

# ProBiota

## FCNyM, UNLP

The goal of this series is to salvage works published before this century and articles of journals that they are no longer published, especially those that are difficult to access due to their editorial characteristics.

For this reason, these works have been transferred to electronic media and distributed to several organizations which don't imply any modification of the original.

---

El objetivo de esta serie es rescatar trabajos anteriores a este siglo y artículos de revistas que ya no se editan, en especial aquellos que por sus características de edición han sido y son de difícil acceso.

Por este motivo fueron digitalizados y distribuidos a varios estamentos, lo que no implica la modificación de la cita original.

# LOS PECES EN EL MEDIO MARINO



ROBERTO C. MENNI

**LOS PECES  
EN EL  
MEDIO MARINO**

**ROBERTO C. MENNI**

Investigador Independiente  
Consejo Nacional de Investigaciones  
Científicas y Técnicas

Profesor de Biología Marina  
Universidad Nacional de La Plata

**ESTUDIO SIGMA S.R.L.**

**1983**

*a Raúl Ringuet y Raúl Arámburu  
con admiración y afecto*

El autor agradece a Guiomar Vucetich, Matías Menni, Hugo López, Mirta García, Alicia Escalante, Lía Solari y Juan C. Corbetta el afectuoso interés que pusieron en este libro.

Figura de tapa y Figura 1 por Carlos Tremouilles.  
Figuras 2 a 69 preparadas por María del Pilar Cabrera.

Durante siglos los científicos han estudiado los peces. Con su entrenamiento y medios han sido capaces de analizar la estructura y el funcionamiento de sus cuerpos, llevar a cabo experimentos controlados sobre sus acciones y observar sistemáticamente sus costumbres. No han encontrado todo lo que hay para saber. Algunos problemas, como el de dónde viven los tarpones juveniles están aún por resolverse, otros no se solucionarán nunca. Pero a través de años de penosa e ingeniosa tarea, de rutina y desafío y búsqueda imaginativa, han hallado la respuesta a muchos problemas. Y por un incurable hábito de los científicos, han repartido estas respuestas a través de publicaciones técnicas de diferentes fechas o las han sepultado en grandes volúmenes con largos títulos. . . y sus contribuciones a menudo han permanecido desconocidas para las personas para quienes podrían ser de interés y valor.

Brian Curtis, 1941  
*The Life story of the fish, his manners and morals*

[For centuries scientists have been studying fish. With their training and their facilities, they have been able to analyze the construction and the workings of their bodies, to carry out controlled experiments on their actions, to make systematic observations on their habits. They have not found all there is to know. Some problems, such as where baby tarpon live, they are on the brink of solving; others they may never master. But to a great many questions they have, through years of painstaking and ingenious labor, of drudgery and endeavor and imaginative searching, found the answers. And these answers they have, after the incurable habit of scientists, scattered piecemeal through technical journals of different dates, or have entombed in large volumes with long titles. . . and his contributions often have remained unknown to the very people to whom they ought to be of the most interest and value].

## CONTENIDO

1. PRINCIPALES GRUPOS DE PECES MARINOS . . . . .	1
Clasificación de los peces marinos . . . . .	1
El número de especies de peces . . . . .	9
Grupos taxonómicos y distribución . . . . .	12
Peces marinos de la Argentina . . . . .	13
2. LOS AMBIENTES MARINOS COMO MARCO DE REFERENCIA. . . . .	15
Dominio pelágico. . . . .	16
Dominio bentónico. . . . .	16
El bentos profundo. . . . .	17
3. LOS GRUPOS ECOLÓGICOS DE PECES. . . . .	19
Concepto de biotipo morfológico. . . . .	19
4. LA PLATAFORMA CONTINENTAL. . . . .	21
Peces neríticos. . . . .	21
El fondo de la plataforma. . . . .	26
5. AMBIENTES PELÁGICOS. . . . .	37
a) <i>La zona epipelágica.</i> . . . . .	37
Fauna superficial del océano. . . . .	45
Peces que se alimentan en la película superficial. . . . .	47
Fauna asociada a organismos u objetos flotantes. . . . .	49
b) <i>La zona mesopelágica.</i> . . . . .	53
c) <i>La zona batipelágica.</i> . . . . .	61
6. LAS FOSAS MARINAS. . . . .	67
La zona hadopelágica. . . . .	68
El bentos hadal. . . . .	68

7. AMBIENTES BENTONICOS PROFUNDOS . . . . .	71
El talud superior . . . . .	71
El talud inferior . . . . .	72
Peces bentopelágicos . . . . .	73
La llanura abisal . . . . .	76
8. AMBIENTES RESTRINGIDOS . . . . .	79
Estuarios . . . . .	79
Manglares . . . . .	87
Arrecifes de coral . . . . .	90
9. LA DISTRIBUCION DE LA ICTIOFAUNA . . . . .	101
Ictiogeografía marina argentina . . . . .	103
10. ASOCIACIONES DE PECES . . . . .	109
11. ASPECTOS SOCIALES DE LA CONDUCTA EN PECES . . . . .	111
Cardumen . . . . .	112
Territorialidad . . . . .	117
Jerarquías en teleósteos . . . . .	122
Cambios en la proporción sexual . . . . .	123
El comportamiento de los tiburones . . . . .	123
11. LOS PECES EN RELACION CON OTROS GRUPOS ZOOLOGICOS . . . . .	133
Comensalismo social . . . . .	139
Parasitismo . . . . .	140
13. ALGUNOS ASPECTOS DE BIOLOGÍA PESQUERA . . . . .	141
La merluza . . . . .	143
La anchoíta . . . . .	147
La caballa . . . . .	150
14. BIBLIOGRAFÍA . . . . .	153
INDICE DE TEMAS . . . . .	165

# 1. Principales grupos de peces marinos

## **Clasificación de los peces marinos**

En su libro sobre los principios de la clasificación y la clasificación de los mamíferos, dice Simpson (1945) que "la clasificación consiste en agregar las cosas de acuerdo a sus características o propiedades, ubicándolas en un sistema de categorías y aplicando una designación a cada grupo así establecido".

El mismo autor señala también que "es imposible hablar de los objetos de cualquier estudio, o pensar lúcidamente acerca de ellos sin nombrarlos", y que es imposible estudiar científicamente sus interrelaciones o su lugar en el mundo natural, "sin ubicarlos en alguna clase de ordenamiento formal".

En la generalidad de los grupos zoológicos hay una evolución interna de las clasificaciones, desde las que proveen simplemente un ordenamiento basado en características morfológicas obvias, hasta las que intentan reflejar la filogenia.

En el caso de los peces, las dificultades para llegar a un esquema adecuado están agravadas por la relativa escasez de fósiles en relación a la cantidad de especies vivientes, el número elevado de especies y la complejidad de su anatomía.

Si bien en determinados momentos predomina uno u otro de los sistemas de clasificación propuestos, como ocurrió hasta mediados de la década del 60 con el de Berg (1940), y desde esa época en adelante con el de Greenwood *et al.* (1966) para los teleósteos, es cierto que hay opiniones muy diversas aún sobre la posición de órdenes enteros, y que incluso respecto a una clasificación dada, sus sostenedores introducen permanentemente modificaciones más o menos drásticas.

La preferencia fundada por una u otra requiere conocimientos tan profundos del grupo, que la elección se transforma en la mayoría de los casos en una cuestión de conveniencia.

Los grupos que se tratan en este trabajo pueden considerarse en el contexto de las dos clasificaciones más recientes; la propuesta por Compagno (1973) para los condricios, y la de Greenwood *et al.* (1966) para los teleósteos.

El esquema de Compagno considera a los elasmobranquios vivientes como un grupo pequeño pero dominante de gnatostomados, que inclui-

ría de 700 a 800 o más especies. Su clasificación, que considera provisional, propone una delimitación de los grupos principales, discute sus interrelaciones y filogenia, y está basada en un detallado estudio anatómico de una enorme cantidad de géneros.

Divide a los euseláceos modernos en cuatro superórdenes: Squalomorphii, con los órdenes Hexanchiformes, Squaliformes y Pristiophoriformes; Batoidea, con los órdenes Rajiformes, Pristiformes, Torpediriformes y Myliobatiformes; Squatinomorphii, que comprende sólo a *Squatina* (antes considerado un Squaliforme), y los Galeomorphii, que comprende los órdenes Heterodontiformes, Orectolobiformes, Lamniformes y Carcharhiniformes.

Greenwood *et al.* (1966) agrupan a los teleósteos recientes en los ocho superórdenes siguientes: Elopomorpha, Clupeomorpha, Osteoglossomorpha, Protacanthopterygii, Ostariophysii, Paracanthopterygii, Atherinomorpha y Acanthopterygii. Los Osteoglossomorpha y los Ostariophysii son total o predominantemente de agua dulce.

En la Tabla 1 se enumeran, siguiendo estas clasificaciones, las familias citadas en el texto.

Mencionaremos además, la clasificación propuesta para los teleósteos por Gosline (1973), que presenta una discusión muy completa de los grupos superiores de peces con referencia, especialmente, a la morfología funcional.

TABLA 1. Familias citadas en el texto

CLASE	<i>CHONDRICHTHYES</i>
SUBCLASE	<i>ELASMOBRANCHII</i>
COHORTE	EUSELACHII
Superorden	SQUALOMORPHI
Orden	<i>SQUALIFORMES</i>
Familia	SQUALIDAE
Superorden	BATOIDEA
Orden	<i>RAJIFORMES</i>
Suborden	RHINOBATOIDEI
Familia	RHINOBATIDAE
Suborden	RAJOIDEI
Familia	RAJIDAE
Orden	<i>PRISTIFORMES</i>
Familia	PRISTIDAE
Orden	<i>TORPEDINIFORMES</i>
Superfamilia	TORPEDINOIDEA
Familia	TORPEDINIDAE

Orden	<i>MYLIOBATIFORMES</i>
Superfamilia	DASYATOIDEA
Familia	DASYATIDAE GYMNURIDAE RHINOPTERIDAE MOBULIDAE
Superorden	SQUATINOMORPHII
Orden	<i>SQUATINIFORMES</i>
Familia	SQUATINIDAE
Superorden	GALEOMORPHII
Orden	<i>ORECTOLOBIFORMES</i>
Familia	ORECTOLOBIDAE
Orden	<i>LAMNIFORMES</i>
Familia	CETORHINIDAE LAMNIDAE
Orden	<i>CARCHARHINIFORMES</i>
Familia	SCYLORHINIDAE TRIAKIDAE CARCHARHINIDAE SPHYRNIDAE
SUBCLASE	<i>HOLOCEPHALI</i>
Orden	<i>CHIMAERIFORMES</i>
Suborden	CHIMAEROIDEI
Familia	CALLORHYNCHIDAE RHINOCHIMAERIDAE
CLASE	<i>OSTEICHTHYES</i>
SUBCLASE	<i>ACTINOPTERYGII</i>
INFRACLASE	<i>TELEOSTEI</i>
COHORTE	TAENIOPAEDIA
Superorden	ELOPOMORPHA
Orden	<i>ELOPIFORMES</i>
Suborden	ALBULOIDEI
Familia	ALBULIDAE
Orden	<i>ANGUILLIFORMES</i>
Suborden	ANGUILLOIDEI
Familia	MURAENIDAE NESSORHAMPHIDAE CONGRIDAE SYNAPHOBRANCHIDAE SERRIVOMERIDAE NEMICHTHYIDAE CYEMIDAE

Suborden	SACCOPHARYNGOIDEI
Familia	SACCOPHARYNGIDAE EURYPHARYNGIDAE MONOGNATHIDAE
Orden	<i>NOTACANTHIFORMES</i>
Familia	HALOSAURIDAE NOTACANTHIDAE
Superorden	CLUPEOMORPHA
Orden	<i>CLUPEIFORMES</i>
Suborden	CLUPEOIDEI
Familia	CLUPEIDAE ENGRAULIDAE
COHORTE	ARCHAEOPHYLLACEA
Superorden	OSTEOGLOSSOMORPHA
Orden	<i>MORMYRIFORMES</i>
Familia	MORMYRIDAE
COHORTE	EUTELEOSTEI
Superorden	PROTACANTHOPTERYGII
Orden	<i>SALMONIFORMES</i>
Suborden	SALMONOIDEI
Familia	SALMONIDAE PLECOGLOSSIDAE
Suborden	ARGENTINOIDEI
Familia	BATHYLAGIDAE OPISTHOPROCTIDAE
Suborden	GALAXIOIDEI
Familia	GALAXIIDAE
Suborden	STOMIATOIDEI
Familia	GONOSTOMATIDAE STERNOPTYCHIDAE ASTRONESTHIDAE MELANOSTOMIATIDAE MALACOSTEIDAE CHAULIODONTIDAE STOMIATIDAE
Suborden	ALEPOCEPHALOIDEI
Familia	ALEPOCEPHALIDAE (incluye SEARSIIDAE)
Suborden	BATHYLACONOIDEI
Familia	BATHYLACONIDAE
Suborden	MYCTOPHOIDEI
Familia	SYNODONTIDAE HARPADONTIDAE CHLOROPHTHALMIDAE BATHYPTEROIDAE IPNOPIDAE PARALEPIDIDAE OMOSUDIDAE ALEPISAUROIDAE

ANOPTERIDAE  
 EVERMANNELLIDAE  
 SCOPELARCHIDAE  
 SCOPELOSAURIDAE  
 MYCTOPHIDAE

Orden *CETOMIMIFORMES*  
 Suborden CETOMIMOIDEI  
 Familia CETOMIMIDAE  
 BARBOURISIIDAE  
 RONDELETIIDAE  
 Suborden ATELEOPODOIDEI  
 Familia ATELEOPODIDAE  
 Suborden MIRAPINNATOIDEI  
 Familia MIRAPINNIDAE  
 EUTAENIOPHORIDAE  
 Suborden GIGANTUROIDEI  
 Familia GIGANTURIDAE

Superorden OSTARIOPHYSI  
 Orden *CYPRINIFORMES*  
 Suborden CHARACOIDEI  
 Suborden GYMNOTOIDEI  
 Familia GYMNOTIDAE  
 Suborden CYPRINOIDEI  
 Familia CYPRINIDAE

Orden *SILURIFORMES*  
 Familia ARIIDAE

Superorden PARACANTHOPTERYGII  
 Orden *BATRACHOIDIFORMES*  
 Familia BATRACHOIDIDAE

Orden *GOBIESOCIFORMES*  
 Familia GOBIESOCIDAE

Orden *LOPHIIFORMES*  
 Suborden LOPHIOIDEI  
 Familia LOPHIIDAE  
 Suborden ANTENNARIOIDEI  
 Familia ANTENNARIIDAE  
 OGCOCEPHALIDAE  
 Suborden CERATIOIDEI  
 Familia MELANOCETIDAE  
 DICERATIIDAE  
 HIMANTOLOPHIDAE  
 ONEIRODIDAE  
 GIGANTACTINIDAE  
 NEOCERATIIDAE

CENTROPHRYNIDAE  
CERATIIDAE  
CAULOPRHYNIDAE  
LINOPHRYNIDAE

Orden *GADIFORMES*  
Suborden MURAENOLEPOIDEI  
Familia MURAENOLEPIDIDAE  
Suborden GADOIDEI  
Familia MORIDAE  
GADIDAE  
MERLUCCIIDAE  
Suborden OPHIDIODEI  
Familia OPHIDIIDAE  
CARAPIDAE  
Suborden ZOARCOIDEI  
Familia ZOARCIDAE (incluye LYCODAPODIDAE)  
Suborden MACROUROIDEI  
Familia MACROURIDAE

Superorden ATHERINOMORPHA  
Orden *ATHERINIFORMES*  
Suborden EXOCOETOIDEI  
Familia EXOCOETIDAE (incluye HEMIRAMPHIDAE)  
BELONIDAE  
Suborden CYPRINODONTOIDEI  
Familia CYPRINODONTIDAE  
POECILIIDAE  
Suborden ATHERINOIDEI  
Familia ATHERINIDAE

Superorden ACANTHOPTERYGII  
Orden *BERYCIFORMES*  
Suborden STEPHANOBERYCOIDEI  
Familia STEPHANOBERYCIDAE  
MELAMPHAEIDAE  
Suborden BERYCOIDEI  
Familia DIRETMIDAE  
HOLOCENTRIDAE

Orden *ZEIFORMES*  
Familia ZEIDAE  
GRAMMICOLEPIDIDAE  
OREOSOMATIDAE  
CAPROIDAE

Orden *LAMPRIDIFORMES*  
Suborden STYLEPHOROIDEI  
Familia STYLEPHORIDAE

Orden	<i>GASTEROSTEIFORMES</i>
Suborden	AULOSTOMOIDEI
Familia	AULOSTOMIDAE FISTULARIIDAE MACRORHAMPHOSIDAE
Suborden- Familia	SYNGNATHOIDEI SYNGNATHIDAE
Orden	<i>SCORPAENIFORMES</i>
Suborden	SCORPAENOIDEI
Familia	SCORPAENIDAE TRIGLIDAE
Suborden	HEXAGRAMMOIDEI
Familia	HEXAGRAMMIDAE
Suborden	CONGIOPODOIDEI
Familia	CONGIOPODIDAE
Suborden	COTTOIDEI
Familia	COTTIDAE PSYCHROLUTIDAE AGONIDAE CYCLOPTERIDAE LIPARIDAE
Orden	<i>PERCIFORMES</i>
Suborden	PERCOIDEI
Familia	CENTROPOMIDAE SERRANIDAE GRAMMISTIDAE PRIACANTHIDAE APOGONIDAE MALACANTHIDAE POMATOMIDAE RACHYCENTRIDAE ECHENEIDAE CARANGIDAE CORYPHAENIDAE LEIOGNATHIDAE LUTJANIDAE LOBOTIDAE GERRIDAE POMADASYIDAE SPARIDAE SCIAENIDAE MULLIDAE PEMPHERIDAE KYPHOSIDAE CHAETODONTIDAE NANDIDAE EMBIOTOCIDAE CICHLIDAE POMACENTRIDAE

Suborden	CHEILODACTYLIDAE
Familia	MUGILOIDEI
Familia	MUGILIDAE
Suborden	SPHYRAENOIDEI
Familia	SPHYRAENIDAE
Suborden	POLYNEMOIDEI
Familia	POLYNEMIDAE
Suborden	LABROIDEI
Familia	LABRIDAE
Familia	SCARIDAE
Suborden	TRACHINOIDEI
Familia	OPISTHOGNATHIDAE
	PINGUIPEDIDAE
	PERCOPHIDIIDAE
	DACTYLOSCOPIDAE
	URANOSCOPIDAE
	CHIASMODONTIDAE
Suborden	NOTOTHENIOIDEI
Familia	BOVICHTHYIDAE
	NOTOTHENIIDAE (incluye HARPAGIFERIDAE)
Suborden	BLENNIOIDEI
Familia	BLINIIDAE
	CLINIDAE
	CHAENOPSIDAE
Suborden	CALLIONYMOIDEI
Familia	CALLIONYMIDAE
Suborden	GOBIOIDEI
Familia	GOBIIDAE
	GOBIOIDIDAE
	MICRODESMIDAE
Suborden	ACANTHUROIDEI
Familia	ACANTHURIDAE (incluye TEUTHIDAE)
	SIGANIDAE
Suborden	SCOMBROIDEI
Familia	GEMPYLIDAE
	TRICHIURIDAE
	SCOMBRIDAE (incluye THUNNIDAE)
	XIPHIIDAE
	LUVARIDAE
	ISTIOPHORIDAE
Suborden	STROMATEOIDEI
Familia	CENTROLOPHIDAE
	NOMEIDAE
	STROMATEIDAE
	TETRAGONURIDAE
Orden	<i>PLEURONECTIFORMES</i>
Suborden	PLEURONECTOIDEI
Familia	BOTHIDAE (incluye PARALICHTHYIDAE)
	PLEURONECTIDAE

Suborden	SOLEOIDEI
Familia	SOLEIDAE CYNOGLOSSIDAE
Orden	<i>TETRAODONTIFORMES</i>
Suborden	BALISTOIDEI
Familia	BALISTIDAE OSTRACIONTIDAE
Suborden	TETRAODONTOIDEI
Familia	TETRAODONTIDAE TRIODONTIDAE DIODONTIDAE MOLIDAE

### El número de especies de peces

Es bien sabido que los peces componen el grupo más abundante de vertebrados, y que la estimación del número de especies actuales ha oscilado entre un mínimo de 15.000-17.000 y un máximo de 40.000. En 1970 Cohen hizo una nueva estimación, concluyendo que existen alrededor de 50 especies de agnatos, 515 a 555 de condriictios, y de 19.135 a 20.980 especies de osteíctios.

Pero el mayor interés de este trabajo, está en que intentó un análisis de los factores ecológicos subyacentes a los datos de numerosidad (de los osteíctios), hallando el porcentaje de especies y las familias que predominan en los ambientes más amplios. La estimación es la siguiente (Cohen, 1970):

1) <i>Peces primarios de agua dulce</i>	6.650	33,1%
---	-------	-------

Aproximadamente 6.200 especies de este grupo son ostariofisos.

2) <i>Peces secundarios de agua dulce</i>	1.625	8,1%
---	-------	------

Grupo en que la mayoría de las especies corresponden a las familias Cichlidae, Cyprinodontidae y Poeciliidae.

<i>Total de agua dulce</i>	8.275	41,2%
----------------------------	-------	-------

El autor señala que si este porcentaje notablemente alto es válido, debe ser un reflejo del grado de aislamiento posible en los ambientes de agua dulce.

3) <i>Diadromos</i>	115	0,6%
---------------------	-----	------

Es probable que al menos algunas especies deban ser cambiadas de la próxima categoría a este grupo cuando los peces costeros tropicales sean más conocidos.

4) <i>Costa marina y plataforma continental hasta 200 m en aguas templadas</i>	8.000	39,9%
--	-------	-------

Los principales componentes de esta categoría son los perciformes y los grupos que derivan de ellos. Son particularmente importantes los peces percoideos, blennioides y gobioides. Entre los no perciformes, los anguiliformes probablemente proveen la mayoría de las especies.

5) <i>Costa marina y plataforma continental hasta 200 m en aguas frías</i>	1.130	5,6%
--	-------	------

Cohen dice que el tamaño sustancialmente menor de esta fauna, comparada con la del grupo 4), se debe probablemente a que el área ocupada es más pequeña. Debe considerarse también que gran parte de esta región ha tenido durante un largo plazo condiciones climáticas inestables, de modo que muchas especies deben ser bastante recientes en sus actuales hábitats. Son componentes importantes los Gadidae, Zoarcidae, blénidos septentrionales y escorpeniformes.

<i>Total costa marina y plataforma continental hasta 200 m</i>	9.130	45,5%
--	-------	-------

6) <i>Talud continental y bentos profundo por debajo de los 200 m</i>	1.280	6,4%
---	-------	------

Este es el hábitat que corresponde a los peces llamados bentopelágicos. Son componentes importantes los Macrouridae, especies de Brotulidae y Zoarcidae, ápodos y escorpeniformes. Greenwood *et al.* (1966), consideran que las adiciones a la fauna de peces deben esperarse de los mares profundos y de la "excesivamente rica" fauna de América tropical. Cohen, al contrario, sostiene que este grupo no presenta un gran número de especies desconocidas; que ocupan un vasto espacio donde, sin embargo, las condiciones son relativamente tan estables y uniformes que los nichos son pocos.

7) <i>Peces epipelágicos (high seas) por encima de los 200 m</i>	225	1,3%
--	-----	------

Los grupos más importantes son los Scombroidei y los Atheriniformes. Se trata de animales muy activos, que viven en un ambiente que ofrece pocos nichos, y el número de especies es bajo.

8) <i>Pelágicos profundos por debajo de los 200 m (incluyendo mesopelágicos y batipelágicos)</i>	1.010	5,0%
--	-------	------

Constituyentes principales los Clupeiformes y Salmoniformes. Cohen señala que, aunque este grupo ocupa más espacio que cualquier otro, el ambiente es pobre en nichos y energía, y que es sorprendente que la fauna no sea aún más escasa.

Uno de los aspectos más interesantes de este análisis de la numerosidad es la indicación de que el número de especies en cada categoría está principalmente relacionado con el grado de aislamiento posible. Cohen señala que algunos arrecifes tropicales, deltas y cuencas de grandes ríos, proveen una gran variedad de hábitats y de nichos ecológicos, que se refleja en el alto porcentaje de especies que se encuentran en las aguas dulces y a lo largo de las costas tropicales. Las regiones más importantes económicamente (aunque no necesariamente en términos de productividad biológica) son las aguas frías de la plataforma y las epipelágicas, ambas regiones con relativamente pocas especies.

Puede mencionarse otra estimación del número de teleósteos, basada en el análisis de los nombres propuestos desde 1869 a 1970 (Berra y Berra, 1977). Sumando los datos de este período al número de peces que figuran en el catálogo de Günther (1870), estos autores consideran que existen 24.070 *nombres* de especies de peces vivientes. Entre otros datos, agregan que, en los grupos marinos, el 31% de los nombres propuestos corresponden a la fauna del Pacífico tropical, el 24% al Indico, y el 16% al Atlántico tropical.

Un enfoque particular del tema fue utilizado por Horn (1972), quien tomando en cuenta la mencionada estimación de Cohen, calculó "la cantidad de espacio disponible" para peces marinos y de agua dulce.

Los océanos contienen el 97% del agua de la Tierra, mientras que la que se encuentra en lagos y ríos implica un 0,0093%. Esto hace que teóricamente, una especie de pez marino disponga de 113.000 km<sup>3</sup> de agua, y una de agua dulce de 15 km<sup>3</sup>.

Estas diferencias son atribuidas, además de al grado de aislamiento posible en los hábitats de agua dulce que señala Cohen, a las diferencias de productividad y biomasa entre el limnobiós y el halobiós. Horn cita datos de Whittaker que indican que la productividad primaria neta en gr (peso seco)/m<sup>2</sup>/año es de 500 en lagos y ríos, 350 en la plataforma continental y 125 en el mar abierto. La biomasa en kg (peso seco)/m<sup>2</sup> es, en el mismo orden, 0,02; 0,01 y 0,003.

Horn señala que estimar el número de individuos de una especie es aún más difícil que evaluar el número de especies en un ambiente dado. Considera que ciertas anchoas pueden alcanzar un número de ejemplares de 10<sup>12</sup>, mientras que especies de hábitats rocosos quizá tengan 10<sup>6</sup> individuos; y usa 10<sup>10</sup> como número promedio de individuos por especie en el mar.

En los comentarios precedentes sobre los ambientes en sentido amplio y los peces, puede observarse que éstos no se reparten homogéneamente en todos los hábitats disponibles, sino que determinados grupos taxonómicos son más comunes en unos que en otros.

Este tipo de relación entre los taxa de peces y su historia natural (su ecología en el sentido más amplio), resulta más estrecha de lo que puede suponerse en un primer momento. Hasta qué punto la ecología

de un grupo puede incorporarse, por así decirlo, a los caracteres diagnósticos, está muy bien ilustrado en el ya mencionado trabajo de Gosline (1973). Allí puede leerse, por ejemplo, que "Los Clupeiformes tienden a ser peces de superficie, plateados, con aleta caudal ahorquillada. Ninguno de ellos tiene aleta adiposa, y la dorsal está en una posición central o posterior"; dentro del orden, los Clupeoidei se caracterizan por alimentarse en la superficie.

Otro ejemplo es el de la gran cantidad de Perciformes que se adaptaron a la vida en los arrecifes de coral, lo cual acompaña a una de las adquisiciones principales del orden, a saber, un aumento notable de la velocidad junto con una elevada maniobrabilidad. Morfológicamente esto está acompañado por un incremento de la masa muscular en relación al esqueleto.

### **Grupos taxonómicos y distribución**

Se vio más arriba que puede establecerse una relación entre los ambientes más amplios y diversos grupos taxonómicos. Briggs (1974) atribuye a Jordan el haber señalado por primera vez, en 1901, las características generales de la distribución de los peces. Jordan señaló que "Las aguas dulces, las árticas, el mar profundo y el mar abierto son regiones donde el cambio es más lento, y en ellas encontramos sobrevivientes de tipos arcaicos o generalizados".

Briggs (*op. cit.*) detalla aún más este aspecto, observando que si se toma la clasificación de Greenwood *et al.* (1966), puede verse que los teleósteos comprenden 30 órdenes y continúa: "Las especies pertenecientes a los 27 órdenes más primitivos (con 256 familias) se encuentran primariamente en aguas dulces, aguas pelágicas, aguas frías hacia los polos y el mar profundo. Las aguas de la plataforma en los trópicos, donde se encuentra la mayor diversidad de especies de peces están dominadas por especies pertenecientes a los tres órdenes más avanzados".

Como excepciones a esta distribución general, Briggs menciona la presencia en aguas tropicales de plataforma de teleósteos primitivos como ciertos anguiliformes, clupeidos, engráulidos, batracóididos, gobiosócidos y antenáridos, que considera muy pocos comparando con más de 200-familias primitivas relegadas a áreas periféricas. En las aguas someras tropicales se encuentran predominantemente especies de las 157 familias de los tres órdenes más avanzados, a saber Perciformes, Pleuronectiformes y Tetraodontiformes. El mismo autor indica que algunas especies avanzadas de estos grupos han invadido las aguas dulces y el mar abierto, pero que están casi enteramente ausentes de las aguas profundas del talud inferior, de la llanura abisal o de las fosas.

El mismo tipo de consideraciones lleva a Marshall (1971) a estimar que hay dos grupos principales de teleósteos si se toma en cuenta el éxito del grupo: los ostariofisos y los percomorfos. Los primeros cons-

tituyen los peces dominantes en las aguas dulces donde comprenden 4 de cada 5 especies. Respecto a los percomorfos dice este autor: "En ubicuidad, diversidad y a menudo en número de individuos, los teleósteos de aletas espinosas son dominantes en la plataforma y los mares de coral. En el océano profundo, desde el talud inclusive, son menos diversos que los malacopterigios (stomiátidos, mictófidos, macrúridos y brotúlidos. Si se incluyen los Scleroparei (Scorpaenidae, Cottidae, Triglidae, Liparidae, etc.) [Scorpaeniformes de Greenwood *et al.*, 1966], los percomorfos comprenden unas 8.000 especies. Es decir que al menos la mitad de los peces marinos modernos son percomorfos, y además, grupos muy conspicuos como los lenguados y los plectognatos (Balistidae, Diodontidae, etc.) tienen un antecesor percomorfo".

### **Peces marinos de la Argentina**

Desde un punto de vista general, la fauna de peces marinos de la plataforma continental argentina, o por lo menos de la parte interna de la plataforma, se conoce razonablemente. Sobre las investigaciones extranjeras y locales de fines del siglo pasado y comienzos del presente pueden consultarse López (1963) y la parte histórica de la obra de Menni *et al.* (en prensa).

Ya en 1895 Carlos Berg, sucesor de Burmeister en la dirección del Museo Nacional de Historia Natural, publicó un catálogo de los peces marinos que sigue siendo una obra de utilidad, especialmente en cuanto a las referencias antiguas.

En 1935, Pozzi y Bordalé publicaron una segunda lista, que incluye una indicación general del ámbito de distribución de cada especie. Ambos trabajos, irreprochables desde un punto de vista enunciativo, no proporcionaban los elementos necesarios para posibilitar a otros investigadores un acceso a la fauna.

Proveer estos elementos fue tarea que en 1960 realizaron Ringuélet y Arámburu. Su Catálogo crítico de los peces marinos de la Argentina, notablemente depurado, solucionó numerosos problemas referenciales, ubicó a la fauna argentina de peces marinos en un esquema clasificatorio moderno — el de Berg, 1940 —, y presentó las claves necesarias para la identificación de los géneros y de muchas especies.

Los trabajos y expediciones recientes han agregado a la fauna argentina numerosas entidades nuevas. En términos generales, contra unos 204 géneros considerados en el catálogo de Ringuélet y Arámburu (1960), pueden contarse actualmente unos 287; el número de especies, incluyendo formas de profundidad de áreas cercanas se ha incrementado de 284 a unas 387. En estas cifras se consideran formas que se encuentran en el Uruguay, y que sólo excepcionalmente, si lo hacen, sobrepasan la latitud del río de la Plata.

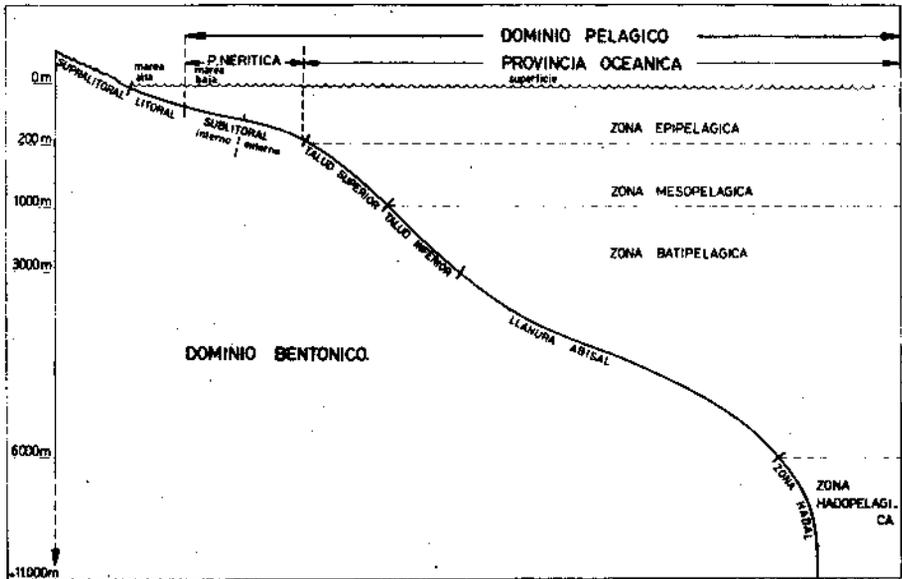
En relación con el carácter templado y templado frío de la ictiofauna argentina, las familias están representadas por pocos géneros con pocas especies, y aún se encuentran numerosos géneros monotípicos.

Las familias más numerosas son la de los Rajidae y los Squalidae, entre los elasmobranquios; los Zoarcidae, Nototheniidae, Sciaenidae y Paralichthyidae entre los osteíctios. Los Serranidae y Clupeidae ocuparían un segundo lugar. Los Carangidae presentan más de una decena de especies citadas, pero de pocas de ellas puede decirse que sean comunes.

Si consideramos la cantidad de individuos, las familias más abundantes, tomando en cuenta los datos de la pesca comercial, son los Engraulidae, representados por *Engraulis anchoita*, los Merluccidae, por *Merluccius hubbsi* y los Scombridae, por *Scomber japonicus marplatensis* (Capítulo 13).

## 2. Los ambientes marinos como marco de referencia

Hedgpeth (1957) al considerar los ambientes marinos, separa inicialmente los ambientes *pelágicos*, correspondientes al agua libre y los ambientes *bentónicos*, correspondientes al fondo. Pérès (1968) y Briggs (1974) coincidentemente, consideran un "dominio" pelágico y un "dominio" bentónico (Fig. 1).



Los ambientes marinos como marco de referencia; Fig. 1.— Divisiones del medio marino.

## Dominio pelágico

Siguiendo, conviene separar la masa de agua que se encuentra sobre la plataforma continental hasta los 200 m y que se denomina zona o "provincia" *nerítica* (el término *nerítico* fue propuesto por Haeckel como complemento de *oceánico*, que corresponde al ambiente del agua azul). El agua por fuera del límite señalado corresponde a la zona o "provincia" *oceánica*.

En la provincia oceánica, siguiendo a Briggs (1974), los 200 m superiores forman la zona *epipelágica*; la masa subyacente, hasta los 1000 m es la capa o zona *mesopelágica*. De 1000 a 6000 m es la zona *batipelágica*. La masa de agua desde los 6000 m hasta los 11000 m es la zona *hadopelágica* (de hades, el infierno).

Las zonas epipelágica y mesopelágica de Hedgpeth (1957) coinciden con las de Briggs. Pero a partir de los 1000 m los sistemas difieren. Briggs, como dijimos, considera una zona batipelágica de 1000 a 6000 m y una hadopelágica de 6000 a las mayores profundidades. Hedgpeth considera una zona *batipelágica* hasta los 4000 m y una *abisopelágica* desde 4000 m a las mayores profundidades. El esquema de Pérès (1961, 1968) es más complejo, y no ha sido utilizado con referencia a los peces sino al plancton; considera las zonas *epipelágica*, *mesopelágica*, *infrapelágica*, *batipelágica*, *abisopelágica* y *hadopelágica* cuyos límites inferiores respectivos son la profundidad de compensación entre los 20 y 120 m, la isoterma de 10° que corresponde aproximadamente a los 100 y 300 m, los 500 y 600 m, la isoterma de 4°C que en latitudes medias se encuentra entre 2000 y 2500 m, los 6000-7000 m y los 11000 m. Esta clasificación está evidentemente influida por los trabajos precursores de Bruun (1957).

## Dominio bentónico

El detalle de la zonación de los fondos cercanos a la orilla, refleja la relativa facilidad con que pueden estudiarse los organismos que los habitan. Para este dominio también han sido propuestas varias clasificaciones, y en general, los autores de habla inglesa tienden a usar la de Hedgpeth (1957) y los europeos la de Pérès (1961), que es también la que han seguido los especialistas argentinos en bentos.

Las divisiones principales del dominio bentónico se denominan zonas o "pisos". El primer piso es el *supralitoral*, cuyo límite inferior es el de las mareas altas. Hay un pasaje del medio marino al terrestre y se encuentra una fauna mixta (ver Ringuelet, 1963).

La zona entre alta y baja marea es un área sometida a desecación periódica denominada *mesolitoral* en la literatura francesa y *littoral* o *intertidal* en la inglesa.

En los pisos siguientes las poblaciones están casi constantemente o constantemente sumergidas. Desde la línea de baja marea hasta los

200 m se extiende el *sublitoral* de los autores de habla inglesa, quienes lo dividen en *sublitoral interno* y *sublitoral externo*. Estos pisos corresponden al *infralitoral* y *circalitoral* de Pérès. El límite entre ambos está entre los 50 y 70 m, o hasta donde llega la vegetación fanerogámica sumergida, es decir las zosteráceas o zosteras, monocotiledóneas relacionadas con las potamogetonáceas.

## El bentos profundo

Según Briggs (1974) "el dominio bentónico profundo se extiende desde el borde de la plataforma, ubicado a unos 200 m en la mayor parte del mundo, hasta los fondos de las fosas más profundas a más o menos 11000 m. Aquí la mayor parte de la superficie del globo está cubierta por una capa arenosa o fangosa que provee un hábitat para una gran variedad de animales cavadores".

Algunos autores reconocen una zona *bentopelágica* separada, habitada por varias especies de animales que nadan justo por encima del piso o fondo del mar. Animales bentopelágicos, aunque no una zona, considera Marshall (1971).

Briggs ha señalado que hasta años recientes el conocimiento acerca de la configuración general de la distribución vertical de la fauna bentónica profunda era extremadamente fragmentario. Ekman (1953) reconocía sólo una fauna *arquibental*, que se extendía desde el borde de la plataforma a más o menos 1000 m, y una *abisal* para mayores profundidades. Bruun (1956) llama *batial* a la fauna que se encuentra desde el borde de la plataforma hasta los 2000 m, *abisal* la de 2000 a 6000 m y acuña el término *hadal* para la de las fosas por debajo de los 6000 m.

Hedgpeth (1957) representa en su figura una fauna *batial* desde la plataforma a aproximadamente 4000 m, una *abisal* de 4000 a 6000 m y una *hadal* para las fosas.

Vinogradova (1962, *vide* Briggs, 1974) revisó los datos sobre la zonación vertical de los animales capturados por el "Vitiaz", el "Galathea" y el "Albatross". Su análisis, basado en los invertebrados, indicó un cambio en la composición sistemática de la fauna del fondo a una profundidad de 3000 m. Allí un gran número de especies, géneros y aun familias característicos del talud desaparecen y son reemplazados por grupos peculiares de las grandes profundidades; por eso ella identifica esta profundidad (3000 m) como el límite superior de la zona abisal. Otro cambio, aunque menos abrupto, la lleva a dividir la zona abisal en dos subzonas, la abisal superior (3000 a 4500 m) y la abisal inferior (4500 a 6000 m). El endemismo para el total es del 58,5%. Halla que estos cambios se encuentran a similar profundidad en el Atlántico, Pacífico e Indico, y que los cambios mayores coinciden con los cambios más acentuados de la curva hipsográfica, relación que ya había sido observada por Hedgpeth (1957).

Para Briggs el fondo entre los 200 y 3000 m es el *talud continental* (arquibental de otros autores). Considera un *talud superior* hasta los 1000 m, y de 1000 a 3000 m un *talud inferior*. De los 3000 a los 6000 m se extiende la *llanura abisal*. El fondo de las grandes fosas es la zona o piso *hadal*.

Los pisos *batial*, *abisal* y *hadal* de Pérès (1961, 1968) concuerdan prácticamente con los mencionados. El esquema de Hedgpeth (1957) es algo diferente.

Al tratar la ictiofauna tomaremos como referencia el esquema de Briggs, considerando que este autor ha utilizado especialmente los peces, además de otros organismos, para caracterizar las divisiones. Además en su esquema, las divisiones del medio bentónico coinciden en gran parte con las de aguas abiertas.

Debe tenerse en cuenta que los sistemas presentados han sido preparados por autores diferentes, especialistas en distintos grupos y en épocas diversas. Sin embargo, las diferencias de detalle no oscurecen su semejanza esencial. Debe entenderse también que en la elección de los pisos y zonas se consideran datos de todos los grupos posibles que se presumen adecuados y también factores abióticos, y que si bien los esquemas son perfectibles, no resultan de ninguna manera arbitrarios y muestran una buena correspondencia con la realidad.

### 3. Los grupos ecológicos de peces

Ringuelet y Arámburu (1960) han señalado que "Conforme al tipo general de ambiente que ocupan o frecuentan, es decir, por su ecología, y por las características que poseen en consonancia con ese ambiente, tanto morfológicas como de comportamiento, es posible diferenciar con discreta claridad varios grupos ecológicos de peces. Cada uno de ellos posee una *facies* bastante bien definida, no obstante existen los que frecuentan dos tipos ambientales en forma esporádica o periódica".

Estos autores usan la clasificación de Le Danois, que comprende las siguientes categorías:

- peces litorales o de aguas costeras
- peces nadadores neríticos
- peces semidemersales
- peces batibénticos o batidemersales
- peces bénticos o demersales
- peces pelágicos
- peces batipelágicos, y
- peces anfibióticos.

Nótese que el término *demersal*, que en esta clasificación es utilizado como sinónimo de *béntico* o *bentónico*, se usa ahora corrientemente para denominar a los peces relacionados con el fondo pero que no viven estrictamente sobre él, y que incluso pueden tener movimientos verticales amplios (como la merluza), que en la clasificación en cuestión se llaman semidemersales.

En términos generales, los peces *batibénticos* o *batidemersales* corresponden a los que se denominan *bentopelágicos*.

Ringuelet y Arámburu dan en su trabajo la lista de familias argentinas correspondientes a cada grupo, separadas según un sector patagónico fueguino y un sector bonaerense, correspondientes a las dos grandes divisiones zoogeográficas del Mar Argentino.

#### Concepto de biotipo morfológico

Según Ringuelet (1964) "en el estudio de las asociaciones biológicas es necesario conocer todas las características cualitativas y cuanti-

tativas. Uno de esos caracteres, de gran valor para el reconocimiento y la tipificación de las agrupaciones naturales, es el "biotipo" o "tipo morfológico" o "life form".

Este autor señala que justamente la fisonomía de la comunidad se basa en el biotipo de los elementos predominantes; así una comunidad de mejillones (y los mejillones) presentan un tipo "adherente bivalvo".

En realidad, estos sistemas de tipificación son más aplicables a asociaciones de invertebrados bentónicos. Sin embargo, Rioja (1941) ha dicho que el tipo morfológico "pisciforme" no podría aplicarse a cualquier pez. Más claramente se diría que esa denominación, o el biotipo así denominado, es demasiado general para tener alguna utilidad. En su esquema Ringuet considera varios tipos pisciformes, a saber "anguilliforme", "batrachoidiforme", "pleuronectiforme" y "nototheniforme", tomando en cuenta formas comunes del litoral patagónico. Todos ellos son incluidos en la categoría principal BIOTIPO VAGANTE O ERRANTE; a este nivel, otras categorías son, por ejemplo, INCRUSTANTE, ADHERENTE, etc. Ejemplos del uso de biotipos pueden verse en Ringuet *et al.* (1962).

Si bien en peces no se ha generalizado ninguna clasificación de los biotipos, nótese que en realidad su uso está implícito en varias referencias comunes, como cuando se usa el término "anguilliforme" para referirse a cualquier pez alargado y con aletas reducidas, aunque no pertenezca al orden homónimo.

La explicación de la ausencia de un sistema de este tipo en peces, radica probablemente en el hecho que la movilidad de estos organismos impide a sus asociaciones tener una "fisonomía" equivalente a la de una comunidad bentónica clásica. Sin embargo, en el Capítulo 10 puede verse que al tratar la zonación de los peces de la costa de Guayana, Lowe McConnell (1962) agrupó a las especies bajo generalizaciones equivalentes a las aquí comentadas.

## La plataforma continental

### Peces neríticos

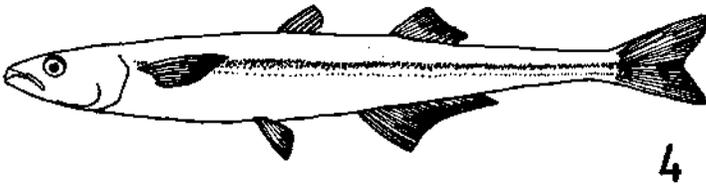
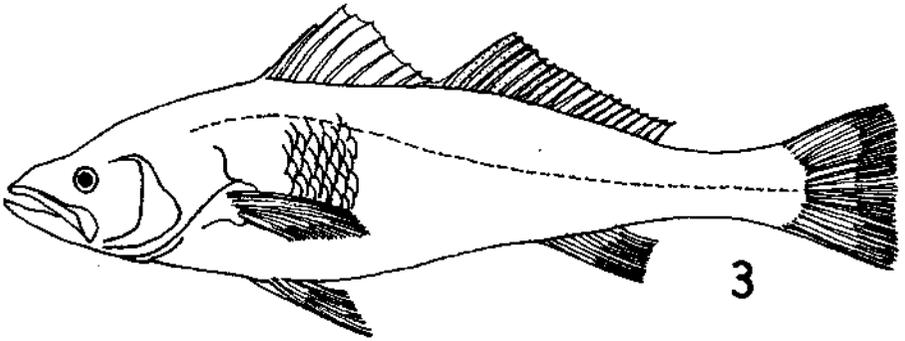
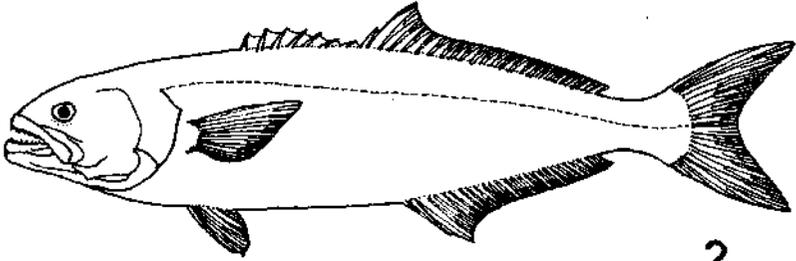
Al tratar la zona nerítica, es decir las aguas sobre la plataforma continental hasta los 200 m, Lagler *et al.* (1962) señalan que se trata de una zona bien iluminada, que presenta variaciones estacionales de la luminosidad, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, nutrientes, acción de las olas, corrientes, y también de la biota.

Moore (1958) respecto a las condiciones ambientales en las que denomina "aguas costeras", indica que son más complejas que en aguas oceánicas. Dice que "el intervalo de variación de diversos factores, tanto estacionalmente como geográficamente, es mayor en las aguas poco profundas. Esto está en parte asociado con la menor profundidad y con la proximidad del drenaje terrestre. Entre los efectos de la profundidad están el incremento del contenido de sedimentos debido a la perturbación del fondo por acción de las olas, y la ausencia de la población de zooplancton de aguas profundas que entra a las aguas oceánicas de superficie a la noche. Por otro lado, este zooplancton es reemplazado, en parte, por una población de animales que viven sobre o en el fondo durante el día.

La influencia terrestre está asociada con diferencias como la salinidad inferior, el aumento de sedimentos que resulta en una disminución de la penetración de la luz y un gran incremento en la proporción de larvas a adultos en el plancton. Este incremento resulta de la gran cantidad de formas que viven fijas o de otra manera en el fondo, tanto animales como plantas, cuyos huevos, larvas, etc. son temporalmente planctónicas".

Los peces *neríticos* (Figs. 2 a 5) más característicos son los Clupeidae y Engraulidae, las barracudas (*Sphyraena*), muchos tiburones, algunos escómbridos, el pez azul o anchoa de banco *Pomatomus saltatrix* (Fig. 2), los Belonidae, anguilliformes como *Conger*, los marlines del género *Makaira*, peces vela, estromateidos, muchos serránidos, Lutjanidae, Pomadasyidae, Sparidae y pescadillas (*Cynoscion*) (Fig. 3).

Ringuelet y Arámburu (1960) caracterizan a los peces neríticos como "peces que habitan en aguas calmas y templadas, más bien esteoterms, en la masa de agua nerítica de la plataforma continental.



**Peces neríticos:** Fig. 2.— anchoa de banco, *Pomatomus saltator* (600 mm); Fig. 3.— pescadilla, *Cynoscion striatus* (420 mm); Fig. 4.— pejerrey, *Austroatherina nigricans* (180 mm).

Son peces de talla media, pocas veces mayores de medio metro (una notoria excepción son ciertas corvinas) y todos o en inmensa mayoría son teleostomos acantopterigios torácicos y fisoclistos. Tienen coloración en la gama del rojo o gris plateado. Son de hábitos gregarios y se congregan en bancos; demuestran poca voracidad y depositan huevos pelágicos o flotantes".

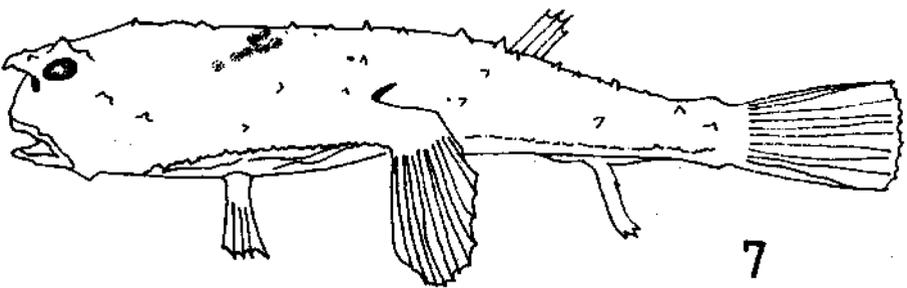
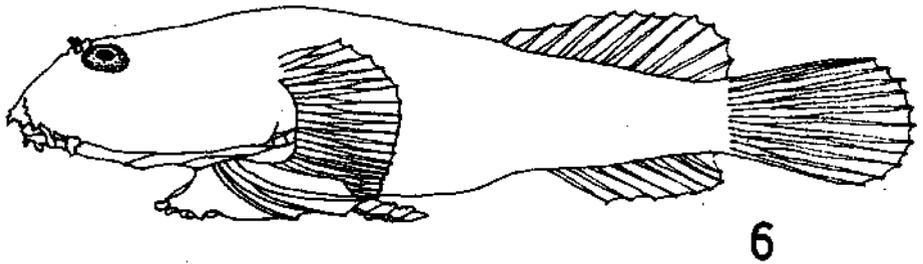
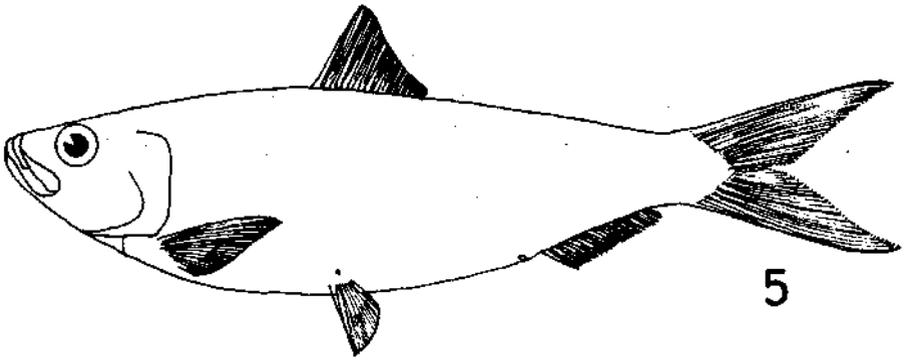
Según los mismos autores, las familias de peces nadadores neríticos que se encuentran en la Argentina son las de los: macrorranfósidos, singnátidos, aterínidos, pinguipédidos, centrolófididos y escorpénidos en la provincia Magallánica y áridos, mugílidos, aterínidos, singnátidos, zeidos, serránidos, priacántidos, lobótidos, pomadásididos, malacántidos, esquiénidos, pomatómididos, polinémidos, gérridos, queilodactílididos, raquicéntridos, múlididos, espáridos y estromateidos en la provincia Argentina.

Estos peces son *nadadores neríticos*, en el sentido que no son bentónicos o semidemersales, es decir, que no están relacionados con el fondo de una manera directa. Los peces neríticos son denominados por Cervigón (1972) *pelágicos costeros*, y los subdivide en *pelágicos litorales* y *pelágicos costeros* propiamente dichos. Cervigón considera que el medio pelágico litoral es un ecosistema con características difíciles de definir y delimitar, pero sostiene que no se pueden homologar las especies litorales, en su comportamiento y biología, con las típicamente pelágico costeras, representadas principalmente por los clupeidos (Fig. 5), ni tampoco con las bentónicas o sedentarias de la misma zona.

Menciona como *pelágicos litorales* algunos Atherinidae (Fig. 4), Engraulidae y estados juveniles de *Mugil*. Los aterínidos, aunque se agrupan, no forman cardúmenes compactos como los engráulidos. Se encuentran en las orillas de playas abrigadas y en escolleras protegidas. La sistemática del grupo es compleja, y en general las especies son de distribución restringida. En el régimen alimentario de los pejerreyes (Atherinidae) de la provincia de Buenos Aires, aparecen con gran frecuencia restos de insectos correspondientes a varios órdenes, a saber dípteros, lepidópteros, homópteros, coleópteros, ortópteros y psicópteros, que evidencian los hábitos costeros de estos peces y su capacidad *ie* alimentarse en la capa superficial (M. García, comunicación personal).

Según Cervigón, especies de engráulidos de los géneros *Anchovia*, *Anchoviella* y *Anchoa*, de menos de 15 cm y que forman cardúmenes sumamente compactos, viven normalmente junto a las orillas de playas > acantilados alejándose muy poco de la costa. La coloración es amarillo blancuzca uniforme, con banda plateada a los lados. Los caracteres externos varían mucho y las especies son difíciles de separar. El ciclo vital es rápido y la fecundidad elevada. Algunos clupeidos, como los del género *Jenkisia* suelen agruparse cerca de la costa.

Para el mismo autor, el medio *pelágico costero* es un ecosistema poco maduro, en el que las especies no son muy numerosas, mucho me-



**Peces neríticos (cont.)** Fig. 5.— sardina, *Sardinella anchovia* (250 mm). Peces litorales: Fig. 6.— peje sapo, *Gobiesox strumosus* (80 mm); Fig. 7.— pez murciélago, *Ogcocephalus notatus* (146 mm).

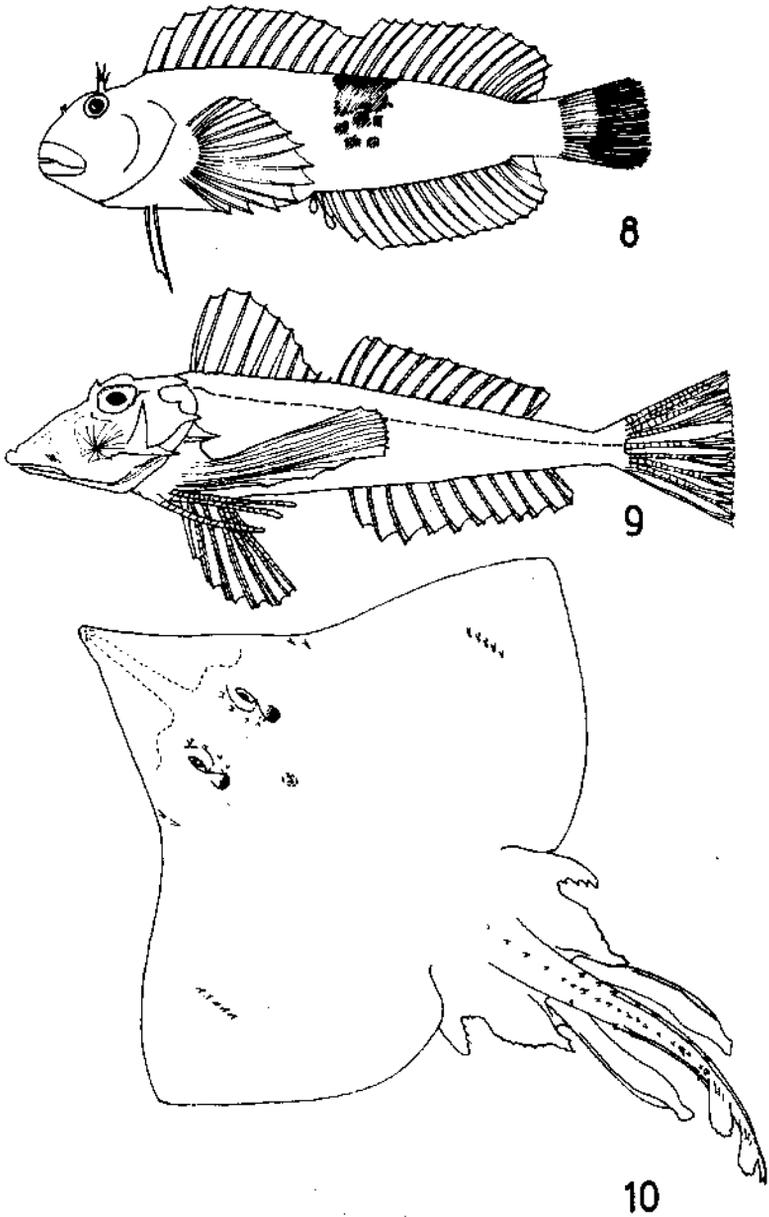
una zona con fluctuaciones ambientales marcadas; hay transferencia de energía en forma de nutrientes o materia orgánica en cantidad considerable y a un ritmo rápido donde hay circulación vertical. Una gran parte de la producción primaria no es utilizada en el sistema y se transfiere a los sistemas bentónicos más maduros. Estos aspectos y los mencionados respecto a la diversidad, abundancia de individuos y capacidad de reproducción, concluye Cervigón, hacen este ecosistema ideal para la explotación humana, de manera similar al caso de la agricultura, donde las áreas más productivas se encuentran en zonas de latitudes medias con plantas de ciclo anual de crecimiento rápido, y no en la selva tropical, donde la energía es mejor aprovechada pero el sistema es más complejo y menos adaptado a sufrir fluctuaciones, sean naturales o resultantes de la actividad humana.

### **El fondo de la plataforma**

Cuando se consideran los peces que viven sobre el fondo o ligeramente por encima de él, hasta los 200 m de profundidad, se encuentran tres grupos morfológicos o ecológicos, en los que la relación con el sustrato es más o menos estrecha. Naturalmente los límites entre estos grupos serán algo laxos; y en muchos casos, sólo un conocimiento detallado de la biología de cada animal en particular, podrá indicar su lugar en el ambiente.

En primer término pueden tratarse los peces *litorales* (Figs. 6 a 9) o *de aguas costeras*, que podrían ser considerados un tipo algo más restringido de peces bentónicos. Ringuélet y Arámburu (1960) los definen como sigue: estos peces "habitan hasta unos cuarenta metros de profundidad, el límite de la vegetación sedentaria, y están por tanto sujetos a cambios ambientales más evidentes que en otros biótopos; la euritermia y cierta eurihalinidad son rasgos frecuentes en ellos, esto es, capacidad de tolerar cambios de temperatura y salinidad relativamente amplios. Tienen, típicamente, formas macizas, con cabeza grande y ojos salientes, fauces amplias, tegumentos ornamentados, con espinas, crestas, placas, etc. Poseen aletas dorsal y anal más bien alargadas, y las pectorales grandes. En ocasiones, como sucede notoriamente con los gobiesócidos, cicloptéridos y góbidos, poseen órganos de fijación derivados de las aletas ventrales modificadas. Un rasgo corriente es el de tener el color (homocromía), o la forma (homomorfía) del ambiente que los rodea. Poseen un dimorfismo sexual evidente, casi todos ponen huevos más pesados que el agua y cuidan sus crías".

De acuerdo a las principales divisiones zoogeográficas del Mar Argentino, los autores mencionados consideran las siguientes familias de peces litorales:



**Peces litorales** (cont.) Fig. 8.— blennio, *Hypleurochilus fissicornis* (40 mm); Fig. 9— testolín, *Prionotus punctatus* (270 mm). **Peces bentónicos:** Fig. 10.— raya, *Raja flavirostris* (598 mm).

## Provincia Magallánica

1. Nototénidos
2. Bovíctidos
3. Harpagiféridos
4. Licodapódidos
5. Gobiesócidos
6. Congiopódidos
7. Psicolútidos
8. Liparídeos

## Provincia Argentina

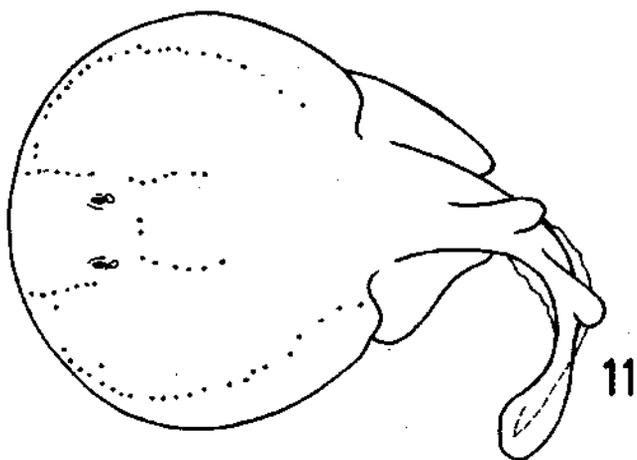
1. Singnátidos
2. Blénidos
3. Batracóididos

Los peces *bentónicos* (Figs. 10 a 13) componen una fauna particular por lo menos en dos aspectos; por una parte porque las faunas de aguas someras de la plataforma corresponden a áreas de muy alta diversidad específica, y por otra, porque las adaptaciones a una vida en o sobre el fondo resultan en modificaciones morfológicas, fisiológicas y etológicas llamativas. Algunas de las características que se tratarán en los párrafos siguientes son comunes también en los peces litorales.

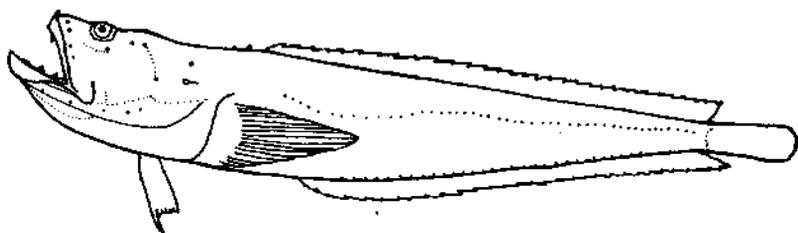
Algunas particularidades de la relación entre los peces bentónicos y su medio pueden verse en el siguiente párrafo de Fitch y Lavenberg (1975): "Aunque el alimento, la temperatura, salinidad, oxígeno, vegetación, sustrato, abrigo, compañía, corrientes y mareas son probablemente importantes para todos los peces, cada uno tiene su propia manera de mezclar estos elementos para obtener la situación ideal. Para algunos gobios, por ejemplo, el oxígeno, la salinidad y las mareas son secundarios respecto a su necesidad de hallar la cueva de un particular tipo de camarón, el único hábitat en el que pueden sobrevivir. El garibaldi (*Hypsypops rubicundus*) no puede desovar a menos que pueda localizar las específicas clases de algas rojas en las que pone sus huevos. El grunión (*Leuresthes tenuis*) depende de playas arenosas y cierta clase de mareas altas para desovar exitosamente y que los huevos eclosionen. Cuando cierto clívido encuentra un abrigo satisfactorio, aún necesita las corrientes adecuadas que pongan el alimento a su alcance".

En los peces bentónicos es común el abandono de la forma ahusada típica, a favor de una comprensión dorsoventral de la cual los ejemplos más obvios son los Rajiformes (Fig. 10) y los Pleuronectiformes o Heterosomata (Fig. 13), pero que se observa también en otras familias, como entre los tiburones en los escuatínidos y los orectolóbidos, y entre los teleósteos por ejemplo entre los oegococefálicos (Fig. 7), agónidos, lófidos, batracóididos (Fig. 12) y liparídeos.

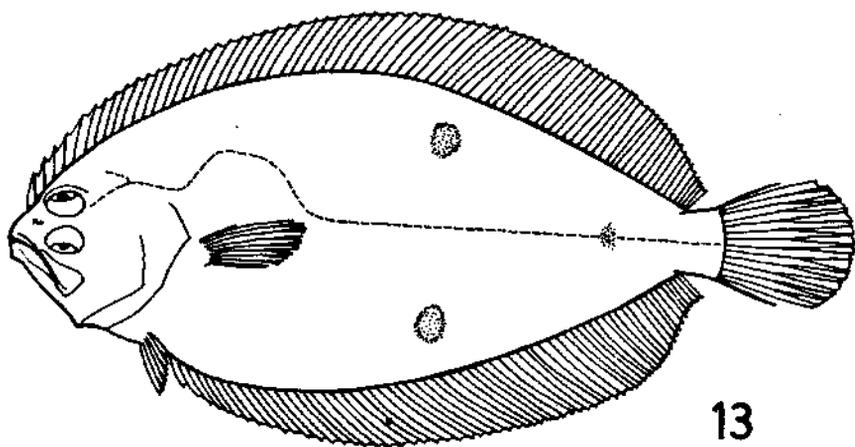
Los rajiformes presentan típicamente una faz cenital dorsal y una nadiral ventral; la primera con coloración marcada y la segunda blancuzca, aunque suele ser oscura en algunas formas de profundidad. Los ojos son dorsales; los espiráculos, que en los pleurotremados pueden estar reducidos o ausentes, adquieren aquí un marcado desarrollo, concomitantemente con su transformación en entrada funcional del



11



12



13

**Peces bentónicos** (cont.) Fig. 11.— raya eléctrica, *Discopyge tschudii* (250 mm); Fig. 12.— lucerna, *Porichthys porossimus* (214 mm); Fig. 13.— lenguado, *Paralichthys zosceles* (270 mm).

agua destinada a la respiración. Los cinco o seis pares de aberturas branquiales sirven para la salida del agua; por delante de ellas, también en contacto con el fondo, están la boca y las narinas.

Los pleuronectiformes o lenguados tienen larvas perfectamente bilaterales, que sufren una metamorfosis que implica una modificación del esqueleto cefálico y la migración de uno de los ojos al flanco que resulta dorsal en el animal adulto. Estos peces presentan una adaptación visual sorprendente, que consiste en que, gracias a una formación sacular de la pared orbital, pueden protruir marcadamente los ojos, lo que asociado a la movilidad de los mismos les permite una mejor observación de los alrededores.

Como ocurre con otros animales bentónicos, los lenguados presentan una conducta de alimentación que implica acecho y movimientos súbitos de captura. Stickney *et al.* (1973) describen como sigue dicha conducta en *Ancylopsetta quadrocellata*: ". . . los peces descansan con las cabezas elevadas del fondo y los ojos protruidos. En esta postura la mitad anterior del cuerpo está suavemente flexionada hacia arriba. El cuerpo es soportado lateralmente por los radios anteriores de la dorsal, anal y pélvica derecha, mientras el centro se apoya en la pectoral derecha extendida. El pez en esta posición parece agitado, a juzgar por los rápidos movimientos oculares y el movimiento del cuerpo en dirección al alimento introducido (en el acuario)"; una vez que el animal ubica el alimento, maniobra con las aletas y se dirige en línea recta a la partícula de comida, tomándola antes que se deposite. Cuando el animal se sacia, asume una posición en la que, a diferencia de la descrita anteriormente, todo el flanco está en contacto con el fondo.

Tanto en rayas como en lenguados, hay un predominio de los movimientos ondulatorios para la natación, en oposición a la forma típica por movimientos del pedúnculo caudal (Capítulo 5). A esto va asociado en los lenguados, el alargamiento de las aletas dorsal y anal, que se extienden a todo lo largo del cuerpo, y que implica una multiplicación de los pterigióforos.

La capacidad de los lenguados de mimetizarse con distintos tipos de fondo es conocida, y se han estudiado con mucho detalle los mecanismos neurohumorales implicados en el proceso. Esta capacidad se encuentra en otras formas bentónicas, como clínicos, blénidos y escorpénidos entre los teleósteos, y hay un tiburón de la familia Orectolobidae, el wobbegong de Australia, con una coloración probablemente mimética.

La coloración aposemática o de advertencia está también difundida, y a menudo asociada con órganos defensivos resultantes de modificaciones más o menos marcadas de las espinas dorsales u operculares, asociadas o no a aparato venenoso. En los rajiformes se encuentran en la región caudal, asociadas a un tejido que produce una secreción tóxica. Coloración de advertencia evidente presentan algunos peces con espinas defensivas muy obvias, como el escorpénido *Pterois volitans* y los acan-

túridos (Fig. 58), o peces cirujano, con sus típicas lancetas a cada lado del pedúnculo caudal. Los batracoididos del género *Thalassophryne* son el único ejemplo conocido con espinas huecas.

El predominio de coloraciones extremadamente llamativas se da evidentemente en zonas tropicales de aguas poco profundas, de las que el ejemplo típico son los arrecifes de coral (Capítulo 8). Las configuraciones de los tipos de coloración se corresponden con la extrema sociabilidad de los peces bentónicos litorales, y las mismas cumplen funciones de comunicación que se conocen con detalle en algunos casos. Uno de los más llamativos es el de los peces limpiadores del género *Labroides* con destacada librea a bandas horizontales, que es imitada por peces del género *Aspidontus*, que pueden efectuar así una "micropredación" sobre los peces que concurren a ser limpiados (Capítulo 12).

Otras configuraciones de color "rompen" la silueta, disimulando al animal contra el fondo. En algunos casos la función de ocultamiento de la coloración es complementada con la adopción de posiciones peculiares (vertical en aulostómidos que se ocultan entre las espinas de ciertos erizos) y aun con formaciones tegumentarias foliáceas como ocurre con el pez de los Sargazos, *Histrio histrio* (Fig. 28).

En muchos peces son evidentes diseños posteriores ocelares que aparentemente ofrecen un falso blanco a los predadores; aunque en cíclidos se les ha hallado una función de comunicación interespecífica.

El significado de algunas particularidades de la coloración aún no está totalmente investigado. En un análisis del barreado que oblitera el contorno del ojo en muchos peces de aguas cálidas y templadas, Barlow (1972) halló que la inclinación de dicha línea está relacionada con la forma del cuerpo y el ángulo que forma el dorso cefálico con el eje longitudinal del animal. Dice Barlow que "La comprensión del significado adaptativo de la posición de la línea ocular es facilitada por la consideración de la conducta y el hábitat del pez en relación a la coloración general. Las franjas longitudinales aparecen en especies alargadas que nadan rápido, mientras que las barras verticales tipifican a peces de cuerpo alto. Cuando una especie alargada con franjas horizontales está más estrechamente asociada al fondo, mayor será probablemente el número de franjas. Las especies con barras verticales normalmente tienen cuerpos altos y viven cerca del sustrato. Franjas o barras sirven simultáneamente como señales sociales o como marcas antipredador".

Mientras en los peces de aguas abiertas la velocidad normal del animal permite un aereamiento continuo de las branquias, los peces bentónicos suelen presentar un desarrollo considerable de la musculatura branquial y movimientos respiratorios complejos. Se conocen variaciones del mecanismo de bombeo involucrado, en peces que ocupan hábitats diferentes. Hughes (1961) señala que los peces que son predominantemente nadadores tienen la porción bucal de ese mecanismo más desarrollada. Aunque en algunos casos la velocidad del animal implica movimientos bucales u operculares, se supone que en los túridos — y lo

mismo se ha sostenido generalmente respecto a los tiburones — deben nadar continuamente para mantener el flujo de agua. El mismo autor señala, sin embargo, que el tiburón leopardo presenta movimientos de bombeo cuando se detiene, pero no mientras nada. Dice que "los peces que pasan la mayor parte de, o todo su tiempo, sobre el fondo del mar, tienen cavidades operculares agrandadas, sostenidas por radios esqueléticos adicionales, y el bombeo por succión está mejor desarrollado".

Algunos códidos, tríglicos, calionímidos y lenguados tienen este tipo de mecanismo. Los peces de fondo generalmente tienen un área branquial menor, y el número de pliegues branquiales secundarios en un área dada es de un orden del 50% menor que el de peces de aguas libres. Todd (1973) dice que "los peces que viven en sustratos arenosos presentan especializaciones respiratorias que les permiten respirar mientras están enterrados" y describe cómo han evolucionado en los Dactyloscopidae los radios, músculos y membranas branquiostegas para sustituir al bombeo opercular. Referencias históricas y recientes sobre este tema pueden verse en Roberts (1975).

La estrecha relación con el sustrato ha resultado en cierta abundancia de especies territoriales (Capítulo 11) y en el desarrollo de relaciones complejas, incluyendo cortejo y cuidados parentales, así como mecanismos de producción de sonidos bastante variados en los que participan el aparato faríngeo, esquelético y muscular, y la vejiga natatoria.

Colin (1973) describe las cuevas que un traquinoideo, *Opistognathus aurifrons*, construye en zona de arrecife, y que son de tres tipos diferentes según las condiciones del sustrato halladas durante la construcción. *Malacanthus plumieri* construye a su vez, con ramas rotas del coral *Acropora*, montículos que resultan una característica distintiva de las áreas arenosas cerca de los arrecifes, y que constituyen centros de atracción para especies de *Serranus*, *Pomacentrus*, *Apogon* y *Centropyge* de tallas determinadas.

En los peces bentónicos hay cierto desarrollo del viviparismo con la consiguiente reducción del número de crías, aunque algunas especies mantienen huevos pelágicos, a los que corrientemente se atribuye una función de dispersión.

Se observa también el desarrollo de órganos de producción de electricidad y la presencia de receptores sensibles a estímulos de ese carácter; son típicos en los torpediniformes, pero las rayas también tienen órganos eléctricos de localización caudal, y en los uranoscópidos los hay postoculares. Los órganos eléctricos son algo más comunes en formas de agua dulce (gimnótidos, mormiridos).

Aunque muchas adaptaciones pueden parecer de carácter general (ver una extensa exposición en Lagler *et al.*, 1962), a medida que la fisiología de los peces es mejor conocida se conocen aspectos muy detallados subyacentes a esas generalizaciones. Así, por ejemplo, Munz (1964) probó que las características espectrales de la "rodopsina"

(bajo este nombre se agrupa una enorme diversidad de pigmentos en los teleósteos) de cinco especies habitantes de costas rocosas difiere de la de seis especies epipelágicas, resultados correlacionados con la transmisión espectral de la luz solar por los tipos de agua en que los peces viven, más que con la profundidad.

La proporción de algunos componentes de los tejidos varía de acuerdo al hábitat, así el contenido de lípidos es notablemente más bajo en peces bentónicos que en los de aguas libres, San Román (1972) da los siguientes porcentajes referidos a peso seco: *Engraulis anchoita*, *Trachurus picturatus australis* y *Austroatherina incisa* (aguas libres) 10,93, 35,11 y 15% respectivamente; *Dules auriga* y *Oncopterus darwini* (de fondo) 6,72 y 6,46%.

Según las principales divisiones zoogeográficas del Mar Argentino, Ringuélet y Arámburu (1960) mencionan las siguientes familias de peces bentónicos, considerando además su tipo morfológico:

Provincia Magallánica

*Tipo lófidio*

1. Agónidos

*Tipo anguiliforme*

2. Zoárcidos

*Tipo rajiforme*

3. Rájidos

*Tipo pleuronectiforme*

4. Bótidos
5. Pleuronéctidos

Provincia Argentina

*Tipo lófidio*

1. Uranoscópidos

*Tipo anguiliforme*

2. Murénidos
3. Cóngridos

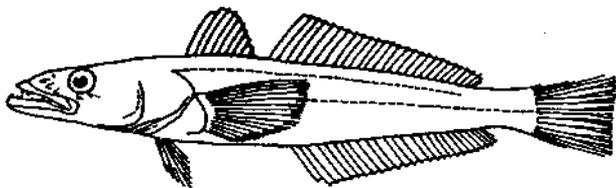
*Tipo rajiforme*

4. Escuatínidos
5. Rinobátidos
6. Rájidos
7. Dasiátidos
8. Gimnúridos
9. Torpedínidos

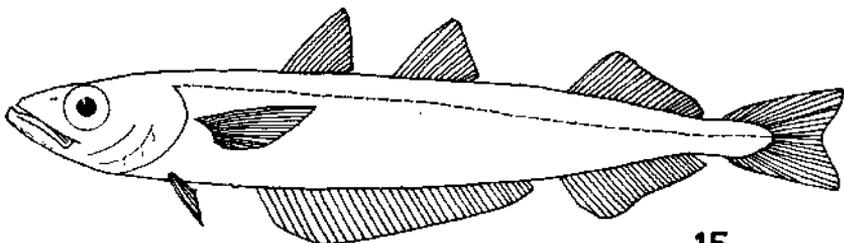
*Tipo pleuronectiforme*

10. Bótidos
11. Pleuronéctidos
12. Soleidos
13. Cinoglósidos

Hay un grupo de peces en los que la relación con el fondo no es tan marcada como en los que acabamos de considerar, y que se denominan corrientemente *demersales* (semidemersales de Le Danois) (Figs. 14 a 19). A diferencia de los peces estrictamente bentónicos, los peces demersales presentan vejiga natatoria y la coloración no es marcadamente críptica, aunque puede ser bipolar. Hay formas azul plateadas (merluza), azul oscuras (merluza negra *Dissostichus eleginoides*) (Fig. 14), azul claro (la polaca *Micromesistius australis*) (Fig. 15), y aun amarillentas



14



15



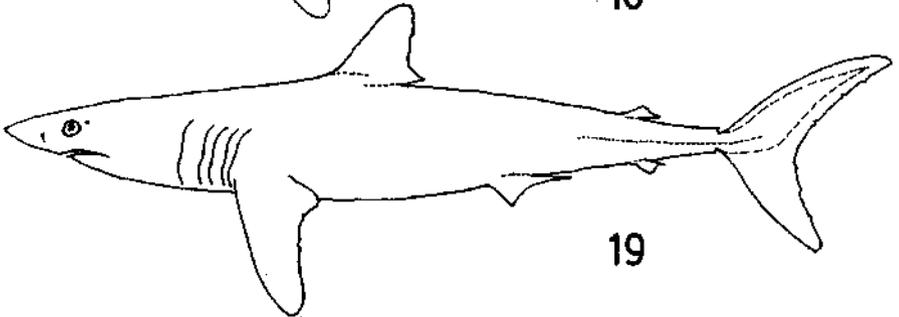
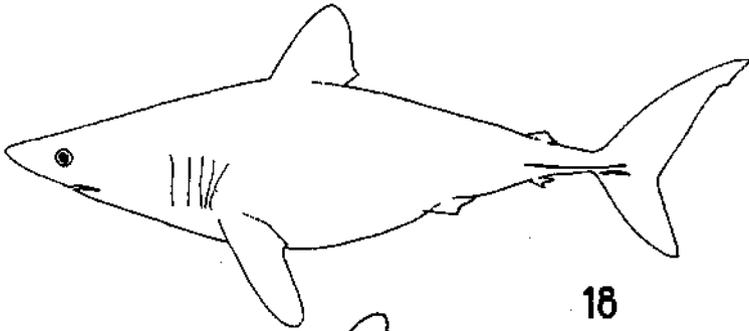
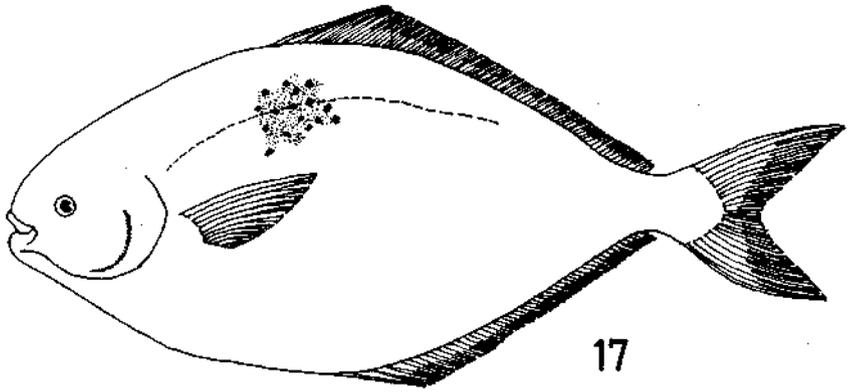
16

**Peces demersales:** Fig. 14.— merluza negra, *Dissostichus eleginoides* (630 mm); Fig. 15.— polaca, *Micromesistius australis* (445 mm); Fig. 16.— abadejo, *Genypterus blacodes* (600 mm).

(el abadejo *Genypterus blacodes*) (Fig. 16). El pámpano, *Stromateus maculatus* tiene una amplia distribución en la Argentina (Fig. 17).

Algunos de estos peces realizan migraciones extensas, tanto horizontales como verticales, alimentándose en diferentes niveles del mar como la merluza (*Merluccius hubbsi*) (Capítulo 13). En general son voraces, carecen de dimorfismo sexual y no cuidan sus crías. Muchos de los peces demersales, normalmente de régimen carnívoro y predadores de los niveles tróficos superiores, son de importancia económica.

El grado de relación con el fondo puede deducirse con bastante precisión de la composición del alimento. Así *Halaaelurus bivius*, un esciliorínido magallánico presenta un régimen compuesto casi totalmente por



**Peces demersales** (cont.): Fig. 17.— pámpano, *Stromateus maculatus* (410 mm).  
**Peces pelágicos:** Fig. 18.— sardinero, *Lamna nasus* (2.150 mm); Fig. 19.— mako, *Isurus oxyrinchus* (1.700 mm).

organismos de la epifauna (Menni *et al.*, 1979). Lo mismo ocurre con *Mustelus schmitti*, mientras que *Squalus acanthias* presenta una dieta que indica que preda tanto en el fondo como en aguas libres, y de acuerdo al tipo de alimento más accesible (ver Menni, en prensa).

Los peces que hemos considerado, que viven sobre el fondo del mar o en las aguas adyacentes hasta los 200 m de profundidad, se pueden relacionar con las varias zonas del dominio bentónico.

En el piso supralitoral, es decir por encima del nivel de las pleamareas se encuentran zonas húmedas y pozas en las que pocos peces pueden sobrevivir a las variaciones extremas de temperatura, el desecamiento y otros factores que cambian con mucha rapidez. Se trata de condiciones que requieren adaptaciones extremas, a las que responden algunos góbidos, anguiliformes y gobiesócidos.

En la zona litoral (= *intertidal* = mesolitoral) hay variaciones horarias, diarias, mensuales y estacionales de las condiciones de vida, especialmente las resultantes de la exposición. Muchas de las especies que se encuentran en la zona litoral, la alcanzan de acuerdo a las mareas, desde el sublitoral (infralitoral más circalitoral). Lagler *et al.* (1962) citan rajiformes de la familia Dasyatidae, varios lenguados, *Albula* (un Elopomorpha), anguiliformes como algunas morenas, gobiesócidos, cótidos, tríglicos, cicloptéridos, lucernas (*Porichthys*), blénidos, góbidos, singnátidos y ofídidos.

En la zona sublitoral interna las variaciones más importantes son las estacionales. A los peces recién citados pueden agregarse algunos Squalidae, triákidos, torpedos, pinguipédidos, serránidos, lábridos, quetodóntidos, escáridos, balístidos, tetraodóntidos y diodóntidos. En mares cálidos los arrecifes de coral se superponen a esta zona y la siguiénte; las cinco familias finales de la lista precedente son típicas de ese ambiente (Capítulo 8).

## 5. Ambientes pelágicos

### a) La zona epipelágica

Al tratar la biología de los peces pelágicos, dice Cushing (1976) que "La comunidad pelágica, dentro de la profundidad iluminada por el sol, es la mayor en biomasa y la de distribución más extensa en el mar. Ha sido a menudo descripta como una cadena o red alimentaria, pero, en la visión original de Petersen, hay poca diferencia entre el estudio de esas redes y la de las comunidades. Hay un factor ambiental que domina las comunidades pelágicas, la penetración de la luz: la producción de las algas en la zona fótica depende de la irradiación y la migración vertical diaria de los animales hacia la superficie para alimentarse durante la noche depende de la luz". Agrega que hay comunidades especializadas en el mar, en los arrecifes de coral, en los manglares, en las costas rocosas y en los estuarios, y que "la comunidad predominante, la pelágica, genera todo el alimento y la energía necesaria para sustentar, no sólo a sí misma, sino también, en parte, a estas comunidades dependientes".

Como ha sido mencionado por Briggs (1974), la mayoría de los biólogos coinciden en que la capa de agua que se encuentra por encima de los 200 m es, a juzgar por su biota característica, bastante diferente de la de aguas más profundas. Ya Dahl en 1894 (según Briggs, 1974) dividió a los copépodos del Atlántico en tres grupos, uno que se encuentra en los primeros 200 m, el segundo entre 200 y 1000 m y el tercero por debajo de esta última profundidad. Hechos semejantes se han observado en grupos del fitoplancton y en quetognatos.

Hasta hace poco tiempo se pensaba que los 200 m eran el límite de penetración de la luz, pero los trabajos de Clarke han detectado la luz del día hasta 800 m, y los ojos de algunos animales son probablemente más sensibles que el fotómetro utilizado.

El hecho que muchas especies muestren migraciones diversas, estacionales y ontogenéticas, complica el análisis del dominio pelágico. El valor adaptativo de estas migraciones, normales en los animales pelágicos, parece consistir (McLaren, 1963) en que un animal que se alimenta en aguas cálidas y descansa en aguas frías gana energía. La capa dispersora profunda (DSL por su nombre en inglés, "deep scattering

layer") está compuesta por especies que tienden a concentrarse entre 300 y 800 m durante el día y que se acercan a la superficie por la noche. En la composición de esta capa, probablemente los organismos más importantes sean los mictófidos (Fig. 34) y los sifonóforos, ya que sus vejigas gaseosas son de un tamaño que las hace resonantes con las ondas de la ecosonda.

Briggs (1974) concluye que a pesar de los numerosos movimientos migratorios que llevan a cabo los organismos de las capas superiores, la mayoría de las especies presentes están restringidas a ese ambiente, de manera que la zona epipelágica es un hábitat concreto, aunque su límite inferior puede variar de 100 a 500 m. En cuanto a la temperatura es una capa de mezcla y por lo tanto más o menos isotérmica.

Lagler *et al.* (1962) consideran la división epipelágica como una delgada capa en la que el agua continúa por debajo, a diferencia de la zona nerítica donde el límite inferior es el sustrato. Está bien iluminada en la superficie donde predomina la luz roja, y menos hacia los 200 m donde predominan las radiaciones azules y violetas. Hay variaciones estacionales en la temperatura, luz, salinidad, oxígeno, nutrientes, plantas y en las poblaciones animales.

La extensión y la estabilidad relativa del medio pelágico, lo hacen propicio para el establecimiento de divisiones. Las más difundidas están basadas en la temperatura, y pueden usarse como esquema de referencia para las demás divisiones zoogeográficas. Si se consideran las isotermas en superficie del mes más frío del año, el océano mundial puede dividirse como sigue: aguas tropicales con temperatura por encima de 20° C, templado cálidas de 20 a 13 ó 10° C, templado frías de estas temperaturas a los 2° C y aguas frías (antárticas y árticas) de 2 a — 2° C.

Como ha señalado Moore (1958), en la medida que la producción orgánica original tiene lugar a nivel del fitoplancton, es lógico separar la zona en la que, o a nivel de la cual la fotosíntesis es suficientemente activa como para que el oxígeno producido por las plantas exceda al consumido en la propia respiración. La profundidad a la cual estos procesos son iguales se denomina *profundidad de compensación*. Aunque la producción esté confinada a niveles superiores a los de dicha profundidad, la lluvia de fitoplancton muerto o moribundo provee de alimento vegetal a zonas más profundas.

El nivel de compensación puede hallarse a profundidades entre 5 y 40 m, aunque en los mares tropicales puede estar en los 100 m. Es evidente que en las zonas muy cercanas a la superficie, la luz diurna está por encima del óptimo y puede ser letal para el fitoplancton; también es demasiado alta para el zooplancton.

Cervigón (1972) siguiendo a Nikolsky, dice que la fauna pelágica se caracteriza por la baja densidad específica, tendencia a la agregación en cardúmenes, por la poca estabilidad de los caracteres a nivel específico y por tener una tasa de reproducción elevada. Las condiciones ad-

versas de los mares fríos acentúan estas características, de modo que están habitados por muy pocas especies que se presentan en gran cantidad, como por ejemplo el arenque del Mar del Norte; bajo las condiciones benignas de los mares cálidos y templados la diversidad es más elevada. Tablas y gráficos comparativos de las diferentes diversidades de peces en distintas áreas geográficas pueden verse en Margalef (1972, 1977). Los organismos pelágicos poseen gran movilidad y suelen efectuar migraciones horizontales de mayor o menor amplitud.

Estas características, que se encuentran también en los peces que Cervigón denomina pelágicos costeros, se aplican especialmente a los escómbridos, incluyendo los atunes, Debe tenerse en cuenta, sin embargo, que en la zona epipelágica se encuentran varias especies como *Cetorhinus maximus*, *Lamna nasus* y también algunos peces vela y *Mola mola* de hábitos solitarios.

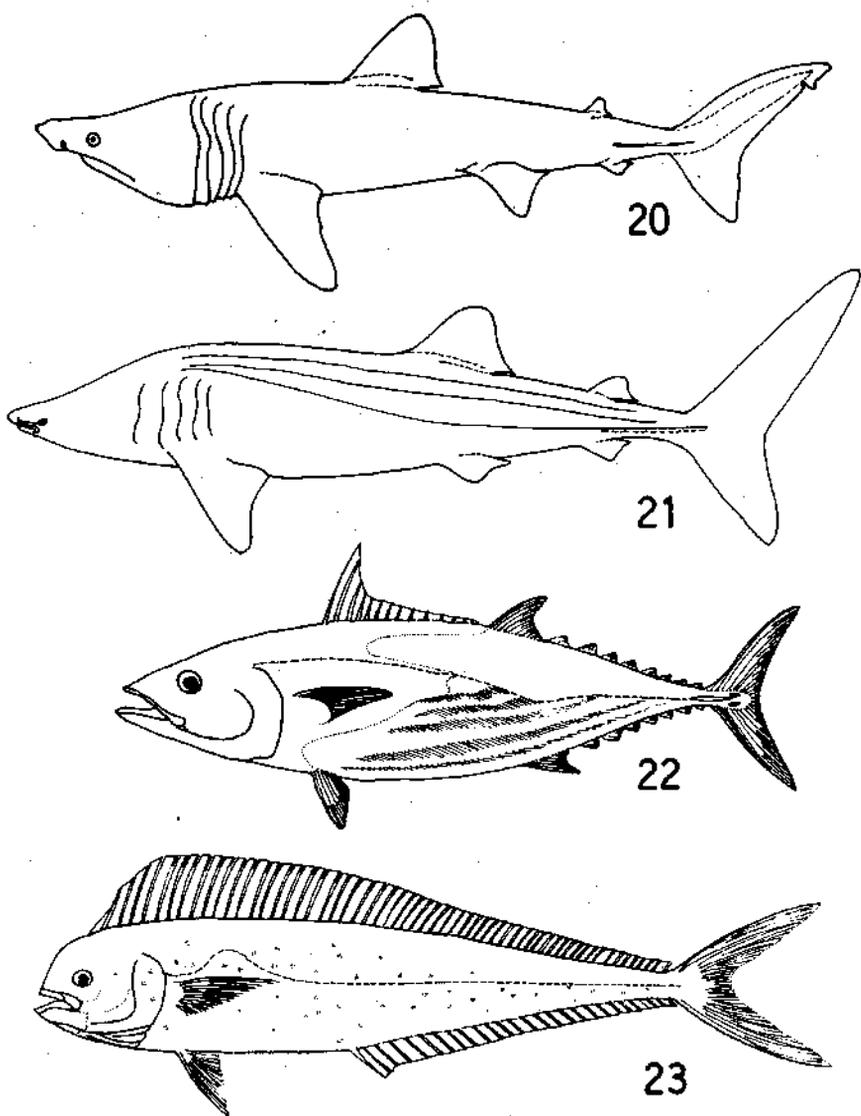
La fauna de peces incluye, además de algunas formas neríticas que pueden salir de la plataforma, varios tiburones como especies de *Lamna* e *Isurus* (Figs. 18 y 19), *Cetorhinus maximus* (Fig. 20), *Rinchodon typus* (Fig. 21), *Prionace glauca* y otros Carcharhinidae. Son típicos los escómbridos como *Scomber scombrus*, *Gasterochisma melampus*, *Thunnus thynnus*, *T. alalunga*, *Euthynnus pelamis* (Fig. 22) y otros atunes; la dorada *Coryphaena hippurus* (fig. 23), algunos stromatoideos como *Tetragonurus cuvieri* y *Hyperoglyphe antarcticus*, numerosos peces voladores de la familia Exocoetidae (Fig. 24), algunos Belonidae y Carangidae, varios Macrorhamphosidae, el Gempylidae *Thyrssites atun* y *Mola mola*.

Algunos peces mesopelágicos realizan migraciones diarias y pueden encontrarse en las capas superficiales durante la noche.

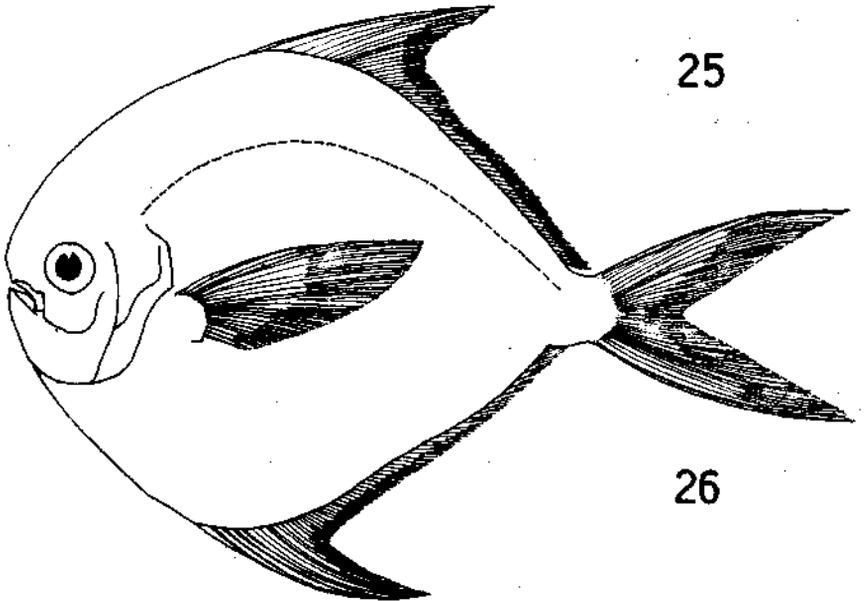
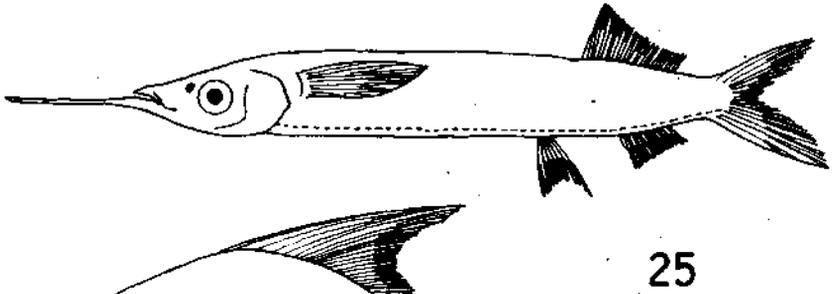
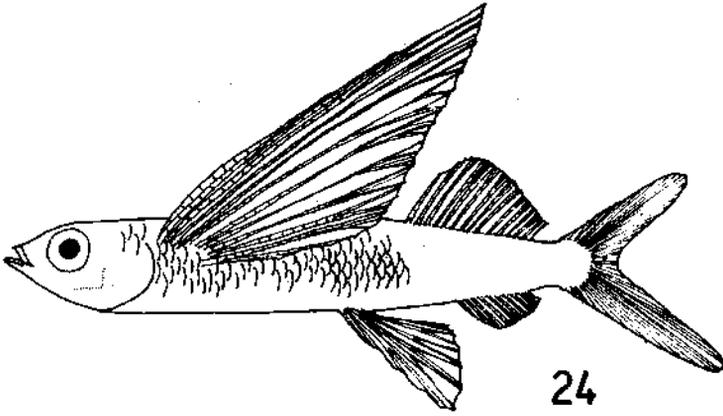
Voss (1966) da la siguiente lista de peces capturados con la red de media agua de Isaacs-Kidd, por encima de los 50 m en el Golfo de Guinea:

- Clupeidos
- Stomias* (mesopelágico)
- Tres especies de *Myctophum* (mesopelágico)
- Hemirrámfidos
- Exocétidos
- larvas y juveniles de Coryphaenidae
- larvas y juveniles de Mullidae
- Escómbridos
- Istiofóridos
- Larvas de Bothidae

Los peces epipelágicos más típicos son los Scombridae, Carangidae e Istiophoridae, que presentan un cuerpo fusiforme, robusto, de poca resistencia al avance, a menudo con quillas y pínulas en el pedúnculo caudal, dorso azul y el vientre plateado o blancuzco. Los grandes atunes, especialmente, realizan migraciones extensas. Muchas especies son



**Peces pelágicos (cont.):** Fig. 20.— tiburón peregrino, *Cetorhinus maximus* (6.100 mm); Fig. 21.— tiburón ballena, *Rhyncodon typus* (10.000 mm); Fig. 22.— barrilete, *Euthynnus pelamis* (600 mm); Fig. 23.— dorada, *Coryphaena hippurus* (800 mm).



**Peces pelágicos (cont.)** Fig. 24.— pez volador, *Cypselurus exiliens* (230 mm); Fig. 25.— aguja, *Hemiramphus balao* (320 mm). **Fauna asociada a organismos u objetos flotantes:** Fig. 26.— palometa ñata, *Petrilus paru* (172 mm).

de distribución cosmopolita o muy amplia, y es frecuente que se reúnan en grandes cardúmenes. Los carángidos se parecen superficialmente a los escómbridos; los peces vela de la familia Istiophoridae, muy característicos se encuentran en esta zona aunque suelen acercarse a la costa, y componen uno de los grupos más atractivos de peces deportivos.

En general, los grandes predadores pelágicos atacan a peces de menor tamaño como clupeidos, hemirrámfidos (Fig. 25) y exocétidos. Estos últimos pueden considerarse típicamente oceánicos, aunque en algunos géneros se encuentran formas neríticas. Presentan un enorme desarrollo de las aletas pectorales (en algunas formas también las pélvicas) y el lóbulo inferior de la caudal alargado. Obteniendo impulso con la cola pueden saltar fuera del agua alcanzando una velocidad del orden de los 70 km/h y planear durante más de 20 segundos.

Los grandes tiburones de los géneros *Isurus* y *Lamna* convergen con los grandes atunes en varios aspectos morfológicos y fisiológicos. Según Bass *et al.* (1975) el gran tiburón blanco *Carcharodon carcharias* es oceánico, pero puede encontrárselo normalmente en la plataforma continental, muy cerca de la costa. Según Siccardi *et al.* (1981) los ejemplares argentinos de esta especie fueron capturados por embarcaciones de pesca costera, uno de ellos con trasmallo a tres millas de la costa, frente a Puerto Quequén.

La comunidad de peces pelágico oceánicos tiene algunas características semejantes a la de los pelágicos costeros, pero todo el ciclo es más extenso, tanto espacial como temporalmente. Los procesos de alimentación y reproducción están ligados a condiciones especiales, que a veces se dan en zonas muy alejadas, y que exigen traslados extensos, en relación con masas de agua, con temperaturas o con concentraciones de alimento. Aunque se trata de peces de crecimiento rápido y fecundidad elevada, la densidad es menor y el ciclo más lento que en los Clupeidae y Engraulidae.

En latitudes bajas el límite inferior para estos organismos se ubica alrededor de la termoclina estacional. Se mueven, entonces, en una capa mezclada casi hasta la isoterminia.

Hemos dicho ya que los peces pelágicos presentan algunas características morfológicas típicas semejantes en grupos distintos. A continuación veremos con algún detalle los aspectos convergentes de color, forma del cuerpo y aletas en dos grupos particulares de peces pelágicos. El comentario siguiente está tomado de Marshall (1971): Los condricios de la familia Lamnidae comprenden los géneros *Isurus* (makos), *Lamna* (tiburón sardinero) y *Carcharodon* (tiburón blanco). Todos se parecen en la forma general y las aletas a los escómbridos del grupo de los atunes (antes familia Thunnidae), es decir a los géneros *Thunnus*, *Katsuwonus*, *Euthynnus*, *Auxis* y *Allothunnus*.

Las convergencias en el aspecto exterior son:

- a) el dorso es azul o pizarra y su intensidad decrece, hacia el blanco, en el vientre;

- b) el cuerpo se aproxima a una forma hidrodinámica ideal;
- c) el origen de la primera dorsal está cerca del nivel de las pectorales;
- d) hay una segunda dorsal, y en los túnidos aletillas o pínulas;
- e) la caudal tiene forma de hoz;
- f) el pedúnculo caudal presenta una o dos quillas laterales.

En su anatomía interna los dos grupos convergen en estos aspectos:

- a) las láminas branquiales son grandes y de amplia superficie;
- b) los miótomos presentan una acentuada disposición en conos;
- c) la musculatura roja está bien desarrollada;
- d) el *corpus* del cerebelo es grande y elaborado en relación al desarrollo de la musculatura;
- e) bajo la piel de los flancos hay un elaborado plexo de vasos sanguíneos.

La mayoría de estas características reflejan la historia natural de estos animales, capaces de natación continua y de altas velocidades (50 o más km/h); relacionado con esto está la forma del cuerpo, que se adelgaza en un pedúnculo poderoso y la caudal semilunar. Este tipo de caudal es común en los peces pelágicos, y se lo encuentra en los Luvaridae, Istiophoridae, Xiphidae, Stromateidae y algunos Carangidae. Los mecanismos de la natación en los peces se han estudiado con cierto detalle, y se definen diversos tipos, como natación anguilliforme y carangiforme. Los peces con cola en forma de hoz o medialuna tienen un tipo de natación carangiforme perfeccionado. Un tratamiento detallado pero relativamente accesible de este tema puede verse en Lightill (1970).

La ubicación de la primera dorsal, encima del centro de gravedad, y las quillas caudales, permiten a estos grandes animales girar rápidamente y capturar presas también rápidas como calamares y otros peces.

En los atunes la musculatura roja, y en menor extensión la blanca, son irrigadas con sangre de un sistema subcutáneo en contracorriente. Este sistema está formado por una arteria y una vena ubicadas arriba y abajo del septo horizontal; una *rete mirabilis* se forma alrededor del músculo rojo y en menor extensión del blanco. Debido a este sistema los atunes son de sangre caliente. La sangre oxigenada dirigida a los músculos alcanza la temperatura del mar al pasar por las branquias, y se encuentra próxima a la sangre de retorno calentada por el metabolismo muscular; la mayor parte de este calor es transferida a la irrigación aferente. Un atún de aleta azul, *Thunnus thynnus*, tiene una temperatura de 31,4°C en un mar a 19,3°C.

El mismo tipo de sistema fue hallado en los tiburones de la familia Lamnidae, donde un *Isurus* presenta una temperatura de 6°C por encima de la del mar (20°C).

El valor adaptativo de la regulación de la temperatura corporal ha sido explicado de la siguiente manera (Carey y Teal, 1966): "La digestión, velocidad de transmisión del impulso nervioso y las reacciones

metabólicas son en general aceleradas por la temperatura. Las tasas de reacción enzimática aumentan de 2 a 4 veces cada 10°C de incremento de la temperatura. La contracción y la relajación serán tres veces más rápidas pero la fuerza de la contracción será la misma. Así el pez obtendrá tres veces más fuerza con la misma masa muscular, aumentando la temperatura en 10°C. Se ha cronometrado a los atunes en carreras de 10 a 20 segundos en las que alcanzan 70 km/h. . .".

Un aspecto de interés es el del comportamiento fisiológico de estos peces cuando se mueven en aguas de diferente temperatura. El plexo vascular subcutáneo está más desarrollado en el género *Thunnus*, cuyas especies muestran migraciones muy amplias. Los autores citados han mostrado que el atún de aleta azul puede controlar la temperatura de su cuerpo de modo que las partes más calientes de su musculatura varíen sólo 5°C en relación a las temperaturas ambientales. Tal poder de termorregulación es el que permite a este atún moverse con facilidad de aguas noruegas hasta las Bermudas, en un rango de temperaturas del mar de 6 a 30°C.

Un artículo sumamente sugerente sobre el medio pelágico ha sido publicado por Fisher y Arthur (1977). Estos autores sostienen que la diversidad de las biotas pelágicas varía con un ritmo de alrededor de 32 millones de años. Los momentos que se denominan "politáxicos" coinciden con temperaturas oceánicas más altas y uniformes y otras características. Las comunidades pelágicas alcanzan su máxima complejidad, lo que se hace evidente por el número de *taxa* y el tamaño de los depredadores. Lo opuesto ocurre en los momentos llamados "oligotáxicos". Estas fluctuaciones son atribuidas a cambios en la tasa de circulación oceánica como resultado directo de variaciones climáticas. El pleistoceno y el reciente corresponden a un modo oligotáxico. En la diferenciación de los períodos comentados, los autores usan diversos protozoos y varios tipos de peces, a saber teleósteos arcaicos, escómbridos, clupeidos y tiburones galeoideos. El párrafo siguiente, que es parte de las consideraciones de Fisher y Arthur sobre estructura comunitaria, incluye referencias a peces que ocupan un lugar de "superdepredadores" en los momentos politáxicos: "El mayor depredador de aguas cercanas a la superficie en el océano del presente, el gran tiburón blanco *Carcharodon carcharias* y especies relacionadas, alcanza longitudes de alrededor de 6 m, mientras que algunos de los grandes depredadores marinos del pasado exceden los 10 m y se acercan a los 20 m"; citan ictiosaurios, plesiosaurios y una ballena del Eoceno, *Basilosaurus* y continúan: "El único depredador del presente que alcanza ese rango de tamaño es la ballena de esperma, *Physeter*, que se alimenta de calamares en las masas de media agua por medio de una especialización para la sumersión profunda. . .". También señalan que "Aunque las presiones evolutivas que llevan al desarrollo de superdepredadores (presentes en las épocas de alta diversidad) no están claras, esos organismos son, probablemente, una expresión de la complejidad de la comunidad".

El hecho de tratar un solo grupo de organismos, una taxocenosis, puede hacer ver al medio oceánico algo disminuido en su complejidad. Al tratar la zona nerítica esto es disimulado por la gran variedad de peces y la riqueza de adaptaciones. En la zona pelágica la diversidad específica es más baja, y las adaptaciones, aunque algunas muy sofisticadas, de carácter general.

Para compensar esta limitación de enfoque transcribiremos parte de un artículo de Isaacs —coinventor de la red pelágica de media agua— sobre la naturaleza de la vida oceánica, escrito en 1969. Dice Isaacs: "En esta región sin refugios, defensas poderosas o estáticas, como las células irritantes de los sifonóforos y medusas, o un mayor tamaño, agudeza, atención, velocidad y fuerza, son los requerimientos para la supervivencia a cada paso. La forma hidrodinámica alcanza aquí un alto grado de desarrollo, y en peces tropicales es aún conspicua en peces pequeños, desde que la menor viscosidad de las aguas cálidas posibilitará a una pequeña presa muy hidrodinámica el escape de un predador de hidrodinamia pobre, un efecto que en las aguas frías y viscosas, árticas o profundas, se da sólo en peces del doble de longitud.

La región pelágica alberga algunos de los seres mayores y mejor diseñados que han habitado la tierra: los atunes exquisitamente construidos, los peces delfin multicolores que capturan peces voladores; los delfines; los peces espada y odontocetos que se alimentan en aguas costeras o profundas, los mayores carnívoros, las ballenas y algunos tiburones planctófagos, cuya presa son cardúmenes enteros de krill o de pequeños peces. Lo mismo los grandes tiburones carnívoros que esperan presas dañadas. Focas y otros mamíferos marinos se alimentan exclusivamente en el reino pelágico. Aves marinas, algunas adaptadas a una vida pelágica casi continua, consumen cantidades sorprendentes de alimento oceánico. Los organismos de esta región han desarrollado facultades como un sonar avanzado, sentidos inexplicables de orientación y una extrema sensibilidad olfatoria".

### Fauna superficial del océano

En las aguas continentales es obvia la existencia de una serie considerable de organismos vinculados a la capa superficial. Algunos animales terrestres pueden caer sobre ella o ser atrapados por la tensión superficial, pero para muchos constituye su hábitat normal. En el océano, especialmente en las regiones subtropicales y tropicales existe una fauna especial que se ubica en la inmediata vecindad de la superficie.

Este grupo de organismos, comunidad si se quiere, vinculados a la película superficial en la interfase agua-aire, ha recibido como señala Ringuet (1962) el nombre de *neuston* (del griego *nadador*). Por lo menos en las aguas dulces, conviene distinguir entre un *epineuston* (= *supraneuston*) y un *hiponeuston* (= *infraneuston*), el primero con

organismos en su inmensa mayoría semiacuáticos, típicamente colémbolos, hemípteros ranátridos, coleópteros gyrínidos y algunas arañas; el segundo con organismos cuya relación con la interfase es temporal, como las larvas de algunos dípteros (Ringuelet, 1962).

En el mar, el epineuston está formado exclusivamente por cinco especies de hemípteros del género *Halobates* (*Trochopus* se encuentra en los manglares) que se desplazan sobre la superficie, y que en caso de hundirse recuperan su posición gracias al aire atrapado entre los pelos del cuerpo. Desovan sobre restos de *Veleva* y también sobre otros residuos flotantes como algas o plumas. Se cree que capturan pequeños organismos de la película superficial, y a su vez son comidos por pequeños peces.

Las especies ligadas a la capa superficial del océano pertenecen a grupos tan diferentes como celenterados, ctenóforos, quetognatos, copépodos, anfípodos, mysidáceos, stomatópodos, decápodos, moluscos y peces (Marshall, 1975). Muchos de estos animales producen un pigmento azul para obtener coloración protectora (Herring, 1967).

David (1965) aclara que es necesario distinguir entre fauna transeúnte, que entra o llega a la superficie en virtud de migraciones verticales y fauna permanente. A la primera pertenecen animales mayores, que ya hemos mencionado como típicamente epipelágicos, como los atunes o *Coryphaena* (Fig. 23), y que sólo se recogen en sus fases larvales o inmediatamente post-larvales.

La fauna de la capa superficial puede muestrearse con una red cuya boca se desliza en una posición muy fija en relación a la superficie del agua. Esto se logra con un aparejo semejante a un trineo. David (1965) muestra uno, y otro similar fue propuesto para usar en aguas continentales por Ringuelet y Bulla (1974). Aparentemente en el océano un aparato de este tipo sólo puede usarse en condiciones casi excepcionales de calma; esto ocurre en zonas tropicales donde el neuston marino es mejor conocido, pero el "Discovery" ha usado con éxito un trineo con vientos de fuerza elevada. La turbulencia causada por las hélices también puede perturbar a la red, la que suele emplearse con el buque detenido. Se han usado series de redes sujetas a flotadores, de modo que cada una de ellas muestreara una capa de 10 cm.

En el hiponeuston figuran casi todos los grupos planctónicos principales. Abundan toda clase de larvas y en algunas zonas dominan los huevos y larvas precoces de peces. La biomasa de hiponeuston no es grande en zonas tropicales, pero sí en aguas costeras templadas.

En aguas oceánicas, el rasgo más característico de los organismos hiponeustónicos permanentes es un intenso color azul. Los copépodos Pontellidae, crustáceos decápodos, medusas, peces y cefalópodos presentan color azul intenso; más suave se encuentra en salpas, calamares y larvas de ciertos crustáceos. Puede deberse a un pigmento (un carotenoide unido a una proteína cuya máxima absorción está en las 640  $\mu$ )

o ser de naturaleza estructural, como en muchos peces, algún calamar y al menos un copépodo (David, 1965).

Como ha ocurrido con la coloración de los peces, se ha discutido si la extensión de la coloración mencionada se debe simplemente al hecho que muchos animales se alimentan de crustáceos con pigmento azul, o si realmente tiene un valor adaptativo, al disimular al organismo contra el fondo azul de las aguas superficiales, que es la opinión predominante.

Zaitsev (1961, *vide* David, 1965) ha mencionado que si el pequeño mugilido *Mugil auratus* es pescado en aguas salpicadas con espuma de oleaje presenta el dorso plateado, pero puesto en un tanque recupera su color verde azulado habitual. El mismo autor señala que las larvas de anchoas y espadines (*Sprattus*) conservan su transparencia hasta los 30-35 mm de longitud, como ocurre con otras larvas, mientras que las de salmonete y peces del género *Motella* (Gadidae) son azul oscuro y plateadas.

David (1965) siguiendo la terminología de Savilov, llama *pleuston* (del griego *apto para navegar*) a los animales totalmente adaptados a la vida en superficie, parte en el agua y parte en el aire. Este término fue propuesto por Kirchner en 1896 para englobar únicamente a la vegetación flotante (Ringuélet, 1962). Los ejemplos clásicos de este grupo, en el que no se encuentran peces, son celenterados como *Physalia*, la "fragata de guerra portuguesa", que presenta un complicado flotador, y *Velella* con su característico flotador quitinoso y una "vela" que tiene una orientación distinta en uno y otro hemisferio de acuerdo a la dirección de los vientos predominantes. El flotador de *Velella* subsiste un tiempo después de muerto el animal, y sirve de soporte a los huevos del molusco *Fiona* y el insecto *Halobates*, quizá del gasterópodo *Ianthina* y a larvas de cirripedios.

El interés de la capa superficial radica en que las condiciones físicas y químicas con más cambiantes que en ninguna parte de la alta mar. Además los organismos reciben allí el espectro solar completo y no el espectro parcial cada vez más reducido por absorción del agua, como ocurre en las capas más profundas (David, 1965).

## Peces que se alimentan en la película superficial

Al estudiar los tipos adaptativos de peces, Marshall (1971) ha señalado que al evolucionar para explotar las agregaciones de vida recién descritas, "ciertas clases de teleósteos han adquirido independientemente cierto número de características similares. En las aguas dulces han surgido entre los characiformes (Characoidei), los cyprínidos, aterínidos y cyprinodóntidos. Los peces voladores y hemirrámfidos (Exocoetidae) y otros ateríniformes son los equivalentes marinos". Este

autor indica que si se considera la morfología de los peces de agua dulce mencionados, se evidencian las siguientes características:

- a) las quijadas son pequeñas y en general dirigidas hacia arriba;
- b) los premaxilares forman al hocico un borde redondeado;
- c) el hocico, relativamente ancho, es dorsalmente achatado;
- d) el origen de la dorsal es posterior al punto medio de la longitud standard;
- e) la línea lateral está reducida o modificada;
- f) el cuerpo corrientemente es fusiforme, y la distancia vertical entre el origen de las pélvicas y el eje longitudinal tiende a ser mayor y estar adelantada respecto a la distancia entre este eje y el origen de la dorsal.

Como un ejemplo de este tipo de morfología, pueden tomarse las "madrecitas de agua" del género *Jenynsia*.

Los ejemplos de peces marinos comedores en superficie se hallan obviamente entre los de la zona epipelágica, en particular los de tamaño moderadamente pequeño y de régimen micrófago.

Los peces del género *Schedophilus* comen (por lo menos en acuario) pequeños animales atrapados en la película de agua por tensión superficial, en forma parecida a la de las truchas cuando capturan imagos de efímeras; este pez se alimenta también de plancton muerto, a condición que esté flotando.

Marshall considera que en el mar los pejerreyes (Atherinidae) (Fig. 4), hemirramfidos (Fig. 25) y peces voladores (Exocoetidae) (Fig. 24) se alimentan de animales planctónicos cerca de la superficie. Casi todos estos peces muestran las características mencionadas más arriba, aunque la mayoría de los hemirramfidos tienen la quijada inferior prolongada a manera de pico.

Incluso, los aterínidos tienden a perder la línea lateral a lo largo del cuerpo, y en realidad, su ubicación indica que el animal debe ser alertado respecto a desplazamientos hidrodinámicos debajo de su cuerpo; el eje óptico en estos animales está dirigido ligeramente hacia abajo. Si se considera su vulnerabilidad ventral, no es tan notable la evolución del vuelo en los peces que se alimentan en superficie.

Ya que todos los grupos marinos mencionados y los cyprinodontoides se ubican modernamente en el mismo grupo (Atheriniformes), muchas de sus características se deben a paralelismo, es decir, a una herencia común. Pero entre estos peces y los muchos ejemplos de agua dulce de otros órdenes se trata claramente de convergencias adaptativas.

En el gran grupo de los percomorfos, que predominan en la fauna marina, no se han desarrollado comedores de superficie, con la sola excepción de algunas lisas que se alimentan tanto en la superficie como en el fondo; nótese que en las clasificaciones anteriores a la de Greenwood *et al.* (1966), los Mugilidae se ubican junto con los Atherinidae en un orden Mugiliformes, lo que señala la intensidad de las semejanzas morfológicas.

## Fauna asociada a organismos u objetos flotantes

Pueden tratarse en relación con el epipelagial, los organismos que se encuentran en hábitats formados por objetos flotantes. Estos pueden ser organismos vivos o restos, como partes de árboles, cocos, pumicita y diversos restos vegetales, algunos provenientes del arrastre de los ríos. Algunos cardúmenes tienen relación con este tipo de asociación.

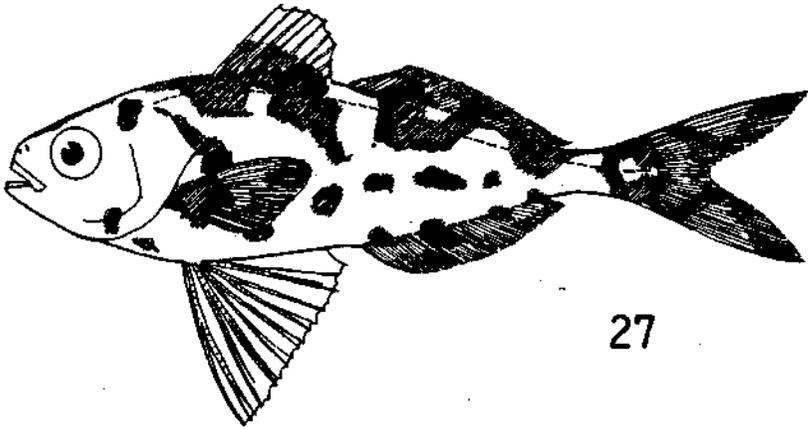
Dos clases de objetos flotantes vivos son arrastrados más o menos pasivamente por las corrientes, proveyendo a su vez un hábitat para organismos más pequeños. Por un lado las grandes especies de medusas y sifonóforos, y por otro las algas flotantes; especialmente varias especies de *Sargassum*.

Actualmente hay una abundante bibliografía sobre la relación o consorcio entre peces y medusas. Esta asociación (ver Capítulo 12) es normalmente una relación temporal en la que los celenterados son hospedadores pasivos y los peces activos oportunistas (Mansueti, 1963). En la mayoría de los casos la relación es aparentemente *comensalística*. Los peces reciben el beneficio del abrigo; sin embargo se ha observado que algunos peces, cuando crecen, comienzan a alimentarse del hospedador. Esto se ha visto, por ejemplo, en *Peprilus alepidotus* (Stromateidae) (Fig. 26) y otra especie del género. También se ha observado que algunas medusas atrapan y matan a sus huéspedes. Estudiando con marcadores radiactivos las sustancias que cubren la superficie de los peces anémona (Pomacentridae), se ha deducido (Schlichter, 1979) que los nematocistos son inhibidos por sustancias producidas por la propia anémona, que los peces van adquiriendo a través de un contacto progresivo. Peces que no han desarrollado relaciones con anémonas pueden ser adaptados a ellas bajo narcosis.

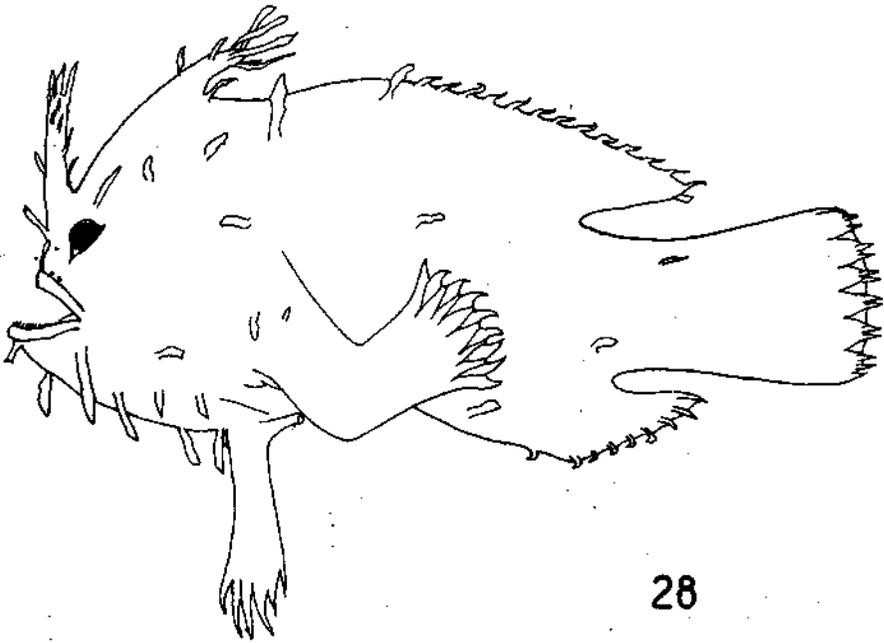
Algunas grandes medusas pueden proveer protección para pequeños peces; *Caranx* a menudo forma pequeños cardúmenes bajo una gran *Crambessa*, y otros peces pequeños, y peces de géneros no asociados con medusas cuando adultos, pueden ser vistos con *Cyanea* y *Chrysaora*.

Casi todos los peces asociados con medusas forman este consorcio en etapas larvales de su desarrollo; la única excepción parece ser un Nomeidae, vulgarmente "pastores" (que justamente reciben este nombre por su hábito de seguir a las *Physalia*), que parece haber desarrollado un comensalismo obligatorio.

Las siguientes familias tienen juveniles que se han capturado con medusas: Carangidae, Stromateidae, Centrolophidae, Nomeidae (Fig. 27) y Tetragonuridae. Salvo la primera, las demás familias pertenecen a un único suborden, el de los Stromateoidei, en los que una de las características más notables es la de presentar un saco faríngeo con formaciones estrelladas especialmente adaptado a un régimen medusófago (Haedrich, 1967); de hecho hay una especie llamada *Schedophilus medusophagus*.



27



28

**Fauna asociada a organismos u objetos flotantes (cont.):** Fig. 27.— pastor, *Nomeus gronovi* (500 mm); Fig. 28.— pez de los sargazos, *Histrio histrio* (116 mm).

Muchas de las especies de las familias mencionadas tienen una distribución geográfica muy amplia, y es probable que su dispersión sea ayudada por el hábito de residir con medusas. También en relación con

esto está el hecho que los juveniles presentan bandas de color, de carácter protectivo en el período en que viven a la sombra irregular de las medusas.

En contraste con otras clases de objetos flotantes, las algas del género *Sargassum* pueden tener una fauna asociada de tal magnitud que a menudo se ha considerado que forman un ecosistema o comunidad independiente. En el Atlántico occidental, los animales comúnmente asociados incluyen numerosos celenterados, platelmintos, anélidos, artrópodos (pignogónidos, cirripedios, anfípodos, decápodos, copépodos, isópodos), moluscos, bryozoos y peces (Briggs, 1974). Hedgpeth (1957) considera la fauna de los sargazos como un bentos desplazado y Pérès (1961) señala que, de hecho, los sargazos son algas bentónicas aisladas en el seno del dominio pelágico, y sostienen y abrigan una población típicamente bentónica.

Sin embargo, al menos dos especies del Atlántico, *Sargassum natans* y *S. fluitans* son consideradas pelágicas, ya que se han independizado del reclutamiento costero; Parr (1939) señaló que estas especies y sus variedades fenotípicas constituyen prácticamente el 99% de las algas del Mar de los Sargazos.

Tomando en cuenta datos de varios autores, Hedgpeth (1957) indica que las algas del género *Sargassum* son de gran importancia biológica en la medida que proveen un particular ambiente aguas afuera, con un sustrato capaz de albergar algunos animales litorales, sésiles o vagantes, que normalmente sólo podrían ser hallados en zonas costeras sobre algas o el fondo. Entre estas formas semipelágicas o epifíticas hay bryozoos incrustantes, poliquetos con tubo calcáreo del género *Spirobis*, varios hydroides de los géneros *Obelia*, *Clytia* y *Sertularia*; anémonas, varios moluscos de los que el más conspicuo es el nudibranquio *Scyllaea pelágica* y, entre otros, el cangrejo *Planes minutus* corrientemente asociado a objetos flotantes. Hay indicaciones de que en conjunto la fauna de los sargazos del Golfo de Méjico es diferente de la del Atlántico, y a menudo las especies son más pequeñas que las formas litorales relacionadas. La comunidad en su conjunto depende de las algas como sustrato, y obtiene su alimento principalmente del mar.

Briggs (1974) cita referencias que indican que en el Atlántico occidental se han encontrado asociados con *Sargassum* peces de 54 especies pertenecientes a 23 familias, número semejante al de la fauna de invertebrados, y una ictiofauna asociada igualmente rica se ha observado en el Indopacífico. Según el mismo autor, mientras la relación de los peces con *Sargassum* es, en la mayoría de los casos, temporaria o casual, hay dos especies que se encuentran únicamente en este hábitat, son el "caballito de mar de los sargazos" o "caballito de mar pelágico" *Syngnathus pelagicus* (Syngnathidae) y el "pez de los sargazos" *Histrio histrio* (Antennariidae) (Fig. 28).

La mayoría de los objetos flotantes no vivientes, como troncos y ramas, no permanecen en la zona epipelágica el tiempo suficiente como

para acumular una gran variedad de invertebrados, pero los peces son atraídos rápidamente. Varias especies de importancia económica muestran afinidad con estos objetos, y en algunas áreas los pescadores usan balsas ancladas para atraerlas.

Desde un punto de vista zoogeográfico puede observarse el mismo fenómeno que se mencionó para peces asociados a medusas. Formas que no parecen bien adaptadas al hábitat pelágico pueden migrar a través de barreras oceánicas acompañando restos flotantes. Esto ocurre con *Abudefduf saxatilis* (Pomacentridae) y *Canthidermis maculatus* y *Alutera scripta* (Balistidae), que presentan distribución circuntropical.

La asociación de peces con objetos flotantes ha recibido cierta atención, en especial porque ha sido explotada en diversas pesquerías. Peces de mucha importancia económica como el "atún de aleta amarilla" *Thunnus albacares* o *Katsuwonus pelamis* (Fig. 22) dan una mayor captura por unidad de esfuerzo cuando están asociados a objetos. Lo mismo ocurre con *Coryphaena hippurus* en Japón, y con varios clupeidos y engráulidos en Indonesia.

Aparte hay aspectos biológicos o ecológicos más generales que han sido tratados de manera muy atractiva por Hunter y Mitchell (1966). Estos autores estudiaron los peces asociados a objetos flotantes en el Pacífico frente a Costa Rica. Capturaron 32 especies de peces de 12 familias (Lobotidae, Carangidae, Coryphaenidae, Mullidae, Kyphosidae, Pomacentridae, Blennidae, Scombridae, Stromateidae, Mugilidae, Polynemidae y Balistidae). Casi todos los peces eran juveniles.

Nueve de las especies eran carángidos, incluyendó las mayores. Dos especies, de los géneros *Abudefduf* y *Seriola* eran de mayor tamaño cuando más alejado estaba el objeto de la costa. Algunas especies se hallaron en una serie completa de estadios juveniles, otras en uno solo de ellos.

El número de peces era mayor bajo los objetos de mayor tamaño. El número de individuos presentes cerca de un objeto a los 20 días no difería del que se encontraba a los cinco días.

Se halló que la coloración estaba relacionada con la conducta respecto a los objetos flotantes; las especies más oscuras se acercaban más que las plateadas.

La mayoría de los adultos aparecía bajo un objeto sólo temporariamente, pero *Canthidermis maculatus* mantuvo estrecho contacto como adulto y como juvenil. También se observaron tiburones adultos (*Carcharhinus limbatus* y *C. azureus*) y cardúmenes de *Caranx caballus*, *Selar crumenophthalmus*, *Coryphaena hippurus* y *Euthynnus lineatus* también adultos, pero por periodos cortos y nunca tan cerca como los juveniles.

## b) La zona mesopelágica

Corrientemente (Hedgpeth, 1957; Marshall, 1971; Briggs, 1974) se considera que la zona mesopelágica o crepuscular se extiende aproximadamente entre los 200 y los 1000 m. Estos límites pueden naturalmente variar en función de las condiciones hidrográficas en el área. En este sentido es interesante el análisis de las masas de agua en el Golfo de Guinea que hace Voss (1966): "El término 'media agua' es también usado en varios sentidos por diferentes autores. En general, los intentos de definir zonas verticales en los océanos se han basado en la profundidad, pero Brunn (1957) ha puesto de relieve que los límites de varias zonas sólo son significativos cuando se basan en características físico-químicas. En el Atlántico tropical oriental, la barrera principal entre la fauna de superficie y la de profundidad, es la termoclina superficial, que se encuentra a una profundidad de 30 a 50 m. Por lo tanto, la fauna de media agua como se la discute aquí, será la fauna que habita el área desde la termoclina. . . hasta el fondo. . . De datos tomados de los estudios Equalant. . . se sabe que se encuentran cuatro regímenes de temperatura en estas aguas: 27°-20°C (superficie a 50 m); 20°-10°C (50 a 300 m); 10°-4°C (300 a 1000 m); y menos de 4°C (1000 m al fondo)... basándose en las temperaturas, en el Golfo de Guinea oriental la zona epipelágica se extiende desde la superficie a unos 50 m. La mesopelágica de 50 a 300 m, seguida por la batipelágica desde los 300 a 1000 m o más".

En la zona mesopelágica, los organismos dependen de una "lluvia" de plancton y de restos orgánicos, y de la depredación. Pero hay algunos datos que indican que el plancton es más abundante de lo que se suponía clásicamente.

En esta zona hay poca variación estacional de la temperatura, pero ésta varía rápidamente con la profundidad, de modo que el estrato mesopelágico coincide con la termoclina, siendo el rango de unos 18°C en el límite superior a 6°C en el inferior.

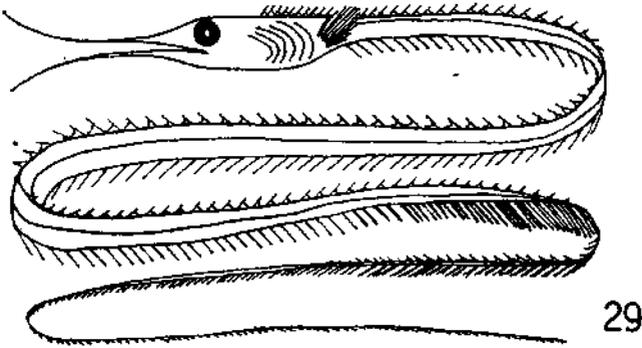
Hay poca luz, en el rango del azul y el violeta. Puede considerarse a los organismos que la habitan como *sciáfilos* o *scotófilos*, es decir, adaptados a la oscuridad.

La variación que los límites del mesopelagial pueden sufrir debido a las características de las masas de agua, y la movilidad de los peces mesopelágicos, complican el estudio de este grupo. Paralelamente, la pesca a ciertas profundidades en aguas libres no es tan eficaz como la de arrastre, y a menudo es difícil obtener capturas comparables.

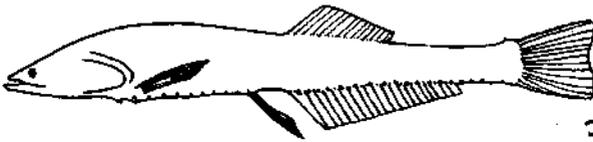
Backus *et al.* (1970), han señalado que las dificultades que se encuentran en el estudio de los organismos mesopelágicos radican en que: "el ordenamiento de los peces en la columna de agua está cambiando continuamente de un momento a otro y de lugar a lugar". Pearcy (1964), indicó, al tratar los peces mesopelágicos del Pacífico, que "este micronecton es capaz de cruzar gradientes de densidad como la termo-

clina y la haloclina, que normalmente inhiben la mezcla por procesos físicos. Migrando verticalmente a las aguas superficiales, el micronecton provee forraje para peces comerciales como atunes y salmones".

La siguiente lista comprende familias compuestas principalmente por peces mesopelágicos (Figs. 29 a 36). El mayor número de excepciones se encuentra en las señaladas con un asterisco.



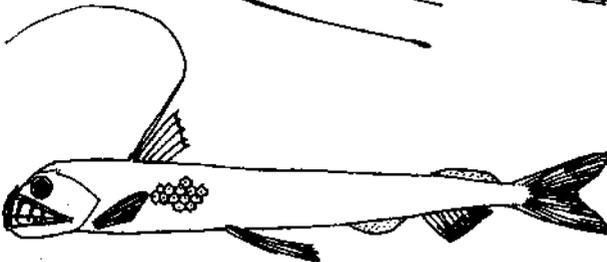
29



30

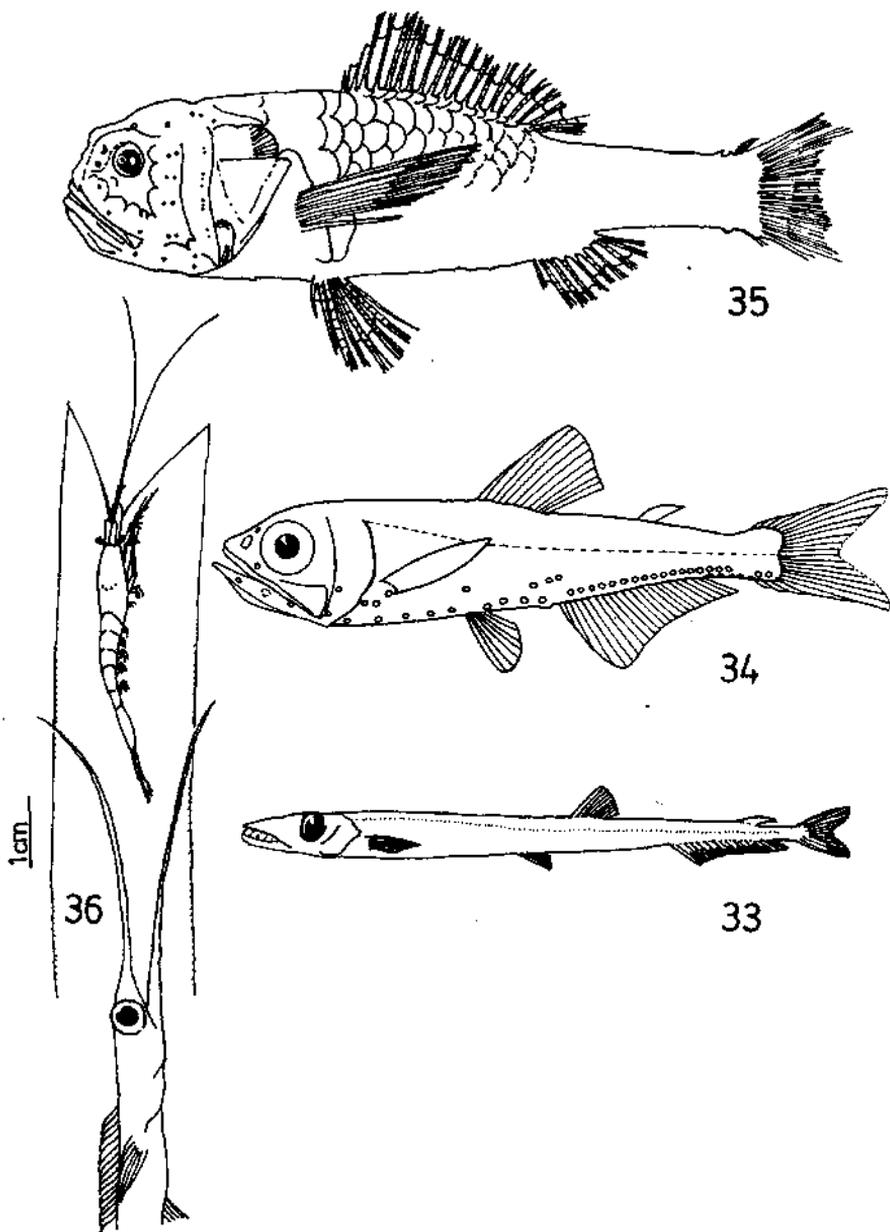


31



32

**Peces mesopelágicos:** Fig. 29.—*Nemichthys scolopaceus* (800 mm); Fig. 30.—*Cichlotone acclinidens* (60 mm); Fig. 31.—*Aristotamias scintillans* (150 mm); Fig. 32.—*Chauliodus macouni* (250 mm).



**Peces mesopelágicos** (cont.): Fig. 33.— barracudina, *Lestidium ringens* (210 mm); Fig. 34.— pez linterna, *Myctophum* sp. (40 mm); Fig. 35.— *Melamphaes microps* (150 mm); Fig. 36.— *Nemichthys scolopaceus* predando sobre *Sergestes articus*.

*SQUALIDAE (gén. <i>Isistius</i> )	ALEPISAUROIDAE
NESSORHAMPHIDAE	ANOPTERIIDAE
NEMICHTHYIDAE (Figs. 29 y 36)	MYCTOPHIDAE (Fig. 34)
BATHYLAGIDAE	EVERMANNELLIDAE
OPISTHOPROCTIDAE	SCOPELARCHIDAE
GONOSTOMATIDAE (Fig. 30)	SCOPELOSAURIDAE
STERNOPTYCHIDAE	MIRAPINNIDAE
ASTRONESTHIDAE	EUTAENIOPHORIDAE
MELANOSTOMIATIDAE	GIGANTURIDAE
MALACOSTEIDAE (Fig. 31)	MACROURIDAE
CHAULIODONTIDAE (Fig. 32)	MELAMPHAIIDAE (Fig. 35)
STOMIATIDAE	DIRETMIDAE
IDIACANTHIDAE	STYLEPHORIDAE
ALEPOCEPHALIDAE	CHIASMODONTIDAE
SEARSIIDAE	*GEMPYLIDAE
PARALEPIDIDAE (Fig. 33)	*TRICHIURIDAE
<b>OMOSUDIDAE</b>	

Marshall, en sus ensayos sobre la vida de los peces (1971), describe numerosas características adaptativas de los peces mesopelágicos, los cuales muestran convergencias en la coloración, órganos de los sentidos, órganos luminosos y otros aspectos de sus formas de vida.

Una de las características más comunes es la presencia de órganos luminosos denominados fotóforos. Se encuentran típicamente en los mictófidios (Fig. 34), donde la complejidad de su disposición ha requerido una nomenclatura especial que facilita su utilización en sistemática. También los hay en algunos seársidos, alepocefálicos, argentinoideos y paralepídidos. Hay diversos tipos de fotóforos, y los más complejos incluyen una cubierta opaca interna y una formación superficial lenticular. Algunos presentan estructuras adyacentes que los obliteran. Las funciones más importantes de estos órganos parecen corresponder a la comunicación intraespecífica; a menudo se observa un marcado dimorfismo sexual.

Marshall (1971) comenta que los ojos de los peces mesopelágicos, como en especies de *Argyropelecus*, en *Chauliodus sloani* (Fig. 32), *Gonostoma elongatum* y otros, tienen una elevada densidad de pigmento fotosensitivo en comparación con el ojo humano; la sensibilidad medida en cuantos absorbidos por  $\text{cm}^2$  de retina es de 15 a 30 veces mayor. La retina está exclusivamente compuesta por bastones, que se consideran relacionados con la visión nocturna. Sobre estos y otros datos, se ha confirmado que los peces de aguas profundas pueden distinguir la luz del día a 1000 m en aguas claras. Además de estas características pueden presentar una zona anterior sin lente, como ocurre en *Scopelosaurus* y otros géneros, u ojos tubulares, como en *Winteria telescopa*. Estas características parecen incrementar la sensibilidad y aumentar el campo de visión binocular.

Algunas características del sistema digestivo son de tipo general, como la pequeñez de la porción pilórica del estómago en los zooplanc-tófagos representados por seársidos, mictófidis y melanfaidos (Fig. 35). Los stomiátidos, alepisáuridos y trichiuridos, por ejemplo, que predan sobre presas de cierto tamaño, tienen una dentición más poderosa y branquitectnias cortas.

Los peces mesopelágicos poseen un olfato normal. El sistema de la línea lateral presenta neuromastos grandes y a menudo canales amplios, aunque no tanto como los peces batipelágicos, lo que se considera en relación con que se alimentan en aguas turbulentas, superficiales, durante la noche.

El medio terrestre ofrece naturalmente muchísimas oportunidades de ocultamiento. En el medio marino, refugios similares se encuentran en el fondo, formados por las rocas, el coral u organismos sésiles como esponjas o ascidias. En menor medida, como se vio al tratar los organismos asociados a objetos flotantes, las aguas libres proveen una cobertura restringida a través de las medusas y sifonóforos. Pero en realidad, por debajo de la zona epipelágica, el único factor de ocultamiento es la penumbra o la oscuridad. Concomitantemente puede verse que, a diferencia de las especies litorales, los peces de aguas profundas carecen de escudos y espinas, o éstas son débiles. Las formas mesopelágicas recurren entonces, para pasar desapercibidas, a su coloración y a los órganos luminosos, ya que éstos pueden igualar con la del fondo, la luz reflejada por el animal, anulando su silueta.

En general los peces que habitan el mesopelagial inferior son uniformemente oscuros, como los seársidos, astronéstidos, melanostomiátidos, malacosteidos y melanfaidos, y lo mismo ocurre con casi todos los peces batipelágicos.

Los que viven en el mesopelagial superior presentan el dorso oscuro y flancos plateados, como ocurre con algunos gonostomátidos, sternop-tíquidos y mictófidis. Todas estas disposiciones tienden a disimular al animal en su medio.

Con muy pocas excepciones, la etapa larval de los peces mesopelágicos transcurre en la capa superficial, productiva del océano. Las larvas en general son transparentes, y sus partes pigmentadas pueden estar cubiertas por una capa plateada. Los huevos son puestos en profundidad y se desarrollan a medida que suben a la superficie. Durante y después de la metamorfosis, los juveniles bajan al espacio de vida de los adultos. Este ciclo permite una amplia distribución de las larvas, de modo que el animal puede poblar zonas donde no podría reproducirse.

De Witt (1972), al tratar las características de los peces de profundidad, dice que "Los animales del mar profundo se distribuyen verticalmente de acuerdo a gradientes de luz, temperatura, oxígeno y alimento. Muchas especies mesopelágicas ascienden a las aguas de superficie ricas en alimento, por la noche; otras llevan a cabo migraciones

pequeñas o ninguna, y unas pocas ascienden durante el día. Los animales batipelágicos, que habitan las aguas perpetuamente oscuras debajo de la zona mesopelágica rara vez, si alguna, se aproximan a la superficie".

Este fenómeno de las migraciones verticales se da tanto en peces como en otros grupos nectónicos y en el zooplancton. Resulta en una concentración tanto de planctófagos como de predadores, que aprovechan el enriquecimiento nocturno de las capas superiores. Parece evidente un predominio del factor trófico y no hay evidencias de migraciones de reproducción.

Como se indicó, estas migraciones verticales se observan en los peces mesopelágicos; se las ha comprobado en mictófidios, sternoptíquidos, astronéstidos, melanostomiátidos, algunos stomiátidos y cauliodóntidos, y también en algunos triquiurioideos, como *Gempylus* y *Nealotus*. Los miembros de las primeras tres familias son planctófagos, los otros predadores.

Es difícil decidir si estos movimientos han sido adquiridos independientemente y si son endógenos. Los ritmos circadianos están muy repartidos en plantas y animales y aun protistas. Si son endógenos, de todas maneras son influenciados fácilmente por cambios anómalos del régimen de luz; por ejemplo, la capa dispersora profunda, en la que se encuentran peces mesopelágicos, sube durante los eclipses.

Aunque se asume generalmente que las migraciones verticales son dictadas por el nivel de iluminación o por la intensidad de luz óptima y la temperatura mínima que una especie puede tolerar (Paxton, 1967), Robinson (1972) señala que el límite de profundidad en el que una especie se encuentra durante el día, estaría relacionado más con una respuesta a concentraciones particulares de  $O_2$  o temperaturas diferenciales que con una preferencia por una intensidad óptima de luz.

Robinson (1976) menciona que la mayoría de las formas que habita el mar profundo probablemente evolucionaron a partir de formas costeras; sus predecesores dejaron las aguas superiores cálidas e iluminadas debido a la competencia creciente con las formas de aguas someras y a la tendencia que lleva a ocupar los nichos vacantes en la naturaleza.

Este autor sostiene que los peces mesopelágicos constituyen un gran potencial como fuente de alimento, no sólo por la cantidad en que se hallan, sino porque están situados en la parte baja de la cadena trófica. Se sostiene que las especies del género *Ciclothone* (Fig. 30) son los más numerosos vertebrados de la tierra. Los peces pelágicos como atunes y peces de profundidad como *Stomias*, *Idiacanthus*, *Chauliodus* (Fig. 32) y muchos melanostomiátidos predan sobre los peces mesopelágicos.

El esquema esbozado de la historia natural de los peces mesopelágicos no debe verse como una generalización excesiva. En el caso de dos especies del género *Ciclothone* (Gonostomatidae), De Witt (1972) muestra que *C. acclinidens* es típicamente batipelágico, por su colora-

ción negra, presencia de vejiga natatoria sin ducto neumático, mecanismo bucal adaptado a cierta variedad de presas y branquias desarrolladas en relación con una zona pobre en oxígeno (ver zona batipelágica). *C. signata*, en cambio, tiene una vejiga natatoria con ducto neumático, es planctófaga, y aunque presenta una coloración disruptiva y no la típica "contrasombreada", su distribución vertical con máximos hacia los 400 m indica que es mesopelágica.

Talbot (1973) observó algunos aspectos de la distribución batimétrica y la ecología de *C. acclinidens*. Para estandarizar los datos consideró el número capturado por hora de red abierta. Halló que la abundancia está correlacionada significativamente con la profundidad hasta los 1000 m. La máxima abundancia estaba entre los 800 y 1000 m; y no halló diferencias entre las muestras diurnas y nocturnas.

Las muestras por encima de los 500 m eran principalmente de juveniles de longitud standard menor de 25 mm, y se supone que con el aumento de madurez el animal desciende a mayores profundidades.

En este artículo se usa el concepto de exclusión competitiva o microalopatría, observándose que un porcentaje significativo de *C. signata* presenta estómagos vacíos en zonas donde *C. acclinidens* tiene una alta densidad poblacional. Estas dos especies se superponen entre los 300 y 600 m.

Tanto Backus *et al.* (1970) como Robinson (1972), han señalado, en relación a la distribución de los peces mesopelágicos, que aunque presentan rangos geográficos superpuestos, combinaciones concretas de especies parecen ser características de ciertas áreas, no sólo en cuanto a la proporción de especies, sino en cuanto a diferencias en la distribución vertical.

Aparentemente la composición faunística de las "comunidades" de peces del mesopelagial corresponde a una diversidad baja, con una o pocas especies mucho más abundantes que las demás. Así en el Pacífico frente a Oregón (Percy, 1964), sobre 50 especies identificadas, tres de mictófidis, *Lampanyctus leucopsarus*, *Diaphus theta* y *Tarletonbeania crenularis* son responsables del 76% de las capturas. Sobre 39 especies del Golfo de California (Robinson, 1972), un mictófido, *Triphoturus mexicanus*, fue la forma dominante con un 68%.

Ebeling *et al.* (1970) analizando la distribución espacial de los peces frente a California del Sur, hallaron ciertas características generales, coincidentes en gran parte con las de otros trabajos. Así señalan que "las especies mesopelágicas que migran hacia la superficie durante la noche, se agregan más que las especies batipelágicas que presentan, si las tienen, migraciones restringidas. Las migradoras mesopelágicas están más agrupadas a profundidades intermedias durante el día, y pueden juntarse visualmente en la débil luz que penetra en la zona mesopelágica".

Aunque muchos aspectos de la historia natural de un pez pueden inferirse de sus características anatómicas, es de interés tratar algunos

datos obtenidos directamente. Childress y Meck (1973) describen la conducta alimentaria de *Anoplogaster cornuta*, un beryciforme de California. Observan que el pez reacciona positivamente cuando se pone en contacto con su región bucal alguna parte del cuerpo de un camarón, lo que no ocurre si se le toca con pinzas. El extracto de pescado o de camarón no afecta al animal. Infieren que la quimiorrecepción de contacto juega un papel importante en la respuesta de alimentación, una vez que el pez se ha acercado a la presa utilizando otro sistema, probablemente visual. Además han observado que esta especie nada preferentemente por movimientos de las pectorales, utilizando la caudal sólo cuando es perturbada.

Una forma de alimentación particular ha sido descrita por Mead y Earle (1970), en la anguila mesopelágica *Nemichthys scolopaceus* (Figs. 29 y 36). Este pez presenta quijadas divergentes verticalmente, en las que, según proponen estos autores, se enredan las antenas de crustáceos pelágicos, por ejemplo *Sergestes articus*. *N. scolopaceus* ha sido observada desde un sumergible a profundidades mayores de 300 m, orientada verticalmente en el agua, inmóvil u ondulando ligeramente.

Mead y Earle señalan que un mecanismo de alimentación como el citado está de acuerdo con los conceptos actuales de la ecología mesopelágica, y concluyen que "El alimento en el océano profundo es escaso y la energía preciosa. El planeo y el cebo tienden a reemplazar a las actividades de búsqueda que prevalecen cerca de la superficie. La ingestión por unidad de energía debe ser alta si el predador va a sobrevivir. Qué mejor ejemplo de adaptación a estas condiciones puede haber que el de estas anguilas suspendidas sin esfuerzo, con la flotación facilitada por la forma acintada del cuerpo, y con las quijadas cubiertas por numerosos dientes diseñados para enredar los apéndices de los crustáceos. . .".

Childress y Nygaard (1973) han estudiado la composición química de peces mesopelágicos en función de la profundidad, analizando el contenido de agua, cenizas, hidratos de carbono, lípidos, proteínas, C, H y N. Hallaron las variaciones de estos compuestos en función de la profundidad mínima de aparición y de los hábitos. El contenido de agua se incrementa con el aumento de profundidad mientras que todos los otros compuestos decrecen en concentración. Algunos de los mictófidios que migran verticalmente tienen altos valores calóricos y pueden entonces ser importantes en la estructura trófica y como transporte de energía en profundidad. La tasa respiratoria fue estimada en base al contenido de proteínas, y mostró un dramático descenso con el incremento de profundidad.

### c) La zona batipelágica

Numerosos datos señalan que no se encuentran las mismas familias de peces entre los 200 y 1000 m que entre 1000 y 6000 m. Esto está relacionado con diferencias biológicas muy marcadas, de las que pueden señalarse como muy obvias la falta, en las formas de mayor profundidad, de una vejiga natatoria desarrollada y de migraciones verticales.

La zona entre 1000 y 6000 m de profundidad se denomina batipelágica. Se extiende sobre el talud inferior y la planicie abisal, comprendiendo prácticamente el 75% del volumen total del océano. Sus características físicas principales son notablemente constantes, la temperatura varía entre 1,5 y 5°C y la salinidad del 34 al 35‰ (Briggs, 1974).

Marshall (1971) señala que considerado globalmente, "el océano profundo impresiona al biólogo por ciertos gradientes verticales y contrastes en la intensidad de luz, temperatura, presión, tasa de circulación de nutrientes y contenido de oxígeno. Cuando se lo considera como una serie de ambientes en profundidad, marcados por ciertas características físicas y comunidades animales, la impresión general es de una monotonía creciente en las condiciones de vida a medida que se descende. . . Por debajo de los 1000 m, los cambios físicos y biológicos son mucho menos pronunciados".

El número de peces es menor que en las zonas precedentes, es decir, que tanto la fauna epipelágica como la mesopelágica son más diversas que la batipelágica.

Pietsch y Nafpaktitis (1971) señalan que "En el vasto reino batipelágico donde la alimentación es presumiblemente escasa y la densidad de las poblaciones baja, se encuentran algunas de las adaptaciones más remarcables que permiten sobrevivir y reproducirse a los habitantes de uno de los más severos ambientes del mundo, aunque probablemente uno de los más estables".

De las características generales que Briggs (1974) señala para la fauna batipelágica, son especialmente relevantes para los peces los siguientes: a) el hecho que la mayoría de las adaptaciones morfológicas, como la reducción del tejido muscular y del tamaño de los ojos y otros órganos, parecen estar relacionadas con un modo de vida sedentario; y b) el hecho que aunque en la mayoría de las especies predomina una amplia distribución geográfica relacionada con la estabilidad del medio batipelágico, el número de especies es mayor por debajo de las zonas tropicales y templadas, lo cual probablemente esté relacionado con que este hábitat superficial es el adecuado para las larvas de los peces batipelágicos. De hecho éstos producen pequeños huevos flotantes que eclosionan en la superficie, y después de la metamorfosis el animal descien- de a aguas profundas.

Se sabe (Marshall, 1963) que de más de 1200 especies de peces pelágicos, son típicamente batipelágicas de 130 a 150, y de éstas, una gran

mayoría, probablemente unas 4/5 partes, corresponden al suborden Ceratioidei (Fig. 37). Los peces batipelágicos corresponden a las siguientes familias:

SERRIVOMERIDAE (fig. 38)	MELANOCETIDAE (Fig. 37)
NEMICHTHYIDAE	DICERATIIDAE
CYEMIDAE (Fig. 39)	HIMANTOLOPHIDAE
SACCOPHARYNGIDAE	ONEIRODIDAE
EUPHARYNGIDAE (Fig. 40)	GIGANTACTINIDAE
MONOGNATHIDAE	NEOCERATIIDAE
GONOSTOMATIDAE	CENTROPHRYNIDAE
ALEPOCEPHALIDAE (inc. SEARSIIDAE)	CERATIIDAE
MYCTOPHIDAE	CAULOPRHYNIDAE
CETOMIMIDAE (Fig. 42)	LINOPHRYNIDAE
BARBOURISIIDAE	BROTULIDAE
RONDELETHIIDAE	MACROURIDAE
	CHIASMODONTIDAE

Aunque la mayoría de los macrúridos son bentopelágicos, la familia se incluye en la lista precedente porque algunos géneros como *Odontomacrus*, *Cynomacrus*, *Echinomacrus* y *Squalogadus* son típicamente batipelágicos; lo mismo ocurre con los géneros *Aphyonus*, *Sciadonus* y *Barathronus* de la subfamilia Aphyoninae de los Brotulidae.

Los peces batipelágicos habitan una zona con poca energía disponible, de enorme amplitud y toda su biología está relacionada con estas condiciones. Por una parte, el número de familias con especies batipelágicas es bastante bajo en relación al de otros ambientes generales, y estas especies presentan una reducción general de la mayoría de los sistemas.

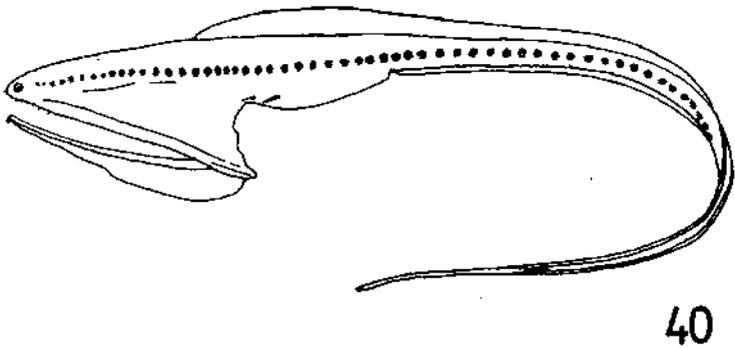
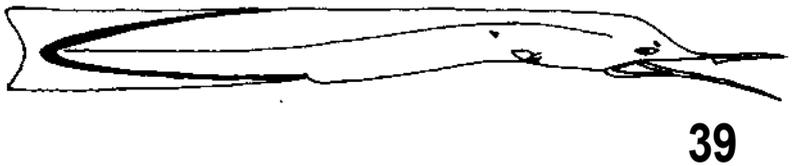
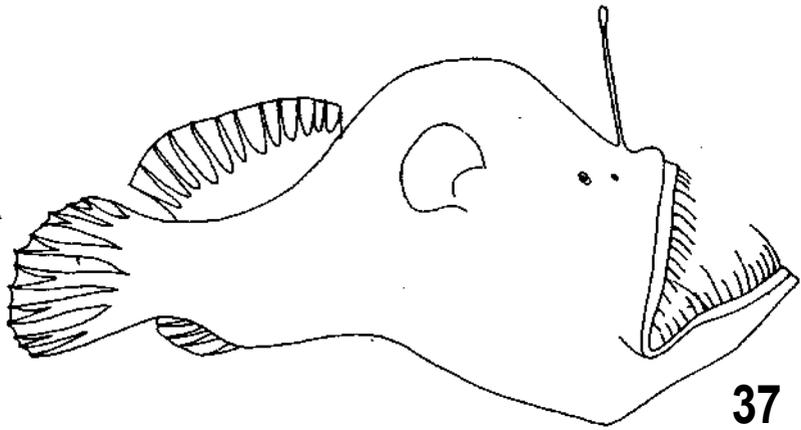
Así, la musculatura es extremadamente débil y el conjuntivo abundante. Estas características proporcionan una flotabilidad neutra que compensa la ausencia de vejiga natatoria.

Los ojos, en general, están reducidos y la coloración es oscura, aunque los brotulidos, secundariamente batipelágicos, son claros, y los cetomímidos rojos.

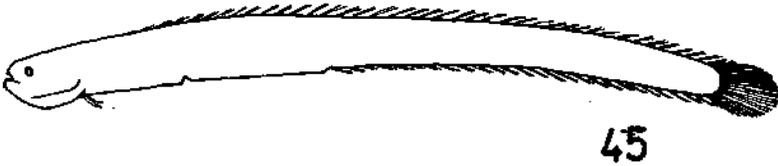
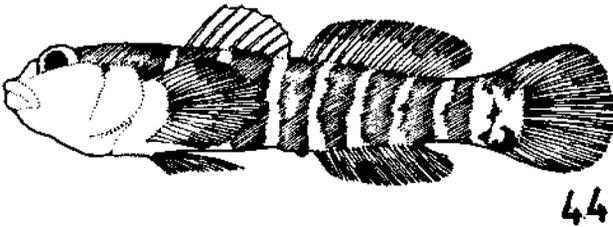
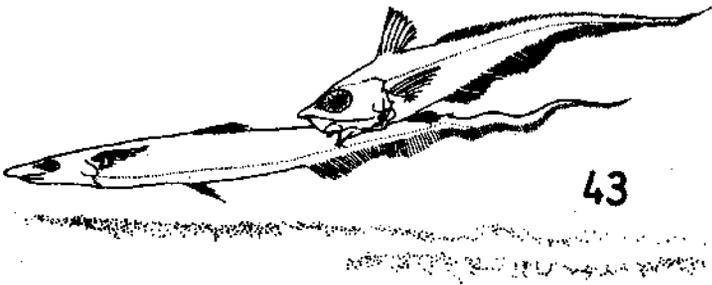
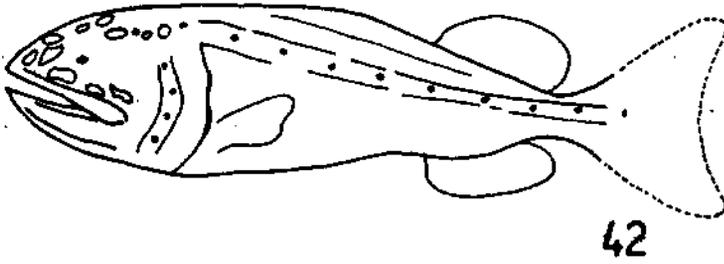
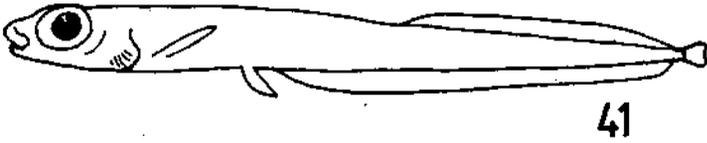
La boca es grande y el estómago dilatado, de modo que pueden tragar presas de tamaño considerable. Childress (*vide* Robinson, 1976) ha calculado que un único mictóforo grande puede proveer a un ceratioideo de mediano tamaño de energía para varias semanas.

Salvo en los Gonostomatidae (*Cyclothone*) (y en los escasos mictóforos y alepocefálicos —Fig. 41— batipelágicos), no hay fotóforos en el cuerpo; pero los ceratioideos presentan un *illicium* con un órgano luminoso terminal o *esca*, a veces muy complejo, cuya morfología tiene valor en sistemática y que se supone funciona como un cebo.

En los Cetomimidae (Fig. 42) (peces ballena) y familias relacionadas, que carecen de órganos luminosos y presentan ojos reducidos, el sistema acústico lateral está muy desarrollado. En algunas formas las



**Peces batipelágicos:** Fig. 37.—*Melanocetus johnsoni* (98 mm); Fig. 38.—*Serrivomer beani* (560 mm); Fig. 39.—*Cyema atrum* (120 mm); Fig. 40.—*Eurypharynx pelecanoioides* (530 mm).



**Peces batipelágicos** (cont.): Fig. 41.— *Leptoderma macrops* (164 mm); Fig. 42.— *Cetomimus stareri* (120 mm). **Peces bentopelágicos**; Fig. 43.— un halosaurido (izq.) y un macroúrido (400 mm) y su posición respecto al fondo. **Estuarios y manglares**: Fig. 44.— *Gobiosoma parri* (30 mm); Fig. 45.— *Cerdales paludicola* (65 mm).

aberturas que comunican el canal sensorial lateral con el exterior son enormes, y en otras los neuromastos están directamente expuestos en el ápice de papilas o pedicelos.

El grupo dominante de peces batipelágicos, el de los ceratioideos, presenta un dimorfismo sexual muy marcado. Los machos son de tamaño mucho menor que las hembras, a las cuales se fijan para reproducirse, entrando la mayoría de sus órganos en regresión, lo que los transforma en poco más que un saco testicular. Durante su etapa de vida libre, sin embargo, todas las características de los machos se oponen a las descritas más arriba, ya que presentan ojos bien desarrollados, con adaptaciones semejantes a las descritas en los peces mesopelágicos, el sistema olfatorio es normal y se supone que alguna feromona puede estar implicada en el hallazgo de la hembra, y la musculatura le permite una activa movilidad.

El cuadro siguiente, tomado de Marshall (1971), detalla las diferencias morfológicas fundamentales entre los peces mesopelagicos y batipelágicos.

CARÁCTER	MESPELAGICOS	BATPELAGICOS
Color	Flancos plateados	Negros
Fotóforos	Numerosos y bien desarrollados en la mayoría	Pequeños o regresivos en gonostomátidos, cebo luminoso en los ceratioideos
Quijadas	Relativamente cortas	Relativamente largas
Ojos	De grandes a muy grandes, algunos muy especializados	Pequeños o regresivos, excepto en los machos libres de los ceratioideos
Organos olfatorios	Moderadamente desarrollados en ambos sexos	Regresivos en general pero normales en machos de ceratioideos
Sistema nervioso central	Bien desarrollado	Pobrementemente desarrollado, excepto machos de ceratioideos
Miótomos	Bien desarrollados	Pobrementemente desarrollados
Esqueleto	Bien osificado, con escamas	Pobrementemente osificado, sin escamas
Vejiga gaseosa	Grande, bien desarrollada	Ausente o pequeña
Branquias	Superficie amplia	Superficie pequeña
Riñones	Grandes con grandes túbulos	Pequeños con pocos túbulos
Corazón	Grande	Pequeño

Como ha señalado Robinson (1976): "La fisiología de los peces batipelágicos está modificada para enfrentar un austero hábitat. La mayo-

ría respira lentamente, tiene huesos poco calcificados y cuerpos con pocas proteínas y alto tenor de agua. Esto les permite vivir por largos períodos sin alimentarse".

Kreffft (1978) ha mencionado que la distribución de los peces batipelágicos "parece a menudo gobernada por parámetros diferentes de los responsables de la distribución de los peces mesopelágicos" y agrega que el océano profundo recién empieza a conocerse. En el mismo trabajo, Krefft señala que la mayoría de los peces batipelágicos "tanto especies predadoras como planctófagas, están repartidas ampliamente debido a la gran uniformidad de las condiciones ambientales en las profundidades por debajo de las masas de agua ecuatorial y central".

Concomitantemente, Briggs (1974) ha indicado que desde el punto de vista zoogeográfico toda la masa de agua entre 1000 y 6000 m se considera como una única región batipelágica, pero excluye la cuenca Artica, que presenta una fauna considerable de copépodos endémicos.

## 6. Las fosas marinas

Las fosas marinas (Polansky, 1974) son depresiones alargadas y estrechas cuyos fondos superan los 6000 m por debajo del espejo del océano mundial. Las profundidades máximas siempre se adosan a los sectores montañosos jóvenes de los continentes y a los arcos de las islas, y no se hallan en las partes centrales del océano.

El área total ocupada por las fosas marinas de más de 6000 m de profundidad alcanza solamente al 1,2% de los océanos; componen por lo tanto un ambiente muy reducido en relación al área con profundidades entre 3000 y 6000 m, que ocupa el 76% del océano y más de la mitad de la superficie terrestre.

Desde el punto de vista biológico tienen todo el atractivo de los ambientes con características extremas, y su estudio ha requerido el empleo de buques de cierto tonelaje y técnicas de pesca fundadas en cuidadosos análisis ecoicos.

Las fosas principales que se conocen son:

	Profundidad en metros
<i>Océano Atlántico</i>	
Fosa de las Sandwich del Sur	8400
Fosa de Puerto Rico	9200
<i>Océano Pacífico</i>	
Fosa de Chile-Perú	8050
Fosa de las Aleutianas	8100
Fosa de las Kuriles-Kamchatka	10500
Fosa del Japón	9800
Fosa de las Marianas	11000
Fosa de las Filipinas	10000
Fosa de las Kermadec-Tonga	10800
<i>Océano Índico</i>	
Fosa de Java	7640

El conocimiento de la fauna y los ambientes por debajo de los 6000 m es bastante reciente. El buque sueco "Albatross" muestreó por primera

vez (1948) entre 7625 y 7900 m en la fosa de Puerto Rico. El primer trabajo comprehensivo sobre la fauna hadal es el de Bruun (1957). Para las investigaciones posteriores a esta fecha conviene consultar las dos sinopsis de Wolff (1960, 1970) que, salvo cuando se indica lo contrario, se siguen en este capítulo.

### **La zona hadopelágica**

Las dificultades provocadas por el manejo de una red con mecanismo de cierre a la profundidad de las fosas hacen difícil la obtención ( y evaluación) de los datos sobre la fauna hadopelágica. Esta fauna es bastante rica; en un lance de pesca efectuado en 1953 en la fosa de las Kuriles-Kamtchatka entre 6000 y 8500 m se capturaron 20 especies de copépodos, 4 de ostrácodos y 5 de anfípodos.

Los peces componen una parte insignificante del bentos hadal y no han sido capturados en el hadopelagial.

Los animales hadopelágicos carecen de coloración, mientras que el plancton abisal es rojo oscuro. Tomando en cuenta su despigmentación, puede considerarse probable que estos organismos estén completamente aislados de las capas superiores iluminadas.

### **El bentos hadal**

Los peces, junto con los tunicados, cirripedios, cumáceos, bryozos y esponjas, tienen muy pocos representantes por debajo de los 6000 m; también es insignificante la cantidad de celenterados (excepto actinias y escifozoos) y turbelarios. Los crustáceos decápodos están enteramente ausentes.

Las formas dominantes en número de especies, número de individuos y frecuencia en las capturas son las holoturias, los poliquetos, bivalvos, isópodos, actinias, anfípodos y gasterópodos.

Ya Bruun en 1957 había señalado que el único factor ambiental de las fosas que realmente difería de los de la zona abisal era la elevada presión hidrostática. Posteriormente otros autores indicaron condiciones favorables para la alimentación, debidas a una sedimentación intensa. Aparentemente el oxígeno disuelto (4,5 ml/l en la fosa Kermadec-Tonga) es suficiente para mantener la vida animal. La temperatura está entre 1,2 y 3,6°C.

Aunque alguna información deberá ser confirmada, los datos actuales indican que la fauna de las fosas oceánicas a profundidades mayores de 6000-7000 m está tan bien definida como las de las zonas batial y abisal. La fauna hadal se caracteriza por el grado de endemismo y una composición que difiere en varios aspectos de la de la zona abisal vecina.

Morfológicamente las especies hadales muestran las mismas adaptaciones a la vida en una zona afótica que se encuentran en muchas formas abisales y aun estigobiónticas (cavernícolas): colores blancuzcos o grisáceos y reducción o carencia total de ojos. Los Isopoda y otros crustáceos muestran cierta tendencia al gigantismo con el incremento de profundidad. En general no hay características morfológicas básicas que diferencien a la fauna hadal de las otras faunas profundas.

Según datos recopilados por Wolff (1960) la ictiofauna hadal es la siguiente:

		Loc. hadal	Otra loc.
<i>Bassogigasproffundissimus</i> (Brotulidae)	Atlántico Oriental	6035	5610-5860
<i>Bassogigasp.</i>	Sunda	7160	—
<i>Careproctusamblystomopsis</i> (Liparidae)	Kurilea-Kamtchatka Japón	7210-7230 6154-7587	— —
<i>Careproctus sp.</i>	Japón	7587	—
Liparidae (1 sp.)	Kermadec	6660-6770	—

Briggs (1974) ha descrito los cambios morfológicos relacionados con la profundidad. En el género *Careproctus*, un Liparidae con unas 54 especies, el 25% de las mismas se encuentran en la plataforma continental, un 73% en el talud, y la citada *C. amblystomopsis* es hadal, y según Pérès (1968) presenta ricas poblaciones hasta 8300 m en la fosa de Puerto Rico.

Las especies de la plataforma son de colores brillantes, peritoneo blanco y ojo normal (17 a 29% de la longitud de la cabeza). En el talud superior algunas especies son un poco más oscuras, el peritoneo es gris y el ojo es mayor (hasta 33% de la longitud cefálica). En el talud inferior el cuerpo es muy oscuro, el peritoneo negro, el ojo nuevamente normal. La especie hadal es incolora, tiene el peritoneo sin pigmento y el ojo muy pequeño. No se conocen especies abisales del género. La falta de coloración y la pequeñez del ojo, así como una reducción de la musculatura y el hueso para aumentar la flotabilidad, se encuentran también en otros peces hadales.

# 7.

## Ambientes bentónicos profundos

Como se indicó en el Capítulo 2, el dominio bentónico profundo comprende tres divisiones: el talud, la llanura abisal y la zona hadal. El talud corresponde a la zona de pendiente más o menos acentuada entre la plataforma continental y la llanura abisal. Esta pendiente tiene unos  $5^\circ$  de arco en promedio, pero a veces es abrupta y alcanza los  $27^\circ$  (Polanski, 1974).

Briggs (1974) considerando los datos de diferentes grupos animales, divide al talud en un talud superior y un talud inferior. El primero se extiende desde el límite inferior de la plataforma continental, a aproximadamente los 200 m, hasta los 1000 m; el segundo desde esta profundidad hasta los 3000 m. Nótese que el límite inferior del talud superior coincide con el del mesopelagial.

### El talud superior

Bullis y Struhsaker (1970) hallaron en el Caribe una asociación característica del talud superior. Faunísticamente se iniciaba entre los 150 y 200 m, donde la fauna de la plataforma daba paso a la del talud superior, y el límite inferior se halló a unos 700 m, donde las familias de éste eran reemplazadas por las del talud inferior. De manera coincidente con los límites del mesopelagial — como se indicó — la fauna del talud superior se encuentra entre los límites de la termoclina permanente (aproximadamente entre los  $18^\circ$  y los  $4^\circ\text{C}$ ). En el caso citado, había un elevado número de especies e individuos hacia los 400 m, en la vecindad de la isoterma de  $10^\circ\text{C}$ .

Bullis, en 1967, describió para *Galeus arae* (Scyliorhinidae) de aguas del norte de América del Sur, la distribución de los grupos de madurez en relación a la profundidad. La especie se distribuye entre los 300 y los 760 m mostrando segregación por sexos (Fig. 46).

Como puede verse en la figura 46, puede haber una gran movilidad dentro de una división principal —el talud superior— como la que estamos considerando. De la misma manera pueden encontrarse especies euribáticas en diversas divisiones del fondo (ver más abajo). Estas divisiones deben ser interpretadas entonces como un marco general de refe-

rencia, dentro del cual los organismos mostrarán modalidades variadas en cuanto a su ubicación respecto a los factores abióticos, y estas modalidades rara vez serán sencillas.

A diferencia de *G. arae*, los Scyliorhinidae de la Argentina, *Scyliorhinus retifer besnardi* en el norte (Springer y Sadowsky, 1970) y *Halae-lurus bivius* en el sur (Menni y Gosztonyi, 1979) son costeros.

Según Briggs (1974), el orden Zeiformes es casi enteramente del talud superior. Acá también las formas locales son excepciones, *Zenopsis conchifer* es nerítico, y *Antigonia capros* (aunque no es común a esta profundidad) ha sido capturada a 175 m en el Uruguay (Maytia, 1975).

Considerando los datos de peces e invertebrados de todo el mundo, Briggs (1974) estima que el talud superior, de 200 a 1000 m, es un ambiente que sostiene una fauna rica y distintiva, que presenta no sólo especies propias sino también géneros y familias muy ligados a ese hábitat.

La fauna más rica del talud superior se halla bajo las aguas tropicales y, por lo menos en algunas partes, la distribución de la fauna de ese hábitat coincide con la de la plataforma.

## El talud inferior

Bullis y Struhsaker (1970) mencionan que mientras en el talud superior en el Caribe se encuentran unas 50 familias, sólo se encontraron 8 en el talud inferior, de 850 a 950 m. De éstas, hay un porcentaje de macrúridos superior al 50%, además de alepocefálicos, cóngridos, brotúlidos, rájidos, batipteroideos y sinafobránquidos.

En Oregón se hallan 27 especies en el talud superior y 14 especies en el talud inferior (Day y Pearcy, 1968). De éstas, 11 son formas euribáticas que se encuentran también en la división superior y aun en la plataforma. Los autores señalan que las especies de mayor profundidad tienden a tener un rango de profundidad más amplio.

Otro ejemplo concreto de la fauna del talud inferior es el que proveen las observaciones hechas por Cohen y Pawson (1977) desde el sumergible de investigación "Alvin". Los animales podían ser identificados desde una distancia de 4 m. Se reconocieron 34 especies (visualmente o fotografiadas), en profundidades de 1768 a 2797 m (promedios). Los autores consideran que la fauna bentónica del talud en el Atlántico Norte occidental comprende unas 100 o más especies.

Su lista, incluye las familias Chimaeridae, Rhinochimaeridae, Scyliorhinidae, Rajidae, Alepocephalidae, Synodontidae, Chlorophthalmidae, Synaphobranchidae, Halosauridae, Notacanthidae, Stephanoberycidae, Moridae, Gadidae, Macrouridae, Ophidiidae y Zoarcidae.

Debe tomarse en cuenta que en los grupos que estamos considerando, sólo algunos comprenden especies bentónicas en sentido estricto, típicamente los esciliorrínidos, los rájidos, los synodóntidos y los zoarci-

dos. Los de otras familias, en su mayoría, corresponden a los peces denominados bentopelágicos, que son típicos del talud, y que trataremos enseguida.

Los Macrouridae son destacables porque se trata de la familia más importante de peces de fondo profundo, y la mayoría de las especies parecen confinadas a la zona que tratamos. Las anguilas de la familia Synphobranchidae están muy relacionadas también con este hábitat, aunque hay alguna forma abisal.

Se han observado diferencias a nivel familiar entre las faunas templado frías y las tropicales. En las primeras predominan los Lipariidae y Zoarcidae, en las segundas los Macrouridae y Brotulidae.

Según Stehmann (1976) "las rayas del género *Breviraja* Bigelow & Schroeder, 1948, son miembros típicos de una comunidad faunística que habita las partes profundas del talud continental. Sin embargo, las especies de este género muestran una distribución mucho más limitada".

Briggs (1974), considerando los peces y los invertebrados concluye que la fauna del talud inferior, de los 1000 a los 3000 m es mucho menos rica que la del talud superior. En relación a la zoogeografía señala que la mayoría de las especies, salvo las holoturias y algunos peces, tienen una distribución horizontal muy restringida. Este es un fenómeno interesante porque, como hemos visto, la distribución de las especies mesopelágicas y del talud superior coinciden aproximadamente con las de la superficie y de la plataforma respectivamente. La explicación radica en que el talud inferior no es un hábitat dependiente exclusivamente de los márgenes continentales. Hay zonas comprendidas en la misma profundidad en las cuencas oceánicas, en las crestas oceánicas y en la base de las islas y elevaciones submarinas, a las que corresponde una fauna definida (Briggs, 1974).

### **Peces bentopelágicos**

Se sabe por numerosas fotografías y observaciones con vehículos submarinos, que algunos peces nadan con facilidad o se ciernen sobre el fondo. Marshall y Bourne (1964), y Marshall (1971), los llaman *bentopelágicos*, categoría que coincide en términos generales con la de *batiabénticos* o *batidemersales* de Le Danois (ver Capítulo 3 y Ringuélet y Arámburu, 1960). Ringuélet y Arámburu (1960) los caracterizan como "peces que habitan sobre el fondo hasta las mayores profundidades y su alimentación consiste en invertebrados del bentos o en el fango orgánico. Son peces con el cuerpo grueso en la parte anterior, estirado progresivamente hacia atrás; las aletas impares siguen ese alargamiento y las ventrales tienden a desaparecer. La boca es infera, debajo de un rostro saliente y poseen ojos grandes. Carecen de órganos luminosos (aunque a veces los presentan ventrales o perianales) y su color es de tonos violeta, pardo o negro".

nos que en cualquier modalidad del bentónico. En general las especies se encuentran en gran cantidad de ejemplares, de vida relativamente corta, crecimiento rápido, elevada fecundidad, poco especializados y mal protegidos. Acostumbrados a fluctuaciones estacionales, se recuperan rápidamente cuando sufren condiciones adversas, incluyendo la explotación humana. El ecosistema se mantiene inmaduro y poco complejo, pero esto es menos acentuado en los trópicos que en las latitudes frías.

Las características biológicas mencionadas se encuentran principalmente en los representantes gregarios, como engráulidos y clupeidos. Los pelágicos costeros solitarios, carnívoros depredadores como *Pomatomus saltatrix*, los Rachycentridae, las barracudas (Sphyraenidae) y algunos tiburones, representan, con la actividad humana, el nivel trófico superior. Los belóñidos ocupan un lugar intermedio.

Pertenecen a esta categoría de peces que en general no abandonan la plataforma continental, especies muy conocidas como el arenque *Clupea harengus*, *Sardina pilchardus*, las especies de *Brevoortia*, *Engraulis anchoita*, *Sprattus fuegensis* y *Engraulis ringens* (véase Balech, 1978).

Son también pelágico costeras algunas especies de Carangidae, que pueden presentar una fase juvenil, bentónica en fondos arenosos y fangosos, y una adulta con cardúmenes superficiales. *Parona signata* aparece muy cerca de la costa bonaerense cuando mide algo menos de 5 cm.

Se encuentran en este grupo algunos géneros que no son comunes en la Argentina, como *Selene*, *Vomer* y *Chloroscombrus*, de cuerpo comprimido y alto. Las especies de *Selar*, *Trachurus* y *Decapterus* son más típicamente pisciformes y parecen mejor adaptadas a las aguas libres. Otros carángidos son pelágico oceánicos, aunque algunos, como *Scomberomorus* visitan las aguas neríticas.

Algunos escómbridos como la caballa, *Scomber japonicus marplatensis* y el bonito, *Sarda sarda*, son frecuentes en las aguas costeras. La anchoa de banco, *Pomatomus saltatrix*, es un predador de cierto tamaño, y pueden incluirse las barracudas, aunque se encuentran vinculadas principalmente a la zona marginal de los arrecifes.

Los tiburones son difíciles de adscribir a una residencia determinada. Algunos como *Squalus acanthias*, *S. blainvillei* y *M. schmitti* frecuentan el fondo de la plataforma, aunque los dos primeros, a juzgar por su alimentación, pueden incursionar en aguas más superficiales (Menni, en prensa). Otros se hallan indistintamente en aguas neríticas u oceánicas, pero algunos *Carcharhinus* y los *Sphyrna* son más neríticos que oceánicos. Las mantas del género *Mobula* suelen hallarse en aguas costeras.

Según Cervigón, el medio pelágico costero configura el mejor ejemplo de comunidad de gran rendimiento, lo que siempre se consigue en sistemas no excesivamente eficientes. Ya se mencionó que se trata de

Como familias de este grupo, los autores señalan, en la provincia Magallánica, a los calorrínquidos, macrúridos, murenolépidos, zoárcidos, brotúlidos y ofídidos.

Los peces de este grupo se ubican, ecológicamente, en el talud continental. Según Marshall (1971) gastan poca o ninguna energía para mantenerse en un nivel determinado o para moverse sobre el fondo. Esto lo logran por medio de la vejiga natatoria, como en las anguilas sinafobránquidas, los halosáuridos, notacántidos, macrúridos, móridos y brotúlidos; por poseer un esqueleto y musculatura débiles como en los atelepódidos y alepocefálidos, o por la alta concentración de aceites livianos en el hígado, como algunos tiburones.

Los peces bentopelágicos tienen mayor libertad que los bentónicos para, por ejemplo, alimentarse de crustáceos que nadan sobre el fondo, o para buscar alimento en éste.

Típicamente la morfología del cuerpo implica una región caudal muy alargada, la primera dorsal de base corta, la anal con radios numerosos y un hocico proyectado por encima de la boca. Muchos de estos peces han sido fotografiados cerca del fondo y Marshall y Bourne (1964) indican que presentan el eje del cuerpo formando un ligero ángulo respecto al fondo, hacia el que dirigen el hocico (Fig. 43).

El éxito de esta disposición radica en que los canales sensoriales disponen de mayor espacio en la alargada región caudal, y en que la disposición de las aletas, capaces de ondulaciones de diversa longitud, les permite no solamente mantener un ángulo adecuado para el rastreo de alimentos, sino volver atrás cuando los han sobrepasado. Lo mismo puede decirse de algunos, anguiliformes.

Mientras los peces mesopelágicos tienen a menudo dimorfismo sexual en los órganos luminosos, los bentopelágicos muestran dimorfismo sexual sonoro. Marshall (1971), que ha tratado con mucho detalle la organización sensorial de los peces de profundidad, señala que los teleósteos pueden producir sonidos de dos maneras: haciendo vibrar la vejiga natatoria por medio de musculatura modificada, o rozando entre sí partes del esqueleto. En general los peces bentopelágicos tienen vejiga natatoria bien desarrollada; en muchos macrúridos y brotúlidos sólo los machos (desarrollan musculatura asociada a la vejiga natatoria y, concomitantemente, la mayoría presenta el *sacculus* muy desarrollado. Los halosáuridos y notacántidos no tienen musculatura sonora, y tampoco la tienen algunos móridos que presentan dientes faríngeos con función estridulante, caso en el que la vejiga puede ampliar el sonido.

Hureau *et al.* (1979) han señalado que a pesar de la relativa estabilidad de las condiciones ambientales en el mar profundo, algunas investigaciones recientes muestran que los ciclos de vida de los peces en esta zona son más complejos de lo que se suponía.

Mencionan que tanto en *Coelorhynchus coelorhynchus* como en *Nezumia sclerorhynchus* se han hallado anillos en las escamas, relacionados con la época de reproducción, lo que indicaría que los peces de

profundidad son sensibles a cambios muy limitados de las condiciones fisicoquímicas.

La tabla siguiente, tomada de este trabajo, ilustra como los peces de una misma familia (Macrouridae en este caso) muestran una relación concreta entre sus hábitos alimenticios y la zona que ocupan en el medio marino.

Tipos de alimentación de macrúridos en el océano Atlántico  
(según Hureau *et al*, 1979)

	<i>Tipopelágico</i> más del 70% de presas pelágicas	<i>Tipo</i> <i>bentopelágico</i> entre 30 y 70% de presas pelágicas	<i>Tipo bentónico</i> menos de 30% de presas pelágicas
<i>Hymenocephalus italicus</i>	Planctófago		
<i>Trachyrhynchus trachyrhynchus</i>	Predador		
<i>Ventrifossaoccidentalis</i>		Predador	
<i>Nezumiasclerorhynchus</i>		Micrófago	
<i>Nezumiaaequalis</i>		Micrófago	
<i>Coelorhynchus coelorhynchus</i>			Micrófago
<i>Macrourusholotrachys</i>		Micrófago	
<i>Macrourusbergglax</i>			Predador

Puede compararse la tabla precedente con la siguiente observación de Cohen y Pawson (1977): "Los peces que viven en el fondo incluyen las siguientes categorías, ninguna de las cuales es mutuamente exclusiva.

- a. Bentopelágicos que se alimentan principalmente de organismos pelágicos;
- b. Bentopelágicos que se alimentan principalmente de epifauna;
- c. Bentónicos que se alimentan principalmente de epifauna;
- d. Bentónicos que se alimentan principalmente de infauna".

Cohen y Pawson (1977) han provisto algunos datos sobre la densidad de la ictiofauna de profundidad, basados en exploraciones hechas en el Atlántico norteamericano desde el submarino de investigación "Alvin"; así a 1700 m la densidad es de 18 peces cada 1000 m<sup>2</sup> y baja a 4 peces cada 1000 m<sup>2</sup> a los 2800 m. La diversidad, expresada en especies registradas por hora de observación, declina de 6 a 1700 m a 1 a 2800 m.

## La llanura abisal

Anton Bruun señaló en 1956 que la llanura abisal ocupa un área de 273 millones de  $\text{km}^2$ . Madien (según Briggs, 1974) ha estimado que el área total cubierta por dragados profundos es de unos  $5 \text{ km}^2$ , de modo que sólo se ha explorado una 50 millonésima parte del hábitat abisal.

Superada por los resultados de varias expediciones la apreciación de Edward Forbes en el sentido de que no se encontraba vida en el mar por debajo de los 600 m, se realizó a partir de 1872 el viaje del buque inglés "Challenger", que marca el comienzo de la oceanografía moderna. Una historia de la expedición ha sido publicada por Linklater (1972). Este buque investigó la llanura abisal más allá de los 5000 m, estableciendo, como comenta Briggs (1974) "los contornos principales de las cuencas oceánicas, los principales sistemas de corrientes y los esquemas básicos de distribución de la temperatura". Los resultados fueron publicados en cincuenta volúmenes en cuarto, cuarenta de ellos dedicados a zoología; algunas especies de peces argentinos fueron tratadas en el primer volumen por Albert Günther (1880).

Las características físicas de la zona abisal son notablemente uniformes. No hay luz excepto la bioluminiscencia; la temperatura, excepto en el Artico y en la Antártida, donde puede ser menor, va de 1 a  $2,5^\circ\text{C}$ ; el oxígeno disuelto es de 3,5 a 6 ml/l; la salinidad de 34,9‰ y la presión de 300 a 600 atmósferas (Briggs, 1974); una discusión de la influencia biológica de estos factores puede verse en Hureau *et al.* (1979).

El sustrato es un fango blando, que de los 3000 a más o menos 4500 m es principalmente calcáreo (proveniente de restos de pterópodos, foraminíferos y cocolitofóridos); y de 4500 m a las mayores profundidades un fango rojo resultante de una selección diferencial de partículas arcillosas por las corrientes marinas. En realidad el carbonato está en débil proporción (5%), lo mismo que la sílice, de modo que predominan minerales de arcilla (85%), gránulos cósmicos, polvo volcánico y gránulos de nódulos complejos. El color rojo del conjunto se debe a la presencia de hidróxido de hierro y óxido de manganeso (Pomerol y Fouet, 1964). Los organismos que predominan en la formación de los sedimentos son las globigerinas, que forman un 34% de la superficie de los sedimentos marinos actuales, y cuya profundidad media es de 3600 m (Cailleux, 1963).

Aparte de los datos citados, debe recordarse que los fangos de profundidad se definen por la ausencia de materiales continentales gruesos. Dado que sólo las partículas transportadas en suspensión llegan mar adentro hasta el dominio pelágico, lo esencial de la sedimentación marina profunda proviene de materiales biológicos, químicos y volcánicos (Pomerol y Fouet, 1964).

En 1956 Marion Grey publicó un trabajo muy extenso sobre la distribución de los peces hallados por debajo de los 2000 m. Analiza además las referencias concernientes a los peces de esa profundidad —lo

que considera "fauna abisal profunda" — y muestra la distribución vertical de las especies, tratando 54 familias y dando listas separadas de t peces bentónicos y batipelágicos.

Esta autora estimó el número de peces conocidos de profundidades superiores a los 2000 m en 263 especies, y el de hallados a más de 3660 m (límite superior de la zona abisal según Hjort) en 38. Actualmente esas cifras pueden ser estimadas en 350 y 75 especies (Hureau *et al.*, 1979).

Las familias que incluyen especies que se encuentran por debajo de los 3000 m, considerando tanto peces estrictamente bentónicos como demersales, según los datos de Grey (1956) son:

ALEPOCEPHALIDAE	HALOSAURIDAE
SEARSIIDAE	NOTACANTHIDAE
BATHYLACONIDAE	MACROURIDAE
HARPADONTIDAE	STEPHANOBERYCIDAE
BATHYPTEROIDAE	ZOARCIDAE
IPNOPIIDAE	BROTULIDAE
SYNAPHOBRANCHIDAE	LIPARIDAE

Marshall (1971) considera que "en las regiones polares y templadas (del mar profundo) los grupos más exitosos de peces bentónicos son los zoárcidos y los lipáridos. Los batipteroideos, ipnópidos y cloroftálmidos, que son grupos relacionados, están mejor adaptados a regiones subtropicales y tropicales. Estos peces, que carecen de vejiga natatoria, pasan la mayor parte de su vida sobre el fondo del mar profundo. Hay pocas convergencias evidentes, pero es particularmente llamativo que se han desarrollado ovotestes tanto en batipteroideos como en ipnópidos y cloroftálmidos".

Musick (1976), tomando en cuenta datos de varios autores, señala que "muchos peces abisales pueden alimentarse primariamente de presas planctónicas o nectónicas, así como de material orgánico en caída. Así los peces pueden facilitar el flujo de energía a las comunidades bentónicas a través de materia fecal".

Briggs (1974) señala que las aproximadamente 71 especies de peces que se conocen de la zona entre los 3000 y 6000 m no resultan muchas en comparación con las de la plataforma. Unas 20 parecen ser especies del talud inferior que penetran unos 600 m en la zona abisal. Las 51 restantes son todas de esta zona; de ellas 14 son euribáticas y se las encuentra también en el talud inferior; las 37 restantes parecen ser estenobáticas abisales.

Algunas de las especies euribáticas, como *Bathysaurus mollis* (Synodontidae) y *Nematonurus armatus* (Macrouridae) tienen una amplia distribución geográfica, y lo mismo ocurre con algunas estenobáticas como *Ipnops meadi* (Ipnopidae).

Faunísticamente los peces de la llanura abisal componen un grupo muy distinto de la fauna del talud inferior en la que predominan los

macrúridos. La ictiofauna abisal comprende 18 brotúlidos, 6 macrúridos, 4 ipnópodos, 3 zoárcidos, 3 lipáridos, 2 alepocefálidos y 1 batipteroideo, con un endemismo total del 52%.

Considerando tanto peces como invertebrados, Briggs concluye que la llanura abisal presenta una fauna sorprendentemente diversificada, con representantes de casi todos los *phyla* y clases de animales marinos, y que hay un contraste faunístico interesante entre las diversas cuencas.

La riqueza de los conocimientos sobre los invertebrados del mar profundo en relación con los disponibles sobre peces, puede apreciarse en los trabajos del simposio sobre faunas de profundidad reunidos en "Sarsia" (1979).

## 8. Ambientes restringidos

### Estuarios

Al señalar que la limitación de un ecosistema como objeto concreto de estudio es arbitraria, dice Margalef (1972) que el intercambio con ecosistemas vecinos puede ser tan intenso que el concepto de ecosistema queda aplicado a lo que puede caracterizarse "más como un proceso que como persistencia material". Como ejemplo da un estuario, el cual "físicamente es un proceso de mezcla de aguas de propiedades distintas, que se caracteriza por una serie de gradientes (de salinidad, por ejemplo) que conservan aproximadamente la misma posición en el espacio, a pesar de la renovación constante del agua. Determinadas poblaciones de rápido incremento y que experimentan grandes pérdidas por difusión y transporte, se encuentran cabalgando sobre estos gradientes. El sistema se puede estudiar como un ecosistema".

Pritchard (1967), tomando en cuenta los límites, la dilución del agua de mar, ciertas características básicas de la distribución de la salinidad y la densidad, así como el tipo de circulación y los procesos de mezcla, define un estuario como: "un cuerpo de agua costero, semicerrado, que tiene una conexión libre con el mar abierto, y dentro del cual el agua marina está diluida, de manera mensurable, por el agua dulce derivada del drenaje terrestre".

La característica predominante de las condiciones estuariales es que la salinidad del agua es menor que la del agua de mar normal. Los organismos que viven en un estuario deben estar adaptados, de una u otra forma para tolerarla. Más aún, la salinidad varía marcadamente durante el ciclo de mareas y estacionalmente, de modo que una simple adaptación para vivir a una salinidad constante es de poco valor.

Caspers (1967) señala que "los organismos estuariales son principalmente formas marinas eurihalinas, capaces de penetrar y vivir en un biotopo inestable. No se encuentran organismos especializados en la porción superior de un estuario, sino sólo aquellos elementos euritópicos (eurioicos) de la biota dulceacuícola que son capaces de sobrevivir. Estos organismos pueden normalmente hallarse en zonas bajas en los bordes fangosos del río; además, algunos emigrantes marinos cruzan la barrera de salinidad. Animales anadromos y catádrocos cruzan perió-

dicamente a través del estuario, o seleccionan la parte mixohalina del mismo como lugar de puesta".

Factores secundarios son la temperatura del agua, que también exhibe amplias variaciones mareales y estacionales, el contenido normalmente alto de material en suspensión y la presencia de corriente.

El contenido de fango trae aparejada una disminución de la iluminación, con su efecto adverso sobre el crecimiento de las plantas, y otros efectos particulares, como el perjudicial que ejerce sobre las branquias de los peces, y la cobertura de lugares duros, de modo que diversos tipos de larva tienen dificultad para fijarse. A favor puede tomarse en cuenta que provee gran cantidad de alimento. Las corrientes, aunque acarrear alimento y oxígeno, provocan inestabilidad en las áreas de fondo blando.

En la mayoría de los estuarios hay, debido a la presencia de ciudades, una cantidad de poluyentes mucho mayor que en el océano abierto.

La medida en que la salinidad y otros factores actúan sobre la distribución, especialmente de invertebrados y larvas de peces ha sido estudiada con cierto detalle.

En 1940 Spooner y Moore dividieron los organismos estuariales en tres grupos:

- A) especies esencialmente marinas, que penetran sólo en forma limitada en el estuario;
- B) especies esencialmente estuariales que, sin embargo, son comunes en hábitats marinos normales;
- C) especies más o menos estrictamente estuariales.

Se ha observado que las especies más marinas tienden a concentrarse en los niveles más bajos de la costa, mientras que las estuariales se encuentran por encima del nivel medio de las mareas. Una especie estuarial *sensu stricto* requerirá agua, de salinidad intermedia en todo momento, y estará limitada por la presencia, en cualquier momento del ciclo de marea, de agua por encima o por debajo de su límite de tolerancia. En términos generales, la mayor parte de una fauna estuarial consta de formas cavadoras, entre las que predominan poliquetos y bivalvos. Estas formas deben estar capacitadas para tolerar las condiciones del fango, poco variables. Desde que muchos de estos animales están bastante limitados a tipos particulares de fango o arena, no es sorprendente que muchos de ellos muestren una distribución en parches.

Constituyentes importantes de la fauna estuarial son las aves y maríferos que invaden el área mesolitoral durante la marea baja, según las condiciones locales.

Respecto a los peces estuariales es básica la observación de McHugh (1967) en el sentido que "las definiciones comúnmente aceptadas de estuario. . . describen una zona restringida, la cual no abarca los rangos geográficos o ambientales completos de la mayoría del necton que se encuentra en ellos".

Según el mismo autor, los peces estarían bien adaptados para enfrentar los rigores del ambiente estuarial por las características de la piel, su capacidad de regulación osmótica, y la movilidad, que les permite evadir condiciones desfavorables.

McHugh provee listas de peces para gran cantidad de localidades estuariales; para el Pacífico norteamericano cita especies de *Clupea*, de *Brevoortia*, salmones anadromos de varios géneros, lampreas y esturiones, especies de *Alosa*, *Roccus saxatilis*, la corvina *Micropogon undulatus* y una lisa, *Mugil cephalus*. Para la bahía de San Francisco menciona especies de Embiotocidae, Cottidae, Scorpaenidae, Clupeidae, Engraulidae, Gadidae, Hexagrammidae, Batrachoididae, Squalidae y Rajiformes, en orden de mayor a menor abundancia; cita además algunas especies anadromas.

Basándose en este tipo de datos proponé la siguiente clasificación:

- 1) especies de peces que ocasionalmente entran a aguas salobres;
- 2) especies verdaderamente estuariales que pasan su vida entera en el estuario;
- 3) especies anadromas o catadromas;
- 4) especies marinas que visitan estacionalmente los estuarios, especialmente como adultos;
- 5) especies marinas que usan el estuario primariamente como área de cría;
- 6) visitantes.

Pearcy y Richards (1962) en su estudio de la distribución y ecología de los peces del estuario del río Mystic, en Connecticut, dividen a los juveniles y adultos en cinco categorías, basadas en la distribución de huevos y larvas, en la aparición estacional, en la abundancia de juveniles y adultos y otros datos. En el mencionado curso de agua, los géneros ubicados en este esquema son:

- I. Residentes: especies de los géneros *Cyprinodon*, *Fundulus*, *Microgadus*, *Gasterosteus*, *Syngnathus*, *Gobiosoma*, *Menidia*, *Opsanus* y otros.
- II. Inmigrantes de verano: especies de los géneros *Synodus*, *Strongylura*, *Seriola*, *Menticirrhus*, *Mullus*, *Sphyræna*, *Mugil*, *Paralichthys*, *Echeneis*, *Alutera*, *Balistes*, *Sphoeroides*, *Chilomycterus* y otros.
- III. Marinos locales: especies de los géneros *Raja*, *Anchoa*, *Urophycis*, *Prionotus*, *Paralichthys* y otros.
- IV. Diadromos: especies de los géneros *Alosa*, *Osmerus* y *Anguilla*.
- V. Agua dulce: *Esox niger*.

Nótese que la categoría I de esta clasificación corresponde aproximadamente a la 2 de McHugh, la IV a la 3, la II a la 4, la IV a la 3, la III no tiene equivalente claro y la V coincide en parte con la 1.

Condiciones estuariales se dan en muy diversos ambientes. Günther (1971) hizo observaciones ecológicas en el atolón de Fanning, donde las variaciones de salinidad en diversos bajíos se extienden de 7,8 a 42,3‰ y las temperaturas de 25,1° a 39,7°C, en aguas saturadas de oxígeno. El autor halló una distribución zonal de peces y otros organismos; así, cardúmenes de diversas especies de *Mugil* se extienden aguas afuera pero entran ocasionalmente al estuario; en canales entre la tierra firme y barras arenosas se encuentran cardúmenes de juveniles de *Tilapia mossambica* y de dos especies de *Mugil*; algo más alejados de la laguna, en marea alta, se encuentran especies de peces que son típicos de la misma, de las familias Lutjanidae y Diodontidae y pequeños ejemplares de *Carcharhinus melanopterus*. En zonas fangosas se encuentra el góbido *Oxyurichthys lonchotus*, y en los canales principales *T. mossambica*, varias especies de lisa y *Chanos chanos*. Tanto *Tilapia* como *Gambusia*, que habita en pozas que se inundan en marea alta, son animales introducidos en Fanning.

Una de las características importantes de los estuarios, es que constituyen áreas de cría para numerosos peces. Percy y Richards (1962) hallaron un gradiente horizontal en la abundancia de larvas, indicado por una mayor densidad promedio en el estuario superior que en el inferior. Aunque el número de especies era similar en ambas áreas, las del estuario inferior eran principalmente especies no estuariales con huevos pelágicos, mientras las comunes en el estuario superior eran especies estuariales y marinas con huevos demersales. La distribución espacial de las larvas era la siguiente:

Estuario superior solamente: especies de *Alosa*, *Fundulus*, *Apeltes*, *Gasterosteus*, *Paraiichthys* y *Opsanus*.

Principalmente en el estuario superior: especies de *Anchoa*, *Osmerus*, *Microgadus*, *Syngnathus*, *Ammodytes*, *Pholis*, *Menidia* y *Pseudopleuronectes*.

Sólo en el estuario inferior: especies de *Synodus*, *Conger*, *Pollachius*, *Stenotomus*, *Tautoga*, *Prionotus*, *Scophthalmus*, *Sphaeroides* y dos especies de perciformes.

Principalmente en el estuario inferior: especies de *Tautogolabrus*, *Myoxocephalus* y *Cyclopterus*.

Cervigón (1972) dice que debido al tipo de fondo usual en los estuarios, las especies que habitualmente se encuentran en ellos son del tipo de las que se mencionan para fondos arenosos-fangosos. Menciona los esquiéridos, clupeidos como *Odontognathus*, *Chirocentrodon* e *Ilisha*, y engráulidos como *Lycengraulis* y *Pterengraulis*. Cita también siluriformes típicos de deltas y costas próximas a la desembocadura del Amazonas y del Orinoco, y señala que los elasmobranquios se encuentran bien representados en aguas salobres, especialmente por rayas de

los géneros *Dasyatis* y *Urotrygon* en América del Sur, y *Diplobatis* (Torpedinidae).

Una cantidad considerable de condriictios ha sido citada de la boca de diversos ríos y de aguas mixohalinas. La relación entre las poblaciones de *Carcharhinus leucas* del lago Nicaragua y las del Golfo de Méjico, y las migraciones que realiza esta especie, han sido tratadas con mucho detalle por Thorson *et al.* (1966 a y b). Thorson (1974) menciona diversas referencias sobre la presencia de los peces sierra *Pristis perotetti* y *P. pectinatus* en el Amazonas. Señala que es difícil que la primera especie se encuentre en el río Negro y algunos tributarios del Amazonas en los que el agua es más ácida, y que, aunque ambas especies son eurihalinas y se hallan en los mismos estuarios y lagunas costeras, algún factor ecológico y/o fisiológico las separa en cuanto a la distancia que pueden penetrar en sistemas de agua dulce.

Los pequeños peces osteíctios del suborden Cyprinodontoidei se citan a menudo en relación a hábitats mixohalinos. Se trata de un grupo de distribución mundial, que tiene representantes en agua dulce, en aguas salobres y en el mar. Otros están restringidos a ambientes continentales salinos. Muchas especies son notablemente eurihalinas (*Fundulus heteroclitus* tolera salinidades entre 0,39 y 100‰), y se considera que esta capacidad ha posibilitado la distribución del grupo (Rosen, 1973). La eurihalinidad de un cyprinodóntido argentino, *Jenynsia lineata* ha sido estudiada por Thormalen de Gil (1949).

Griffith (1974) ha señalado que "de los parámetros ambientales que juegan roles significativos en la distribución de los animales, la salinidad es de particular importancia en la evolución de los peces. La restricción completa de muchos taxa superiores a ambientes continentales o marinos, sugiere que la tolerancia a la salinidad es estable en sentido evolutivo. . . Más aún, se ha sugerido que no sólo es difícil para los peces marinos invadir el agua dulce y viceversa, sino que la eurihalinidad en sí misma es una cualidad estable, que es más característica de los stocks filogenéticos que de especies individuales".

Naturalmente, parte de los peces que se encuentran en un estuario son anfibióticos, es decir, pertenecen al grupo ecológico de peces que "frecuentan el mar y las aguas dulces en forma periódica o esporádica" (Ringuelet y Arámburu, 1960), y donde se ubican los que migran a las aguas dulces para reproducirse, llamados anadromos o potamotocos, como las anchoas del género *Lycengraulis*. Ringuelet (1975) da una lista de los peces sudamericanos anfibióticos o de penetración, que incluye las familias Sphyrnidae, Triakidae, Rajidae, Rhinobatidae, Galaxiidae, Engraulidae, Muraenidae, Ariidae, Atherinidae, Centropomidae, Gerriidae, Carangidae, Nandidae, Pomatomidae, Percophidiidae, Sciaenidae, Mugilidae, Gobiidae, Gobioididae, Batrachoididae, Nototheniidae, Syngnathidae, Pleuronectidae, Bothidae, Cynoglossidae y Tetraodontidae. Señala en particular que *Trachinotus paitensis* se encuentra en la "laguna" o tramo inferior de Macabi, de aguas casi dulces, en Perú,

que *Etropus peruvianus* se pesca ocasionalmente en el mismo lugar, y que *Eleginops maclovinus* penetra ocasionalmente en el río. Maipo de Chile).

Es indudable que al río de la Plata entran peces de incuestionable carácter marino como el bagre de mar, *Netuma barbatus*, *Lopholatilus villari* y el pez sable *Trichiurus lepturus*.

Ringuelet *et al.* (1967) han observado que en la lista de peces del río de la Plata de De Buen (1950), se encuentran 153 especies de 91 géneros y 79 familias, mencionando que el carácter marino de estos peces es indudable. En el cuadro de salinidades media, máxima media y mínima media que da Sierra (1974) para Montevideo y Punta del Este entre 1937 y 1947, puede observarse que la máxima media es de 27,19‰, es decir que los animales mencionados están en una zona con una salinidad bastante inferior a la media del agua de mar.

Los mismos autores dan una lista de los peces marinos de penetración ocasional en las aguas dulces de Argentina, que comprende a *Raja platana* (citada por Lahille de Punta Lara, en 1895), *Sympterygia bonapartei* (Río Santiago, Lahille, 1895), *Micropogonias opercularis* (Lahille, puerto de La Plata, 1895); *Iluocoetes fimbriatus* (Bordalé, del Paraná inferior, 1941) y *Symphurus plagusia tessellata* (Lahille, 1895, de Río Santiago).

No incluyen en esta lista los mencionados por De Buen para el río de la Plata, pues consideran que se encontraban en la zona marina (exterior) del estuario.

Sierra (1974) ha estudiado la correlación entre los caracteres métricos de *Hypleurochilus fissicornis* y la salinidad del río de la Plata. Este pez, en el Uruguay, se encuentra en las charcas que deja la bajar en costas rocosas. La autora no halló una correlación clara entre dichos caracteres y el gradiente de salinidad que hay entre Montevideo y Punta del Este. Puede observarse que si bien en la zona estudiada puede haber un gradiente de salinidad, la misma se encuentra en su totalidad comprendida en la llamada zona "fluvio marina" del estuario, que según Souto (1974) corresponde a la parte externa del río de la Plata, con condiciones marinas predominantes, y que está caracterizada por la presencia de los tintínidos *Codonellopsis obesa*, *Codonaria fimbriata* y *Favella taraikaensis*.

Un aspecto conexo con el de la fauna estuarial, es el de la fauna de ambientes costeros de salinidad variable. Pueden considerarse los del tipo "albufera", las bahías con influencia dulceacuícola y las lagunas hiperhalinas.

Según Ringuelet (1962), una albufera es "un cuerpo de agua de salinidad variable, poikilohalino, con influencia marina actual, y separado del mar por una espiga o barra y cuyo contenido vivo es total o parcialmente marino". A diferencia de las lagunas ("lagoons") hiperhalinas típicas, la albufera tiene un aporte grande de agua dulce. Un sistema de este tipo es la "laguna" o albufera de Mar Chiquita, en la costa de la

provincia de Buenos Aires. Ha sido tratado con bastante detalle por Ringuélet (1962) y por Olivier *et al.* (1972). Dice Ringuélet (1962) que "los peces de Mar Chiquita, en la zona este, con la salinidad de 22 a 25 gr/l, son marinos, y entre ellos hay varios característicos por su eurihalinidad reconocida" y cita diversos elasmobranchios (gatuso, *Mustelus sp.*; pez águila, *Myliobatis sp.*; pejerrey de mar, *Basilichthys bonariensis argentinensis*; lisas, *Mugil sp.*; corvina negra, *Pogonias chromis*; corvina rubia, *Micropogonias opercularis*; y lenguado, *Paralichthys brasiliensis*. Para el extremo opuesto a la comunicación con el mar menciona peces dulceacuícolas como el pejerrey de laguna, *B. b. bonariensis*, una mojarra del género *Astyanax* y el pez sapo *Rhamdia quelen*.

Olivier *et al.* (1972) que estudiaron principalmente las comunidades bentónicas, citan además los siguientes peces: *Jenynsia lineata*, *Mustelus schmitti*, *Pogonias cromis*, *Micropogon opercularis*, *Mugil brasiliensis*, *Austrogobius parri* y *Austromeniidia argentinensis*.

Cervigón y Bastida (1974) tratan *Gobiosoma (Austrogobius) parri*, un Gobiidae (Fig. 44) que se halla en el área de Mar del Plata en el mesolitoral, asociado al mejillín *Brachydontes rodriguezii* y al mejillón *Mytilus platensis*; también se lo ha encontrado en sustratos flotantes experimentales (Bastida, 1971).

Este pez (Cervigón y Bastida, 1974), es muy abundante en la mencionada albufera Mar Chiquita. Cerca de la desembocadura, con salinidad alta, se lo encuentra en poca cantidad, refugiado entre troncos y ramas sumergidas. Por el contrario, "en los riachos que desembocan en las zonas más internas a la desembocadura, a veces en aguas estancadas y considerablemente contaminadas, *G. parri* resulta abundante e integra la comunidad de *Mercierella enigmatica*, un serpúlido que por agregación de tubos forma bloques que pueden llegar a tener un tamaño considerable". Los autores han encontrado hasta 20 ejemplares en bloques de 25 cm de diámetro. Concluyen que aunque se trata de un animal eurihalino, prefiere ambientes de salinidad baja y con abundante detrito orgánico.

Un ejemplo de bahía con influencia dulceacuícola es la de Samborombón, en la costa de la provincia de Buenos Aires, en la que desemboca el río Salado. M. C. Moly (com. personal) menciona para esta bahía una veintena de especies marinas entre las que predominan los Sciaenidae:

*Notorhynchus pectorosus*  
*Myliobatis goodei*  
*Brevoortia sp.*  
*Lycengraulis olidus*  
*Netuma barbatus*  
*Parapimelodus valenciennesi*  
*Syngnathus folletti*

*Basilichthys argentinensis*  
*Mugil liza*  
*Pogonias chromis*  
*Micropogonias opercularis*  
*Menticirrhus americanus*  
*Paralichthys brasiliensis*  
*Macrodon ancylodon*

*Parona signata*  
*Stromateus brasiliensis*

*Pomatomus saltatrix*  
*Paralichthys brasiliensis*

Algunos datos sobre la salinidad de la bahía, por ejemplo de 5,23 a 8,41 gr/l, indican que por lo menos en verano (diciembre de 1977), es baja. Además es la única vía por la que pueden llegar a las lagunas del curso del Salado (Tablillas, Barrancas) peces indudablemente de agua dulce, como *Acestrorhynchus falcatus*, *Schizodon platae*, una piraña, y el sábalo que se ha hallado en las lagunas del Carpincho y Junín.

Cuerpos de agua del tipo albufera que no reciben aportes pluviales importantes o que carecen de afluentes dulceacuícolas tienen una salinidad elevada que a menudo sobrepasa la del mar, llegando a niveles de hiperhalinidad (Ringuélet, 1962). El caso típico es el de las "hyper-saline lagoons" que Hedgpeth (1957) define como "ambientes más o menos directamente conectados con el mar, en los que la salinidad alcanza valores mayores del 40-50‰ por un exceso de evaporación sobre el aporte dulceacuícola". Esto implica en general temperaturas de verano muy altas. Este tipo de "lagoon" no debe confundirse con el espejo de agua interior de un atolón que recibe también este nombre en inglés.

Algunos de estos ambientes han sido estudiados con considerable detalle, en particular el Sivash, o Mar Podrido, sobre el Mar de Azov, en Ucrania, la Laguna Madre de Tejas, sobre el Golfo de Méjico y el estuario del Santa Lucía, en Africa. Los Lagos Amargos, sobre el canal de Suez se comportan como una laguna hiperhalina.

Se trata de cuencas de forma alargada, paralela a la costa, de poca profundidad; a lo largo del eje mayor se establece un gradiente muy claro de salinidad, y diferentes especies de peces penetran en distinta medida a lo largo del mismo.

En su revisión de los vertebrados de aguas hiperhalinas, Gunter (1967) señala que "los peces que invaden aguas supersalinas son especies estuariales eurihalinas, que parecen adaptarse a condiciones hiperhalinas más fácilmente que los peces que viven en las salinidades más constantes del agua de mar". La tabla siguiente, tomada de este autor, señala las diferentes especies de peces que se encuentran con salinidades distintas en la Laguna Madre de Tejas y en la Bahía de Baffin, conectada con ella.

Peces capturados normalmente en áreas hiperhalinas de la  
Laguna Madre de Tejas y la Bahía de Baffin  
(según Gunter, 1967)

Laguna Madre  
(salinidad hasta 75 ppm)

Bahía de Baffin  
(incluyendo algunas especies  
que se encuentran sólo hasta  
50-60 ppm)

<i>Elops saurus</i>	<i>Galeichthys felis</i>
<i>Anchoa hepsetus</i>	<i>Cyprinodon variegatus</i>
<i>Fundulus similis</i>	<i>Menidia beryllina</i>
<i>Cyprinodon variegatus</i>	<i>Mugil cephalus</i>
<i>Menidia beryllina</i>	<i>Lagodon rhomboides</i>
<i>Cynoscion nebulosus</i>	<i>Cynoscion nebulosus</i>
<i>Mugil cephalus</i>	<i>Sciaenops ocellatus</i>
<i>Lagodon rhomboides</i>	<i>Micropogon undulatus</i>
<i>Pogonias cromis</i> "	<i>Pogonias cromis</i>
<i>Micropogon undulatus</i>	<i>Paralichthys lethostigma</i>

Un estudio muy detallado del crecimiento de los peces y la producción en un sistema de lagunas costeras mejicanas ha sido publicado por Warburton (1979), donde señala que en términos de biomasa las especies dominantes durante 1975-76 fueron la lisa *Mugil curema*, la anchoa *Anchoa panamensis* y el bagre *Galeichthys caeruleascens*.

Son ambientes hiperhalinos los llamados "arroyo" Walker y "riacho" El Jabalí, cerca de la Bahía San Blas, al sur de la provincia de Buenos Aires. Se trata de cuerpos de agua en comunicación transitoria con el mar mediante un estrecho canal y con salinidad superior o igual a la de aquel (sales 44,1 y 55,2 gr/l). Se citan para estos ambientes una corvina, un lenguado, un pejerrey y un pez de las piedras. Sobre estos y otros aspectos véase Ringuelet, 1962.

## Manglares

Macnae (1967) señala que la palabra *manglar* describe "una asociación de plantas que crecen en el mar, o puede describir las especies individuales que forman la asociación". Fell (1975) menciona que "En costas tropicales donde la acción de las olas no es severa, se desarrolla una foresta marginal de árboles y arbustos tolerantes a condiciones salinas o mixohalinas (salobres) que desarrollan raíces en forma de zancos o raíces ascendentes (pneumatóforos) que evitan el escurrimiento del fango".

Los manglares pertenecen a varias familias; las Rhizophoraceae conforman un conjunto de unos 20 géneros, en uno de ellos se incluye *Rhizophora mangle* del Pacífico y Atlántico americanos. Son de la familia Combretaceae los géneros *Laguncularia* y *Conocarpus*, que se hallan en los trópicos a ambos lados del Atlántico. Tanto en el viejo mundo como en el nuevo se encuentran *Avicennia* (Avicenniaceae) y *Sonneratia* (Sonneratiaceae). Se encuentran en los manglares también plantas de las familias Meliaceae, Myrtaceae, Bombacaceae, Leguminosae y otras (Fell, 1975; McCoy y Heck, 1976) (Fig. 48).

Hedgpeth (1957) señala el rol pionero de los manglares en la colonización de costas estuariales fangosas. Esta asociación inicia la sucesión

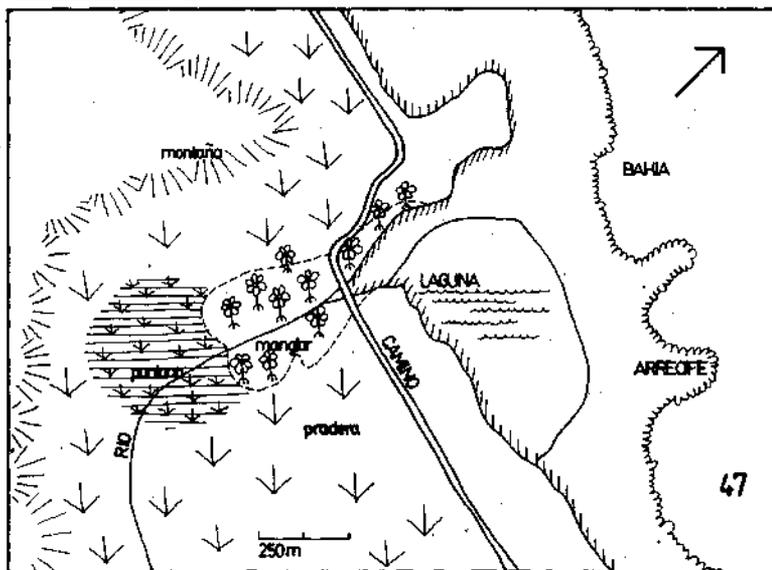
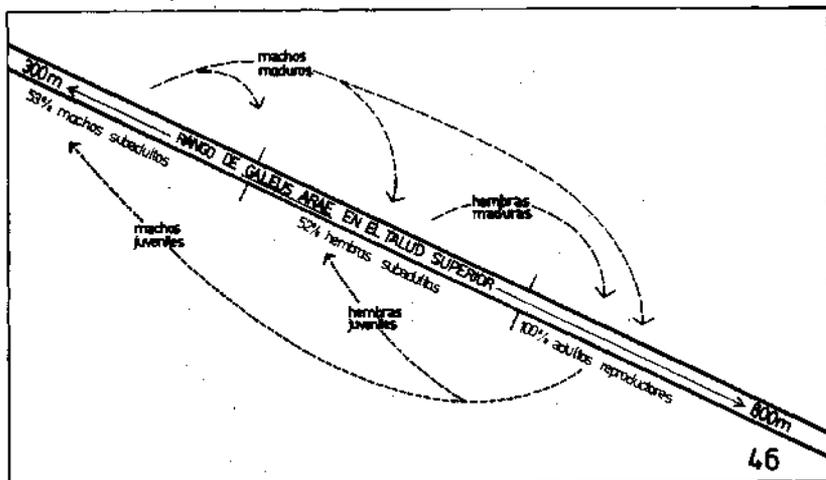
que lleva al establecimiento de una foresta tropical. Algún autor ha opinado que la importancia del manglar como formador de terreno ha sido exagerada, pero Emery cita a Hesse, en el sentido que "cuando está totalmente desarrollado, el manglar forma una impenetrable red de raíces sobre el fondo afectado por la marea, proveyendo refugio a una gran cantidad de organismos semiacuáticos como varios moluscos y crustáceos, y dando acceso a aves, reptiles y aun monos provenientes de la tierra firme cercana". Una lista muy completa de los organismos asociados al manglar puede verse en Margalef (1974), e incluye una mezcla de formas de ambientes marinos, estuariales y terrestres.

Las especies que forman el manglar presentan una zonación definida. En Florida (Fell, 1975) *Rhizophora*, con sus peculiares raíces, se ubica cercano al mar; hacia tierra lo hace *Avicennia*, con pneumatóforos, y finalmente *Conocarpus*, que es transicional a la foresta tropical propiamente dicha. Emery (1957) ha indicado que en ausencia de *Rhizophora* la planta pionera puede ser *Avicennia*, como ocurre en algunos lugares de Louisiana y en la Laguna Madre de Texas.

Los manglares no se hallan sólo en condiciones estuariales, sino que pueden desarrollarse en lagunas marinas someras; como señala Cabrera (1964) "no viven en las playas batidas por las olas ni tampoco en las costas rocosas, sino que se desarrollan en la desembocadura de los ríos, y sobre todo, en las orillas de las lagunas de aguas tranquilas y saladas formadas detrás de las restingas de arena, o bien en las costas de bahías profundas y protegidas".

En la figura 47 puede verse la coexistencia de un arrecife, una laguna, un manglar, un pantano y formaciones terrestres, en un área de unos 4 km<sup>2</sup>. McCoy y Heck (1976) han comentado que hay varias referencias al hecho que los manglares y la "hierba marina" *Thalassia* tiene una distribución mundial semejante, y que los lechos de esta fanerógama y los manglares a menudo son adyacentes a los arrecifes de coral. Según estos autores "La asociación corriente entre arrecifes de coral, *Thalassia* y manglares no es fortuita. Por el contrario, hay una secuencia sucesional funcional, aunque facultativa, que involucra a los tres grupos. Esta secuencia sucesional, poco conocida, ha sido descrita por Welch en el Caribe. Inicialmente implica la colonización de sustratos duros y el desarrollo de estructuras arrecifales por los corales hermatípicos. Las algas filamentosas que atrapan sedimento colonizan entonces el arrecife en desarrollo. Estas algas son seguidas por algas calcáreas, especialmente miembros del género *Halimeda*, que proveen un sustrato para la invasión de *Thalassia*. A menudo ésta deviene dominante y hay una mayor sedimentación. Gradualmente se levanta el sustrato, hasta que provee un hábitat adecuado para la colonización por los mangles, los cuales eventualmente excluyen a las *Thalassia* que crecen debajo".

Dice Cervigón (1972) que "Las lagunas de los manglares en los trópicos constituyen una residencia peculiar, ya que normalmente su



**Ambientes bentónicos profundos:** Fig. 46.— distribución de la población de *Galeus arae* en el talud superior (redibujado de Bullis, 1967). **Ambientes restringidos:** Fig. 47.— coexistencia de manglares, arrecife y formaciones dependientes en Hawái (redibujado de Walsh, 1967).

comunicación con el mar es relativamente estrecha" y que constituyen lugares apropiados para el desarrollo de juveniles, aunque hay especies que se encuentran allí durante toda su vida. Señala que "especialmente

vinculadas a los manglares están numerosas especies de la familia Leio-gnathidae, como la mojarra (género *Eugerres*), algunos Atherinidae, So-leidae de los géneros *Achirus* y *Trinectes*, etc.". Señala entre los visitan-tes ocasionales varias lisas (*Mugil*) y especies de bagres marinos de la fa-milia Ariidae. Como frecuentes en las lagunas de los manglares señala especies de Cyprinodontiformes y varios Syngnathidae.

Un Microdesmidae de Panamá, Colombia y Costa Rica, descrito por Dawson (1974), *Cerdale paludicola* (Fig. 45), ha sido hallado sola-mente en hábitats estuariales, y está probablemente restringido a am-bientes de manglares o marismas. El autor señala que "la localidad tipo es un denso pantano de mangle elevado un metro o más sobre las aguas libres del estuario; el sustrato fangoso varía de blando a moderadamente firme, la amplitud media de la marea es de 1,5 m y hay corriente de marea bastante fuerte. Salinidad de 30,5‰) y temperatura de 31°C se observaron en la localidad tipo (Costa Rica) poco después de la marea alta. . . y salinidad y temperatura de 9,7‰ y 29°C se observaron. . . en Panamá".

### Arrecifes de coral

Dice Wells (1957) que la leyenda de los arrecifes de coral coincide con la realidad, en la medida que "en ningún lugar del mar hay una cantidad tan asombrosa de seres vivientes" y que "quizá en ningún lugar sean las características físicas y biológicas tan uniformes, típicas y gene-rales".

Según este autor los arrecifes de coral son fenómenos determinados por organismos sedentarios de alto metabolismo, que viven en aguas marinas cálidas en la zona más iluminada. Los describe como caracte-rísticas fisiográficas construccionales de los mares tropicales que "con-sisten fundamentalmente en un armazón compuesto principalmente por los esqueletos entrelazados e incrustados de los corales constructo-res de arrecifes (hermatípicos) y algas rojas calcáreas". El sistema controla la acumulación de sedimentos derivados de los corales y orga-nismos asociados, que alcanzan un enorme volumen.

Aun Moore (1958), que en general trata separadamente los hábitats de los organismos, dice que "las condiciones de un arrecife de coral están, sin embargo, tan dominados por las características de los corales vivientes y de las algas calcáreas, que es más conveniente dejar una dis-cusión detallada de esas características hasta que los habitantes del arrecife sean descriptos".

Como ha resumido Fell (1975), el término coral es usado general-mente para cualquier miembro del *phylum* Coelenterata que secrete un exo o endoesqueleto rígido. Dos clases del grupo tienen esta propiedad: 1) los Hydrozoa, de los cuales sólo los géneros *Millepora* y *Styaster* son hydrozoarios coloniales y se denominan hidrocorales; 2) los Anthozoa,

de los cuales dos subclases incluyen miembros que producen exoesqueletos duros. Los Alcyonaria u octocorales, con zooides con 8 tentáculos y esqueleto formado por queratina y espículas, de los cuales es representante el género *Tubipora* (coral tubo de órgano) del Índico y el Pacífico junto con las gorgonas (*Gorgonia*). Los Zoantharia comprenden las anémonas o hexacorales, que son solitarias y no producen esqueleto, mientras el orden Scleractinia comprende tanto formas solitarias como coloniales, todas las cuales secretan un exoesqueleto rígido, constituyendo la vasta mayoría de los corales.

Nicol (1978) señala que "aunque los animales coloniales tienen muchas adaptaciones interesantes, y ciertamente son significativos en el registro fósil y en los ambientes acuáticos de hoy, el colonialismo les ha impuesto ciertas restricciones. Los animales solitarios han sido capaces de invadir hábitats más diversos y ocupar muchos más nichos que los coloniales".

Wilson (1975) ha comentado que "El colonialismo es común entre los invertebrados que habitan el fondo del océano en aguas someras a lo largo de la costa. Allí la acción de las olas es más fuerte y los organismos sésiles están más expuestos a la sedimentación. Se ha demostrado que determinados tipos de crecimiento sujetan más sólidamente las colonias de coral al fondo. La orientación de los zooides en los corales les permite generar corrientes más fuertes que las que puede lograr un organismo aislado del mismo tipo".

Estos aspectos son descritos como una de las bases adaptativas del colonialismo, que es la resistencia al *stress* físico en el bentos nerítico.

Los corales que se congregan en vastas comunidades para formar arrecifes se denominan hermatípicos. Un arrecife es una cresta o parte elevada del lecho del mar que se aproxima a la superficie. Un arrecife de coral es un arrecife que comprende o está cubierto por corales; un arrecife de coral viviente presenta corales que crecen activamente en la superficie, mientras la masa que resta está compuesta por los restos de los miembros muertos.

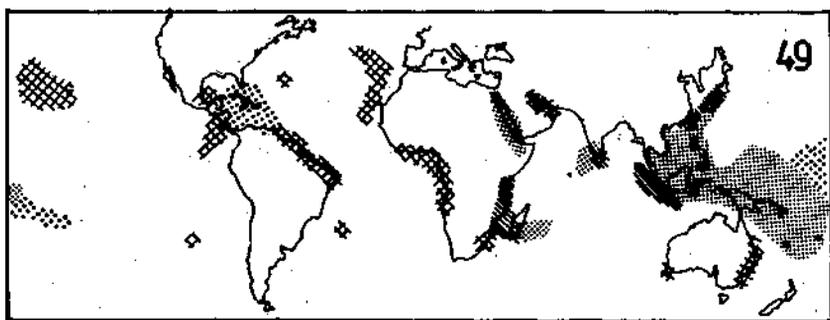
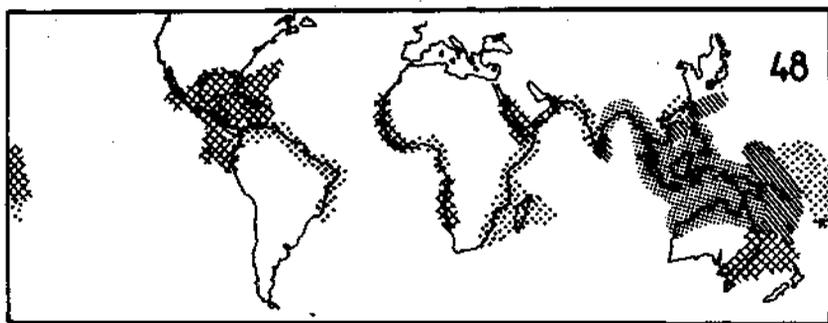
Los arrecifes de coral presentan una alta productividad, del orden de 800 cal/g por metro cuadrado por día, que es la mitad de la tasa de las zonas templadas, pero 10 veces mayor que la del mar tropical abierto» Esta alta productividad proviene de un eficiente reciclaje de los constituyentes orgánicos e inorgánicos dentro del ecosistema. Dado que los niveles tróficos superiores están ocupados por peces que básicamente habitan el arrecife, hay poca pérdida de biomasa a otras zonas (Fell, 1975).

Algunas condiciones externas limitan la existencia de los arrecifes de coral. En primer lugar, el rango vertical es limitado. Los arrecifes del Pacífico se extienden un poco en la zona mesolitoral, pero los del Atlántico parecen estar limitados por la línea de baja marea. La profundidad que alcanzan varía, probablemente en función de la transparencia, y raramente es mayor de 40-60 metros. Están restringidos a los

mares cálidos, no hallándose en aguas con temperaturas muy inferiores a 21°C en invierno (ver mapas en Goreau *et al.*, 1979 y en Schumacher, 1978) (Fig. 49).

Los arrecifes de coral representan un área de fondo duro, debido a su propia acción más que a la presencia de rocas. Desde un punto de vista ecológico pueden señalarse dos grupos de corales: los de aguas profundas que no poseen zooxantelas simbióticas, y los que forman arrecifes que sí las poseen. El primer grupo puede soportar mayores profundidades y menores temperaturas.

Los corales son carnívoros especializados (zooplanctófagos), y son incapaces de digerir fitoplancton o zooxantelas por falta de una celulasa. Las zooxantelas proporcionan al coral materia orgánica, que éstos pueden obtener también por predación o a través de la pared del cuerpo. Fell (1975), comenta que "Las ricas comunidades bentónicas de invertebrados arrecifales proveen una abundante fuente de presas para los vertebrados secundariamente heterotrofos de las costas tropicales,



**Ambientes restringidos (cont.):** distribución geográfica y riqueza genérica de manglares (Fig. 48) y corales hermatípicos (Fig. 49). El área con mayor número de géneros se tomó como 100%, y todas las demás, se graduaron como 75 a 100% del máximo (puntos pequeños), 50-75% del máximo (líneas), 25-50% del máximo (puntos grandes), 1-25% del máximo (cuadrulado). El máximo en el Caribe es de 5 géneros de manglares y 24 de corales; en el Indopacífico occidental de 16 géneros de manglares y 57 de corales (redibujado de McCoy y Hech, 1976).

de los que los peces son, con ventaja, uno de los elementos más importantes. Así, el necton de arrecife debe ser visto como una parte integral de la comunidad marina tropical; los peces ocupan la mayoría de los niveles tróficos superiores en la pirámide de energía que fluye a través del ecosistema arrecifal". Sin embargo, como se verá más adelante, algunas de las familias ocupan un nivel heterotrofo primario, siendo esencialmente herbívoras.

La variedad de hábitos biológicos de los peces de arrecife es paralela a la complejidad del hábitat. Quizá uno de los aspectos más obvios es la coloración muy llamativa. En relación a ésta, que se compara con las de las aves, debe mencionarse el trabajo de McFarland y Munz (1975), en el que se sostiene que probablemente, la visión del color se originó para obtener mayor contraste y, por lo tanto, mejorar la visibilidad de los objetos contra el fondo. Estos autores mencionan la increíble variedad de tonos y configuraciones que se encuentran tanto en los peces como en los corales mismos, y consideran que, aparte de la función que los tipos de coloración tienen en la identificación, crípsis, alarma, o como desencadenantes (ver Cott, 1957; Lorenz, 1962 y Breder, 1972), puede averiguarse qué correlación general puede hallarse entre las especies de arrecife, sus pigmentos visuales y el ambiente fótico.

Los mismos autores habían sugerido anteriormente que si peces extremadamente conspicuos no sufren una predación excesiva, es por la baja acuidad visual de los predadores en relación a la de los peces diurnos sobre los que predan.

El dimorfismo sexual en la coloración es también común y ha complicado a menudo la sistemática de estos peces, como ocurre también con los cambios de color durante la ontogenia.

Numerosas relaciones interespecíficas complejas, como la simbiosis de limpieza y otras, que se tratan en el Capítulo 12, son comunes en los peces de este hábitat. El territorialismo suele estar muy desarrollado. La madurez de los arrecifes de coral se manifiesta, en los peces, en la extraordinaria cantidad de formas y adaptaciones, el bajo índice de fecundidad y la estabilidad de los caracteres específicos (Cervigón, 1972).

Marshall (1971), al considerar el tamaño de los peces, dice que "las oportunidades evolutivas para animales de pequeño tamaño han sido mayores donde hay mayor diversidad trófica y ecológica", dando como ejemplo las numerosas especies de teleosteos pequeños que viven en los arrecifes y atolones de coral: "algunos de los más pequeños, particularmente góbidos y eleótridos, viven entre las ramas de coral, mientras otros, como los pomacéntridos más pequeños usan las cavidades para escapar de sus enemigos. Las especies mayores, especialmente los holocéntridos y las morenas, permanecen en los escondrijos de coral durante el día, y usan la noche para alimentarse".

Una característica de las asociaciones de peces de arrecife es el amplio predominio de peces de aletas con radios espinosos (acanthop-

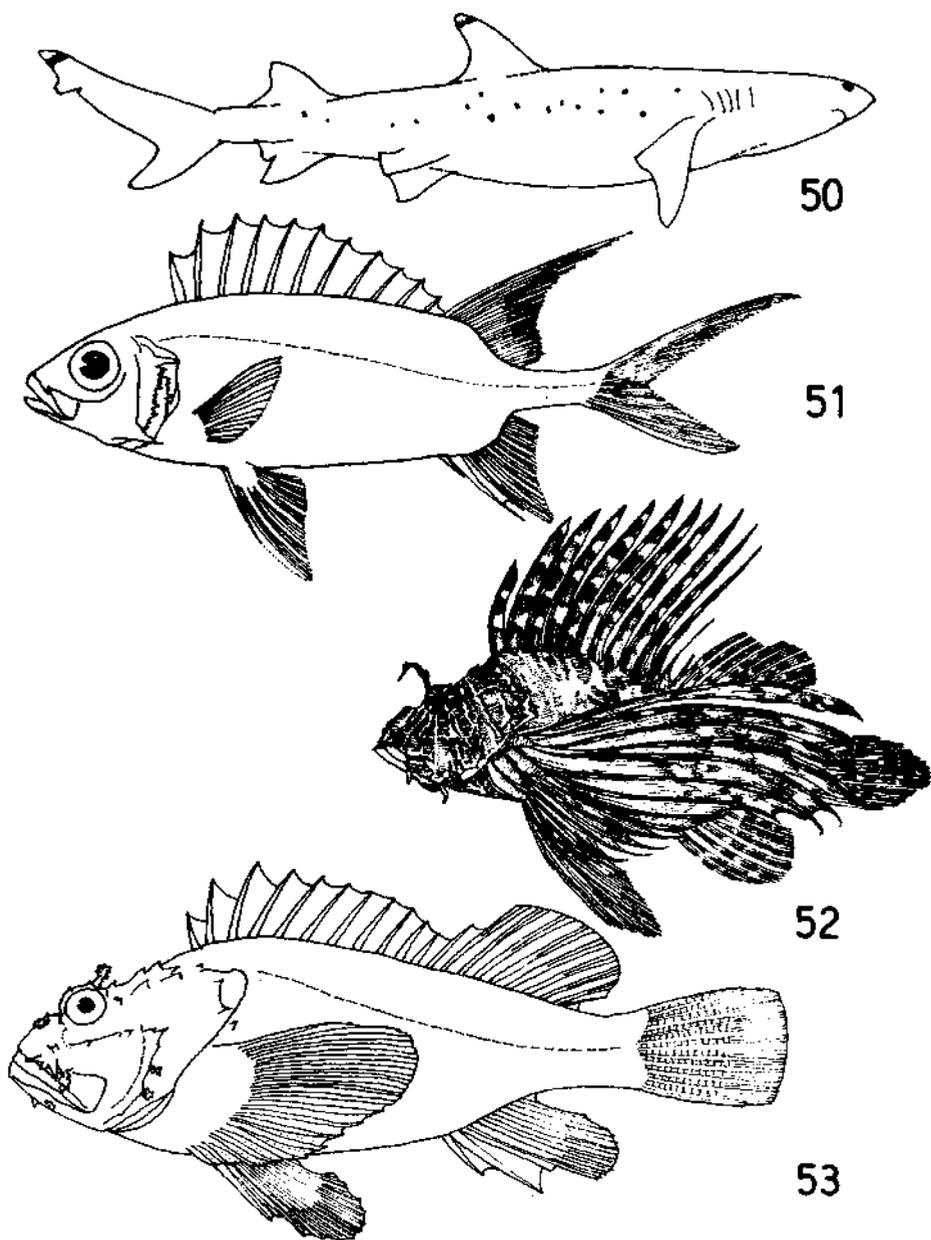
terygii). Los pocos malacopterigios que se encuentran pertenecen a grupos especializados, como anguilas, ofídidos y algunos antenáridos. Es posible que algunas características típicas de los órdenes inferiores, como escamas débiles, ausencia de espinas y la estructura bucal, sean responsables de este hecho (Smith y Tyler, 1972; ver Capítulo 1).

Las siguientes familias incluyen especies de arrecife:

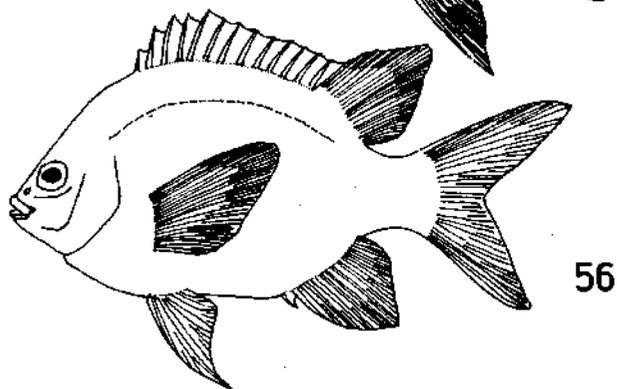
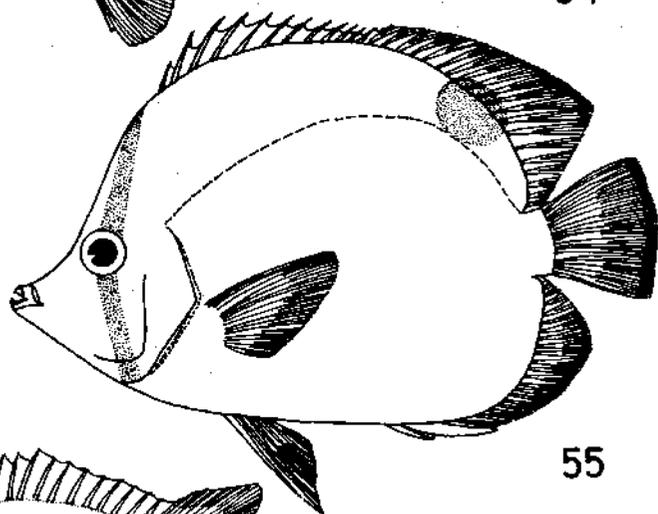
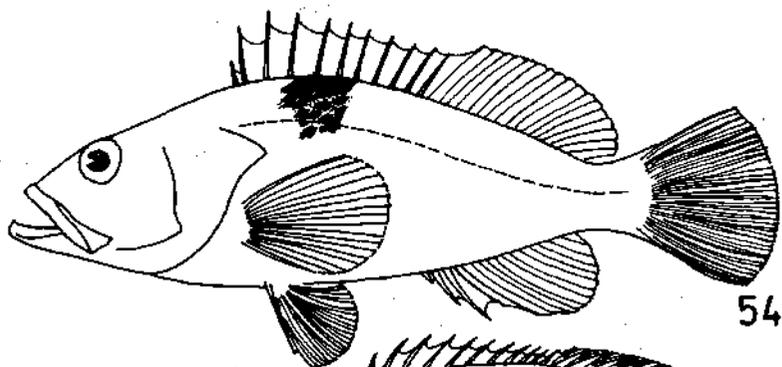
ORECTOLOBIDAE	PEMPHERIDAE
CARCHARHINIDAE (Fig. 50)	POMADASYHDAE
RAJIDAE	CHAETODONTIDAE (Fig. 55)
TORPEDINIDAE	POMACENTRIDAE (Fig. 56)
ALBULIDAE	SPHYRAENIDAE
MURAENIDAE	LABRIDAE
ANTENNARIIDAE	SCARIDAE (Fig. 57)
HOLOCENTRIDAE (Fig. 51)	BLENNIDAE
AULOSTOMIDAE	CHAENOPSIDAE
FISTULARIIDAE	CALLYONYMIDAE
SYNGNATHIDAE	Gobiidae
SCORPAENIDAE (Figs. 52 y 53)	MICRODESMIDAE
SERRANIDAE (Fig. 54)	ACANTHURIDAE (Fig. 58)
GRAMMISTIDAE	SIGANIDAE
APOGONIDAE	SOLEIDAE
CARANGIDAE	BALISTIDAE (Fig. 59)
LEIOGNATHIDAE	OSTRACIONTIDAE
LUTJANIDAE	TETRAODONTIDAE
SPARIDAE	TRIODONTIDAE
MULLIDAE	DIODONTIDAE

El estudio de la biología de los arrecifes de coral y los organismos asociados, ha tenido en los últimos años un desarrollo demasiado grande como para intentar un resumen de los resultados. Comentaremos algunos trabajos referentes a la ictiofauna.

Es sabido que los tiburones ocupan en general los niveles tróficos superiores. Algunos, como *Sphyrna lewini*, parecen ser sólo ocasionales en los alrededores de los arrecifes, aunque pueden alimentarse de animales típicos de este hábitat. Otros están tan ligados al sistema arrecifal, que esto está indicado en sus nombres vulgares. Así ocurre con las tres especies más comunes que se encuentran en los arrecifes de coral del Indopacífico, a saber *Carcharhinus melanopterus*, *C. amblyrhynchus* y *Triaenodon obesus* (Fig. 50). Randall (1977), ha estudiado con detalle la biología de esta última especie. Se transcriben algunas de sus conclusiones. *T. obesus* es una especie pequeña (alrededor de 1,50 m), bien adaptada al ambiente somero del arrecife, y siempre se la encuentra en él o en sus cercanías. Está estrechamente asociada al fondo y raramente nada muy por encima de él. Se lo encuentra a menudo descansando en cavernas dentro del arrecife, a través de cuyas hendiduras y



**Ambientes restringidos** (cont.), peces de los arrecifes de coral; Fig. 50.— *Triaenodon obesus* (1.125 mm); Fig. 51.— pez ardilla, *Holocentrus rufus* (300 mm); Fig. 52.— *Pterois volitans* (86 mm); Fig. 53.— pez escorpión, *Scorpaena plumieri* (300 mm).



**Peces de los arrecifes de coral (cont.):** Fig. 54.— mero, *Epinephelus adscensionis* (400 mm); Fig. 55.— pez mariposa, *Chaetodon ocellatus* (150 mm); Fig. 56.— sargento mayor, *Abudefduf saxatilis* (150 mm).

orificios puede deslizarse gracias a la esbeltez de su cuerpo. Experiencias de marcado durante períodos de hasta 2 años, señalaron que este animal no se aleja más de 2,9 km del sitio original, distancia que no

excede sus posibilidades de desplazamiento diario. El alimento principal de la especie está compuesto por peces típicos de arrecife, como escáridos y acanthúridos. Este tiburón es atacado por un mero, *Epinephelus lanceolatus* (Serranidae). Su carne, especialmente el hígado, causa ciguatera.

El buceo, el uso de cámaras sumergidas, de diversos tipos de sumergibles, y de laboratorios submarinos, han provisto una enorme cantidad de datos sobre la ecología y conducta de los peces; algunos aspectos se tratan en el Capítulo 11. La ecología de los peces de arrecife ocupa un volumen completo de los resultados del programa "Tektite", desarrollado desde un laboratorio sumergido en Lameshur Bay, en las Islas Vírgenes (Collette y Earle, 1972).

Earle (1972) comenta la opinión de Mead respecto al hecho que mientras los frondes de algas aumentan hacia los polos, ocurre lo contrario con los percoideos más avanzados. La autora sugiere que es posible pensar que los peces han influido en ciertos aspectos de la morfología y distribución de las plantas marinas. Parece probado que los peces que se encuentran asociados a los arrecifes, ejercen una presión notable sobre la vida vegetal. Esta autora cita unas 30 especies herbívoras halladas en Lameshur Bay, y también las que predan sobre ellas.

Probablemente en relación con la alta densidad específica que se encuentra en este ambiente, la ictiofauna muestra diversos mecanismos que permiten, en general, un mayor aprovechamiento del espacio. Smith y Tyler (1972), sostienen que hay adaptaciones que capacitan a cada especie para utilizar aspectos del ambiente no utilizados por otras.

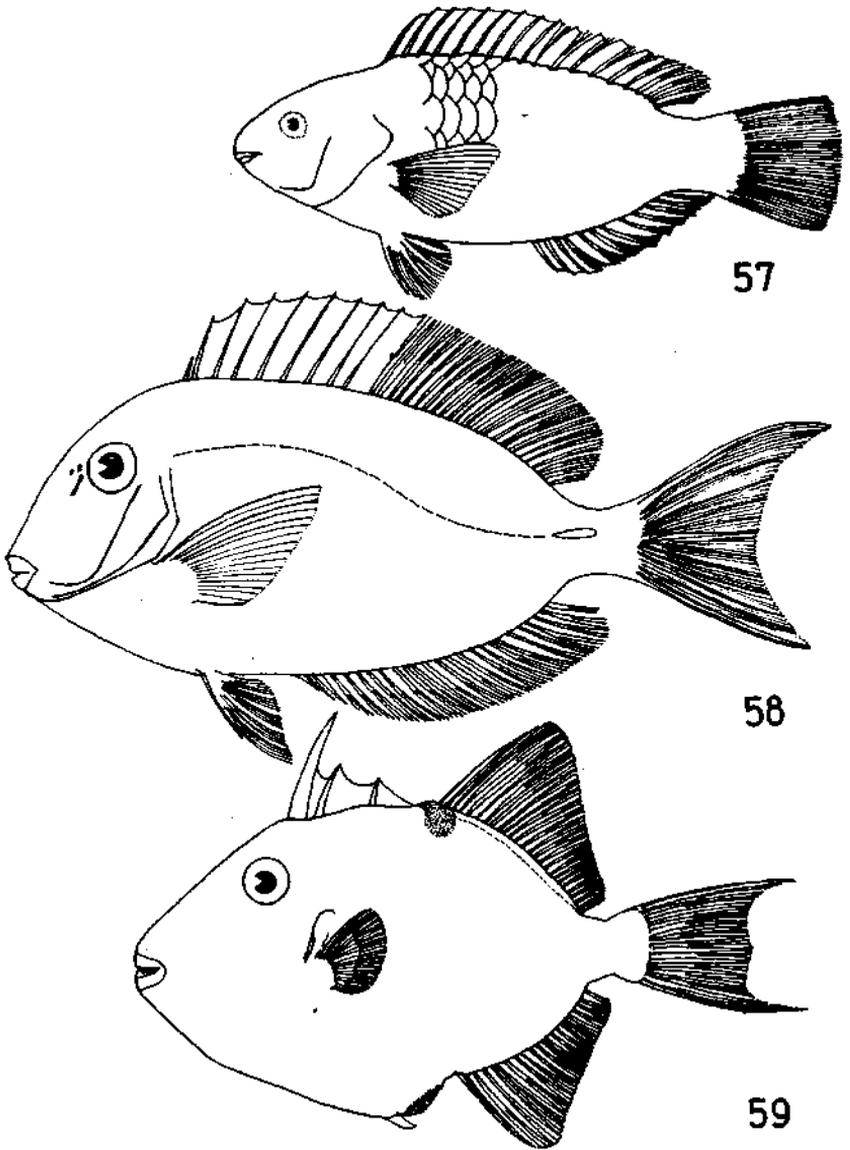
Uno de los recursos más llamativos es el reemplazo diurno-nocturno de las especies, que ha sido estudiado con mucho detalle por Collette y Talbot (1972), y Smith y Tyler (1972).

Los primeros muestran, tomando datos seguros de 35 especies, que el reemplazo de especies diurnas por nocturnas sigue un horario preciso. Diversas especies de pomacéntridos, scáridos y lábridos, comienzan su actividad entre las 5,40 y las 6,45 horas; y vuelven a sus abrigos entre las 17,32 y las 18,12 horas.

Los peces nocturnos, principalmente apogónidos y holocéntridos, se ponen en actividad entre las 18,12 y las 18,35 hs. Observaciones en condiciones de turbidez indican que el ritmo es exógeno.

Diversos trabajos han dado una idea de la cantidad de materia viva representada por los peces en estos ambientes. Bardach (1959) en Bermuda, calculó un standing crop de 0,049 kg/m<sup>2</sup>. El mismo autor halló que los Scaridae (peces loro), que son herbívoros, ingieren gran cantidad de arena y trozos de coral, y depositan cada uno, una tonelada de arena por cada 0,404 de hectárea, por año.

Randall (1963), en las islas Vírgenes, halló 0,160 kg/m<sup>2</sup>, rodeando con redes el área muestreada con rotenona. Clark *et al.* (1967) obtuvieron un peso total por m<sup>2</sup> de 0,035 kg. El 85% del peso total en el



**Peces de los arrecifes de coral (cont.):** Fig. 57.—pez loro, *Scarus croicensis* (180 mm); Fig. 58.—pez cirujano, *Acanthurus bahianus* (250 mm); Fig. 59.—pez balles-  
ta, *Balistes capriscus* (161 mm).

área investigada (el archipiélago Dahlak, en el Mar Rojo), correspondía a los cardúmenes de especies ocasionales, es decir, no a especies residentes.

Es característica del ambiente coralino la existencia de numerosas especies tóxicas. Un excelente resumen de este tema puede verse en Margalef (1974) y se cita a continuación: "Los huevos de los peces pueden ser tóxicos, por ejemplo *Scorpaenichthys marmoratus*, o lo son las vísceras y la piel, como en los famosos 'fugu' del Japón (tetraodóntidos y ostracióntidos). El pez conocido por 'jabonera' en el Caribe, *Rhynchocentrus saponaceus* produce una abundante secreción tóxica con granistina. La carne de numerosos peces de mares cálidos (más de 325 especies de teleosteos, entre ellos meros, pargos y jureles, barracudas, morenas, sangradores y hasta atunes) producen en el hombre, por ingestión, diversos trastornos gastrointestinales y nerviosos que pueden ser fatales. Estos trastornos se conocen con el nombre de 'ciguatera' y se dice que los peces que la causan están ciguatas. Determinadas especies son siempre ciguatas en ciertas áreas, en otras no lo son y en otras pueden serlo o no. La impresión es que en las áreas de fitoplancton productivo, rico en diatomeas, las especies no son ciguatas, ni lo son nunca las que comen directamente el plancton (clupeidos y engráulidos pequeños). La fórmula de la ciguatoxina sería  $C_{35}H_{65}O_8N$ ; se supone que dicha sustancia procede de los organismos de los que se alimentan los peces, su concentración varía, por tanto, con la dieta total; pero no se conoce con más detalle el origen preciso. Extractos de *Lutjanus* ciguato son letales a la dosis de 0,08 mg/g de animal testigo".

El mismo autor comenta que "un gran número de relaciones complicadas son una consecuencia fatal del desarrollo histórico, son neutras y persisten en tanto no representen un verdadero inconveniente para la supervivencia. Desde el punto de vista de una verdadera defensa estos recursos han sido verdaderamente inoperantes y lo único que se ha conseguido es aumentar el número de especies y retardar la tasa de renovación de sus poblaciones. Si esto es así, encontraremos una frecuencia de casos de defensa muy complicados en ecosistemas más maduros y áreas de clima constante. Así ocurre en realidad, y entre los peces tropicales se encuentran muchos más ejemplos de especies venenosas y de ejemplos de crípsis y mimetismo que entre los de aguas templadas. En la tabla que trae Backus según los datos compilados por Halstead, de 836 especies de animales marinos venenosos para el hombre, el 73% corresponden a mares tropicales y el 27% solamente a la más extensa área no tropical".

## 9. La distribución de la ictiofauna

Briggs (1974) dice que "la mayoría de nuestro conocimiento acerca de la distribución de los animales dentro de la parte oceánica de la biosfera es reciente, y comparado con lo que se conoce acerca de los ambientes terrestres, todavía muy fragmentario. . . el enorme tamaño del océano, la configuración tridimensional de la vida dentro de él, y la dificultad para hacer adecuadas observaciones en un hábitat relativamente hostil al hombre, han impedido la acumulación de datos necesarios".

Entre los precursores de la zoogeografía marina se cita a J. D. Dana, un geólogo que en 1853 propuso una división de las aguas en base a las líneas de medias mínimas de temperatura (isocrimas); a Edward Forbes, que en 1856 publicó un mapa de distribución de los organismos marinos, y a S. P. Woodward, que en el mismo año trató la distribución geográfica de los moluscos. Woodward usó por primera vez el nombre "Magallánico" con sentido zoogeográfico. Charles Darwin en general, y Albert Günther y David Starr Jordan en ictiología, consideraron también aspectos zoogeográficos.

Los trabajos más comprehensivos sobre zoogeografía marina son probablemente los de Sven Ekman, cuya *Tiergeographie des Meeres* (1935), traducida al inglés en 1953 ha sido desde su aparición el clásico en el tema, y la más reciente *Marine Zoogeography* de John C. Briggs (1974), que a pesar de las críticas de Rosen es un libro imprescindible.

A medida que se trataron los grupos de peces en relación con los grandes ambientes, aludimos al hecho que las zonas geográficas mejor definidas son las correspondientes a las plataformas continentales, que la fauna del mar abierto coincide en buena medida en su distribución con la de la plataforma, y que la mesopelágica lo hace a su vez con la epipelágica.

En las plataformas continentales, Briggs (1974) reconoce las siguientes divisiones:

### OCEANO TROPICAL

- Región Indopacífica occidental
- Región Pacífica oriental
- Región Atlántica occidental
- Región Atlántica oriental

## OCEANO MERIDIONAL

Región Sudaustraliana	
Región Neozelandesa septentrional	
Región Sudamericana occidental	Regiones templado <i>cálidas</i>
Región <i>Sudamericana oriental</i>	del Hemisferio Sur
Región Sudafricana	
Región <i>Sudamericana meridional</i>	
Región Tasmaniana	Regiones templado <i>frías</i>
Región Neozelandesa meridional	del Hemisferio Sur y regio-
Región Subantártica	nes antárticas
Región Antártica	

## OCEANO SEPTENTRIONAL

Región Atlántico mediterránea	
Región Carolina	Regiones templado <i>cálidas</i>
Región Californiana	del Hemisferio Norte
Región Japonesa	
Región Boreal atlántica occidental	
Región Boreal atlántica oriental	Regiones templado <i>frías</i> del
Región Boreal pacífica occidental	Hemisferio Norte y región
Región Boreal pacífica oriental	ártica
Región Ártica	

Como se ve, las regiones se han agrupado tomando en cuenta características básicas de la temperatura. Ya habíamos señalado que el agua en las regiones tropicales tiene una temperatura por encima de los 20°C, en las templado-cálidas de 20°C a 13 ó 10°C, en las templado-frías de 13 ó 10°C a 2°C y en las zonas árticas y antárticas de 2 a — 2°C, considerándose las medias del mes más frío del año.

Refiriéndose a las subdivisiones de las regiones tropicales, Briggs hace el siguiente comentario, que es extensible a cualquier región zoogeográfica: "Dentro de cada región tropical existen barreras menores para el flujo genético que, sobre períodos extensos de tiempo, han resultado en la formación de especies locales endémicas. En algunos lugares donde el endemismo se ha desarrollado en una extensión tal que la fauna ha tomado un carácter definitivamente provincial deben considerarse otras divisiones zoogeográficas".

El mismo autor señala que es muy difícil establecer un criterio objetivo, y propone que cuando el 10% o más de las especies de un área dada son endémicas, esa área sea considerada una provincia, criterio que sigue en su obra.

Si se consideran los trabajos de Cabrera (1951, 1971) sobre fitogeografía de la Argentina, podrá observarse que sus divisiones tienen un

carácter mucho más concreto y organizado. Los problemas de encontrar criterios adecuados para divisiones zoogeográficas en el medio marino, se reflejan en la gran cantidad de esquemas que se dan para las mismas áreas, y en la influencia que tienen las características del o los grupos animales que un autor considera como indicadores. Por otra parte, como se ha repetido muchas veces, ningún trabajo zoogeográfico puede ser mejor que la sistemática en la que está basado.

La zona que incluye las aguas argentinas corresponde en el esquema transcrito a las regiones *Sudamericana oriental* y *Sudamericana meridional*. En el concepto de Briggs, la región Sudamericana oriental, que pertenece a las regiones templado cálidas del Hemisferio Sur, tiene su límite meridional en el Río de la Plata, de modo que el Mar Argentino no entraría en ella. Este autor considera que la fauna comprendida entre Cabo Frío (Brasil) y el Río de la Plata es "menos conocida que la de cualquier área comparable del mundo"; una opinión semejante había dado Ekman (1953). Esta idea respecto a los peces era probablemente algo exagerada hace un quinquenio, ya que Fowler había publicado en 1941 una detallada lista de los peces marinos de Brasil. En el presente, una larga lista de contribuciones brasileras y de otro origen, de las que sólo citaremos respectivamente la de Figueiredo y Menezes (1978) y la de Roux (1973), permiten una visión bastante clara de la ictiofauna sudbrasileña.

En términos generales la fauna de peces al sur del Río de la Plata ha sido bastante estudiada (Capítulo 1), y una de las diferencias importantes con el trabajo de Briggs es que la mayoría de los autores que han trabajado en el Mar Argentino reconocen que hay un cambio faunístico importante a la altura de la península Valdez (entre 42° y 43°S), y que la fauna al norte de ese punto debe considerarse como templado cálida.

Puede observarse también, que el grupo de peces que Briggs señala como de más importancia en apoyo de la idea de una fauna templado cálida que se interrumpe a la altura del Río de la Plata, sobrepasa holgadamente este punto. Así las tres rayas más comunes de la provincia de Buenos Aires, *Raja agassizi*, *R. cyclophora* y *R. castelnaui* (Menni; 1973) y también *R. platana* llegan al menos hasta los 40°S; *Anchoa marinii* es relativamente común a los 38°S y *Branchiostoma platae* más al sur aún (M. García, com. pers.). Varios peces decididamente subtropicales como *Opisthonema oglinum*, *Polydactylus virginicus*, *P. oligodon*, *Alutera monoceros*, *Dactylopterus volitans* y *Conodon nobilis* se conocen de Mar del Plata (38°S), aunque son ocasionales (Cousseau y Bastida, 1976).

### **Ictiogeografía marina argentina**

López (1963, 1964) siguiendo ideas de Regan (1914) y de Ekman (1953), señala en el Atlántico sudoccidental dos provincias zoogeográ-

ficas (Fig. 60). Una *Provincia Magallánica* con un distrito *Surchileno* en el Pacífico y un distrito *Patagónico* en el Atlántico. Esta provincia, coincidentemente con Briggs, corresponde a aguas templado frías (región Sudamericana meridional de Briggs, en parte). Y una *Provincia Argentina*, de aguas templado cálidas, con dos distritos: *Bonaerense* y *Sudbrasileño*.

López indica que la provincia Magallánica abarca en el Atlántico casi la totalidad de la plataforma patagónica y gran parte de la provincia de Buenos Aires; se abre de la costa aproximadamente a los 42°S y continúa al norte aproximadamente hasta los 34°S, con poblaciones densas de peces demersales. Limita al Este con la corriente de Brasil. Los peces más característicos son los Nototheniidae y los Zoarcidae, con muchas especies comunes al Pacífico y al Atlántico. Norman (1937) registró 128 especies, de las cuales el 52% están confinadas a esta provincia, 39 rebasan a los distritos centrochileno y bonaerense, y de las 22 restantes, 7 se hallan también en Australia y Nueva Zelanda, 4 en Sudáfrica y 3 en la zona Antártica. Datos recientes sobre los zoárcidos, incluyendo nuevos géneros y especies pueden verse en Gosztonyi (1978).

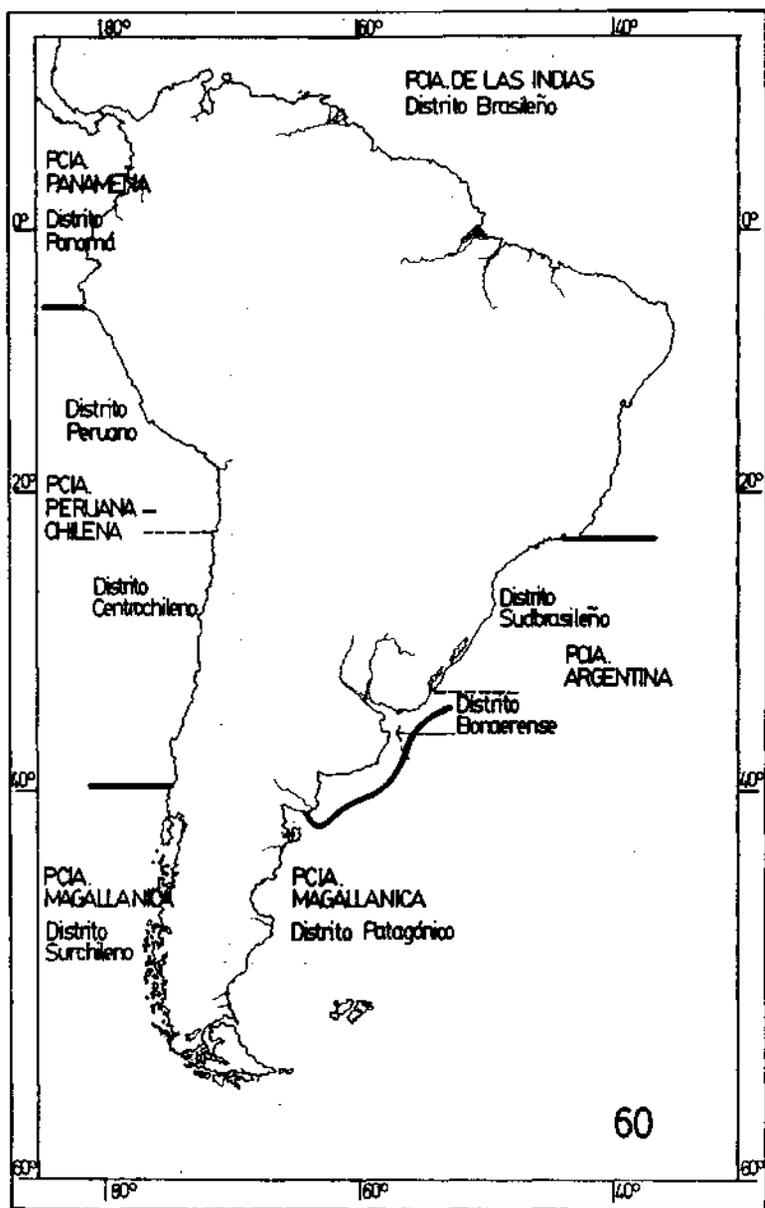
En el distrito patagónico los peces demersales más importantes según López son *Merluccius hubbsi*, *Genypterus blacodes*, *Micromesistius australis*, *Notothenia ramsayi*, *Dissostichus eleginoides*, *Iluoecotes fimbriatus*, *Squalus fernandinus*, *Raja doellojuradoi* y *R. flavirostris*.

El mismo autor señala como los peces superficiales costeros más característicos a *Sprattus fueguensis*, *Austroatherina smitti* y *Basilichthys nigricans*. Peces de aguas más cálidas alcanzan el distrito, como los *Pinguipes*, el mero, *Galeorhinus vitaminicus*, *Parona signata* y aun *Pomatomus saltatrix* registrada en el Golfo San Jorge.

Los peces magallánicos citados por Balech (1962, 1964) (Fig. 61) coinciden con los mencionados. Este autor se refiere también a especies de otros grupos que caracterizan la provincia, como las algas *Macrocystis pirifera* y *Durvillea* y su fauna asociada, los moluscos *Aulacomya magallánica* y *Brachydontes purpuratus*, el crustáceo *Lithodes antarcticus*, los equinodermos *Austrocidaris australis*, *Labidiaster radiosus*, *Ctenodiscus australis* y *Gorgonocephalus chilensis*. Es exclusiva de ella la tonina overa *Cephalorhynchus commersoni*.

Balech (1962) señala que el distrito Patagónico (considera también uno Fueguino al sur del estrecho de Magallanes) puede a su vez dividirse en una zona *Santacruceña* al sur de Cabo Blanco, a la que no entran formas del norte, y una *Chubutiana* a la que llegan especies como la anchoíta y el tiburón vitamínico; Cabo Blanco fue también considerado un límite zoogeográfico importante por Regan (1914).

Para López (1964) como indicamos, la región templado cálida en el Atlántico occidental incluye dos distritos: el *Sudbrasileño* y el *Bonaerense*, que constituyen la Provincia Argentina, según la denominación de Cooke.



Zoogeografía: Fig. 60.— división zoogeográfica del litoral sudamericano según López, 1963.

Esta provincia tiene pocas especies endémicas en las costas bonaerenses, y muchas son las que proceden o tienen su centro de dispersión en las aguas subtropicales brasileñas. La Provincia Argentina se extiende, para López, desde los 23°S (Río de Janeiro) a los 41°S (Golfo San Matías), con una separación entre los distritos, no muy precisa, hacia los 34°S.

La caracterización del distrito Sudbrasileño necesita ser revisada de acuerdo a los datos faunísticos recientes, pero la consideración de *Cynoscion virescens*, *C. petranus*, *Umbrina coroides* y *Sardinella allecia* como características de este distrito parece convincente, ya que son especies que no se encuentran en la Argentina.

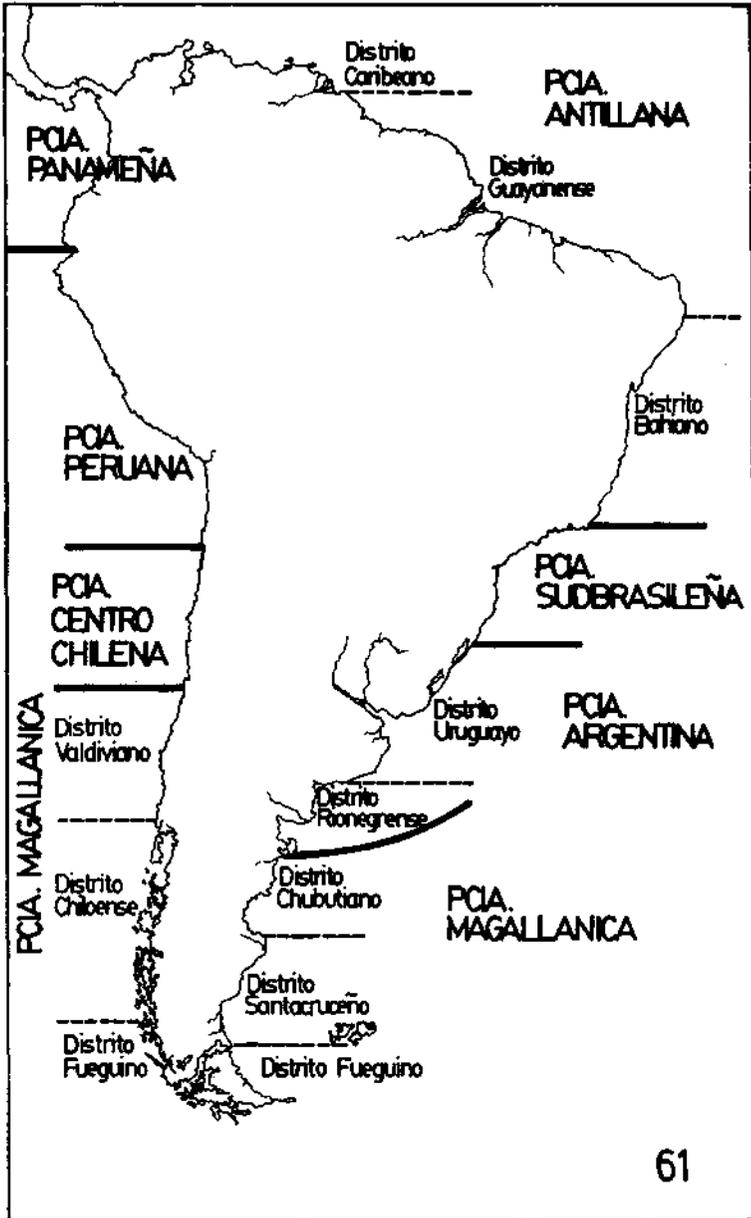
La delimitación del distrito Bonaerense es difícil, ya que las especies señaladas como indicadores zoogeográficos del mismo, a saber *Micropogonias opercularis* y *Cynoscion striatus*, se encuentran en el sur de Brasil (véase Menni, 1981 y García y Menni, 1982).

Independientemente de su valor zoogeográfico, las principales especies de superficie del distrito son, según López, *Engraulis anchoita*, *Scomber japonicus marplatensis* (ver Capítulo 13), *Austroatherina incisa*, *Parona signata* y la lisa; y de fondo *Cynoscion striatus*, *Micropogonias opercularis*, *Umbrina canosai*, *Galeorhinus vitaminicus*, *Sparuspagrus*, *Paralichthys brasiliensis* y *Squatina argentina*.

Balech (1964) también considera que el endemismo de la provincia Argentina es bajo, y dice que "entre los animales económica o biológicamente más importantes se cuentan *Artemesia longinaris*, *Hymenopnaeus muelleri*, *Platyxanthus crenulatus* (crustáceos), *Mytilus platensis*, *Mesodesma mactroides* (moluscos), *Engraulis anchoita*, *Urophycis brasiliensis*, *Cynoscion* y *Macrodon*; *Basilichthys bonaeriensis argentinensis* y *B. platensis*, algunas corvinas del género *Micropogonias* y el tiburón vitamínico. Menos importantes pero bastante características son *Calliostoma militaris*, *Drupa necocheana* y *Luidia quequenense* (moluscos). El delfín del Plata, *Pontoporia blainvillei*, parece exclusivo de esta provincia".

Para Balech, el límite septentrional de la provincia Argentina está mucho más al sur del señalado por López. Lo ubica a los 30-32°S, y considera dos distritos, *Uruguayo* y *Rionegrense*, con el límite a la altura de Puerto Quequén (38°30'S). Considera importantes los peces del sur que no sobrepasan esa latitud, como *Seriola punctata*, *Halaelurus bivius* y *Cetorhinus maximus*.

Kreffit (1968) ha señalado que en el talud hay un cambio entre la fauna subtropical y la magallánica entre los 36 y 37°S. Por debajo de la plataforma hasta los 500 m, entre los 32 y 36°S se encuentran pocas formas patagónicas, como *Merluccius hubbsi*, y gran número de formas de aguas cálidas como el tiburón nocturno *Hypoprion signatus*, *Torpedo puelcha*, *Physiculus kaupi*, *Ventrifossa occidentalis*, *Zenopsis conchifer* y *Polyprion americanus*. A mayor profundidad se hallan *Urophycis brasiliensis* (a 600 m a 36°30'S) y un Trichiuridae (600 m, 34°S).



Zoogeografía (cont.): Fig. 61.— división zoogeográfica del litoral sudamericano según Balech, 1954.

De los 600 a 1000 m se encuentra una comunidad semejante a la que hay en zonas cálidas de la plataforma en otras partes del mundo. Al lado de formas cosmopolitas como algunas especies de *Etmopterus* (Squalidae) y *Antimora* (Moridae), aparecen relictos como algunos Oreosomatidae y *Selacophidium* y algunos macrúridos.

La fauna arquibental (del talud) magallánica, hasta 1000 m, se diferencia de la de la Provincia Argentina fundamentalmente en que es muy pobre, ya que no hay formas stenobáticas. Se halló una *Laemonema*, *Coelorhynchus fasciatus* (300 a 800 m) que no es estrictamente magallánico y una especie de *Cottunculus*. *Macrourus holotrachys*, *Mancopsetta maculata* y *Dissotichus eleginoides* son euribáticas.

En la plataforma hay 11 tiburones y 7 rayas litorales que no se extienden al sur de la provincia Argentina, mientras que sólo un tiburón (*Halaehurus bivius*) es una forma típica del litoral magallánico. Esta forma y *Discopyge* provienen del Pacífico. Desde el norte entran a la provincia Magallánica dos especies de *Mustelus*, un *Squalus* del grupo "megalops", *Sympterygia acuta* y *S. bonapartei* y *Myliobatis goodei*. Por el contrario, *Raja doellojuradoi*, *Bathyraja multispinis*, *B. albomaculata* y otras, son típicamente magallánicas (Krefft, 1968).

Al considerar la distribución de una especie, puede ser útil tener en cuenta las siguientes consideraciones de Kesteven (1966): "La población de una especie en un momento dado, ocupa sólo parte de su rango, y ocupa más o menos del mismo, parcialmente de acuerdo a si en el momento de la observación es más o menos numerosa que en promedio. . . La relación entre el hábitat y la reproducción debe también ser considerada. . . Cada especie tiene un rango sobre el cual sus miembros pueden moverse, pero del cual, en un momento dado, ocupan sólo una parte; cuánto del rango es ocupado en un momento determinado depende en parte del tamaño de la población, pero éste, en promedio, depende del tamaño del hábitat".

## 10. Asociaciones de peces

Es una observación corriente en ecología, que determinados organismos ocupan simultáneamente un área común, sea ésto debido a una respuesta similar a los factores ambientales o a características biológicas comunes. Elementos de este tipo subyacen en la formación de las comunidades clásicas del dominio bentónico, o en la consideración de una fauna arrecifal, o del talud superior o estuarial.

Como ha señalado Mills (1969) "Resulta claro, a partir de discusiones históricas y ecológicas, que existe una variedad de conjuntos ecológicos complejos. Estos se dan en un rango que se extiende desde agregaciones débilmente integradas (o aun simple copresencia de especies independientemente distribuidas a lo largo de un continuo) a grupos altamente coadaptados en equilibrio con el clima y otros factores ambientales por largos períodos de tiempo".

En cuanto a la ictiofauna, como mostrará el comentario siguiente, es posible a veces considerar grupos de peces, asociaciones, que corresponden a divisiones razonablemente claras de un área geográfica, a características del fondo, a rangos determinados de profundidad o temperatura o a combinaciones de estos u otros parámetros.

Aparte de los peces que se encuentran en los arrecifes de coral, las asociaciones de peces marinos nunca se han estudiado de una manera tan detallada como las comunidades bentónicas de invertebrados (por ejemplo Petersen, 1914, 1915; Petersen y Jensen, 1911; Stephenson y Stephenson, 1949; Hedgpeth, 1957; Thorson, 1957). Puede verse también que los textos de ecología marina, cuando tratan comunidades, sólo esporádicamente se refieren a los peces o a otros grupos nectónicos (Moore, 1958; Hedgpeth, 1957; Pérès, 1961; Pérès y Deveze, 1963; Margalef, 1972, 1974). Los conjuntos clásicos de peces y los tipos ecológicos (Bertín, 1958; Marshall, 1971; Cervigón, 1972) están descritos en base a los hábitats, y se refieren principalmente a características adaptativas o autoecológicas.

Por otra parte, hay varios trabajos que tratan grupos de peces que se consideran recurrentes en el tiempo y espacialmente independientes de otros similares. Estos grupos son llamados indistintamente "comunidades" o "asociaciones". Lowe Mc Connell (1962) al tratar los peces de la plataforma continental de la Guayana Británica, describe cuatro zonas características, en base a la ictiofauna de cada una. La Zona I es descrita como la 'comunidad' de los "peces castaños", a saber rayas

y bagres; la Zona II corresponde a los "peces dorados" de la familia Sciaenidae; la Zona III a los "peces plateados" de las familias Carangidae y Pomadasyidae y la Zona IV comprende a los "peces rojos" de la familia Lutjanidae. Cada zona está caracterizada por un sedimento de fondo propio, condiciones particulares del agua y una determinada profundidad, y las características biológicas de los animales en cada una son distintas.

Day y Percy (1968) pudieron delimitar cuatro asociaciones de especies de peces bentónicos frente a la costa de Oregon "caracterizadas por dos o tres especies más abundantes, un rango de profundidad, y un tipo medio de sedimento".

Longhurst (1969) como resultado del análisis de los recursos de peces demersales del Golfo de Guinea, encuentra que hay un marcado acuerdo entre diferentes autores respecto a "como esta fauna está organizada en grupos recurrentes" y dice que dichos conjuntos son mejor definidos en base a un criterio biocenológico, que tomando en cuenta los biotopos, ya que esto permite trabajar con las capturas comerciales sin necesidad de los datos oceanográficos. Longhurst reconoce seis 'comunidades' de peces: A, la comunidad de Sciaenidae; B, la de especies euribáticas relacionadas con la termoclina; C, la comunidad de Lutjanidae; D, la comunidad de Sparidae, que comprende un subgrupo costero y otro de aguas profundas; E, la comunidad de la plataforma continental profunda y F, la del talud continental. Para establecer estas agrupaciones, usa el método de análisis de grupos recurrentes de Fager.

Ebeling *et al.* (1970) llevaron a cabo un detallado análisis de los grupos ecológicos de peces de aguas profundas frente a California usando métodos de taxonomía numérica, y hallaron que las especies pueden agruparse por su distribución (en mesopelágicas superiores, medias y profundas y batipelágicas), por su origen (subtropicales, transicionales, etc.) y por su abundancia relativa.

Menni y Gosztonyi (1982) aplicaron métodos de taxonomía numérica en el análisis de la distribución de 65 especies de peces bentónicos y demersales de la Argentina. Pudieron delimitar cuatro asociaciones o grupos de especies, a saber un Grupo I de "Fauna bonaerense", un Grupo II de "Fauna magallánica", un Grupo III que denominaron "Fauna mixta de la plataforma interna" y un Grupo IV de "Especies de amplia distribución". En base a la ictiofauna pudieron caracterizar cinco áreas geográficas en cada una de las cuales predominaba una de las asociaciones o grupos definidos. En el Area I, con una temperatura de 11,5 a 13,5°C se hallaron casi exclusivamente especies del Grupo I; en el Area B, con una temperatura de 8 a 10,5°C predominaron las especies del Grupo III; las del Grupo II predominaban en el Area D, y las del Grupo IV se repartían más o menos homogéneamente entre todas las áreas, pero eran más comunes en las áreas B y C.

Los autores pudieron demostrar que las asociaciones eran reconocibles a través de diez años de intervalo.

# 11.

## Aspectos sociales de la conducta en peces

Quizá la necesidad de estudiar los organismos desde el punto de vista global que llamamos sociológico, proviene del hecho que el comportamiento o los fenómenos que se producen a partir del agregamiento de varios miembros de una especie determinada, son diferentes de los que se observan en los individuos o parejas.

Eibl-Eibesfeldt (1974) ha señalado que "Las especies socialmente indiferentes forman agrupaciones ocasionales cuando (los individuos) se hallan reunidos por una meta común, como por ejemplo, un lugar favorable para pasar la noche. Pero sólo se forman verdaderos grupos cuando los animales son atraídos por sus congéneres, es decir cuando existe una atracción social".

En general basta con que posean cualquier tipo de señal que atraiga a los demás individuos, como por ejemplo un olor, un canto o un desencadenante óptico. Señales sencillas de esta clase mantienen reunidos a los cardúmenes.

Al tratar este tema es necesario considerar algunos conceptos previos. La definición de sociedad, como ocurre en zoología con la de comunidad, ha sido propuesta en muy diversas variantes y desde ópticas disímiles. Altmann (1965) define una sociedad en términos de comunicación, como ". . . una agregación de individuos conespecíficos, que se intercomunican socialmente, limitada por fronteras de comunicación menos frecuente". Wynne-Edwards la define como "Un grupo de individuos que compiten por premios convencionales con medios convencionales". La importancia e influencia de esta definición, y de otras, en etología, ha sido magistralmente analizada por Ardrey (1979).

Wilson (1975) provee las siguientes definiciones. Una *sociedad* es un grupo de individuos pertenecientes a la misma especie y organizados de una manera cooperativa. Fenómenos menores como la *agregación*, la *conducta sexual* y la *territorialidad*, son propiedades de las verdaderas sociedades, y son, correctamente, tratadas como *conductas sociales*.

Un par de animales en cortejo o un grupo de machos en pelea territorial, señala Wilson, no son sociedades; pero una bandada de aves, una manada de lobos o una manga de langostas son buenos ejemplos de sociedades elementales.

Una *agregación* es un grupo de individuos de la misma especie, compuesto de más de una pareja o familia, reunidos en el mismo lugar pero no organizados internamente de una manera cooperativa. Las congregaciones de invierno de las cascabeles pueden, por ejemplo, proveer protección superior para sus miembros, pero a menos que estén organizadas por alguna conducta distinta que la mutua atracción, son mejor clasificadas como agregaciones que como verdaderas sociedades.

La palabra *grupo*, de contenido amplísimo, es útil para designar cualquier agregación, o clase de sociedad, o parte de una sociedad. Por ejemplo, se ha usado para designar subconjuntos o unidades jerárquicas de una sociedad de babuinos, donde son *grupos* la tropa, la banda, parejas de machos, una familia.

Eibl-Eibesfeldt (1974) dice que "si los animales se reúnen por una atracción social, sin que, como consecuencia, se desarrolle el vínculo del conocimiento individual, se trata de *grupos anónimos* en el sentido de Kramer". Pueden ser abiertos o cerrados. Un congénere siempre se puede unir a un grupo anónimo abierto. En lo que se refiere al grupo, los distintos animales son intercambiables.

El cardumen constituye un ejemplo de este tipo de grupo, que se mantiene unido por señales sencillas típicas de la especie. Los cardúmenes de *Phoxinus* sólo admiten a nuevos individuos de la especie cuando la diferencia entre su tamaño y el promedio de los individuos del cardumen no excede un centímetro. Los apartados del cardumen muestran una clara apetencia por encontrar de nuevo un cardumen de su misma especie.

## Cardumen

Se considera que el estudio de la formación de cardúmenes con un criterio biológico objetivo, comenzó en 1927 cuando Albert Parr postuló que los cardúmenes "resultan del balance entre la atracción y repulsión mutua de los peces, basadas en la percepción visual".

Las especies difieren en el grado en que son impulsadas a formar cardúmenes y en la forma de agregarse. Parr reconoció que estaba frente a un fenómeno adaptativo.

Radakov (1973) ha definido un cardumen como "un grupo temporario de individuos, normalmente de la misma especie, todos los cuales están en la misma fase de su ciclo vital, que mantienen activamente contacto mutuo, y que manifiestan, o pueden manifestar en cualquier momento, acciones organizadas que son, en general, biológicamente útiles para todos los miembros del grupo".

En los cardúmenes no hay sistemas de dominancia, o son demasiado débiles como para influenciar la dinámica total del cardumen. No hay, incluso, un liderazgo consistente. Cuando el cardumen gira a un lado u otro, los individuos que ocupaban el flanco asumen el encabezamiento.

El tamaño medio de un cardumen varía de acuerdo al espaciamiento de sus miembros, su velocidad media y su forma tridimensional. Varios autores han observado que aunque los peces se alinean con mucha precisión cuando el grupo se mueve, se distribuyen más al azar cuando se alimentan. La disposición cambia de diversas formas cuando son atacados. El espaciamiento está determinado en gran medida por la distancia adecuada para que la turbulencia producida por cada ejemplar no perturbe a los otros. Pero suelen formar grupos en que se tocan, sobre todo cuando son atacados.

Gran cantidad de experimentos han probado que la orientación de los peces individuales en el cardumen es primariamente visual, pero hay un cierto factor de aprendizaje y reotactismo.

Peterman (1971) ha considerado que la coloración particular de alguna parte del cuerpo, en peces de coral, puede servir para coordinar movimientos intraespecíficos como la formación de cardumen y la alimentación. Trabajando en las Bahamas, este autor encontró que 13 de 14 especies que forman cardúmenes nadan con una parte conspicua en movimiento (en el caso de *Pomacanthus arcuatus* pectorales amarillas contra cuerpo gris), lo que hace a las señales visuales más dinámicas.

Ocasionalmente los cardúmenes muestran cierta estructuración geométrica en la que los peces de diferentes posiciones se comportan de formas distintas. Las formas que adopta un cardumen de lisas en el Golfo de Méjico han sido explicadas en función de un gradiente de oxígeno disuelto a lo largo del área cubierta por el cardumen.

Al norte de Bimini, en las Bahamas, se ha observado formación ocasional de cardúmenes muy compactos de *Haemulon plumieri* cuando los animales deben abandonar un área adecuada y trasladarse a otra. En aguas de una profundidad de 4 m los animales forman masas de 4-5 m de longitud por 3-4 m de ancho y 2 m de altura (McLean y Herrnkind, 1971).

Cuando se analizan los peces que forman cardúmenes, una de las consideraciones evidentes es que no deben estar sujetos a territorios. Tienen potencialidad para que se manifieste la tendencia a formar cardúmenes las especies que viven en aguas abiertas y que se mueven oportunísticamente de un lado a otro. Es llamativo que también se da la situación inversa, como en *Gasterosteus*, que dispersa sus cardúmenes al comenzar la época de cría, cuando se hacen territoriales.

De todas maneras, es probable que no haya un único factor que lleve a la formación de cardúmenes. Se ha indicado que es un fenómeno altamente ecléctico que se ha originado independientemente en numerosos grupos filogenéticamente distintos. Alrededor de 2000 especies de peces marinos participan de este fenómeno. La mayoría pertenece a los tres órdenes más importantes o más abundantes del mar, los Clupeiformes, Mugiliformes y Perciformes.

Cervigón (1972) dice que muchas especies de lo que él llama el medio pelágico oceánico, "es frecuente que se reúnan en compactos

cardúmenes y efectúen migraciones especialmente relacionadas con la reproducción, como la efectuada por *Thunnus thynnus* que en determinadas épocas atraviesa masivamente el estrecho de Gibraltar para realizar la puesta en el Mediterráneo, retornando posteriormente en pequeños grupos o solitarios".

Margalef (1974) ha mencionado que fenómenos de agrupación están asociados con frecuencia a la migración y agrega que "quizá también los peces se congregan en vísperas de migrar".

En algunos casos, la relación entre la formación de cardúmenes y algún estímulo externo es notable. Los Teuthididae *Siganus rostratus* y *S. spinus* nadan en determinados meses del año sobre los arrecifes de la isla de Guam; la época de formación de cardúmenes es predecible, y ocurre a más o menos dos días del tercer cuarto de luna de dichos meses (Tsuda y Bryan, 1973).

Margalef (1972) trata la formación de cardúmenes relacionándola con el tema de la reproducción y diferencias en la renovación de biomasa. Después de mencionar que "el número de descendientes está muy relacionado con el grado de protección del que gozan en su temprana vida" dice: "precisamente se ha querido ver un medio de defensa en la propensión a formar bancos o cardúmenes. La probabilidad que tiene un depredador de encontrar un cardumen es menor que si fueran desperdigados los peces que lo forman, y además, al formar cardúmenes, el o los depredadores sólo pueden consumir una fracción del grupo. El problema desde el punto de vista matemático, es análogo al de optimizar las condiciones con que enviar buques en convoyes que pueden ser atacados por submarinos enemigos. Aunque existen numerosos puntos dudosos, se puede pensar que la formación de cardúmenes puede tener alguna ventaja defensiva, que se suma al aumento de la capacidad exploratoria de los microfagos".

Lagler *et al.* (1962) en el mismo sentido, dicen que "Entre los peces de una especie que forma cardúmenes, así como en agregaciones de varias especies en un ambiente común, los individuos que no se están alimentando pueden ser inducidos a hacerlo por el descubrimiento de alimento por un individuo. De hecho se ha sugerido que un valor adaptativo del hábito de formar cardúmenes es facilitar la alimentación". Los mismos autores señalan que "las especies de peces tienen diferentes formas de agruparse. Algunos, como los predadores que se desplazan pueden ser relativamente solitarios y estar agrupados al azar. En esas especies no gregarias, el crecimiento y supervivencia son mayores a medida que la densidad de la población es menor. En especies gregarias como las sardinas (*Clupea*) o las lisas (*Mugil*), la distribución en una población se da típicamente en cardúmenes, pequeños o grandes. La densidad de los grupos puede favorecer la supervivencia y ser necesaria para la reproducción".

Wilson (1975) trata los cardúmenes en relación a los siguientes temas:

- a) la organización social
- b) la defensa contra los predadores
- c) el incremento de eficiencia en la alimentación
- d) los determinantes del tamaño del grupo

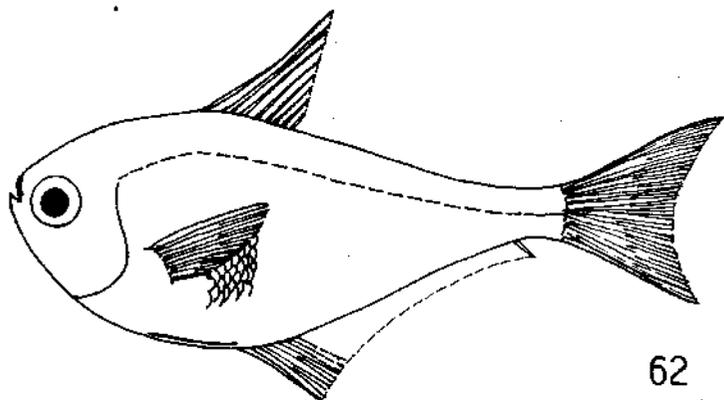
Respecto al punto a) resume como sigue algunos aspectos interesantes de la organización social de los poikiloterms: "los peces (junto con anfibios y reptiles) son sofisticados en algunos de los elementos de su organización social, pero no en la forma en que esos elementos se agrupan. En *territorialidad*, *cortejo* y *cuidados parentales* los poikiloterms están en el mismo nivel que mamíferos y aves, y varias de sus especies han servido de clave en investigaciones de campo y laboratorio. Pero por alguna razón, probablemente falta de inteligencia, no han evolucionado hacia grupos de cría cooperativos de la clase de los que constituyen los bloques con que están construidas las sociedades de mamíferos, y probablemente por razones genéticas, no han formado sociedades del tipo de las de los insectos sociales".

Wilson señala que los cardúmenes tienen características únicas que recién comienzan a apreciarse; que en cierto sentido, el cardumen es sociabilidad en un medio físico nuevo, que hace a la geometría tridimensional importante por primera vez en la organización social.

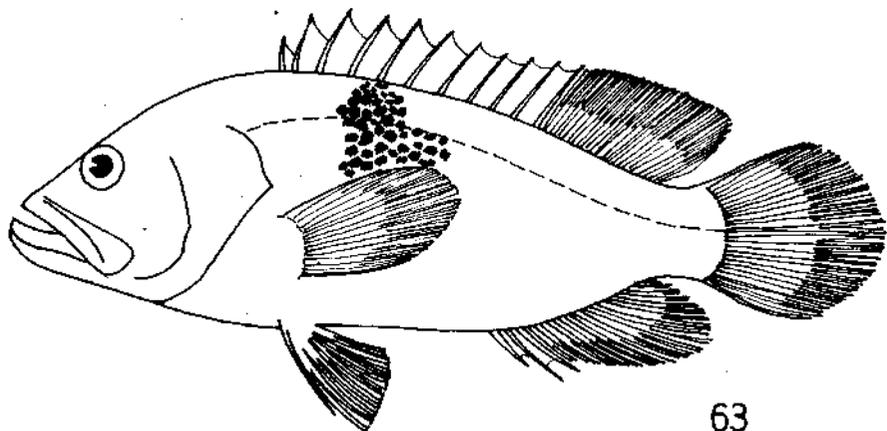
Respecto al punto b), Eibl-Eibesfeldt (1974) señala que para protegerse contra los predadores, muchos peces y aves forman cardúmenes o bandadas, y los mamíferos mayores de las sabanas, poco protegidos por la configuración de ésta, se reúnen en grupo. Estas agregaciones, cuya finalidad es la propia protección pueden ser temporales (grupos migratorios, cardúmenes de peces juveniles) o durar toda la vida como los cardúmenes de arenques. En los cardúmenes cada uno de los individuos está protegido por el efecto de confusión.

El resultado del movimiento centrípeto que lleva a la formación de manadas es, según el mismo autor, la forma visualmente más impresionante de conducta social, pero la menos organizada. Señala que dichos movimientos generan no sólo manadas de bóvidos sino también cardúmenes de peces y calamares, diversas bandadas de aves y muchas otras clases de grupos móviles elementales y asociaciones de nidificación. Algunos autores han postulado que movimientos de grupo especiales han evolucionado para evadir el ataque de predadores, pero es difícil saber si no resultan de maniobras individuales.

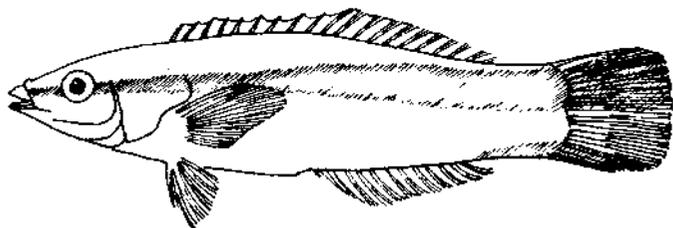
Una variante de la "estrategia de manada", que Wilson califica de "egoísta", es la utilización de un "protector" que consume parte de la población, pero lo compensa excluyendo a otros predadores. *Pempheris oualensis* (Fig. 62), un pez ampliamente repartido en arrecifes de coral, forma cardúmenes de centenares o miles de animales que se protegen durante el día en cavidades, cavernas y pasajes de los arrecifes. Algunos peces predadores, especialmente el serránido *Cephalopholis argus* (Fig. 63), comparte estos escondites alimentándose de *los Pempheris* en cantidad limitada. Como señala Wilson, desde que el predador es territo-



62



63



64

**Aspectos sociales de la conducta:** Fig. 62.— *Pempheris oualensis* (160 mm); Fig. 63.— *Cephalopholis argus* (250 mm); Fig. 64.— pez limpiador, *Labroides dimidiatus* (50 mm).

rial, los *Pempheris* ganan en alguna medida al formar el cardumen, restringiendo así su exposición durante el día a uno o unos pocos enemigos. Saturando al predador con mayor cantidad de la que puede consumir, los miembros individuales son favorecidos con un incremento en su posibilidad de supervivencia.

En relación al punto c) se ha observado que algunos peces predadores cazan también en cardúmenes, y se los ha observado rodear grupos de peces más pequeños y dirigirlos a espacios estrechos (Eibl-Eibesfeldt, 1972). Pero Wilson (1975) estima que si allí hay algún tipo de cooperación, está lejos de la que se observa en *Orcinus orea*. Se ha mencionado que cuando hay escasez de alimento, los renacuajos forman cardúmenes semejantes a los de los peces.

Respecto al punto d) se ha señalado que acerca de las desventajas del tamaño excesivo de los cardúmenes sólo puede especularse. A medida que el tamaño de los mismos aumenta, su demanda de energía se incrementa directamente con el volumen ocupado, pero la tasa de adquisición de energía se incrementa con la superficie externa de la formación. La demanda es proporcional al cubo del diámetro del cardumen y la entrada proporcional al cuadrado. Hay otra desventaja potencial del aumento de tamaño. Las agrupaciones normales hace que los peces sean hallados menos a menudo por los predadores, pero si los cardúmenes se hicieran muy grandes, éstos tendrían un fuerte incentivo para seguirlos continuamente y para desarrollar orientación especial y otros métodos de conducta para mantenerse cerca (Wilson, 1975).

Por último debe mencionarse que Marshall (1971) ha llamado la atención sobre el trabajo de Nieuwenhuys (1962), quien sostiene que existen en los teleósteos un centro, no olfatorio, en el *pallium*, y conexiones entre el *pallium* y partes más caudales del cerebro, a las que considera involucradas en "iniciativa", formación de cardúmenes, conducta reproductiva y otras actividades.

## **Territorialidad**

Margalef (1974) señala que el territorialismo, como las coloraciones aposemáticas y miméticas, utiliza la capacidad de adiestramiento de los animales para reducir la cantidad de conflictos entre los individuos. Dice también que "Entre los peces existen numerosos territorialistas, especialmente en los arrecifes (*Poxnacentrus* etc.) aunque no exclusivamente en ellos (*Blennius* por ejemplo); también las truchas se guardan cierta distancia". Indica, además, que se comprende que son especies de sustratos estables, rocosos, ya que no tiene sentido organizar territorios en ambientes inestables o con pocas referencias o accidentes.

Del comentario inicial de Wilson (1975) sobre territorialidad y temas conexos, podría deducirse que la referencia a puntos fijos en el espacio requiere una conciencia al menos rudimentaria de la individua-

lidad. Justamente este autor pone al plancton como ejemplo de animales que carecen de dominancia o posición espacial de algún tipo.

Este autor define al *territorio* como "un área ocupada más o menos exclusivamente por un animal o un grupo de animales por medio del rechazo (de los demás) a través de una defensa abierta o advertencia". Simplemente como "un área defendida" lo definió Noble en 1938.

La conducta territorial, como dice Clarke (1970), se conoce en toda clase de vertebrados, más frecuentemente en peces y aves, y ha sido mencionada para varios invertebrados. La extensión de los territorios (Margalef, 1974) es variable, y dentro de un grupo guarda relación con el tamaño del animal, concretamente con una potencia del peso no muy alejada de la unidad. Es de 1 a 5 metros cuadrados en ciertos peces (*Pomacentrus*, *Hypsipops*) (Fig. 65), de 9 a 18 metros cuadrados en truchas y mayor en vertebrados superiores.

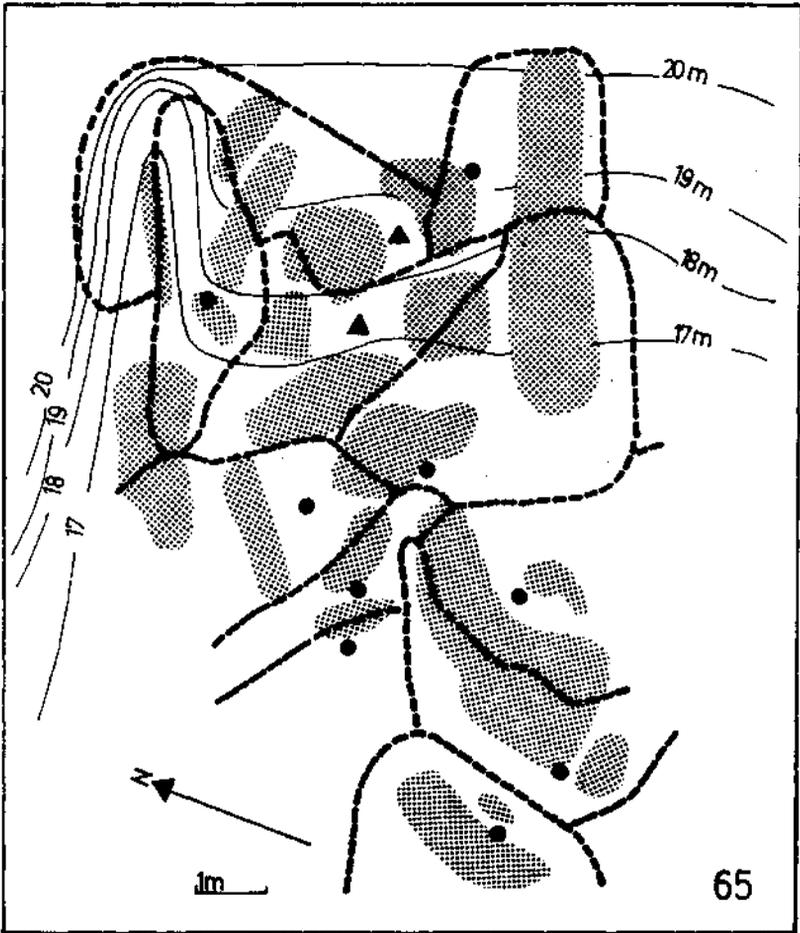
Conceptos relacionados con los de territorio son los de *ámbito total* (total range) definido como "el área completa cubierta por un animal individual durante su vida"; el *ámbito del hogar* (home range) que es "el área que un animal conoce detalladamente y que habitualmente recorre" y el *área central* (core área) de uso muy intenso dentro del ámbito del hogar, como los dormitorios de coatíes o babuinos (según Wilson, 1975).

Las definiciones aquí transcritas, así como los fenómenos relacionados, son susceptibles de un análisis mucho más detallado, sobre el que pueden consultarse los trabajos citados. Se utilizan acá sólo como fondo sobre el cual tratar algunos aspectos sociales de la ictiofauna.

La existencia de "ámbitos del hogar" ha sido demostrada en varias especies de peces, tanto de agua dulce como marinos. En un pez de arrecife de coral de la familia Pomacentridae, *Dascyllus aruanus*, Sale (1971) ha hallado una extrema limitación del área cubierta por el animal, del orden del metro alrededor de determinadas ramas de coral. Como el pez es agresivo y parece presentarse en grupos ordenados jerárquicamente, quizá la permanencia de los animales en áreas restringidas favorezca el mantenimiento de una estructura social estable. Esta conducta es facilitada porque la especie es planctófaga de manera que el flujo normal del agua repone el alimento.

Eibl-Eibesfeldt (1974) en su *Etología* trata la territorialidad dentro del tema más amplio de la agresión intraespecífica. Señala que a partir de los trabajos de Howard (1920) sobre aves, "sabemos que muchos animales se defienden contra los congéneres y limitan de una forma determinada una parte de su habitat". Wilson comparte este criterio, aunque menciona que la demarcación y defensa de territorios por las aves fue observada por Aristóteles y Plinio.

Smith y Tyler (1972) dicen que "El número de individuos que pueden vivir juntos en un volumen de espacio dado, depende de la cantidad de microhábitats disponible, el tamaño de los ámbitos del hogar de cada uno, y la extensión en que un espacio puede ser compartido por indivi-



Aspectos sociales de la conducta (cont.): Fig. 65.— mapa de los territorios de once garibaldis, *Hypsypops rubicunda*; las líneas quebradas definen los límites del movimiento de cada pez, las zonas sombreadas corresponden a rocas de 0,50 m de alto, las líneas de contorno están en metros. Los círculos indican los sitios de nidificación de nueve machos, los triángulos los huecos de refugio de otros dos individuos (según Clarke, 1970).

dúos de la misma o diferente especie. Los peces que forman agregaciones pueden alcanzar una mayor densidad que las especies fuertemente territoriales, que deben mantener una relación espacial fija. La territorialidad. . . se encuentra en los peces en diverso grado".

Eibl-Eibesfeldt dice que "el territorio puede pertenecer a un solo animal que no permita la entrada a ningún congénere o a ninguno de

su mismo sexo; pero también puede pertenecer a todo un grupo, que lo defiende contra los congéneres no pertenecientes al grupo". Dice también que "el comportamiento territorial asegura a un animal o a un grupo un lugar para vivir o esconderse". En relación con esto puede señalarse que el elemento defendido a través del comportamiento territorial varía. En muchas aves asegura una provisión adecuada de alimento., pero el autor citado menciona que "los peces anémona no defienden sus anémonas como un lugar para alimentarse sino como un lugar seguro, y lo mismo ocurre con otros peces de arrecife".

Clarke (1970) señala que la sociedad territorial en el garibaldi, *Hypsypops rubicunda*, un Pomacentridae, sólo se establece cuando los machos se asocian con, y defienden un sitio permanente para reproducirse (Fig. 65). Se conoce la evolución del comportamiento territorial en varias especies de la familia, y en todas ellas la relación entre la territorialidad y la protección de un lugar de reproducción es clara; muchas de estas especies sólo defienden el territorio en época de cría y en ello parece influir su régimen planctófago; en *H. rubicunda*, que tiene una dieta de animales bentónicos la conducta territorial se dirige también a la defensa de una zona de alimentación y abrigo.

Entre los ejemplos de conducta territorial en que la función primaria de esa conducta ha sido bien establecida, Wilson (1975) menciona varios peces, a saber las llamadas anguilas de jardín, *Gorgasia sillneri* (Congridae) que protegen el alimento; un pez de arrecife, *Pomacentrus flavicauda* que protege alimento y refugio; los machos de otro pez de arrecife, *Abudefduf zonatus* que protegen los sitios de puesta y el garibaldi recién citado, *H. rubicunda* que defiende el alimento y el lugar de nidificación. Otra especie de *Abudefduf*, *A. leucozona* protege pequeñas áreas cuya distribución puede verse en Eibl-Eibesfeldt (1974, Fig. 210).

La mayoría de los autores señala que el comportamiento territorial posibilita que los animales se distribuyen de manera más uniforme y evita la sobreexplotación de un lugar.

Como ejemplo de una especie típicamente territorial, Wilson (1975) toma a *Chaenopsis ocellata*, un blénido de aguas costeras del sur de Florida y Cuba. Este pez muestra algunas de las características que los zoólogos consideran más generales de la conducta agresiva, en particular la territorial. En la lucha de dos machos de esta especie puede observarse que la conducta territorial:

- a) está más desarrollada en los machos adultos;
- b) que hay un área, claramente delimitada dentro de la cual cada macho ataca a los intrusos de la misma especie, especialmente a otros machos adultos;
- c) el macho residente normalmente gana;
- d) algunas de las conductas más elaboradas y conspicuas de la especie se dan en este contexto;

- e) el animal adopta posturas que lo hacen aparecer de mayor tamaño y más peligroso;
- f) la lucha es ritual, es decir, termina sin daños reales para los oponentes.

Los machos no desafían a las hembras que se acercan a su territorio, lo que es probablemente un preludeo al cortejo.

Unos pocos animales sociales no mantienen ninguna distancia entre sí. La lisa rayada, *Mugil cephalus*, por ejemplo, nada en recipientes estrechos con sus cuerpos tocándose repetidamente.

En su estudio de *Pomacentrus flavicauda*, un pez de la Gran Barrera de Australia, Low (1971) nota que cada territorio cubre una clase particular de interfase de arena y coral, en la que se encuentran grietas de refugio y una adecuada provisión de algas. El pez aparentemente nunca deja ese lugar, y no ataca a ningún rival de su especie, sino a cualquier intruso que corresponda a una especie comedora de algas. Los no herbívoros son ignorados. Cuando un *P. flavicauda* residente fue removido por Low, comedores de algas de diferentes especies ingresaron al territorio vacante. Wilson indica también que "teóricamente, la existencia de competidores por la alimentación, de otras especies, reduciría la densidad de alimento y forzaría a los individuos a expandir su territorio en orden a cosechar la misma cantidad de energía. Cuanto más alto es el número de especies competidoras, mayor es el tamaño expectable del territorio medio, en la medida que el territorio es plástico, y otros factores, como diferencia de habitat, sean tomados en cuenta".

Wilson (1975) completando criterios de otros autores, considera cinco tipos de territorio. Los peces aparecen como ejemplo del tipo A, que se define como una gran área defendida dentro de la cual se hallan refugios y se llevan a cabo cortejo, nidificación y búsqueda de comida; se encuentra con mucha frecuencia entre especies de peces bentónicos. El tipo E corresponde a gallineros y refugios; una gran variedad de peces defienden retiros o refugios de los cuales se aventuran a salir periódicamente para comer.

El caso de *Rhodeus amarus*, un pez de agua dulce que pone sus huevos en la cavidad del manto de bivalvos del género *Anodonta*, es puesto como ejemplo de territorio flotante en oposición a territorio fijo; cada vez que la almeja se mueve, el territorio del pez se mueve con él. El *Rhodeus* limita sus peleas sexuales a la vecindad del bivalvo (Tinbergen, 1969).

Magnuson y Gooding (1971) señalan que el pez piloto considera al tiburón como un territorio móvil, y que la ventaja más significativa que obtiene de la asociación es que se protege de la predación.

Aunque Ardrey (1979) al enfatizar la naturaleza indirecta de la competencia ha dicho que "un territorio, por ejemplo, no puede darse en la Naturaleza; sólo existe en la mente del animal", es curioso el caso de *Tilapia mossambica*, una especie de agua dulce en la que los machos forman territorios hexagonales sin dejar espacios libres; las figuras se

distinguen perfectamente ya que los límites están formados por crestas elevadas de arena.

### Jerarquías en teleósteos

Wilson (1975) comenta que muchas clases de peces muestran una fácil transición entre la defensa territorial y la formación de órdenes de dominancia y que los que normalmente viven en cardúmenes no se organizan en jerarquías, al menos no en jerarquías basadas en conocimiento individual.

Según el mismo autor, la conducta de dominio es análoga a la conducta territorial, diferenciándose en que los miembros de un grupo de animales agresivamente organizado coexisten dentro de un territorio. El *orden de dominancia* o jerarquía social, es el conjunto de relaciones de agresión-sumisión que hay entre estos animales.

La *dominancia* puede definirse (Wilson, 1975) como "la supremacía de un miembro de un grupo sobre otro miembro del mismo, en relación al acceso al alimento, a la pareja, despliegue, dormidero o cualquier otro requisito que se agrega a la adecuación genética del individuo dominante".

Se cita al pez *Lepomis cyanelus* como un organismo en el que el rango de un individuo está determinado por la victoria o derrota en encuentros previos. El rango le permite dominar un espacio determinado. Se han citado también ejemplos de dominancia en *Xiphophorus* y *Poeciliopsis* y en cardúmenes mixtos de tres especies de *Cichlaurus* (los tres, géneros de agua dulce).

A pesar de estos ejemplos, Wilson cita a los peces como la única excepción en un modelo de incremento de fenómenos de dominancia en función de la sociabilidad o de la densidad poblacional; por tomar un caso, cuando el salmón (*Salmo salar*) o la trucha (*Salmo trutta*) son mezclados en grupos suficientes como para perturbar la conducta territorial, no se jerarquizan sino que forman cardúmenes.

La misma transición aparece en poblaciones naturales apiñadas del "ayu" (*Plecoglossus altivelis*), un salmónido japonés. *Gymnotus carapo* (agua dulce) presenta una conducta inversa a la de los demás vertebrados, mostrando jerarquías de dominancia en bajas densidades y territorios en las altas (Black-Clewort, 1970).

La siguiente descripción de Robertson (1972) de la organización social de *Labroides dimidiatus* (Fig. 64), un lábrido de la Gran Barrera de coral, se refiere a territorialidad y dominancia: "La unidad social básica es un macho con un harén de normalmente tres a seis hembras maduras y varios individuos inmaduros que viven dentro del territorio del macho. . . Todos los individuos exhiben territorialidad, pero su expresión varía con la edad y el sexo. El individuo mayor, más viejo, es el macho, que domina a todas las hembras del grupo. Las hembras mayores y más

viejas del grupo dominan a las más pequeñas, lo que normalmente resulta en una jerarquía lineal de dominio. De esta manera la territorialidad sólo se expresa totalmente en los machos y es dirigida principalmente hacia otros machos. Corrientemente hay una hembra dominante en cada grupo, pero a veces dos hembras de igual tamaño son codominantes y pueden defender exitosamente sus territorios una contra la otra. La hembra dominante vive en el centro del territorio del macho con las demás repartidas alrededor. El macho es socialmente muy activo. Hace frecuentes excursiones a través de su territorio tanto a las áreas de alimentación de las hembras como a puntos del borde del territorio donde puede encontrar a machos vecinos. Durante estas excursiones, el macho se alimenta en las áreas de las hembras iniciando activamente encuentros agresivos con ellas y otros individuos. Las hembras, por otro lado, son más sedentarias y pasivas".

### **Cambios en la proporción sexual**

Wilson (1975) ha llamado la atención sobre el hecho que en unas pocas especies la razón entre individuos de cada sexo está estabilizada por la capacidad de los animales para cambiar de sexo como respuesta a los cambios de status social o sexual. La posibilidad de cambios de sexo se conoce en varias especies de peces tropicales de las familias Labridae, Scaridae y Serranidae. En el recién citado trabajo de Robertson (1972) sobre *Labroides dimidiatus* se trata el tema como sigue: "Frecuentemente hay reversión sexual como parte de la reorganización del grupo subsecuentemente a la muerte del macho. El éxito de una reversión depende tanto de presiones sociales intergrupales como intragrupalas. La presión social intragrupal toma la forma de invasión territorial e intentos de usurpación por los machos vecinos, y si estas presiones son resistidas con éxito por la hembra dominante, ella cambia de sexo. Grupos con hembras codominantes a veces se dividen cuando ambas se transforman en machos. . . Cinco reversiones no estuvieron asociadas con muerte del macho" sino que se transformaron en tales hembras dominantes y subdominantes establecidas en áreas alejadas de las controladas por el macho dominante. Respecto al significado biológico de este proceso, Robertson apoya la idea de que el mismo provee una ventaja genética, ya que las hembras de cada grupo sólo procrean con el macho dominante, cuyo genotipo "es el mejor adaptado a las condiciones locales debido a que él deriva de la hembra más vieja del grupo".

### **El comportamiento de los tiburones**

Los tiburones, por su tamaño, su agresividad, y quizá por la convicción que transmiten de estar perfectamente adaptados a su medio,

han sido siempre un grupo llamativo. Puede decirse, sin embargo, que los aspectos más sofisticados de su conducta sólo han sido analizados en años recientes. Las obras de conjunto más relevantes sobre el tema son "*Sharks and survival*" editado por Gilbert *et al.* en 1963, "*Sharks, skates and rays*" editado por Gilbert *et al.* en 1967, "*The Ufe of sharks*" de Budker (la edición inglesa de 1971 está revisada por Whitehead) y "*The natural history of sharks*" de Lineaweaver y Backus (1973).

Inicialmente debe tenerse en cuenta que los tiburones han permanecido notablemente estables en su organización morfológica, y que muestran especializaciones para la nutrición prenatal de crías comparativamente grandes. Componen un tipo exitoso de carnívoros especializados, y Springer (1967) plantea que quizá hayan persistido por la capacidad de cambiar fisiológicamente y en su conducta sin cambios paralelos en su morfología general.

En 1967 Springer preparó, para la obra citada de Gilbert *et al.*, un capítulo sobre "La organización social de las poblaciones de tiburones". En ese momento, como Springer señalara, no había información que mostrara si el territorialismo estaba involucrado en la conducta social de los tiburones, y menos aún información sobre la existencia de jerarquías de dominancia. Justamente, las conductas relacionadas con estos dos tipos particulares de comportamiento pertenecen al ámbito de lo que actualmente se consideran conductas sociales. Tomando esto en cuenta, el trabajo señalado constituye, en sentido estricto, un análisis de la segregación por sexos y edad, de los tipos de alimentación, formas de reproducción y migración que actualmente se consideran en el marco de la ecología general de una especie dada. Esta observación no merece en modo alguno el valor del trabajo de Springer, que compendia de manera exhaustiva los conocimientos e ideas mejor fundamentados de ese momento, basados en gran medida en la enorme experiencia del autor sobre los tiburones del Golfo de Méjico y áreas cercanas. En los párrafos siguientes se sintetizarán los aspectos más relevantes del trabajo de Springer (1967).

Los únicos predadores importantes para un tiburón son otros tiburones, aunque se los ha hallado en el estómago de delfines y cachalotes, y los de menor tamaño son ocasionalmente comidos por osteóctios. Su rol en el mar es el de predadores sobre peces comparativamente grandes, aunque dos de los mayores —*Rhincodon typus* (Fig. 21) y *Cetorhinus maximus* (Fig. 20)— se alimentan de macroplankton, y algunas familias incluyen especies pequeñas que se alimentan de invertebrados o pequeños peces (ver Capítulo 5 a).

La distribución geográfica de algunas poblaciones de tiburones es intrincada, y a veces exhiben cambios anuales o de período mayor. Los adultos de algunas especies pueden migrar estacionalmente grandes distancias, otros se mueven sólo en profundidad. Tomando en cuenta los datos de poblaciones costeras del este de Estados Unidos, Springer delinea una historia natural hipotética donde señala las características esen-

ciales de la distribución de los tiburones de organización social desarrollada. En esta población ideal:

- las crías nacen en primavera o a principios del verano (cada año o en años alternados) en zonas de cría que están en aguas más someras que las que frecuentan los adultos;
- los machos adultos raramente, si lo hacen, se acercan a las zonas de cría;
- las hembras viajan distancias cortas o largas hasta dichas zonas, pero sólo entran a ellas cuando están grávidas y a término. Permanecen allí brevemente y recomienzan a alimentarse poco después de salir de ellas, en general a profundidad algo mayor;
- los juveniles permanecen en los campos de cría mientras se alimentan y maduran, pero pueden salir del área forzados por cambios estacionales de temperatura. Estas migraciones serán menos extensas que las de los adultos. En invierno pueden formar agrupaciones emigrantes compuestas por ejemplares de ambos sexos y de la misma talla, que normalmente no se encuentran cerca de los adultos; la separación puede ser batimétrica (ver Capítulo 7) o geográfica.

En una población con estas características, la distribución de los juveniles, los machos maduros y las hembras maduras difiere espacialmente. Cuando el rango total es amplio, como en algunas poblaciones de *Carcharhinus milberti*, la diferencia de distribución entre adultos y juveniles puede ser considerable.

Los tiburones tigre (*Galeocerdo*) no se segregan por tamaño o sexo ni tienen áreas de cría separadas del rango de los adultos. Otras especies muestran diferencias espaciales o temporales en la aparición de machos y hembras en un lugar dado. Áreas de cría más o menos restringidas se han identificado para *Carcharhinus leucas* en aguas salobres al norte del Golfo de México, especialmente cerca de las bocas del Mississippi, en verano.

Por los motivos señalados más arriba, Springer consideró (1967) que la definición de sociedad de Wynn-Edwards (1965) como "una organización de individuos que es capaz de proveer competencia convencional entre sus miembros", era lo suficientemente amplia para incluir las más simples de las sociedades, y especialmente apta para tiburones. En este sentido, el elemento más importante era que esta definición llamaba la atención sobre una de las funciones primarias de una sociedad, a saber, la regulación de la competencia intraespecífica en orden a permitir que la selección natural opere sin excesiva pérdida. Es probable que el aislamiento espacial de machos, hembras y juveniles en tiburones tenga una causal de este tipo.

Springer consideró una vasta serie de datos sobre comportamiento. Cita numerosas observaciones -- especialmente aéreas -- que han permitido ver que los grandes tiburones y rayas se encuentran a menudo en

grupos y no distribuidos al azar. Esto se ha observado en especies de *Carcharhinus*, de *Sphyrna* y en *Galeocardo cuvieri*, y se han mencionado agregaciones de 3000 a 6000 ejemplares de *Rhinoptera bonasus* (un batoideo). Algunas agregaciones se deben a la presencia de alimento, pero no todas. Incluso se han mencionado grupos que se mueven en círculos, conducta observada posteriormente con mayor detalle.

Respecto a la alimentación, señala el autor que en general la atracción inicial es olfatoria, aunque puede ser auditiva y ocasionalmente visual. Probablemente después de un éxito inicial hay un refuerzo de los estímulos. Un aspecto de interés es que la tasa de alimentación parece incrementarse progresivamente a medida que aumenta el número de tiburones presentes. El llamado "frenesí alimentario" está caracterizado por una extrema agresividad durante la alimentación, un aumento de la velocidad de natación y una total indiferencia por el daño que puedan sufrir.

Observaciones de campo y experimentales en tanques, indican que las señales olfatorias y visuales juegan una parte como estímulos, y que las vibraciones también lo hacen. Springer, basándose en que las mejores capturas son de tiburones pletóricos (y no de cebo), y las peores de animales con el estómago vacío, concluye que si tienen algo parecido al hambre funciona en un nivel bajo, pero constante.

Las agregaciones de alimentación parecen ser laxas, con los individuos ampliamente repartidos hasta que encuentran concentraciones favorables de alimento. Una especie de *Etmopterus* parece preñar sobre cardúmenes compactos de cefalópodos, manteniendo contacto por medio de sus órganos luminosos. Hay muchas evidencias de canibalismo; los tiburones pequeños son atacados por *Carcharhinus leucas* entre 5 y 35 metros de profundidad; en aguas más profundas por *G. cuvieri* o *Carcharhinus obscurus* y en capas medias y superficiales por especies de *Sphyrna*.

Salvo el "acoso" que se ha observado en las especies grandes, los tiburones no presentan conductas de apareamiento complicadas como las de los teleósteos. Parecería que los machos se imitan a morder un poco en su intento de inducir a la hembra a cooperar. Hay algunas indicaciones en el sentido que los machos no se alimentan durante la época de apareamiento, pero las hembras lo hacen.

Un resumen de las ideas de Springer incluirá los siguientes puntos:

- en las poblaciones de tiburones más desarrolladas socialmente, segmentos de la población compuestos por machos maduros, hembras maduras e inmaduros de ambos sexos, están separados durante gran parte del ciclo vital, cada uno con un segmento geográfico o habitat distinto;
- la tendencia a la segregación por tamaño es universal. Los de igual tamaño no se atacan entre sí;
- no hay evidencias que indiquen la existencia de jerarquías (ver más abajo);

- las agregaciones de alimentación están compuestas por ejemplares del mismo tamaño, lo que influye en la segregación espacial;

Estos puntos señalan la obvia ventaja de reducir la predación sobre los juveniles. El autor no encuentra importante que la segregación se deba a interacción entre los individuos o a su diferente velocidad.

- como los tiburones son predadores indiscriminados, los juveniles son producidos en áreas de cría más o menos libres de animales grandes;
- el valor del hecho precedente es aumentado por la inhibición alimentaria de las hembras en época de cría;
- los machos maduros son agresivos con las hembras para inducir las a cooperar en el apareamiento. Se observa dimorfismo sexual en especies pequeñas pero no en las grandes;
- durante el cortejo los machos parecen inhibidos para dañar realmente a las hembras receptivas;
- como las hembras de las especies grandes no muestran inhibiciones alimentarias durante el cortejo, los machos pueden ser matados;
- la importancia del hambre en la iniciación de la alimentación es poca, otros estímulos obran como refuerzo. En situaciones con alta densidad la competencia puede llevar a alta mortalidad;
- el rango geográfico y el hábitat de veintiuna especies en un área definida se superpone en un complicado mosaico;
- el éxito general de las grandes especies es regulado por la fuerte competencia por campos de cría;
- la abundancia numérica total es regulada por reducción de la fecundidad y exclusión alimentaria, ambos factores reforzados por las densidades altas;
- el número de individuos de las especies más pequeñas es mantenido por predación de las grandes, pero varía poco.

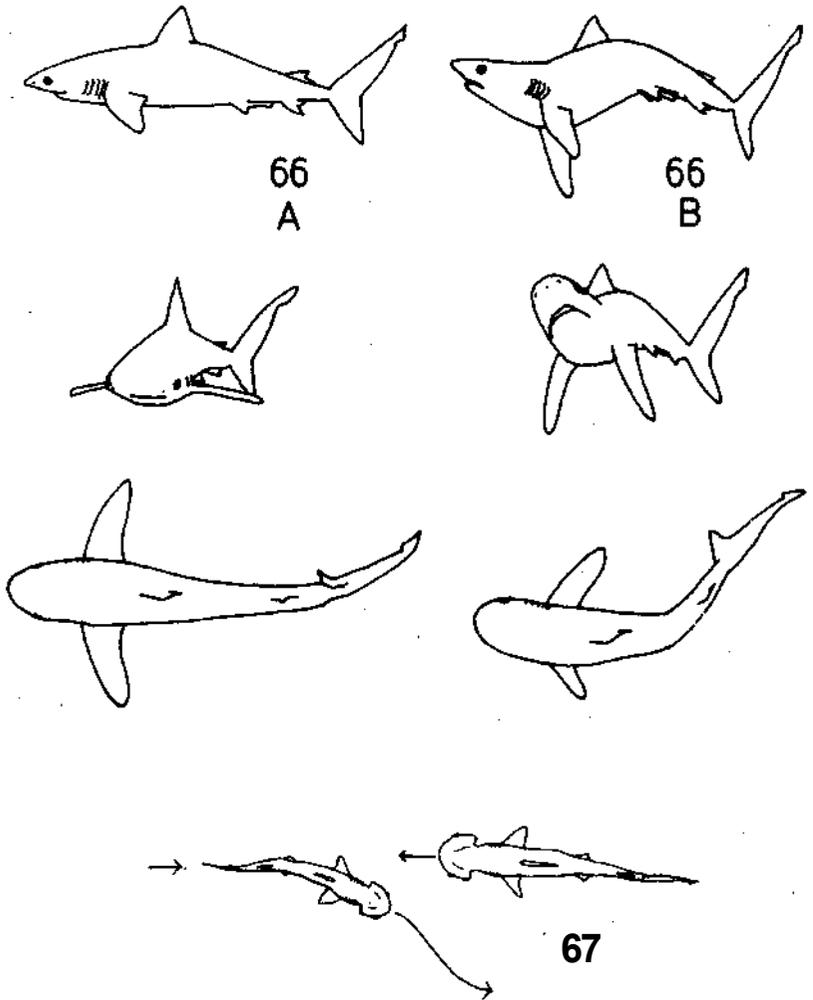
Consideraremos a continuación algunos trabajos más recientes, en los que el esquema conceptual básico es el de la etología moderna, en la línea que se asocia con Howard, Tinbergen, Lorenz y Eibl-Eibesfeldt. Destacaremos nuevamente que Springer en 1967 señaló la falta de datos sobre la existencia de territorialismo o dominancia. Sin embargo, él mismo hizo algunas brillantes observaciones que demostraron ser válidas cuando el buceo autónomo y la televisión submarina permitieron trabajos más detallados (ver Cousteau y Cousteau, 1970). Así Springer señaló que el hecho que los ejemplares pequeños evitan a los grandes sugiere que hay una elección, y que la segregación por tamaño es, en parte, social. También distinguió entre el canibalismo y el hecho que en agregaciones mixtas de *Carcharhinus longimanus* y *C. falciformis*, el segundo deja el bocado al primero, mientras que ejemplares de la segunda especie, entre ellos, no ceden aun ante el contacto físico.

Myrberg y Gruber señalaron en 1974, que "los tiburones forman uno de los últimos grupos importantes de animales, comúnmente conocidos por el hombre, que han evadido consistentemente sus intentos de obtener información directa acerca de su conducta". Johnson y Nelson (1973) y los autores mencionados, indican que recién en 1969 Baldridge y Williams señalaron "la interacción social como un posible factor causal en algunos casos de ataques de tiburones al hombre", lo que introdujo un nuevo factor en el amplio campo de prevención de estos ataques.

La territorialidad entendida como defensa de un área, y distinta del ámbito del hogar (el área normalmente frecuentada) se ha considerado posible pero no probable, aunque hay datos de Cousteau y Cousteau (1970), que prueban que ciertos tiburones agreden a otros de la misma especie cuando se acercan a un área específica del arrecife. La defensa de una cueva y la persecución de buceadores se ha interpretado tanto como defensa territorial como mantenimiento de la distancia individual.

En el estudio de la conducta de estos animales es de uso común el adjetivo "agonístico", que según Wilson (1975), se refiere a "cualquier actividad (conducta) relacionada con la lucha, se trate de agresión o de conciliación y retirada". El término fue creado por Scott y Fredericson (1951) con el sentido mencionado, en un intento de obtener mayor precisión que la que provee la palabra "agresión". La conducta agonística se reconoce en movimientos y posturas exageradas del cuerpo, obviamente diferentes de la natación normal (Fig. 66). Esta conducta, que implica movimientos bruscos de la cabeza y la cola, giros del cuerpo sobre su eje y depresión de los pectorales ha precedido, en varios casos, a ataques contra seres humanos. El despliegue de las aletas, movimientos laterales forzados y lentos movimientos típicos, componen el despliegue de amenaza en muchos peces, por ejemplo el pez peleador de Siam, *Betta splendens*.

Conducta (o despliegue) agonística en relación con ataque al hombre ha sido descrita por Johnson y Nelson (1973) en el tiburón gris de arrecife, *Carcharhinus menisorrhah*. En este trabajo se trata la situación en que un nadador se acerca al animal en diversos ángulos. El despliegue es un fenómeno gradual y su intensidad está relacionada al menos con dos factores: el grado de restricción al escape y la orientación del nadador antes que éste cargue. Aunque Hobson (1964) había indicado que la conducta agonística permite al animal el mantenimiento del contacto visual con un objeto que está detrás, Johnson y Nelson opinan que esto es secundario, pues han observado la postura en tiburones orientados en muchas posiciones respecto al nadador; y señalan que la más clara y precisa explicación de la función de esta conducta es la dada por Fellows y Murchisson (1967) en el sentido que es "una conducta defensiva provocada por el acoso en un área confinada, y que significa, probablemente, intención de atacar". Para ellos las caracte-



**Conducta de tiburones:** Fig. 66.— comparación entre movimientos normales de natación (A) y conducta agonística (B) en el tiburón gris de arrecife *Carcharhinus menisorrhah*; Fig. 67.— cesión de paso en *Sphyrna tiburo*. (Según Johnson y Nelson, 1973 y Myrberg y Bruber, 1974).

rísticas del despliegue sugieren una función comunicativa ritualizada, que representa amenaza. Su naturaleza defensiva está señalada por el hecho que surge en respuesta a aproximaciones rápidas del buceador, que son esencialmente agresivas.

Dice Wilson (1975) que en 1949 las jerarquías de dominio de tipo elemental del orden del picoteo eran universalmente consideradas como

mecanismos básicos de la organización social de los animales. El dominio (o dominancia) es definido por este autor como "la afirmación de un miembro de un grupo sobre otro, en cuanto a la obtención de comida, de pareja, de un lugar de despliegue, de un lugar para dormir o cualquier otro requisito que se añade a la adecuación genética del individuo dominante".

Aunque recién en 1974 Myrberg y Gruber realizaron un trabajo detallado sobre jerarquías de dominio en tiburones, mencionan un trabajo de carácter cuantitativo de Allee y Dickinson (1954) sobre *Mustelus canis* y algunas otras observaciones que señalaban hacia este tipo de fenómeno. Dicen Myrberg y Gruber que había varias referencias en la literatura, en las que se observaba "como algunos tiburones evitan a otros cercanos tanto en un contexto intra como interespecífico". Así Limbaugh (1963) había citado dominancia intraespecífica, relacionada con el tamaño, entre individuos de *Carcharhinus albimarginatus*; dominio de esta especie sobre tiburones de las Galápagos, *C. galapagensis*, y dominio de estas dos especies sobre *C. limbatus*. Cousteau y Cousteau (1970) especulan sobre relaciones de dominancia entre individuos de *C. albimarginatus*; dominio de *C. longimanus* sobre la anterior y de estas dos especies sobre un *Carcharhinus* indeterminado. Matthiesen (1971) menciona dominancia aparentemente relacionada con el tamaño en el gran tiburón blanco *Carcharodon carcharias*; Clark (1963) cita dominancia por el macho en una pareja de *Negaprion brevirostris* y finalmente Springer (1963, 1967) nota que *Carcharhinus longimanus* domina sobre *C. falciformis* cuando están involucrados individuos de tamaño similar, y que los tiburones martillo del género *Sphyrna* son activamente evitados aun cuando no exista gran disparidad de tamaños.

Myrberg y Gruber (1974) lograron mantener en un ambiente seminatural durante seis meses, a diez tiburones martillo de la subespecie *Sphyrna tiburo tiburo*, a una temperatura entre 20 y 29°C, con una salinidad de 30 a 36‰ y una corriente de menos de 1 km/h. Observaciones en el área de captura indicaron que la especie tiene tendencia a la agregación sexual, con predominancia de hembras, al menos en el período enero-abril.

Una característica de los tiburones es el constante movimiento en que se mantienen, día y noche. En comparación con los teleósteos, su maniobrabilidad y velocidad es compensada, negativamente, por su incapacidad para detenerse súbitamente. Hace poco tiempo se ha observado que en ciertas cavernas de Méjico, algunas especies permanecen aletargadas sobre el fondo por períodos relativamente largos. Colombo e Iribarne han filmado la misma situación en Las Grutas, en el Golfo de San Matías (Argentina), en cuevas a 9 metros de profundidad, donde dos ejemplares de *Odontaspis taurus* no mostraban reacción evidente a la presencia de los buceadores.

Myrberg y Gruber observaron que la mayoría de las posturas y tipos (patterns) de movimiento, eran "suficientemente estereotipados en

forma y orientación como para posibilitar que los observadores notaran consistentemente su manifestación". Distinguieron tres modos diferentes de natación. Durante el *patrullaje*, definido como natación relativamente recta, justo por encima del sustrato, los ejemplares de menor tamaño mostraron frecuentes cambios de dirección, lo que consideran motivado por la necesidad de salirse del camino de los mayores, por dar vuelta y seguir a uno u otro de los tiburones grandes y por presentar generalmente un estilo más errático de patrullaje. La *maniobra* es un movimiento caracterizado por una serie de rápidos giros del cuerpo. Es común a los tiburones pequeños y medianos y fue observado a menudo en las partes poco profundas. Asociada a intentos de orientación, esta maniobra "resulta probablemente de la imposibilidad de estos animales de mantener una posición en la columna de agua sin moverse". El *impulso explosivo* consiste en una natación rápida, iniciada por varios fuertes golpes de cola, seguidos por un largo deslizamiento que cubre una distancia de cinco o más metros, y que a menudo está acompañada por un sutil cambio de color. Describen por otra parte, siete pautas más de movimiento, referidas a la cabeza, el cuerpo, las aberturas branquiales y los claspers.

En un contexto social aparecen otros movimientos que no son frecuentes, consistentes en giros cabeza con cola, aproximación sobre el cuerpo de otro ejemplar, golpear a otro animal y arqueamiento del cuerpo.

Hay otras pautas interesantes, como el ceder el paso, que ya Allee y Dickinson (1954) habían considerado como indicadora de dominancia. Según Myrberg y Gruber, sus resultados constituyen "la primera evidencia cuantitativa de que una organización social jerárquica subyace al menos a una actividad de un grupo de tiburones" (la de ceder el paso) (Fig. 67).

No hallaron ninguna evidencia de territorialidad, aunque la reluctancia de los individuos pequeños a entrar en el área directamente cercana al cuerpo de un ejemplar mayor de la misma especie parece relacionarse con el concepto de campo personal (*personal field*) descrito por McBride en 1968.

Un punto interesante fue la relativa falta de beligerancia entre miembros de la colonia, aunque hubo casos de conducta agonística en presencia de recién llegados. Los autores refieren que diversos observadores han mencionado el mismo fenómeno en *Mustelus canis*, *Carcharhinus menisorrhah*, *C. melanopterus* y *Triaenodon obesus*. En caso de competencia por escasez de comida no se observó agresión, sino un incremento de maniobras.

Myrberg y Gruber sostienen, en resumen, que "parece razonable considerar que algún tipo de jerarquía social se encuentra entre los miembros de la mayoría, si no todos, los tiburones". Esta jerarquía depende del tamaño y del sexo.

# 12.

## Los peces en relación con otros grupos zoológicos

Dales (1957) señala al comenzar su capítulo sobre interrelaciones entre los animales, que "cada organismo está relacionado de alguna manera con otros individuos de la misma especie y con individuos de otras especies que viven en el área", y agrega: "Ciertamente, siempre hay algún grado de competencia entre la mayoría de los animales por el alimento y el espacio vital; pero aún así, muchas especies se han asociado de manera estrecha, a veces con ventajas mutuas".

Según Eibl-Eibesfeldt (1974) los biólogos alemanes hablan de *simbiosis* en general cuando dos especies animales colaboran con ventajas mutuas. Si sólo una de las especies se aprovecha de la relación, sin que la otra salga perjudicada, se habla de *comensalismo*. Lo que los alemanes llaman *simbiosis* es denominado *mutualismo* por los ingleses.

Wilson (1975) provee las siguientes definiciones: "*Simbiosis* incluye todas las categorías de interacción estrecha y prolongada. Cuando la simbiosis beneficia a una de las especies sin beneficiar ni dañar a la otra, se la considera *comensalismo*. Una interacción que beneficia a ambas partes es *mutualismo*, el caso especial al que los biólogos europeos comúnmente consideran "verdadera" simbiosis. Finalmente, cuando una especie se beneficia a expensas de la otra, la relación es llamada *parasitismo*. En sus consecuencias sobre el crecimiento de la población, el parasitismo no difiere fundamentalmente de la predación".

Estas relaciones o consorcios deben considerarse como conductas especializadas, en las que se encuentra una gradación desde asociaciones casuales a aquellas en las que un animal busca activamente a su hospedador.

Un caso de comensalismo es el de los animales (equiúridos, crustáceos) que excavan cuevas o túneles en los que se albergan otros organismos que viven de las sobras del que construye el tubo. Por ejemplo un góbido del género *Clevelandia* vive en el tubo en U de un equiúrido y también en los túneles de decápodos del género *Callianassa*. En diferentes lugares del tubo se encuentran poliquetos y decápodos; el pez usa el lugar principalmente como protección y sale para alimentarse.

Otros ejemplos clásicos de comensalismo son aquellos que se mencionaron al tratar la zona epipelágica, y que involucran a peces y celerterados. Así *Nomeus gronovi* (Fig. 27), un stromateoideo, se refugia en

los tentáculos de *Physalia*, un sifonóforo que captura y come peces mayores que el huésped. Grandes medusas como *Crambessa* protegen a cardúmenes de *Caranx* y otros peces pequeños.

Mansuetti (1963), al tratar la relación entre *Peprilus alepidotus* y la scyphomedusa *Chrymora quinquecirrha* señala que en muchos casos, este tipo de asociación es de naturaleza temporaria y que en pocas ocasiones deviene en inquilinismo o parasitismo; al contrario, Morton (1972) ha llamado la atención sobre el hecho que *Caranx kalla* permanece con la medusa *Cyanea nozakii*, pudiendo escapar, cuando ésta es capturada.

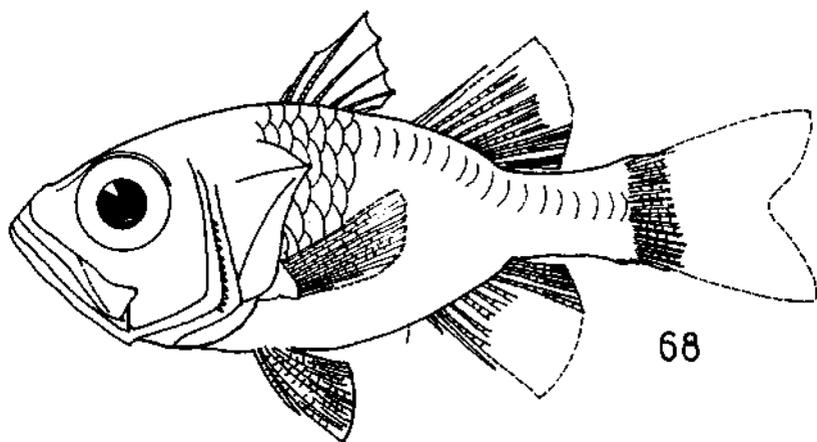
La asociación entre pequeños pomacéntridos de los géneros *Amphiprion* y *Premnas* con grandes anémonas del género *Stoichactis*, en el Indppacífico, ha recibido mucha atención desde que Collingwood la citó por primera vez a mediados del siglo XIX. Estos pequeños peces son de coloración muy llamativa y muy diferente de la de la anémona hospedadora, y viven refugiados entre los tentáculos de la misma, habiéndose sostenido que suelen protegerse en el enterón de la anémona. El pez es aparentemente inmune a los nematocistos. Los peces llevan comida al disco de la anémona, atraen otros peces hacia ella actuando como señuelo, y por lo menos una vez, han sido observados cazando otro pez y llevándolo hacia la anémona. También expulsan a otros peces, pero es difícil saber si esto es parte de la relación comensalística o si se trata de una conducta territorial. Es notable que, por lo menos en acuario, las anémonas no prosperan sin su huésped.

Aunque este tipo de asociación está ampliamente difundido en el Mediterráneo y en el Pacífico, recién en 1973 Smith señaló en el Caribe la relación entre *Labrisomus kalisherae*, un Clinidae, y la anémona *Condylactis gigantea*; el autor señala que los simbioses de anémonas más comunes en el Caribe son crustáceos.

Alien (1972) cita al apogónido *Siphamia fuscolineata* (Fig. 68) como comensal obligatorio de la estrella de mar "corona de espinas", *Acanthaster planci*, observando que el fenómeno es común en la familia, conociéndose otras especies asociadas a un erizo del género *Dia-*  
*dema*.

El *inquilinismo* es una clase particular de comensalismo (Dales, 1957), en el que un organismo vive dentro de otro, normalmente en alguna parte del tubo digestivo o cámara respiratoria, sin ser parásito o sin causar un daño serio. Puede considerarse que en cierto modo, el canal alimentario no está "dentro" del animal. Esta clase de relación es relativamente rara, pero el hábito de vivir en cuevas o nidos de otros animales es común, y es considerado una forma de inquilinismo. Los complicados casos de relaciones de inquilinismo que se dan en los insectos sociales, y que Wilson (1975) incluye dentro del "parasitismo social" son desconocidos en el mar.

El caso de inquilinismo mejor conocido es, probablemente, el del carápido *Fierasfer* que se refugia en la cámara cloacal de las holotu-



Los peces en relación con otros grupos zoológicos: Fig. 68.— *Siphamia fuscolineata* (25 mm); Fig. 69.— *Simenchelys parasiticus*.

rias, y también, aunque es más raro, en el estómago de la gran estrella de mar *Calcita*. Frecuentemente la holoturia eyecta las visceras como resultado de la entrada del pez, de modo que es posible que el invertebrado no sea un hospedador voluntario y estemos ante una relación cercana al parasitismo. Otro pez de la misma familia habita la cavidad del manto de ostras perlíferas de Panamá.

Este tipo de relación es relativamente raro, quizá aparentemente, como ocurre a menudo con fenómenos que no son susceptibles a los métodos comunes de muestreo. Trott y Trott (1972) han mencionado los casos siguientes: *Carapus homei*, que se encuentra en el celoma y árboles respiratorios de holoturias de dos géneros diferentes; *Jordanicus gracilis* del celoma de otra; *Carapus morlani* del celoma de la estrella de mar *Calcita novaguineae* y dos especies más que se encuentran en la cavidad del manto de la ostra de roca *Pycnodonta hyotis*. Algunas de estas relaciones son parasíticas, en particular *J. gracilis* se alimenta de

las gónadas de su hospedador. Notablemente estos peces se encuentran en parejas.

Se conoce un apogónido que durante el día permanece en la cavidad paleal de *Strombus gigas*, y Trott y Chan (1972) han citado a *Carapus homei* como comensal en la cavidad del manto de una especie de *Tridacna* del Mar del Sur de la China. Muy recientemente (Ostrow, 1930) se encontró que en acuario, *Amphiprion allardi* "habita" las branquias en forma de corola del poliqueto *Sabellastarte indica*.

Algunos peces, como los del género *Evermannichthys* ¿ *Paraclinus* residen en las cavidades de las esponjas, a veces asociados con otros peces y diversos invertebrados.

Algunas de estas relaciones, correspondientes a los que se ha llamado parásitos de espacio (*Raumparasiten*) tienen según Margalef (1974) un carácter incierto.

Un tipo de relación interespecífica común, en el que resulta difícil decidir si tiene carácter simbiótico o comensalístico, es el que se da entre tiburones y otros peces. Una de ellas implica a pequeños carángidos de la especie *Naucrates ductor*, el pez piloto, que forma pequeños cardúmenes delante y abajo del tiburón. El pez aprovecha partículas de alimento que el tiburón deja, y quizá le señale la presencia de presas o predadores. Los peces pilotos siguen a los botes mucho tiempo, y los tripulantes de la Kon Tiki pudieron observar que los de un tiburón capturado permanecían ligados a la balsa. Magnuson y Gooding (1971) como se mencionó, sostienen que *Naucrates* considera al tiburón como un territorio móvil, y que la ventaja más significativa que obtiene de la asociación es protección contra los predadores; indican también que la coloración del pez piloto tiene un carácter aposemático y advierte a otros organismos la presencia del tiburón.

Eibl-Eibesfeldt (1974) ha observado que el pez piloto se comporta de una manera cuando acompaña a tiburones depredadores, ubicándose a la altura de las dorsales y ventrales, y muy raramente delante de la boca; en cambio, cuando acompaña a mantas o a tiburones ballena, nada delante de la boca e incluso se mete en ella en caso de peligro. Hans Haas (1973) observó que los peces piloto limpian la boca de las mantas y que las rémoras limpian a los peces que acompañan.

El caso de las rémoras comporta en parte una *foresis*. *Echeneis naucrates* o *Remora remora* se fijan a tiburones y también a ballenas y tortugas marinas. Se ha sostenido que estos animales entran a las cavidades bucal y branquial de peces grandes como *Xiphias*, *Istiophorus* y *Mola* para obtener protección y alimento.

Eibl-Eibesfeldt (1974) menciona que el punto de partida de las relaciones tanto parasitarias como simbióticas es a menudo, con seguridad, el comensalismo. Muchos peces de alta mar buscan protección al lado de peces de mayor tamaño. Este autor observó en el Caribe que *Caranx ruber* acompaña a *Sphyræna barracuda* nadando muy cerca de ella, por encima o por debajo, y siguiéndola en todos sus movimientos.

En la isla Cocos observó a otra especie acompañando a tiburones y rayas, y en el océano Indico comprobó que toda una serie de carángidos sigue al bagre gigante *Cheilinus undulatus* (Labridae). Otro carángido, del género *Elagatis*, acompaña a tiburones y otros peces de gran tamaño, aparentemente como protección contra los predadores, y a veces se frota contra los tiburones, los cuales no parecen obtener ninguna ventaja.

Pueden considerarse de carácter *simbiótico* los consorcios entre diferentes gobios, como *Cryptocentrus lutheri*, que viven junto a langostinos del género *Alpheus*. El crustáceo excava en la arena una vivienda para el pez, y éste lo defiende. Algunos autores consideran simbióticas las relaciones ya mencionadas entre peces y anémonas y de rémoras con grandes peces, pero los ejemplos más claros de simbiosis son los referidos a la llamada *simbiosis de limpieza*. Este fenómeno consiste (Dales, 1957) en la remoción de parásitos, tejido necrosado o partículas de alimento por pequeños peces o crustáceos, del cuerpo de otros peces que les permiten entrar a la boca y cavidad branquial o simplemente moverse sobre sus cuerpos. Dales, en esa fecha, previo que esta asociación estaría ampliamente difundida, y los trabajos realizados desde entonces han confirmado su idea, ya que, como señalan Wyman y Ward (1972), la simbiosis de limpieza es común en el medio marino donde se ha observado en unas quince familias. En agua dulce hay algunos casos en las familias Cyprinidae y Cichlidae.

Eibl-Eibesfeldt (1974) ha comentado detalladamente esta asociación. Dice que: "en los casos de simbiosis verdaderas, se ha desarrollado entre los simbiosistas una serie de señales sencillas al servicio de la comunicación interespecífica. Por ejemplo el pez *Naso tapeinosoma* (un acantúrido) se vuelve de color azul claro cuando el otro pez lo está limpiando. De esta forma los parásitos se distinguen claramente en contraste con el fondo. Durante la limpieza el limpiador rasca a su huésped con las aletas ventrales; de esta forma le indica dónde está trabajando y el huésped actúa en consecuencia: extiende o mantiene inmóviles las aletas que le está limpiando, o abre la boca cuando el limpiador le golpea la comisura de los labios y le permite entrar. Si el hospedador quiere respirar cierra la boca intencionadamente y la abre de nuevo, entonces el limpiador sale. Otros movimientos de aviso son los de los opérculos branquiales y el de sacudir el cuerpo. Estos patrones de comportamiento se han desarrollado convergentemente en distintas especies de peces.

Muchas especies distintas de peces se dejan limpiar: tanto los peces depredadores como los peces inofensivos, los habitantes de los arrecifes igual que los peces de mar abierto. Alguna vez pudimos observar a todo un cardumen emergiendo de las profundidades azules y colocándose cabeza abajo sobre una estación de limpieza como si obedecieran una orden. Esperaban así a los limpiadores, que pronto se dedicaban.

a su tarea. Pocos minutos después todo el cardumen desaparecía de nuevo en los abismos marinos.

Incluso las mantas visitan las estaciones de limpieza de los arrecifes de coral para que las limpien. En un canal del atolón Addu (Maldivas) vimos como cuatro mantas giraban lentamente alrededor de una masa de coral a quince metros de profundidad. Mientras tanto eran limpiadas por numerosos bagres (*Labroides dimidiatus* [Fig. 64] y *Thalassoma* sp.). Abrían sus hendiduras branquiales y dejaban entrar a los limpiadores.

Los limpiadores desempeñan un papel extraordinariamente importante en la vida de los peces de los arrecifes. Conrad Limbaugh (1961) ha demostrado recientemente la importancia que tienen para la vida de los peces. Sacó todos los limpiadores de dos arrecifes de las Bahamas. Gran número de peces emigró a otra área, y al cabo de dos semanas muchos de los restantes mostraban daños en la piel y en las aletas. Sólo cuando el área volvió a estar habitada por peces limpiadores inmigraron a ella nuevos peces. Además, Limbaugh estableció que un limpiador es visitado en 6 horas por más de 300 clientes de todas las especies.

Nosotros observamos que a veces los peces se amontonaban materialmente alrededor de estas estaciones de limpieza. Varias especies esperaban allí su turno y se comportaban de forma completamente pacífica, a pesar que en otro lugar se hubieran atacado. La estación de limpieza era hasta cierto punto como una barbería en el arrecife, posesión de todos y por ello terreno neutral". Ilustraciones excelentes de lo recién descrito pueden verse en Faulkner (1965).

Eibl-Eibesfeldt señala que "se han observado simbiosis de limpieza en los distintos mares del mundo, y se ha demostrado que los peces no se han especializado en este 'oficio' de igual forma en todos los mares. En la zona indopacífica, donde actúa sobre todo el bagre limpiador del género *Labroides*, se encuentran relativamente pocos limpiadores de otros géneros. Por el contrario, en el Atlántico tropical existe una gran variedad de peces que regularmente u ocasionalmente actúan de limpiadores. En 1955 en Bonaire (Mar Caribe) observamos realizando este cometido a peces de las especies *Elacatinus oceanops* (Gobiidae), *Gramma hemichrysos* (Hemichromidae), *Thalassoma bifasciatum* y *Bodianus rufus* (Labridae) y *Anisotremus virginicus* (Haemulidae) y en las Bermudas a peces de la especie *Chaetodon striatus* (Chaetodontidae) y *Abudefduf saxatilis* (Pomacentridae). Parece como si aquí el nicho ecológico del limpiador aún no estuviera ocupado definitivamente y se lo disputasen varias especies. La especie más especializada como limpiador es la del gobio neón (*Elacatinus oceanops*), cuya coloración se asemeja extraordinariamente a la del bagre limpiador (*Labroides dimidiatus*). . . D. Kühlmann (1966) observó en una isla cubana como el pez mosquitero (*Gambusia*) limpiaba las fauces de un cocodrilo (*Crocodylus acutus*). . . No sólo los peces actúan de limpiadores. Se conocen distintos langostinos de los géneros *Stenopus* y *Periclimenes* que también limpian a los peces. Moviendo sus largas antenas llaman la

atención de sus clientes. *Periclimenes pedersoni* se encarama sobre el pez, y éste le permite penetrar debajo de su opérculo branquial o en su boca. Si el pez se asusta escupe al langostino o lo avisa antes de huir nadando. Los langostinos limpiadores sacan también los parásitos que se hallan debajo de la piel de los peces".

Losey (1972) ha restado algo de importancia al consumo de ectoparásitos por limpiadores, sosteniendo que si bien en gran parte la simbiosis de limpieza cumple con los requisitos de una relación mutualística, a veces puede existir en formas que se aproximan a una relación comensalística o aun parasitaria. Sin embargo, Böhlke y McCosker (1973) señalan que se conocen doce especies de *Gobiosoma* limpiadoras que se alimentan principalmente, si no exclusivamente, de isópodos gnathiidos.

Resumiendo los datos de varios autores, Thresher (1977) dice que "un pez que solicita que lo limpien asume orientaciones estereotipadas del cuerpo y/o configuraciones de color que tornan a esos animales y a la estación de limpieza involucrada conspicuos para los observadores en el arrecife. En la mayoría de los casos el mismo limpiador es llamativo, debido tanto a sus brillantes colores como a las prominentes formas de movimiento que a menudo usa para atraer a los posibles hospedadores". Tomando en cuenta esta caracterización, Thresher describe como "pseudoconducta de limpieza" la del Scaridae *Sparisoma viridis*, que adopta actitudes corrientes en la simbiosis de limpieza, mientras se mantiene en contacto físico con los frondes del gorgonáceo *Pseudoterogorgia americana*. Tómese en cuenta que, como dice Losey (1972), los hospedadores aprenden a reconocer a los limpiadores a través de un refuerzo táctil.

### **Comensalismo social**

Los casos de simbiosis que hemos mencionado, se refieren en general a pares de organismos de diferentes especies, pero, como señala Wilson (1975), se conocen muchos casos en que individuos entran en simbiosis con una sociedad o aun simbiosis entre sociedades completas.

Las diferentes categorías de simbiosis social no incluyen en general ejemplos relacionados con la fauna marina, pero hay alguno de *comensalismo social*. Este fenómeno es raro en los vertebrados. Wilson (1975) se refiere a los casos en que "se sabe con certeza que individuos o sociedades se insertan a sí mismos en el centro de otras de una manera no perturbadora. Los peces que forman cardúmenes probablemente se mezclan a veces de esta manera. Se trata aquí de una asociación semejante a la plesiobiosis de los insectos sociales. Comensales sociales indudables son los peces trompeta del género *Aulostomus*. . . este pez se une a cardúmenes de peces cirujanos de los que se

aparta periódicamente para capturar peces más pequeños. Esta conducta parece una extensión de la tendencia de *Aulostomus* a esconderse entre las ramas de coral".

### **Parasitismo**

Hopkins (1957) dice que es dudoso que haya algún parásito verdadero entre los cordados. Los peces que viven dentro de varios invertebrados son considerados por este autor comensales o inquilinos, como se vio más arriba. Pero menciona las lampreas y mixinos (Agnatha) como predadores que bordean el parasitismo.

El ejemplo más adecuado, aunque en aguas continentales, es el de los Pygidiidae llamados "candirú" en Brasil, que se fijan a las branquias de otros peces y que suelen penetrar en las cavidades naturales del ser humano (Ringuelet *et al.*, 1967).

Se conoce un anguiliforme, *Simenchelys parasíticas* (Simenchelyidae) (Fig. 69) que tiene la boca en forma de hendidura, del que se ha dicho que es parásito de un lenguado en cuya musculatura penetra a la manera de los mixínidos (Goode y Bean, 1895); en su contenido alimentario (Solomon Raju y Rosenblatt, 1971) se han encontrado restos de peces, pero también copépodos epibentónicos y anfípodos.

Aunque es un caso especial, pueden considerarse acá los machos de los ceratioideos que se fijan sobre las hembras y en los que sólo resta funcional el aparato reproductor.

## Algunos aspectos de biología pesquera

La consideración científica de la actividad pesquera tiene en el país algunos antecedentes precoces. En 1906 Lahille publicó un artículo sobre la pesca en la Argentina, interés que no abandonó del todo en publicaciones posteriores. Marini dedicó también algunos trabajos a peces de importancia económica (1933, 1935). Una considerable recopilación de información fue hecha por Hart (1946), en lo que es quizá el primer trabajo extranjero de envergadura sobre la pesca en el área. López (1954, 1963) trató también los recursos marinos. En 1950 se publicaron las Actas del Ier. Congreso Nacional de Pesquerías Marítimas. La bibliografía del libro de Engelbeen (1955) es quizá un indicador del esfuerzo dedicado hasta ese momento a la pesca en la Argentina. Puede considerarse que la etapa de madurez en este tema se inicia con la publicación en 1958 del trabajo de Angelescu *et al.* sobre la merluza, que tratamos más adelante.

En 1961 Angelescu presentó un "Panorama actual y futuro de la pesca en la Argentina" donde se citan varias especies representativas de los principales grupos de importancia mundial.

En un trabajo del mismo tipo, Boschi (1970) señala que en la década que va de 1960 a 1970 se incrementaron en la Argentina los estudios sobre especies comerciales como la merluza, anchoíta, caballa, langostino y camarón. Hace también una serie de comentarios generales, indicando que antes de llevar a cabo trabajos de evaluación pesquera es importante la correcta investigación de las especies y la obtención de información sobre la fecundidad, ciclo sexual, edad, nutrición y estructura de los efectivos, aunque sea parcialmente. En muchos casos esta información es imprescindible para llegar a la estimación de la abundancia de los efectivos pesqueros.

Boschi señala que evaluar un recurso consiste en localizarlo, determinar su magnitud, su distribución, su variación en el espacio y en el tiempo y su ritmo de reemplazo. Para llegar a estos objetivos hay diferentes medios, como la pesca exploratoria, el reconocimiento ecoico, la estimación de la abundancia de huevos y larvas, el marcado y los muestreos bioestadísticos. Los datos así obtenidos se complementan con las estadísticas pesqueras discriminadas por áreas de pesca y calculando el esfuerzo de captura empleado.

El mismo autor advierte que aun los cálculos deducidos de los valores de la producción primaria o secundaria llevan a estimaciones no siempre cercanas a la realidad, recordando que la mayoría de las especies que se explotan comercialmente están ubicadas en el 3er. o 4to. escalón de la cadena alimentaria, y cita palabras de Schmidt en relación a observaciones durante un crucero invernal en Patagonia: "Lo más notable de las investigaciones fue la total contraposición entre la pobre población animal del fondo y la cantidad relativamente grande de plancton, es decir, entre la gran disponibilidad de alimento por una parte y la escasa población íctica, tanto en cantidad como en especies, por la otra. Daba la impresión de una reserva alimentaria totalmente sin usar".

Balech ha señalado en varios trabajos la necesidad de una extrema prudencia en la consideración de los recursos del mar (1964, 1978).

La pesca en la Argentina tiene a su disposición un sector de la plataforma submarina, limitado por la isobata de 200 m, con una superficie de 960.000 km<sup>2</sup>, con 4000 km de costa y un ancho entre 300 y 1000 km. Es una región en la que actúan dos corrientes de importancia, la corriente de Malvinas, que se interpreta como una rama de la corriente del Cabo de Hornos, y la corriente del Brasil. La primera tiene de 33,70 a 34,15‰ de salinidad y de 4 a 15°C de temperatura; la de Brasil llega al borde de la plataforma y tiene menor influencia sobre las aguas costeras; su salinidad está entre 34,50 y 36‰ y su temperatura entre 18 y 24°C. Se considera además una franja de aguas costeras con una salinidad menor de 37,7‰.

La riqueza pesquera comprende recursos autorrenovables, es decir, aquellos que con el tiempo van cambiando de acuerdo con sus propias leyes de crecimiento, abundancia y distribución. La actividad del hombre incide sobre la abundancia del recurso. Cuando esta acción llega a un nivel excesivo, vulnerando las condiciones de autorregulación del recurso y empobreciéndolo se habla de sobrepesca.

La tabla de las páginas 144 y 145, tomada de las estadísticas de la Dirección Nacional de Pesca, puede dar una idea de la magnitud de la pesca comercial en la Argentina.

En 1966 y 1967 las flotas rusas, española, cubana y otras, extrajeron probablemente entre 700.000 y 900.000 Tm, principalmente de especies demersales como merluza, castañeta, pez gallo, merluza de cola y también algo de calamar y anchoíta, con red de media agua. Desde 1968 en adelante esta acción disminuyó, pero pudo comprobarse que alteró las poblaciones de merluza y que hubo sobrepesca de castañeta (*Cheilodactylus bergi*), como puede verse en la notable disminución de las capturas en los años siguientes: 1966: 68.089 Tm; en 1967: 33.639 Tm y en 1968: 3000 Tm; es decir que las capturas se redujeron a una vigésima parte en dos años.

Las especies de importancia económica fundamentales en la Argentina son la merluza, *Merluccius hubbsi*, la anchoíta, *Engraulis anchoita*

y la caballa, *Scomber japonicus marplatensis*, ubicadas en las familias Merluccidae, Engraulidae y Scombridae respectivamente.

## La merluza

Boschi (1970) ha indicado que la merluza es la especie que más intensamente se explota en la Argentina. Los mayores rendimientos en 1970 se lograron en aguas de la provincia de Buenos Aires, entre 300 y 500 m de profundidad. A 800 m el rendimiento disminuye, aunque los ejemplares aumentan de tamaño.

Para este autor está demostrado que la abundancia de peces demersales en aguas patagónicas en invierno es baja, y que no se puede creer en una riqueza inexplorada.

Hay ricas concentraciones estivales de merluza en los golfos San Jorge, San Matías y Nuevo. Se sabe desde hace cierto tiempo que el área frente a Isla Escondida (Cousseau, 1977) a 43°35'S y 65°30'W es una zona de puesta estival. Hay allí una alta densidad, y con el fin de proteger la especie se ha impuesto veda a la pesca comercial entre el 1° de octubre y el 31 de enero de cada año.

*Merluccius hubbsi* es probablemente el más estudiado de nuestros peces marinos. Ya en 1958 Angelescu *et al.* publicaron una extensa monografía sobre la biología y taxonomía de este pez, haciendo una caracterización general de la población de la merluza bonaerense, hallando la proporción de individuos por sexo, la talla mínima de identificación sexual, las clases dominantes en las capturas, las relaciones edad-largo total, edad-peso, largo-peso y el factor de condición. Compararon el crecimiento de la merluza argentina con el de otras especies de merlúcidos y gádidos, hallando que el incremento de peso en relación al incremento de longitud es mucho menor que en las especies de *Gadus* (el bacalao por ejemplo), de modo que el nuestro es un pez menos robusto.

También estudiaron el ciclo sexual, la nutrición y la ecología, trataron las ventajas y desventajas del muestreo en buques comerciales, los aspectos taxonómicos y la distribución geográfica. De las conclusiones generales de este trabajo se seleccionaron las siguientes:

- a) el largo total osciló entre 22 y 90 cm, con máximos en las tallas de 37 a 48 cm;
- b) la proporción por sexos es de 1:2 a favor de las hembras;
- c) las relaciones entre edad, largo y peso evidencian diferencias entre los sexos, siempre a favor de las hembras. El máximo de edad y talla para los machos fue 6 años y 68 cm, para las hembras 9 años y 95 cm. La diferenciación entre los sexos se produce del 2do año en adelante;
- d) el factor de condición (K) disminuye con el aumento de la talla y la edad, y hay también una diferencia estacional notable;

**EVOLUCION DE LA PESCA MARITIMA EN LA ARGENTINA POR ESPECIE  
EN AÑOS RECIENTES  
(en toneladas)**

ESPECIES	1967	1968	1969	1970
<b>Acedías, Hipogl. Lengüados</b>	<b>613.7</b>	<b>1.034.7</b>	<b>2.805.6</b>	<b>1.540.6</b>
Lenguado	613.7	1.034.7	2.805.6	1.540.6
<b>Bacalao, Merluza, Eglefino</b>	<b>75.796.6</b>	<b>72.187.0</b>	<b>58.899.4</b>	<b>87.460.5</b>
Brótola	51.4	86.6	61.4	44.8
Merluza	75.745.2	72.100.4	58.838.0	87.417.7
<b>Gallineta, Lubina, Congrio</b>	<b>65.878.1</b>	<b>31.475.4</b>	<b>44.494.5</b>	<b>33.171.3</b>
Abadejo	937.4	1.303.1	1.188.1	1.083.3
Besugo	2.539.4	2.756.5	1.797.2	2.098.7
Castañeta	23.639.8	4.131.1	21,175.6	11.056.5
Congrio	48.9	37.6	55.8	30.4
Corvina blanca	4.699.5	4.112.8	4.913.1	4.789.4
Corvina negra	148.0	48.1	79.6	109.5
Mero	1.943.2	1.866.2	2.567.3	2.465.7
Pargo	9.546.7	5.960.5	3.480.1	3.240.3
Pescadilla	6.984.6	5.111.1	5.409.8	4.271.1
Pescadilla real	7.1	12.8	21.4	21.8
Pez palo	3.733.7	3.758.2	2.429.9	2.617.1
Róbalo patagónico	54.3	71.7	51.6	63.9
Rubio	299.7	1.267.6	484.5	175.3
Salmones de mar	1.049.6	508.5	381.5	538.4
Varios	256.2	529.6	458.6	579.9
<b>Jureles, Lisas, etc.</b>	<b>3.361.4</b>	<b>3.294.6</b>	<b>2.882.9</b>	<b>3.340.8</b>
Anchoa de banco	666.5	756.8	761.3	910.2
Cornalito	1.217.0	1.145.2	425.5	867.5
Jurel	204.7	251.0	331.1	280.3
Lisas	170.8	23.1	86.9	122.4
Palometa	187.2	310.7	339.1	130.4
Pejerrey de mar	563.2	547.1	866.1	749.2
Pez limón	352.0	260.7	72.9	280.8
<b>Arenque, Sardinias, Anchoas</b>	<b>19.191.8</b>	<b>32.516.0</b>	<b>15.810.1</b>	<b>13.810.4</b>
Anchoa ita	13.416.3	32.174.9	15.498.0	13.621.5
Lacha	778.4	341.1	287.5	186.2
Sardina	—	—	16.8	2.7
Sardina fueguina	0.1	—	8.4	—
<b>Atún, Bonito, Barrilete</b>	<b>2.161.5</b>	<b>3.096.3</b>	<b>3.266.7</b>	<b>4.827.0</b>
Atunes	931.9	1.830.5	836.7	636.9
Bonito	1.229.6	1.265.8	2.430.0	4.190.1
<b>Caballa, P. Aguja, P. Sable</b>	<b>11.313.9</b>	<b>15.831.6</b>	<b>12.684.7</b>	<b>9.910.0</b>
Caballa	11.220.2	15.557.4	12.157.9	9.532.1
Caballa blanca	2.0	12.7	4.9	9.5
Pez espada	91.7	262.5	521.9	368.4
<b>Tiburones, Rayas, Quimeras</b>	<b>10.081.0</b>	<b>13.693.7</b>	<b>10.709.5</b>	<b>8.578.4</b>
Pez gallo	610.1	616.4	457.4	306.9
Rayas	3.099.6	4.213.0	2.276.3	2.468.7
Tiburones: Gatuso	5.627.2	8.092.8	6.975.3	5.072.1
Cazón vit.	563.7	496.5	979.4	551.3
Otros tib.	180.4	275.0	111.1	179.4
Pez ángel	—	—	—	—
<b>TOTAL PESCADOS</b>	<b>183.401.0</b>	<b>173.129.3</b>	<b>151.635.6</b>	<b>162.641.0</b>

1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977
1.498.8	1.074.7	852.7	1.145.7	468.2	<b>908.6</b>	<b>1.988.5</b>
1.498.8	1.074.7	852.7	1.145.7	468.2	908.6	<b>1.988.5</b>
<b>92.026.0</b>	<b>102.846.1</b>	<b>151.436.9</b>	<b>162.226.4</b>	<b>109.011.0</b>	<b>174.930.1</b>	<b>279.959.5</b>
41.1	19.4	44.8	37.1	18.9	24.7	61.5
<b>91.984.9</b>	<b>102.826.7</b>	<b>151.392.1</b>	<b>162,189.3</b>	<b>108.992.1</b>	<b>174.905.4</b>	<b>279.898.0</b>
<b>36.103.1</b>	<b>33.505.4</b>	<b>40.708.6</b>	<b>33.270.7</b>	<b>36.058.9</b>	<b>31.325.6</b>	<b>39.979.1</b>
1.135.7	2.273.9	1.503.6	2.340.7	1.463.6	3.361.0	4.962.3
1.848.9	1.723.7	3.566.6	1.407.7	1.738.0	2.923.8	7.869.8
<b>12.001.9</b>	<b>12.660.7</b>	<b>11.279.2</b>	<b>6.872.2</b>	<b>4.619.9</b>	<b>2.931.3</b>	<b>2.765.7</b>
27.7	23.0	75.5	99.0	40.3	47.7	104.9
3.458.7	3.088.8	3.316.7	2.679.4	3.635.8	5.175.3	3.923.4
95.3	95.2	176.6	7.7	4.5	10.8	30.4
5.462.0	1.813.6	2.582.4	1.681.1	1.414.8	1.699.9	3.969.4
3.038.8	2.518.3	6.494.2	7.408.5	9.692.8	3.660.4	2.144.7
2.432.3	4.606.4	5.755.4	3.864.6	1.973.5	4.034.3	2.063.8
9.1	23.3	11.7	18.7	8.5	22.2	4.4
2.937.0	3.179.6	3.968.6	3.870.7	1.842.2	2.669.8	4.708.7
48.3	45.2	61.1	62.1	43.1	59.6	274.5
0.8	67.4	176.4	6.0	4.8	4.0	19.8
1.709.4	869.8	981.1	1.622.2	1.964.6	1.588.6	1.560.7
1.916.9	516.5	782.5	1.330.1	6.612.5	3.142.1	5.576.6
5.747.9	2.887.1	5.220.7	4.201.1	1.394.6	3.512.9	3.746.1
2.757.8	1.105.9	2.636.9	1.012.8	115.0	633.0	445.4
1.475.6	653.9	1.144.4	805.7	486.3	1.011.6	865.1
419.0	70.0	211.6	1.549.4	464.1	1.292.6	1.599.6
50.3	73.3	132.6	10.7	2.5	11.2	7.6
74.2	71.0	228.5	65.6	63.7	88.4	407.6
697.9	727.8	635.8	315.4	185.7	156.4	322.5
273.1	185.2	230.9	441.5	77.3	315.7	95.3
<b>20.720.5</b>	<b>41.292.2</b>	<b>34.991.3</b>	<b>32.094.6</b>	<b>19.265.4</b>	<b>20.885.2</b>	<b>23.114.2</b>
20.549.3	41.065.6	34.343.5	30.395.2	19.155.4	20.424.5	21.770.8
169.0	224.4	641.4	1.697.9	105.7	159.6	1.343.4
2.2	2.2	6.4	1.3	—	—	—
—	—	—	0.2	4.3	1.1	—
<b>3.744.7</b>	<b>3.596.6</b>	<b>1.438.5</b>	<b>2.477.1</b>	<b>562.6</b>	<b>565.0</b>	<b>2.268.2</b>
497.2	666.4	272.5	183.8	371.8	281.8	242.2
3.247.5	2.930.2	1.166.4	2.293.3	190.8	283.2	2.026.0
13.901.2	6.235.8	12.078.1	7.859.3	8.930.3	577.0	1.119.0
13.835.1	6.133.0	12.027.7	7.846.9	8.921.2	465.5	989.2
3.2	17.2	2.7	0.2	—	—	8.9
62.9	85.6	47.7	12.2	9.1	111.5	138.3
<b>10.605.0</b>	<b>9.865.2</b>	<b>13.736.0</b>	<b>14.264.8</b>	<b>13.954.7</b>	<b>10.586.0</b>	<b>9.602.9</b>
304.2	318.8	1.230.2	698.5	767.4	895.4	1.064.0
3.948.0	3.881.1	3.639.6	3.669.6	3.284.4	3.260.6	2.612.8
4.892.4	4.679.1	8.209.1	9.176.6	8.999.9	4.882.3	<b>4816.4</b>
863.5	661.7	354.8	100.7	553.6	199.5	0.2
596.9	324.5	302.3	619.4	349.4	1.348.2	803.9
						305.6
<b>184.347.2</b>	<b>201.303.1</b>	<b>260.462.8</b>	<b>257.536.8</b>	<b>188.645.9</b>	<b>243.290.4</b>	<b>361.681.1</b>

- e) la primera madurez sexual se produce en los machos a los 2 años, y en las hembras desde el 3ro en adelante. Se identificaron 6 estadios sexuales en ambos sexos, el I y el II corresponden a juveniles y los del IV a VI a adultos;
- f) la merluza del sector bonaerense se alimenta principalmente de peces, crustáceos pelágicos y cefalópodos, presentando variaciones individuales y estacionales. Los crustáceos pelágicos corresponden principalmente a la alimentación de los juveniles y los cefalópodos y peces especialmente a los adultos. La cadena trófica es de doble circuito, con la presencia de elementos de la capa superior y de la fauna de fondo y comprende hasta 7 eslabones;
- g) los cardúmenes de merluza bonaerense se distribuyen principalmente sobre la plataforma y el talud continental en las masas de agua de la corriente de Malvinas, y tanto en época estival como invernal desarrollan su vida en aguas de 5 a 8°C y de 33,50 a 34,10‰ de salinidad;
- h) la merluza presenta desplazamientos estacionales y diurnos o verticales; los primeros son reproductivos y los segundos tróficos.

Muchos aspectos de la biología de esta especie fueron conociéndose con más detalle aún en años subsiguientes. Uno de los trabajos de mayor interés general es el de Angelescu y Fuster de Plaza (1965) sobre las migraciones verticales rítmicas de la merluza del sector bonaerense y su significado ecológico. Señalan aquí el carácter eurifágico del régimen alimentario de la merluza, los cambios de nivel trófico de los adultos, la competencia y el canibalismo, que son mayores en las capas demersales, las migraciones verticales más evidentes en los animales de las clases entre 35 y 55 cm de longitud total y otros aspectos. Todos los datos sugieren, dicen los autores, que "la merluza obtiene su alimento de diferentes niveles tróficos así como de diferentes profundidades del mar, así, del fondo, organismos bentónicos; de las capas de agua cercanas al fondo, peces demersales: nototénidos, zoárcidos, merluza chica; de la capa bajo la termoclina peces pelágicos, mictófidios y merluza pequeña, crustáceos pelágicos, anfípodos, mysidáceos, eufásidos y calamares; y de la capa superficial o de mezcla por encima de la termoclina, donde durante el verano hay un gran número de anchoas adultas (*Engraulis anchoita*)".

Sobre la alimentación de la merluza en el talud continental en invierno, puede verse el trabajo de Angelescu y Cousseau (1969), donde se trata el espectro trófico, las variaciones regionales en la alimentación, el ritmo de las migraciones verticales y el hábitat hidrológico. Se evidenció que la mayor disponibilidad trófica para los efectivos de merluza se encuentra en la región norte del talud continental (34-38°S) caracterizada por un frente de fricción de dos corrientes opuestas y por la abundancia de especies alimento pertenecientes a varios complejos bioecológicos.

La reproducción de la merluza fue estudiada con mucho detalle por Christiansen (1971) que hizo la descripción histológica del ciclo del ovario y por Christiansen y Cousseau (1971) que estudiaron la reproducción en relación con otros aspectos biológicos de la especie. En este último trabajo se propone una nueva escala de madurez de 7 estadios, basada en 8 reconocibles histológicamente.

Posteriormente la biología pesquera de esta especie entró en la etapa de evaluación. Castello (1974) realizó una estimación de la abundancia para el área entre 40 y 48°S, calculando el efectivo real en 2,3 millones de toneladas, y considerando este valor una subestimación. De acuerdo a los límites de confianza de los métodos empleados y a la tasa de mortalidad que se considere, la cantidad que se podría pescar en un año oscila entre 256.000 y 996.000 Tm. En trabajos posteriores el máximo señalado es de 430.000 Tm. Castello *et al.* (1975) analizan la abundancia relativa de la merluza en el período 1966-1973, en base a la captura por unidad de esfuerzo. Indican que las grandes capturas de 1967 (más de 600.000 Tm) a las que ya nos referimos, y de las cuales 510.000 Tm correspondieron a la flota rusa, produjeron una declinación del 30% en el índice de captura por unidad de esfuerzo. En 1969 el *stock* se había recuperado, pero su vulnerabilidad quedó demostrada. De acuerdo al modelo de Gulland y a la información disponible, el máximo capturable en el mar argentino sería de 430.000 Tm. En el año 1973 los argentinos extrajeron menos de un tercio de esa cifra.

Para la unidad de esfuerzo se tuvo en cuenta el análisis de Rojo y Silvosa (1970) para comprobar la relación más directa entre el tamaño de la red (medido en la relinga superior) y el tonelaje de registro bruto y la potencia de máquina. El coeficiente de correlación más alto se obtuvo para el par longitud de relinga y potencia de máquina; como unidad de esfuerzo se tomó entonces el producto HP X hora de pesca.

Datos muy semejantes para el área de distribución estival (40 a 48°S) hallaron Otero y Simonazzi (1979). Estos autores, utilizando el método de área barrida calcularon una biomasa (= *standing stock* = parte explotable de una población, en peso) de 2.642.715 Tm. El rendimiento máximo potencial fue calculado en 399.578 Tm.

## La anchoita

*Engraulis anchoita* se encuentra desde la costa del estado brasileño de San Pablo hasta el Golfo San Jorge en aguas de la plataforma. Durante la noche los cardúmenes tienden a concentrarse cerca de la superficie formando una capa más homogéneamente dispersa, y de día descienden a media agua o cerca del fondo, agrupándose de forma que producen característicos bastones y copos en los ecogramas.

En 1970 Boschi mencionaba que se habían podido determinar en la plataforma bonaerense distintos efectivos de adultos de anchoíta, en varios meses del año, y que la integración de trazos ecoicos frente a la boca del Río de la Plata (Aasen, 1958) permitía una estimación de 2,1 millones de Tm.

Complementariamente se realizaron estimaciones de abundancia mediante el recuento de huevos en el plancton, concluyéndose que frente a la costa de la provincia de Buenos Aires existían 8,5 millones de Tm de anchoíta adulta, aunque esta estimación, por las características del método, puede variar en más o en menos en un 50% (Ciechomsky y Capezzani, 1970).

Una estimación de Aasen y Castello (1968) sobre el talud entre 38°30' y 40°30'S dio 600.000 Tm en un área de 10.890 km<sup>2</sup>. La mayor parte de la anchoíta se encontró en aguas con temperaturas entre los 16 y los 18°C, y la isohalina de 34‰ parece ser el límite superior de su distribución. La cantidad señalada es considerada como una pequeña parte del banco de anchoíta de verano.

Diversas campañas indican que se halla anchoíta en la plataforma bonaerense durante todo el año. La especie se reproduce también durante todo el año, con un pico máximo en primavera y otro menos pronunciado en otoño.

Castello (1975) comenta el lugar de la anchoíta en el ecosistema del mar Argentino, y su exposición puede tomarse como un ejemplo concreto, en una especie local, de las características, o parte de ellas, que se dieron como generales para las especies neríticas al tratar el medio pelágico. Dice este autor que "Como es sabido, la anchoíta (*Engraulis anchoita*) es la especie clave del ecosistema del mar Argentino en el sector comprendido aproximadamente entre 35 y 47°S por su papel en las relaciones tróficas interespecíficas de las comunidades del eupelagial (Angelescu y Fuster de Plaza, 1965). Su ubicación en el tercer nivel trófico correspondiente a los consumidores de zooplancton herbívoro le otorga una función de 'enlace' entre los organismos del zooplancton conectados directamente con la producción primaria y la producción de peces ictiófagos de nivel superior. Esta función hace que las fluctuaciones de abundancia y los cambios que se experimenten en la estructura de este recurso eventualmente repercutan en los niveles tróficos superiores. A su vez, la anchoíta está sujeta a las fluctuaciones que se dan en los primeros niveles de la cadena.

Es conocido el hecho de que estas especies que ocupan niveles tróficos inferiores, caracterizadas en general por su gran abundancia y ciclos de migración muy definidos, como forma de adaptación a la abundancia (Nikolski, 1969) suelen sufrir cambios importantes en su dinámica poblacional. Así la sardina del mar del Japón (*Sardinops melanosticta*) en un lapso de 50 años varió su abundancia por un factor de 15, en tanto que la sardina de California (*Sardinops caerulea*) lo hizo por un factor del orden de 1000 (Yamanaka, 1960). Con igual agudeza

fluctuaron los recursos del arenque de Hokkaido (*Clupea pallasii*) (Motoda e Hirano, 1963) y del arenque noruego (*Clupea harengus*) (Devold, 1963). En la mayoría de los ejemplos citados y otros que pueden hallarse en la literatura, como el caso más reciente de la anchoveta del Perú (*Engraulis ringens*), las causas de estas fluctuaciones no han podido ser atribuidas exclusivamente a la pesca o a fenómenos de sobrepesca. Por el contrario, las causas parecen ser de origen natural. . . Los dramáticos y sorprendentes cambios de algunos recursos pelágicos contrastan con las más lentas variaciones de los peces demersales. La verdadera razón biológica que explica el por qué de esta diferencia radica en una velocidad de crecimiento distinta. Los peces pelágicos crecen más velozmente y son más pequeños en tanto que lo inverso se cumple en los demersales. De lo que no existe duda es que el mecanismo que gobierna estos cambios debe buscarse en la compleja relación que vincula el reclutamiento con el *stock*".

La anchoíta es utilizada en conserva, salada, consumo fresco y para harina.

Ciechowski (1966), concordando con este comentario dice que si bien es un pez económicamente importante, su mayor valor bioeconómico proviene del hecho que es un verdadero "forraje" para un gran número de peces, y debido a su bajo nivel en la cadena trófica lleva energía a los niveles superiores.

Han sido estudiados numerosos aspectos de la biología de esta especie; una sinopsis de los mismos se encuentra en Brandhorst y Castello (1971,1), de donde se tomaron los siguientes datos:

- a) la primera madurez sexual se da entre 120 y 130 mm de longitud total para los desovantes de primavera y 115 a 120 mm para los de otoño. Los desovantes de primavera se acercan a la costa de Mar del Plata para la puesta desde julio a agosto, permaneciendo hasta el comienzo del verano cuando migran hacia el talud. Cada individuo desova por lo menos dos veces al año; en el área costera el desove se produce entre las 20 y las 24 hs, en aguas con una temperatura entre 9 u 11 a 14°C;
- b) el rango óptimo para el desarrollo embrionario parece ser de 10 a 17°C, una temperatura de 4°C es letal. El desarrollo embrionario se conoce con mucho detalle y se ha calculado que la mortalidad en esa fase en la época de mayor intensidad de desove es del 87 al 93%;
- c) luego de la absorción del vitelo, la larva se alimenta de huevos y *nauplius* de copépodos, fundamentalmente calanoideos, y larvas de otros organismos. Los juveniles parecen ser fundamentalmente fitoplanctófagos. Los adultos son zooplanctófagos y muestran indicios de canibalismo;
- d) la pesca costera explota solamente los efectivos del estadio III de los cinco calculados por Fuster de Plaza, que corresponde a madurez avanzada;

- e) la anchoíta habita el Atlántico sudoccidental entre la costa y aproximadamente el talud continental entre las latitudes 24 y 47°S. Angelescu y Cousseau (1967) delimitaron en tiempo y espacio tres regiones principales en el ciclo anual de migraciones: 1) hábitat de reproducción, 2) hábitat trófico estival y 3) hábitat invernal. El primero está en el sector bonaerense, en aguas costeras; el segundo en alta mar hasta 300 millas de la costa, siendo el límite sur la isoterma superficial de 13°C y el límite norte la de 20°C; y el tercero en la región norte de la plataforma argentina, aguas costeras y de alta mar, extendiéndose a lo largo de la costa uruguaya hacia el sur de Brasil;
- f) como se comentó más arriba, la anchoíta ocupa un lugar importante en la cadena trófica. Es un carnívoro primario, zooplancτόfago. Por su abundancia constituye la principal fuente de alimento para los carnívoros secundarios como la merluza, en la que, durante más de seis meses, constituye del 50 al 95% del contenido estomacal. Predadores pelágicos importantes, como la caballa, el bonito y la anchoa de banco predan probablemente sobre ella, lo mismo que varios mamíferos y aves. Se ha calculado que sólo la caballa capturada en 1966 ha consumido  $6 \times 10^6$  anchoítas.

Hasta el presente puede considerarse que la pesca comercial no afecta la potencialidad de los recursos de anchoíta.

## La caballa

Boschi (1970) ha mencionado que *Scomber japonicus marplatensis* se captura comercialmente entre cuatro y siete meses al año, cuando la especie se acerca a la provincia de Buenos Aires, de octubre-noviembre a marzo-abril, con mayor incidencia en enero. Según este autor la caballa se pesca en Mar del Plata en aguas con una temperatura de 12 a 19°C. El hábitat invernal de la especie no se conoce con precisión.

Angelescu y Gneri (1965) señalan que "La caballa se halla distribuida en las aguas costeras de la capa superior del mar en los meses de la estación cálida (octubre-abril). Las aguas del sector bonaerense albergan los efectivos de caballa sólo una parte del ciclo anual, en el período de las migraciones de reproducción y nutrición intensa. Acerca del resto del ciclo anual y del hábitat correspondiente a la estación fría, no se dispone de datos concretos para determinar su ubicación. . . La proporción de sexos en base a los datos reunidos. . . permite inferir que: 1) ocurre una dominancia alternada de los sexos; 2) existe una coincidencia entre la tendencia a igualdad de sexos y la época de desove masivo; y 3) existe una ligera predominancia de las hembras sobre los machos en la totalidad del tiempo de permanencia de los cardúmenes en aguas costeras.

Los límites de variación de las tallas se hallan entre 23 y 47 cm de longitud total y la talla modal hallada en las distintas muestras registra diferencias notables en relación con los movimientos de los cardúmenes y el desarrollo sexual, todo en función del tiempo. La gran homogeneidad de los caracteres merísticos deja suponer que los individuos de caballa del Sector Bonaerense pertenecerían a una misma población.

La modalidad de crecimiento absoluto de la caballa . . . evidencia una similitud con el de las especies *S. scombrus* y *S. diego* del hemisferio Norte.

El hábitat trófico de la caballa se superpone en gran parte con el área de crianza de anchoíta en aguas costeras del Sector Bonaerense. La cadena alimentaria de la caballa comprende cuatro eslabones en el caso de los adultos, ubicándose por lo tanto en el nivel trófico siguiente al de la anchoíta, especie esta última consumidora de organismos del fito y zooplancton según se trate del estado juvenil o del adulto.

Entre las causas que afectan el rendimiento de captura y la producción de la pesca de caballa en el área de Mar del Plata, deben ser considerados los factores abióticos (acción de los vientos perturbando el equilibrio térmico ambiental en los meses de verano); factores bióticos (disponibilidad de alimento específico y su desplazamiento entre las aguas costeras así como duración del período estival del ciclo anual de la caballa); y factores técnico-económicos (condiciones técnicas de los medios empleados en la pesca, y modalidad del esfuerzo de captura sobre los cardúmenes en el área de pesca comercial).

Se puede estimar que los límites térmicos de la caballa oscilan entre 12 y 22°C. Posiblemente el óptimo térmico específico se encuentre alrededor de los 18°C. . . la temperatura es la variable ecológica de mayor efecto en la concentración y dispersión de los efectivos de las especies de caballas.

La permanencia de los efectivos de caballa en las aguas costeras es condicionada por dos factores: la temperatura del ambiente así como también el alimento. A éstos puede agregarse otro factor de mayor incidencia en el monto total y en relación directa con la captura considerada por temporada de pesca: la época de reproducción y del momento de desove masivo".

En el informe sobre el muestreo bioestadístico de desembarque de pescado en el puerto de Mar del Plata, correspondiente al período 1971-74 (Cousseau *et al.*, 1977), Cousseau y Castello indican que de 1970 a 1974 hubo una declinación en las capturas, una disminución marcada en las tallas y un menor tiempo de permanencia de los cardúmenes en el área. Señalan que las causas de estos hechos son desconocidas, ya que no hay suficiente información sobre las condiciones ambientales en esa época.

# 14.

## Bibliografía

- AASEN, O. 1968. Resultados de una investigación ecoica sobre anchoíta (*Engraulis anchoita*) en la plataforma argentina (2-24 de junio de 1967). *Pto. Des. Pesq., Publ.*, 5:1-5.
- AASEN, O. y J. P. CASTELLO. 1968. Reconocimiento ecoico de la anchoíta e investigaciones ambientales en aguas de la plataforma entre las latitudes 37° S y 41° S. *Pto. Des. Pesq., Ser. Inf. Téc.*, N° 11: 1-13.
- ALLEE, W. C. y J. C. DICKINSON. 1954. Dominance and subordination in the smooth dogfish, *Mustelus canis* (Mitchill). *Physiol. Zool.*, 27: 356-364.
- ALLEN, G. R. 1972. Observations on a commensal relationship between *Siphamia fuscolineata* (Apogonidae) and the crown-of-thorn starfish, *Acanthaster planci*. *Copeia*, 3: 595-597.
- ALTMANN, S. A. 1965. Sociobiology of rhesus monkeys. II. Stochastics of social communication. *J. Theoretical Biol.*, 8(3): 490-522.
- ANGELESCU, V. 1961. Panorama actual y futuro de la pesca marítima en la Argentina. *Rev. Univ. La Plata*, 15: 139-168.
- ANGELESCU, V. y M. B. COUSSEAU. 1967. Distribución espacial y cronológica de la anchoíta en el Mar Epicontinental Argentino. *CARPAS, Doc. Téc.* N° 9: 1-48.
- 1969. Alimentación de la merluza en la región del talud continental argentino, época invernal (Merluccidae, *Merluccius merluccius hubbsi*). *Bol. Inst. Biol. Mar.*, 19:1-93.
- ANGELESCU, V. y F. S. GNERI. 1965. Resultados preliminares de las investigaciones sobre biología y pesca de la caballa en el área de Mar del Plata (*Scomber japonicus*). *CARPAS, Doc. Téc.* N° 3: 1-21.
- ANGELESCU, V.; F. S. GNERI y A. NANI. 1958. La merluza del mar argentino. (Biología y taxonomía). *Serv. Hidrog. Naval, H.* 1004, III, 1-224.
- ANGELESCU, V. y M. L. FUSTER DE PLAZA. 1965. Migraciones verticales rítmicas de la merluza del sector bonaerense (Merluccidae, *Merluccius hubbsi*) y su significado ecológico. *An. Acad. Bras. Ciências*, 37 (Supl.): 194-214.
- ARDREY, R. 1979. *El contrato social*. Plaza y Jánés, 1-479.
- BACKUS, R. H.; J. E. CRADOCK; R. L. HAEDRICH y D. L. SHORES. 1970. The distribution of mesopelagic fish in the equatorial and western north Atlantic Ocean. *J. Mar. Res.*, 28(2): 179-201.
- BALDRIDGE, D. H. y J. WILLIAMS. 1969. Shark attack: feeding or fighting? *Military Medicine*, 34: 130-133.
- BALECH, E. 1962. Caracteres biogeográficos de la región de Argentina y Uruguay. *Seminario biogeograf. org. marinos, Mar del Plata, Doc. N° 6 (mimeografiado)*.
- 1964. Caracteres biogeográficos de la Argentina y Uruguay. *Bol. Inst. Biol. Mar.* 7: 107-112.
- 1964. Algunos factores a tener en cuenta en el planeamiento del desarrollo pesquero en la Argentina. *Ier. Cong. Promoción Pesq. bonaerense, Trabajo N° 3: 1-16, Dir. Rec. Pesq. Pcia. Bs. As. (mimeografiado)*.

- 1978. *Geocidio. La destrucción del planeta*. Ed. de la Flor, 1-303.
- BARDACH, J. E. 1959. The summer standing crop of fish on a shallow Bermuda reef. *Limnol. Oceanog.*, 4(1): 77-85.
- BARLOW, C. W. 1972. The attitude of fish eye-line in relation to body shape and to stripes and bars. *Copeia*, 1: 4-12.
- BASS, A. J.; J. D. D'AUBREY y N. KISTANASAMY. 1975. Sharks of the East coast of Southern Africa. IV. The families Odontaspidae, Scapanorhynchidae, Isuridae, Cetorhinidae, Alopiidae, Orectolobidae y Rhinodontidae. *Inv. Rep. Oceanogr. Res. Inst. Durban*, 39: 1-102.
- BASTIDA, R. 1971. Las incrustaciones biológicas en el puerto de Mar del Plata, período 1966-67. *Rev. Mus. Arg. Cien. Nat. Hidrobiología*, 3(2): 203-285.
- BERG, C. 1895. Enumeración sistemática y sinonímica de los peces de las costas argentinas y uruguayas. *An. Mus. Nac. Bs. As.*, Ser. 2, 4(1): 1-120.
- BERG, L. S. 1940. Classification of fishes, both recent and fossil. *Travaux de l'Institut zoologique de l'Academie des Sciences de la URSS*, 5(2): 87-517 (Reprint 1947, Edwards Brothers, Ann Arbor, Michigan).
- BERRA, T. M. y R. M. BERRA. 1977. A temporal and geographical analysis of new teleost names proposed at 25 years intervals from 1869-1970. *Copeia*, 4: 640-647.
- BERTIN, L. 1958. Ecologie. In: Grassé, P. P. (ed.), *Traité de zoologie*, 13(3): 1885-1933. Masson & Cie.
- BLACK-CLEWORT, P. 1970. The role of electrical discharges in the non reproductive social behaviour of *Gymnotus carapo* (Gymnotiidae, Pisces). *Animal Behav. Monogr.*, 3(1): 1-77.
- BOHLKE, J. E. y J. E. MCCOSKER. 1973. Two additional West Atlantic gobies (genus *Gobiosoma*) that removed ectoparasites from other fishes. *Copeia*, 3: 609-610.
- BORDALE, L. F. 1941. Interesante hallazgo del pez viuda (*Coenolepis acropterus*). *Rev. Arg. Zoogeografía*, 1(3): 189-191.
- BOSCHI, E. E. 1970. Evaluación de los recursos pesqueros en el Mar Epicontinental Argentino. *Ciencia e Investigación*, 26(2): 51-70.
- BRANDHORST, W. y J. P. CASTELLO. 1971. Evaluación de los recursos de anchoita (*Engraulis anchoita*) frente a la Argentina y Uruguay. I. Las condiciones oceanográficas, sinopsis del conocimiento actual sobre la anchoita y el plan para su evaluación. *Contr. Inst. Biol. Mar. N° 166*: 1-63. II. Abundancia relativa entre las latitudes 39° y 45° S en relación a las condiciones ambientales en febrero-marzo de 1970. *Contr. Inst. Biol. Mar.*, N° 172: 1-47.
- BREDER, C. M. 1972. On the relationship of teleost scales to pigment patterns. *Contr. Mote Mar. Lab.*, 1: 1-79.
- BRIGGS, J. C. 1974. *Marine zoogeography*. Mc-Graw Hill series on population biology, i-xii, 1-475.
- BRUUN, A. F. 1956. The abyssal fauna: its ecology, distribution and origin. *Nature*, 177: 1105-1108.
- 1957. Deep sea and abyssal depths. In: Hedgpeth, J. W. (ed.), *Treatise on marine ecology and paleoecology. Geol. Soc. Amer., Mem. 67, Cap.22*: 641-672.
- BUDKER, P. 1971. *The Ufe of sharks*. Columbia Univ. Press, i-xvii, 1-222.
- BULLIS, H. R. 1967. Depth segregations and distribution of sex-maturity groups in the marbled catshark, *Galeus arae*. In: Gilbert, P. W.; R. F. Mathewson y D. P. Rail (eds.), *Sharks, skates and rays*. The John Hopkins Press, 141-148.
- BULLIS, H. R. y P. J. STRUHSAKER. 1970. Fish fauna of the western Caribbean upper slope. *Quart. Florida Acad. Sci.*, 33(1): 43-76.
- CABRERA, A. L. 1951. Territorios fitogeográficos de la República Argentina. *Bol. Soc. Arg. Botánica*, 4(1-2): 21-65.
- 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Bol. Soc. Arg. Botánica*, 14(1-2): 1-42.

- 1964. *Las plantas acuáticas*. Libros del caminante, Eudeba, 1-95.
- CAILLEUX, A. 1963. Las rocas. Cuadernos Eudeba, N° 87: 1-72.
- CAREY, F. G. y J. M. TEAL. 1966. Heat conservation in tuna fish muscle. *Proc. natn. Acad. Sci. USA*, 56: 1464-1469.
- CASPERS, H. 1967. Estuaries: analysis of definitions and biological considerations. In: Lauff, G. H. (ed.), *Estuaries*. Am. Ass. Adv. Sci., Publ. N° 83: 3-5.
- CASTELLO, J. P. 1974. Evaluación de la abundancia de merluza en el Mar Argentino año 1973 entre las latitudes 40°30'S y 48°30'S según datos del B/I profesor Siedlecki. *Inst. Biol. Mar., Contr. N° 285 (mimeografiado)*.
- 1975. Observaciones sobre la estructura de la población de anchoíta en el período 1968-1973 (*Engraulis anchoita*). *Physis A*, 34(83): 21-29.
- CASTELLO, J. P.; M. B. COUSSEAU y J. J. BUONO. 1975. Abundancia relativa de la merluza (*Merluccius merluccius hubbsi*) en el período 1966-1973. *Physis A*, 34(89): 335-353.
- CERVIGON, F. 1972. Los peces: In: Hno. Ginés y R. Margalef (eds.), *Ecología marina*, Fund. La Salle, Monogr. N° 14: 309-355.
- CERVIGON, F. y R. BASTIDA. 1974. Contribución al conocimiento de la fauna ictiológica de la Pcia. de Buenos Aires (Argentina). *An. Soc. Cient. Arg.*, 197 (I-III): 3-20.
- CIECHOMSKY, J. D. 1966. Present state of the investigation on the Argentine anchovy *Engraulis anchoita* (Hubbs, Marini). *Symp. on Anchovies, Calif. 1964, Rep. Vol. XI*: 58-66.
- CIECHOMSKY, J. D. y D. A. CAPEZZANI. 1970. Studies on the evaluation of the spawning stocks of the Argentinean anchovy, *Engraulis anchoita* on the basis of egg surveys. *Symp. on Stock and Recruitment, ICES, N° 6, Copenhagen*.
- CLARK, E. 1963. The maintenance of sharks in captivity with a report on their instrumental conditioning. In: Gilbert, P. W. (ed.), *Sharks and survival*. P. C. Heath & Co., 115-149.
- CLARK, E.; A. BEN TUVIA y H. STEINITZ. 1967. Observations on a coastal fish community, Dahlak archipelago, Red. Sea. *Bull. Sea Fish. Res. Stn. Israel*, 49: 15-31.
- CLARKE, C. T. A. 1970. Territorial behaviour and population dynamics of a pomacentrid fish, the garibaldi *Hypsypops rubicunda*. *Ecol. Monographs*, 40(2): 189-212.
- COHEN, D. M. 1970. How many recent fishes are there? *Proc. Calif. Acad. Sci., 4ta. ser.*, 38(17): 341-346.
- COHEN, D. M. y D. L. PAWSON. 1977. Observations from the DSRV ALVIN on populations of benthic fishes and selected larger invertebrates in and near DWD-106. *NOAA Dumpsite eval. rept, 77-1, vol. II, Biological characteristics: 423-450*.
- COLIN, P. L. 1973. Burrowing behaviour of the yellowhead jawfish, *Opisthognathus aurifrons*. *Copeia*, 1: 84-90.
- COLLETTE, B. B. y S. EARLE (eds.). 1972. Results of the Tektite Program: Ecology of coral reef fishes. *Sci. Bull. Los Angeles County Mus. Nat. Hist.*, 14: 1-180.
- COLLETTE, B. B. y F. H. TALBOT. 1972. Activity patterns of coral reef fishes with emphasis on nocturnal-diurnal changeover. In: Collette, B. B. y S. Earle (eds.), Results of the Tektite Program, *Sci. Bull. Los Angeles County Mus. Nat. Hist.*, 14: 98-124.
- COMPAGNO, L. J. V. 1973. Interrelationships of living elasmobranchs. *J. Linn. Soc. (Suppl. 1)*, 53: 15-61.
- COTT, H. B. 1957. *Adaptive coloration in animals*. Methuen & Co., xxxii, 1-508.
- COUSSEAU, M. B. 1977. Merluza. In: Cousseau, M. B.; J. P. Castello y C. P. Cotrina. Informe sobre el muestreo bioestadístico de desembarque de pescado en el puerto de Mar del Plata, período enero 1972-diciembre 1974. *Contr. N° 330, Inst. Biol. Mar.: 1-24 (mimeografiado)*.

- COUSSEAU, M. B. y R. BASTIDA. 1976. Nuevas citas para la ictiofauna argentina y comentario sobre las especies poco conocidas. *Physis A*, 35(91): 235-252.
- COUSSEAU, M. B.; J. P. CASTELLO y C. P. COTRIÑA. 1977. Informe sobre el muestreo bioestadístico de desembarque de pescado en el puerto de Mar del Plata, período enero 1972-diciembre 1974. *Contr. N° 330, Inst. Biol. Mar.*: 1-58 (*mimeografiado*).
- COUSTEAU, J. Y. y P. COUSTEAU. 1970. *Les requins*. Flammarion, 1-240.
- CUSHING, D. H. 1976. Biology of fishes in the pelagic community. In: Cushing, D. H. y J. H. Walsh (eds.), *The ecology of the seas*. Blackwell and Co., 317-340.
- CHILDRESS, J. J. y R. P. MECK, 1973. Observations on the feeding behaviour of a mesopelagic fish (*Anoplogaster cornuta*: Beryciformes). *Copela*, 3: 602-603.
- CHILDRESS, J. J. y M. H. NYGAARD. 1973. The chemical composition of mid-water fishes as a function of depth of occurrence off Southern California. *Deep-Sea Res.*, 20: 1093-1109.
- CHRISTIANSEN, H. E. 1971. Descripción histológica del ciclo del ovario de merluza. *Bol. Inst. Biol. Mar.*, 20(*art. 1*): 1-41.
- CHRISTIANSEN, H. E. y M. B. COUSSEAU. 1971. La reproducción de la merluza y su relación con otros aspectos biológicos de la especie. *Bol. Inst. Biol. Mar.*, 20 (*art. 2*): 43-75.
- DALES, R. P. 1957. Interrelations of organisms. A. Commensalism. In: Hedgpeth, J. W. (ed.), *Treatise on marine ecology and paleoecology*. *Mem. Geol. Soc. Amer.*, 67: 391-412.
- DANA, J. D. 1853. On an isothermal oceanic chart illustrating the geographical distribution of marine animals. *Amer. J. Sci.*, 16: 314-327.
- DAVID, P. M. 1965. La fauna superficial del océano. *Endeavour*, 24(92): 95-100.
- DAWSON, C. E. 1974. A review of the Microdesmidae (Pisces; Gobioidae). 1. *Cerdale* and *Clarkichthys* with descriptions of three new species. *Copeia*, 2: 409-448.
- DAY, D. S. y W. G. PEARCY. 1968. Species associations of benthic fishes on the continental shelf and slope off Oregon. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 25(12): 2665-2675.
- DE BUEN, F. 1950. El Mar de Solís y su fauna de peces (2da. parte). *Publ. Cient. SOYP*, 2: 47-154.
- DEVOLD, F. 1963. The life history of the Atlanto-Scandian herring. *Rapp. Procés Verb. Cons. Intern. Explor. Mer*, 154: 98-108.
- DE WITT, F. A. 1972. Bathymetric distributions of two common deep-sea fishes, *Cyclothona acclinidens* and *C. signata* off Southern California. *Copeia*, 1: 88-96.
- EARLE, S. 1972. The influence of herbivores on the marine plants of Great Lameshur Bay, with an annotated list of plants. In: Collette, B. B. y S. Earle (eds.), *Results of the Tektite Program*, *Sci. Bull. Los Angeles County Mus. Nat. Hist.*, 14:17-44.
- EBELING, A. W.; R. M. IBARA; R. J. LAVENBERG y F. J. ROHLF. 1970. Ecological groups of deep-sea animals off Southern California. *Bull. Los Angeles County Mus., Science*, 6: 1-43.
- EIBL-EIBÉSFELDT, I. 1974. *Etología. Introducción al estudio comparado del comportamiento*. Omega: 1-643.
- EKMAN, S. 1953. *Zoogeography of the sea*. Sidgwick & Jackson, I-XIV, 1-417.
- ENGELBEEN, C. H. 1955. *La pesca marítima en la Argentina. Pasado, presente y futuro*. Ed. Librería del Colegio, Bs. As.: 1-216.
- FAULKNER, D. 1965. Finned doctors of the deep. *National Geographic*, 128(6): 867-873.

- FELL, B. 1975. *Introduction to marine biology*. Harper & Row, i-xi, 1-356.
- FELLOWS, D. P. y E. A. MURCHISON. 1967. A non injurious attack by a small shark. *Pacific Sci.*, 21: 150-151.
- FIGUEIREDO, J. L. y N. A. MENEZES. 1978. *Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. II. Teleostei (1)*. Mus. Zool. Univ. S. Paulo, I-IV, 1-110.
- FISCHER, A. G. y M. A. ARTHUR. 1977. Secular variations in the pelagic realm. In: Cook, H. E. y P. Enos (eds.), *Deep-water carbonate environments*. Soc. Econ. Paleont. Min. Special Publ., 25: 19-52.
- FITCH, J. E. y R. J. LAVENBERG. 1975. *Tidepool and nearshore fishes of California*. California Natural History guides: 38: 1-156, Univ. Calif. Press.
- FORBES, E. 1856. Map of the distribution of marine life. In: A. K. Johnston, *The physical atlas of natural phenomena (new edition)*. W. & A. K. Johnston, Edinburgo y Londres.
- FOWLER, H. W. 1941. A list of the fishes known from the coast of Brazil. *Arq. Zool. S. Paulo*, 111(6): 115-184.
- GARCÍA, M. L. y R. C. MENNI. 1982. Sobre la distribución meridional de *Balistes capriscus* (Tetraodontiformes, Balistidae). *Neotropica*, 28(79): 25-30.
- GILBERT, P. W. (ed.). 1963. *Sharks and survival*. D. C. Heath Co., I-XIV, 1-578.
- GILBERT, P. W.; R. F. MATHEWSON y D. P. RALL (eds.). 1967. *Sharks, skates and rays*. J. Hopkins Press.
- GOODE, G. B. y T. H. BEAN. 1895. Oceanic ichthyology. *Spec. Bull. U.S. natn. Mus.*, 2: 1-553.
- GOREAU, T. F.; N. I. GOREAU y T. J. GOREAU. 1979. Corales y arrecifes coralinos. *Investigación y ciencia*, 37: 48-60.
- GOSLINE, W. A. 1973. *Functional morphology and classification of teleostean fishes*. Univ. Press Hawai, 2da. ed., i-ix, 1-208 (1ra. ed. 1971).
- GOSZTONYI, A. E. 1976. Results of the research cruises of FRV "Walter Herwig" to South America. XLVIII. Revision of the South American Zoarcidae (Osteichthyes, Blennioidei) with the description of three new genera and five new species. *Arch. FischWiss.*, 27(3): 191-249.
- GREENWOOD, P. H.; D. E. ROSEN; S. H. WEITZMAN y G. S. MYERS. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 131(4): 341-455.
- GREY, M. 1956. The distribution of fishes found below a depth of 2000 meters. *Fieldiana: Zool.*, 36(2): 73-337.
- GRIFFITH, G. R. W. 1974. Environment and salinity tolerance in the genus *Fundulus*. *Copeia*, 2: 319-331.
- GUNTER, G. 1967. Vertebrates in hypersaline waters. *Contr. mar. Sci. Univ. Texas*, 12: 230-241.
- GUNTHER, A. 1870. *Catalogue of fishes in the British Museum*, 8: I-XXV, 1-549.
- 1880. Report on the shore fishes procured during the voyage of HMS Challenger in the years 1873-1876. *Challenger Repts.*, Zool. I: 1-82.
- GUNTHER, E. B. 1971. Ecological observations on an estuarine environment at Fanning atoll. *Pacific Sci.*, 25: 249-259.
- GUNTHER, G. 1967. Some relationships of estuaries to the fisheries of the Gulf of Mexico. In: Lauff, G. H. (ed.), *Estuaries*. Am. Assoc. Adv. Sci., Publ. N° 83: 621.
- HAAS, H. 1973. *En las profundidades vírgenes*. Plaza y Janés, 1-367.
- HAEDRICH, R. L. 1967. The stromateoid fishes: systematics and a classification. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 135(2): 31-139.
- HART, T. J. 1964. Report on trawling surveys on the Patagonian continental shelf. *Discovery Rept.*, 23: 223-408.
- HEDGPETH, J. W. 1957. Classification of marine environments. In: Hedgpeth, J. W. (ed.), *Treatise on marine ecology and paleoecology*. *Mem. Geol. Soc. Amer.*, Mem. 67: 17-28.

- 1957. Concepts of marine ecology. In: J. W. Hedgpeth (ed.), *Treatise on marine ecology and paleoecology. Mem. Geol. Soc. Amer.*, 67: 29-52.
- 1957. Marine biogeography. In: Hedgpeth, J. W. (ed.), *Treatise on marine ecology and paleoecology. Mem. Geol. Soc. Amer.*, Mem. 67: 359-382.
- 1957. Biological aspects (parte II de Emery *et al*, Estuaries and lagoons), In: Hedgpeth, J. W. (ed.), *Treatise on marine ecology and paleoecology, Mem. Geol. Soc. Amer.*, Mem. 67, 1: 693-729.
- HERRING, P. J. 1967. The pigments of plankton at the sea surface. *Symp. Zool. Soc. London*, 19: 215-236.
- HOBSON, E. S. 1964. Sharks increasing visual field. *Underwater naturalist*, 2: 29.
- HOPKINS, S. H. 1957. Interrelations of organisms. B. Parasitism. In: Hedgpeth, J. W. (ed.), *Treatise on marine ecology and paleoecology. Mem. Geol. Soc. Amer.*, 67: 413-428.
- HORN, M. H. 1972. The amount of space available for marine and freshwater fishes. *Fish.Bull.*, 70(4): 1295-1297.
- HOWARD, H. E. 1920. *Territory in bird Ufe*. J. Murray, I-XIII, 1-308.
- HUGHES, G. M. 1961. How a fish extracts oxygen from water. *New Scientist London*, 11: 346-348.
- HUNTER, J. R. y C. T. MITCHELL. 1968. Association of fishes with flotsam in shelf offshore waters of Central America. *Fishery Bull.*, 66(1): 13-29.
- HUREAU, J. C.; P. GEISTDOERFER y M. RANNOU. 1979. The ecology of deep sea benthic fishes. *Sarsia*, 64(1,2): 103-108.
- ISAACS, J. D. The nature of oceanic life. *Scientific American*, 221 (3): 147-162.
- JOHNSON, R. H. y D. R. NELSON. 1973. Agonistic display in the gray reef shark, *Carcharhinus menisorrh* and its relationship to attacks on man. *Copeia*, 1: 76-83.
- KESTEVEN, G. L. 1966. Distribution of marine organisms-fishes. In: *Morning review lectures, IInd. Intern. oceanogr. Congress, Moscú, 1966: 145-159.*
- KREFFT, G. 1968. Neue und erstmalig nachgewiesene Knorpelfische aus dem Archibental des Südwestatlantiks einschliesslich einer Diskussion einiger *Etmopterus*- Arten südlicher Meere. *Arch. FischWiss.*, 19(1): 1-42.
- (1976) 1978. Distribution patterns of oceanic fishes in the Atlantic Ocean. Selected problems. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 40(3-4): 439-460.
- KUHLMAN, D. H. H. 1966. Putzerfische saubern Krokodile. *Z. Tierpsychol.*, 23: 853-854.
- LAGLER, K. F.; J. E. BARDACH y R. R. MILLER. 1962. *Ichthyology: the study of fishes*. J. Wiley & Sons, i-xiii, 1-545.
- LAHILLE, F. 1895. Faunas locales argentinas. 1. Lista de los pescados recogidos en los alrededores de La Plata. . . *Rev. Mus. La Plata*, 6: 267-276.
- 1906. La pesca en la República Argentina. *Anal. Minist. Agrie*, 3, 1: 1-212.
- LIGHTILL, M. J. 1970. ¿Cómo nadan los peces? *Endeavour*, 29(107): 77-83.
- LIMBAUGH, C. 1961. Cleaning symbiosis. *Sci. Amer.*, 205: 42-49.
- 1963. Field notes on sharks. In: Gilbert, P. W. (ed.), *Sharks and survival*. P. C. Heath & Co.: 63-94.
- LINEAWEAVER, T. H. y R. H. BACKUS. 1973. *The natural history of sharks*. Double day & Co., Anchor Natural History Books, 1-237.
- LINKLATER, E. 1972. *The voyage of the Challenger*. Doubleday & Co., 1-288.
- LOPEZ, R. B. 1954. La pesca en la República Argentina durante el año 1952. *Rev. Mus. Municip. Cienc. Nat. y Trad. Mar del Plata*, 1 (2): 26-49.
- 1963. Peces marinos de la República Argentina. *Cons. Fed. Inv., Eval. Rec. Nat. Argentina*, 7(3): 105-219.

- 1963. Problemas sobre la distribución geográfica de los peces marinos sudamericanos. *Rev. Mus. Arg. C. Nat. "B. Rivadavia"*, 1 (3): 109-135.
- 1964. Problemas de la distribución geográfica de los peces marinos sudamericanos. *Bol. Inst. Biol. Mar.*, 7: 57-63.
- LORENZ, K. 1962. The function of colour in coral reef fishes. *Proc. R. Inst. Gt. Br.*, 39: 282-296.
- LOSEY, G. S. 1972. The ecological importance of cleaning symbiosis. *Copeia*, 4: 820-833.
- LOW, R. M. 1971. Interspecific territoriality in a pomacentrid reef fish, *Pomacentrus flavicauda* Whitley. *Ecology*, 52(4): 648-654.
- LOWE MCCONNELL, R. H. 1962. The fishes of the British Guiana continental shelf, Atlantic coast of South America, with notes on their natural history. *J. Linn. Soc. London*, 44(301): 669-700.
- MACNAE, W. 1967. Zonation within mangroves associated with estuaries in north Queensland. In: Lauff, G. H. (ed.), *Estuaries*, Am. Ass. Adv. Sci., Publ. N° 83: 432-441.
- MAGNUSON, J. J. y R. M. GOODING. 1971. Color pattern of pilot fish (*Naucrates ductor*) and their possible significance. *Copeia*, 2: 314-316.
- MANSUETTI, M. R. 1963. Symbiotic behaviour between small fishes and jellyfishes with new data on that between the stromateoid, *Peprilus alepidotus*, and the scyphomedusa, *Crhysaora quinquécirrha*. *Copeia*, 1: 40-80.
- MARGALEF, R. 1972. El ecosistema. In: Hno. Ginés y R. Margalef (eds.), *Ecología marina*. Fund. La Salle, Monogr. N° 14: 377-453.
- 1974. *Ecología*. Omega: i-xv, 1-951.
- MARINI, T. L. 1933. La merluza argentina. *Physis* 11: 321-326.
- 1935. La anchoíta argentina. Su posición sistemática y su porvenir económico. *Physis* 11: 438-451.
- MARSHALL, N. B. 1963. Diversity, distribution and speciation of deep sea fishes. *Syst. Ass. Publ.*, 5: 181-195.
- 1971. *Explorations in the life of fishes*. Harvard books in biology, N° 7: i-iv, 1-204. Harvard Univ. Press.
- MARSHALL, N. B. y D. W. BOURNE. 1964. A photographic survey of benthic fishes in the Red Sea and Gulf of Aden, with observations on their population density, diversity and habits. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 132(2): 223-244.
- MATTHIESSEN, P. 1971. *Blue meridian*. Random House.
- MAYTIA, S. 1975. Nueva localidad para *Antigonia capros* Lowe (Pisces, Antigoniidae). *Neotropica*, 21 (66): 144-146.
- MCBRIDE, G. 1968. Social organization and stress in animal management. *Ecol. Soc. Aust.*, Proc. 3: 133-138.
- MCCOY, E. D. y K. L. HECK. 1976. Biogeography of corals, seagrasses, and mangroves: an alternative to the center of origin concept. *Syst. Zool.*, 25(3): 201-210.
- McFARLAND, W. N. y F. W. MUNZ. 1975. The evolution of photopic visual pigments in fishes. *Vision Research*, 15: 1071-1080.
- McHUGH, J. L. 1967. Estuarine nekton. In: Lauff, G. H. (ed.). *Estuaries*, Am. Ass. Adv. Sci., Publ. N° 83: 581-620.
- McLAREN, I. A. 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptative value of vertical migration. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 20: 685-727.
- McLEAN, R. y W. F. HERRNKIND. 1971. Compact schooling during a mass movement by grunts. *Copeia*, 2: 328-330.
- MEAD, G. W. y S. A. EARLE. 1970. Notes on the natural history of snipe eels. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 4ta. ser., 38(5): 99-103.
- MENNI, R. C. 1973. Rajidae del litoral bonaerense. I. Especies de los géneros *Raja*, *Bathyraja* y *Sympterygia* (Chondrichthyes). *Physis A*, 32(85): 413-439.

- 1981. Sobre la distribución de los peces marinos de la Argentina. *In: SYMPO-SIA, VI Jornadas Argentinas de Zoología*, págs. 57-73.
- Distribución y biología de *Squalus acanthias*, *Mustelus schmitti* y *Galeorhinus vitaminicus* en el Mar Argentino en agosto-setiembre de 1978 (Chondrichthyes). *Rev. Mus. La Plata*. (En prensa).
- MENNI, R. C. y A. E. GOSZTONYI. 1982. Benthic and semidemersal fish associations in the Argentine Sea. *Studies on neotropical fauna and environment*, 17: 1-29.
- MENNI, R. C.; A. E. GOSZTONYI y H. L. LOPEZ. 1979. Sobre la ecología y biología de *Halaehurus bivius* (Chondrichthyes, Scyliorhinidae). *Rev. Mus. Arg. C. Nat. "B. Rivadaúia"*, *Ecol.*, 2(3): 71-88.
- MENNI, R. C.; R. A. RINGUELET y R. H. ARAMBURU. *Peces marinos de la Argentina y Uruguay*. Ed. Hemisferio Sur. (En prensa).
- MILLS, E. L. 1969. The community concept in marine zoology, with comments on continua and instability in some marine communities: a review. *J. Fish. Res. Bd. Canadá*, 26(4): 1415-1427.
- MOORE, H. B. 1958. *Marine ecology*. J. Wiley & Sons: i-xi, 1-493.
- MORTON, M. B. 1972. The occurrence of *Caranx kalla* and *C. malabaricus* in association with the jellyfish, *Cyanea nozakii*. *Copeia*, 4: 873-875.
- MOTODA, S. y H. HIRANO. 1963. Review of Japanese herring investigations. *Rapp. Procés Verb. Cons. Intern. Expl. Mer*, 154: 249-262.
- MUNZ, F. W. 1964. The visual pigments of epipelagic and rocky-shore fishes. *Vision research*, 4: 441-454.
- MUSICK, J. A. 1976. Nota bibliográfica sobre Menzies *et al.* (1973), *Abyssal environment and ecology of the world oceans*. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 4: 571-573.
- MYRBERG, A. A. y S. H. GRUBER. 1974. The behaviour of the bonnet-head shark, *Sphyrna tiburo*. *Copeia*, 2: 358-374.
- NICOL, N. D. 1978. Some characteristics of colonial animals. *Florida Sci.*, 41 (4): 214-217.
- NIEUWENHUYNS, R. 1962. Trends in evolution of the actinopterygian forebrain. *J. Morph.*, 3(1): 69-88.
- NIKOLSKY, G. V. 1969. *Theory of fish population dynamics as the biological background for national exploitation and management of fishing resources*. Oliver and Boyd: 1-323.
- NOBLE, G. K. 1938. Sexual selection among fishes. *Biol. Review*, 13: 133-158.
- NORMAN, J. R. 1937. Coast fishes. Part II. The patagonian region. *Discovery Rept.* 16: 1-150.
- OLIVIER, S. R.; A. ESCOFET; P. PENCHAZADEH y J. M. ORENSANZ. 1972. Estudios ecológicos de la región estuarial de Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina). 1. Las comunidades bentónicas. *An. Soc. Cient. Argentina*, 193 (V-VI): 237-262.
- OSTROW, M. E. 1980. On clownfish and feather-dusters. *Trop. Fish. Hob.*, 28, 294(12): 42-44.
- OTERO, H. A. y M. A. SIMONAZZI. 1979. Sobre la dinámica de población de las especies de merluza (Merlucciidae) del Atlántico Sudoccidental. *INIDEP, Publ. previa*: 1-35.
- PARR, A. E. 1927. A contribution to the theoretical analysis of the schooling behaviour of fishes. *Occ. Pap. Bingham Oceanogr. Coll.*, 1: 1-32.
- 1939. Quantitative observations on the pelagic *Sargassum* vegetation of the Western north Atlantic. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, 6(7): 1-94.
- PAXTON, J. R. 1967. A distributional analysis of the lantern fishes (family Myctophidae) of the San Pedro Basin, California. *Copeia*: 422-440.

- PEARCY, W. G. 1964. Some distributional features of mesopelagic fishes off Oregon. *J. mar. Res.*, 22(1): 83-102.
- PEARCY, W. G. y S. W. RICHARDS. 1962. Distribution and ecology of fishes of the Mystic river estuary, Connecticut. *Ecology*, 43(2): 245-259.
- PERES, J. M. 1961. *Océanographie biologique et biologie marine. I. La vie benthique*. Press Univ. France: 1-541.
- 1968. *La vida en el océano*. Martínez Roca, 1-192.
- PERES, J. M. y L. DEVEZE. 1963. *Océanographie biologique et biologie marine. II. La vie pelagique*. Press Univ. France, 1-514.
- PETERMAN, R. M. 1971. A possible function of coloration in coral reef fishes. *Copeia*, 2: 330-331.
- PETERSEN, C. G. J. 1914. Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography. *Rept. Danish Biol. Sta.* 21: 1-68.
- PETERSEN, C. G. J. y P. B. JENSEN. 1911. Valuation of the sea. I. Animal life of the sea bottom, its food and quantity. *Rep. Danish Biol. Sta.*, 20: 1-76.
- PIETSCH, T. W. y B. G. NAFAKTITIS. 1971. A male *Melanocetus johnsoni* attached to a female *Centrophryne spinulosa* (Pisces, Ceratioidea). *Copeia*, 2: 322-324.
- POLANSKY, J. 1974. *Geografía física general*. Manuales Eudeba, I—XIII, 1-296.
- POMEROL, Ch. y R. FOUËT. 1964. *Las rocas sedimentarias*. Cuadernos Eudeba, N° 108: 1-126.
- POZZI, A. J. y L. F. BORDALE. 1935. Cuadro sistemático de los peces marinos de la Argentina. *An. Soc. Cient. Argentina*, 120(1): 145-189.
- PRIMER CONGRESO NACIONAL DE PESQUERÍAS MARÍTIMAS E INDUSTRIAS DERIVADAS. 1950. *Tomo II, Trabajos presentados. I-XVI*, 1-324.
- PRITCHARD, D. W. 1967. What is an estuary: physical viewpoint. In: Lauff, G. H. (ed.), *Estuaries*, Am. Ass. Adv. Sci., Publ. N° 83: 3-5.
- RADAKOV, D. V. 1973. *Schooling in the ecology of fishes*. Halstead Press, Wiley, I-VIII, 1-173.
- RANDALL, J. E. 1963. An analysis of the fish populations of artificial and natural reefs in the Virgin Islands. *Caribb. J. Sci.*, 3(1): 31-47.
- ~ 1977. Contribution to the biology of the whitetip reef shark (*Triaenodon obesus*). *Pacific Sci.*, 31(2): 143-164.
- REGAN, T. C. 1914. British Antarctic ("Terra Nova") Expedition, 1910. *Nat. Hist. Rept., Fishes. Zool.* 1(1): 1-54.
- RINGUELET, R. A. 1962. *Ecología acuática continental*. Eudeba, i-xi, 1-138.
- 1963. Estudios ecológicos en el litoral patagónico. El piso supralitoral en la ría Deseado (Santa Cruz, Argentina). *Physis*, 24(67): 103-106.
- 1964. Los tipos morfológicos o biotipos de las comunidades marinas de la zona litoral. *An. II Congr. Latino-Americano de Zool. (Sao Paulo, 1962)*, I: 23-26.
- 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur*, 2(3): 1-122.
- RINGUELET, R. A.; A. AMOR; N. MAGALDI y R. PALLARES. 1962. Estudio ecológico de la fauna intercotidal de Puerto Deseado en febrero de 1961 (Santa Cruz, Argentina). *Physis*, 23(64): 35-53.
- RINGUELET, R. A. y R. H. ARAMBURU. 1960. Peces marinos de la República Argentina. *Agro*, 2(5): 1-141.
- RINGUELET, R. A.; R. H. ARAMBURU y A. A. de ARAMBURU. 1967. *Los peces argentinos de agua dulce*. Com. Inv. Cient. Pcia. de Bs. As., 1-602.
- RINGUELET, R. A. y L. A. BULLA. 1974. Un nuevo artefacto para el muestreo estratificado de plancton en ambientes someros. *Physis B*, 33(87): 241-246.
- RIOJA, E. 1941. Consideraciones acerca de los tipos morfológicos marinos bentónicos y planctónicos. *Ciencia*, 2: 64-66.

- ROBERTS, J. L. 1975. Active branchial and ram ventilation in fishes. *Biol. Bull.*, 148(1): 85-105.
- ROBERTSON, D. R. 1972. Social control of sex reversal in a coral reef fish. *Science* 177: 1007-1009.
- ROBINSON, B. H. 1972. Distribution of the midwater fishes of the Gulf of California. *Copeia*, 3: 448-461.
- 1976. Deep sea fishes. *Natural History*, 85(7): 38-45.
- ROJO, A. L. y J. M. SILVOSA. 1970. Estudios de abundancia relativa en la pesquería de merluza argentina desde 1967 al primer trimestre de 1970. *Proy. Des. Pesq. Ser. Inf. Téc. Publ. N° 26*: 1-19.
- ROSEN, D. E. 1973. Suborden Cyprinodontoidei. In: *Mem. Sears Found. Mar. Res.*, 1(6): 229-262.
- ROUX, C. 1973. Poissons téléostéens du plateau continental brésilien. Résultats scientifiques des campagnes de la "Calypso", X. *Ann. Inst. Océanogr.*, 49 (fasc. suppl.): 23-207.
- SALE, P. F. 1971. Extremely limited home range in a coral reef fish *Dascyllus aruanus* (Pisces: Pomacentridae). *Copeia*, 2: 324-327.
- SAN ROMAN, N. A. 1972. Alimentación del "pez palo" *Percophis brasiliensis* Quoy y Gaimard, 1824. *Physis*, 31 (83): 605-612.
- SARSIÁ. 1979. Kristineberg centenary. Symposium on deep-sea faunas. *Sarsia* 64 (1-2): 1-136.
- SCOTT, J. P. y E. FREDERICSON. 1951. The causes of fighting in mice and rats. *Physiological Zoology*, 24(4): 273-309.
- SCHLICHTER, (Dr.). (1979). Camuflaje químico: base de la convivencia de las anémonas de arrecife y los peces anémoma. *Boehringher Ingelheim Informa*, 77.
- SCHUMACHER, R. H. 1978. *Arrecifes coralinos. Su extensión, mundo animal y ecología*. Omega, 1-288.
- SICCARDI, E.; A. E. GOSZTONYI y R. C. MENNI. 1981. La presencia de *Carcharodon carcharias* e *Isurus oxyrhynchus* en el Mar Argentino (Chondrichthyes, Lamniformes). *Physis A*, 39(97): 55-62.
- SIERRA, B. 1974. Caracteres métricos de *Blennius fissicornis* Quoy y Gaymard, 1824 correlacionados con la salinidad del Río de la Plata (Teleosteos, Blenniidae). *Physis A*, 33(86): 347-350.
- SIMPSON, G. G. 1945. *The principles of classification and a classification of mammals*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 85: 1-XVI, 1-350.
- SMITH, S. W. 1973. Record of a fish associated with a Caribbean sea anemone. *Copeia*, 3: 597-598.
- SMITH, C. L. y J. C. TYLER. 1972. Space resource sharing in a coral reef fish community. In: Collette, B. B. y S. Earle (eds.), Results of the Tektite Program. *Sci. Bull. Los Angeles County Mus. Nat. Hist.*, 14: 125-170.
- SALOMON RAJU, N. y R. H. ROSENBLATT. 1971. New record of the parasitic eel, *Simenchelys parasiticus* from the central North Pacific with notes on its metamorphic forms. *Copeia*, 2: 312-314.
- SOUTO, S. 1974. Tintinnidos del Río de la Plata y su zona de influencia (Protozoa, Ciliata). *Physis B*, 33(87): 201-205.
- SPOONER, G. M. y H. B. MOORE. 1940. The ecology of the Tamar estuary. VI. An account of the macrofauna of the intertidal muds. *J. mar. Biol. Ass.*, 24: 283-330.
- SPRINGER, S. 1963. Field observations on large sharks of the Florida-Caribbean región. In: Gilbert, P. W. (ed.), *Sharks and survival*. D. C. Heath & Co.: 95-113.
- 1967. Social organization of sharks populations. In: Gilbert, P. W. et al. (eds.), *Sharks, skates and rays*. The J. Hopkins Press: 149-174.
- SPRINGER, S. y V. SADOWSKY. 1970. Subspecies of the Western Atlantic catshark, *Scyliorhinus retifer*. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 83(7): 83-98.

- STEHMANN, M. 1976. *Breviraja caerulea spec. nov.* (Elasmobranchii, Batoidea, Rajidae); eine neue archibentale Rochenart und zugleich ein Erstnachweis ihrer Gattung im Nordostatlantik. *Arch. FischWiss.*, 27(2): 97-114.
- STEPHENSON, T. A. y A. STEPHENSON. 1949. The universal features of zonation between tidemarks on rocky coasts. *J. Ecol.*, 37: 289-305.
- STICKNEY, R. R.; D. B. WHITE y D. MILLER. 1973. Observations of fin use in relation to feeding and resting behaviour in flatfishes (Pleuronectiformes). *Copeia*, 1: 154-156.
- TALBOT, J. J. 1973. Some aspects of the ecology and bathymetric distribution of *Cyclothone acclinidens* in the Santa Catalina basin. *Copeia*, 3: 600-601.
- THORSON, G. 1957. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). In: J. W. Hedgpeth (ed.), Treatise on marine ecology and paleoecology. *Mem. Geol. Soc. Amer.*, 67: 461-534.
- THORSON, T. B. 1974. Occurrence of the sawfish, *Pristis perotteti*, in the Amazon river, with notes on *P. pectinatus*. *Copeia*, 2: 560-564.
- THORSON, T. B.; C. M. COLVAN y D. E. WATSON. 1966. Sharks and sawfishes in the Lake-Rio Dulce system, Guatemala. *Copeia*: 620-622.
- THORSON, T. B.; D. E. WATSON y C. M. COWAN. 1966. The status of the freshwater shark of Lake Nicaragua. *Copeia*: 385-462.
- THRESHER, R. E. 1977. Pseudocleaning behaviour of Florida reef fishes. *Copeia*, 4: 768-769.
- THORMALEN DE GIL, A. L. 1949. Estudio biológico y experimental de las adaptaciones (eurihalinidad) del pez vivíparo *Jenynsia lineata*. *Rev. Mus. La Plata, (N.S.)*, 5, *Zool.*: 441-540.
- TINBERGEN, N. 1969. El estudio del instinto. Siglo XXI Editores, I—VIII, 1-243.
- TODD, E. S. 1973. A preliminary report of the respiratory pump in the Dactyloscopidae. *Copeia*, 1: 115-119.
- TROTT, L. B. y N. L. CHAN. 1972. *Carapus homei* commensal in the mantle cavity of *Tridacna* sp. in the South China sea. *Copeia*, 4: 872-873.
- TROTT, L. B. y E. E. TROTT. 1972. Pearl fishes (Carapidae: Gadiformes) collected from Puerto Galera, Mindoro, Philippines. *Copeia*, 4: 839-843.
- TSUDA, R. T. y P. G. BRYAN. 1973. Food preference of juvenil *Siganus rostratus* and *S. spinus* in Guam. *Copeia*, 3: 604-606.
- VOSS, G. L. 1966. The pelagic mid-water fauna of the Eastern tropical Atlantic with special reference to the Gulf of Guinea. *Proc. Symp. oceanogr. fish. resources Trp. Atlantic, Publ. UNESCO*, 8: 91-99.
- WALSH, G. E. 1967. An ecological study of a Hawaiian mangrove swamp. In: Lauff, G. H. (ed.), *Estuaries*. Am. Ass. Adv. Sci., Publ. N° 83: 420-431.
- WARBURTON, K. 1979. Growth and production of some important species of fish in a Mexican coastal lagoon system. *J. Fish. Biol.*, 14(5): 449-464.
- WELLS, J. W. 1957. Coral reefs. In: Hedgpeth, J. W. (ed.), Treatise on marine ecology and paleoecology. *Mem. Geol. Soc. Amer.*, 67: 609-632.
- WILSON, E. D. 1975. *Sociobiology. The new synthesis*. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, i-ix, 1-697.
- WOLFF, T. 1960. The hadal community, an introduction. *Deep Sea Res.*, 6: 95-124.
- 1970. The concept of the hadal or ultra-abyssal fauna. *Deep Sea Res.*, 17(6): 983-1003.
- WOODWARD, S. P. 1851-1856. *A manual of the mollusca*. John Weale, Londres, i-viii, 1-486.

- WYMAN, R. L. y J. A. WARD. 1972. A cleaning symbiosis between the cichlid fishes *Etroplus maculatus* and *E. suratensis*. I. Description and possible evolution. *Copeia*, 4: 834-838.
- WYNN-EDWARDS, V. C. 1965. Self-regulating systems in populations of animals. *Science*, 147: 1543-1548.
- YAMANAKA, I. 1960. Comparative study of the population size of Japanese and California sardine. *FAO World Sci. Meet. Biol. Sardines and Related Species. Proc.* 3: 1151-1192.

# INDICE DE TEMAS

## A

abisal, 17, 18, 47, 73, 76, 77, 78  
abisopelágica, 16  
abundancia, 26  
abrigo, 28  
acantopterigios, 23, 94  
adaptaciones, 32, 36, 37, 43, 47, 48, 56, 61, 62, 65, 69, 77, 97, 109, 112, 123  
agnatos, 9  
agonística-o, 128, 131  
agregación, 111, 112  
agua dulce, 9, 11, 12, 13, 47, 83  
agua libre, 15  
aguas árticas, 12, 102  
aguas continentales, 45, 46  
aguas costeras, 21, 25, 26  
aguas frías, 38  
aguas mixohalinas, 83, 87  
aguas templado cálidas, 38, 104  
aguas templado frías, 38, 104  
aguas tropicales, 38, 72  
aislamiento, 9, 11  
albufera, 84, 85, 86  
algas, 49, 51, 88, 90, 97, 104, 121  
alimentación, 60, 75  
ambientes, 9, 11, 16, 19, 26, 51, 67, 101  
ambientes bentónicos, 16  
ambientes costeros de salinidad variable, 84  
ambientes hipersalinos, 87  
ambientes marinos, 15, 101  
ambientes pelágicos, 16  
ambientes restringidos, 79  
ámbito, 13  
ámbito del hogar, 118  
ámbito total, 118  
anadrómos, 79, 81, 83  
anchoíta, 147  
anélidos, 51  
anémonas, 120, 134  
antibióticos-as, 19, 83  
anfipodos, 46, 68, 140, 146  
antártica, 102  
arácnidos, 46  
arcaicos, 12  
área central, 118

arquibental, 17, 108  
arrecifes, 11, 25, 32, 88, 91  
arrecifes de coral, 12, 31, 36, 37, 88, 90, 94, 109, 117, 120  
artrópodos, 51  
ascidias, 57  
asociaciones biológicas, 19, 93, 109, 110  
asociaciones de peces, 59, 109, 110  
atolón, 82, 86  
aves, 88, 111, 115, 118

## B

bahías, 84, 85  
barreras oceánicas, 52  
batial, 17, 18  
batibéntico-s, 19, 73  
batidemersal, 19, 73  
batipelágico-a-s, 10, 16, 19, 58, 61, 62, 65, 77  
béntico, 19  
bentónico-a-s, 15, 16, 19, 23, 25, 26, 28, 30, 32, 33, 35, 51, 72, 77, 110  
bentopelágico-a-s, 10, 17, 19, 62, 73, 74  
bentos, 16, 68  
bentos nerítico, 91, 110  
bentos profundo, 10, 68, 71  
biología pesquera, 141  
bioluminiscencia, 76  
biotipo, 20  
Bonaerense, 19  
briozoos, 51, 68

## C

caballa, 150  
calamares, 46  
campo personal, 131  
candirú, 140  
canibalismo, 127, 146  
capa superficial, 23, 45, 46, 47, 57  
cardumen, 23, 25, 49, 82, 99, 111, 112, 139, 147  
catadromos-as, 79, 81  
categorías, 1  
cavernas, 94  
cavernícolas, 69

cefalópodos, 46  
 celenterados, 46, 47, 51, 57, 68, 90, 134  
 ciguatera, 99  
 circalitoral, 17, 36  
 circulación vertical, 26  
 cirripedios, 68  
 clasificación, 1, 2  
 coloniales, 91  
 colonialismo, 91  
 coloración, 31, 42, 46, 52, 62, 69, 73, 93, 113, 134  
 coloración aposemática, 30, 117  
 coloración bipolar, 33  
 coloración criptica, 33, 57, 99, 117  
 coloración de advertencia, 30  
 coloración protectora, 46  
 comensalismo, 49, 133  
 comensalismo social, 139  
 competencia, 133  
 comportamiento, 123  
 composición química, 60  
 comunicación, 31, 129  
 comunidad-es, 37, 45, 59, 93, 108, 109, 111  
 comunidades bentónicas, 77, 85, 92, 109  
 comunidades pelágicas, 44, 45  
 condrictios, 1, 9, 83  
 conducta, 30, 97, 111, 123, 128  
 conducta sexual, 111  
 consorcios, 49, 134  
 contaminación, 85  
 convergencias, 42, 48, 77  
 copépodos, 37, 46, 51, 66, 68, 140  
 corales, 91, 92  
 cortejo, 120, 121  
 corriente de Brasil, 104  
 corrientes, 21, 104, 142, 146  
 cosmopolita, 108  
 costa marina, 10  
 costa tropical, 11  
 costas rocosas, 37  
 costeros, 104  
 crustáceos, 46, 68, 69, 74, 88, 104, 134, 139, 146  
 cuenca, 86  
 cuenca de grandes ríos, 11  
 cuencas oceánicas, 73, 76, 78  
 ctenóforos, 46

## D

decápodos, 46  
 deep scattering layer, 37  
 demersal-es, 19, 33, 77, 104  
 diadromos, 9

diatomeas, 99  
 dimorfismo sexual, 26, 34, 56, 65, 74, 93  
 dípteros, 46  
 distribución, 12, 13, 23, 42, 59, 66, 88, 101, 108  
 distribución en parches, 80  
 distribución circumpropical, 52  
 distribución horizontal, 73  
 distribución vertical, 17, 53, 59, 71, 77  
 Distrito Bonaerense, 104, 106, 151  
 Distrito Patagónico, 104  
 Distrito Rionegrense, 106  
 Distrito Uruguayo, 106  
 DSL, 37  
 diversidad, 12, 26, 28, 39, 59, 61, 75  
 divisiones zoogeográficas, 102, 103  
 dominancia, 122, 130  
 dominantes, 13, 123  
 dominio-s, 15, 16, 122  
 dominio bentónico, 16, 71, 109  
 dominio bentónico profundo, 17  
 dominio pelágico, 16, 51, 76

## E

ecología, 11, 19  
 ecosistema, 23, 79, 91, 148  
 elasmobranquios, 1, 82  
 endemismo, 17, 68, 102, 106  
 energía, 10  
 epineuston, 45, 46  
 epipelágico, 10, 11, 16, 37, 39, 46, 48, 133  
 equinodermos, 104, 134, 135  
 espacio disponible, 11  
 especies, 9, 10, 11, 12, 13  
 esponjas, 57, 68  
 estenobáticos, 77  
 estigobióticos, 69  
 estuarios, 37, 79, 80, 82, 83, 87  
 etología, 111, 127  
 euribáticas, 71, 72, 77  
 eurihalinidad, 26, 79, 83, 85, 86  
 eurioico, 79  
 euritermia, 26  
 euseláceos, 2  
 evaluación pesquera, 141, 147  
 exclusión competitiva, 59

## F

factores, 21  
 factores abióticos, 18, 72  
 factores ambientales, 37, 68, 109, 151  
 factores de ocultamiento, 57

factores ecológicos, 9, 83  
familias de peces, 9  
fanerógamas, 88  
fauna abisal profunda, 77,78  
fauna de arrecife, 109  
fauna del talud, 109  
fauna estuarial, 80, 84, 109  
fauna magallánica, 106  
fauna subtropical, 106  
fauna superficial, 45  
fauna templado fría, 73  
fauna tropical, 73  
filogenia, 1, 2  
fitogeografía, 102  
fitoplancton, 37, 38, 99  
fluctuaciones ambientales, 26  
fondo, 16  
foresta tropical, 88  
fosas marinas, 12, 17, 67  
fósiles, 1  
fotóforos, 52, 62  
fotosíntesis, 38  
frenesí alimentario, 126

## G

generalizados, 12  
globigerinas, 76  
gnatostomados, 1  
gradientes, 61, 79, 82, 84  
grupo, 112  
grupos de peces, 101, 109, 110, 112  
grupos ecológicos, 19, 26, 109, 110  
grupos morfológicos, 26  
grupos recurrentes, 110  
grupos taxonómicos, 11,12

## H

hábitats, 10, 11, 17, 49, 88, 90, 93,  
101,108,109  
hábitats rocosos, 11  
hadal, 17, 18, 68  
hadopelágico, 16,68  
halobios, 11  
haloclina, 54  
hidratos de carbono, 60  
hiperhalina, 84  
hiponeuston, 45, 46  
historia natural, 11  
holoturias, 68, 73, 134, 135  
homocromía, 26  
homomorfia, 26  
hypersaline lagoons, 86

## I

ictiogeografía, 103  
indicadores, 103

impulso explosivo, 131  
infralitoral, 17, 36  
infraneuston, 45  
infrapelágica, 16  
inquilinismo, 134  
insectos, 23,46,111,139  
intertidal, 16, 36  
isocrimas, 101

## J

jerarquías, 129  
jerarquías en teleósteos, 122  
jerarquías en tiburones, 130, 131

## L

lagos, 11  
laguna, 88, 90  
laguna hipersalina, 84, 86  
larva-s, 30, 57, 82  
life forms, 20  
limnobios, 11  
limpiadores, 31  
lípidos, 33, 60  
litoral-es, 19, 23, 26, 28, 36  
littoral, 16  
luminosidad, 21  
luz, 53, 56, 57, 58,61

## LL

llanura abisal, 12, 18, 71, 76, 77

## M

Magallánico, 108  
malacopterigios, 13, 94  
mamíferos, 1, 88, 104, 111, 112, 115,  
118, 124, 136  
manada, 115  
maniobra, 131  
manglares, 37, 87, 88, 90  
mar abierto, 11, 12, 101  
mar profundo, 12, 57, 74, 77  
mares cálidos, 39  
mares fríos, 39  
medusas, 46, 49, 52, 57, 68  
medio terrestre, 57  
merluza, 34, 143  
mesopelagial, 53, 71  
mesopelagial inferior, 57  
mesopelagial superior, 57  
mesopelágico,  
metabolismo, 43  
metamorfosis, 57  
microalopatria, 59  
micronecton, 53  
migraciones, 34, 37, 38, 39, 114

migraciones verticales, 46, 57, 58, 59, 60  
mimetismo, 30  
moluscos, 46, 47, 51, 85, 88, 101, 104, 121, 135, 136  
monotípicos, 14  
morfología funcional, 2  
musculatura roja, 43  
mutualismo, 133  
mysidáceos, 46

## N

nadadores neríticos, 23  
natación, 30, 31, 43  
necton, 77, 80, 93  
nerítico-a-s, 16, 19, 21, 23, 25, 39, 45  
neuston, 45, 46  
nicho-s, 10, 11  
número de especies, 9, 11, 61  
número de individuos, 11, 118  
numerosidad, 9, 11, 14  
nutrientes, 21, 26, 35, 61

## O

objetos flotantes, 49, 51, 52, 57  
océano profundo, 61  
oceánico-a, 16, 25, 45  
olas, 21  
organización social, 115, 124  
órganos eléctricos, 32  
órganos luminosos, 56, 57, 62, 73, 74  
orilla, 16  
ostariofisos, 9, 12  
osteíctios, 9  
ostrácodos, 68  
oxígeno disuelto, 21, 38, 57, 58, 61, 68, 76, 82, 113

## P

paralelismo, 48  
parasitismo, 133, 134, 140  
patagónicas, 106  
Patagónico fueguino, 19  
patrullaje, 131  
pelágico-a-s, 10, 12, 15, 16, 19, 37, 38, 39, 44, 113, 149  
pelágicos costeros, 23, 25, 39, 42  
pelágicos litorales, 23  
pelágicos oceánicos, 25, 42  
película superficial, 47  
penetración de la luz, 37  
percomorfos, 12, 13  
pesca comercial, 14, 141  
pez piloto, 136  
piso-s, 16, 18

piso supralitoral, 16  
plancton, 16, 21, 48, 53, 68, 77, 99, 118, 148  
plantas, 38, 87, 97  
plataforma continental, 10, 11, 12, 13, 16, 17, 21, 25, 26, 28, 42, 69, 71, 72, 77, 101, 106, 109  
platemintos, 51, 68  
plesiobiosis, 139  
pleuston, 47  
poliquetos, 51, 68, 85  
poluyentes, 80  
potamogetonáceas, 17  
potamofocos, 83  
presión, 61, 76  
primitivo-a-s, 12  
producción primaria, 26, 38, 142  
productividad, 11, 91  
profundidad de compensación, 16, 38  
profundo, 10, 12, 13  
proporción sexual, 123  
proteínas, 60, 66  
provincia, 102  
Provincia Argentina, 23, 33, 104, 106, 108  
Provincia Magallánica, 33, 104  
provincia nerítica, 16  
provincia oceánica, 16  
provincias zoogeográficas, 103, 104

## Q

quetognatos, 37

## R

red trófica, 37  
Región Sudamericana meridional, 103  
Región Sudamericana oriental, 103  
región templado cálida, 103  
regiones, 11, 12  
regiones tropicales, 102  
relictos, 108  
reptiles, 88, 136  
ríos, 11  
ritmos circadianos, 58

## S

salinidad, 21, 26, 28, 76, 79, 80, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 90, 142, 148  
salpas, 46  
sargazos, 51  
sciáfilos, 53  
scotófilos, 53  
sedentarias, 23  
segregación por sexo, 125  
semidemersal-es, 19, 33,

señales, 111, 113  
sifonóforos, 49  
simbiosis, 133, 137, 139  
simbiosis de limpieza, 31, 93, 137  
sistema de clasificación, 1  
sobrepesca, 142  
sociabilidad, 122  
sociedad, 111, 112, 115, 125  
sociológico, 111  
sonido, 74  
stomatópodos, 46  
sublitoral, 17, 36  
sublitoral externo, 17  
sublitoral interno, 17  
submarinos, 72, 73, 75  
sucesión, 88  
supralitoral, 16  
supraneuston, 45

## T

talud continental, 10, 13, 17, 18, 71, 74, 106, 108  
talud inferior, 12, 18, 69, 71, 72, 77  
talud superior, 18, 69, 71, 72, 73, 77  
taxonomía numérica, 110  
teleosteos, 1, 2, 11, 12, 13, 47, 74  
teleostomos, 23  
temperatura, 21, 26, 28, 36, 38, 43, 44, 53, 57, 61, 68, 76, 80, 90, 92, 101, 102, 110, 130, 142, 148, 150, 151  
templado, 14  
templado cálida, 102  
templado frío, 14, 102  
termoclina, 42, 53, 71  
territorialidad, 32, 93, 96, 111, 113, 117, 120, 122, 124, 131

territorio flotante, 121  
territorio móvil, 121  
tiburón-es, 25, 74, 94, 123  
tintínidos, 84  
tipo morfológico, 20  
tipos de alimentación, 75  
toxicidad, 30, 99  
transferencia de energía, 26  
trópicos, 12  
tunicados, 68  
turbelarios, 68.

## V

vegetación, 49  
vegetación fanerogámica, 17  
vegetación sedentaria, 26  
vertebrados, 9  
viviparismo, 32

## Z

zona-s, 16, 18  
zona abisal, 68, 77  
zona abisopeiágica, 16  
zona afótica, 69  
zona batial, 68  
zona batipelágica, 16, 61  
zona bentopelágica, 17  
zona epipelágica, 16, 38, 39, 51, 101  
zona hadal, 71  
zona hadopelágica, 16, 68  
zona infrapelágica, 16  
zona mesopelágica, 16, 53, 101  
zonación, 16, 82, 88  
zonas cálidas, 108  
zoogeografía, 73, 101, 102

Edición realizada por Estudio Sigma S.R.L.,  
J. E. Uriburu 1252 - 8° F - Buenos Aires,  
Argentina.

Se terminó de imprimir en Testone Hnos.  
Villegas 5159 - Avellaneda, Pcia, de  
Buenos Aires - Argentina.



**CONVERSION ELECTRÓNICA**  
**Atila Esteban Gosztanyi**  
**goszto@gmail.com**