta especie presa.

No existe información sobre la abundancia y estructura poblacional del pulpo colorado, aunque raramente se lo encuentra en fondos de arena y grava (Ré, 1998a). Sin embargo, la escasa información existente parece sugerir que el tiburón vitamínico podría estar consumiendo a esta especie de acuerdo a la disponibilidad ambiental. Ré (1998b) presenta los pesos promedio de machos y hembras de pulpo colorado capturados por pescadores artesanales en el Golfo Nuevo entre los meses de marzo y noviembre. Promediando estos valores (Ré, 1998b: página 112, Tabla 4) se obtiene un peso medio para los pulpos colorados de 904.03 g de peso total. Si bien la comparación sólo tiene un carácter orientador, el peso medio estimado para los pulpos colorados consumidos por el tiburón vitamínico es de 714 g, siendo este valor similar en orden de magnitud al peso obtenido de las capturas en el Golfo Nuevo. Los pulpos colorados consumidos por el tiburón vitamínico serían fundamentalmente ejemplares inmaduros dado que esta especie alcanzaría la madurez alrededor de los 120 mm de LDM y aproximadamente 850 g de peso total (Ré, 1998a).

En términos de grupos ecológicos, los tiburones vitamínicos estudiados mostraron una clara tendencia a alimentarse de especies demersal-pelágicas y bentónicas. Sin embargo, muchas de las especies identificadas por Menni *et al.* (1986), son especies pelágicas como el jurel, la anchoíta y el pejerrey. Estas diferencias podrían estar asociadas a las áreas y rangos de talla considerados en ambos estudios. La muestra estudiada por Menni *et al.* (1986) está compuesta por machos y hembras inmaduros, con un rango de talla de 36.8-96.8 cm de LT y un LT medio de 70.75 ± 12.85 cm (n=30). En este estudio, los ejemplares utilizados son de tallas mayores, siendo el rango de LT de 92-148 cm. Además, la muestra analizada por Menni *et al.* (1986) fue obtenida en las aguas costeras de Mar del Plata, mientras que en este estudio los ejemplares analizados provienen en su mayor parte de la plataforma intermedia y fueron capturados en un rango de profundidades entre 50 y 100 m.

Teniendo en cuenta estas diferencias, y el hecho de que el tamaño de las presas se incrementa con el tamaño del predador, es probable que en el tiburón vitamínico se produzcan cambios en la dieta a medida que crece. En este sentido, podría sugerirse que el tiburón vitamínico presentaría una variación en la dieta asociada a la ontogenia similar a la observada en el tiburón espinoso (ver Capítulo 5). Los ejemplares juveniles y de pequeñas tallas presentarían una mayor tendencia a los hábitos pelágicos de alimentación, en cambio los ejemplares subadultos y adultos cambiarían el dominio del ambiente donde se alimentan, pasando a ser predadores de hábitos fundamentalmente demersales y bentónicos. Si bien la información disponible no permite concluir a este respecto puede plantearse esta hipótesis, quedando abierta esta cuestión para futuros trabajos.

PARTE 3

ANÁLISIS COMPARATIVO DE LA ALIMENTACIÓN

CAPÍTULO 7

ANÁLISIS COMPARATIVO DE LA DIETA ENTRE LOS MAMÍFEROS MARINOS Y ELASMOBRANQUIOS ESTUDIADOS

La estructura observada en las comunidades naturales no es producto del azar (Cohen, 1978; Pimm, 1980; Yodzis, 1988). En términos generales, las comunidades naturales están caracterizadas por presentar cadenas tróficas cortas (4-6 niveles tróficos), baja frecuencia de omnivoría (entendiendo por omnivoría la predación sobre distintos niveles tróficos) y, cuando ésta se observa, es sobre niveles tróficos adyacentes (Pimm, 1980;1991). Asimismo, se ha sugerido que en comunidades con bajos niveles de variabilidad ambiental, los estratos superiores de la comunidad estarían regulados fundamentalmente por competencia, mientras que los niveles intermedios y basales estarían regulados fundamentalmente por la predación (Menge y Sutherland, 1987).

Sin embargo, las tendencias de los componentes de la comunidad ante distintos escenarios (perturbaciones) están caracterizadas por altos niveles de incertidumbre (Yodzis, 1988). Esto implica que tanto la magnitud como el sentido de los cambios puede contradecir lo esperado *a priori*. Por ejemplo, la disminución en la abundancia de una presa provoca el incremento en la abundancia del predador; o el aumento de un recurso produce una disminución en la abundancia de dos competidores que utilizan este recurso (Yodzis, 1988). Además, este tipo de incertidumbre sólo se observa en las tendencias a largo plazo, respondiendo el sistema a corto plazo de acuerdo a lo esperado en la mayoría de los casos (Yodzis, 1988; Bax, 1998).

Este tipo de dinámica de las comunidades naturales, que puede llegar incluso a presentar comportamientos caóticos, está asociado al elevado número de efectos indirectos que se establecen aún en los sistemas ecológicos más simples (Pimm, 1991). Analizando 16 comunidades, Yodzis (1988) encuentra que el 76% de las interacciones observadas se corresponden con efectos indirectos. De esta forma, es claro que la dinámica a largo plazo de las comunidades biológicas debe ser estudiada considerando, al menos, las principales cadenas de interacción que definen el funcionamiento del sistema (Yodzis, 1988, Pope, 1989; Pimm, 1991, Wootton, 1994a, Bax, 1998).

Esta característica de los sistemas ecológicos es particularmente relevante al momento de evaluar la persistencia y resiliencia de las comunidades (Pimm, 1991). Además, la comprensión de la dinámica de estos sistemas tiene importantes implicaciones en el manejo de los recursos naturales bajo explotación. En

este sentido, prácticamente todos los ecosistemas del mundo presentan algún grado de explotación (Banco Mundial, 1992).

Con referencia a los ecosistemas marinos, las pesquerías constituyen una de las principales actividades humanas que los afectan, tanto por su magnitud como por su extensión a escala global (Bax, 1998). En este sentido, durante este siglo el desarrollo pesquero y la magnitud de la explotación producida ha provocado una enorme cantidad de cambios. Estos cambios son tanto de índole ecológica como social. Por un lado, se han incrementado notablemente las regiones del planeta donde se desarrollan pesquerías a gran escala, lo que ha implicado no sólo llegar a situaciones de colapso de los stocks explotados, sino también de modificaciones en la estructura de las comunidades biológicas involucradas (Laevastu y Favorite, 1988; Hilborn y Walters, 1992; Bax, 1998; Walker y Hislop, 1998). Asimismo, estos colapsos producen un claro impacto social, produciendo en muchos casos el achicamiento de los sectores productivos involucrados y el consecuente incremento en los niveles de desocupación de los grupos sociales vinculados con estas actividades (Laevastu y Favorite, 1988; Hilborn and Walters, 1992).

En este contexto, se han desarrollado durante las últimas décadas una gran variedad de estrategias de manejo de pesquerías que intentan garantizar la sustentabilidad de la actividad extractiva (Laevastu y Favorite, 1988; Hilborn y Walters, 1992; Bax, 1998). Muchas de estas estrategias implican considerar a la comunidad bajo explotación y no sólo a las especies objetivo de la pesca. De esta forma, el estudio de la dinámica a nivel comunitario de estos sistemas pesqueros ha adquirido, además de su importancia intrínseca a nivel científico, una gran relevancia en términos del manejo de los recursos bajo explotación. De esta forma, para algunas comunidades explotadas, tales como el sistema de Benguela, el Mar de Barent y el Mar del Norte, se han desarrollado modelos de simulación que intentan describir y predecir la dinámica del sistema en términos multiespecíficos (Pope, 1989; McCann y Yodzis, 1992; Punt, 1994; Yodzis, 1994; Bogstad *et al.*, 1997 entre otros). Sin embargo, la implementación de este tipo de modelos requiere del conocimiento previo de las principales cadenas de interacción que determinan la estructura de la comunidad (Yodzis, 1988; Pope, 1989; Wootton, 1994a). Las relaciones de predación y competencia constituyen los eslabones de estas cadenas de interacción (Bax, 1998). Así, un primer paso en la evaluación de la intensidad de estas interacciones puede obtenerse a partir del estudio de las relaciones tróficas (estudios de dieta) y de su magnitud (estimaciones de consumo a nivel poblacional) y del análisis de las potenciales relaciones de competencia (estudios de solapamiento).

En el caso de la comunidad marina del norte y centro de Patagonia, las relaciones tróficas de muchos de sus componentes han sido estudiadas con variados niveles de profundidad (Angelescu, 1982; Angelescu y Anganuzzi, 1986; Menni, 1986; Menni *et al.*, 1986; Angelescu y Prenski, 1987; Prenski y

Angelescu, 1993; Ivanovic y Brunetti, 1994; García de la Rosa y Sánchez, 1997; García de la Rosa, 1998; Crespo *et al.*, 1997a). Sin embargo, los estudios comparativos de la alimentación no cuentan con tantos antecedentes (Goldstein, 1988; Crespo *et al.*, 1997a, García de la Rosa, 1998). Además, el actual colapso de la pesquería de merluza hace necesario conocer con el mayor detalle posible estas relaciones, tanto para establecer el papel que los diferentes componentes pueden tener en la estructuración de esta comunidad, como para poder determinar cuáles pueden ser las principales cadenas de interacción que deberían considerarse para el desarrollo de un modelo multiespecífico de su dinámica. En este sentido, el eje central de la dinámica de esta comunidad estaría dado por el sistema tritrófico anchoíta-calamar común-merluza (Angelescu y Prenski, 1987). Sin embargo, es necesario profundizar el estudio sobre el efecto que los predadores de alto nivel trófico como mamíferos marinos y elasmobranquios pueden tener sobre este sistema, tanto como consecuencia del consumo de estas especies, como de la red de efectos indirectos que se establecen.

En este contexto, los objetivos de este capítulo son analizar en forma comparativa la dieta de los mamíferos marinos y elasmobranquios estudiados a lo largo de este trabajo (lobo marino de un pelo *Otaria flavescens* (Shaw, 1800), delfín oscuro *Lagenorhynchus obscurus* (Gray, 1828), raya picuda *Raja flavirostris* Philippi, 1892, tiburón espinoso *Squalus acanthias* Linné, 1758, tonina overa *Cephalorhynchus commersonii* (Lacépède, 1804) y tiburón vitamínico *Galeorhinus galeus* Linné, 1758) teniendo en cuenta las diferencias intraespecíficas detectadas (especies tróficas), así como estimar la diversidad trófica poblacional de cada uno de ellos y analizar estas diferencias en función de los dominios del ambiente donde se alimentan (grupos ecológicos de las presas).

Materiales y Métodos

Estimación de la diversidad trófica poblacional

Los análisis de la alimentación de los distintos mamíferos marinos y elasmobranquios estudiados a lo largo de este trabajo han permitido distinguir varias especies tróficas. Estas especies tróficas son los machos (OFm) y hembras (OFh) del lobo marino de un pelo, los delfines oscuros (LO), los ejemplares inmaduros (RFinm) y maduros (RFmad) de la raya picuda, los individuos inmaduros (SAinm), machos maduros (SAMm) y hembras maduras (SAhm) del tiburón espinoso, las toninas overas (CC) y los tiburones vitamínicos (GG).

Estas especies tróficas han sido identificadas analizando las variaciones intraespecíficas de la dieta para cada especie biológica o considerando a cada especie biológica como una única especie trófica, dependiendo de la profundidad alcanzada por el estudio de la dieta en función de los tamaños muestrales

disponibles. Por esta razón, antes de realizar un análisis comparativo de la dieta entre estas especies tróficas, es necesario determinar si las muestras estudiadas pueden o no considerarse representativas de las poblaciones de las que provienen.

Para ello se utilizó el método de cuadrados acumulados de Pielou (1966), empleando el índice de Brillouin como índice de diversidad (ver Capítulo 1). En aquellos casos en que las muestras fueron representativas, se estimó la diversidad trófica poblacional para cada especie trófica. El método de cuadrados acumulados de Pielou (1966), fue corrido 100 veces para cada especie trófica, considerándose que las muestras fueron representativas si al menos el 70% de las corridas resultaron en curvas asintóticas de diversidad acumulada. Para ello, se utilizó como criterio que al menos 2 valores previos al H_z se encontraran dentro del rango del 5% del H_z (ver Capítulo 1).

Para aquellas especies tróficas cuyas muestras se consideraron representativas de la población, se estimó la diversidad trófica poblacional (H_p). El H_p fue obtenido como la mediana de todas las corridas del modelo que resultaron en curvas asintóticas de diversidad acumulada (ver Capítulo 1). Asimismo, aquellas especies tróficas cuyas muestras no se consideraron representativas de la población, fueron excluidas para los análisis posteriores.

Los valores obtenidos de H_p para cada especie trófica fueron comparados empleando el análisis unifactorial por rangos de Kruskal-Wallis y los contrastes asociados con esta prueba no paramétrica (ver Capítulo 1).

Importancia relativa de las presas

La importancia relativa de las presas fue evaluada empleando el índice de importancia relativa, relativizado a 100% (ver Capítulo 1). Se consideraron para los diferentes análisis comparativos las importancias de las presas considerando las especies presa y los grupos ecológicos de éstas. Estos resultados han sido presentados en los capítulos previos.

Análisis del solapamiento trófico

El solapamiento trófico entre las especies tróficas identificadas fue estudiado empleando los índices de solapamiento general (GO) y de solapamiento específico (SO). Se consideraron para estos análisis sólo aquellas especies tróficas cuyas muestras se consideraron representativas de la población de la cuál provienen. Los datos utilizados para estos estudios fueron las ocurrencias de aquellas especies presa que presentaron valores de IRI% mayores del 5% en al menos una de las especies tróficas. Cuando una especie presa utilizada en el análisis no fue consumida por alguna de las especies tróficas, la ocurrencia de esta

presa en ese predador fue reemplaza por 0.0000001 a los efectos de poder calcular los índices de solapamiento.

Análisis de las tallas consumidas

La comparación de las tallas consumidas de las principales especies presa por parte de cada una de las especies tróficas fue realizada empleando la prueba de Kruskal-Wallis y el método de contrastes asociado (ver Capítulo 1). Las tallas de las presas han sido obtenidas empleando relaciones alométricas entre las estructuras halladas en los tractos digestivos y el largo y/o peso de las presas (ver Capítulo 1).

Para algunas especies presas no se encontraron diferencias en las tallas consumidas por las distintas especies tróficas identificadas dentro de una especie biológica. En estos casos, para realizar las comparaciones interespecíficas, se consideró directamente a la especie biológica como predador.

Análisis de agrupamiento jerárquico

Las asociaciones entre las especies tróficas fueron estudiadas mediante análisis de agrupamiento jerárquico (clusters). Los dendrogramas fueron construidos sobre la base de las matrices de distancia obtenidas empleando la distancia euclídea. El método de ligamiento empleado fue el promedio aritmético de a pares no pesado (UPGMA). La distorsión de los dendrogramas obtenidos fue evaluada empleando el coeficiente de correlación cofenética (r_c) (ver Capítulo 1).

Se realizaron dos análisis de agrupamiento. El primero, construido a partir de los valores de IRI% para las presas más importantes, permitió asociar a las diferentes especies tróficas en función de la importancia relativa de las especies presa en su dieta. El segundo, construido a partir de los valores de IRI% para los grupos ecológicos de las presas, permitió asociar a las especies tróficas en función del hábitat trófico que utilizan. A diferencia del primero, este último análisis permite utilizar prácticamente toda la información contenida en las muestras, ya que considera a casi todas las presas. Las únicas presas no consideradas para este análisis son aquellas a las que no se les asignó un grupo ecológico (peces no identificados, por ejemplo).

Resultados

Diversidad trófica poblacional

Los resultados obtenidos de la implementación del modelo de cuadrados acumulados de Pielou, permitió establecer que las muestras obtenidas de todas las especies tróficas identificadas son representativas de la población de la cuál provienen, con la sola excepción de la tonina overa (Fig. 7.1 y Tabla 7.1).

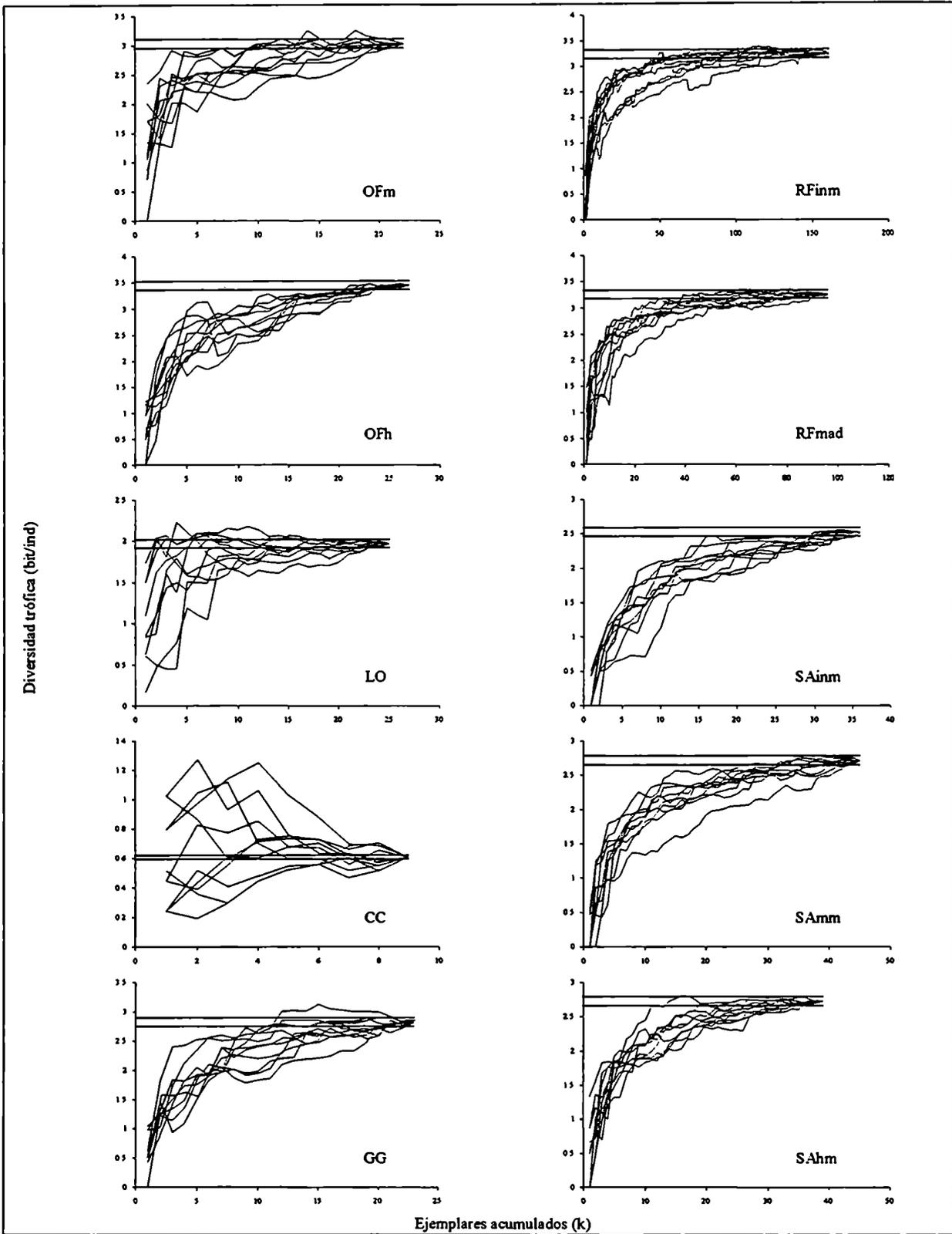


Figura 7.1. Curvas de diversidad trófica obtenidas a partir del método de cuadrados acumulados de Pielou para las especies tróficas identificadas en este trabajo. Las rectas paralelas representan los límites utilizados para definir si una curva se hacía o no asintótica. Se grafican, para cada especie trófica, 10 curvas seleccionadas al azar de las 100 obtenidas en cada caso. Las abreviaturas para cada especie trófica se presentan en el texto.

Tabla 7.1. Resumen de las estimaciones de diversidad trófica para cada una de las especies tróficas consideradas. N: número total de presas en el predador, S: número de especies presa en el predador, Z: número total de ejemplares del predador en la muestra estudiada, n: número de curvas asintóticas obtenidas para el modelo de cuadrados acumulados de Pielou (sobre un total de 100 corridas), H_z : diversidad trófica de la colección estudiada; H_p : diversidad trófica poblacional estimada (mediana de los n valores obtenidos de H_p). Las abreviaturas de las especies tróficas se presentan en el texto. Las especies tróficas se presentan en orden decreciente de H_p .

Especie trófica	N	S	Z	n	H_z (bit/ind)	H_p (bit/ind)	Rango de H_p (bit/ind)	
							Mínimo	Máximo
OFh	711	30	26	94	3.438	5.002	2.923	8.254
OFm	738	32	22	74	3.031	3.817	1.856	7.717
RFinm	823	28	161	99	3.238	3.753	2.607	5.509
RFmad	337	34	96	100	3.254	3.437	2.724	5.631
SAm	80	15	36	98	2.720	3.235	2.428	5.813
GG	218	18	23	79	2.824	3.222	2.153	4.757
SAhm	120	15	39	97	2.722	3.120	1.986	5.135
SAinm	78	10	45	92	2.524	2.910	2.502	4.583
LO	3702	9	25	100	1.967	2.262	1.582	5.624
CC	3620	9	9	0	0.608	-	-	-

Con la excepción de la tonina overa, las H_p de las especies tróficas fueron comparadas empleando la prueba de Kruskal-Wallis. Este análisis indicó que existen diferencias en las H_p de las especies tróficas consideradas ($H=430.89$ $n=833$ $p<0.001$). Utilizando los contrastes y ordenando los H_p de mayor a menor, pudo determinarse un gradiente de diversidad trófica donde los extremos (OFh y LO) presentan diversidades significativamente mayores y menores respectivamente que el resto de los predadores. En la región intermedia se observó, en términos generales, que las especies adyacentes en este ordenamiento no presentaron diferencias en sus H_p (Tabla 7.2).

Tabla 7.2. Contrastes de a pares para las diversidades tróficas poblacionales (H_p) de las especies tróficas estudiadas. Las líneas gruesas indican gráficamente cuáles contrastes fueron no significativos. Se presentan en forma de matriz los estadísticos obtenidos para cada contraste (ϵ) y los valores críticos respectivos. Los ϵ se ubican por debajo de la diagonal principal y los valores críticos por encima de esta. Se indican con negritas los ϵ que fueron significativos. Las abreviaturas de las especies tróficas se indican en el texto.

Especie trófica	OFh	OFm	RFinm	RFmad	SAm	GG	SAhm	SAinm	LO	
H_p	5.002	3.817	3.753	3.437	3.235	3.222	3.120	2.910	2.262	
Valor crítico										
	OFh	OFm	RFinm	RFmad	SAm	GG	SAhm	SAinm	LO	
ϵ	OFh	119.547	110.780	110.510	111.055	117.412	111.335	112.814	110.510	
	OFm	219.738		118.210	117.957	118.468	124.446	118.730	120.118	117.957
	RFinm	181.817	37.921		109.062	109.614	116.050	109.898	111.396	109.062
	RFmad	263.660	43.922	81.844		109.341	115.792	109.626	111.128	108.788
	SAm	345.038	125.300	163.221	81.377		116.312	110.175	111.670	109.341
	GG	411.221	191.483	229.404	147.561	66.183		116.579	117.993	115.792
	SAhm	406.840	187.103	225.024	143.180	61.803	4.381		111.948	109.626
	SAinm	476.072	256.335	294.256	212.412	131.035	64.852	69.232		111.128
	LO	615.110	395.372	433.294	351.450	270.073	203.889	208.270	139.038	

El patrón observado en la diversidad trófica poblacional parece estar asociado con la importancia de los grupos ecológicos de las presas en los distintos predadores (Fig. 7.2). Por esta razón, se estudió la correlación entre las H_p y los IRI% de cada grupo ecológico de presas. Para esta análisis se utilizó en coeficiente de correlación de Spearman (r_s). Los resultados obtenidos indican que existen correlaciones positivas entre la diversidad trófica y la importancia relativa de las presas bentónicas ($r_s=0.867$ $n=9$ $p=0.002$) y demersal bentónicas ($r_s=0.8$ $n=9$ $p=0.01$). La correlación entre la diversidad trófica y la importancia de las presas demersal pelágicas resultó no significativa ($r_s=-0.333$ $n=9$ $p=0.381$). Asimismo, el análisis entre la diversidad trófica y la importancia de las presas pelágicas mostró una correlación negativa ($r_s=-0.633$ $n=9$ $p=0.067$). Si bien esta correlación no fue significativa, la probabilidad asociada a este estadístico fue apenas superior al nivel de significación ($\alpha=0.05$).

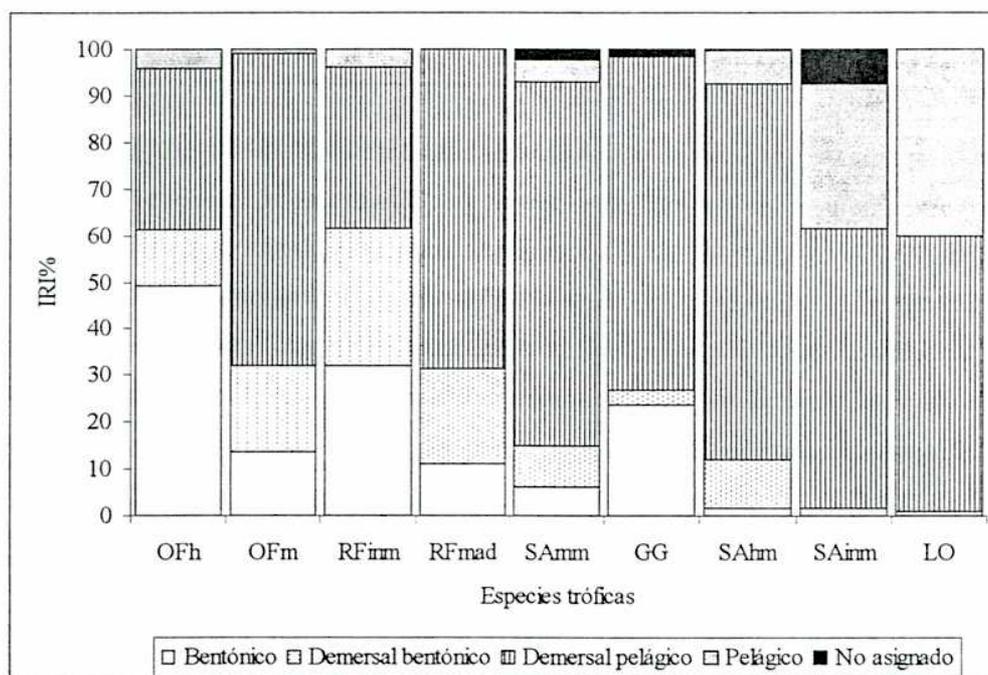


Figura 7.2. Importancia relativa porcentual (IRI%) de los grupos ecológicos de las presas para cada una de las especies tróficas estudiadas. El orden de las especies tróficas se corresponde con el ordenamiento obtenido a partir de las diversidades tróficas poblacionales estimadas (H_p). Las abreviaturas de las especies tróficas se presentan en el texto.

Análisis del solapamiento trófico e importancia relativa de las presas

Se identificaron 70 especies presa diferentes en la dieta de las 9 especies tróficas estudiadas. Sin embargo, sólo 9 especies presa presentaron valores de IRI% mayores del 5% en al menos una de ellas. Estas especies son la merluza *Merluccius hubbsi* Marini, 1933, el calamar común *Illex argentinus* Castellanos, 1960, el pulpo colorado *Enteroctopus megalocyathus* (Gould, 1852), la nototenia

Patagonotothen ramsayi (Regan, 1913), la anchoíta *Engraulis anchoita* Hubbs & Marini, 1935, la raneya *Raneya brasiliensis* (Kaup, 1856), el calamar patagónico *Loligo gahi* d'Orbigny, 1835, el isópodo *Serolis schythei* Lütken, 1858 y los ctenóforos (Fig. 7.3).

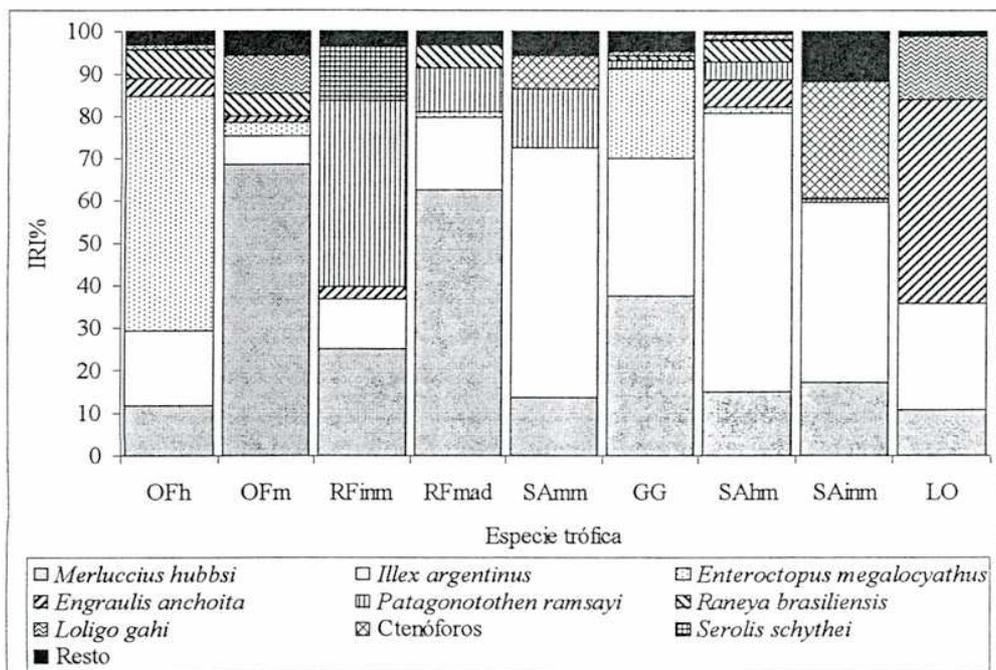


Figura 7.3. Importancia relativa porcentual (IRI%) de las principales especies presa consumidas por las especies tróficas consideradas. Las abreviaturas de las especies tróficas se presentan en el texto.

Utilizando las ocurrencias de estas presas se analizó el solapamiento trófico entre las especies tróficas estudiadas. El solapamiento general indicó que las curvas de utilización de estos predadores difieren significativamente de la curva de utilización común a todos ellos (Tabla 7.3). Asimismo, el análisis de los solapamientos específicos indicó que todos los solapamientos de a pares fueron significativamente diferentes del solapamiento total (Tabla 7.3). Esto implica que la curva de utilización de los recursos de cualquiera de las especies tróficas no puede obtenerse a partir de la curva de utilización de ninguno de los otros predadores.

Si se considera al solapamiento general como un indicador del solapamiento medio entre las especies tróficas ($GOa=0.609$), son pocos los solapamientos específicos que superan este valor ($SO_{OFh,OFm}$, $SO_{RFmad,GG}$, $SO_{OFh,GG}$, $SO_{GG,SAhm}$, $SO_{RFmad,SAhm}$, $SO_{LO,OFm}$, ver Tabla 7.3), encontrándose la mayor parte de ellos por debajo de 0.3 (Tabla 7.3). Si bien en estos análisis de solapamiento sólo se consideran las ocurrencias de las presas más importantes y no la importancia de estas presas para cada uno de los predadores, está claro que las especies tróficas analizadas utilizan los mismos recursos, pero en formas diferentes.

Tabla 7.3. Análisis de solapamiento trófico entre las especies tróficas estudiadas. GO: índice de solapamiento general, GOa: índice de solapamiento general ajustado, V: estadístico para poner a prueba la hipótesis nula $GO=1$, gl: grados de libertad, p: probabilidad asociada al estadístico obtenido, SOik: solapamiento específico del grupo i sobre el grupo k, U: estadístico para poner a prueba la hipótesis nula $SOik=1$. Se indica entre paréntesis (#) para cada especie trófica el número de ocurrencias de las 9 especies presa consideradas para el análisis. Las abreviaturas de las especies tróficas se presentan en el texto.

Índice de solapamiento general						
Fuente de Variación	GO	GOa	V	gl	p	
Especies tróficas	0.663	0.609	622.019	64	<0.001	

Índice de solapamiento específico						
Fuente de Variación	i	k	SOik	U	gl	p
Especies tróficas	GG (47)	LO (70)	0.001	650.631	8	<0.001
	GG (47)	OFh (49)	0.108	209.624	8	<0.001
	GG (47)	OFm (60)	0.101	215.139	8	<0.001
	GG (47)	RFinm (240)	0.004	525.139	8	<0.001
	GG (47)	RFmad (139)	0.137	187.040	8	<0.001
	GG (47)	SAhm (67)	0.739	28.384	8	<0.001
	GG (47)	SAinm (39)	0.003	554.898	8	<0.001
	GG (47)	SAm (46)	0.001	669.831	8	<0.001
	LO (70)	GG (47)	0.436	116.311	8	<0.001
	LO (70)	OFh (49)	0.543	85.530	8	<0.001
	LO (70)	OFm (60)	0.619	67.102	8	<0.001
	LO (70)	RFinm (240)	0.002	902.551	8	<0.001
	LO (70)	RFmad (139)	0.001	924.137	8	<0.001
	LO (70)	SAhm (67)	0.495	98.431	8	<0.001
	LO (70)	SAinm (39)	<0.001	1515.229	8	<0.001
	LO (70)	SAm (46)	<0.001	1522.396	8	<0.001
	OFh (49)	GG (47)	0.819	19.561	8	0.012
	OFh (49)	LO (70)	0.001	693.383	8	<0.001
	OFh (49)	OFm (60)	0.841	16.929	8	0.031
	OFh (49)	RFinm (240)	<0.001	868.691	8	<0.001
	OFh (49)	RFmad (139)	0.047	300.428	8	<0.001
	OFh (49)	SAhm (67)	0.574	54.346	8	<0.001
	OFh (49)	SAinm (39)	<0.001	914.474	8	<0.001
	OFh (49)	SAm (46)	<0.001	1081.935	8	<0.001
	OFm (60)	GG (47)	0.487	86.398	8	<0.001
	OFm (60)	LO (70)	0.007	601.485	8	<0.001
	OFm (60)	OFh (49)	0.533	75.531	8	<0.001
	OFm (60)	RFinm (240)	0.005	640.706	8	<0.001
	OFm (60)	RFmad (139)	0.029	426.889	8	<0.001
	OFm (60)	SAhm (67)	0.429	101.451	8	<0.001
	OFm (60)	SAinm (39)	0.001	843.155	8	<0.001
	OFm (60)	SAm (46)	<0.001	1075.353	8	<0.001
	RFinm (240)	GG (47)	0.014	2064.178	8	<0.001
	RFinm (240)	LO (70)	<0.001	4563.034	8	<0.001
	RFinm (240)	OFh (49)	<0.001	4476.980	8	<0.001
	RFinm (240)	OFm (60)	0.004	2694.341	8	<0.001
	RFinm (240)	RFmad (139)	0.012	2128.945	8	<0.001
	RFinm (240)	SAhm (67)	0.013	2086.125	8	<0.001
	RFinm (240)	SAinm (39)	0.002	3049.887	8	<0.001
	RFinm (240)	SAm (46)	0.078	1225.552	8	<0.001
	RFmad (139)	GG (47)	0.824	53.711	8	<0.001
	RFmad (139)	LO (70)	0.001	2083.125	8	<0.001
RFmad (139)	OFh (49)	0.031	969.591	8	<0.001	
RFmad (139)	OFm (60)	0.033	945.696	8	<0.001	
RFmad (139)	RFinm (240)	0.147	532.148	8	<0.001	
RFmad (139)	SAhm (67)	0.716	93.034	8	<0.001	
RFmad (139)	SAinm (39)	0.103	631.422	8	<0.001	
RFmad (139)	SAm (46)	0.013	1206.429	8	<0.001	

Tabla 7.3. Continuación

Fuente de Variación	Índice de solapamiento específico (continuación)					
	i	k	SOik	U	gl	p
Especies tróficas	SAhm (67)	GG (47)	0.240	191.311	8	<0.001
	SAhm (67)	LO (70)	0.004	739.167	8	<0.001
	SAhm (67)	OFh (49)	0.052	395.972	8	<0.001
	SAhm (67)	OFm (60)	0.055	388.542	8	<0.001
	SAhm (67)	RFinm (240)	0.032	461.234	8	<0.001
	SAhm (67)	RFinm (139)	0.099	310.473	8	<0.001
	SAhm (67)	SAinm (39)	0.019	534.635	8	<0.001
	SAhm (67)	SAm (46)	0.004	748.811	8	<0.001
	SAinm (39)	GG (47)	<0.001	687.440	8	<0.001
	SAinm (39)	LO (70)	<0.001	812.288	8	<0.001
	SAinm (39)	OFh (49)	<0.001	764.714	8	<0.001
	SAinm (39)	OFm (60)	<0.001	767.269	8	<0.001
	SAinm (39)	RFinm (240)	<0.001	754.128	8	<0.001
	SAinm (39)	RFinm (139)	<0.001	718.445	8	<0.001
	SAinm (39)	SAhm (67)	0.481	57.143	8	<0.001
	SAinm (39)	SAm (46)	0.552	46.291	8	<0.001
	SAm (46)	GG (47)	0.007	462.427	8	<0.001
	SAm (46)	LO (70)	<0.001	838.201	8	<0.001
	SAm (46)	OFh (49)	<0.001	826.970	8	<0.001
	SAm (46)	OFm (60)	<0.001	796.939	8	<0.001
	SAm (46)	RFinm (240)	0.007	454.083	8	<0.001
	SAm (46)	RFinm (139)	0.006	474.837	8	<0.001
	SAm (46)	SAhm (67)	0.429	77.925	8	<0.001
	SAm (46)	SAinm (39)	0.565	52.530	8	<0.001

Análisis de las tallas consumidas

Considerando aquellas presas comunes e importantes para las cuales se estimaron las tallas y/o pesos, se evaluaron las diferencias en las tallas consumidas entre las especies tróficas estudiadas.

La merluza fue consumida por las 9 especies tróficas consideradas. Debido a que no se detectaron diferencias en las tallas consumidas entre OFm y OFh, ni entre SAinm, SAm y SAhm (ver Capítulos 2 y 5), estas especies tróficas fueron agrupadas en las especies biológicas respectivas (OF y SA).

Se encontraron diferencias en las tallas de merluza consumidas por las especies tróficas estudiadas ($H=145.238$ $n=854$ $p<0.001$). Ordenando las especies tróficas en función de las tallas de merluza consumidas y empleando los contrastes, se detectaron los predadores que consumieron merluzas en tallas significativamente diferentes (Fig. 7.4 y Tabla 7.4). En términos generales, las RFinm consumieron merluzas más pequeñas que cualquier otro predador, con la excepción de SA. El LO, SA y GG consumieron merluzas de tallas similares. No se detectaron diferencias en las tallas de merluza consumidas por GG y OF, así como entre OF y RFinm (Tabla 7.4).

El calamar común fue consumido por todas las especies tróficas estudiadas. En este caso, dado que no se encontraron diferencias en las tallas de esta especie consumidas por los OFm y OFh (ver Capítulo 2), estas especies tróficas fueron agrupadas en la especie biológica (OF).

Se encontraron diferencias significativas en las tallas de calamar común consumidas por las distintas especies tróficas ($H=741.607$ $n=1532$ $p<0.001$). Los calamares comunes consumidos por el LO fueron significativamente más pequeños que los consumidos por el resto de las especies tróficas (Fig. 7.5 y Tabla 7.5). Asimismo, los calamares consumidos por el OF fueron mayores que los consumidos por el LO, SAInm y RFinm (Fig. 7.5 y Tabla 7.5). Debido a que al comparar varias muestras, el método de contrastes empleado se torna conservativo, no se detectaron las diferencias previamente halladas entre las tallas de calamar común consumidas por SAInm y SAHm (ver Capítulo 5).

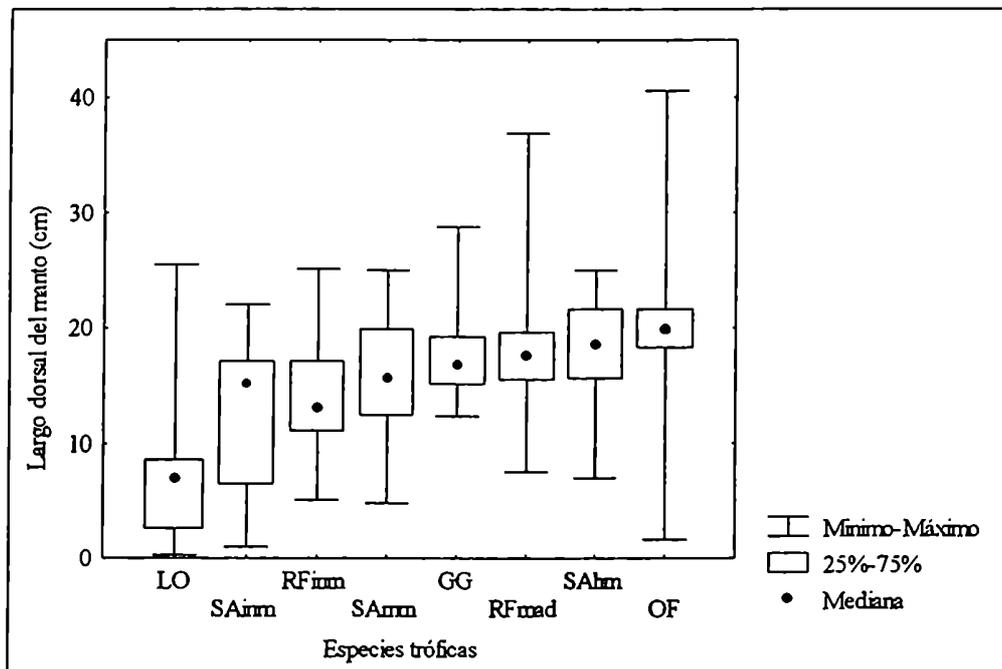


Figura 7.5. Gráficos de cajas (box plots) del largo dorsal del manto de los calamares comunes *Illex argentinus* consumidos por las especies tróficas consideradas. Las abreviaturas de las especies tróficas se indican en el texto.

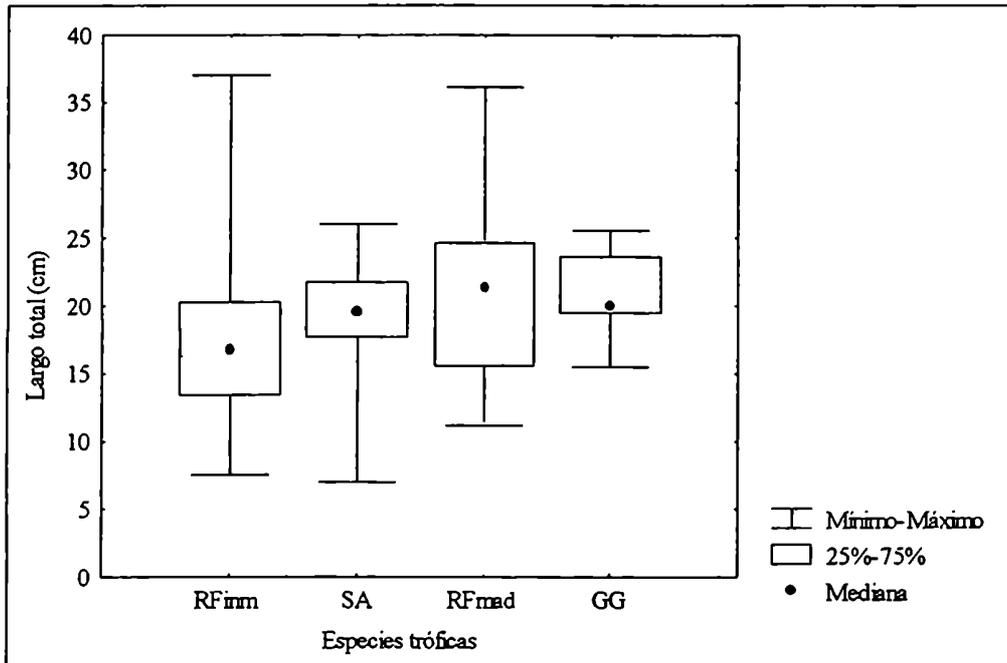


Figura 7.6. Gráficos de cajas (box plots) del largo total de las nototénias *Patagonotothen ramsayi* consumidas por las especies tróficas consideradas. Las abreviaturas de las especies tróficas se indican en el texto.

Tabla 7.6. Tallas de nototenia *Patagonotothen ramsayi* consumidas por las especies tróficas analizadas y contrastes realizados para detectar la ubicación de las diferencias en las tallas consumidas. Los resultados de los contrastes se presentan en forma de matriz, donde por debajo de la diagonal se ubican los estadísticos calculados (ϵ) y por encima de ésta los valores críticos respectivos. Las barras gruesas indican cuáles contrastes resultaron no significativos. n: número de presas en cada especie trófica. Las abreviaturas de las especies tróficas se presentan en el texto.

Especie trófica	n	Mediana (cm)	Mínimo (cm)	Máximo (cm)	Media (cm)	Desvío estándar
RFinm	114	16.75	7.53	37.02	17.26	5.24
SA	26	19.55	7.00	26.00	19.04	4.30
RFmad	43	21.30	11.19	36.14	20.82	5.90
GG	7	19.99	15.49	25.55	21.03	3.41

Especie trófica		RFinm	SA	RFmad	GG
		Valor crítico			
ϵ	Especie trófica	RFinm	SA	RFmad	GG
	RFinm		31.532	25.965	56.495
	SA	25.052		36.043	61.779
	RFmad	36.769	11.717		59.132
	GG	47.870	22.819	11.101	

La anchoíta fue consumida por LO, GG, SAhm y por las dos especies tróficas definidas tanto para el lobo marino de un pelo como para la raya picuda. En el caso del lobo marino no se detectaron diferencias en las tallas consumidas entre OFm y OFh (ver Capítulo 2), por lo que se agruparon ambas especies tróficas. En el caso de la raya picuda, la mayor parte de las anchoítas fueron consumidas por RFinm (n=33), mientras que unas pocas fueron consumidas por RFmad (n=4) (ver Capítulo 4). Por esta razón, se agruparon ambas especies tróficas en la especie biológica correspondiente (RF).

Se encontraron diferencias significativas en las tallas de anchoíta consumidas entre los predadores considerados ($H=23.806$ $n=1668$ $p=0.001$). Utilizando el método de contrastes pudo establecerse que las anchoítas consumidas por GG, OF, LO y SAhm no difirieron significativamente (Fig. 7.7 y Tabla 7.7). Asimismo, las tallas de anchoíta consumidas por GG, SAhm y RF tampoco presentaron diferencias significativas (Fig. 7.7 y Tabla 7.7). Considerando los resultados de los contrastes y ordenando a las especies tróficas en función de las tallas de anchoíta consumidas (Fig. 7.7), puede considerarse que la ausencia de diferencias significativas entre GG y SAhm y entre GG y RF, se debería al bajo número de anchoítas en la muestra de GG (n=4).

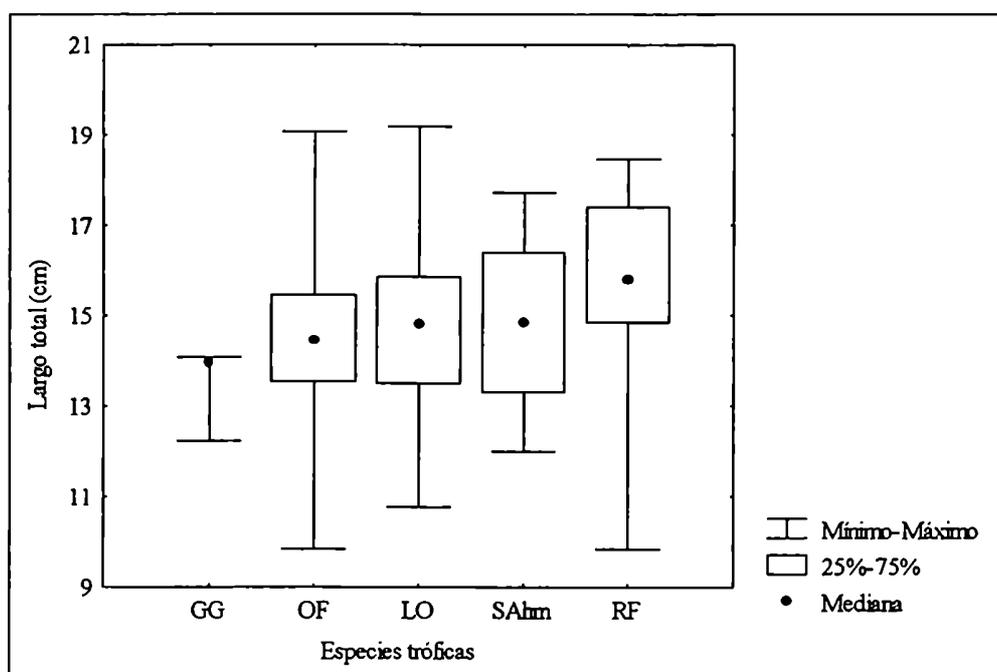


Figura 7.7. Gráficos de cajas (box plots) del largo total de las anchoítas *Engraulis anchoíta* consumidas por las especies tróficas consideradas. Las abreviaturas de las especies tróficas se indican en el texto.

Tabla 7.7. Tallas de anchoíta *Engraulis anchoita* consumidas por las especies tróficas analizadas y contrastes realizados para detectar la ubicación de las diferencias en las tallas consumidas. Los resultados de los contrastes se presentan en forma de matriz, donde por debajo de la diagonal se ubican los estadísticos calculados (ϵ) y por encima de ésta los valores críticos respectivos. Las barras gruesas indican cuáles contrastes resultaron no significativos. n: número de presas en cada especie trófica. Las abreviaturas de las especies tróficas se presentan en el texto.

Especie trófica	n	Mediana (cm)	Mínimo (cm)	Máximo (cm)	Media (cm)	Desvío estándar
GG	4	13.96	12.23	14.08	13.56	0.89
OF	156	14.44	9.84	19.06	14.37	1.45
LO	1453	14.79	10.77	19.17	14.68	1.59
SAhm	18	14.83	12.00	17.71	14.83	1.87
RF	37	15.79	9.84	18.46	15.69	1.96

Especie trófica	GG	OF	LO	SAhm	RF
	Valor crítico				
Especie trófica	GG	OF	LO	SAhm	RF
GG		684.630	676.947	747.365	711.621
OF	290.212		113.912	336.561	247.231
LO	392.271	102.060		320.646	225.085
SAhm	438.958	148.747	46.687		388.537
RF	689.172	398.961	296.901	250.214	

La raneya fue consumida por prácticamente todas las especies tróficas estudiadas, con la excepción de LO y SAmm. En el caso del tiburón espinoso, esta especie presa fue consumida casi exclusivamente por SAhm, ya que SAinm presentó un único ejemplar de raneya en la colección estudiada (ver Capítulo 5). Un caso similar se observó para la raya picuda, donde la mayor parte de las raneyas fueron consumidas por RFmad (ver Capítulo 3). En estos casos, se agruparon para este análisis a estas especies tróficas en las especies biológicas respectivas (SA y RF respectivamente).

Se detectaron diferencias significativas en las tallas consumidas de raneya entre los predadores estudiados ($H=68.686$ $n=278$ $p<0.001$). Los contrastes realizados indicaron que las tallas de raneya consumidas por OFm, SA y RF no difirieron significativamente, consumiendo así ejemplares significativamente mayores que los consumidos por OFh (Fig. 7.8 y Tabla 7.8). Además, no se detectaron diferencias significativas en las tallas consumidas por el GG, los OFm y los SA (Fig. 7.8 y Tabla 7.8). Las tallas consumidas por GG tampoco difirieron significativamente de las consumidas por OFh (Fig. 7.8 y Tabla 7.8).

debe señalarse que con este análisis no se detectaron las diferencias previamente encontradas entre las tallas de los calamares patagónicos consumidos por OFm y OFh (ver Capítulo 2). Además, debe tenerse en cuenta que los tamaños muestrales de esta presa para GG y SA son muy bajos (Tabla 7.9).

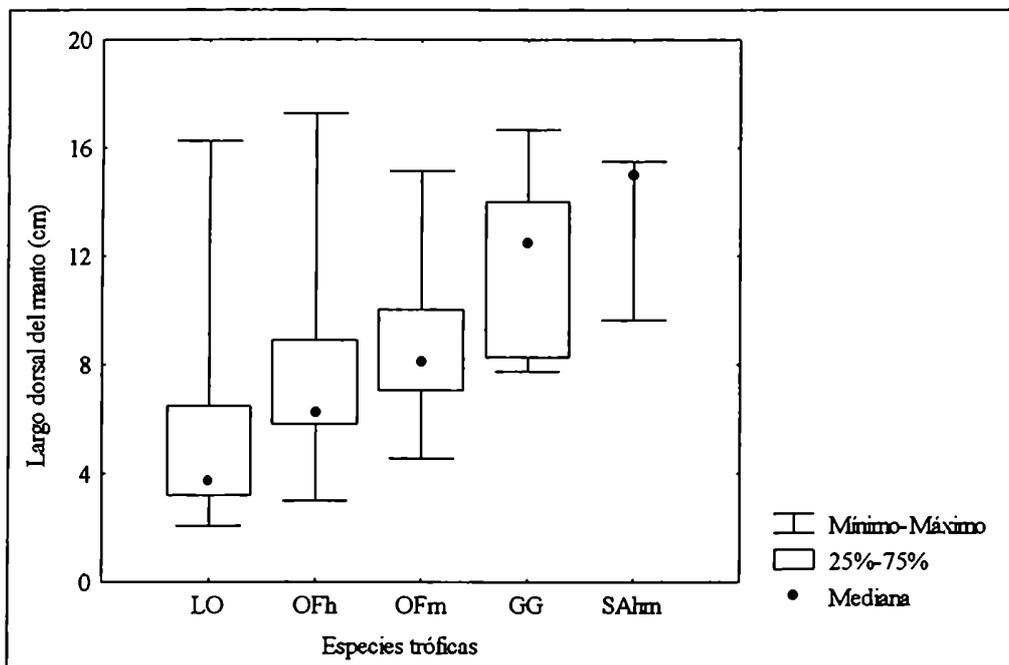


Figura 7.9. Gráficos de cajas (box plots) del largo dorsal del manto de los calamares patagónicos *Loligo gahi* consumidos por las especies tróficas consideradas. Las abreviaturas de las especies tróficas se indican en el texto.

Tabla 7.9. Tallas de calamar patagónico *Loligo gahi* consumidos por las especies tróficas analizadas y contrastes realizados para detectar la ubicación de las diferencias en las tallas consumidas. Los resultados de los contrastes se presentan en forma de matriz, donde por debajo de la diagonal se ubican los estadísticos calculados (ϵ) y por encima de ésta los valores críticos respectivos. Las barras gruesas indican cuáles contrastes resultaron no significativos. n: número de presas en cada especie trófica. Las abreviaturas de las especies tróficas se presentan en el texto.

Especie trófica	n	Mediana (cm)	Mínimo (cm)	Máximo (cm)	Media (cm)	Desvío estándar
LO	764	3.73	2.06	16.25	5.07	2.68
OFh	18	6.22	2.99	17.27	7.77	3.61
OFm	145	8.10	4.56	15.14	8.70	2.33
GG	8	12.46	7.75	16.67	11.72	3.33
SAhm	3	15.00	9.64	15.50	13.38	3.25

Especie trófica	LO	OFh	OFm	GG	SAhm
	Valores críticos				
Especie trófica	LO	OFh	OFm	GG	SAhm
LO		181.350	68.889	270.279	439.933
OFh	226.521		190.051	323.148	474.252
OFm	320.736	94.215		276.193	443.590
GG	432.722	206.201	111.987		514.857
SAhm	481.993	255.472	161.257	49.271	

El pulpo colorado fue consumido por ambas especies tróficas del lobo marino de un pelo, SAhm, RFmad y GG. En este caso, se compararon los pesos húmedos estimados.

Se encontraron diferencias significativas en los pesos de los pulpos colorados consumidos por las especies tróficas consideradas ($H=46.326$ $p<0.001$). Estas diferencias están asociadas al consumo de pulpos colorados de mayor peso por parte de OFh (Fig. 7.10 y Tabla 7.10). Asimismo, no se encontraron diferencias entre los pesos de los pulpos colorados consumidos por OFh y SAhm, aunque esta falta de significación estaría asociado al pequeño tamaño muestral en esta última especie trófica ($n=3$).

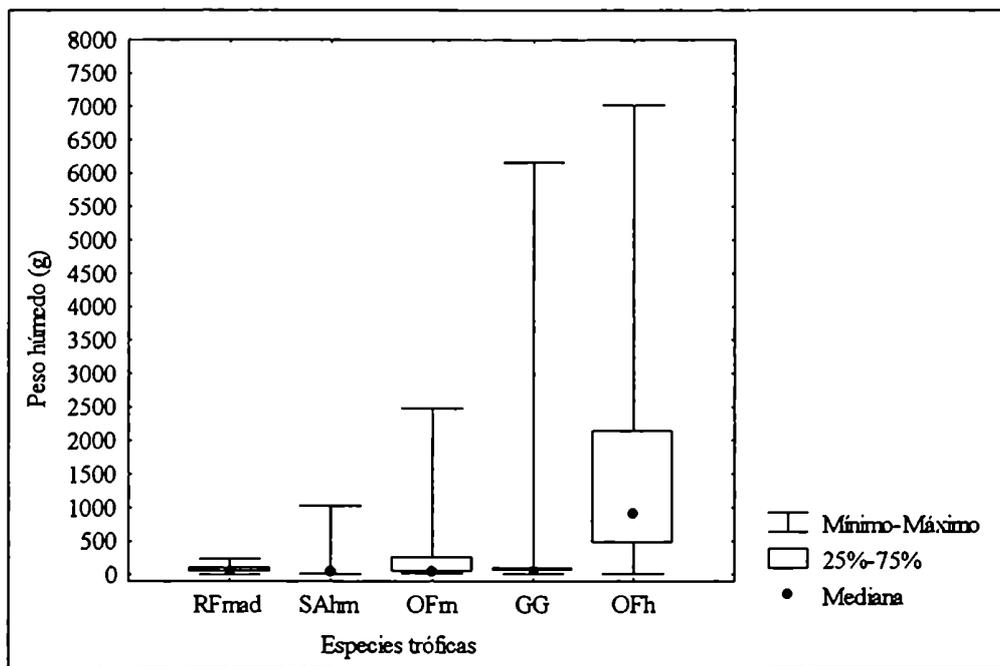


Figura 7.10. Gráficos de cajas (box plots) del peso húmedo estimado de los pulpos colorados *Enteroctopus megalocyathus* consumidos por las especies tróficas consideradas. Las abreviaturas de las especies tróficas se indican en el texto.

Tabla 7.10. Pesos húmedos de pulpo colorado *Enteroctopus megalocyathus* consumidos por las especies tróficas analizadas y contrastes realizados para detectar la ubicación de las diferencias en las tallas consumidas. Los resultados de los contrastes se presentan en forma de matriz, donde por debajo de la diagonal se ubican los estadísticos calculados (ϵ) y por encima de ésta los valores críticos respectivos. Las barras gruesas indican cuáles contrastes resultaron no significativos. n: número de presas en cada especie trófica. Las abreviaturas de las especies tróficas se presentan en el texto.

Especie trófica	n	Mediana (g)	Mínimo (g)	Máximo (g)	Media (g)	Desvío estándar
RFmad	19	55.95	7.36	235.00	78.69	73.28
SAhm	3	44.00	10.00	1022.28	358.76	574.88
OFm	21	39.16	19.83	2475.17	403.41	752.77
GG	16	51.20	13.35	6163.06	714.00	1821.44
OFh	54	903.89	16.38	7022.22	1353.27	1399.70

Especie trófica	RFmad	SAhm	OFm	GG	OFh
	Valores críticos				
Especie trófica	RFmad	SAhm	OFm	GG	OFh
RFmad		57.138	29.120	31.207	24.532
SAhm	8.702		56.766	57.864	54.555
OFm	9.249	0.548		30.520	23.653
GG	10.368	1.667	1.119		26.179
OFh	48.026	39.324	38.776	37.657	

Análisis de agrupamiento jerárquico

Sobre la base de los IRI% de las principales especies presa y considerando una distancia de corte del 50% de la distancia máxima de ligamiento, las 9 especies tróficas estudiadas pudieron agruparse en 6 grupos diferentes (Fig. 7.11). Estos grupos fueron: A) OFm y RFmad, B) GG, C) RFinm, D) SAInm, SAMm y SAhm, E) LO y F) OFh. El dendrograma obtenido presentó un bajo nivel de distorsión de la matriz de distancias original ($r_c=0.832$).

El grupo A, está caracterizado por una alta importancia de la merluza en su dieta; el grupo B (GG) está caracterizado por una distribución relativamente equitativa de la importancia de la merluza, el calamar común y el pulpo colorado; el grupo C (RFinm) presenta alta importancia de nototenia, seguida por merluza e isópodos; el grupo D esta asociado a altas importancias de calamar común y a la presencia de ctenóforos; el grupo E (LO) esta definido por una alta importancia de anchoíta, seguida de los calamares comunes y patagónicos y el grupo F (OFh) está definido por la alta importancia del pulpo colorado en la dieta (Fig. 7.3).

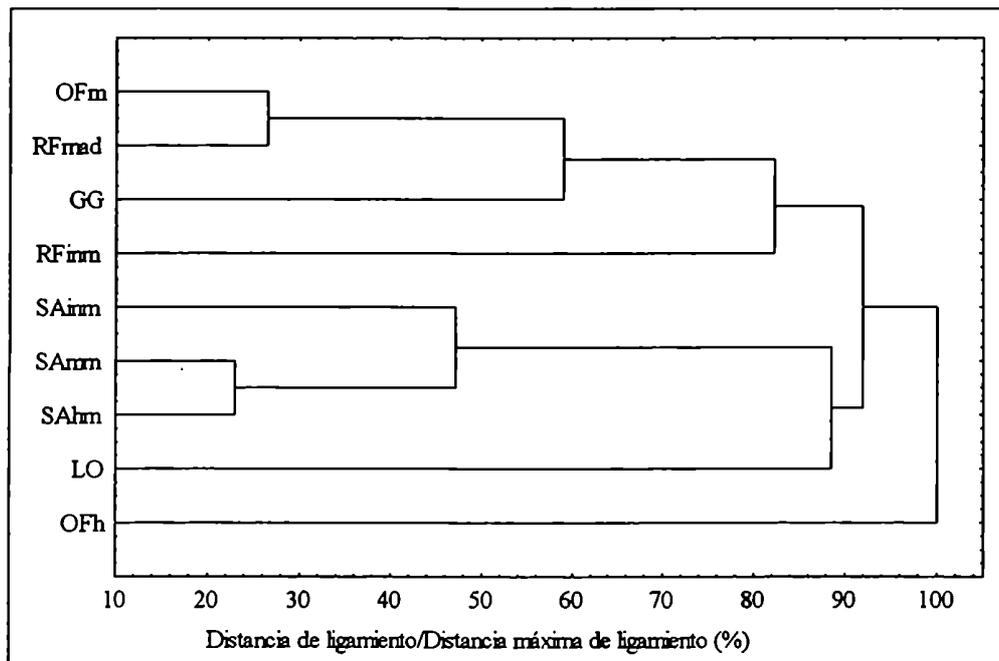


Figura 7.11. Dendrograma obtenido para las especies tróficas estudiadas a partir de la matriz de distancias euclídeas de los IRI% de las principales especies presa. Las abreviaturas de las especies tróficas se presentan en el texto.

Considerando los IRI% de los grupos ecológicos de las presas y empleando el mismo criterio de corte que en el caso anterior, pudieron identificarse 3 grandes grupos de predadores (Fig. 7.12). Estos grupos fueron: 1) OFm, RFmad, SAm, SAhm y GG; 2) SAinm y LO; y 3) OFh y RFinm. El dendrograma obtenido presentó una baja distorsión con respecto a la matriz de distancias original ($r_c=0.935$).

El grupo 1 está caracterizado por la alta importancia de presas demersales pelágicas. Dentro de este grupo pueden distinguirse tres subgrupos, el constituido por GG donde también se observa el consumo de especies bentónicas, el formado por OFm y RFmad donde también tiene importancia el consumo de presas demersal bentónicas y bentónicas, y el conformado por SAm y SAhm donde la importancia de las presas bentónicas y demersales bentónicas es mucho menor y tienen cierta importancia las presas pelágicas (Fig. 7.2).

El grupo 2 está caracterizado por la alta importancia que adquieren las presas pelágicas, aunque las presas demersal pelágicas continúan siendo las más importantes (Fig. 7.2)

El grupo 3 se caracteriza por las altas importancias de las presas bentónicas y demersal bentónicas (Fig. 7.2)

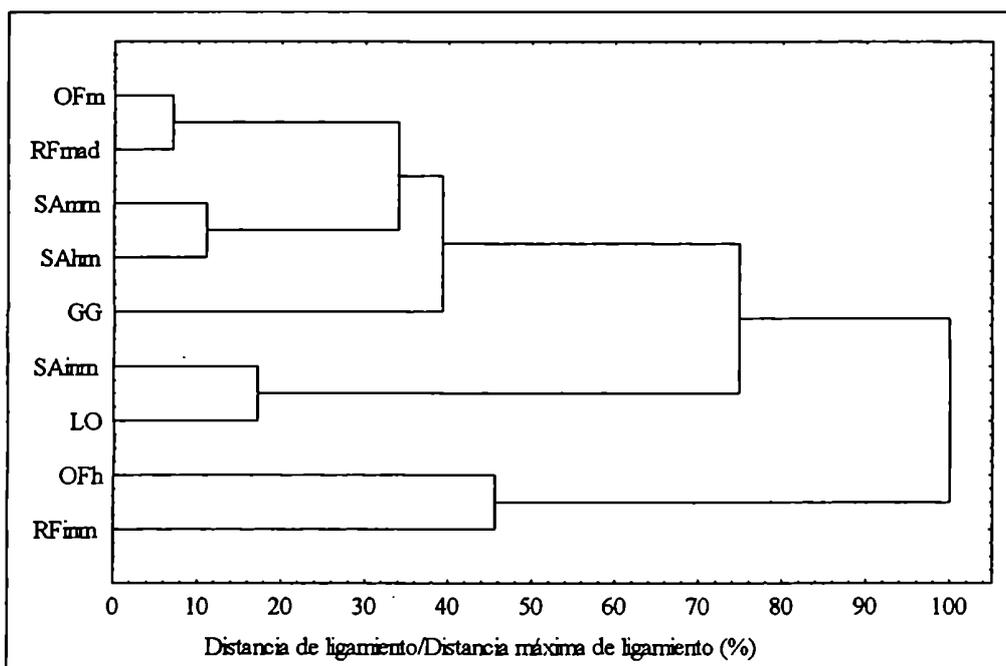


Figura 7.12. Dendrograma obtenido para las especies tróficas estudiadas a partir de la matriz de distancias euclídeas de los IRI% de los grupos ecológicos de las presas. Las abreviaturas de las especies tróficas se presentan en el texto.

Discusión

Las especies estudiadas, el lobo marino de un pelo *O. flavescens*, el delfín oscuro *L. obscurus*, la raya picuda *R. flavirostris*, el tiburón espinoso *S. acanthias* y el tiburón vitamínico *G. galeus*, consumen un gran número de especies presa diferentes. Esto permitiría, en términos generales, caracterizarlos como predadores generalistas. Aún así, el número de especies presa que presentan altas importancias son pocas. Por lo tanto, el carácter generalista de estos predadores debería analizarse teniendo en cuenta la disponibilidad y abundancia de las principales presas.

En este sentido, las presas más importantes y comunes a todos los predadores estudiados son la merluza y el calamar común. Estas especies son, junto con la anchoíta, las más abundantes y frecuentes en la comunidad marina del norte y centro de Patagonia y constituyen el sistema tritrófico alrededor del cual se estructura la comunidad (Angelescu, 1982; Angelescu y Prenski, 1987, Ciechowski y Sánchez, 1988; Pájaro *et al.*, 1997; Brunetti *et al.*, 1998). La nototenia, si bien no presenta biomazas tan altas como la merluza y el calamar común, es una de las especies más abundantes de la comunidad y constituye la tercera especie en número de individuos en los lances comerciales a merluza (Otero *et al.*, 1982; Angelescu y Prenski, 1987; Coscarella *et al.*, 1997; LAMAMA, 1998).

Con respecto al calamar patagónico, son escasos los estudios que permitan determinar su abundancia en el medio (Pineda *et al.*, 1998). Sin embargo, puede ser una especie abundante en ciertas áreas y momentos del año (Pineda *et al.*, 1998).

En el caso de la raneya, el pulpo colorado, los isópodos y los ctenóforos, no existe información sobre su abundancia. La raneya no sólo es una presa importante para algunos de los predadores considerados en este estudio, sino también es una especie importante y frecuente en la dieta de algunas aves marinas (Malacalza *et al.*, 1994; 1997). Tanto para la raneya como para el pulpo colorado, la ausencia de información podría estar relacionada con los métodos empleados para los estudios de estimación de abundancia. Los estudios de abundancia de peces en la Argentina han utilizado históricamente redes de arrastre como método de muestreo (Otero *et al.*, 1982). Esto hace que los lances de investigación se realicen en lugares donde el fondo es apto para el empleo de este tipo de artes de pesca. La alta frecuencia de la raneya en la dieta de varios predadores (mamíferos marinos, elasmobranquios y aves marinas) sugiere que esta especie sería abundante en el ambiente. Es probable que su baja presencia en las campañas de investigación pesquera esté asociada a una baja selectividad para esta especie por las artes empleadas en estos estudios y/o que la raneya utilice ambientes no aptos para el arrastre por lo que su presencia y abundancia resultarían subestimadas en estas evaluaciones. Con referencia al pulpo colorado, los fondos rocosos donde habita no son evaluados. Asimismo, debe tenerse en cuenta que las campañas de investigación pesquera han sido, en su gran mayoría, diseñadas para la evaluación de especies demersales de importancia pesquera como la merluza y no para la evaluación de pequeños peces como la raneya o moluscos bentónicos como el pulpo colorado. Con respecto a los isópodos, la especie identificada (*S. schythei*) se encuentra ampliamente distribuida en la plataforma patagónica y es una de las especies más frecuentes del género en la región (Bastida *et al.*, 1973). Los ctenóforos son un componente de importancia del zooplancton gelatinoso, siendo un grupo abundante en el área frente a Península Valdés (Santos, 1994), aunque su abundancia varía estacionalmente (García de la Rosa, 1998).

Teniendo en cuenta la información disponible, las especies presa más importantes para los mamíferos marinos y elasmobranquios estudiados, pueden considerarse como especies abundantes y frecuentes en la comunidad marina del norte y centro de Patagonia. Por lo tanto, resulta adecuado clasificar a estos predadores como generalistas y oportunistas. Aún así, los solapamientos tróficos entre las especies tróficas estudiadas indican que estos predadores están utilizando recursos abundantes en el ambiente, pero en formas diferentes.

Estas diferencias en la dieta estarían asociadas a dos variables fundamentales, una es el dominio del ambiente donde se alimentan y la otra es el tamaño de los predadores. En este sentido, los estudios de la diversidad trófica muestran claramente un patrón de incremento en la diversidad a medida que las especies tróficas están más asociadas al dominio demersal bentónico.

En términos generales, la diversidad biológica en aguas someras es mayor que en aguas más profundas. Asimismo, la diversidad de las comunidades demersales es mayor que la diversidad de las comunidades pelágicas (Margalef, 1974; Laevastu y Favorite, 1988; Woottom, 1990). Estos patrones generales, también se observan en la comunidad marina del norte y centro de Patagonia (Menni, 1983; Angelescu y Prenski, 1987; Caille y Maldonado, 1993).

Así, OFh muestra la mayor diversidad trófica y esta especie trófica se alimentaría fundamentalmente de especies demersales y bentónicas. Debido a que posiblemente se alimenta en áreas más costeras que el resto de los predadores, también utiliza recursos del dominio pelágico. Por lo tanto, la mayor diversidad trófica estaría asociada a una alimentación en todos los dominios de ambiente y en áreas costeras, donde en términos generales la diversidad específica es mayor. En el otro extremo, LO es un predador claramente pelágico y su menor diversidad trófica estaría asociada a la alimentación en este dominio del ambiente. El gradiente de diversidad trófica observado para el resto de las especies tróficas estaría asociado con el diferente grado de vinculación que presentan en su alimentación con los dominios demersal y pelágico.

En relación con las tallas consumidas de las presas más importantes, si bien el análisis utilizado es conservativo, no se encontraron demasiadas diferencias en las tallas consumidas entre las especies tróficas estudiadas y, cuando se hallaron, estas diferencias también se pueden asociar con los tamaños de los predadores y el dominio del ambiente donde se alimentan.

En el caso de la merluza, las especies tróficas de menores tamaños consumieron merluzas más pequeñas, como por ejemplo las RFinm y los SA. Esto estaría asociado a una limitación física de los predadores para consumir tallas más grandes. Además, los predadores de hábitos tróficos más pelágicos como LO y SA, también consumieron merluzas de menores tallas, mientras que los predadores más demersales (GG, OF y RFinad) consumieron merluzas de tallas mayores. Teniendo en cuenta que los juveniles primarios de merluza son de hábitos pelágicos y que los ejemplares de mayores tamaños suelen estar más vinculados al fondo (Angelescu y Prenski, 1987), las diferencias observadas en las tallas consumidas estarían explicadas por estos dos factores.

Con respecto al calamar común, con la excepción de LO que consumió juveniles pequeños de hábitos típicamente pelágicos, el resto de las especies tróficas consumieron a esta especie en tallas muy similares, encontrándose una muy leve tendencia al consumo de calamares más pequeños por parte de los predadores de menor porte como SA_{inm} y RFinm.

En referencia a la nototenia, los predadores de menor tamaño (RFinm) presentaron una tendencia al consumo de tallas menores, pero en términos generales todas las especies tróficas que consumieron a esta especie lo hicieron en tallas similares.

La anchoíta fue consumida en tallas similares por todos los predadores estudiados, con la excepción de la raya picuda, la que consumió anchoítas en tallas mayores que el resto. Este punto es interesante, ya que las rayas picudas que consumieron a esta especie fueron fundamentalmente ejemplares inmaduros. Esta especie trófica (RFinm) es la que posee el menor tamaño y una clara asociación con el fondo. Sin embargo, consumió a la anchoíta, una especie típicamente pelágica, en tallas mayores que el resto de los predadores. Esto podría deberse a que, en ciertas circunstancias, la anchoíta puede descender por debajo de la termoclina y asociarse al fondo (Angelescu, 1982). La manifestación de este tipo de comportamientos suele depender de las condiciones ambientales y del estado de condición de los individuos, habiéndose sugerido que los adultos de anchoíta podrían ser los que presentan este tipo de comportamientos (Angelescu, 1982). Si este fuera el caso, y teniendo en cuenta que el rango de tallas de la anchoíta es similar al de la nototenia (también consumida por RFinm), el consumo de anchoítas más grandes por parte de RFinm podría estar asociado a la predación sobre ejemplares adultos y grandes asociados al fondo, siendo éstos probablemente las únicas anchoítas disponibles en el ambiente bentónico y demersal bentónico.

La raneya fue consumida en tallas más pequeñas por OFh y GG, mientras que el resto de las especies tróficas que se alimentaron de esta presa lo hicieron en tallas más grandes y similares entre sí. En este caso, el punto más interesante está dado por las raneyas consumidas por OFh, ya que la muestra analizada para GG es muy pequeña. No existe información sobre la biología de la raneya que permita explicar claramente el consumo de tallas menores por parte de OFh. Aún así, las regiones más costeras constituyen áreas de cría para juveniles de diversas especies de peces (Angelescu y Prenski, 1987; Caille y Maldonado, 1993). Dado que OFh sería un predador más costero que el resto de los predadores estudiados, la diferencia observada en las tallas consumidas podría estar asociada con una mayor presencia de juveniles de raneya en las aguas costeras. Si esta hipótesis fuera cierta, podría esperarse que las tallas de raneya consumidas por las aves marinas (cormoranes), que se alimentan en aguas costeras (Malacalza *et al.*, 1994; 1997), fuesen similares a las observadas en OFh. Sin embargo, no existe información

disponible sobre las tallas de raneya consumidas por las aves marinas, quedando planteada esta cuestión para futuros estudios.

Las tallas de calamar patagónico consumidas por LO fueron más pequeñas que las consumidas por el resto de los predadores. En este análisis, debido al carácter conservativo del método utilizado, no se detectaron las diferencias encontradas en las tallas consumidas por OFh y OFm (ver Capítulo 2). Además, las muestras estudiadas de GG y SAhm fueron pequeñas como para permitir una base suficiente para la interpretación robusta de los resultados. Sin embargo, los estudios realizados sobre esta especie en el área de las Islas Malvinas, indican un patrón de incremento de las tallas con la profundidad, aunque en dicho trabajo el rango de profundidad estudiado fue de 50-400 m (Hatfield *et al.*, 1990). Si este patrón también se manifestara en rangos menores de profundidad, y considerando la tendencia al incremento en las tallas consumidas esbozado en la Fig. 7.9 y las diferencias encontradas entre los calamares patagónicos consumidos por OFm y OFh, es posible sugerir que las tallas consumidas por LO estarían asociadas a la predación en aguas más superficiales, que las consumidas por OFh estarían asociadas a la predación en áreas más costeras y menos profundas, mientras que las tallas consumidas por OFm, GG y SAhm estarían asociadas al consumo de calamares patagónicos en aguas más profundas de la plataforma intermedia.

En el caso del pulpo colorado, los ejemplares consumidos por OFh fueron de mayores tamaños que los consumidos por el resto de los predadores, quienes consumieron a esta especie en tamaños similares. En este sentido, parece estar claro que OFh capturaría a esta presa en los fondos rocosos consumiendo a los ejemplares de mayor tamaño, mientras que el resto de los predadores capturaría esta especie de una forma menos asociada a su búsqueda en el ambiente bentónico. Asimismo, si bien el rango de profundidad para el pulpo colorado abarca desde el piso intermareal hasta los 140 m (Re, 1998a), teniendo en cuenta que OFh se alimentaría en regiones más costeras, es probable que las mayores abundancias de esta especie se encuentren en fondos rocosos de éstas aguas costeras.

Por lo tanto, los distintos resultados obtenidos indican un patrón de diferenciación entre las distintas especies tróficas analizadas. Este patrón está claramente asociado a los dominios del ambiente donde se alimentan, consumiendo en cada caso aquellas especies presa más abundantes en su hábitat trófico y, en términos generales, en aquellas tallas que son más frecuentes en estos ambientes. Asimismo, cada una de las especies tróficas estaría sujeta a distintas restricciones, tanto de índole física (tamaño del predador) como de índole ecológica (la presencia de la cría en tierra en el caso de OFh o comportamientos gregarios de alimentación sobre cardúmenes en el caso de LO), que acotaría sus rangos de acción y, en cierta medida, el espectro disponible de presas para cada predador. Además, estas diferencias y restricciones

tienden a separar los nichos tróficos de las especies tróficas estudiadas, disminuyendo así la posibilidad real de la competencia intra e interespecífica.

Todos los predadores estudiados consumen especies de importancia económica como son la merluza y el calamar común. De hecho, éstas son las principales especies presa que sustentan tanto a las especies tróficas estudiadas como a las dos principales pesquerías de la región en términos de biomasa extraída (Fig. 7.13). En este contexto, el carácter de generalistas y oportunistas de estos predadores de alto nivel trófico, les podría permitir afrontar los potenciales cambios en la comunidad que podrían ocurrir como consecuencia del actual colapso de la merluza. Sin embargo, la capacidad de estos predadores de soportar este tipo de cambios dependerá de la plasticidad trófica que posean y cuán efectivamente puedan adaptarse a la utilización de nuevos recursos o nuevas formas de uso de los recursos que hoy explotan (“prey switching” por ejemplo).

En este sentido, el calamar común se encuentra actualmente en condiciones de plena explotación y resulta difícil establecer si esta especie sería capaz de soportar la presión trófica que resultaría de un vuelco a nivel comunitario hacia la utilización de este recurso, tal y como parece evidenciarse en el caso del tiburón espinoso (ver Capítulo 5).

En este contexto, el colapso actual de la pesquería de merluza podría constituir el preludio de cambios significativos en la estructura de la comunidad marina del norte y centro de Patagonia. La merluza, una de las especies clave de esta comunidad, se encuentra drásticamente reducida. El calamar común, otra de las especies clave del sistema, se encuentra plenamente explotada por la pesquería y parece constituirse en la principal presa alternativa de al menos uno de los predadores de alto nivel trófico de esta comunidad. Asimismo, ninguna de las otras presas principales parecería tener la capacidad de constituirse en una presa alternativa, tanto como consecuencia de sus abundancias como del papel central que la merluza y el calamar común tienen en la red alimentaria de los niveles tróficos más altos (Fig. 7.13). Incluso la nototenia, una especie consumida por varias de las especies tróficas estudiadas, no sólo tiene comparativamente abundancias menores sino que también se ve afectada, como consecuencia de las capturas incidentales, por la propia pesquería de merluza.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrams, P.A. y J.D. Roth. 1994. The effects of enrichment of three-species food chains with nonlinear functional responses. *Ecology* 75(4):1118-1130.
- Adler, F.R. y W.F. Morris. 1994. A general test for interaction modification. *Ecology* 75(6):1552-1559.
- Ajayi, T.O. 1982. Food and feeding of *Raja* species (Batoidei) in Carmarthen Bay, Bristol Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 62:215-223.
- Angelescu, V. 1982. Ecología trófica de la anchoita del Mar Argentino (Engraulidae, *Engraulis anchoita*). Parte II. Alimentación, comportamiento y relaciones tróficas en el ecosistema. Contribuciones del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) N°409. 83 pág.
- Angelescu, V. y A. Anganuzzi. 1981. Resultados sobre la alimentación de la anchoita (*Engraulis anchoita*) en el área explorada por el B/I "Shinkai Maru" durante las campañas VI (21/09/78-12/10/78) y VIII (20/11/78-19/12/78) en el Mar Epicontinental Argentino. Contribuciones del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) N° 383:281-298.
- Angelescu, V. y A. Anganuzzi. 1986. Ecología trófica de la anchoita (Engraulidae, *Engraulis anchoita*) del Mar Argentino. Parte III: Requerimiento trófico individual en relación con el crecimiento, ciclo sexual y las migraciones estacionales. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP)* N°5:194-223.
- Angelescu, V. y L.B. Prenski. 1987. Ecología trófica de la merluza común del Mar Argentino (Merlucciidae, *Merluccius hubbsi*). Parte 2. Dinámica de la alimentación analizada sobre la base de las condiciones ambientales, la estructura y las evaluaciones de los efectivos en su área de distribución.. Contribuciones del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) N°561. 205 pág.
- Anónimo. 1991. Report on the Benguela Ecology Programme workshop on seal-fishery biological interactions. Rep. Benguela Ecol. Progm. S. Afr. 22. 65 pág.
- Anónimo. 1995. NAFO/ICES Symposium on The Role of Marine Mammals in the Ecosystem. Abstracts of the Oral and Poster Presentations. Darmouth, Canadá. 6-8 de septiembre de 1995.
- Anónimo. 1996. Captura 95. *Redes* 88:24-40.
- Arai, M.N. 1988. Interactions of fish and pelagic coelenterates. *Canadian Journal of Zoology* 66:1913-1927.

- Ates, R.M.L. 1988. Medusivorous fishes, a review. *Zoologische Mededelingen* 62(3):29-42.
- Bahamonde, N.N. 1950. VIII. Alimentación de la raya (*Raja flavirostris*) Philippi, 1982. *Inv. Zool. Chil.* Vol. I Fasc. 1:4-6.
- Bambill, G., M. Pérez, M. Renzi, C. Dato, O. Wöhler, G. Cañete y S. Bezzi. 1996. Evaluación de merluza (*Merluccius hubbsi*) en la plataforma argentina, entre 34°S y 48°S, en agosto y septiembre de 1993. INIDEP Informe Técnico 7: 21-68.
- Banco Mundial. 1992. Informe sobre el desarrollo Mundial 1992: Desarrollo y Medio Ambiente. Banco Mundial, Washington DC, EEUU. 300 pág.
- Bastida, R. y M.R. Torti. 1973. Los isópodos *Serolidae* de la Argentina. Clave para su reconocimiento. *Physis Sección A* 32(84):19-46.
- Bastida, R., V. Lichtschein y R.N.P Goodall. 1988. Food habits of *Cephalorhynchus commersonii* off Tierra del Fuego. Páginas 143-160 en R.L. Brownell Jr y G.P. Donovan, eds. *Biology of the genus Cephalorhynchus*, Reports of the International Whaling Commission (special issue 9). 344 pág.
- Bax, N.J. 1998. The significance and prediction of predation in marine fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 55(6):997-1030.
- Beddington, J.R., R.J.H. Beverton y D.M. Lavigne (Eds.). 1985. *Marine mammals and fisheries*. George Allen & Unwin, London. 354 pág.
- Bellisio, N.B., R.B. López y A. Torno. 1979. *Peces marinos patagónicos*. Subsecretaría de pesca, Secretaría de estado de intereses marítimos, Ministerio de Economía, República Argentina. 279 pág.
- Bengtsson, J. 1994. Confounding variables and independent observations in comparative analyses of food webs. *Ecology* 75(5):1282-1288.
- Berryman, A.A., J. Michalski, A.P. Gutierrez y R. Arditi. 1995. Logistic theory of food web dynamics. *Ecology* 76(2):336-343.
- Beverton, R.J.H. y S.J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Min. Agric. Fish and Food (UK), Fish. Invest. Ser. II*, 19. 533 pág.

- Bezzi, S., G. Cañete, M. Pérez, M. Renzi y H. Lassen. 1994. Report of the INIDEP working group on assessment of hake (*Merluccius hubbsi*) north of 48°S (Southwest Atlantic Ocean). INIDEP Documento Científico N°3:5-28.
- Bezzi, S., M. Renzi, M. Pérez, G. Cañete, G. Irusta and H. Lassen. 1995. Evaluación y estrategias de manejo del recurso merluza. Página 32 (Resumen N°88) en Resúmenes del VI Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar (COLACMAR). 23-26 de Octubre de 1995, Mar del Plata.
- Billick, I. y T.J. Case. 1994. Higher order interactions in ecological communities: What are they and how can they be detected?. *Ecology* 75(6):1529-1543.
- Bledsoe, L.J. y B.A. Megrey. 1989. Chaos and Pseudoperiodicity in the dynamics of bioenergetic food web model. Páginas 121-137 en E.F. Edwards y B.A. Megrey, eds. *Mathematical analysis of fish stock dynamics*, American Fisheries Society, Symposium 6.
- Bogstad, B., K.H. Hauge y Ø. Ulltang. 1997. MULTSPEC - A multi-species model for fish and marine mammals in the Barent Sea. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, Vol. 22:317-341.
- Boletzky, S.V. 1977. Post-hatching behavior and mode of life in cephalopods. Páginas 557-567 en M. Nixon y J.B. Messenger, eds. *Symposia of the Zoological Society of London N°38: The biology of cephalopods*. Academic Press, New York.
- Boitovskoy, D. 1999. *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, Países Bajos. xvi+1706 pág.
- Boschi, E.E., C.E. Fischbach y M.I. Iorio. 1992. Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. *Frente Marítimo* Vol.10, Sec. A:7-94.
- Boswall, J. 1972. The South American sea lion *Otaria byronia* as a predator on penguins. *Bulletin British Ornithologist's Club* 92(5):129-132.
- Brandhorst, W., J.P. Castello, M.B. Cousseau y D.A. Capezzani. 1974. Evaluación de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoita*) frente a la Argentina y Uruguay. VIII. Desove, crecimiento, mortalidad y estructura de la población. *Physis*, Sec. A 33(86):37-58.
- Brunetti, N.E. 1990. Evolución de la pesquería de *Illex argentinus* (Castellanos, 1960). *Informes Técnicos de Investigación Pesquera* N°155. 19 pág.

- Brunetti, N.E. y M.L. Ivanovic. 1992. Distribution and abundance of early life stages of squid (*Illex argentinus*) in the south-west Atlantic. ICES Journal of Marine Science 49:175-183.
- Brunetti, N.E., M.L. Ivanovic, E. Louge y H.E. Christiansen. 1991. Estudio de la biología reproductiva y de la fecundidad en dos subpoblaciones del calamar (*Illex argentinus*). Frente Marítimo 8, Sec. A:73-84.
- Brunetti, N.E., M.L. Ivanovic y B. Elena. 1998. Calamares omastreídeos (Cephalopoda, Ommastrephidae). Páginas 37-68 en E. Boschi, de. El mar argentino y sus recursos pesqueros, Tomo 2: Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP). 231 pág.
- Caille, G. y A. Maldonado. 1993. Conformación de las comunidades de peces de la Bahía Engaño y Bajo Mazarredo, Patagonia Argentina. In: G. Caille, E.A. Crespo y J.L. Esteves (eds.), Actas de las J. Nac. de Cs. del Mar '91, páginas 129-133. Universidad Nacional de la Patagonia y Centro Nacional Patagónico (CONICET), Puerto Madryn.
- Campagna, C. 1985. The breeding cycle of the Southern sea lion, *Otaria byronia*. Marine Mammal Science 1(3):210-218.
- Campagna, C. y B.J. Le Boeuf. 1988. Reproductive behavior of Southern sea lions. Behaviour 104:233-261.
- Cañete, G.R., R.G. Perrotta y J.A. Pérez Comas. 1986. Aspectos comparativos entre muestreos de desembarque y muestreos en alta mar de la especie merluza (*Merluccius hubbsi*), considerando el descarte efectuado por la flota marplatense en el período julio 1979 - setiembre 1980. Publicaciones de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo 1(2)447-453.
- Cappozzo, H.L., C. Campagna y J. Monserrat. 1991. Sexual dimorphism in newborn Southern sea lions. Marine Mammal Science 7(4):385-394.
- Castley, J.G., V.G. Cockcroft y G.I.H. Kerley. 1991. A note on the stomach contents of fur seals *Arctocephalus pusillus* beached on the south-east coast of South Africa. South African Journal of Marine Science 11:573-577.

- Ciechomski, J. Dz. de. y R.P. Sanchez. 1988. Análisis comparativo de las estimaciones de biomasa de la anchoita (*Engraulis anchoita*) en el Atlántico Sudoccidental en diferentes años y con distintas metodologías. Publicaciones de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo Vol. 4:117-132.
- Clarke, M.R. 1962. The identification of cephalopods beaks and the relationship between beak size and total body weight. *Bulletin of the British Museum of Natural History* 8(10):419-480.
- Clarke, M.R. 1980. Cephalopoda in the diet of sperm whales of the southern hemisphere and their bearing on sperm whale biology. *Discovery Reports* 37. 324 pág.
- Clarke, M.R. 1986. A handbook for the identification of cephalopods beaks. Clarendon Press, Oxford.
- Cohen, J.E. 1978. Food webs and niche space. Princeton University Press, Princeton. 189 pág.
- Cohen, J.E. 1989. Food webs and community structure. Páginas 181-202 en J. Roughgarden, R.M. May y S. Levin, eds. *Perspectives on ecological theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Cohen, J.E., S.L. Pimm, P. Yodzis y J. Saldañas. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology* 62:67-78.
- Compagno, L.J.V., D.A. Ebert y P.D. Cowley. 1991. Distribution of offshore demersal cartilaginous fish (Class Chondrichthyes) off the west coast of Southern Africa, with notes on their systematics. *South African Journal of Marine Science* 11:43-139.
- Corcuera, J., F. Monzón, E. A. Crespo, A. Aguilar y J. A. Raga. 1994. Interactions between marine mammals and the coastal fisheries of Necochea and Claromecó (Buenos Aires province, Argentina). Páginas 283-290 en W.F. Perrin, G.P. Donovan y J. Barlow, eds. *Gillnets and cetaceans, Reports of the International Whaling Commission (special issue 15)*. 629 pág.
- Cortéz, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 54:726-738.
- Coscarella, M., S.N. Pedraza, N.A. García, M. Koen Alonso, E.A. Crespo y P. Mariotti. 1997. Fauna acompañante de la flota pesquera merluquera de altura en Patagonia norte durante la temporada estival 1995-1996. Resúmenes del XII Simposio Científico-Tecnológico de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo, Montevideo, Uruguay. 12-14 de Noviembre de 1997. Pág: 16-17.

- Cousseau, M.B. y M.A. Denegri. 1995. Peces. Páginas 9-47 en M.B. Cousseau, ed. Peces, crustáceos y moluscos registrados en el sector del Atlántico Sudoccidental entre 34° y 55°S, con indicación de las especies de interés pesquero. INIDEP Informe Técnico 5. 96 pág.
- Cousseau, M.B. y R.G. Perrotta. 1998. Peces marinos de Argentina: Biología, distribución y pesca. INIDEP, Mar del Plata, Argentina. 163 pág.
- Cousseau, M.B., D.L. Gru y J.E. Hansen. 1981. Resultados de dos campañas pelágicas llevadas a cabo por el B/I "Shinkai Maru" en la primavera del año 1978. Contribuciones del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) N° 383:42-58.
- Crespo, E.A. 1988. Dinámica poblacional del lobo marino del sur *Otaria flavescens* (Shaw, 1800) en el norte del litoral patagónico. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. 298 pág (no publicada).
- Crespo, E. A. 1991. *Lagenorhynchus obscurus*, delfín oscuro. Páginas 42-45 en H.L. Capozzo y M. Junín, eds. Estado de conservación de los mamíferos marinos del Atlántico Sudoccidental, Informes y estudios del Programa de Mares Regionales del PNUMA N°138.
- Crespo, E.A. y S.N. Pedraza. 1991. Estado actual y tendencia de la población de lobos marinos de un pelo(*Otaria flavescens*) en el litoral norpatagónico. *Ecología Austral*. 1:87-95.
- Crespo, E.A., J.F. Corcuera y A. López Cazorla. 1994a. Interactions between marine mammals and fisheries in some coastal fishing areas of Argentina. Páginas 269-281 en W.F. Perrin, G.P. Donovan y J. Barlow, eds. Gillnets and cetaceans, Reports of the International Whaling Commission (special issue 15). 629 pág.
- Crespo, E. A., L. Reyes, M. Koen, y N. García. 1994b. Interacciones entre mamíferos marinos y pesquerías en el litoral norpatagónico. Páginas 89-96 en J.A. Oporto, ed. Anales de la IV Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur. 285 pág.
- Crespo, E.A., P. Nepomnaschy, M. Koen Alonso y N. García. 1994c. Análisis preliminar de la dieta de mamíferos marinos sobre la base de contenidos estomacales y heces. Páginas 75-88 en J.A. Oporto, ed. Anales de la IV Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur. 285 pág.

- Crespo, E.A., S.N. Pedraza, S.L. Dans, M. Koen Alonso, L.M. Reyes y N.A. García. 1995. Interacciones entre mamíferos marinos y pesquerías en el litoral patagónico. Informe Final, PI 143 del Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de la Patagonia (CIUNPAT). 156 pág.
- Crespo, E.A., M. Koen Alonso, S.N. Pedraza, S.L. Dans, L.M. Reyes, A.C.M. Schiavini, N.A. García y M. Coscarella. 1996. Pinniped-Fisheries interactions in the Southwestern Atlantic Ocean off Argentina. Abstracts of the International Symposium and Workshop on Otariid Reproductive Strategies and Conservation, National Zoological Park, Smithsonian Institution, Washington DC, USA, 12-16 de Abril de 1996. Pág: 13.
- Crespo, E.A., S.N. Pedraza, S.L. Dans, M. Koen Alonso, L.M. Reyes, N.A. García, M. Coscarella y A.C.M. Schiavini. 1997a. Direct and indirect effects on the high seas fisheries on the marine mammal populations in the northern and central patagonian coast. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, Vol. 22:189-207.
- Crespo, E.A., S.N. Pedraza, S.L. Dans, N.A. García, M. Koen Alonso, L.M. Reyes y M. Coscarella. 1997b. Interacciones operacionales entre mamíferos marinos y pesquerías de arrastre en el norte y centro de Patagonia. Informes Técnicos del Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica - Fundación Patagonia Natural (Puerto Madryn, Argentina) N°30:1-28.
- Crespo, E.A., S.N. Pedraza, M. Coscarella, N.A. García, S.L. Dans, M. Iñiguez, L. M. Reyes, M. Koen Alonso, A.C.M. Schiavini y R. González. 1997c. Distribution and school size of dusky dolphins *Lagenorhynchus obscurus* (Gray, 1821) in the Southwestern South Atlantic Ocean. *Reports of the International Whaling Commission* 47:693-698.
- Cuadras, C.M. 1981. Métodos de análisis multivariante. EUNIBAR, Editorial Universitaria de Barcelona, Barcelona. 642 pág.
- Chapman, D.G. 1961. Statistical problems in dynamics of exploited fish populations. *Proceedings of the Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability* 4:153-168.
- Dans, S., E.A. Crespo, M. Koen Alonso, L. Reyes y N. García. 1993. Biología y ecología del delfín oscuro *Lagenorhynchus obscurus* en el litoral patagónico. Aspectos preliminares. *ACTAS de las Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar* 91: 142-148.
- Dans, S., E. Crespo, S. Pedraza, R. González y N. García. 1996. Estructura y tendencia de los apostaderos de lobos marinos de un pelo (*Otaria flavescens*) en el norte de Patagonia. Informes Técnicos del

Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica - Fundación Patagonia Natural (Puerto Madryn, Argentina) N°13:1-21.

- Dans, S.L., E.A. Crespo, S.N. Pedraza y M. Koen Alonso. 1997a. Notes on the reproductive biology of female dusky dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*) off the patagonian coast. *Marine Mammal Science* 13(2):303-307.
- Dans, S.L., E.A. Crespo, N.A. García, L.M. Reyes, S.N. Pedraza y M. Koen Alonso. 1997b. Incidental mortality of patagonian dusky dolphins in mid-water trawling: retrospective effects from the early 80's. *Reports of the International Whaling Commission* 47:699-704.
- DeLury, D.B. 1947. On the estimation of biological populations. *Biometrics* 3(4):145-167.
- Edwards, E.F. y B.A. Megrey (eds). 1989. *Mathematical analysis of fish stock dynamics*. American Fisheries Society, Symposium 6. 214 pág.
- Everhart, W.H. y W.D. Youngs. 1981. *Principles of fishery science*. Segunda edición, Cornell University Press. 349 pág.
- FAO. 1983. Informe del Grupo Ad Hoc de Trabajo sobre los recursos pesqueros de la Plataforma Continental Patagónica, Roma, 7-11 de febrero 1983. Una reunión preparatoria para la Conferencia Mundial de la FAO sobre Ordenación y Desarrollo. *FAO Informe de Pesca N°297*, 83 pág.
- Gaggiotti, O. E., y M. A. Renzi. 1990. El crecimiento alométrico en la merluza común (*Merluccius hubbsi*) y elección de un modelo de crecimiento apropiado. *Frente Marítimo* Vol. 6, Sec. A:7-24.
- García de La Rosa, S.B. 1998. Estudio de las interrelaciones tróficas de dos elasmobranquios del Mar Argentino, en relación con las variaciones espacio-temporales y ambientales: *Squalus acanthias* (Squalidae) y *Raja flavirostris* (Rajidae). Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. 215 pág.
- García de La Rosa, S.B. y F. Sánchez. 1997. Alimentación de *Squalus acanthias* y predación sobre merluza *Merluccius hubbsi* en el Mar Argentino entre 34°47'-47°S. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 11:119-133.
- García, N.A., 1997. Estudio de las interacciones entre mamíferos marinos y pesquerías en el litoral Norpatagónico. Seminario de Licenciatura, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia. 88 pág.

- Gaskin, D. E. 1972. Whales, dolphins and seals -with special reference to the New Zealand region-. St. Martin's Press, New York.
- George-Nascimento, M.F., R.A. Bustamante y R.C. Oyarzun. 1985. Feeding ecology of the Southern sea lion *Otaria flavescens* Shaw, 1800: Food contents and food electivity. Marine Biology Progress Series 21:135-143.
- Gerking, S.D. 1994. Feeding ecology of fish. Academic Press Inc., San Diego.
- Giangiobe, M.S. y C.G. Gregorio. 1991. Validación de las áreas de pesca de la flota argentina durante 1988. Frente Marítimo 9, Sec. B:123-130.
- Giangiobbe, S.M., G.A. Verazay y P.M. Ibáñez. 1993. Análisis del comportamiento de la flota pesquera argentina sobre el recurso merluza durante el período 1985-1988. Frente Marítimo, Sec. A:23-32.
- Goldstein, H.E. 1988. Estudios comparativos de los hábitos alimentarios y de los nichos tróficos de dos peces costeros: la brótola (*Urophycis brasiliensis*) y el mero (*Acanthistius brasilianus*). Publ. Com. Téc. Mix. Fr. Mar. 4:151-161.
- Goldstein, H.E. y M.B. Cousseau. 1987. Estudios sobre el régimen alimentario del mero (*Acanthistius brasilianus*) y su relación con las características morfométricas del sistema digestivo (Pisces, Fam. Serranidae). Rev. Invest. Des. Pesq. (INIDEP) N°7:85-103.
- Goodall, R. N. P., y A. R. Galeazzi. 1985. A review of the food habits of the small cetaceans of the Antarctic and the sub-Antarctic. Páginas 566-572 en: W.R. Siegfried, P.R. Condy y R.M. Laws, eds., Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer-Verlag, Berlin.
- Goodall, R.N.P., A.R. Galeazzi, S. Leatherwood, K.W. Miller, I.S. Cameron, R.K. Kastelein y A.P. Sobral. 1988. Studies of Commerson's dolphins, *Cephalorhynchus commersonii*, off Tierra del Fuego, 1976-1984, with a review of information on the species in the South Atlantic. Páginas 3-70 en R.L. Brownell Jr y G.P. Donovan, eds. Biology of the genus *Cephalorhynchus*, Reports of the International Whaling Commission (special issue 9). 344 pág.
- Goodall, R.N.P., A.C.M. Schiavini y C. Fermani. 1994. Net fisheries and net mortality of small cetaceans off Tierra del Fuego, Argentina. Páginas 295-304 en W.F. Perrin, G.P. Donovan y J. Barlow, eds. Gillnets and cetaceans, Reports of the International Whaling Commission (special issue 15). 629 pág.

- Gosztonyi, A. y L. Kuba. 1996. Atlas de huesos craneales y de la cintura escapular de peces costeros patagónicos. Informes Técnicos del Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica - Fundación Patagonia Natural (Puerto Madryn, Argentina) N° 4:1-29.
- Gulland, J.A. 1969. Manual of methods for fish stock assessment. Part I. fish population analysis. FAO Man. Fish. Sci. 4. 154 pág.
- Hamilton, J.E. 1934. The Southern sea lion *Otaria byronia* (de Blainville). Discovery Reports 8:269-318.
- Hansen, J.E. 1994. Diferencias entre parámetros vitales de las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoíta argentina. Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero N°9:11-24.
- Harrison, R.J. y G.L. Kooyman. 1968. General physiology of the Pinnipedia. Páginas 221-296 en R.J. Harrison, R.C. Hubbard, R.S. Peterson, C.E. Rice y R.J. Schusterman, eds. The behavior and physiology of pinnipeds Appleton-Century-Crofts, New York.
- Hatfield, E.M.C. 1996. Towards resolving multiple recruitment into loliginid fisheries: *Loligo gahi* in the Falkland Islands fishery. ICES Journal of Marine Science 53:565-575.
- Hatfield, E.M.C., P.G. Rodhouse y J. Porebski. 1990. Demography and distribution of the Patagonian squid (*Loligo gahi* d'Orbigny) during the austral winter. Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer 46:306-312.
- Hecht, T. 1987. A guide to the otholits of southern ocean fishes. South African Journal of Antarctic Research 17. 87 pág.
- Hillborn, R. y C.J. Walters. 1992. Quantitative fisheries stocks assessment. Choice, dynamics and uncertainty. Chapman & Hall, New York. 570 pág.
- Holden, M.J. 1975. The fecundity of *Raja clavata* in British waters. Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer 36(2) 110-118.
- Holden, M.J. y R.N. Tucker. 1974. The food of *Raja clavata* Linnaeus 1758, *Raja montagui* Fowler 1910, *Raja naevus* Müller y Henle 1841 y *Raja brachyura* Lafont 1873 in British waters. ICES Journal du Conseil 35:189-193.
- Holmes, E.E., M.A. Lewis, J.E. Banks y R.R. Veit. 1994. Partial differential equations in ecology: Spatial interactions and populations dynamics. Ecology 75(1):17-29.

- Hurlbert, S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59(1):67-77.
- Hurtubia, J. 1973. Trophic diversity in sympatric predatory species. *Ecology* 54(4):885-890.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach content analysis: A review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17:411-429.
- ICES. 1991. Report of the multispecies assessment working group. Woods Hole, USA. 4-13 de diciembre de 1990. ICES C.M. 1991/Assess:7.
- Ivanovic, M.L. y N.E. Brunetti. 1994. Food and feeding of *Illex argentimus*. *Antarctic Science* 6(2):185-193.
- Jones, B.C. y G.H. Geen. 1977. Food and feeding of spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in British Columbia waters. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34:2067-2078.
- Koen Alonso, M., S.N. Pedraza, E.A. Crespo, N.A. García y S.L. Dans. 1998. Implementación de un modelo de simulación para algunos componentes de la comunidad marina del norte y centro de Patagonia. Resúmenes del XIII Simposio Científico-Tecnológico de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo, Mar del Plata, Argentina. 23-25 de Noviembre de 1998. Pág: 54-55.
- Laevastu, T. y F. Favorite. 1988. Fishing and stock fluctuations. Fishing News Books Ltd., Farnham, Inglaterra.
- LAMAMA (Laboratorio de Mamíferos Marinos CENPAT-CONICET). 1998. Informe de actividades realizadas en el B/P Promarsa I en febrero de 1998. Informe técnico elevado a la Dirección Nacional de Administración y Fiscalización del Recurso Pesquero y a la empresa pesquera Alpesca S.A. 17 pág.
- Lavigne, D.M. 1992. Interactions between marine mammals and their prey: Unravelling the tangled web. Working paper presentado en el Symposium on marine birds and mammals in arctic food webs, 3-7 de abril de 1992, Memorial University of Newfoundland, St. John's, Newfoundland, Canadá.
- Ludwig, J.A. y J.F. Reynolds. 1988. Statistical ecology. John Wiley & Sons.
- Lloris, D. y J. Rucabado. 1991. Ictiofauna del Canal Beagle (Tierra del Fuego), aspectos ecológicos y análisis biogeográfico. Publicación Especial del Instituto Español de Oceanografía (Madrid) N°8. 171 pág.

- Magurran, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurements. Princeton University Press, Princeton. 179 pág.
- Malacalza, V.E., T.I. Poretti y N.M. Bertellotti. 1994. La dieta de *Phalacrocorax albiventer* en Punta León (Chubut, Argentina) durante la temporada reproductiva. *Omitología Neotropical* 5:91-97.
- Malacalza, V.E., N.M. Bertellotti y T.I. Poretti. 1997. Variación estacional en la dieta de *Phalacrocorax magellanicus* (Aves: Phalacrocoracidae) en Punta Loma (Chubut, Argentina). *Neotrópica* 43(109-110):35-37.
- Margalef, R. 1974. Ecología. Ediciones Omega, Barcelona. 951 pág.
- McCann, K. y P. Yodzis. 1992. Food chain population dynamics in the Barents Sea. SAC92/WP3. Manuscrito de Trabajo presentado en la Reunión del Comité Científico Asesor del Plan de Acción para Mamíferos Marinos, Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA), Lieja, Bélgica.
- McCann, K. y P. Yodzis. 1994. Biological conditions for chaos in a three-species food chain. *Ecology* 75(2): 561-564.
- McEachran, J.D. y K.A. Dunn. 1998. Phylogenetic analysis of skates, a morphologically conservative clade of elasmobranchs (Chondrichthyes: Rajidae). *Copeia* (2):271-290.
- McEachran, J.D., D.F. Boesch y J.A. Musick. 1976. Food division within two sympatric species-pairs of skates (Pisces, Rajidae). *Marine Biology* 35:301-317.
- McGlade, J.M. 1989. Integrated fisheries management models: Understanding the limits to marine resource exploitation. Páginas 139-165 en E.F. Edwards y B.A. Megrey, eds. *Mathematical analysis of fish stock dynamics*, American Fisheries Society, Symposium 6. 214 pág.
- McKinnon, J. 1994. Feeding habits of the dusky dolphin, *Lagenorhynchus obscurus*, in the coastal waters of central Peru. *Fishery Bulletin* 92:569-578.
- Menge, B.A. 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patters and importance. *Ecological monographs* 65(1):21-74.

- Menge, B. y J.P. Sutherland. 1987. Community regulation: Variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist* 130(5):730-757.
- Menge, B.A., J. Lubchenco, S.D. Gaines y L.R. Ashkenas. 1986. A test of the Menge-Sutherland model of community organization in a tropical rocky intertidal food web. *Oecologia* 71:75-89.
- Menni, R.C. 1983. Los peces en el medio marino. Estudio Sigma S.R.L., Buenos Aires, Argentina.
- Menni, R. 1985. Distribución y biología de *Squalus acanthias*, *Mustelus schimitti* y *Galeorhinus vitaminicus* en el Mar Argentino en agosto-septiembre de 1978 (Chondrichthyes). *Revista del Museo de La Plata, Sección Zoológica* Tomo XIII N°138:151-182.
- Menni, R. 1986. Shark biology in Argentina: A review. Pág 425-436 en T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi y K. Matsuura, eds. *Indo Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes*, Ichthyological Society of Japan.
- Menni, R. y H.L. López. 1984. Distributional patterns of Argentine marine fishes. *Physis* 42(103) Sec.A:71-85.
- Menni, R., A.E. Gosztonyi y H.L. López. 1979. Sobre la ecología y biología de *Halaaelurus bivius* (Chondrichthyes, Scyliorhinidae). *Rev. Mus. Arg. Cs. Nat. Bernardino Rivadavia, Ecología*, Tomo II, N°3:71-88.
- Menni, R.C., R.A. Ringuelet y R.A. Aramburu. 1984. Peces marinos de la Argentina y Uruguay. Editorial Hemisferio Sur S.A., Buenos Aires, Argentina.
- Menni, R., M.B. Cousseau y A. E. Gosztonyi. 1986. Sobre la biología de los tiburones costeros de la provincia de Buenos Aires. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, Tomo CCXIII:3-26.
- Mercer, M.C. (ed). 1982. Multispecies approaches to fisheries management advice. *Canadian Special Publications on Fisheries and Aquatic Sciences* N°59.
- Mermoz, J.F. 1980. A brief report on the behavior of Commerson's dolphin, *Cephalorhynchus commersonii*, in patagonian shores. *The Scientific Reports of the Whales Research Institute* 32:149-153.

- Murie, D.J. 1987. Experimental approaches to stomach content analyses of piscivorous marine mammals. Páginas 147-163 en A.C. Huntley, D.P. Costa, G.A.J. Worthy y M.A. Castellini (eds) Approaches to marine mammals energetics, Society for Marine Mammalogy, Special Publication 1.
- Murphy, G.I. 1965. A solution of the catch equation. J. Fish. Res. Bd. Can. 22:191-202.
- Nigmatullin, Ch. M. 1989. Las especies de calamar más abundantes del Atlántico Sudoeste y sinopsis sobre la ecología del calamar (*Illex argentinus*). Frente Marítimo 5, Sec. A:71-81.
- Norman, J.R. 1937. Coast fishes. Part II. The Patagonian Region. Discovery reports 16.
- Norris, K. S. 1961. Standardized methods for measuring and recording data on the smaller cetaceans. Journal of Mammalogy 42(4):471-476.
- Olivier, S.R., M.R. Torti y R. Bastida. 1968. Ecosistema de las aguas litorales. Publicación del Servicio de Hidrografía Naval, Armada Argentina H1025. 45 pág.
- Otero, H.O., S.I. Bezzi, M.A. Renzi, y G. Verazay. 1982. Atlas de los recursos pesqueros demersales del Mar Argentino. Contribuciones del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) N°423. 248 pág.
- Otero, H.O., M.S. Giangioffe y M.A. Renzi. 1986. Aspectos de la estructura de la población de la merluza común (*Merluccius hubbsi*). II. Distribución de tallas y edades. Estadios sexuales. Variaciones estacionales. Publicaciones de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo 1(1)147-179.
- Pájaro, M., R. Sánchez y G. Macchi. 1997. Evaluación de la biomasa de adultos desovantes de la población norteña de anchoíta (*Engraulis anchoita*) en el período 1993-1996. Resúmenes del XII Simposio Científico-Tecnológico de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo, Montevideo, Uruguay. 12-14 de Noviembre de 1997. Pág: 4.
- Pedersen, S.A. 1995. Feeding habits of the starry ray (*Raja radiata*) in West Greenland waters. ICES Journal of Marine Science 52(1):43-53.
- Peres, M.B. y C.M. Vooren. 1991. Sexual development, reproductive cycle, and fecundity of the School Shark *Galeorinus galeus* off southern Brazil. Fishery Bulletin 89:655-667

- Perrin, W.F., G.P. Donovan y J.Barlow (eds). 1994. Gillnets and cetaceans. Report of the International Whaling Commission (special issue) 15. 629 pág.
- Petraitis, P.S. 1979. Likelihood measures of niche breadth and overlap. *Ecology* 60(4):703-710.
- Petraitis, P.S. 1985. The relationship between likelihood niche measures and replicated tests for goodness-of-fit. *Ecology* 66(6):1983-1985.
- Pielou, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* 13:131-144.
- Pierce, G.J. y P.R. Boyle. 1991. A review of methods for diet analysis in piscivorous marine mammals. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 29:409-486.
- Pimm, S.L. 1980. Properties of food webs. *Ecology* 61(2):219-225.
- Pimm, S.L. 1991. The balance of nature?: Ecological issues in the conservation of species and communities. The University of Chicago Press, Chicago. 434 pág.
- Pineda, S.E., N.E. Brunetti y N. Scarlato. 1998. Calamares loliginidos (Cephalopoda, Loliginidae). Páginas 13-36 *en* E. Boschi, de. El mar argentino y sus recursos pesqueros, Tomo 2: Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP). 231 pág.
- Pinkas, L., M.S. Oliphant y I.L.K. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. *Fish Bulletin* 152:1-105.
- Pope, J.G. 1989. Multispecies extensions to age-structured assessment models. Páginas 102-111 *en* E.F. Edwards y B.A. Megrey, eds. Mathematical analysis of fish stock dynamics, American Fisheries Society, Symposium 6.
- Pratt, H.L.Jr. 1979. Reproduction in the blue shark, *Prionace glauca*. *Fishery Buletin* 77:445-470.
- Prenski, L.B. y V. Angelescu. 1993. Ecología trófica de la merluza común (*Merluccius hubbsi*) del Mar Argentino. Parte 3. Consumo anual de alimento a nivel poblacional y su relación con la explotación de las pesquerías multiespecíficas. INIDEP Documento Científico 1. 118 pág.

- Prime, J.H. y P.S. Hammond. 1987. Quantitative assessment of gray seal diet from fecal analysis. Páginas 165-181 en A.C. Huntley, D.P. Costa, G.A.J. Worthy y M.A. Castellini, eds. Approaches to marine mammals energetics, Society for Marine Mammalogy, Special Publication N°1.
- Punt, A.E. 1994. Data analysis and modelling of the seal-hake biological interaction off the South African west coast. School of Fisheries, University of Washington, Seattle, WA. Manuscrito. 213 pág.
- Re, M.E. 1980. Estudio taxonómico de *Enteroctopus megalocyathus* (Gould) (Cephalopoda, Octopoda), con notas sobre su biología y pesca. Contribuciones del Centro Nacional Patagónico N° 53. 34 pág.
- Re, M.E. 1998a. Pulpos octopódidos (Cephalopoda, Octopodidae). Páginas 69-98 en E. Boschi, ed. El mar argentino y sus recursos pesqueros. Tomo 2: Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación, Mar del Plata. 231 pág.
- Re, M.E. 1998b. Pesquerías de pulpos. Páginas 99-114 en E. Boschi, ed. El mar argentino y sus recursos pesqueros. Tomo 2: Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación, Mar del Plata. 231 pág.
- Read, A.J. y D.M. Lavigne. 1992. Variation in the diet of marine mammals and its effects on estimating food consumption. Working paper presentado en Second Meeting of the Scientific Advisory Committee, Marine Mammal Action Plan, PNUMA, 27 de noviembre - 1 de diciembre de 1992, Lieja, Bélgica. 14 pág.
- Read, A. J. , K. Van Waerebeek, J. C. Reyes, J. S. McKinnon, y L. C. Lehman. 1988. The exploitation of small cetaceans in coastal Peru. *Biol. Conserv.* 46:53-70.
- Report of the Second Meeting of the Scientific Advisory Committee of the Marine Mammal Action Plan. 1992. Marine mammal/Fisheries interaction: Analysis of cull proposals. PNUMA, Lieja, Bélgica. 27 de noviembre - 1 de diciembre de 1992. 30 pág.
- Report of the Third Meeting of the Scientific Advisory Committee of the Marine Mammal Action Plan. 1994. Marine mammal/Fisheries interaction: Analysis of cull proposals. PNUMA, Crowborough, Reino Unido. 24-27 de agosto de 1994. 30 pág.

- Reyes, J. C. 1992. Informe nacional sobre la situación de los mamíferos marinos en Perú. Informes y estudios del Programa de Mares Regionales del PNUMA N°145, 21 pág.
- Reyes, L.M. y E.A. Crespo. 1993. Variaciones diarias y lunares y viajes de alimentación en el lobo marino del sur *Otaria flavescens* en el norte de Patagonia. Página 156 en Resúmenes de las Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar "93". 19-25 de Septiembre de 1993, Puerto Madryn, Argentina.
- Reyes, L.M., E.A. Crespo y V. Szapkievich. 1999. Distribution and population size of the southern sea lion (*Otaria flavescens*) in central and southern Chubut, Patagonia, Argentina. *Marine Mammal Science* 15(2):478-493.
- Ricker, W.E. 1940. Relation of catch per unit effort to abundance and rate of exploitation. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 5(1):43-70.
- Ricker, W.E. 1948. Methods of estimating vital statistics of fish populations. *Indiana Univ., Sci. Ser., Publ.* 15. 101 pág.
- Ricker, W.E. 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 11(5):559-623.
- Ricker, W.E. 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *Fish. Res. Bd. Can. Bull.* 119. 300 pág.
- Riedman, M. 1990. The pinnipeds: seals, sea lions and walruses. University of California Press, Berkeley. 439 pág.
- Rodhouse, P.G., y E.M.C. Hatfield. 1990. Dynamics of growth and maturation in the cephalopod *Illex argentinus* de Castellanos, 1960 (Teuthoidea: Ommastrephidae). *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 329: 229-241.
- Roper, C.F.E., M.J. Sweeney y C.E. Nauen. 1984. FAO species catalogue. Vol. 3. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO Fisheries Synopsis* 125(3):1-227.
- Santos, B.A. 1994. Biomasa y composición del zooplancton de interés trófico-pesquero en áreas del Atlántico Sudoccidental. Campaña H-01/93, 42°-51°S, enero 1993. INIDEP Informe Técnico 2:5-21.

- Shepherd, J.G. 1988. An exploratory method for the assessment of multispecies fisheries. *J. Cons. int. Explor. Mer.* 44:189-199.
- Siegel, S. y N.J. Castellan. 1995. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. 4ª edición española, Editorial Trillas S.A., Mexico D.F., Mexico.
- Simonazzi, M.A. y H.O. Otero. 1986. Aspectos de la estructura de la población de la merluza común (*Merluccius hubbsi*). I. Largo y edad de primera madurez, relación largo - peso. Publicaciones de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo 1(1):135-146.
- Smith, E.P. y T.M. Zaret. 1982. Bias in estimating niche overlap. *Ecology* 63(5):1248-1253.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1995. Biometry. W.H. Freeman & Co., New York.
- Stephens, D.W. y J.R. Krebs. 1986. Foraging theory. Princeton University Press, New Jersey.
- Tanaka, S., Y. Shiobara, S. Hioki, H. Abe, G. Nishi, K. Yano y K. Suzuki. 1990. The reproductive Biology of the frille shark, *Chlamydoselachus anguineus* from suruga bay, Japan. *Japanese Journal of Ichthyology* 37(3): 273-291.
- Tanner, J.E., T.P. Hughes y J.H. Connell. 1994. Species coexistence, keystone species, and succession: A sensitivity analysis. *Ecology* 75(8):2204-2219.
- Taylor, M.A. 1993. Stomachs stones for feeding or buoyancy? The occurrence and function of gastroliths in marine tetrapods. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B* 341:163-175.
- Templeman, W. 1982. Stomach contents of the thorny skate, *Raja radiata*, from the Northwest Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, Vol. 3:123-126.
- Tomo, A.E. 1976. Descripción y comparación de los otolitos de algunas familias de peces de la Plataforma Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* (Zoología) 12(4):2-20.
- Tyler, A.V. 1972. Food resources division among northern, marine, demersal fishes. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 29:997-1003.
- UNESCO. 1990. Synopsis on the reproductive biology and early life history of *Engraulis anchoita*, and related enviromental conditions in argentine waters. *IOC Workshop Report* 65, Annex V. 49 pág.

- Van Waerebeek, K. 1992. Records of dusky dolphins, *Lagenorhynchus obscurus* (Gray, 1828) in the Eastern South Pacific. *Beaufortia* 43(4):45-61.
- Van Waerebeek, K., y J. C. Reyes. 1990. Catch of small cetaceans at Pucusana port, central Peru, during 1987. *Biol. Conserv.* 51:15-22.
- Vaz Ferreira, R. 1982. *Otaria flavescens* (Shaw), South American sea lion. Pages 447-495 in *Mammals of the world*, FAO Fisheries Series N°5(IV). FAO, Rome, Italy.
- Walker, P.A. y J.R.G. Hislop. 1998. Sensitive skates or resilient rays? Spatial and temporal shifts in ray species composition in central and north-western North Sea between 1930 and the present day. *ICES Journal of Marine Science* 55(3):392-402.
- Werner, R. y C. Campagna. 1995. Diving behavior of lactating southern sea lions (*Otaria flavescens*) in Patagonia. *Canadian Journal of Zoology* 73:1975-1982.
- Wootton, R.J. 1990. Ecology of teleost fishes. *Fish and Fisheries Series 1*, Chapman & Hall, Londres. 404 pág.
- Wootton, J.T. 1994a. Predicting direct and indirect effects: an integrated approach using experiments and path analysis. *Ecology* 75(1):151-165.
- Wootton, J.T. 1994b. Putting the pieces together: Testing the independence of interactions among organisms. *Ecology* 75(6):1544-1551.
- Würsig, B., y M. Würsig. 1980. Behavior and ecology of the dusky dolphin, *Lagenorhynchus obscurus*, in the South Atlantic. *Fishery Bulletin* 77:871-890.
- Würsig, B., y R. Bastida. 1986. Long-range movement and individual associations of two dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*) off Argentina. *Journal of Mammalogy* 67(4):773-774.
- Yodzis, P. 1988. The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiments. *Ecology* 69:508-515.
- Yodzis, P. 1991. Predator-prey theory and management of multispecies fisheries. *Manuscrito*, 27 pág.
- Yodzis, P. y S. Innes. 1992. Body size and consumer-resource dynamics. *The American Naturalist* 139(6):1151-1175.

Zar, J.H. 1996. Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey.