

Autorización para Publicar en un Repositorio de Acceso Abierto

Apellido y nombres: **ACHA, Eduardo Marcelo**

Correo electrónico: **macha@inidep.edu.ar**

AUTORIZO por la presente a la Biblioteca y Servicio de Documentación INIDEP a publicar en texto completo y bajo la modalidad Acceso Abierto, el trabajo final de Tesis/Monografía/Informe de mi autoría que se detalla, permitiendo la consulta de la misma por Internet, así como la entrega por Biblioteca de copias unitarias a los usuarios que lo soliciten con fines de investigación y estudio.


Título del trabajo: **"Estrategia reproductiva de la saraca, Brazilian menhaden, Brevoortia aurea (Pisces: Clupeidae), en el estuario del Río de la Plata."**

Año: **1999**

Título y/o grado que opta: **Tesis (Doctorado)**

Facultad: **Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales**

Fecha: **10-1-2018**

Firma: 



UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Estrategia reproductiva de la saraca, *Brevoortia aurea* (Spix y Agassiz, 1829) (Pisces: Clupeidae), en el estuario del Río de la Plata.

AUTOR: Eduardo Marcelo Acha
DIRECTOR: Ramiro Pedro Sánchez

Tesis presentada para optar al grado de
Doctor en Ciencias Biológicas

El presente trabajo de Tesis fue desarrollado en el
Instituto Nacional de investigación y Desarrollo Pesquero



-1999-

Agradecimientos

Puesto a escribir ésta, la última página de mi Tesis, me es muy grato recordar el apoyo de mis colegas y amigos. Quiero expresar mi gratitud a Carlos Lasta y Hermes Mianzan por muchas horas de charlas amenas sobre los tópicos de este trabajo, y por haberme relevado en la medida de lo posible, de toda otra tarea que no fuese la redacción de esta Tesis. Debo a Raúl Guerrero casi todo lo que sé de oceanografía física, y un esfuerzo compartido por aunar “mis” fenómenos biológicos con “sus” escenarios oceanográficos. Gustavo Macchi comparte conmigo el entusiasmo por los fenómenos reproductivos de los peces, y ha tenido la gentileza de ayudarme con aquellos aspectos en los que la histología es una herramienta tan útil. Hemos además discutido la interpretación de muchos de los resultados que presento. No puedo dejar de mencionar aquí a Carlitos Bertelo, inmejorable compañero de campañas, de quien aprendí mucho de lo atinente a la toma y manejo de muestras de plancton. Finalmente debo mencionar a Ramiro Sánchez, con quien hemos recorrido (él como docente y yo como estudiante) todas las etapas de la docencia universitaria, desde el curso de ingreso de 1979 hasta la Dirección de esta Tesis, y de este modo Ramiro es responsable de la mayor parte de mi formación académica.

A cada una de estas personas debo algo de mi formación científica, y buena parte del presente trabajo. Muchas gracias.

Marcelo Acha



Indice General

Resumen

I.Introducción	Cáp/Pág
1.Consideraciones generales y marco conceptual	I.1
2.El método comparativo	I.48
3.Principales resultados	I.49
4.Bibliografía	I.51
5.Figuras	I.59
II.Material y métodos	
1.Area de estudio	II.1
2.Información ambiental	II.2
3.Información biológica	II.4
4.Bibliografía	II.8
5.Tablas	II.10
6.Figuras	II.12
III.Caracterización ambiental del área de puesta	
1. Caracterización física del Río de la Plata y su frente marítimo	III.1
2. Productividad del sistema	III.14
3.Síntesis del Capítulo	III.16
4.Bibliografía	III.18
5.Tablas	III.22
6.Figuras	III.23
IV.Reproducción y ciclo de vida	
1. Características generales de la especie	IV.1
2.Biología reproductiva	IV.6
3.Síntesis del Capítulo	IV.23
4.Bibliografía	IV.24
5.Tablas	IV.30
6.Figuras	IV.35
V.Interpretación de la estrategia reproductiva	
1.Análisis comparativo de la estrategia reproductiva de Brevoortia aurea, con especies del género que habitan en el hemisferio norte	V.1
2. Análisis comparativo de la estrategia reproductiva de B. aurea y de E. anchoita	V.4
3. La estrategia reproductiva de B. aurea en el Río de la Plata. Comparación con otras especies del estuario	V.12
4.Conclusiones Generales	V.18
5.Epílogo	V.27
6.Bibliografía	V.28
7.Tablas	V.38
8.Figuras	V.40

Estrategia reproductiva de la saraca, *Brevoortia aurea* (Spix y Agassiz, 1829) (Pisces: Clupeidae), en el estuario del Río de la Plata.

Resumen

El Río de la Plata colecta la segunda cuenca hídrica de Sud América y vuelca sus aguas sobre la suave pendiente de la Plataforma Continental Argentina. Tal combinación de aporte hídrico y topografía da lugar a un estuario de enormes dimensiones (36°S, 56°W), con un rango salino que va desde el agua totalmente dulce, hasta el agua con salinidad típica de la plataforma continental (0-33 ups). La salinidad de superficie en este estuario presenta un patrón de distribución gobernado por los vientos y el caudal, en tanto que la salinidad de fondo aparece controlada por la batimetría. La máxima penetración río arriba del agua salada de fondo se sitúa aproximadamente entre Montevideo y Punta Piedras. En este mismo sector se manifiesta una característica sedimentológica importante, asociada a la distribución de la salinidad, que es el máximo (o frente) de turbidez del estuario. El Río de la Plata presenta una estructura vertical notable, determinada por la distribución de la salinidad que genera dos estratos de distinta densidad: uno de agua dulce en superficie, y otro de agua salobre en el fondo. Ambos estratos están separados por una marcada haloclina, donde han sido medidos altos valores del gradiente vertical de salinidad.

Brevoortia aurea se distribuye por todo el estuario, pero sus mayores concentraciones se localizan en profundidades menores que 10m, especialmente en aguas someras de la Bahía Samborombón, alrededores de Montevideo y de Punta del Este. La mayor parte de esta región está fuertemente estratificada, y los ejemplares se ubican por debajo de la haloclina en el estrato de agua con mayor salinidad. Su época reproductiva es muy prolongada, hallándose huevos en el plancton durante casi todo el año, con un período principal durante la primavera (septiembre hasta enero). *B. aurea* es un desovante múltiple con fecundidad anual indeterminada, de modo tal que cada hembra desovará en varias oportunidades dentro de una estación reproductiva. La estimación de tal frecuencia reproductiva para la primavera es de 8 días. Las estimaciones de fecundidad relativa están entre 58 y 196 ovocitos hidratados por gramo de pez (libre de ovarios), y las estimaciones de fecundidad parcial están en el rango 20 000-120 000 ovocitos, siendo el valor de fecundidad parcial para un individuo promedio (35 cm de

longitud total y 500 g de peso total libre de ovarios), de unos 55 000 ovocitos aproximadamente. El área de reproducción de esta especie en el Río de la Plata, es la más importante de la región. Sus huevos planctónicos han sido capturados en todo el estuario en un amplio rango termohalino, pero sus mayores concentraciones, y las agregaciones de hembras en actividad reproductiva, ocupan un sector estrecho en coincidencia con los frentes salinos y de turbidez, en la región que constituye el ecotono entre el río y el estuario. En aquellos sectores fuertemente estratificados del área de desove, los huevos de la especie ocupan solamente el estrato de fondo, de aguas más pesadas.

La anchoíta (*Engraulis anchoita*) presenta afinidad filogenética con la saraca, con la cual comparte el Sub Orden Clupeoidei. Su biología reproductiva está entre las mejor conocidas del Mar Argentino, y sus desoves dominan la plataforma continental lindante con el estuario del Río de la Plata. La anchoíta realiza una mayor inversión reproductiva que la saraca, pero ésta última efectúa una mayor inversión por descendiente manifiesta, en el peso de los huevos y el tamaño de las larvas que de ellos eclosionan. Es posible identificar en las áreas reproductivas de ambas especies los procesos básicos de enriquecimiento, retención larval y estabilidad de la columna de agua, característicos de las áreas de desove de peces pelágicos. No obstante, la escala espacial del área de desove de anchoíta y sus procesos oceanográficos, resulta un orden de magnitud mayor que aquella de la saraca, y ello podría dar una explicación de la diferencia en sus respectivas biomásas.

B. aurea muestra similitud con las saracas del hemisferio Norte (*B. tyrannus* y *B. patronus*) en cuanto a su morfología; talla y establecimiento de las áreas de crianza en ámbitos estuarinos. Las tres especies son desovantes parciales y poseen épocas reproductivas prolongadas, sin embargo exhiben grandes diferencias en sus tamaños poblacionales y hábitats reproductivos. Los ciclos vitales de *B. tyrannus* y *B. patronus* están caracterizados por desoves en aguas marinas y deriva larval (de hasta 100 Km), en tanto que *B. aurea* en el Río de la Plata establece su área de reproducción en aguas estuariales, desovando en el frente salino de fondo. La retención de huevos y larvas planctónicas caracteriza su ciclo vital. La misma sería el producto de la convergencia de masas de agua en el frente, y de pautas de comportamiento de las larvas, que mediante pequeños movimientos verticales aprovecharían la circulación bidireccional de la cuña salina (hacia el océano en superficie y río arriba en el fondo) logrando una retención dinámica.

El desove de huevos planctónicos dentro del estuario contrasta marcadamente con las generalidades acerca de los ciclos vitales de peces estuarinos, tal como son reportados en la literatura especializada, donde ha quedado establecido que el ciclo vital más corriente en el necton estuarino es el desove en aguas marinas adyacentes, y posterior colonización del estuario por formas post-larvales o juveniles. La exportación de huevos y larvas hacia aguas marinas adyacentes ha sido esgrimida como la principal (sino la única) explicación de la ausencia de desoves de huevos planctónicos en los estuarios. Conviene aquí destacar que además de los desoves de saraca, ha sido documentada actividad reproductiva de otras especies en el Río de la Plata, tales como corvina rubia; pescadilla real; córvalo; burriqueta y lenguados. Estas especies en la región de la Lagoa dos Patos (32° S Brasil), producen desoves marinos en cercanías de la boca del estuario al cual ingresan como juveniles, mostrando un patrón que concuerda con las generalidades arriba mencionadas.

En los últimos años ha sido aportada evidencia acerca de la reproducción de teleósteos en estuarios del sur de África y sudoeste de Australia, que conjuntamente con nuestros resultados, obligan a cuestionar el carácter universal del concepto según el cual los desoves de huevos pelágicos en estos ambientes son un suceso singular, pues existen de hecho estuarios en los cuales es posible la retención de los estadios planctónicos del ciclo vital. Los estuarios australianos y africanos referidos están caracterizados por un estrecho canal de entrada que se abre en una gran cuenca lagunar, y están sometidos a pérdidas estacionales (y a veces por períodos mayores) de su conexión con el océano. La reproducción estuarina es interpretada en ellos como una adaptación particular a tales circunstancias. El problema de la exportación de los productos del desove fuera del sistema cuando la conexión marina está abierta, sería resuelto merced al pequeño rango tidal y caudales mínimos coincidentes con la época reproductiva de la mayoría de las especies, de este modo se dan condiciones dinámicas que minimizarían la exportación de huevos pelágicos.

Ciertamente estas explicaciones no resultan aplicables al Río de la Plata, cuya característica distintiva es la enorme escala espacial. De este modo aunque la retención en el frente salino de huevos y pequeñas larvas resulte imperfecta, la longitud de la cuña salina es de tal magnitud (hasta 250 Km) que las larvas alcanzarían a desarrollarse suficientemente como para realizar movimientos verticales y aprovechar la circulación de la cuña salina.

La hipótesis *member/vagrant* (Sinclair y Iles, 1989) resulta un marco conceptual adecuado para comprender las observaciones referidas. El fenómeno de los desoves estuarinos de huevos pelágicos sería un caso particular del desove en áreas de retención larval en el océano. Las larvas en el estuario mantendrían activamente su distribución aprovechando las características dinámicas del sistema, y el frente salino de fondo constituiría un área de encuentro de los individuos maduros que desarrollarían aquí el fenómeno conocido como *homing*. La desventaja de la exportación de huevos y larvas desde el estuario hacia las aguas de la plataforma continental, reside en la dispersión de los individuos, y consecuentemente la imposibilidad de desarrollar *homing* y cerrar el ciclo vital; en términos de la hipótesis de *member/vagrant*, producción de una alta proporción de individuos errantes.

Tabla de Contenidos del Capítulo I

I.Introducción	1
1.Consideraciones generales y marco conceptual	1
1.1.Naturaleza y alcances del problema investigado.	1
1.2.Significado de la reproducción como fenómeno biológico	2
1.3.Diversidad reproductiva de los peces	4
1.4.Principales hipótesis sobre la reproducción y ontogenia inicial de peces.	5
1.4.1.Una clasificación ecológica de los peces basada en sus estilos reproductivos	5
1.4.1.1. El gremio de desovantes pelágicos:	7
1.4.2. Patrones de maduración ovárica; fecundidad y ontogenia inicial en los desovantes pelágicos	9
1.4.2.1. Frecuencia de los desoves	9
1.4.2.2. Patrón de maduración de las poblaciones oocitarias en el ovario	10
1.4.2.3. Desarrollo oocitario	11
1.4.2.4. Fecundidad	15
1.4.2.5. Ontogenia inicial de los desovantes pelágicos	15
1.4.3. El modelo de ontogenia saltatoria	17
1.4.4. Dónde, Cuándo, Cuántos?	19
1.4.4.1. La localización de los desoves en el espacio y en el tiempo	20
1.4.4.1.1. La hipótesis de Hjort del período crítico	20
1.4.4.1.2. La hipótesis match/mismatch de Cushing	21
1.4.4.1.3. La hipótesis member/vagrant de Sinclair y Iles	23
1.4.4.1.4. La hipótesis adopted/migrant de Mc Quinn	27
1.4.4.1.5. Síntesis comparativa	32
1.4.4.2. Partición del esfuerzo reproductivo	33
1.4.4.2.1. Algunos modelos teóricos	33
1.4.4.2.2. Fecundidad, y tamaño de huevos y larvas en los peces	36
1.5.Historias de vida y estrategias reproductivas.	41
1.5.1. Las historias de vida de los peces que viven en relación con estuarios.	43
2.El método comparativo	47
3.Principales resultados	48
4.Bibliografía	50
Figuras	59



I.Introducción

1.Consideraciones generales y marco conceptual

1.1.Naturaleza y alcances del problema investigado.

La diversidad única de la biosfera es el producto de la correspondencia entre las propiedades del ambiente físico y las características de las especies (Margalef, 1982). Tanto en el medio marino como en el terrestre, tal diversidad biológica encuentra una de sus manifestaciones más notables en los ciclos de vida de las especies, que tradicionalmente incluyen en su definición la mayoría (sino todo) lo que alguna vez se llamó ontogenia y reproducción (Peters, 1989); o expresado de otro modo, los patrones de crecimiento, diferenciación, almacenamiento y reproducción (Begon *et al.*, 1986). El conjunto de características reproductivas que integran esos ciclos de vida, que los individuos intentarán manifestar para dejar descendencia, constituyen la estrategia reproductiva de la especie (Wooton, 1984). Enfoques más recientes, al considerar los ciclos de vida de organismos marinos (particularmente especies de peces que constituyen vastas poblaciones, que efectúan grandes movimientos migratorios y habitan ecosistemas oceánicos y de plataforma), destacan también la importancia de la dimensión geográfica o espacial (por ejemplo Sinclair, 1988a), proponiendo que los ciclos de vida con sus diferentes grados de complejidad, pueden ser interpretados como mecanismos para la persistencia de las poblaciones dentro de un contexto geográfico, y son a la vez que un ciclo biológico un ciclo en el espacio.

Los rasgos componentes de tales estrategias son una mezcla de adaptación y de restricciones fisiológicas y filogenéticas. Sobre tal sustrato opera la selección natural, favoreciendo a las estrategias mejor adaptadas a las variadas y muchas veces conflictivas demandas del ambiente (Stearns, 1992). Por otra parte, una estrategia reproductiva no es un componente invariable del ciclo vital, sino que los patrones observados poseen una doble naturaleza: son por una parte el resultado de fuerzas evolutivas que han operado durante largo tiempo, y por otra contienen respuestas más inmediatas al ambiente en el que han estado viviendo los individuos (Begon *et al.*, 1986). Es de la mayor importancia destacar que la selección natural opera dentro de restricciones filogenéticas y alométricas, favoreciendo a la estrategia reproductiva mejor adaptada, respecto del ambiente ocupado por la especie en cuestión,

haciendo notar que ese ambiente incluye a todas las demás especies con las que la misma interacciona. Sintéticamente, las estrategias reproductivas reflejan hábitat y filogenia.

Por otra parte, los ambientes estuariales son ecosistemas de alta productividad y baja diversidad biológica. En ellos los factores bióticos y abióticos varían sobre amplios rangos, en general de manera impredecible. Estos hechos hacen que muchos de los peces que mantienen una población viable en relación con estos ambientes, posean particularidades que los distinguen de otras especies marinas. En razón de ello y pese a su baja diversidad biológica, estos ambientes ofrecen una variedad de ciclos de vida que constituyen excelentes oportunidades de estudio. El propósito de este trabajo es indagar sobre las causas que permiten a *Brevoortia aurea* el establecimiento de su hábitat reproductivo, y el mantenimiento de una población viable, en el estuario del Río de la Plata. Todo ello a partir de la descripción de su biología reproductiva; del análisis de la misma en relación con las características físicas del ambiente; y del estudio comparativo de tales resultados con algunas especies pertinentes: aquellas otras que habitan este estuario; especies co-genéricas del Hemisferio Norte; y *Engraulis anchoita*, otro clupeiforme cuyo hábitat reproductivo se yuxtapone con el de *B. aurea*. Se espera que la evidencia comparativa sugiera la formulación de nuevas hipótesis, ponga en un contexto los patrones específicos, ofrezca elementos para evaluar la respuesta de algunas estrategias reproductivas frente al impacto de la explotación comercial, y proporcione un marco general para el entendimiento del rol del estuario del Río de la Plata, en la biología de los peces de la región.

1.2. Significado de la reproducción como fenómeno biológico

La reproducción se puede definir de manera general como la expansión de la materia viviente en el espacio y en el tiempo. Las propiedades reproductoras de los primeros y muy antiguos ácidos nucleicos, se han transmitido en una sucesión ininterrumpida desde los primeros genes a todos los genes actuales, y aún hoy constituyen la base de toda la reproducción (Weisz, 1975). Los ácidos nucleicos son (junto a las proteínas) los constituyentes universales de todos los seres vivos. Estos ácidos están formados por el ensamblaje de cuatro tipos de nucleótidos, que son el equivalente lógico de un alfabeto capaz de generar la prodigiosa diversidad morfológica y fisiológica de la naturaleza. Pero es además en virtud de tal “alfabeto” que cada especie, utilizando los mismos materiales y las mismas transformaciones químicas, mantiene a través de las generaciones la norma estructural que la caracteriza y la diferencia de cualquier otra (Monod, 1993).

La importancia de la reproducción es evidente, ya que la formación de nuevas unidades vivientes hace posible la sustitución que compensa la muerte debida al desgaste natural y la muerte producida por accidente o enfermedad. En las poblaciones naturales, los nacimientos y muertes siguen leyes de probabilidad no independientes unas de otras (Margalef, 1982). La reproducción mantiene una relación dialéctica¹ con la muerte. La reproducción es un fenómeno mucho mejor comprendido que la muerte, acerca de cuyas causas no se tiene aún una idea muy clara, aunque el hecho de que en cada especie los organismos tengan una duración característica, refuerza la opinión de que el genoma sería el responsable del envejecimiento y la muerte (Blanck-Cereijido y Cereijido, 1990). Si la muerte fuera algo absolutamente negativo, sería esperable que la selección natural hubiese ido favoreciendo seres cada vez más longevos, hasta que las especies estuvieran constituidas por organismos prácticamente inmortales (Blanck-Cereijido y Cereijido, 1990), si es que no existen limitaciones fisiológicas para ello, dentro de las cuales debe operar la selección natural. Sin embargo el tiempo de vida de los organismos de diversas especies tiene un rango de cuatro órdenes de magnitud (de días a siglos) (Stearns, 1992).

Las posibles combinaciones genéticas en el seno de una especie son tantas (además de la variabilidad inducida por fenómenos epigenéticos), que en un momento dado los individuos de una población son una ínfima parte de los diversos fenotipos que se podrían producir. El número finito de individuos de una especie en un momento dado (definido por la capacidad de carga del sistema), tiene como consecuencia que sólo se pueda poner a prueba una cantidad irrisoria de “modelos” posibles. La muerte de un individuo viene entonces a finalizar un experimento evolutivo y establece la posibilidad de probar nuevos modelos. La muerte es en ese sentido, un valioso recurso de la evolución (Blanck-Cereijido y Cereijido, 1990).

Cuál es el sentido entonces de la reproducción, o mejor aún, de la categoría reproducción/muerte? En cada acto reproductivo, el organismo multicelular especializado es reducido a un gran número de células individuales no especializadas, disponibles para que la selección natural actúe sobre ellas. La epigénesis, actuando bajo las instrucciones dadas por el genoma, modela los nuevos fenotipos. El genoma es el resultado de la selección ejercida por ambientes pasados, pero el fenotipo está formado por la interacción de ese genoma con el ambiente actual. Este proceso se revela así como un mecanismo maravilloso para extender la supervivencia de las especies, manteniendo la flexibilidad y la capacidad última para el

¹ En el sentido de Hegel: la fusión de dos proposiciones contradictorias (tesis y antítesis) en una categoría

cambio, pues cada vez la ontogenia debe comenzar de nuevo, como si el diseñador retornara a la mesa de dibujo (Balon, 1983; 1984a).

1.3. Diversidad reproductiva de los peces

Resulta interesante destacar que aún cuando todos los organismos han sido presumiblemente seleccionados para maximizar su éxito reproductivo, varían enormemente en el modo en que llevan a cabo la reproducción (Pianka, 1982).

Los peces son el grupo más diverso y ancestral de vertebrados. Han permanecido en el agua, el ambiente en el cual los vertebrados comenzaron su evolución, desarrollando el mayor rango de estilos reproductivos dentro del grupo (Bruton, 1990a). En la mayoría de las especies los machos y las hembras son individuos separados. La fertilización es externa y el gran número de huevos producidos por las hembras se desarrolla y crece sin cuidado parental (Bone *et al.*, 1995; Jobling, 1995). Esta modalidad reproductiva típica está abierta sin embargo a muchas modificaciones. En algunas especies el sexo cambia en el curso de la vida (hermafroditismo sucesivo que puede ser protandria o protoginia), y en otras los individuos son hermafroditas simultáneos o sincrónicos, como en varios peces de arrecifes coralinos y otros de aguas profundas, en algunos casos incluso con autofertilización. En algunos sistemas de apareamiento los machos son territoriales, o compiten por medio de alguna forma de combate físico. Existen incluso especies que forman harenes. Muchas especies desarrollan caracteres sexuales secundarios, que pueden ser caracteres dimórficos permanentes, o pueden ser cambios morfológicos que se desarrollan antes o durante la reproducción. Es frecuente la elaboración de cortejos, que pueden involucrar señales visuales o auditivas. Muchas especies elaboran nidos para alojar y dar cuidado a los embriones. Los peces en general se reproducen varias veces en su vida (iteróparos), pero en algunos casos (como los salmones del género *Oncorhynchus* por ejemplo) se reproducen una única vez durante su período vital (semélparos).

Teniendo en consideración el ambiente en el que se desarrollará el embrión, y la fuente de su nutrición, los modos reproductivos pueden clasificarse en tres grandes grupos (Jobling, 1995):

Ovíparos: se refiere a la situación en la cual los huevos se desarrollan fuera del cuerpo de la hembra. Los peces ovíparos pueden a su vez clasificarse en ovulíparos y zigóparos. La

superior.

ovuliparidad se refiere a la condición en que del tracto reproductivo de la hembra son liberados óvulos, que son fertilizados en el ambiente externo. Consecuentemente todos los peces con fecundación externa son ovulíparos, y esto incluye a la mayoría de los teleósteos. En los zigóparos los cigotos (óvulos fertilizados) son retenidos dentro del cuerpo de la hembra por un corto período antes de ser liberados al medio. Obviamente estas especies poseen fecundación interna. Este tipo de reproducción caracteriza a todas las rayas, a algunos tiburones, y a un pequeño número de peces óseos. Independientemente de si la fertilización es interna o externa, en todos los ovíparos los nutrientes para el embrión son provistos por el vitelo del huevo.

En la mayoría de los peces con fecundación interna los huevos son retenidos y se desarrollan en el sistema reproductivo materno. La eclosión precede o coincide con la parición. El resultado es que la hembra engendra juveniles de vida libre. Estos peces pueden ser:

Ovovivíparos: en estas especies el huevo usualmente se desarrolla en el útero, donde es retenido hasta la eclosión, o algún tiempo más. La nutrición de los embriones es solo a expensas de las reservas presentes en el huevo (lecitotrofia), no reciben aportes maternos de alimento, sino solamente de oxígeno.

Vivíparos: en estas especies los huevos se desarrollan en el útero (tiburones) o en el ovario (teleósteos). La nutrición de los embriones en desarrollo es provista en parte por el vitelo del huevo, y en parte por el aporte materno de sustancias nutritivas. Esta forma de nutrición se denomina matrotrofia y es llevada a cabo en una variedad de formas, la más especializada de las cuales involucra una estructura semejante a la placenta de los mamíferos (en dos Familias de tiburones: Carcharinidae y Sphyrnidae).

1.4. Principales hipótesis sobre la reproducción y ontogenia inicial de peces.

1.4.1. Una clasificación ecológica de los peces basada en sus estilos reproductivos

Balon (1975) ha destacado la dificultad de construir una clasificación ecológica de los peces basada en la clasificación morfofilética (Linneana), debido a que las múltiples ramificaciones de la evolución han dado como resultado un número enorme de taxa morfológicamente distintos. Ello se complica además por los fenómenos de convergencia y paralelismo que entremezclan las características ecológicas y etológicas. Propone entonces

una clasificación ecológica de los peces basada en sus estilos reproductivos, aunque el propio autor advierte que sólo son conocidos los hábitos reproductivos de aproximadamente el 2% de las especies identificadas. La premisa inicial de tal clasificación, que desarrollaremos aquí con cierto detalle, es que las adaptaciones para el desove y desarrollo ontogénico inicial, reflejan no sólo los factores ecológicos esenciales durante el período embrionario, sino además los factores esenciales para todos los otros intervalos de la vida. Estas adaptaciones marcan la biología de los adultos, y definen caracteres tales como el tipo de migraciones, capacidad para invadir otros ecosistemas, y límites de distribución de las especies (Kryzhanovsky, 1949 en Balon, 1975). La clasificación propuesta por Balon (1975; 1984 a) comprende a todos los peces, tanto marinos como dulceacuícolas, y se presenta en la Tabla 1. Esta ordenación proporciona un número bajo de categorías, aunque suficientemente amplio como para contener a todas las especies conocidas, agrupando a aquellas que hacen una utilización similar de los ecosistemas independientemente de su origen filogenético, y en la cual las adaptaciones a ecosistemas similares se reflejen en caracteres etológicos, morfológicos y fisiológicos convergentes (Balon, 1975). Las secciones y sus gremios han sido dispuestos de forma tal que indican la dirección evolutiva de los detalles reproductivos. La diversidad específica en los gremios decrece gradualmente a medida que aumenta la especialización. Algunos gremios están ocupados por una sola o muy pocas especies que poseen estilos reproductivos muy particulares, como el caso de *Copeina arnoldi* que es la única especie conocida con la adaptación de depositar sus huevos fuera del agua, sobre la superficie inferior de hojas o rocas sostenidas sobre el agua. Otros ejemplos poco frecuentes son las especies del género *Amphiprion*, que construyen su nido bajo la activa protección de los tentáculos de las anémonas marinas; o peces que ocultan sus huevos en las cámaras branquiales de mejillones (*Unio*, *Anodonta*, *Cristaria*), cangrejos (*Paralithodes camtschatica*, *Lopholithodes foraminatus*), o de ascidias (*Cynothia roretzi*).

Las especies en los gremios con cuidado parental, y especialmente los portadores de sus crías, evolucionaron a partir de especies con sistemas más simples, sin cuidado parental. Deben de haber existido condiciones ecosistémicas especiales para cada una de ellas, pero además parece ser importante la existencia de suficiente tiempo geológico. La disponibilidad de tiempo evolutivo se aplica a los gremios consecutivos a lo largo de cada sección de la clasificación ecológica, tanto como a la clasificación entera. La especialización a condiciones bióticas y abióticas limitadas se refleja además en una disminución en la capacidad para

invadir nuevas áreas. Por ejemplo en los ambientes dulceacuícolas, aquellas especies “primitivas” de la sección A (Tabla 1) fueron las primeras en seguir la retirada de los hielos, los vivíparos en cambio nunca han podido dejar los biotopos muy antiguos, que les permitieron alcanzar un alto grado de especialización. Los términos “primitivo” y “complejo” son sin embargo muy conjeturales. Las adaptaciones morfofisiológicas de los sistemas reproductivos de las especies en A son tan complejas como aquellas de las especies en B o C. Las funciones de un mecanismo morfológico aislatorio (gonopodio) en C tienen una contraparte en A en los elaborados rituales que anteceden y acompañan el desove. Las adaptaciones ecomorfológicas están entrelazadas con las adaptaciones etológicas a través de todos los sistemas reproductivos, donde una no se encuentra la otra es más intensa (Balon, 1984 a).

1.4.1.1. El gremio de desovantes pelágicos:

A pesar de la gran diversidad de estilos reproductivos clasificados en la Tabla 1, la mayoría de los peces pertenecen al gremio de desovantes pelágicos: no poseen cuidado parental, liberando y dispersando gran cantidad de pequeños huevos nutricionalmente muy pobres, en el ambiente pelágico (Balon, 1984 a).

Todos los vertebrados poseen un metabolismo basado en fluidos que en términos generales, no es funcional bajo condiciones de desecación. Los embriones y otros estadios iniciales del desarrollo de los vertebrados son particularmente vulnerables a los efectos de la desecación, debido fundamentalmente a sus escasas posibilidades motrices y a los altos valores del cociente superficie/volumen. En los animales terrestres las fuerzas evolutivas han moldeado mecanismos diversos para la protección de la descendencia. Estos incluyen la cubierta relativamente impermeable de los huevos de reptiles, aves y mamíferos monotremos; y las variadas formas de desarrollo embrionario interno en mamíferos marsupiales y placentarios. Los inconvenientes de la desecación no existen (o están grandemente disminuidos) en los ambientes acuáticos, donde los animales están bañados en un fluido “vivificante” (Bruton, 1990 a). Si se considera la proporción de especies sin cuidado parental; con cuidado parental; y con portación de la cría en los distintos grupos de vertebrados, puede verse que la mayor proporción de especies sin cuidado parental está en los animales acuáticos. La principal razón de ello sería la relativa “hospitalidad” del medio externo hacia los estadios iniciales de vida en estos ambientes (Bruton, 1990 a).

Las especies del gremio de los desovantes pelágicos están mayormente relacionadas con el mar, aunque a veces sólo por su origen. En el Mar Argentino, la mayoría de las especies estudiadas pertenecen a este gremio, entre ellas *Brevoortia aurea* (saraca) objeto de esta tesis y *Engraulis anchoita* (anchoita) filogenéticamente cercana, además de otras especies que habitan el estuario del Río de la Plata como *Micropogonias furnieri* (corvina rubia); *Pogonias cromis* (corvina negra); *Macrodon ancylodon* (pescadilla real); *Anchoa marinii*; etc. Los desovantes pelágicos producen huevos en grandes cantidades, experimentando en consecuencia una alta mortalidad embrionaria y larval².

La flotabilidad casi neutra o positiva de estos huevos es el resultado de la gran cantidad de agua de baja salinidad del embrión y del vitelo (Hempel, 1979). En los desovantes pelágicos el vitelo posee un contenido de agua más alto (95% aproximadamente) que en los desovantes bentónicos (65% aproximadamente). Luego de la fertilización, la membrana vitelina se separa del corion, desarrollándose entre ambas el espacio perivitelino. La membrana del huevo ha producido sustancias coloidales ricas en polisacáridos, generadoras de alta presión osmótica, y en consecuencia de absorción de agua a través del corion hacia el espacio perivitelino hasta alcanzar un equilibrio osmótico con el medio (Hempel, 1979). Es importante notar que el agua del espacio perivitelino no contribuye a la flotabilidad del huevo. El embrión está protegido de los cambios osmóticos por la membrana vitelina, que es impermeable u osmóticamente activa (Hempel, 1979). El agua del citoplasma y el vitelo se origina a partir de los fluidos ováricos, los que dependen sólo muy levemente de la salinidad del medio. A las salinidades normales del medio marino, los huevos de los desovantes pelágicos poseen una flotabilidad bien balanceada. Los problemas de flotabilidad acontecen cuando estos peces invaden hábitats salobres, situación en la cual la diferencia en densidad entre el agua del embrión y la del hábitat se vuelve muy pequeña, es decir el empuje que genera esa diferencia puede ser insuficiente para mantener al huevo flotando; este límite se alcanza alrededor de las 10-12 ups para el bacalao y el lenguado del Báltico (Hempel, 1979).

² Si bien es universalmente reconocido el hecho que las altas fecundidades van acompañadas de altas tasas de mortalidad embrionaria, permanece en una controversia cuál de tales características es la causa y cuál es la consecuencia. Colinvaux (1983) ha expresado que : "una suposición natural que confunde incluso a algunos biólogos, es pensar que la alta fecundidad es una manera de compensar las elevadas mortalidades embrionarias y larvales. Pero el razonamiento debe plantearse a la inversa: la alta mortalidad en las fases tempranas de vida es la consecuencia del elevado número de huevos, necesariamente pequeños, nutricionalmente pobres y carentes de cuidado parental". Aunque tal afirmación puede considerarse demasiado categórica como para ser aplicada a todos los animales, en el caso de los peces desovantes pelágicos, en los cuales la sobrevivencia embrionaria y larval está fuertemente vinculada al tamaño de la cría (ver apartado 1.4.4.2.2.), este punto de vista resulta adecuado.

Los desovantes pelágicos están adaptados para desarrollarse en aguas ricas en oxígeno disuelto (Nikolsky, 1963). No existen en general órganos respiratorios especiales en el embrión, o si existen están pobremente desarrollados. Los eritrocitos aparecen tardíamente en el desarrollo, como una protección contra el envenenamiento por oxígeno, y el sistema circulatorio transporta en tanto solamente plasma. Adicionalmente, la falta de pigmentos sanguíneos, melanóforos y cromatóforos hace a los embriones y larvas menos visibles, hecho que es interpretado como protección contra los predadores. Debido en parte al bajo contenido nutricional del vitelo altamente hidratado de los desovantes pelágicos, sus huevos poseen menos plasma vegetativo que aquellos de otros gremios, lo que da su vez como resultado embriones y larvas relativamente pequeños. La pequeña talla en las etapas iniciales de la ontogenia, facilita la absorción de oxígeno a través de toda la superficie corporal, y en consecuencia la formación de las branquias está casi siempre retrasada, faltando totalmente en algunas especies las branquias y eritrocitos durante la etapa larval.

Este estilo reproductivo parece representar la condición ancestral de los peces, y coincide además con la teoría más plausible acerca del origen de los cordados. Probablemente este ha sido el estilo reproductivo de un tunicado adulto con larva ciliada tipo auricularia, la que por *paedomorfosis* eliminó la etapa de adulto sésil de alimentación por medio de lofóforos, para convertirse en un pez con desoves pelágicos (Garstang, 1894; 1928 en Balon, 1984 a). Este gremio consecuentemente permaneció como el estilo más apropiado para el ambiente marino.

1.4.2. Patrones de maduración ovárica; fecundidad y ontogenia inicial en los desovantes pelágicos

1.4.2.1. Frecuencia de los desoves

En términos de la frecuencia con que se producen los desoves, los peces exhiben el espectro completo de estrategias (McEvoy y Mc Evoy, 1992): un desove único en la vida del individuo (especies semélparas), desoves una vez al año durante muchos años (desovantes totales), desove de varias camadas discretas cada año (desovantes múltiples), desoves continuos a lo largo de toda la vida reproductiva del pez y existen incluso especies que se reproducen a intervalos de dos o tres años (McEvoy y Mc Evoy, 1992; Tyler y Sumpter, 1996).

En los desovantes totales, la duración del período reproductivo puede estimarse a partir del estudio de la variación temporal del índice gonadosomático (IGS= [peso gonadal/peso total libre de ovarios]x 100). Sin embargo en los desovantes múltiples, el IGS no parece ser un indicador fiel del grado de maduración del pez y solo el análisis histológico provee una evaluación precisa del mismo, permitiendo distinguir entre peces en un estadio de desove intermedio de aquellos en postdesove (Rinchar y Kestemont, 1996). Además de ello, el IGS subestima grandemente la inversión reproductiva de los desovantes múltiples, debido a que los oocitos se desarrollan en camadas y son liberados a lo largo de un período extenso (Wilk *et al.*, 1990).

1.4.2.2. Patrón de maduración de las poblaciones oocitarias en el ovario

La clasificación de la modalidad reproductiva en función de la frecuencia de los desoves dista mucho de ser absoluta, y dentro de una misma categoría existe un margen amplio de variación. No obstante, puede señalarse que en términos generales la frecuencia de los desoves depende del patrón de desarrollo de las poblaciones oocitarias (Rinchar y Kestemont, 1996). En la mayoría de los peces la maduración del ovario ha sido clasificada como sincrónica o asincrónica (Tyler y Sumpter, 1996). En los ovuladores sincrónicos existen, en un momento dado, una población de oocitos primarios a partir de la cual se reclutan los elementos celulares a las fases más avanzadas, y un grupo de oocitos más grandes, desarrollándose “sincrónicamente” y que constituyen el efectivo o camada que será desovado en la próxima estación reproductiva. En los desovantes sincrónicos la puesta puede ser un evento único en la vida del pez, o un evento anual. En los desovantes u ovuladores asincrónicos, los oocitos listos para ser fecundados se reclutan de una población heterogénea de oocitos en desarrollo, para ser subsecuentemente ovulados en varias camadas a lo largo de cada estación reproductiva (Scott, 1987 en Tyler y Sumpter, 1996). Debe recordarse que los términos desovantes sincrónicos y asincrónicos describen dos extremos de un continuo, que en los teleósteos muestra una variedad de situaciones intermedias (McEvoy y Mc Evoy, 1992; Tyler y Sumpter, 1996), por ejemplo las especies denominadas de sincronización por grupos (*group synchronous*, véase Kjesbu *et al.*, 1991; McEvoy y Mc Evoy, 1992 ; Rinchar y Kestemont, 1996), que incluye a muchas especies de peces marinos de importancia comercial. En estos casos se observan en el ovario oocitos en diferentes grados de desarrollo pero el desove no es un evento continuo sino que se produce por camadas, dentro de las cuales los oocitos han madurado sincrónicamente. Las especies dentro de este grupo exhiben también variaciones, tanto en el número de camadas

oocitarias que pueden ser distinguidas en un ovario, como en el grado de sincronía o uniformidad del desarrollo oocitario (Rinchard y Kestemont, 1996).

Dentro de los desovantes asincrónicos, los desovantes múltiples (denominados también desovantes parciales, seriales, o heterócronos (McEvoy y McEvoy, 1992)), pueden a su vez presentar patrones determinados o indeterminados de desarrollo oocitario. En el primer caso, la distribución de tallas de los oocitos antes de efectuarse el desove, muestra una separación entre los oocitos que están en vitelogénesis y aquellos previtelogénicos. No hay en estos peces evidencia de nueva vitelogénesis durante el desove (Kjesbu *et al.*, 1991). Los desovantes múltiples con fecundidad indeterminada, muestran en cambio una distribución de tallas oocitarias continua. En ellos, oocitos previtelogénicos se reclutan continuamente a lo largo del período reproductivo (Hunter *et al.*, 1985).

1.4.2.3. Desarrollo oocitario

Conforme se acerca el momento del desove, los elementos celulares dentro del ovario de los teleósteos van cumpliendo distintas etapas conducentes a su maduración. En todos los teleósteos estudiados hasta la fecha los oocitos experimentan el mismo patrón básico de crecimiento (Tyler y Sumpter, 1996). En las etapas iniciales de desarrollo oocitario, tiene lugar la replicación del ADN, el apareamiento de los cromosomas homólogos seguidos por un engrosamiento y acortamiento de los mismos. Estos cromosomas se separan poco antes del prolongado período de crecimiento citoplasmático, caracterizado por la acumulación de una gran reserva de vitelo (vitelogénesis). Finalmente una señal hormonal reanuda la meiosis, el núcleo se divide y los cromosomas entran en la primer metafase meiótica. Subsecuentemente, si son fertilizados, efectúan la segunda división meiótica (Tyler y Sumpter, 1996).

En todos los vertebrados las células germinales se originan durante los primeros estadios embriológicos, a partir de células primordiales que no se dividen. En la mayoría de los vertebrados la proliferación de esas células germinales produce en los ovarios del embrión o la larva, una población de oogonias que alcanza un número bien definido y que es especie-específico. Estas oogonias entran posteriormente en oogénesis o degeneran, a menudo antes de que la hembra adulta alcance la madurez sexual y se vuelva reproductivamente activa. En estos casos, el número finito de oogonias puede ser un factor limitante de la longevidad reproductiva de la especie (Tyler y Sumpter, 1996). En los teleósteos (y anfibios), a diferencia del resto de los vertebrados, las oogonias presentes en el ovario del adulto mantienen su capacidad de dividirse y pueden continuar efectuando meiosis para formar oocitos durante toda la vida del

animal (Tokarz, 1978), de este modo, en los teleósteos no hay límite para el número de oocitos que un ovario puede producir (Tyler y Sumpter, 1996).

Las oogonias se desarrollan en el epitelio germinal del ovario, a partir de células sexuales primordiales y se desarrollan en pequeños oocitos que se ven al microscopio óptico transparentes y nucleados. Estos oocitos están rodeados por tres estratos tisulares, que desde afuera hacia adentro son una capa de pequeñas células epiteliales, la teca, y la membrana granulosa. El oocito (todos aquellos componentes que formarán el huevo) y estos tres estratos tisulares forman en conjunto el folículo ovárico (Tyler y Sumpter, 1996) (Figura 1.1). Las etapas iniciales de crecimiento del oocito se caracterizan por una intensa síntesis de ARN. Además de ello, durante la fase de crecimiento primario, se desarrolla una envoltura vitelina acelular alrededor del mismo que continúa diferenciándose y aumentando en complejidad durante el resto del período de crecimiento oocitario. Este estrato es a menudo denominado *zona radiata*, *zona pellucida* o envoltura coriónica vitelina (Tyler y Sumpter, 1996) y es la que formará finalmente la cubierta externa del huevo, denominada corion. A medida que el oocito crece, la zona radiada acelular se espesa e invagina, desarrollándose una serie compleja de finísimos canales a través de los cuales se produce, por pinocitosis, el intercambio de materia entre la sangre y la superficie del oocito. El mismo se encuentra entonces envuelto por estratos de células granulosas (secretoras de esteroides) y tecales (involucradas en la vitelogénesis). Estos estratos están a su vez rodeados por una superficie epitelial y tejido conectivo.

En algunas especies como *Oncorhynchus mykiss*, *Brachydanio rerio* y *Fundulus heteroclitus* (ver Tyler y Sumpter, 1996) ha sido descrita una etapa denominada de los alvéolos o vesículas corticales. Estas son las primeras estructuras citoplasmáticas dentro del oocito detectables con microscopía óptica (Tyler y Sumpter, 1996). Estas vesículas contienen compuestos proteicos de alto peso molecular. Al final de esta fase ocupan casi completamente el citoplasma, luego a medida que progresa la vitelogénesis los alvéolos corticales gradualmente resultan desplazados hacia la periferia de la célula, y en el momento de la fertilización liberan su contenido en el espacio perivitelino. Este contenido produce el endurecimiento de la membrana vitelina y sirve para prevenir la polispermia. A menudo, durante el estadio de los alvéolos corticales aparecen cuerpos lipídicos, y pueden continuar acumulándose durante el resto del período de crecimiento.

La vitelogénesis es el evento responsable de la mayor parte del enorme crecimiento de los oocitos (Tyler *et al.*, 1991). Sin embargo, en las especies que producen huevos pelágicos la

vitelogenesis da cuenta de un porcentaje menor del aumento final de tamaño del oocito (11% a 40%), en comparación con aquellas especies que desovan huevos bentónicos. Ello es así porque en los desovantes pelágicos existe una etapa final de captación intensiva de agua por parte del oocito, que produce un gran aumento de su volumen (Hempel, 1979).

La duración de la vitelogenesis depende en gran medida del patrón madurativo del ovario. Por ejemplo en varios salmónidos los oocitos están en la fase vitelogénica durante 9 meses o más, en cambio en especies que desovan por camadas los oocitos completan su desarrollo vitelogénico en un período mucho menor (varias semanas) (Tyler y Sumpter, 1996). La vitelogenesis es el período durante el cual se capturan, procesan y empaquetan las proteínas extraováricas en el interior del oocito. En la mayoría de los peces estudiados el principal (sino el único) precursor de las proteínas del vitelo es la vitelogenina, un precursor originado en el hígado y presente en el plasma sanguíneo (Tyler *et al.*, 1991; Tyler y Sumpter, 1996). Existirían además un número importante de compuestos necesarios para la producción de un huevo viable, que son transportados hacia el ovario y selectivamente capturados durante la vitelogenesis, pero que no parecen contribuir de modo significativo al aumento del volumen del oocito. Los principales grupos de proteínas encontrados en los oocitos vitelogénicos son dos: las lipoproteínas (denominada lipovitelinas) y las fosfoproteínas. En conjunto estas proteínas constituyen la fuente de materia y energía para el desarrollo inicial del embrión. En la mayoría de los telósteos las proteínas del vitelo están en un estado fluido y se acumulan en el interior de vesículas (aunque en algunos peces y anfibios lo hace en forma cristalina). En algunos casos estas vesículas mantienen su integridad durante todo el desarrollo, y en otros se fusionan periféricamente conformando una masa continua de vitelo más o menos fluido. Avanzada la vitelogenesis, el oocito se vuelve opaco y amarillento en virtud de su contenido en vitelo. En el momento de la ovulación el núcleo celular migra desde el centro a la periferia conjuntamente con el plasma que lo rodea, mientras que el vitelo se concentra en el hemisferio opuesto. Finalmente, algunas horas antes de ser liberado el oocito incorpora gran cantidad de agua (fase de hidratación) volviéndose nuevamente transparente, pero ahora con un volumen mucho mayor (Hempel, 1979). La hidratación es la fase final del desarrollo oocitario. Si bien esta fase es muy importante en los peces que desovan huevos pelágicos, dando cuenta de la mayor parte del aumento volumétrico del oocito, en otras especies la hidratación resulta inconspicua (Tyler y Sumpter, 1996). El gradiente osmótico necesario para la incorporación de agua parece generarse en la proteólisis secundaria de las proteínas del vitelo. La presencia de oocitos

hidratados en el ovario es fácilmente detectable en forma macroscópica, y constituye un indicio seguro de que el individuo efectuará un desove en las próximas horas.

Una vez producida la liberación de los oocitos, pueden identificarse al microscopio los folículos post-ovulatorios en el ovario, que son estructuras de forma irregular formadas por las células foliculares y el tejido conectivo subyacente (teca folicular). Estas estructuras muestran una degradación más o menos rápida que varía en función de la temperatura y de la especie. A partir de trabajo experimental los folículos post-ovulatorios pueden ser confiablemente datados (Hunter y Goldberg, 1980), para luego estimar la frecuencia reproductiva de una población de peces que posee desoves múltiples: asumiendo que la proporción de hembras que desovan en un momento dado de la estación reproductiva se mantiene más o menos constante, se estima el tiempo promedio que transcurre entre dos desoves sucesivos de un individuo en ese momento (Hunter y Goldberg, 1980).

En muchos vertebrados puede producirse una degeneración del oocito (denominada atresia) en cualquier etapa de su desarrollo. Cuando los oocitos entran en el estadio de los alvéolos corticales y durante el desarrollo subsecuente, las atresias no parecen jugar un rol significativo en afectar la fecundidad de un ovario normal, y su ocurrencia es principalmente el resultado de *stress* ambiental. Por otra parte, el conocimiento acerca de las atresias durante las etapas anteriores de desarrollo oocitario es casi inexistente (Tyler y Sumpter, 1996).

En los peces teleósteos, el huevo es el producto final del crecimiento y desarrollo oocitario, un proceso que puede tomar un año o más. Luego de la ovulación, no existe prácticamente ninguna entrada de nutrientes al oocito, sólo ha sido reportado el ingreso de agua y algunos compuestos químicos simples (Hempel, 1979). Por esta razón, todo el contenido del huevo, genético y nutritivo, se incorpora durante la fase oocitaria dentro del ovario. En todos los teleósteos los oocitos parecen desarrollar el mismo patrón básico de crecimiento, independientemente de su estrategia reproductiva (Brooks *et al.*, 1997). La calidad de los huevos de los peces es altamente variable, los factores que la afectan están determinados por las propiedades intrínsecas del propio oocito, y del ambiente en el cual son fertilizados y subsecuentemente incubados (pH; temperatura y salinidad del agua). La dieta de las hembras (principalmente el contenido en lípidos de las mismas) ha recibido la mayor atención con respecto a sus efectos sobre la calidad de los huevos, en razón de que los nutrientes incorporados por el oocito, y su procesamiento durante el crecimiento y maduración, son factores clave que afectan la calidad (Brooks *et al.*, 1997). La fisiología y condición hormonal

de los padres, que afectan a su vez la incorporación de compuestos químicos al oocito, incluyendo hormonas, parecerían tener también efecto sobre la calidad de los huevos (por ejemplo, el *stress* de los padres tiene efectos deletéreos sobre los huevos) (Brooks *et al.*, 1997).

1.4.2.4. Fecundidad

En términos generales, la fecundidad de un pez se define como el número de oocitos en desarrollo en el ovario justo antes de la puesta (Bagenal, 1973). Sin embargo bajo el término fecundidad se engloban diferentes conceptos. Puede referirse al número de oocitos maduros que producirá una hembra en una estación reproductiva, o en un año (fecundidad absoluta). A veces el término es empleado para designar al número de oocitos que producirá una hembra en el tiempo promedio de vida, esta fecundidad es siempre un número mucho menor que el número original de pequeños oocitos, la mayoría de los cuales son reabsorbidos en etapas intermedias, o nunca maduran (Hempel, 1979). La fecundidad relativa (por ejemplo Kjesbu *et al.*, 1991) se refiere al número de huevos producidos por gramo de pez libre de ovarios. La fecundidad en cualquiera de sus acepciones varía grandemente de especie en especie, y aún entre razas de una misma especie. Este parámetro depende en gran medida del tamaño y edad de los individuos, y de su condición nutricional (Nikolsky, 1963). Aunque conceptualmente sencillos, los tipos de fecundidad mencionados requieren un trabajo cuidadoso para su estimación, debido a los procesos de reabsorción oocitaria (atresias), a la existencia de oocitos que nunca madurarán, y a la dificultad de conocer cuáles oocitos madurarán en el transcurso de la estación reproductiva para el caso de los desovantes múltiples con fecundidad indeterminada. En estos casos, la estimación más confiable es la fecundidad parcial (por ejemplo Macchi *et al.*, 1996; Macchi, 1998), consistente en el recuento de los oocitos hidratados que indican la inminencia del desove, previa diagnosis histológica para descartar aquellos ovarios con presencia de folículos post-ovulatorios, indicativos de que ya ha sido desovada una parte del efectivo oocitario maduro.

1.4.2.5. Ontogenia inicial de los desovantes pelágicos

La mayoría de los peces marinos, independientemente de sus afinidades sistemáticas; hábitos demersales o pelágicos; distribución oceánica o costera, tropical o polar, ponen huevos pelágicos que son fertilizados externamente y flotan individualmente cerca de la superficie del mar (Kendall *et al.*, 1984). Es decir pertenecen al gremio reproductivo de los desovantes pelágicos. Todos estos huevos son transparentes y generalmente esféricos (aunque en algunas especies como *Engraulis anchoita* son oblongos), y su tamaño se encuentra entre 0,7 y 1,5 mm

en la mayoría de los casos. El huevo más pequeño de teleósteo es de 0.12 mm de diámetro (Miller, 1984), de modo que puede asumirse que 0.1 mm es aproximadamente el diámetro mínimo compatible con el grado de organización de los vertebrados que producen larvas de vida libre (Wootton, 1994). Los huevos poseen en su parte externa una membrana (corion) resistente, que consta de un doble estrato perforado por finos poros. La superficie externa del corion es casi siempre lisa, pero existen huevos con una superficie coriónica regularmente esculpida. En un huevo recién fertilizado pueden reconocerse tres zonas: 1. La masa esférica de vitelo que normalmente aparece homogénea, pero que en algunas especies está periférica o totalmente segmentada. 2. Las gotas oleosas encontradas en muchas especies, que pueden ser o bien una sola gota grande situada en el vitelo en el sector opuesto al núcleo, o muchas gotas pequeñas distribuidas en grupos, o más o menos uniformemente. El vitelo está rodeado por una delgada película protoplasmática, denominado periblasto, en un espesamiento lentiforme del cual se halla alojado el núcleo celular. 3. En la mayoría de las especies el vitelo llena casi completamente el espacio disponible, dejando un estrecho espacio perivitelino. En unas pocas especies sin embargo, el espacio perivitelino es amplio. En ciertas especies el vitelo, la gota oleosa, y más tarde el embrión, pueden presentar pigmentos negros y/o verde-amarillentos.

Tanto en los peces marinos como en los dulceacuícolas la gota oleosa forma un órgano hidrostático adicional efectivo en las fases posteriores del desarrollo. En lugar o además de la gota oleosa las especies marinas tienen un *sinus* especial en la parte anterior de la aleta dorsal, dentro del cual penetra gradualmente el agua a medida que el vitelo es absorbido durante el crecimiento. Algunas larvas desarrollan apéndices temporarios para aumentar su cociente superficie/volumen y alcanzar una flotabilidad neutra. En algunos casos existe absorción de agua en la membrana del huevo, la cual se expande como una sustancia gelatinosa dejando un estrecho espacio perivitelino (Balon, 1975). Esta masa gelatinosa forma un velo compacto que flota a la deriva como una balsa en la cual están contenidos los huevos (en el Mar Argentino este tipo de huevo ha sido reportado para el escorpénido *Helicolenus dactylopterus lahillei* por Sánchez y Acha (1988)).

A partir de los huevos de los desovantes pelágicos eclosionan larvas relativamente poco desarrolladas, fisiológicamente inmaduras, que nadan débilmente y que dependen enteramente de sus reservas de vitelo para la nutrición, hasta tanto sus sistemas sensorial, circulatorio, muscular y digestivo se vuelven funcionales y las larvas comienzan a alimentarse de otros organismos del plancton (Kendall *et al.*, 1984; Brooks *et al.*, 1997). En estas larvas recién

eclosionadas, el saco vitelino resulta una característica conspicua ubicada en la parte ventral anterior del cuerpo, y que a menudo ocupa casi la mitad de su longitud total. En aquellas especies que poseen un tiempo de desarrollo corto, en el momento de la eclosión los ojos no están pigmentados, la boca no es funcional y el ano se encuentra todavía cerrado. La aleta embrionaria rodea casi completamente a la larva, desde las parte posterior de la cabeza hasta la parte posterior del saco vitelino. Esta aleta a diferencia de las aletas definitivas, no posee radios (Russell, 1976).

A medida que el desarrollo avanza los ojos completan su pigmentación y la boca y el ano se vuelven funcionales. En tanto, el saco vitelino y la gota oleosa son consumidos gradualmente. Cuando estas reservas han sido completamente consumidas todos los órganos necesarios para la búsqueda; captura; ingestión y digestión del alimento deben ser funcionales. La disponibilidad de alimento adecuado en ese momento se vuelve entonces un factor crítico. En el momento de la eclosión los filamentos branquiales no están completamente desarrollados y la respiración se efectúa por vía cutánea. La aleta embrionaria puede intervenir también en la respiración en caso de poseer irrigación sanguínea.

El extremo de la notocorda o urostilo es recto y sobre su parte ventral se desarrolla un espesamiento triangular que constituye el rudimento de los elementos hipurales. A medida que prosigue el desarrollo, el urostilo se curva hacia arriba, los elementos hipurales se definen y a partir de ellos se desarrollan los primeros radios de la aleta caudal.

En los primeros estadios larvales aparece usualmente un patrón de pigmentación que es característico de la especie. Este patrón generalmente persiste hasta que la larva alcanza los caracteres merísticos del adulto, después de lo cual la pigmentación se vuelve más difusa o el individuo comienza a volverse de color plateado. De ese modo finaliza la etapa larval, el individuo es capaz de una natación activa y su vida planctónica está terminada. Estos individuos juveniles tienen la apariencia de pequeños adultos. En algunas especies permanecen en el ambiente pelágico y adquieren la conducta de formar cardúmenes, en otras especies comienzan inmediatamente su etapa de vida bentónica migrando a los fondos o hacia las aguas costeras.

1.4.3. El modelo de ontogenia saltatoria

La hipótesis de una ontogenia saltatoria fue aplicada por primera vez en el caso de los peces por autores rusos durante la década de 1950, y fue reformulada por Balon (1984 b; 1985). Básicamente esta propuesta establece que la ontogenia es una secuencia de cambios relativamente rápidos en forma y función, separados por una prolongada acumulación y canalización de estructuras complejas, que se desarrollan a diferentes tasas, y que hacen posible el próximo y rápido cambio. Todo ello en oposición al punto de vista tradicional, en que la ontogenia de los peces es vista como un proceso continuo de acumulación de pequeños cambios inconspicuos. La visión saltatoria de la ontogenia obliga en consecuencia a la búsqueda de límites funcionales a lo largo de tal proceso, en lugar de considerar “estadios normales” arbitrariamente seleccionados para representar la secuencia del desarrollo. Balon (1984 b) propone un modelo de historia de vida que cuenta con etapas de crecimiento y morfogénesis cuantitativa, separadas por umbrales durante los cuales se producen rápidos cambios cualitativos en la relación entre el organismo y su ambiente. Para ello las estructuras que en conjunto forman un sistema (o un órgano) alinean sus tasas de desarrollo para volverse simultáneamente funcionales e iniciar rápidamente una nueva función vital, tal como fotorespuesta, cambio de sustrato, o nutrición. La trascendencia de los umbrales varía con la cantidad de coincidencias estructurales y de cambios de funciones, es decir con su significado adaptativo o para el desarrollo. El modelo de la ontogenia saltatoria es un sistema de intervalos jerárquicos (períodos, fases y etapas). La ontogenia completa consta de cuatro o cinco períodos: embrión, larva (a menudo inexistente), juvenil, adulto y senescente. Los umbrales que separan los períodos son más categóricos que aquellos que separan los intervalos más cortos de la ontogenia, las etapas. Son en consecuencia más fáciles de distinguir y de mayor significación, representan eventos verdaderamente decisivos de la ontogenia.

La ontogenia comienza con la activación del óvulo. La activación es un evento instantáneo dentro del proceso de fertilización, y su significado es la eliminación de los impedimentos para el desarrollo del huevo, sucediéndose cambios rápidos e irreversibles (crecimiento del cono de fertilización, reacción cortical, formación del espacio perivitelino, diferenciación bipolar, y la fusión de los pronúcleos del macho y de la hembra) (Balon, 1984 b). El umbral que señala la finalización del período embrionario es el comienzo de la alimentación exógena (en el sentido de ingestión oral y digestión intestinal). Muy a menudo se considera la eclosión (o la parición en el caso de los vivíparos) como la finalización del

período embrionario. Sin embargo estos procesos suelen estar afectados por muchos factores externos al embrión, estando a menudo desacoplados del desarrollo. En los ovíparos la eclosión se refiere simplemente al proceso por el cual el embrión emerge de la envoltura provista por el huevo. En contraste, el pasaje a la alimentación exógena es uno de los umbrales decisivos y de valor máximo para la supervivencia.

La larva es una forma vegetativa transitoria, que a menudo ocupa un nicho enteramente distinto al de la forma definitiva, y equipada con numerosos órganos temporarios (vasos respiratorios en las aletas, los opérculos, varias espinas, pliegues y apéndices filamentosos) y una forma corporal distinta. El período larval puede ser muy prolongado (como en el caso de las anguilas) sin embargo, a medida que los estilos reproductivos se fueron especializando y fue en aumento la provisión endógena de energía en el huevo y el cuidado parental, el período larval fue truncado y finalmente eliminado (Balon, 1984 a). La metamorfosis es un proceso que incluye una remodelación íntegra de una forma vegetativa altamente adaptada, a una forma sexual también altamente adaptada, capaz de reproducirse. En los desovantes pelágicos la metamorfosis es un proceso evidente y Balon (1984 b) ha ejemplificado la metamorfosis de los peces con una de las saracas del hemisferio Norte, *Brevoortia tyrannus* (Figura 1.2). Mientras que las larvas requieren tal remodelación completa para reemplazar los órganos temporarios por estructuras definitivas, en otros casos la provisión de gran cantidad de energía endógena le permite al embrión producir órganos permanentes directamente, sin la necesidad de remodelar estructuras larvales. La idea que todos los peces poseen larvas (y por ende metamorfosis), es un sesgo producido porque los peces mejor conocidos a este respecto son aquellas especies marinas de valor comercial, que en su mayoría pertenecen al gremio de los desovantes pelágicos (Balon, 1984 b). En muchos peces sin embargo los embriones se desarrollan directamente en juveniles, con la posesión de todas las características típicas del adulto. Puede existir a lo sumo un estado intermedio con alimentación mixta y algunos órganos temporarios, como en los salmones, denominado alevino (Balon, 1984 b). No obstante ello, y como ya se dijo, en el océano la mayoría de los peces pertenecen al gremio de los desovantes pelágicos, caracterizado por la posesión de larvas y metamorfosis.

1.4.4. *Dónde, Cuándo, Cuántos?*

El significado adaptativo de los patrones reproductivos de plantas y de animales ha recibido un interés creciente en los últimos años. El estudio de los peces ha contribuido singularmente a este tópico, habida cuenta de la amplia variedad de sus estilos reproductivos. La implicancia del conocimiento de tales patrones en la predicción de la manera en que una especie de pez responderá a la explotación pesquera o a la acuicultura, ha alentado este tipo de estudios desde fines del pasado siglo.

Los organismos son seleccionados de manera tal de llevar al máximo su éxito reproductivo, y en consecuencia su grado de adaptación, haciendo uso de diferentes opciones vitales ante un ambiente constantemente en cambio, con el cual entonces coevolucionan. La ejecución de tales opciones resulta sin embargo claramente limitada por ciertas “reglas del juego”, tales como restricciones fisiológicas, físicas, genéticas y evolutivas, que determinan el rango de opciones que pueden ellos adoptar (Bruton, 1990 *b*; Fleming, 1997). El éxito adaptativo es una función de la estrategia reproductiva que adopta el organismo, incluyendo dónde y cuándo reproducirse, y de qué manera fraccionar la energía, la materia y el tiempo destinado a la reproducción (Fleming, 1997).

1.4.4.1. La localización de los desoves en el espacio y en el tiempo

1.4.4.1.1. *La hipótesis de Hjort del período crítico*

Las variaciones naturales de la abundancia de los *stocks* de peces comerciales ha sido (y continúa siendo), uno de los tópicos principales de la biología pesquera. A comienzos de este siglo, y tratando de dilucidar las causas de las variaciones en la abundancia de la pesquería del arenque del Mar del Norte, el biólogo noruego Johannes Hjort observó que tal pesquería estaba compuesta por distintas clases anuales, representadas en proporciones muy diferentes, es decir había clases anuales numerosas y clases anuales pobres. Propuso entonces que la abundancia de una clase anual estaría determinada en un estadio muy temprano de la ontogenia, y que esa “potencia numérica” de la clase anual continuaba aproximadamente en la misma relación respecto de las otras clases anuales, a través de toda la vida de los individuos (Hjort, 1914). La cría artificial de huevos de peces, había demostrado por aquel entonces que el número de individuos decrece rápidamente a partir del momento en que las larvas consumen el vitelo y deben comenzar la alimentación exógena. Hjort conjeturó que lo mismo debía ocurrir en la Naturaleza, e imaginó la existencia de mortalidades masivas de larvas en ese momento del desarrollo. Es así que la suerte de una clase anual tendría que ver con el

ajuste temporal entre el momento del desove y el *bloom* de fitoplancton en aquellos mares templados, origen del alimento para las larvas. El origen de una clase anual numerosa requeriría la eclosión de los huevos de forma contemporánea con el desarrollo de “tipos especiales de plantas” o *nauplii* que las larvas necesitarán para alimentarse (Hjort, 1914; 1926). Hjort incorporó además la oceanografía en una hipótesis complementaria, sugiriendo que las corrientes oceánicas podrían reducir la supervivencia larval al transportar los huevos y larvas fuera de las áreas favorables para su alimentación, no obstante dio a este aspecto una importancia muy secundaria. En el “concepto de Hjort del período crítico” (May, 1974), resulta especialmente interesante que la cantidad de huevos desovados es un factor insuficiente en sí mismo para determinar la abundancia de la clase anual.

Uno de los supuestos principales de Hjort fue que las larvas en primera alimentación son extremadamente sensibles a la privación de alimento (y enfatizó su importancia en el establecimiento de la abundancia de las clases anuales). Posteriormente, Blaxter y Hempel (1963) reportaron que las larvas de arenque mantenidas en acuario sin ser alimentadas, se debilitan progresivamente y alcanzan gradualmente un punto a partir del cual no mostrarán conductas alimentarias aún en presencia de alimento. Debido a que no es esperable una recuperación una vez alcanzado este punto, los autores han dado en llamarlo “punto de no retorno”. Presentaron valores del punto de no retorno para larvas de arenque, que van desde 5 a 9 días luego de la absorción del vitelo, para el arenque de Kiel a 12°C y para el arenque de Noruega a 8°C, respectivamente. Según los mismos autores, el punto de no retorno se correlaciona positivamente con el tamaño del huevo y la cantidad de vitelo presente en el embrión. Trabajos posteriores (reseñados en May, 1974), muestran amplia variación interespecífica a este respecto, e incluso la existencia de especies que parecen no tener un punto de no retorno, en el sentido de que la mortalidad avanza a medida que transcurre el tiempo de la privación de alimento, pero toda vez que queden algunas larvas vivas, si son alimentadas nuevamente ingieren alimento en un alto porcentaje y muestran recuperación. Sin embargo, si bien resulta poco probable que un único mecanismo explique en todos los casos la supervivencia larval, considerando conjuntamente la evidencia de laboratorio y de campo, es aparente que en muchos casos la disponibilidad de alimento en el momento de la absorción del vitelo puede (y de hecho lo hace) afectar la sobrevivencia larval, tal como Hjort conjeturó (May, 1974).

1.4.4.1.2. La hipótesis match/mismatch de Cushing

Cushing (1975) tomó las ideas de Hjort y analizó además los ciclos de producción primaria y secundaria en el océano, concluyendo que los ciclos de vida de algunos peces están adaptados a la forma del ciclo de producción³, puesto que los peces de mares tropicales y templados parecen desovar de modo tal de obtener el mejor aprovechamiento del alimento disponible para sus larvas (Figura 1.3). Comprobó que el momento del desove se mantiene relativamente fijo en tanto que el momento del pico de producción resulta altamente variable. Como consecuencia de ello, la magnitud del reclutamiento estaría ligada al grado de acople o no de la producción de larvas con su alimento. Un acople perfecto y un desacople absoluto son igualmente improbables, pero pueden dar cuenta de la existencia de clases anuales extraordinariamente abundantes o pobres (Cushing, 1990). Este concepto ha sido llamado hipótesis del *match/mismatch* (Cushing, 1975; 1990).

Esta hipótesis intenta explicar además algunas cuestiones espaciales del fenómeno reproductivo. Harden-Jones (1968) había esquematizado con un triángulo el circuito migratorio de los peces en su ciclo vital, que realizarían un movimiento desde el área de desove al área de crianza, desde allí hasta la zona de alimentación, y desde ésta nuevamente hasta el área de desove (Figura 1.4). Basado en tales ideas y en las observaciones de campo disponibles, Cushing (1975) comprobó que los desoves (en aguas templadas al menos) tienen tendencia a una localización fija, muy precisa en tiempo y espacio. Las larvas derivarían luego desde ellas hacia las áreas de crianza a merced de un sistema regular de corrientes. Esta deriva larval es de gran importancia biológica por dos aspectos: por un lado brinda una base geográfica para el *stock*, cuya estabilidad se mantiene debido a que los individuos del mismo retornan cada año al mismo lugar de desove. Por el otro, es un período durante el cual tiene lugar mucha de la regulación poblacional, pues debe tenerse en claro que el acople propuesto es entre la producción de larvas y el ciclo de producción en el área de deriva. De esta manera Cushing incorpora la dimensión espacial al problema de la reproducción, es decir, no sólo se pregunta cómo se establece el momento del desove sino además cómo se sitúa el área de puesta.

Su conclusión es que los *stocks* de peces de altas o medias latitudes, desovan en lugares más o menos fijos dentro de un sistema de corrientes. El aislamiento reproductivo entre los *stocks* se

³ Un precedente de esta idea puede encontrarse en Nikolsky (1963).

mantiene merced al circuito migratorio, cuya base es la deriva larval (que sería la parte pasiva de ese circuito, ver Figura 1.4) que provee de ese modo una base geográfica al *stock*.

Aunque casi todos los elementos de la hipótesis del *match/mismatch* están en la formulación original de Hjort, ésta se extiende también a los estadios larvales sucesivos al momento de la primera alimentación. *Match/mismatch* posee un mayor poder explicativo que la hipótesis del “período crítico”, proponiendo un mecanismo para el establecimiento no sólo del momento de la reproducción sino también de su localización.

1.4.4.1.3. La hipótesis *member/vagrant* de Sinclair y Iles

En la hipótesis de Cushing, los aspectos espaciales (geográficos) se encuentran siempre supeditados a los procesos de cadena trófica. Ello está en acuerdo con los supuestos de Hjort, que definieron el marco conceptual de las investigaciones sobre reproducción durante más de 70 años. Sin embargo, admitiendo que tanto los procesos vinculados con la cadena trófica como los procesos oceanográficos tienen influencia en la mortalidad larval, y en consecuencia en el reclutamiento, Sinclair y Iles (1989) objetan la supremacía en todos los casos de los procesos de cadena trófica sobre los oceanográficos, planteando que existe un continuo entre la dominancia de los procesos oceanográficos y la dominancia de los procesos de cadena trófica, para poblaciones caracterizadas por diferentes ciclos de vida. Según estos autores, las especies marinas con ciclos de vida complejos están influenciadas principalmente por las restricciones del ambiente físico. O dicho de otra manera, los procesos oceanográficos son suficientes para dar cuenta de la abundancia absoluta de estas poblaciones y de su variabilidad en el reclutamiento. Las especies con ciclos de vida complejos son aquellas con huevos, larvas y juveniles, que en el caso de los peces marinos corresponden a la mayoría de las especies (el gremio de los desovantes pelágicos). Este cambio en el énfasis desde los procesos de cadena trófica hacia los procesos oceanográficos como fuente de variabilidad en el reclutamiento, es una de las conclusiones de una aguda propuesta acerca de la regulación de las poblaciones y de la especiación en el océano, denominada hipótesis *member/vagrant* (Sinclair y Iles, 1989), que desarrollaremos aquí con cierto detalle en sus aspectos atinentes al fenómeno de la reproducción.

Existen cuatro aspectos que son relevantes para la cuestión de la regulación de la abundancia de las poblaciones de peces (Figura 1.5):

- el patrón espacial, que es la distribución geográfica de poblaciones autosustentables de la misma especie.
- la riqueza poblacional, que es el número de poblaciones de una especie dada.
- la abundancia absoluta, que entre poblaciones de la misma especie puede diferir en varios órdenes de magnitud.
- la variabilidad temporal, que en particular ha recibido considerable atención en la literatura sobre pesquerías, en atención a su impacto económico sobre la industria pesquera, y es el principal aspecto tratado por *match/mismatch*.

Los dos primeros son atributos específicos en tanto que los dos últimos lo son poblacionales (Sinclair y Iles, 1988; 1989).

A partir del análisis comparativo surge que el grado de riqueza poblacional de una especie se define en virtud de los estadios ontogénicos iniciales y su relación con características de la oceanografía (o geografía) física bien definidas: ríos; estuarios; bahías; características de la circulación inducida por mareas; bancos; sistemas de corrientes costeras; principales corrientes oceánicas; giros de escala oceánica. Cuando dentro del rango de distribución geográfica de una especie existen muchas de tales estructuras oceanográficas, a las cuales pueda adaptarse etológicamente la fase larvaria para lograr retención, la especie será rica en poblaciones (Sinclair y Iles, 1988; 1989).

Hipótesis como *match/mismatch* que involucran deriva larval, incluyen generalmente el concepto que las larvas son transportadas pasivamente por las corrientes residuales, desde el lugar del desove hasta el área de cría donde se metamorfosean. Por retención larval se entiende en cambio que las larvas mantienen activamente distribuciones discretas en lugares geográficos relativamente fijos. No se infiere que las larvas son retenidas pasivamente debido a las características de la circulación en el área de distribución de las larvas, sino debido a una activa respuesta etológica al régimen físico (Sinclair y Tremblay, 1984), que incluye a menudo migraciones verticales entre estratos de agua con diferentes direcciones, cuya resultante es un desplazamiento de una magnitud mucho menor que la predicha a partir de las corrientes residuales de superficie (Sinclair y Iles, 1988). La evolución de la reproducción sexual en organismos marinos introdujo una nueva presión de selección, y de ese modo el principal desafío para la persistencia poblacional se volvió no solo la supervivencia del individuo hasta su madurez, sino además la habilidad de encontrar una pareja con un genoma similar en ese preciso momento. En el altamente dispersivo ambiente oceánico, la chance de

encuentro de otro individuo con material genético similar disminuye monotónicamente para las pequeñas formas planctónicas, a partir del momento de su nacimiento. Claramente, cualquier conducta tendiente a mejorar la retención de los individuos de una población en un sitio relativamente fijo y en proximidad del área de reproducción (aumentando de ese modo la probabilidad de encuentro sexual), sería altamente seleccionada. Las ventajas de la reproducción sexual implican entonces restricciones en cuanto a la autonomía del individuo en el espacio geográfico.

La distribución espacial discreta de los estadios ontogénicos iniciales, y la habilidad de los adultos para desovar cada temporada en el sitio donde ellos mismos nacieron (*homing*), definirá entonces la riqueza específica. En ciertas especies anádromas como el salmón del Atlántico, la estructura de sus poblaciones está definida en relación al número de ríos que fluyen hacia el Atlántico Norte. El *homing* a ríos específicos ha sido convincentemente demostrado, las fases ontogénicas iniciales se completan dentro de tales ríos (estos estadios ontogénicos son retenidos dentro del río por una interacción entre la conducta característica de la especie y la geografía particular del río), y por último existe una intensa mezcla entre poblaciones durante las fases juveniles y adultas, en que los individuos salen de los ríos y habitan el ambiente marino. En contraste con el salmón del Atlántico, el ciclo vital de la anguila europea posee como área de retención de sus huevos y larvas el giro del Atlántico Norte, existiendo obviamente un sólo escenario de tales dimensiones dentro del área de distribución de esta especie. En consecuencia, esta anguila que desova cerca del Mar de los Sargazos y cuyas larvas atraviesan el Atlántico hasta los ríos de las costas de Europa, posee una sola población, aunque los adultos estén aislados en una multitud de ríos. Los ciclos de vida del salmón del Atlántico y de la anguila europea son imágenes especulares, y para ambas especies la riqueza poblacional está generada por la distribución discreta de sus estadios larvales. Hay una mezcla intensa entre poblaciones en la fase adulta del salmón, y aislamiento de porciones de una población panmítica en la fase adulta de la anguila. Ambos ciclos vitales son extremos de un continuo en riqueza poblacional, definida en las fases ontogénicas iniciales.

Debe considerarse además que cada especie interactúa con su geografía física en forma distinta. Aunque muchas de ellas comparten un área de distribución, la diferencia interespecífica observada en la riqueza poblacional, aún poseyendo requerimientos similares

para los estadios embrionarios y larvales, sugiere que deben existir diferencias muy sutiles en la conducta de las larvas que permiten a una especie ser más rica que otra en poblaciones.

La hipótesis *member/vagrant* comprende tres afirmaciones:

- la riqueza y el patrón poblacional son función del número y localización de los escenarios geográficos (dentro del área de distribución específica) en los cuales es posible cerrar el ciclo vital.
- la abundancia absoluta de cada población está de acuerdo con el tamaño del área geográfica en la cual es posible el cierre del ciclo vital.
- la variabilidad temporal es función de las pérdidas intergeneracionales de individuos (especímenes errantes y mortalidad) del área distribucional apropiada, la que asegurará la pertenencia a una población dada.

La hipótesis enfatiza que en los océanos, la pertenencia a una población requiere estar en el lugar adecuado durante las varias fases del ciclo vital. Ello implica que los animales pueden perderse respecto de su población, volviéndose en consecuencia individuos errantes (Figura 1.6). En cada etapa del ciclo vital existen oportunidades de pérdida. El área donde es posible una reproducción exitosa está limitada geográficamente, y la reproducción en otros lugares (por ejemplo a lo largo de la línea central de la Figura 1.6) no permitiría a la progenie el reclutamiento a la población. Tal como ya se ha presentado, la evolución de algunas historias de vida muestra una tendencia hacia la simplificación y acortamiento del ciclo vital, que involucra la internalización de uno o más estadios ontogénicos iniciales, o el cuidado y/o transporte de los mismos. Este proceso reduce el costo de la autonomía de los individuos en el espacio, que lleva aparejado el modo sexual de reproducción. De ello se desprende que las restricciones de la oceanografía física del ambiente, y en consecuencia la magnitud relativa de individuos errantes, resultan atenuadas en el caso de poblaciones de especies con ciclos vitales condensados.

Las pérdidas de individuos de una población pueden deberse a procesos “espaciales” o “energéticos”. Los procesos energéticos (Sinclair y Iles, 1989) incluyen la predación, enfermedad e inanición, y todas sus interacciones. En la hipótesis *member/vagrant* la proporción de pérdidas totales debida a procesos espaciales es mucho más alta que la correspondiente a procesos energéticos, en el caso de una especie marina con ciclo de vida complejo. Y además la densodependencia en las pérdidas debidas a los procesos espaciales puede ser suficiente para regular la abundancia absoluta y la variabilidad temporal de las

poblaciones. Ello no implicaría sin embargo que las limitaciones del alimento, la predación o las enfermedades constituyan un elemento de suma importancia en los océanos, sino que no serían imprescindibles para la regulación de las poblaciones.

Los procesos energéticos y los espaciales pueden estar involucrados en aspectos separados de la evolución. Los primeros conducen a adaptaciones relacionadas con restricciones energéticas (lo que se denomina selección por la cadena trófica), en tanto que los espaciales son generados por la demanda de entrecruzamiento que enfrentan los animales de reproducción sexual, dando como resultado eventos relacionales (los individuos son errantes o son miembros de la población). Ello se denomina selección del ciclo de vida, y no implica necesariamente la muerte del individuo al momento de volverse errante. En el contexto de esta hipótesis, los escenarios oceanográficos ocasionan aislamiento reproductivo entre las poblaciones de una especie por ofrecer distintas oportunidades para cerrar el ciclo de vida, sin generar barreras geográficas.

1.4.4.1.4. *La hipótesis adopted/migrant de Mc Quinn*

Member/vagrant fue desarrollada inicialmente para el arenque del Atlántico Norte (seguramente la especie de pez mejor conocida) y luego generalizada para otros peces y organismos marinos (véase Sinclair, 1988). Sin embargo, la hipótesis es inconsistente con varias observaciones sobre la biología del arenque. En particular, *member/vagrant* conduce al concepto de poblaciones discretas, aisladas, entre las cuales el flujo génico es nulo. Las fuerzas evolutivas operarían en contra del acoplamiento entre miembros de una población dada e individuos errantes debido a la reducción adaptativa que experimentan los híbridos, tal como propone la hipótesis de reparación genética (Bernstein *et al.*, 1985; en Sinclair, 1988). No obstante muchos autores han citado evidencias contrarias al concepto de poblaciones aisladas para el arenque (recopiladas en Smith y Jamieson, 1986), tales como individuos que han cambiado su estación reproductiva (a partir de estudios morfológicos de sus otolitos); proporciones considerables de individuos errantes (a partir de estudios de marcación); falta de diferenciación genética entre poblaciones, y el establecimiento de poblaciones nuevas. El concepto opuesto al de poblaciones aisladas fue desarrollado proponiendo que las poblaciones de arenque expanden y contraen su rango geográfico en respuesta a las presiones del ambiente y pesqueras, y que en escalas de tiempo evolutivas, ciertamente la estructura de poblaciones locales no muestra continuidad. Es decir que las poblaciones de arenque son divisiones

meramente transitorias de la especie, existiendo un considerable flujo génico entre tales unidades, que existen en un balance dinámico (Smith y Jamieson, 1986). Debe señalarse a su vez que esta concepción *quasi* panmítica de la especie no puede a su vez explicar la persistencia espacial y temporal de las poblaciones desovantes, ni el mantenimiento de diferencias morfológicas y merísticas entre ellas⁴. Mc Quinn (1997) propone entonces una nueva hipótesis (*adopted/migrant*) capaz de unificar estos enfoques antagónicos bajo el concepto de metapoblación.

La estructura poblacional de muchas especies puede ser considerada como un arreglo de poblaciones locales ligadas por grados variables de flujo génico. Este es el concepto de metapoblación, según el cual los individuos migrantes no son sólo una parte integral de la estructura, sino que resultan además necesarios para la persistencia y expansión de las metapoblaciones. Ello difiere profundamente de la noción de Sinclair respecto de los individuos errantes (*vagrants*), en la cual estos individuos están evolutivamente perdidos al no contribuir con su genoma a las generaciones futuras. Estos individuos son el resultado innegable de imperfecciones en el *homing*. La existencia de individuos desencaminados es un fenómeno reconocido en la dinámica poblacional de peces, aún en especies como el salmón, capaces de una altísima precisión en el *homing* al sitio natal. La importancia de tales individuos migrantes bajo el concepto de metapoblación, es que son los fundadores de todas las poblaciones locales (Mc Quinn, 1997). Sin embargo, como los individuos migrantes abandonan su población, no pueden ser favorecidos por las fuerzas evolutivas a un nivel poblacional, y en consecuencia la ventaja adaptativa de tales individuos se halla al nivel de la metapoblación. La existencia de este tipo de individuos desviados puede ser vista como una estrategia alternativa, en equilibrio dinámico con el *homing*, el cual es sin duda la estrategia dominante. La migración sería favorecida para la colonización, pero desalentada a medida que la población se establece. Puede considerarse además que los individuos migrantes serían relativamente usuales en ambientes inestables, como una táctica para repartir el riesgo reproductivo (Mc Quinn, 1997).

Sinclair (1988) ha argumentado que la conducta de *homing* en los peces permite la persistencia de las poblaciones y asegura el cierre del ciclo vital, es así que la tendencia en el arenque a experimentar *homing* con una alta precisión, sustenta fuertemente la afirmación de la existencia de poblaciones discretas. Este principio de filopatría es central para el concepto

⁴ La existencia de diferencias morfológicas y merísticas (es decir fenotípicas) es un hecho consistentemente

de poblaciones discretas. Se asume en estos casos que los mecanismos que aseguran el *homing* al área de desove natal involucran un sentido interno de dirección (una especie de mapa o brújula), genéticamente controlado. Independientemente de los detalles de este proceso, se asume que es endógeno, teniendo en cuenta que el contacto entre la larva y el ámbito de su nacimiento es transitorio. Aunque los datos provenientes de estudios de marcación en el arenque dan como resultado una gran precisión de los adultos en el *homing*, es importante diferenciar entre *homing* natal (filopatría) y *homing* iterativo (Mc Quinn, 1997). Tales estudios de marcación demuestran que los adultos retornan repetidamente al mismo sitio a desovar, sin embargo no indican necesariamente que esa sea su área reproductiva natal. El exámen de las tasas de *homing* de los juveniles, que es una medida más apropiada de la filopatría, muestra que la proporción de individuos perdidos (errantes) aumenta significativamente respecto de los adultos. Es entonces posible que los arenques desarrollen un *homing* iterativo, es decir vuelvan repetidamente a desovar al sitio en el cual se reprodujeron por primera vez, sea éste o no su lugar de nacimiento. Mc Quinn (1997) propone un mecanismo general para el establecimiento del área reproductiva en el caso de los individuos que maduran por primera vez. Señala que los juveniles que están listos para realizar su primer viaje anual, resultan inducidos por los adultos que han finalizado su temporada reproductiva y están dispuestos en consecuencia para migrar. Los juveniles dejan de ese modo el área de crianza para comenzar por primera vez su viaje migratorio, en acuerdo con el esquema clásico de Harden-Jones (Figura 1.4). En este momento los reclutas son sexualmente inmaduros y etológicamente inexpertos, e inician su migración anual con cardúmenes de adultos⁵ que combinan individuos de poblaciones diferentes (sean tanto poblaciones que se reproducen en diferentes áreas geográficas, como en la misma área pero en distintos momentos del año). Es esta la oportunidad en que los reclutas ajustarán su actividad reproductiva a los miembros de una u otra población (Mc Quinn, 1997).

Cabe así preguntarse, si la progenie de una población no se recluta necesariamente a su población parental, cómo se establece y mantiene la afinidad poblacional? El punto de vista ortodoxo es que los peces poseen una habilidad innata de quedar “impresionados” por su

demostrado para la especie, sin embargo no ha sido probada la existencia de diferencias genéticas.

⁵ Conviene recordar que esta hipótesis ha sido desarrollada para el arenque, que es un pez planctófago y que en consecuencia no exhibe canibalismo sobre los juveniles. En otras especies en cambio, la segregación espacial entre adultos y juveniles es interpretada como una conducta tendiente a minimizar este fenómeno (por ejemplo Helfman *et al.*, 1997 pág. 417), y estos casos no podrían encuadrarse en esta hipótesis tal como ha sido presentada.

lugar de nacimiento (*imprinting*) (Cury, 1994). De ese modo adquieren durante las etapas iniciales de su vida un “conocimiento” de las características físicas de su lugar de nacimiento, y ello les permitirá colocar a su progenie en un ambiente geográficamente similar al que ellos mismos experimentaron en el comienzo de su vida. Los individuos inexpertos que desovan por primera vez, luego de migrar a menudo distancias considerables desde las áreas de alimentación donde pasaron el invierno, deben entonces hallar y reconocer el sitio natal para completar su ciclo vital dentro de su población nativa. Esto se corresponde con el bien establecido modelo del salmón, conviene preguntarse sin embargo si es el caso general (Mc Quinn, 1997).

Desde un punto de vista práctico, para las especies que habitan ecosistemas relativamente inestables no sería ventajoso depender exclusivamente de un control innato, y por ende rígido, de la conducta de *homing*. En cambio, una respuesta condicionada a los patrones ambientales, tiene la ventaja adaptativa de poder ajustarse a las condiciones ecológicas más rápidamente que las adaptaciones genéticas. Estos controles compensatorios permitirían flexibilidad en la selección del sitio de desove, en acuerdo con la experiencia y el éxito adaptativo de las poblaciones sobre escalas ecológicas de tiempo. La forma más comúnmente considerada de aprendizaje en el contexto del *homing* de los peces, con la casi exclusión de todas las otras formas, es la impresión (*imprinting*), que es un aprendizaje restringido a un período muy breve que da como resultado la fijación, más o menos irreversible, de una conducta. Sin embargo la impresión puede no ser la forma dominante de aprendizaje en peces marinos. Dodson (1988, en Mc Quinn, 1977) categoriza al aprendizaje de los peces en impresión y aprendizaje espacial. Este último se refiere a la percepción de secuencias y relaciones espaciales. Los individuos establecen un área familiar dentro de la cual son capaces de encontrar el camino entre un punto y otro, lo cual implica el desarrollo de una memoria espacial de su territorio, que puede ampliarse con migraciones exploratorias. Es importante aclarar que todas estas ideas no implican la inexistencia de elementos innatos involucrados en las migraciones y reconocimiento del sitio natal. El instinto juega un rol en el aprendizaje controlando qué cosas particulares han de ser aprendidas y de qué modo particular. Los peces pueden tener un instinto muy fuerte para migrar (y aún de migrar en una dirección preferencial), sin embargo deben aprender de los individuos que ya han desovado antes, más viejos y experimentados, cómo encontrar las áreas de alimentación, a las cuales nunca han visto, y finalmente encontrar el camino hasta una área de reproducción adecuada.

La idea de que el genoma regula el aprendizaje a través de los instintos unifica las dos categorías de Dodson: la impresión y el aprendizaje espacial.

Las características de la historia de vida determinarán si es más ventajoso adquirir una conducta particular por medio del fenómeno de impresión o por medio de un aprendizaje espacial socialmente transmitido. En peces iteróparos, con poblaciones compuestas por diversas clases anuales y que habitan ambientes relativamente inestables, el aprendizaje espacial resultaría más ventajoso. La impresión será favorecida en especies semélparas, es decir animales que no tienen oportunidad de repetir experiencias, y esta estrategia es favorecida en ambientes comparativamente estables. En las especies marinas las larvas son liberadas en un ambiente relativamente impredecible y son retenidas por sistemas hidrográficos relativamente débiles⁶ en los cuales las pérdidas de larvas pueden ser considerables. En estas especies iteróparas, con una estructura etaria múltiple, la transmisión social (o tradición) provee la oportunidad de aprender los ciclos migratorios y la localización de los sitios de desove.

La hipótesis *adopted/migrant* propone que las poblaciones locales de arenque, las cuales se establecieron a partir de la dispersión desde poblaciones existentes (colonización), se perpetúan en el espacio geográfico por medio de la transmisión social de los patrones migratorios y de *homing* por parte de los adultos hacia los juveniles reclutas, en el año que antecede a su maduración sexual. La integridad de tales poblaciones es mantenida por el aislamiento etológico de los adultos, a través del *homing* iterativo a las áreas de desove tradicionales. La tendencia a la dispersión es más acentuada en los reclutas, y disminuye a medida que el animal envejece y repite los patrones migratorios y de desove tradicionales.

Adopted/migrant no significa sin embargo que la pertenencia a una población dada se establezca al azar. Los cardúmenes de juveniles no experimentados tenderán a asociarse con los adultos dentro de su territorio familiar, y entonces sincronizarán su ciclo de maduración con el de los adultos de su población nativa, aunque esto no es un imperativo. La mayoría de los individuos desovarán finalmente en su área de reproducción natal, debido a las fuerzas hidrodinámicas a las que están sometidas las larvas y a la formación de cardúmenes a partir de la etapa juvenil.

⁶ En este punto hay una divergencia importante con la visión de Sinclair y Iles (1989), quienes consideran que los sistemas hidrográficos capaces de servir como áreas de desove son geográficamente estables, y en ellos las larvas son capaces de lograr, mediante adaptaciones conductuales, una retención efectiva.

Esta es una hipótesis recientemente presentada y no ha sido aún enriquecida con el aporte de la crítica de la comunidad científica. En particular no se ha investigado su grado de generalidad más allá del caso del arenque, para el que fue en principio desarrollada.

1.4.4.1.5. Síntesis comparativa

El desarrollo de las hipótesis sobre la localización espacio-temporal de las actividades reproductivas de los peces, ha experimentado un aumento de complejidad, desde las ideas comparativamente sencillas de Hjort hasta los conceptos de mayor elaboración presentados por Sinclair y Iles (1989), y por Mc Quinn (1997). Ello ha incrementado el poder explicativo de las hipótesis, que aunque concebidas principalmente para especies sin cuidado parental, desovantes en substratos abiertos (Tabla 1), ofrecen un marco conceptual más amplio donde interpretar las diferentes historias de vida de este grupo de organismos.

Resulta evidente en el desarrollo histórico de estas ideas, la importancia creciente de las características oceanográficas y/o los rasgos geográficos, en las explicaciones acerca del establecimiento de las áreas reproductivas, postulándose incluso que para las especies con ciclos de vida complejos, los procesos espaciales por sí solos resultan capaces de dar cuenta de la abundancia absoluta de las poblaciones y de su variabilidad temporal. En el caso de los peces con ciclos vitales simplificados, es decir con grados diversos de cuidado parental e internalización de la progenie, resultan predominantes los procesos de cadena trófica (alimentación, predación). Estas especies son minoritarias en el medio marino.

Los conceptos que han progresado con mayor énfasis como elementos de estas hipótesis, han sido aquellos vinculados con la etología de los peces, y particularmente el concepto de *homing*. En la hipótesis *match/mismatch* no está explícitamente desarrollado. Sin embargo, si las áreas de reproducción están asociadas a un sistema regular de corrientes que transportará a las larvas hasta las áreas de cría, se desprende necesariamente un retorno al área de reproducción originaria luego de alcanzada la madurez sexual, de otro modo no podría postularse (como hace Cushing) que la deriva larval constituye la base geográfica del *stock*. En *member/vagrant* en cambio, el *homing* es un concepto explícito, que junto con la retención larval, juega un rol central en el establecimiento de los atributos poblacionales. Aunque no se describen los detalles de este proceso, queda asumido que es de naturaleza endógena, genéticamente controlado. La hipótesis más comúnmente considerada en el caso del *homing* de los peces es la impresión (*imprinting*), que es un aprendizaje restringido a un lapso muy

breve de la ontogenia inicial, que produce la fijación irreversible de una conducta. Mc Quinn en *adopted/migrant* cuestiona que el *imprinting* sea un fenómeno generalizado en los peces. Destaca la inconveniencia de un control rígido de la conducta de *homing* en especies que habitan ecosistemas inestables, y considera evolutivamente más apto el aprendizaje espacial socialmente transmitido, dada su capacidad de ajustarse a las condiciones ecológicas más rápidamente que las adaptaciones genéticas. Postula además que la adquisición de la conducta de *homing* por medio del *imprinting* o por el aprendizaje social corresponde a dos estrategias alternativas favorecidas por las características diversas de las historias de vida.

Las concepciones diversas acerca del fenómeno del *homing* dan como resultado conclusiones diferentes respecto del grado de vinculación genética entre las poblaciones. Cushing, que no emplea explícitamente el concepto de *homing*, da una idea poco precisa del asunto. No habla de poblaciones sino de *stocks*, a los que considera discretos en virtud de las diferentes áreas de deriva larval. En la hipótesis de Sinclair y Iles el *homing* concebido como proceso endógeno de base genética produce poblaciones discretas, autosustentables y sin flujo génico entre ellas. Mc Quinn en cambio, destaca que el caso más general en los peces marinos es el *homing* iterativo, sustentado en el aprendizaje geográfico socialmente transmitido. Ello ocasiona a veces individuos que se desvían de su población natal y adoptan una nueva población. Estos individuos, aunque numéricamente poco significativos resultan de la mayor importancia en el establecimiento de nuevas poblaciones; en la recolonización de hábitats; y en el mantenimiento del flujo genético, resumidamente en el mantenimiento de las metapoblaciones.

La estructura lógica de las hipótesis *match/mismatch*; *member/vagrant* y *adopted/migrant* se presentan en los esquemas de las Figuras 1.7; 1.8 y 1.9.

1.4.4.2. Partición del esfuerzo reproductivo

1.4.4.2.1. Algunos modelos teóricos

Los organismos en su intento por dejar descendencia, emplean en la reproducción cantidades significativas de energía y materiales, alterando su crecimiento somático e incluso sus probabilidades de supervivencia. Algunas especies, como es el caso de los salmones del género *Oncorhynchus*, se reproducen una sola vez en su vida. Estos reproductores semélparos realizan un enorme esfuerzo reproductivo en esa única oportunidad, y de hecho la inversión

excesivamente alta en la reproducción puede muy bien ser un contribuyente sustancial de su propia muerte. La mayoría de los organismos sin embargo, no se compromete en estos accesos reproductivos suicidas, sino que lo hacen repetidamente a lo largo de sus vidas, en actos reproductivos de menor envergadura. Estos organismos se denominan iteróparos (de paternidad repetida).

Los tejidos somáticos de un organismo son evidentemente necesarios para la adquisición de materia y energía, pero debe tenerse en cuenta que el soma de un organismo no presenta valor selectivo excepto en la medida en que contribuye a la producción de descendientes viables (Pianka, 1982). La asignación de tiempo, energía y materiales a la reproducción disminuye a su vez el crecimiento de los tejidos somáticos, y reduce a menudo la fecundidad futura. El incremento del esfuerzo reproductivo puede reducir asimismo la supervivencia del soma, como en el caso extremo de las especies semélparas. En las especies iteróparas alteraciones menores del esfuerzo reproductivo producen también cambios, aunque más sutiles, en la supervivencia. La selección natural ajustará la magnitud del esfuerzo reproductivo inmediato, de forma tal que el costo en *stress* fisiológico y riesgo individual sea justificado por la probabilidad de éxito (Stearns, 1992). Resumiendo, existe una relación inversa entre el aumento del esfuerzo reproductivo y el crecimiento y/o supervivencia del soma, que condiciona a su vez la fecundidad futura. Cabría preguntarse entonces qué riesgo debe asumir un individuo en cualquiera de sus actos reproductivos, suponiendo que la selección natural ha dado forma a su táctica reproductiva para que maximice el éxito reproductivo de toda su vida. Para responder a ello conviene introducir el concepto de valor reproductivo residual, que es simplemente la esperanza (respecto de la edad específica) de futuros descendientes fuera de los que están implicados de inmediato (Pianka, 1982). Para maximizar la contribución global de su vida a las futuras generaciones, las fuerzas de la selección natural operan sobre el individuo balanceando los beneficios de sus perspectivas inmediatas de éxito reproductivo, frente al costo que tendrán en sus perspectivas futuras a largo plazo. Como se dijo, la inversión presente en la reproducción varía inversamente respecto de la esperanza de futuros descendientes. Las distintas formas posibles de esta relación se ilustran en la Figura 1.10.a. Cada curva presenta las distintas opciones disponibles para un organismo en un instante determinado (para cada estación reproductiva por ejemplo), variando desde un esfuerzo reproductivo igual a cero hasta una reproducción tan costosa como la de los semélparas. Existe un óptimo asociado a cada curva, en el punto más alejado

del origen de coordenadas (señalado con un punto en la Figura 1.10.a), tal nivel de reproducción presente maximiza el valor reproductor a esa edad y la producción total de descendientes a lo largo de la vida. La forma del intercambio (la forma de la curva) entre el número de descendientes presentes y futuros determina el nivel óptimo presente de esfuerzo reproductivo a cualquier edad dada. Las curvas cóncavas conducen siempre a una reproducción única y cara, en tanto que las convexas dan como resultado la iteroparidad, ya que los valores óptimos están a niveles intermedios de reproducción.

La Figura 1.10.b muestra la relación entre el esfuerzo reproductivo presente y el valor reproductivo residual a lo largo de la vida de un organismo iteroparo. La línea de mayor grosor ilustra el comportamiento reproductivo que maximiza la producción de descendientes durante el período vital completo. La proyección de esta línea sobre el plano de la edad versus el esfuerzo reproductivo presente representa las variaciones de la fecundidad con la edad que se obtiene por ejemplo de un estudio demográfico. La proyección sobre el plano definido por la edad y el valor reproductivo residual permite apreciar que en muchos organismos la esperanza de progenie futura suele incrementarse en un comienzo y luego disminuir, al decrecer la probabilidad de supervivencia a edades avanzadas; en estas condiciones en que la esperanza de progenie futura disminuye, aumenta el esfuerzo reproductivo presente (Pianka, 1982; Ricklefs, 1973).

Para una cantidad fija de esfuerzo reproductivo, la eficacia biológica promedio de cada descendiente varía inversamente con el número total de individuos de la cohorte. Un caso extremo es invertir todo el esfuerzo en un único descendiente muy grande y extremadamente bien dotado. El otro caso extremo es llevar al máximo el número total de individuos de la progenie dedicando una cantidad mínima a cada uno de ellos. La eficacia biológica parental se maximiza generalmente produciendo un número intermedio de individuos con una eficacia biológica intermedia, es decir un término medio entre las conflictivas demandas de la producción del mayor número posible de descendientes (estrategia r) y la producción de individuos con la eficacia biológica individual más alta posible (estrategia K). La pregunta es entonces qué proporción del esfuerzo reproductivo debe dedicar un progenitor a cada uno de sus descendientes? La Figura 1.11.a y b muestra un gráfico sencillo que ilustra idealmente esta cuestión. La línea A (trazo gris) de la Figura 1.11.a ilustra el caso bastante improbable en que la eficacia biológica de cada descendiente aumenta linealmente con el aumento del gasto paterno por individuo. En este caso la eficacia biológica de cada descendiente disminuye con

el aumento de la fecundidad de la manera ilustrada en la Figura 1.11.b (línea gris A'). Sin embargo la eficacia biológica paterna (es decir la suma de las eficacias de todos sus descendientes) se representa con una paralela al eje de las abscisas, la línea gris A de la Figura 1.11.b, es decir que no existe un tamaño óptimo de puesta desde el punto de vista de la eficacia parental, pues da lo mismo invertir todo el esfuerzo reproductivo en un único descendiente muy eficiente que en una multitud de pequeños organismos de eficiencia muy baja (se recuerda que este es un caso ideal, sumamente improbable en la naturaleza). Si se parte en cambio de una relación entre el gasto parental por descendiente y la eficiencia de los mismos, como la ilustrada por la curva B de la Figura 1.11.a, existe un volumen óptimo de puesta (punto máximo de la curva B en la Figura 1.11.b). Dado que teóricamente esta es la mejor inversión que un organismo puede hacer, tal carácter estaría normalmente distribuido en la población, y la selección natural actuaría en contra de aquellos que se desviasen (Gross, 1984). En este ejemplo hipotético, los progenitores que asignan sólo el 20% de su esfuerzo reproductivo a cada uno de sus cinco descendientes, obtienen un mayor rendimiento en su inversión que aquellos progenitores que adopten una partición diferente del esfuerzo reproductivo. Debe notarse que aunque esta táctica es óptima para los progenitores, no lo es para cada uno de sus descendientes, que lograrían una eficacia biológica máxima si los progenitores invirtiesen todo su esfuerzo en un sólo descendiente, es así que existe un conflicto "progenitor-descendiente". En general, los jóvenes y los adultos están sujetos a presiones selectivas muy distintas. Es esperable que el esfuerzo reproductivo esté influenciado por las condiciones ambientales que experimentan los adultos, mientras que el gasto por cada descendiente esté fuertemente influenciado por el ambiente de los jóvenes (Pianka, 1982).

1.4.4.2.2. *Fecundidad, y tamaño de huevos y larvas en los peces*

En el caso de los desovantes pelágicos, estos modelos teóricos brindan un marco para el análisis de la partición del esfuerzo reproductivo de las hembras, es decir la cantidad y el tamaño de los oocitos, puesto que la producción de espermatozoides implica un gasto menor de materia y energía, y porque en este gremio no existen otras actividades reproductivas para los machos (cuidado parental, construcción de nidos, etc.). Debe tenerse en cuenta también que estos modelos analizan idealmente el fenómeno reproductivo, sin tomar en cuenta otras

demandas del ambiente que el organismo debe satisfacer, y que definirán en consecuencia la forma exacta de las curvas que relacionan las variables presentadas.

Miller *et al.*(1988) realizaron un análisis sobre datos de la bibliografía, acerca de las implicancias del tamaño en la supervivencia larval, empleando para ello la talla al momento de la eclosión (un valor frecuentemente reportado en la literatura). A pesar de la carencia de significado biológico de este evento (Balon, 1984 b; 1985), es esperable de todos modos que refleje la inversión parental en cada uno de sus descendientes. Este estudio se basó exclusivamente en especies sin cuidado parental. La información recopilada confirma las expectativas generales en el sentido que el aumento de la inversión parental en cada individuo de la progenie (descendientes de mayor tamaño en este caso), aumenta significativamente sus posibilidades de supervivencia. Sus resultados más significativos muestran que:

-La diferencia entre el momento en que las larvas alcanzan el punto de no retorno y el momento de la primera alimentación aumenta significativamente con la talla. En consecuencia, aún pequeños aumentos de tamaño confieren aparentemente beneficios en términos de flexibilidad en el momento de pasar a la alimentación exógena (por cada milímetro de aumento en la talla de eclosión, la “ventana de oportunidades” para alimentarse se abre cerca de 2.5 días).

-Las larvas en primera alimentación no son más vulnerables a la inanición que las larvas de talla similar que se han alimentado previamente y sufren subsecuentemente la inanición. Las larvas parecen más susceptibles a la inanición en el momento de la primera alimentación sólo porque es cuando son más pequeñas.

-Las habilidades natatorias de las larvas están correlacionadas positivamente con la talla corporal. Las larvas más grandes se vuelven activas antes que las pequeñas, pueden nadar más rápido y durante períodos más prolongados. Ello implica un aumento de la tasa de encuentro con el alimento, y también con los predadores, pero es esperable una mayor habilidad de escape frente a los mismos. Además, la visión también está relacionada con la talla, de modo que las larvas mayores están mejor capacitadas para detectar tanto el alimento como los predadores potenciales.

-La incidencia de la predación está afectada por la talla del predador y la de la presa. Las larvas pueden reducir drásticamente su susceptibilidad frente a los predadores más pequeños creciendo rápidamente, pero no parece existir un tamaño corporal que otorgue refugio frente a predadores que son 15 ó más veces mayores que las larvas en general.

La alimentación, la tasa de crecimiento y el riesgo de predación se encuentran interrelacionados en la ecología larval. Debido a que el riesgo de predación depende de la talla, la tasa de crecimiento influye directamente sobre la probabilidad de muerte por predación. La inanición o la malnutrición pueden influir directamente sobre el riesgo de predación al reducir la velocidad de natación o la habilidad de escape de las larvas. Además tasas de crecimiento reducidas prolongan el período de vulnerabilidad ante predadores relativamente pequeños. Resumiendo, las propiedades analizadas interactúan formando un circuito de retroalimentación positiva. Consecuentemente, diferencias de tamaño iniciales aún pequeñas puede traducirse en diferencias substanciales en la supervivencia. Este hecho no es percibido de forma inmediata, y ello se debe a que estas larvas son muy pequeñas en relación con la talla de los adultos, y producen la impresión de que todas ellas tienen respuestas ecológicas similares frente a las variables bióticas y abióticas. Sin embargo la talla a la eclosión varía entre especies por más de un orden de magnitud, y en consecuencia el peso inicial puede variar en tres o más órdenes de magnitud. Ello explica entonces que tales diferencias sean importantes en términos relativos y tengan implicancias ecológicas significativas. Tales diferencias existen aún dentro de una misma especie, y de ese modo la talla larval puede ser incluso una respuesta adaptativa a condiciones geográficas locales (Miller *et al.*, 1988).

La compilación de las notables ventajas del aumento de tamaño en los embriones y larvas de teleósteos sin cuidado parental (Miller *et al.*, 1988), hace esperable una fuerte presión de selección hacia la producción de descendientes de gran tamaño en los peces. Sin embargo, tal como ha sido señalado, la mayoría de los peces marinos corresponden al gremio de los desovantes pelágicos, en el cual la inversión parental por descendiente es muy pequeña. En palabras de Larrañeta (1996), los peces son ecológicamente paradójicos, pues aunque evolutivamente sigan una tendencia hacia una mayor longevidad y un mayor tamaño final, aspectos ambos propios de las especies *K-estrategas*, sin embargo tienen tan altas fecundidades (y consecuentemente pequeños embriones), lo cual es propio de las especies *r-estrategas*. Cuáles son entonces las explicaciones ofrecidas para dar cuenta de este hecho?

Existe una percepción bastante difundida de que todos los peces poseen una etapa larval en su ciclo de vida. Ello es sin embargo un sesgo, causado por el hecho de que la mayoría de los estudios sobre la ontogenia inicial de los peces se refieren a especies marinas. En opinión de Balon (1985), el hábitat planctónico es la verdadera razón por la cual estos

peces poseen típicamente larvas. Este ambiente puede ser concebido como un caldo rico en pequeñas partículas alimenticias, tanto como un espacio para la dispersión. Una o ambas características puede ser suficiente para conservar larvas vulnerables en los ciclos vitales de la mayoría de los peces marinos (Balon, 1985).

Es bastante común la argumentación que el sentido evolutivo de los estadios planctónicos en el ciclo vital de los peces es la dispersión y/o colonización de nuevos hábitats (Johannes, 1978; Hempel, 1979; Leiby, 1984; Balon, 1985; Bone *et al.*, 1995). Sin embargo, dada la alta movilidad de la mayoría de los peces adultos resulta muy difícil sustentar tal afirmación, al menos como un fenómeno general. Más aún, en hipótesis como *member/vagrant* y *adopted/migrant* se propone que los peces han desarrollado adaptaciones etológicas para conseguir retención de las larvas en un espacio geográfico limitado. Incluso en *match/mismatch*, en que se supone la existencia de deriva larval, la misma es a merced de un sistema regular de corrientes, es decir es una ruta fija entre las áreas de desove y las de cría que poca o ninguna dispersión produciría. En términos generales, tanto en el ámbito terrestre como en el acuático, los organismos más móviles, que son capaces de diseminar efectivamente su prole merced a su propia actividad, son menos fecundos que aquellos más sedentarios o inmóviles. Los peces teleósteos en cambio, parecen haber desarrollado una estrategia de reproducción comparativamente distinta, puesto que aunque son usualmente muy móviles desovan por término medio varios miles de huevos (Nellen, 1986). Algunos autores han tratado entonces de explicar el pequeño tamaño de los embriones de los peces, y consecuentemente su alta fecundidad, argumentado en favor de las ventajas del hábitat planctónico para alimentar pequeñas larvas.

Para que las larvas sobrevivan y alcancen un crecimiento y desarrollo adecuado, deben hallar presas nutricionalmente apropiadas y en densidades suficientes. Las presas disponibles deben ser además del tamaño correcto para el estadio de alimentación particular de la larva. Las presas demasiado grandes para la boca del estadio particular carecen obviamente de valor para la larva, sin importar el contenido nutricional que puedan tener. Los organismos por debajo de un tamaño umbral son también inadecuados como presas porque no pueden ser vistos (las larvas son predadores visuales), o porque la larva no puede capturar suficiente cantidad de ellos para obtener una nutrición adecuada, de modo que la energía obtenida de las presas supere suficientemente el costo de capturarlas (Hunter, 1981).

En el ambiente marino la vida depende de un sustrato de pequeñas plantas celulares. Ello ha obligado a los animales multicelulares a desarrollar estrategias para la utilización efectiva de esta fuente alimenticia, y la presión de selección ha afectado de igual manera a sus predadores. La enorme importancia del tamaño como determinante de la supervivencia deriva de estos factores básicos (Pope *et al.*, 1994). Como consecuencia de esta dependencia de las pequeñas plantas, la vida ha evolucionado en los océanos conformando una alta pirámide de organismos, abarcando quizás siete o más niveles tróficos entre los productores primarios y los predadores situados en la cima. Esta pirámide trófica no sólo es alta sino que es además intrincada. La mayoría de los animales son carnívoros, y pueden en principio comer cualquier cosa del tamaño adecuado, típicamente 2 ó 3 órdenes de magnitud menores en biomasa. Debido a ello tanto el canibalismo como la predación cruzada entre las especies resultan comunes (Pope *et al.*, 1994). La supervivencia, crecimiento y éxito reproductivo de la progenie dependerá de la efectividad con que los descendientes intercepten y exploten el espectro de tallas de la biomasa del océano, mientras que además escapan a la predación (Wootton, 1994). En las altas latitudes y en los ecosistemas templados, este sistema está sujeto además a un intenso forzante estacional, dando como resultado una onda de producción que varía según dos dimensiones: el ciclo anual y el espectro de tamaño de los organismos. Es así que las especies para sobrevivir deben “montar” esta onda, creciendo y reproduciéndose de manera de mantener una posición cercana a la onda de abundante alimento de menor talla, a la vez que escapan de la onda de predadores de mayor talla desarrollada contemporáneamente. Este modelo puede ser visto como un intento de extensión de la hipótesis *match/mismatch* a una descripción más generalizada del ecosistema (Pope *et al.*, 1994). Los habitantes del océano enfrentan entonces el dilema de ser tan pequeños como sea posible de modo tal de aprovechar el incremento en biomasa durante su estación de crecimiento, sin embargo ser pequeño resulta inconveniente cuando se reduce la provisión de alimento y aumenta la presión de predación. La estrategia obvia es deslizarse a medida que progresa la onda de distribución de tallas, montando la onda de presas y manteniéndose por delante de la onda de predadores tanto como sea posible (Pope *et al.*, 1994).

En resumen, el sentido adaptativo de particionar la energía reproductiva en un gran número de pequeños descendientes (los desovantes de sustratos abiertos y sin cuidado parental de la Tabla 1), parece sustentarse en la gran disponibilidad de alimento de pequeña talla, que ocupa los niveles tróficos inferiores en el océano (Larrañeta, 1996). Winemiller y

Rose (1993) modelaron la adaptación parental (número de descendientes que sobreviven) resultante de la partición de una cantidad fija de energía reproductiva en larvas pequeñas, medianas y grandes. Sus resultados más relevantes muestran que en ambientes con baja densidad de presas, resulta favorecida la producción de larvas de mayor talla, aún a pesar de una fecundidad más baja. En ambientes con una alta densidad de presas resulta más ventajosa la alta fecundidad que acompaña a la producción de pequeñas larvas. De este modo, las altas fecundidades y la producción de pequeños huevos planctónicos que caracterizan a los teleósteos marinos, serían el resultado de una tendencia evolutiva hacia el aprovechamiento de la riqueza del plancton de los océanos.

Nellen (1986) presenta una explicación sustentada en nociones diferentes. Basado también en la estructura de tamaños de los organismos del pelagial, propone que las pequeñas larvas y los estadios ontogenéticos subsiguientes son eficientes transmisores de energía hacia niveles tróficos más altos. Es así que los peces juveniles y adultos se alimentan de los estadios ontogenéticos precedentes que presentan un tamaño adecuado; de ese modo, las altas fecundidades y el canibalismo serían esenciales en el funcionamiento de los ecosistemas marinos. Al contrario que en el ámbito terrestre, los peces telósteos estarían adaptados a obtener buena parte de su alimentación por medio de las crías. Concibe incluso que el aumento de la fecundidad con el tamaño del pez es consecuencia de que los animales mayores consumen cantidades más altas de juveniles. Resulta difícil enmarcar esta explicación en los términos de la selección natural. Pareciera estar basada en una concepción metafísica diferente, en la que se percibe algún grado de direccionalidad en la Naturaleza. Sin embargo el autor no realiza ninguna aclaración al respecto.

1.5. Historias de vida y estrategias reproductivas.

Los ciclos de vida de las especies se refieren a los varios estadios a través de los cuales pasa un organismo, desde un óvulo fertilizado a un óvulo fertilizado de la siguiente generación, incluyendo también la dimensión geográfica en que suceden sus etapas. Las historias de vida constituyen una noción más dinámica que la de ciclo vital (Begon *et al.*, 1986). La teoría de las historias de vida trata directamente con la selección natural y la adaptación, y expone la tensión permanente entre adaptación y restricciones. Esta disciplina presupone una simplicidad subyacente que a la vez, une y explica la diversidad de las cosas vivientes y las complejidades de sus ciclos vitales (Stearns, 1992). Sin embargo, las

explicaciones simples acerca de las historias de vida son raras. Ello se debe al hecho que los organismos han evolucionado combinando de muchas maneras los componentes de las historias de vida, afectando de ese modo su adaptación. Según Stearns (1992), los rasgos primordiales de las historias de vida son:

- Tamaño al nacer
- Patrón de crecimiento
- Edad a la que se alcanza la madurez sexual
- Tamaño al que se alcanza la madurez sexual
- Número, tamaño, y proporción de sexos de la progenie
- Inversión reproductiva edad- y talla-específica
- Patrón de mortalidad edad- y talla-específico
- Duración de la vida

es decir que los aspectos reproductivos son los constituyentes principales de las historias de vida. El conjunto de características reproductivas que los organismos intentarán manifestar para dejar descendencia, constituye la estrategia reproductiva de la especie. Los componentes de tal estrategia están co-adaptados, y se vinculan por medio de relaciones de intercambio, de modo tal que el aumento en alguna de las características sólo puede lograrse a expensas de otra. Las tácticas reproductivas son aquellas variaciones del patrón típico que los individuos llevan a cabo en respuesta a las fluctuaciones ambientales. Tal plasticidad es una condición esencial para la supervivencia de la especie. Se asume que tanto la estrategia reproductiva como sus variaciones tácticas, son adaptativas (Wootton, 1984).

El probable significado adaptativo de las estrategias (o tácticas) reproductivas, puede analizarse contrastando las observaciones empíricas con los resultados de modelos matemáticos; o por medio de manipulaciones experimentales, que son desafortunadamente muy escasas. En la mayoría de los casos, el significado adaptativo debe ser inferido a partir de correlaciones entre la estrategia reproductiva y el ambiente, emergentes de la comparación dentro de grupos taxonómicos. Las similitudes entre grupos taxonómicos distintos que habitan un mismo ambiente, constituyen otra fuente de tales correlaciones (Stearns, 1992).

En el contexto de la biología reproductiva de los peces, el término estrategia enfatiza la articulación entre las particularidades reproductivas. Ello se da de forma tal que el patrón resultante tiene la apariencia de haber sido planeado para alcanzar su objetivo de cara a un ambiente hostil. La selección natural favorecerá aquellos atributos que aumenten la tasa de

propagación de los genes. Como tal, actúa para favorecer la elección de las áreas y épocas de reproducción apropiadas, la concentración del esfuerzo reproductivo en ciertas edades, etc. Sobre todos estos factores actúan presiones selectivas opuestas. Todas las estrategias reproductivas deben verse como compromisos que reflejan balances de la presión de selección sobre la supervivencia parental, supervivencia de la descendencia, fecundidad y otros factores (Emlen, 1977).

Algunos análisis teóricos acerca del significado adaptativo asumen, explícita o implícitamente, que puede alcanzarse una estrategia óptima en un ambiente dado. Sin embargo, en la realidad tal estrategia predicha puede no existir, debido a las limitaciones que imponen otros rasgos adaptativos no-reproductivos no contemplados en tales análisis, como defensa contra los depredadores, locomoción eficiente u obtención de alimento (Wootton, 1982; Stearns, 1992). Tales restricciones sugieren la existencia de un número restringido de estrategias que puede ser efectivamente adoptadas (Balon, 1984), más allá de las predicciones de modelos o análisis teóricos que no contemplan la totalidad de los condicionantes.

Además de ello, existen efectos propios de cada linaje (codificados en el genoma) en las estrategias reproductivas, algunos de los cuales dependen alométricamente del peso corporal, en tanto que otros describen patrones asociados a los taxones mayores. Ello implica que las estrategias reproductivas (y en general las historias de vida), han sido influenciadas por la historia. En el caso de los peces existen ejemplos notables de tendencias filogenéticas en las estrategias reproductivas: todos los condriictios vivientes poseen fecundación interna, mientras que la mayoría de los peces óseos tienen fecundación externa. En contraste con los peces óseos, en los cuales sólo un 5% de las especies son vivíparas, los peces cartilagosos tienen aproximadamente un 57% de especies con portación de la cría. El 43% restante produce grandes huevos, pero ninguna especie tiene cuidado parental entre los condriictios. Notablemente, todos los Rajiformes producen huevos, y todos los Myliobatiformes tienen portación de su descendencia (Bruton, 1990 a). En la historia de las especies, existen transiciones evolutivas irreversibles que han creado la mayoría de las nuevas oportunidades, pero también las limitaciones (Stearns, 1992).

1.5.1. Las historias de vida de los peces que viven en relación con estuarios.

Quienes estudian los estuarios enfatizan tres puntos acerca de los mismos: los estuarios son regiones de encuentro entre las aguas continentales y marinas; los estuarios son

regiones en las cuales el *stress* ambiental es pronunciado; y los estuarios son regiones donde la productividad primaria es excepcionalmente alta. Estas tres condiciones tienen un decidido efecto sobre el tipo y número de peces que pueden vivir en estos ambientes. La demanda de amplia tolerancia ambiental que enfrentan estos organismos, y la variabilidad que caracteriza a estos ecosistemas limitan fuertemente el número de nichos disponibles, a pesar de su gran heterogeneidad ambiental. Por esta razón la diversidad de las faunas estuarinas tiende a ser relativamente baja (Haedrich, 1992). El número de especies capaces de completar totalmente sus ciclos vitales en estos ambientes es muy bajo, pero existen muchas que han evolucionado configurando historias de vida que les permiten aprovechar la alta productividad de estos ambientes durante parte de su ciclo vital. En estos casos, la energía alimentaria ganada en los estuarios supera las pérdidas energéticas derivadas de la adaptación fisiológica, migraciones y altas tasas de mortalidad (Day *et al.*, 1989).

Una característica entonces de los estuarios son los movimientos migratorios que integran los ciclos vitales de muchas de las especies que los habitan. Diadromía es un término empleado para describir las migraciones de los peces entre las aguas continentales y el océano. Esas migraciones son movimientos regulares, mediados fisiológicamente, que tienen lugar en fases predecibles de la historia de vida de cada especie. Estos movimientos involucran a la mayoría de los miembros de una población, y son usualmente obligatorios. Como forman parte del ciclo vital de las especies, implican necesariamente dos migraciones recíprocas, una desde el agua dulce al mar, y otra en sentido inverso (McDowall, 1997). Los peces diadromos pueden clasificarse en:

-Anadromos: peces diadromos en los cuales la mayor parte de la alimentación y del crecimiento tienen lugar en el mar, antes de la migración de los adultos hacia el agua dulce con el propósito de reproducirse. No hay alimentación en el agua dulce, o si existe es acompañada por muy poco crecimiento somático.

-Catadromos: peces diadromos en los cuales la mayor parte de la alimentación y del crecimiento tienen lugar en el agua dulce, antes de la migración de los adultos hacia el mar con el propósito de reproducirse. No hay alimentación en el mar, o si existe es acompañada por muy poco crecimiento somático.

Existe una tercera categoría, denominada anfidromía, que involucra movimientos más complejos entre el agua dulce y el océano, pero su aceptación es controvertida. La mayoría de

las especies propuestas como anfidromas habitan en Japón, Australia, Nueva Zelanda y Hawaii.

En el caso de los peces anadromos, los estuarios deben ser vistos como lugares de descanso para los adultos, en los cuales se aclimatan a las bajas salinidades antes de proseguir su migración reproductiva, como en el caso de los salmones (Haedrich, 1992). Existen especies semi-anadromas, que no completan su migración hasta el agua totalmente dulce sino que se reproducen en la cabecera del estuario en aguas de baja salinidad. La anadromía declina con la latitud. En los estuarios boreales donde la fauna está dominada por Salmonidae y Osmeridae, la anadromía es la regla, pero en los estuarios tropicales existen muy pocas especies con este comportamiento. Esta tendencia podría estar relacionada con la riqueza y desarrollo de las faunas tropicales de agua dulce, de modo que la presión de predación en estos ambientes podría desalentar la anadromía. La catadromía es un comportamiento raro, y las anguilas son un ejemplo bien conocido de ella (Haedrich, 1992).

La diadromía, en cada una de sus formas, ha evolucionado en múltiples ocasiones en los peces (y también en los moluscos y crustáceos). La capacidad de osmoregulación a través de un amplio espectro de salinidades parece ser intuitivamente, un pre-requisito para la evolución de la diadromía, y se asume a menudo que los peces diadromos son eurihalinos. Sin embargo resulta apropiado hacer notar la distinción establecida por Fontaine (1975) entre especies eurihalinas, que pueden moverse libremente entre diferentes salinidades, y especies anfihalinas, que pueden hacerlo solamente durante ciertos períodos de la ontogenia. Algunas especies diadromas poseen limitaciones rigurosas en cuanto al momento de sus migraciones, para evitar la mortalidad inducida por desbalances osmóticos (McDowall, 1997).

Aunque existen muchas especies originariamente marinas que merodean en las desembocaduras de los ríos para alimentarse o con otros propósitos, parecen existir pocas especies de agua dulce que facultativamente puedan merodear las aguas marinas. Es decir que la penetración de cada bioma por especies pertenecientes al otro, es un fenómeno asimétrico.

Tomando en consideración el rol de los estuarios como áreas de reproducción y/o crianza, existen tres patrones básicos de movimiento:

1. Desove en aguas marinas, seguido por la migración de las larvas hacia un estuario.
2. Desove en el estuario con permanencia de las larvas en el sistema.
3. Desove en aguas dulces y deriva río abajo de las larvas y juveniles para criarse en el estuario.

Existen patrones intermedios o combinaciones de estos patrones básicos, pero una especie exhibe en general un patrón único, es muy raro que diferentes poblaciones de una especie puedan emplear patrones distintos (Day *et al.*, 1989).

El ciclo vital más común del necton estuarino reportado en la literatura involucra el desove en aguas marinas. Estas especies desovan usualmente en aguas costeras gran cantidad de huevos pelágicos, y sus larvas se mueven dentro de los estuarios merced a las corrientes costeras. Los juveniles pasan desde unas pocas semanas hasta varios años en el estuario antes de migrar hacia el océano. Las comunidades ícticas de los estuarios están generalmente dominadas por estadios juveniles, y de ese modo los estuarios son reconocidos típicamente como áreas de cría de peces (Day *et al.*, 1989; Potter *et al.*, 1990; Haedrich, 1992). Estos peces han desarrollado estrategias reproductivas de modo tal que sus desoves se acoplan a los patrones medios de circulación estuarina, y hacen máxima la probabilidad de que las larvas alcancen las productivas aguas estuariales. Entre los ejemplos característicos de este ciclo vital se encuentran las saracas del Hemisferio Norte *Brevoortia spp.* Los adultos desovan en mar abierto, a veces tan lejos como el borde de la plataforma continental, y los estadios planctónicos derivan con las corrientes de superficie gobernadas por los vientos. Estos peces ingresan a los estuarios a una talla de 15-20 mm, moviéndose rápidamente hacia las aguas someras y pantanos salobres que caracterizan a los estuarios templados, hasta mediados del verano. Luego se mueven hacia las aguas abiertas de las bahías hasta el otoño, para migrar más tarde hacia el océano. A veces los juveniles pasan un invierno en el estuario (Day *et al.*, 1989; Ahrenholz, 1991; Powell, 1994).

Algunas de las especies que desovan en los estuarios son de pequeña talla, en virtud de la cual la posibilidad de realizar migraciones hacia y desde el océano está severamente disminuida (Whitfield, 1990). Una característica común a muchos desovantes estuarinos es la producción de huevos adhesivos, que no flotan. Esta debe ser una adaptación particular a la vida estuarina que previene la exportación de los huevos fuera del sistema. Otra estrategia con el mismo fin es el transporte/protección de la cría por parte de los adultos (Dando, 1984; Day *et al.*, 1989; Potter *et al.*, 1990; Haedrich, 1992).

Tales generalizaciones están basadas en los estuarios del Hemisferio Norte, a partir de los cuales se ha desarrollado la mayor parte de los conceptos sobre ecología estuarial. Es interesante notar que en la región sudoccidental de Australia y en el sur de África el número de teleósteos capaces de reproducirse en los estuarios es alto (alcanzando al 70% de las

especies en algunos estuarios australianos) (Potter *et al.* 1990; 1994). Muchos de ellos producen huevos pelágicos y larvas poco desarrolladas, pero existen también especies con cuidado parental y desove de huevos adhesivos (Potter *et al.* 1994). La reproducción estuarina es interpretada como una adaptación particular a los estuarios de la región que quedan estacionalmente cerrados, perdiendo su conexión con el océano⁷ (Potter *et al.*, 1990; Laurenson *et al.*, 1993; Potter *et al.* 1994). Además de ello, el pequeño rango tidal y las bajas precipitaciones durante la época reproductiva, minimizarían la exportación de huevos pelágicos. (Potter *et al.* 1994). En el estuario del Río de la Plata, existen desovantes estuarinos con huevos fijos al sustrato como es el caso de los pejerreyes, y del gobio *Gobiosoma parri* (Acha, 1994). Son también aquí muy comunes el bagre marino (*Netuma barbatus*) y el pez aguja (*Syngnathus folletti*), especies que en la Lagoa dos Patos han sido reportadas transportando la cría en la boca y en una bolsa portadora, respectivamente (Reis, 1986; Teixeira y Vieira, 1995). Estas conductas específicas deben ser empleadas también el Río de la Plata. Además de ello, en aguas de este estuario ha sido documentada la reproducción de la corvina rubia, *Micropogonias furnieri* (Macchi *et al.*, 1996; Macchi, 1997), que es un desovante de huevos pelágicos. Si bien este estuario es micromareal (Piccolo y Perillo, 1997), es altamente dinámico en respuesta al forzante meteorológico y no puede aquí invocarse la baja descarga fluvial como en los estuarios australianos. La corvina desova en el frente salino de fondo, y la retención de sus larvas dentro del sistema estaría mediada por las características de la circulación de la cuña salina y por la conducta de las larvas. Aún pensando que tal retención fuese imperfecta, el gran tamaño del estuario contribuiría a que los individuos no alcancen las aguas de la plataforma continental antes de metamorfosearse en juveniles, momento a partir del cual se trasladan a sus áreas de cría en la Bahía Samborombón y el Río Santa Lucía (Acha *et al.*, en prensa).

2.El método comparativo

Los dos grandes métodos de la ciencia son el método experimental y el método comparativo (Mayr, 1982). El método comparativo resulta particularmente indicado en

⁷ Existe estuarios que pierden su conexión con el océano por tiempos variables, a veces estacionalmente, a veces con un patrón más errático. Estos tipos de estuarios son lagunas costeras, con una barra de arena en su boca. Se localizan en valles de ríos o costas de relieve bajo, con caudales y amplitudes de marea reducidos. Consecuentemente el viento y el transporte litoral gobiernan su dinámica (Perillo, 1995). La deposición de arena por el mar durante la época de mínimo caudal lleva a veces al cierre de la boca. Las tormentas y/o el aumento del aporte hídrico vuelven a abrirlas (Perillo, 1995).

situaciones en las cuales no es factible la realización de experimentos controlados. Este método subyace en casi todos los avances revolucionarios en biología evolutiva (Bakun, 1985).

En el caso particular de los estudios de pesquerías relacionados con el ambiente, Bakun (1985) ha destacado la escasa utilización del método comparativo. Tales estudios parecen haber sido principalmente dedicados a la diversidad antes que a la síntesis, e inclinados a ver cada situación local como algo único. Además de ello, y teniendo en cuenta la enorme cantidad de recursos económicos necesarios para efectuar experimentos que cubran el rango espacio-temporal de la variabilidad en el reclutamiento de los peces, la relación costos-beneficios del enfoque comparativo merece ser mencionada, puesto que en la mayoría de estos casos la inversión observacional ya ha sido realizada (Bakun, 1985).

Las comparaciones han permitido en biología establecer la generalidad de los fenómenos evolutivos. En el marco teórico de la selección natural, las estrategias reproductivas pueden verse como respuestas a los factores más importantes que regulan el éxito reproductivo. De ese modo, los patrones obligatorios de correspondencia entre hábitos reproductivos y características ambientales parecerían reflejar mecanismos causales importantes (Bakun, 1985). Especies distintas exhiben a menudo características similares cuando viven en ambientes similares. La evolución repetida de caracteres semejantes en ambientes equiparables, lleva a considerar de qué manera tales características hacen posible la supervivencia y reproducción de sus portadores en tales ecosistemas (Harvey & Pagel, 1991). De modo análogo, especies contemporáneas que comparten una historia filogenética y habitan ecosistemas diferentes, muestran un arreglo distinto en los componentes de sus historias de vida.

Asumiendo como se dijo, que las estrategias reproductivas son respuestas adaptativas de las especies, se pretende en esta tesis identificar correspondencias entre el ambiente y los componentes de la estrategia reproductiva de la saraca. Se espera además, que el enfoque comparativo de tales resultados con otras especies (algunas filogenéticamente cercanas, otras que cohabitan el estuario), permita poner en una perspectiva balanceada las características de la historia de vida de *Brevoortia aurea*.

3.Principales resultados

Los resultados más importantes de este trabajo muestran que *B. aurea*, un desovante de huevos planctónicos, ha establecido su principal área reproductiva de la región, en el

estuario del Río de la Plata. Sus desoves no se producen en todo el estuario, sino en una porción definida del mismo: el frente salino de fondo, que representa el ecotono entre el río y el estuario. Esta conducta reproductiva resulta muy diferente a aquella de las saracas del hemisferio Norte (*B. tyrannus* y *B. patronus*) que desovan en la plataforma continental. Sin embargo resulta similar a la de otras especies que habitan este estuario y que están relativamente alejadas, en términos filogenéticos, de *B. aurea* (la corvina rubia por ejemplo). De ese modo puede proponerse que la clave de los desoves estuarinos está en el estuario y no en las especies. Esta conjetura se ve avalada por el hecho que algunas de las especies que muestran actividad reproductiva en el estuario del Río de la Plata (*B. aurea* incluida), efectúan desoves marinos y colonización posterior de los estuarios como juveniles, en la región de Lagoa dos Patos (Brasil) unos 300 km al norte.

Nuestros resultados, y el estudio de otros casos de desoves estuariales reportados en la literatura, nos llevan a cuestionar el carácter universal del concepto que propone que en los estuarios el desove de huevos planctónicos es un hecho infrecuente. Proponemos en cambio que este tipo de desoves es un caso particular del desove en áreas de retención larval en el océano. Existen estuarios con características tales que hacen posible el desarrollo de conductas, por parte de los adultos desovantes y de las larvas, que les permiten aprovechar las características dinámicas del sistema y lograr una retención dinámica dentro del mismo. En el caso particular del Río de la Plata, los adultos desovan en el frente salino de fondo, caracterizado por la convergencia de masas de agua; y la gran escala espacial del sistema permite a las larvas desarrollarse suficientemente como para aprovechar la circulación estuarina antes de ser exportadas del estuario.

4. Bibliografía

- Acha, E. M. 1994. Development and occurrence of larvae of the goby, *Gobiosoma parri* (Ginsburg) (Gobiidae), in the estuary of the Río de la Plata, Argentina. - *Sci. Mar.* 58(4): 337-343.
- Acha, E. M., Mianzan, H. W., Lasta, C. A. & Guerrero, R. A. (en prensa). Estuarine spawning of the whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* in the Río de la Plata, Argentina. - *Mar. Freshwater Res.*
- Ahrenholz, D. W. 1991. Population biology and life history of the North American Menhadens, *Brevoortia* spp. - *Mar. Fish. Rev.* 53(4): 3-19.
- Bagenal, T. B. 1973. Fish fecundity and its relations with stock and recruitment. - *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* 164: 186-198.
- Bakun, A. 1985. Comparative studies and the recruitment problem: searching for generalizations. - *CalCOFI Rep.* 26: 30-40.
- Balon, E. K. 1975. Reproductive guilds of fishes: A proposal and definition. - *J. Fish. Res. Board Can* 32(6): 821-864.
- Balon, E. K. 1983. Epigenetic mechanisms: Reflections on evolutionary processes. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 2045-2058.
- Balon, E. K. 1984 a. Patterns in the evolution of reproductive styles in fishes. - En: Potts, G. W. & Wootton, R. J. (eds.), *Fish reproduction: strategies and tactics*. Academic Press, Londres, pp. 35-53.
- Balon, E. K. 1984 b. Reflections on some decisive events in the early life of fishes. - *Trans. Am. Fish. Soc.* 113: 178-185.
- Balon, E. K. 1985. The theory of saltatory ontogeny and the life history models revisited. - En: Balon, E. K. (ed.), *Early life history of fishes*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 12-28.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. 1986. *Ecology: individuals; populations and communities*. - Sinauer Ass. Inc. Publ., Massachusetts.
- Blanck-Cerejido, F. & Cerejido, M. 1990. La muerte y sus ventajas. - *Ciencia Hoy* 2(8): 44-49.
- Blaxter, J. H. S. & Hempel, G. 1963. The influence of egg size on herring larvae. - *J. Cons. int. Explor. Mer.* 28: 211-240.

- Bone, Q., Marshal, N. B. & Blaxter, J. H. S. 1995. *Biology of Fishes*, 2nd ed. - Blackie Academic & Professional, Londres.
- Brooks, S., Tyler, C. R. & Sumpter, J. P. 1997. Egg quality in fish: what makes a good egg? - *Rev. Fish Biol. Fish.* 7: 387-416.
- Bruton, M. N. 1990 a. Trends in the life-history styles of vertebrates: an introduction to the second ALHS volume. - *Env. Biol. Fish.* 28: 7-16.
- Bruton, M. N. 1990 b. The conservation of alternative life-history styles: a conclusion to the second ALHS volume. - *Env. Biol. Fish.* 28: 39-313.
- Colinvaux, P. 1983. *Por qué son escasas las fieras? Una introducción a la ecología.* - H. Blume Ediciones, Madrid, España.
- Cury, P. 1994. Obstinate nature: an ecology of individuals. Thoughts on reproductive behaviour and biodiversity. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 1664-1673.
- Cushing, D. H. 1975. *Marine ecology and fisheries.* - Cambridge University Press, London.
- Cushing, D. H. 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. - *Adv. Mar. Biol.* 26: 249-293.
- Dando, P. R. 1984. Reproduction in estuarine fish. - En: Potts, G. W. & Wootton, R. J. (eds.), *Fish Reproduction: Strategies and Tactics.* Academic Press, London, pp. 155-170.
- Day Jr., J. W., Hall, C. A. S., Kemp, W. M. & Yáñez-Arancibia, A. (eds.). 1989. *Estuarine Ecology.* - John Wiley & Sons, New York.
- Emlen, J. M. (ed.). 1977. *Ecology: An evolutionary approach*, 2nd ed. - Addison-Wesley Publishing Company, Massachusetts.
- Fleming, I. A. 1997. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. - *Rev. Fish Biol. Fish.* 6: 379-416.
- Fontaine, M. 1975. Physiological mechanisms in the migration of marine and amphihaline fish. - *Adv. Mar. Biol.* 13: 241-335.
- García Cagide, A., Claro, R. & Koshelev, B. V. 1983. Peculiaridades de los ciclos reproductivos de los peces de diferentes latitudes. - *Rep. Invest. Inst. Oceanol.* 21: 14 pp.
- Gross, M. R. 1984. Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fish. - En: Potts, G. W. & Wootton, R. J. (eds.), *Fish Reproduction: Strategies and Tactics.* Academic Press, Londres, pp. 55-75.
- Haedrich, R. L. 1992. Estuarine fishes. - En: Ketchum, B. H. (ed.), *Ecosystems of the world. Estuaries and enclosed seas*, Vol. 26. Elsevier, Amsterdam, pp. 185-207. (N)

- Harden-Jones, F. R. 1968. Fish migration. - Edward Arnold, London.
- Harvey, P. H. & Pagel, M. D. 1991. The comparative method in evolutionary biology. - Oxford University Press, Nueva York.
- Helfman, G. S., Collette, B. B. & Facey, D. E. 1997. The diversity of fishes. - Blackwell Science, Malden, MS, USA.
- Hempel, G. 1979. Early life history of marine fish. The egg stage. - Washington Sea Grant, Washington.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe. - Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer. 20: 1-228.
- Hjort, J. 1926. Fluctuations in the year classes of important food fishes. - J. Cons. int. Explor. Mer. 1: 5-38.
- Hunter, J. R. 1981. Feeding ecology and predation on marine fish larvae. - En: Lasker, R. (ed.), Marine fish larvae, 1st ed. University Washington Press, Seattle, pp. 33-77.
- Hunter, J. R. & Goldberg, S. R. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. - Fish. Bull. 77(3): 641-651.
- Hunter, J. R., Lo, N. C. H. & Leong, R. J. H. 1985. Batch fecundity in multiple spawning fishes. - En: Lasker, RM (ed). An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*, p. 67-77, NOAA Tech. Rep. NMFS 36.
- Jobling, M. 1995. Environmental Biology of Fishes. - Chapman y Hall, Londres.
- Johannes, R. E. 1978. Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. - Env. Biol. Fish. 3: 65-84.
- Kendall, A. W., Ahlstrom, E. H. & Moser, H. G. 1984. Early life history stages of fishes and their characters. - En: Moser, H. G., Richards, W. J., Cohen, D. M., Fahay, M. P., Kendall, A. W. and Richardson, S. L. (eds.), Ontogeny and Systematics of Fishes, Vol. Special Publication Number 1. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, La Jolla, California, pp. 11-22.
- Kjesbu, O. S., Klungsoir, J., Kryvi, H., Whitthames, P. R. & Greer Walker, M. 1991. Fecundity, atresia, and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 2333-2343.
- Larrañeta, M. G. 1996. Ecología de la relación stock-reclutamiento en los peces marinos. - Océánides 11(2): 55-187.

- Laurenson, L. J. B., Neira, F. J. & Potter, I. C. 1993. Reproductive biology and larval morphology of the marine plotosid *Cnidogobius macrocephalus* (Teleostei) in a seasonally closed Australian estuary. - *Hydrobiologia* 268: 179-192.
- Leiby, M. M. 1984. Life history and ecology of pelagic fish eggs and larvae. - En: Steidinger, K. A. & Walker, L. M. (eds.), *Marine Plankton Life Cycle Strategies*. CRC Press Inc., Florida, USA, pp. 121-140.
- Lewis, R. M., Wilkens, E. P. H. & Gordy, H. R. 1972. A description of young Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*, in the White Oak River estuary, North Carolina. - *Fish. Bull.* 70(1): 115-118.
- Macchi, G. J. 1997. Reproducción de la corvina rubia (*Micropogonias furnieri*) del sector rioplatense: su relación con los gradientes horizontales de salinidad. - *Rev. Invest. Des. Pesq.* 11: 73-94.
- Macchi, G. J., Acha, E. M. & Lasta, C. A. 1996. Desove y fecundidad de la corvina rubia (*Micropogonias furnieri*, Desmarest, 1826) en el estuario del Río de la Plata, Argentina. - *Bol. Inst. Español Oceanogr.* 12: 99-113.
- Margalef, R. 1982. *Ecología*. - Ediciones Omega S.A., Barcelona, España.
- May, R. C. 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. - En: Blaxter, J. H. S. (ed.), *The early life history of fish*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 3-19.
- Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought*. - Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Mc Dowall, R. M. 1997. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. - *Rev. Fish Biol. Fish.* 7: 443-462.
- McEvoy, L. A. & McEvoy, J. 1992. Multiple spawning in several commercial fish species and its consequences for fisheries management, cultivation and experimentation. - *J. Fish. Biol.* 41 (Suppl. B): 125-136.
- Mc Quinn, I. H. 1997. Metapopulations and the Atlantic herring. - *Rev. Fish Biol. Fish.* 7: 297-329.
- Miller, P. J. 1984. The tokology of Gobioid fishes. - En: Potts, G. W. & Wootton, R. J. (eds.), *Fish reproduction: strategies and tactics*. Academic Press, Londres, pp. 119-154.
- Miller, T. J., Crowder, L. B., Rice, J. A. & Marschall, E. A. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 1657-1670.
- Monod, J. 1993. *El azar y la necesidad*. - Editorial Planeta, Barcelona, España.

- Nellen, W. 1986. A hypothesis on the fecundity of bony fish. - *Meeresf.* 31: 75-89.
- Nikolsky, G. 1963. *The ecology of fishes.* - Academic Press, Londres.
- Perillo, G. M. E. 1995. Definitions and geomorphological classifications of estuaries. - En: Perillo, G. M. E. (ed.), *Geomorphology and sedimentology of estuaries.* Elsevier, Amsterdam, pp. 17-48.
- Peters, R. H. 1989. *The ecological implications of body size.* - Cambridge University Press, New York.
- Pianka, E. R. 1982. *Ecología Evolutiva.* - Ediciones Omega S.A., Barcelona, España.
- Piccolo, M. C. & Perillo, G. M. E. 1997. Geomorfología e hidrografía de los estuarios. - En: Boschi, E. E. (ed.), *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros, Vol. 1: Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales.* Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina, pp. 133-161.
- Pope, J. G., Shepherd, J. G. & Webb, J. 1994. Successful surf-riding on size spectra: the secret of survival in the sea. - *Phil. Trans. R. Soc. Lon.* 343: 41-49.
- Potter, I. C., Beckley, L. E., Whitfield, A. K. & Lenanton, C. J. 1990. Comparisons between the roles played by estuaries in the life cycles of fishes in temperate Western Australia and Southern Africa. - *Env. Biol. Fish.* 28: 143-178.
- Potter, I. C., Neira, F. J., Wise, B. S. & Wallace, J. H. 1994. Reproductive biology and larval development of the terapontid *Amniataba caudavittata*, including comparisons with the reproductive strategies of other estuarine teleosts in temperate Western Australia. - *J. Fish. Biol.* 45: 57-74.
- Powell, A. B. 1994. Life history traits of two allopatric Clupeids, Atlantic Menhaden and Gulf Menhaden, and the effects of harvesting on these traits. - *N. Am. J. Fish. Man.* 14: 53-64.
- Reis, E. G. 1986. Reproduction and feeding habits of the marine catfish *Netuma barba* (Siluriformes, Ariidae) in the estuary of Lagoa dos Patos, Brazil. - *Atlântica* 8(1): 35-55.
- Ricklefs, R. E. 1973. *Ecology.* - T. Nelson & Sons Ltd, Londres.
- Rinchard, J. & Kestemont, P. 1996. Comparative study of reproductive biology in single- and multiple-spawner cyprinid fish. I. Morphological and histological features. - *J. Fish. Biol.* 49: 883-894.
- Russell, F. S. 1976. *The eggs and planktonic stages of British marine fishes.* - Academic Press, Londres.

- Sánchez, R. P. & Acha, E. M. 1988. Development and occurrence of embryos, larvae and juveniles of *Sebastes oculatus* with reference to two Southwest Atlantic Scorpaenids: *Helicolenus dactylopterus lahillei* and *Pontinus rathbuni*. - *Meeresf.* 32: 107-133.
- Sinclair, M. 1988. Marine populations. An essay on population regulation and speciation. - University of Washington Press, .
- Sinclair, M. & Iles, T. D. 1988. Population richness of marine fish species. - *Aquat. Living Resour.* 1: 71-83.
- Sinclair, M. & Iles, T. D. 1989. Population regulation and speciation in the oceans. - *J. Cons. int. Explor. Mer.* 45: 165-175.
- Sinclair, M. & Tremblay, M. J. 1984. Timing of spawning of Atlantic Herring (*Clupea harengus*) populations and the match-mismatch theory. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 1055-1065.
- Smith, P. J. & Jamieson, A. 1986. Stock discreteness in herrings: a conceptual revolution. - *Fish. Res.* 4: 223-234.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. - Oxford University Press, Nueva York.
- Teixeira, R. L. & Vieira, J. P. 1995. The breeding population of the pipefish *Syngnathus folletii* (Pisces: Syngnathidae) from Southern Brazil. - *Atlântica* 17(1): 123-134.
- Tokarz, R. R. 1978. Oogonial proliferation, oogenesis, and folliculogenesis in non-mamalian vertebrates. - En: Jones, R. E. (ed.), *The Vertebrate Ovary*. Plenum Press, New York, pp. 145-179.
- Tyler, C. R. & Sumpter, J. P. 1996. Oocyte growth and development in teleosts. - *Rev. Fish Biol. Fish.* 6: 287-318.
- Tyler, C. R., Sumpter, J. P. & Campbell, P. M. 1991. Uptake of vitellogenin into oocytes during early vitellogenic development in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). - *J. Fish. Biol.* 38: 1991.
- Weisz, P. B. 1975. La ciencia de la biología. - Ediciones Omega S.A., Barcelona.
- Whitfield, A. K. 1990. Life-history styles of fishes in South African estuaries. - *Env. Biol. Fish.* 28: 295-308.
- Wilk, S. J., Morse, W. W. & Stehlik, L. L. 1990. Annual cycles of gonado-somatic indices as indicators of spawning activity for selected species of finfish collected from the New York Bight. - *Fish. Bull.* 88: 775-786.

- Winemiller, K. O. & Rose, K. A. 1993. Why do most fish produce so many tiny offspring? - *Am. Nat.* 142: 585-603.
- Wootton, R. J. 1984. Introduction: tactics and strategies in fish reproduction. - En: Potts, G. W. & Wootton, R. J. (eds.), *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press, Londres, pp. 1-12.
- Wootton, R. J. 1994. Life history as sampling devices: optimum egg size in pelagic fish. - *J. Fish. Biol.* 45: 1067-1077.

Tabla 1: Clasificación de los estilos reproductivos en peces de acuerdo a las supuestas trayectorias evolutivas (modificado de Balon, 1984 a). Las especies entre corchetes son ejemplos que habitan en el estuario del Río de la Plata.

SECCION ETOLOGICA Grupo Ecológico	A.Sin cuidado parental
GREMIOS ↓	A.1.Desovantes en substratos abiertos
	Especies representativas ↓
A.1.1.Desovantes Pelágicos	<i>Clupeonella delicatula</i> [<i>Brevoortia aurea</i>]
A.1.2.Desovantes sobre rocas y grava con larvas pelágicas.	<i>Stizostedion vitreum</i>
A.1.3. Desovantes sobre rocas y grava con larvas bentónicas.	<i>Catostomus commersoni</i>
A.1.4.Desovantes sobre plantas, no obligatorios.	<i>Rutilus rutilus</i>
A.1.5.Desovantes sobre plantas, obligatorios.	<i>Cyprinus carpio</i>
A.1.6.Desovantes sobre arena.	<i>Gobio gobio</i>
A.1.7.Desovantes terrestres.	<i>Galaxias maculatus</i>
Grupo Ecológico	A.2.Desovantes que ocultan la camada
A.2.1.Ocultamiento en playas.	<i>Leuresthes tenuis</i>
A.2.2.Peces anuales.	<i>Cynolebias bellotti</i>
A.2.3.Ocultamiento en rocas y grava.	<i>Salvelinus namaycush</i>
A.2.4.Ocultamiento en hoquedades.	<i>Astyanax mexicanus</i>
A.2.5.Ocultamiento en invertebrados vivos.	<i>Rhodeus sericeus</i>
SECCION ETOLOGICA Grupo Ecológico	B.Con cuidado parental
	B.1.Desovantes sobre substratos elegidos
B.1.1.Cuidadores pelágicos.	<i>Anabas testudinosus</i>
B.1.2.Cuidadores fuera del agua.	<i>Copeina arnoldi</i>
B.1.3.Cuidadores en rocas.	<i>Chromis chromis</i>
B.1.4.Cuidadores en plantas.	<i>Leuscaspis delineatus</i>
Grupo Ecológico	B.2.Desovantes en nidos
B.2.1.Nidos de espuma.	<i>Macropodus opercularis</i>
B.2.2.Nidos de substratos misceláneos.	<i>Lepomis gibbosus</i>
B.2.3.Nidos sobre roca y grava.	<i>Micropterus dolomieu</i>
B.2.4.Nidos con sustancias adhesivas.	<i>Gasterosteus aculeatus</i>
B.2.5.Nidos con materia vegetal.	<i>Amia calva</i>
B.2.6.Nidos en la arena.	<i>Abbottina rivularis</i>
B.2.7.Nidos en hoquedades.	<i>Neogobius melanostomus</i> [<i>Gobiosoma parri?</i>]
B.2.8.Nidos en anémonas.	<i>Amphiprion chrysopterus</i>
SECCION ETOLOGICA Grupo Ecológico	C.Con portación de la cría
	C.1.Con portación externa
C.1.1.Portación durante la transferencia a un sitio definitivo.	<i>Corydoras aeneus</i>
C.1.2.Portación de los huevos con el auxilio de la pareja.	<i>Kurtus gulliveri</i>
C.1.3.Portación oral.	<i>Labeotropheus trewavasae</i> [<i>Netuma barbuis</i>]

- C.1.4. Portación en la cámara branquial. *Amblyopsis spelaea*
 C.1.5. Con bolsa de transporte en el abdomen. *Syngnathus abaster* [*Syngnathus folleti*]

Grupo Ecológico	C.2. Con portación interna
C.2.1. Portación interna facultativa.	<i>Oryzias latipes</i>
C.2.2. Portación interna obligada lecitotrófica.	<i>Poecilia reticulata</i>
C.2.3. Matrotrofos, oofagos y adelfófagos.	<i>Lamna cornubica</i>
C.2.4. Vivíparos trofodermos	<i>Zoarces viviparus</i>
C.2.5. Vivíparos placentarios con saco vitelino.	<i>Mustelus canis</i> [<i>Mustelus schmitti</i>]

Figuras

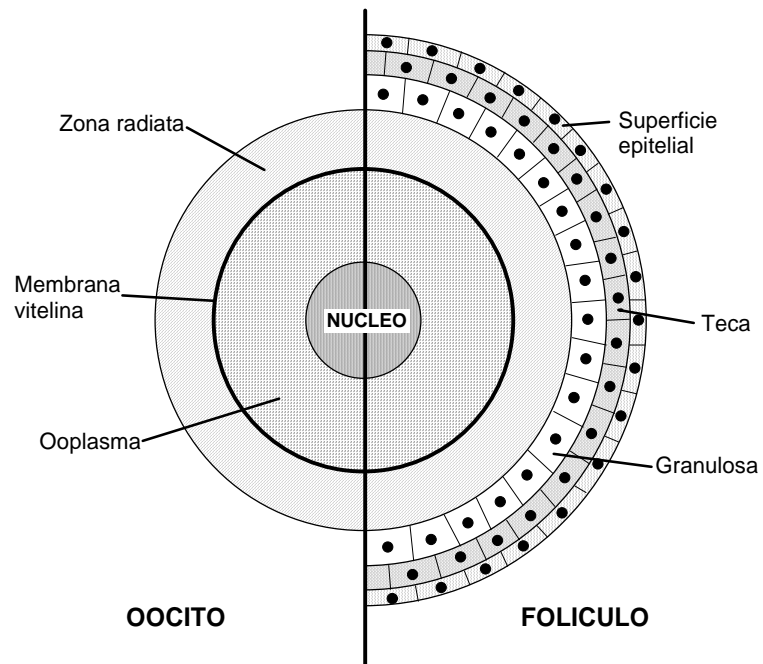


Figura 1.1: Representación diagramática de la distinción entre un oocito y un folículo ovárico intacto (modificado de Tyler y Sumpter, 1996).

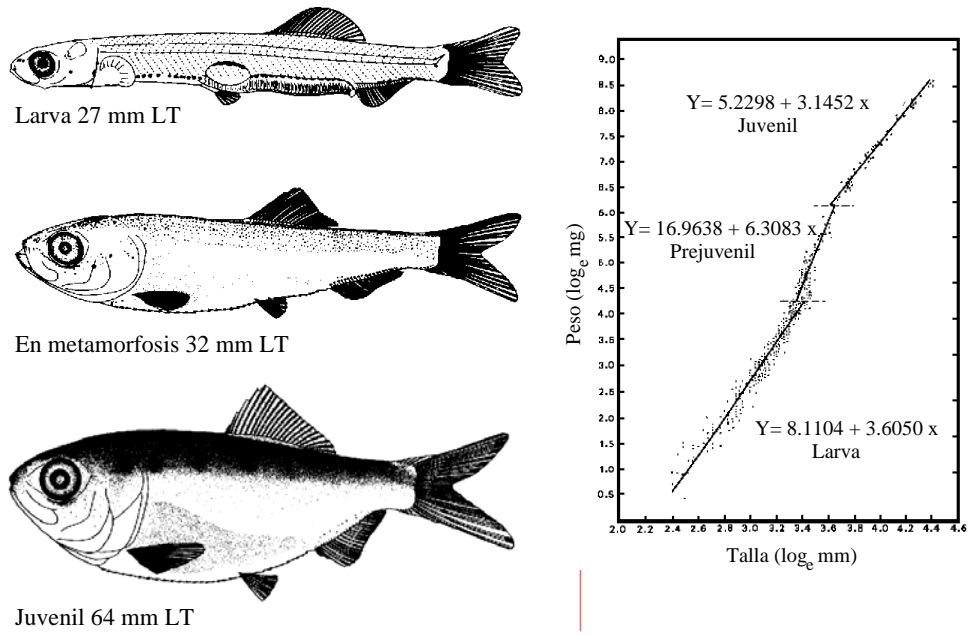


Figura 1.2: Ejemplo de metamorfosis en *Brevoortia tyrannus* separando los períodos larval y juvenil según Balon (1984 b) (dibujos y diagrama tomados de Lewis et al. 1972).

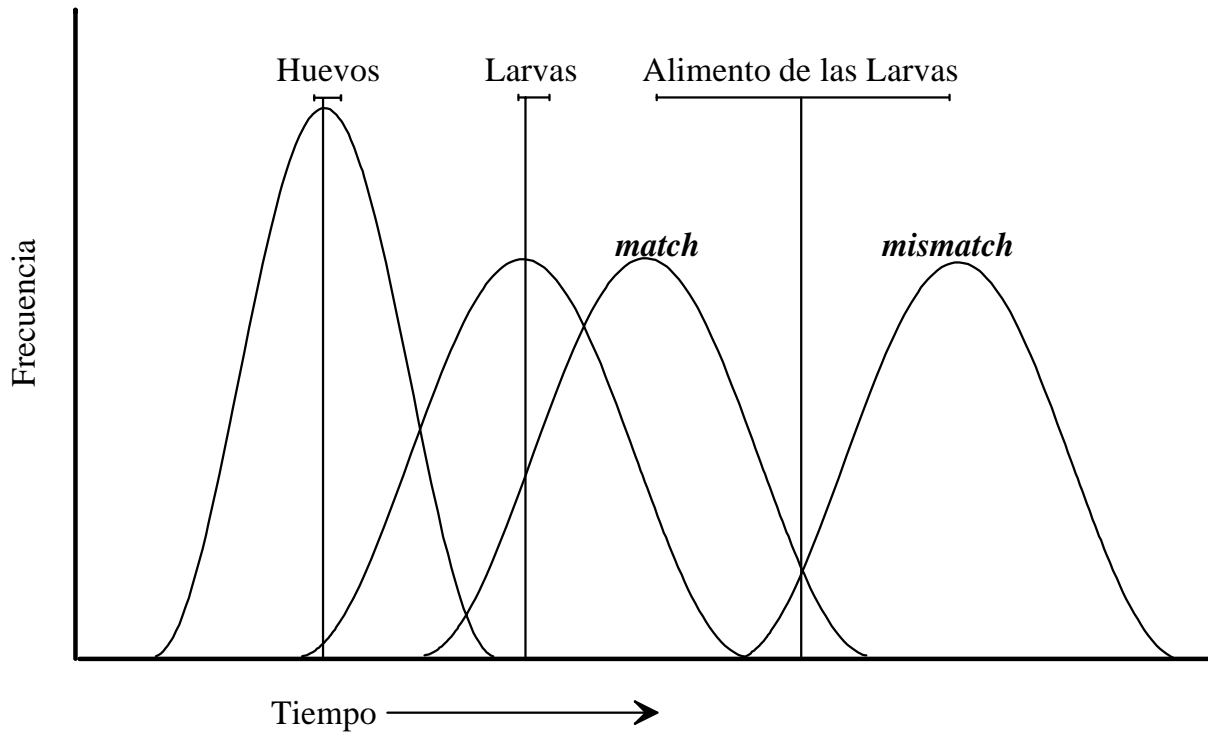


Figura 1.3: Representación esquemática del grado de acople entre la producción de huevos y subsecuentemente larvas, con los organismos del plancton que les sirven de alimento (hipótesis match/mismatch, modificado de Cushing 1990).

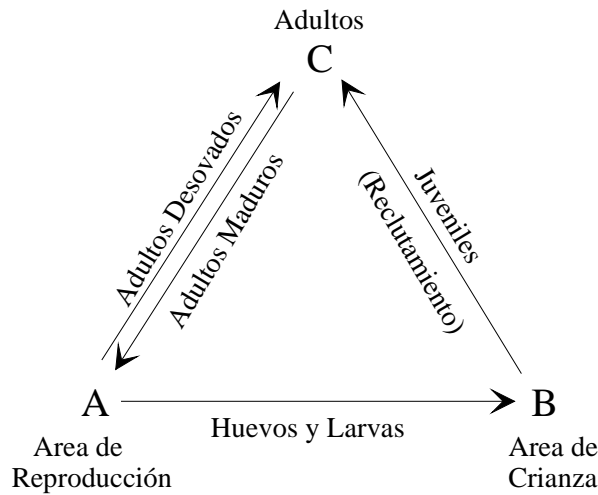


Figura 1.4: triángulo de Harden-Jones

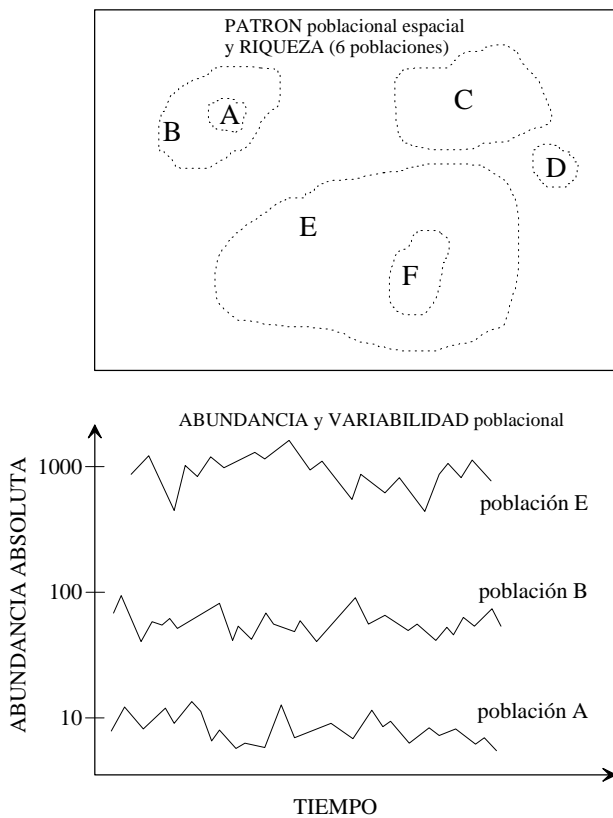


Figura 1.5: Representación esquemática de los componentes referidos a la regulación poblacional (tomado de Sinclair y Iles, 1989).

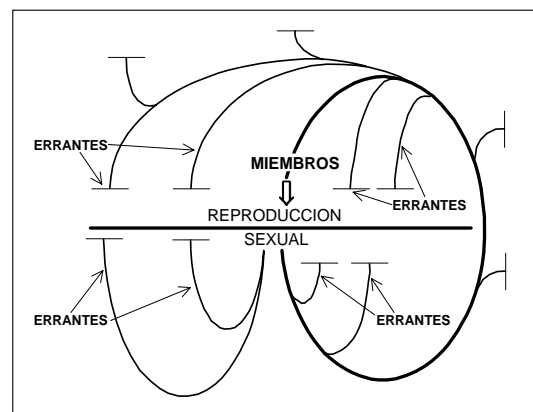


Figura 1.6: Representación esquemática del cierre del ciclo de vida de una población marina con historia de vida compleja, en relación a restricciones espaciales (tomado de Sinclair y Iles, 1989).

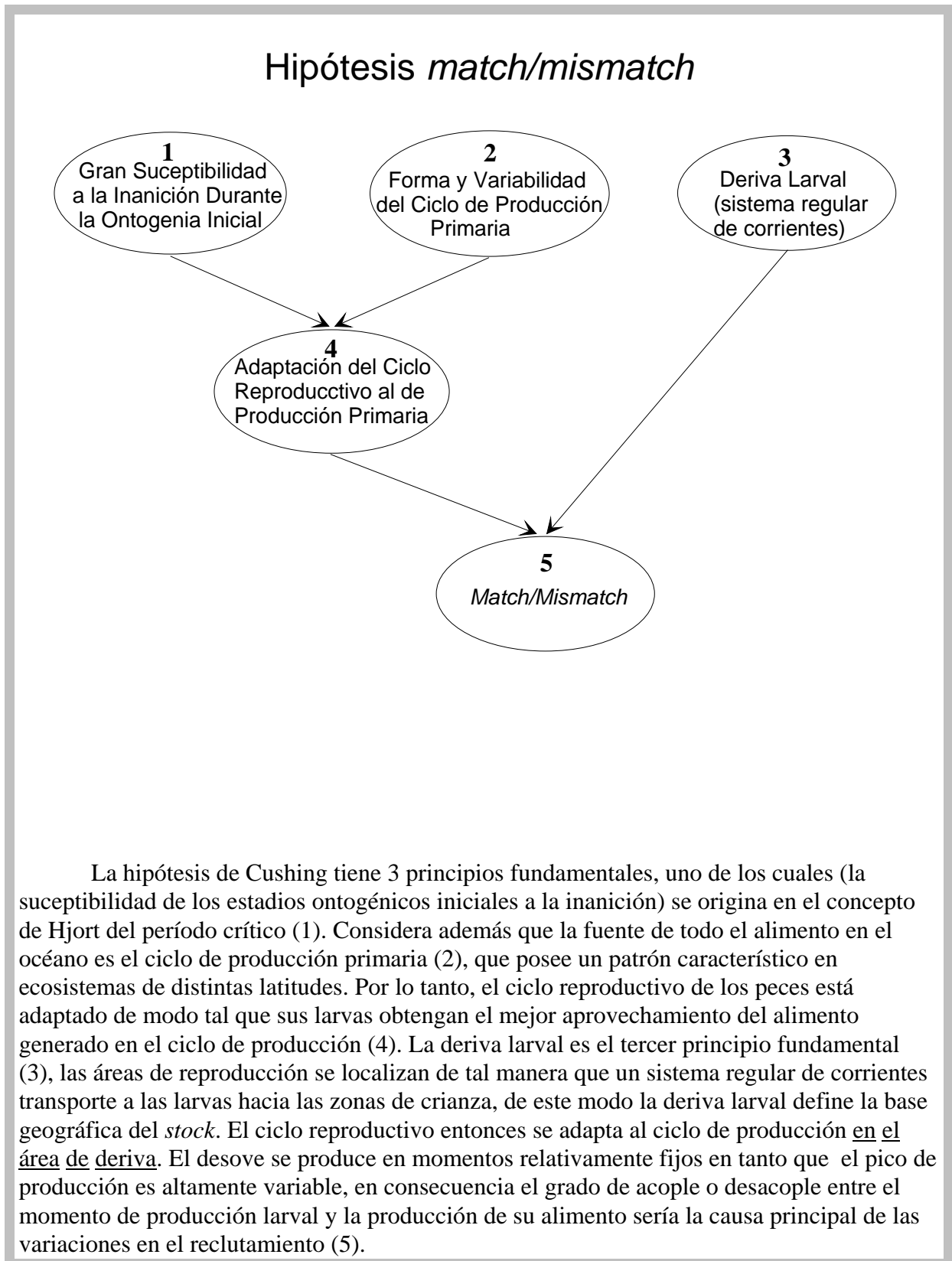
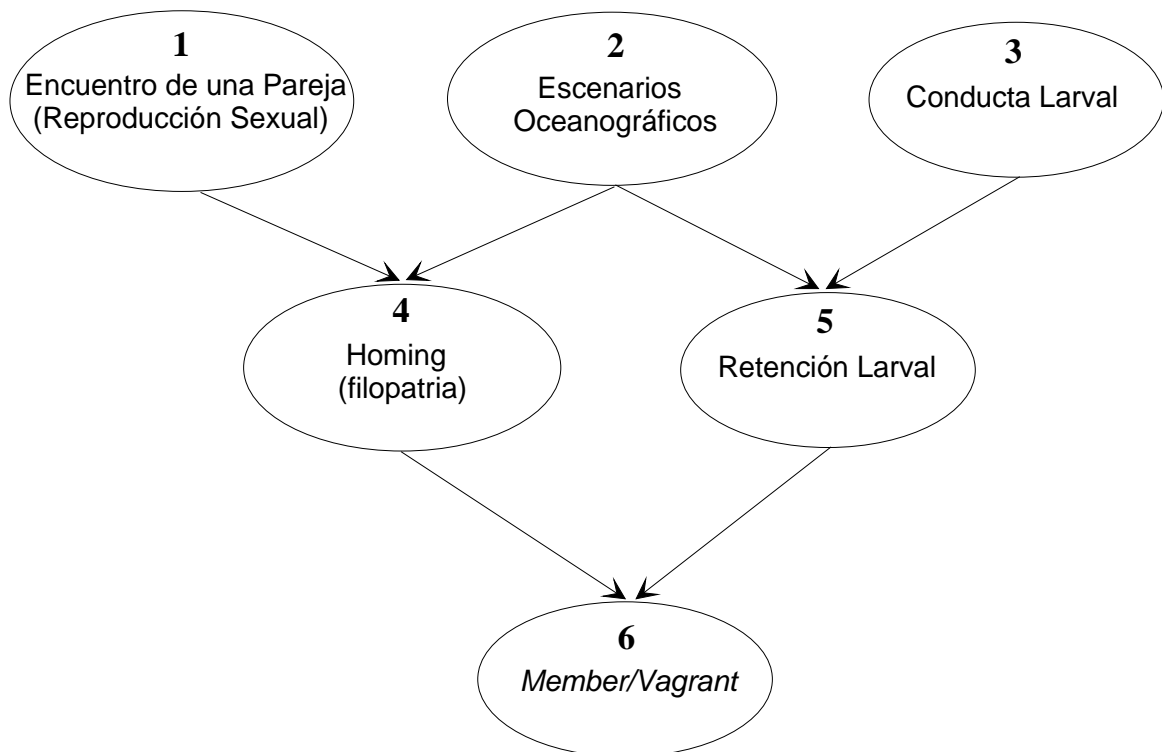


Figura 1.7: Estructura lógica de la hipótesis *match/mismatch* (Cushing, 1975; 1990).

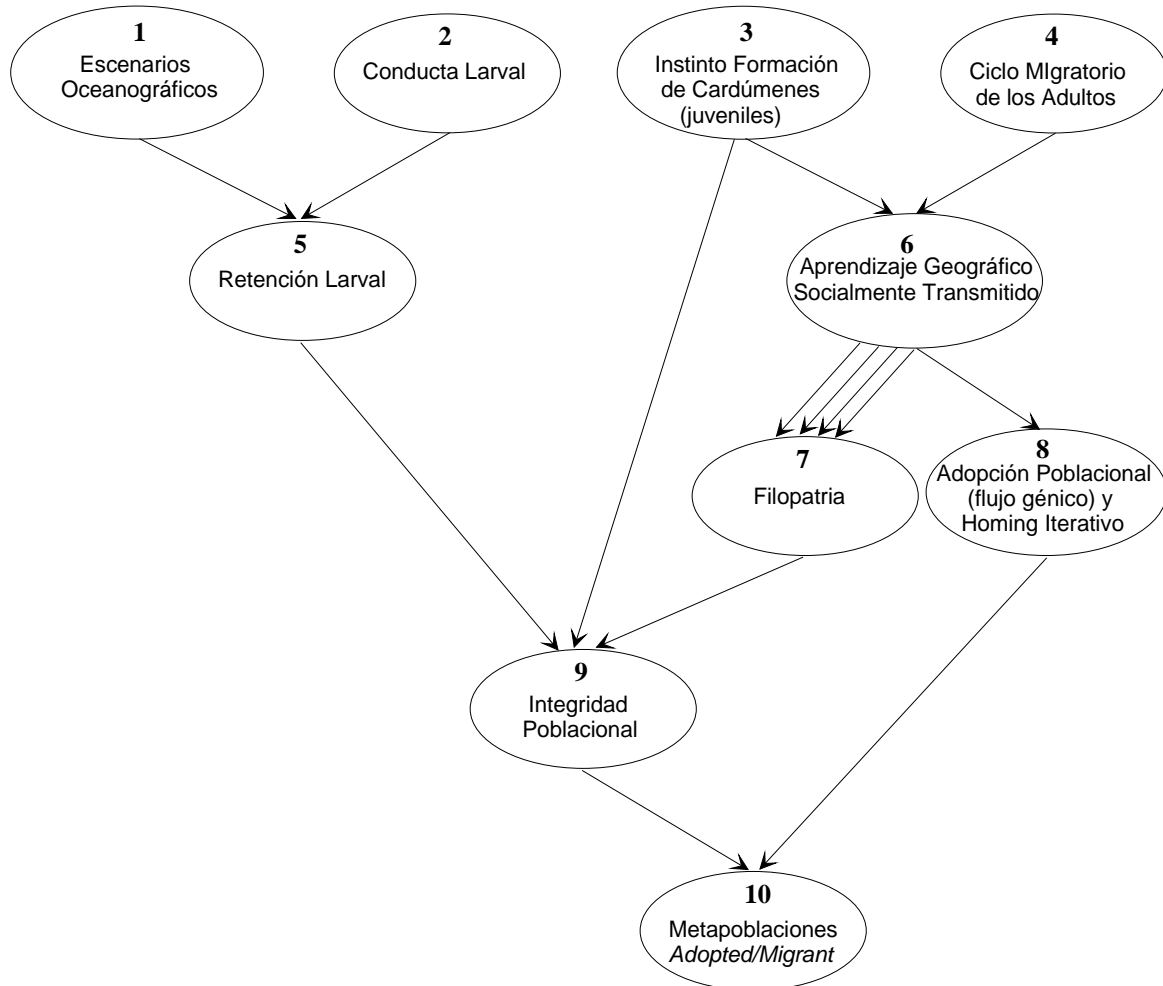
Hipótesis *member/vagrant*



La hipótesis de Sinclair y Iles postula que con la evolución hacia el modo sexual de reproducción (1), sobrevino en las especies marinas la imposición de hallar una pareja con el mismo genoma al momento de la madurez sexual. Teniendo en cuenta las características altamente dispersivas del ambiente oceánico, esta nueva presión de selección se volvió decisiva, favoreciendo en el caso de las especies con ciclos de vida complejos, conductas tendientes a garantizar el encuentro de una pareja. La existencia de estructuras oceanográficas relativamente estables en el espacio y el tiempo (2) permitió la evolución de conductas como el *homing* (4). Fueron favorecidas además conductas durante las etapas larvales (3), que permitiesen aprovechar las características dinámicas de los escenarios oceanográficos (2) para minimizar la dispersión a partir del momento de la puesta, dando como resultado una distribución discreta de las larvas en relación con tales ambientes oceanográficos (5). Las áreas de retención larval son especie-específicas y tienen que ver con diferencias sutiles en la conducta de las larvas de diferentes especies que habitan una misma región. Finalmente, la existencia de *homing* y áreas de retención larval dan una explicación para el patrón espacial y la riqueza poblacional de las especies, para la abundancia absoluta de cada una de sus poblaciones (que estaría determinada por el tamaño de cada una de estas áreas), y para la variabilidad temporal de esta abundancia, definida por las pérdidas intergeneracionales de individuos que se vuelven errante en algún momento de su ciclo vital (6).

Figura 1.8: *Estructura lógica de la hipótesis member/vagrant (Sinclair y Iles, 1989).*

Hipótesis *adopted/migrant*



La hipótesis de Mc Quinn comparte con la de Sinclair y Iles el concepto de la existencia de estructuras oceanográficas (1) a las cuales las larvas pueden adaptarse etológicamente (2) dando origen a las áreas de retención larval (5), que son responsables en parte de la integridad de las poblaciones (9). Pero argumenta además que el fuerte instinto de formar cardúmenes presente ya en los juveniles (3), les permiten acoplarse a los adultos que inician el ciclo de migración anual (4), dejando de este modo las áreas de crianza, y ajustando sus actividades reproductivas con la de los adultos. Ello implica entre otras cosas un aprendizaje espacial socialmente transmitido por los adultos (6), que en general da como resultado que los juveniles efectúen su primer acto de reproducción en su área natal (7). Sin embargo, dado que fuera de la época reproductiva los cardúmenes de adultos pueden incluir a individuos de otras poblaciones, existe la posibilidad de que una cierta proporción de juveniles se acople a ellos, adoptando de ese modo una nueva población. Estos individuos volverán en temporadas sucesivas al área de desove en la que efectuaron su primer acto de reproducción, que no será en este caso su área natal (8). El flujo génico y el establecimiento de nuevas poblaciones ocasionado por esta vía, y la fuerte integridad poblacional producida por el mecanismo alternativo, dan origen a las metapoblaciones (10).

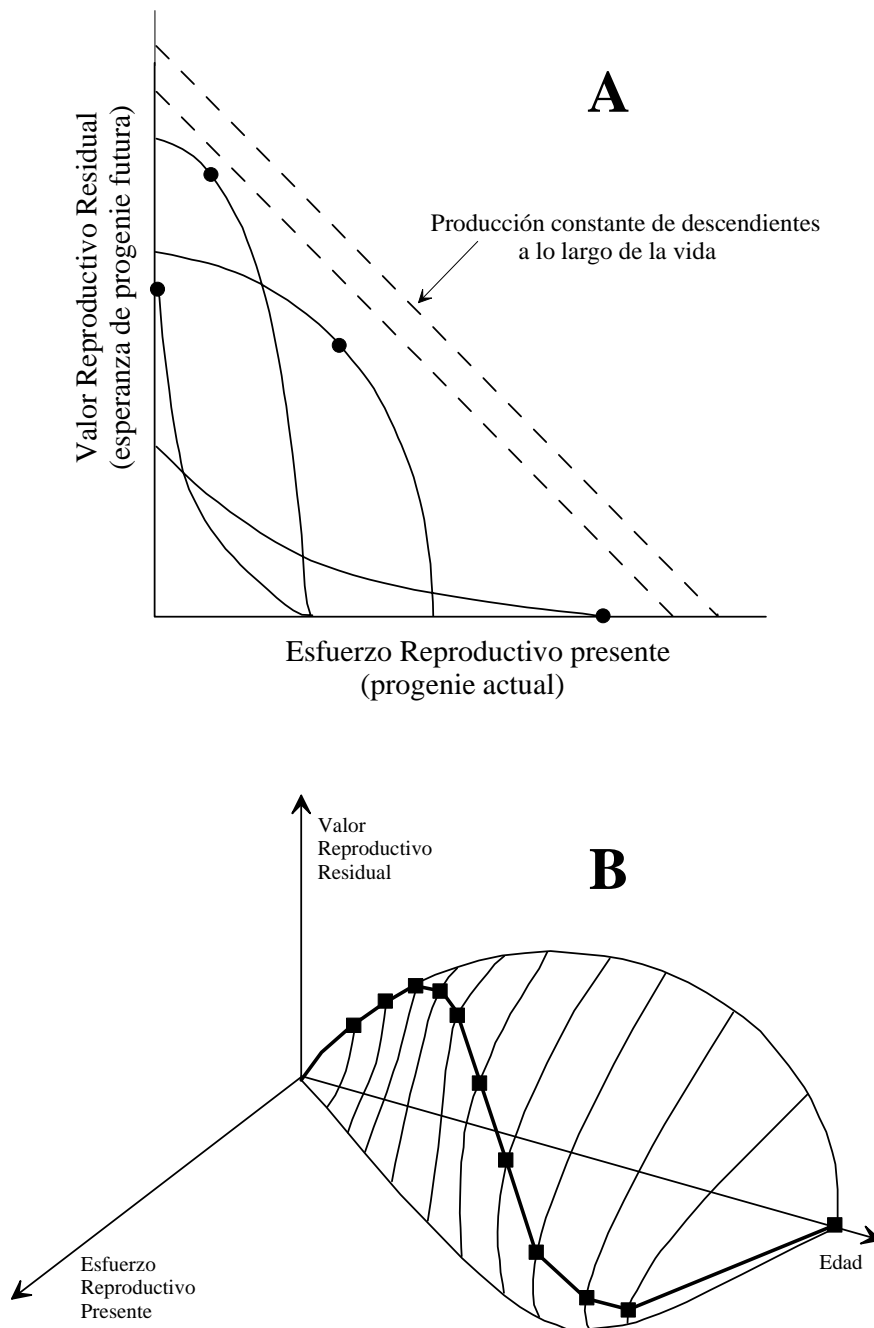


Figura 1.9: Estructura lógica de la hipótesis *adopted/migrant* (Mc Quinn, 1997).

Figura 1.10: Relaciones entre el esfuerzo reproductivo y el valor reproductivo residual **a:** distintos tipos de relaciones edad específicas. Los puntos sobre las curvas representan las tácticas que en cada caso maximizan el éxito reproductivo vital. Las curvas cóncavas corresponden a una reproducción del tipo *todo o nada*, las convexas dan como resultado *iteroparidad*. **b:** relaciones entre las variables a lo largo de la vida de un organismo *iteróparo*. La línea gruesa conecta los puntos que maximizan el éxito reproductivo total en el transcurso de la vida del organismo (modificado de Pianka, 1982).

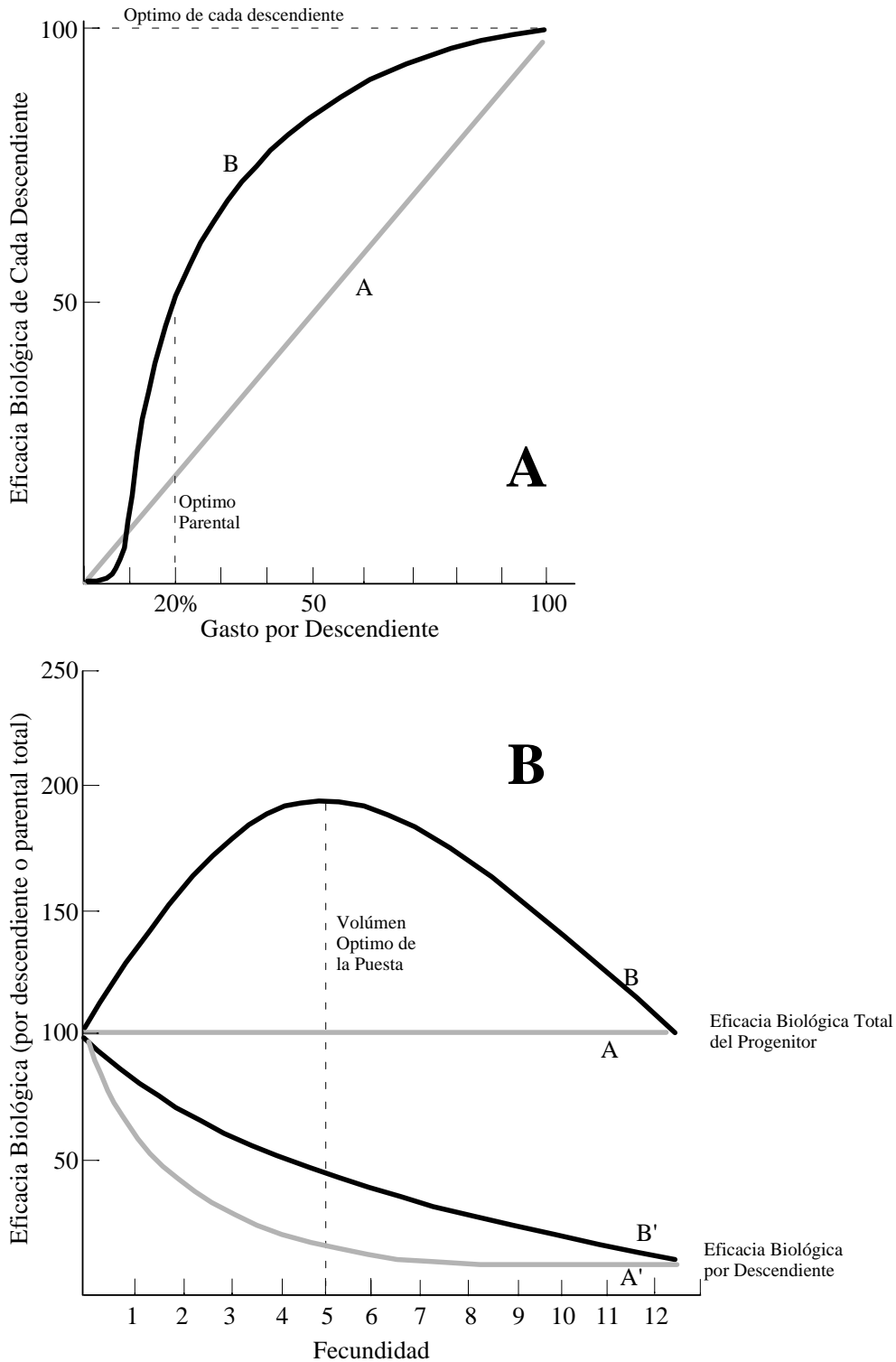


Figura 1.11: Partición óptima del esfuerzo reproductivo. **a:** inversión parental en cada descendiente en relación con la eficiencia biológica de cada uno de ellos (función costo-beneficio). **b:** eficiencia biológica de cada descendiente (A' y B') y parental total (A y B), en relación con el número de descendientes en que se ha particionado el esfuerzo reproductivo (fecundidad) (modificado de Pianka, 1982).

Tabla de Contenidos del Capítulo II

2.Información ambiental:	73
2.1.Datos oceanográficos.	73
3.Información biológica:	74
3.1.Datos de Ictioplancton:	74
3.1.1.Muestreadores, procedimiento de arrastre y estimación del volumen de agua filtrado.	75
3.1.2.Preservación de las muestras.	76
3.1.3.Separación e identificación del material.	77
3.1.4. Alcances y limitaciones de la información empleada.	78
3.2.Datos tomados sobre ejemplares adultos:	78
4.Bibliografía	78
5.Tablas	81
6.Figuras	83



II. Material y métodos

En este Capítulo se describe el origen de los datos y la metodología general de trabajo en la obtención y procesamiento de la información oceanográfica, de ictioplancton y de ejemplares adultos. En los Capítulos subsiguientes, que presentan resultados sobre los diferentes tópicos que trata esta Tesis, se reseña el tratamiento específico en cada uno de los casos.

En términos generales, la información ambiental y de ictioplancton empleada está compuesta por datos históricos (muchos de ellos inéditos), y por información tomada *ad hoc* en las campañas de investigación del Proyecto Samborombón y del Proyecto Costero, ambos del INIDEP.

La disponibilidad de Computadoras Personales capaces de operar volúmenes importantes de información, ha facilitado la compilación y manejo de información histórica. El gran caudal de datos resultante ha permitido una amplia cobertura espacio-temporal, adecuada para describir los patrones medios de los procesos en estudio. Es así que este trabajo se ha beneficiado del esfuerzo de muchos investigadores de las pasadas décadas, cuyos resultados han sido incorporados en una base de datos y analizados bajo una nueva perspectiva. El estudio de procesos que suceden en escalas espacio-temporales menores, se basa en diseños de muestreo particulares a esos fines.

1. Área de estudio:

Los estuarios, donde interactúan el océano, las aguas dulces, la atmósfera y el continente, poseen límites dinámicos a la vez que imprecisos, resultando importante además conocer las condiciones de los ecosistemas linderos ("condiciones de borde"), para comprender sus propios procesos. Tomando en cuenta estas consideraciones, se ha definido como área general de estudio aquella comprendida entre los 33° y 38° de latitud Sur, y entre los 53° y 58° de longitud Oeste. Sin embargo, para algunos procesos que tienen desarrollo en escalas espaciales menores, se han definido subáreas convenientemente. La Figura 2.1 presenta el área de estudio con sus principales unidades morfológicas y batimetría.

La región de estudio presenta características que dificultan grandemente su investigación. En primer lugar, el rango batimétrico (desde 1 a 30 m aproximadamente) y las

distintas condiciones de navegabilidad del área, hacen imposible el muestreo con un solo tipo de embarcación, siendo esto aplicable también a los muestreadores. A ello debe agregarse la enorme extensión del estuario y su alta dinámica, tanto de sus variables bióticas como abióticas, que hacen extremadamente difícil obtener sinóptica en las observaciones. Todas estas consideraciones han sido tenidas en cuenta al realizar los diseños de muestreo; al establecer las escalas espacio-temporales que pueden ser adecuadamente descritas; y al interpretar los resultados.

2. Información ambiental:

Las variables oceanográficas consideradas son salinidad y temperatura. La salinidad es la variable clave en los estuarios, en la mayoría de ellos determina por sí sola el campo de densidad de sus aguas. Tanto su amplio rango como sus rápidas e imprevistas fluctuaciones tienen influencia decisiva en la biota, principalmente en cuanto a la posibilidad de adaptación de las especies al ámbito estuarino, y a la zonación biológica dentro del mismo.

La temperatura también fluctúa rápidamente sobre un amplio rango, sobre todo en comparación con el sistema costero, pero su efecto sobre la distribución de masas de agua y sus organismos, resulta menos acentuado que en el caso de la salinidad. Sin embargo, tiene gran influencia en algunos procesos biológicos como es el caso de la reproducción en poiquilotermos.

Dos forzantes externos tienen marcada importancia en la distribución de estas propiedades en este estuario: caudal y vientos (estos últimos en razón de la gran superficie del estuario en relación a su profundidad). En consecuencia, a los efectos de estudiar la distribución de salinidad y temperatura, se ha incorporado información histórica sobre el caudal del Río de la Plata, y estadísticas de viento tomadas en el Pontón Prácticos Recalada.

2.1. Datos oceanográficos.

La información oceanográfica corresponde a una actualización de la base de datos empleada por Guerrero *et al.* (1997). Esta base de datos incluye en la actualidad unas 1700 estaciones, efectuadas a partir de 1966 (Tabla 2.1). En aquellas descripciones realizadas sobre la totalidad de los datos la salinidad es reportada en us (unidades de salinidad), porque los datos históricos no han sido convertidos a la Escala Práctica de Salinidad de 1978 (ups, UNESCO, 1981).

En aquellas campañas anteriores a 1991 los datos oceanográficos han sido tomados con botellas operadas a profundidades standard. Los datos de temperatura corresponden a los termómetros colocados en las mismas, o a las lecturas de batitermogramas. Los valores de salinidad han sido medidos con salinómetros de inducción (en las campañas de la serie Pesquerías, las muestras de salinidad con valores fuera del rango de medición del salinómetro empleado, fueron tituladas con NO_3Ag según las normas del Instituto Oceanográfico de Mónaco).

En las campañas más modernas (1991 en adelante), las variables han sido medidas con perfiladores continuos de conductividad, temperatura y profundidad (CTD). Estos instrumentos han sido generalmente operados con una frecuencia de muestreo de 2 registros por segundo, y arriados a una velocidad de 0.5 m s^{-1} . Los valores originalmente medidos de salinidad y temperatura fueron procesados por el Laboratorio de Oceanografía Física del INIDEP para filtrar las altas frecuencias; corregir el desfase entre las series de temperatura y salinidad ocasionado por la diferente velocidad de respuesta de ambos sensores; estandarizar a intervalos de 1 db en presión y convertir los datos a unidades oceanográficas (salinidad y densidad). Finalmente, los valores fueron corregidos a partir de los factores de calibración para temperatura y salinidad de cada instrumento. Para ello, el instrumental ha sido regularmente monitoreado en el mencionado Laboratorio, mediante la comparación a partir de muestras de agua tomadas con botellas oceanográficas, sobre las que se efectúan estimaciones del error de salinidad. Las botellas oceanográficas estuvieron provistas además de termómetros de inversión, cuyas lecturas se emplearon en la estimación del error de medición de esta variable. Las correcciones aplicadas a los datos sin procesar son del orden de $\pm 0.05^\circ\text{C}$ y ± 0.06 ups.

En las campañas del Proyecto Samborombón los valores de temperatura y salinidad fueron medidos con un termo-salinómetro portátil YSI, (con una precisión de $\pm 0.2^\circ\text{C}$ en temperatura y ± 0.2 us en salinidad), registrándose los valores de superficie y fondo. En aquellos lugares de la bahía cuya profundidad superó los 3 m, se tomó además una medición a una profundidad intermedia.

3. Información biológica:

3.1. Datos de lctioplancton:

La Tabla 2.1 presenta las campañas de las que se han tomado datos de ictioplancton, como así también sus principales características, algunas de las cuales son seguidamente comentadas junto con procedimientos generales para la obtención de muestras de plancton.

3.1.1. Muestreadores, procedimiento de arrastre y estimación del volumen de agua filtrado.

Los muestreadores empleados en las campañas consideradas en el estudio de la distribución espacio-temporal de los huevos de *B. aurea*, han sido redes de plancton. Las características principales de cada una de las redes empleadas son ilustradas en la Figura 2.2 y seguidamente sintetizadas:

Red Hensen: esta red consta de un aro metálico de 0.74 m de diámetro, y una malla cónica de 330 μm de apertura. Se opera con el buque detenido, haciendo arrastres verticales, y es apta para la captura de los componentes menos móviles del plancton, entre ellos los huevos de peces (Hensen, 1895).

Red Bongo: esta red está compuesta por dos aros metálicos gemelos de 0.60 m de diámetro, conectados por un yugo giratorio central donde se acopla el cable de arrastre. De esta forma no hay bridas de arrastre por delante de la boca de la red, que pudiesen ocasionar espantamiento de los organismos. Desde este yugo cuelga además un depresor de 22 kg de peso. Unidas a los aros van dos redes cilindro-cónicas, con distintas aperturas de malla, dependiendo los valores de las mismas de la fracción del plancton que se desea estudiar. Las combinaciones más usuales en las campañas que integran este estudio han sido 300-500 μm ; y 200-300 μm . Esta es una red "lenta" que se opera a 2 nudos de velocidad aproximadamente, en arrastres oblicuos. Una descripción más detallada de este muestreador puede encontrarse en Smith y Richardson (1977).

Red Minibongo: esta es una red Bongo de pequeñas dimensiones, construida según el modelo básico presentado por Smith y Richardson (1977). En este equipo los aros metálicos han sido reemplazados por tubos de PVC de 0.20 m de diámetro. Las redes son también cilindro-cónicas, y en este caso el depresor pesa 3 kg aproximadamente. Este equipo por su pequeño tamaño, ha sido operado a mano desde embarcaciones menores, que no cuentan con guinches para utilizar muestreadores de plancton de mayor porte.

Red Nackthai: esta red de alta velocidad es una modificación hecha por investigadores alemanes de la red Gulf V de origen estadounidense (para más detalles véase Nellen y Hempel, 1969). Posee una forma general de torpedo, la red propiamente dicha esta sostenida dentro de un bastidor metálico de 2.75 m de longitud y 0.40 m de diámetro. Posee en su parte

anterior un cono metálico con una boca de 0.20 m. Lleva una única red, generalmente con una apertura de malla entre 400 y 500 μm , y se opera mediante arrastres oblicuos, a 3-4 nudos de velocidad.

Red Pairovet: este muestreador ha sido originalmente diseñado para efectuar estimaciones de adultos desovantes de la anchoíta *Engraulis mordax*. Se opera realizando arrastres verticales y consta de dos aros metálicos gemelos de 0.25 m de diámetro, unidos entre sí por un yugo fijo al cual se une además el cable de arrastre. Este equipo está provisto de mallas cilindro-cónicas de 200 μm , y no utiliza depresor. (para más detalles véase Smith *et al.*, 1984).

Con el objeto de obtener estimaciones de la densidad de los organismos capturados, para cada arrastre de plancton se calcula rutinariamente el volumen de agua filtrado, a partir de la lectura de los flujómetros colocados en la boca de cada red. Los flujómetros empleados han sido del tipo mecánico, y constan básicamente de un rotor que gira con el paso del agua, conectado a un contador digital. Estos instrumentos, convenientemente calibrados, dan una estimación de la distancia recorrida (no real sino en función del agua filtrada), y a partir del conocimiento de la superficie de la boca de la red se obtiene la estimación definitiva del agua filtrada en el lance.

Otro parámetro importante en los muestreos de plancton es la profundidad del arrastre. En los arrastres oblicuos tal valor debe estimarse mediante una simple relación trigonométrica entre la cantidad de cable filado y el ángulo en que este cable se desvía de la vertical. La cantidad de cable filado se lee directamente en un dispositivo montado en el propio guinche oceanográfico, o en una pasteca contámetro por la cual pasa el cable en la maniobra de plancton. El ángulo se lee a partir de un "clinómetro" montado también sobre el cable de arrastre. La relación:

$$(LONGITUD\ DEL\ CABLE\ FILADO) \times (COSENO\ DEL\ ANGULO) = PROFUNDIDAD\ DE\ LA\ RED$$

da una estimación suficientemente precisa en arrastres a profundidades menores a los 150-200 m (Boltovskoy, 1981).

La velocidad de arrastre del muestreador ha sido en todos los casos estimada a partir del instrumental de navegación propio de cada buque. Este parámetro no interviene en ninguna consideración cuali-cuantitativa referida al plancton, pero es importante que los arrastres se efectúen a las velocidades indicadas para cada tipo de red a los efectos de hacer máxima su eficiencia.

3.1.2. Preservación de las muestras.

Las muestras de plancton fueron preservadas inmediatamente de su obtención, en una solución de Formol al 5% en agua de mar. El Formol es previamente neutralizado con borato de sodio. Las muestras fueron luego convenientemente etiquetadas y almacenadas a bordo hasta el arribo a puerto.

3.1.3. Separación e identificación del material.

La separación del ictioplancton; su identificación y posterior cuantificación se ha llevado a cabo en laboratorio en la mayoría de los casos. En algunas campañas como las de evaluación de anchoíta (OB-08/94 y OB-11/95), el material fue separado a bordo efectuándose además una identificación preliminar, verificada luego en laboratorio.

La identificación de los huevos planctónicos de peces a nivel específico, es en la mayoría de los casos incierta (Hempel, 1979; Matarese y Sandknop, 1984). Si bien para los huevos planctónicos pueden citarse una gran variedad de características de uso potencial en su identificación (forma; tamaño; textura del corion; aspecto del vitelo; número y tamaño de gotas oleosas; pigmentación), su utilidad se ve menguada porque muchas de ellas presentan gran variación intra-específica, porque algunas son sólo apreciables en material vivo o recién fijado, y porque la gran mayoría de los huevos responde a una sola combinación de caracteres: huevo esférico con un diámetro aproximado de 1000 μm , una sola gota oleosa de 200 a 300 μm , corion liso y espacio perivitelino intermedio. El caso de la saraca escapa sin embargo a estas generalizaciones. El huevo de *B. aurea* es relativamente grande y su gota oleosa pequeña. La Figura 2.3.a. ilustra la relación entre el diámetro de la gota oleosa y el diámetro del huevo, de aquellas especies citadas para el estuario del Río de la Plata (Cousseau, 1985) y para las cuales se han descrito las características del huevo. La figura solo incluye información de las especies con huevos esféricos y una gota oleosa. Como puede apreciarse, el huevo de *B. aurea* se separa claramente del resto de las especies que cohabitan el sistema, haciendo por ello segura y relativamente fácil su identificación. Esta cualidad ha permitido la incorporación de datos históricos pertenecientes al Laboratorio de Ictioplancton del INIDEP, basados en identificaciones realizadas por distintos investigadores durante las pasadas décadas, cuya verificación hubiese demandado gran cantidad de tiempo y esfuerzo, siendo en muchos casos imposible por la pérdida o destrucción del material.

La descripción del huevo y fases embrionarias de la especie en que se han basado todas las identificaciones, es aquella presentada por Ciechowski (1968), a partir de huevos recolectados del plancton en cercanías de Mar del Plata, e incubados luego en laboratorio

hasta la fase de eclosión de la larva. El huevo de *B. aurea* es perfectamente esférico, con un diámetro de 1430 a 1700 μm . Posee un espacio perivitelino amplio, y una única gota oleosa de pequeño tamaño: 140 a 170 μm (Figura 2.3.b.).

3.1.4. Alcances y limitaciones de la información empleada.

La compilación de datos publicados y aquéllos inéditos existentes en el Laboratorio de Ictioplancton del INIDEP, da como resultado una amplia cobertura en cuanto al área; la época del año y el rango batimétrico (Tabla 2.1), que permite describir adecuadamente los patrones medios de distribución de la actividad reproductiva de *B. aurea*, es decir los límites más probables de la época y del área de puesta, y los rangos termohalinos asociados. Sin embargo, la marcada heterogeneidad en los diseños de muestreo, y la diversidad tanto de las redes como de las modalidades de operación en cada caso, hacen poco confiables las comparaciones cuantitativas entre diferentes años o áreas del estuario.

Cuando ha sido necesario resolver escalas espaciales o temporales menores, se efectuaron diseños de muestreo específicos, llevados a cabo en las campañas del Proyecto Costero, que son descritos en el Capítulo correspondiente.

3.2. Datos tomados sobre ejemplares adultos:

La información referida a especímenes adultos ha sido en su mayoría, tomada con el objeto de ser empleada en esta Tesis. La captura de los ejemplares se llevó a cabo con redes de arrastre de fondo, operadas a la pareja en el caso del Proyecto Samborombón, y con portones en las campañas del Proyecto Costero. Si bien la saraca es un pez pelágico, la baja profundidad de la zona de estudio hace que aún empleando redes de fondo se obtengan buenas capturas de la especie (véase también el ecograma de la Figura 4.2).

Los datos tomados a bordo fueron: captura en kg de la especie; longitud total de los individuos; sexo; y estado madurativo. Esta última observación se efectuó de acuerdo con una escala macroscópica de maduración compuesta de 5 estadios, de uso generalizado en las campañas de los citados proyectos (Tabla 2.2).

A los efectos de proveer material para los estudios de fecundidad y modalidad reproductiva, se colectaron ovarios de hembras maduras para ser procesados en laboratorio.

4. Bibliografía

- Boltovskoy, D. 1981. Estimación de la profundidad de muestreo. - En: Boltovskoy, D. (ed.), Atlas del Zooplankton del Atlántico Sudoccidental, y métodos de trabajo con el zooplankton marino, INIDEP, Mar del Plata, Argentina, pp. 95-100.
- Ciechomski, J. D. de. 1968. Huevos y larvas de tres especies de peces marinos, *Anchoa marinii*, *Brevoortia aurea* y *Prionotus nudigula* de la zona de Mar del Plata. - Bol. Inst. Biol. Mar. 17: 28 pp.
- Ciechomski, J. D. de. 1971. Consideraciones sobre la reproducción de la caballa, *Scomber japonicus marplatensis* y su desarrollo embrionario y larval. - Physis 30(81): 547-555.
- Ciechomski, J. D. de & Cassia, M. C. 1982. Observaciones sobre embriones, larvas y juveniles de pescadilla, *Cynoscion striatus*. - Rev. Invest. Des. Pesq. 3: 5-13.
- Ciechomski, J. D. de & Weiss, G. 1973a. Reproducción y desarrollo embrionario y larval del surel *Trachurus picturatus australis* (Pisces), en el área de Mar del Plata. - Physis 32(84): 85-93.
- Ciechomski, J. D. de & Weiss, G. 1973b. Desove y desarrollo embrionario y larval del besugo, *Pagrus pagrus* (Linné) en el Mar Argentino (Pisces, Sparidae). - Physis 32(85): 481-487.
- Cousseau, M. B. 1985. Los peces del Río de la Plata y su Frente Marítimo. - En: Yáñez-Arancibia, A. (ed.), Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons: Towards an ecosystem integration. DR(R) UNAM Press, México, pp. 515-534.
- Deuel, D. G., Clark, J. R. & Mansueti, A. J. 1966. Description of embryonic and early larval stages of bluefish, *Pomatomus saltatrix*. - Trans. Am. Fish. Soc. 95: 264-271.
- Guerrero, R. A., Acha, E. M., Framiñan, M. B. & Lasta, C. A. 1997. Physical oceanography of the Río de la Plata Estuary, Argentina. - Cont. Shelf Res. 17(7): 727-742.
- Hempel, G. 1979. Early life history of marine fish. The egg stage. - Washington Sea Grant, Washington.
- Hensen, V. 1895. Ergebnisse der Planktonexpedition der Humboldt-Stiftung. - Vol. 1B, pp. 76-101.
- Macchi, G. J. & Acha, E. M. 1998. Aspectos reproductivos de las principales especies de peces muestreadas durante la campaña costera H-13/94. - INIDEP Inf. Téc. 21: 67-89.
- Matarese, A. C. & Sandknop, E. M. 1984. Identification of fish eggs. - En: Moser, H. G. (ed.), Ontogeny and Systematic of Fishes. Based on an International Symposium dedicated to

- the memory of Elbert Halvor Ahlstrom, The American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Lawrence, USA, pp. 27-31.
- Nellen, W. & Hempel, G. 1969. Versuche zur Fängigkeit des "Hai" und des modifizierten Gulf-V-Plankton-Samplers "Nackthai". - Ber. Deuts. Wiss. Komm. Meeres. 20: 141-154.
- Phonlor, G. 1978. Fecundação artificial e desenvolvimento dos ovos e larvas de *Parona signata* em laboratório (Osteichthyes, Carangidae). - Atlântica 3: 47-56.
- Smith, P. E. & Richardson, S. L. 1977. Standard techniques for pelagic fish egg and larva surveys. - FAO Fish. Tech. Pap., (175): 100 pp.
- Smith, P. E., Flerx, W. & Hewitt, R. 1984. The CALCOFI vertical egg tow (Calvet) net. - En: Lasker, R. (ed.), An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the Northern Anchovy (*Engraulis mordax*), Administrative Report LJ-84-37. NOAA, Southwest Fisheries Center, La Jolla, California, pp. 97-111.
- Weiss, G. 1981. Ictioplankton del estuario de Lagoa dos Patos, Brasil. - Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina.

5.Tablas

Campaña	Institución	Fecha (mes'año)	Estac.cada 10000 km ²	Muestreador Oceanográfico	Diseño Muestreo	Muestreador Plancton	Rango Prof. (m)
Pesquería I	SHN-FAO	VIII '66	8	Botellas	Transectas	---	21-2040
Pesquería II	SHN-FAO	XII '66	7	Botellas	Transectas	---	16-143
Pesquería III	SHN-FAO	II '67	7	Botellas	Transectas	---	14-183
Pesquería IV	SHN-FAO	VI '67	6	Botellas	Transectas	---	20-97
Pesquería V	SHN-FAO	IX '67	5	Botellas	Transectas	---	22-770
Pesquería VII	SHN-FAO	II '68	6	Botellas	Transectas	---	17-205
Pesquería VIII	SHN-FAO	V '68	13	Botellas	Transectas	---	15-143
Pesquería IX	SHN-FAO	VIII '68	12	Botellas	Transectas	---	14-259
Merluza I	SEAG-FAO	VIII '69	18	Botellas	Sistemático	---	25-200
Anchoíta II	SEAG-FAO	V '70	23	Botellas	Sistemático	Hensen	7-1700
Merluza II	SEAG-FAO	VII '70	14	Botellas	Sistemático	---	50-240
Anchoíta III	SEAG-FAO	VIII '70	20	Botellas	Sistemático	---	11-1350
Merluza III	SEAG-FAO	VIII '70	14	Botellas	Sistemático	---	54-142
Anchoíta IV	SEAG-FAO	XI '70	14	Botellas	Sistemático	Hensen	9-900
CC-03/81	INIDEP	III '81	22	Botellas	Al azar	Bongo	7-50
ECRLP-8101	SOHMA-SHN	III '81	30	Botellas	Transectas	---	5-25
ECRLP-8103	SOHMA-SHN	V '81	17	Botellas	Transectas	---	8-28
ECRLP-8104	SOHMA-SHN	VI '81	96	Botellas	Transectas	---	19-30
ECRLP-8109	SOHMA-SHN	IX '81	20	Botellas	Sistemático	---	7-26
CC-14/81	INIDEP	IX '81	27	Botellas	Al azar	Bongo	4-33
ECRLP-8206	SOHMA-SHN	III '82	16	Botellas	Sistemático	---	7-28
Lamatra 8219	INAPE	VIII '82	19	Botellas	Sistemático	---	18-1700
EH-04/82	INIDEP	X '82	20	Botellas	Al azar	Bongo	10-125
CC-04/82	INIDEP	XI '82	43	Botellas	Al azar	Bongo	5-24
EH-02/85	INIDEP	V '85	23	Botellas	Al azar	Bongo-Nackthai	6-40
OB-03/86	INIDEP	V '86	22	Botellas	Al azar	Nackthai	43-365
BS-01/88	INIDEP	II '88	63	TS	Sistemático	Minibongo	2-8
BS-02/88	INIDEP	III '88	59	TS	Sistemático	Minibongo	2-8
BS-03/88	INIDEP	X '88	55	TS	Sistemático	Minibongo	2-8
EH-01/88	INIDEP	XI '88	52	Botellas	Al azar	Nackthai	8-37
BS-01/90	INIDEP	X '90	74	TS	Sistemático	Minibongo	1-7
BS-01/91	INIDEP	IV '91	67	TS	Sistemático	Minibongo	2-7
OB-03/91	INIDEP	VI '91	44	CTD	Transectas	Nackthai	13-28
OB-07/91	INIDEP	XI '91	99	CTD	Transectas	Nackthai	9-40
BS-03/91	INIDEP	XII '91	81	TS	Sistemático	Minibongo	2-8
BS-01/92	INIDEP	V '92	52	TS	Sistemático	Minibongo	2-8
EH-06/92	INIDEP	VIII '92	36	CTD	Transectas	Nackthai	4-32
EH-08/92	INIDEP	XI '92	24	CTD	Sistemático	Nackthai	9-29
OB-05/93	INIDEP	IV '93	34	CTD	Transectas	Nackthai	4-42
EH-09/93	INIDEP	VII '93	37	CTD	Al azar	---	5-47
OB-11/93	INIDEP	X '93	12	CTD	Sistemático	Pairovet	10-900
OB-12/93	INIDEP	XI '93	31	CTD	Transectas	---	4-62
EH-05/94	INIDEP	V '94	32	CTD	Transectas	---	4-73
OB-08/94	INIDEP	X '94	12	CTD	Transectas	Pairovet	9-150
EH-13/94	INIDEP	XI '94	31	CTD	Al azar	---	6-27
EH-06/95	INIDEP	VII '95	34	CTD	Al azar	---	620
EH-08/95	INIDEP	XI '95	30	CTD	Transectas	Nackthai	4-25
OB-11/95	INIDEP	X '95	12	CTD	Transectas	Pairovet	10-136
BS-01/96	INIDEP	I '96	52	CTD	Sistemático	Minibongo	2-7
EH-02/96	INIDEP	II '96	30	CTD	Al azar	Nackthai	4-30
EH-07/96	INIDEP	V '96	31	CTD	Al azar	---	4-22
EH-15/96	INIDEP	XI '96	32	CTD	Al azar	---	7-20
EH-12/97	INIDEP	XI '97	29	CTD	Al azar	Nackthai	4-24

Tabla 2.1: Fuente de datos oceanográficos y de ictioplancton. **TS:** termosalinómetro

ESTADIO	MACHOS	HEMBRAS
I Juvenil	Testículos filiformes	Ovarios de reducido tamaño y translúcidos
II Maduración	Testículos blanquecinos	Ovarios amarillos, con oocitos vitelados
III Maduración total	Testículos blancos con abundante esperma	Ovarios con oocitos hidratados
IV Post-evacuado	Testículos amarillentos con esperma residual	Ovarios amarillentos, con oocitos vitelados residuales
V Reposo	Testículos de escaso volumen, amarillentos y sin esperma	Ovarios grisáceos con la túnica engrosada

Tabla 2.2: Escala macroscópica de madurez gonadal (tomado de Macchi y Acha (1998)).

6.Figuras

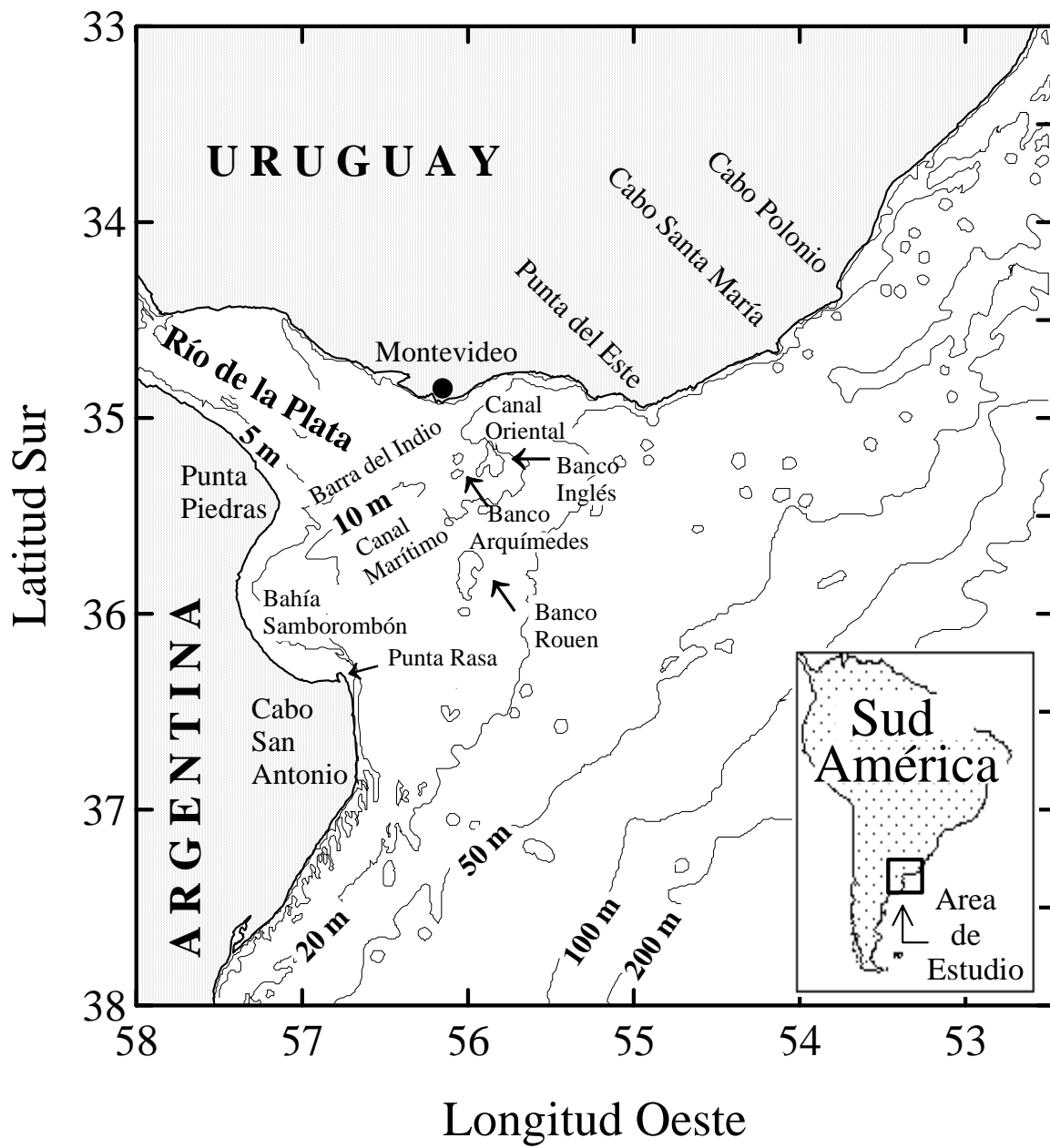


Figura 2.1: Localización, batimetría y principales rasgos geográficos y topográficos del área de estudio.

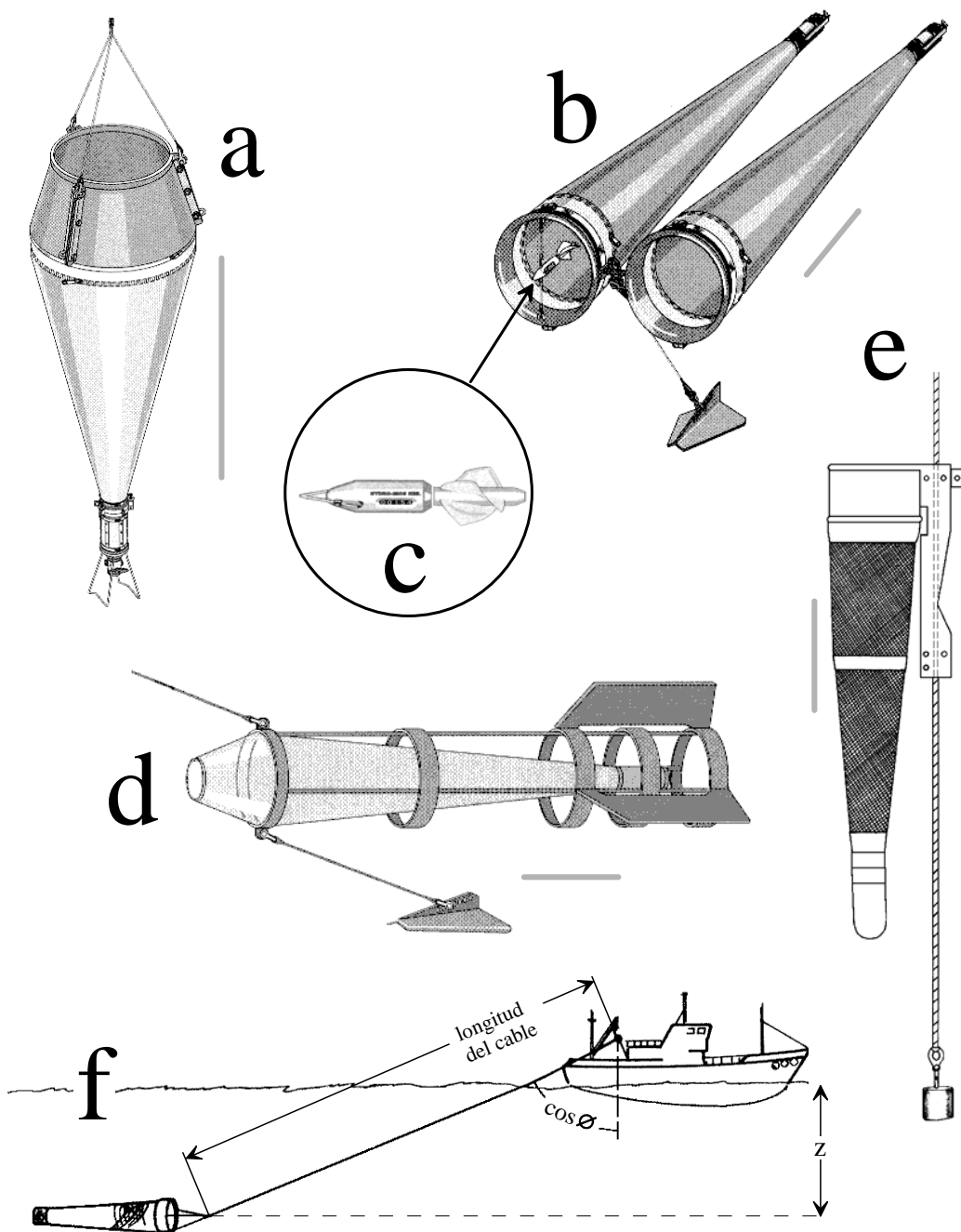


Figura 2.2: Muestreadores de ictioplancton (las barras grises equivalen a 50 cm). **a:** red de Hensen **b:** red Bongo **c:** flujómetro mecánico digital **d:** red Nackthai **e:** red Paironet (en vista lateral, se observa una de las dos redes gemelas) **f:** esquema que ilustra la manera de estimar la profundidad del arrastre de plancton, a partir de la longitud de cable filado y de la medición del ángulo de dicho cable respecto de la vertical.

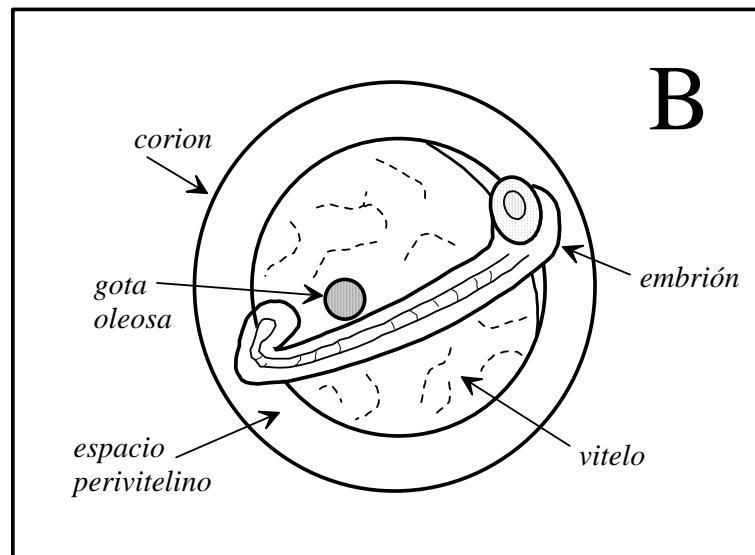
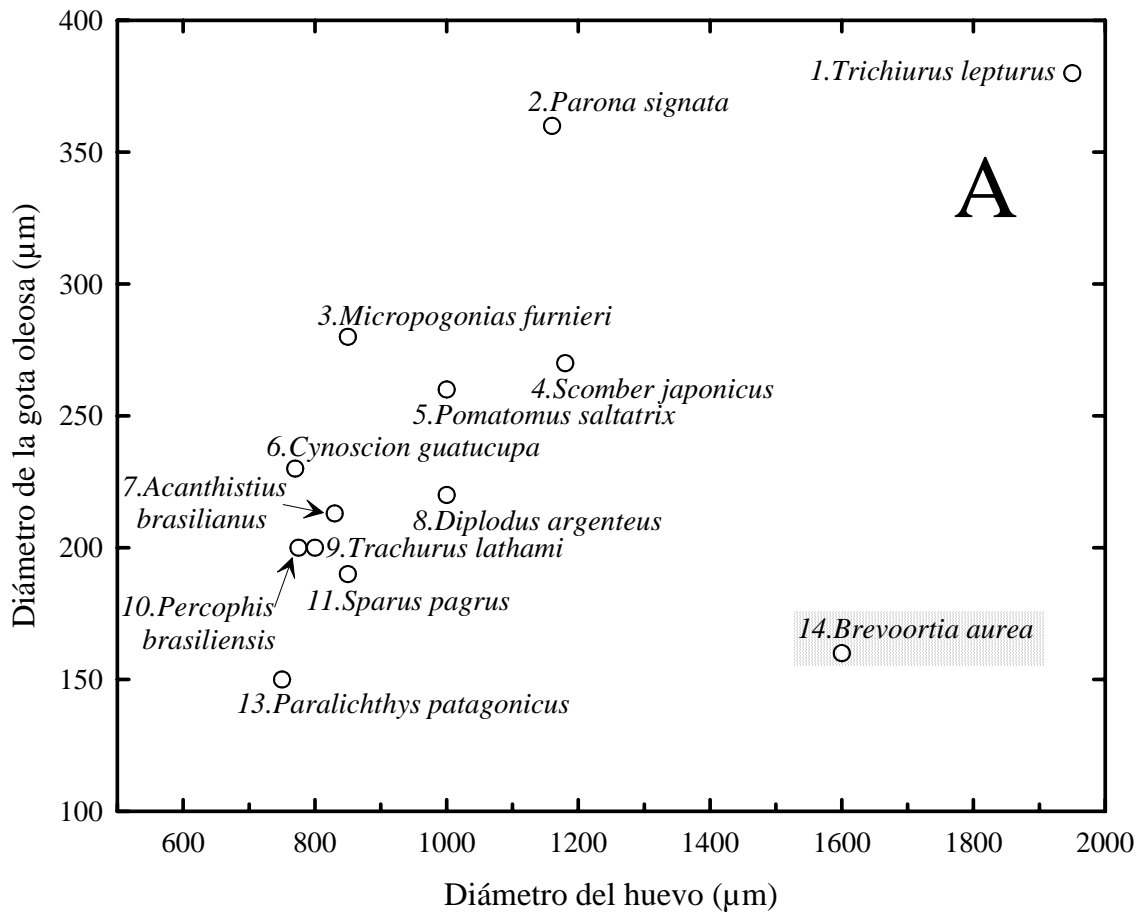


Figura 2.3: **A:** Relación entre el diámetro de la gota oleosa y el diámetro total del huevo, para aquellas especies del estuario del Río de la Plata con huevos esféricos. Los datos corresponden a: 1. Weiss, 1981 2. Phonlor, 1978 3. Weiss, 1981 4. Ciechomski, 1971 5. Deuel et al., 1966 6. Ciechomski y Cassia, 1982 (citado como *Cynoscion striatus*) 7 y 8. datos originales 9. Ciechomski y Weiss, 1973.a (citado como *Trachurus picturatus australis*) 10. dato original 11. Ciechomski y Weiss, 1973.b 12. Ciechomski, 1968 13. dato original **B:** Huevo de *Brevoortia aurea* (tomado de Ciechomski, 1968).

Tabla de Contenidos del Capítulo III

III. Caracterización ambiental del área de puesta	86
1. Caracterización física del Río de la Plata y su frente marítimo:	89
1.1. Situación geográfica, hidrología, climatología y mareas.	89
1.2. Unidades morfológicas del río	90
1.3. Distribución de los campos de temperatura y salinidad.	92
1.3.1. Consideraciones metodológicas:	93
1.3.2. Temperatura.	94
1.3.2.1. Distribución Horizontal:	94
1.3.3. Salinidad.	95
1.3.3.1. Distribución Horizontal:	95
1.3.3.2. Distribución Vertical:	97
1.4. Frentes de turbidez en el estuario.	100
1.5. Masas de agua y corrientes en la plataforma continental adyacente al Río de la Plata.	101
2. Productividad del sistema:	102
2.1. Producción primaria y nutrientes. VER SMITH	102
2.2. Zooplancton. VER SEMINARISTA DE HERMES	104
3. Síntesis:	104
4. Bibliografía:	106
5. Tablas:	110
6. Figuras:	111

Tabla de Contenidos del Capítulo III

III. Caracterización ambiental del área de puesta	89
1. Caracterización física del Río de la Plata y su frente marítimo:	89
1.1. Situación geográfica, hidrología, climatología y mareas.	89
1.2. Unidades morfológicas del río	90
1.3. Distribución de los campos de temperatura y salinidad.	92
1.3.1. Consideraciones metodológicas:	93
1.3.2. Temperatura.	94
1.3.2.1. Distribución Horizontal:	94
1.3.3. Salinidad.	95
1.3.3.1. Distribución Horizontal:	95
1.3.3.2. Distribución Vertical:	97
1.4. Frentes de turbidez en el estuario.	100
1.5. Masas de agua y corrientes en la plataforma continental adyacente al Río de la Plata.	101
2. Productividad del sistema:	102
2.1. Producción primaria y nutrientes.	102
2.2. Zooplancton.	104
3. Síntesis del Capítulo:	104
4. Bibliografía:	106
5. Tablas:	110
6. Figuras:	111



III. Caracterización ambiental del área de puesta

1. Caracterización física del Río de la Plata y su frente marítimo:

1.1. Situación geográfica, hidrología, climatología y mareas.

El Río de la Plata se localiza sobre la costa oriental de América del Sur, entre 34°S y 36°20'S de latitud, y entre 55°W y 58°30'W de longitud. Su forma es la de un embudo con orientación noroeste-sudeste, de 320 Km de longitud y un ancho que va desde 2 Km en su nacimiento a 220 Km en la boca, considerada convencionalmente como la línea que une Punta del Este (Uruguay) con Punta Rasa (Argentina) (Figura 3.1).

El Río de la Plata drena la segunda cuenca hídrica de América del Sur, la que se extiende por Argentina; Bolivia; Brasil; Paraguay y Uruguay, cubriendo 3.100.000 Km². Sus dos principales tributarios son el Paraná y el Uruguay. El primero presenta una descarga media anual de 18.000 m³s⁻¹, con un caudal máximo durante el otoño y mínimo en primavera. El Uruguay posee una descarga media anual de 5.000 m³s⁻¹ con un máximo en verano y un mínimo en otoño. Caracteriza al río Uruguay un régimen altamente variable. La descarga de los tributarios menores resulta varios órdenes de magnitud inferior a la de estos grandes ríos. Por ejemplo, la descarga anual promedio en la Bahía Samborombón, debida al Río Salado y el sistema de canales, ha sido estimada en 26 m³s⁻¹ (Framiñan *et al.*, MS). La descarga total del Río de la Plata puede ser calculada como el resultado de la descarga de ambos tributarios principales, habiéndose estimado valores medios de 20.000 m³s⁻¹ (CARP, 1989); 25.000 m³s⁻¹ (Urien, 1967) y 22.000 m³s⁻¹ (Framiñan y Brown, 1996). El desfase de los picos de caudal de estos ríos, hace que el Río de la Plata no presente una clara estacionalidad en su descarga, con una diferencia de alrededor del 22% entre el máximo (mayo a julio) y el mínimo (diciembre a marzo) (Guerrero *et al.*, 1997). Además de ello, las variaciones interanuales del patrón de descarga son muy pronunciadas.

En líneas generales el clima del Río de la Plata es templado y húmedo con tendencia a cálido. Los vientos son leves en general y los temporales escasos (SIHN, 1995). Los vientos más fuertes son del sector Sur (SE; S y SW), y los más débiles del NW. El pampero y la sudestada son vientos típicos muy conocidos en la región, pero su zona de acción es más extensa. El pampero se origina en masas de aire polar que se desplazan desde la Antártida, atravesando la zona norte de la Patagonia y el sur de la

región pampeana, con vientos en general moderados (6 a 8 m s^{-1}) y regulares (9 a 11 m s^{-1}) del SW, que rara vez llegan a 20 m s^{-1} . En el Río de la Plata sopla con similar intensidad. La sudestada se caracteriza por un gradual pero persistente aumento en la intensidad del viento, llegando a fuertes (11 a 14 m s^{-1}) del sector SE-SSE, pudiendo llegar a temporal fuerte (21 a 25 m s^{-1}) en la desembocadura del río. La forma y orientación del río da lugar a que los vientos del SE engolfen el agua haciendo subir su nivel, provocando las temidas crecidas, especialmente sobre la costa bonaerense. Las sudestadas se pueden registrar durante todo el año, aunque de mayo a octubre ocurren las sudestadas fuertes; las de mayor intensidad corresponden al período de mayo a julio, mientras que las más prolongadas corresponden a octubre. Su duración varía entre uno y tres días, llegando en ocasiones a cinco (SIHN, 1995).

Como la masa de agua en el estuario es comparativamente pequeña, puede considerarse despreciable la acción directa de las fuerzas astronómicas sobre ella, por lo que toda alteración del nivel de sus aguas se debe a la acción de la marea oceánica, modificada por perturbaciones atmosféricas (Balay, 1961). La onda de marea oceánica que llega al estuario genera un fenómeno hidráulico más complejo que la marea misma, puesto que se oponen a su desarrollo, además del drenaje del río, las acciones combinadas de la fricción, de la pendiente del fondo y la configuración geográfica del río. El régimen de mareas es semidiurno, con desigualdades diarias, pues generalmente se presentan diariamente dos pleamares y dos bajamares de distintas alturas. La onda tarda en recorrer todo el río aproximadamente 12 horas, esperándose en consecuencia situaciones simultáneas de pleamar y bajamar (Balay, 1961). Las amplitudes medias son del orden de un metro en la costa sur y 0.35 m en la norte. Las corrientes de marea son del orden de 0.5 m s^{-1} , con sus valores máximos sobre la costa sur y en la zona de "El Codillo", cercano a Punta Piedras. En la Bahía Samborombón hay un sistema de corrientes residuales de marea en sentido antihorario, el cual fluye hacia el océano siguiendo la línea de costa, juntamente con el drenaje fluvial (Urien, 1972).

1.2. Unidades morfológicas del río

Tomando en consideración su morfología y dinámica, el río puede ser dividido en una región interna y otra externa, por una franja de baja profundidad localizada entre Punta Piedras y Montevideo, denominada Barra del Indio (CARP, 1989). La región interior presenta un régimen fluvial, en tanto que en la región exterior se produce la

interacción entre las aguas marinas y continentales definiendo un vasto estuario, sobre el cual se centrará esta descripción ambiental.

Las unidades morfológicas de la región estuarial, siguiendo a CARP (1989), pueden caracterizarse como sigue:

La **Barra del Indio** es una planicie suave que se ubica entre Punta Piedras y Montevideo; su profundidad varía entre 6.5 y 7 m. Su cara oriental limita con un escalón pronunciado de rumbo NE, comprendido entre las isobatas de 7 y 11 m, con un gradiente que varía de Norte a Sur de 0.05 a 0.02% y denominado Frente Marítimo.

El **Canal Marítimo** es una depresión ancha y profunda que separa la Barra del Indio y la Bahía Samborombón, del Alto Marítimo. Tiene una profundidad de 12 a 14 m y se hace más profundo hacia el Sur, alcanzando los 20 m en cercanías del Cabo San Antonio.

El **Alto Marítimo** está formado por los bancos Inglés; Arquímedes y Rouen. Los dos primeros son zonas estables, con efecto de divisoria de aguas (Urien, 1967), que separan las depresiones del Canal Oriental y Canal Marítimo. El Banco Inglés y el Arquímedes tienen una profundidad de 6-8 m y una superficie aproximada de 350 y 45 Km² respectivamente. El Banco Rouen se sitúa a unos 30 Km al Sur de los anteriores, cubre un área de 700 Km² y tiene entre 10 y 12 m de profundidad.

El **Canal Oriental** es una depresión alargada que se inicia al Oeste de la Barra del Indio, y cuya profundidad va en aumento hacia el Este, alcanzando 20 m frente a Punta del Este. A partir de allí toma un arrumbamiento NE y se denomina Pozos de Fango. Este canal natural representa el antiguo desagüe del Plata.

La **Bahía Samborombón** es un área poco profunda (entre 1 y 10 m) y pendiente muy suave, que se extiende entre Punta Piedras y Punta Rasa. Su ribera está conformada por un extenso pantano que posee una extensión aproximada de 171.000 hectáreas (Milovich *et al.*, 1992).

El **Banco Piedras** está en el extremo norte de la Bahía Samborombón. Es un banco chato, estable y de núcleo compacto, que desvía el canal natural del río hacia el Este (Urien, 1967).

En **Punta Rasa**, extremo norte del Cabo San Antonio, hay una serie de bajofondos constituidos por arena, algunos aflorantes y otros sumergidos, tales como los casos de los bancos Ajó y San Agustín. La espiga de la Punta Rasa está semisumergida y es la

prolongación de la costa. Su crecimiento es de rumbo norte, debido a la acción de las olas y la deriva litoral.

Al Sur de la Punta Rasa, en el cabo San Antonio, la batimetría revela una pendiente mayor que en el estuario. La isobata de 10 m es más próxima a la costa, presenta un festoneado que aumenta hacia el Sur de Punta Médanos y forma "ganchos" de dirección SE en correspondencia con formas terrestres litorales semejantes, cordones de dunas sucesivos, que insinúan antiguas líneas litorales (Urien, 1967).

Una característica morfológica de la Plataforma Continental Argentina son las llamadas "terrazas", cuyo origen se vinculó a las variaciones del nivel del mar en respuesta a los ciclos glaciares del Pleistoceno. En las inmediaciones de la desembocadura del Río de la Plata, la terraza más próxima a la costa se ubica a una profundidad de 25-30 m. El ancho de esta terraza disminuye hacia el sur, alcanzando su menor desarrollo en el área de Mar del Plata-Claromecó. Otra terraza se desarrolla a los 85 m de profundidad, aunque en algunas zonas se extendería hasta los 100 m (Parker, *et al.*, MS).

1.3. Distribución de los campos de temperatura y salinidad⁸.

El enorme caudal del Río de la Plata al volcar sobre la suave pendiente de la plataforma continental argentina, forma un estuario poco profundo y de enorme superficie. Esta relación entre sus escalas espaciales favorece grandes intercambios de energía con la atmósfera, afectando de modo significativo la distribución espacio-temporal de los campos de temperatura y salinidad. Tanto la enorme extensión de este estuario como su alta dinámica hacen técnica y económicamente difícil su estudio, necesiándose una gran cantidad de observaciones para obtener una descripción sinóptica y resolver la variabilidad espacial y temporal del sistema (Framiñan *et al.*, MS).

⁸ El ciclo estacional de los forzantes, y las respuestas al mismo de las distribuciones de temperatura y salinidad, fueron estudiados por Guerrero *et al.* (1997). Empleando el mismo esquema estacional, Framiñan *et al.* (MS) presentaron una segunda versión basados en una ampliación del banco de datos original. En este Capítulo se presentan los resultados correspondientes a una tercera ampliación de dicha base de datos, sobre la que se efectuaron análisis adicionales acerca de la variabilidad horizontal de la salinidad, y la estratificación vertical de la columna de agua.

1.3.1. Consideraciones metodológicas:

Los campos de temperatura y salinidad son analizados empleando los patrones estacionales para cada una de estas variables, presentados por Guerrero *et al.* (1997). En el caso de la temperatura, estos autores definieron un período cálido (diciembre a marzo) y otro frío (junio a setiembre), sobre la información de la base de datos históricos. Los períodos definidos (Figura 3.2) abarcan cuatro meses centrados alrededor de los máximos y mínimos valores de temperatura. Este ciclo térmico se basa solamente en aquellas estaciones efectuadas en el estuario, y no resulta representativo de la plataforma adyacente.

Los principales forzantes que controlan la distribución media de salinidad en el estuario, son la batimetría; el caudal y los vientos. La Figura 3.3 muestra el patrón estacional de los forzantes y los períodos definidos por Guerrero *et al.* (1997). Los datos estadísticos de viento tomados en el Pontón Prácticos Recalada, fueron agrupados en dos sectores según una perpendicular al eje del río. Es así que los vientos marítimos comprenden a los sectores EN; E; SE y S, que actúan en contra de la descarga del río. Los vientos continentales agrupan a aquellos de los sectores N; NW; W y SW, que favorecen la descarga fluvial. Se presenta un análisis mensual del cociente de la frecuencia de vientos marítimos a continentales (Figura 3.3.a), y la intensidad media para cada sector (Figura 3.3.b). Asimismo se incluyen los datos de caudal medio mensual para el Río de la Plata, durante el período 1980-90 (Figura 3.3.c). A partir de esta información, estos autores proponen dos períodos para el estudio de la distribución de salinidad: otoño-invierno (desde abril hasta agosto inclusive), caracterizado por un aumento del caudal, un balance en la frecuencia de vientos marítimos y continentales, y mayores intensidades medias de estos últimos. Primavera- verano (desde octubre a febrero inclusive), se caracteriza por un mínimo en el caudal y la dominancia, tanto en frecuencia como en intensidad, de los vientos marítimos. Marzo y setiembre fueron considerados meses transicionales.

La distribución horizontal media de la temperatura, se analiza a partir de la confección de mapas de isotermas para los períodos cálido y frío; y para los estratos de superficie y de fondo (Tabla I). Siguiendo a Guerrero *et al.* (1997), en aquellas estaciones ubicadas sobre la plataforma adyacente al estuario, los valores registrados a 30 m de profundidad han sido considerados como la temperatura de fondo. La elección de esta temperatura permite evitar falsos gradientes horizontales, generados en la intersección de la termoclina con el fondo, teniendo en cuenta que la profundidad máxima de la capa de

mezcla en la plataforma continental frente al Río de la Plata, es de 30-40 m (Servicio de Hidrografía Naval, 1973).

La distribución horizontal media de la salinidad, se analiza a partir de la confección de mapas de isohalinas para los períodos otoño-invierno y primavera-verano; y para los estratos de superficie y de fondo (Tabla I). Con el objeto de estudiar a escala media la variabilidad del campo de salinidad, la zona del estuario fue dividida en cuadrículas de $\frac{1}{4}$ grado de latitud por $\frac{1}{4}$ grado de longitud, calculándose para cada elemento de la esa grilla el valor del coeficiente de variación. Este coeficiente es simplemente la desviación típica expresada como porcentaje de la media, y resulta adecuado para comparar poblaciones que poseen diferentes medias (Sokal y Rohlf, 1979). Todos estos cálculos fueron efectuados para el estrato de superficie y de fondo separadamente, y para los períodos de otoño-invierno y primavera-verano previamente definidos.

La estratificación de la columna de agua a escala media, se analizó calculando para cada estación CTD el máximo gradiente vertical de salinidad, interpolando linealmente los valores previamente decimados cada un metro. Sobre estos datos, y siguiendo también el patrón estacional propuesto por Guerrero *et al.* (1997), se construyeron mapas de isopletas de esta variable (Tabla I).

1.3.2. Temperatura.

1.3.2.1. Distribución Horizontal:

El ciclo térmico de la atmósfera es el responsable de las diferencias de temperatura entre invierno y verano en el estuario. Durante estos períodos el estuario es verticalmente isotermo, aunque pueden esperarse termoclinas en los períodos transicionales de enfriamiento y calentamiento (Guerrero *et al.*, 1997). El campo térmico medio para los períodos previamente definidos se muestra en las Figuras 3.4 y 3.5. Puede apreciarse que durante el período cálido (Figura 3.4.a y b), todo el estuario está comprendido en el rango 20 a 23 °C, diferenciándose de las aguas de plataforma algo más frías (menos de 19°C). Durante el período frío (Figura 3.5.a y b) las aguas estuariales están entre 10 y 12°C, al igual que las aguas de la plataforma adyacente. El estuario resulta térmicamente casi homogéneo en el plano horizontal durante ambos períodos.

En la Bahía Samborombón, que es una de las áreas más someras del estuario, Lasta *et al.* (1996) observaron homogeneidad térmica vertical durante todo el año. La información satelitaria de la temperatura de superficie permitió describir el ingreso de aguas marinas más frías a lo largo de Punta Rasa, en el sector sur de la Bahía Samborombón (Framiñan y Brown, 1993; Lasta *et al.*, 1996; Framiñan *et al.* MS). Este flujo con dirección hacia el Norte y noroeste está presente todo el año, pero es más notorio en verano debido al mayor contraste térmico (Framiñan *et al.* MS). La información satelitaria permitió además detectar un mínimo de temperatura sobre costa uruguaya en cercanías de Punta del Este, desde mediados de diciembre hasta comienzos de febrero, con una diferencia térmica de 4-5°C respecto del resto de las aguas del estuario (Framiñan y Brown, 1993). Este mínimo térmico presenta las características de una surgencia (*upwelling*). El análisis de las estadísticas meteorológicas indican que durante diciembre y enero el campo de vientos sería favorable para producir una surgencia entre Punta del Este y Cabo Polonio (Framiñan *et al.* MS).

1.3.3. Salinidad.

1.3.3.1. Distribución Horizontal:

La marea oceánica ayuda a introducir agua marina en el estuario. Esto sucede principalmente por la costa norte, que es más profunda. En la Bahía Samborombón en cambio, el ingreso de agua salada está muy restringido debido a la baja profundidad (Urien, 1972). El rango de salinidad medido en el estuario es 0-33 ups (CARP, 1989). El límite de la intrusión salina sobre la costa argentina ha sido localizado aproximadamente en "El Codillo" (Urien, 1967; CARP, 1989); y sobre la costa uruguaya entre Punta Tigre y Punta Brava (Nagy *et al.*, 1987). Estudios recientes que emplean radiometría satelital (Framiñan y Brown, 1996), brindan una descripción más completa de su distribución espacio-temporal, basados en la distribución del máximo de turbidez en superficie, al que se halla asociado el límite de intrusión salina, tal como se describe en el apartado 1.4.

El análisis estadístico de la salinidad durante otoño-invierno (Figura 3.6.a y b), muestra para superficie y fondo los valores más altos del coeficiente de variación en el interior del estuario, entre Montevideo y Punta Piedras. Para esta región fueron estimados valores de salinidad media entre 3.2 y 7.2 ups en superficie, y entre 7.3 y 14.6 ups en el

fondo. Los valores del coeficiente de variación son mayores en superficie (83.4 a 138.4) que en el fondo (59.1 a 81.8). La variabilidad disminuye aguas abajo y hacia la parte central del río. Algunos altos valores del coeficiente de variación sobre la costa de la Bahía Samborombón, deben ser tomados con precaución pues se basan en pocos datos. Durante primavera-verano (Figura 3.7.a y b), la región de máxima variabilidad mantiene su localización, pero cubriendo un área algo más extensa en la superficie. Los valores estimados de salinidad media son de 2.3 a 12.4 ups en superficie, y de 11.0 a 17.0 ups en el fondo. Al igual que en el período anterior, la variabilidad en superficie (72.8 a 136.0) resulta mayor que en el fondo (55.3 a 112.2). La variabilidad también disminuye hacia el centro del río y hacia afuera del estuario. En superficie la costa uruguaya muestra menor variación que en otoño-invierno.

La Figura 3.8.a muestra la distribución del campo de salinidad de superficie para el período otoño-invierno. El mayor gradiente horizontal se observa en la región comprendida entre las isohalinas de 5 y 25 us. La Bahía Samborombón en cambio, presenta un rango salino menor, entre 10 y 15 us. Por fuera de la boca del estuario se aprecia una deriva de aguas diluidas hacia el nordeste, a lo largo de la costa uruguaya, con salinidades entre 25 y 30 us. Un centro de baja salinidad, menor que 25 us, se centra en Cabo Polonio.

El campo de salinidad de fondo (Figura 3.8.b) muestra para el mismo período, una mayor penetración río arriba del agua salada, y gradientes horizontales mayores que, al igual que en superficie, disminuyen desde la isohalina de 25 us hacia mar afuera. La isohalina de 25 us (y en menor medida la de 20 us) muestra el efecto de los bancos Arquímedes e Inglés restringiendo el ingreso de agua marina, que penetra principalmente por el canal Oriental y el Canal Marítimo. A la altura de Cabo Polonio se ve la señal de fondo del núcleo de baja salinidad.

En la distribución de salinidad de superficie para primavera-verano (Figura 3.9.a), también se observa la señal de aguas diluidas hacia el nordeste, pero el flujo sobre costa uruguaya se ve restringido a la altura de Punta del Este por una lengua salina (valores mayores que 30 us). Como consecuencia, se observa un aumento de la descarga hacia el Sur, a lo largo de Cabo San Antonio sobre costa argentina. La isohalina de 25 us intersecta aquí la costa en cercanías de Punta Médanos. En el interior del estuario, sobre la costa uruguaya se observan mayores salinidades y gradientes horizontales más altos que en el período anterior, especialmente en cercanías de Montevideo. La Bahía Samborombón muestra homogeneidad y el mismo rango de salinidad (10 a 15 us).

La salinidad de fondo durante primavera-verano (Figura 3.9.b) no difiere substancialmente de aquella presentada para otoño-invierno, ya que está fundamentalmente controlada por la batimetría. Sin embargo puede apreciarse un mayor ingreso de agua salada por el Canal Oriental, sobre costa uruguaya, y aguas algo más dulces en Bahía Samborombón.

El patrón de descarga por dos vías descripto para este estuario, es explicado por Guerrero *et al.* (1997) en virtud del ciclo de sus principales forzantes (Figura 3.3). Durante otoño-invierno, el caudal del río es máximo, y los vientos continentales casi neutralizan a los marítimos. En consecuencia, con una influencia muy pequeña o nula de los vientos, la descarga continental está solamente afectada por la fuerza de Coriolis, que actúa desviando las aguas del río hacia la izquierda (Hemisferio Sur) generando descarga sobre la costa uruguaya, tal como se ve en la Figura 3.8.a. Durante primavera-verano los vientos marítimos dominan tanto en intensidad como en frecuencia, y tienden a revertir el drenaje del río. Bajo esta condición la fuerza de Coriolis empuja a las aguas hacia el Sur, generando a lo largo de la costa argentina una gran extensión de aguas diluidas en superficie, que sobrepasa la latitud de Punta Médanos (Figura 3.9.a).

1.3.3.2. Distribución Vertical:

En estuarios poco profundos la salinidad por sí sola determina la densidad de las masas de agua (Kjerfve, 1989). En este estuario, Guerrero *et al.* (1997) han señalado la presencia casi permanente de dos estratos de agua de diferente salinidad. El estrato superior está formado por aguas de baja salinidad, en tanto que el inferior está compuesto por aguas estuarinas, salobres y en consecuencia más densas. La transición entre ambos estratos es más o menos acentuada, y se denomina haloclina. Al efectuar secciones radiales en el estuario, estos autores muestran que el espesor del estrato superior es relativamente constante (véase también Madirolas *et al.*, 1997), en tanto que el estrato de fondo toma forma de cuña como consecuencia de la menor profundidad río arriba (cuña salina).

La caracterización sinóptica de la distribución vertical de salinidad presentada por Guerrero *et al.* (1997), se basa en datos de tres campañas. Se seleccionaron tres secciones de cada una de ellas: una al Norte, siguiendo el Canal Oriental a lo largo de la costa uruguaya; una central, que se corresponde aproximadamente con el eje del estuario; y una al Sur sobre la costa argentina. Todas estas secciones tienen un origen común en 35°00'S y 57°00'W. La Figura 3.10 y la Figura 3.11 corresponden a campañas de otoño-invierno

(agosto 1992) y primavera-verano (noviembre 1995), respectivamente. Ambas campañas se desarrollaron bajo condiciones de vientos suaves a moderados. La Figura 3.12 presenta las secciones de salinidad durante una campaña con vientos moderados a fuertes durante abril de 1993.

Durante la campaña de agosto de 1992 (Figura 3.10, otoño-invierno) predominaron los vientos continentales con una intensidad media de 2.7 m s^{-1} . Bajo esta condición de vientos suaves las tres secciones presentan una fuerte estratificación. La haloclina está definida por gradientes de 4.6 a 15.8 ups m^{-1} . La profundidad del estrato de superficie es casi constante, y se forma una cuña salina entre la haloclina y el fondo. Las aguas diluidas muestran mayor extensión mar afuera en la pierna norte, donde la isohalina de 30 alcanza la superficie a 240 Km del origen, en tanto que la misma isohalina alcanza la superficie a 130 Km en la pierna central y a 150 Km en la pierna sur. Las secciones correspondientes a la campaña de noviembre de 1995 (Figura 3.11, primavera-verano) fueron realizadas bajo condiciones de vientos marítimos de 7.4 m s^{-1} de intensidad media. No se observa estratificación en la pierna Norte, sino un fuerte gradiente horizontal a los 35-40 Km del origen. La sección central presenta aguas estratificadas entre dos zonas de fuerte estratificación horizontal en superficie, a 40 y 100 Km del origen. La sección sur muestra la descarga del río sobre costa argentina. La isohalina de 30 ups alcanza la superficie más allá de los 275 Km. El rango de los gradientes verticales es $3.9\text{-}8.3 \text{ ups m}^{-1}$. La campaña de abril de 1993 (Figura 3.12) corresponde a una condición cercana a la sudestada. Vientos marítimos, principalmente del sudeste y este-sudeste, con velocidades de 10 a 14 m s^{-1} soplaron durante 60 horas. No se observa estratificación en el estuario, con excepción de la parte interna de la pierna norte (cercañas de Montevideo), y un estrato de fondo aislado en la sección sur. El gradiente vertical máximo medido en la sección norte fue 2.6 ups m^{-1} . En las piernas central y sur la haloclina ha sido destruida debido a la mezcla vertical generada por el viento.

La presencia de la cuña salina es una característica casi permanente de este estuario, cuya máxima penetración río arriba está controlada por la batimetría. Esta estructura vertical puede ser destruida por vientos superiores a los 10 m s^{-1} , que soplen por períodos de al menos 12 horas (Guerrero *et al.*, 1997). Como se ha señalado (apartado 1.1.), las sudestadas se pueden registrar durante todo el año, y su duración varía entre uno y tres días, llegando en ocasiones a cinco (SIHN, 1995). No existen en la actualidad

estimaciones del tiempo de restauración de la haloclina, luego de un suceso de homogeneización total de la columna de agua.

Framiñan *et al.* (MS) presentan algunos ejemplos de perfiles verticales correspondientes a la campaña EH-08/95 del mes de noviembre (Figura 3.13), donde pueden verse regiones altamente estratificadas y otras completamente mezcladas, como ejemplo de la variabilidad espacial existente en el estuario. Los perfiles de las estaciones a y b fueron tomados en el mismo sitio y fase de marea, e ilustran el efecto de la intensidad del viento sobre la haloclina. Los tres perfiles de la estación más interna (Figura 3.13.a) fueron tomados en marea creciente, según los valores predichos para el puerto de Montevideo. El primer perfil fue tomado con viento del oeste-noroeste con intensidad de 6.2 ms^{-1} ; el segundo con vientos calmos del nor-noroeste e intensidad de 3 ms^{-1} ; y durante el tercero soplaron vientos del Oeste a 6.7 ms^{-1} . Los gradientes verticales máximos medidos fueron 7.3, 8.9 y 4.4 upsm^{-1} respectivamente. La estación b, situada algo más al sudeste de la anterior, presenta resultados similares. Ambos perfiles en esta estación fueron tomados en marea bajante. El primero de ellos bajo una situación de vientos calmos, dando como resultado una diferencia en salinidad de 22.4 ups entre superficie y fondo. Al siguiente día, bajo una condición de viento nor-noroeste de 8 ms^{-1} de intensidad, la columna de agua está casi completamente mezclada, con un pequeño gradiente (1.02 ups m^{-1}) cerca del fondo. En ambas estaciones puede verse que el aumento de la intensidad del viento produce una disminución del gradiente vertical de salinidad. En el centro del estuario (Figura 3.13.c) y en la boca de la Bahía Samborombón (Figura 3.13.d) se observa la condición típica de dos estratos de diferente salinidad. En inmediaciones de los bancos en cambio, se observan situaciones de homogeneidad vertical aún bajo condiciones de vientos suaves (Figura 3.13.f). En los perfiles tomados en la zona sur sobre la plataforma interior (Figura 3.13. g y h), puede verse aún una columna estratificada, mostrando coherencia con la situación media de descarga hacia el Sur durante primavera-verano (Figura 3.9.a). El estrato superior de agua diluida de la estación localizada más hacia el Sur (Figura 3.13.h) tiene 7 m de espesor, y ocupa un tercio de la columna de agua aproximadamente, mostrando la importancia de la descarga hacia el Sur.

A los fines de analizar las características de la estructura vertical a escala media, y empleando el mismo patrón estacional utilizado para estudiar la distribución horizontal de salinidad, se presentan isolíneas del máximo gradiente vertical de esta propiedad para otoño-invierno y primavera-verano (Figura 3.14). Durante otoño-invierno

(Figura 3.14.a) la región estratificada (con valores superiores a 1 ups m^{-1}) se encuentra entre las líneas Punta Piedras-Montevideo y Punta Rasa-Punta del Este, con dos núcleos de máxima estratificación (mayores que 6 ups m^{-1}) en los sectores más profundos del estuario: el Canal Marítimo y el Canal Oriental. La Bahía Samborombón permanece verticalmente homogénea. En primavera-verano (Figura 3.14.b) la zona frente a Punta del Este permanece verticalmente homogénea, y la región estratificada penetra río arriba hasta el meridiano 57° W sobre costa uruguaya. Sobre costa argentina existe una amplia región estratificada que cubre el sur de la Bahía Samborombón y el Cabo San Antonio hasta la isobata de 50 m aproximadamente. El núcleo de mayor estratificación (valores mayores que 10 ups m^{-1}) se centra en inmediaciones de la boca del Río Santa Lucía (Uruguay), y se extiende con valores superiores a 5 ups m^{-1} primero hacia el Sudeste y luego hacia el Sur hasta alcanzar Punta Rasa. En esta época se detecta además una región estratificada al Este de Punta del Este, con valores que alcanzan 3 ups m^{-1} .

1.4.Frentes de turbidez en el estuario.

Una importante característica sedimentológica de muchos estuarios es la presencia de una zona de turbidez máxima, en la cual la concentración de material suspendido es más alta que en las regiones aguas arriba o aguas abajo de la misma. Estos frentes de turbidez se localizan cerca de la máxima penetración río arriba de la cuña salina, y estarían originados en dos procesos hidrológicos: convergencia horizontal y floculación de los sedimentos por aumento de la fuerza iónica; y resuspensión de los mismos por corrientes de marea (Geyer, 1993). El material en suspensión en el Río de la Plata está compuesto principalmente por limos y arcillas, con concentraciones superficiales comprendidas en el rango 15 a 250 mg l^{-1} (Bazán y Arraga, 1993). Los valores de máxima turbidez ($200 \text{ a } 250 \text{ mg l}^{-1}$) han sido registrados en la zona entre Punta Brava y Punta Piedras, asociados a salinidades de superficie de 0.5 a 5 ups (Bazán y Arraga, 1993). Framiñan y Brown (1996) emplearon imágenes de los satélites NOAA para estudiar la distribución espacial y temporal del frente de turbidez del Río de la Plata. Este frente es detectable en los canales visible e infrarrojo cercano del radiómetro AVHRR, transportado por esos satélites. La distribución media de estos frentes está controlada por la batimetría: en la Bahía Samborombón siguen aproximadamente la isobata de 5 m, y hacia el Norte siguen la geometría de la Barra del Indio. La mayor movilidad frontal se presenta sobre la costa uruguaya, como

consecuencia de la profundidad del Canal Oriental. Las variaciones estacionales en la distribución de los frentes (Figura 3.15) puede explicarse en función de la descarga continental y el campo de vientos. Esta localización muestra su avance máximo hacia el Oeste durante el verano (Figura 3.15.a), cuando la descarga continental es mínima y los vientos dominantes son del sector nordeste. Durante la primavera, (Figura 3.15.d) cuando se presentan fuertes vientos del sudoeste, los frentes alcanzan su máxima posición oriental sobre la costa uruguaya. En otoño e invierno (Figura 3.15.b y c), estaciones en que el río aporta su máxima descarga, la distribución es bimodal con máximas densidades frontales sobre ambas costas y mayor variabilidad en el centro del río.

Los desplazamientos de los frentes de turbidez están asociados a variaciones en el régimen de mareas, caudal del río y procesos sedimentológicos. Sin embargo al considerar escalas temporales medias, existe una buena correlación entre la posición de estos frentes y la localización del frente salino de fondo, tal como ha sido demostrado por Framiñan y Brown (1996). La Figura 3.16 ilustra una situación de coincidencia entre el máximo de turbidez y el límite de la intrusión salina, a escala sinóptica. Esta sección corresponde a aquella de la Figura 3.10.a (norte). Durante la misma los valores máximos de sedimento en suspensión en superficie alcanzaron a 32.36 mg l^{-1} , y estuvieron asociados a salinidades de 4.9 ups. La estación donde fue registrado este máximo se localizó en cercanías de Montevideo ($35^{\circ}05'S$ y $56^{\circ}05'W$).

1.5. Masas de agua y corrientes en la plataforma continental adyacente al Río de la Plata.

El agua de la plataforma continental es de origen subantártico, diluida por la descarga continental y modificada por intercambios de masa y calor con la atmósfera (Piola y Rivas, 1997). La distribución de la salinidad de la plataforma continental al Norte de los $38^{\circ}S$, evidencia la influencia de la descarga del Río de la Plata que diluye sus aguas por debajo de las 33 ups.

Piola y Rivas (1997) presentan una recopilación y síntesis del conocimiento acerca de las corrientes en la Plataforma Continental Argentina. Estos autores señalan que los registros de corrientes en la región son pocos y de corta duración, y que en consecuencia los rasgos de la circulación general han sido inferidos a partir de la distribución de propiedades físico-químicas, de indicadores biológicos, y de modelos físico-matemáticos. En particular, al Norte de los $41^{\circ} S$ (aproximadamente la

desembocadura del Río Negro) donde los vientos son menos intensos y más variables, se presentan discrepancias entre los autores, acerca de la dirección y la intensidad de la corriente media. Piola y Rivas (1997) señalan en su trabajo que los resultados de varios modelos numéricos indican un flujo medio hacia el NNE, con velocidades superficiales de 0.10 ms^{-1} , y que un análisis de la distribución de temperatura y salinidad para noviembre de 1968 sugiere el mismo sentido de circulación (Lusquiños, 1971). Sin embargo, en ocasiones ha sido advertida la influencia del Río de la Plata hacia el Sur, hasta la latitud de Mar del Plata, en concordancia con los resultados expuestos en este Capítulo. Carreto *et al.* (1995) sobre la base de datos físico-químicos tomados frente a Mar del Plata durante el período 1987-89, concluyen que la región está cubierta por aguas de origen subantártico en otoño e invierno, y por aguas de la región costera del Río de la Plata en primavera. Sobre la base de datos biológicos y ambientales, Balech (1949, 1965, 1971) infiere un flujo con dirección NNE, y propone además la existencia de una contracorriente hacia el SSW durante el verano, a la que denomina Deriva Cálida Costera, que alcanzaría la latitud de Península Valdés, y esporádicamente el sur del golfo San Jorge. La falta de observaciones directas de corrientes en la región, impide en la actualidad resolver con precisión las discrepancias entre los diversos autores (Piola y Rivas, 1997).

2. Productividad del sistema:

2.1. Producción primaria y nutrientes.

La producción primaria en el Río de la Plata puede caracterizarse entre media y elevada (CARP, 1989). Los valores más bajos de clorofila *a* han sido medidos en invierno. En la zona estuarial, la supervivencia de los organismos marinos o dulceacuícolas se ve afectada por la alta variabilidad ambiental que la caracteriza. En esta zona se produce además la acumulación de abundante material detrítico vegetal, evidenciado por las altas concentraciones de feopigmentos aquí detectadas. Las concentraciones máximas de clorofila *a* se asocian al florecimiento del fitoplancton. Los florecimientos de diatomeas y dinoflagelados marinos son característicos durante la primavera y el otoño, y durante el verano los de cianofíceas de agua dulce (*Microcystis aeruginosa*) (CARP, 1989). Análisis preliminares de la distribución superficial de pigmentos fotosintéticos a partir de imágenes satelitales del Coastal Zone Color Scanner

(CZCS), muestran altas concentraciones de pigmentos en la zona estuarial del Río de la Plata (Podestá, 1997).

Durante la primavera de 1982 (11 al 27 de octubre), Carreto *et al.* (1986) identificaron tres sistemas nutritivos en la plataforma continental a la latitud del Río de la Plata, sobre la base del cociente de nutrientes [$\text{NO}_3^{-1} : \text{PO}_4^{-1} : \text{SiO}_3^{-1}$]. Los sistemas definidos fueron: Estuarino [2.5:1:139], correspondiente a las aguas estuarinas del Río de la Plata; Costero [0.1:1:1.4], correspondiente a aguas costeras de origen Subantártico; y Subantártico [12:1:2.2], correspondiente a aguas de plataforma de origen subantártico. Las mayores concentraciones de clorofila *a* (7.7 mg m^{-3}) fueron detectadas en aguas superficiales hacia el sector nordeste del sistema Estuarino, y en asociación con una marcada estratificación termohalina. Estos autores señalan además que la producción fitoplanctónica en el sistema estaría regulada por la disponibilidad de nitrógeno y la penetración de la luz, estando en exceso los silicatos y fosfatos⁹.

Hubold (1980 *a* y *b*) presenta resultados de dos cruceros que cubren la plataforma y el talud, desde el Cabo Santa Marta (Brasil) hasta Mar del Plata, y reporta altos valores de clorofila *a* en superficie en cercanías de la boca del Río de la Plata y costa uruguaya adyacente. Durante el crucero de agosto-noviembre los valores en cercanías del estuario estuvieron entre 0.5 y 2.0 mg m^{-3} alcanzando un máximo de 22.4 mg m^{-3} sobre costa uruguaya. En el segundo crucero (abril a junio) fueron medidos valores de 2.06 a 3.14 mg m^{-3} frente al estuario.

Conviene aclarar que en los ecosistemas estuariales debe tenerse en cuenta al detrito orgánico, además de la producción primaria fitoplanctónica, como base de las tramas tróficas. Existe evidencia considerable de que los detritos orgánicos y la flora microbiana que en ellos se desarrolla, forma la base de importantes cadenas tróficas estuarinas (Day *et al.*, 1989). Este detrito se origina a partir de plantas vasculares que se desarrollan en los pantanos salados, que rodean usualmente a los estuarios. Sobre costa argentina, desde Punta Piedras hasta Punta Rasa, existe un extenso pantano salado que cubre una superficie aproximada de 38.400 Ha, cuyas especies dominantes pertenecen a los géneros *Spartina* y *Salicornia* (Milovich *et al.*, 1992). Sin embargo, no existen

⁹ Recientemente S.V. Smith ha incluido en la *homepage* de LOICZ (Land-Ocean Interactions in the Coastal Zone), www.nioz.nl/loicz/, una estimación de la producción primaria para este estuario asumiendo valores y comportamientos promedio del sistema, obteniendo como resultado una producción primaria estimada entre 200 y $300 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Estos valores deben considerarse enteramente provisionales.

estudios que permitan evaluar el aporte de cada una de estas fuentes a la trama trófica del ecosistema.

2.2. Zooplancton.

Las referencias en la bibliografía al zooplancton de este estuario son sumamente escasas. Viñas *et al.* (1994) señalan que *Neomysis americana* (Mysidacea) es una de las especies zooplanctónicas más abundantes de la Bahía Samborombón, y que constituye el alimento principal de los juveniles de peces que habitan la bahía.. Estos autores encuentran las mayores densidades de este mysidáceo en la zona de aguas someras, especialmente al sur de la citada bahía, y durante los meses de primavera y verano. El plancton de la Bahía de Maldonado, sobre costa uruguaya, está numéricamente dominado por copépodos. Otros grupos reportados en esta bahía son *Pleopis polyphemoides* (Cladocera); larvas de *Balanus*; quetognatos del género *Sagitta* (Méndez *et al.*, 1997). Un estudio llevado a cabo en la Bahía Samborombón (Sorarrain, 1998) dio como resultado que el zooplancton de la bahía posee un sólo pico anual durante la primavera. Las especies dominantes son *Acartia tonsa* (Copepoda); *Neomysis americana* (Mysidacea); *Mnemiopsis maccradyi* (Ctenophora) y *Liriope tetraphylla* (Hydromedusae). El zooplancton gelatinoso contribuye con un aporte significativo a la biomasa zooplanctónica, llegando a comprender el 91% en peso seco y el 31% en peso de carbono orgánico durante el pico estacional de primavera.

Más allá de la escasa información científica sobre el zooplancton de este ecosistema, y teniendo en cuenta la alta productividad en términos generales de los estuarios, es dable suponer que el estuario del Río de la Plata alberga una importante biomasa zooplanctónica, como parecen sugerirlo los resultados presentados por Madirolas *et al.* (1997), quienes han detectado por medios acústicos grandes concentraciones de plancton a lo largo de toda la cuña salina, distribuidas inmediatamente por debajo de la haloclina.

3. Síntesis del Capítulo:

El Río de la Plata colecta la segunda cuenca hídrica de Sud América y vuelca sus aguas sobre la suave pendiente de la Plataforma Continental Argentina, dando lugar a un estuario de enorme superficie, especialmente en comparación con su profundidad. Esta relación entre sus escalas espaciales (vertical y horizontal), hacen que este sistema

sea altamente influenciado por el intercambio de materia y energía con la atmósfera. Es así que la temperatura de sus aguas está definida por el ciclo térmico de la atmósfera. A escala media, las variaciones de temperatura tanto horizontales como verticales, son poco pronunciadas. Sin embargo a escala sinóptica ha sido observado cierto grado de estructuración térmica (por ejemplo el fenómeno de surgencia en Punta del Este).

El rango salino observado en el estuario es muy amplio (0-33 ups), y la distribución de la salinidad de superficie está también condicionada por el forzante meteorológico. La salinidad de superficie presenta un patrón de distribución gobernado por los vientos y el caudal, en tanto que la salinidad de fondo aparece controlada por la batimetría. La máxima penetración río arriba del agua salada de fondo, se sitúa aproximadamente entre Montevideo y Punta Piedras.

Este estuario presenta una estructura vertical conspicua, determinada por la distribución de la salinidad que genera dos estratos de distinta densidad: uno de agua dulce en superficie, y otro de agua salobre en el fondo. Ambos estratos están separados por una marcada haloclina, donde han sido medidos altos valores del gradiente vertical de salinidad. Esta estructura es casi permanente en el estuario, pero vientos fuertes pueden mezclar la columna de agua hasta el fondo. A escala sinóptica, existe marcada variabilidad espacial en los gradientes verticales de salinidad. Los valores máximos de esta variable se sitúan en los lugares más profundos del estuario: Canal Marítimo y Canal Oriental.

La influencia sobre la plataforma de las aguas diluidas del estuario es notoria, y sigue el patrón estacional de los vientos. Hacia el Sur alcanza al menos la latitud de Punta Médanos en primavera-verano; y hacia el norte y nordeste baña las costas uruguayas, especialmente en otoño-invierno.

Una característica sedimentológica, asociada a la distribución de la salinidad, es el máximo de turbidez. Estos frentes se sitúan, a escala media, en cercanías de la máxima penetración de la cuña salina. Su localización más probable es entre Montevideo y Punta Piedras, para seguir luego la isobata de 5 m a lo largo de la Bahía Samborombón. Sobre costa uruguaya presentan mayor variabilidad espacial que sobre costa argentina.

En cuanto a la productividad del sistema, existen muy pocos estudios que permitan una caracterización general. La producción primaria estaría entre media y elevada, con valores mínimos en invierno. Se presume que el detrito vegetal, originado en las plantas

vasculares del extenso pantano de las costas de Bahía Samborombón, podría jugar un importante papel en las tramas tróficas, tal como ha sido reportado para otros estuarios templados. En cuanto al zooplancton, sólo puede mencionarse que los registros acústicos revelan la existencia de biomásas importantes de organismos asociados a la haloclina, aunque la composición taxonómica de tales concentraciones no ha sido establecida. En el caso particular de Bahía Samborombón ha sido documentada la dominancia de cuatro especies zooplanctónicas: *Acartia tonsa* (Copepoda); *Neomysis americana* (Mysidacea); *Mnemiopsis maccradyi* (Ctenophora) y *Liriope tetraphylla* (Hydromedusae).

4. Bibliografía:

- Balay, M. A. 1961. El Río de la Plata entre la atmósfera y el mar. - Servicio de Hidrografía Naval, Argentina, Público H-621, 153 pp.
- Balech, E. 1949. Estudio crítico de las corrientes marinas. - *Physis* 20: 159-164.
- Balech, E. 1965. Nuevas contribuciones a los esquemas de circulación oceánica frente a la Argentina. - *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Suplemento: 159-166.
- Balech, E. 1971. Notas históricas y críticas de la oceanografía biológica argentina. - *Serv. Hidrog. Naval H-1027*: 57 pp.
- Bazàn, J. M. & Arraga, E. 1993. El Río de la Plata, ¿Un sistema fluvio-marítimo frágil?: Acercamiento a una definición de la calidad de sus aguas. - En: Boltovskoy, A. & Lòpez, H. L. (eds.), *Conferencias de Limnología*. Instituto de Limnología "Dr. R.A. Ringuelet", La Plata, pp. 71-82.
- CARP (de.) (Comisión Administradora del Río de la Plata). 1989. Estudio para la evaluación de la contaminación del Río de la Plata. - Comisión Administradora del Río de la Plata, Montevideo-Buenos Aires.
- Carreto, J. I., Negri, R. M. & Benavides, H. R. 1986. Algunas características del florecimiento del fitoplancton en el Frente del Río de la Plata. Parte 1: Los sistemas nutritivos. - *Rev. Invest. Des. Pesq.* 5: 7-29.
- Carreto, J. I., Lutz, V. A., Carignan, M. O., Cucchi Colleoni, A. D. & De Marco, S. G. 1995. Hydrography and chlorophyll *a* in a transect from the coast to the shelf-break in the Argentinian Sea. - *Cont. Shelf Res.* 15(2/3): 315-336.
- Day Jr., J. W., Hall, C. A. S., Kemp, W. M. & Yáñez-Arancibia, A. (eds.). 1989. *Estuarine Ecology*. - John Wiley & Sons, New York.

- Framiñan, M. B. & Brown, O. B. 1993. Descripción del campo de temperaturas de superficie en el Río de la Plata exterior y la plataforma continental adyacente. - Workshop on comparative studies of oceanic, coastal and estuarine processes in the temperate zones. Inter-american Institute, Montevideo, Uruguay.
- Framiñan, M. B. & Brown, O. B. 1996. Study of the Río de la Plata turbidity front, Part I: spatial and temporal distribution. - *Cont. Shelf Res.* 16(10): 1259-1282.
- Framiñan, M. B., Etala, M. P., Acha, E. M., Guerrero, R. A., Lasta, C. A. & Brown, O. B. (MS). Physical characteristics and processes of the Río de la Plata estuary. - En: Perillo, G. M., Piccolo, M. C. and Pino, M. (eds.), *Estuaries of South America*. American Geophysics Union, .
- Geyer, W. R. 1993. The importance of suppression of turbulence by stratification on the estuarine turbidity maximum. - *Estuaries* 16(1): 113-125.
- Guerrero, R. A., Acha, E. M., Framiñan, M. B. & Lasta, C. A. (1997). Physical oceanography of the Río de la Plata Estuary, Argentina. - *Cont. Shelf Res.* 17(7): 727-742
- Hubold, G. 1980a. Hydrography and plankton off Southern Brazil and Rio de la Plata, August-November 1977. - *Atlântica* 4: 1-22.
- Hubold, G. 1980b. Second report on hydrography and plankton off Southern Brazil and Rio de la Plata; Autumn cruise: April-June 1978. - *Atlântica* 4: 23-42.
- Kjerfve, B. 1989. Estuarine geomorphology and physical oceanography. - En: Day, J. W., Hall, C. A. S., Kemp, W. M. & Yáñez-Arancibia, A. (eds.), *Estuarine Ecology*. John Wiley & Sons, New York, pp. 47-78.
- Lasta, C. A., Gagliardini, D., Milovich, J. & Acha, E. M. 1996. Seasonal variation observed in the surface water temperature of Samborombón Bay, Argentina, using NOAA-AVHRR and field data. - *J. Coast. Res.* 12(1): 18-25.
- Lusquiños, A. J. 1971. Algunas características de las aguas de la plataforma continental Argentina. en: *Datos y resultados de las campañas Pesquería*, S.F. Villanueva (ed) *Pesquería X*, Publicación N° 10/X, *Proy. Des. Pesq.*, Serie de Informes Técnicos, Mar del Plata. - .
- Madirolas, A., Acha, E. M., Guerrero, R. A. & Lasta, C. A. (enviado). Sources of scattering near an estuarine frontal system. - *Sci. Mar.*
- Méndez, S., Gómez, M. and Ferrari, G. 1997. Planktonic studies of the Río de la Plata and its oceanic front. - In: Wells, P. G. and Daborn, G. R. (eds.), *El Río de la*

- Plata, una visión sobre su ambiente. Informe de antecedentes del Proyecto EcoPlata. Dalhousie University., Halifax, Nova Scotia., pp. 85-112.
- Milovich, J., Lasta, C. A., Gagliardini, D. & Guillaumon, B. 1992. Initial study on the structure of the salt marsh in Samborombón Bay coastal area, Argentina, using LANDSAT-MSS, SPOT-HRV and field observations. - Proceedings First Thematic Conference, Remote Sensing for Marine and Coastal Environments, 15-17 June 1992, New Orleans, Louisiana, USA, pp: 869-882.
- Nagy, G. J., López Laborde, J. & Anastasía, L. H. 1987. Caracterización de ambientes en el Río de la Plata exterior (salinidad y turbiedad óptica). - Invest. Oceanol. 1: 31-56.
- Parker, G., Paterlini, M. C. & Violante, R. A. 1997. El fondo marino. - En: Boschi, E. E. (ed.), El Mar Argentino y sus recursos pesqueros, Tomo 1: Antecedentes históricos de la exploraciones en el mar y las características ambientales. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina., pp. 65-87.
- Piola, A. R. & Rivas, A. L. 1997. Corrientes en la plataforma continental. - En: Boschi, E. E. (ed.), El Mar Argentino y sus recursos pesqueros, Tomo 1: Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina, pp. 119-132.
- Podestá, G. P. 1997. Utilización de datos satelitarios en investigaciones oceanográficas y pesqueras en el océano Atlántico Sudoccidental. - En: Boschi, E. E. (ed.), El Mar Argentino y sus recursos pesqueros, Tomo 1: Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina, pp. 195-222.
- SIHN (Servicio de Hidrografía Naval). 1973. Batitermogramas característicos del Mar Argentino. - Servicio de Hidrografía Naval, Argentina, H-702, 289 pp.
- SIHN (Servicio de Hidrografía Naval). 1995. Derrotero Argentino. Parte 1 Río de la Plata. - Público, H-201, 273 pp.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1979. Biometría. Principios y métodos en la investigación biológica. - H. Blume Ediciones, Madrid, España.
- Sorarrain, D. 1998. Cambios estacionales en la biomasa de organismos gelatinosos de relación con otros zoopláncteres de la Bahía Samborombón. -Tesis de

Licenciaturas, Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.

Urien, C. M. 1967. Los sedimentos modernos del Río de la Plata exterior. - Bol. Serv. Hidr. Naval 4(2): 113-213.

Urien, C. M. 1972. The Rio de la Plata estuary environments. - Geological Society of America, Memoir 133, 213-234.

Viñas, M. D., Ramírez, F. C. & Mianzan, H. W. 1994. Dinámica poblacional de Neomysis americana (Crustacea: Misidacea) en la Bahía Samborombón en un ciclo anual. - XI° Simposio Científico Tecnológico, Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo, Mar del Plata, 5-8 de diciembre de 1994.(Resumen).

5. Tablas:

VARIABLE	PERÍODO	ESTRAT O	N	GRILLA
TEMPERATURA	Cálido	Superficie	397	½ grado x ½ grado
		Fondo	254	½ grado x ½ grado
	Frío	Superficie	579	½ grado x ½ grado
		Fondo	413	½ grado x ½ grado
SALINIDAD	Otoño-Invierno	Superficie	828	¼ grado x ¼ grado
		Fondo	660	¼ grado x ¼ grado
	Primavera-Verano	Superficie	966	¼ grado x ¼ grado
		Fondo	910	¼ grado x ¼ grado
MGV de SALINIDAD	Otoño-Invierno	-	495	½ grado x ½ grado
	Primavera-Verano	-	769	½ grado x ½ grado

Tabla I: Número de observaciones y grilla empleada para calcular las isolíneas de temperatura; salinidad y Máximo Gradiente Vertical de Salinidad (MGV), para los diferentes períodos y estratos.

6.Figuras:

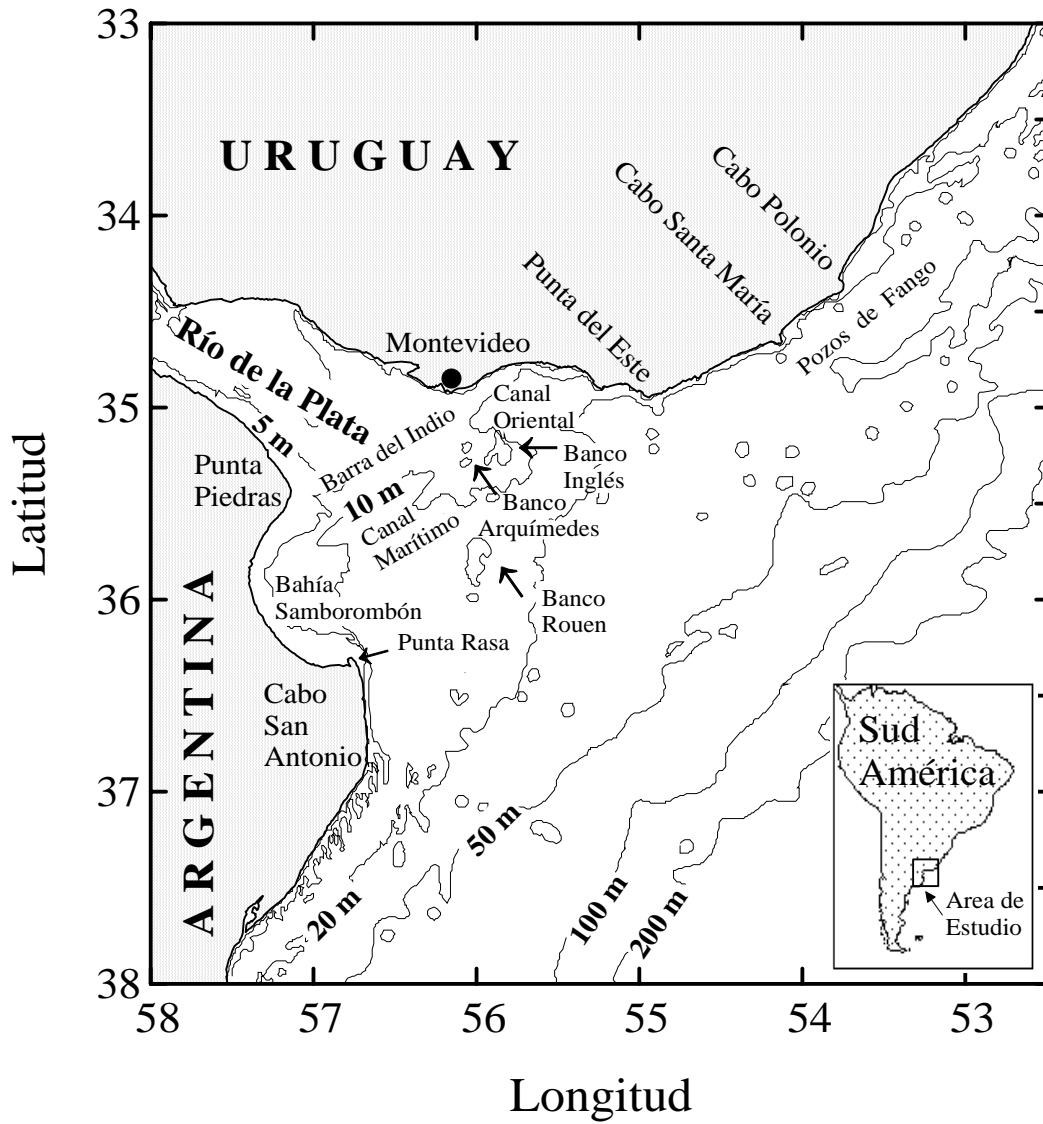


Figura 3.1: Localización de la región de estudio. Principales accidentes geográficos y rasgos batimétricos

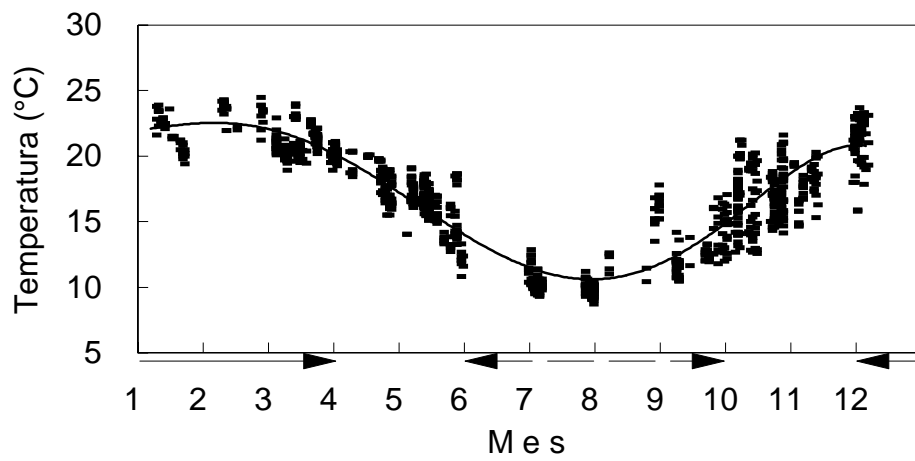


Figura 3.2: Ciclo térmico anual en el estuario. La flecha doble indica el período frío (junio-julio), y las flechas simples el período cálido (diciembre-marzo) (modificado de Guerrero et al., 1997).

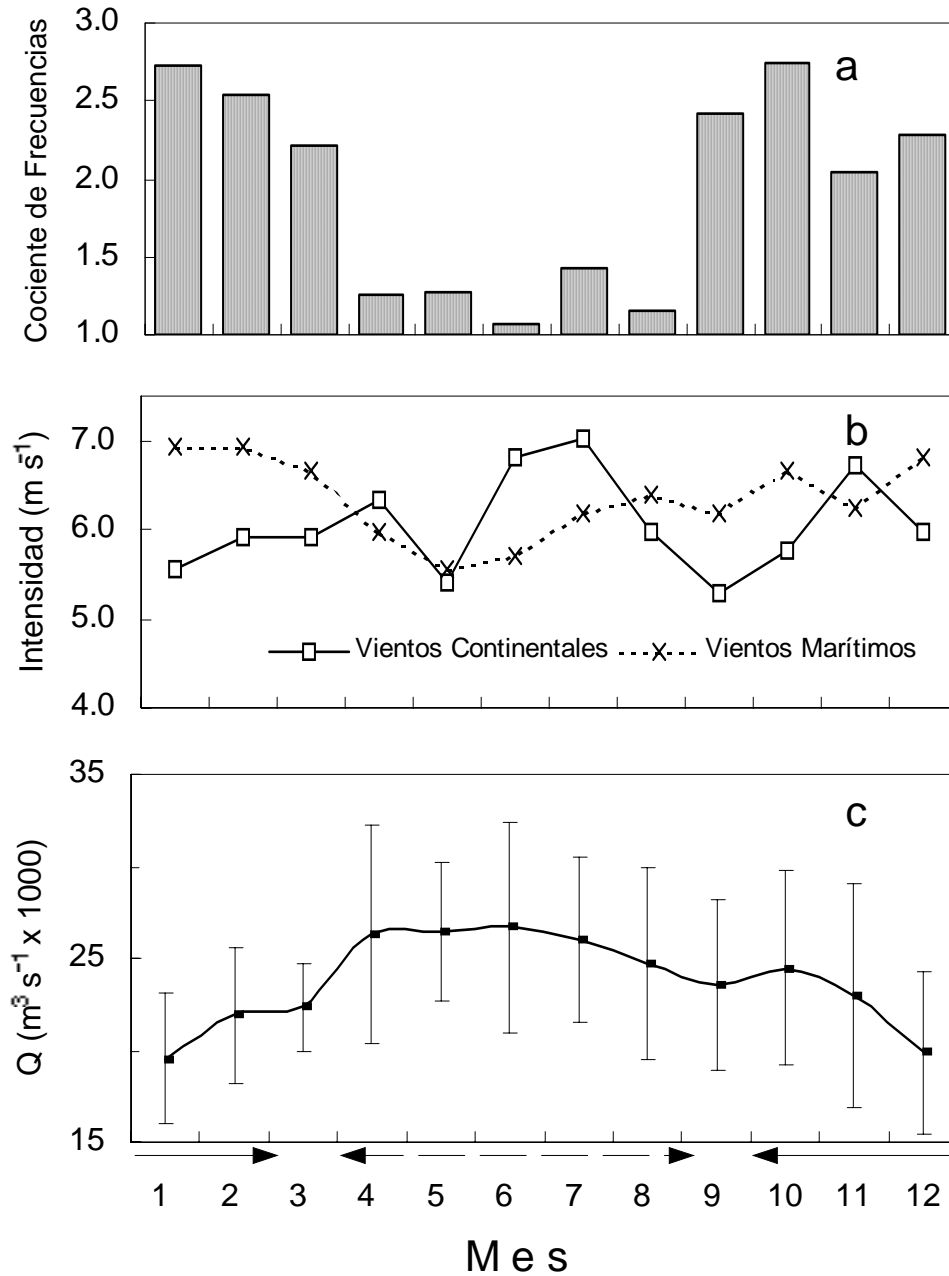


Figura 3.3: Patrón estacional de los forzantes del campo de salinidad en el estuario. Las flechas simples y doble sobre el eje de tiempo, muestran los períodos primavera-verano y otoño-invierno, respectivamente. **a:** cociente de la frecuencia de los vientos continentales a los marítimos. **b:** intensidad media de los vientos continentales y marítimos. **c:** descarga media mensual del Río de la Plata ± 1 desvío standard (modificado de Guerrero et al., 1997).

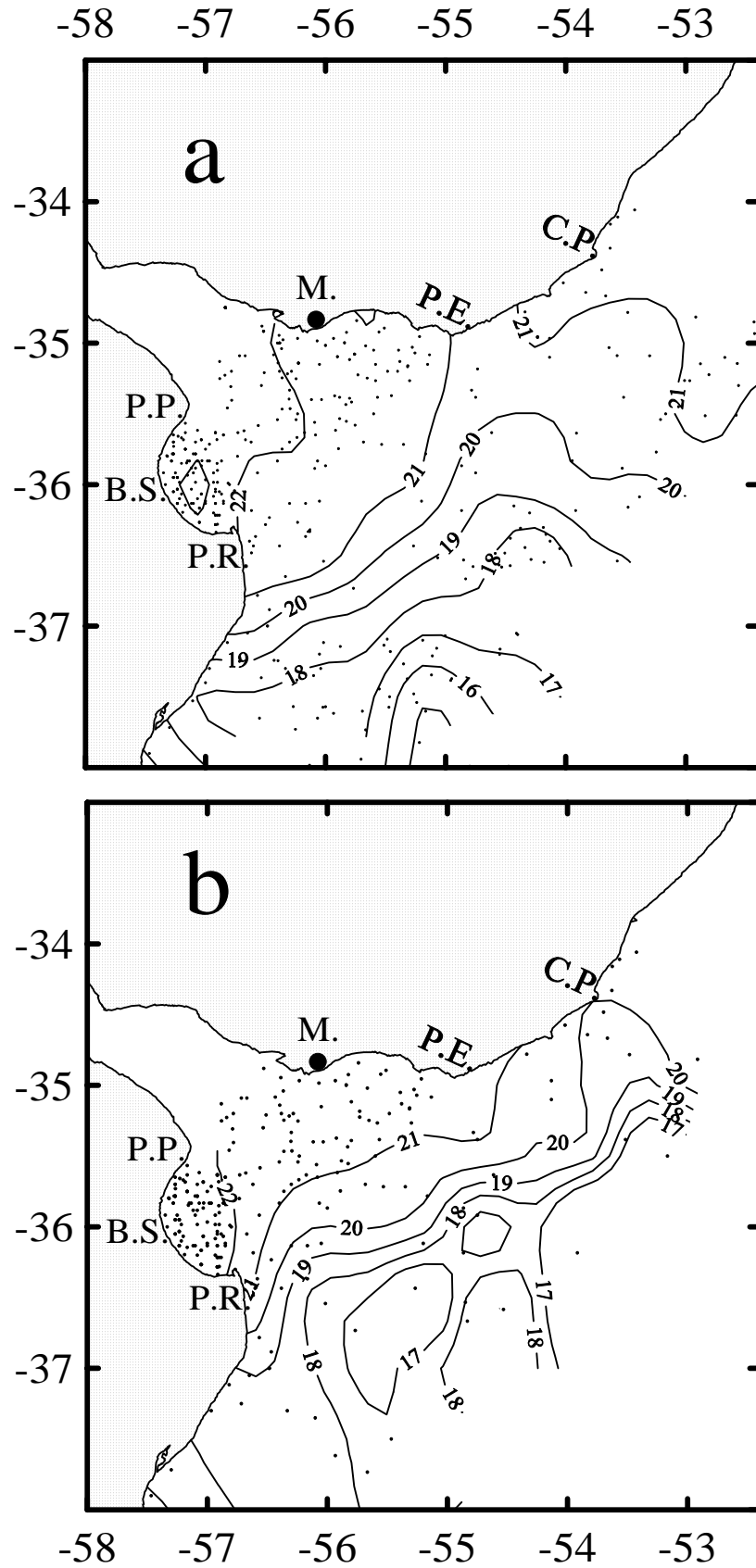


Figura 3.4: Isotermas de superficie (**a**) y de fondo (**b**) para el período cálido (diciembre-marzo). Los puntos indican la localización de las estaciones de muestreo. **M:** Montevideo; **P.E.:** Punta del Este; **C.P.:** Cabo Polonio; **P.P.:** Punta Piedras; **B.S.:** Bahía Samborombón; **P.R.:** Punta Rasa.

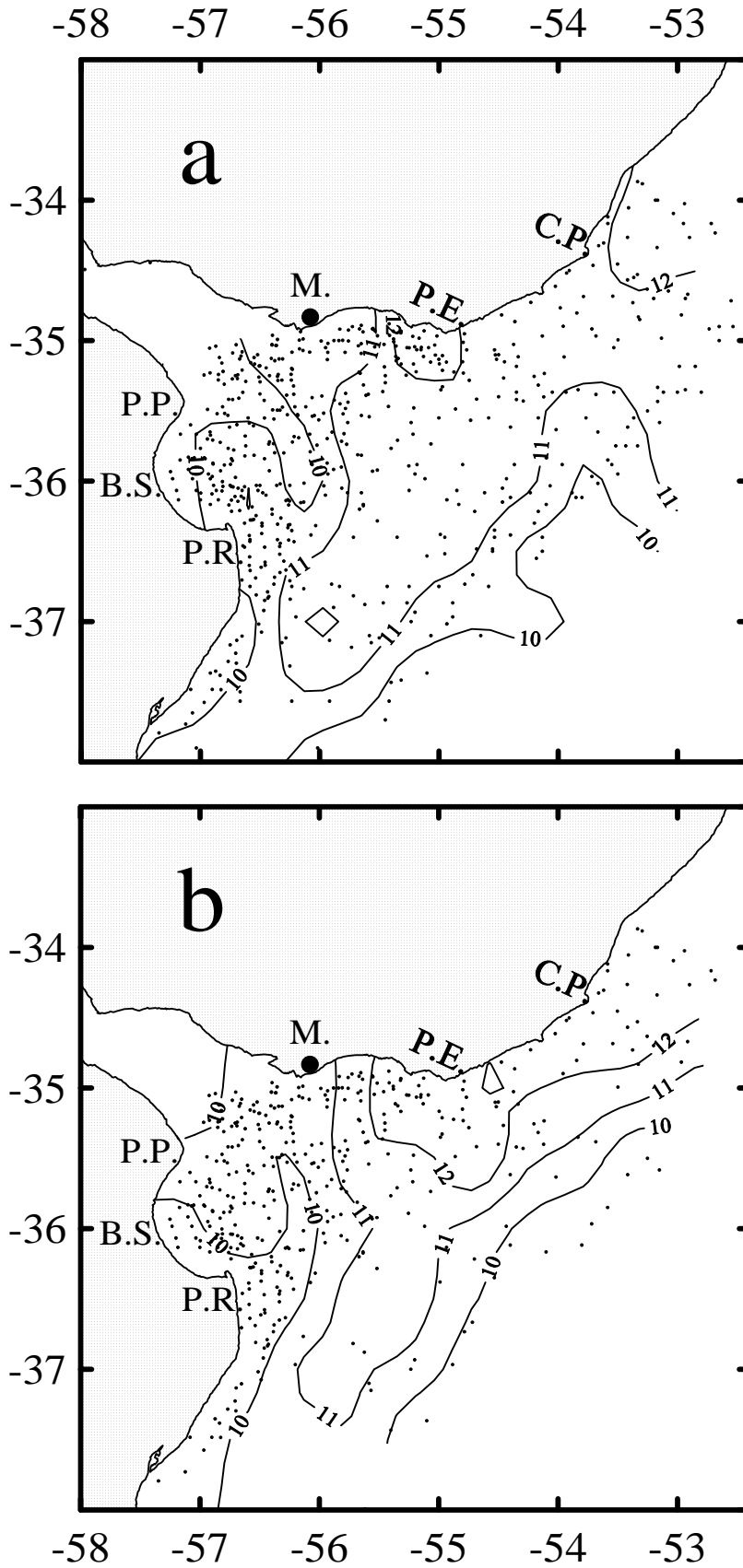


Figura 3.5: Isotermas de superficie (**a**) y de fondo (**b**) para el período frío (junio-septiembre). Los puntos indican la localización de las estaciones de muestreo. Abreviaciones como en la Figura 3.4.

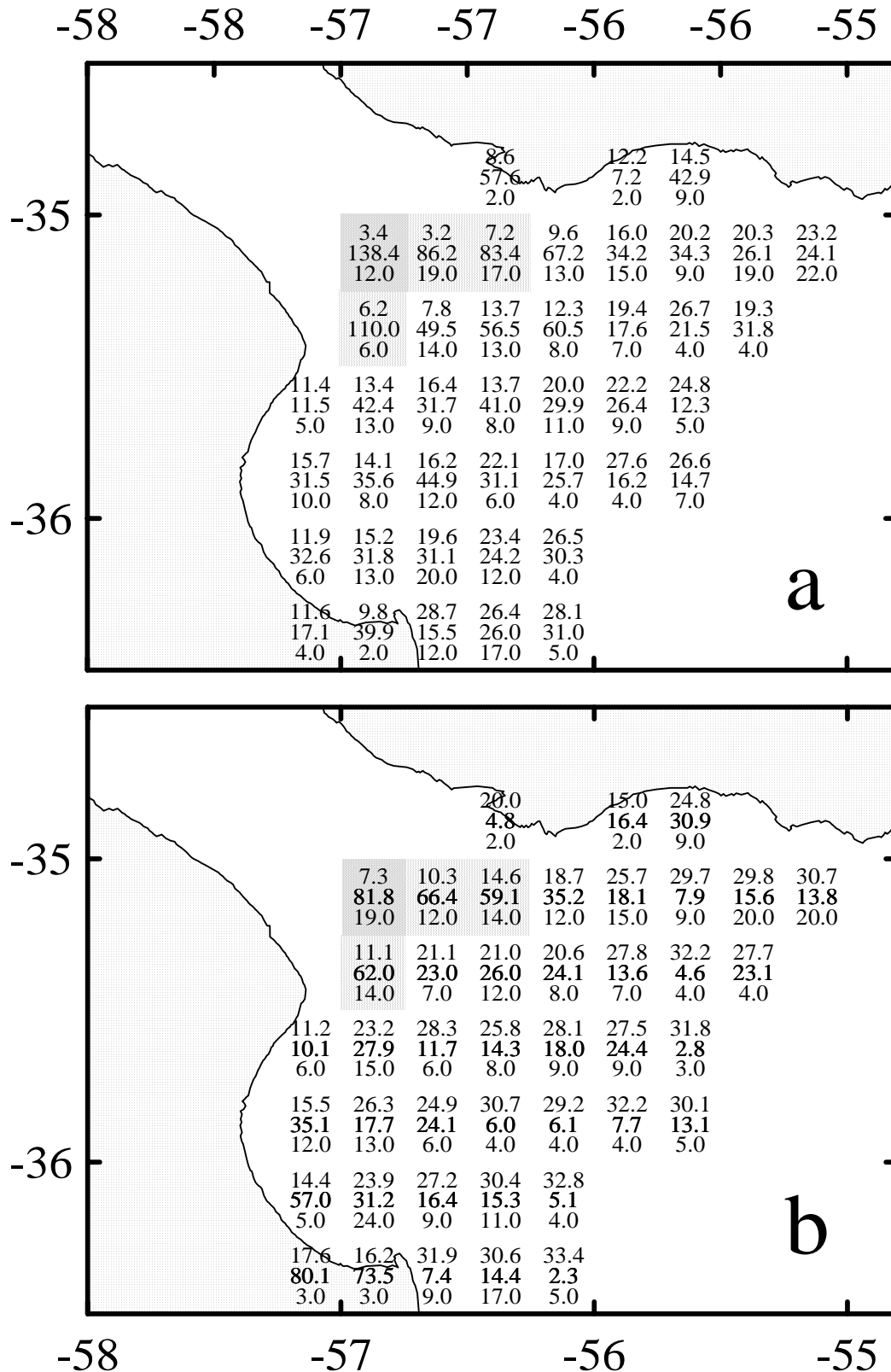


Figura 3.6: Estadística descriptiva del campo de salinidad en superficie (**a**) y en fondo (**b**), durante otoño-invierno (abril-agosto). Las cuadrículas fueron definidas cada ¼ de grado. Los valores presentados para cada elemento son, de arriba hacia abajo, salinidad media; coeficiente de variación; número de observaciones. Los sectores sombreados destacan las regiones de mayor variación de la salinidad.

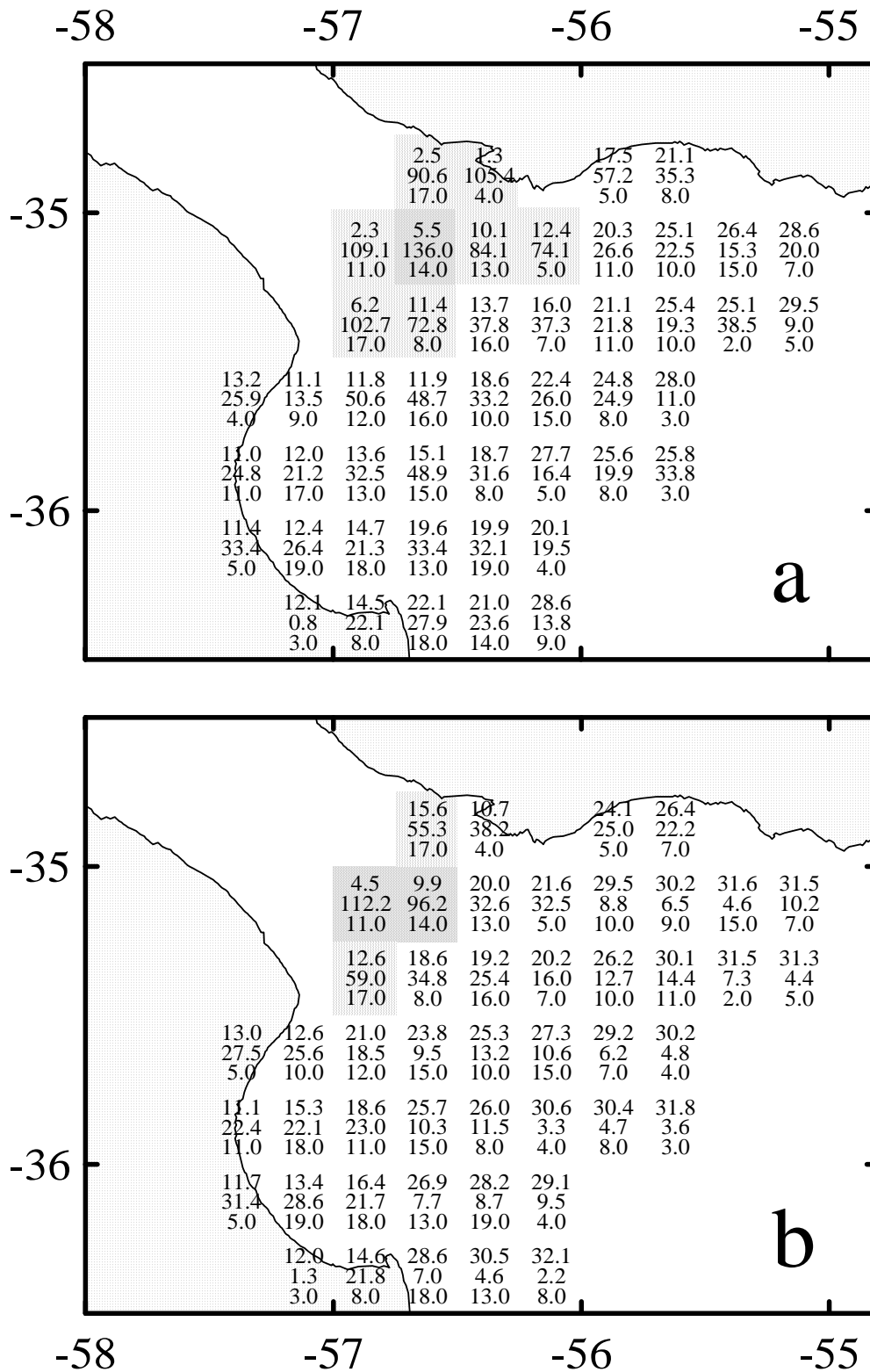


Figura 3.7: Estadística descriptiva del campo de salinidad en superficie (**a**) y en fondo (**b**), durante primavera-verano (octubre-febrero). Las cuadrículas fueron definidas cada ¼ de grado. Los valores presentados para cada elemento son, de arriba hacia abajo, salinidad media; coeficiente de variación; número de observaciones. Los sectores sombreados destacan las regiones de mayor variación de la salinidad.

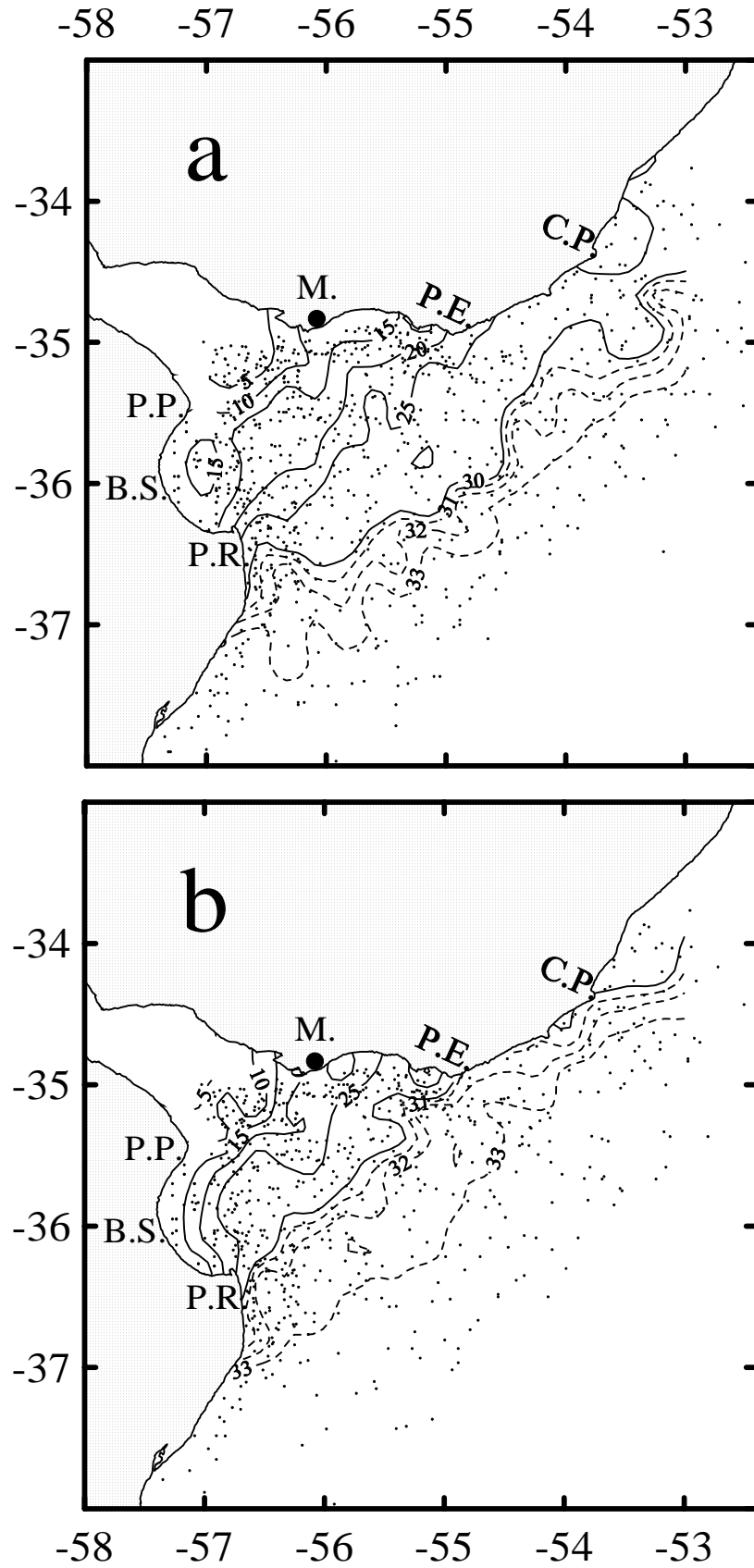


Figura 3.8: Isohalinas de superficie (**a**) y de fondo (**b**) para otoño-invierno (abril-agosto). Los puntos indican la localización de las estaciones de muestreo. Abreviaciones como en la Figura 3.4.

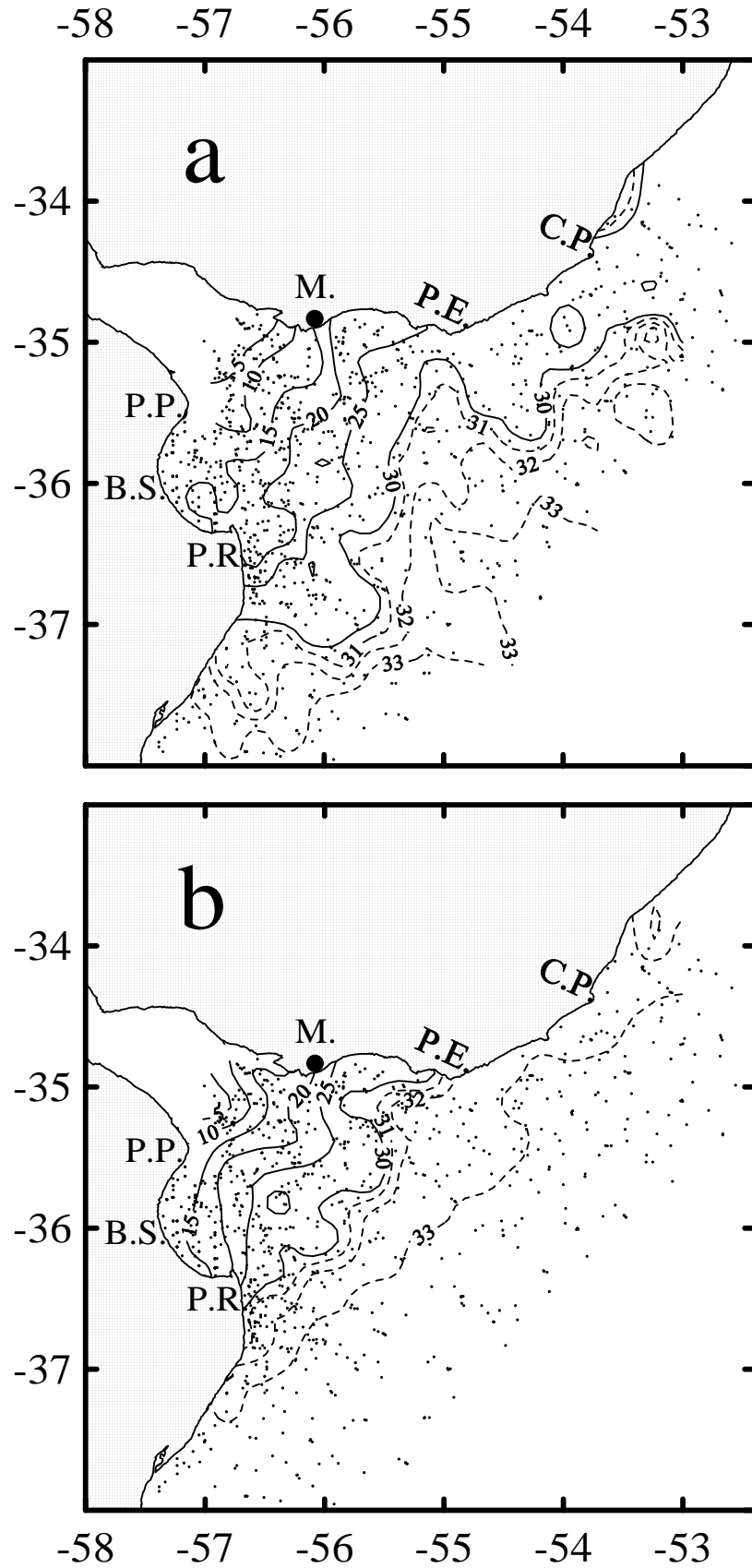


Figura 3.9: Isohalinas de superficie (**a**) y de fondo (**b**) para primavera-verano (octubre-febrero). Los puntos indican la localización de las estaciones de muestreo. Abreviaciones como en la Figura 3.4.

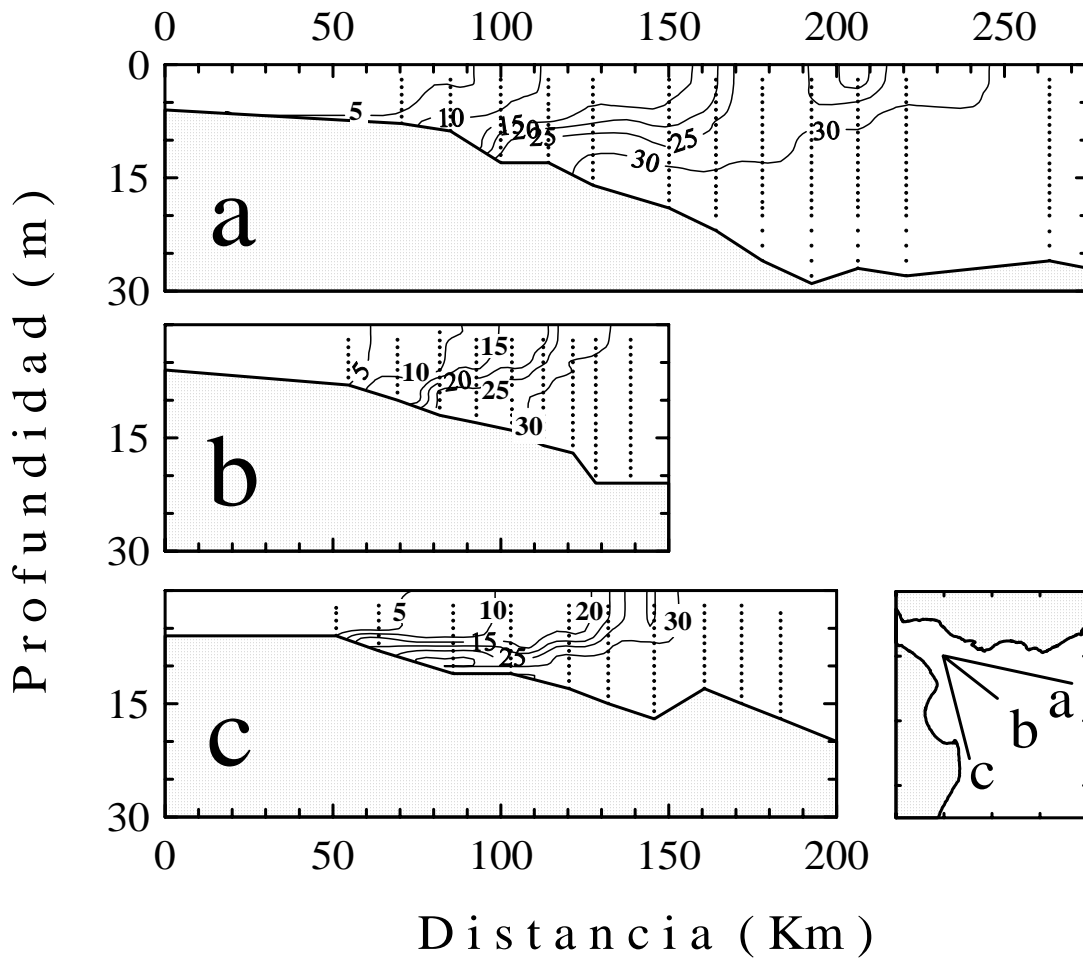


Figura 3.10: Secciones de salinidad (agosto 1992) que caracterizan la descarga del río sobre costa uruguaya. La ubicación de las transectas (**a**: transecta norte; **b**: transecta central; **c**: transecta sur) se muestra en el pequeño mapa abajo a la derecha. Los puntos indican las observaciones CTD (modificado de Guerrero et al., 1997).

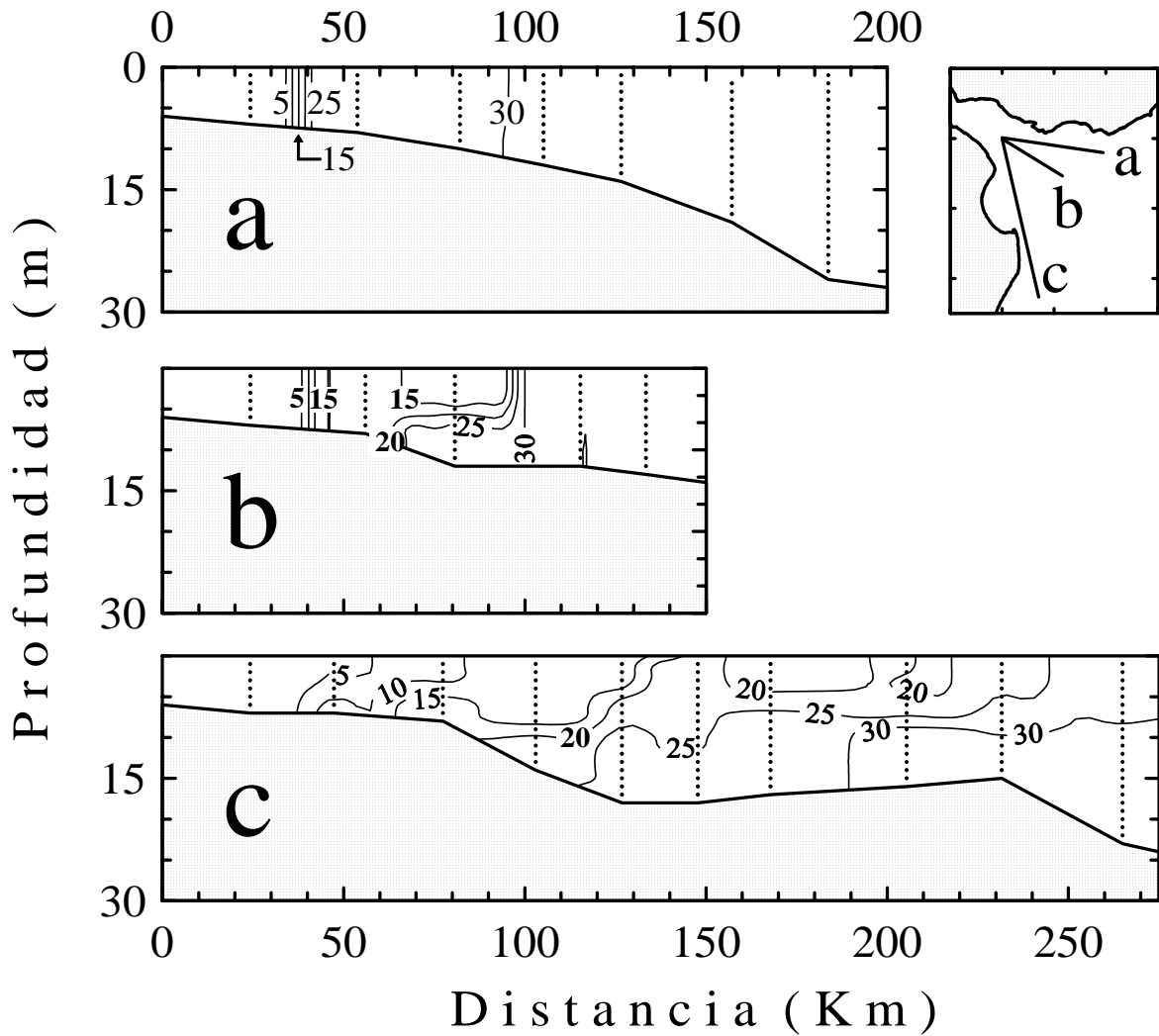


Figura 3.11: Secciones de salinidad (noviembre 1995) que caracterizan la descarga del río sobre costa argentina. La ubicación de las transectas (**a**: transecta norte; **b**: transecta central; **c**: transecta sur) se muestra en el pequeño mapa arriba a la derecha. Los puntos indican las observaciones CTD (modificado de Guerrero et al., 1997).

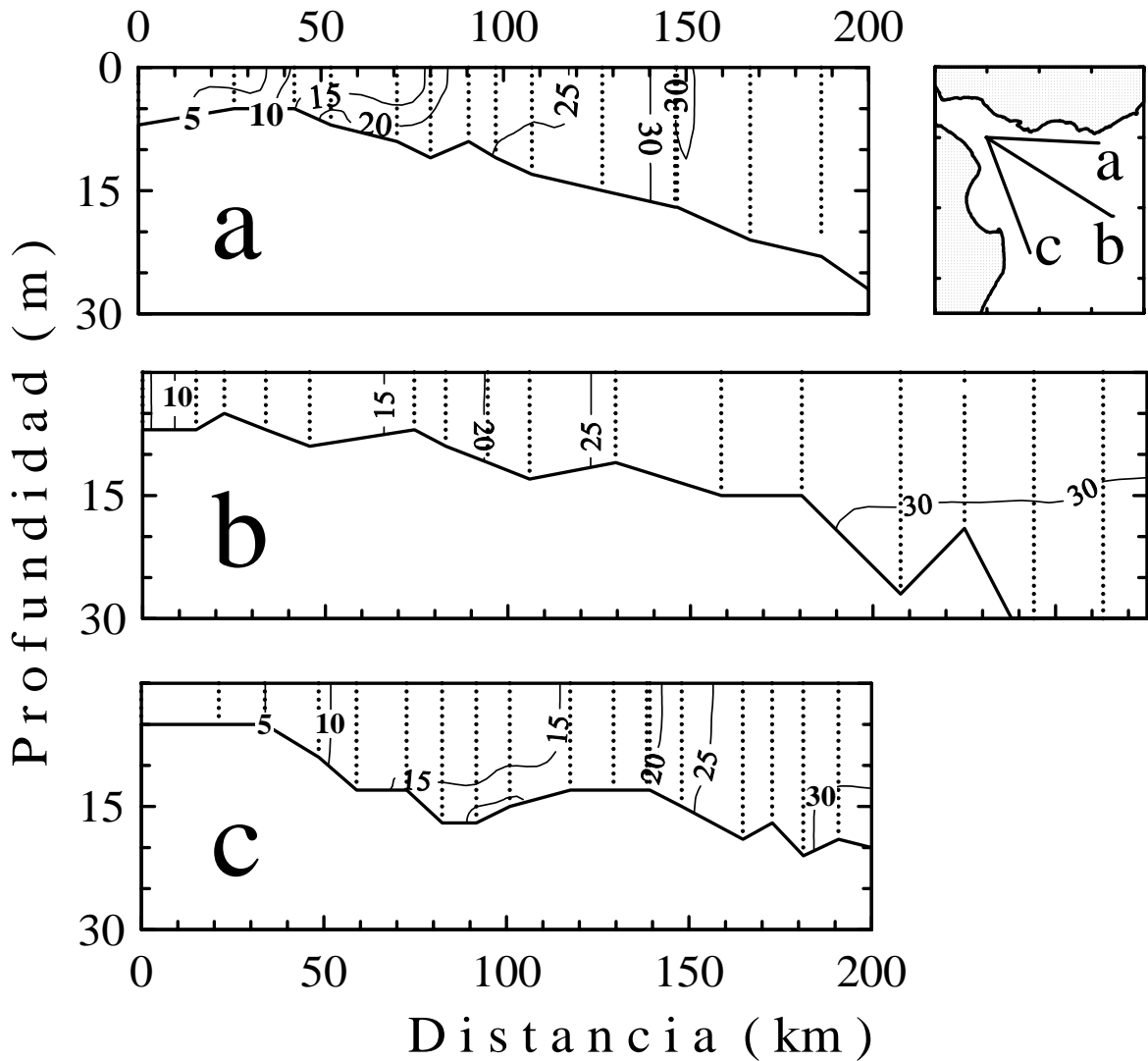


Figura 3.12: Secciones de salinidad (abril 1993) bajo la condición de vientos marítimos fuertes. La ubicación de las transectas (**a**: transecta norte; **b**: transecta central; **c**: transecta sur) se muestra en el pequeño mapa arriba a la derecha. Los puntos indican las observaciones CTD (modificado de Guerrero et al., 1997).

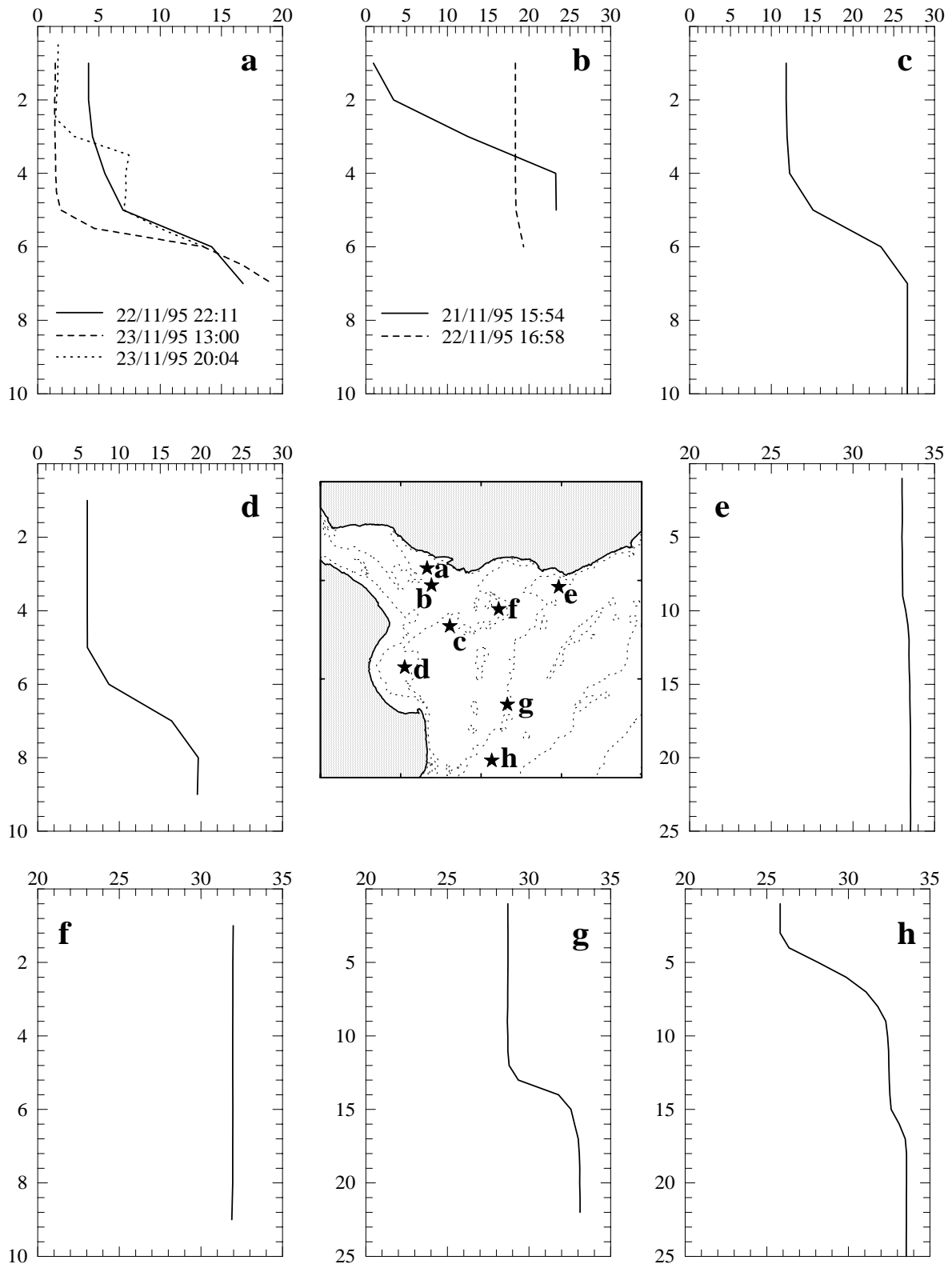


Figura 3.13: Perfiles de salinidad seleccionados de estaciones CTD, correspondientes a la campaña EH-08/95 (modificado de Framiñan et al., MS).

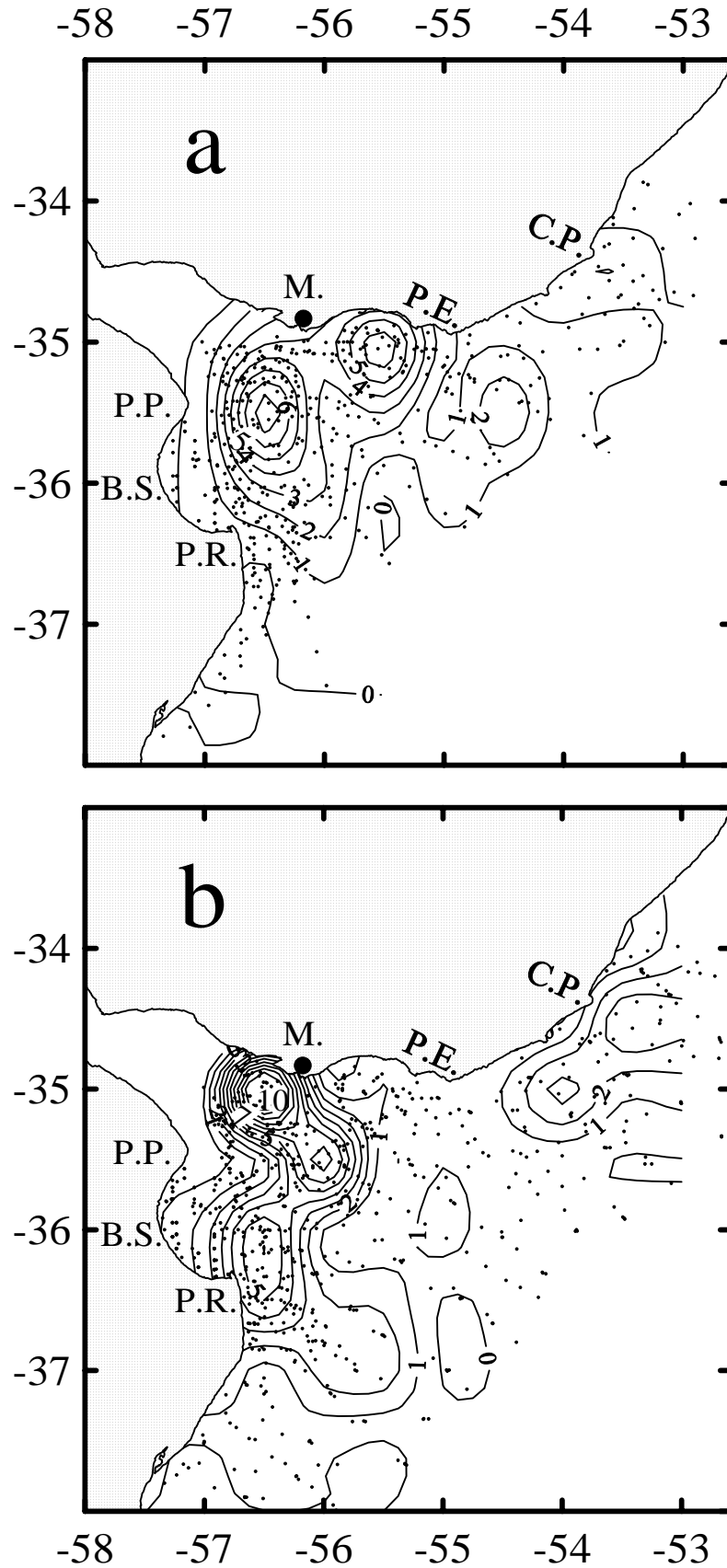


Figura 3.14: Isopletas del Máximo Gradiente Vertical para otoño-invierno (abril-agosto) (**a**) y para primavera-verano (octubre-febrero) (**b**). Los puntos indican la localización de las estaciones de muestreo. Abreviaciones como en la Figura 3.4.

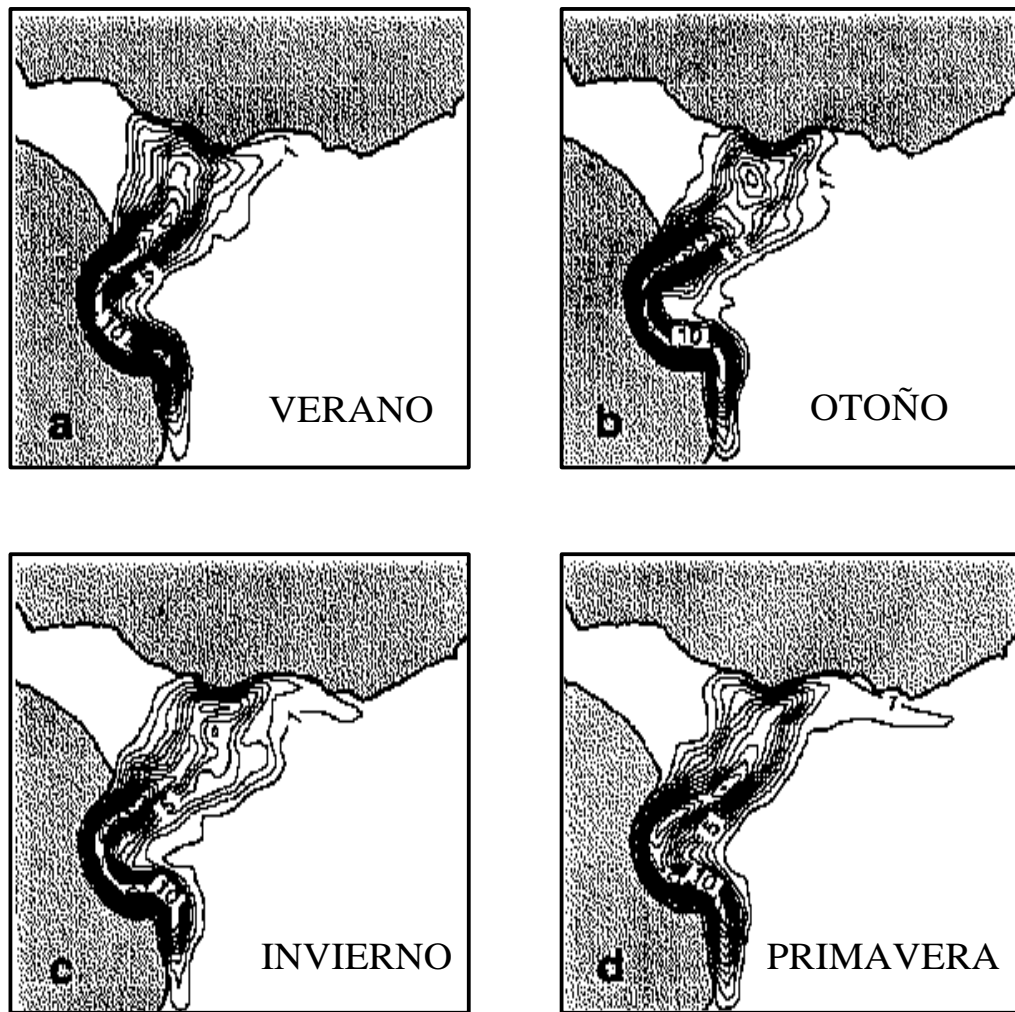


Figura 3.15: Distribución de la densidad de frentes de turbidez (isoplefas a intervalos de $1 \times 10^{-5} \text{ km}^{-2}$) en el estuario, para verano (**a**), otoño (**b**), invierno (**c**) y primavera (**d**) (tomado de Framiñan y Brown, 1996).

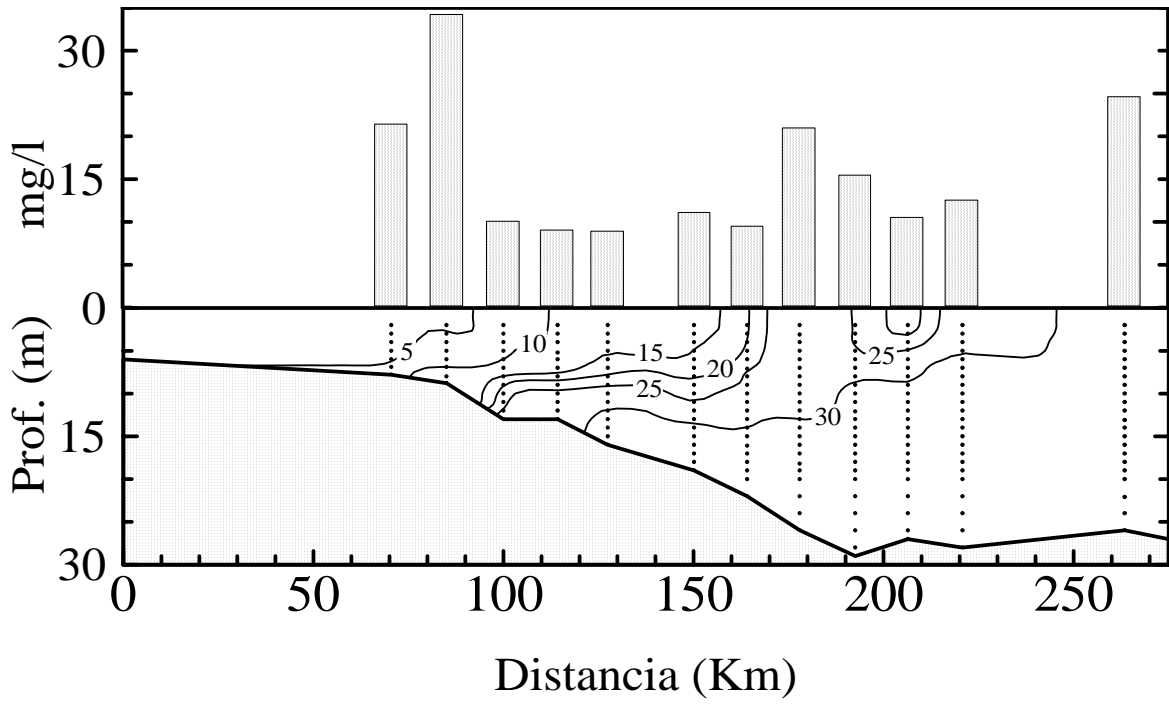


Figura 3.16: Sedimento en suspensión en superficie (**a**) y distribución vertical de salinidad (**b**), para la transecta de la Figura 4.10.a. (norte).

Tabla de Contenidos del Capítulo IV

IV.Reproducción y ciclo de vida	128
1. Características generales de la especie:	128
1.1.Consideraciones metodológicas.	128
1.1.1.Distribución espacial	128
1.1.2.Canibalismo	128
1.2.Status Taxonómico.	128
1.3.Distribución Geográfica y Batimétrica.	130
1.4.Relaciones Tróficas.	131
1.4.1.Alimentación	131
1.4.2.Canibalismo	132
2.Biología reproductiva:	133
2.1.Consideraciones Metodológicas.	133
2.1.1.Area y época de reproducción, y distribución de huevos.	133
2.1.2. Fecundidad, frecuencia reproductiva y hora del desove.	134
2.1.3.Variación temporal de la calidad de los huevos.	136
2.2.Distribución Temporal de los Desoves	136
Epoca reproductiva	136
Hora del Desove.	137
Variación del diámetro y peso seco de los huevos durante el período principal de desove.	139
2.3.Proporción de sexos.	140
2.4. Frecuencia reproductiva y fecundidad.	141
2.5.Distribución Espacial de los Desoves.	144
Area de Puesta	144
Distribución Vertical de los Huevos	146
2.6.Relación de los Desoves con las Variables Ambientales.	149
3.Síntesis del Capítulo:	151
4.Bibliografía	153
5.Tablas	158
6.Figuras	163



IV.Reproducción y ciclo de vida

1. Características generales de la especie:

1.1.Consideraciones metodológicas.

1.1.1.Distribución espacial

Aunque la distribución geográfica general de la especie es conocida, a los efectos de tener información más detallada sobre la distribución de los adultos de *B. aurea* en el Río de la Plata, se procesaron datos de rendimiento pesquero (expresado como Kg h⁻¹) como un indicador de la concentración de organismos. Para ello se emplearon los resultados de 24 campañas del Proyecto Costero, totalizándose 226 lances de pesca positivos para la especie. Sobre esta información se construyó un mapa de isopletras.

1.1.2.Canibalismo

Se recolectó y procesó material para efectuar estudios de canibalismo. Para ello, se obtuvieron ejemplares de una concentración reproductiva de la especie, en una estación de la campaña EH-15/96, del día 14 de noviembre a las 20:11 hs. La localización del sitio de muestreo (34° 57'9S y 56°29'5W) fue en cercanías de Montevideo. Se tomó nota de la talla, sexo y estadio de maduración gonadal de los individuos. Los estómagos fueron conservados en formol al 10% para ser analizados en laboratorio. Fueron procesados 33 estómagos empleando una lupa binocular, cuantificándose el número de huevos de la especie presentes en la porción cardíaca y ciego gástrico de cada estómago. En los casos en que el buen estado del material lo permitió, los huevos fueron datados de acuerdo con la escala de desarrollo embrionario propuesta por Ferraro (1980) para *Brevoortia tyrannus* (Tabla 1). Se tomó nota además de la presencia de otros ítems alimenticios presentes en el estómago.

1.2.Status Taxonómico.

La Familia Clupeidae, a la que pertenece la saraca, tiene distribución mundial y es una de las Familias de peces de mayor importancia tanto económica como ecológica (Ahrenholz, 1991). El género *Brevoortia* agrupa a especies de peces marinos pelágicos, que forman grandes cardúmenes y habitan principalmente aguas someras, aunque pueden ser hallados a veces a profundidades de 60 m o más. En la actualidad se reconocen 5

especies del género, que habitan las aguas costeras del margen occidental del Océano Atlántico (Whitehead, 1985; Cousseau y Díaz de Astarloa, 1993). Ellas son:

Brevoortia aurea (Spix y Agassiz, 1829), en Brasil y Argentina.

Brevoortia gunteri Hildebrand, 1948, en el Golfo de Méjico.

Brevoortia patronus Goode, 1879, en el Golfo de Méjico.

Brevoortia smithi Hildebrand, 1941, desde Carolina del Norte hasta Florida, y parte oriental del Golfo de Méjico.

Brevoortia tyrannus (Latrobe, 1802), desde Nueva Escocia hasta Florida.

La información recopilada por Cousseau y Díaz de Astarloa (1993) muestra que por más de 150 años se consideró la existencia de dos especies de saraca en aguas argentinas, bajo las siguientes denominaciones:

Brevoortia aurea Spix y Agassiz. 1829.

Clupanodon aureus Spix y Agassiz. 1829.

Alosa pectinata Jenyns, 1842.

Alausa aurea Cuvier y Valenciennes, 1847.

Clupea aurea Günther, 1868.

Clupea pectinata Günther, 1868.

Brevoortia tyranus Berg, 1895.

Brevoortia tyranus var. *aurea* Goode, 1878.

Brevoortia pectinata Goode, 1878.

Basados en el examen de 500 ejemplares provenientes de Bahía Samborombón; Mar del Plata y Bahía Blanca, Cousseau y Díaz de Astarloa (1993) concluyen que se trata de una sola especie, a la que corresponde designar *Brevoortia aurea*. Los mismos autores, a partir del examen de ejemplares provenientes de aguas brasileñas, proponen además que ésta es la única especie en aguas sudamericanas. Tomando ello en consideración, y siguiendo a Whitehead (1985), el status taxonómico de esta especie es:

Orden Clupeiformes

Sub Orden Clupeoidei

Familia Clupeidae

Sub Familia Alosinae

Especie *Brevoortia aurea* (Spix y Agassiz, 1829)

1.3. Distribución Geográfica y Batimétrica.

Las especies del género *Brevoortia* habitan los ambientes costeros del margen atlántico del continente americano, desde Nueva Escocia (Canadá) hasta la Península de Yucatán (Méjico) en el Hemisferio Norte, y desde los 13°S (Brasil) hasta la Provincia de Buenos Aires en el Hemisferio Sur (Whitehead, 1985). *Brevoortia aurea* se distribuye desde Brasil (13°S) hasta la zona denominada El Rincón (40°S), al sur de Bahía Blanca (Figura 4.1.). Este rango latitudinal coincide con la Provincia Biogeográfica Argentina propuesta por López (1963,1964). En la región del Río de la Plata, esta especie se distribuye por todo el estuario. En la Figura 4.1. puede apreciarse que las mayores concentraciones de saraca se encuentran en profundidades menores de 10m, con valores máximos en aguas someras de la Bahía Samborombón, alrededores de Montevideo y de Punta del Este. La distribución de *B. aurea* en el estuario coincide con uno de los estratos (número 3) definido para la evaluación de corvina rubia (Perrotta *et al.*, 1995), de ese modo es posible calcular en forma preliminar, la biomasa de la especie en esta región, al sólo efecto de conocer el orden de magnitud de este valor y de ese modo efectuar algunas comparaciones con otras especies (ver apartados 1 y 2 del Capítulo V). Los valores estimados para los años 1995; 1996; 1997 fueron respectivamente 8 303 tn; 47 518 tn y 16 130 tn. La gran variación entre estas cifras puede deberse, al menos en parte, a que la Bahía Samborombón (que es una de las zonas con mayores concentraciones de saraca en el estuario, Figura 4.1.) resulta inapropiadamente muestreada debido al calado de los buques; de ese modo corrimientos de los cardúmenes relativamente pequeños hacia la parte exterior de la bahía podrían generar tales perturbaciones. En razón de lo expuesto debe considerarse que las estimaciones de biomasa presentadas estarían sesgadas por defecto, sin embargo resultarán útiles a los efectos de comparar a *B. aurea* con las otras especies cogenéricas del hemisferio Norte y con la anchoíta. Para ello consideraremos que en este estuario la población de *B. aurea* está en el orden de magnitud de las decenas de miles de toneladas.

La Figura 4.2. muestra un ecograma tomado en la boca de la Bahía Samborombón (35° 45' S y 56° 38' W) durante la campaña EH-13/94 (noviembre). Este registro¹⁰ es ilustrativo de la distribución de la saraca en la columna de agua en el estuario. Los ejemplares se ubican desde los 5m de profundidad hasta el fondo, por debajo de un estrato de fuerte reverberación acústica, originado en organismos planctónicos agregados por

¹⁰ El ecograma presentado fue cedido e interpretado por el Ing. Adrián Madirolas, del Laboratorio de Hidroacústica del INIDEP.

debajo de la haloclina, cuya localización puede apreciarse en la misma figura en el perfil de salinidad inserto. Estas concentraciones de plancton asociadas a la estructura vertical de la columna de agua, se observan con frecuencia en este ecosistema (Madirolas *et al.*, 1997), y los cardúmenes de saraca siempre se sitúan por debajo de él, es decir en el estrato de agua más salada (cuña salina) que ocupa el fondo del estuario.

1.4.Relaciones Tróficas.

1.4.1.Alimentación

Si bien esta especie se alimenta de organismos del plancton durante toda su ontogenia, exhibe a lo largo de la misma un cambio en sus hábitos alimentarios, que implica además un cambio de nivel trófico: de consumidor secundario a consumidor primario. No existen datos sobre la alimentación de las larvas, pero un estudio llevado a cabo sobre postlarvas y juveniles de la Bahía Samborombón (Giangiobbe y Sánchez, 1993), da cuenta que las postlarvas de saraca de 23 a 29 mm Lt se alimentan de zooplancton, particularmente del copépodo *Acartia tonsa*. Entre los 30 y 80 mm Lt presentan una dieta mixta de zoo y fitoplancton, y a partir de los 80 mm Lt se alimentan preferentemente de Diatomeas (los géneros más frecuentes son *Coscinodiscus*, *Thalassiosira* y *Melosira*, todos del Orden Centrales). Sánchez (1989) reporta un aumento paulatino de los copépodos en la dieta de los peces mayores a 320 mm Lt, aunque la misma sigue siendo predominantemente fitoplanctófaga. En casi todos los estómagos examinados se detectó la presencia de detritos orgánicos. Este cambio de dieta y de nivel trófico es posibilitado por la adecuación del aparato digestivo, que experimenta notables cambios durante el pasaje de postlarva a juvenil. Las larvas poseen un coeficiente intestinal (longitud del intestino/longitud del pez) entre 0.86 y 0.72 en el rango 4-21 mm Lst, y los dientes están presentes a partir de los 9 mm Lst (Cassia y García de la Rosa, 1993). Los resultados de Giangiobbe y Sánchez (1993) muestran que las postlarvas (menores a 29 mm Lt) presentan también dientes conspicuos; branquispinas rudimentarias; un estómago bien desarrollado (aunque sin ciegos pilóricos); y un cociente intestinal entre 0.5 y 1, resultando apto para una dieta carnívora. A partir de los 30 mm Lt aproximadamente comienza la metamorfosis, que adecuará el aparato digestivo para una alimentación basada en el fitoplancton. Los dientes desaparecen; las branquispinas se alargan y aumentan en número; en el estómago se hace evidente una porción cardíaca y otra pilórica con ciegos; el intestino

comienza a replegarse formando dos discos espiralados paralelos; y el cociente intestinal alcanza valores de 1.3-2.4. En los peces adultos se acentúan estas características, poseen un aparato filtrador muy desarrollado, más de 200 ciegos pilóricos en el estómago (Sánchez, 1989) y un cociente intestinal de 1.9-2.6 (Giangiobbe y Sánchez, 1993).

1.4.2. *Canibalismo*

El 100 % de los individuos estudiados contenía huevos de su propia especie en el estómago, independientemente del sexo o la talla. La incidencia numérica de estos huevos fue desde algunas decenas hasta más de 2000 (Figura 4.3.). Todos los individuos analizados estaban en puesta: las hembras con oocitos hidratados y los machos con esperma fluyente.

Aquellos huevos que por su estado de conservación lo permitieron, fueron datados según la escala de desarrollo embrionario propuesta por Ferraro (1980), detectándose huevos en una etapa temprana, correspondiente al estadio II ó III (huevo con proliferación de varias células, o blastodisco llegando a la mitad del huevo), y en una etapa avanzada correspondiente a los estadios V ó VI (huevos embrionados, inmediatamente antes del momento de separación de la cola o con la cola separada). El estadio más temprano fue entre 7 y 9 veces más numeroso que el más avanzado. La falta de detección de otros estadios se debe fundamentalmente a su corta duración, aunque la dificultad de identificarlos sobre material extraído de los estómagos no debe descartarse.

En el 91% de los individuos se hallaron también huevos de corvina rubia, en cantidades de hasta 200 huevos. Los copépodos fueron el rubro alimentario numéricamente dominante. Otros rubros alimentarios identificados fueron misidáceos, larvas cypris (Cirripedia), *Littoridina* sp. (Mollusca), diatomeas céntricas, granos de sedimento y detrito. No se observó la presencia de larvas de pez en los contenidos estomacales.

Los resultados aquí presentados demuestran la existencia de canibalismo en esta especie, aunque sus causas y potencial impacto poblacional requieren de estudios más completos. En términos teóricos, el canibalismo tiene lugar cuando la distribución de tallas es suficientemente heterogénea como para que los individuos más grandes ingieran a los más pequeños; cuando la densidad poblacional es suficientemente alta como para producir encuentros frecuentes; y cuando el alimento es escaso (Fox, 1975).

Ciertamente se cumplen en esta ocasión las dos primeras condiciones, puesto que los adultos de saraca pueden ingerir perfectamente partículas del tamaño de sus huevos, y tanto adultos como huevos se hallan concentrados al momento del desove. La tercera condición en cambio no parece cumplirse, pues los estratos de reverberación acústica generados por el plancton concentrado en la haloclina, hacen pensar que existe una abundante oferta trófica en el estuario para un micrófago no selectivo como la saraca.

Los huevos de saraca, además de ser ingeridos por adultos de su propia especie, han sido hallados ocasionalmente en los contenidos estomacales de otros peces del estuario, como aterínidos (pejerrey), *Paralanchurus brasiliensis* (córvalo), *Parapimelodus valenciennesi* (porteño), y especialmente juveniles de *Micropogonias furnieri* (corvina rubia) (ver apartado 2.2.).

2. Biología reproductiva:

2.1. Consideraciones Metodológicas.

2.1.1. Área y época de reproducción, y distribución de huevos.

A partir de la base de datos de ictioplancton se estudió la distribución espacio-temporal de los huevos de *B. aurea*. Se descartaron estaciones en las cuales volumen de agua filtrado por la red de plancton fuese menor que 10 m^3 , pues proveerían estimaciones muy sesgadas sobre la densidad de huevos. Se estudiaron entonces 975 muestras de plancton, colectadas durante 45 campañas de investigación. Las estimaciones de densidad de huevos en el plancton basadas en resultados de diferentes tipos de redes, no fueron intercalibradas, sino que fueron arregladas en cuatro categorías amplias de densidad (menos de 10; 10 a 99; 100 a 999 y más de 1000 huevos m^{-3}). El número de huevos por lance (CPUE) y el porcentaje de estaciones positivas a lo largo del ciclo anual, se emplearon para establecer la época de desove. Esta información fue complementada con la distribución mensual del porcentaje de hembras con oocitos hidratados, respecto del total de hembras adultas capturadas. La densidad de huevos en el plancton (expresada como $\log [n \text{ m}^{-3}]$) fue graficada en un mapa a los efectos de definir el área de desove.

Escalas de distribución más pequeñas se estudiaron en la campaña EH-08/95 (Tabla 2.1 del Capítulo II). En ella se efectuó un muestreo cada 4-6 hs durante un ciclo diario sobre una concentración reproductiva, a los efectos de conocer la hora de puesta

y modalidad reproductiva de la especie. En esta oportunidad se tomaron muestras de plancton y se colectaron ovarios para ser analizados mediante técnicas histológicas. En la misma campaña y para estudiar la distribución vertical de los huevos, se obtuvieron en 5 estaciones muestras de plancton por encima y por debajo de la haloclina (previamente localizada con un perfil CTD). Para ello se empleó una red Nackthai operada oblicuamente. Conviene aclarar que debido a que este muestreador no posee sistema de cierre, es esperable cierto grado de contaminación de las muestras tomadas por debajo de la haloclina, con organismos situados por encima de ella.

2.1.2. Fecundidad, frecuencia reproductiva y hora del desove.

Los datos para estudiar la distribución de hembras con oocitos hidratados fueron obtenidos en 15 campañas. El cálculo del porcentaje de hembras en desove tuvo en consideración solamente a los ejemplares con oocitos hidratados, referidos al total de hembras adultas, y el número total de hembras estudiado fue de 1572 ejemplares.

El material para los estudios de fecundidad y modalidad reproductiva proviene de 2 campañas desarrolladas en el mes de noviembre de 1994 y 1995 (EH-13/94 y EH-08/95). Fue tomado el peso total (Pt g) y el largo total (LT cm) de todas las hembras colectadas. Todos los individuos muestreados estuvieron en el rango 32-40 cm LT. Durante la campaña de 1994 se colectaron 54 hembras con oocitos hidratados para las estimaciones de fecundidad. Los ejemplares muestreados durante 1995 (n= 169) se hallaban en diferentes estadios de maduración y fueron empleados para la estimaciones de fecundidad y para los estudios de modalidad y frecuencia reproductivas. Luego de la captura, los ovarios fueron extraídos y fijados a bordo en formol neutralizado al 10%. En laboratorio las gonadas fueron pesadas y, a los efectos de los estudios histológicos, se les extrajo una porción de tejido (2.0 g aproximadamente) de la parte central de cada ovario. Estos tejidos fueron deshidratados en metanol, aclarados en benzol e incluidos en parafina. Fueron luego seccionados en un micrótopo a un espesor aproximado de 4 μ m, y teñidos con hematoxilina-eosina. Los ovarios fueron clasificados de acuerdo con los estadios de desarrollo oocitario y la presencia de folículos post-ovulatorios (FPO) (Hunter y Goldberg, 1980). La descripción de las etapas de degeneración de los FPO fue adaptada a partir del trabajo de Fitzhugh y Hettler (1995), desarrollado para *Brevoortia tyrannus*. Los FPO fueron clasificados como de día-0 o de día-1, según el tiempo transcurrido desde el momento del desove (Figura 4.4).

A los efectos de describir el patrón diario de maduración oocitaria, los ovarios fueron clasificados en 7 categorías:

1. Ovarios con oocitos en migración nuclear. Este estadio es inmediatamente anterior al inicio de la hidratación oocitaria.
2. Ovarios con oocitos hidratados y sin folículos post-ovulatorios.
3. Ovarios con oocitos hidratados y folículos post-ovulatorios recientes (día-0).
4. Ovarios con folículos post-ovulatorios día-0 y sin oocitos hidratados.
5. Ovarios con folículos post-ovulatorios día-1 y oocitos vitelados.
6. Ovarios maduros con muchos oocitos vitelados y sin folículos post-ovulatorios.
7. Ovarios inmaduros con pocos o ningún oocito vitelado.

Se efectuaron mediciones del diámetro oocitario (n= 749) en 5 ovarios en estado de hidratación, a los efectos de estudiar la distribución de frecuencias del tamaño oocitario. Las mediciones se llevaron a cabo sobre el material fijado, empleando un ocular micrométrico con una precisión de $\pm 40 \mu\text{m}$.

La frecuencia de puesta fue estimada a partir del examen histológico de ovarios de 169 hembras maduras capturados en 1995. En este crucero se efectuaron lances de pesca diurnos y nocturnos, abarcando el ciclo diario. La fracción diaria de hembras en desove se estimó a partir de la incidencia de peces con FPO de día-0 y de día-1 (Hunter y Goldberg, 1980), pero la frecuencia de puesta se calculó a partir del promedio porcentual de hembras de día-0 y de día-1 (FitsHugh y Hettler, 1995; Macchi, 1998).

La fecundidad parcial (el número de oocitos evacuados en cada puesta) se estimó por el método gravimétrico sobre ovarios con oocitos hidratados (Hunter *et al.*, 1985). Empleando análisis histológico se seleccionaron ovarios sin evidencia de desoves recientes (sin FPO). La fecundidad parcial se estimó sobre un total de 82 ejemplares (44 de 1994 y 38 de 1995). Se extrajeron de cada ovario tres porciones de tejido en el rango 0.1-0.2 g ($\pm 0.1 \text{ mg}$), de los sectores anterior, medio y posterior de la gónada, a los efectos de contar el número de oocitos hidratados. La fecundidad parcial de cada hembra se estimó como el producto entre el promedio de oocitos hidratados por unidad de peso y el peso total del ovario. La variación en las estimaciones de fecundidad parcial para cada hembra estuvieron comprendidas en su mayoría en el rango 3-10% del coeficiente de variación (desviación típica expresada como porcentaje de la media, véase también apartado 1.3.1. del Capítulo III) (Figura 4.5.). La fecundidad relativa (número de oocitos hidratados por gramo de peso corporal) se estimó como el

cociente entre la fecundidad parcial y el peso libre de ovarios de la hembra. Las relaciones entre la fecundidad parcial y la longitud o el peso corporal se estudiaron a partir de análisis de regresión.

2.1.3. Variación temporal de la calidad de los huevos.

A partir de huevos colectados del plancton durante 6 campañas (Tabla 2.A) se estudió la variación del diámetro y del peso seco de los huevos durante los meses del período principal de desove. Los huevos empleados provienen todos de la misma región del estuario (Bahía Samborombón y Punta Piedras) y fueron colectados en un rango salino (10.2 a 18.9 ups) que resulta reducido en comparación con el rango total del sistema. La Tabla 2.A presenta la descripción básica de la información empleada en cada caso.

Los diámetros de los huevos fueron medidos bajo lupa con un aumento de 25 x, empleando un ocular micrométrico con una resolución de 40 μm .

Los huevos empleados para estimar el peso seco fueron separados de la muestra de plancton y contados. Se limpió la muestra de cualquier otro elemento (organismos planctónicos, detrito, etc.) y se secó en estufa a 60°C durante 20 hs. Los huevos deshidratados fueron luego pesados en una balanza de precisión (± 0.1 mg) y estimado el peso seco de cada huevo. Se efectuaron tres estimaciones del peso seco para cada mes, con excepción del mes de enero para el cual la cantidad de información permitió solo una estimación (Tabla 2.B).

Fue analizada la distribución de tallas (longitud total) de hembras en puesta (con oocitos hidratados) para los mismos meses (datos básicos en la Tabla 2.C). La posible significación de las diferencias mensuales en el diámetro y el peso seco de los huevos, y en la talla de las hembras desovantes fue evaluada por medio de análisis de varianza (ANOVA).

2.2. Distribución Temporal de los Desoves

Epoca reproductiva

La distribución estacional del porcentaje de estaciones de plancton positivas, el número de huevos por lance y el porcentaje de hembras en desove se presenta en la Figura 4.6.a. La distribución de huevos se basa en un número mucho mayor de estaciones de muestreo que la de hembras en desove, y muestra que pueden hallarse huevos en el plancton durante prácticamente todo el año. Sin embargo el período

principal se extiende desde septiembre hasta enero. La información sobre hembras en desove (con ovarios que poseen oocitos hidratados), corrobora la existencia del pico de primavera (Figura 4.6.b). Estas observaciones coinciden con aspectos parciales sobre el tópico publicados por varios autores: Ciechomski (1968) reportó la presencia de huevos de saraca en bajas densidades en inmediaciones de Mar del Plata, desde octubre a diciembre con un pico en noviembre. Cassia *et al.*(1978), trabajando sobre adultos desembarcados en el puerto de Mar del Plata, proponen una época reproductiva desde fines de octubre a diciembre. Hubold y Ehrlich (1981) consideran a la especie como un desovante de primavera-verano. Cassia y Booman (1985) sobre datos de ictioplancton de 1981-82, encuentran las mayores densidades de huevos en octubre. Lasta y Ciechomski (1988) y Lasta (1995), en un estudio restringido a la Bahía Samborombón, señalan la dominancia de estos huevos en el plancton de la bahía, donde están presentes la mayor parte del año, con un marcado incremento en octubre y noviembre. Finalmente, López-Cazorla (1985) analizando las variaciones del índice gonadosomático, y Camina (MS) a partir de muestras de ictioplancton, señalan una época de puesta desde octubre hasta enero para el área de la Bahía Blanca. En el caso de las hembras, los valores del índice gonadosomático fueron de 11.76%; 9.13% y 5.98% para los meses de octubre, diciembre y enero respectivamente. En los machos las estimaciones de este parámetro fueron 9.61%; 8.10% y 3.16% para los mismos meses (López-Cazorla, 1985).

La Figura 4.6.c. muestra el patrón mensual de los vientos de fuerza 7 o más (superiores a 14 ms^{-1}) de los octantes Este; Sudeste y Sur registrados en el Pontón Recalada. Los vientos de estas direcciones son los que poseen mayor influencia sobre las aguas del estuario, dada la orientación y forma del mismo. Estos vientos fuertes ocurren durante todo el año, e incluso sus frecuencias resultan levemente más altas durante el período principal de desove. Estos vientos por su intensidad y dirección producen mezcla vertical de la columna de agua destruyendo la haloclina y alterando las propiedades dinámicas del estuario (ver apartado 2.6.).

Hora del Desove.

Los huevos de *B. aurea* alcanzan densidades máximas en el plancton en horas del atardecer, alrededor de las 18.00 horas aproximadamente, y valores mínimos al mediodía (Figura 4.7.a). La mayoría de los huevos están en una fase temprana (estadio III). Progresivamente comienzan a aparecer huevos embrionados correspondientes a los

estadios V y VIII (Ferraro, 1980). La disminución de la densidad de huevos a lo largo del día es ilustrativa de la alta mortalidad natural de los primeros estadios de vida debida a predación (canibalismo incluido), o de pérdidas advectivas. Esta última posibilidad tendría sin embargo un efecto minoritario, al ser el área de desove una zona de retención, tal como se propone en el apartado 2.6. La Figura 4.7.b ilustra el patrón de predación sobre los estadios iniciales de vida de *B. aurea*, por parte de adultos y juveniles de corvina rubia durante el mismo muestreo, mostrando los valores más altos de huevos en los estómagos en las horas en que estos presentan densidades máximas. Los huevos de peces son en general digeridos luego de 12 horas (Hunter y Krimbell, 1980; Daan *et al.*, 1985) y ello daría cuenta de la disminución de los huevos de *B. aurea* en los estómagos con el transcurso del día.

El examen histológico de los ovarios revela que el proceso de hidratación oocitaria comienza en la noche, cuando se observan ovarios en la etapa de migración nuclear (Figura 4.8). El porcentaje de ovarios en esta etapa aumenta en la mañana (7.00 horas) y comienza a disminuir luego a medida que en el ovario se hidratan los oocitos. Durante la mañana puede apreciarse un porcentaje bajo (5%) de ovarios con oocitos hidratados y folículos post-ovulatorios (FPO); en horas tempranas de la tarde (15.00 - 16.00 horas) este estadio alcanza su máxima abundancia (33 y 25%). Luego de las 16.00 horas no se observaron oocitos hidratados, y la mayoría de las hembras presentan oocitos vitelados y FPO (en algunos casos recientes y en otros de día-1). El estadio en que coexisten oocitos hidratados y FPO corresponde a los individuos que están en puesta y es utilizado como indicador del momento del desove (por ejemplo Hunter y Goldberg, 1980; Motos, 1996). Puede decirse entonces que en horas de la mañana tiene lugar cierto grado de actividad reproductiva, a juzgar por la presencia de algunas hembras con oocitos hidratados y FPO (5%). Sin embargo, el pico del desove tiene lugar en horas de la tarde, cuando la frecuencia de estos ovarios con FPO y oocitos hidratados alcanza su máximo.

Tomando en consideración la distribución de los huevos en el plancton y los resultados histológicos, es posible concluir que el desove de *B. aurea* tiene un ciclo diario, con un pico de puesta entre las 15.00 y 18.00 horas. Esta inferencia se refiere al mes de noviembre, y no pueden descartarse modificaciones del horario de puesta en distintos momentos de la estación reproductiva.

Variación del diámetro y peso seco de los huevos durante el período principal de desove.

La Tabla 3 presenta los resultados de los ANOVAs efectuados para estudiar la variación mensual del diámetro y el peso seco de los huevos, y las tallas de las hembras en desove.

Las diferencias en el diámetro promedio de los huevos de saraca colectados en el plancton de la Bahía Samborombón y Punta Piedras, no resultaron estadísticamente significativas entre octubre y noviembre (nivel de significación $\geq 35\%$); en tanto que resultaron muy significativas entre noviembre y diciembre ($P < 1\%$); y significativas entre diciembre y enero ($P < 5\%$). En el caso del peso seco promedio de tales huevos, las diferencias no resultaron estadísticamente significativas entre octubre y noviembre (nivel de significación $\geq 15\%$); pero resultaron significativas entre noviembre y diciembre ($P < 5\%$) (la falta de réplicas para enero no permitió comparar las diferencias respecto de diciembre). La Figura 4.9 muestra las variaciones de ambos parámetros durante el período octubre-enero, pudiendo apreciarse que entre noviembre y diciembre se acentúa la disminución del tamaño y peso seco de los huevos de saraca. En cuanto a la talla promedio de las hembras con oocitos hidratados durante esos meses, el ANOVA no detectó diferencias significativas (nivel de significación $\geq 25\%$).

La declinación del tamaño del huevo a lo largo de la estación reproductiva es un hecho bien documentado en muchas especies de peces marinos (Hiemstra, 1962; Bagenal, 1971). En algunos casos este fenómeno ha sido atribuido a un cambio en la estructura etaria de los grupos desovantes (Bagenal, 1971), teniendo en cuenta que los peces más grandes producen huevos mayores y que en general son los primeros en desovar dentro de la temporada reproductiva (Nikolsky, 1963). En el caso de *B. aurea*, la disminución del tamaño del huevo no puede atribuirse a un cambio en la talla de los ejemplares desovantes (Tabla 3.C), sin embargo la existencia de diferentes grupos de edades no puede descartarse pues existe una gran dispersión de la edad dentro de cada clase de talla de los ejemplares adultos (véase apartado 2.4. y Figura 12*). El cambio de la estructura etaria de los desovantes no es la única hipótesis propuesta para dar cuenta de la disminución del tamaño del huevo. En varias especies tal declinación ha sido demostrada para hembras en forma individual (Hislop, 1975; Hislop *et al.*, 1978; Kjesbu, 1989; McEvoy y McEvoy, 1991) sugiriéndose que obedece a un agotamiento de las reservas de vitelo (Kjesbu *et al.*, 1990).

La disminución del tamaño de los huevos tiene como consecuencia la producción de larvas más pequeñas (Knutsen y Tilseth, 1985; McEvoy y Mc Evoy, 1991) afectando consecuentemente la sobrevivencia larval (Hempel, 1979). No obstante, ello podría atenuarse debido al acortamiento del período embrionario que resulta del incremento de la velocidad de desarrollo, habida cuenta el aumento de la temperatura que se manifiesta a medida que progresa la estación reproductiva (Ware, 1975). Finalmente, otros autores han intentado relacionar estas observaciones con el ciclo de producción y la disponibilidad y tamaño del alimento para las larvas (Bagenal, 1971; Cushing, 1967; McEvoy y Mc Evoy, 1991) proponiendo que al comienzo de la primavera el zooplankton es más escaso, y las larvas deben alimentarse de los copépodos que han sobrevivido al invierno, por lo tanto larvas más grandes y con mayores reservas endógenas tendrían mejores probabilidades de sobrevivencia. A medida que progresa la estación el plancton es más abundante, especialmente en estadios larvales de copépodos, dando mayores oportunidades de sobrevivencia a larvas más pequeñas. Blaxter y Hempel (1963) destacan que en estos momentos aumenta también la predación sobre los huevos de peces y en consecuencia sería una mejor estrategia aumentar la fecundidad, al costo de disminuir el tamaño de los huevos.

2.3. Proporción de sexos.

La proporción de sexos (cociente entre el número de machos y el número de hembras) dio un valor medio de 0.97 para 2 982 individuos muestreados en 39 lances, en campañas del período mayo-noviembre. Este valor no muestra diferencias estadísticamente significativas respecto de la unidad ($\chi^2 = 0.64 < \chi^2_{(0.4;1)} = 0.7$). La proporción de sexos tal como ha sido estimada, no toma en consideración el hecho que no necesariamente todos los individuos estarán sexualmente activos en el mismo momento. A los efectos de evaluar las implicancias en la estrategia reproductiva de la proporción de sexos, resulta de mayor utilidad el cociente operacional de sexos (*operational sex ratio*) COS, que se define como el porcentaje de machos listos para reproducirse respecto del total de individuos de ambos sexos en esa condición (Smith y Wootton, 1995; Kvarnemo y Ahnesjö, 1996). Un sesgo en el COS puede predecir cuál sexo competirá por el acceso a una pareja y cuán intensa será esa competencia: el sexo que esté en exceso estará bajo una fuerte presión de selección sexual (Kvarnemo y Ahnesjö, 1996). El COS puede variar debido a la proporción de sexos en la población o

con la tasa reproductiva potencial¹¹ de machos y hembras (Smith y Wooton, 1995). La proporción sexual en los adultos puede variar debido a diferencias entre los sexos en la extensión de su vida reproductiva; debido a sesgos locales en la proporción de machos y hembras, o debido a diferencias en la proporción en que nacen machos y hembras (Clutton-Brock y Parker, 1992; en Smith y Wooton, 1995). El factor principal que afecta a la tasa reproductiva potencial es la proporción relativa de tiempo o energía que invierte cada sexo en su progenie (Smith y Wooton, 1995).

A los efectos de las estimaciones del COS, se consideraron como individuos listos para reproducirse a las hembras con oocitos hidratados y a los machos con esperma fluyente (estadio III de la Tabla 2.2 del Capítulo II). Se emplearon 372 ejemplares, provenientes de 8 lances efectuados sobre cardúmenes en reproducción durante octubre y noviembre. El valor promedio estimado para el COS durante el pico reproductivo de primavera fue de 54.6 %, que no difiere significativamente del valor 50% en que ambos sexos estarían equilibrados ($\chi^2 = 1.55 < \chi^2_{(0.2;1)} = 1.64$). En consecuencia puede proponerse que la competencia sexual en esta especie es escasa o nula, aunque no pueden descartarse variaciones de este parámetro con el transcurso de la estación reproductiva. En términos generales los machos son los competidores más activos por una pareja, y exhiben caracteres sexuales secundarios (una coloración más brillante por ejemplo) que pueden influir en la elección de una pareja por parte de las hembras (Smith y Wooton, 1995). La falta de caracteres sexuales secundarios en *B. aurea* resulta concordante con los resultados expuestos, en el sentido que ambos sexos estarían equilibrados.

2.4. Frecuencia reproductiva y fecundidad.

La Figura 4.10 presenta la distribución de diámetros oocitarios en hembras totalmente maduras, provenientes de un mismo lance de la campaña EH-08/95 (noviembre). La distribución es polimodal y pueden identificarse 4 grupos oocitarios. El primero de ellos está compuesto principalmente de oocitos primarios (menores que 120 μm). La segunda moda, situada entre 120 y 500 μm , corresponde a oocitos con presencia de alvéolos corticales y están parcialmente vitelados. El tercer grupo está compuesto por oocitos en estado de vitelogénesis avanzada, en el rango 500 a 700 μm .

¹¹ La tasa reproductiva potencial para cada sexo puede definirse como el número *máximo* de descendientes que los padres pueden producir; o matemáticamente como la inversa del tiempo en que

La cuarta moda es la de los oocitos hidratados, listos para ser evacuados, en el rango 1160 a 1480 μm . Puede verse también que la proporción de oocitos hidratados a no hidratados es baja (8.5% aproximadamente).

Brevoortia aurea es un desovante múltiple con fecundidad anual indeterminada. Esta inferencia se basa en la distribución polimodal de los diámetros oocitarios, que demuestra un proceso continuo de maduración desde la etapa pre-vitelogénica hasta el estadio final de hidratación. Una segunda evidencia es la presencia de hembras maduras con folículos post-ovulatorios y oocitos vitelados (estadio de puesta parcial). Ello es una indicación de que luego de desovar una camada de oocitos, se desarrolla una nueva camada que será seguidamente liberada (Hunter *et al.*, 1992). Es decir que cada hembra desovará en varias oportunidades dentro de una estación reproductiva, con una cierta frecuencia.

La frecuencia de los desoves se estimó a partir del análisis del tejido ovárico de hembras maduras (con oocitos en vitelogénesis). En el 13.7% de las hembras fueron detectados FPO recientes (día-0), y el 10.05% presentó FPO de día-1. A partir del valor promedio entre ambos ($11.98\% \pm 7.53$) se estima que una hembra de *B. aurea* desova cada 8 días como término medio, durante este período de la estación reproductiva.

Los estudios de fecundidad parcial (véase el apartado 1.4.2. del Capítulo 1 para una definición) se llevaron a cabo, como se dijo, sobre ejemplares capturados en dos años consecutivos, sobre un rango de tallas de 32 a 40 cm Lt. La distribución de tallas¹² de los ejemplares analizados en cada período se muestra en la Figura 4.11. No se han detectado diferencias estadísticamente significativas entre ambas distribuciones ($t_{(80)} = 0.0156$). Las estimaciones de este parámetro estuvieron en el rango 20 000 oocitos hidratados para una hembra de 34 cm LT, a 122 000 oocitos hidratados para una hembra de 40 cm LT, indicando una amplia variación de la fecundidad con el tamaño del pez. Existe también una amplia dispersión en las estimaciones del parámetro para cada clase

los individuos están sexualmente no receptivos, dentro de cada ciclo reproductivo (Kvarnemo y Ahnesjö, 1996).

¹² Un hecho destacable es que la totalidad de los ejemplares capturados han sido adultos, motivo por el cual no ha podido ser calculada la talla de primera madurez para la especie. La falta de ejemplares juveniles no puede ser atribuida a la selectividad de la red de pesca puesto que son muy frecuentes las capturas de juveniles de pequeña talla de otras especies. Ello obliga a pensar en una segregación de los juveniles de *B. aurea*, probablemente hacia agua más someras, fuera del área de operatividad de las embarcaciones empleadas.

de tall. Teniendo en consideración que el estado nutricional de las hembras podría dar cuenta de tal dispersión, se analizó la relación entre el factor de condición y la fecundidad parcial para cada año, sin embargo el análisis estadístico no detectó una correlación significativa en ninguno de los dos años estudiados (nivel de significación $\geq 25\%$). Analizando la curva de crecimiento presentada para las hembras de esta especie por López-Cazorla (1985) (Figura.12.), puede verse que el rango de individuos empleados en nuestro estudio (32-40 cm LT) se ubica en la porción de la curva que se acerca de manera casi asintótica al largo infinito. Ello ocasiona entonces que cada clase de talla contenga a individuos de edades diversas. Es un hecho bien documentado que la fecundidad está influenciada por la edad de los peces (Bagenal, 1973; Nikolsky, 1973; Hempel, 1979), de manera que la variabilidad de la fecundidad dentro de cada clase de talla podría deberse (al menos en parte) a una correlación de este parámetro con la edad.

La fecundidad parcial aumenta en función de la talla del pez o de su peso (Figura 4.13.). Estas relaciones presentan una alta dispersión. Para la relación entre la talla y la fecundidad parcial se ajustó un modelo potencial. La bondad del ajuste y la significación de la regresión fueron probados por medio de un análisis de varianza (ANOVA) cuyos resultados se presentan en la Tabla 4. La comparación de ambos modelos de regresión muestra que no existen diferencias significativas entre las potencias estimadas (pendientes de los modelos linealizados), en tanto que los mismos difieren significativamente en cuanto a la ordenada al origen (Tabla 5). De este modo existe una diferencia cercana al 15% en las estimaciones de fecundidad parcial para un individuo promedio (35 cm Lt) correspondientes a 1994 (50 450 oocitos) y a 1995 (58 618 oocitos).

Para estudiar la relación entre el peso total libre de ovarios y la fecundidad parcial, se ajustaron modelos lineales. En este caso el ajuste de los modelos fue comprobado por medio del análisis de residuales, pues al ser un diseño sin réplicas no puede emplearse el ANOVA, y tampoco es posible en consecuencia una comparación entre ambos años empleando estadística paramétrica. El análisis de residuales no detectó anomalías graves en el modelo empleado.

El rango de las estimaciones de fecundidad relativa fue de 58 a 196 oocitos hidratados por gramo de pez (libre de ovarios). Un test de igualdad de medias para las estimaciones de fecundidad relativa entre años, dió diferencias significativas ($t_{(80)}=$

3.95) entre 1994 (107 ± 29) y 1995 (135 ± 34). Tales resultados están en coincidencia con las diferencias interanuales reportadas para la fecundidad parcial.

El único trabajo previo acerca de la fecundidad de *B. aurea* fue realizado en base al recuento de los oocitos vitelados (con diámetro $> 540 \mu\text{m}$) de ovarios en maduración (Cassia *et al.*, 1978). Estos autores estimaron una fecundidad potencial de 120 000 oocitos para una hembra de 30 cm Lt. Sin embargo, no consideraron la característica múltiple del desove de esta especie, y en consecuencia dicho valor constituye una subestimación importante del parámetro. Nuestros resultados permiten estimar una fecundidad parcial de 60 000 oocitos para una hembra de esa talla. Tomando en consideración que durante el período principal de desove (septiembre a enero) la frecuencia reproductiva es de unos 8 días, una hembra de saraca se reproduce unas 15 veces. De este modo la fecundidad anual de un ejemplar de 30 cm Lt alcanzaría los 900 000 oocitos.

La fecundidad es un parámetro poblacional que varía en respuesta a cambios ambientales, y está asociado frecuentemente a procesos de regulación poblacional (Bagenal, 1973; Nikolsky, 1973). Los resultados del ANOVA aplicado a la regresión de la fecundidad sobre la talla, muestran que la relación entre ambas variables fue del mismo tipo en los dos años estudiados, pero que durante 1995 la fecundidad fue más alta, siendo esta diferencia estadísticamente significativa. Sin embargo, atendiendo a que la fecundidad parcial es una estimación instantánea de un proceso que se extiende por varios meses (ver apartado 2.2. de este capítulo), y en ausencia además de otros datos poblacionales, no es posible evaluar el significado biológico de la diferencia interanual observada. Por otra parte, es un hecho frecuente la gran variabilidad en la fecundidad, aún entre individuos de la misma población, talla y edad (Bagenal, 1973; Hempel, 1979). En términos generales, puede decirse que los valores de fecundidad parcial para la especie, durante el pico de desove de primavera, están en el rango 20 000-120 000, siendo el valor de fecundidad para un individuo promedio (35 cm de longitud total y 500 g de peso total libre de ovarios), de unos 55 000 oocitos aproximadamente.

2.5. Distribución Espacial de los Desoves.

Area de Puesta

La Figura 4.14. muestra la localización del área de puesta en el estuario del Río de la Plata. En esta región, la proporción de hembras con oocitos hidratados fue significativa, con valores superiores al 50% en todos los casos. Las hembras totalmente maduras fueron localizadas ocupando la Bahía Samborombón, y a través del río entre Punta Piedras y alrededores de Montevideo (Figura 4.14.a). No fueron detectadas hembras en la etapa de hidratación oocitaria en las aguas linderas de la plataforma continental.

La Figura 4.14.b presenta la distribución de huevos de *B. aurea* en el plancton de la región de estudio. Se verificaron 180 estaciones positivas para los huevos de la especie (21.0 % del total). Los huevos fueron detectados en aguas estuarinas, especialmente en profundidades menores a 10 m. Las mayores densidades se encuentran sobre ambas márgenes del río: en la Bahía Samborombón e inmediaciones de Montevideo, especialmente en la desembocadura del Río Santa Lucía; y densidades intermedias entre Punta Piedras y Montevideo. Estas concentraciones de huevos se encuentran en un rango batimétrico de 1.5-15 m. Es importante destacar que la mayor cantidad de desoves en Bahía Samborombón puede ser en parte, reflejo de la densidad de muestreo, puesto que esta región fue intensamente muestreada durante el Proyecto Samborombón. Se observan además concentraciones menores (10 huevos por m³ o menos) en el resto del estuario y aguas costeras adyacentes. No se detectaron huevos de saraca aguas arriba de la Barra del Indio, ni por fuera de la isobata de 35 m.

No existe información en la literatura sobre la distribución de hembras desovantes, con la cual cotejar nuestros resultados, pero el hallazgo de huevos de saraca en el plancton ha sido varias veces reportado. Las mayores densidades han sido estimadas para la Bahía Samborombón (Lasta y Ciechowski, 1988) donde estos huevos representaron el 95% de todos los huevos de peces detectados en ese estudio. La presencia de huevos en densidades menores ha sido también observada a lo largo del litoral uruguayo (Hubold y Ehrlich, 1981) y bonaerense (Ciechowski, 1968; Cassia y Booman, 1985).

Tanto la distribución de las hembras totalmente maduras como la de huevos en el plancton, demuestran que el área de desove de la especie se encuentra dentro del estuario. Sin embargo, las hembras con oocitos hidratados presentan un patrón espacial más restringido que los huevos planctónicos. Ello es así seguramente porque los huevos están afectados por fenómenos advectivos. Por otra parte, el proceso de hidratación

oocitaria es un fenómeno de corta duración (no mayor de 24 hs) y cuando se presenta el desove es inminente (Hempel, 1979). Se desprende como consecuencia de lo expuesto, que la distribución espacial de las hembras totalmente maduras resulta un indicador más preciso del área de puesta que la distribución de los huevos.

A partir de la información precedente, puede decirse que el área de reproducción de *B. aurea* en el estuario del Río de la Plata ocupa toda la Bahía Samborombón; la franja entre Punta Piedras y Montevideo en profundidades menores que 10 m; y el sector de costa uruguaya entre Punta Tigre al oeste y Punta Piedras de Afilar al este. Tomando en consideración los reportes de huevos presentados por otros autores, puede agregarse también que, en la región, este estuario constituye el área de reproducción más importante para la especie.

Distribución Vertical de los Huevos

Durante el muestreo de ictioplancton por encima y por debajo de la haloclina (la localización del sitio de muestreo está señalado con una flecha en la Figura 4.14.b), no fueron detectados huevos de saraca en el estrato superior, de aguas más dulces. Todos los huevos fueron capturados en el estrato inferior, en un rango de 18.5 a 20.2° C de temperatura, y de 9.7 a 27.3 ups de salinidad. El espesor de este estrato de fondo (medido desde la haloclina hasta el fondo) no superó en ningún caso los 3 m. En el estrato de superficie, donde las variables físicas estuvieron en el rango 19.7 a 21.7°C de temperatura, y 0.7 a 10.8 ups en salinidad, prácticamente no se colectaron huevos. En esta región se midieron fuertes haloclinas, de hasta 21.5 ups m⁻¹. La Figura 4.15 muestra una transecta a lo largo del estuario, donde puede verse la distribución vertical de la salinidad y la localización de los huevos. En la zona de mayor salinidad y aguas verticalmente homogéneas o poco estratificadas, los huevos no están presentes. Otro tanto ocurre en la región de agua dulce y verticalmente homogénea. Los huevos se encuentran en la región de aguas estratificadas y por debajo de la haloclina. La presencia de algunos huevos sobre la haloclina se debe seguramente a deficiencias en el lavado de la red luego de operar en el estrato de fondo.

La localización de los huevos de saraca en los estratos inferiores de la columna de agua puede ser explicada por causas físicas. Debido a que las proteínas (el principal constituyente de los huevos de peces), tienen un peso específico considerablemente más alto que el agua dulce (Hempel, 1979), los huevos de saraca resultan probablemente

demasiado densos para flotar por encima de la haloclina, en el estrato de aguas más livianas, quedando restringidos a las aguas más saladas cercanas al fondo.

La distribución vertical de los huevos pelágicos de peces es el resultado neto de interacciones entre la flotabilidad del huevo y factores físicos de la columna de agua tales como la densidad del agua, corrientes y mezcla (Sundby, 1983). La flotabilidad está dada por la diferencia entre la densidad del agua y la densidad del huevo (Ouellet, 1997; Cambalik *et al.*, 1998), a su vez la densidad del huevo depende de la densidad del corion, ovoplasma, líquido perivitelino y, si están presentes, gotas oleosas (Kjesbu *et al.*, 1992). En los huevos de peces la flotabilidad está principalmente determinada por su alto contenido de agua (Craik y Harvey, 1984). Entre los huevos pelágicos han sido identificados varios patrones de flotabilidad: la caballa (*Scomber scombrus*) y el bacalao (*Gadus morhua*) poseen huevos que son menos densos que el agua marina de su hábitat y por lo tanto flotan en las capas superiores del océano (Coombs, 1981; Mangor-Jemnsen y Waiwood, 1995), en tanto que los huevos de las sardinias *Sardinia pilchardus* y *Sprattus sprattus* tienen densidades similares a la del agua en que son desovados (flotabilidad neutra) y entonces se hallan distribuidas por toda la capa de mezcla, por encima de la picnoclina (Coombs *et al.*, 1985). La flotabilidad de los huevos es un atributo que varía en distintos sentidos: en varias especies ha sido documentado un cambio en la flotabilidad de los huevos a medida que transcurre el desarrollo embrionario (Coombs *et al.*, 1985; Mangor-Jemnsen y Waiwood, 1995); para el bacalao han sido reportados cambios en la flotabilidad atribuidos a diferencias poblacionales, vinculados con diferentes salinidades del hábitat (Nissling y Westin, 1997) y además han sido detectadas diferencias en la flotabilidad de huevos provenientes de distintas hembras de una misma población (Nissling y Vallin, 1996).

El transporte horizontal de los estadios de vida planctónicos depende de su distribución vertical, porque la velocidad de las corrientes y su dirección varían en general con la profundidad (Kjesbu *et al.*, 1992; Cambalik *et al.*, 1998). De este modo la flotabilidad de los huevos tiene gran implicancia ecológica porque influencia la distribución espacial de los mismos. La estimación de la densidad de los huevos de peces exige técnicas complejas y aparatos con cierto grado de sofisticación (véase por ejemplo Coombs, 1981 y Cambalik *et al.*, 1998). Ello es así porque el medio marino es altamente constante de modo que variaciones mínimas en la densidad, ya sea de los

huevos o del agua, ocasiona cambios significativos en la distribución vertical de los huevos.

La Tabla 6 presenta los valores de salinidad, temperatura y densidad para los estratos de superficie y fondo, obtenidos en varias estaciones de muestreo en el área de reproducción de *B. aurea*. Considerando que los huevos flotan en el estrato de fondo pero no en el superior, su verdadera densidad debe ser un valor intermedio entre las densidades de ambas capas de agua, es decir un valor entre 5 y 20 Kg m⁻³ (0.005 y 0.020 g cm⁻³). Si bien este tipo de determinaciones se realizan sobre huevos vivos, que poseen intacta su capacidad de flotación (por ejemplo Coombs, 1981; Cambalik *et al.*, 1998), puede hacerse una estimación preliminar de la densidad de los huevos de *B. aurea* a partir de las mediciones del diámetro y peso seco presentados en la Tabla 2. Los valores de densidad así estimados (23.02; 21.61; 20.51 Kg cm⁻³) resultan superiores a la densidad del agua en que fueron colectados, pero pueden hacerse algunas consideraciones al respecto: 1. huevos de esta densidad flotarían en agua de 29 ups, es decir un valor más bajo que el de las aguas de plataforma (32.8 ups, Guerrero y Piola, 1997).

2. los huevos de peces conservados en una solución acuosa de formol experimentan un encogimiento en su diámetro del 7% (Hiemstra, 1962). Haciendo esta corrección la verdadera densidad de los huevos de saraca de la Tabla 6 estaría entre 16.8 y 18.8 Kg cm⁻³ y tendrían flotabilidad neutra en aguas de salinidad 24-25 ups .

3. aún teniendo una flotabilidad levemente negativa los huevos pueden mantenerse en la columna de agua debido al flujo turbulento que los resuspende (tal como lo hace con el sedimento). Ese flujo turbulento se origina en la fricción contra el fondo de las corrientes de mareas; y también en la fricción en la haloclina del agua del estrato inferior, que se mueve permanentemente hacia la cabecera del estuario. Puede agregarse además que si el margen de flotabilidad es pequeño, podría existir pérdida de huevos que en ese movimiento turbulento toquen el fondo y reciban daño mecánico. También merece considerarse que si los huevos encuentran agua menos salina (lo cual es posible con pequeños movimientos de deriva horizontal, ya que aquí la salinidad cambia mucho en poca distancia) la energía para ser resuspendidos puede ser insuficiente y de ese modo mueran en el fondo.

Independientemente de las consideraciones referidas a la estimación de la densidad en términos absolutos, puede asumirse razonablemente que el error

metodológico es el mismo en cada uno de los meses considerados, y de ese modo puede hacerse una comparación en términos relativos de lo que sucede con la densidad de los huevos a lo largo de la temporada reproductiva. Los resultados del ANOVA presentado en la Tabla 6 muestran que aunque existe una tendencia a la disminución de la densidad de los huevos en el transcurso del pico reproductivo, tales diferencias no resultan estadísticamente significativas (nivel de significación $\geq 20\%$), a pesar de que si lo fueron el tamaño y el peso de los huevos.

2.6. Relación de los Desoves con las Variables Ambientales.

La estructura vertical de la columna de agua en el área de puesta, presenta sectores con grado diverso de estratificación. La Figura 4.16.a ilustra la distribución de la concentración de huevos en función de la salinidad de fondo (abscisas), y de la diferencia entre la salinidad de fondo y la de superficie (ordenada). Las altas concentraciones de huevos en lugares sin estratificación vertical o con estratificación moderada, y en un rango salino de 10 a 25 ups corresponden mayormente a aguas de la Bahía Samborombón. Un segundo grupo de observaciones con altas densidades de huevos, ocupó estaciones con marcada estratificación vertical, entre 5 y 23 ups de diferencia entre superficie y fondo, y salinidades de fondo superiores a 15 ups, correspondientes a las aguas de los alrededores de Montevideo y de la Barra del Indio. Un descriptor más preciso de la estructura vertical que la diferencia entre las salinidades de fondo y superficie, es el máximo gradiente vertical de salinidad, estimado a partir de datos CTD decimados cada metro. El mapa de isopleas de este parámetro para primavera-verano (Figura 3.14.), muestra que gran parte de la zona de desove posee una columna de agua estratificada, con gradientes importantes en el sector sur de la Bahía Samborombón, y especialmente en las cercanías de Montevideo. Idénticos resultados pueden verse en los perfiles de salinidad presentados en la Figura 3.13. (a; b; c; y d). La relación entre la distribución vertical a microescala de los huevos y la haloclina presentada en el apartado 2.5., corrobora que en los sectores estratificados los huevos de la especie ocupan los estratos por debajo de la haloclina, cercanos al fondo.

Tomando en consideración la localización de los huevos de *B. aurea* en la columna de agua, al estudiar las características termohalinas del área de puesta se han empleado los valores de temperatura y salinidad de fondo. La Figura 4.16.b muestra la concentración de los huevos en el espacio TS en que fueron colectados. Los rangos de temperatura y salinidad en que los huevos de saraca están presentes son muy amplios:

de 11.5 a 23.5°C, y de 3 a 33.8 ups. Las concentraciones más altas (mayores que 10 huevos por m³) y la mayoría de las estaciones positivas, tienen lugar en un rango bastante amplio aún: 15 a 23 °C, y 10 a 25 ups. Estos rangos termohalinos contienen a todos aquellos valores reportados en la literatura para los huevos de la especie (Ciechomski, 1968; Hubold y Ehrlich, 1981; Cassia y Booman, 1985; Lasta y Ciechomski, 1988). La amplitud de estos rangos ilustra la gran plasticidad fisiológica de la especie, a la vez que indica la ausencia de un óptimo termohalino al cual asociar el área de puesta. Sin embargo los desoves no se distribuyen al azar o regularmente en el estuario sino que ocupan una porción definida del mismo: la región de los máximos gradientes horizontales de la salinidad de fondo. En la Figura 4.14. se muestra además de la distribución de las hembras en desove y de los huevos planctónicos, también el campo de salinidad de fondo para primavera-verano. Existe una buena correspondencia entre la región de desove y los valores más altos del gradiente horizontal de salinidad (frente salino de fondo, ver además Figuras 3.6.b; 3.7.b; 3.8.b; y 3.9.b). Esta región corresponde a la máxima penetración río arriba de la cuña salina, y su localización está controlada fundamentalmente por la batimetría, siendo en consecuencia relativamente estable en su localización. Tal como ha sido señalado, existe en este tipo de estuarios una vinculación entre la intrusión salina y los valores máximos de turbidez, pudiendo esperarse en consecuencia la localización más frecuente de los frentes de turbidez en este sector (Capítulo III, apartado 1.4.). La posición modal de los frentes de turbidez (Framiñan y Brown, 1996) presenta una buena correlación visual con la distribución de las mayores concentraciones de huevos y de hembras en desove (Figura 4.17.a y b, pero véase también la Figura 3.15). La posición modal de los frentes de turbidez corrobora la localización del frente salino de fondo a escalas medias tal como se presenta en la Figuras 3.8.b y 3.9.b. Estos frentes son una manifestación de la zona de transición entre el estuario y el ecosistema dulceacuícola, y es en este ecotono donde se localiza el área de puesta de *B. aurea*. Como resultado de la confluencia de las aguas estuarinas y las del río, es esperable un flujo convergente cerca del fondo, en la interfase salina (Largier, 1993). De este modo, y como en la región estratificada los huevos permanecen en el estrato de fondo (debido a su densidad), los huevos liberados en esta zona serían retenidos en la zona frontal, o al menos sería disminuida grandemente su deriva y consecuente exportación del estuario, resolviendo de esta manera una de los principales problemas de desovar en el estuario, para un desovante de huevos planctónicos. Los

huevos en bajas concentraciones que se distribuyen por todo el estuario reflejan probablemente cierto grado de imperfección en el fenómeno de retención.

No obstante lo señalado, debe recordarse que en esta región son frecuentes los eventos meteorológicos capaces de homogeneizar la columna de agua, alterando de ese modo las propiedades dinámicas (retención) del sistema. La Figura 4.6.c. muestra que durante todo el año soplan vientos capaces de perturbar la estructura vertical de la columna de agua, con consecuencias presumiblemente negativas para los huevos y larvas. Sin embargo, la prolongada época reproductiva de *B. aurea* (Figura 4.6.a.) permitiría que un número suficiente de cohortes (individuos nacidos el mismo día) se reclutase cada año.

Esta hipótesis de riesgo repartido en el desove de *B. aurea* parece ser suficiente para explicar la prolongada época reproductiva y la condición de desovante parcial de la especie, pero complementariamente puede argumentarse que ambas características permiten a los individuos alcanzar altas fecundidades. De otro modo existirían restricciones mecánicas de capacidad abdominal para contener un alto número de oocitos hidratados, de volúmen relativamente grande, en razón de la necesidad de alcanzar una densidad que les impida depositarse en el fondo de las aguas de baja salinidad del estuario.

3.Síntesis del Capítulo:

Brevoortia aurea se distribuye por todo el estuario del Río de la Plata. Sus mayores concentraciones se localizan en profundidades menores de 10m, especialmente en aguas someras de la Bahía Samborombón, alrededores de Montevideo y de Punta del Este. La mayor parte de esta región está fuertemente estratificada, y los ejemplares se ubican por debajo de la haloclina en el estrato de agua con mayor salinidad.

La información publicada sobre la ecología trófica de la especie indica que la misma se alimenta por filtración, principalmente de fitoplancton aunque la ingestión de zooplancton ha sido comprobada. En este estuario probablemente se alimenta en las densas agregaciones de plancton asociadas a la haloclina.

El área de reproducción de saraca en el Río de la Plata, es la más importante de la región, y coincide con el patrón distributivo de las mayores concentraciones de adultos. Los huevos han sido capturados en todo el estuario en un amplio rango termohalino, pero sus mayores concentraciones y las agregaciones de hembras en actividad

reproductiva, ocupan un sector más estrecho, en coincidencia con los frentes salinos y de turbidez, en la región que constituye el ecotono entre el río y el estuario. En aquellos sectores fuertemente estratificados del área de desove, los huevos de la especie ocupan solamente el estrato de fondo, de aguas más pesadas, no hallándose en el estrato superior de aguas diluidas. La flotabilidad de los huevos los ubica en el estrato de fondo donde quedarían retenidos en la región frontal. La flotabilidad no parece variar significativamente durante el pico de reproducción.

Esta especie tiene una época reproductiva muy prolongada, hallándose huevos en el plancton durante casi todo el año, con un período principal durante la primavera (septiembre hasta enero). Durante toda la época reproductiva de *B. aurea*, existe una frecuencia de alrededor del 12% de vientos capaces de alterar la estructura vertical del estuario y en consecuencia sus propiedades de retención. El tamaño y peso seco de los ovocitos muestra una tendencia decreciente a lo largo del pico de desove de primavera. Durante el mes de noviembre, el desove muestra un ciclo diario con un pico de puesta entre las 15.00 y las 18.00 hs aproximadamente. La disminución de la densidad de huevos en el plancton a partir de la hora del desove es muy marcada, ilustrando acerca de la alta mortalidad embrionaria característica de los peces que desovan huevos pelágicos. Evidencias indirectas señalan que el área de desove es una zona de retención, por lo que las pérdidas advectivas resultan presumiblemente bajas, y en consecuencia la mortalidad embrionaria se debería principalmente a predación sobre los huevos. Estos han sido detectados en los contenidos estomacales de varias especies de peces que habitan el estuario, especialmente juveniles de corvina rubia. Además, ha sido demostrada la existencia de canibalismo sobre huevos, por parte de adultos de ambos sexos en plena actividad reproductiva.

Atendiendo a los resultados del cociente operacional de sexos, puede postularse que la competencia sexual en esta especie es escasa o nula, al menos durante el pico reproductivo de primavera. La ausencia de caracteres sexuales secundarios es coherente con este resultado.

B. aurea es un desovante múltiple con fecundidad anual indeterminada, de modo tal que cada hembra desovará en varias oportunidades dentro de una estación reproductiva. La estimación de tal frecuencia reproductiva para la primavera es de 8 días.

Las estimaciones de fecundidad relativa están entre 58 y 196 oocitos hidratados por gramo de pez (libre de ovarios). Las estimaciones de fecundidad parcial están en el rango 20 000-120 000 oocitos, siendo el valor de fecundidad para un individuo promedio (35 cm de longitud total y 500 g de peso total libre de ovarios), de unos 55 000 oocitos aproximadamente.

4. Bibliografía

- Ahrenholz, D. W. 1991. Population biology and life history of the North American Menhadens, *Brevoortia* spp. - Mar. Fish. Rev. 53(4): 3-19.
- Bagenal, T. B. 1971. The inter-relation of the size of fish eggs, the date of spawning and the production cycle. - J. Fish. Biol. 3: 207-219.
- Bagenal, T. B. 1973. Fish fecundity and its relations with stock and recruitment. - Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer. 164: 186-198.
- Blaxter, J. H. S. & Hempel, G. 1963. The influence of egg size on herring larvae. - J. Cons. int. Explor. Mer. 28: 211-240.
- Cambalik, J. J., Chekley Jr., D. M. & Kamykowski, D. 1998. A new method to measure the terminal velocity of small particles: A demonstration using ascending eggs of the Atlantic menhaden (*Brevoortia tyrannus*). - Limnol. Oceanogr. 43: 1722-1727.
- Camina, R. MS. Relevamiento cuali-cuantitativo de ictioplancton de la zona de Bahía Blanca y El Rincón a lo largo del ciclo anual. - Informe de Beca de Iniciación (CONICET).
- Cassia, M. C. & Booman, C. I. 1985. Distribución del ictioplancton en el Mar Argentino en los años 1981-1982. - Physis 43(105): 91-111.
- Cassia, M. C. & García de la Rosa, S. 1993. Características diferenciales del desarrollo larval de *Brevoortia aurea* en el Atlántico sudoccidental. - Fren. Mar. 14: 63-70.
- Cassia, M. C., Ciechowski, J. D. de & Christiansen, H. E. 1978. Estudios sobre la reproducción y fecundidad de la saraca, *Brevoortia aurea* (Agassiz, 1829) Hildebrand, 1948 (Pisces, Clupeidae) y la comparación de dos métodos utilizados. - Physis 38(94): 39-46.
- Ciechowski, J. D. de. 1968. Huevos y larvas de tres especies de peces marinos, *Anchoa marinii*, *Brevoortia aurea* y *Prionotus nudigula* de la zona de Mar del Plata. - Bol. Inst. Biol. Mar. 17: 28 pp.

- Coombs, S. H., Fosh, C. A. & Keen, M. A. 1985. The buoyancy and vertical distribution of eggs of sprat (*Sprattus sprattus*) and pilchard (*Sardinia pilchardus*). - J. Mar. Biol. Ass. U. K. 65: 461-474.
- Cousseau, M. B. & Díaz de Astarloa, J. M. 1993. El género *Brevoortia* en la costa Atlántica Sudamericana. - Fren. Mar. 14: 49-57.
- Craik, J. C. & Harvey, S. M. 1987. The causes of buoyancy in eggs of marine teleosts. - J. Mar. Biol. Ass. U. K. 67: 169-182.
- Daan, N., Rijnsdorp, A. D. & Overbeeke, G. R. van. 1985. Predation by North Sea herring *Clupea harengus* on eggs of plaice *Pleuronectes platessa* and cod *Gadus morhua*. - Trans. Am. Fish. Soc. 114: 499-506.
- Ferraro, S. P. 1980. Embryonic development of Atlantic Menhaden, *Brevoortia tyrannus*, and a fish embryo age estimation method. - Fish. Bull. 77(4): 943-949.
- Fitzhugh, G. R. & Hettler, W. F. 1995. Temperature influence on postovulatory follicle degeneration in Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*. - Fish. Bull. 93(3): 568-572.
- Fox, L. R. 1975. Cannibalism in natural populations. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 87-106.
- Framiñan, M. B. & Brown, O. B. 1996. Study of the Río de la Plata turbidity front, Part I: spatial and temporal distribution. - Cont. Shelf Res. 16(10): 1259-1282.
- Giangiobbe, A. & Sánchez, M. F. 1993. Alimentación de la saraca (*Brevoortia aurea*). - Fren. Mar. 14: 71-80.
- Hempel, G. 1979. Early life history of marine fish. The egg stage. - Washington Sea Grant, Washington.
- Hiemstra, W. H. 1962. A correlation table as an aid for identifying pelagic fish eggs in plankton samples. - J. Cons. int. Explor. Mer. 27: 100-108.
- Hislop, J. R. G. 1975. The breeding and growth of whiting, *Merlangius merlangus*, in captivity. - J. Cons. int. Explor. Mer. 36: 119-127.
- Hislop, J. R. G., Robb, A. P. & Gauld, J. A. 1978. Observations on the effect of feeding level on growth and reproduction in the haddock, *Melanogrammus aeglefinus* (L.) in captivity. - J. Fish. Biol. 13: 85-98.
- Hubold, G. & Ehrlich, M. D. 1981. Distribution of eggs and larvae of five clupeoid fish species in the Southwest Atlantic between 25°S and 40°S. - Meeresf. 29: 17-29.
- Hunter, J. R. & Goldberg, S. R. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. - Fish. Bull. 77(3): 641-651.

- Hunter, J. R. & Kimbrell, C. A. 1980. Egg cannibalism in the northern anchovy, *Engraulis mordax*. - Fish. Bull. 78(3): 811-816.
- Hunter, J. R., Lo, N. C. H. & Leong, R. J. H. 1985. Batch fecundity in multiple spawning fishes. - En: Lasker, RM (ed). An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*, p. 67-77, NOAA Tech. Rep. NMFS 36.
- Hunter, J. R., Macewicz, B. J., Lo, N. C. H. & Kimbrell, C. A. 1992. Fecundity, spawning, and maturity of female Dover sole *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. - Fish. Bull. 90(1): 101-128.
- Guerrero, R. A. y Piola, A. R. 1997. Masas de agua en la plataforma continental. - In: Boschi, E. E. (ed.), El Mar Argentino y sus recursos pesqueros, Vol. 1: Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina, pp. 107-118.
- Kjesbu, O. S. 1989. The spawning activity of cod (*Gadus morhua*). - J. Fish. Biol. 34: 195-206.
- Kjesbu, O. S., Whitthames, P. R., Solemdal, P. & Greer Walker, M. 1990. Ovulatory rhythm and a method to determine the stage of spawning in Atlantic cod (*Gadus morhua*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47: 1185-1193.
- Kjesbu, O. S., Kryvi, H., Sundby, S. & Solemdal, P. 1992. Buoyancy variations in eggs of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to chorion thickness and egg size: Theory and observations. - J. Fish. Biol. 41: 581-599.
- Knutsen, G. M. & Tilseth, S. 1985. Growth, development and feeding success of Atlantic cod larvae *Gadus morhua* related to egg size. - Trans. Am. Fish. Soc. 114: 507-511.
- Kvarnemo, C. & Ahnesjo, I. 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. - TREE 11(10): 404-408.
- Largier, J. L. 1993. Estuarine fronts: How important are they? - Estuaries 16(1): 1-11.
- Lasta, C. A. 1995. La Bahía Samborombón: zona de desove y cría de peces. - Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.

- Lasta, C. A. & Ciechomski, J. D. de. 1988. Primeros resultados de los estudios sobre la distribución de huevos y larvas de peces en Bahía Samborombón en relación a temperatura y salinidad. - Publ. Com. Téc. Mix. Fr. Mar. 4: 133-141.
- López, R. B. 1963. Problemas sobre la distribución geográfica de los peces marinos sudamericanos. - Rev. Mus. Arg. C. Nat. "B. Rivadavia" 1: 109-135.
- López, R. B. 1964. Problemas de la distribución geográfica de los peces marinos sudamericanos. - Bol. Inst. Biol. Mar. 7: 57-63.
- López-Cazorla, A. 1985. Edad, crecimiento y comportamiento migratorio de *Brevoortia aurea* (Agassiz, 1829) (Osteichthyes, Clupeidae) de Bahía Blanca (Argentina). - Inv. Pesq. 49(2): 297-313.
- Macchi, G. J. 1998. Preliminary estimate of spawning frequency and batch fecundity of striped weakfish, *Cynoscion striatus*, in coastal waters off Buenos Aires province. - Fish. Bull. 96: 375-381.
- Madirolas, A., Acha, E. M., Guerrero, R. A. & Lasta, C. A. 1997. Sources of scattering near an estuarine frontal system. - Sci. Mar. 61(4): 431-438.
- Mangor-Jensen, A. & Waiwood, K. G. 1995. The effect of light exposure on buoyancy of halibut eggs. - J. Fish. Biol. 47: 18-25.
- McEvoy, L. A. & McEvoy, J. 1991. Size fluctuations in the eggs and newly hatched larvae of captive turbot (*Scophthalmus maximus*). - J. Mar. Biol. Ass. U. K. 71: 679-690.
- Nikolsky, G. 1963. The ecology of fishes. - Academic Press, Londres.
- Nikolsky, G., Bogdanov, A. & Lapin, Y. 1973. On fecundity as a regulatory mechanism in fish population dynamics. - Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer. 164: 174-177.
- Nissling, A. & Vallin, L. 1996. The ability of Baltic cod eggs to maintain neutral buoyancy and the opportunity for survival in fluctuating conditions in the Baltic Sea. - J. Fish. Biol. 48: 217-227.
- Nissling, A. & Westin, L. 1997. Salinity requirements for successful spawning of Baltic and Belt Sea cod and the potential for cod stock interactions in the Baltic Sea. - Mar. Ecol. Progr. Ser. 152(1-3): 261-271.
- Ouellet, P. 1996. Characteristics and vertical distribution of Atlantic cod (*Gadus morhua*) eggs in the northern Gulf of St. Lawrence, and the possible effect of cold water temperature on recruitment. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54: 211-223.

- Perrotta, R. G., Lasta, C. A. & Aubone, A. 1995. Un nuevo criterio de estratificación para campañas demersales costeras y resultados de la evaluación de corvina (*Micropogonias furnieri*) en el invierno de 1994. - INIDEP Inf. Téc. 6: 1-29.
- Sánchez, M. F. 1989. Características morfológicas del aparato digestivo y espectro trófico de la saraca (*Brevoortia aurea*, Clupeiformes, Pisces). - Physis 47(112): 21-33.
- SIHN 1995. Derrotero Argentino. Parte 1 Río de la Plata, 10^a ed. - Servicio de Hidrografía Naval, Armada Argentina, Buenos Aires.
- Smith, C. & Wootton, R. J. 1995. The effect of brood cannibalism on the operational sex ratio in parental teleost fishes. - Rev. Fish Biol. Fish. 5: 372-376.
- Sundby, S. 1983. A one-dimensional model for the vertical distribution of pelagic fish eggs in the mixed layer. - Deep Sea Res. 30 (6A): 645-661.
- Ware, D. M. 1975. Relationship between egg size, growth and mortality of larval fish. - J. Fish. Res. Board Can 32: 2503-2512.
- Whitehead, P. J. P. 1985. Clupeoid fishes of the world. An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf-herrings. Part I -Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. - FAO Fisheries Synopsis (125) Vol. 7: 1-303.

5. Tablas

Tabla1: Clasificación de los estadios de desarrollo embrionario para la saraca (adaptado de Ferraro, 1980).

Estadio	Descripción
1	Desde la fertilización hasta antes del estadio de 8 células
2	Desde el estadio de 8 células hasta completar la formación del blastodisco
3	Desde la formación del blastodisco hasta antes de que el anillo germinal alcance la mitad del huevo
4	Desde que el anillo germinal alcanza la mitad del huevo hasta antes del cierre del blastoporo
5	Desde el cierre del blastoporo hasta el comienzo de separación de la cola
6	Desde la separación de la cola hasta que un octavo del embrión esté separado
7	Desde un octavo hasta un cuarto del embrión separado
8	Desde un cuarto del embrión separado hasta que la aleta embrionaria es moderadamente ancha y la cola está rotada respecto del eje del embrión, aproximándose a la cabeza
9	Desde que la cola se aproximó a la cabeza hasta la eclosión

Tabla2: Datos básicos empleados en el análisis del tamaño y peso seco de los huevos de *B. aurea*, durante el período reproductivo principal. C.V.: coeficiente de variación

A. Diámetro de los Huevos							
MES	Campaña	Área	Salinidad	N	Desvío St.	Diámetro (µm)	C. V.
Octubre	BS-03/88	B. Sambor.	18.2	30	78.1	1666.7	4.7
Noviembre	EH-12/97	P. Piedras	12.6	30	63.6	1662.7	3.8
Diciembre	BS-03/91	B. Sambor.	10.2	30	48.1	1562.7	3.1
Enero	BS-01/96	B. Sambor.	11.9	30	51.0	1536.0	3.3
B. Peso Seco de los Huevos							
MES	Campaña	Área	Salinidad	N	Peso Seco (µg)	Promedio (µg)	C.V
Octubre	BS-03/88	B. Sambor.	18.2	247	40.08	40.84	2.63
Octubre	BS-03/88	B. Sambor.	18.9	250	41.60		
Octubre	CC-14/81	P. Piedras	14.9	57	43.86		
Noviembre	EH-12/97	P. Piedras	12.6	300	37.33	39.00	5.98
Noviembre	EH-12/97	P. Piedras	12.6	300	38.00		
Noviembre	EH-12/97	P. Piedras	12.6	300	41.67		
Diciembre	BS-03/91	B. Sambor.	10.2	296	31.42	30.73	9.76
Diciembre	BS-03/91	B. Sambor.	10.2	255	33.33		
Diciembre	BS-03/91	B. Sambor.	10.2	255	27.45		
Enero	BS-01/96	B. Sambor.	11.9	194	23.71	23.71	---
C. Talla (Lt) de Hembras con Oocitos hidratados							
MES	N	Promedio (cm)	C.V.				
Octubre	28	35.46	6.84				
Noviembre	30	36.20	7.76				
Diciembre	30	35.17	4.61				
Enero	17	35.00	6.78				

Tabla3: Tablas de los ANOVAs aplicados al tamaño y peso seco de los huevos de B. aurea y a las hembras desovantes, durante el período reproductivo principal. (** diferencias muy significativas; * diferencias significativas; n.s. diferencias no significativas).

A.ANOVAs Para la Variación Mensual del Diámetro de los Huevos				
Fuente	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrados Medios	F
OCTUBRE vs NOVIEMBRE				
Entre	240.0	1	240.0	0.047 (n.s.)
Dentro	294453.3	58	5076.8	
Total	294693.3	59		
NOVIEMBRE vs DICIEMBRE				
Entre	150000.0	1	150000.0	47.187**
Dentro	184373.3	58	3178.9	
Total	334373.3	59		
DICIEMBRE vs ENERO				
Entre	10666.7	1	10666.7	4.341*
Dentro	142506.7	58	2457.0	
Total	153173.3	59		
B.ANOVAs Para la Variación Mensual del Peso Seco de los Huevos				
Fuente	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrados Medios	F
OCTUBRE vs NOVIEMBRE				
Entre	12.157034	1	12.157034	2.684 (n.s.)
Dentro	18.119510	4	4.529878	
Total	30.276544	5		
NOVIEMBRE vs DICIEMBRE				
Entre	102.479945	1	102.479945	14.188*
Dentro	28.892754	4	7.223188	
Total	131.372699	5		
C.ANOVA Para la Variación Mensual de la Talla de Hembras en Desove				
Fuente	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrados Medios	F
Entre	22.297619	3	7.432540	1.355 (n.s.)
Dentro	553.930952	101	5.484465	
Total	576.228571	104		

Tabla 4: Tabla de ANOVA aplicado a la regresión para la relación Longitud total vs Fecundidad parcial, en dos años consecutivos. (** diferencias muy significativas; n.s. diferencias no significativas).

	Fuente	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrados Medios	F
1	Regresión	1.858076	1	1.858076	33.904**
9	Desvíos	0.526879	6	0.087813	1.602 (ns)
9	Dentro	1.972959	36	0.054804	
4	Total	4.357914	43		
1	Regresión	1.451520	1	1.451520	17.621**
9	Desvíos	0.282970	6	0.047160	0.573 (ns)
9	Dentro	2.471170	30	0.082370	
5	Total	4.205660	37		

Tabla 5: Estadísticos de la comparación de los modelos de regresión estimados para 1994 y 1995.

Comparación de pendientes	$t(78) = 0.26$ (ns)	$t(78)_{\alpha=0.75} = 0.32$
Comparación de ordenadas al origen	$t(79) = 22.85$ **	$t(79)_{\alpha=0.01} = 2.64$

Tabla6: Densidad de los huevos de *B. aurea*, estratificación de la columna de agua y ANOVA para la variación mensual de la densidad de los huevos. SS: salinidad de superficie; SF: salinidad de fondo; TS: temperatura de superficie; TF: temperatura de fondo; ρS : densidad de superficie; ρF : densidad de fondo; ΔSal : diferencia de salinidad entre superficie y fondo; $\Delta\rho$: diferencia de densidad entre superficie y fondo; C.V.: coeficiente de variación; n.s.: diferencia no significativa.

A.Estratificación vertical en el área de reproducción								
Huevos m ⁻³	SS	SF	TS	TF	ρS	ρF	ΔSal	$\Delta \rho$
8540.6	2.99	25.22	21.20	18.46	0.22	17.69	22.22	17.47
2442.1	4.46	9.69	20.78	20.23	1.43	5.51	5.23	4.08
2076.6	2.99	25.22	21.20	18.46	0.22	17.69	22.22	17.47
1178.1	1.69	19.16	20.84	18.99	0	12.96	17.46	12.96
1013.0	5.56	23.59	20.41	18.53	2.35	16.44	18.03	14.09
214.3	2.62	20.87	20.29	18.85	0.14	14.29	18.25	14.15
94.1	2.38	17.63	20.24	19.17	0	11.76	15.25	11.76
92.3	11.23	28.76	20.02	18.60	6.72	20.36	17.53	13.64
72.4	5.60	12.59	19.40	19.04	2.59	7.97	6.99	5.38
51.4	2.62	20.87	20.29	18.85	0.14	14.29	18.25	14.15
41.0	6.81	27.56	20.22	18.50	3.33	19.47	20.75	16.14
39.9	7.33	12.57	18.71	19.04	4.05	7.96	5.24	3.91
29.8	2.38	17.63	20.24	19.17	0	11.76	15.25	11.76
21.8	2.32	23.85	21.80	18.58	0	16.62	21.52	16.62
17.5	5.60	12.59	19.40	19.04	2.59	7.97	6.99	5.38
16.8	9.51	14.25	18.42	16.99	5.76	9.66	4.74	3.90
11.1	4.25	26.13	20.11	18.41	1.41	18.39	21.88	16.98
B.Densidad de los huevos								
MES	ρ (g cm ⁻³)	ρ (Kg m ⁻³)	C.V.					
Octubre	0.0230	23.02	4.54					
Noviembre	0.0216	21.61	5.99					
Diciembre	0.0205	20.51	9.76					
C.ANOVA para la variación mensual de la densidad de los huevos								
Fuente	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrados Medios	F				
Entre	9.5 x 10 ⁻¹⁸	2	4.74 x 10 ⁻¹⁸	2.099 (n.s.)				
Dentro	1.35 x 10 ⁻¹⁷	6	2.26 x 10 ⁻¹⁸					
Total	2.30 x 10 ⁻¹⁷	8						

6.Figuras

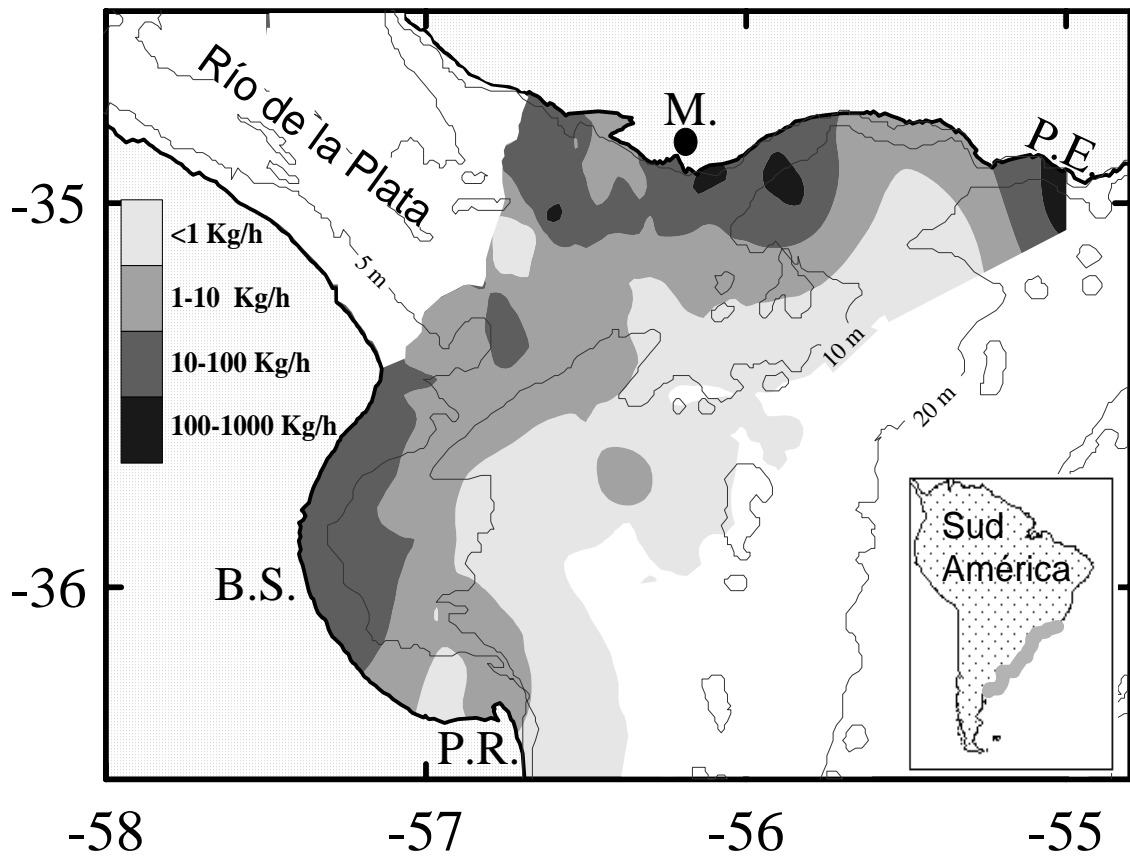


Figura 4.1: Distribución de *Brevoortia aurea* en el estuario del Río de la Plata. Abajo a la derecha se muestra la distribución de la especie en la costa sudamericana.

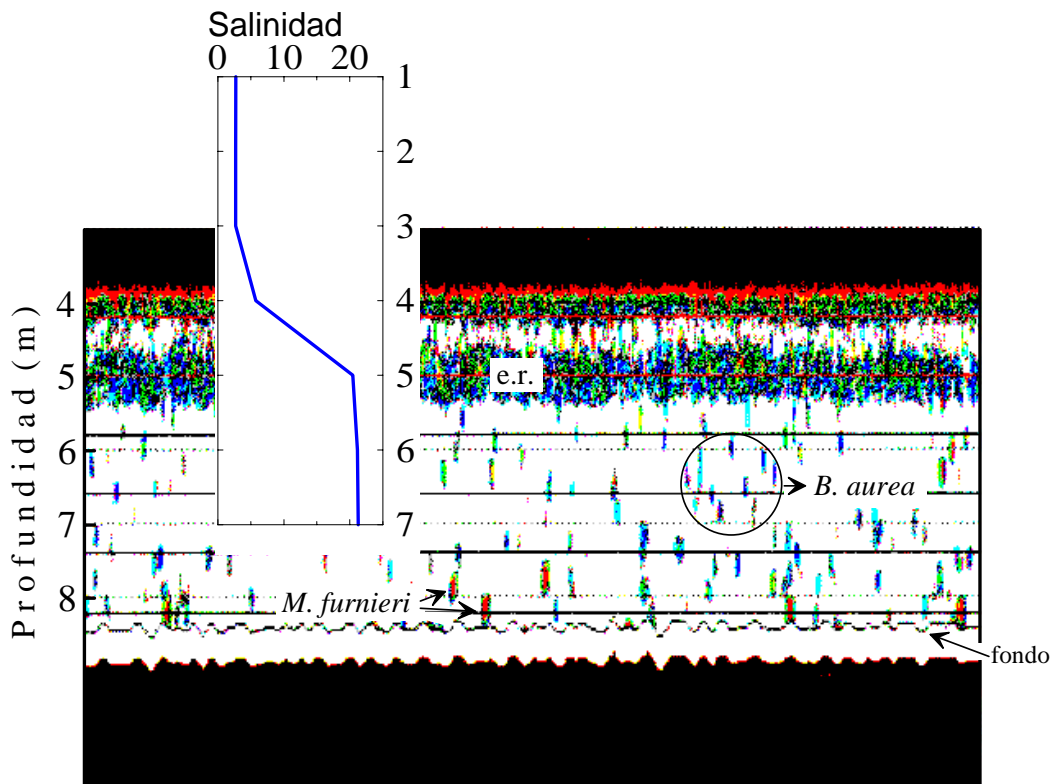


Figura 4.2: Ecograma mostrando la distribución vertical de la especie, y perfil de salinidad mostrando la estratificación de la columna de agua. El ecograma comienza a partir de los 4 m de profundidad, que corresponden al calado del buque y en consecuencia a la localización de los transductores de la ecosonda. Se señalan los ecos correspondientes a *Brevortia aurea*, y también a *Micropogonias furnieri*. **e.r.:** estrato de reverberación acústica originado en agregaciones de plancton asociadas a la haloclina

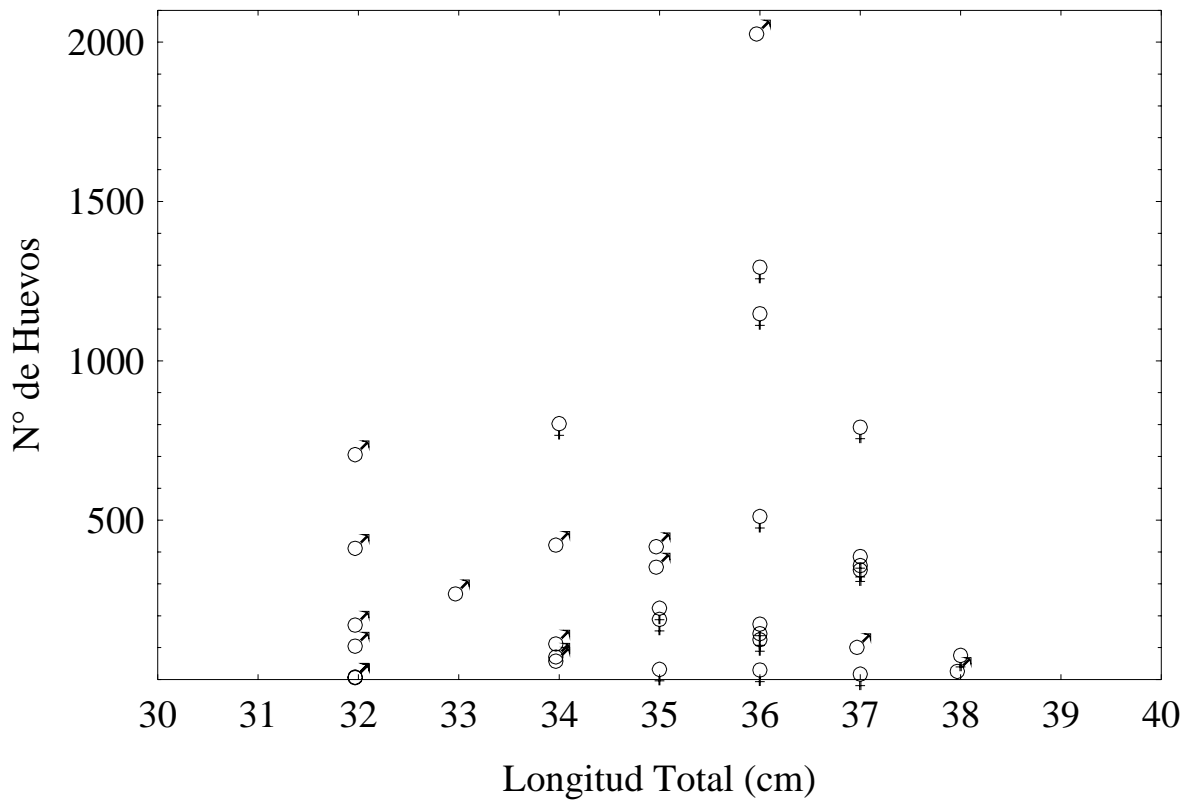


Figura 4.3: Canibalismo en *Brevoortia aurea*. Número de huevos hallados en la porción cardíaca del estómago de ejemplares adultos, discriminado por sexos.

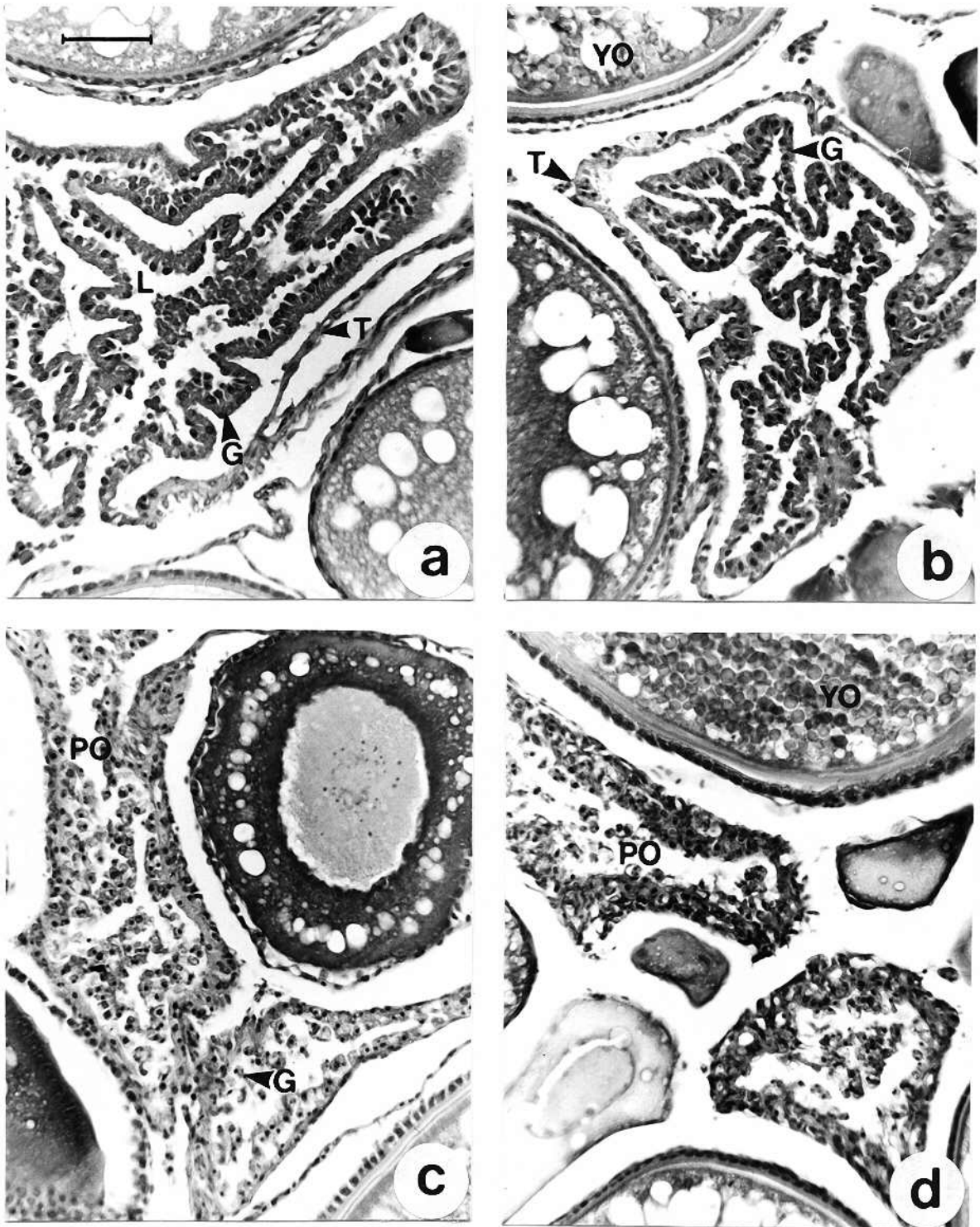


Figura 4.4: Folículos postovulatorios de *Brevoortia aurea* en diferentes estadios: **a** y **b** folículos de día 0, con la membrana granulosa con aspecto de cuentas; **c** y **d** folículos de día 1, en los cuales resultan evidentes la degeneración y la reducción del tamaño. T: teca folicular; G: membrana granulosa; L: lumen; YO: oocitos vitelados; PO: folículo postovulatorio. La escala arriba a la izquierda representa 50 μm (tomado de Macchi y Acha, MS).

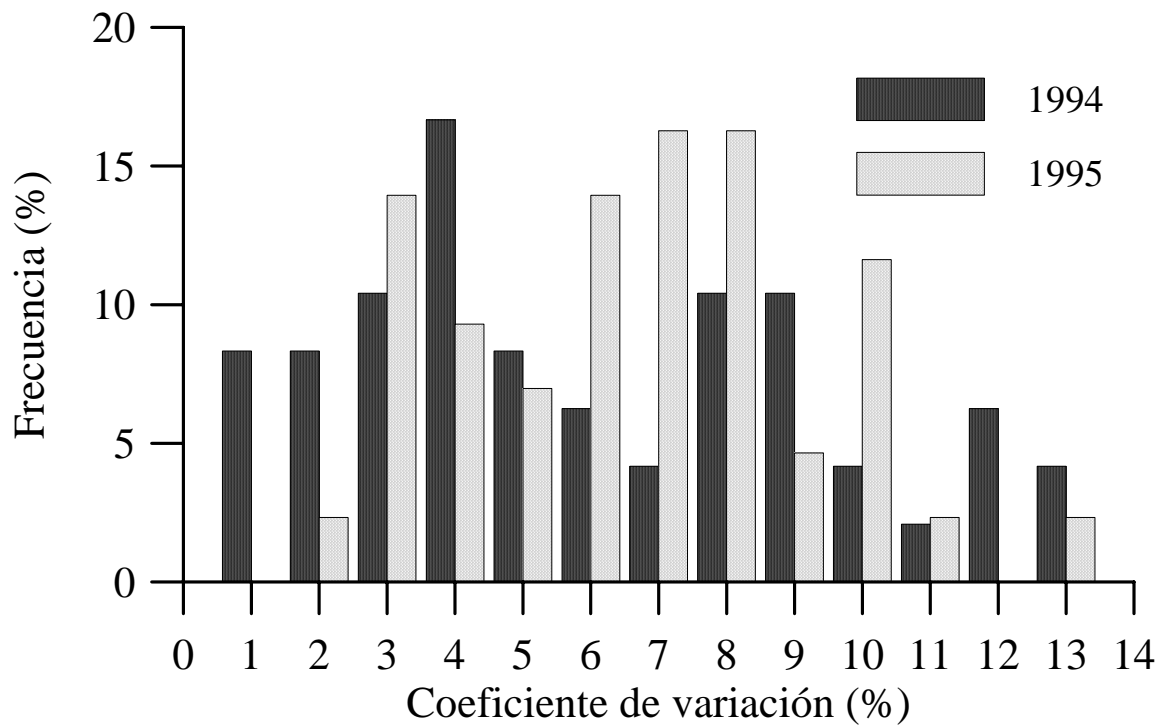


Figura 4.5: Variación en la estimación individual de la fecundidad parcial, para los dos años empleados: distribución del coeficiente de variación ([desvío standard * 100]/media) agrupado en clases de 1% de variación.

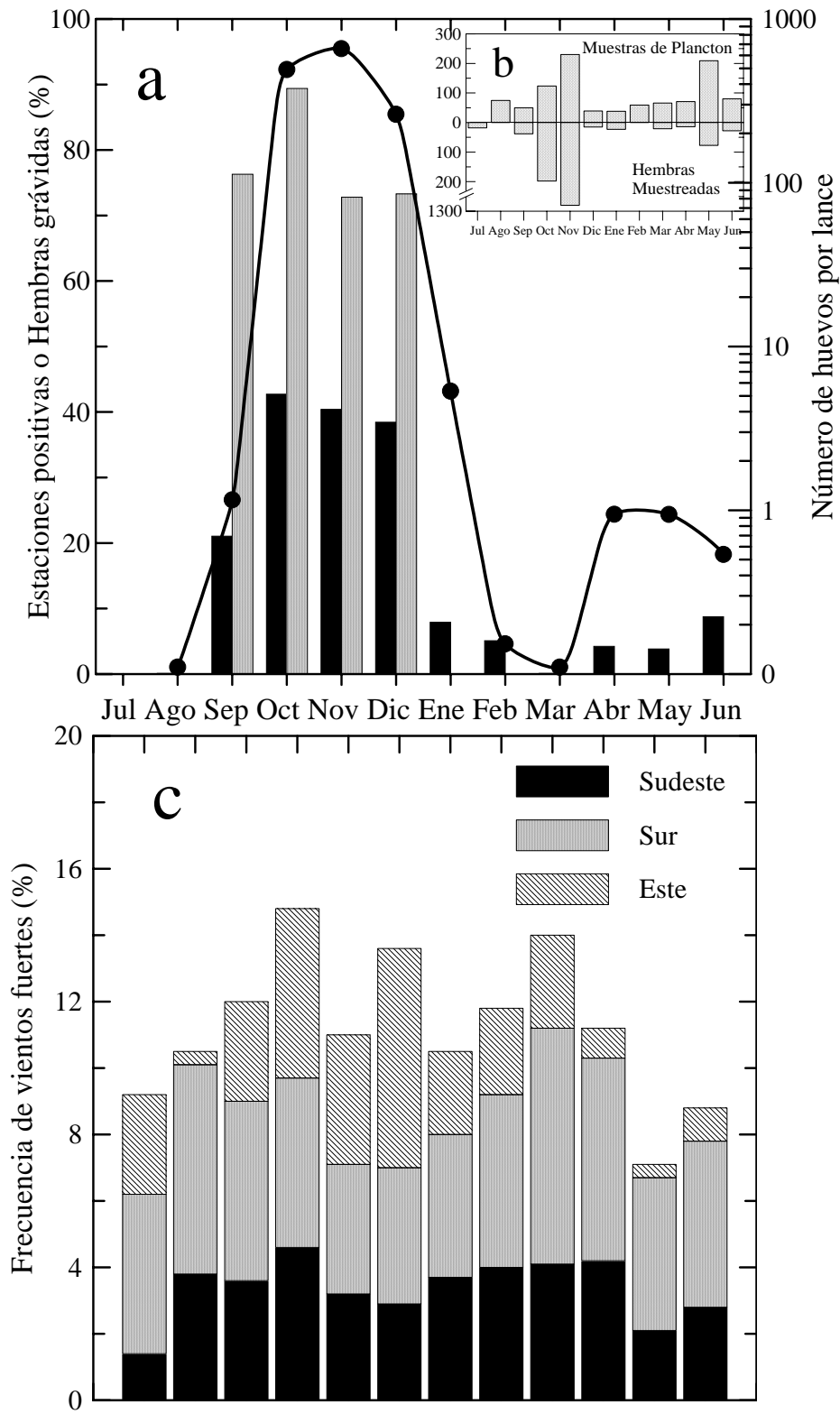


Figura 4.6: Época reproductiva de *Brevoortia aurea*. **a:** porcentaje de hembras con oocitos hidratados (barras grises); porcentaje de estaciones de plancton positivas para huevos de saraca (barras negras) y número de huevos por lance de plancton (línea y puntos). **b:** distribución mensual del número de muestras. **c:** Frecuencia mensual de los vientos de intensidad mayor que 14 ms^{-1} para los octantes Este; Sudeste y Sur (sobre datos del SIHN, 1995).

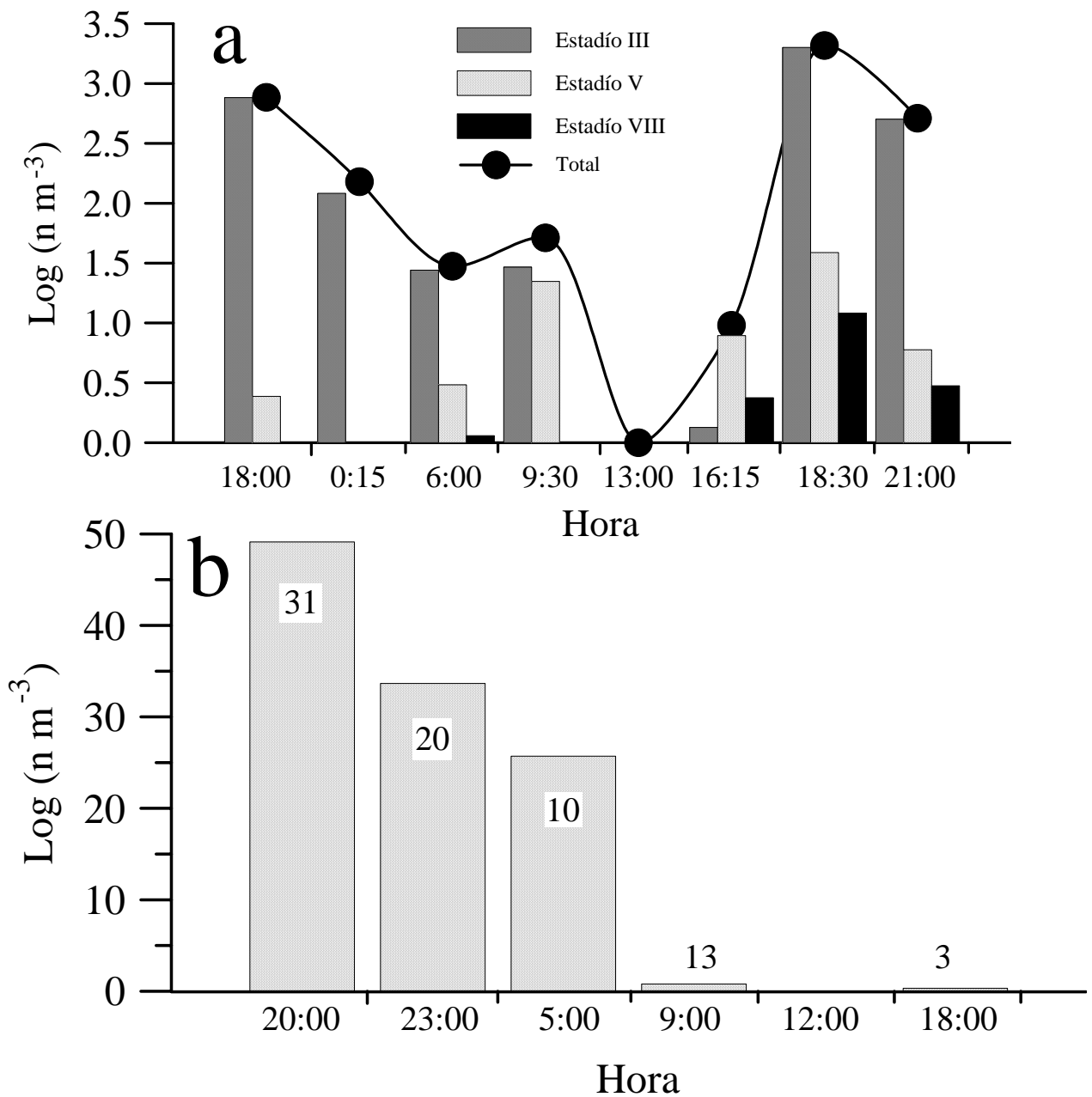


Figura 4.7: Hora del desove de *Brevoortia aurea*. **a:** concentración de huevos en el plancton por estadios (según Ferraro, 1980) y total **b:** huevos de saraca en los estómagos de corvinas rubias, a distintas horas del día. Los números en las barras indican la cantidad de estómagos analizados.

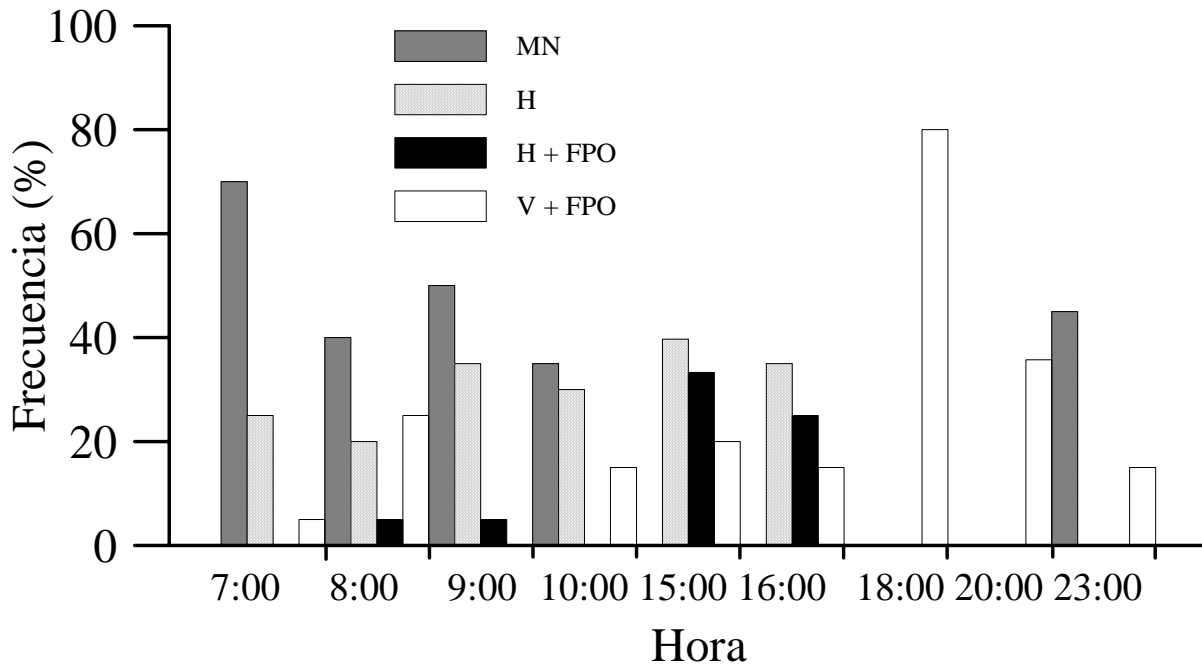


Figura 4.8: Hora del desove de *Brevoortia aurea*. MN: Frecuencia de ovarios con oocitos en migración nuclear (MN), con oocitos hidratados (H), con oocitos hidratados y folículos post-ovulatorios (H + FPO) y con oocitos vitelados y folículos post-ovulatorios (V + FPO).

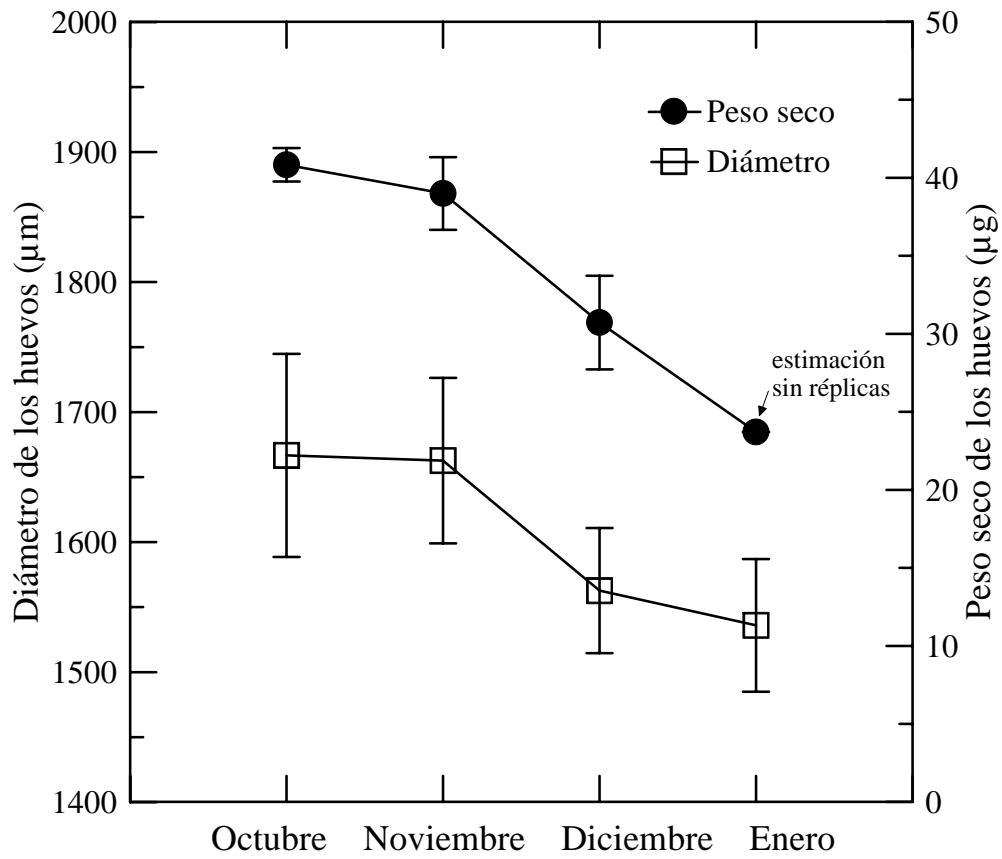


Figura 4.9: Variación del peso seco y del diámetro de los huevos de *B. aurea* durante el pico principal de desove. Los símbolos representan valores medios \pm un desvío standard (barras verticales).

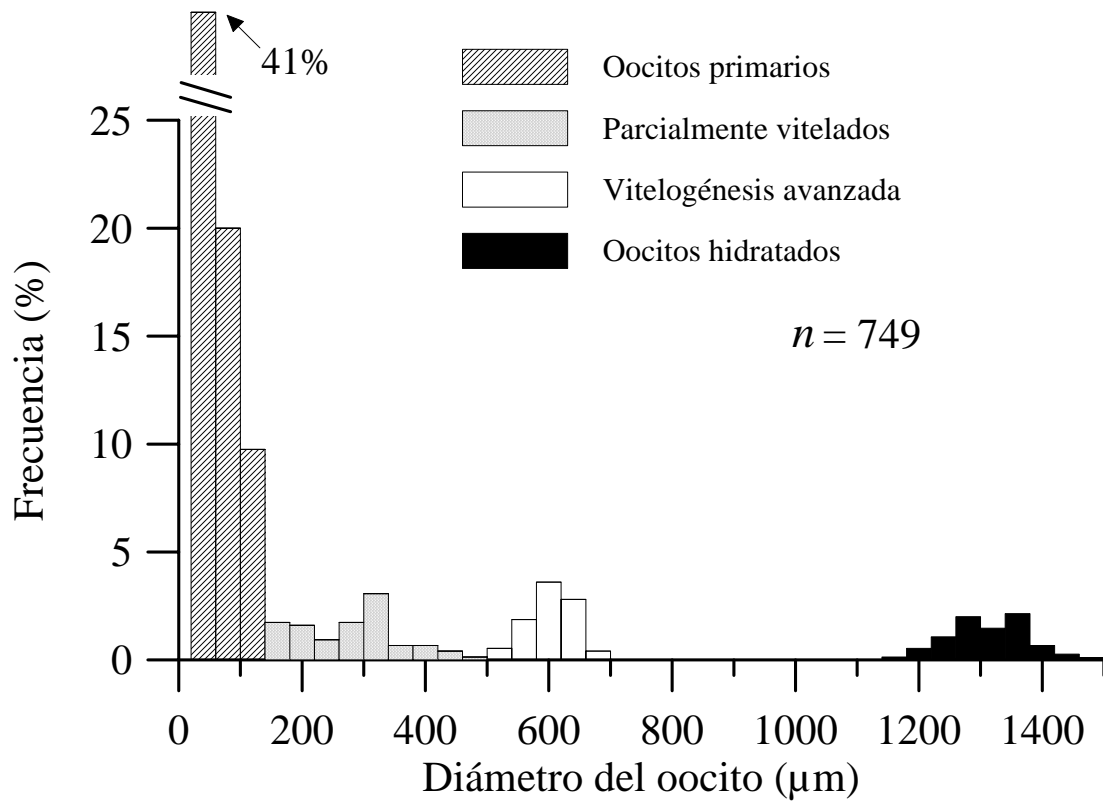


Figura 4.10: Distribución de frecuencias de diámetros oocitarios, en ovarios de hembras totalmente maduras de *Brevoortia aurea*.

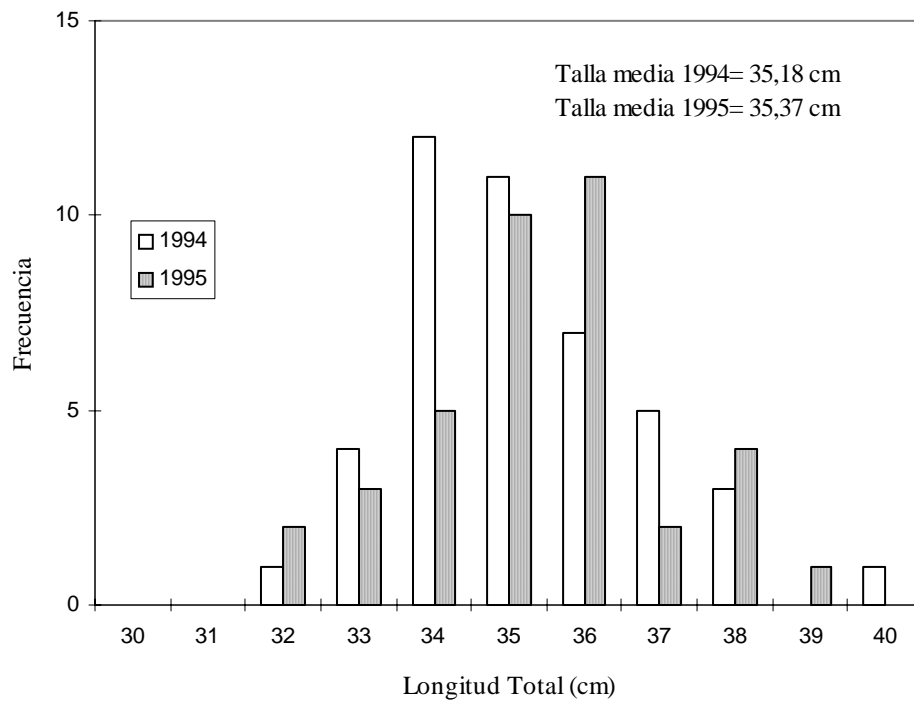


Figura 4.11: Distribución de tallas (longitud total) de las hembras empleadas en los estudios de fecundidad.

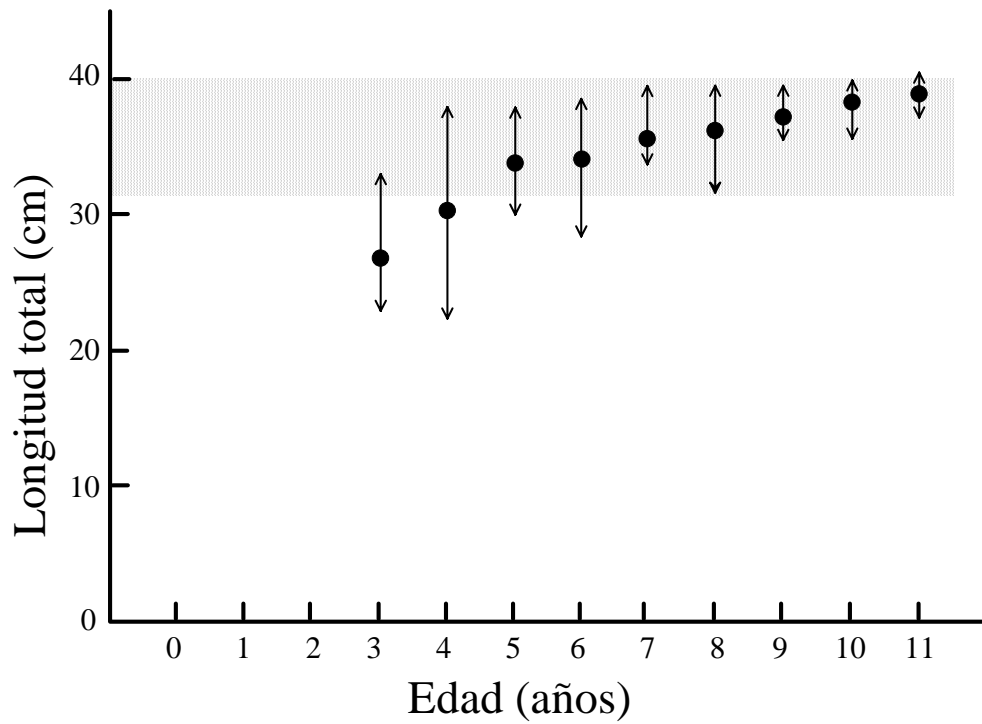


Figura 4.12: Estimación de la edad en hembras adultas de *Brevoortia aurea* para la zona de Bahía Blanca. Talla media y rango (tomado de López-Cazorla, 1985). La zona sombreada corresponde al intervalo de tallas empleado para estudiar la fecundidad en el estuario del Río de la Plata.

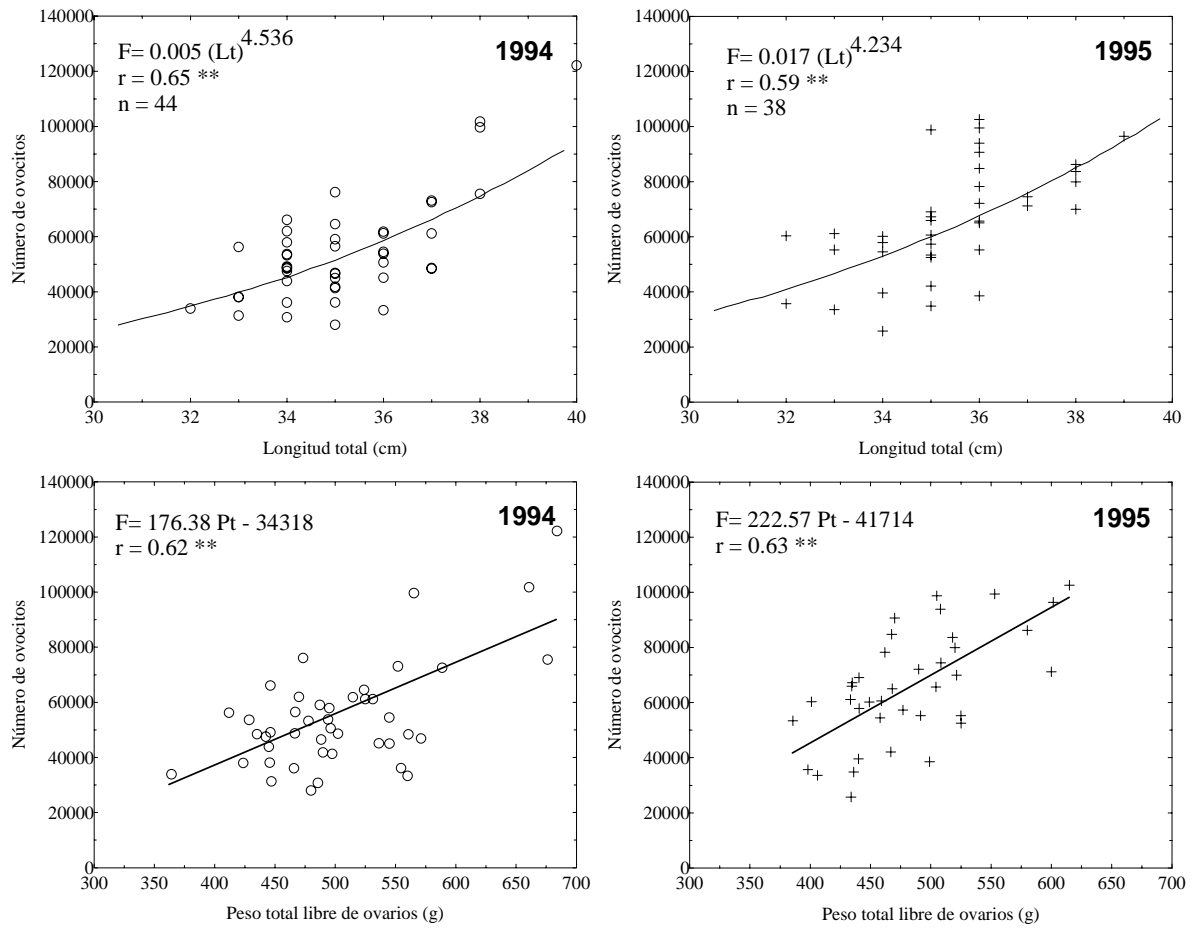


Figura 4.13: Relación entre la fecundidad parcial y la talla o el peso del pez, en los dos años estudiados (** muy significativo).

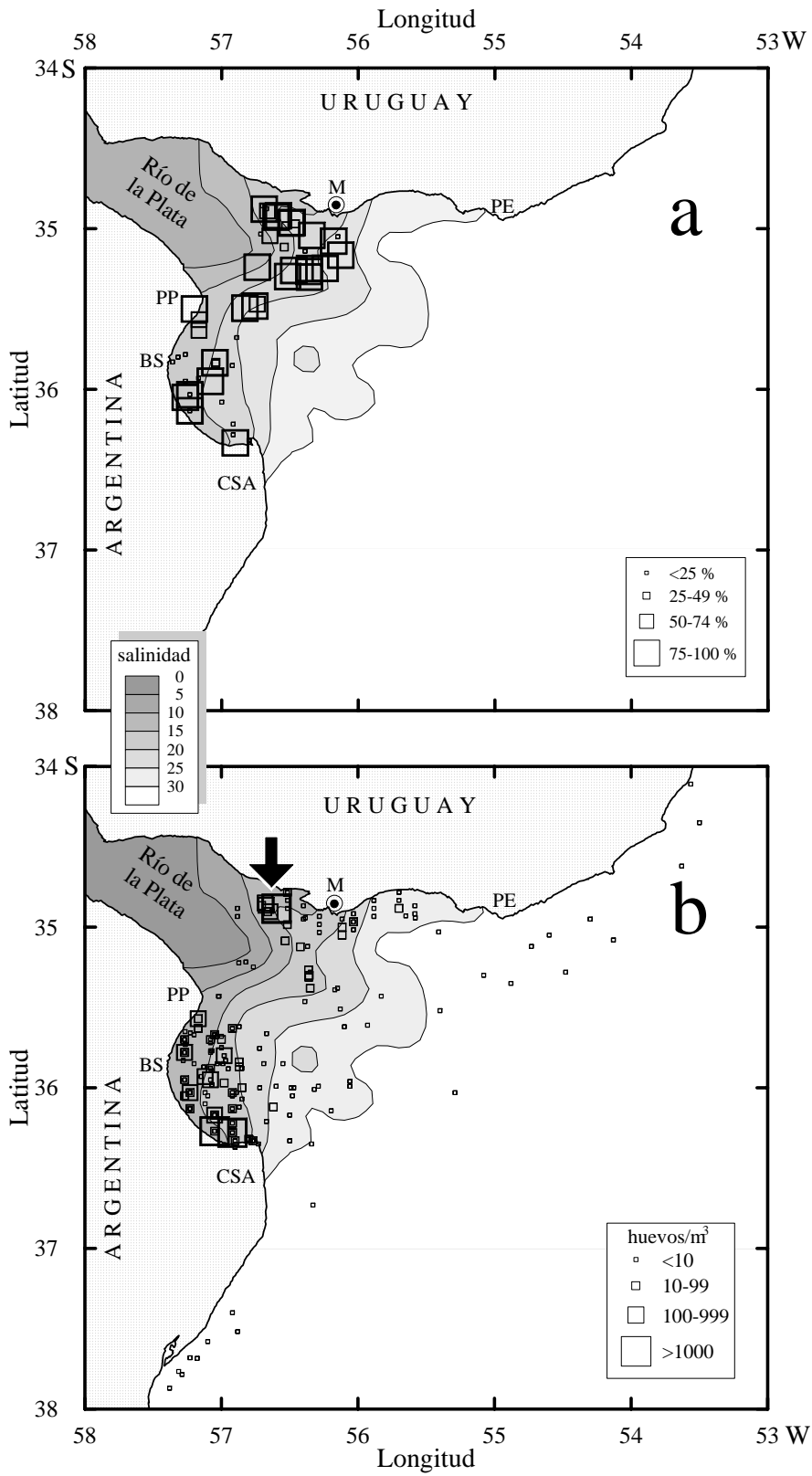


Figura 4.14: Localización del área de puesta de *Brevoortia aurea*. **a:** porcentaje de hembras con oocitos hidratados sobre el total de hembras adultas y **b:** concentración de huevos en el plancton. La flecha señala el sitio de estudio de la distribución vertical de los huevos (véase el texto). En ambos mapas las isohalinas representan el campo de salinidad de fondo. Abreviaturas como en la Figura 3.4. (tomado de Acha y Macchi, MS, con modificaciones).

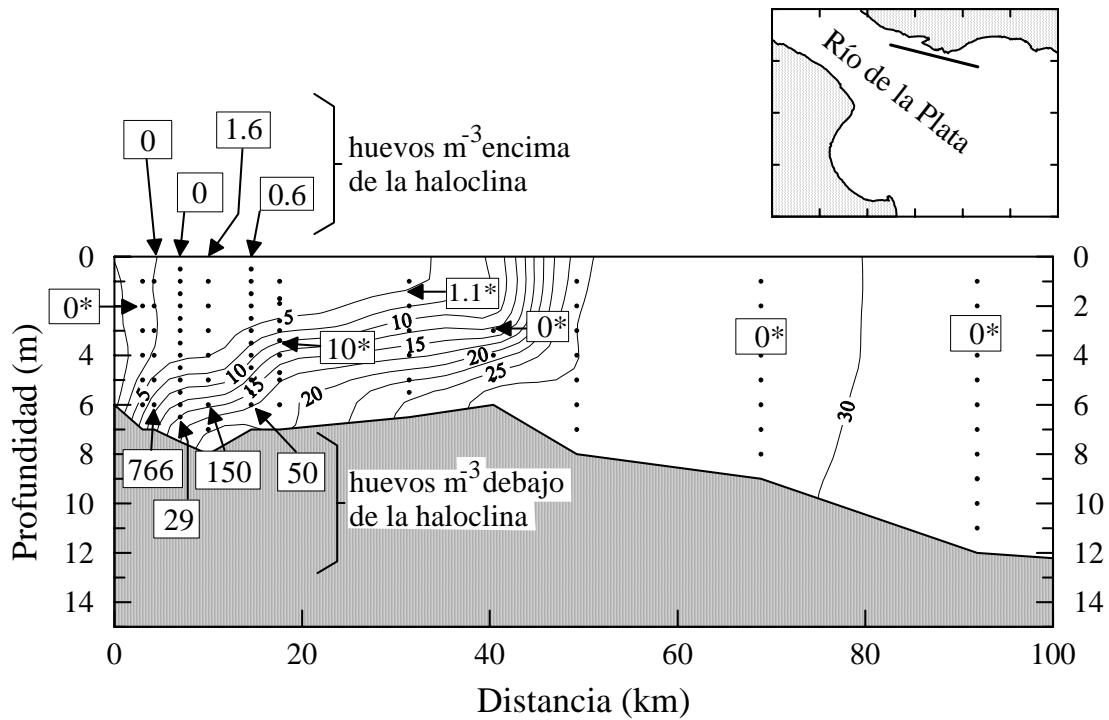


Figura 4.15: Sección de salinidad en el estuario y distribución vertical de huevos de *B. aurea*. Los puntos verticales indican las observaciones hechas con CTD. Los valores dentro de rectángulos expresan el número de huevos m^{-3} : los asteriscos corresponden a arrastres oblicuos de la red de plancton desde el fondo a la superficie, los rectángulos sobre el eje superior muestran la densidad de huevos sobre la haloclina, los rectángulos por debajo de la línea del fondo muestran la densidad de huevos debajo de la haloclina. El mapa arriba a la derecha muestra la localización de esta transecta.

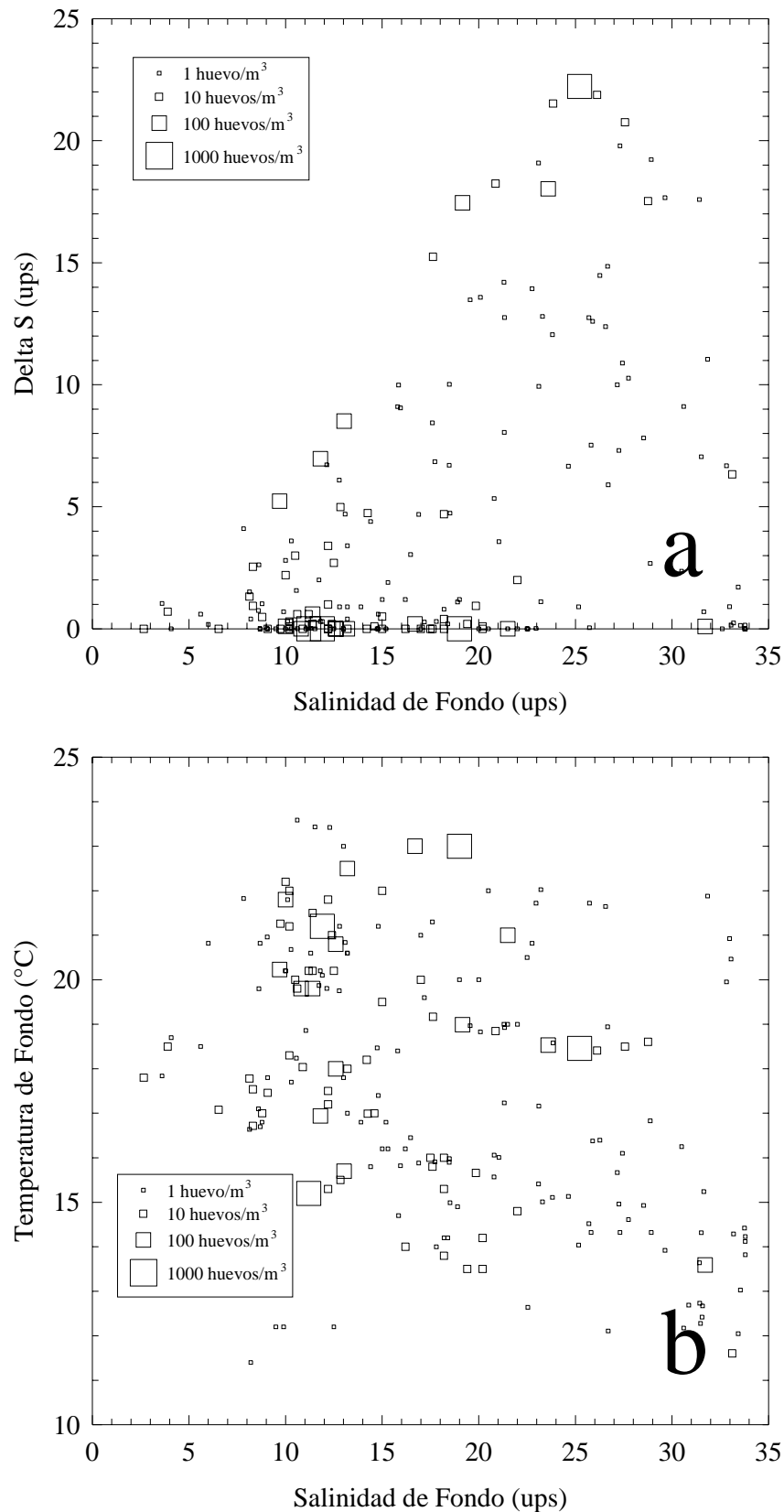


Figura 4.16: Condiciones termohalinas del área de puesta. **a:** concentración de huevos en función de la salinidad de fondo y de la diferencia de salinidad entre la superficie y el fondo. **b:** concentración de huevos en función de la temperatura y salinidad de fondo

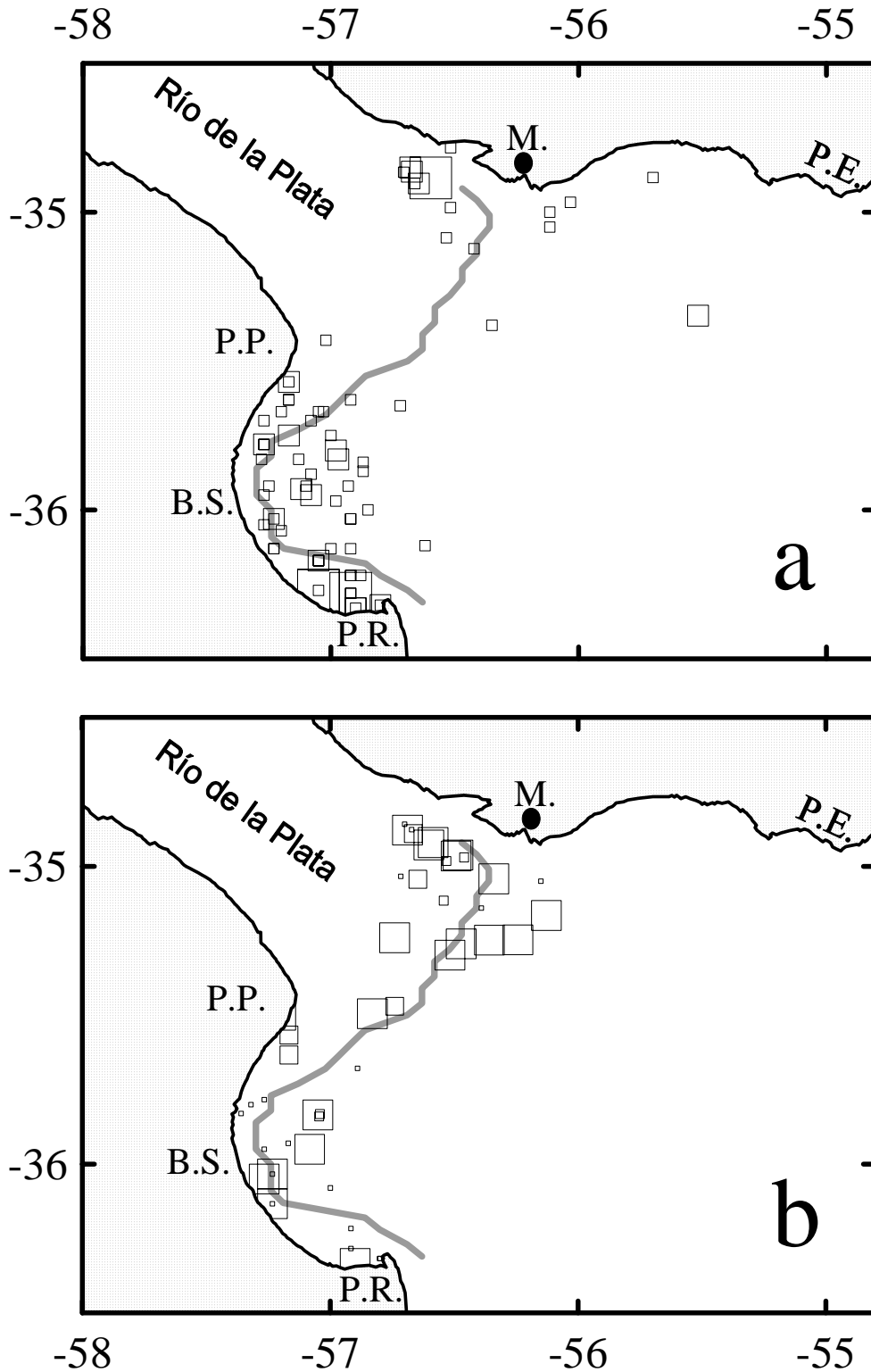


Figura 4.17: El área de puesta de *Brevortia aurea* y su relación con los frentes de turbidez **a**: distribución de las mayores concentraciones de huevos en el plancton y **b**: porcentaje de hembras con oocitos hidratados. En línea gruesa se muestra la posición modal de los frentes de turbidez estimada por Framiñan y Brown (1996).

Tabla de Contenidos del Capítulo V

V. Interpretación de la estrategia reproductiva	1
1. Análisis comparativo de la estrategia reproductiva de Brevoortia aurea, con especies del género que habitan en el hemisferio norte.	1
2. Análisis comparativo de la estrategia reproductiva de B. aurea y de E. anchoita.	4
2.1. Biología reproductiva y parámetros poblacionales relacionados	4
2.2. Áreas de reproducción	6
3. La estrategia reproductiva de B. aurea en el Río de la Plata. Comparación con otras especies del estuario.	11
3.1. Los estuarios como áreas de reproducción de los desovantes pelágicos	11
3.2. El Río de la Plata como área de reproducción de los desovantes pelágicos	13
4. Conclusiones Generales.	17
4.1. La saraca y el estuario	17
4.2. Propuesta final	21
4.2.1. Puntos de partida observacionales:	21
4.2.2. Hipótesis:	21
4.2.2.1. Formulación:	21
4.2.2.2. Corolarios:	22
4.2.2.3. Soporte teórico:	22
4.2.2.4. Evidencia empírica:	23
4.2.3. Hipótesis alternativa:	24
4.2.3.1. Formulación:	24
4.2.3.2. Corolarios:	24
4.2.3.3. Soporte teórico:	24
4.2.3.4. Evidencia empírica:	25
5. Epílogo.	26
6. Bibliografía.	27
7. Tablas.	37
8. Figuras.	40



V. Interpretación de la estrategia reproductiva

*1. Análisis comparativo de la estrategia reproductiva de Brevoortia aurea, con especies del género que habitan en el hemisferio norte*¹³.

Las especies más importantes del género, tanto sea por su valor económico como por su rol ecológico, son *Brevoortia tyrannus* y *Brevoortia patronus*, y son por ende las mejor estudiadas. Ambas son morfológicamente similares entre sí y con *B. aurea*, especialmente *B. tyrannus*: *B. aurea* alcanza una talla máxima de 41 cm LT (36 cm LF), que corresponde a una edad de 11 años (López-Cazorla, 1985), en tanto que *B. tyrannus* alcanza una talla máxima de 36-37 cm LF y una edad máxima de 10 años (Powell, 1994), *B. patronus* alcanza menor talla y edad (24 cm LF y 5-6 años, Ahrenholz, 1991).

Los ciclos vitales de estas dos saracas del hemisferio Norte han sido estudiados intensamente y existe una buena comprensión general de los mismos. Ambas especies son migratorias y poseen sus áreas reproductivas en el océano. Sus larvas crecen y se desarrollan en este ambiente, derivando merced a la circulación tidal y por vientos hacia los ambientes estuariales, a los cuales ingresan en un rango de tallas de 15-20 mm para establecer sus áreas de crianza (Day *et al.*, 1989; Ahrenholz, 1991; Powell, 1994).

B. tyrannus realiza extensas migraciones estacionales a lo largo de la costa (Judy y Lewis, 1983). Su período reproductivo es prolongado y el núcleo de los desoves varía estacionalmente (Nelson *et al.*, 1977; Powell, 1994). El desove más intenso tiene lugar durante el invierno, en aguas de plataforma entre Cabo Hatteras y Cabo Cañaveral, existiendo desoves menores en aguas costeras y bahías desde Long Island (41°N) hacia el norte durante primavera-verano. Desde el centro de desove intensivo al sur del cabo Hatteras (35°N) las larvas deben ser transportadas más de 100 km hasta las áreas de crianza estuariales.

El patrón migratorio de *B. patronus* no es tan extenso, y sus desoves tienen lugar en un rango batimétrico de 2 a 110 m, desde septiembre hasta abril con un pico durante diciembre. El centro de desove intensivo se sitúa en el invierno en aguas costeras, entre los

¹³ En los trabajos referidos a las saracas del hemisferio norte, la longitud de los peces está expresada como largo de furca. A los efectos comparativos los valores de longitud total de *B. aurea* han sido transformados a largo de furca empleando la relación $LF = (0.87 * LT) - 0.28$, calculada *ad hoc*.

deltas de los ríos Mississippi y Atchafalaya, relativamente cerca de los ambientes estuarinos donde establecen sus áreas de cría (Shaw *et al.*, 1985). En esta zona el desove ocurriría en cercanías de la pluma del Mississippi (Sogard *et al.*, 1987).

En cuanto a la modalidad reproductiva, los estudios sobre la distribución de tallas oocitarias de *B. tyrannus* y *B. patronus* sugieren que ambas especies poseen un desove fraccionado (Lewis y Roithmayr, 1980; Lewis *et al.*, 1987). A partir de individuos mantenidos en cautiverio, se ha comprobado que *B. tyrannus* es un desovante nocturno, que efectúa la puesta entre las 21.00 y 2.00 horas (Fitzhugh y Hettler, 1995). La producción potencial de huevos durante una temporada reproductiva fue calculada para *B. tyrannus* (Higham y Nicholson, 1964; Dietrich, 1979; Lewis *et al.*, 1987) y para *B. patronus* (Lewis y Roithmayr, 1980), sin embargo la falta de observaciones directas del desove (no han sido capturadas hembras con oocitos hidratados) han impedido las estimaciones de fecundidad parcial de estas especies (Ahrenholz, 1991). Las estimaciones de la fecundidad potencial son una medida rudimentaria del número de ovocitos que efectivamente serán desovados en la estación reproductiva, y no resultan comparables con nuestros resultados.

B. aurea; *B. tyrannus* y *B. patronus* poseen una prolongada época reproductiva, pero en tanto la especie sureña desova preferentemente durante los meses cálidos, las otras dos lo hacen en los meses de otoño-invierno. El desove invernal ha sido interpretado como una adaptación tendiente a aprovechar la máxima intensidad del transporte hacia la costa de las corrientes superficiales, proveyendo un medio para que los estadios ontogénicos iniciales alcancen las áreas de cría en los estuarios (Nelson *et al.*, 1977). Los juveniles de las tres especies hacen un uso similar de estos ambientes, en los cuales experimentan una serie compleja de cambios (metamorfosis). Conjuntamente con transformaciones de la morfología externa, se producen cambios internos vinculados a la alimentación, y pasan de una alimentación basada en organismos zooplanctónicos como larvas a alimentarse por filtración (micrófagos no selectivos) como juveniles (June y Carlson, 1971; Giangioffe y Sánchez, 1993).

La diferencia principal entre *B. aurea* y las saracas del hemisferio Norte parecen ser la biomasa de sus poblaciones y el hábitat reproductivo. *B. tyrannus* y *B. patronus* poseen enormes tamaños poblacionales y son un componente significativo de los desembarques pesqueros de los Estados Unidos (Vaughan, 1991; Powell, 1994). A juzgar por las capturas

históricas (entre 200 000 y 700 000 tn para *B. tyrannus*, y entre 200 000 y 1 000 000 tn para *B. patronus*, Smith, 1991), las poblaciones de estas dos especies superan en dos órdenes de magnitud a *B. aurea* en el Río de la Plata.

Como se dijo, el hábitat reproductivo de las saracas del hemisferio Norte se sitúa en aguas marinas, en tanto que el centro reproductivo principal de *B. aurea* está en aguas estuarinas, donde los huevos están expuestos a un amplio rango termohalino. Los ciclos vitales de *B. tyrannus* y *B. patronus* están caracterizados por la deriva de sus estadios ontogénicos iniciales (condicionando incluso la época de desove al momento en que tal deriva sería más propicia), en tanto que la retención de huevos y larvas parece ser una propiedad fundamental del ciclo vital de *B. aurea* en el Río de la Plata. Sin embargo debe recordarse que esta especie desova en el sur de Brasil en aguas marinas, aunque siempre cerca de los estuarios donde se criarán los juveniles, en todo caso con un comportamiento más parecido a *B. patronus* que a *B. tyrannus* cuyas larvas, como se dijo, derivan enormes distancias.

La correspondencia de los ciclos vitales de las saracas del hemisferio Norte, con alguno de los marcos conceptuales que intentan explicar la localización espacio-temporal de los desoves (ver apartado 1.4.4.4. de la Introducción), no resulta evidente. Podría pensarse en primera instancia que los ciclos vitales de estas saracas, caracterizados por la deriva larval, se ajustarían a la hipótesis *match/mismatch*, pero existen al menos dos objeciones para ello. Primeramente debe considerarse que su época reproductiva (meses invernales), no se corresponde al pico de producción primaria en las latitudes templadas y, lo que es más importante, los procesos espaciales resultan dominantes sobre los procesos energéticos de estos ciclos vitales complejos (el desove más intenso concuerda con el máximo transporte hacia la costa y no con el pico de producción). En segundo término es importante destacar la conducta de las larvas durante su deriva hacia la costa. Las larvas de *B. tyrannus* son más abundantes en los primeros 15m de la columna de agua, y ello ha sido interpretado como una respuesta adaptativa tendiente a que las larvas se sitúen en la capa de agua donde el transporte hacia la costa es máximo (Nelson *et al.*, 1977). De Vries *et al.* (1995) demostraron experimentalmente que estas larvas exhiben una respuesta de ascenso cuando experimentan un aumento de salinidad, esta conducta les permitiría entonces ajustar su posición en la columna de agua, maximizando su permanencia en el

estrato de superficie. De este modo las larvas no derivan pasivamente como partículas inertes sino que despliegan una respuesta activa a ciertas claves ambientales, ello está más cerca del concepto de retención propuesto por Sinclair y Tremblay (1984)¹⁴, que de la deriva larval concebida por Cushing (1975, 1990).

El caso de *B. aurea* es diferente. Tal como ha sido propuesto para *M. furnieri* (Acha *et al.*, en prensa), todo el estuario del Río de la Plata puede ser visto como un área de retención, merced a la interacción de pautas etológicas de las larvas con los procesos dinámicos. El frente salino de fondo, además de sus propiedades dinámicas de retención, es una estructura hidrográfica que posee una localización relativamente estable, brindando de ese modo un escenario geográfico para el cierre del ciclo vital de los individuos. Es así entonces que la hipótesis *member/vagrant* ofrece un marco teórico para la interpretación de la estrategia reproductiva de *B. aurea* en este ambiente. Como corolario de ella puede conjeturarse que los adultos de esta especie desarrollan *homing* (ya sea filopatría o *homing* iterativo, ver apartado 1.4.4.1.4. de la Introducción) respecto del frente salino de fondo del estuario.

2. Análisis comparativo de la estrategia reproductiva de *B. aurea* y de *E. anchoita*.

2.1. Biología reproductiva y parámetros poblacionales relacionados

La anchoíta (*Engraulis anchoita*) presenta afinidad filogenética con la saraca, con la cual comparte el Sub Orden Clupeoidei, aunque pertenece a una Familia diferente: Engraulidae. Su biología reproductiva está entre las mejor conocidas del Mar Argentino, y sus desoves dominan la plataforma continental lindante con el estuario.

La Tabla 1 resume información sobre algunas características y parámetros reproductivos de ambas especies. Existe una diferencia fundamental en cuanto al tamaño corporal de ambas: unos 15 cm y 23 g de peso para una anchoíta promedio, versus unos 35 cm y 600 g para una saraca de igual condición. En términos porcentuales ello significa que, por término medio, *E. anchoita* resulta un 3.8% del peso de *B. aurea*.

¹⁴ Estos autores proponen que la larvas mantienen activamente distribuciones discretas, debido a una activa respuesta conductual al régimen físico que incluye a menudo migraciones verticales entre estratos de agua con diferentes direcciones (ver apartado 1.4.4.1.3. de la Introducción).

Ciertos aspectos de la reproducción resultan similares. Por ejemplo ambas especies son desovantes múltiples, con una dilatada época reproductiva y un período intenso de desove en primavera. En ambas el cociente operacional de sexos no se aparta significativamente del valor de equilibrio (50%), de modo que puede suponerse que la competencia sexual en estas especies es escasa o nula. En las dos especies ha sido reportado canibalismo sobre huevos.

La anchoíta es un desovante nocturno (Ciechomski y Sánchez, 1984) en tanto que la saraca desova en horas de la tarde. El desove en horas de oscuridad ha sido propuesto como una adaptación tendiente a minimizar el efecto de los predadores y/o los efectos deletéreos de la radiación ultravioleta sobre las concentraciones de huevos recién desovados (Ferraro, 1980; Schaefer, 1996), de ese modo podría argumentarse que en las aguas turbias del estuario (recuérdese que el área de puesta de *B. aurea* coincide con el máximo de turbidez) tal conducta perdería su valor adaptativo original. Sin embargo debe tomarse esta inferencia con cautela puesto que *M. furnieri* desova en el mismo sitio que la saraca pero de noche, entre las 20 y 22 hs (Macchi¹⁵, com. pers.).

En cuanto a los aspectos energéticos de la reproducción, la frecuencia reproductiva de la saraca y de la anchoíta resulta similar (alrededor de 8 días). La fecundidad parcial de la saraca es obviamente mayor, en razón de su mayor tamaño, sin embargo la anchoíta representando un 3.8% del peso de la saraca posee una fecundidad parcial que es un 25.4% de la fecundidad de ésta, ello se refleja en la fecundidad relativa pues una anchoíta produce 500 ovocitos por gramo de peso corporal en tanto que una saraca genera entre 100 y 150 ovocitos para la misma unidad. Si tomamos en cuenta el peso seco en huevos que produce un gramo de peso corporal libre de ovarios, resulta evidente que la anchoíta realiza una inversión reproductiva mayor que la saraca: 0.0143 vs 0.0033 a 0.006. Ello se debe a que si bien el volumen del huevo de anchoíta es mucho menor (representando alrededor del 20% del de saraca), su contenido en materia para el crecimiento y desarrollo del embrión no lo es tanto (alcanza al 60 u 80% del peso seco del huevo de saraca). Considerando la similitud de la época y frecuencia reproductivas de ambas, los datos comentados permiten concluir que *E. anchoita* efectúa una mayor inversión reproductiva que *B. aurea*. El gran volumen de los huevos de saraca actúa disminuyendo su densidad, hecho que probablemente resulta

¹⁵ Dr. Gustavo Macchi, Laboratorio de Histología del INIDEP, Po. V. Ocampo N°1, 7600 Mar del Plata.

beneficioso en las aguas salobres del estuario, menos densas que las de plataforma, evitando que los huevos se depositen en el fondo. En términos teóricos el esfuerzo reproductivo refleja los factores ambientales que operan sobre los adultos, mientras que el gasto por progenie estará fuertemente influido por el ambiente de las larvas y juveniles (Pianka, 1983). Las larvas de saraca son mayores que las de anchoíta al momento de la eclosión, de modo que desarrollarán mas tempranamente su capacidad de movimiento. La capacidad de efectuar pequeños movimientos verticales sería de suma importancia para lograr una retención dinámica en el estuario (ver apartado 3.2. de este Capítulo) y ello podría tal vez explicar la diferencia en la talla larval observada.

2.2. Areas de reproducción

La anchoíta habita las aguas de la plataforma continental del margen atlántico de Sudamérica, desde los 22°S (al norte de Cabo Frío, Brasil) hasta los 47°S (sur del Golfo San Jorge, Argentina). En tan dilatado rango latitudinal (unos 2800 km aproximadamente), esta especie ha establecido sus áreas de desove bajo diferentes configuraciones ambientales. Al norte del Cabo de Santa Marta Grande (Brasil), se reproduce en áreas costeras protegidas, influenciadas por un régimen de surgencia forzada por vientos. La penetración en la plataforma de aguas frías produce fuerte estratificación vertical, a la vez que un enriquecimiento en nutrientes durante los eventos de surgencia que ocurren en el sector costero (Bakun y Parrish, 1991). En la región de Patagonia, principalmente en cercanías de Península Valdéz, la reproducción de la especie tiene lugar en relación con las zonas frontales generadas por la interacción de las mareas con las aguas fuertemente estratificadas por el calentamiento de primavera y verano. En las aguas menos profundas el avance de la onda de mareas rompe la termoclina homogeneizando verticalmente la columna de agua, de ese modo queda definido un frente en la interfase entre la región costera verticalmente homogénea y las aguas estratificadas contiguas. La mezcla vertical provee de nutrientes a la zona fótica, en tanto que la circulación forzada por densidad genera acumulación y retención de organismos planctónicos, y de huevos y larvas de la especie (Sánchez, 1989; Bakun y Parrish, 1991; Sánchez y Ciechomski, 1995).

Entre Río Grande do Sul y la desembocadura del Río Negro en la Pcia. de Buenos Aires (la región de nuestro interés), los desoves de anchoíta se distribuyen por toda la plataforma, con una cobertura espacial máxima durante noviembre (Sánchez y Ciechomski,

1995). Siguiendo a Bakun y Parrish (1991), diremos que en esta región el transporte de Ekman¹⁶ en superficie tiene dirección hacia el Oeste, es decir hacia la costa, y en consecuencia en un sentido opuesto al que generaría una surgencia. En este caso la provisión de nutrientes a la capa fótica tiene origen en la fuerte surgencia que se sitúa a lo largo del talud continental, al oriente de la región de desove. Estas aguas enriquecidas que alcanzan la superficie son entonces transportadas por la deriva de Ekman hacia la plataforma. Además de ello, el movimiento hacia la costa de las aguas superficiales facilita la retención de huevos y larvas dentro del hábitat de plataforma. De ese modo los organismos de la región no están afectados por el problema crónico de transporte hacia mar afuera de sus estadios larvales, que parece ser un aspecto sustantivo en las estrategias de desove de peces pelágicos en las regiones de corrientes de borde oriental (Bakun y Parrish, 1991). El calentamiento durante los meses de primavera y verano, genera en la plataforma bonaerense fuertes picnoclinas que estabilizan la columna de agua (Guerrero y Piola, 1997). De este modo, la ausencia de mezcla turbulenta permite la generación de *patches* de alta concentración de organismos zooplanctónicos, adecuados para la alimentación de las larvas (Bakun y Parrish, 1991).

En la interpretación de Bakun y Parrish (1991) acerca de la actividad reproductiva de la anchoíta en toda su área de distribución, se destaca la existencia de un patrón consistente, compuesto por una combinación simple de factores ambientales: 1.mecanismos de enriquecimiento de la trama trófica por medio de procesos físicos (por ejemplo surgencias).

2.estabilidad de la columna de agua (fuerte estratificación vertical, falta de mezcla turbulenta y/o de fuertes convergencias en estructuras frontales).

3.mecanismos de retención de huevos y larvas dentro del hábitat costero.

No ha sido detectada actividad reproductiva de *E. anchoita* en áreas en que no existe esta combinación de caracteres (Bakun y Parrish, 1991).

¹⁶ Una capa delgada de la superficie del océano, que en la mayoría de los casos no excede probablemente varias decenas de metros, es impulsada por la fuerza que el viento ejerce sobre la superficie. Para escalas de tiempo y espacio razonablemente grandes, la deriva media neta para diferentes profundidades de dicha capa puede ser caracterizada por una simplificación conceptual del proceso conocida como “transporte de Ekman” (Ekman, 1905). La dirección de la corriente y del viento resultan colineales en superficie, pero a mayores profundidades debido a la deflección que genera la rotación terrestre, se produce un apartamiento de la dirección de las aguas respecto de la del viento, hacia la derecha en el hemisferio Norte y hacia la izquierda en el Hemisferio Sur.

Estas tres propiedades de las áreas de reproducción de la anchoíta pueden también ser identificadas en el caso del desove de la saraca. En primer lugar debe decirse que los estuarios son típicamente ecosistemas muy productivos: poseen una diversidad de fuentes de materia orgánica; en ellos las concentraciones de nutrientes son siempre más altas que en el océano y generalmente más altas que en los sistemas dulceacuícolas; y son muy ricos en detrito orgánico proveniente de fuentes vegetales múltiples (Day *et al.*, 1989). En cuanto a la estabilidad de la columna de agua, buena parte de la zona de desove de *B. aurea* coincide con la región de máximos gradientes verticales de salinidad, y Madirolas *et al.* (1997) han reportado la existencia de un fuerte estrato de reverberación acústica originado en organismos planctónicos concentrados en la haloclina. Aunque no existen estudios sobre la ecología trófica de las larvas de peces del estuario, la existencia de ítems alimentarios pertinentes para sus etapas ontogénicas iniciales parece un hecho plausible. Los desoves de *B. aurea* se localizan sobre el frente salino de fondo, donde convergen las aguas estuariales y continentales generando acumulación y retención de partículas. Además de ello, la circulación estuarina (característica de estuarios en los cuales la mezcla por corrientes de mareas es débil) implica un movimiento mar afuera en superficie del agua menos salina, y penetración hacia la cabecera del estuario de agua con mayor contenido de sal (Mann y Lazier, 1991). Ofrece de este modo la posibilidad a los organismos del plancton, y entre ellos a las larvas de peces, de lograr una retención dinámica dentro del sistema, cambiando de uno a otro estrato con pequeños movimientos verticales basados en conductas simples, que pueden estar asociadas a ritmos circadianos; a las mareas; a la intensidad de luz; o a la percepción de alguna propiedad física o química del agua. De este modo el estuario en su conjunto se comportaría como un área de retención, cumplimentando la tercera condición que Bakun y Parrish (1991) proponen como característica de las áreas de desove de peces pelágicos.

No obstante lo señalado, debe recordarse que en esta región son frecuentes los eventos meteorológicos capaces de destruir la haloclina, homogeneizando la columna de agua y alterando de ese modo la distribución del alimento y las propiedades dinámicas (retención) del sistema. Sin embargo, la prolongada época reproductiva de *B. aurea* permitiría que un número suficiente de cohortes se reclutase cada año.

Aunque las cualidades de enriquecimiento; estabilidad de la columna de agua y retención se cumplen para ambas áreas de desove, los procesos físicos intervinientes son distintos. Se observan diferencias notables en cuanto a las escalas espaciales de los procesos involucrados, que son siempre mayores en el área reproductiva de la anchoíta: el transporte de Ekman con dirección hacia la costa, que posibilita la retención de los huevos y larvas de anchoíta en la plataforma continental entre Río Grande do Sul (32°S) y la desembocadura del Río Negro (41°S), se extiende sobre una distancia aproximada de 1000 km, y en una banda de 300 a 600 km de ancho (Bakun y Parrish, 1991). Una referencia a la escala espacial del frente de talud, en el cual tienen origen los nutrientes que enriquecen la zona de desove de anchoíta, ha sido provista por Podestá (1997), empleando información satelitaria acerca de la concentración de pigmentos fotosintéticos registrada con el sensor CZCS (*Coastal Zone Color Scanner*). Este autor consigna que este frente alcanza 1500 km de longitud en su expresión máxima, y un ancho típico de 35-45 km, pudiendo alcanzar hasta 90-100 km en su parte más ancha (42°S).

En el caso del estuario del Río de la Plata, la cuña salina posee una longitud entre 100 y 250 km, según el sector que se considere (Guerrero *et al.*, 1997a y b). El frente salino de fondo sobre el que se sitúa el área de desove, va desde Montevideo a Punta Piedras, siguiendo luego la boca de la Bahía Samborombón, con una longitud aproximada de 200 km, y unos 10-15 km de ancho (Acha *et al.*, en prensa). Es decir que los procesos físicos de ambas áreas de reproducción tienen lugar en escalas espaciales que difieren típicamente en un orden de magnitud.

En cuanto a la estabilidad de la columna de agua, la estratificación en el estuario producida por la haloclina es de intensidad muy superior a aquella de la plataforma continental, generada fundamentalmente en la termoclina. Guerrero y Piola (1997) reportan para la plataforma continental entre los 38° y 39°S, una variación vertical de la densidad asociada a la picnoclina de 1.5 kg m^{-3} , durante los meses de verano. En el estuario en cambio las diferencias verticales de densidad originadas en la estratificación salina, alcanzan los 7.5 y 13.5 kg m^{-3} (véase Guerrero *et al.*, 1997.b). Puede decirse además que mientras la estratificación de la plataforma es un fenómeno estacional asociado al calentamiento generado por radiación solar, en el estuario la haloclina es una característica casi permanente, que sólo es destruida por el efecto de vientos superiores a los 10 m s^{-1} .

A la latitud del Río de la Plata existe una delimitación bastante clara entre las áreas de puesta de *B. aurea* y de *E. anchoíta*. Las mayores densidades de huevos y la presencia de hembras con oocitos hidratados de saraca (Figura 4.11.a), prácticamente no se superponen con la distribución de huevos de anchoíta (Figura 5.1). Sólo en 23 estaciones han sido hallados huevos de ambas especies, mayormente en bajas densidades, siendo las concentraciones de huevos de anchoíta mayores en aproximadamente un orden de magnitud que las de saraca. El área sombreada de la Figura 5.1. ha sido trazada tomando en consideración la máxima penetración de huevos de anchoíta en el estuario y la máxima penetración de huevos de saraca en aguas de plataforma, y representa una región de transición. Respecto del campo de salinidad, la misma se sitúa entre las isohalinas de 20 y 30 ups en superficie, y entre las de 25 y 32 ups en fondo, para la distribución de primavera-verano (Figura 3.9). Ciechomski (1967) estableció un valor de salinidad de 25.8 ups como límite inferior para el normal desarrollo embrionario de la anchoíta, de modo que puede conjeturarse que esta limitación fisiológica impone una barrera a la especie para colonizar el estuario como área de puesta. Debe añadirse que en la campañas de investigación del Proyecto Costero del INIDEP, no ha sido detectada la presencia de adultos de anchoíta en aguas estuariales, y que Hansen *et al* (1996) reportan que los adultos de la especie en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya, se hallan mayormente en aguas de la plataforma en profundidades superiores a los 40 m (aunque los juveniles son muy abundantes en el sector de plataforma lindante con la boca del estuario). De este modo, las bajas salinidades del estuario podrían constituir además un obstáculo para los adultos. Estas observaciones permiten inferir que el desove de *E. anchoíta* en el Río de la Plata estaría limitado por la baja salinidad. Por otra parte, aunque el área de desove de la saraca está en la cabecera del estuario, sus huevos han sido detectados en el sector externo en salinidades cercanas a las de plataforma. La ausencia de hembras con oocitos hidratados en ese sector lleva a considerar que tales huevos han llegado allí merced a fenómenos advectivos, demostrando cierto grado de imperfección en las propiedades de retención del sistema. No obstante ello, la salinidad típica de plataforma no parece ser una limitante para los huevos de saraca, pues aunque en bajas densidades, los huevos de *B. aurea* son relativamente frecuentes en las aguas costeras uruguayas y de la provincia de Buenos Aires (Ciechomski, 1968; Hubold y Ehrlich, 1981; Cassia y Booman, 1985; Camina, MS), y en aguas

brasileñas las áreas de desove reportadas están en salinidades mayores que 33 ups (Weiss *et al.*, 1976; Weiss y Krug, 1977). De este modo, la escasa actividad reproductiva de *B. aurea* en la plataforma continental de la región de estudio, no puede ser explicada en términos de tolerancia ambiental. La idea de un desplazamiento competitivo por parte de la anchoíta, cuya biomasa resulta dos órdenes de magnitud más elevada¹⁷, aunque sugestiva, no puede ponerse a prueba con la información existente. Por otra parte, Sinclair y Iles (1989) proponen en su hipótesis *member/vagrant*, que la abundancia absoluta de cada población está de acuerdo con el tamaño del área geográfica en la cual es posible el cierre del ciclo vital. El área de desove de saraca puede estimarse en unas 2 200 mn², y la de anchoíta en unas 130 000 mn². Considerando las estimaciones de biomasa para ambas especies la relación biomasa/área de reproducción es de 21.6 tn mn⁻² para la saraca y 13.5 tn mn⁻² para la anchoíta. En particular la cifra para saraca es altamente especulativa en razón de la provisionalidad de la estimación de su biomasa, pero relacionar la biomasa de una especie con la extensión de su área de puesta parece un intento explicativo que merece ser explorado. Llegados a este punto solo podemos dejar planteado un dilema: la biomasa de saraca, comparativamente reducida y en acuerdo a su pequeña área de reproducción, ¿se debe a un fenómeno de competencia por el área de reproducción, en el que la anchoíta la ha desplazado confinándola a reproducirse en el estuario del Río de la Plata, o tiene origen en sutiles relaciones entre los estadios iniciales de vida y/o los adultos desovantes con el ambiente físico, que no permiten el cierre de su ciclo vital en el ecosistema de plataforma, fuera de la región costera?

3. La estrategia reproductiva de B. aurea en el Río de la Plata. Comparación con otras especies del estuario.

3.1. Los estuarios como áreas de reproducción de los desovantes pelágicos

Los estuarios son ecosistemas altamente variables, en los que los parámetros abióticos fluctúan impredeciblemente sobre amplios rangos. En particular, la salinidad parece ser la variable “clave” en los estuarios, aunque la temperatura, el oxígeno disuelto y

¹⁷ La biomasa de anchoíta en la región de Uruguay y Pcia. de Buenos Aires ha sido estimada entre 1.5 y 2.0 millones de toneladas (Hansen y Madirolas, 1996; y Hansen *et al.*, 1996)

la turbidez ejercen influencia significativa en la biota de muchos de estos ambientes. No obstante ello, las especies que los habitan están bien adaptadas y presentan rangos de tolerancia ambiental muy amplios. De este modo, en el caso particular de la reproducción de los peces, parecen ser las condiciones dinámicas antes que las fluctuaciones de salinidad (o de alguna otra variable) las que condicionan el desove de las especies. La deriva neta mar afuera de las aguas estuariales parece ser un problema generalizado para el desove de huevos planctónicos en los estuarios (Boehlert y Mundy, 1988). Esta observación, juntamente con el hecho que las especies que poseen huevos fijos al sustrato, o algún grado de transporte y/o internalización de las crías, pueden reproducirse exitosamente en ellos (Hempel, 1979; Dando, 1984; Day *et al.*, 1989; Haedrich, 1992), condujo a admitir como un hecho universal que los desoves de huevos pelágicos en ambientes estuariales constituyen la excepción antes que la regla (Lawler *et al.*, 1988; Day *et al.*, 1989; Haedrich, 1992, véase también la Tabla 2). La validez general de esta aseveración, basada fundamentalmente en las investigaciones realizadas en estuarios del Hemisferio Norte (en los que se basa la mayor parte de la ecología estuarial), ha sido recientemente cuestionada a partir de estudios desarrollados en algunos estuarios del Hemisferio Sur.

Los estuarios de la región sudoccidental de Australia poseen típicamente un estrecho canal de entrada que se abre en una gran cuenca lagunar. Durante la época de sequía, existe en ellos una tendencia a la formación de barras de arena en la boca, capaces de cerrar la conexión entre el estuario y el océano, en algunos estacionalmente y en otros por períodos mayores (Potter *et al.*, 1993). En estos estuarios el número de teleósteos capaces de reproducirse es alto, alcanzando al 70% de las especies en algunos casos (Potter *et al.* 1990; Potter *et al.* 1994). Si bien algunas de estas especies poseen cuidado parental y desove de huevos adhesivos, muchos de ellos producen huevos pelágicos y larvas poco desarrolladas (Potter *et al.* 1994). La reproducción estuarina es interpretada como una adaptación particular a la pérdida periódica de la conexión con el océano (Potter *et al.*, 1990; Laurenson *et al.*, 1993; Potter *et al.*, 1994). El problema de la exportación de los productos del desove fuera del sistema cuando la conexión marina está abierta, sería resuelto merced al pequeño rango tidal de estos estuarios, y al hecho que la época reproductiva de la mayoría de las especies (finales de primavera y verano) coincide con las bajas precipitaciones y en consecuencia caudales mínimos, de este modo se dan

condiciones dinámicas que minimizarían la exportación de huevos pelágicos (Potter *et al.*, 1994). Los estuarios de la región sur de África presentan estrechas similitudes con aquellos de la parte sudoccidental de Australia: están caracterizados por la baja profundidad de su conexión con el océano y presentan similarmente períodos de cierre de tal conexión oceánica. De ese modo poseen un número significativo de especies capaces de desovar en ellos (Potter *et al.*, 1990; Connell 1996). Aquí los huevos de los desovantes pelágicos parecen tener una flotabilidad levemente negativa y permanecer cerca del fondo, donde el movimiento de las aguas hacia afuera del estuario resulta disminuido (Potter *et al.*, 1990).

3.2.El Río de la Plata como área de reproducción de los desovantes pelágicos

El Río de la Plata es otro estuario donde el desove de huevos planctónicos es un hecho frecuente, sin embargo su geomorfología; caudal; patrón de descarga y dimensiones son enteramente diferentes a los estuarios australianos y africanos referidos. De ese modo los procesos que posibilitan el desove de huevos planctónicos, evitando o minimizando su pérdida del sistema, son también diferentes.

Al igual que la saraca, la corvina rubia se reproduce en el Río de la Plata aprovechando las condiciones dinámicas de la cuña salina. Esta especie libera sus pequeños huevos planctónicos en coincidencia con el frente salino de fondo y el máximo de turbidez en el estuario (Macchi y Christiansen, 1996; Acha *et al.*, en prensa). A diferencia de *B. aurea* su área de reproducción no abarca la Bahía Samborombón. En ambas especies los huevos resultan demasiado pesados para flotar en el estrato superior, de aguas más livianas, flotando por debajo de la haloclina en la capa de agua con mayor contenido de sal y por tanto más densa (Acha *et al.*, en prensa). La Figura 5.2. muestra un diagrama conceptual de la cuña salina cómo área de desove de ambas especies.

¿Cuáles son las características que posibilitan el desove de huevos planctónicos en el Río de la Plata? Debe considerarse que ni la cuña salina, con su circulación bidireccional (hacia el mar en superficie y hacia la cabecera del río en el fondo); ni el frente salino de fondo y el máximo de turbidez, en los cuales convergen las aguas estuarinas y las del río, son propiedades exclusivas de este ambiente. Antes bien esas características han sido reportadas y descritas para muchos otros estuarios, entre ellos los del Hemisferio Norte en los cuales son tan escasos los eventos reproductivos de los desovantes pelágicos. En estos estuarios, ha sido demostrado el aprovechamiento que las larvas de peces y de algunos

invertebrados hacen de las corrientes de marea y la circulación por vientos para penetrar en los estuarios desde las áreas de desove en el océano lindante, valiéndose luego de la circulación en la cuña salina para lograr una retención dinámica en el estuario, por medio de movimientos verticales con los que cambian alternativamente de un estrato a otro, obteniendo como resultado neto la permanencia dentro del sistema (Norcross y Shaw, 1984). Este sistema de retención dinámica requiere algunas pautas de conducta y capacidad de movimiento todavía no desarrolladas en las pequeñas y poco diferenciadas larvas recién eclosionadas, de modo tal que si los huevos fuesen liberados en el estuario, las larvas serían probablemente incapaces de aprovechar la circulación de la cuña salina con la consecuente deriva mar afuera. En el caso del Río de la Plata, Acha *et al.* (en prensa) destacan que la característica distintiva de este ambiente es su escala espacial. Este es un estuario de enormes dimensiones, en el que la cuña salina puede alcanzar 250 km de longitud (Guerrero *et al.*, 1997 a y b), de este modo aunque la retención en el frente salino de huevos y pequeñas larvas resulte imperfecta, con la consecuencia de una advección parcial hacia afuera del sistema (ver apartado 2.2. de este Capítulo), la longitud de la cuña salina es de tal magnitud que las larvas alcanzarían a desarrollarse hasta la fase ontogénica en que resultan capaces de hacer movimientos verticales y de aprovechar entonces la circulación bidireccional de la cuña, antes de salir del estuario. En este caso todo el estuario puede verse como el área de retención larval (Acha *et al.*, en prensa), en acuerdo al concepto de retención larval propuesto por Sinclair y Tremblay (1984), según el cual las larvas mantienen activamente distribuciones discretas en lugares geográficos relativamente fijos, debido a una respuesta etológica al régimen físico. En el marco de la hipótesis *member/vagrant* (Sinclair y Iles, 1989) el estuario del Río de la Plata podría interpretarse como un escenario oceanográfico capaz de permitir el cierre del ciclo vital complejo de estas especies.

Además de la actividad reproductiva de *B. aurea* y de *M. furnieri*, ha sido detectada en el Río de la Plata la presencia de hembras con ovocitos hidratados pertenecientes a otras especies (Figura 5.3). Esta información se basa en un número restringido de observaciones y debe tomarse como un resultado preliminar acerca del rol del Río de la Plata en los ciclos vitales de estos peces, pero sin embargo, tomada en conjunto ofrece una visión persuasiva acerca de que el estuario es un área de reproducción. Si bien existe una distribución

continuada de la actividad reproductiva de los peces, desde el interior del estuario hasta su extremo oriental, es posible agrupar las especies en dos conjuntos. El primero de ellos corresponde a las especies que desovan en el sector más interno, y que en la fase adulta se distribuyen principalmente dentro del estuario, siendo menos frecuentes en la región marina (Figura 5.3.a). Este grupo está formado por *Macrodon ancylodon* (pescadilla real); *Paralichthys brasiliensis* (córvalo); *Ramnogaster arcuata* (saraquita) y *Paralichthys orbygnanus* (lenguado). Estas especies encuentran en la Bahía Samborombón la principal área de crianza para sus juveniles (Lasta, 1995). Las hembras en puesta fueron capturadas en salinidades de fondo en el rango 5-30 ups. Merece destacarse el patrón espacial de las hembras maduras de pescadilla real por su semejanza al de corvina rubia y saraca; y el hecho que *R. arcuata* se encuentra en desove en el mes de julio, es decir desfasada respecto del período principal de desove de la mayoría de las especies.

El segundo grupo, formado por *Cynoscion guatucupa* (pescadilla de red); *Trachurus lathami* (surel); *Menticirrhus americanus* (burriqueta); *Diplodus argenteus* (sargo) y *Paralichthys patagonicus* (lenguado) (Figura 5.3.b), contiene especies más frecuentes en aguas de plataforma y cuya actividad reproductiva se extiende a lo largo de la zona costera, como en el caso de la pescadilla de red y del lenguado (Macchi y Acha, 1998). En todos estos casos la salinidad de fondo superó las 28 ups y probablemente el rol de este estuario como área de reproducción resulte de menor significación para estas especies.

También hemos detectado en el plancton de la región huevos de *Anchoa marmorata*. Esta especie pertenece a la misma Familia que la anchoíta y posee huevos fácilmente identificables: sin gota oleosa y ligeramente elípticos. Su distribución en el Río de la Plata (Figura 5.4.) ocupa la región de transición entre la distribución de huevos de saraca y de anchoíta, con densidades menores a 100 huevos por m³. Aunque no ha sido advertida la presencia de hembras con ovocitos hidratados, esta especie es sumamente común en el Río de la Plata. Cabe señalar que en la región de Lagoa dos Patos esta especie es un desovante marino (Sinque y Muelbert, 1997; Vieira y Castello, 1997). Finalmente, merece comentarse la existencia de otra especie que aunque no posee huevos planctónicos también se reproduce en el Río de la Plata. *Gobiosoma parri* es un pequeño pez (50 mm aproximadamente) cuyas larvas se encuentran en el estuario prácticamente durante todo el año, pero en otoño-invierno son numéricamente dominantes (Acha, 1994). Aunque se desconocen

sus hábitos reproductivos, otras especies del género poseen huevos bentónicos y cuidado parental, características muy extendidas entre los Gobiidae, y que presumiblemente permitirían a esta especie mantener una población viable en este estuario.

La Lagoa dos Patos, que es un importante ecosistema estuarial del Sur de Brasil (32°S), es utilizado por varias de las especies presentes en el Río de la Plata, como área de crianza en las etapas juveniles, pero la actividad reproductiva dentro del estuario se restringe a unas pocas especies. A partir de la presencia de huevos en el océano adyacente, y en el canal de acceso a la laguna cuando se producen condiciones de alta salinidad, ha sido inferido que los desoves de especies como *B. aurea* y de *M. furnieri* tienen lugar en aguas de plataforma, en cercanías de la boca de la laguna (Weiss *et al.*, 1976; Weiss, 1981; Castello, 1986; Sinque y Muelbert, 1997).

Las características dinámicas de la Lagoa dos Patos están determinadas por su topografía y las condiciones meteorológicas (Muelbert y Weiss, 1991). El régimen de vientos y de precipitaciones son los determinantes de su patrón de salinidad (Castello y Möller, 1978). La cuenca drena exclusivamente por el estrecho canal de entrada, de unos 20 km largo, 0.5 a 3 km de ancho y 15 m de profundidad promedio (Weiss, 1981; Asmus, 1997). Durante los meses de invierno y primavera las altas precipitaciones (Castello y Möller, 1978) combinadas con vientos moderados del sector norte dan como resultado una intensa descarga de agua dulce (Muelbert y Weiss, 1991). Durante este período sólo eventos esporádicos de vientos fuertes del sector sur pueden introducir agua marina en el canal de la Lagoa (Muelbert y Weiss, 1991). Como las amplitudes tidales son pequeñas, el intercambio de agua entre la región costera y la Lagoa está influenciada principalmente por el pasaje frecuente de frentes polares, que aumentan la velocidad de las corrientes costeras y dirigen gran cantidad de agua hacia la costa. Al final de la primavera y comienzos del verano es cuando se da el período de máxima intrusión de agua salina, forzada principalmente por vientos del sudeste. Estos procesos garantizarían el transporte de huevos y larvas desde la zona costera hacia el estuario (Abreu y Castello, 1997). En verano y otoño la disminución del caudal y la presencia de vientos suaves o moderados del sector sur, producen también un ingreso de agua marina (Castello y Möller, 1978).

En coincidencia con las características dinámicas referidas, las densidades más altas de huevos planctónicos de peces en el canal de la Lagoa, se observaron en salinidades

superiores a 25 ups (Weiss, 1981) y las densidades más altas de larvas fueron registradas en verano, con un mínimo en otoño (Muelbert y Weiss, 1991).

La Figura 5.5 representa esquemáticamente los ciclos vitales de las principales especies de peces en relación con la Lagoa dos Patos. Unas pocas especies son capaces de cerrar su ciclo vital en el estuario y no son muy abundantes (Sinque y Muelbert, 1991). La mayoría de ellas son desovantes de huevos bentónicos fijos al sustrato (Atherinidae, *Gobiesox strumosus*; *Gobiosoma parri*; Blenniidae); portadores de la cría como *Sygnathus folletti* y *Netuma barbuis*; y un desovante de huevos planctónicos, el lenguado *Achirus garmani* (Weiss, 1981; Muelbert y Weiss, 1991). *B. aurea* y *M. furnieri* desovan en el medio marino y penetran al estuario aprovechando las corrientes generadas por viento. Con la excepción de *Diplodus argenteus*, todas las especies para las que hemos detectado actividad reproductiva en el Río de la Plata (Figuras 5.3. y 5.4.), han sido reportadas como desovantes marinos en la región de Lagoa dos Patos (Sinque y Muelbert, 1997; Vieira y Castello, 1997). Estas observaciones muestran que un buen número de especies son comunes a ambos estuarios y que en cada caso los peces han adaptado sus estrategias de reproducción a las características dinámicas de cada sistema, permitiéndoles un aprovechamiento diferente de cada ecosistema.

4. Conclusiones Generales.

4.1. La saraca y el estuario

B. aurea es una especie eurioica, capaz de tolerar durante todas sus etapas ontogénicas los amplios rangos de las condiciones abióticas del estuario del Río de la Plata, y ha establecido aquí exitosamente sus áreas de reproducción y crianza. Pese a que los adultos de *B. aurea* se distribuyen por casi todo el estuario, sus desoves tienen lugar en una porción definida (y relativamente pequeña) del mismo. En tal sentido resulta persuasiva la correspondencia espacial de las hembras grávidas y el frente salino de fondo.

Para aquellos taxa que liberan sus gametas en el medio natural, los procesos físicos tales como la difusión turbulenta reducen marcadamente la probabilidad de encuentro entre el óvulo y el espermatozoide. El éxito reproductivo depende de la sincronización de un cierto número de procesos en escalas temporales que van desde los minutos (desove o

copulación) a los meses (gametogénesis), y escalas espaciales desde los milímetros (copulación) a los kilómetros (áreas de desove) (Jennings, 1997). Los ovocitos maduros, listos para ser fecundados, son el resultado de un proceso madurativo que dura varios meses, y en la mayoría de los peces deben ser liberados al medio para su fertilización. Si falla esta última etapa, toda la inversión energética de esos meses se habrá perdido, de modo tal que el desarrollo de conductas tendientes al encuentro de una pareja, y a la sincronización en la liberación de las gametas, resultan tan vitales como cualquiera de las adaptaciones morfo-fisiológicas que en conjunto permiten el aprovechamiento de un ambiente tan productivo. Resumidamente, en la historia evolutiva de la vida, las ventajas de la reproducción sexual fueron ganadas a costa de la libertad del individuo en el espacio geográfico (Sinclair, 1988)¹⁸. El frente de fondo constituiría un escenario geográfico apto para cerrar el ciclo vital: es una estructura oceanográfica conspicua, con una localización relativamente estable (por ende localizable), que podría permitir el desarrollo de la conducta de *homing*, actuando de una forma análoga a la del río natal en el caso de los salmones. El frente de fondo funcionaría entonces como un sitio de encuentro, un lugar identificable que permite desarrollar pautas etológicas que facilitan la reunión de los especímenes prontos a desovar.

La reunión de los individuos en el frente de fondo para desovar y la existencia de un pico reproductivo en un momento definido del día, expone que la especie es capaz de alcanzar una coincidencia espacial y una sincronización de sus desoves, cuyo sentido puede interpretarse como un esfuerzo por optimizar la tasa de fertilización de los ovocitos.

En el marco de la hipótesis *member/vagrant*, la persistencia de las poblaciones con ciclos vitales complejos tiene que ver con la capacidad de los estadios iniciales del desarrollo de mantener una distribución agregada en el altamente dispersivo ambiente marino. La conducta de los adultos de *B. aurea* de desovar repetidamente en este frente de fondo, además de favorecer la fertilización oocitaria, permitiría a las larvas el aprovechamiento de la convergencia de masas de agua que genera un área de retención de los productos del desove, produciendo también la acumulación de partículas alimenticias

¹⁸ Sin embargo esta reflexión merece un comentario que la contradice: los metazoos con reproducción asexual son en general formas con movilidad escasa o nula, por ejemplo esponjas e hidras (gemación); anémonas y estrellas de mar (fragmentación), incluso en Hidrozoa y Sciphozoa la fase sexuada es la que posee vida libre:

para las larvas. Complementariamente, la circulación estuarina permitiría a las larvas más desarrolladas una retención dinámica dentro del sistema, merced a la realización de pequeños movimientos verticales, evitando así ser exportadas al área marina adyacente.

Aunque en la literatura especializada la exportación de huevos y larvas desde los estuarios es calificada como un inconveniente (Boehlert y Mundy, 1988; Haedrich, 1992), no se mencionan cuáles son los perjuicios de la deriva hacia el océano adyacente, debido tal vez a la ausencia de un marco teórico adecuado. La reproducción estuarina de especies con huevos fijos al sustrato o internalización de los embriones, demuestra que esta modalidad es exitosa en los estuarios, pero no proporciona indicios sobre los efectos negativos que tendría el desove de huevos planctónicos. La hipótesis *member/vagrant* ofrece una interpretación. Puede considerarse que en realidad la exportación de huevos desovados en un estuario es una situación particular de un problema más general, que es la falta de retención de huevos y larvas dentro de un contexto geográfico más o menos acotado, generando una proporción excesiva de individuos que no podrán cerrar el ciclo vital (o tendrían una probabilidad extremadamente baja de hacerlo). Bajo tales condiciones no podría mantenerse una población.

El estuario del Río de la Plata constituye el foco reproductivo principal de *B. aurea* en la región. Además de ello, la presencia de huevos de saraca en las aguas costeras de Uruguay y Argentina, dan indicios de la existencia de núcleos reproductivos menores a lo largo de la costa, cuya localización y estudio necesitan de una mayor resolución espacial. Es posible no obstante inferir un sentido adaptativo en tales desoves menores.

Consideremos primeramente que los estuarios deben ser vistos como ambientes geológicamente efímeros (Kjerfve, 1989; Haedrich, 1992), cuya persistencia es apreciablemente menor que la vida media de una especie¹⁹. Sin embargo aunque la existencia de un estuario en particular sea relativamente corta, siempre han existido estuarios en el borde del océano, dando de ese modo suficiente tiempo a los peces como para evolucionar de forma tal de utilizarlos (Day et al., 1989). Resulta interesante especular

las medusas, en tanto que los pólipos son la fase asexuada del ciclo. De este modo podría argumentarse que la libertad del individuo en el espacio es la condición que posibilita la reproducción sexual.

¹⁹ Debido a los cambios del nivel del mar y al proceso de sedimentación que finalmente los rellena, los estuarios son ambientes de vida relativamente breve, cuya existencia ha sido estimada en unos 15 000-

con que la ubicuidad de los desoves de *B. aurea* en aguas costeras, aunque cuantitativamente de poca significación, representa una capacidad latente en términos evolutivos, de estar allí donde un estuario se forme, facilitando de ese modo la conservación de la especie ante el devenir relativamente fugaz de estos ambientes. No existe al presente información para evaluar el grado de aislamiento reproductivo de tales focos de desove, pero dada la inestabilidad en tiempos geológicos de los estuarios, resulta de interés tener en consideración la concepción de Mc Quinn (1997) en su hipótesis adopted/migrant, respecto de la formación de metapoblaciones en las especies de peces, y el rol de los individuos “errantes” en el mantenimiento del flujo génico, y sobre todo en la formación de nuevas poblaciones y en la recolonización (ver apartado 1.4.4.1.4. de la Introducción). Estas especulaciones están referidas a una escala de tiempo evolutivo. A las escalas temporales de los sucesos ecológicos, puede argumentarse que estos desoves menores en aguas costeras representan una parte de la misma población explotando condiciones marginales. De este modo y atendiendo a que el estuario es un ambiente altamente impredecible, en el que condiciones ambientales que se aparten de sus valores o frecuencias medias podrían hacer fracasar el reclutamiento de la población, estos desoves marginales podrían ser la fuente de sobrevivientes a cambios locales y permitir la posterior recolonización del estuario.

20 000 años (Kjerfve, 1989), en tanto que la vida media de una especie está en el orden de los millones de años (Simpson, 1977; Gould, 1986). Ambas cifras son altamente especulativas pero dan una idea en términos relativos de la persistencia de especies y de estuarios.

4.2. Propuesta final

-Posible, pero no interesante -respondió Lönrot-. Usted replicará que la realidad no tiene la menor obligación de ser interesante. Yo le replicaré que la realidad puede prescindir de esa obligación, pero no las hipótesis. En la que Usted ha improvisado, interviene copiosamente el azar.

La muerte y la brújula
Jorge Luis Borges

Basados en el análisis de la evidencia que hemos presentado referente al Río de la Plata, a los peces que lo habitan y al comportamiento reproductivo de los mismos en otros estuarios de la región, juntamente con los hechos recopilados acerca de desovantes estuarinos en Australia y África, y la manera en que han podido ser ligados a las propiedades de sus estuarios, expondremos finalmente las ideas expresadas a lo largo de este trabajo con un mayor grado de formalización.

4.2.1. Puntos de partida observacionales:

-La mayoría de los estuarios estudiados pertenecen a América del Norte y a Europa. En ellos los desoves de huevos pelágicos son un evento poco frecuente. Los desovantes de huevos fijos al sustrato o con algún grado de internalización de la cría, se reproducen aquí exitosamente. En estos sistemas las corrientes residuales exportarían los huevos y larvas recién eclosionadas hacia el océano adyacente.

-En algunos estuarios de Sud Africa, Australia y Sud América, los desoves de huevos pelágicos son un hecho habitual, que involucra a varias especies. Estos estuarios presentan o bien una comunicación marina restringida, escaso caudal y poca amplitud de mareas; o una gran escala espacial y una cuña salina permanente.

-Las especies estuarinas *sensu lato*, exhiben gran tolerancia ambiental desde sus etapas ontogénicas iniciales.

4.2.2. Hipótesis:

4.2.2.1. Formulación:

HI: Para los peces que desovan huevos pelágicos, el establecimiento del área de puesta en un estuario está dado por la posibilidad de lograr retención de los primeros estadios vitales dentro del sistema, merced a la interacción entre sus características dinámicas y la conducta de larvas y adultos.

HII: En el estuario del Río de la Plata el desove de huevos pelágicos está posibilitado porque:

1. las especies desovan en el frente salino de fondo, caracterizado por la convergencia de masas de agua.

2. la gran escala espacial del sistema permite a las larvas desarrollarse suficientemente antes de ser exportadas, como para aprovechar la circulación bidireccional en la cuña salina logrando una retención dinámica dentro del estuario.

4.2.2.2. Corolarios:

-Si en el área de distribución de una especie existen estuarios con diferentes configuraciones, la misma especie podría adoptar un desove estuarino o marino, según las propiedades de retención de cada sistema.

-Es esperable la ausencia o escasez de larvas de los desovantes estuarinos en la boca del estuario y adyacencias.

4.2.2.3. Soporte teórico:

Las hipótesis propuestas reciben apoyo de otras hipótesis de mayor campo de acción que las implican, y que tienen un soporte independiente en los hechos:

Las hipótesis presentadas resultan coherentes con la hipótesis *member/vagrant* (Sinclair y Iles, 1989), pues en ellas los procesos espaciales definen la localización del área de desove de las especies con ciclos de vida complejos. La cuestión de los desoves estuarinos de huevos pelágicos sería un caso particular del desove en áreas de retención larval en el océano. Las larvas en el estuario mantendrían activamente su distribución aprovechando las características dinámicas del sistema, y el frente salino de fondo constituiría un área de encuentro de los individuos maduros que desarrollarían aquí el fenómeno conocido como *homing*. La desventaja de la exportación de huevos y larvas desde el estuario hacia las aguas de la plataforma continental, reside en la dispersión de los individuos, y consecuentemente la imposibilidad de desarrollar *homing* y cerrar el ciclo vital; en términos de la hipótesis de Sinclair y Iles (1989), producción de una alta proporción de individuos errantes.

Nuestras hipótesis carecen del grado de refinamiento suficiente como para ser enmarcadas en la hipótesis *adopted/migrant* de Mc Quinn (1997), pero al menos en el estado presente no resultan incompatibles con ella. Finalmente, la importancia de la retención larval en el establecimiento de las áreas de reproducción, fue destacada por Bakun y Parrish (1991) como una característica general para peces pelágicos que se reproducen en ecosistemas marinos muy diversos.

La circulación media que hemos supuesto para el estuario (con dirección hacia el océano en el estrato superior de aguas diluidas, y con dirección hacia la cabecera del estuario en el estrato de fondo de agua más salina), es la circulación “clásica” para un estuario con cuña salina y pequeño rango tidal (véase por ejemplo Kjerfve, 1989; Mann y Lazier, 1991). En cuanto al aprovechamiento que las larvas de peces pueden hacer de tal tipo de circulación a los efectos de lograr retención, es una idea desarrollada por los biólogos desde las primeras décadas de este siglo, inicialmente para larvas de invertebrados (véase Norcross y Shaw 1984, para una revisión). Finalmente Weinstein *et al.* (1980) elaboraron un modelo conceptual para las larvas y pequeños juveniles de peces (tallas > 10mm) en un estuario con cuña salina, en el cual hemos enmarcado nuestra propuesta.

4.2.2.4. Evidencia empírica:

-*Brevoortia aurea*, *Micropogonias furnieri* y varias otras especies muestran actividad reproductiva en el estuario del Río de la Plata, en tanto que las mismas especies en la región de Lagoa dos Patos se reproducen en el océano, y utilizan al estuario como área de crianza. Lagoa dos Patos presenta una conexión amplia y permanente con el océano, y un caudal muy variable, que es máximo durante la época reproductiva de las especies.

-Las diferencias en la biología reproductiva entre *B. tyrannus* y *B. patronus* por una parte, y *B. aurea* por otra, son atribuibles a las propiedades dinámicas (retención larval) de sus áreas de desove. En los estuarios de la costa oriental de Estados Unidos los desoves pelágicos son extremadamente raros. Aquí están representados varios de los Géneros que desovan en el Río de la Plata, pero efectúan en esta región desoves marinos, colonizando los estuarios como juveniles (*Brevoortia*; *Micropogonias*; *Paralichthys*; *Cynoscion*).

-La distribución de larvas de peces en el estuario del Río de la Plata y sector marítimo adyacente no está completamente estudiada, pero al menos en el caso de *M. furnieri* sus larvas no han sido detectadas fuera del estuario (Acha *et al.*, en prensa).

-La anchoíta no desova en el estuario, y ello es atribuible a su restringida tolerancia a la baja salinidad. No es una especie estuarina en ningún momento de su ciclo vital, sin embargo las propiedades básicas de sus áreas de reproducción (*sensu* Bakun y Parrish, 1991) son similares a las *B. aurea*.

4.2.3. Hipótesis alternativa:

Adhiriendo al principio del pluralismo teórico, puede concebirse al menos una hipótesis alternativa para el desove de huevos pelágicos en el Río de la Plata:

4.2.3.1. Formulación:

HII': En el estuario del Río de la Plata los huevos pelágicos desovados son exportados y las larvas/juveniles reingresan al sistema desde las aguas de la plataforma continental.

4.2.3.2. Corolarios:

-Es esperable la presencia de pequeñas larvas en la boca del estuario e inmediaciones, y de larvas mayores (y por ende de mayor edad) dentro del estuario.

4.2.3.3. Soporte teórico:

En algunas especies de cangrejos estuariales las larvas son retenidas dentro de los estuarios, y en otras son exportadas a la plataforma continental (Scheltema, 1986; Epifanio, 1988; Anger *et al.*, 1994). En el último caso, el mantenimiento de poblaciones estables de adultos en el ambiente estuarial depende de una reinvasión por larvas del último estadio o juveniles, y han sido presentados algunos modelos conceptuales que intentan explicar tal mecanismo (Epifanio, 1988). La conducta de exportación/reinvasión ha recibido dos tipos de interpretaciones que de todos modos son complementarias: escape del *stress* osmótico en las etapas larvales iniciales, y escape de los predadores estuarinos, principalmente peces zooplanctófagos (Anger *et al.*, 1994). No existen sin embargo reportes acerca de peces

cuyo ciclo vital incluya la exportación y posterior reinvasión de los estuarios tal como en los citados crustáceos.

4.2.3.4.Evidencia empírica:

-Esta hipótesis alternativa no ha recibido convalidación empírica.

5. Epílogo.

La vida tiende a congregarse en las fronteras, en los bordes, en las interfases. Estos lugares representan zonas de tensión, donde están trabajando importantes presiones evolutivas (Margalef, 1968). Los estuarios constituyen una pequeña parte del área, y una aún más pequeña parte del volumen de toda la hidrosfera, sin embargo juegan un papel vital en las historias de vida de muchas poblaciones marinas (Ketchum, 1992). Desde una perspectiva de gran escala los estuarios pueden verse como una interfase entre el océano y las aguas continentales (por ejemplo Ketchum, 1992; Piccolo y Perillo, 1997). Sin embargo, los organismos perciben el ambiente a una escala sensiblemente menor: en el Río de la Plata el ecotono entre el ambiente dulceacuícola y el estuario está representado por el frente salino de fondo, y es en esta especie de *cul-de-sac* donde tienen lugar los desoves.

La cuña salina conforma una frontera tridimensional, que naciendo en el frente salino de fondo se continúa en la haloclina y finaliza en el frente salino de superficie. El vigor de la haloclina va decreciendo desde el río hacia el océano, resultando difícil establecer claramente el límite exterior del estuario. Ello se refleja en la ictiofauna, pues en los estuarios la mayoría de las especies son de acervo marino. Resulta frecuente que muchas especies marinas merodeen en las desembocaduras de los ríos para alimentarse, pero existen muy pocas especies de agua dulce que facultativamente puedan explorar las aguas marinas. Es decir que la penetración de cada bioma por especies pertenecientes al otro, es un fenómeno asimétrico: la fauna de agua dulce se halla confinada detrás de la brusca frontera que representa, en nuestro caso, el frente salino de fondo. De la importancia de este frente en la biología de las especies de agua dulce nada sabemos aún, pero posiblemente este tópico pueda ser señalado como una materia para estudios futuros, destinada a producir avances significativos en el campo de la ecología acuática.

6. Bibliografía.

- Acha, E. M. 1994. Development and occurrence of larvae of the goby, *Gobiosoma parri* (Ginsburg) (Gobiidae), in the estuary of the Río de la Plata, Argentina. - Sci. Mar. 58(4): 337-343.
- Acha, E. M., Mianzan, H. W., Lasta, C. A. y Guerrero, R. A. en prensa. Estuarine spawning of the whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* in the Río de la Plata, Argentina. - Mar. Freshwater Res.
- Ahrenholz, D. W. 1991. Population biology and life history of the North American Menhadens, *Brevoortia* spp. - Mar. Fish. Rev. 53(4): 3-19.
- Angelescu, V. y Anganuzzi, A. 1986. Ecología trófica de la anchoíta (Engraulidae, *Engraulis anchoita*) del Mar Argentino. Parte III: Requerimiento trófico individual en relación con el crecimiento, ciclo sexual y las migraciones estacionales. - Rev. Invest. Des. Pesq. 5: 194-223.
- Anger, K., Spivak, E., Bas, C., Ismael, D. y Luppi, T. 1994. Hatching rhythms and dispersion of decapod crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina. - Helgol. Meeres. 48: 445-466.
- Asmus, M. L. 1997. 3. Coastal Plain and Patos Lagoon. - En: Seeliger, U., Odebrecht, C. y Castello, J. P. (eds.), Subtropical Convergence Environments. The coast and sea in the Southwestern Atlantic. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 9-12.
- Bakun, A. y Parrish, R. H. 1991. Comparative studies of coastal pelagic fish reproductive habitats: the anchovy (*Engraulis anchoita*) of the southwestern Atlantic. - ICES J. Mar. Sci. 48: 343-361.
- Boehlert, G. W. y Mundy, B. C. 1988. Roles of behavioral and physical factors in larval and juveniles fish recruitment to estuarine nursery areas. - Am. Fish. Soc. Sym. 3: 51-67.
- Camina, R. MS. Relevamiento cuali-cuantitativo de ictioplancton de la zona de Bahía Blanca y El Rincón a lo largo del ciclo anual. - Informe de Beca de Iniciación (CONICET).
- Cassia, M. C. y Booman, C. I. 1985. Distribución del ictioplancton en el Mar Argentino en los años 1981-1982. - Physis 43(105): 91-111.

- Castello, J. P. 1986. Distribución, crecimiento y maduración sexual de la corvina juvenil (*Micropogonias furnieri*) en el estuario de la "Lagoa dos Patos", Brasil. - *Physis* 44(106): 21-36.
- Castello, J. P. y Möller, O. O. J. 1978. On the relationship between rainfall and shrimp production in the estuary of the Patos Lagoon (Rio Grande do Sul, Brazil). - *Atlântica* 3: 67-74.
- Christiansen, H. E. y Cousseau, M. B. 1985. Aportes a la determinación de la frecuencia reproductiva de la anchoíta (*Engraulis anchoita*). - *Physis* 43(104): 7-17.
- Ciechowski, J. D. de. 1965. Observaciones sobre la reproducción, desarrollo embrionario y larval de la anchoíta argentina (*Engraulis anchoita*). - *Bol. Inst. Biol. Mar.* 9: 29 pp.
- Ciechowski, J. D. de. 1967. Influence of some environmental factors on the embryonic development of the Argentine anchovy (*Engraulis anchoita*). - *CalCOFI Rep.* 11: 67-71.
- Ciechowski, J. D. de. 1968. Huevos y larvas de tres especies de peces marinos, *Anchoa marinii*, *Brevoortia aurea* y *Prionotus nudigula* de la zona de Mar del Plata. - *Bol. Inst. Biol. Mar.* 17: 28 pp.
- Ciechowski, J. D. de y Sánchez, R. P. 1984. Field estimates of embryonic mortality of South West Atlantic anchovy *Engraulis anchoita*. - *Meeresf.* 30: 172-187.
- Ciechowski, J. D. de, Sánchez, R. P., Lasta, C. A. y Ehrlich, M. D. 1983. Distribución de huevos y larvas de anchoíta (*Engraulis anchoita*) y de merluza (*Merluccius hubbsi*). Evaluación de sus efectivos desovantes y análisis de los métodos empleados. - En: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (ed.), Evaluación de los recursos pesqueros del Mar Argentino durante los años 1978-1979. INIDEP, Mar del Plata, Argentina, pp. 3-37.
- Ciechowski, J. D. de, Sánchez, R. P. y Lasta, C. A. 1986. Evaluación de la biomasa de adultos desovantes, distribución vertical y variación cuantitativa de la intensidad de los desoves de la anchoíta (*Engraulis anchoita*) durante la primavera de 1982. - *Rev. Invest. Des. Pesq.* 5: 30-48.
- Connell, A. D. 1996. Sea fishes spawning pelagic eggs in the St Lucia estuary. - *S. Afr. J. Zool.* 31(1): 37-41.

- Dando, P. R. 1984. Reproduction in estuarine fish. - En: Potts, G. W. y Wootton, R. J. (eds.), *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press, London, pp. 155-170.
- Day Jr., J. W., Hall, C. A. S., Kemp, W. M. y Yáñez-Arancibia, A. (eds.). 1989a. *Estuarine Ecology*. - John Wiley & Sons, New York.
- Day Jr., J. W., Hall, C. A. S., Kemp, W. M., Yáñez-Arancibia, A. y Deegan, L. A. 1989b. Nekton, the free-swimming consumers. - En: Day, J. W., Hall, C. A. S., Kemp, W. M. y Yáñez-Arancibia, A. (eds.), *Estuarine Ecology*. John Wiley & Sons, New York, pp. 377-437.
- De-Vries, M. C., Forward, R. B. y Hettler, W. F. 1995. Behavioral response of larval Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus* (Latrobe) and spot *Leiostomus xanthurus* (Lacépede) to rates of salinity changes. - *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 185: 93-108.
- Dietrich, C. S. J. 1979. Fecundity of the Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*. - *Fish. Bull.* 77(1): 308-311.
- Ekman, V. W. 1905. On the influence of the earth's rotation on ocean currents. - *Ark. Mat. Astron. Fys.* 2(11): 1-55.
- Emmett, R. L., Stone, S. L., Hinton, S. A. y Monaco, M. E. 1991. Distribution and abundance of fishes and invertebrates in west coast estuaries, Volume II: Species life history summaries. - ELMR Rep. N°8. NOAA/NOS Strategic Environmental Assessments Division, Rockville, MD, 329 pp.
- Epifanio, C. E. 1988. Larval transport in coastal crustacea: three case histories. - En: Jansson, B. (ed.), *Coastal-offshore ecosystem interactions. Lectures Notes on Coastal and Estuarine Studies*, Vol. 22. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 291-305.
- Ferraro, S. P. 1980. Daily time of spawning of 12 fishes in the Peconic bay, New York. - *Fish. Bull.* 78(2): 455-464.
- Fitzhugh, G. R. y Hettler, W. F. 1995. Temperature influence on postovulatory follicle degeneration in Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*. - *Fish. Bull.* 93(3): 568-572.
- Garcia, C. A. E. 1997. 4. Environment and biota of the Patos Lagoon Estuary. 4.2. Hydrographic characteristics. - En: Seeliger, U., Odebrecht, C. y Castello, J. P. (eds.), *Subtropical Convergence Environments. The coast and sea in the Southwestern Atlantic*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 18-20.

- Giangiobbe, A. y Sánchez, M. F. 1993. Alimentación de la saraca (*Brevoortia aurea*). - Fren. Mar. 14: 71-80.
- Gould, S. J. 1986. El pulgar del panda (Ensayos sobre evolución). - Hispamérica Ediciones Argentina S.A., Buenos Aires, Argentina.
- Guerrero, R. A. y Piola, A. R. 1997. Masas de agua en la plataforma continental. - In: Boschi, E. E. (ed.), El Mar Argentino y sus recursos pesqueros, Vol. 1: Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina, pp. 107-118.
- Guerrero, R. A., Acha, E. M., Framiñan, M. B. y Lasta, C. A. 1997a. Physical oceanography of the Río de la Plata Estuary, Argentina. - Cont. Shelf Res. 17(7): 727-742.
- Guerrero, R. A., Lasta, C. A., Acha, E. M., Mianzan, H. W. y Framiñan, M. B. 1997b. Atlas Hidrográfico del Río de la Plata. - Comisión Administradora del Río de la Plata- Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero., Buenos Aires- Montevideo.
- Haedrich, R. L. 1992. Estuarine fishes. - En: Ketchum, B. H. (ed.), Ecosystems of the world. Estuaries and enclosed seas, Vol. 26. Elsevier, Amsterdam, pp. 185-207. (N)
- Hansen, J. E. 1994. Diferencias entre parámetros vitales de las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoíta argentina. - Rev. Invest. Des. Pesq. 9: 11-24.
- Hansen, J. E. y Madirolas, A. 1996. Distribución, evaluación acústica y estructura poblacional de la anchoíta, resultados de las campañas del año 1993. - Rev. Invest. Des. Pesq. 10: 5-21.
- Hansen, J. E., Madirolas, A. y Perrotta, R. G. 1996. Evaluación del efectivo bonaerense de anchoíta (*Engraulis anchoita*) entre las latitudes de 34° y 38°S en el otoño de 1994. - INIDEP Inf. Téc. 8: 45.
- Hempel, G. 1979. Early life history of marine fish. The egg stage. - Washington Sea Grant, Washington.
- Higham, J. y Nicholson, W. R. 1964. Sexual maturation and spawning of Atlantic menhaden. - Fish. Bull. 63(2): 255-271.
- Hubold, G. y Ehrlich, M. D. 1981. Distribution of eggs and larvae of five clupeoid fish species in the Southwest Atlantic between 25°S and 40°S. - Meeresf. 29: 17-29.

- Jennings, S. 1997. Aquatic life cycle strategies: survival in a variable environment. - TREE 12(10): 384-385.
- Judy, M. H. y Lewis, R. M. 1983. Distribution of eggs and larvae of Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*, along the Atlantic coast of the United States. - NOAA Technical Report, NMFS SSRF-774, 23 pp.
- June, F. C. y Carlson, F. T. 1971. Food of young Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*, in relation to metamorphosis. - Fish. Bull. 68: 493-512.
- Jury, S. H., Field, J. D., Stone, S. L., Nelson, D. M. y Monaco, M. E. 1994. Distribution and abundance of fishes and invertebrates in North Atlantic Estuaries. - ELMR Rep. n°13. NOAA/NOS Strategic Environmental Assessments Division, Silver Spring, MD. 221 pp.
- Ketchum, B. H. 1992. Estuarine characteristics. - En: Ketchum, B. H. (ed.), Ecosystems of the world. Estuaries and enclosed seas, Vol. 26. Elsevier, Amsterdam, pp. 1-14.
- Kjerfve, B. 1989. Estuarine geomorphology and physical oceanography. - En: Day, J. W., Hall, C. A. S., Kemp, W. M. y Yáñez-Arancibia, A. (eds.), Estuarine Ecology. John Wiley & Sons, New York, pp. 47-78.
- Lasta, C. A. 1995. La Bahía Samborombón: zona de desove y cría de peces. - Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Laurenson, L. J. B., Neira, F. J. y Potter, I. C. 1993. Reproductive biology and larval morphology of the marine plotosid *Cnidoglanis macrocephalus* (Teleostei) in a seasonally closed Australian estuary. - Hydrobiologia 268: 179-192.
- Lawler, J. P., Weinstein, M. P., Chen, W. Y. y Englert, T. L. 1988. Modelling of physical and behavioral mechanisms influencing recruitment of Spot and Atlantic Croaker to the cape Fear estuary. - Am. Fish. Soc. Sym. 3: 115-131.
- Lewis, R. M. y Roithmayr, C. M. 1980. Spawning and sexual maturity of Gulf menhaden, *Brevoortia patronus*. - Fish. Bull. 78(4): 947-951.
- Lewis, R. M., Ahrenholz, D. W. y Epperly, S. P. 1987. Fecundity of Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*. - Estuaries 10(4): 347-350.

- López-Cazorla, A. 1985. Edad, crecimiento y comportamiento migratorio de *Brevoortia aurea* (Agassiz, 1829) (Osteichthyes, Clupeidae) de Bahía Blanca (Argentina). - Inv. Pesq. 49(2): 297-313.
- Louge, E. B. y Christiansen, H. E. 1992. Fecundidad de la anchoíta *Engraulis anchoita* Hubbs & Marini 1935, proveniente de la pesca costera marplatense en octubre de 1987. - Biol. Pesq. 21: 55-59.
- Macchi, G. J. y Acha, E. M. 1998. Aspectos reproductivos de las principales especies de peces muestreadas durante la campaña costera H-13/94. - INIDEP Inf. Téc. 21: 67-89.
- Macchi, G. J. y Christiansen, H. E. 1996. Análisis temporal del proceso de maduración y determinación de la incidencia de atresias en la corvina rubia (*Micropogonias furnieri*). - Fren. Mar. 16: 93-101.
- Madirolas, A., Acha, E. M., Guerrero, R. A. y Lasta, C. A. 1997. Sources of scattering near an estuarine frontal system. - Sci. Mar. 61(4): 431-438.
- Mann, K. H. y Lazier, J. R. N. 1991. Dynamics of Marine Ecosystems. Biological-physical interactions in the oceans. - Blackell Science Publications, Boston.
- Margalef, R. 1968. Perspectives in Ecological Theory. - The University of Chicago Press, Chicago.
- Mc Quinn, I. H. 1997. Metapopulations and the Atlantic herring. - Rev. Fish Biol. Fish. 7: 297-329.
- Muelbert, J. H. y Weiss, G. 1991. Abundance and distribution of fish larvae in the channel area of the Patos Lagoon estuary, Brazil. - NOAA Tech. Rep. NMFS 95: 43-54.
- Nelson, D. M., Monaco, M. E., Irlandi, E. A., Settle, L. R. y Coston-Clements, L. 1991. Distribution and abundance of fishes and invertebrates in Southeast Estuaries. - ELMR Rep. n°9. NOAA/NOS Strategic Environmental Assessments Division, Silver Spring, MD. 167 pp.
- Nelson, D. M., Monaco, M. E., Williams, C. D., Czapla, T. E., Pattillo, M. E., Coston-Clements, L., Settle, L. R. e Irlandi, E. A. 1992. Distribution and abundance of fishes and invertebrates in Gulf of Mexico Estuaries. Volume I: Data summaries. - ELMR Rep. n°10. NOAA/NOS Strategic Environmental Assessment Division, Rockville, MD. 273 pp.

- Nelson, W. R., Ingham, M. C. y Schaaf, W. E. 1977. Larval transport and year-class strength of Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*. - Fish. Bull. 75(1): 23-41.
- Norcross, B. L. y Shaw, R. F. 1984. Oceanic and estuarine transport of fish eggs and larvae: a review. - Trans. Am. Fish. Soc. 113: 153-165.
- Pájaro, M. 1998. El canibalismo como mecanismo denso-dependiente de mortalidad natural en la anchoíta argentina (*Engraulis anchoita*). Su relación con las estrategias reproductivas de la especie. - Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina.
- Pájaro, M., Macchi, G. J. y Sánchez, R. P. 1997. Fecundidad y frecuencia reproductiva de las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoíta argentina (*Engraulis anchoita*). - Rev. Invest. Des. Pesq. 11: 19-38.
- Patillo, M. E., Czapla, T. E., Nelson, D. M. y Monaco, M. E. 1997. Distribution and abundance of fishes and invertebrates in Gulf of Mexico estuaries. Volume II: Species life history summaries. - ELMR Rep. n°11. NOAA/NOS Strategic Environmental Assessments Division, Silver Spring, MD. 377 pp.
- Pianka, E. R. 1982. Ecología Evolutiva. - Ediciones Omega S.A., Barcelona, España.
- Piccolo, M. C. y Perillo, G. M. E. 1997. Geomorfología e hidrografía de los estuarios. - En: Boschi, E. E. (ed.), El Mar Argentino y sus recursos pesqueros, Vol. 1: Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina, pp. 133-161.
- Podestá, G. P. 1997. Utilización de datos satelitarios en investigaciones oceanográficas y pesqueras en el océano Atlántico Sudoccidental. - En: Boschi, E. E. (ed.), El Mar Argentino y sus recursos pesqueros, Vol. Tomo 1: Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina, pp. 195-222.
- Potter, I. C., Beckley, L. E., Whitfield, A. K. y Lenanton, C. J. 1990. Comparisons between the roles played by estuaries in the life cycles of fishes in temperate Western Australia and Southern Africa. - Env. Biol. Fish. 28: 143-178.

- Potter, I. C., Hyndes, G. A. y Baronie, F. M. 1993. The fish fauna of a seasonally closed Australian estuary. Is the prevalence of estuarine-spawning species high? - *Mar. Biol.* 116: 19-30.
- Potter, I. C., Neira, F. J., Wise, B. S. y Wallace, J. H. 1994. Reproductive biology and larval development of the terapontid *Amniataba caudavittata*, including comparisons with the reproductive strategies of other estuarine teleosts in temperate Western Australia. - *J. Fish. Biol.* 45: 57-74.
- Powell, A. B. 1994. Life history traits of two allopatric Clupeids, Atlantic Menhaden and Gulf Menhaden, and the effects of harvesting on these traits. - *N. Am. J. Fish. Man.* 14: 53-64.
- Sánchez, R. P. 1989. Annex V. Synopsis on the reproductive biology and early life history of *Engraulis anchoita*, and related environmental conditions in Argentine waters. - En: Second IOC Workshop on Sardine/Anchovy Recruitment Project (SARP) in the Southwest Atlantic. Workshop Report N°65. Montevideo, Uruguay, 21-23 Agosto de 1989.
- Sánchez, R. P. y Ciechomski, J. D. de. 1995. Spawning and nursery grounds of pelagic fish species in the sea-shelf off Argentina and adjacent areas. - *Sci. Mar.* 59(3-4): 455-478.
- Schaefer, K. M. 1996. Spawning time, frequency, and batch fecundity of yellowfin tuna, *Thunnus albacores*, near Clipperton Atoll in the eastern Pacific Ocean. - *Fish. Bull.* 94(1): 98-113.
- Scheltema, R. S. 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems. - *Bull. Mar. Sci.* 39(2): 290-322.
- Shaw, R. F., Cowan Jr, J. H. y Tillman, T. L. 1985. Distribution and density of *Brevoortia patronus* (gulf menhaden) eggs and larvae in the continental shelf waters of western Louisiana. - *Bull. Mar. Sci.* 36(1): 96-103.
- Simpson, G. G. 1977. El sentido de la evolución. - EUDEBA, Buenos Aires.
- Sinclair, M. 1988. Marine populations. An essay on population regulation and speciation. - University of Washington Press, .
- Sinclair, M. y Iles, T. D. 1989. Population regulation and speciation in the oceans. - *J. Cons. int. Explor. Mer.* 45: 165-175.

- Sinclair, M. y Tremblay, M. J. 1984. Timing of spawning of Atlantic Herring (*Clupea harengus*) populations and the match-mismatch theory. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1055-1065.
- Sinque, C. y Muelbert, J. H. 1997. 4 Environment and Biota of the Patos Lagoon Estuary 4.12 Ichthyoplankton. - En: Seeliger, U., Odebrecht, C. y Castello, J. P. (eds.), Subtropical Convergence Environments. The coast and sea in the Southwestern Atlantic. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 51-56.
- Smith, J. W. 1991. The Atlantic and Gulf menhaden purse seine fisheries: origins, harvesting technologies, biostatistical monitoring, recent trends in fisheries statistics, and forecasting. - Mar. Fish. Rev. 53(4): 28-41.
- Sogard, S. M., Hoss, D. E. y Govoni, J. J. 1987. Density and depth distribution of larval Gulf menhaden, *Brevoortia patronus*, Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*, and spot, *Leiostomus xanthurus*, in the northern Gulf of Mexico. - Fish. Bull. 85(3): 601-609.
- Vaughan, D. S. 1991. Menhaden: the resource, the industry, and a management history. Preface. - Mar. Fish. Rev. 53(4): 1-2.
- Vieira, J. P. y Castello, J. P. 1997. 4.Environment and biota of the Patos Lagoon Estuary. 4.13.Fish fauna. - En: Seeliger, U., Odebrecht, C. y Castello, J. P. (eds.), Subtropical Convergence Environments. The coast and sea in the Southwestern Atlantic. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 56-61.
- Weinstein, M. P., Weiss, S. L., Hodson, R. G. y Gerry, L. R. 1980. Retention of three taxa of postlarval fishes in an intensively flushed tidal estuary, Cape Fear River, North Carolina. - Fish. Bull. 78: 419-436.
- Weiss, G. 1981. Ictioplancton del estuario de Lagoa dos Patos, Brasil. - Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina.
- Weiss, G. y Krug, L. C. 1977. Características do desenvolvimento e metamorfose de *Lycengraulis olidus* (Engraulidae) e *Brevoortia pectinata* (Clupeidae) no estuário da Lagoa dos Patos, Brasil. - Atlântica 2(1): 83-117.
- Weiss, G., Souza, J. A. y Santos, A. 1976. Contribuição ao conhecimento do ictioplancton marinho da plataforma sul do Brasil. - Atlântica 1(1/2): 7-78.

7. Tablas.

Parámetros-Características	<i>Engraulis anchoita</i>	<i>Brevoortia aurea</i>
Longitud Total (valor medio y L_{∞})	14.8 cm ⁽¹⁾ (17.1 a 18.6 cm ⁽²⁾)	35 cm (39.2 cm ⁽¹¹⁾)
Peso Total (valor medio)	23.4 g ⁽¹⁾	600 g
Época intensiva de reproducción	Octubre-Diciembre ^(3; 4)	Septiembre-Diciembre
Fecundidad parcial	13 675 ovocitos ⁽¹⁾	50 450 - 58 618
Fecundidad relativa	574 ovocitos por gramo ⁽¹⁾	107-149 ovocitos por gramo
Índice Gonadosomático Máximo	13.85% ± 3.67 d.s.	14.99% ± 2.85 d.s.
Carácter del desove	Desovante múltiple ^(5; 6)	Desovante múltiple
Frecuencia reproductiva	7.9 días ⁽¹⁾	8 días
Hora del desove	20.00-24.00 hs ⁽⁷⁾	15.00-18.00 hs
Volumen del huevo	0.308-0.392 mm ³ ⁽⁸⁾	1.53-2.57 mm ³
Peso seco del huevo	25 μg ⁽¹³⁾	30.73-40.84 μg
Peso seco huevos/gramo de pez ^(*)	0.0143 g mm ³ g ⁻¹	0.0033-0.0061 mm ³ g ⁻¹
Talla a la eclosión	2.7-3.1 mm ⁽⁹⁾	3.5 mm ⁽¹²⁾
Tiempo hasta la eclosión	69-72 hs (14-15°C) ⁽⁹⁾	86-88 hs (13-14°C) ⁽¹²⁾
Cociente Operacional de Sexos	42.87% ^(#)	54.6%
Canibalismo	SI ⁽¹⁰⁾	SI

^(*) Expresa el peso seco de huevos producido por unidad de peso libre de ovarios de la hembra (Fecundidad relativa x peso seco del huevo).

^(#) Esta cifra no difiere significativamente del valor 50% ($\chi^2 = 0.36 < \chi^2_{(0.5;1)} = 0.45$). Esta estimación fue realizada sobre datos gentilmente cedidos por el Dr. J. Hansen.

Tabla 1: Comparación de algunas características y parámetros reproductivos de E. anchoita y B. aurea. Los superíndices indican la fuente bibliográfica: ¹Pájaro et al. (1997); ²Hansen (1994); ³Sánchez y Ciechomski (1995); ⁴Ciechomski et al. (1986); ⁵Christiansen y Cousseau (1985); ⁶Louge y Christiansen (1992); ⁷Ciechomski (1965); ⁸Ciechomski et al. (1983); ⁹Ciechomski (1965); ¹⁰Pájaro (1998); ¹¹ López-Cazorla (1985); ¹²Ciechomski (1968); ¹³Angelescu y Anganuzzi (1986).

<i>Región de los E.E. U.U.</i>	N _E	N _T	REPRODUCCIÓN ESTUARINA				
			B	V	P _O	P _E	P _M
Costa del Pacífico ¹	32	33	6 (18%)	1 (3%)	0	3 (9%)	1 (3%)
Costa del Atlántico (norte) ²	17	43	8 (19%)	0	2 (5%)	1 (2%)	2 (5%)
Costa del Atlántico (sudeste) ³	20	30	3 (10%)	0	0	1 (3%)	2 (7%)
Golfo de Méjico ^{4;5}	31	30	4 (13%)	0	1 (3%)	3 (10%)	2 (7%)
Promedios	---	---	15.5%	0.7%	2.2%	5.9%	5.1%
Total	100	---	---	---	---	---	---

Tabla 2: Reproducción de peces en relación con los estuarios de América del Norte.

Fuentes bibliográficas: ¹Emmet et al., 1991; ²Jury et al., 1994; ³Nelson et al., 1991;

⁴Nelson et al., 1992; ⁵Pattillo et al., 1997. N_E= número de estuarios considerados; N_T=

número de especies de teleósteos considerados; B= número de desovantes de huevos

bentónicos; V= número de peces vivíparos; P_O= número de peces portadores de la cría;

P_E= número de desovantes de huevos pelágicos; P_M= número de desovantes de huevos

pelágicos en la zona marina adyacente y en el estuario.

8.Figuras.

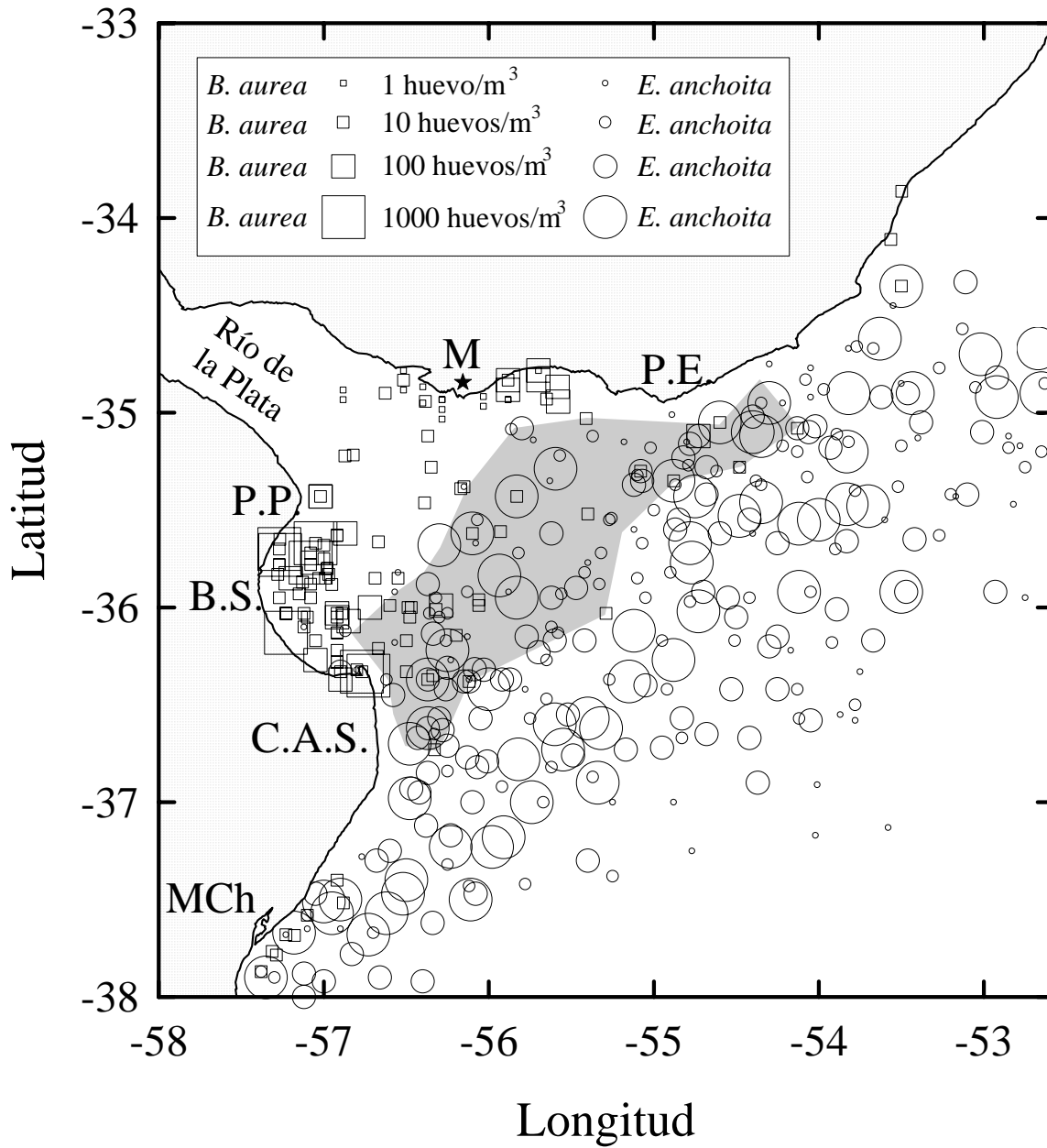


Figura 5.1: Distribución de huevos de *B. aurea* y de *E. anchoita* en la región de estudio. La zona sombreada ilustra la transición entre ambas zonas de desove (la distribución de huevos de anchoíta está tomada, con modificaciones, de Sánchez y Ciechomski, 1995).

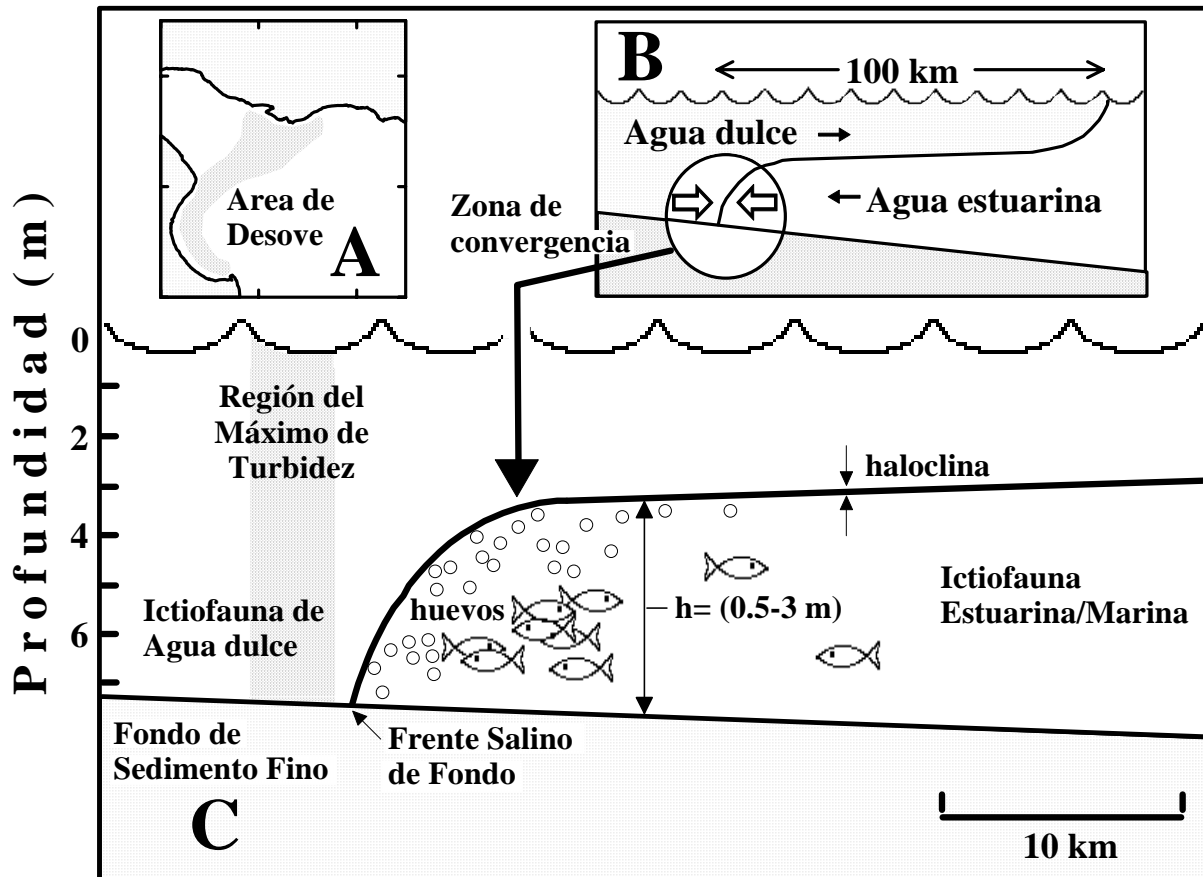


Figura 5.2: Diagrama conceptual del área de desove *B. aurea* y de *M. furnieri* en el estuario del Río de la Plata. a: vista horizontal. b: sección mostrando la localización del área de puesta en la cuña salina. c: porción aumentada de la máxima penetración río arriba de la cuña salina, mostrando el sitio del desove, la localización de los huevos en la columna de agua y varias características biológicas y oceanográficas importantes. En b y en c la escala vertical está muy exagerada (tomado con modificaciones de Acha et al. MS).

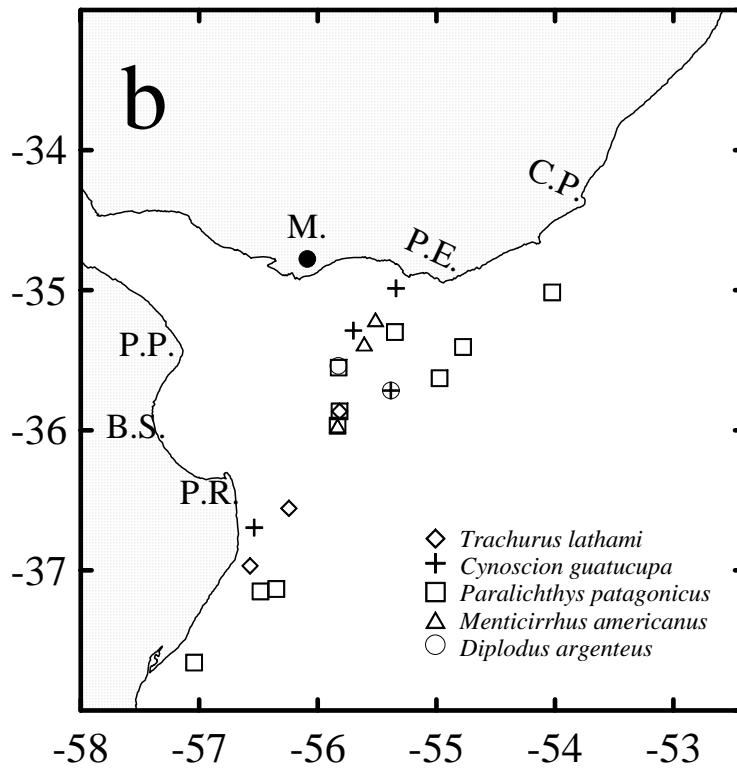
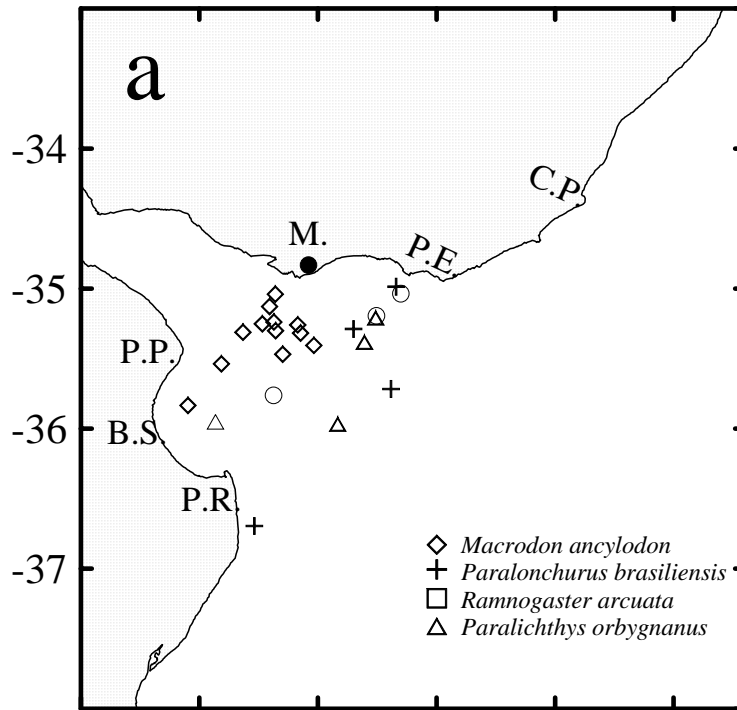


Figura 5.3: Presencia de hembras de varias especies, con ovocitos hidratados. **a:** especies que se reproducen en el interior del estuario y **b:** especies que se reproducen en la zona externa del estuario y área costera adyacente. Datos recopilados de varias campañas efectuadas en diferentes épocas del año.

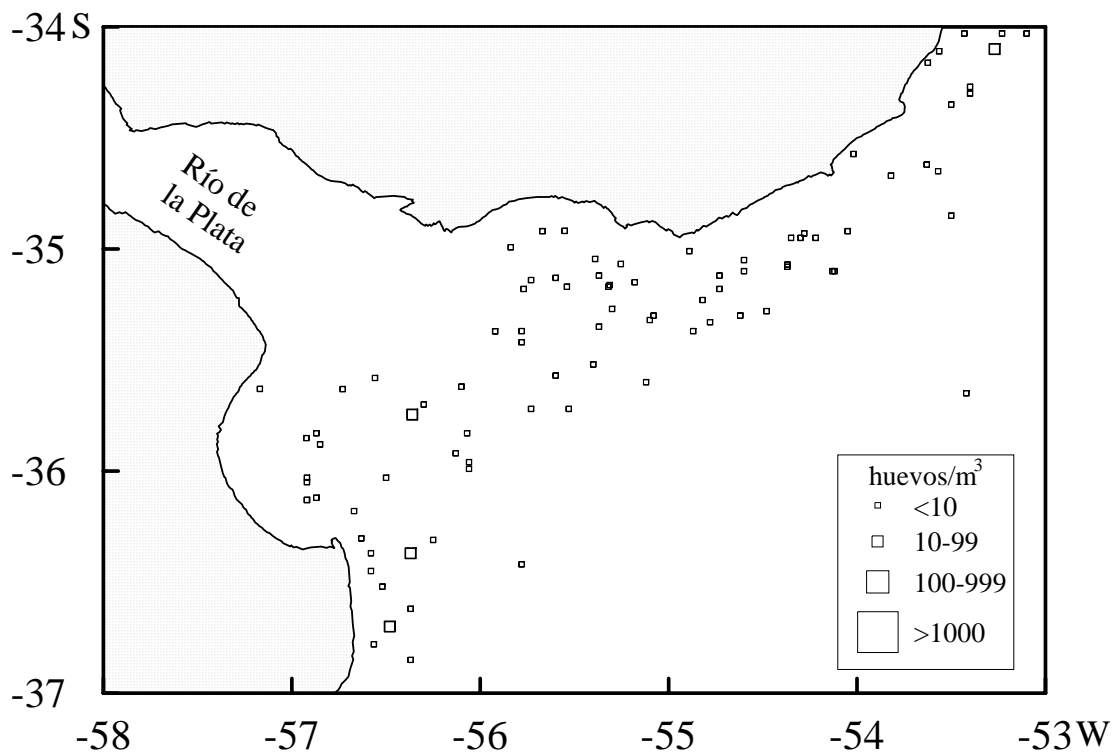


Figura 5.4: Distribución de huevos de *Anchoa marinii* en el estuario del Río de la Plata.

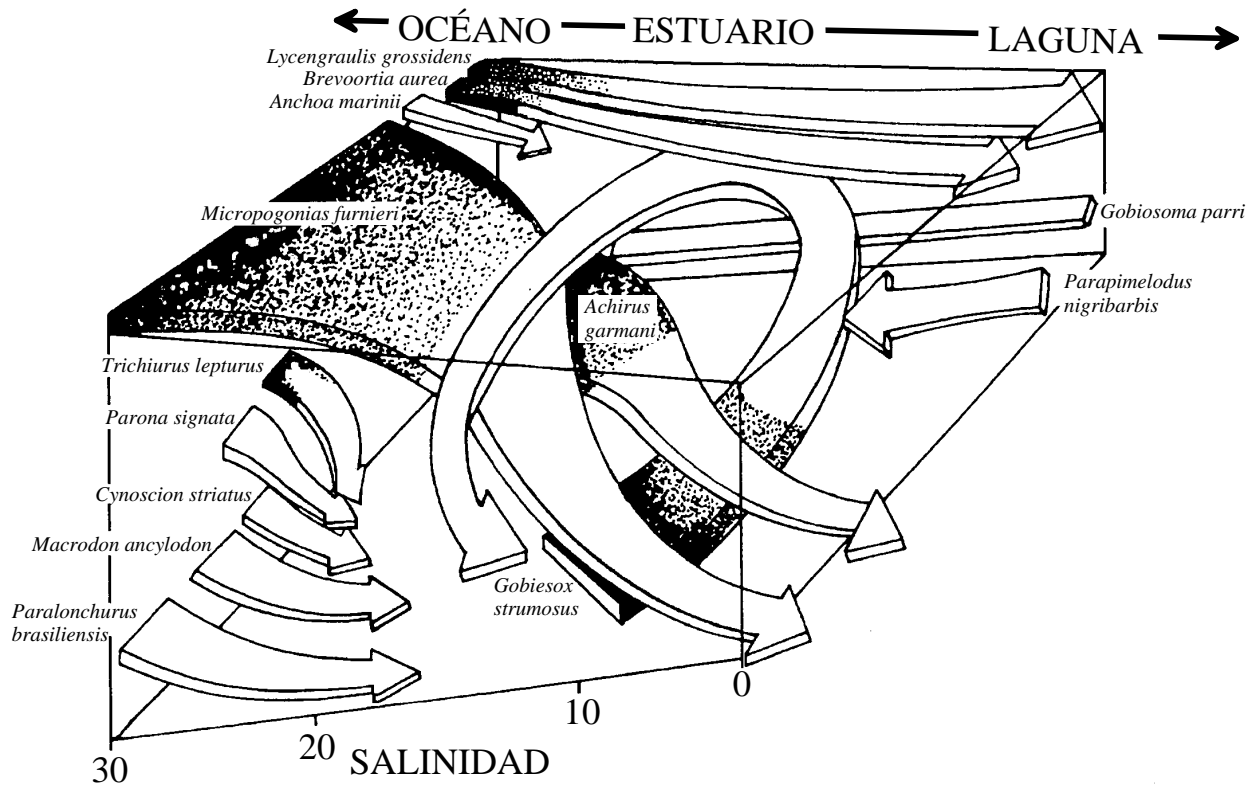


Figura 5.5: Modelo general que resume la localización de los estadios ontogenéticos iniciales de las principales especies de peces en la Lagoa dos Patos (tomado con modificaciones de Weiss, 1981).