

TESIS DOCTORAL



Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco

Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud

Departamento de Biología General

# **Estudio de los principales ensambles de especies pelágicas y su distribución en dos golfos norpatagónicos**

Elvio Agustín Luzenti

Dirigida por Silvana Dans y Raúl González

Puerto Madryn, Chubut 2021

## Agradecimientos

A mis directores, Silvana Dans y Raúl González, por guiarme a lo largo de este camino.

Al gabinete de hidroacústica del INIDEP, Adrián Madirolas, Ariel Cabreira, Gustavo Colombo y Federico Castro, por abrirme las puertas de su laboratorio y enseñarme sobre acústica. Sin duda, son una parte vital de este trabajo.

A Gastón Trobbiani, por su colaboración en una de las campañas y por su buena voluntad para poner su equipo a disposición.

A Nicolás Sueyro, por su ayuda para una de las campañas.

A Bruno Pazos, por sus comentarios sobre el algoritmo de reducción de ruido y su buena voluntad para ayudar con las tareas de programación.

A mis compañeros de oficina, Bruno, Emi, Gastón, Manu, Pitu y Vere, por hacer el día a día de trabajo mas ameno.

A Guillermo Svendsen y Nadia Curcio, con quienes trabajé en San Antonio y me brindaron alojamiento en su hogar.

Al equipo de Náutica del CENPAT y del CIMAS por su buena predisposición para realizar las campañas.

A Marina Coller, por brindarme la posibilidad de embarcarme como observador en el Neptunia II.

A Neco, capitán del Neptunia II, por su amabilidad y la buena predisposición para que pudiera trabajar en el barco.

A La UNPSJB, por ser la entidad en la que me formé como licenciado y ahora como doctor.

Al CONICET, por proporcionarme la beca sin la cual este estudio no hubiera sido posible.

A mis padres y a Tony, por todo su acompañamiento durante el proceso.

A mi pareja, Sofía, por su amor incondicional.

## Tabla de contenido

<b>Agradecimientos</b> .....	<b>ii</b>
<b>Resumen</b> .....	<b>v</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>vi</b>
<b>Estructura de la tesis</b> .....	<b>viii</b>
<b>Capítulo 1 Introducción y metodología general</b> .....	<b>9</b>
1.1 Introducción .....	10
1.1.1 Los peces y el ecosistema pelágico .....	10
1.1.2 Algunas especies del ensamble pelágico y zonas de interés del Mar Argentino .....	11
1.2 Objetivos .....	13
1.3 Metodología general .....	14
1.3.1 Características generales de los golfos San Matías y Nuevo .....	14
1.3.2 Sitios de estudio y diseño de muestreo .....	17
1.3.3 Adquisición de datos acústicos .....	19
1.3.4 Procesamiento de datos acústicos .....	20
<b>Capítulo 2 Caracterización de las agregaciones de peces pelágicos y langostilla</b> ....	<b>25</b>
2.1 Introducción .....	26
2.2 Materiales y métodos .....	27
2.2.1 Procesamiento de la información acústica .....	27
2.2.2 Análisis estadístico .....	31
2.3 Resultados .....	32
2.3.1 Caracterización de los cardúmenes de peces pelágicos .....	32
2.3.2 Características de las agregaciones de <i>Munida gregaria</i> .....	41
2.4 Discusión .....	45
2.4.1 Cardúmenes de peces .....	45

2.4.2 Agregaciones de <i>Munida gregaria</i> .....	50
<b>Capítulo 3 Abundancia acústica y distribución de peces pelágicos y langostilla .....</b>	<b>52</b>
3.1 Introducción .....	53
3.2. Materiales y Métodos .....	55
3.2.1 Abundancia y distribución .....	55
3.2.2 Datos ambientales .....	55
3.2.2 Modelado de la distribución.....	57
3.3 Resultados .....	59
3.3.1 Abundancia y distribución .....	59
3.3.2 Modelos de distribución.....	63
3.4 Discusión.....	71
<b>Capítulo 4 Interacción entre peces pelágicos y langostilla .....</b>	<b>76</b>
4.1 introducción.....	77
4.2 Materiales y métodos .....	78
4.3 Resultados .....	79
4.4 Discusión.....	83
<b>Capítulo 5 Conclusión .....</b>	<b>86</b>
<b>Bibliografía.....</b>	<b>89</b>
<b>Apéndice .....</b>	<b>109</b>
A.1 Introducción .....	109
A.2 El sonido y su medición.....	109
A.3 Ecosondas.....	110
A.4 Medidas acústicas de retrodispersión .....	111
A.5 Ecogramas .....	112

## Resumen

Los golfos norpatagónicos son sistemas semicerrados que presentan una gran variabilidad espacio-temporal y albergan un rico ecosistema marino. Dos de ellos son el golfo San Matías (GSM) y el golfo Nuevo (GN), en los que se centra este estudio. Entre los componentes más importantes de estos ecosistemas se encuentran los pequeños peces pelágicos (PPP), constituyentes claves en la dieta de un sinnúmero de especies. En la plataforma centro-norte del Mar Argentino, la especie íctica que domina la zona pelágica es la anchoíta *Engraulis anchoita*. Otra especie relevante, que ha cobrado notoriedad en los últimos tiempos por su rápida expansión, es el crustáceo *Munida gregaria*, conocido vulgarmente como langostilla. A pesar de la importancia de estas especies, sus aspectos ecológicos en los golfos norpatagónicos son poco conocidos. En esta tesis se describen las características generales de las agregaciones de ambas especies, la interacción que existe entre ellas y sus patrones de distribución en las cuatro estaciones del año. Con este fin, se realizaron prospecciones acústicas en el norte del GSM y en el GN en las cuatro estaciones del año entre 2016 y 2018. En ambos sitios se realizaron transectas en zigzag en una embarcación equipada con una ecosonda Simrad ES70 operando a 38 y 200 kHz. Posteriormente, las señales acústicas de los peces se separaron de las de *M. gregaria* utilizando un algoritmo bifrecuencia.

Los cardúmenes de peces mostraron formas en general bien definidas e hicieron uso de distintas profundidades. En ambos golfos fue característica la presencia de cardúmenes cerca del fondo todo el año, aunque en otoño y verano del GSM también se ubicaron frecuentemente en cercanías de la termoclina estacional. *M. gregaria*, en cambio, formó grandes agregaciones con formas más complejas y bordes menos definidos que ocuparon principalmente la mitad superior de la columna de agua. Por otra parte, se halló que los cardúmenes de peces que interactuaron con *M. gregaria* fueron más grandes y menos densos que los que no lo hicieron, en especial durante el verano.

El relevamiento estacional indicó que los PPP del GN fueron más abundantes en el invierno, mientras que las mayores abundancias del GSM ocurrieron en primavera y otoño. La langostilla, por su parte, se encontró en menor cantidad en la estación fría que en la cálida en el GSM y sólo estuvo presente en el GN en primavera y verano. Por otro lado, se elaboraron modelos aditivos generalizados para estudiar la distribución de los PPP en función de un set

de variables ambientales y de la abundancia acústica de *M. gregaria*. Estos modelos mostraron que la importancia de cada variable depende de la estación que se considere. La profundidad del fondo fue importante casi todo el año, mientras que la temperatura superficial del mar y la concentración de clorofila-a fueron más relevantes en primavera y otoño.

El solapamiento observado entre los PPP y *M. gregaria*, tanto en la dimensión vertical como en la horizontal, indicaría que en caso de que existiese competencia por los recursos alimenticios, la misma no tendría la magnitud como para causar segregación espacial. Sin embargo, debe considerarse que la interacción entre los PPP y la langostilla es un fenómeno observado recientemente en estas zonas, por lo que el trabajo constituye un puntapié inicial para realizar un monitoreo continuado del mismo.

## Abstract

The North Patagonian gulfs are semi-closed systems that present a high spatio-temporal variability and host a rich marine ecosystem. Two of them are the San Matías Gulf (SMG) and the Nuevo Gulf (NG), on which this study is focused. Among the most important components of these ecosystems are small pelagic fish (SPF), key constituents in the diet of many species. In the center and the north Argentine Sea, the most abundant fish species is the anchovy *Engraulis anchoita*. Another relevant species, which has gained notoriety in recent times due to its rapid expansion in the water column, is the crustacean *Munida gregaria*, commonly known as the squat lobster. Despite the importance of these species, their ecological aspects in the North Patagonian gulfs are poorly understood. This thesis describes the general characteristics of the aggregations of both species, the interaction that exists between them and their distribution patterns in the four seasons of the year. With this aim, acoustic surveys were carried out in the north of the SMG and in the NG in the four seasons of the year between 2016 and 2018. At both sites, zigzag transects were performed on a vessel equipped with a Simrad ES70 echo sounder operating at 38 and 200 kHz. Subsequently, the acoustic signals of the fish were separated from those of the *M. gregaria* using a bifrequency algorithm.

Fish school generally showed well-defined shapes and exploited different depths. Both, in SMG and NG, schools frequently located near the bottom throughout the year,

although in autumn and summer in SMG they often located near seasonal thermocline too. *M. gregaria*, in contrast, mainly occupied the upper half of the water column and shoaled in big swarms with complex shapes and poorly defined edges. In the other hand, the schools of fish that interacted with *M. gregaria* were larger than those that did not interact, especially during the summer.

The seasonal surveys indicated that in NG SPF were more abundant in winter, while in SMG higher abundances were found in spring and autumn. In contrast, *M. gregaria* was found in less quantity in the cold season than in the warm one in the SMG and it was only present in the NG in spring and summer. In the other hand, I built generalized additive models to study the distribution of SPF as a function of a set of environmental variables and the acoustic abundance of *M. gregaria*. These models showed that the importance of each variable depends upon the season. The Bottom depth was important almost all the year, while the sea surface temperature, and chlorophyll-a concentration were more relevant during spring and autumn.

The overlap observed between SPF and *M. gregaria*, both in the vertical and horizontal dimensions, would indicate that in the event of competition for food resources, it would not have the magnitude to cause spatial segregation. However, it should be considered that SPF-*M. gregaria* interactions are a recently observed phenomenon in these areas, so this work constitutes a starting point for continuous monitoring of it.

## Estructura de la tesis

La tesis está estructurada en 5 capítulos y un apéndice. En el **capítulo 1** se proporciona una introducción general al trabajo, se describen los sitios de estudio (el golfo San Matías y el Nuevo) y se detalla la metodología común a los capítulos subsiguientes. En el **capítulo 2**, se describen las agregaciones de peces pelágicos y de langostilla, considerando las variaciones estacionales y entre los sitios de estudio. En el **capítulo 3** se presentan estimaciones de abundancia acústica para los peces pelágicos y la langostilla y se describe cómo se distribuyen en cada estación del año en los dos golfos. Para los peces pelágicos además se presentan modelos que evalúan la influencia de distintas variables ambientales en su distribución. En el **capítulo 4** se indaga sobre cómo los cardúmenes de peces se ven afectados por la presencia de langostilla. El **capítulo 5** resume las principales conclusiones del trabajo. Finalmente, se incluye un **apéndice** donde se explican conceptos generales de hidroacústica. El anexo puede resultar útil al lector menos versado que desee profundizar en el método, pero su lectura no es esencial para entender la dimensión biológica de la tesis.

# Capítulo 1

## Introducción y metodología general



## 1.1 Introducción

### 1.1.1 Los peces y el ecosistema pelágico

Se conoce como zona pelágica al sector de la columna de agua del océano abierto ubicado más allá de la plataforma continental (región oceánica) que está por encima del fondo marino. Sin embargo, el concepto suele utilizarse en forma más amplia para incluir también a la columna de agua de la región nerítica (sobre la plataforma) e incluso a aguas cercanas a la costa. La zona pelágica, junto a los organismos que la habitan, conforma el mayor espacio vital del planeta: el ecosistema pelágico. A diferencia de los ecosistemas terrestres, en los marinos los productores primarios tienen tiempos de duplicación cortos y se mueven de manera constante con el medio. Como resultado, estos sistemas cambian rápidamente y su dinámica está asociada a las masas de agua y a la ocurrencia de procesos físicos del océano (Cullen et al., 2002). Estos procesos pueden actuar como enriquecedores del medio y/o concentradores de organismos. Por ejemplo, la presencia de surgencias o de aguas mezcladas favorecen la producción primaria al transportar nutrientes desde zonas profundas hasta la zona eufótica (Siegel et al., 2002). Los frentes marinos (regiones de confluencia entre dos masas de agua distintas) son otro ejemplo paradigmático, ya que además de conformar zonas productivas, actúan como concentradores de detritos y pequeños organismos debido al esquema de circulación que configuran en su área de influencia (Belkin et al., 2009; Acha et al., 2015). Estas características los convierten en lugares propicios para el desarrollo de los peces, sobre todo en su fase temprana (Bakun, 1996), y constituyen importantes zonas de alimentación de un sinnúmero de organismos (Bost et al., 2009).

Entre los componentes biológicos más importantes del ecosistema marino están los pequeños peces pelágicos (PPP). Esta expresión comúnmente se utiliza para designar a las agrupaciones epipelágicas de peces que habitan áreas cercanas a la costa y que, como adultos, presentan un tamaño de entre 10 y 30 cm (Fréon et al., 2005). Desde el punto de vista de los servicios ecosistémicos marinos, el grupo es relevante ya que conforma el 50 % de la biomasa de especies marinas desembarcadas (FAO, 2002). Desde el punto de vista ecológico, son peces forrajeros que forman parte importante de la dieta de incontables especies de peces, aves y mamíferos marinos. Además, se ha descrito que ejercen funciones

de control en distintos ecosistemas al regular la abundancia de sus presas (zooplankton) y/o de sus predadores (Rice, 1995; Cury et al., 2000).

#### 1.1.2 Algunas especies del ensamble pelágico y zonas de interés del Mar Argentino

En el Atlántico sudoccidental, la especie íctica más abundante es la anchoíta *Engraulis anchoita*, la cual se distribuye desde el sur de Brasil (24° S) hasta el sur del golfo San Jorge (47° S) y desde la zona litoral hasta el talud. En la Plataforma Continental Argentina se han identificado dos subgrupos poblacionales: el bonaerense, al norte del paralelo 41° S, y el patagónico al sur de dicho paralelo (Brandhorst et al., 1974). La especie forma cardúmenes densos a distintas profundidades durante el día, los cuales se dispersan en capas cercanas a la superficie por la noche, como es habitual en los peces pelágicos. Los individuos son casi exclusivamente zooplantófagos y pueden alcanzar una talla de 20 cm en sus 6 o 7 años de vida.

Otra de las especies del ensamble pelágico que ha suscitado interés, sobre todo en los últimos años, es el crustáceo decápodo *Munida gregaria*, conocido vulgarmente como langostilla. Este presenta dos morfotipos bien diferenciados: “gregaria” y “subrugosa” (Pérez-Barros et al., 2008). La variedad gregaria es predominantemente pelágica, pero puede cambiar este hábitat por uno bentónico después de un tiempo variable (Zeldis, 1985). El morfo subrugosa, en cambio, es exclusivamente bentónico. Los morfotipos presentan además varias distinciones morfológicas (Rayner, 1935; Williams, 1973; Tapella y Lovrich, 2006) y su diferenciación se produciría durante el estadio larval de zoea V (Varisco, 2013). A partir de mediados de la década del 2000, la abundancia del morfotipo gregaria en la columna de agua se ha incrementado de manera rápida en la Plataforma Argentina por razones poco claras (Ravalli et al., 2010; Madirolas et al., 2013; Diez et al., 2016a). La langostilla se caracteriza por formar vastas agregaciones pelágicas en forma de capas difusas de tamaño variable y bordes irregulares (Madirolas et al., 2013).

Tanto la anchoíta como la langostilla juegan además un papel central en el acoplamiento bento-pelágico. La anchoíta forma parte de la dieta de peces demersales como el salmón de mar *Pseudoperca semifasciata* (González, 1998), el mero *Acanthistius brasiliensis* (González y Rubinich, 2001) y la merluza *Merluccius hubbsi* (Prenski y Angelescu, 1993; Varisco y Vinuesa, 2007; Ocampo Reinaldo et al., 2011; Belleggia et al., 2017; Costa

et al., 2019). Por su lado, cuando *M. gregaria* se asienta en el lecho marino, relocaliza su biomasa, impactando así en la dinámica del sistema bento-pelágico. Finalmente, por su alta abundancia, ambas especies son aportantes importantes de materia orgánica al sedimento marino por medio de las heces (Lovrich y Thiel, 2011; Massé-Beaulne, 2017).

Aunque las zonas que habitan estas especies comprenden un amplio rango de condiciones ambientales, son pocos los estudios que han indagado sobre este aspecto en el Mar Argentino. Los relevamientos existentes indicarían que la anchoíta tiende a concentrarse en zonas con gradientes térmicos marcados (Hansen et al., 2001), mientras que la expansión de la langostilla se ha asociado con la presencia de zonas frontales en la Patagonia (Diez et al., 2016a). Tampoco resulta claro si los cambios ecosistémicos producto del crecimiento poblacional de *M. gregaria* tienen algún efecto en la distribución o en las agregaciones de *E. anchoita*.

La realización de este tipo de estudios resulta compleja debido a la extensión del océano. Sin embargo, con la difusión del uso de la hidroacústica en la segunda mitad del siglo pasado, los científicos han contado con una herramienta que les ha permitido soslayar estas dificultades (en el apéndice se explican conceptos generales del método). Entre las principales ventajas del método se encuentra la posibilidad de cubrir grandes áreas en un tiempo relativamente reducido y su inocuidad para los organismos marinos. La alta resolución inherente a esta técnica permite realizar un estudio detallado del ensamble pelágico y entender el rol que juegan estas especies en el ecosistema marino. En nuestro país, en particular, la aplicación de los métodos acústicos se ha centrado principalmente a evaluaciones de abundancia pesquera (Madirolas Com. Pers.), siendo su aplicación con fines ecológicos más limitada (sin embargo, ver Diez et al., 2012).

Dentro del Mar Argentino, los golfos norpatagónicos constituyen sistemas de estudio interesantes debido a que poseen su propia dinámica al encontrarse semiaislados del resto de la plataforma continental (Gagliardini y Rivas, 2004; Tonini et al., 2013). Entre ellos están el golfo San Matías (GSM; 40°50' - 42°15' S y 63°05' - 65°10' O) y el golfo Nuevo (GN; 42°30' - 42°57' S y 65°02' - 64°10' O), en los cuales estará centrado el presente trabajo. Estos sistemas se localizan en el linde entre dos provincias biogeográficas: la Argentina al norte y la Magallánica al sur (Balech y Ehrlich, 2008). Este límite es altamente permeable para las especies cuyos estadios larvarios o adultos se mueven entre las masas de agua que prevalecen a cada lado del mismo. Como consecuencia, algunas especies de ambas regiones habitan los

golfos. Sin embargo, para el caso del GSM, también se ha reportado que varias de ellas completan su ciclo vital en la cuenca, constituyendo subpoblaciones independientes de las presentes en la plataforma continental. En este aspecto, el ejemplo mejor estudiado es el de la merluza (Di Giácomo et al., 1993; Machado-Schiaffino et al., 2011; Ocampo Reinaldo et al., 2013), pero lo mismo ocurriría con otros peces como el mero y el salmón de mar (González et al., 2004). Dado que los otros golfos norpatagónicos también son sistemas semicerrados, es plausible que alberguen sus propias subpoblaciones de peces. Esto los convertiría en una fuente de variabilidad para dichas especies y por lo tanto en zonas prioritarias para ser conservadas (Machado-Schiaffino et al., 2011).

Por otra parte, los golfos hospedan una gran cantidad de mamíferos marinos y otros predadores tope que se alimentan de peces pelágicos (Ocampo Reinaldo et al., 2016). La presencia de anchoíta, en particular, ha sido detectada en estudios previos tanto en el GSM (Madirolas y Castro Machado, 1997, 1998; Hansen, 2006) como en el GN (Cabreira y Castro Machado, 2008). La langostilla, también fue detectada previamente en el GN (Dellatorre y Barón, 2008), mientras que en el GSM ha cobrado una importancia creciente en la dieta de la merluza desde 2010 (González Com. Pers.). En ambos golfos, la anchoíta es la principal presa de pingüinos y otras aves marinas (Gosztanyi y Kuba, 1998; Gatto y Yorío, 2009; Fernandez et al., 2019), de lobos marinos (Romero et al., 2008) y de delfines (Koen-Alonso et al., 1998; Degradi, 2011; Romero et al., 2012; Svendsen et al., 2015).

## 1.2 Objetivos

A partir de esta base de información, se propone como objetivo general estudiar los ensamblajes de especies pelágicas del golfo San Matías y el golfo Nuevo con centro en las especies anchoíta *Engraulis anchoita* y langostilla *Munida gregaria* y evaluar su relación con variables ambientales.

De manera particular se pretende:

- Estudiar la composición y las características de los ensamblajes pelágicos en las áreas de mayor concentración estacional.
- Obtener medidas acústicas que sirvan como indicadores relativos de abundancia de los pequeños peces pelágicos y langostilla en diferentes épocas del año.

- Estudiar la distribución de las agrupaciones de peces pelágicos, considerando la posible influencia de variables ambientales y procesos oceanográficos y su variación espacial y temporal.
- Evaluar, a partir de la información acústica, los posibles efectos de la presencia de langostilla sobre los cardúmenes de peces.

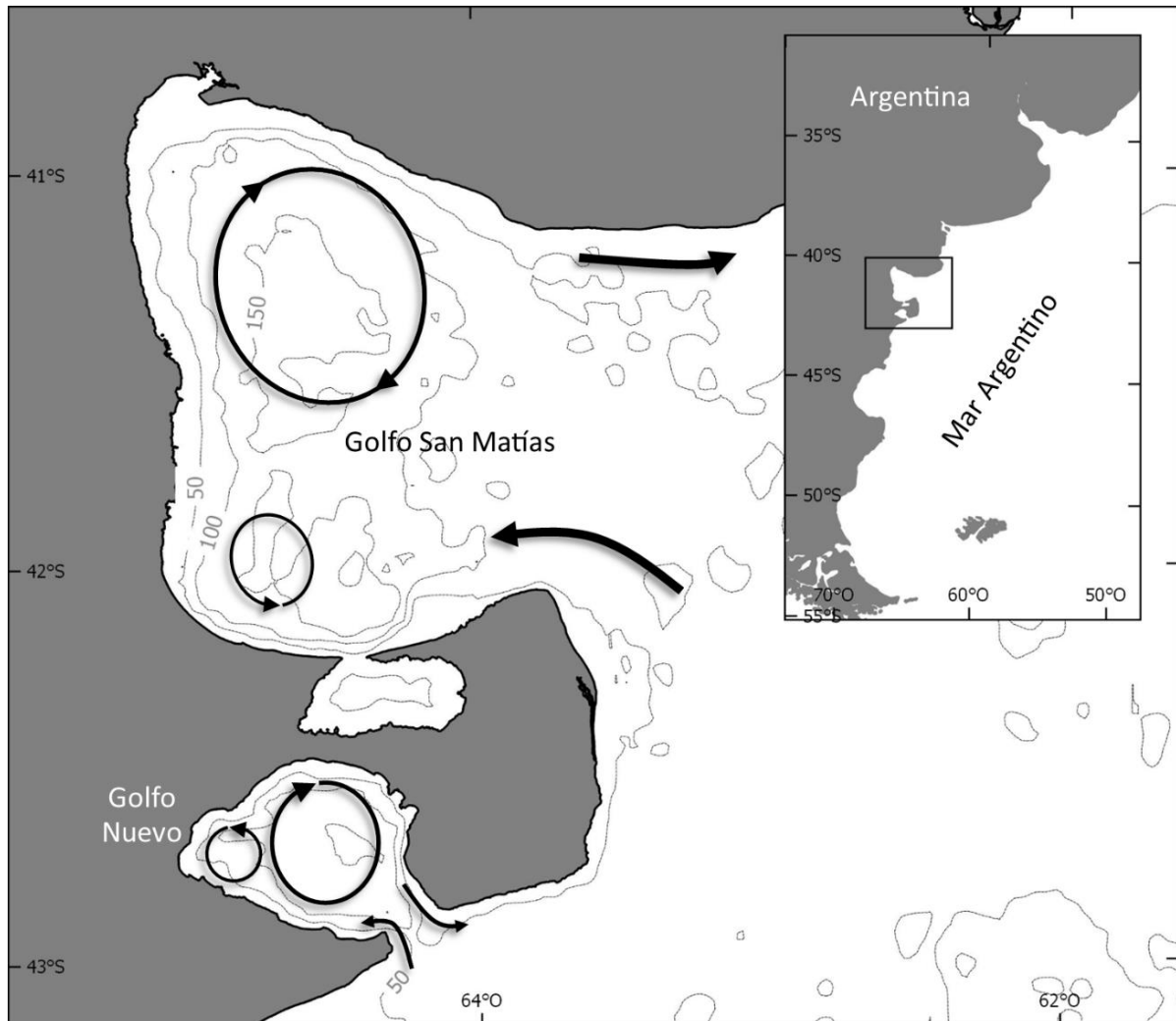
### 1.3 Metodología general

En este apartado se describe la metodología común a toda la tesis. Las cuestiones particulares se discuten en el respectivo capítulo.

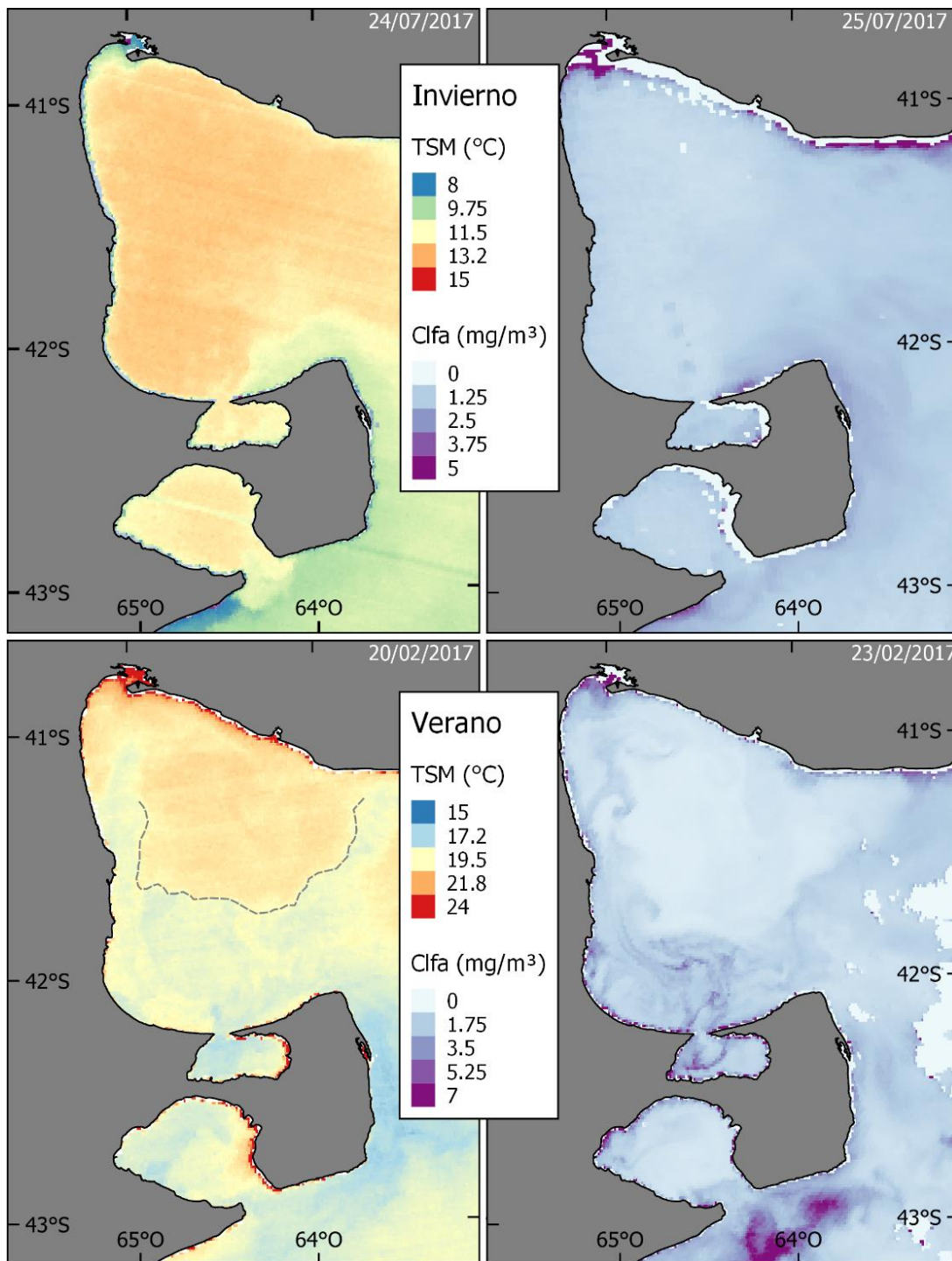
#### 1.3.1 Características generales de los golfos San Matías y Nuevo

EL GSM conforma una cuenca semicerrada con características de circulación propia, que cubre un área de 19.700 km<sup>2</sup>. La profundidad máxima del golfo es de 200 m y su desembocadura se extiende a lo largo de 100 km entre Punta Bermeja, en Río Negro y Punta Norte, en Chubut. El régimen de marea es semidiurno y presenta un rango de amplitud de entre 6 y 9 m. La circulación de las masas de agua exhibe un patrón particular: las aguas ingresan por la zona sur de la boca del golfo, provenientes de la Corriente Costera Patagónica, y una vez dentro del mismo realizan un giro ciclónico de aproximadamente 70 km de diámetro y salen por el norte (Fig. 1.1). Este patrón de circulación, descrito en forma simplificada, estaría asociado a una baja tasa de renovación de agua que alcanzaría solo un 30 % de la tasa de renovación que se verifica en la plataforma continental adyacente, contribuyendo a una elevada temperatura del agua en el sector norte (Piola y Scasso, 1988). Por otra parte, la escasez de lluvias, la ausencia de aportes de agua dulce y la elevada tasa de evaporación existente en la zona norte del golfo, determinan mayores salinidades, que contrastan con las aguas más frías y menos salinas del sector sur (Piola y Scasso, 1988). A estos fenómenos se suma la formación, durante los meses de verano, de un frente termohalino que abarca la mayor parte de la extensión de la boca del golfo y lo atraviesa en sentido NE-SO (Fig. 1.2). La formación de este frente reduce casi totalmente el intercambio de aguas entre las zonas norte y sur del golfo y entre éste y la plataforma adyacente (Piola y Scasso, 1988; Gagliardini y Rivas, 2004; Williams, 2011). Las distribuciones superficiales mensuales de temperatura y clorofila-a muestran que en primavera y verano las áreas noroeste y sudeste se encuentran bien

diferenciadas, mientras que en otoño e invierno las distribuciones de estas variables son prácticamente homogéneas en toda el área del golfo (Williams et al., 2010) (Fig. 1.2).



**Figura 1.1.** Esquema de la circulación general en los golfos San Matías y Nuevo. Se representan con flechas los giros, los ingresos y los egresos de agua. Adaptado de Tonini (2010).



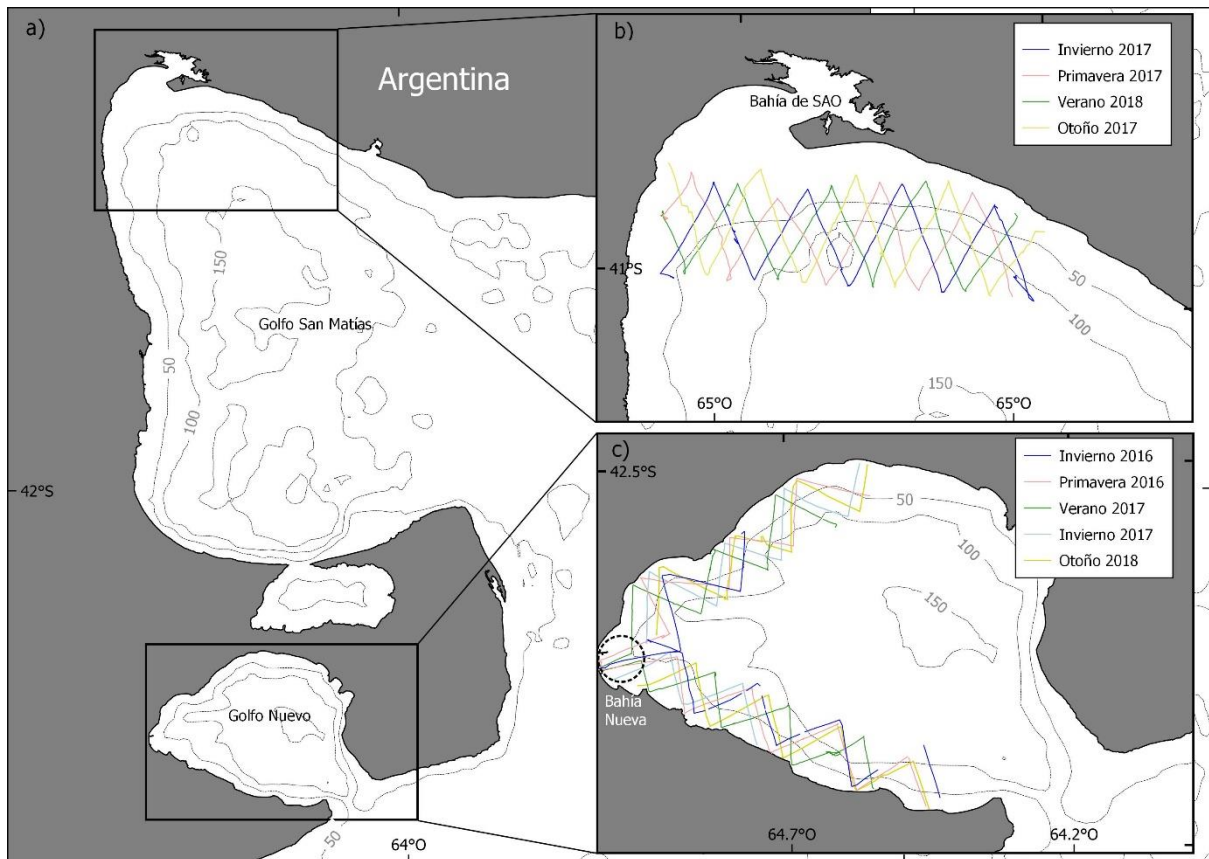
**Figura 1.2.** Distribución típica de los valores de temperatura superficial (TSM, izquierda) y de concentración de clorofila-a superficial (Clfa, derecha) para el invierno (arriba) y el verano (abajo) en los golfos norpatagónicos. La línea discontinua en el golfo San Matías indica la ubicación del frente térmico. La fecha de cada imagen se indica arriba a la derecha. Fuente: <https://www.argentina.gob.ar/ciencia/conae>

El GN, al igual que el GSM, es también una cuenca semicerrada. Se comunica con el Mar Argentino a través de una boca de 16 km delimitada al norte por Península Valdés y al sur por Punta Ninfas. Su superficie aproximadamente elíptica, de 65 km de longitud y 46 de

ancho, abarca una región de 2.440 km<sup>2</sup> y contiene 250 km<sup>3</sup> de agua. La profundidad máxima del golfo es de 170 m y la media de 80 m. El régimen de marea es semidiurno con un nivel medio de 2,4 m. Presenta además dos estaciones en cuanto a la temperatura del agua. Durante la estación cálida (noviembre-abril) se observa una marcada estratificación de temperaturas tanto vertical (18°C en superficie y 11°C en el fondo) como horizontal (16°C en el centro y 18°C en áreas cercanas a la costa) (Rivas y Ripa, 1989). En la estación fría (mayo-octubre) la temperatura es más homogénea (11-13°C). El promedio anual de precipitaciones es de 200 mm y no recibe aportes de agua dulce de ríos. Su salinidad varía en un rango de 33,750-33,825 ups, valor mayor que la del océano circundante. De manera similar a lo que ocurre en el GSM, en el GN la tasa de intercambio de agua con la plataforma es baja, sin embargo, existen ingresos de agua por el sector sur del golfo y egresos por la parte norte (Fig. 1.1). Este influjo es transportado por un giro ciclónico que se desarrolla en la región centro-este del golfo. La zona occidental de la cuenca, en cambio, presenta un patrón de circulación anticiclónico, en general menos definido que el flujo ciclónico (Rivas, 1989; Tonini, 2010; Pisoni, 2012).

### 1.3.2 Sitios de estudio y diseño de muestreo

El estudio se llevó a cabo en dos zonas: una localizada al noroeste del GSM y la otra a lo largo de una franja costera en el GN (Fig. 1.3a). Las condiciones ambientales de estas áreas son muy variables espacial y temporalmente, sobre todo durante el verano (Gagliardini y Rivas, 2004; Williams, 2011; Pisoni, 2012).



**Figura 1.3.** Sitios de estudio y diseño de muestreo. SAO: San Antonio Oeste

Se realizaron un total de 4 prospecciones acústicas en el GSM y 5 en el GN que abarcaron todas las estaciones (Tabla 1.1). Los relevamientos se hicieron a lo largo de transectas en zigzag diseñadas siguiendo las recomendaciones de Strindberg y Buckland (2004) (Fig. 1.3). En cada campaña, el inicio de los recorridos se situó en una posición distinta para maximizar la cobertura en la zona de estudio. En el GSM, la distancia entre vértices sucesivos del zigzag fue de unas 9 mn, totalizando cada recorrido 70-75 mn (Fig. 1.3b). En el GN, se cubrió la mayor parte de la zona costera, a razón de 75-80 mn por campaña (Fig. 1.3c). En ambos sitios, las prospecciones se llevaron a cabo durante el día a una velocidad de entre 5 y 7 nudos, por lo que no fue posible cubrir toda la zona en un solo día. La jornada de muestreo se dio por finalizada al ocaso o al deteriorarse las condiciones del tiempo y se continuó al día siguiente.

**Tabla 1.1.** Información general sobre los muestreos. GSM: golfo San Matías; GN: golfo Nuevo.

<b>Golfo</b>	<b>Fecha de muestreo</b>	<b>Campaña</b>	<b>Longitud total (mn)</b>
GSM	Abril 2017	Otoño temprano - 17	75
GSM	Julio - agosto 2017	Invierno - 17	74
GSM	Diciembre 2017	Primavera tardía - 17	63
GSM	Febrero 2018	Verano - 18	72
GN	Junio - julio 2016	Invierno temprano - 16	66
GN	Octubre - noviembre 2016	Primavera - 16	79
GN	Febrero 2017	Verano - 17	73
GN	Agosto - septiembre 2017	Invierno - 17	58
GN	Mayo 2018	Otoño - 18	76

### 1.3.3 Adquisición de datos acústicos

Los datos fueron recopilados por medio de muestreos hidroacústicos, los cuales proveen una buena cobertura espacial y son inocuos para los organismos marinos (ver apéndice). Para ello se dispuso de una ecosonda pesquera Simrad ES70 Combi-D, que opera a 38 y 200 kHz. El dispositivo se conectó con un ordenador en el cual se representaron los datos acústicos en tiempo real. Esta visualización se conoce como ecograma. Al mismo tiempo, la información recopilada se almacenó automáticamente en el disco duro del ordenador para su análisis posterior (ver sección 1.3.4). La ecosonda se montó en un bote semirrígido de 8,5 m en el GSM o en uno de fibra de vidrio de 7,5 m en el GN. En ambos casos el transductor se sumergió a una profundidad de 1,5 m utilizando soportes especialmente diseñados para tal fin (Fig. 1.4). La ecosonda se programó para generar pulsos de sonido con una duración de 1,024 ms y un intervalo entre pulsos de 0,5 s. Esta configuración proporciona una buena resolución espacial a la vez que mantiene alta la relación señal/ruido (MacLennan y Simmonds, 1992).



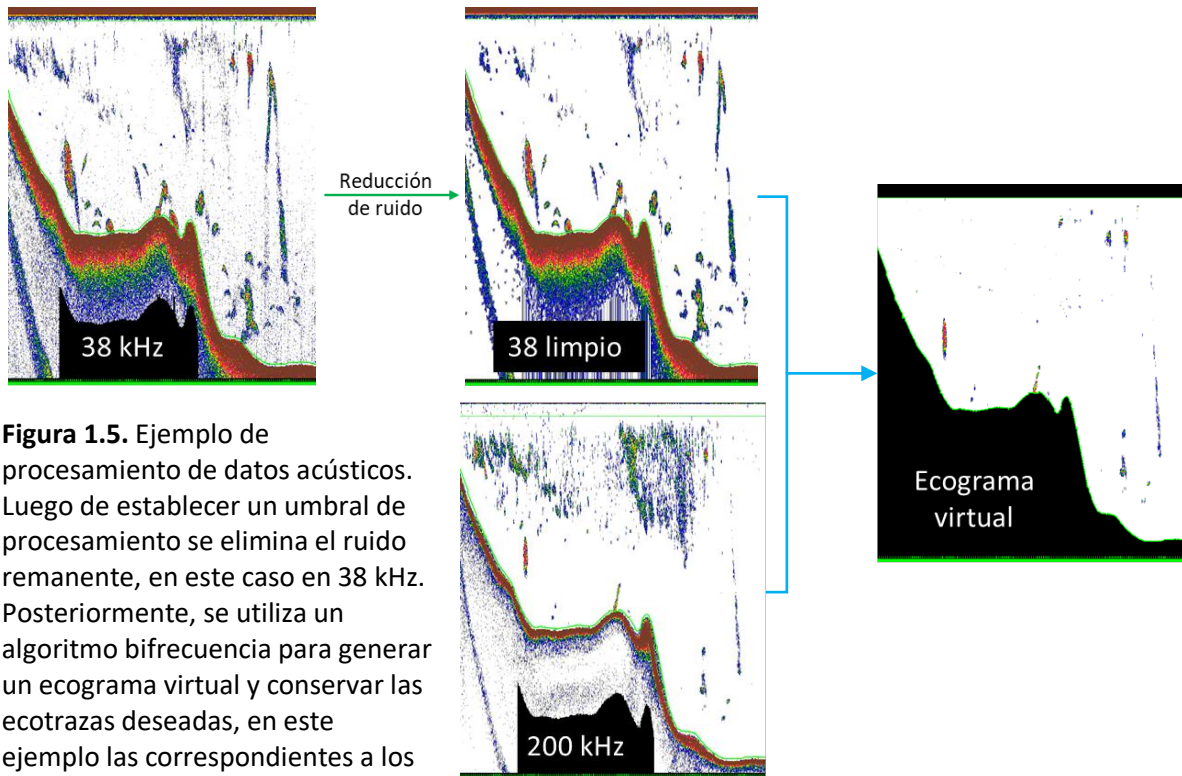
**Figura 1.4.** Plataformas utilizadas para las prospecciones acústicas. El a) Atlántico y el b) Kamal se utilizaron en el golfo San Matías, mientras que la c) Cenpat 1 se utilizó en el golfo Nuevo. En d) y e) se muestra un detalle de los soportes de la ecosonda en la Cenpat 1 el Kamal y respectivamente.

Para asegurar la estabilidad de las mediciones, se realizaron calibraciones anuales de la ecosonda mediante el método del “blanco estándar” (Foote et al., 1987). Antes de procesar los datos acústicos de calibración, se removió un error sistemático en la señal introducido por el fabricante conocido como “secuencia de error de onda triangular” (*triangle wave error sequence*, TWES, por sus siglas en inglés) utilizando el software *es60adjust* (Keith et al., 2005). Este error, cuyo fin es dificultar el uso científico de ecosondas pesqueras (Wurtzell et al., 2016), consiste en una variación periódica de la señal con una amplitud pico a pico de 1 dB y un periodo de 2721 *pings* (Ryan y Closer, 2004). Aunque la contribución del TWES durante una prospección es insignificante ya que promedia 0, puede sesgar la calibración en  $\pm 0.5$  dB (Demer et al., 2015).

#### 1.3.4 Procesamiento de datos acústicos

Los datos acústicos fueron visualizados y procesados utilizando el software Echowiew 4.1 (SonarData Pty Ltd, 2007). Con el fin de reducir el nivel de ruido, se aplicó un umbral de procesamiento -70 dB para el análisis de la información de los PPP y de -80 dB para la

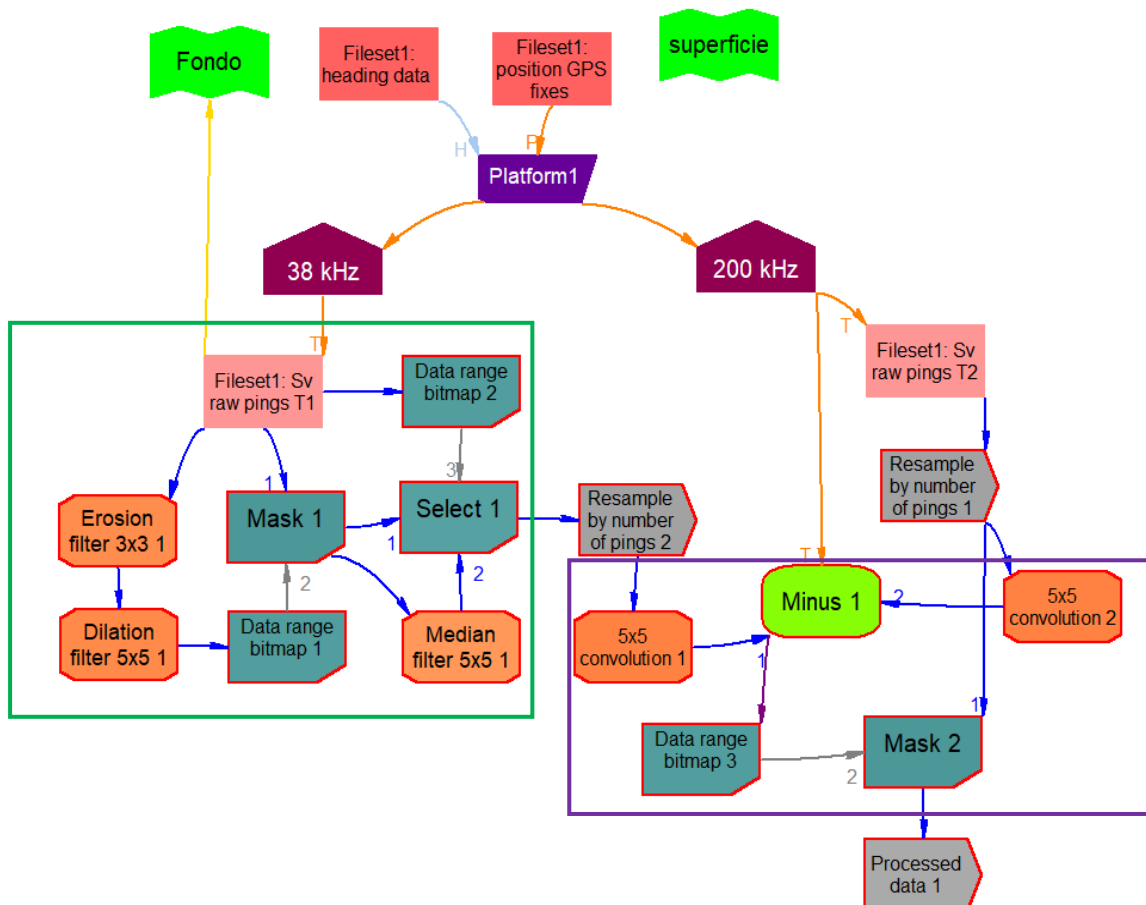
langostilla. Cuando aún fue necesario eliminar ruido remanente, se realizó un filtrado de la información aplicando un algoritmo de reducción de ruido (Wang et al., 2016) (Figs. 1.5 y 1.6).



**Figura 1.5.** Ejemplo de procesamiento de datos acústicos. Luego de establecer un umbral de procesamiento se elimina el ruido remanente, en este caso en 38 kHz. Posteriormente, se utiliza un algoritmo bifrecuencia para generar un ecograma virtual y conservar las ecotrazas deseadas, en este ejemplo las correspondientes a los peces.

Para separar los ecos de las agregaciones de interés de los provenientes de otros blancos acústicos se utilizó un algoritmo bifrecuencia ( $\Delta Sv_{38-200}$ ; Higginbottom et al., 2000). El método utiliza los valores de una métrica acústica conocida como fuerza de retrodispersión volumétrica ( $S_v$ ), la cual es una medida logarítmica de la relación entre la energía sonora que incide sobre uno o más blancos acústicos en una unidad de volumen y la que se dispersa de vuelta a la ecosonda (para más detalles ver apéndice). Dicho algoritmo consiste en restar pixel a pixel el valor de  $S_v$  proveniente de dos ecogramas, en este caso de versiones “suavizadas” correspondientes a las representaciones en 38 y 200 kHz (Figs. 1.5 y 1.6). Como resultado, se genera un ecograma virtual que luego se utilizará para filtrar las especies deseadas según sus propiedades acústicas. Los peces con vejiga natatoria, como la anchoíta, retrodispersan ligeramente más energía en 38 que en 200 kHz (Kloser et al., 2002). En cambio, organismos como copépodos, eufásidos o crustáceos grandes retrodispersan más energía a frecuencias más altas (Stanton et al., 1996). Con base en esto, para filtrar las señales de PPP se aplicó una máscara booleana para seleccionar del ecograma de 200 kHz los valores que cumplieron con la condición  $\Delta Sv_{38 - 200} > -2$  dB. Las capas de retrodispersión demersales que también

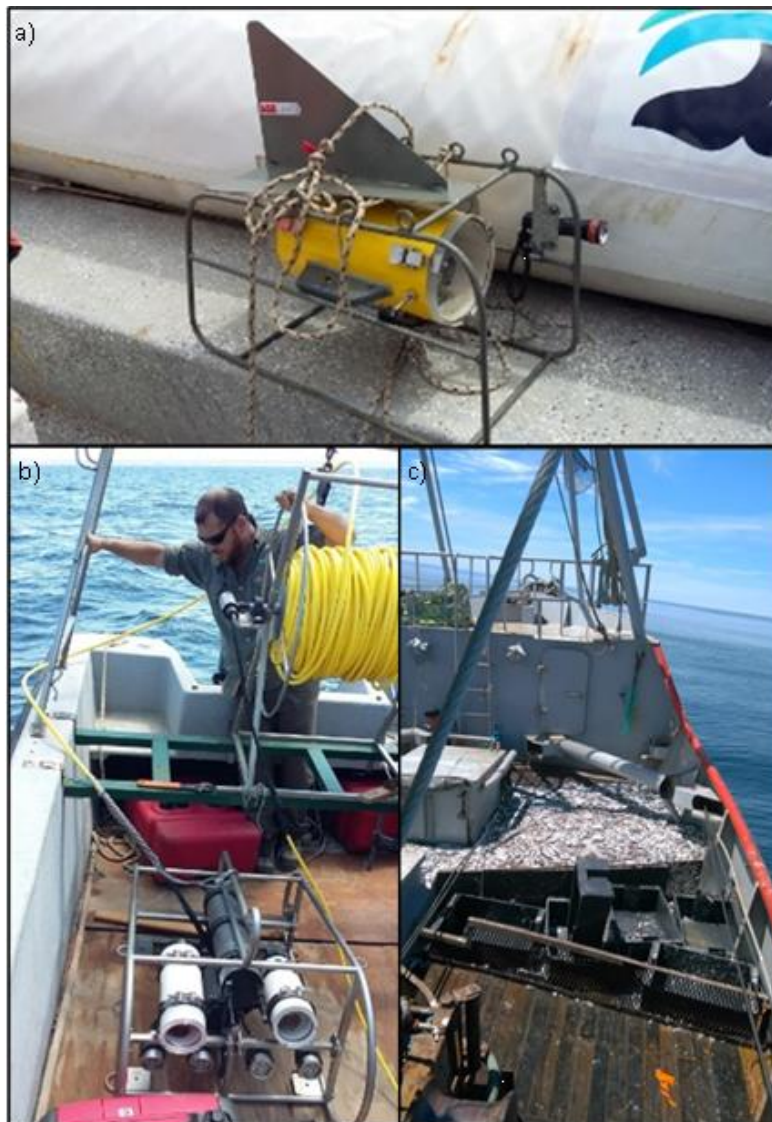
cumplieron con el requisito fueron eliminadas de los análisis posteriores para enfocar el estudio en los organismos pelágicos. Por otra parte, la morfología y la respuesta en frecuencia claramente creciente ( $\Delta Sv_{38-200} < 0$ ) de las agregaciones de langostilla permite separarlas fácilmente de otros crustáceos y de los cardúmenes de peces (Madirolas et al., 2013). Finalmente, se realizó una cuidadosa inspección visual de los ecogramas para asegurar que el filtrado de datos haya sido correcto.



**Figura 1.6.** Diagrama que muestra la implementación del algoritmo de procesamiento de datos acústicos en Echoview. El recuadro verde indica la etapa de reducción de ruido, y el morado la aplicación del algoritmo bifrecuencia.

Como estrategia para validar los datos acústicos y ante la imposibilidad de realizar lances de pesca, se utilizaron cámaras de video. Para ello, se contó con una cámara AEE S60+ dispuesta dentro de un compartimento estanco o, alternativamente, se usó el vehículo de operación remota Observer III Mariscope (Haag et al., 2016), ambos operados hasta los 120 m de profundidad (Fig. 1.7). Los dispositivos se desplegaron con el bote detenido al detectarse ecotrazas desconocidas. Las cámaras fueron muy efectivas para capturar imágenes de langostilla (Fig. 1.8), sin embargo, los peces pelágicos fueron mucho más difíciles de captar.

Por esta razón, como estrategia complementaria para identificar los blancos acústicos, se realizaron lances pesqueros a bordo del buque Neptunia II, durante diciembre de 2017 y agosto de 2018. Dicha embarcación se encuentra enmarcada dentro del programa de pesca experimental de anchoíta (CFP, 2003). Estas salidas permitieron comparar las especies extraídas en los lances de pesca con los registros acústicos de la ecosonda del barco, con el fin de establecer una relación mediante el aprendizaje. Los lances mostraron que la comunidad íctica pelágica estuvo ampliamente dominada por la anchoíta, registrándose sólo de manera esporádica individuos aislados de caballa *Scomber sp* y pampanito *Stromateus brasiliensis*.



**Figura 1.7.** sistemas de validación de la información acústica. a) Cámara de acción AEE S60+ montada en un compartimento estanco, b) Observer III Mariscope, c) barco pesquero Neptunia II luego de realizar un lance.



**Figura 1.8.** Imagen tomada por una de las cámaras del Observer III Mariscope donde se aprecian varios ejemplares de *Munida gregaria* en las aguas del golfo Nuevo durante febrero de 2017.

# Capítulo 2

## Caracterización de las agregaciones de peces pelágicos y langostilla



## 2.1 Introducción

Una de las características más notorias de los PPP es su capacidad para formar agregaciones. Estas agregaciones suelen abarcar distintos niveles jerárquicos. En una escala pequeña (de metros a decenas de metros) los peces se agrupan formando cardúmenes, los cuales pueden interactuar entre sí y formar conjuntos de cardúmenes (cientos de metros) que a su vez conforman subpoblaciones (Mackinson et al., 1999; Petitgas et al., 2001). El foco aquí estará puesto en el cardumen, nivel al que se le han atribuido varias funciones. Entre ellas están las de actuar como defensa anti predatoria (Pitcher, 1986), mejorar el desempeño en el forrajeo (Pitcher et al., 1982; Carroll et al., 2017), aumentar la probabilidad de encontrar pareja (Fréon y Misund, 1999) y mejorar la eficiencia hidrodinámica (Weihs, 1973; Svendsen et al., 2003). Sin embargo, debe aclararse que las ventajas evolutivas que supondrían estas funciones han suscitado controversia, sobre todo para el caso de cardúmenes de gran tamaño (Maury, 2017).

Entre las formas más extendidas para el estudio de los cardúmenes se encuentra la clasificación de ecotrazas (o *Echo-trace classification* en inglés). Este procedimiento consiste en la detección y descripción de las agrupaciones de peces a partir de datos acústicos. La información resultante es útil en el campo de la acústica pesquera, ya que permite relacionar las ecotrazas de grupos taxonómicos distintos con diferentes conjuntos de características morfológicas (Horne, 2000). También permite estudiar aspectos ecológicos y comportamentales de las agregaciones involucradas, como preferencias por determinadas condiciones de luz o temperatura. En este sentido, quizá el aspecto mejor investigado sea la influencia del ciclo diurno (Azzali et al., 1985; Cardinale et al., 2003; Axenrot, 2005; Bertrand et al., 2005; Tsagarakis et al., 2012). En general, los PPP forman cardúmenes compactos durante el día y se dispersan durante la noche en capas poco densas (Azzali et al., 1985; Cardinale et al., 2003). Sin embargo, el comportamiento de agregación depende también de otras variables, tanto bióticas como abióticas, que en ocasiones pueden romper este esquema (Brehmer et al., 2007). Bertrand et al. (2006), por ejemplo, observaron que el jurel *Trachurus murphyi* forma bancos durante la noche, cuando la presa está más disponible, y tiende a dispersarse durante el día respondiendo a las condiciones oceanográficas. Las reglas sociales también son claves en la determinación de la estructura interna de un cardumen (Gerlotto y Paramo, 2003) y pueden interactuar con el ambiente para determinar su morfología final. De esta manera, la forma de las agregaciones puede ser muy informativa

respecto a las condiciones ambientales reinantes (Soria et al., 2003; Bertrand et al., 2006, 2008; Brehmer et al., 2007).

En la región nerítica argentina existen pocos estudios orientados a describir los cardúmenes de PPP y de langostilla. En la plataforma bonaerense, la información disponible indica que la anchoíta se agrupa en cardúmenes con forma de disco horizontal durante el día (Cabreira y Madirolas, 2007) y se dispersa por la noche (Sánchez y Bezzi, 2004; Cabreira, 2017). Un estudio comparativo entre la sardina fueguina *Sprattus fuegensis* del sur de la Patagonia y la de Islas Malvinas, también mostró que los cardúmenes de ambas subpoblaciones están bien definidos durante el día también y dispersos en la noche (Casarsa et al., 2019). Los autores además hallaron que en la Patagonia los cardúmenes fueron más pequeños que los de su contraparte malvinense. La langostilla, por su parte, comúnmente forma grandes agregaciones de forma irregular cerca de la superficie (Madirolas et al., 2013; Diez et al., 2016a).

En los golfos norpatagónicos, la información sobre este tópico también es escasa. Las prospecciones hidroacústicas llevadas a cabo en el GSM estuvieron orientadas a realizar estimaciones de biomasa de anchoíta y de merluza común (Madirolas y Castro Machado, 1997; Hansen, 2006). Para el GN, en cambio, existe un único antecedente en el que se realizó clasificación de ecotrazas de anchoíta (Degrati, 2011), dentro del marco de estudio de la ecología del delfín oscuro *Lagenorhynchus obscurus*.

En este capítulo se realiza una descripción de las agregaciones de PPP y de langostilla a partir de sus registros acústicos. Los cardúmenes de peces se describen en términos de medidas morfológicas, posicionales y de energía acústica retrodispersada tomadas de cada ecotraza. Los de langostilla, en cambio, se caracterizan a partir de un grillado de la columna de agua, como se detalla más adelante.

## 2.2 Materiales y métodos

### 2.2.1 Procesamiento de la información acústica

La información acústica fue recopilada en el GN y en el GSM de manera estacional siguiendo la metodología descrita en el capítulo 1 (Tabla 1.1 y Fig. 1.2). Adicionalmente, para todas las campañas del GSM excepto la del verano 2017, y para la campaña de otoño en el

GN, se contó con un sensor de temperatura portátil que permitió realizar un perfil de temperatura de la columna de agua.

La información generada por la ecosonda permite reconstruir una imagen en 2D de un objeto en 3D. En otras palabras, se genera un corte vertical de una sección del cardumen. Debido a que no necesariamente todas las secciones pasan por el centro del cardumen, sus dimensiones pueden quedar subestimadas hasta cierto grado (MacLennan y Simmonds, 1992). Sin embargo y para fines comparativos, si se muestrea una cantidad suficiente de agregaciones se obtiene una buena representación de las mismas (Reid y Simmonds, 1993; Reid, 2000). Cabe aclarar que aquí "cardumen" refiere a un "cardumen acústico", que se define como "una agregación de múltiples peces acústicamente no resuelta" (Kieser et al., 1993). En otras palabras, son agrupaciones de peces u otros organismos que no pueden individualizarse unos de otros en un ecograma.

Los cardúmenes de PPP fueron delimitados y caracterizados mediante el módulo *Schools detection* del programa Echoview 1.4. El módulo hace uso del algoritmo SHAPES (Coetzee, 2000), el cual detecta posibles candidatos a partir de identificar píxeles (o *data points*) adyacentes que superan cierto umbral energético y ciertas dimensiones especificadas por el usuario. También tiene en cuenta la posible presencia de discontinuidades dentro de un cardumen mediante un parámetro que permite establecer una distancia máxima de enlace (*Maximum linking distance*). Los valores utilizados para cada parámetro requerido por el programa se resumen en la tabla 2.1. Las regiones delimitadas por el algoritmo fueron cuidadosamente inspeccionadas y se eliminaron aquellas que resultaron dudosas (por ejemplo, por pertenecer a "capas dispersas") y las que estuvieron en contacto con el fondo. De cada región se extrajeron un total de 13 métricas agrupadas en 3 categorías: morfológicas, energéticas (energía acústica retrodispersada) y posicionales (Fig. 2.1, tabla 2.2). Las medidas fueron corregidas teniendo en cuenta el efecto producido por la geometría del haz de sonido (Diner, 2001).

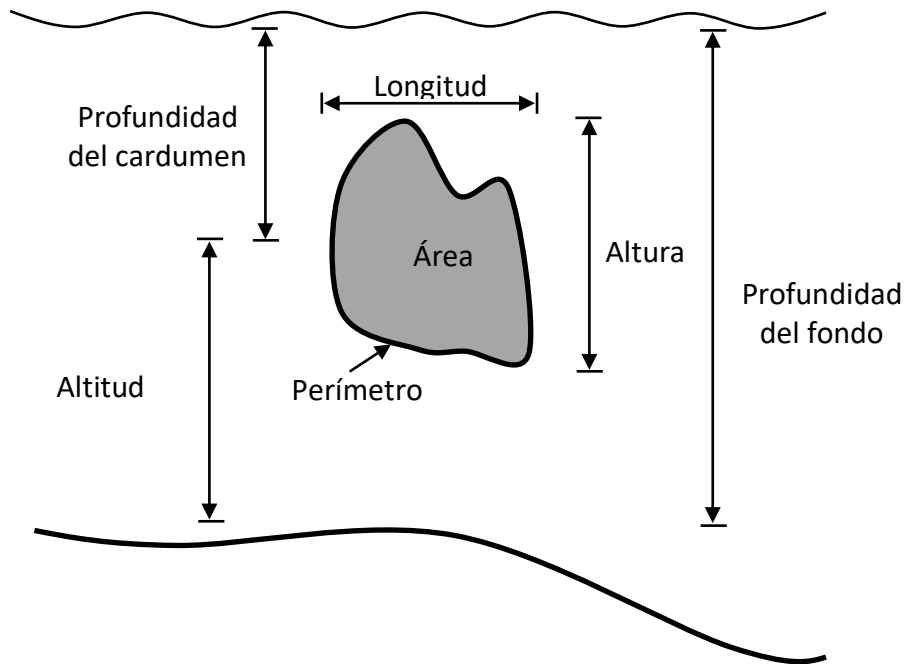
**Tabla 2.1.** Parámetros utilizados por el algoritmo de detección de cardúmenes.

<b>Parámetro</b>	<b>Valor</b>
Umbral Sv mínimo	-70 dB
Altura mínima	5 m
Longitud candidata mínima	5 m
Altura candidata mínima	2 m
Distancia vertical de enlace máxima	5 m
Distancia horizontal de enlace máxima	10 m

A diferencia de los cardúmenes de PPP, las agregaciones de *M. gregaria* comúnmente son irregulares y con bordes difusos sensibles al umbral de procesamiento (Madirolas et al., 2013), por lo que se empleó una aproximación diferente para caracterizarlas. El recorrido se dividió en celdas de 0,5 mn de longitud y 10 m de profundidad. Para cada una se obtuvo un valor de energía acústica retrodispersada por  $\text{mn}^2$  (*Nautical area scattering coefficient*, NASC o  $S_A$ , métrica proporcional a la cantidad de organismos por unidad de superficie, ver apéndice) mediante eointegración (MacLennan y Simmonds, 1992) utilizando un umbral de procesamiento de -80 dB. Una metodología similar ha sido propuesta antes para describir a los cardúmenes del abadejo *Theragra chalcogramma*, especie que también forma cardúmenes difusos (Burgos y Horne, 2008).

**Tabla 2.2.** Descriptores acústicos de los cardúmenes. El subíndice “c” denota la medida corregida y su ausencia la medida sin corregir. Los siete primeros corresponden a medidas morfológicas, las tres siguientes a medidas de energía acústica retrodispersada y los últimos tres a medidas de posición en la columna de agua.

Métrica, símbolo, unidad	Cálculo	Descripción
Longitud, Lc, m	$L - 2 \cdot R \cdot \tan(\varphi/2)$	Distancia horizontal entre el primer y último ping del cardumen. Donde $\varphi$ es el ángulo de ataque, es decir, el ángulo entre el eje del transductor y el borde del cardumen
Altura, Hc, m	$H - C/2 \cdot t/1000$	Distancia vertical entre el extremo superior e inferior de un cardumen. Aquí t es la duración del pulso en milisegundos
Perímetro, Pc, m	$P - (2 \cdot [(L - Lc) + (H - Tc)])$	Suma de los lados del polígono que une los <i>data points</i> en la periferia del cardumen
Área, Ac, m <sup>2</sup>	$A \cdot (Lc \cdot Tc) / (L \cdot T)$	Superficie correspondiente a la sección vertical de una ecotrazo
Elongación, E	$Lc / Hc$	Relación entre la longitud y la altura de la ecotrazo
Irregularidad, Ir	$Pc / [2(Lc + Hc)]$	Relación entre el perímetro y un rectángulo con la misma altura y longitud que el cardumen
Rectangularidad, Rec	$Lc \cdot Hc / Ac$	Relación entre el rectángulo cuya altura y longitud corresponden al cardumen, y el área de la ecotrazo
Fuerza de retrodispersión volumétrica media, Sv, dB		Medida logarítmica de la cantidad de energía acústica retrodispersada por unidad de volumen
Fuerza de retrodispersión por área, ABS, dB		Medida logarítmica de la cantidad de energía acústica retrodispersada por unidad de superficie oceánica
Desvío estándar energético, D.E.	$\sum (E_i - E_n)^2 / (n-1)^{1/2}$	Indicador lineal de la variabilidad energética (E) de un cardumen
Profundidad, Zs, m		Distancia media de un cardumen a la superficie
Altitud 1, Alt1	$Z_f - (Z_s + H_m/2)$	Distancia entre el lecho y la parte inferior del cardumen. Donde Zf es la profundidad del fondo
Altitud 2, Alt2	$(Z_s + H_m/2) / Z_f$	Profundidad relativa. Un valor de 1 indica un cardumen en el fondo y uno de 0 en la superficie



**Figura 2.1.** Representación esquemática de las variables morfológicas y posicionales utilizadas en la descripción de los cardúmenes de peces

### 2.2.2 Análisis estadístico

A modo exploratorio, se utilizó estadística descriptiva y se realizó un análisis de componentes principales (ACP) sobre los descriptores acústicos de los cardúmenes de PPP utilizando el programa R (R Core Team, 2016). Para este análisis, los descriptores morfológicos y el desvío estándar energético fueron log-transformados para normalizar sus distribuciones. El ACP es una técnica que permite encontrar un subespacio de dimensionalidad reducida dentro del espacio definido por un conjunto de variables que guardan cierto grado de correlación entre sí. El método sintetiza la información utilizando índices, llamados componentes principales, que surgen de la combinación lineal de las variables estudiadas. Estos índices resultan apropiados para fines descriptivos y pueden utilizarse posteriormente con otros propósitos, por ejemplo, como variables en modelos estadísticos.

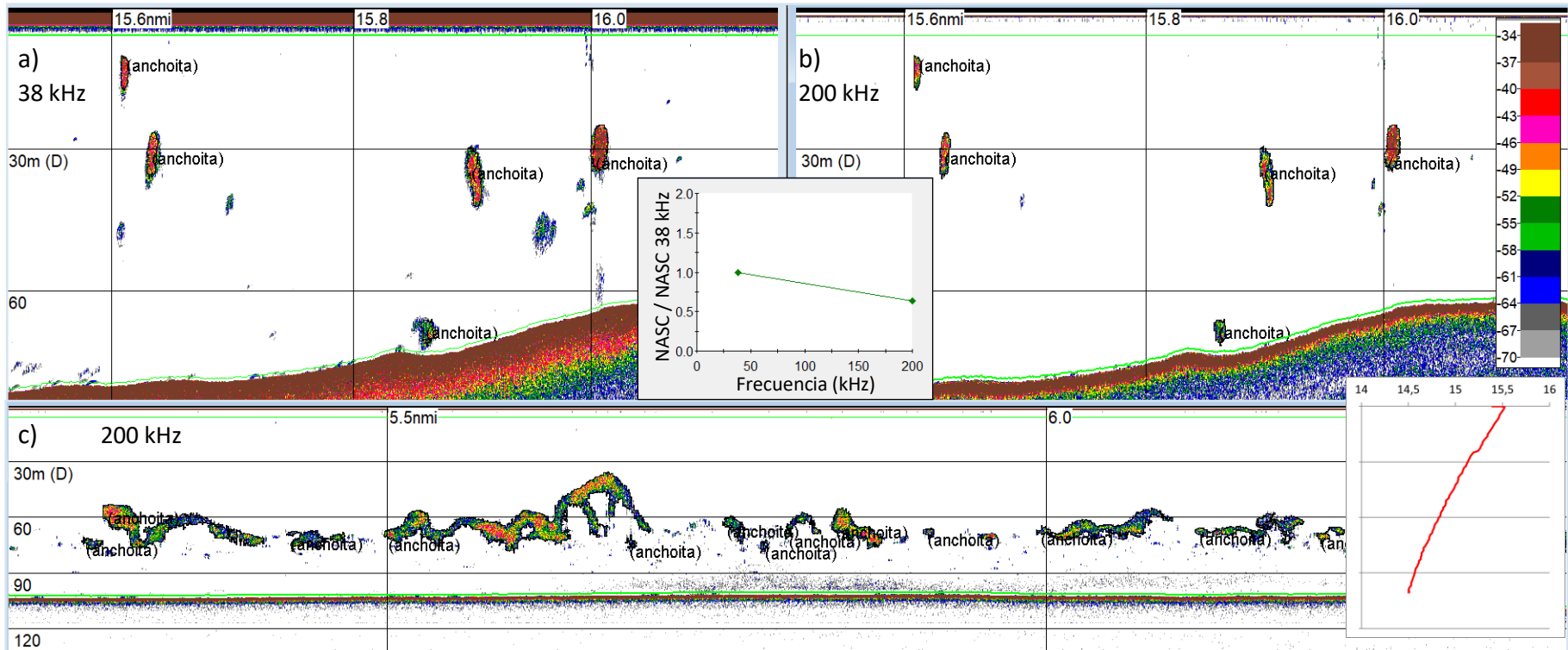
## 2.3 Resultados

### 2.3.1 Caracterización de los cardúmenes de peces pelágicos

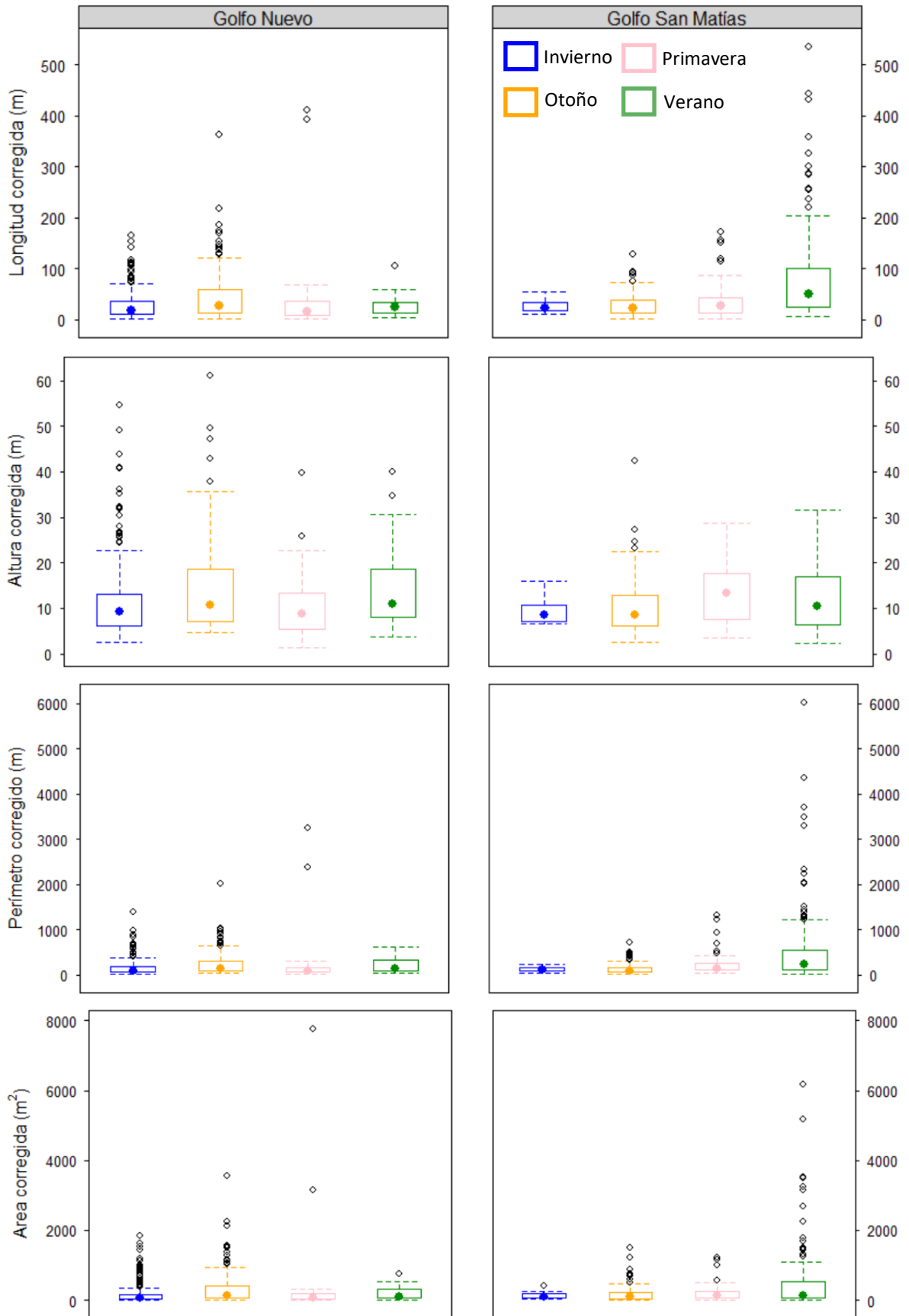
Se analizaron un total de 830 cardúmenes en todas las estaciones, 409 pertenecientes al GN y 421 al GSM (tabla 2.3). Por simplicidad, para posteriores análisis se agruparon los datos obtenidos en los muestreos de invierno del 2016 y 2017 en el GN. Los cardúmenes presentaron tamaños variables, en general con bordes bien definidos y forma normalmente ovalada o ameboide, formando en ocasiones agrupaciones dispuestas en “cintas” (Fig. 2.2). De manera característica, estas agrupaciones mostraron una respuesta energética levemente decreciente con la frecuencia (Fig. 2.2). Los descriptores morfológicos presentaron distribuciones con una clara asimetría positiva (Figs. 2.3 y 2.4). Por ejemplo, el 90% de los valores de longitud, altura y perímetro estuvieron por debajo de los 88, 22 y 488 m y presentaron medianas de 24,3, 9,1 y 121,2 respectivamente. Por su lado, el ABS y el Sv presentaron distribuciones más simétricas debido a su naturaleza logarítmica (Fig. 2.5). En el GN, tanto los mayores valores de Sv medio como los de ABS se registraron en primavera (ANOVA,  $p < 0,01$ ), mientras que para el GSM correspondieron al otoño ( $p < 0,01$ ).

**Tabla 2.3.** Cantidad de cardúmenes analizados por estación y sitio. El esfuerzo de muestreo se indica como distancia recorrida

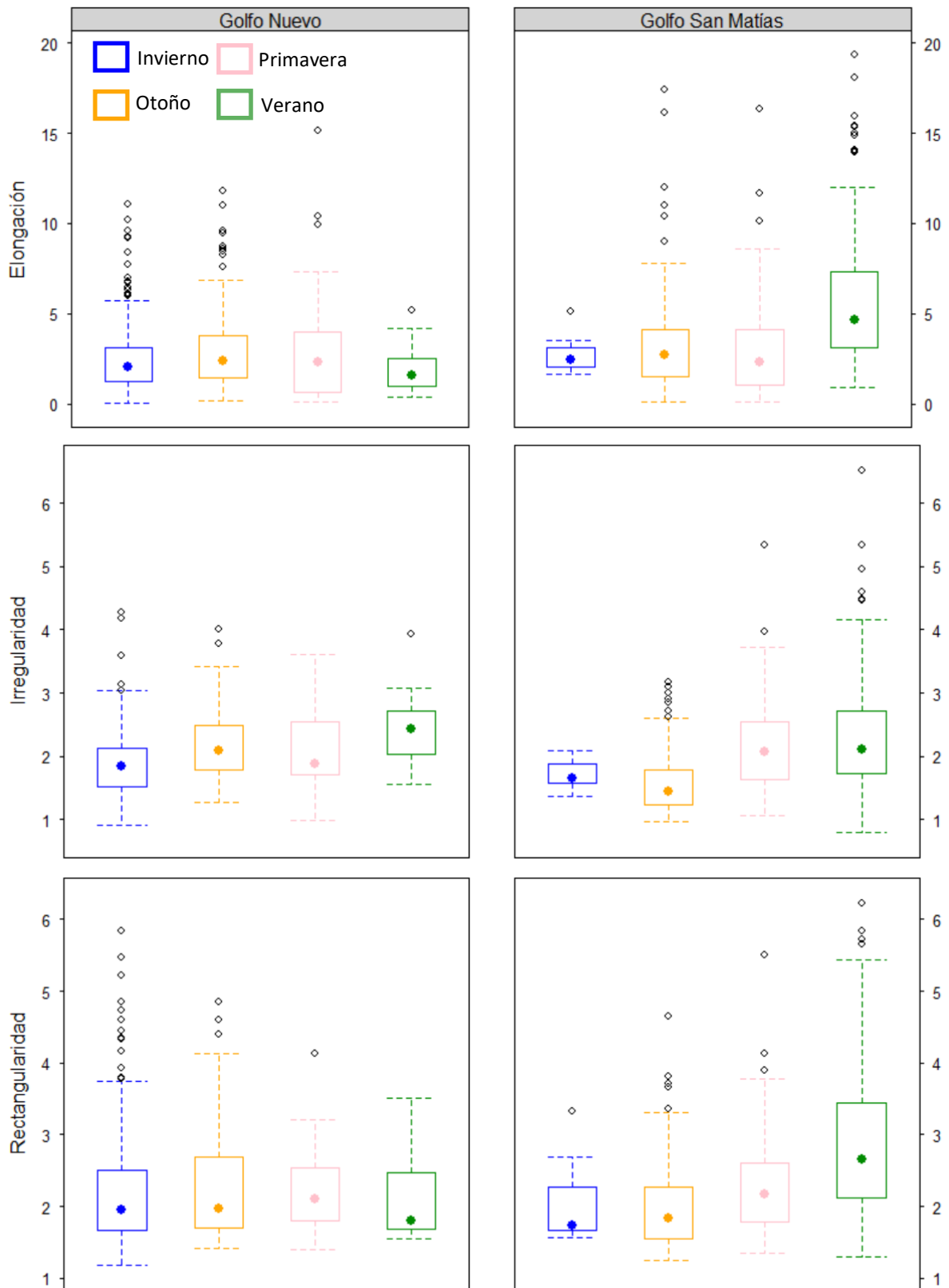
Golfo	Estación - año	Cantidad de cardúmenes	Distancia recorrida (mn)
GSM	Otoño temprano - 2017	193	75
GSM	Invierno - 2017	11	74
GSM	Primavera tardía - 2017	74	63
GSM	Verano - 2018	143	72
GN	Invierno temprano - 2016	113	66
GN	Primavera - 2016	26	79
GN	Verano - 2017	26	73
GN	Invierno - 2017	122	58
GN	Otoño - 2018	122	76



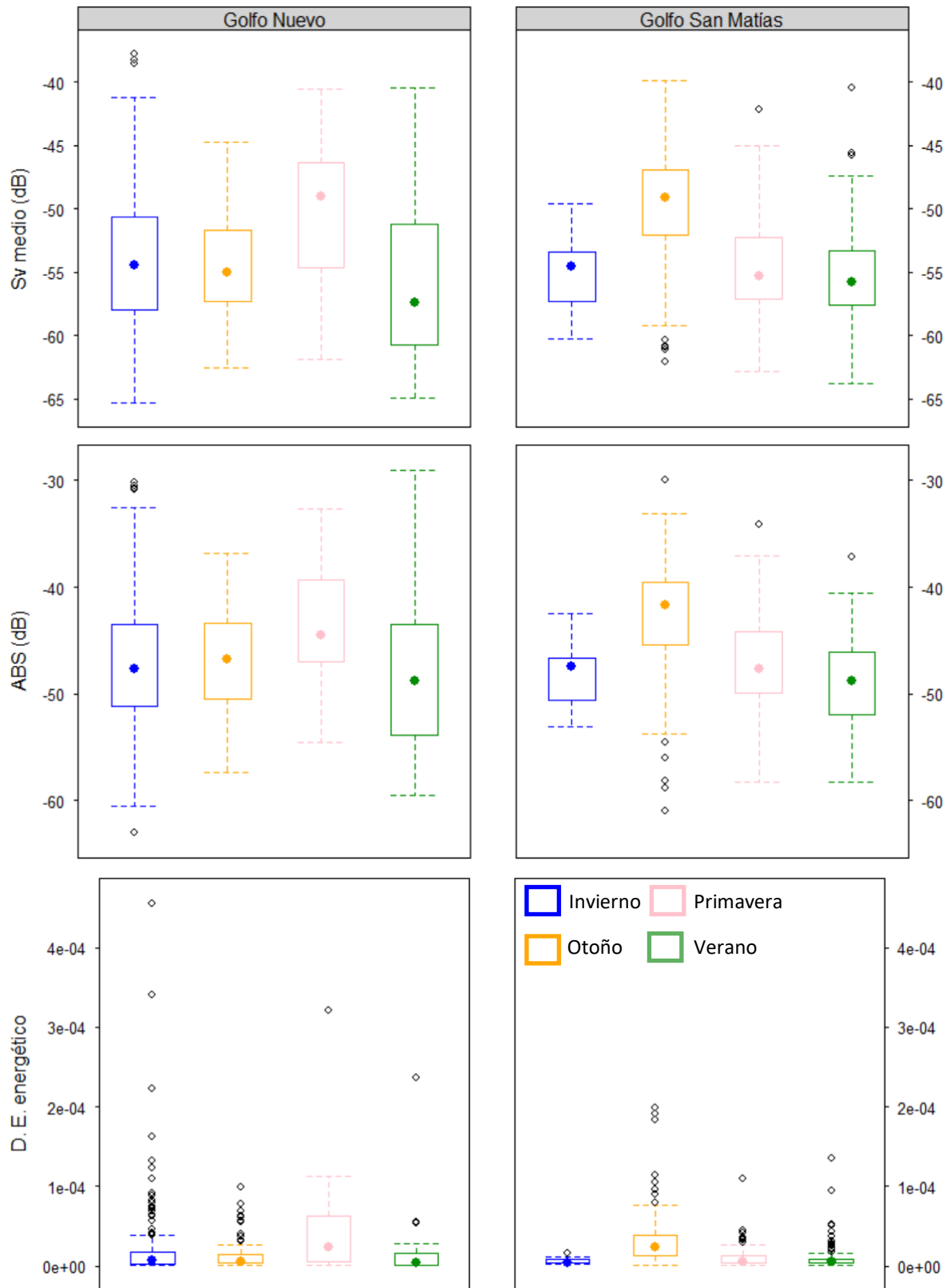
**Figura 2.2.** Cardúmenes típicos de peces pelágicos vistos en a) 38 kHz y b) 200 kHz. En c) se muestran agrupaciones dispuestas en “cinta”. El gráfico central muestra la respuesta en frecuencia característica de la especie. Abajo a la derecha se muestra un perfil de temperatura tomado en una zona cercana a la imagen del ecograma en c). La temperatura se muestra en la parte superior del perfil en °C. Las líneas horizontales representan intervalos de profundidad cada 30 m y las verticales intervalos de distancia de 0,5 mn. La escala de colores indica el Sv en dB.



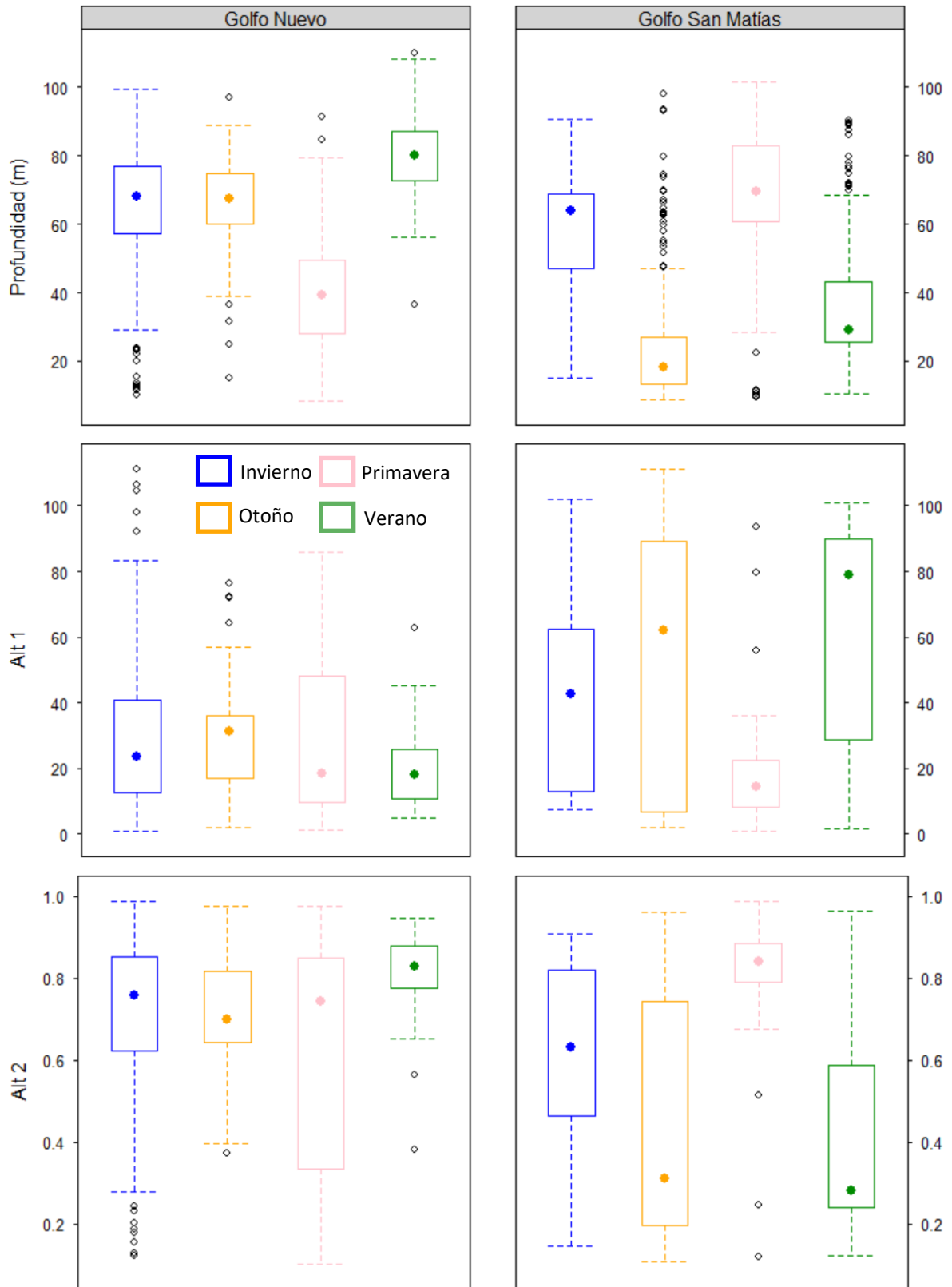
**Figura 2.3.** Diagrama de cajas de los descriptores de tamaño de los cardúmenes agrupados por sitio y estación. Los puntos negros indican valores más extremos que 1,5 veces el rango intercuartil.



**Figura 2.4.** Diagrama de cajas de los descriptores de forma de los cardúmenes agrupados por sitio y estación. Los puntos negros indican valores más extremos que 1,5 veces el rango intercuartil.

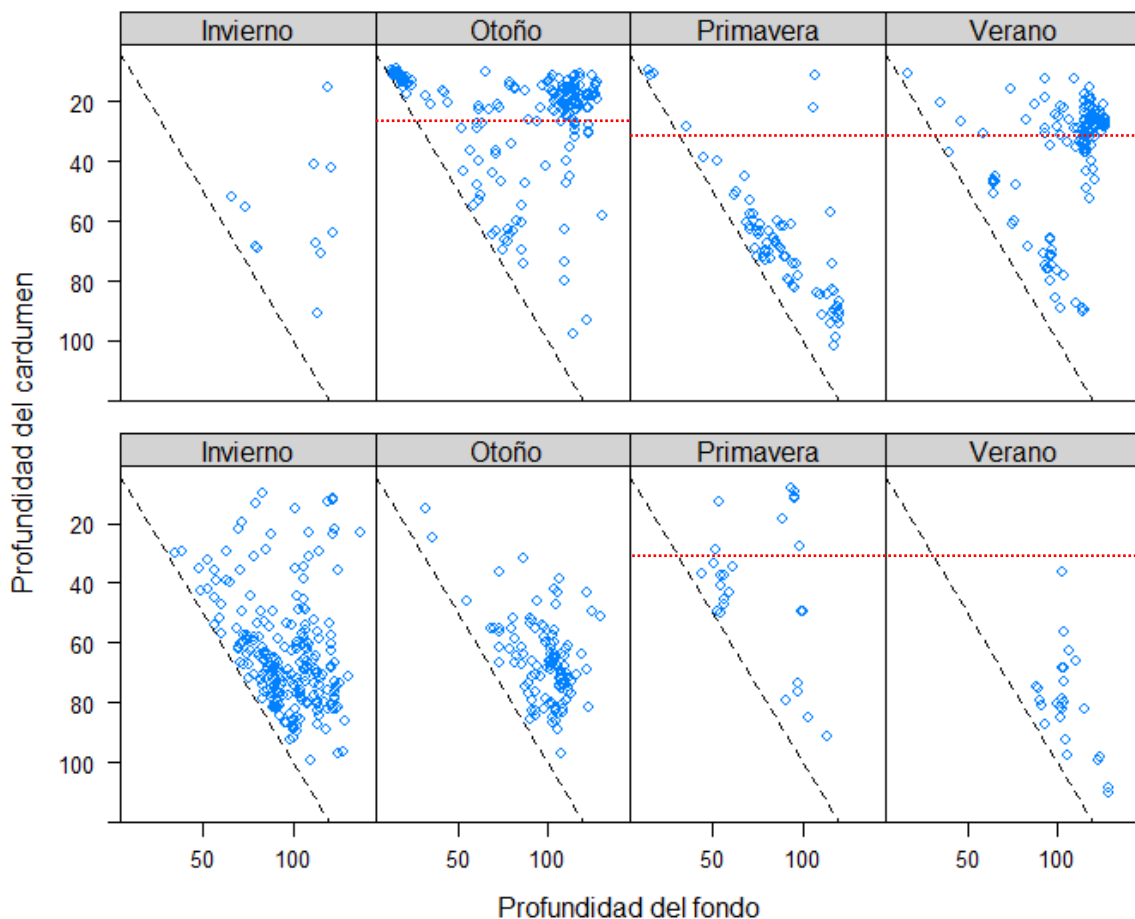


**Figura 2.5.** Diagrama de cajas de los descriptores energéticos de los cardúmenes agrupados por sitio y estación. Los puntos negros indican valores más extremos que 1,5 veces el rango intercuartil.



**Figura 2.6.** Diagrama de cajas de los descriptores posicionales de los cardúmenes agrupados por sitio y estación. Los puntos negros indican valores más extremos que 1,5 veces el rango intercuartil.

Por otro lado, la posición de los cardúmenes en la columna de agua abarcó un rango de profundidad desde los 8 hasta los 110 m (Figs. 2.6 y 2.7). De forma generalizada, se observaron cardúmenes que ocuparon posiciones cercanas al fondo en ambos golfos todo el año. Esto fue especialmente evidente en la primavera del GSM (Fig. 2.7), pero también hubo matices estacionales. Por ejemplo, si bien se observó un patrón semejante en el otoño y el verano en el GSM, fue asimismo característica la presencia de cardúmenes por sobre la termoclina estacional (Fig. 2.7). En el invierno, en este golfo, se detectaron cardúmenes a lo largo de toda la columna de agua, pero concentrados en zonas con más de 50 m de profundidad. De forma contrastante, en el GN se detectaron menos cardúmenes durante primavera y verano en comparación con el otoño e invierno y, a diferencia del GSM, en ningún momento evidenciaron una tendencia clara a ubicarse por sobre la termoclina (Fig. 2.7).

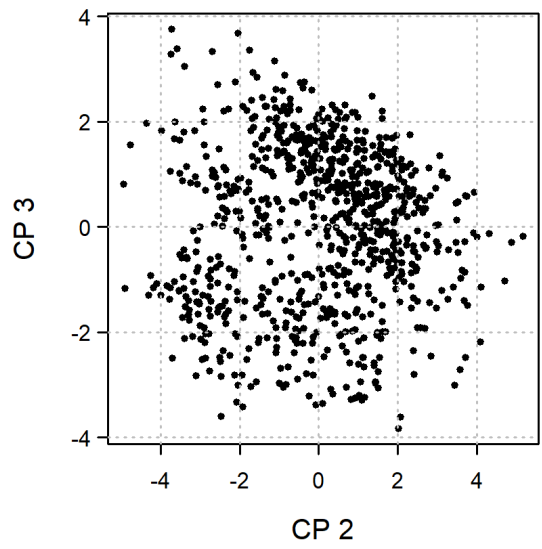
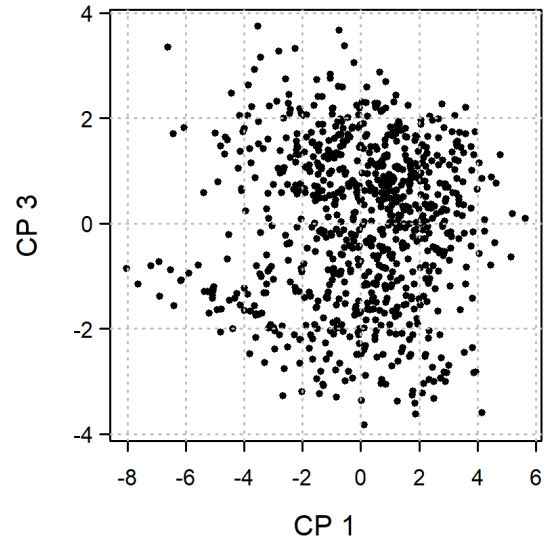
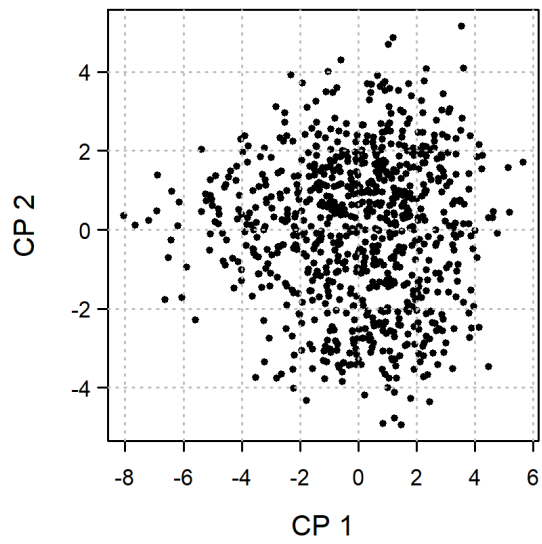


**Figura 2.7.** Ubicación de los cardúmenes en la columna de agua en el GSM (arriba) y el GN (abajo). La línea negra discontinua marca la profundidad del lecho marino. La línea roja indica la profundidad media aproximada de la termoclina estacional, estimada a partir de los datos del sensor de temperatura o, cuando estos no estuvieron disponibles, de la bibliografía.

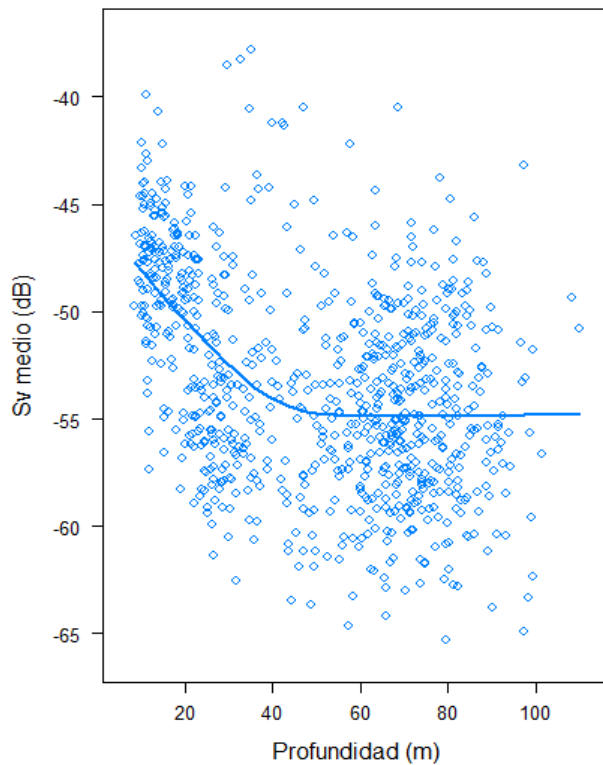
Por otra parte, el ACP separó adecuadamente cada tipo de métrica en un componente distinto (tabla 2.4 y fig. 2.8). El primer componente, que explicó el 34,4 % de la variación, estuvo principalmente correlacionado con el tamaño de las agregaciones (longitud, área, perímetro y altura) y en menor medida con la forma (elongación, irregularidad, rectangularidad). Se interpreta, por tanto, como un componente morfológico. El segundo componente estuvo negativamente relacionado con las variables energéticas y comprendió el 26,8 % de la variabilidad total. El último componente seleccionado estuvo mayormente correlacionado con las variables posicionales y supuso el 16,9 % de la variabilidad total. La profundidad resulta en un caso particular, ya que presentó coeficientes similares para el segundo y tercer componente (tabla 2.4). El Sv medio de los cardúmenes disminuyó con la profundidad hasta que ésta alcanzó un valor cercano a los 40 m, luego de lo cual se mantuvo constante (fig. 2.9)

**Tabla 2.4.** Autovectores resultantes del ACP. Se indican en negrita los valores que más influyeron en cada componente

Variable	CP 1	CP 2	CP 3
Longitud	<b>-0,42</b>	-0,14	0,08
Altura	<b>-0,34</b>	-0,08	0,25
Perímetro	<b>-0,46</b>	-0,04	0,14
Área	<b>-0,41</b>	-0,18	0,19
Elongación	-0,25	-0,11	-0,09
Irregularidad	-0,26	0,20	0,08
Rectangularidad	<b>-0,33</b>	0,10	-0,06
Fuerza de retrodispersión volumétrica media	0,18	<b>-0,46</b>	0,21
Fuerza de retrodispersión por área, ABS	0,09	<b>-0,45</b>	0,30
Desvío estándar energético	0,15	<b>-0,45</b>	0,24
Profundidad	0,02	<b>0,38</b>	<b>0,35</b>
Altitud 1	-0,14	-0,21	<b>-0,52</b>
Altitud 2	0,11	0,27	<b>0,53</b>



**Figura 2.9.** Gráfico del ACP. La componente principal 1 (CP 1) es influida principalmente por variables morfológicas, la componente 2 (CP 2) por variables energéticas y la 3 (CP 3) por variables posicionales.

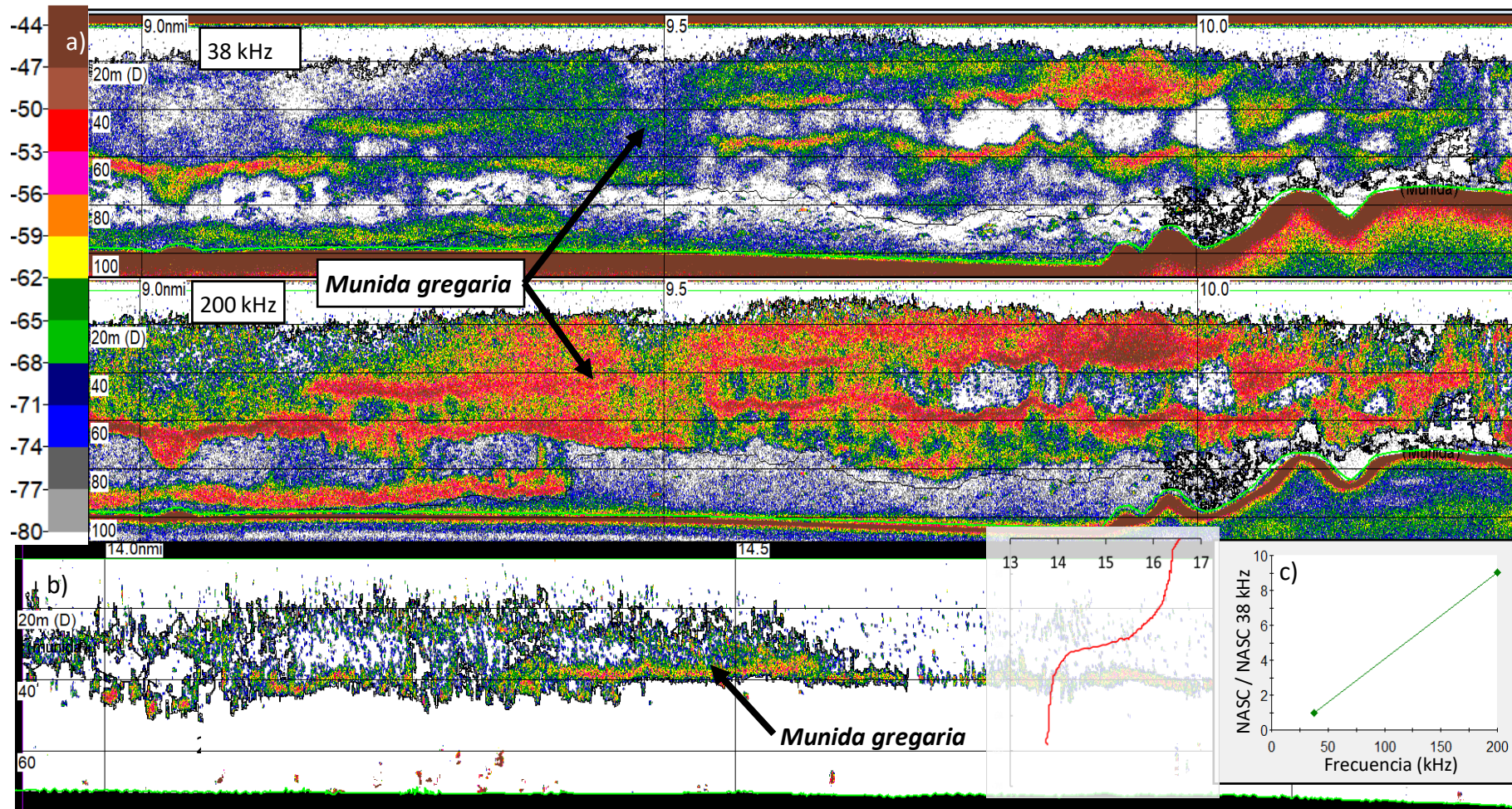


**Figura 2.9.** Variación del Sv de los cardúmenes con la profundidad. El valor medio disminuye hasta aproximadamente los 45 m, luego de lo cual un incremento en la profundidad no se traduce en una disminución del Sv.

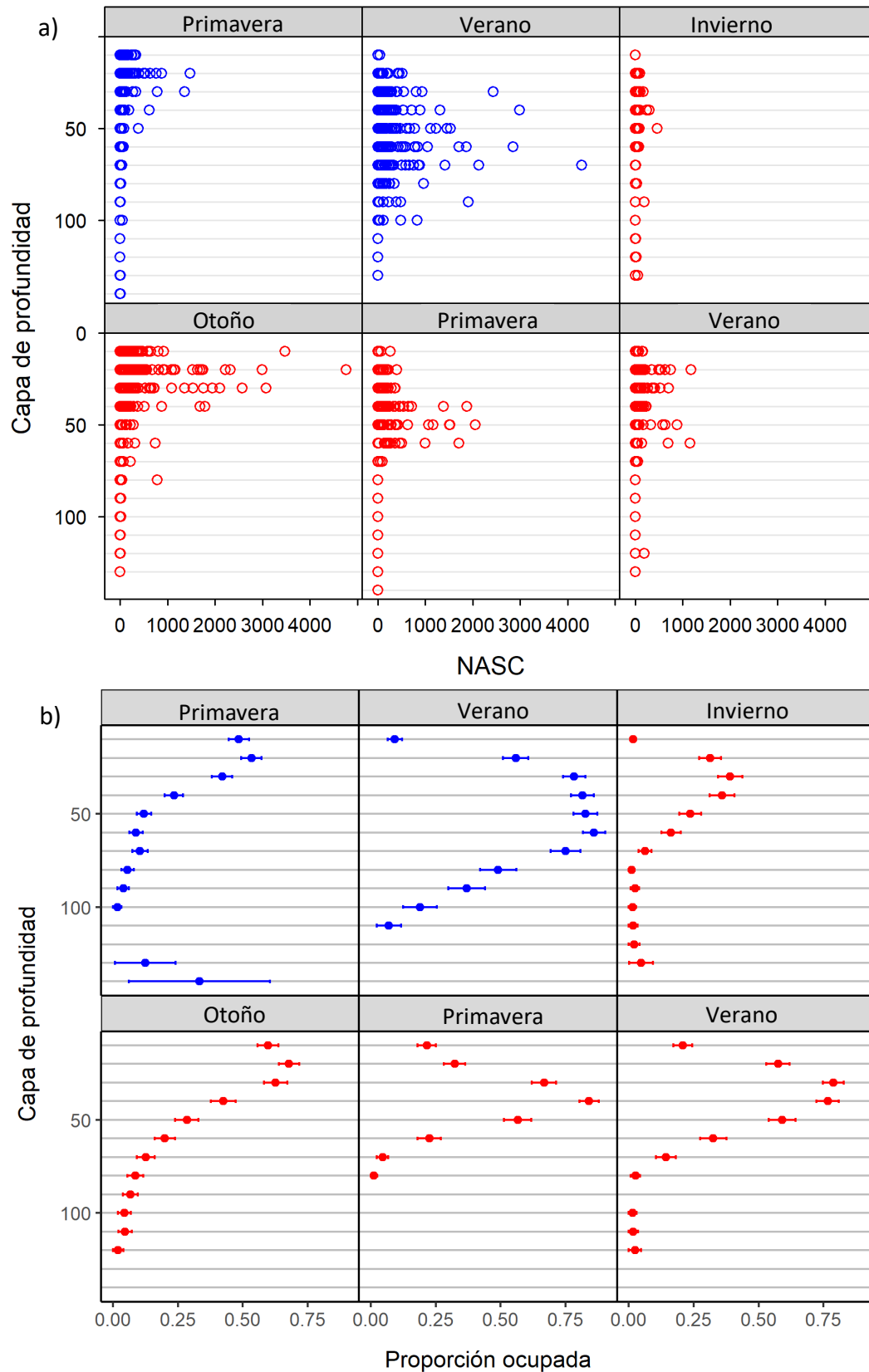
### 2.3.2 Características de las agregaciones de *Munida gregaria*

*M. gregaria*, por su parte, se hizo presente todo el año en el GSM, aunque su abundancia, medida en términos de NASC, fue menor en invierno. En el GN, en cambio, la especie sólo se detectó durante la época cálida (primavera y verano). En general las agregaciones se manifestaron en forma de grandes capas pelágicas de varias millas de longitud, abarcando incluso transectas enteras. También fue característica su respuesta en frecuencia creciente (Fig. 2.10). Estas capas presentaron un espesor variable, comúnmente sobre la mitad superior de la columna de agua, pero en ocasiones se extendieron hasta el fondo, incluso alcanzando los 80 m de altura (Fig. 2.10a). La densidad de las agregaciones también fue variable (en términos de NASC) y estuvo marcada por la presencia de discontinuidades y de subgrupos pequeños e individuos dispersos (Fig. 2.10b). La distribución de los valores energéticos de las celdas estuvo fuertemente sesgada a la derecha debido a la relativamente alta proporción de ausencias (Fig. 2.11a). Tal es así que la mediana del NASC para el *pool* de datos fue de 0 y el valor máximo registrado fue de 4769 m<sup>2</sup>/mn<sup>2</sup>, en el GSM durante el otoño. En general los estratos más ocupados estuvieron entre los 20 y los 50 m, aunque durante el verano en el GN y la primavera del GSM se observó un desplazamiento

hacia capas más profundas (Fig. 2.11b). En el invierno, por otra parte, *M. gregaria* fue menos abundante (Fig. 2.11) y formó agrupaciones de menor tamaño.



**Figura 2.10.** Ejemplos de agregaciones de *M. gregaria*. En a) se observa una agrupación masiva a 38 y 200 kHz con un marcado desarrollo vertical. b) Otro ejemplo, en este caso de un ecograma virtual, donde se aprecia la presencia de discontinuidades y subgrupos pequeños junto con el perfil de temperatura de la columna de agua. La respuesta en frecuencia típica de la especie se muestra en c). La escala de colores representa el Sv en dB para los tres ecogramas.



**Figura 2.11.** Distribución vertical de *M. gregaria* en el golfo Nuevo (azul) y en el San Matías (rojo) por estación. a) Energía acústica por unidad de área (NASC) para cada estrato de profundidad de 10 m. b) Proporción de cada estrato ocupada por la especie. Las barras horizontales indican el error estándar. Las líneas horizontales grises indican la profundidad máxima de cada estrato.

## 2.4 Discusión

### 2.4.1 Cardúmenes de peces

En este capítulo se describieron las agrupaciones de PPP y de langostilla en los golfos Nuevo y San Matías, haciendo énfasis en la variación estacional. Los cardúmenes de PPP se caracterizaron en términos de tres grandes grupos de variables: morfométricas, que describen la forma y el tamaño; energéticas, asociadas a la retrodispersión acústica; y posicionales, que indican la ubicación en la columna de agua. El ACP separó cada grupo en las tres primeras componentes, explicando un 78,1 % de la variación total. En particular, la primera componente, relacionada a la morfología, capturó la mayor parte de esta variabilidad, lo que indicaría que los cardúmenes se diferenciaron unos de otros principalmente por su tamaño, más que por su posición en la columna de agua o su retrodispersión acústica. Esta técnica ha sido previamente aplicada sobre un conjunto similar de variables para describir los cardúmenes de diferentes especies de PPP, siendo consistente la separación de cada grupo de métricas en una componente distinta (Scalabrin y Massé, 1993; Lawson et al., 2001; Muiño et al., 2013; Casarsa et al., 2019). Para el caso presente, es altamente probable que la mayor parte de las ecotrazas de PPP relevadas correspondan a *Engraulis anchoita*, por ser la especie íctica más abundante en el ecosistema (Ciechomski, 1967; Brandhorst et al., 1974).

Los cardúmenes de PPP presentaron formas y tamaños muy variables. En términos generales, los cardúmenes más grandes se registraron en verano y otoño en el GN y en primavera y verano en el GSM, y los más pequeños en invierno en ambos sitios. A la fecha, solo hay constancia de dos relevamientos acústicos previos en el GN orientados al estudio de anchoíta, uno realizado en otoño y el otro en primavera del año 2007 (Cabreira y Castro Machado, 2008; Degradi, 2011). El primero de dichos relevamientos, correspondiente al otoño, arrojó valores de mediana para la longitud, la altura y el área transversal de los cardúmenes de 20 m, 8 m y 83 m<sup>2</sup> respectivamente, es decir entre un 25 y un 29 % menos que los observados en este trabajo en la misma época (Fig. 2.3). Para el de primavera, en tanto, el tamaño de los cardúmenes fue similar al aquí reportado. Degradi (2011) también encontró que los cardúmenes ocuparon regiones más superficiales y su densidad energética (Sv) fue mayor en primavera, lo cual concuerda con lo reportado aquí. En la misma línea, las

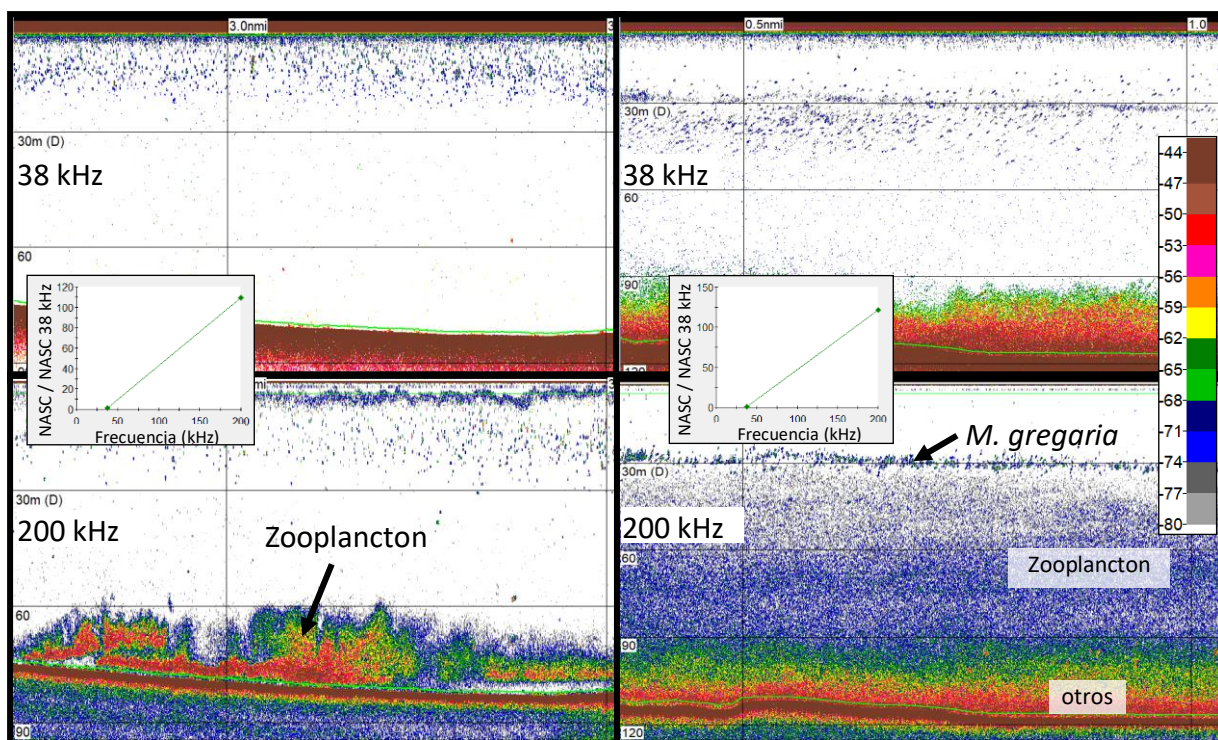
mediciones indicaron que los cardúmenes de ambos golfos son, en promedio, de mayor tamaño y menos elongados que los registrados para el stock bonaerense de la especie (Cabreira y Madirolas, 2007). Sin embargo, la anchoíta bonaerense presentó agregaciones con un Sv promedio mayor que la observada en los golfos norpatagónicos. También ocupó posiciones más superficiales, pero esto puede deberse a diferencias en la batimetría de las zonas relevadas. En aguas de la Plataforma Argentina, además, se han observado agregaciones dispuestas en cintas similares a las descritas aquí (Cabreira, 2017). Estas estructuras indicarían la presencia de cardúmenes muy próximos entre sí, que podrían estar interactuando, fusionándose o fragmentándose. Por otra parte, en la plataforma sudafricana la longitud media de las agregaciones de *Engraulis capensis* se estimó en 53,5 m (Lawson et al., 2001), similar a lo observado en el GN en otoño y primavera. No obstante, la altura media de *E. capensis* fue menor que la registrada en los golfos, al igual que lo fueron el área y el perímetro, con excepción del invierno. Por el contrario, el Sv medio de los cardúmenes de esta especie sí fue mayor que el reportado aquí. Otra especie relacionada, *Engraulis encrasicolus*, forma cardúmenes claramente más pequeños y rectangulares en el este del Mar Mediterráneo que los de *E. anchoita*, pero con un Sv medio similar (Tsagarakis et al., 2015).

Se han propuesto varias explicaciones para dar cuenta de la variabilidad observada en los cardúmenes de distintas especies de PPP. Una primera aproximación surge al tomar en cuenta que los peces tienden a agruparse con otros individuos de longitud similar (Pitcher, 1986). Se ha observado que los peces más pequeños suelen formar cardúmenes de menor tamaño y más densos que los peces más grandes (Misund, 1993; Muiño et al., 2013; Casarsa et al., 2019). En el GSM, mediciones de la talla de anchoíta capturadas por el Neptunia II para el programa de observadores pesqueros durante el presente trabajo en diciembre, arrojaron una media de 153,3 mm (DE.:12,7; N = 198). Estos valores son algo menores a los reportados para la anchoíta bonaerense (Pájaro et al., 1986; Garciarena y Hansen, 2007) y apoyan la hipótesis de que la talla de los individuos afecta al Sv medio del cardumen. En el Neptunia II, también se observaron a menudo lances completos descartados por poseer demasiados ejemplares pequeños, lo que ayuda a explicar la variabilidad observada en el Sv.

Entre los factores bióticos, la disponibilidad de presas también jugaría un papel determinando la dimensión de los cardúmenes. Utilizando un modelo de balance energético, Duffy y Wissel (1988) hallaron que, ante una disminución en la disponibilidad de alimento, las agrupaciones reducen su tamaño y modifican su comportamiento. De esta manera, las

diferencias entre los tamaños de los cardúmenes de los golfos y los observados en la plataforma bonaerense (Cabreira y Madirolas, 2007) también podrían, al menos parcialmente, estar reflejando diferencias en la disponibilidad de alimento en ambos lugares. De manera análoga se podría dar cuenta de los menores tamaños observados en invierno en relación al verano. Por otro lado, se ha postulado que los cardúmenes más grandes pueden aumentar la supervivencia de los individuos ante ataques de predadores (Pitcher y Parrish, 1993; Fréon y Misund, 1999). En este escenario, en principio, es esperable que el tamaño de las agregaciones aumente con la presión de predación (Duffy y Wissel, 1988; Fréon y Misund, 1999). Sin embargo, algunos modelos (Swartzman, 1991) y observaciones de campo (Misund, 1993) sugieren la tendencia opuesta. Es probable que el efecto antipredatorio que confieren los grupos numerosos sea relevante solo si no atrae más predadores que las presas dispersas, en otras palabras, si su tamaño no supera cierto umbral (Accolla et al., 2015; Maury, 2017). Además, es posible que el efecto sólo sea efectivo contra algunos tipos de predadores (Connell, 2000). Los golfos norpatagónicos se caracterizan por albergar una gran diversidad de predadores tope (ver capítulo 1), por lo que el impacto que estos tengan sobre la dinámica de los cardúmenes podría ser relevante. Se sabe que el GN, por ejemplo, es elegido por sobre las aguas de la plataforma como sitio de alimentación de los pingüinos de Magallanes de una colonia aledaña (Luzenti, 2014; Gómez-Laich et al., 2015). Estos animales, al igual que otras aves marinas, nidifican en primavera-verano (Yorio et al., 1999; Schiavini et al., 2005; Boersma et al., 2013), lo que aumentaría la presión de predación en esa época. El delfín oscuro es otro predador importante, cuya densidad se ha estimado en 0,13 individuos/km<sup>2</sup> para el GN (Degrati et al., 2020), similar al de la plataforma aledaña (Schiavini et al., 1999); y en 0,7 para el GSM (Degrati et al., 2020). En la zona relevada del GSM, el delfín común presenta una densidad media mayor, especialmente en verano, de hasta 4 individuos/km<sup>2</sup> (Dans com. pers.). Considerando que los cardúmenes de mayor tamaño fueron encontrados en verano, en principio estos datos soportarían la hipótesis de que una mayor presión de predación se correlaciona con la presencia de agregaciones más grandes. Aunque la relación entre la presión de predación y el tamaño de los cardúmenes aún es poco clara, estos datos servirán como punto de partida para indagar más sobre este aspecto en los golfos. La interacción de los cardúmenes de PPP con otras especies, particularmente con *M. gregaria*, también podría afectar su tamaño, como se discutirá en detalle en el capítulo 4.

El uso de la columna de agua por parte de los PPP fue variable a lo largo del año en los golfos. En general se observaron agrupaciones cercanas al fondo todo el año y otras haciendo uso de posiciones más superficiales, especialmente en el otoño y el verano del GSM. Un relevamiento previo de anchoíta en la plataforma patagónica durante la época de desove indica que la especie, si bien ocupa un amplio rango de profundidades, prefiere aquellas cercanas a la termoclina o sobre ella (Hansen et al., 2001). En la bahía de Vizcaya, *E. encrasicolus* muestra un comportamiento muy similar (Massé et al., 1996). Díez et al. (2018), por su parte, hallaron que los cardúmenes de sardina fueguina *Sprattus fuegensis* eran más grandes en invierno y estaban asociados a la capa de fondo, mientras que en verano eran más pequeños y pelágicos. Los autores relacionan estos cambios al proceso de inversión de la termoclina estacional. Las fuertes corrientes de mareas en el norte de la Patagonia y en particular en zonas cercanas a la desembocadura del canal principal de la Bahía San Antonio, promueven la suspensión de nutrientes y partículas que son retenidos en la zona de estabilidad (termoclina) fomentando así la actividad fotosintética y la producción de alimento (Saad et al., 2019). Por su parte, la presencia de cardúmenes cerca del fondo podría relacionarse a la ocurrencia de agregaciones de zooplankton, que tienden a ocupar posiciones más profundas durante las horas diurnas (Ringelberg, 2010). Aunque en este estudio las prospecciones no estuvieron orientadas a la detección de zooplankton, en ocasiones se llegaron a detectar capas de dispersión con una respuesta en frecuencia consistente con la de pequeños crustáceos que conforman el zooplankton (Fig. 2.12). También se ha postulado que la distribución vertical de los PPP puede ser influida por una predación intensa por parte de las aves, resultando en un aumento en la profundidad de los cardúmenes (Fréon y Misund, 1999). Futuros estudios que incluyan el relevamiento simultáneo de predadores y presas junto con las medidas acústicas permitirán contrastar esta hipótesis.



**Fig. 2.12.** Dos ejemplos de posibles agregaciones de zooplancton. Los gráficos de líneas indican la respuesta en frecuencia. Obsérvese cómo resultan casi transparentes a la frecuencia de 38 kHz. La escala de colores indica la cantidad de energía retrodispersada en dB.

Como mención final de este apartado, la profundidad del cardumen estuvo presente en las componentes 2 y 3 del ACP, lo que sugiere una correlación con las variables energéticas. La anchoíta es un pez fisóstomo, es decir que posee su vejiga natatoria conectada al tubo digestivo y por ende al exterior. Además, al igual que el resto de los clupeidos, carece de *rete mirabile*, la estructura que permite el intercambio gaseoso entre la vejiga natatoria y el sistema sanguíneo. Como consecuencia, estos peces no pueden regular el volumen de su vejiga durante las migraciones verticales. Debido a esto, el volumen de la misma disminuye con la profundidad hasta que colapsa (Fässler et al., 2009; Madirolas et al., 2017). Tomando en cuenta que este órgano es el principal responsable de la retrodispersión acústica (Foote, 1980), es esperable que esta variable siga una tendencia similar con la profundidad. En los golfos, la meseta producida por el colapso de la vejiga natatoria se observó cerca de los 40-45m (Fig. 2.9). La contracción de la vejiga natatoria también podría afectar la retrodispersión acústica de forma indirecta, al forzar a los peces a aumentar su ángulo de inclinación al nadar para compensar la pérdida de flotabilidad (Huse y Ona, 1996; Madirolas et al., 2017). Por consiguiente, las variaciones en estos ángulos podrían explicar la variabilidad extra del Sv

observada en zonas profundas. Finalmente, la presencia de peces con diferente longitud también podría aportar a la dispersión general de los datos de la figura 2.9 (Foote, 1987).

#### 2.4.2 Agregaciones de *Munida gregaria*

La langostilla se manifestó formando vastas agrupaciones de forma irregular y con discontinuidades, ocupando normalmente la mitad superior de la columna de agua. Esta descripción coincide con la observada en otros puntos del Mar Argentino (Madirolas et al., 2013; Diez et al., 2016a). En Nueva Zelanda, Zeldis y Jillet (1982) encontraron que la forma, el tamaño y la orientación de las agregaciones reflejan la presencia de frentes costeros y ondas internas. Los autores argumentan que los procesos de convergencia son los principales forzantes de la formación de las grandes agregaciones.

Por otra parte, *M. gregaria* estuvo presente en primavera y verano en la columna de agua del GN, mientras que en el GSM persistió todo el año, aunque en menor cantidad en invierno. Sin embargo, relevamientos previos en el GN utilizando trampas, revelaron que la variedad subrugosa se encuentra presente en el bentos todo el año (Dellatorre y Barón, 2008). En el canal Beagle, de manera contrastante, las agregaciones más grandes se encontraron en invierno (Diez et al., 2018). Se ha propuesto que las condiciones ambientales adecuadas en la columna de agua podrían demorar el asentamiento de los juveniles, promoviendo así la presencia de post larvas e incluso de adultos en la columna de agua (Williams, 1973; Varisco y Vinuesa, 2010). Para *Pleuroncodes monodon* (Munididae) en Baja California, por ejemplo, se ha observado que la mayor abundancia de larvas está sincronizada con los ciclos de surgencias de la región, lo que sugiere que la eclosión puede estar ligada a la productividad (Gómez-Gutiérrez y Sánchez-Ortíz, 1997). La presencia de zonas costeras de surgencias en el GSM, que serían incluso más frecuentes durante el invierno (Tonini, 2010; Pisoni et al., 2014a), podría mantener un flujo de nutrientes que compensara parcialmente las condiciones desfavorables que caracterizan a la estación. Este factor podría influir directamente favoreciendo la permanencia de langostilla en la columna de agua o de forma indirecta alargando el estadio juvenil como se explicó antes. La duración del periodo pelágico también podría verse favorecida por mecanismos densidad dependientes. En particular, la presencia de interacciones agonísticas e incluso el canibalismo cuando la densidad de individuos bentónicos es alta, fomentaría la formación de agregaciones pelágicas (Zeldis, 1985; Lovrich

y Thiel, 2011). La importancia de la denso-dependencia en los golfos aún resulta incierta, pero futuros estudios que incluyan el uso de registros fílmicos para cuantificar la abundancia de la especie sobre el fondo marino (Ahumada et al., 2013; Trobbiani y Irigoyen, 2017) ayudarán a dilucidar este punto.

# Capítulo 3

## Abundancia acústica y distribución de peces pelágicos y langostilla



### 3.1 Introducción

El estudio de la distribución de las especies y su asociación con variables ambientales permite identificar los sitios adecuados para la supervivencia de las poblaciones (Soberon y Nakamura, 2009). En este sentido, los modelos geográficos se han convertido en una importante herramienta de indagación, ya que permiten explicar y predecir el uso del hábitat a partir de un conjunto de variables bajo estudio. Estos modelos han sido utilizados para una variedad de propósitos que incluyen: la identificación de áreas potenciales para conservación (Johnson y Gillingham, 2005; Stirling et al., 2016), la identificación de sitios para la reintroducción de especies (Osborne y Seddon, 2012; Smeraldo et al., 2017), la predicción de efectos del cambio climático (Austin y Van Niel, 2011; Cacciapaglia y van Woesik, 2018) y de las actividades humanas sobre las poblaciones (Delibes-Mateos et al., 2009; Romero et al., 2016) o la predicción de sitios vulnerables a la invasión por parte de especies exóticas (Gallien et al., 2012).

Estos análisis se han utilizado principalmente en ecología terrestre para el modelado de la vegetación, cuya estructura por parches suele mantenerse estable en una escala temporal amplia. En contraste, estas técnicas han tenido una menor implementación en sistemas marinos, los cuales presentan una mayor variabilidad espacial y temporal, donde los parches pueden cambiar mucho más rápidamente que en los ecosistemas terrestres (Redfern et al., 2006). En particular, su implementación para el estudio de los pequeños peces pelágicos es especialmente desafiante a causa de su gran movilidad y de la heterogeneidad de los sistemas costeros que usualmente habitan (Bakun y Parrish, 1991). Sin embargo, este tipo de estudios resulta trascendente debido al rol central que estos peces tienen en el ecosistema marino (Angelescu, 1982; Cury et al., 2000) y a su importancia como recursos pesqueros (FAO, 2002).

A pesar de las limitaciones mencionadas, no han faltado esfuerzos para intentar dilucidar la relación entre la distribución de los PPP y las condiciones ambientales. Por ejemplo, se ha observado que en general la profundidad del fondo y la concentración superficial de clorofila-a (CLFa) se correlacionan positivamente con la abundancia de los peces (e.g., Giannoulaki et al., 2005; Brown et al., 2006; Murase et al., 2009; Drexler y Ainsworth, 2013). La CLFa en particular, actuaría como un indicador de biomasa fitoplanctónica y consecuentemente de producción primaria (Huot et al., 2007). De manera similar, la temperatura superficial del mar (TSM) y su gradiente han sido utilizados como indicadores de

la presencia de procesos oceanográficos, tales como surgencias o frentes, los cuales promueven la productividad primaria y la presencia de peces (Castillo et al., 1996; Hansen et al., 2001).

Aunque la mayoría de los estudios enfatizan la relación entre la distribución y las variables físicas, los factores bióticos también juegan un papel esencial (Schaffler et al., 2013). Por ejemplo, se ha documentado que los peces tienden a solapar su distribución con la de sus presas (Maravelias, 1998; Ballón et al., 2011) y pueden responder a la competencia interespecífica haciendo un uso diferencial del espacio (Darlington, 1972; Hansson, 1984; Diez et al., 2018). Sin embargo, no es común hallar una aproximación integral que involucre tanto factores bióticos como abióticos y son particularmente escasas en la Plataforma Continental Argentina (sin embargo ver Diez et al., 2018).

Como se mencionó antes, en la plataforma de la Patagonia norte, la especie íctica más abundante en la columna de agua es la anchoíta *E. anchoita* (Ciechomski, 1967; Brandhorst et al., 1974; Sánchez et al., 1996). La distribución de esta especie a gran escala en el Mar Argentino se ha asociado principalmente a sistemas frontales (Hansen et al., 2001; Alemany et al., 2009). Sin embargo, son escasos los estudios a escalas menores, donde diferentes procesos oceanográficos tienen lugar (Bertrand et al., 2008). Por ejemplo, a submesoescala (cientos de metros a pocos km) y mesoescala (decenas de km), fenómenos como surgencias, frentes locales, o *eddies* pueden ofrecer condiciones favorables para la productividad primaria y secundaria (Hobday y Hartog, 2014; Acha et al., 2015). Además, estos fenómenos suelen manifestarse de manera estacional, brindando así la posibilidad de estudiar su influencia en la distribución a partir de mediciones tomadas a lo largo del año (Mannocci et al., 2017). Este contexto convierte a los golfos norpatagónicos en sitios de estudio interesantes, dada su gran variabilidad espacio-temporal (ver capítulo 1).

Otra de las especies más conspicuas de la Plataforma Argentina es la langostilla *M. gregaria*. Como se mencionó en capítulos previos, desde la década del 2000 la abundancia del morfotipo gregaria de la especie ha aumentado súbitamente en la columna de agua por razones poco claras. En este contexto de cambio ecosistémico cabe preguntarse si la presencia de langostilla está afectando la distribución horizontal de los PPP. Por un lado, los peces zooplantívoros podrían solapar su distribución con *M. gregaria* para alimentarse de sus juveniles. Por otro, los PPP y la langostilla podrían segregarse espacialmente como un mecanismo para evitar la competencia por el alimento (Diez et al., 2018).

En este capítulo se describe la distribución y la abundancia de PPP y *M. gregaria* en diferentes épocas del año en el golfo Nuevo y en el San Matías. Se presentan además modelos de distribución para los PPP utilizando datos ambientales provenientes de imágenes satelitales y de abundancia de langostilla.

## 3.2. Materiales y Métodos

### 3.2.1 Abundancia y distribución

Las prospecciones acústicas se realizaron en la zona norte del GSM y en el GN siguiendo transectas en zigzag (ver Fig. 1.3, capítulo 1). Cada transecta fue dividida en tramos de 0,5 mn (*Elementary sampling distance unit* o distancia elemental de muestreo, ESDU) en los que se integró el coeficiente de retrodispersión por área (NASC, ver apéndice) para los PPP y para *M. gregaria* por separado, siguiendo los lineamientos expuestos en la sección 1.3.4. La integración se realizó entre una línea de superficie a 6 m de profundidad, para evitar el efecto del campo cercano (MacLennan y Simmonds, 1992), y otra línea que delimita el comienzo del lecho marino. Como indicador de abundancia se calculó el NASC medio por ESDU para cada estación y cada golfo. Debido a que estos valores pueden presentar autocorrelación, para estimar el error estándar se calculó primero el tamaño muestral efectivo ( $n_{ef}$ ) utilizando el paquete de R “coda” (Plummer et al., 2006). Esta cantidad indica el número de muestras independientes que contiene tanta información como la muestra original (Plummer et al., 2006). Posteriormente, el  $n_{ef}$  se utilizó en reemplazo del tamaño muestral ( $n$ ) para establecer la magnitud del error. Como  $n \geq n_{ef}$ , el error resultante de considerar la autocorrelación es mayor o igual al esperado para muestras independientes.

### 3.2.2 Datos ambientales

Para caracterizar el ambiente, se seleccionaron una serie de variables con base a su influencia conocida de estudios previos (tabla 3.1). Los datos de TSM y CLFa fueron obtenidos de imágenes satelitales de nivel 2 provenientes del sensor MODIS (*Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer*), las cuales cuentan con una resolución aproximada de 1 km. Para cada variable se calculó el promedio semanal correspondiente a las fechas de prospección utilizando el programa Qgis 2.14 (QGIS Development Team, 2016). Los pixeles junto a la costa, los ocultos por las nubes y cualquier otro que presentara valores atípicos fueron removidos.

El módulo de los gradientes de TSM y CLFa se calculó utilizando una ventana móvil de 3 x 3 píxeles con el paquete de R “raster” (Hijmans, 2019) aplicando la siguiente fórmula:

$$|\nabla x| = \sqrt{\left(\frac{x_{i+1,j} - x_{i-1,j}}{2d_i}\right)^2 + \left(\frac{x_{i,j+1} - x_{i,j-1}}{2d_j}\right)^2}$$

Donde  $x$  es la TSM o la CLFa,  $|\nabla x|$  es la magnitud del gradiente de TSM o CLFa,  $i$  y  $j$  representan la posición y  $d$  es la distancia entre los centros de dos píxeles adyacentes. Las variables físicas utilizadas fueron la distancia a la costa y la profundidad media de cada ESDU. Para representar la primera variable se utilizó una capa raster de 1 km de resolución disponible en la base de datos MARSPEC (Sbrocco & Barber, 2013), mientras que la segunda se obtuvo a partir de las mediciones de la ecosonda (Sbrocco y Barber, 2013). A cada ESDU se le asignó un valor de cada variable. Para ello, se hizo corresponder la posición central de cada ESDU con el correspondiente valor de la métrica ambiental obtenida de las capas raster georreferenciadas. Esta información se utilizó en los modelos descritos en la sección siguiente.

**Tabla 3.1.** Variables predictoras utilizadas para el modelado posterior y sus hipótesis asociadas

Hipótesis	Variable (unidad)	Fuente
La abundancia de peces es mayor en aguas más frías, ya que indican posibles eventos de afloramiento u otros procesos de enriquecimiento.	Temperatura superficial del mar (°C)	<a href="https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/">https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/</a> <a href="https://www.argentina.gob.ar/ciencia/conae">https://www.argentina.gob.ar/ciencia/conae</a>
Como la concentración de clorofila-a está relacionada con la productividad primaria, los valores altos indican condiciones favorables para los peces.	Concentración de clorofila-a superficial (mg/m <sup>3</sup> )	<a href="https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/">https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/</a> <a href="https://www.argentina.gob.ar/ciencia/conae">https://www.argentina.gob.ar/ciencia/conae</a>
Los peces prefieren gradientes marcados, ya que estos suelen indicar la presencia de zonas frontales	Gradiente de temperatura superficial (°C/km)	Este estudio
	Gradiente de concentración de clorofila-a (mg/(m <sup>3</sup> km))	Este estudio
La profundidad del fondo y la distancia a la costa son indicadores indirectos de otros factores que afectan la distribución de los peces, como corrientes. También se relacionan con la estratificación diferencial durante el verano, es decir con aguas costeras mezcladas y profundas estratificadas	Profundidad del fondo (m)	Este estudio
	Distancia a la costa (km)	<a href="http://www.marspec.org/">http://www.marspec.org/</a>
La proliferación de <i>M. gregaria</i> se acompañó de un aumento en la cantidad de larvas disponibles para los peces zooplanctófagos, que se benefician así del solapamiento espacial. Alternativamente, <i>M. gregaria</i> actúa como competidor por el alimento	NASC de <i>M. gregaria</i> (m <sup>2</sup> /mn <sup>2</sup> )	Este estudio

### 3.2.2 Modelado de la distribución

Para estudiar la relación entre la distribución de los PPP y las variables ambientales se utilizaron modelos aditivos generalizados (GAM, por sus siglas en inglés) (Hastie y Tibshirani, 1986). Los GAM son una extensión flexible de los modelos lineales generalizados (GLM; McCullagh y Nelder, 1989) que permiten la existencia de relaciones no lineales entre la variable respuesta y las predictoras mediante el uso de funciones de suavizado (*smoothers*).

En un GAM, la variable dependiente se relaciona con las independientes mediante la siguiente expresión:

$$g(E(Y)) = \beta_0 + \sum_{i=1}^k S_i(x_i)$$

Donde  $Y$  es la variable respuesta, que sigue una distribución de la familia exponencial,  $g()$  es la función de enlace entre el valor esperado de  $Y$  y las variables predictoras (lado derecho),  $\beta_0$  es una constante y los  $S_i$  representan las funciones de suavizado de cada variable  $x_i$ . El grado de suavizado se refleja en los grados de libertad del *smoother*, de tal manera que mientras más grandes sean los grados de libertad menos suave (es decir, más ondulada) es la curva resultante.

En este trabajo, se elaboraron modelos explicativos (Shmueli, 2010) usando GAM en dos etapas mediante el paquete de R “mgcv” (Wood, 2006). Esta aproximación en dos etapas tiene la ventaja de que permite lidiar con muchos datos de ausencia de una manera relativamente simple (Borchers et al., 1997; Sacau et al., 2005). En la primera etapa, se examinó la relación entre la presencia-ausencia de PPP en cada ESDU y las predictoras. En la segunda, se modeló el logaritmo del NASC medio dado presencia de peces como función del conjunto de variables predictoras. Para la primera etapa, se asumió una distribución de Bernoulli para la variable  $Y$ , y se utilizó la función de enlace logit. Para la segunda etapa, la respuesta se modeló asumiendo una distribución gaussiana y se utilizó la función de enlace identidad. En ambos casos, los parámetros de suavizado de sus respectivas funciones fueron estimados mediante validación general cruzada (GCV, *generalized cross validation*). El valor de GCV de un modelo proporciona un puntaje basado en el ajuste del modelo y en el grado de suavizado. En general, un modelo con un puntaje bajo es preferido por sobre otro con un puntaje mayor. Con el fin de reducir la aparición de sobreajustes, se incrementó la penalidad de los grados de libertad al establecer el argumento “gamma” de la función “gam” en 1.4 (Kim y Gu, 2004).

Se realizó un modelo para cada golfo con los datos de las cuatro estaciones por un lado, y por otro se elaboró un modelo para cada golfo y cada estación. El primer caso mencionado consideró a la estación como un factor independiente y permitió indagar si las relaciones entre las variables cambian entre estaciones al evaluar la significancia del término de interacción. Las variables predictoras consideradas inicialmente fueron TSM, CLFa,

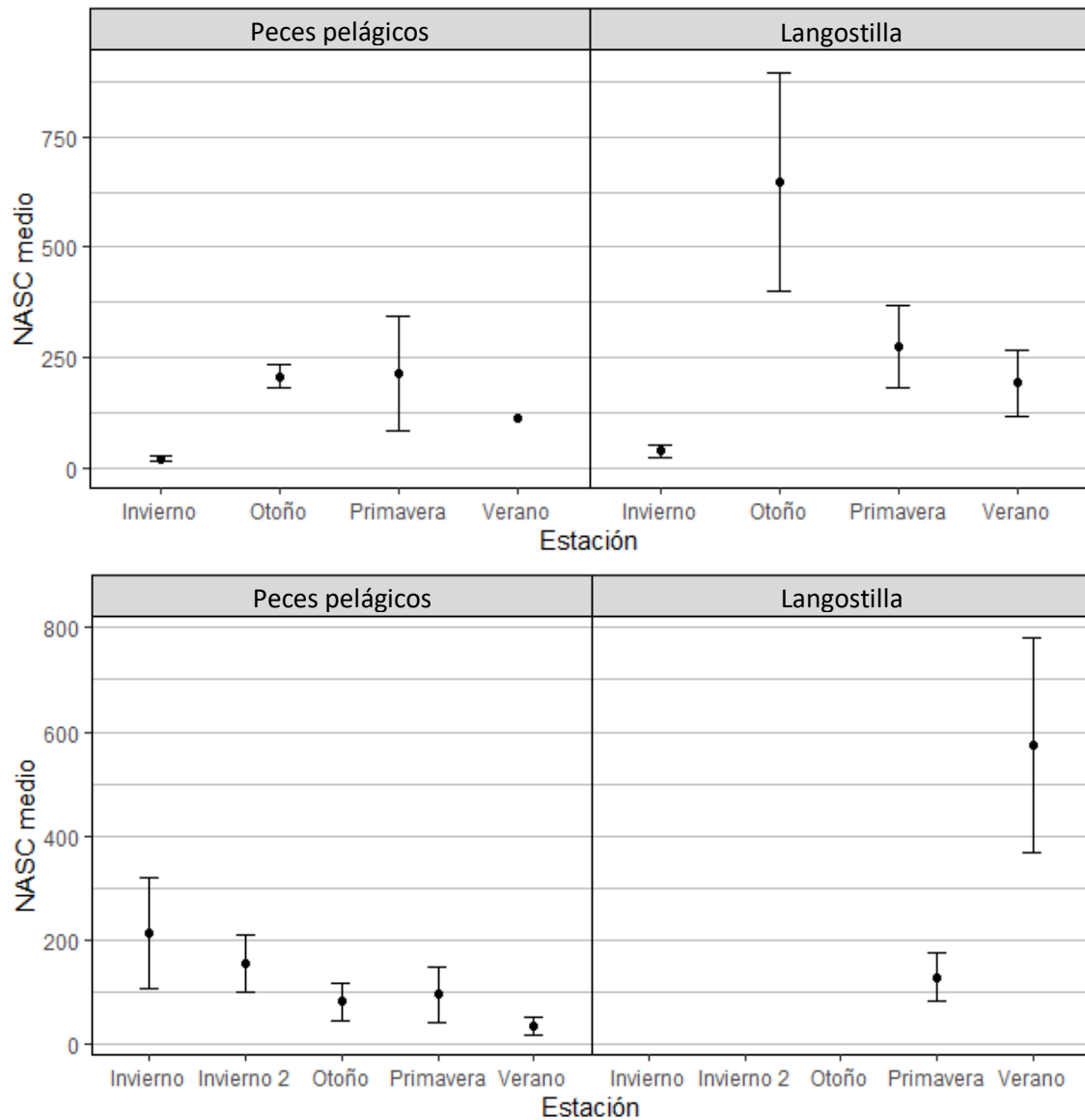
gradiente de TSM, gradiente de CLFa, profundidad del fondo, distancia a la costa y  $\log(\text{NASC } M. \text{gregaria} + 1)$ . El proceso de selección de modelos se llevó a cabo según Wood (2001). Siguiendo este criterio, una variable fue removida del modelo si el puntaje de GCV disminuyó al quitar el correspondiente término o cuando las bandas de confianza incluyeron al 0 en todo el dominio de la variable. Si una covariable presentó un grado de libertad y las bandas de confianza no incluyeron al 0, el término se consideró como un predictor lineal. Debido a que los valores de probabilidad asociados a las variables en GAM son solo aproximados, no fueron un determinante primario durante el proceso de selección.

Para cada modelo, se exploró la existencia de “concurvidad” (es decir, dependencias no lineales entre las variables predictoras) utilizando la función “concurvity” del paquete de R `mgcv` y mediante inspección visual de diagramas de dispersión entre predictores. Se evitó incorporar variables altamente correlacionadas en un mismo modelo para evitar efectos indeseados (Graham, 2003). También se chequeó la existencia de autocorrelación en los residuos de los modelos usando el estadístico de Moran I y mediante variogramas. Cuando se detectó autocorrelación, se probaron las distintas estructuras de correlación disponibles en el paquete de R “nlme” (Pinheiro et al., 2018) y se retuvo una que lograra resolver el problema.

### 3.3 Resultados

#### 3.3.1 Abundancia y distribución

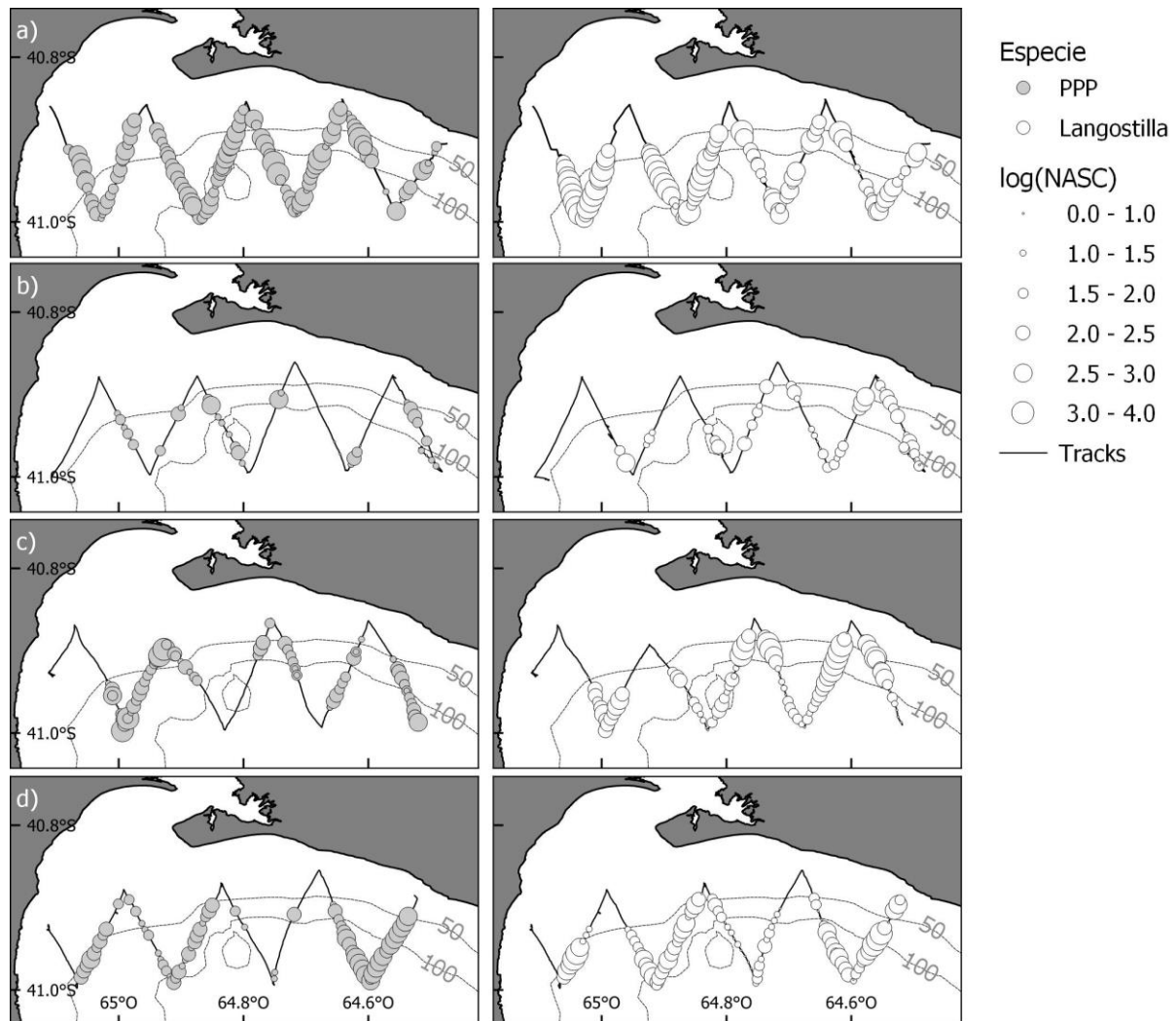
Los relevamientos mostraron que tanto los PPP como *M. gregaria* estuvieron presentes en los dos golfos en cantidades variables a lo largo del año (Fig. 3.1). En el GSM, las mayores abundancias de PPP se encontraron en otoño y primavera, mientras que la langostilla proliferó más en otoño (Fig. 3.1a). En el GN, en contraste, la abundancia de PPP fue mayor en invierno y la de langostilla en verano (Fig. 3.1b).



**Figura 3.1.** NASC medio por ESDU para a) el golfo San Matías y b) el Nuevo. En el Nuevo sólo se observó presencia de *M. gregaria* en primavera y verano. El error (barras verticales) fue estimado considerando la posible existencia de autocorrelación de los datos. Debido al bajo tamaño muestral efectivo correspondiente a los peces en el verano del GSM, no resulta apropiada la elaboración de barras de error.

En el GSM, tanto los PPP como la langostilla estuvieron presentes en todas las estaciones del año (Fig. 3.2). La mayor proporción de presencias de estas especies corresponden al otoño del 2017 (Fig. 3.2a). En este periodo, la distribución de ambos organismos fue relativamente uniforme, aunque la langostilla tendió a evitar las zonas más costeras. El invierno, en contraste, mostró la menor cantidad de registros, tanto de PPP como del crustáceo (Fig. 3.2b). La langostilla en general estuvo más concentrada en el lado este de la zona prospectada. Durante la primavera, las mayores abundancias de PPP ocurrieron frente

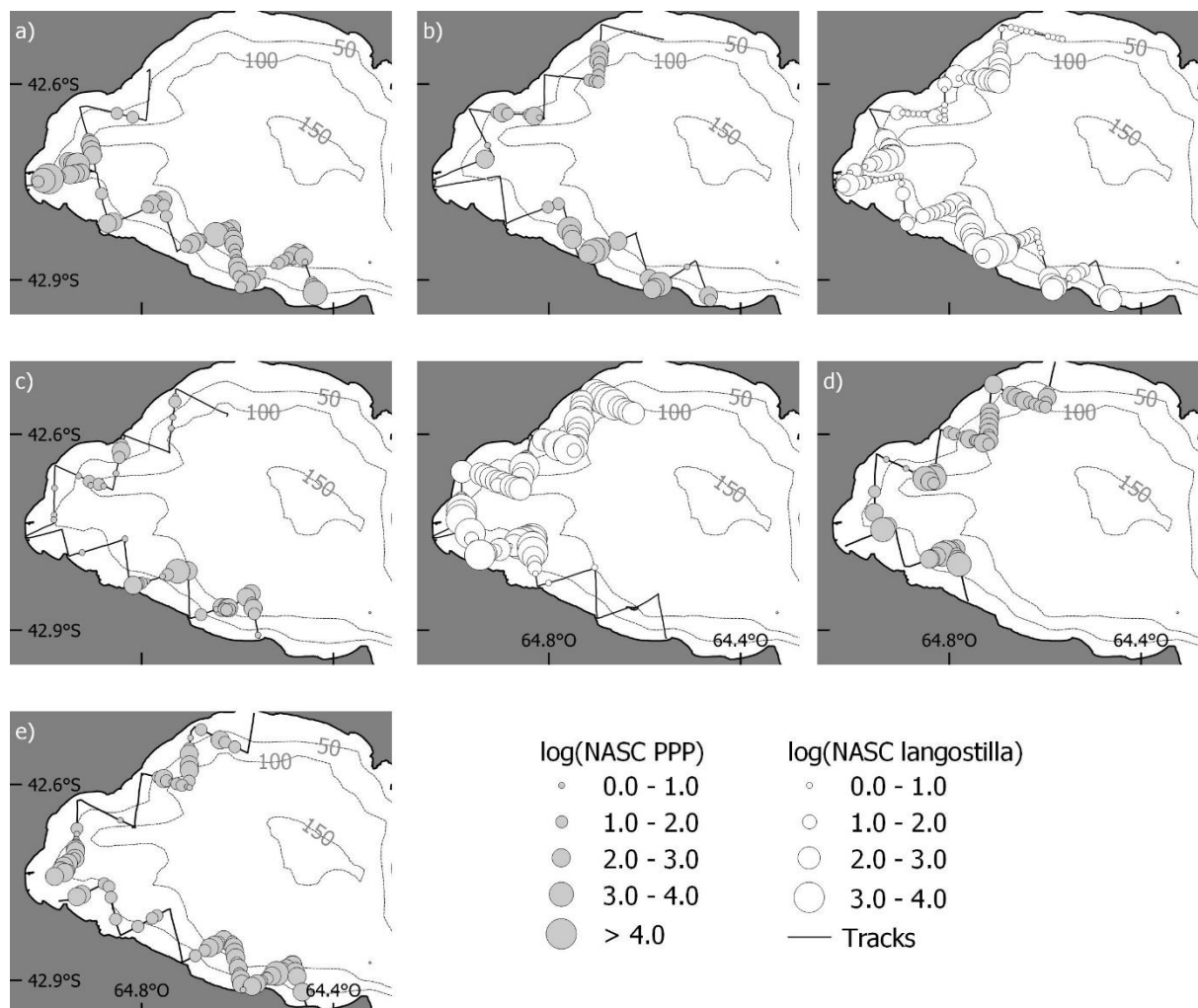
a la Bahía de San Antonio y en el sector este. En tanto, las agregaciones de *M. gregaria* se ubicaron preferencialmente en el centro y el este del área de estudio (Fig. 3.2c). Durante el verano, la distribución de langostilla y de los PPP estuvo muy solapada. Como antes, las mayores abundancias se observan frente a la Bahía de San Antonio y en la zona oriental (Fig. 3.2d).



**Figura 3.2.** Distribución de los peces pelágicos y de *Munida gregaria* en el golfo San Matías en a) otoño temprano de 2017, b) invierno de 2017, c) primavera tardía de 2017, d) verano de 2018. Las isobatas indican la profundidad en metros. PPP: pequeños peces pelágicos.

En el GN, los PPP se hicieron presentes todo el año, a diferencia de la langostilla que solo fue detectada en primavera y verano (Fig. 3.3). En el invierno del 2016, los PPP estuvieron presente a lo largo de todo el recorrido, con una mayor abundancia en las cercanías de la Bahía Nueva y en el cuadrante sudeste del golfo (Fig. 3.3a). Durante la primavera, la abundancia en la zona de la Bahía Nueva disminuyó, pero se mantuvo a lo largo de la costa sur, especialmente a profundidades medias y bajas. Por su parte, *M. gregaria* fue abundante

a lo largo de toda el área relevada (Fig. 3.3b). De manera similar, durante el verano, la mayoría de los registros de PPP corresponden a la costa sur, siendo esporádicos en la costa norte. En esta estación, la langostilla proliferó en la mayor parte del área prospectada, pero desapareció súbitamente a mitad del recorrido en el sur del golfo (Fig. 3.3c). En el invierno del 2017, los PPP se detectaron en todas las transectas, principalmente en puntos alejados de la costa (Fig. 3.3d). A causa de las malas condiciones del tiempo, la parte oriental de la costa sur no pudo ser prospectada en esta época. Para el otoño del 2018, se distinguen principalmente tres áreas de uso: la costa sur, cerca de la desembocadura del golfo, la Bahía Nueva y la última en el sector norte (Fig. 3.3e).



**Figura 3.3.** Distribución de los peces pelágicos y de *Munida gregaria* en el golfo Nuevo en a) invierno temprano de 2016, b) primavera de 2016, c) verano de 2017, d) invierno de 2017 y e) otoño de 2018. Las isobatas indican la profundidad en metros. PPP: pequeños peces pelágicos.

### 3.3.2 Modelos de distribución

Los modelos finales mostraron que la estación del año es una variable importante a la hora de explicar la distribución de los PPP. Al considerar los modelos que incorporaron todas las estaciones para cada golfo, la presencia de los términos de interacción estación-covariable implica que los peces respondieron de forma distinta a los predictores según la estación (tablas 3.2 y 3.3). Estos modelos no necesariamente reflejaron de manera fiel los resultados que mostraron los modelos de cada estación por separado. Esta discrepancia puede deberse a que las correlaciones presentes entre las variables predictoras son diferentes para cada estación, por lo que los efectos de algunas de ellas pueden resultar enmascarados por otras en algunos casos. Por esta razón, el examen más detenido que proporcionan los modelos elaborados para cada estación por separado puede clarificar mejor la relación entre la distribución de los PPP y las variables ambientales (tablas 3.2 y 3.3).

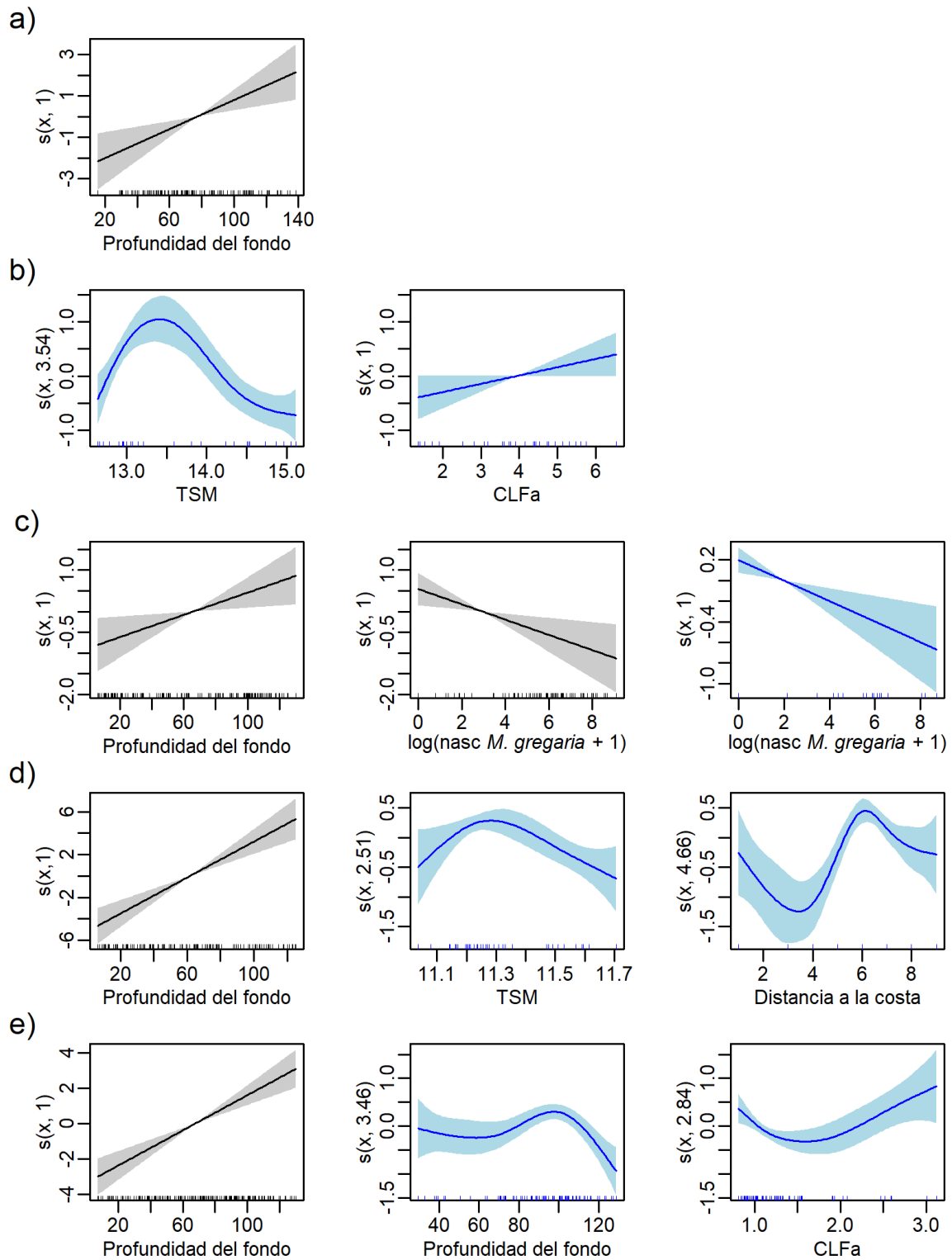
**Tabla 3.2.** Resumen de los modelos finales del golfo Nuevo. En la etapa 1 se modela la presencia-ausencia de PPP y en la 2 la abundancia de peces pelágicos medida como  $\log(\text{NASC})$ . La interacción estación-covariable, cuando estuvo presente, se indica entre paréntesis. Los grados de libertad de cada modelo se muestran en la Fig. 3.4. La estructura de correlación espacial se muestra entre corchetes. S: función de suavizado; corRatio: correlación espacial racional cuadrática; corExp; correlación exponencial; TSM: temperatura superficial del mar; CLFa: concentración superficial de clorofila-a.

Campaña	Etapas del modelo	Modelo final	N	R <sup>2</sup> ajustado
Invierno 2016	1	s(profundidad) [corRatio]	135	26,1
	2	~ 1	62	-
Primavera 2016	1	~ 1	168	-
	2	s(TSM) + s(CLFa)	35	56,1
Verano 2017	1	s(profundidad) + s(log(nasc_ <i>M. gregaria</i> + 1)) [corRatio]	146	9,3
	2	s(log(nasc_ <i>M. gregaria</i> + 1))	46	17,1
Invierno 2017	1	s(profundidad)	117	60,5
	2	s(dist_costa) + s(TSM)	52	49,9
Otoño 2018	1	s(profundidad) [corExp]	179	34,8
	2	s(CLFa) + s(profundidad)	76	35,7
Todas las estaciones	1	estación + s(log(nasc_ <i>M. gregaria</i> + 1), estación) + s(profundidad, estación)	698	31,4
	2	estación + s(TSM, estación) + s(profundidad, estación)	262	26,8

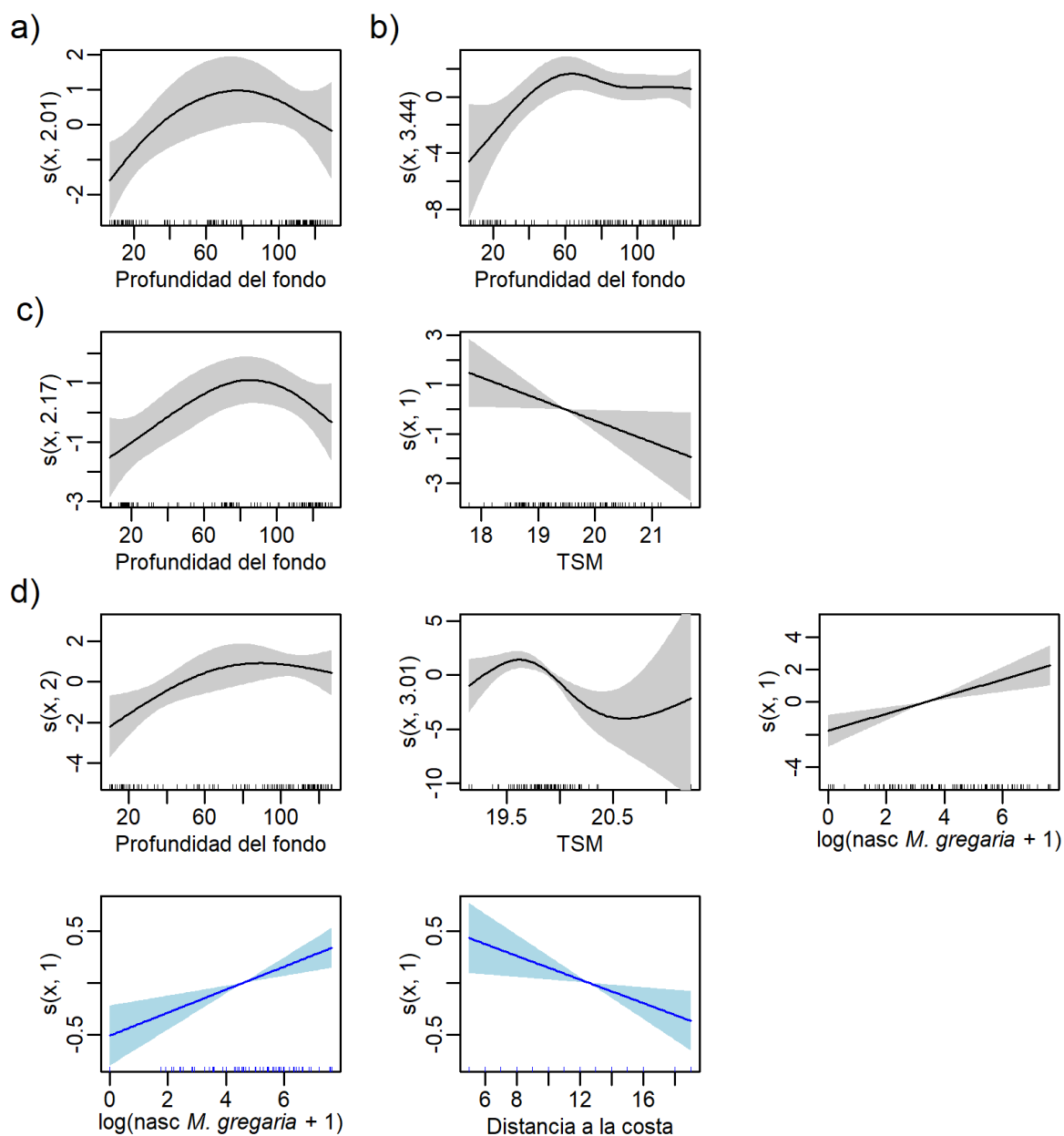
**Tabla 3.3.** Resumen de los modelos finales para el golfo San Matías. En la etapa 1 se modela la presencia-ausencia de PPP y en la 2 la abundancia de peces pelágicos medida como  $\log(\text{NASC})$ . La interacción estación-covariable, cuando estuvo presente, se indica entre paréntesis. Los grados de libertad de cada modelo se muestran en la Fig. 3.5. La estructura de correlación espacial se muestra entre corchetes. S: función de suavizado; corRatio: correlación espacial racional cuadrática; corExp; correlación exponencial; corSphere: correlación esférica; TSM: temperatura superficial del mar.

Campaña	Etapa del modelo	Modelo final	N	R <sup>2</sup> ajustado
Otoño 2017	1	s(profundidad) [corRatio]	149	16,9
	2	~1	118	-
Invierno 2017	1	s(profundidad)	124	11,8
	2	~1	34	-
Primavera 2017	1	s(profundidad) + s(TSM) [corExp]	130	25,4
	2	~1	55	-
Verano 2018	1	s(profundidad) + s(TSM) + s(log(nasc_ <i>M. gregaria</i> + 1)) [corSpher]	120	44,4
	2	s(log(nasc_ <i>M. gregaria</i> + 1)) + s(dist_costa) + [corExp]	65	14,4
Todas las estaciones	1	estación + s(profundidad, estación) + s(log(nasc_ <i>M. gregaria</i> + 1), estación) [corExp]	523	37,7
	2	estación + s(dist_costa, estación) + s(log(nasc_ <i>M. gregaria</i> + 1), estación)	272	16,5

La mayor parte de la variación de los modelos de presencia-ausencia estuvo explicada por la profundidad del fondo (tablas 3.2 y 3.3). En el GN, la probabilidad de presencia se incrementó linealmente con la profundidad en todas las estaciones excepto en primavera (Fig. 3.4). En el GSM, en contraste, la probabilidad de presencia tendió a incrementarse hasta un valor límite, luego de lo cual se mantuvo aproximadamente constante (Fig. 3.5). En los modelos de segunda etapa, la profundidad del fondo solo estuvo presente en el otoño del golfo Nuevo (Fig. 3.4e).



**Figura 3.4.** Gráficos de efectos parciales de las variables retenidas en los modelos finales del golfo Nuevo en a) invierno de 2016, b) primavera de 2016, c) verano de 2017, d) invierno de 2017 y e) otoño de 2018, para los modelos de presencia-ausencia (gris) y de abundancia dado presencia (azul). El eje de las ordenadas representa la función de suavizado  $s(x)$ . Los números entre paréntesis muestran el número estimado de grados de libertad. Las áreas sombreadas marcan la banda de confianza del 95 % y los “ticks” sobre el eje x los datos. TSM: temperatura superficial del mar; CLFa: concentración superficial de clorofila-a.



**Figura 3.5.** Gráficos de efectos parciales de las variables retenidas en los modelos finales del golfo San Matías en a) otoño de 2017, b) invierno de 2017, c) primavera de 2017 y d) verano de 2018, para los modelos de presencia-ausencia (gris) y de abundancia dado presencia (azul). El eje de las ordenadas representa la función de suavizado  $s(x)$ . Los números entre paréntesis muestran el número estimado de grados de libertad. Las áreas sombreadas marcan la banda de confianza del 95 % y los “ticks” sobre el eje x los datos. TSM: temperatura superficial del mar.

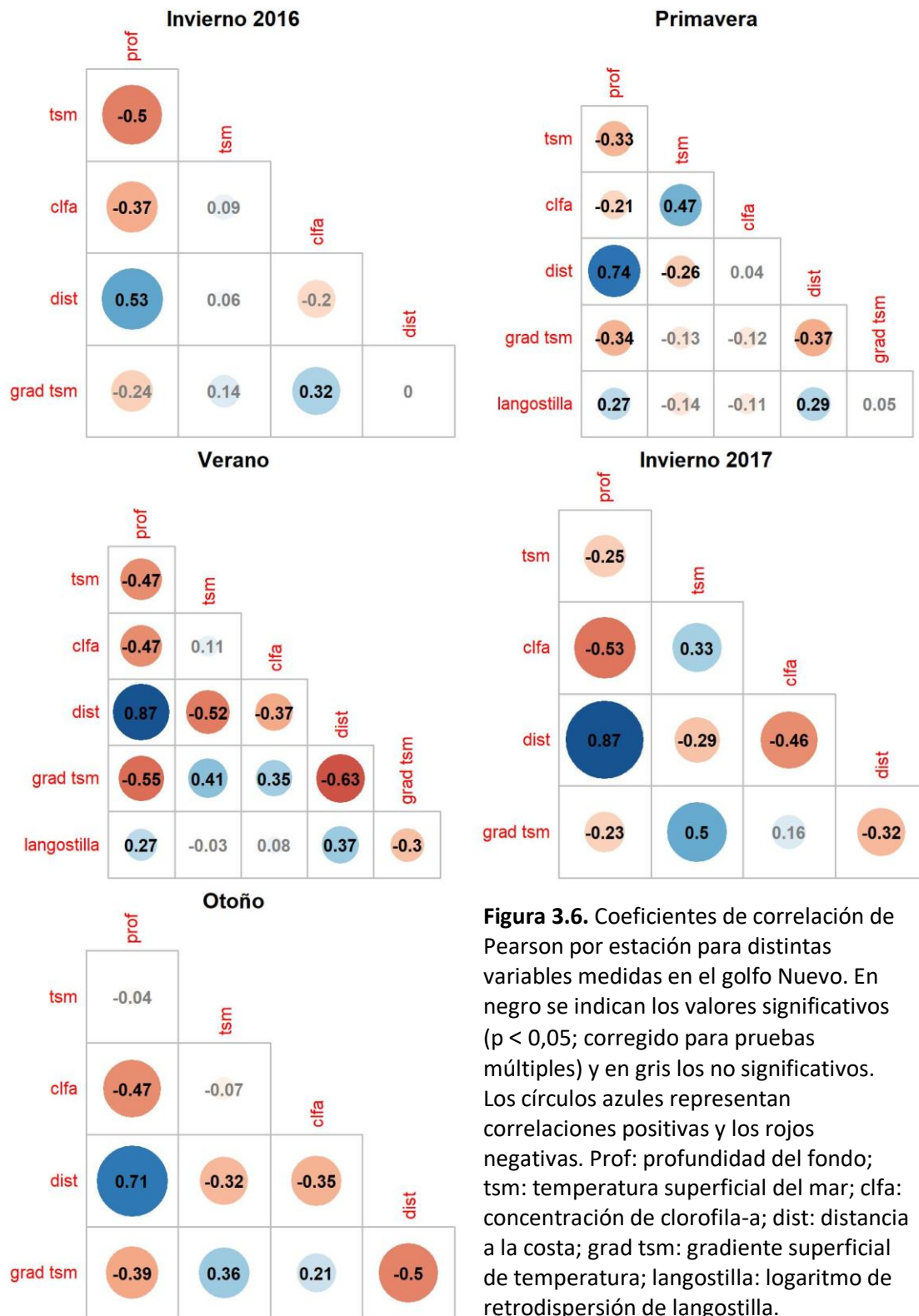
La distancia a la costa explicó la mayor parte de la variabilidad en el GN en invierno de 2017 (Fig. 3.4d), pero la falta de observaciones en las zonas más costeras implica que la posible influencia de esta variable debería ser tomada con precaución. Por otra parte, en el verano del GSM, la abundancia decreció con la distancia a la costa (Fig. 3.5d).

Los modelos finales también mostraron que la TSM fue un predictor importante en los modelos de probabilidad de primavera y verano en el GSM (tabla 3.3). En general, se observó

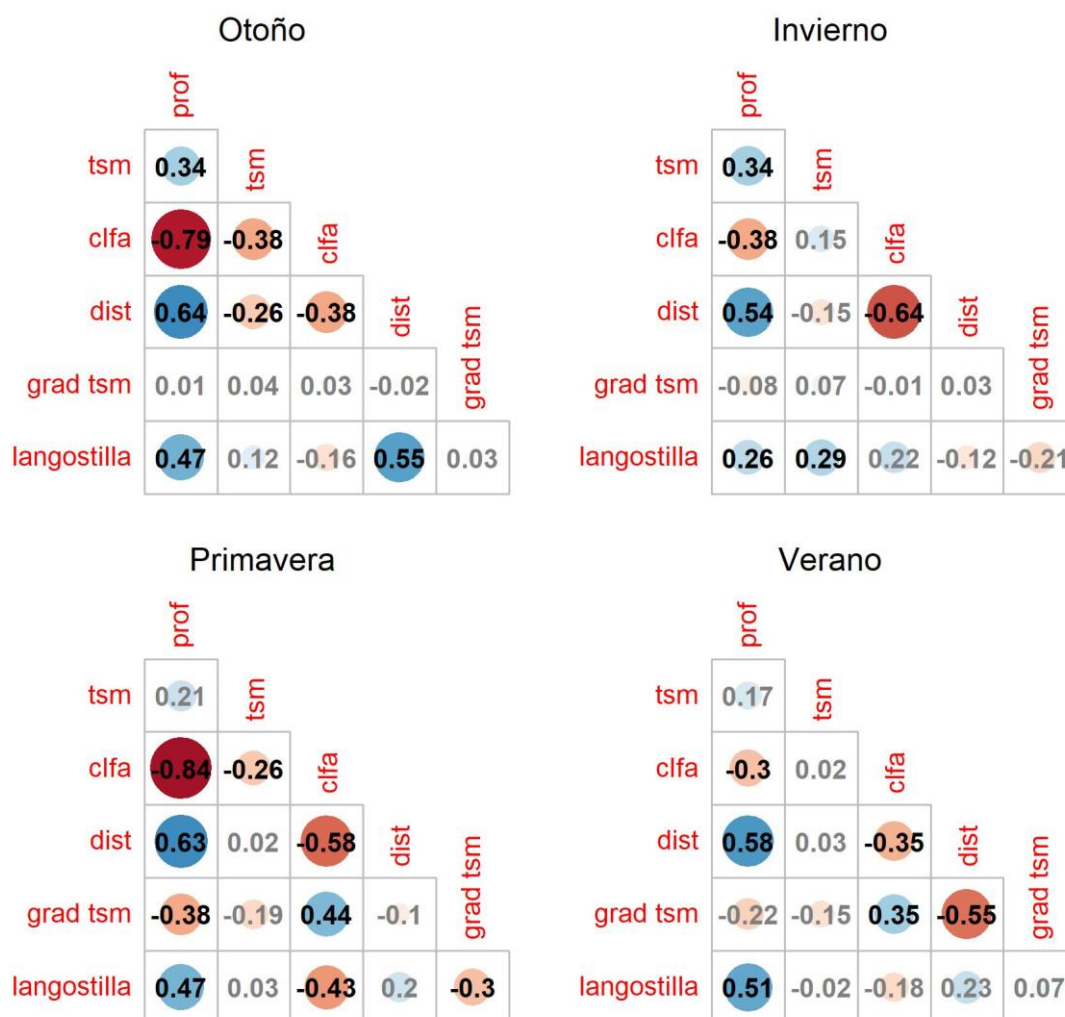
que las probabilidades más altas de encontrar peces estuvieron alrededor de los 18 °C para la primavera y en los 19,5 para el verano (Fig. 3.5c y d). En el GN, el modelo de  $\log(\text{NASC})/\text{abundancia}$  mostró un claro pico en los 13,5 °C durante la primavera (Fig. 3.4b). Un pico similar pero menos pronunciado se observó en el invierno de 2017 alrededor de los 11,3 °C (Fig. 3.4d).

La CLFa también fue retenida en los modelos finales del GN en primavera y otoño. Para el primer caso, la variable abarcó un rango de entre 0 y 7  $\text{mg}/\text{m}^3$  y se relacionó linealmente con el  $\log(\text{NASC})$  de los PPP (Fig. 3.4b). Durante el otoño, la CLFa estuvo en un rango más estrecho, cubriendo hasta los 4  $\text{mg}/\text{m}^3$ , pero aún se observó una tendencia similar a la de primavera (Fig. 3.4d).

Debe mencionarse que ocasionalmente las variables retenidas en los modelos finales estuvieron correlacionadas con otras variables no seleccionadas, lo que significa que podrían actuar como variables de confusión (Graham, 2003). La profundidad, por ejemplo, frecuentemente estuvo correlacionada con otras variables en ambos golfos (Figs. 3.6 y 3.7).



**Figura 3.6.** Coeficientes de correlación de Pearson por estación para distintas variables medidas en el golfo Nuevo. En negro se indican los valores significativos ( $p < 0,05$ ; corregido para pruebas múltiples) y en gris los no significativos. Los círculos azules representan correlaciones positivas y los rojos negativas. Prof: profundidad del fondo; tsm: temperatura superficial del mar; cifa: concentración de clorofila-a; dist: distancia a la costa; grad tsm: gradiente superficial de temperatura; langostilla: logaritmo de retrodispersión de langostilla.



**Figura 3.7.** Coeficientes de correlación de Pearson por estación para distintas variables medidas en el golfo San Matías. En negro se indican los valores significativos ( $p < 0,05$ ; corregido para pruebas múltiples) y en gris los no significativos. Los círculos azules representan correlaciones positivas y los rojos negativas. Prof: profundidad del fondo; tsm: temperatura superficial del mar; clfa: concentración de clorofila-a; dist: distancia a la costa; grad tsm: gradiente superficial de temperatura; langostilla: logaritmo de retrodispersión de langostilla.

Finalmente, se evaluó la influencia de *M. gregaria* en la distribución de los peces. En el GN, el crustáceo solo se detectó en la primavera de 2016 y en el verano de 2017. Durante el verano, su abundancia se relacionó negativamente tanto con la presencia como con la abundancia de PPP (Fig. 3.4c). En esta época, la langostilla ocupó la mayor parte del área relevada con excepción de las cuatro transectas ubicadas más al sudeste (Fig. 3.2c). En el GSM también se encontró una relación entre la distribución de ambas especies, pero en este caso fue positiva, es decir que una mayor densidad de langostilla tiende a relacionarse también con mayor densidad de PPP (Fig. 3.5d). No se encontraron relaciones para otras estaciones.

### 3.4 Discusión

En este capítulo se presentaron medidas acústicas de abundancia para los PPP y el crustáceo *M. gregaria* y se describieron sus respectivas distribuciones en el GN y en el GSM en las cuatro estaciones del año. Adicionalmente, la distribución de los PPP fue estudiada en relación a la influencia de variables físicas y bióticas. Los resultados mostraron que la profundidad del fondo y la TSM fueron las variables más importantes en el modelado de la distribución. Los modelos también indicaron que la importancia relativa de las variables cambia con la época del año y el sitio de estudio. Así, mientras la profundidad del fondo fue importante casi todo el año, el efecto de la TSM en general fue más notorio durante primavera y verano. Por su parte, la CLFa fue relevante en los modelos de primavera y otoño en el GN, mientras que la abundancia acústica de la langostilla lo fue en verano en ambos golfos. Además, la profundidad del fondo ocasionalmente estuvo correlacionada con la TSM o la CLFa, por lo que el efecto de estas variables pudo quedar enmascarado.

Normalmente, las prospecciones hidroacústicas se llevan a cabo utilizando grandes barcos de investigación que tienen un acceso limitado a aguas poco profundas (a menudo relevan a más de 30 m; e.g., Massé et al., 1996; Abad et al., 1998; Maravelias, 1998; Bellido et al., 2008). El uso de botes de poco calado en este estudio permitió aportar datos sobre profundidades raramente examinadas (incluso menores a 10 m). En términos generales, la probabilidad de encontrar PPP fue menor en aguas poco profundas, lo que indicaría que los cardúmenes están más dispersos en áreas someras (ver sección 3.3.2). Sin embargo, los modelos de NASC/presencia no mostraron diferencias significativas en la abundancia a distintos niveles de profundidad. Esta aparente contradicción se explica porque los cardúmenes más costeros en general son también más densos. Por otra parte, la influencia de la profundidad en la distribución de los peces es, en parte, probablemente indirecta y podría ser consecuencia de su asociación con otras variables. Aquí, por ejemplo, se observó que en ocasiones estuvo correlacionada con la CLFa y la TSM, pero incluso podría estar reflejando la influencia de variables no medidas, como la presencia de corrientes (Barros y Krepper, 1977; Tonini, 2010; Pisoni, 2012). Con respecto a este último punto, la interacción entre la fisiografía del fondo (por ejemplo, bancos de arena) con fuertes corrientes de marea en aguas poco profundas, puede fomentar la formación de fenómenos de pequeña escala que remueven el sedimento del fondo promoviendo la disponibilidad de alimento en la columna de agua (Lalli y Parsons, 1997; Embling et al., 2013). Particularmente, debido a la

gran amplitud de mareas y a sus características topográficas, la Bahía de San Antonio Oeste actuaría como proveedor neto de nutrientes, materia orgánica y organismos a las áreas adyacentes, promoviendo la producción secundaria en el sector noroeste del golfo (Saad et al., 2019).

En este trabajo, los PPP también exhibieron una preferencia por aguas con temperatura baja en algunas estaciones. Incluso en el invierno de 2017 en el GN, cuando el rango de TSM fue aproximadamente de 1 °C, se observó una tendencia a ocupar zonas de aguas frías. Sin bien dicha tendencia fue leve, no debería sorprender que los peces hayan sido capaces de percibir estas pequeñas diferencias de temperatura, ya que su umbral de detectabilidad está en el orden de 0,1 °C (Murray, 1971; Steffel et al., 1976). Esta capacidad les permite movilizarse hacia zonas que encuentren más confortables en términos fisiológicos, o, más a menudo, detectar las condiciones oceanográficas apropiadas para el desarrollo de sus presas. Estas zonas están usualmente asociadas con bajos valores de TSM o altos de CLFa inducidos por la presencia procesos de enriquecimiento, como surgencias o zonas de mezcla. En particular, el incremento en las horas de luz durante la primavera y la ruptura de la termoclina en el otoño han mostrado jugar un papel importante en las floraciones de fitoplancton en los sitios de estudio (Williams, 2011). Además, la TSM cobraría más relevancia en estaciones cálidas debido a que es justamente cuando se presentaría una mayor heterogeneidad espacial (Gagliardini y Rivas, 2004). La presencia de surgencias impulsadas por el viento en el GSM también podría afectar la distribución horizontal de los peces. Durante la época cálida, estos eventos se manifiestan como largas tiras costeras de agua fría rica en CLFa, cuyos efectos pueden extenderse decenas de kilómetros (Pisoni et al., 2014b). Estudios recientes basados en imágenes satelitales y boyas de deriva en este golfo, muestran un fuerte jet que se separa de la costa y cambia su trayectoria de la dirección N-S a la dirección SO-NE, probablemente por influencia persistente del viento norte (Saraceno et al., 2020). Aunque en menor medida, en el GN también se han registrado eventos de surgencia (Dellatorre et al., 2012) y se han asociado a floraciones fitoplanctónicas (Esteves et al., 1992). Así, este fenómeno podría, en parte, dar cuenta de la distribución de los PPP durante el verano, pero se requerirán de más estudios para caracterizar su magnitud y frecuencia en el GN.

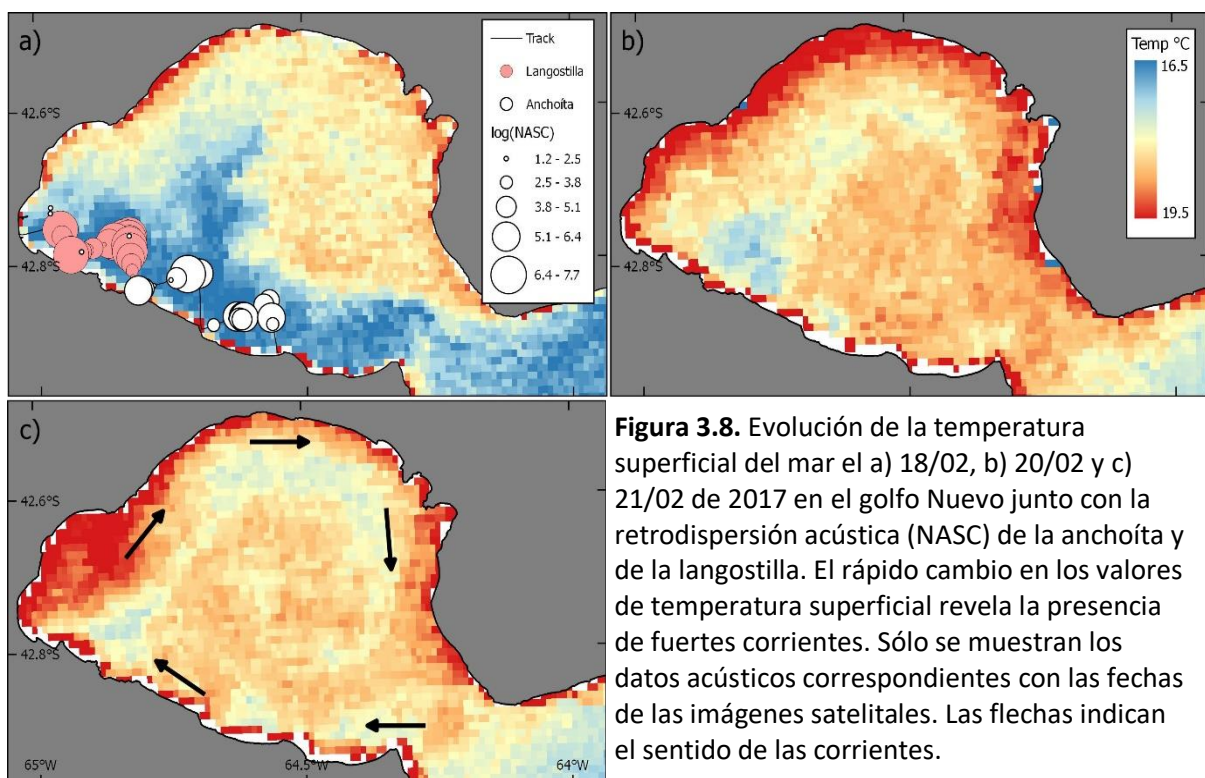
La importancia de las variables físicas en la distribución de los PPP ha sido puesta de manifiesto en diferentes trabajos. Por ejemplo, Brown et al. (2006) usó GAM en dos etapas

para mapear el hábitat de la sardina *Sardina pilchardus* y la anchoíta *Engraulis encrasicolus* en la costa mediterránea de España. En ese trabajo se halló que los peces prefieren zonas poco profundas, con alta CLFa y en menor medida con una baja TSM. Los autores lo atribuyen a una mayor concentración de nutrientes en las zonas costeras. En el mar de Chukotka, el bacalao azafrán *Eleginus gracilis* y el arenque del pacífico *Clupea pallasii* también son más abundantes en aguas poco profundas, pero contrariamente tienden a seleccionar aguas más cálidas (De Robertis et al., 2017). En Perú, la anchoveta *E. ringens* ocupa preferentemente zonas de surgencia cercanas a la costa (Swartzman et al., 2008), fenómeno que, como se mencionó, también sería relevante en el GSM. Por su parte, en el sur de Brasil, la probabilidad de presencia de anchoíta se incrementa en las aguas más frías y menos saladas provenientes de la Plataforma Argentina (Costa et al., 2016). En el Mar Argentino, Hansen (2001) utilizó una grilla de 24 x 49 km para estudiar la distribución de la anchoíta en relación a la TSM. Aunque no encontró un valor de TSM más favorable para la especie, sí halló una mayor abundancia en áreas con un gradiente térmico marcado. Las diferencias con el presente estudio podrían ser un reflejo de que en las distintas escalas espaciales investigadas se manifiestan diferentes procesos oceanográficos. En particular, Hansen asocia los gradientes térmicos a la presencia de grandes zonas frontales, las cuales difícilmente pueden ser capturadas en un estudio con mayor resolución como el presente. Adicionalmente, la importancia relativa de estas variables depende no solo de la escala sino también de la estación, como se describe aquí y en otros trabajos. Tugores et al. (2011) por ejemplo, hallaron que en el Mar Mediterráneo la profundidad del fondo explica la mayor parte de la variación observada en la distribución de otoño e invierno de la sardina, mientras que la TSM es más importante en verano.

Junto a las variables ambientales, se analizó la abundancia de *M. gregaria* como otro posible factor que podría afectar la distribución de los PPP. La langostilla es una especie generalista (Varisco y Vinuesa, 2007) cuya dieta está principalmente compuesta de pequeños crustáceos, algas y materia orgánica particulada (Diez et al., 2012). Debido a que la anchoíta se alimenta principalmente de zooplancton, el solapamiento trófico parcial podría conducir a una situación de competencia por el alimento. Las observaciones presentadas en este capítulo, indican que la distribución de langostilla se relacionó positivamente con la de los PPP en el verano del GSM (Fig. 3.5d) y negativamente en la misma estación en el GN (Fig. 3.4c). La interacción positiva podría estar reflejando un proceso de búsqueda activa y predación por parte de la anchoíta sobre los juveniles de *M. gregaria* o, en cambio, puede ser

resultado de las similitudes en la selección del hábitat por parte de ambas especies. La presencia de segregación espacial sólo en el verano del GN sugiere que la competencia por el alimento, si existe, no parece ser lo suficientemente intensa como para causar la separación.

Aunque un mecanismo para evitar la competencia también podría explicar los resultados del verano en el GN, una inspección detenida de la información satelital hace surgir otra posibilidad. Durante esa prospección, la langostilla estuvo presente en casi todo el trayecto con excepción de la región sudeste, donde sí fueron abundantes los PPP. En las fechas correspondiente a las prospecciones de verano, tuvo lugar una intrusión de agua fría y rica en clorofila proveniente de la plataforma continental (Fig. 3.8). Si se asume que la velocidad de nado de *M. gregaria* en Patagonia es similar a la registrada para la especie en Nueva Zelanda, es decir unos 16 cm/s (Zeldis y Jillett, 1982), es posible que las corrientes presentes en el GN, que pueden exceder los 40 cm/s durante estos eventos (Lanfredi, 1974), hayan arrastrado las agregaciones de langostilla hacia el oeste. En contraste, la mayor velocidad de nado alcanzada por los PPP, de hasta 250 cm/s (Wardle, 1975), posibilitaría que hayan podido permanecer en la región mientras se benefician de la riqueza de las aguas entrantes. Ya que estos eventos de intrusión son relativamente comunes, esta hipótesis podría ser contrastada en futuros estudios.



Una interacción similar fue analizada por Gutiérrez et al. (2008) entre el langostino colorado *P. monodon* y la anchoveta en Perú. Los autores encontraron que ambas especies comparten nichos similares y se superponen espacialmente, por lo que podrían competir por el alimento o aún preda sobre los huevos o larvas de la otra especie. Sin embargo, ese estudio también recalca que los efectos de las interacciones negativas podrían ser compensados por un incremento en la productividad de las aguas durante el periodo de estudio. En contraste, Díez et al. (2018) encontraron evidencia de una relación negativa entre la abundancia de *M. gregaria* y la sardina fueguina, especialmente en verano, en el canal Beagle. Esta segregación es atribuida a la competencia interespecífica y los autores sugieren que los cambios estacionales en la estabilidad de la columna de agua podrían estar regulando las diferencias entre las estaciones fría y cálida.

Por último, la variabilidad observada en el  $R^2$  ajustado de los modelos indica que la importancia de las variables bajo estudio depende del sitio y de la estación considerada, y que, aun así, sólo explican parcialmente la distribución de los PPP. De manera adicional, la relación entre los PPP y la CLFa o la TSM podría ser principalmente indirecta y la disponibilidad de alimento probablemente sea más importante. Además, dado que la actividad de alimentación de la anchoíta sería mayor al amanecer y durante el atardecer (Angelescu, 1982), los modelos podrían desempeñarse mejor en estos momentos del día. Como último punto, podría tomar tiempo desde que la abundancia de zooplancton se incrementa en un lugar hasta que es localizada, por lo que un “lag” temporal quizá podría mejorar el poder explicativo de los modelos (Bellido et al., 2008).

# Capítulo 4

## Interacción entre peces pelágicos y langostilla



## 4.1 introducción

El entendimiento de las interacciones entre especies en las comunidades marinas es esencial para el manejo y la conservación de los recursos naturales (Auster et al., 2013). La naturaleza de estas relaciones puede variar dependiendo del contexto evolutivo y de las condiciones ambientales (Land y Benbow, 2013). Un cambio en el ecosistema, ya sea ambiental o en su composición específica, puede afectar las relaciones entre las especies. Por ejemplo, se ha observado como un aumento de temperaturas modifica la interacción entre dos especies de lábridos del Mar Mediterráneo, *Coris julis* (más afín a aguas frías) y *Thalassoma pavo* (más afín a aguas cálidas), que eventualmente conduce a una segregación espacial en donde la especie afín a aguas frías termina ocupando hábitats menos favorables (Milazzo et al., 2013).

En la Plataforma Continental Argentina, quizá el cambio ecosistémico más significativo de los últimos tiempos estuvo dado por la rápida expansión de *Munida gregaria* en la columna de agua. Los primeros datos sobre la presencia de la especie en la Patagonia se remontan a principios del siglo XVII, con la observación de aglomeraciones de “langostas rojas que cubrían el mar” (c.p. Diez et al., 2016b). También existen registros de la especie en la zona que datan de principios de la década de 1930 (Matthews, 1932; Rayner, 1935). No obstante, la presencia de la variedad pelágica fue más bien esporádica hasta la década del 2000. En el canal Beagle, por ejemplo, hasta el 2002 la variedad gregaria prácticamente no se detectaba en la columna de agua (Tapella, 2002), pero luego de esa fecha pasó a ser la variedad dominante (Diez et al., 2012). Algo similar ocurrió en el golfo San Jorge, donde no había registros del morfotipo gregaria al menos hasta 2005 (Vinuesa, 2005). Sin embargo, muestreos realizados entre el 2009 y el 2011 mostraron que la abundancia del subtipo gregaria en ese golfo aumentó hasta ser equiparable a la de subrugosa (Ravalli et al., 2013). El dominio de la langostilla en la columna de agua también se ha hecho extensivo a otros puntos del Mar Argentino (Diez et al., 2016a).

Este contexto de cambio ecosistémico plantea la posibilidad de estudiar relaciones emergentes entre *M. gregaria* y otras especies, en particular con la anchoíta, especie clave de la Plataforma Continental Argentina (ver capítulo 1). En la región nerítica argentina existen pocos estudios orientados a describir los cardúmenes de PPP y de langostilla y poco se sabe de sus interacciones ecológicas. En particular, Diez et al. (2018) sugieren que las agregaciones de sardina fueguina *Sprattus fuegensis* y de langostilla podrían estar segregándose

especialmente como mecanismo para evitar la competencia. Madirolas et al. (2013), por su parte, encontraron que en el golfo San Jorge los cardúmenes de anchoíta y langostilla en ocasiones se entremezclan, aunque no queda claro si esto tiene algún efecto sobre las agregaciones de alguna de las especies.

En este capítulo se analiza cómo los cardúmenes de PPP pueden verse afectados cuando interactúan con las agregaciones de *Munida gregaria* teniendo en cuenta la influencia de las estaciones del año y del sitio (GN o GSM).

## 4.2 Materiales y métodos

Se recopiló información sobre los cardúmenes de peces y de *Munida gregaria* en el GN y el GSM según el diseño expuesto en el capítulo 1. Los cardúmenes de PPP fueron delimitados y caracterizados siguiendo metodología de la sección 2.2.1, y además cada uno fue clasificado como “mezclado” con *M. gregaria* o “no mezclado”. Se consideró como “mezclado” al cardumen que estuvo en contacto con una agregación de *M. gregaria* y “no mezclado” al que no lo estuvo. Esta clasificación se llevó a cabo mediante una cuidadosa inspección visual de los ecogramas.

A modo descriptivo, se utilizó el ACP del capítulo 2 para comprobar si separaba correctamente los cardúmenes de PPP “mezclados” con langostilla de los “no mezclados”. En dicho análisis, realizado sobre los descriptores acústicos de los cardúmenes, la primera componente principal (CP 1) representaba las variables morfológicas, la segunda (CP 2) las energéticas y la tercera (CP 3) se relacionó a la posición en la columna de agua

Posteriormente, para investigar qué variables afectan la morfología de los cardúmenes de PPP, se elaboraron modelos lineales generales (MLG). En los MLG se relaciona una variable respuesta  $y$  y con un set de predictores  $x$  de la siguiente forma:

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_{i,1} + \beta_2 x_{i,2} + \dots + \beta_{p-1} x_{i,p-1} + \epsilon_i$$

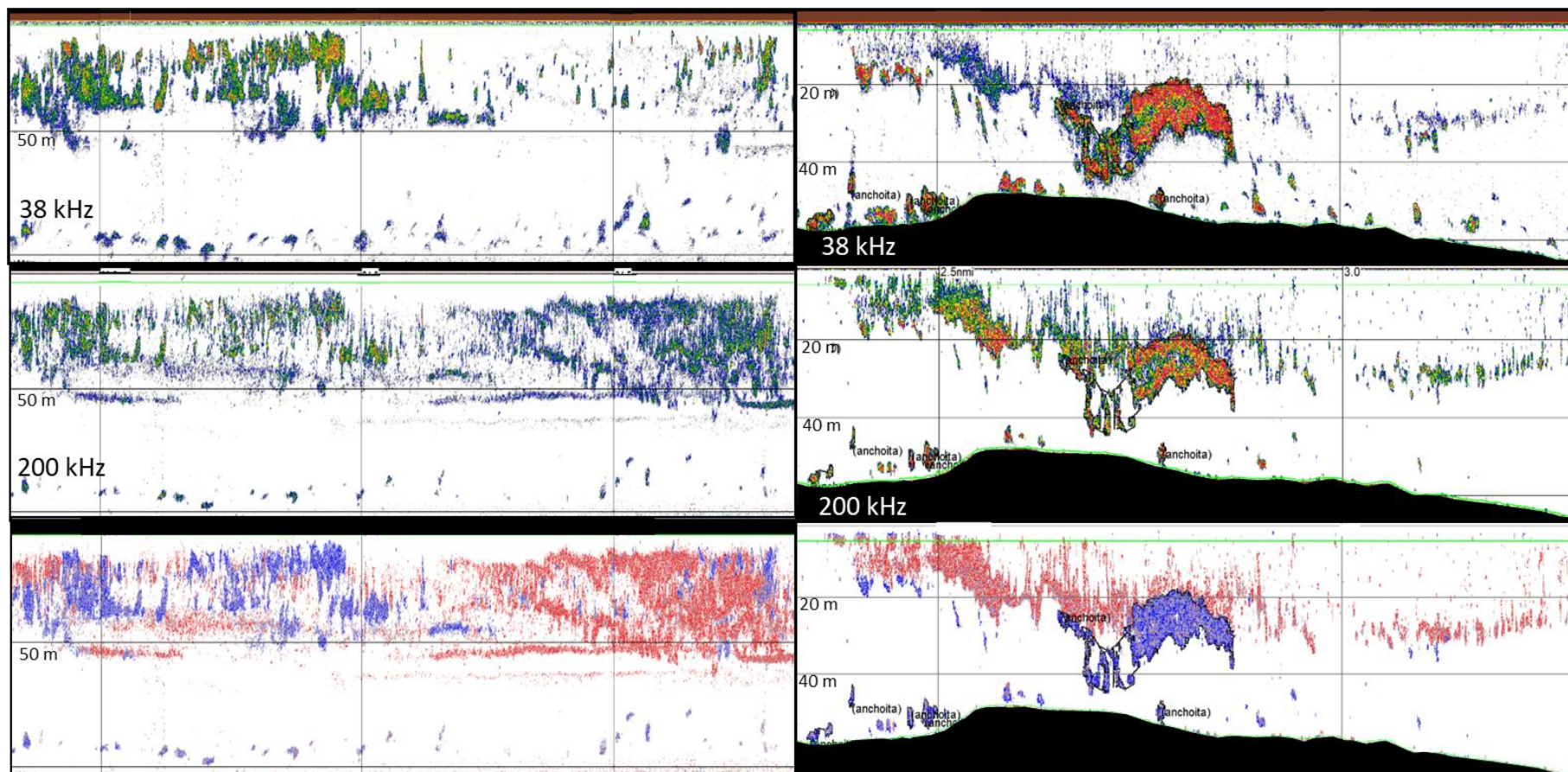
Donde  $y$  es la variable respuesta o dependiente,  $x_i$  son las variables predictoras o independientes,  $\beta_0$  es una constante,  $\beta_p$  son los coeficientes de regresión y  $\epsilon$  es el término del error gaussiano. Como variable respuesta se utilizó el primer componente del ACP realizado en el capítulo 2, el cual está principalmente correlacionado con parámetros morfológicos. Este componente constituye un índice que brinda una descripción más completa de la que proporcionaría por sí sola una única variable, como puede ser la longitud

del cardumen. Debido a que las agregaciones de *M. gregaria* suelen encontrarse cerca de la superficie, y es por lo tanto allí donde se producirán las interacciones entre ambas especies, no se realizó un modelo similar utilizando la componente 3 del análisis como variable respuesta. Por la misma razón no se consideró modelar la componente 2, ya que la retrodispersión energética de los peces con vejiga gaseosa está afectada por la profundidad (ver capítulo 2). Como variables predictoras se consideraron inicialmente la estación del año, el sitio y la presencia-ausencia de agregaciones de *Munida gregaria* en contacto con el cardumen de PPP. Se evaluó la significancia de cada término a un nivel del 5%, incluyendo las interacciones de primer orden, para obtener el modelo final mediante un proceso de eliminación secuencial de variables.

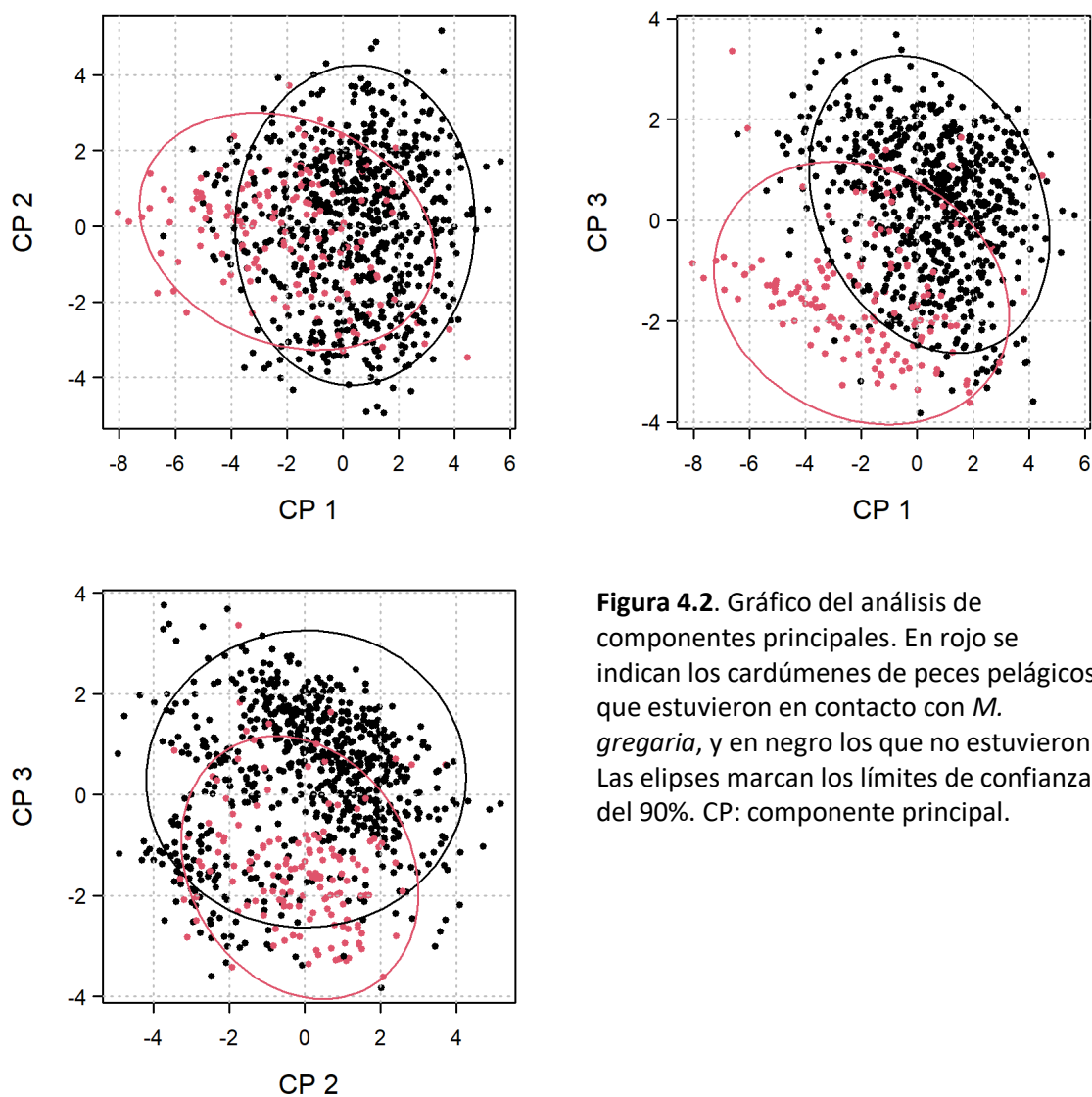
Como en el análisis previo solo se evaluó el impacto sobre la morfología de los cardúmenes, se utilizó otra aproximación para evaluar si la presencia de langostilla tuvo algún efecto sobre la densidad de los cardúmenes de peces. Con este propósito, se comparó el Sv medio (medida acústica proporcional a la densidad de individuos) de los cardúmenes mezclados y no mezclados con *M. gregaria*. Para la comparación se tomó en cuenta el efecto de la profundidad del cardumen, ya que la presión actúa comprimiendo la vejiga natatoria y por lo tanto afecta los valores de dispersión acústica (Foote, 1987). Esto se logró ajustando una curva de regresión local ponderada (loess, *locally estimated scatterplot smoothing*) para los cardúmenes mezclados y otra para los no mezclados usando como covariable la profundidad. Esta técnica de regresión consiste en ajustar el valor en el punto  $x$  utilizando las observaciones en el entorno de  $x$  pesadas por la distancia a  $x$ . El ajuste se realizó con el programa R usando curvas de suavizado polinómicas de segundo grado.

### 4.3 Resultados

Se detectaron cardúmenes de PPP en contacto con *Munida gregaria* en ambos golfos en distintas épocas. En el GN las interacciones se dieron durante primavera y verano, únicas estaciones con presencia de langostilla (ver apartado 2.3.2), mientras que en el GSM se observaron todo el año excepto en invierno. En general, los contactos ocurrieron cerca de la superficie, donde se encuentran las agregaciones de langostilla de mayor tamaño (Fig. 4.1). En el ACP, este hecho se reflejó en la CP 1 y la CP 3, que mostraron valores grandes y negativos para los cardúmenes “mezclados” (Fig. 4.2).



**Figura 4.1.** Ejemplos de interacción PPP-langostilla en el golfo San Matías (izquierda) y en el Nuevo (derecha) vistos en 38 y 200 kHz. El ecograma virtual de la parte inferior muestra en rojo la langostilla y en azul los PPP. Las líneas horizontales indican intervalos de profundidad y las verticales intervalos de 0,5 mn de distancia horizontal.



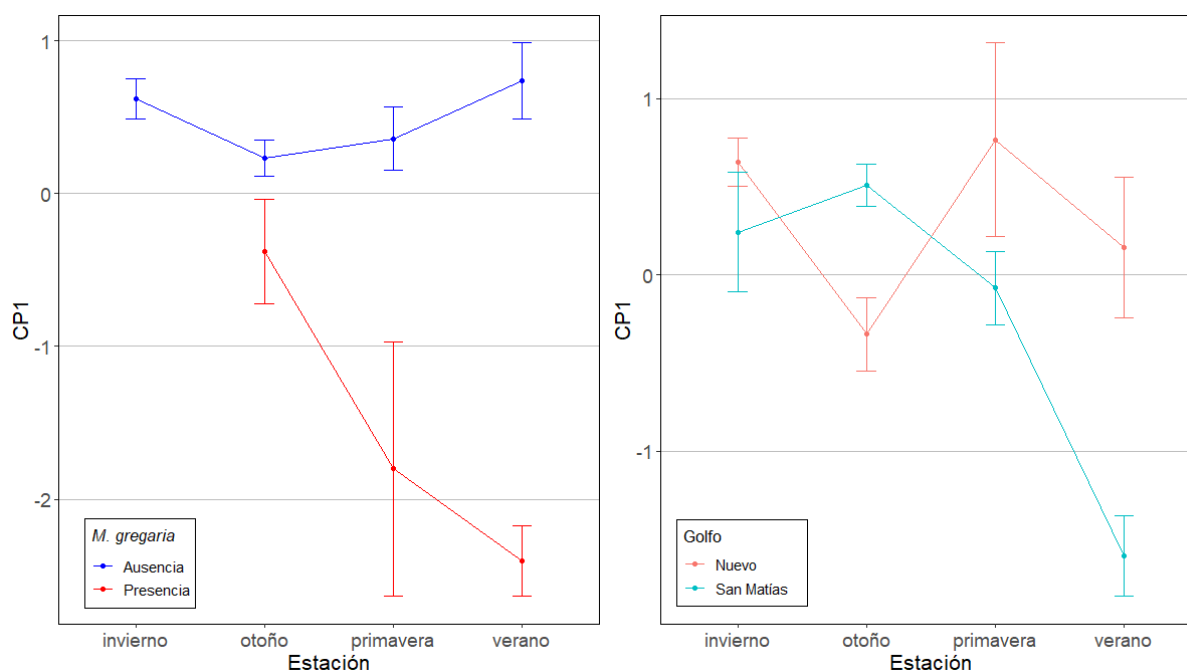
**Figura 4.2.** Gráfico del análisis de componentes principales. En rojo se indican los cardúmenes de peces pelágicos que estuvieron en contacto con *M. gregaria*, y en negro los que no estuvieron. Las elipses marcan los límites de confianza del 90%. CP: componente principal.

El modelo final mostró que el sitio, la presencia de langostilla, la estación y las interacciones estación-langostilla y sitio-estación fueron relevantes para explicar la componente morfológica de las agregaciones (CP 1, tabla 4.1). Los cardúmenes de peces que no interactuaron con los de *M. gregaria* tuvieron un tamaño similar a lo largo del año, mientras que los que sí interactuaron fueron más grandes (menor valor en la CP 1) durante la primavera y el verano que en otoño (Fig. 4.3). También fue mayor el valor de CP 1 para las agrupaciones del GSM (tabla 4.1). Por último, se observó que los cardúmenes de PPP que estuvieron en contacto con agregaciones de langostilla tuvieron una densidad media menor

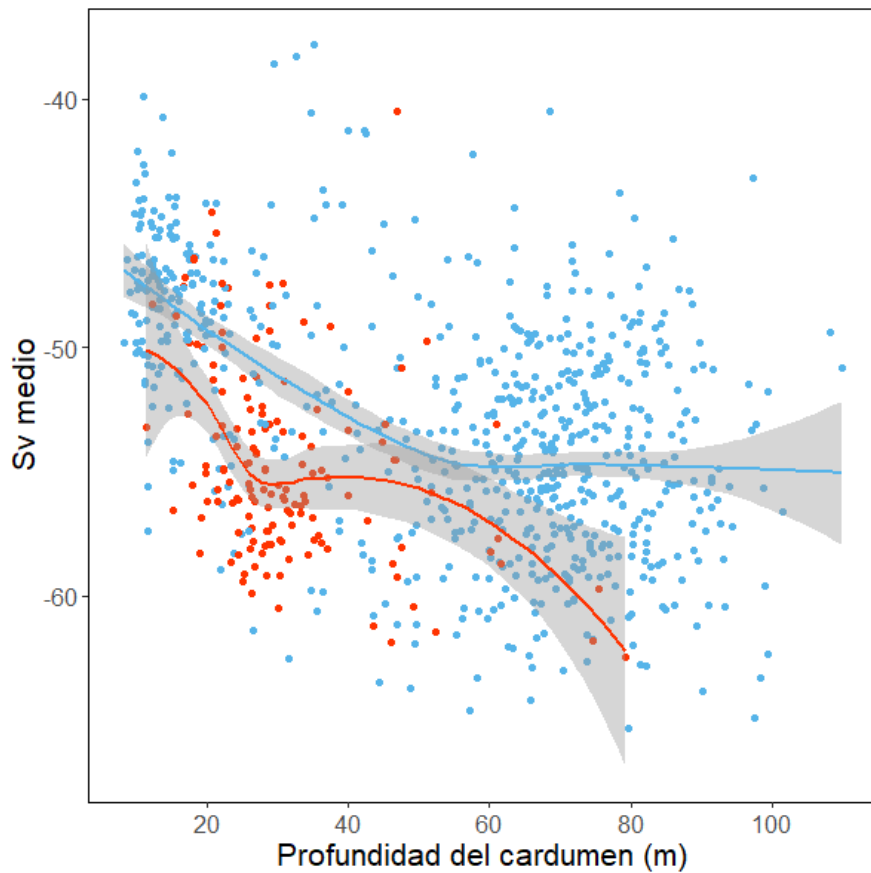
que los que no interactuaron, luego de tener en cuenta el efecto de la profundidad sobre el Sv (Fig. 4.4).

**Tabla 4.1.** Parámetros de regresión estimados, error estándar y valores de t y p para el modelo final. GSM: golfo San Matías.

	Estimación	Error estándar	Valor de t	Valor de p
Intercepto	0,53	0,40	1,32	0,188
Presencia de langostilla	-3,27	0,38	-8,63	< 0,001
GSM	0,34	0,50	0,69	0,493
Invierno	0,11	0,42	0,25	0,801
Otoño	-0,87	0,44	-1,96	0,050
Primavera	-0,49	0,57	0,85	0,394
Langostilla: Otoño	2,23	0,57	3,93	< 0,001
Langostilla: Primavera	1,07	0,78	1,37	0,171
Sitio: Invierno	-0,74	0,80	-0,92	0,359
Sitio: Otoño	0,65	0,55	1,17	0,242
Sitio: Primavera	-1,23	0,68	-1,80	0,072



**Figura 4.3.** Gráficos de interacción estación-*M. gregaria* (izquierda) y golfo-estación (derecha) elaborados a partir de datos observados. Valores grandes y negativos del CP1 (primer componente principal, ver sección 2.3.1) se asocian con cardúmenes más grandes. Las barras verticales indican el error estándar de la media.



**Figura 4.4.** Comparación entre el Sv de los cardúmenes de PPP que interactuaron con langostilla (rojo) y los que no lo hicieron (azul). Al tener en cuenta el efecto de la profundidad en la retrodispersión sonora, se observa que los cardúmenes que interactúan con langostilla tienen un Sv medio menor, es decir son menos densos. Las áreas sombreadas indican las bandas de confianza del 95%.

#### 4.4 Discusión

El ACP mostró que el tercer componente (correlacionado con la posición vertical en la columna de agua) separó adecuadamente los cardúmenes de peces que interactuaron con *M. gregaria* de los que no lo hicieron. Esto se debe a que el crustáceo ocupó principalmente la mitad superior de la columna de agua, por lo que es esperable que haya sido allí también donde se produjeran la mayoría de las interacciones con los peces. Por otra parte, los cardúmenes de PPP que interactuaron con *M. gregaria* presentaron en promedio dimensiones mayores que aquellos que no lo hicieron, sobre todo en primavera y verano. También presentaron un Sv medio menor luego de considerar el efecto de compresión de la vejiga natatoria con la profundidad, lo que indicaría que los cardúmenes de peces que interactúan con munida tienen una densidad de individuos menor.

El solapamiento observado entre los cardúmenes de PPP y la langostilla conlleva distintas consecuencias ecológicas. Por un lado, se ha hipotetizado que las agrupaciones mixtas de ambas especies supondrían un nivel de protección extra contra predadores (Gutiérrez et al., 2008), resultando en una situación de mutuo beneficio. Por otro, se ha planteado la posibilidad de que exista competencia por el alimento disponible (Diez et al., 2018). En principio, está hipótesis encuentra respaldo al comparar las dietas reportadas para la anchoíta (Ciechowski, 1961) y los dos morfotipos de *M. gregaria* (Pérez-Barros et al., 2010). Sin embargo, debe considerarse que Pérez-Barros et al. (2010) analizaron muestras provenientes de arrastres epibéntonicos. En la columna de agua, en cambio, *M. gregaria* consumiría principalmente fitoplancton, mientras que los componentes del zooplancton (principal alimento de la anchoíta) ocuparían un rol secundario en su dieta (Varisco y Vinuesa, 2010; Funes et al., 2018). Tomando en cuenta esta variación vertical en la dieta de *M. gregaria*, la competencia por el alimento, cuando este actúa como limitante, sería menor en la zona pelágica que en la demersal.

Por otra parte, en el Mar de Perú, Gutiérrez et al. (2005) describieron cómo la anchoveta *Engraulis ringens* y el langostino colorado *Pleuroncodes monodon* muestran comportamientos opuestos a lo largo del ciclo diurno. Allí, durante el día, los cardúmenes de anchoveta comúnmente se encuentran por sobre los de *P. monodon*. Por la noche, en cambio, las agregaciones de *P. monodon* se extienden hacia arriba cubriendo a los engráulidos, cuyas agrupaciones tienden a disgregarse. Esta distribución vertical contrasta con la observada para los PPP y la langostilla en los golfos norpatagónicos, al menos durante el día. En dichos golfos, los PPP rara vez se ubicaron por encima de la langostilla, si no que ocuparon un rango de profundidades mayor, que iban desde posiciones cercanas al fondo hasta otras superficiales, con frecuencia entrando en contacto con las agregaciones del crustáceo.

Gutiérrez et al. (2005) también observaron que la anchoveta presenta cardúmenes mejor formados cuando no se solapa con las agregaciones del langostino colorado y concluyeron que la presencia del crustáceo afecta la dinámica de los cardúmenes de peces. Esta situación sí es comparable con la observada en los golfos norpatagónicos, donde se observó que los cardúmenes de PPP que interactuaron con langostilla tuvieron un tamaño medio mayor y un Sv medio menor. Cómo posible explicación a este fenómeno, se proponen aquí dos hipótesis. Por un lado, la interacción entre ambas especies podría deberse a un efecto de interferencia física entre las agregaciones que aumentaría la distancia entre los

individuos, originando una mayor laxitud en las agrupaciones de PPP. Por otro lado, las mayores dimensiones podrían ser consecuencia de una dispersión parcial por parte de los PPP para alimentarse de ejemplares juveniles de *M. gregaria*, cuya longitud se estimó en unos 5 mm en verano para el golfo San Jorge (Varisco y Vinuesa, 2010). La presencia de langostilla en los contenidos estomacales de ejemplares de *E. anchoita* (Vinuesa y Varisco, 2007) suponen un respaldo a esta última hipótesis. No obstante, las hipótesis expuestas podrían actuar de forma complementaria. Futuros estudios que incluyan lances de pescas en estas agregaciones mixtas permitirán arrojar luz sobre estas ideas.

# Capítulo 5

## Conclusión



En este trabajo se utilizaron técnicas hidroacústicas para describir la morfología, la posición en la columna de agua y la distribución horizontal de los cardúmenes de pequeños peces pelágicos (principalmente anchoíta) y langostilla. Para tal fin, se realizaron 5 campañas en el golfo Nuevo y 4 en el San Matías que abarcaron todas las estaciones del año y supusieron cerca 640 mn totales recorridas. El uso de una ecosonda bifrecuencia resultó clave a la hora de discernir entre las distintas especies presentes en un ecograma. Las prospecciones acústicas fueron además complementadas con datos satelitales y con mediciones *in situ* de temperatura. La información recopilada constituye uno de los primeros antecedentes de este tipo de estudios en los golfos norpatagónicos y aporta información novedosa sobre la ecología de dos especies de interés. Este trabajo es, además, un ejemplo claro de cómo la hidroacústica puede utilizarse para responder preguntas ecológicas de distinta índole, más allá de su uso tradicional en la estimación de biomasa de especies de interés comercial.

Una de estas preguntas refiere a las características de las agrupaciones de las especies objetivo. El examen de dichas agregaciones reveló claras diferencias entre las ecotrazas de los peces pelágicos y las de langostilla. Mientras que los peces se agruparon formando cardúmenes de forma ovalada o ameboide, *Munida gregaria* generalmente formó vastas agregaciones poco definidas de varias millas de longitud, a veces referidas como “enjambres” (Diez et al., 2012). La determinación de las características de estos cardúmenes parece ser un fenómeno multicausal, donde influyen factores tales como la composición por tamaño de los individuos, la estación del año, las condiciones ambientales y la interacción de grupos inter e intraespecíficos. Respecto a este último punto, la presencia de la langostilla estaría afectando la forma y el tamaño de los cardúmenes de PPP. En este escenario surgen dos hipótesis contrastantes. Por un lado, *M. gregaria* podría interferir físicamente con los cardúmenes de PPP causando que estos formen agrupaciones más laxas. Por otro, los PPP podría dispersarse parcialmente ante la presencia de langostilla para alimentarse de los individuos juveniles del crustáceo.

Los relevamientos acústicos, también permitieron indagar sobre la distribución espacial y temporal de los organismos relevados. La información disponible sugiere que múltiples variables ambientales y procesos oceanográficos juegan un papel determinando la distribución de los PPP, aunque probablemente lo hagan de manera indirecta al condicionar la disponibilidad de alimento. De esta forma, el cambio estacional de las condiciones ambientales podría explicar las variaciones observadas en la disposición de los organismos

estudiados a lo largo del año. El solapamiento espacial entre los PPP y langostilla indica que la competencia por los recursos alimenticios, en caso de existir, no influiría en la distribución de los peces. La hipótesis tampoco encuentra respaldo al considerar que la langostilla consumiría principalmente fitoplancton en la columna de agua (Varisco y Vinuesa, 2010; Funes et al., 2018). En el fondo marino, en contraste, el mayor consumo de zooplancton por parte del crustáceo (Pérez-Barros et al., 2010) sí podría significar un mayor grado de competencia entre las especies.

Otro aporte de esta tesis son las nuevas hipótesis y preguntas que servirán como puntapié para futuras investigaciones. Por ejemplo, en cuanto a la morfología de las agregaciones de PPP, un censo de los predadores conjuntamente con las prospecciones acústicas podría ayudar a clarificar el efecto que estos tienen sobre los cardúmenes. El uso de redes de plancton o de prospecciones acústicas para cuantificar la disponibilidad de alimento también sería útil en este sentido y además serviría como una variable más que podría dar cuenta de la distribución horizontal de las agregaciones. Por el lado de la langostilla, el uso de registros filmicos y acústicos para determinar la densidad del organismo en el fondo y la columna de agua respectivamente, permitiría evaluar el efecto de la denso-dependencia en las agregaciones del crustáceo. En cuanto a la interacción entre ambas especies, la pesca en agregaciones mixtas para análisis de dieta posibilitaría determinar si los cardúmenes de PPP se solapan activamente con los de langostilla. Las prospecciones hidroacústicas durante la intrusión de *jets* en los golfos ayudarán a determinar su influencia en la distribución de los PPP y *M. gregaria*. Por último, debe considerarse que la presencia de *M. gregaria* en los actuales niveles de abundancia es un fenómeno recientemente observado en los golfos norpatagónicos, por lo que el efecto de estas interacciones en el contexto de las tramas tróficas de los ecosistemas costeros podría reflejarse en un plazo mayor. Los relevamientos continuados en los golfos posibilitarán evaluar la evolución de estos ecosistemas cambiantes e incluso incorporar al estudio el efecto de fenómenos de largo plazo como el cambio climático.

## Bibliografía

- Abad R, Miquel M, Iglesias M, Álvarez F. 1998. Acoustic estimation of abundance and distribution of anchovy in the NW Mediterranean. *Sci. Mar.* 62:37–43.
- Accolla C, Nerini D, Maury O, Poggiale JC. 2015. Analysis of functional response in presence of schooling phenomena: An IBM approach. *Prog. Oceanogr.* 134:232–243.
- Acha EM, Piola A, Iribarne O, Mianzan H. 2015. Biology of Fronts. En: Springer, editor. *Ecological Processes at Marine Fronts*. 1a ed. Springer International Publishing. p 13–32. Available from: [https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-15479-4\\_3](https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-15479-4_3)
- Ahumada M, Queirolo D, Acuña E, Gaete E. 2013. Characterization of red squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) and yellow squat lobster (*Cervimunida johni*) aggregations using a towed video system. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 41:199–208.
- Aleman D, Acha EM, Iribarne O. 2009. The relationship between marine fronts and fish diversity in the patagonian shelf large marine ecosystem. *J. Biogeogr.* 36:2111–2124.
- Angelescu V. 1982. *Ecología trófica de la anchoita del mar argentino (engraulidae, Engraulis anchoita) parte ii. Alimentación, comportamiento y relaciones tróficas en el ecosistema.* :83.
- Auster PJ, Estes JA, Coleman FC. 2013. Species interactions in marine communities: the invisible fabric of nature. *Bull. Mar. Sci.* 89:3–9.
- Austin MP, Van Niel KP. 2011. Improving species distribution models for climate change studies: Variable selection and scale. *J. Biogeogr.* [Internet] 38:1–8. Available from: [www.blackwellpublishing.com/jbi](http://www.blackwellpublishing.com/jbi)
- Axenrot T. 2005. *Pelagic Fish Distribution and Dynamics in Coastal Areas in the Baltic Sea Proper*. Dr. Diss. Dep. Syst. Ecol. Stock. Univ.
- Azzali M, Burachi G, Conti S, Gambetti S, Luna M. 1985. Relationship between the forms of pelagic fish distribution and nictemeral periods. A tentative model of behaviour. *Oebalia* 11:471–448.
- Bakun A. 1996. *Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics*. California Sea Grant, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Mexico.
- Bakun A, Parrish RH. 1991. Comparative studies of coastal pelagic fish reproductive habitats:

- The anchovy (*Engraulis anchoita*) of the southwestern atlantic. ICES J. Mar. Sci. 48.
- Balech E, Ehrlich M. 2008. ESQUEMA BIOGEOGRÁFICO DEL MAR ARGENTINO. Rev. Investig. y Desarro. Pesq. 75:45–75.
- Ballón M, Bertrand A, Lebourges-Dhaussy A, Gutiérrez M, Ayón P, Grados D, Gerlotto F. 2011. Is there enough zooplankton to feed forage fish populations off Peru? An acoustic (positive) answer. Prog. Oceanogr. 91:360–381.
- Barros V, Krepper C. 1977. Modelo estacionario del golfo Nuevo. Acta Oceanogr. Argentina 1:11–29.
- Belkin IM, Cornillon PC, Sherman K. 2009. Fronts in Large Marine Ecosystems. Prog. Oceanogr. 81:223–236.
- Belleggia M, Giberto D, Bremec C. 2017. Adaptation of diet in a changed environment: Increased consumption of lobster krill *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) by Argentine hake. Mar. Ecol. [Internet] 38:e12445. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/maec.12445>
- Bellido JM, Brown AM, Valavanis VD, Giráldez A, Pierce GJ, Iglesias M, Palialexis A. 2008. Identifying essential fish habitat for small pelagic species in Spanish Mediterranean waters. Hydrobiologia 612:171–184.
- Bertrand A, Barbieri MA, Gerlotto F, Leiva F, Córdova J. 2006. Determinism and plasticity of fish schooling behaviour as exemplified by the South Pacific jack mackerel *Trachurus murphyi*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 311:145–156.
- Bertrand A, Gerlotto F, Bertrand S, Gutiérrez M, Alza L, Chipollini A, Díaz E, Espinoza P, Ledesma J, et al. 2008. Schooling behaviour and environmental forcing in relation to anchoveta distribution: An analysis across multiple spatial scales. Prog. Oceanogr. [Internet] 79:264–277. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.018>
- Bertrand A, Gutiérrez M, Bertrand S, Espinoza P, Gerlotto F, Ledesma J, Quesquén R, Alza L, Peraltilla S, et al. 2005. How fish habitat suitability does shape the 3D spatial organisation of anchovy across scales? En: Ices Cm. Vol. 33. . p 1–23.
- Boersma PD, Frere E, Kane O, Pozzi LM, Pütz K, Rey AR, Rebstock GA, Simeone A, Smith J, et al. 2013. Magellanic Penguin. En: BORBOROGLU PG, BOERSMA PDEE, editores. Penguins. Natural History and Conservation. University of Washington Press. p 233–263. Available from: <http://www.jstor.org/stable/j.ctvd7w7v0.18>
- Borchers DL, Buckland ST, Priede IG, Ahmadi S. 1997. Improving the precision of the daily egg

- production method using generalized additive models. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54:2727–2742.
- Bost CA, Cotté C, Bailleul F, Cherel Y, Charrassin JB, Guinet C, Ainley DG, Weimerskirch H. 2009. The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *J. Mar. Syst.* 78:363–376.
- Brandhorst W, Castello J, Cousseau M. 1974. Evaluación de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoita*) frente a la Argentina y Uruguay. VIII. Desove, crecimiento, mortalidad y estructura de la población. *Physis* 33:37–58.
- Brehmer P, Gerlotto F, Laurent C, Cotel P, Achury A, Samb B. 2007. Schooling behaviour of small pelagic fish: Phenotypic expression of independent stimuli. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 334:263–272.
- Brown AM, Bellido JM, Valavanis VD, Giráldez A. 2006. Investigating the distribution of small pelagic fish in Spanish Mediterranean waters using environmental modelling and essential fish habitat mapping. En: ICES Annual Science Conference. Vol. 44. . p 1–19.
- Burgos JM, Horne JK. 2008. Characterization and classification of acoustically detected fish spatial distributions. *Methods* 65:1235–1247.
- Cabreira A. 2017. Caracterización hidroacústica y clasificación automática de agregaciones de organismos marinos. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Comahue. 177p.
- Cabreira A, Castro Machado F. 2008. Relevamientos acústicos de anchoíta (*engraulis anchoita*) realizados en aguas del golfo nuevo durante la estación invernal y primaveral de 2007. Informe técnico. INIDEP. 11p.
- Cabreira A, Madirolas A. 2007. Caracterización hidroacústica de los cardúmenes del stock bonaerense de anchoíta (*Engraulis anchoita*). Informe técnico. INIDEP. 18p.
- Cacciapaglia C, van Woesik R. 2018. Marine species distribution modelling and the effects of genetic isolation under climate change. *J. Biogeogr.* [Internet] 45:154–163. Available from: <http://www.oracle.ugent.be/>;
- Cardinale M, Casini M, Arrhenius F, Håkansson N. 2003. Diel spatial distribution and feeding activity of herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*) in the Baltic Sea. En: *Aquatic Living Resources*. Vol. 16. Elsevier Masson SAS. p 283–292.
- Carroll G, Cox M, Harcourt R, Pitcher BJ, Slip D, Jonsen I. 2017. Hierarchical influences of prey distribution on patterns of prey capture by a marine predator. *Funct. Ecol.* [Internet] 31:1750–1760. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365->

2435.12873

- Casarsa L, Diez MJ, Madirolas A, Cabreira AG, Buratti CC. 2019. Morphometric description of schools from two different stocks of the southernmost sprat *Sprattus fuegensis*. *Fish. Res.* [Internet] 212:29–34. Available from: <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.12.004>
- Castillo J, Barbieri MA, González A. 1996. Relationships between sea surface temperature, salinity, and pelagic fish distribution off northern Chile. *ICES J. Mar. Sci.* [Internet] 53:139–146. Available from: <https://academic.oup.com/icesjms/article-lookup/doi/10.1006/jmsc.1996.0014>
- CFP. 2003. Plan de investigaciones para el Desarrollo de una Pesquería Sustentable de Anchoíta Patagónica. :4. Available from: <https://www.argentina.gob.ar/normativa/nacional/resolución-6-2003-83507/texto>
- Ciechowski J. 1967. Present state of the investigations on the Argentine Anchovy *Engraulis anchoita* (Hubbs, Marini). Available from: <http://www.sidalc.net/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=docau.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expresion=mfn=000045>
- Ciechowski JD De. 1961. Investigations of food and feeding habits of larvae and juveniles of the Argentine anchovy *Engraulis anchoita*. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Investig.* [Internet] d:72–81. Available from: [http://calcofi.ucsd.edu/newhome/publications/CalCOFI\\_Reports/v11/pdfs/Vol\\_11\\_de\\_Ciechowski\\_3.pdf](http://calcofi.ucsd.edu/newhome/publications/CalCOFI_Reports/v11/pdfs/Vol_11_de_Ciechowski_3.pdf)
- Coetzee J. 2000. Use of a shoal analysis and patch estimation system (SHAPES) to characterise sardine schools. *Aquat. Living Resour.* 13:1–10.
- Connell SD. 2000. Is there safety-in-numbers for prey? *Oikos* [Internet] 88:527–532. Available from: <http://doi.wiley.com/10.1034/j.1600-0706.2000.880308.x>
- Costa PAS, Braga AC, Malavolti GS, Franco MAL, Gatts P V., Batista A, Rezende CE. 2019. Feeding habits and trophic status of *Merluccius hubbsi* along the northernmost limit of its distribution in the South-western Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* [Internet] 99:1399–1408. Available from: <https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-the-marine-biological-association-of-the-united-kingdom/article/abs/feeding-habits-and-trophic-status-of-merluccius-hubbsi-along-the-northernmost-limit-of-its-distribution-in-the-southwestern-atlantic/E334C0B42D59A4F26E9B34A662220AC4>

- Costa PL, Valderrama PRC, Madureira LASP. 2016. Relationships between environmental features, distribution and abundance of the Argentine anchovy, *Engraulis anchoita*, on the South West Atlantic Continental Shelf. *Fish. Res.* 173:229–235.
- Cullen JJ, Franks PJS, Karl DM, Longhurst A. 2002. Physical influences on marine ecosystem dynamics. *sea* 12:297–336.
- Cury P, Bakun A, Crawford RJM, Jarre A, Quiñones RA, Shannon LJ, Verheye HM. 2000. Small pelagics in upwelling systems: Patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. En: *ICES Journal of Marine Science*. Vol. 57. Academic Press. p 603–618.
- Darlington PJ. 1972. Competition, competitive repulsion, and coexistence. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 69:3151–3155.
- Degrati M. 2011. Patrón de actividad y estrategias de alimentación del delfín oscuro (*Lagenorhynchus obscurus*) en el norte de Patagonia. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Comahue. 143p.
- Degrati M, Loizaga R, Coscarella MA, Sueyro N, Crespo EA, Dans SL. 2020. Integrating Multiple Techniques to Estimate Population Size of an Impacted Dusky Dolphin’s Population in Patagonia, Argentina. *Front. Mar. Sci.* 7:289.
- Delibes-Mateos M, Farfán MÁ, Olivero J, Márquez AL, Vargas JM. 2009. Long-term changes in game species over a long period of transformation in the iberian mediterranean landscape. *Environ. Manage.* 43:1256–1268.
- Dellatorre FG, Barón PJ. 2008. Multiple spawning and length of embryonic development of *Munida gregaria* in northern Patagonia (Argentina). *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 88:975–981.
- Dellatorre FG, Pisoni JP, Barón PJ, Rivas AL. 2012. Tide and wind forced nearshore dynamics in Nuevo Gulf (Northern Patagonia, Argentina): Potential implications for cross-shore transport. *J. Mar. Syst.* [Internet] 96–97:82–89. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2012.02.004>
- Demer DA, Berger L, Bernasconi M, Bethke E, Boswell K, Chu D, Domokos R. 2015. Calibration of acoustic instruments. Cooperative Reseach Report. ICES. 133p.
- Diez MJ, Cabreira A, Madirolas A, Lovrich GA. 2016a. Hydroacoustical evidence of the expansion of pelagic swarms of *Munida gregaria* (Decapoda, Munididae) in the Beagle Channel and the Argentine Patagonian Shelf, and its relationship with habitat features.

- J. Sea Res. 114:1–12.
- Diez MJ, Cabreira A, Madirolas A, De Nascimento JM, Scioscia G, Schiavini A, Lovrich GA. 2018. Winter is cool: spatio-temporal patterns of the squat lobster *Munida gregaria* and the Fuegian sprat *Sprattus fuegensis* in a sub-Antarctic estuarine environment. *Polar Biol.* 41, 2591–2605.
- Diez MJ, Pérez-Barros P, Carolina Romero M, Scioscia G, Tapella F, Cabreira A, Madirolas A, Raya Rey A, Lovrich GA. 2012. Pelagic swarms and beach strandings of the squat lobster *Munida gregaria* (Anomura: Munididae) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego. *Polar Biol.* 35:973–983.
- Diez MJ, Tapella F, Romero C, Madirolas A, Lovrich GA. 2016b. La langostilla *Munida gregaria* en el mar Argentino: Biología e interés económico. *El mar argentino y sus Recur. Pesq.* 228:213–228.
- Diner N. 2001. Correction on school geometry and density: Approach based on acoustic image simulation. *Aquat. Living Resour.* 14:211–222.
- Drexler M, Ainsworth CH. 2013. Generalized Additive Models Used to Predict Species Abundance in the Gulf of Mexico: An Ecosystem Modeling Tool. *PLoS One* 8.
- Duffy DC, Wissel C. 1988. Models of fish school size in relation to environmental productivity. *Ecol. Modell.* 40:201–211.
- Embling CB, Sharples J, Armstrong E, Palmer MR, Scott BE. 2013. Fish behaviour in response to tidal variability and internal waves over a shelf sea bank. *Prog. Oceanogr.* 117:106–117.
- Esteves JL, Santinelli N, Sastre V, Díaz R, Rivas O. 1992. A toxic dinoflagellate bloom and PSP production associated with upwelling in Golfo Nuevo, Patagonia, Argentina. *Hydrobiologia* [Internet] 242:115–122. Available from: <http://link.springer.com/10.1007/BF00018067>
- FAO. 2002. *FAO yearbook of fishery statistics: Capture production, 2001*, v. 92/1.
- Fässler SMM, Fernandes PG, Semple SIK, Brierley AS. 2009. Depth-dependent swimbladder compression in herring *Clupea harengus* observed using magnetic resonance imaging. *J. Fish Biol.* [Internet] 74:296–303. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1095-8649.2008.02130.x>
- Fernandez SJ, Yorio P, Ciancio JE. 2019. Diet composition of expanding breeding populations of the Magellanic Penguin. *Mar. Biol. Res.* 15:84–96.

- Foote KG. 1980. Importance of the swimbladder in acoustic scattering by fish: A comparison of gadoid and mackerel target strengths. *J. Acoust. Soc. Am.* [Internet] 67:2084–2089. Available from: <https://asa.scitation.org/doi/abs/10.1121/1.384452>
- Foote KG. 1987. Fish target strengths for use in echo integrator surveys. *J. Acoust. Soc. Am.* 82:981.
- Foote KG, Knudsen HP, Vestnes G, MacLennan DN, Simmonds EJ. 1987. Calibration of acoustic instruments for fish density estimation: a practical guide. ICES Coop. Res. Rep.
- Fréon P, Cury P, Shannon L, Roy C. 2005. Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes: A review. En: *Bulletin of Marine Science*. Vol. 76. University of Miami - Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science. p 385–462.
- Fréon P, Misund OA. 1999. *Dynamics of Pelagic Fish Distribution and Behaviour : Effects on Fisheries and Stock Assessment*. Oxford: Blackwell Science Ltd.
- Funes M, Irigoyen AJ, Trobbiani GA, Galván DE. 2018. Stable isotopes reveal different dependencies on benthic and pelagic pathways between *Munida gregaria* ecotypes. *Food Webs* 17:e00101.
- Gagliardini DA, Rivas AL. 2004. Environmental characteristics of san matías gulf obtained from landsat-tm and etm+ data. *Gayana (Concepción)* [Internet] 68. Available from: [https://scielo.conicyt.cl/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0717-65382004000200034#f6](https://scielo.conicyt.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0717-65382004000200034#f6)
- Gallien L, Douzet R, Pratte S, Zimmermann NE, Thuiller W. 2012. Invasive species distribution models - how violating the equilibrium assumption can create new insights. *Glob. Ecol. Biogeogr.* [Internet] 21:1126–1136. Available from: <http://wileyonlinelibrary.com/journal/geb>
- Garciaarena D, Hansen J. 2007. Análisis de las capturas comerciales de anchoíta al norte de 41° de latitud por parte de la flota argentina durante el año 2006. *Mar del Plata*.
- Gatto AJ, Yorrio P. 2009. Provisioning of mates and chicks by Cayenne and Royal Terns: resource partitioning in northern Patagonia, Argentina. *Emu - Austral Ornithol.* [Internet] 109:49–55. Available from: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1071/MU08025>
- Gerlotto F, Paramo J. 2003. The three-dimensional morphology and internal structure of clupeid schools as observed using vertical scanning multibeam sonar. *Aquat. Living Resour.* 16:113–122.

- Di Giacomo EE, Calvo J, Perier MR, Morriconi E. 1993. Spawning aggregations of *Merluccius hubbsi*, in Patagonian waters: evidence for a single stock? Fish. Res. [Internet] 16:9–16. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/016578369390106H>
- Giannoulaki M, Machias A, Somarakis S, Tsimenides N. 2005. The spatial distribution of anchovy and sardine in the northern Aegean Sea in relation to hydrographic regimes. Belgian J. Zool. 135:151–156.
- Gómez-Gutiérrez J, Sánchez-Ortíz CA. 1997. Larval drift and population structure of the pelagic phase of *Pleuroncodes planipes* (Stimpson) (Crustacea: Galatheidae) off the southwest coast of Baja California, Mexico. Bull. Mar. Sci. 61:305–325.
- Gómez-Laich A, Wilson RP, Sala JE, Luzenti A, Quintana F. 2015. Moving northward: Comparison of the foraging effort of magellanic penguins from three colonies of northern patagonia. Mar. Biol. 162:1451–1461.
- González R, Narvarte M, Morsan E. 2004. Estado de situación de los recursos pesqueros del Golfo San Matías, sus pesquerías, especies asociadas y ambiente: informe ad hoc para la evaluación preliminar de las pesquerías marinas de Río Negro con vistas a la certificación de su sustentabilidad.
- González RA. 1998. Biología y explotación pesquera del salmón de mar *Pseudoperca semifasciata* (Cuvier, 1829) (Pinguipedidae) en el Golfo San Matías, Patagonia, Argentina.
- González RA, Rubinich J. 2001. Hábitos alimentarios del mero *Acanthistius brasilianus* (Pisces, Serranidae) en el Golfo San Matías (Río Negro, Argentina). En: IX Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar. San Andrés.
- Gosztonyi A, Kuba L. 1998. Fishes in the diet of the imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps* at Punta Loberia Chubut, Argentina. Mar. Ornithol. [Internet] 26:59–61. Available from: [https://sora.unm.edu/sites/default/files/26\\_59-61.pdf](https://sora.unm.edu/sites/default/files/26_59-61.pdf)
- Graham MH. 2003. Statistical Confronting Multicollinearity in Ecological. Ecology [Internet] 84:2809–2815. Available from: <http://www.jstor.org/stable/3449952> <http://www.jstor.org/> <http://www.jstor.org/action/showPublisher?publisherCode=esa> <http://www.jstor.org>
- Gutierrez M, Gerlotto F, Vasquez L, Chipollini A. 2005. Anchovy and munida spatio-temporal dynamic and interactions of diel cycles of aggregation. En: Ices Cm. Available from: <http://www.ices.dk/products/CMdocs/2005/U/U2205.pdf>

- Gutiérrez M, Ramirez A, Bertrand S, Móron O. 2008. Ecological niches and areas of overlap of the squat lobster 'munida' (*Pleuroncodes monodon*) and anchoveta (*Engraulis ringens*) off Peru. *Prog. Oceanogr.* [Internet] 79:256–263. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S007966110800178X>
- Haag C, Dreyschultze C, González R. 2016. Modern Towed Systems. New developments of multipurpose platforms. *Sea Technol.* [Internet] 57:31–34. Available from: [http://www.jstor.org/stable/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0440:ANKOE\]2.0.CO;2](http://www.jstor.org/stable/10.1641/0006-3568(2004)054[0440:ANKOE]2.0.CO;2)
- Hansen J, Martos P, Madirolas A. 2001. Relationship between spatial distribution of the Patagonian stock of Argentine anchovy, *Engraulis anchoita*, and sea temperatures during late spring to early summer. *Fish. Oceanogr.* [Internet] 10:193–206. Available from: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2419.2001.00166.x/full>
- Hansen JE. 2006. Evaluación de anchoíta patagónica (41°-45°20's) e investigación del Golfo San Matías en la primavera de 2006. Informe técnico. INIDEP. 20p.
- Hansson S. 1984. Competition as a Factor Regulating the Geographical Distribution of Fish Species in a Baltic Archipelago: A Neutral Model Analysis. *J. Biogeogr.* [Internet] 11:367. Available from: <https://www.jstor.org/stable/2844802?origin=crossref>
- Hastie T, Tibshirani R. 1986. Generalized Additive Models. *Stat. Sci.* [Internet] 1:297–318. Available from: <https://web.stanford.edu/~hastie/Papers/gam.pdf>
- Higginbottom IR, Pauly TJ, Heatley DC. 2000. Virtual Echograms for Visualisation and Post-Processing of Multiple-Frequency Echosounder Data. En: Chevret, Zakharia, editores. *Proceedings of the Fifth European Conference on Underwater Acoustics, ECUA 2000.* Lyon, France. p 1–7.
- Hijmans RJ. 2019. raster: Geographic Data Analysis and Modeling. Available from: <https://cran.r-project.org/package=raster>
- Hobday AJ, Hartog JR. 2014. Derived ocean features for dynamic ocean management. *Oceanography* 27:134–145.
- Horne JK. 2000. Acoustic approaches to remote species identification: A review. *Fish. Oceanogr.* 9:356–371.
- Huot Y, Babin M, Bruyant F, Grob C, Twardowski MS, Claustre H. 2007. Relationship between photosynthetic parameters and different proxies of phytoplankton biomass in the subtropical ocean. *Biogeosciences* [Internet] 4:853–868. Available from: <http://www.biogeosciences.net/4/853/2007/>

- Huse I, Ona E. 1996. Tilt angle distribution and swimming speed of overwintering Norwegian spring spawning herring. ICES J. Mar. Sci. [Internet] 53:863–873. Available from: <https://academic.oup.com/icesjms/article/53/5/863/704339>
- Johnson C, Gillingham M. 2005. An evaluation of mapped species distribution models used for conservation planning. Environ. Conserv. [Internet] 32:117–128. Available from: <https://www.jstor.org/stable/44520822?seq=1>
- Keith G, Ryan T, Kloser R. 2005. ES60adjust.jar. Java software utility to remove a systematic error in Simrad ES60 data. Available from: <https://scholar.google.com/scholar?q=Keith,G.J.,Ryan,T.E.,Kloser,R.J.2005.ES60adjust.jar>. Java software utility to remove a systematic error in Simrad ES60 data. CSIRO Marine and Atmospheric Research,
- Kieser R, Mulligan TJ, Richards LJ, Leaman BM. 1993. Bias correction of rockfish school cross section widths from digitized echo sounder data. Can. J. Fish. Aquat. Sci. [Internet] 50:1801–1811. Available from: <https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.1139/f93-202>
- Kim YJ, Gu C. 2004. Smoothing spline Gaussian regression: More scalable computation via efficient approximation. J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol. 66:337–356.
- Kimura K. 1929. On the detection of fish-groups by an acoustic method. J. Imp. Fish. Institute, Tokyo 24.
- Kloser RJ, Ryan T, Sakov P, Williams A, Koslow JA. 2002. Species identification in deep water using multiple acoustic frequencies. Can. J. Fish. Aquat. Sci. [Internet] 59:1065–1077. Available from: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/f02-076>
- Koen-Alonso M, Crespo EA, García N, Pedraza S, Coscarella M. 1998. Diet of dusky dolphins, *Lagenorhynchus obscurus*, in waters off Patagonia. Fish. Bull. 96:336–374.
- Lalli C, Parsons T. 1997. Biological Oceanography: An Introduction. 2a ed. (Elsevier, editor.). Elsevier. Available from: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780750633840X50567>
- Land J, Benbow E. 2013. Species Interactions and Competition. Nature Education. 4. 4p.
- Lanfredi N. 1974. Corrientes superficiales costeras en el Golfo Nuevo. Puerto Madryn: Centro Nacional Patagónico. 40p.
- Lawson GL, Barange M, Fre P. 2001. Species identification of pelagic fish schools on the South African continental shelf using acoustic descriptors and ancillary information. ICES J. Mar. Sci. 58:275–287.
- Lovrich GA, Thiel M. 2011. Ecology, physiology, feeding and trophic role of squat lobsters. En:

- The Biology of Squat Lobsters. CSIRO Publishing. p 183–222.
- Luzenti A. 2014. Comportamiento de alimentación del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en tres colonias del norte de la Patagonia.
- Machado-Schiaffino G, Juanes F, Garcia-Vazquez E. 2011. Identifying unique populations in long-dispersal marine species: Gulfs as priority conservation areas. *Biol. Conserv.* 144:330–338.
- Mackinson S, Nøttestad L, Guénette S, Pitcher T, Misund OA, Fernö A. 1999. Cross-scale observations on distribution and behavioural dynamics of ocean feeding Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.). *ICES J. Mar. Sci.* [Internet] 56:613–626. Available from: <http://www.idealibrary.comon>
- MacLennan DN, Simmonds EJ. 1992. Fisheries acoustics. Chapman & Hall. Available from: [https://books.google.com.ar/books?id=\\_FXxAAAAMAAJ&source=gbs\\_book\\_other\\_versions](https://books.google.com.ar/books?id=_FXxAAAAMAAJ&source=gbs_book_other_versions)
- Madirolas A, Castro Machado F. 1997. Prospección hidroacústica del golfo San Matías. Mar del Plata: Instituto Nacional de investigación y desarrollo pesquero. Informe técnico.
- Madirolas A, Castro Machado F. 1998. Observaciones Sobre La Distribucion Vertical Y De Algunas Especies De Peces Costeros En La Plataforma Bonaerense. Informe técnico. INIDEP. 6p.
- Madirolas A, Lovrich GA, Diez MJ. 2013. Agregaciones pelágicas de langostilla (*Munida gregaria*) en el golfo San Jorge: evolución de su abundancia y distribución para el período 2008-2012. Informe técnico. INIDEP. Mar del Plata. 21p.
- Madirolas A, Membiela FA, Gonzalez JD, Cabreira AG, Dell’Erba M, Prario IS, Blanc S. 2017. Acoustic target strength (TS) of argentine anchovy (*Engraulis anchoita*): The nighttime scattering layer. *ICES J. Mar. Sci.* 74:1408–1420.
- Mannocci L, Boustany AM, Roberts JJ, Palacios DM, Dunn DC, Halpin PN, Viehman S, Moxley J, Cleary J, et al. 2017. Temporal resolutions in species distribution models of highly mobile marine animals: Recommendations for ecologists and managers. *Divers. Distrib.* [Internet] 23:1098–1109. Available from: <http://doi.wiley.com/10.1111/ddi.12609>
- Maravelias CD. 1998. Habitat selection and clustering of a pelagic fish: effects of topography and bathymetry on species dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56:437–450.
- Massé-Beaulne V. 2017. Métabolisme de la communauté microbienne et flux de carbone à court terme dans le Golfe San Jorge, Patagonie (Argentine). Available from:

<https://semaphore.uqar.ca/id/eprint/1258/>

- Massé J, Koutsikopoulos C, Patty W. 1996. The structure and spatial distribution of pelagic fish schools in multispecies clusters: An acoustic study. ICES J. Mar. Sci. [Internet] 53:155–160. Available from: <https://academic.oup.com/icesjms/article-lookup/doi/10.1006/jmsc.1996.0016>
- Matthews H. 1932. Lobster-krill anomuran crustacea that are the food of whales. Discov. Reports V:467–484.
- Maury O. 2017. Can schooling regulate marine populations and ecosystems? Prog. Oceanogr. [Internet] 156:91–103. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2017.06.003>
- McCullagh P, Nelder JA. 1989. Generalized linear models. 2a ed. (CRC Press, editor.). London: Chapman and Hall. Available from: [http://books.google.ca/books/about/Generalized\\_Linear\\_Models\\_Second\\_Edition.htm?id=h9kFH2\\_FfBkC&pgis=1](http://books.google.ca/books/about/Generalized_Linear_Models_Second_Edition.htm?id=h9kFH2_FfBkC&pgis=1)
- Milazzo M, Mirto S, Domenici P, Gristina M. 2013. Climate change exacerbates interspecific interactions in sympatric coastal fishes. J. Anim. Ecol. [Internet] 82:468–477. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-2656.2012.02034.x>
- Misund OA. 1993. Dynamics of moving masses: Variability in packing density, shape, and size among herring, sprat, and saithe schools. ICES J. Mar. Sci. [Internet] 50:145–160. Available from: <https://academic.oup.com/icesjms/article-lookup/doi/10.1006/jmsc.1993.1016>
- Muiño R, Carrera P, Iglesias M. 2013. The characterization of sardine (*Sardina pilchardus* Walbaum) schools off the Spanish-Atlantic coast. ICES J. Mar. Sci. [Internet] 60:1361–1372. Available from: <http://icesjms.oxfordjournals.org/content/60/6/1352.short>
- Murase H, Nagashima H, Yonezaki S, Matsukura R, Kitakado T. 2009. Application of a generalized additive model (GAM) to reveal relationships between environmental factors and distributions of pelagic fish and krill: A case study in Sendai Bay, Japan. ICES J. Mar. Sci. 66:1417–1424.
- Murray RW. 1971. 5 Temperature Receptors. Fish Physiol. [Internet] 5:121–133. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1546509808600461>
- Ocampo Reinaldo M, González R, Romero MA. 2011. Feeding strategy and cannibalism of the Argentine hake *Merluccius hubbsi*. J. Fish Biol. 79:1795–1814.
- Ocampo Reinaldo M, González R, Williams G, Storero LP, Romero MA, Narvarte M, Gagliardini

- DA. 2013. Spatial patterns of the Argentine hake *Merluccius hubbsi* and oceanographic processes in a semi-enclosed Patagonian ecosystem. *Mar. Biol. Res.* 9:394–406.
- Ocampo Reinaldo M, Milessi AC, Romero MA, Crespo E, Wolff M, González RA. 2016. Assessing the effects of demersal fishing and conservation strategies of marine mammals over a Patagonian food web. *Ecol. Modell.* 331:31–43.
- Osborne PE, Seddon PJ. 2012. Selecting Suitable Habitats for Reintroductions: Variation, Change and the Role of Species Distribution Modelling. En: *Reintroduction Biology: Integrating Science and Management*. John Wiley and Sons. p 73–104. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/9781444355833.ch3>
- Pájaro M, Macchi GJ, Sanchez R. 1986. Fecundidad y frecuencia reproductiva de las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoíta Argentina <I>*Engraulis anchoita*</I>. *Rev. Investig. y Desarro. Pesq.* 11:19–38.
- Pérez-Barros P, D'amato ME, Guzmán N V., Lovrich GA. 2008. Taxonomic status of two South American sympatric squat lobsters, *Munida gregaria* and *Munida subrugosa* (Crustacea: Decapoda: Galatheidae), challenged by DNA sequence information. *Biol. J. Linn. Soc.* 94:421–434.
- Pérez-Barros P, Romero MC, Calcagno JA, Lovrich GA. 2010. Similar feeding habits of two morphs of *Munida gregaria* (Decapoda) evidence the lack of trophic polymorphism. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 45:461–470.
- Petitgas P, Reid D, Carrera P, Iglesias M, Georgakarakos S, Liorzou B, Massé J. 2001. On the relation between schools, clusters of schools, and abundance in pelagic fish stocks. *ICES J. Mar. Sci.* [Internet] 58:1150–1160. Available from: <https://academic.oup.com/icesjms/article/58/6/1150/641529>
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team. 2018. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. Available from: <https://cran.r-project.org/package=nlme>
- Piola a R, Scasso LM. 1988. Circulación en el Golfo San Matías. *Geoacta* 15:33–51.
- Pisoni JP. 2012. Los sistemas frontales y la circulación en las inmediaciones de los Golfos Norpatagónicos. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. 197p.
- Pisoni JP, Rivas AL, Piola AR. 2014a. Satellite remote sensing reveals coastal upwelling events in the San Matias Gulf-Northern Patagonia. *Remote Sens. Environ.* [Internet] 152:270–278. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.rse.2014.06.019>

- Pisoni JP, Rivas AL, Piola AR. 2014b. Satellite remote sensing reveals coastal upwelling events in the San Matías Gulf—Northern Patagonia. *Remote Sens. Environ.* [Internet] 152:270–278. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0034425714002399>
- Pitcher TJ. 1986. Functions of Shoaling Behaviour in Teleosts. En: *The Behaviour of Teleost Fishes.* Springer US. p 294–337. Available from: [https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4684-8261-4\\_12](https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4684-8261-4_12)
- Pitcher TJ, Magurran AE, Winfield IJ. 1982. Fish in larger shoals find food faster. *Behav. Ecol. Sociobiol.* [Internet] 10:149–151. Available from: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00300175>
- Pitcher TJ, Parrish JK. 1993. Functions of shoaling behaviour in teleosts. En: *Behaviour of Teleost Fishes.* Springer Netherlands. p 363–439.
- Plummer M, Best N, Cowles K, Vines K. 2006. CODA: Convergence Diagnosis and Output Analysis for MCMC. *R News* 6.
- Portier P. 1924. Sur l'application des ondes ultra-sonores aux recherches d'océanographie biologique. Conferencia. En: Paris: Société Biologique.
- Prenski LB, Angelescu V. 1993. Ecología trófica de la merluza común (*Merluccius hubbsi*) del Mar Argentino. Parte 3. Consumo anual de alimento a nivel poblacional y su relación con la explotación de las pesquerías multiespecíficas. INIDEP Doc. científico [Internet] 1:118. Available from: <https://aquadocs.org/handle/1834/2557>
- QGIS Development Team. 2016. QGIS Geographic Information System. Available from: <http://qgis.org>
- R Core Team. 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Available from: <https://www.r-project.org/>
- Ravalli C, de la Garza J, López Greco L. 2013. Distribución de los morfotipos gregaria y subrugosa de la langostilla *Munida gregaria* (Decapoda, Galatheidae) en el golfo San Jorge en la campaña de verano AE-01/2011. Integración de resultados con las campañas 2009 y 2010. *Rev. Investig. y Desarro. Pesq.* 22:29–41.
- Ravalli C, López Greco L, de la Garza J. 2010. Abundancia y distribución de los morfotipos gregaria y subrugosa de la langostilla *Munida gregaria* (decapoda, galatheidae) en el golfo san jorge. informe técnico. INIDEP. MAr del plata. 21p.
- Rayner GW. 1935. The Falkland Species of the Crustacean Genus *Munida*. *Discov. Reports*

- [Internet] 10:209–245. Available from:  
<https://books.google.com.ar/books?id=qWZntwAACAAJ>
- Redfern J V, Ferguson MC, Becker EA, Hyrenbach KD, Good C, Barlow J, Kaschner K, Baumgartner MF, Forney KA, et al. 2006. Techniques for cetacean – habitat modeling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 310:271–295.
- Reid D. 2000. Report on echo trace classification. Copenhagen. Available from: <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Report+on+Echo+Trace+Classification#0>
- Reid DG, Simmonds EJ. 1993. Image analysis techniques for the study of fish school structure from acoustic survey data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* [Internet] 50:886–893. Available from: <https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.1139/f93-102>
- Rice J. 1995. Food web theory, marine food webs, and what climate change may do to northern marine fish populations. Ottawa: Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences. 121. 561-568.
- Ringelberg J. 2010. Diel vertical migration of zooplankton in lakes and oceans: Causal explanations and adaptive significances. Springer Netherlands. 356p.
- Rivas A, Ripa P. 1989. Variación estacional de la estructura termohalina del golfo Nuevo, Argentina. *Geofísica Int.* 28:33–22.
- Rivas AL. 1989. Corrientes originadas por la acción del viento y la marea en el Golfo Nuevo. *Geoacta* 16:185–205.
- De Robertis A, Taylor K, Wilson CD, Farley E V. 2017. Abundance and distribution of Arctic cod (*Boreogadus saida*) and other pelagic fishes over the U.S. Continental Shelf of the Northern Bering and Chukchi Seas. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* [Internet] 135:51–65. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.03.002>
- Romero D, Olivero J, Brito JC, Real R. 2016. Comparison of approaches to combine species distribution models based on different sets of predictors. *Ecography (Cop.)*. 39:561–571.
- Romero MA, Dans SL, García N, Svendsen GM, González R, Crespo EA. 2012. Feeding habits of two sympatric dolphin species off North Patagonia, Argentina. *Mar. Mammal Sci.* [Internet] 28:364–377. Available from: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1748-7692.2011.00477.x>
- Romero MA, Ocampo M, Gonzalez R. 2008. Patrón temporal en la composición específica de los desembarcos de la pesquería de arrastre demersal del Golfo San Matías. *IBMP-Serie*

publicaciones 7:27–37.

Ryan PG, Closer. 2004. Quantification and Correction of a Systematic Error in Simrad ES60 Echosounders. En: ICES FAST.

Saad JF, Narvarte MA, Abrameto MA, Alder VA. 2019. Drivers of nano- and microplanktonic community structure in a Patagonian tidal flat ecosystem. *J. Plankton Res.* [Internet] 41:621–639. Available from: <https://academic.oup.com/plankt/article/41/5/621/5586932>

Sacau M, Pierce GJ, Wang J, Arkhipkin AI, Portela J, Brickle P, Santos MB, Zuur AF, Cardoso X. 2005. The spatio-temporal pattern of Argentine shortfin squid *Illex argentinus* abundance in the southwest Atlantic. *Aquat. Living Resour.* [Internet] 18:361–372. Available from: <http://www.alr-journal.org/10.1051/alr:2005039>

Sánchez R, Pájaro M, Macchi GJ. 1996. The application of the daily egg production method to the assessment of the SW Atlantic Anchovy (*Engraulis anchoita*), spawning biomass off Argentina. En: ICES C.M. Vol. H:29. . p 1–19. Available from: <http://www.sidalc.net/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=docau.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expresion=mfn=000950>

Sánchez RP, Bezzi S. 2004. Los peces marinos de interés pesquero: Caracterización biológica y evaluación del estado de explotación. En: *El mar argentino y sus recursos pesqueros*. Mar del Plata: INIDEP. p 359.

Saraceno M, Tonini MH, Williams GN, Aubone N, Olascoaga MJ, Beron-Vera FJ, Gonzalez R, Soria M, Saad JF, et al. 2020. On the Complementary Information Provided by Satellite Images, Lagrangian Drifters, and a Regional Numerical Model: a Case Study in the San Matias Gulf, Argentina. *Remote Sens. Earth Syst. Sci.* [Internet] 3:123–135. Available from: <http://link.springer.com/10.1007/s41976-020-00039-6>

Sbrocco EJ, Barber PH. 2013. MARSPEC: ocean climate layers for marine spatial ecology. *Ecology* 94.

Scalabrin C, Massé J. 1993. Acoustic detection of the spatial and temporal distribution of fish shoals in the Bay of Biscay. *Aquat. Living Resour.* 6:269–283.

Schaffler JJ, Montfrans J van, Jones CM, Orth RJ. 2013. Fish Species Distribution in Seagrass Habitats of Chesapeake Bay are Structured by Abiotic and Biotic Factors. *Mar. Coast. Fish.* [Internet] 5:114–124. Available from: <http://doi.wiley.com/10.1080/19425120.2013.804013>

- Schiavini A, Pedraza SN, Crespo EA, González R, Dans SL. 1999. Abundance of dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*) off North and Central Patagonia, Argentina, in spring and a comparison with incidental catch in fisheries. *Mar. Mammal Sci.* [Internet] 15:828–840. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1748-7692.1999.tb00845.x>
- Schiavini A, Yorio P, Gandini P, Raya Rey A, Boersma PD. 2005. LOS PINGÜINOS DE LAS COSTAS ARGENTINAS: ESTADO POBLACIONAL Y CONSERVACIÓN. *El hornero* [Internet] 20:5–23. Available from: [http://www.scielo.org.ar/scielo.php?pid=S0073-34072005000100002&script=sci\\_arttext&lng=en](http://www.scielo.org.ar/scielo.php?pid=S0073-34072005000100002&script=sci_arttext&lng=en)
- Shmueli G. 2010. To explain or to predict? *Stat. Sci.* 25.
- Siegel DA, Maritorena S, Nelson NB, Hansell DA, Lorenzi-Kayser M. 2002. Global distribution and dynamics of colored dissolved and detrital organic materials. *J. Geophys. Res. Ocean.* [Internet] 107:3228. Available from: <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1029/2001JC000965>
- Smeraldo S, Di Febbraro M, Ćirović D, Bosso L, Trbojević I, Russo D. 2017. Species distribution models as a tool to predict range expansion after reintroduction: A case study on Eurasian beavers (*Castor fiber*). *J. Nat. Conserv.* 37:12–20.
- Soberon J, Nakamura M. 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* [Internet] 106:19644–19650. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19805041>
- SonarData Pty Ltd. 2007. SonarData Echoview. Available from: <https://www.echoview.com/>
- Soria M, Bahri T, Gerlotto F. 2003. Effect of external factors (environment and survey vessel) on fish school characteristics observed by echosounder and multibeam sonar in the Mediterranean Sea. *En: Aquatic Living Resources. Vol. 16. Elsevier Masson SAS.* p 145–157.
- Stanton T, Chu D, Wiebe PH. 1996. Acoustic scattering characteristics of several zooplankton groups. *ICES J. Mar. Sci.* [Internet] 53:289–295. Available from: <https://academic.oup.com/icesjms/article-lookup/doi/10.1006/jmsc.1996.0037>
- Steffel S, Magnuson JJ, Dizon AE, Neill WH. 1976. Temperature Discrimination by Captive Free-Swimming Tuna, *Euthynnus affinis*. *Trans. Am. Fish. Soc.* 105:588–591.
- Stirling DA, Boulcott P, Scott BE, Wright PJ. 2016. Using verified species distribution models to inform the conservation of a rare marine species. *Divers. Distrib.* [Internet] 22:808–

822. Available from: <http://wileyonlinelibrary.com/journal/ddi>
- Strindberg S, Buckland ST. 2004. Zigzag survey designs in line transect sampling. *J. Agric. Biol. Environ. Stat.* 9:443–461.
- Svendsen GM, Romero MA, Williams GN, Gagliardini DA, Crespo EA, Dans SL, González RA. 2015. Environmental niche overlap between common and dusky dolphins in North Patagonia, Argentina. *PLoS One* 10:1–20.
- Svendsen JC, Skov J, Bildsoe M, Steffensen JF. 2003. Intra-school positional preference and reduced tail beat frequency in trailing positions in schooling roach under experimental conditions. *J. Fish Biol.* [Internet] 62:834–846. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.1095-8649.2003.00068.x>
- Swartzman G. 1991. Fish school formation and maintenance: a random encounter model. *Ecol. Modell.* 56:63–80.
- Swartzman G, Bertrand A, Gutiérrez M, Bertrand S, Vasquez L. 2008. The relationship of anchovy and sardine to water masses in the Peruvian Humboldt Current System from 1983 to 2005. *Prog. Oceanogr.* 79:228–237.
- Tapella F. 2002. Reproducción, crecimiento, distribución y abundancia de la langostilla *Munida subrugosa* (Anomura: Galatheidae) del Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. 158p.
- Tapella F, Lovrich GA. 2006. Morphological differences between ‘subrugosa’ and ‘gregaria’ morphs of adult *Munida* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) from the Beagle Channel, southern South America. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* [Internet] 86:1149–1155. Available from: <https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-the-marine-biological-association-of-the-united-kingdom/article/abs/morphological-differences-between-subrugosa-and-gregaria-morphs-of-adult-munida-decapoda-anomura-galatheidae-from-the-beagle-channel-southern-south-america/D978219A7355F62DFE63DBFC5DE91BE8>
- Tonini MH. 2010. Modelado Numérico del Ecosistema del los Gofos Norpatagónicos. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur. 255p.
- Tonini MH, Palma ED, Piola AR. 2013. A numerical study of gyres, thermal fronts and seasonal circulation in austral semi-enclosed gulfs. *Cont. Shelf Res.* [Internet] 65:97–110. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2013.06.011>

- Trobbiani GA, Irigoyen AJ. 2017. "Pepe": A novel low cost drifting video system for underwater survey. En: 2016 3rd IEEE/OES South American International Symposium on Oceanic Engineering, SAISOE 2016. Institute of Electrical and Electronics Engineers Inc.
- Tsagarakis K, Giannoulaki M, Pyrounaki M, Machias A. 2015. Species identification of small pelagic fish schools by means of hydroacoustics in the Eastern Mediterranean Sea. *Mediterr. Mar. Sci.* [Internet] 16:151–161. Available from: <http://dx.doi.org/10.12681/mms.799>
- Tsagarakis K, Giannoulaki M, Somarakis S, Machias A. 2012. Variability in positional, energetic and morphometric descriptors of European anchovy *Engraulis encrasicolus* schools related to patterns of diurnal vertical migration. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 446:243–258.
- Tugores P, Giannoulaki M, Iglesias M, Bonanno A, Tičina V, Leonori I, Machias A, Tsagarakis K, Díaz N, et al. 2011. Habitat suitability modelling for sardine *Sardina pilchardus* in a highly diverse ecosystem: The Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 443:181–205.
- Varisco M. 2013. Biología de *Munida gregaria* (Crustacea Anomura): bases para su aprovechamiento pesquero en el Golfo San Jorge, Argentina.
- Varisco M, Vinuesa J. 2010. Occurrence of Pelagic Juveniles of *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) (Anomura, Galatheidae) in San Jorge Gulf, Argentina. *Crustaceana* 83:1147–1151.
- Varisco M, Vinuesa JH. 2007. La alimentación de *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) (Crustacea: Anomura: Galatheidae) en fondos de pesca del Golfo San Jorge, Argentina. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 42:221–229.
- Vinuesa JH. 2005. Distribución de crustáceos decápodos y estomatópodos del golfo San Jorge, Argentina. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* [Internet] 40:7–21. Available from: [http://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0718-19572005000100002&lng=es&nrm=iso&tlng=es](http://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0718-19572005000100002&lng=es&nrm=iso&tlng=es)
- Vinuesa JH, Varisco M. 2007. Trophic ecology of the lobster krill *Munida gregaria* in San Jorge Gulf, Argentina. *Investig. Mar.* 35:25–34.
- Wang X, Zhang J, Zhao X. 2016. A post-processing method to remove interference noise from acoustic data collected from Antarctic krill fishing vessels. *CCAMLR Sci.* 23:17–30.
- Wardle CS. 1975. Limit of fish swimming speed. *Nature* 255:725–727.
- Weih's D. 1973. Hydromechanics of fish schooling [24]. *Nature* [Internet] 241:290–291. Available from: <https://www.nature.com/articles/241290a0>
- Williams BG. 1973. The Effect of the Environment On the Morphology of *Munida Gregaria*

- (Fabricius) (Decapoda, Anomura). *Crustaceana* [Internet] 24:197-210a. Available from: [https://brill.com/view/journals/cr/24/2/article-p197\\_6.xml](https://brill.com/view/journals/cr/24/2/article-p197_6.xml)
- Williams G, Sapoznik M, Ocampo-Reinaldo M, Solis M, Narvarte M, González R, Esteves JL, Gagliardini D. 2010. Comparison of AVHRR and SeaWiFS imagery with fishing activity and in situ data in San Matías Gulf, Argentina. *Int. J. Remote Sens.* 31:4531–4542.
- Williams GN. 2011. Caracterización ambiental del golfo San Matías mediante sensores remotos y parámetros oceanográficos. Relación con la distribución y abundancia de los recursos biológicos de interés pesquero. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Comahue. 272p.
- Wood SN. 2001. mgcv: GAMs and generalized ridge regression for R. *R News* 1:20–25.
- Wood SN. 2006. *Generalized additive models: an introduction with R*. Boca Raton, Florida: Chapman & Hall/CRC.
- Wurtzell K V., Baukus A, Brown CJ, Jech JM, Pershing AJ, Sherwood GD. 2016. Industry-based acoustic survey of Atlantic herring distribution and spawning dynamics in coastal Maine waters. *Fish. Res.* 178:71–81.
- Yorio P, Frere E, Gandini P, Conway W. 1999. Status and conservation of seabirds breeding in Argentina. *Bird Conserv. Int.* 9:299–314.
- Zeldis J. 1985. Ecology of *Munida gregaria* (Decapoda, Anomura) distribution and abundance, population dynamics and fisheries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 22:77–99.
- Zeldis JR, Jillett JB. 1982. Aggregation of pelagic *Munida gregaria* (Fabricius) (Decapoda, Anomura) by coastal fronts and internal waves. *J. Plankton Res.* 4:839–857.

## Apéndice

### A.1 Introducción

Una de las dificultades más notorias que hay que afrontar a la hora de estudiar la vida marina es la limitada capacidad de penetración de la luz en el agua. Como respuesta, los científicos se han valido del sonido para tal fin, ya que puede propagarse una distancia mucho mayor. La disciplina que se ocupa del estudio del sonido y sus aplicaciones en el medio acuático se conoce como hidroacústica o acústica subacuática. Dentro de la hidroacústica se distinguen dos grandes ramas: la acústica pasiva y la acústica activa. La primera de ellas consiste en utilizar hidrófonos para estudiar el campo de sonido de un cuerpo de agua. La segunda, en cambio, se vale de la emisión de pulsos de sonido (*pings*) y la posterior recepción de los ecos producidos por organismos o el fondo marino para su estudio. La implementación de la acústica activa al estudio de organismos marinos se remonta a la década de 1920 con las primeras detecciones de peces (Portier, 1924; Kimura, 1929). Desde entonces, la disciplina se ha desarrollado constantemente y su utilización se ha expandido a distintas áreas, que van desde exploraciones sísmicas hasta estimaciones de biomasa y aplicaciones en ecología.

### A.2 El sonido y su medición

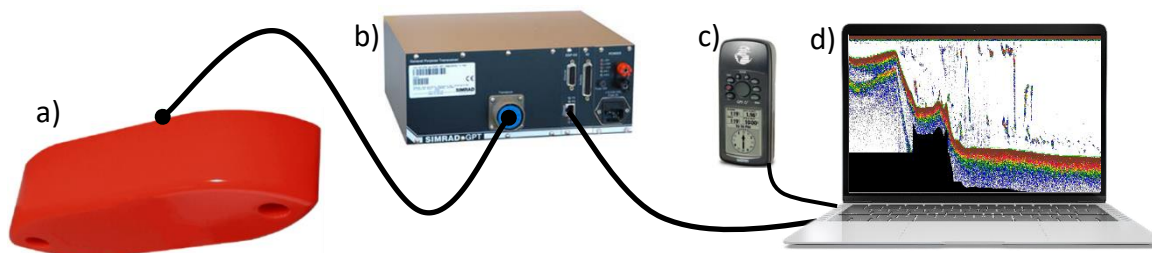
El sonido se propaga mediante compresiones y expansiones periódicas de un medio elástico, resultando en la formación de ondas de presión sinusoidal. La distancia entre dos puntos consecutivos de la misma fase de la onda se conoce como longitud de onda ( $\lambda$ ), mientras que el número de oscilaciones que se producen en un segundo se conoce como frecuencia ( $f$ ) y se expresa en Hertz. Ambas medidas están relacionadas de manera inversa según  $\lambda = c/f$ , donde  $c$  es la velocidad de propagación de la onda. Para el caso del agua, el valor típico de  $c$  es de 1500 m/s, aunque puede haber pequeñas variaciones dependiendo de la temperatura, la presión ambiental y la salinidad.

Una característica importante de las ondas sonoras es que transportan energía. La intensidad de energía acústica se define como la cantidad de energía que pasa por una unidad de tiempo y de área. Esta magnitud se mide en Watts/m<sup>2</sup> y es proporcional al cuadrado de la presión producida por la onda sonora. En la práctica, sin embargo, la intensidad sonora suele expresarse en decibeles (dB). El decibel es una medida logarítmica de la relación entre dos

intensidades:  $r_{dB} = 10\log(I_1 / I_0)$ , donde  $I_0$  es un nivel utilizado como referencia e  $I_1$  es la magnitud medida. En hidroacústica, comúnmente se utiliza como referencia un valor de presión en lugar de uno de intensidad (recuérdese que ambas magnitudes están relacionadas) cuyo valor es de 1 micropascal ( $\mu\text{Pa}$ ). Para que la medida en decibeles tenga sentido, debe especificarse a qué valor ha sido referida, por ejemplo 200 dB re 1  $\mu\text{Pa}$ . La utilización de una escala logarítmica resulta ventajosa porque un cambio de intensidad de varios ordenes de magnitud puede expresarse con un rango estrecho de decibeles.

### A.3 Ecosondas

Las ecosondas son los dispositivos más extendidos para realizar estimaciones acústicas de biomasa. Típicamente consisten de un temporizador, un transmisor, un transductor, un receptor-amplificador, y un visualizador. El temporizador es el encargado de controlar la frecuencia con la que se transmiten los pulsos de sonido y de enviarle esta señal al transmisor. Con la recepción de la señal del temporizador, el transmisor genera un impulso eléctrico de duración  $\tau$  que envía al transductor. Posteriormente, el transductor convierte la energía eléctrica en un pulso de sonido que formará el haz acústico. Este pulso se propaga por el agua hasta que se encuentra con algún blanco, por ejemplo, un pez, un cardumen o el fondo marino. Cuando esto sucede, una parte de la energía acústica se refleja de regreso al transductor. Esta energía retrodispersada es captada por el transductor, que actúa ahora como un hidrófono al convertir la señal sonora en impulsos eléctricos. El tiempo que tarda el eco en recibirse indica la distancia del blanco. Posteriormente, el receptor amplifica la señal y compensa las pérdidas debidas a la dispersión geométrica del haz de sonido y a la absorción de energía por parte del agua. Finalmente, en los sistemas modernos la información es procesada por un ordenador y mostrada en pantalla. Comúnmente, el temporizador, el receptor y el transmisor están juntos en una única unidad llamada transceptor de propósito general (Fig. A.1).



**Figura A.1.** Equipo típico utilizado durante las prospecciones acústicas. a) transductor, b) transceptor de propósito general, c) unidad de geolocalización, d) unidad de procesamiento y visualización.

#### A.4 Medidas acústicas de retrodispersión

Cuando una onda de sonido se encuentra con un pez, una parte de esa energía se refleja de vuelta al transductor. Cuando se trata de un blanco individual, una forma de medir esa energía es a partir de la sección de retrodispersión ( $\sigma_{bs}$ ). Esta medida se define en términos de la relación entre la energía acústica que incide en un blanco y la que se retrodispersa (tabla A.1). Como la intensidad disminuye con el cuadrado de la distancia, para que el cociente anterior sea constante con la profundidad debe multiplicarse por la distancia al cuadrado, por lo que  $\sigma_{bs}$  se mide en  $m^2$ . Al igual que ocurre con el resto de las medidas acústicas,  $\sigma_{bs}$  tiene un equivalente logarítmico que se mide en dB: la potencia de blanco (TS, *target strength*).

Cuando hay muchos blancos en el volumen muestreado ( $V_0$ , es decir, el volumen delimitado por el pulso de sonido en el agua) sus ecos se combinan para formar una señal continua de amplitud variable. Para estos casos, la medida básica es el coeficiente de retrodispersión volumétrica ( $s_v$ ), que se entiende como la suma de la contribución de todos los blancos por unidad de volumen muestreado (tabla A.1). El equivalente logarítmico es la fuerza de retrodispersión volumétrica ( $S_v$ ). Cuando el  $s_v$  se promedia en un rango mayor que el de  $V_0$  cubriendo varios pings, el equivalente logarítmico se conoce como fuerza de retrodispersión volumétrica media (MVBS, por sus siglas en inglés).

Otra medida comúnmente usada es el coeficiente de retrodispersión por área ( $s_a$  o ABS), que se obtiene integrando el  $s_v$  entre dos estratos de profundidad. En el sistema internacional, esta variable se mide en  $m^2$  de superficie de retrodispersión /  $m^2$  de superficie marina. Cuando el  $s_a$  se escala a una milla náutica cuadrada, la variable resultante se conoce como coeficiente de retrodispersión por milla náutica cuadrada ( $s_A$  ó NASC). Finalmente, el

equivalente logarítmico del  $s_a$  es la fuerza de retrodispersión por área ( $S_a$  ó ABS) y del  $s_A$  es la fuerza de retrodispersión por  $mn^2$  ( $S_A$ , tabla A.1).

**Tabla A.1.** Principales medidas utilizadas en hidroacústica.  $r$ : distancia del blanco;  $I_{bs}$ : intensidad de energía retrodispersada;  $I_{inc}$ : intensidad de energía incidente;  $\alpha$ : coeficiente de absorción acústica;  $V_0$ : Volumen muestreado. Las letras en minúscula representan la métrica en escala lineal y en mayúscula su equivalente logarítmico. Adaptado de Maclennan et al. (2002).

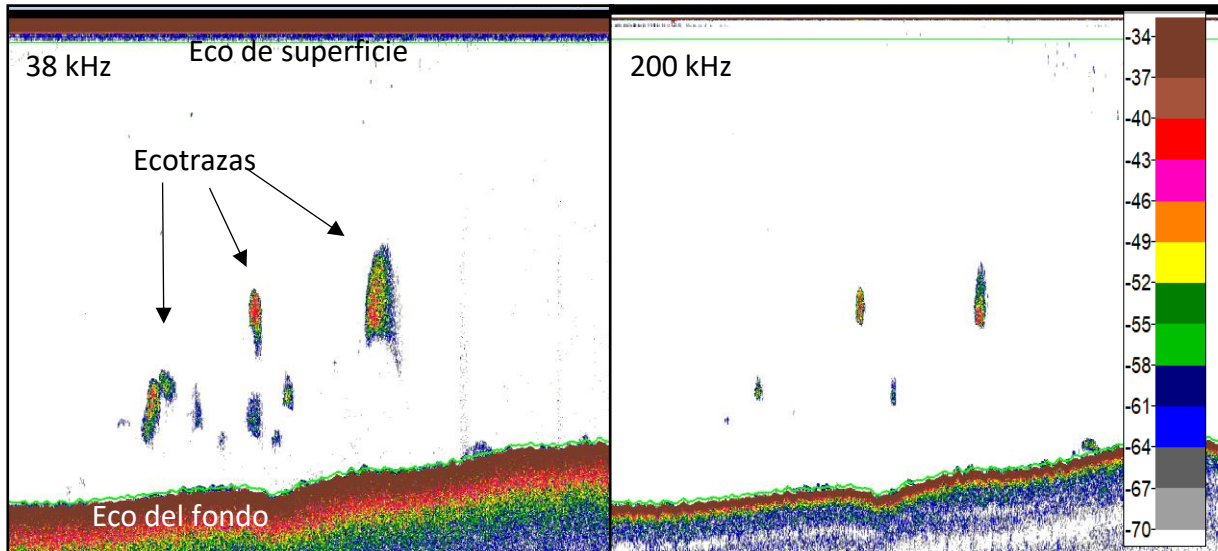
Medida	Símbolo	Ecuación definitoria	Unidades
a. Sección de retrodispersión	$\sigma_{bs}$	$r^2 I_{bs} 10^{\alpha r/10} / I_{inc}$	$m^2$
A. Potencia de blanco	TS	$10 \log_{10} (\sigma_{bs})$	dB re 1 $m^2$
b. Coeficiente de retrodispersión volumétrica	$s_v$	$\sum \sigma_{bs} / V_0$	$m^{-1}$
B. Fuerza de retrodispersión volumétrica	$S_v$	$10 \log_{10} (s_v)$	dB re 1 $m^{-1}$
c. Coeficiente de retrodispersión por área	$s_a$	$\int_{z_1}^{z_2} s_v dz$	$m^2 m^{-2}$
C. Fuerza de retrodispersión por área	$S_a$	$10 \log_{10} (s_a)$	dB re 1( $m^2 m^{-2}$ )
d. Coeficiente de retrodispersión por $mn^2$	$s_A$	$4\pi (1852)^2 s_a$	$m^2 mn^{-2}$
D. Fuerza de retrodispersión por $mn^2$	$S_A$	$10 \log_{10} (s_A)$	dB re 1( $m^2 mn^{-2}$ )

## A.5 Ecogramas

Los ecogramas son representaciones visuales de la energía acústica retrodispersada. Estas representaciones consisten de una matriz de datos donde cada columna corresponde a la información generada por un ping. En esta matriz, cada elemento constituye una muestra o *data point* que se representa en un pixel utilizando alguna escala de colores adecuada. Cuando la información es recolectada desde una plataforma móvil, el ecograma puede entenderse como un gráfico bidimensional en donde el eje de las abscisas representa la distancia recorrida y el de las ordenadas la profundidad. En los ecogramas mostrados en este trabajo, la información de cada pixel se corresponde con un valor de  $S_v$ .

En un ecograma típico pueden reconocerse varios rasgos característicos (Fig. A.2). En la parte superior se destaca una franja con altos valores de  $S_v$  producida por el pulso acústico, conocida como “eco de superficie”. En la zona inferior se destaca otra franja continua correspondiente a los ecos generados por el lecho marino. En la zona intermedia se observan

los ecos producidos por los organismos presentes en la columna de agua. Estos ecos se conocen como “ecotrazas” (también llamados “marcas” o “trazas”). Como se observa en la figura A.2, normalmente se genera un ecograma por cada frecuencia.



**Figura A.2.** Ejemplo de un ecograma visto en 38 y 200 kHz. Los colores marrón y rojo representan los ecos más fuertes y los grises y azules los más débiles. En la escala de la derecha, moverse de un color al siguiente (3 dB) implica un cambio de dos veces en términos de intensidad energética.