

Sobre la estructura poblacional de la merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) en aguas del extremo sur americano y su implicancia en la explotación y el manejo de las pesquerías

Wöhler Otto C., Martínez Patricia A., Troccoli Gonzalo H., Di Marco Emiliano J.

Cita sugerida

Wöhler OC, Martínez PA, Troccoli GH, Di Marco EJ. 2023. Sobre la estructura poblacional de la merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) en aguas del extremo sur americano y su implicancia en la explotación y el manejo de las pesquerías. Inf. Invest. INIDEP 102/2023. 54p.



Sobre la estructura poblacional de la merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) en aguas del extremo sur americano y su implicancia en la explotación y el manejo de las pesquerías

Otto C. Wöhler, Patricia A. Martínez, Gonzalo H. Troccoli, Emiliano J. Di Marco

Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP). Paseo V. Ocampo N° 1. Mar del Plata. República Argentina

RESUMEN

Con el objeto de avanzar en una posible diferenciación de *stocks* de la merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) presente en aguas sudamericanas y aportar a uno de los supuestos básicos para el correcto manejo de las distintas pesquerías, se examina la información histórica y los estudios recientes en la materia. Se analizan así los resultados de estudios genéticos, de microquímica y morfometría de los otolitos, de fauna parasitaria, de los programas de marcado y recaptura, del conocimiento existente acerca de las características de la reproducción de la especie y aspectos de la circulación oceánica y su posible relación con la dispersión de los productos de la reproducción y el reclutamiento. La marcada afinidad de la especie por sus sitios de residencia, corroborada mediante distintos estudios de marcado y recaptura llevados a cabo en diferentes regiones australes de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico, indican la falta de intercambio significativo de los peces entre los actuales caladeros alrededor del cono sur americano. La existencia de evidencia concreta que respalda cierto aislamiento, como la variabilidad en isótopos estables y elementos traza y menores en los otolitos así como su morfología, la existencia de zonas de reproducción en distintas regiones a lo largo del borde de plataforma y talud donde se distribuye la especie, la localización de áreas de cría asociadas a cada una de ellas y diferencias en la fauna parasitaria, llevan a considerar desde el punto de vista pesquero, puede ser correcto suponer la existencia de distintos *stocks* de la especie estructurados a lo largo de la plataforma y talud alrededor del cono sur americano, con un intercambio poco significativo de los peces entre los actuales caladeros. Bajo este supuesto, las distintas pesquerías que se desarrollan en el área, podrían ser consideradas como unidades de explotación independientes.

Palabras Clave

Merluza negra, estructura poblacional, identificación de *stocks*.



INTRODUCCIÓN

La merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) es un recurso con un alto valor en los mercados por la calidad de su carne. Desde el punto de vista de la explotación comercial, es la especie íctica más importante de las regiones australes de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico. Las pesquerías de arrastre y palangre comenzaron a mediados de la década de 1980, produciéndose una rápida expansión de la pesca ilegal en la década de los 90 (Agnew y Kirkwood 2005), lo que disminuyó drásticamente por los controles a la captura y a la comercialización impuestos por la Comisión para la Conservación de los Recursos Vivos Antárticos, CCRVMA (Agnew 2000). Actualmente, las pesquerías de merluza negra en el hemisferio sur se encuentran altamente reguladas y han avanzado hacia una gestión en base a estrictos criterios de sustentabilidad. Sin embargo, es necesario hacer notar que es una especie muy vulnerable a la extracción pesquera excesiva, debido a su tamaño, longevidad, relativamente baja fecundidad y aparición tardía de madurez reproductiva (Wöhler y Martínez 2002; Bialek 2003; Canales-Aguirre et al. 2018).

Actualmente, en aguas próximas al extremo sur americano existen cuatro pesquerías de esta especie. La primera de ellas se desarrolla alrededor de las Islas Georgias del Sur y los Islotes Aurora (Rocas Cormorán y Negra), y es administrada por la CCRVMA. Las otras tres ocurren en la plataforma continental de América del Sur, en aguas argentinas y chilenas, siendo dos de ellas administradas por estos países, mientras que la tercera es administrada por Gran Bretaña alrededor de las Islas Malvinas. Aunque se trata de gestiones independientes, tanto las evaluaciones de la abundancia como la asignación de capturas anuales se realizan sin una clara diferenciación de los *stocks* sujetos a explotación, y por lo tanto, una de las premisas básicas para el manejo de las pesquerías permanece aún incierta. Mientras que la pesquería que se desarrolla alrededor de las Islas Malvinas considera la existencia de un *stock* individual en el área, y es gestionada bajo ese supuesto, habiendo alcanzado en el año 2012 los estándares de certificación de sustentabilidad del Marine Stewardship Council, MSC (Payne et al. 2005; Winter 2017; Farrugia y Winter 2018; Skeljo y Winter 2020), la que es administrada por Argentina considera a todos los peces presentes en la plataforma continental patagónica en el Atlántico, incluyendo a las Islas Malvinas, como una unidad. Esto lleva a que las evaluaciones de la abundancia y la asignación de las capturas a la flota argentina se realicen bajo ese supuesto, sin considerar las capturas que ocurren en el archipiélago, lo que atenta contra la sustentabilidad del efectivo (Wöhler et al. 2004; Wöhler y Martínez 2005; Martínez y Wöhler 2006; 2007; 2008; 2010; 2011; 2012; 2013; Martínez et al. 2016; Di Marco et al. 2017; 2018; 2019; 2020). Por otra parte, la administración pesquera chilena considera que existe un solo *stock* distribuido en la plataforma argentina (en el área de acción de la flota argentina) y en el pacífico chileno, por lo que las evaluaciones se llevan a cabo bajo ese supuesto, pero la totalidad de las capturas se asignan a la flota chilena (Tascheri y Canales 2016; Tascheri 2017; 2018; 2019, 2020). Esto provoca una preocupante situación acerca de la sustentabilidad del recurso en aguas de la plataforma continental alrededor de Sudamérica, que ya ha sido advertida en distintas oportunidades a la Administración Pesquera argentina (Martínez et al. 2019) y chilena (CM BAC 2019).

Con el objeto de dilucidar aspectos relativos a la diferenciación de los *stocks* de merluza negra presentes en el área, en este trabajo se analiza la evidencia científica disponible acerca de la estructura poblacional de la especie en aguas de Sudamérica. Se plantea un nuevo esquema que incluye la identificación de distintos *stocks* y se realizan algunas recomendaciones para facilitar la gestión de las pesquerías en un marco de sustentabilidad.

MATERIAL Y MÉTODOS



El análisis realizado se basa en diferentes fuentes bibliográficas que aportan información y distintos puntos de vista sobre la problemática de la diferenciación de *stocks* de merluza negra en algunos sectores de su amplia área de distribución, con énfasis en aquellos relativos al cono sur americano. Muchos de estos trabajos presentan cierta antigüedad, mientras que otros han aportado recientemente valiosa información al respecto. En virtud de la exhaustiva recopilación de información realizada se plantean algunas hipótesis propias, y en función de ellas, se hacen ciertas recomendaciones para contribuir a una correcta administración de la pesquería argentina, basadas en el establecimiento de distintos *stocks* y unidades de manejo. Para la nomenclatura de los distintos accidentes geográficos se siguió el criterio de Aceñolaza (2020).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Aspectos de la biología y ecología de la merluza negra

La merluza negra (*Dissostichus eleginoides* Smith 1888) es un pez de la familia nototheniidae, característica de aguas antárticas y subantárticas. El género *Dissostichus* solo tiene dos especies reconocidas, *D. mawsoni* o merluza negra antártica (Antartic toothfish) y *D. eleginoides* o merluza negra patagónica (Patagonian toothfish). La primera de ellas se distribuye en aguas antárticas, mientras que *D. eleginoides* alcanza menores latitudes. Recientemente se propuso la existencia de una tercer especie, *D. australis* (Arkhipkin et al. 2022), supuestamente localizada en el área de las Islas Georgias del Sur. Aunque el rango de distribución de *D. mawsoni* y *D. eleginoides* suele superponerse parcialmente, la temperatura del agua parece ser un factor clave para limitar la distribución de ambas especies. Al contrario de lo que ocurre con su hermana antártica, *D. eleginoides* carece de glicoproteínas que evitan el congelamiento de los tejidos corporales, lo que limita su distribución en aguas de menos de 1,4 °C (Collins et al. 2010).

Aunque es considerada una especie de lento crecimiento, *D. eleginoides* presenta un rápido incremento de la longitud total de los pequeños juveniles, de hasta 12 cm en el primer año de vida (Belchier y Collins 2008), pero que luego a partir de los 4 a 8 años se ralentiza marcadamente, probablemente en función de un cambio en la alimentación y en el hábitat (Collins et al. 2010). Puede vivir más de 50 años (Horn 2002; Belchier 2004), y superar los 2 metros de longitud total y 100 kilogramos de peso, demorándose entre 8 y 12 años para alcanzar su madurez sexual (Belchier y Collins 2008; Arana 2009; Collins et al. 2010; Ruocco et al. 2019). Es una especie de hábitos demersales, que habita principalmente profundidades comprendidas entre los 80 y los 2.500 m. Los adultos se encuentran a mayores profundidades, mientras que los juveniles habitan aguas más someras.

La distribución geográfica de la merluza negra se caracteriza por ser endémica del hemisferio sur, en las aguas de origen antártico y subantártico presentes en las regiones más australes de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico, rodeando el continente Antártico, por lo general, al sur del Frente Polar, aunque en ciertas locaciones se encuentra al norte de dicha estructura hidrográfica (Figura 1). De esta forma, también está presente en las aguas que rodean al cono sur americano desde Ecuador, en el océano Pacífico, hasta Argentina y Uruguay, en el Atlántico, al menos hasta los 35°S (Cousseau y Perrota 1998), aunque existen reportes de su presencia en aguas profundas de Ecuador (Méndez Gudiño (2018) y de Brasil, lo que ampliaría aún más hacia el norte su distribución en ambos océanos. En las regiones australes de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico, se localiza en áreas discretas correspondientes a las plataformas insulares y taludes de las Islas Georgias del Sur, Islotes Aurora, Islas Sandwich del Sur, Orcadas del Sur, Crozet, Kerguelen, Heard, McDonald, Macquarie y Príncipe Eduardo, bancos como Banzare, Ob y Lena y distintas regiones del Mar de Ross (Collins et al. 2010). Su distribución latitudinal es muy amplia, abarca aguas profundas desde 1°S (Ecuador) hasta los 75°S (Mar de



Ross). Cabe destacar que un único ejemplar de *D. eleginoides* fue capturado en el hemisferio norte, frente a las costas de Groenlandia (Møller et al. 2003), aunque se trata de un registro puntual, desconociéndose si existe una población residente en dicha área.

D. eleginoides ha sido considerada como una especie muy poco migratoria, dado que muestra una fuerte fidelidad a sus sitios de residencia (Brown 2011). Aunque puede desplazarse grandes distancias, esto no constituye un comportamiento frecuente y mucho menos regular, sino que, por el contrario, parece ser bastante excepcional (Williams et al. 2002; Marlow et al. 2003; Welsford et al. 2011; Martínez et al. 2014; Waessle y Martínez, 2018; Burch et al. 2019; Lee et al. 2022; Troccoli et al., 2023), al igual que *D. mawsoni* (Grilly et al. 2022). Se reproduce durante el invierno en aguas próximas al borde de plataforma y talud (Laptikhovsky et al. 2006; Pájaro et al. 2009; Collins et al. 2010), y posee una baja fecundidad en relación con su peso corporal (Young et al. 1995; 1999). La primer madurez sexual ($E_{50\%}$) se produce cuando los peces alcanzan entre 8 y 12 años de edad, aunque varía en distintos sectores de su distribución (Collins et al. 2010). Se ha reportado que no todos los peces adultos se reproducen todos los años, lo cual estaría relacionado con condiciones ambientales y fisiológicas adversas (Brown 2011; Boucher 2018). Los huevos y larvas son pelágicos, localizándose en la columna de agua durante un período bastante prolongado (Evseenko et al. 1995; North 2002; Collins et al. 2010). Una vez eclosionadas, las larvas tienden a encontrarse en zonas más cercanas a las costas, producto de un transporte pasivo o activo hacia aguas de menores profundidades (Evseenko et al. 1995; North 2002; Canales-Aguirre et al. 2018; Harte 2020). Dada su extensa vida pelágica se ha indicado que huevos y larvas pueden ser transportados por las corrientes a grandes distancias de las zonas de puesta (Ashford et al. 2012; Harte 2020; Lee et al. 2021), favoreciendo la dispersión de los individuos y la mezcla entre poblaciones. Sin embargo, los juveniles se localizan principalmente en áreas cercanas a los sitios donde ocurre la reproducción, a menores profundidades, y a medida que crecen, durante los próximos 6 a 7 años, se van reclutando al *stock* adulto movilizándose hacia mayores profundidades (Wöhler et al. 2001; Collins et al. 2010). Lee et al. (2021) han mencionado que en el ecosistema de la plataforma continental alrededor de las Islas Malvinas, *D. eleginoides* realiza una migración ontogenética temprana desde áreas de desove ubicadas al sur de Chile y en el Banco Burdwood, postulando que los patrones de distribución espacial durante las migraciones ontogenéticas después del asentamiento son progresivos, caracterizados por puntos de alta concentración de juveniles asociados a determinados parámetros ambientales y a la abundancia de competidores como *Champscephalus esox* y de presas como *Patagonotothen ramsayi*. Los cambios ontogenéticos observados en la distribución batimétrica de juveniles y adultos tienen su correlato en cambios en la alimentación. La especie es carnívora y constituye un predador activo. Los juveniles son primariamente ictiófagos y secundariamente se alimentan de cefalópodos (García de la Rosa et al. 1997; Arkhipkin et al. 2003; Barrera Oro et al. 2005; Collins et al. 2007; Troccoli et al. 2020), aunque también pueden alimentarse inicialmente de zooplancton (Zhivov y Krivoruchko 1990). Los adultos son predadores oportunistas que se alimentan primariamente de peces, y en forma mucho menor, lo hacen sobre cefalópodos y crustáceos (Collins et al. 2010; Troccoli et al. 2020).



Figura 1. Distribución de *D. eleginoides* en la región austral de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico y en las aguas que rodean al cono sur Americano. Se indica el Frente Polar con línea roja (Adaptado de Collins et al. 2010).

Las pesquerías de merluza negra en Sudamérica

La captura de merluza negra comenzó como *by-catch* a principios de la década de 1980 en pesquerías de arrastre, en aguas argentinas y chilenas de la plataforma patagónica del Atlántico y el Pacífico, alrededor de la isla Kerguelen y de las Islas Georgias del Sur. Posteriormente, debido al desarrollo del palangre de aguas profundas, y teniendo como objetivo principal a los peces adultos, se iniciaron las primeras pesquerías dirigidas a la especie, en principio en aguas chilenas, lo que luego se expandió rápidamente a comienzos de los 90 a otros caladeros como el de la plataforma patagónica del Mar Argentino e islas subantárticas como Georgias del Sur y Kerguelen (Collins et al. 2010).

Dado el alto valor de comercialización que comenzó a adquirir su carne, las pesquerías se expandieron rápidamente en todas las áreas de distribución de la especie con rendimientos comerciales relevantes. De esa forma, la evolución de las capturas de *D. eleginoides* reportadas por FAO (2023), tuvo un rápido incremento desde fines de la década del 80, alcanzando valores promedio cercanos a las 40 mil t entre 1992 y 2002, para luego decrecer y estabilizarse en unas 23 mil toneladas desde el año 2005 hasta la actualidad (Figura 2). No obstante, se debe considerar que el registro de gran parte de las capturas, principalmente desde los inicio y hasta la mitad del período, fue subestimado por una importante pesca ilegal y no declarada (INDNR), lo cual ha generado una fuerte subestimación de las capturas totales históricas de la especie. Afortunadamente las mismas han venido disminuyendo desde entonces como resultado de distintas medidas impuestas por la CCRVMA, establecidas para combatir dicha actividad, entre

las que pueden mencionarse el Sistema de Documentación de Capturas (CDS), y el seguimiento y notificación en el mar de la actividad de los buques.

El presente trabajo se focaliza en las pesquerías que se desarrollan en las Islas Georgias y Sandwich del Sur y en las que se llevan a cabo en aguas de la plataforma continental del cono sur americano, las que se describen brevemente a continuación.

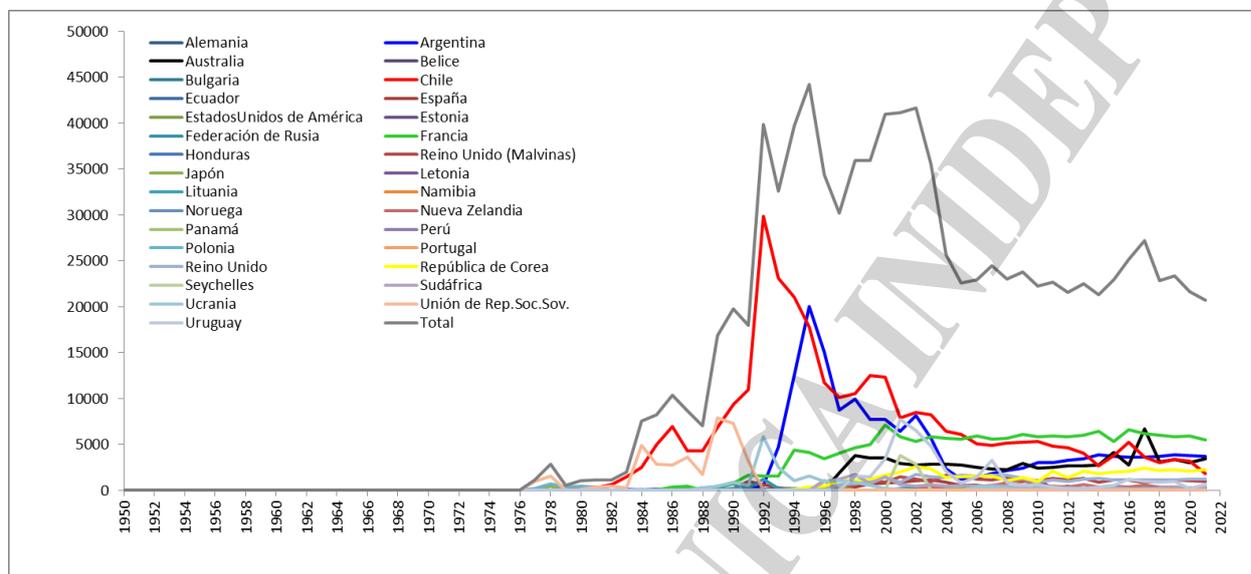


Figura 2. Capturas anuales mundiales de *D. eleginoides* reportadas por FAO (2023). No se incluyen aquellas correspondientes a la pesca ilegal, no declarada y no reglamentada (INDNR).

La pesquería que ocurre alrededor de las Islas Georgias del Sur e Islotes Aurora

La pesquería de merluza negra de las Islas Georgias del Sur e Islotes Aurora comenzó en la década de 1980 y se expandió rápidamente a principios de la década de 1990, cuando también se realizaron considerables capturas ilegales, no declaradas y no reglamentadas (INDNR). Se encuentra bajo el ámbito de la Comisión para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos (CCRVMA), la cual incluye en sus decisiones de gestión, a los impactos en el ecosistema provocados por la acción de la pesca. La administración de la pesquería se considera dividida en tres subáreas: 48.1, 48.2 y 48.3 (Figura 3 A), siendo ésta última la más importante en relación a las capturas de merluza negra (Figura 3 B). La gestión de la pesquería se realiza a través del otorgamiento de licencias anuales de pesca, considerando el *stock* como una unidad independiente (SGSSI 2018).

El único arte de pesca autorizado para la captura dirigida de la especie es el palangre de fondo, provisto con “cachaloterías” ideadas para evitar la depredación por las orcas y cachalotes de los peces capturados. Fue una de las primeras pesquerías en obtener el sello de sustentabilidad otorgado por el MSC en 2004. En los últimos años se ha reportado que el *stock* se encuentra en un estado saludable y los niveles de pesca actuales no representan una amenaza para la población (Andrews y Medley 2018), aunque han existido recientemente algunas opiniones distintas en el seno de la CCRVMA. Durante los últimos cinco años las capturas promediaron las 2.070 t, siendo obtenidas por seis barcos. En el año 2020 la Captura Máxima Permisible (CMP) establecida fue de 2.327 t mientras que se declaró una captura de 1.884 t (CCAMLR 2021).

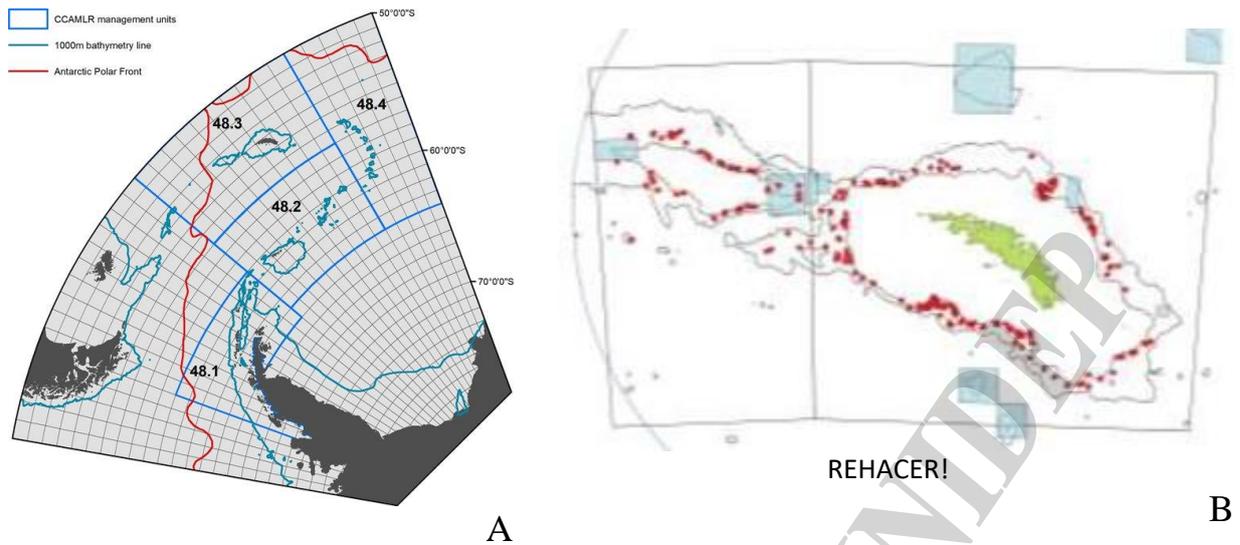


Figura 3. A. Subáreas de ordenación de la CCRVMA 48.1, 48.2 y 48.3. Se indican también la línea batimétrica de 1.000 m y la posición del frente polar antártico. B. Localización de la actividad pesquera durante la temporada de pesca 2016 alrededor de las Islas Georgias del Sur e Islotes Aurora (Rocas Cormorán y Negra). Adaptado de Andrews y Medley (2018).

La pesquería de merluza negra en Chile

La pesquería de merluza negra en la Zona Económica Exclusiva (ZEE) chilena es gestionada por la Subsecretaría de Pesca y Acuicultura bajo el asesoramiento de los Comités Científico y de Gestión. Se divide en dos áreas de manejo, una al norte de 47°S reservada para pescadores artesanales en la que la cuota de captura se maneja globalmente (sistema olímpico), y otra industrial al sur de 47°S con acceso restringido a nuevos operadores, gestionado a través de Cuotas Individuales Transferibles (CIT), asignadas mediante subastas anuales otorgadas en forma individual a la flota industrial. La misma está conformada por nueve buques de los cuales tres representan el 61% de los registros de operaciones de pesca (Tascheri 2020). El área de operaciones de dicha flota se indica en la Figura 4.

Si bien se encuentra por fuera del ámbito de la CCRVMA, adhiere al Sistema de Documentación de Capturas (CDS), así como también al seguimiento y la notificación en el mar de la actividad de los buques. Todos los barcos de la flota industrial llevan a bordo observadores científicos, quienes, a su vez, suministran al Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) los datos necesarios para la evaluación de la población (Tascheri 2019). Para la evaluación de su abundancia se considera un solo *stock* que comprende el área de acción de las flotas argentinas y chilenas, pero no se descuentan las capturas de argentina, lo que posiblemente produce una sobreexplotación del recurso en aguas chilenas (Martínez et al. 2019; Tascheri 2020). La pesca se realiza con palangre de fondo provisto con cachaloteras. Existe una veda reproductiva en la región sur durante los meses de junio, julio y agosto, establecida por la Subsecretaría de Pesca. Las capturas en el período 2020-2022 fueron superiores a las 3.700 toneladas, considerando las dos unidades de manejo.

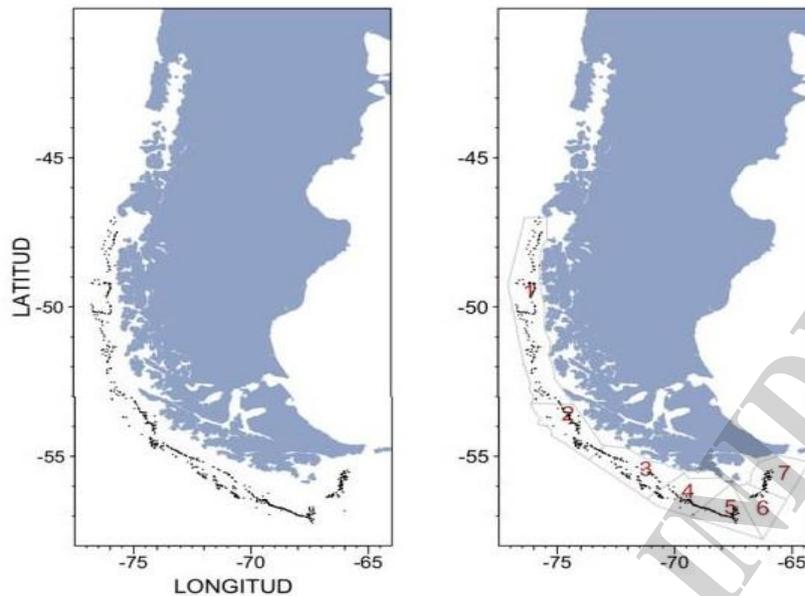


Figura 4. Posición de los lances de pesca registrados en las bitácoras de pesca industrial de merluza negra recopiladas durante el año 2018 (izquierda) y su distribución en los 7 caladeros identificados para dicha flota (derecha) Fuente: IFOP. Reproducido de Tascheri (2020).

La pesquería de merluza negra alrededor de las Islas Malvinas

La pesquería de *D. eleginoides* se desarrolla alrededor de las Islas Malvinas desde 1987 (Des Clers et al. 1996; Laptikhovsky et al. 2008). Se maneja bajo un sistema de Cuotas Individuales Transferibles (CIT) desde 2006. La evaluación del *stock* considera la existencia de una única población discreta, gestionada de forma aislada de las poblaciones vecinas de la plataforma patagónica y del Pacífico chileno, suponiendo que el aporte al reclutamiento de estas poblaciones no es significativo (Andrews et al. 2013). Los niveles de cuota se deciden de un año a otro en función de las evaluaciones anuales de las poblaciones y están sujetos a una serie de reglas de control de captura con el fin de garantizar la sostenibilidad a largo plazo de la pesquería. Si bien esta pesquería se encuentra fuera de la CCRVMA, se promueve el cumplimiento de algunas normas establecidas dentro de la Convención como son el Sistema de Documentación de Capturas y el seguimiento y la notificación en el mar de la actividad de los buques (Andrews et al. 2018).

La pesca dirigida se realiza con palangre de fondo provisto con “cachaloteras” y fue certificada como sostenible en marzo de 2014 por el MSC. Actualmente, un solo buque palangrero está habilitado para la captura dirigida de la especie. Existe también captura de tipo incidental, de menor magnitud, obtenida por buques arrastreros (FIFD 2021; Harte 2020). La actividad se lleva a cabo durante todo el año, con excepción de un área de desove identificada en el talud este y sudeste del Banco Burdwood, la cual permanece cerrada entre el 1 de junio y el 31 de agosto como medida especial de conservación (FIFD 2018).

Durante el período 2020 - 2022, las capturas desembarcadas obtenidas con palangre y con arrastre de fondo, no superaron en promedio las 1.200 t anuales, de las cuales el 80% se obtuvo con palangre (FIFD 2023, Figura 5), aunque en el período 1993-2003 los peces capturados mediante arrastre de fondo fueron más del doble que aquellos correspondientes al palangre (Laptikhovsky y Brickle 2005). Al igual que en años anteriores, la Captura Máxima Permisible (CMP) correspondiente al año 2021 se fijó en 1.040 t para la pesquería de palangre, en función de

los resultados de la evaluación de abundancia realizada con un modelo de producción estructurado por edades (FIFD 2023).

Primer semestre (1 Enero al 30 Junio)

Segundo semestre (1 Julio al 31 Diciembre)

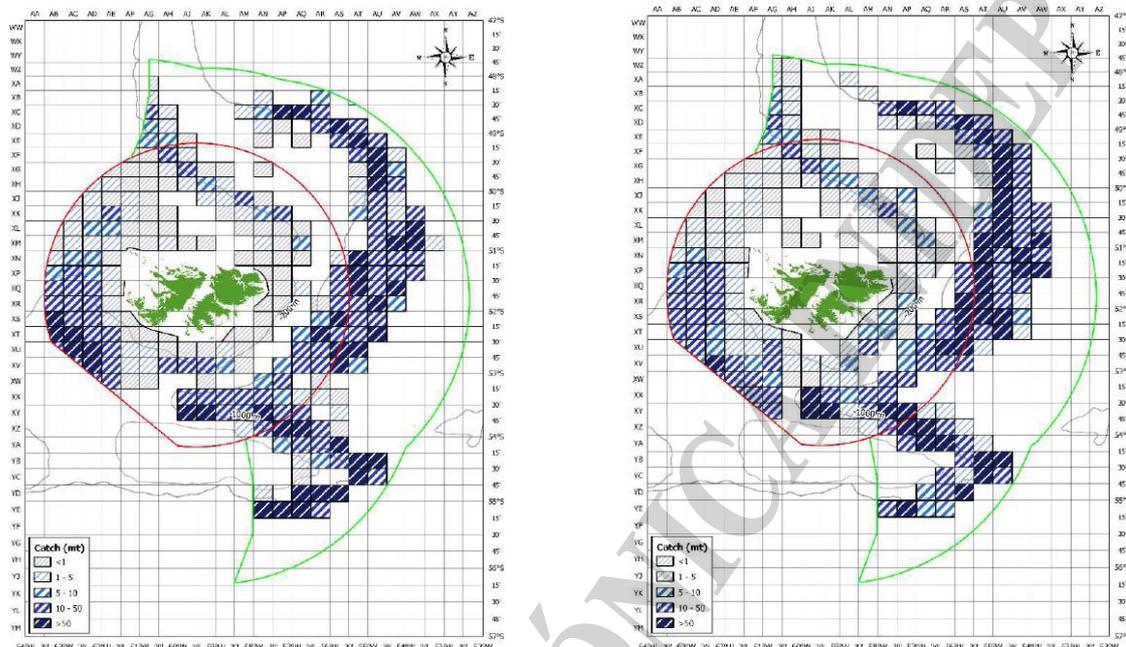


Figura 5. Distribución de las capturas (t) de merluza negra obtenidas con arrastre de fondo y con palangre durante 2022 por la flota que opera alrededor de las Islas Malvinas (Reproducido de FIFD 2023).

La pesquería de *D. eleginoides* administrada por Argentina

La pesquería argentina de merluza negra se estableció en forma dirigida a partir de inicios de la década de 1990, cuando se incorporaron a la flota nacional buques palangreros con gran operatividad y autonomía, que posibilitaron la incursión en los caladeros más australes (Wöhler et al. 2001). Hasta ese entonces solo se capturaba la especie como *by catch* en las pesquerías australes de arrastre. Actualmente, la pesquería se encuentra conformada por seis buques congeladores y se utilizan dos tipos de aparejo diferentes, red de arrastre de fondo y palangre.

En los últimos cinco años la Captura Máxima Permisible (CMP) fue cercana a las 3.700 t anuales. La misma se establece en función de los resultados de la evaluación de la abundancia y del potencial biológico pesquero de la especie que estima el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, INIDEP (Di Marco et al. 2020). Las capturas desembarcadas se mantuvieron en el período en los valores establecidos por la CMP, y fueron obtenidas mayoritariamente por la flota congeladora que opera con red de arrastre de fondo en el área sur del caladero (Figura 6, Troccoli et al. 2021).

La pesquería de merluza negra argentina es administrada por el Consejo Federal Pesquero, presidido por el Subsecretario de Pesca y Acuicultura de la Nación, y cuenta con el asesoramiento científico del INIDEP. Se encuentra gestionada por el Sistema de Cuotas Individuales Transferibles de Captura (CITC), establecidas sobre la base de la evaluación de todo el efectivo presente en aguas argentinas y asignadas a la flota legalmente licenciada por períodos de 15 años.

Es una de las pesquerías más fuertemente regulada de la Argentina. Entre las principales medidas de conservación puede mencionarse la existencia de un Área de Protección de Juveniles de Merluza Negra (APJMN) de la especie, donde sólo se autoriza la pesca dirigida a las embarcaciones que poseen CITC, las que deben embarcar Observadores Científicos en forma obligatoria en todos los viajes de pesca y respetar la profundidad mínima de 800 m para realizar pesca dirigida (Martínez y Wöhler 2017). El APJMN, localizada entre la Isla de los Estados y el Banco Burdwood, permanece cerrada para la la captura de la especie entre los meses de julio y septiembre, con la finalidad de proteger adicionalmente a los adultos en la época de reproducción (Martínez et al. 2019). A pesar de que la pesquería no se encuentra en el ámbito de la CCRVMA, adhiere al Sistema de Documentación de Capturas (CDS), así como al seguimiento y la notificación de la actividad de los buques en el mar.

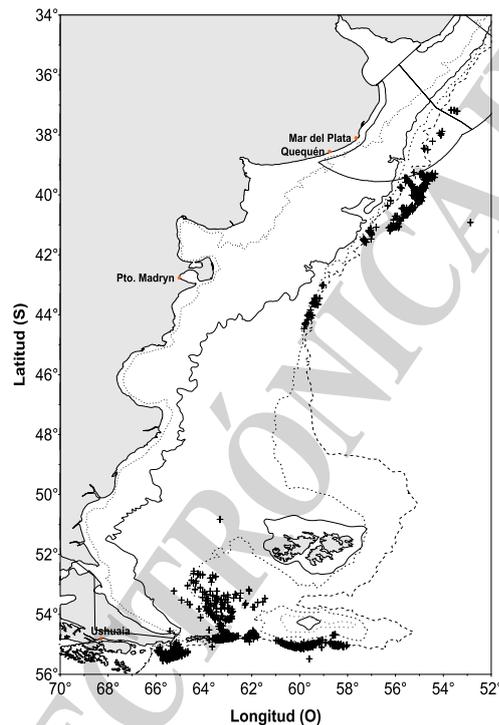


Figura 6. Área de operación histórica de las flotas arrastrera y palangrera argentinas dirigidas a la captura de *D. eleginoides*.

Importancia de la identificación de stocks en la gestión de pesquerías

La identificación de *stocks* es un componente fundamental para la evaluación de los recursos pesqueros y para una gestión eficaz de las pesquerías (Begg et al. 1999a). En función de ello, las definiciones de los *stocks* deben ser evaluadas y revisadas como un requisito de la gestión pesquera, cuando surja la necesidad, o cuando nueva información o nuevas tecnologías resulten disponibles (Begg y Waldman 1999). Ignorar la estructura espacial de los stocks puede llevar a una percepción errónea de su estado y a fracasos en la gestión pesquera. Por lo tanto, el proceso de evaluación de stocks debe incluir la evaluación de la estructura espacial más apropiada (Cadrin 2020).

Desde el punto de vista de la explotación y el manejo pesquero, deben distinguirse el concepto de población biológica del concepto de *stock*. Una población está constituida por un grupo de peces de una misma especie que comparten caracteres ecológicos y genéticos



(<https://www.iccat.int/documents/scrs/other/glosario.pdf>), mientras que un *stock* puede corresponder a una población, a una fracción de ella o a más de una población en el sentido indicado por Ricker (1975) y Gulland (1983). De esta forma, los *stocks* definidos a efectos de evaluación y ordenación pesquera no coinciden en todos los casos con poblaciones. Para identificar las poblaciones y/o *stocks* de peces, se utilizan distintos parámetros de su biología o del ciclo de vida, ya que pueden exhibir diferencias (Begg et al. 1999b). Estos parámetros pueden ser de distinta índole, incluyendo características biológicas, químicas y parámetros poblacionales que caracterizan a un conjunto de peces (Begg et al. 1999b; Harte 2020).

Existen distintas definiciones del concepto de *stock* pesquero. Desde las más simples como la expresada por Cushing (1968), quien indicó que un *stock* es aquél que tiene una única área de desove, a la cual los peces adultos regresan año tras año, a aquellas un poco más complejas como las de Larkin (1972) para quien un *stock* es un grupo de organismos con un acervo común de genes y que es suficientemente específico como para que pueda considerarse un sistema que se autopropaga y que puede ser manejado; mientras que Ihssen et al. (1981) lo define como un grupo intraespecífico de individuos que se aparean al azar con integridad temporal o espacial. Para Hilborn y Walters (1992) el concepto de *stock*, fundamental para la administración pesquera, refiere a grupos relativamente grandes de peces que tienen una historia de vida en común y similares características biológicas, y son capaces de reproducirse. Una definición un tanto diferente fue dada por Ricker (1975), al indicar que un *stock* puede ser una parte de una población de peces a la que se considera como una unidad desde el punto de vista de su utilización, ya sea actual o potencial. Esa última definición coincide con el concepto aportado por Gulland (1983), quien estableció que, para efectos de la ordenación pesquera, la definición de una "unidad de *stock*" es una cuestión operativa, es decir, que "un grupo de organismos puede ser considerado como *stock* si se puede prescindir de las posibles diferencias dentro del grupo así como los intercambios con otros grupos pueden ser ignorados, sin que se invalide tal consideración. En ese sentido, Sparre et al. (1989) indicaron que los *stocks* son grupos discretos de peces que muestran poca mezcla con grupos aledaños, y que poseen parámetros poblacionales que permanecen constantes en el área de distribución del *stock*. Según la FAO (<http://www.fao.org/glossary/default.asp>), un *stock* pesquero puede ser definido como un grupo de individuos de una especie que ocupa un rango espacial bien definido, independiente de otros *stocks* de la misma especie. Puede ser afectado por movimientos aleatorios de dispersión y migraciones definidas debido a la actividad estacional o reproductiva. Para la Comisión Internacional para la Conservación del Atún Atlántico (ICCAT), el término *stock* tiene diferentes significados, si bien, en general y en relación al tema que nos ocupa, constituye una unidad biológica de una especie que forma un grupo de características ecológicas similares y, como unidad, es el sujeto de la evaluación y de la ordenación pesqueras. ICCAT reconoce que, generalmente, hay mucha incertidumbre a la hora de definir los límites geográficos espaciales y temporales de tales unidades biológicas (<https://www.iccat.int/documents/scrs/other/glosario.pdf>).

Por lo tanto, a partir de la mayoría de las definiciones dadas en la bibliografía, puede considerarse que el término *stock* es frecuentemente sinónimo de unidad de evaluación/gestión, incluso si se produce una migración de una parte menor de sus componentes hacia y desde zonas adyacentes. La conectividad entre *stocks* se produce por el intercambio de individuos, sean huevos y larvas, como juveniles y adultos, y afecta el flujo de genes, regula el tamaño y la función de la población, y en ocasiones permite mitigar disturbios de origen antropogénico (Hilário et al. 2015). Muchas poblaciones de organismos de aguas profundas están fragmentadas espacialmente y esta característica suele incrementarse aún más con el aumento de la explotación de los recursos, por lo que entender la conectividad entre las poblaciones es fundamental para la gestión espacial, y



puede ser aún más necesaria dada la inminente expansión de la explotación de recursos en aguas profundas (Hilário et al. 2015).

Un concepto adicional relacionado a la forma en que las poblaciones interactúan con otras poblaciones, ha sido considerado por Levins (1969, 1970) en su teoría de metapoblaciones, y su evolución posterior con los trabajos de Hanski (1989; 1994; 1999; 2001); Hanski y Gilpin (1991), Hanski y Simberloff (1997) y Hanski y Gaggiotti (2004), que permitieron transformarla en un componente importante de la teoría ecológica moderna.

Una metapoblación constituye un sistema o un conjunto de poblaciones en el que las poblaciones locales o subpoblaciones, habitan sitios de hábitat discretos, y la dispersión entre esos sitios no es tan baja como para negar una conectividad demográfica significativa, ni tan alta como para eliminar cualquier independencia de la dinámica de la población local (Sale et al. 2006). La teoría de la metapoblación es principalmente una teoría para los casos en que la estructura espacial de las poblaciones está impuesta por la existencia de barreras para la dispersión dentro del hábitat. También requiere que las poblaciones locales estén potencialmente conectadas a través de la migración de sus componentes o bien de los productos de la reproducción. Un esquema de metapoblación ha sido propuesto por Williams et al. (2003), que derivó en el desarrollo de un modelo de evaluación realizado por Candy et al. (2011) para la merluza negra que habita en la región austral del océano Índico, incluyendo la Isla Heard e Islas McDonald, Kerguelen, Crozet y Marion/Príncipe Eduardo.

Si los sitios de hábitats discretos están dispuestos en grandes distancias de modo que las diferentes poblaciones locales apenas son conectadas entre sí, estas poblaciones representan prácticamente unidades independientes, y la migración entre ellas no hace una diferencia real para su dinámica (Sale et al. 2006), por lo que no constituirían en conjunto una metapoblación. Aunque la teoría de metapoblaciones puede brindar una herramienta de modelado para analizar la dinámica y las estructuras de las diferentes poblaciones o grupos locales, en las poblaciones marinas puede ser de difícil aplicación, ya que está restringida a especies que tienen hábitats discretos y separados entre sí por espacios no habitados por dicha especie, o sólo utilizados para desplazarse de un hábitat a otro. Si bien ese tipo de distribución puede ocurrir en las plataformas de regiones insulares en las regiones australes de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico separadas por regiones de océano profundo, (Williams et al. 2003), es difícil suponer que dicha teoría pudiera aplicarse a los *stocks* de *D. eleginoides* localizados en aguas que rodean al cono sur americano, dado que su distribución resulta continua en el borde de la plataforma y del talud continental, al menos desde Ecuador, en el Pacífico, hasta el sur de Brasil, en el Atlántico.

En virtud de lo expresado queda claro que para los fines de la gestión pesquera, la definición de *stocks* está basada en las características homogéneas de una unidad de población (Begg et al. 1999a), pero no se limita a ella. La definición de las unidades de gestión puede no coincidir exactamente con los límites biológicos, ya que estos últimos no se conocen con precisión y la resolución espacial de la gestión pesquera es limitada (Kerr et al. 2017). Por más que a veces no resulta posible distinguir genéticamente o mediante otros parámetros a las distintas poblaciones, en ocasiones los *stocks* pesqueros pueden igualmente ser distinguidos, de acuerdo a las definiciones provistas más arriba. Una vez identificados, para proceder a gestionar una pesquería, es útil y necesario definir la unidad de explotación, que, en términos generales, debe responder a la unidad de *stock*, pero no necesariamente restringirse a ésta. Según la FAO (<http://www.fao.org/glossary/default.asp>), una unidad de gestión es una unidad pesquera considerada por una autoridad con un propósito de gestión, generalmente dentro de una jurisdicción y/o con derechos legales establecidos. La jurisdicción es interpretada, en este caso, como los límites territoriales dentro de los cuales puede ser ejercida alguna autoridad. De acuerdo a los términos anteriormente definidos, entonces una Unidad de Gestión puede ser considerada



como una pesquería, la que poseerá una o varias especies objetivo, y se diferenciará de otras que ocurran en áreas aledañas o en las mismas áreas, en este caso si tienen especies objetivo distintas.

Las evidencias para el manejo de *stocks* como unidades discretas provienen, bien del conocimiento de un aislamiento evidente (barreras infranqueables y/o grandes distancias que separan a distintos grupos de la misma especie) o bien, cuando ello no ocurre, de diferencias en los parámetros de la biología o del ciclo de vida que demuestren que los peces presentan cierto aislamiento desde el punto de vista geográfico o reproductivo (Ihssen et al. 1981; Begg et al. 1999b). Cuando existe una diferenciación genética, resulta fácilmente distinguible un grupo poblacional de otro. Sin embargo, a menudo estas diferencias no son fácilmente detectables, tanto sea porque se produce cierto intercambio genético entre los individuos que componen los distintos grupos, o bien porque el aislamiento puede ser muy reciente, por lo que no se han manifestado aún diferencias en el genoma. Sin embargo, si existe un aislamiento reproductivo demostrable, y se verifica la diferenciación de otros parámetros, puede suponerse la existencia de diversos grupos o *stocks*. Los distintos grupos de *D. eleginoides* distribuidos en el la región austral de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico presentan una o ambas condiciones, lo que ha permitido considerar, en determinadas zonas, la existencia de poblaciones distintas (Smith y Mc Veagh 2000; Shaw et al. 2004; Rogers et al. 2006; Toomey et al. 2016). No obstante, en las aguas que rodean al cono sur americano, donde existen importantes pesquerías de la especie, este aspecto no ha sido aún dilucidado por completo, y se requiere avanzar urgentemente en ese sentido. Para gestionar las pesquerías en forma eficiente, es importante identificar y definir los distintos *stocks* de la especie, a los efectos de evaluar cómo el esfuerzo pesquero y la mortalidad por pesca se distribuye entre ellos, para así manejarlos separadamente y optimizar su rendimiento (Grimes et al. 1987), evitando poner en riesgo la sustentabilidad del recurso y sus pesquerías. La alineación de las unidades biológicas y de gestión requiere un monitoreo continuo a través de la aplicación de métodos de identificación de *stocks*, lo que a menudo requiere de una gestión receptiva y dispuesta a modificar los esquemas de manejo pesquero en relación con la nueva evidencia científica disponible (Kerr et al. (2017).

Contribuciones al conocimiento de la estructura poblacional de la merluza negra

Muchos han sido los estudios realizados con la finalidad de examinar la conectividad y detectar diferencias entre las distintas poblaciones potenciales de merluza negra del extremo sur sudamericano, algunos de los cuales fueron recopilados por Collins et al. (2010). Como indican Begg y Waldman (1999), un abordaje holístico requiere de la realización de diversas técnicas y metodologías para determinar la posible existencia de diferentes *stocks* o poblaciones de peces. Entre los intentos realizados, se destacan los estudios de genética (Smith y Mc Veagh 2000; Appleyard et al. 2002; 2004; Shaw et al. 2004; Rogers et al. 2006; Toomey et al. 2016; Canales-Aguirre et al. 2018; Fernández y Ceballos, MS, Arkhipkin et al. 2022), fauna parasitaria (Brickle et al. 2006; Brown et al. 2012), composición microquímica de los otolitos (Kalish y Timmis 1998; Ashford y Jones 2007; Ashford et al. 2005, 2006, 2007, 2008, 2012; Farrugia 2018) o de la morfometría de los mismos (Kalish y Timmis, 1998; Lee et al. 2018, Arkhipkin et al. 2022), caracteres merísticos y morfométricos de los peces (Arkhipkin et al. 2022) y estudios de marcado y recaptura (Williams et al. 2002; Marlow et al. 2003; Tuck et al. 2003; Agnew et al. 2006a; 2006b; Brown et al. 2013; Rubilar et al. 2014; Zuleta et al, 2015; Farrugia 2018; Waessle y Martínez 2018; Lam et al. 2019; Burch et al. 2019; Lee et al. 2022; Troccoli et al, 2023). En el caso de la merluza negra del extremo austral de Sudamérica, también se han llevado a cabo análisis basados en las características de la reproducción de la especie en el área y aspectos de la circulación oceánica y su posible relación con la dispersión de los productos de la reproducción y el reclutamiento (Moreno et al. 1997; Moreno 1998; Agnew et al. 1999; Everson y Murray 1999; Young et al. 1999;



Prensky y Almeida 2000; North 2002; Oyarzún et al. 2003b; Laptikhovsky y Brickle 2005; Pájaro et al. 2005, 2007; Laptikhovsky et al. 2006; Arana 2009; Arkhipkin y Laptikhovsky 2010; Ashford et al. 2012; Mujica et al. 2016; Brigden et al. 2017). A continuación se hará referencia a los aspectos salientes de en las diversas temáticas estudiadas, principalmente en lo referente al aporte que han realizado para la distinción de *stocks* o poblaciones en aguas del extremo austral americano y de las islas subantárticas del Océano Atlántico.

Genética

Numerosos son los estudios de genética realizados con el objetivo de discriminar posibles *stocks* de *D. eleginoides* en la región austral de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico y alrededor del extremo austral de sudamérica. Smith y McVeagh (2000) encontraron diferencias genéticas en merluza negra usando microsatélites en muestras provenientes del sur del Frente Polar respecto de otras obtenidas en cercanías del talud este del Banco Burdwood. También a través del análisis del ADN mitocondrial, se encontró una diferenciación marcada entre la Plataforma Patagónica y el sector norte de la Dorsal del Scotia respecto de los Islotes Aurora (Rocas Cormorán y Negra) y Georgias del Sur, mientras otros marcadores en microsatélites fueron mucho menos exitosos en evidenciar tal diferenciación (Shaw et al. 2004). Estos autores también indicaron que los peces capturados en la Dorsal norte del Scotia poseen características de mezcla, sugiriendo que el Frente Polar actúa como una barrera que impide la dispersión de huevos y larvas, dificultando o incluso impidiendo el intercambio entre estas poblaciones, facilitado por una escasa actitud migratoria de los peces adultos y sub-adultos.

Por su parte, Rogers et al. (2006), mediante análisis de muestras del Océano Atlántico e Índico, a partir de secuencias parciales de ADN mitocondrial y microsatélites, indicaron que las poblaciones de merluza negra que existen en el Atlántico sur (las muestras provinieron de la pesquería que se desarrolla en las Islas Malvinas) son distintas de aquellas presentes en las Islas Georgias del Sur (Atlántico oeste), Isla Bouvet (Atlántico este) y Monte OB (Océano Índico). Las muestras de las Islas Georgias del Sur fueron genéticamente diferentes también a las de las dos últimas locaciones mencionadas (Is. Bouvet y Monte OB), mientras que entre éstas no se observaron diferencias genéticas significativas. Los autores atribuyeron las diferencias encontradas en las diferentes poblaciones al aislamiento geográfico e hidrográfico dado que las áreas analizadas están separadas por grandes distancias de océano profundo. Este estudio confirmó las diferencias genéticas encontradas por Smith y McVeagh (2000) y Shaw et al. (2004) entre las poblaciones de las Islas Georgias del Sur e Islotes Aurora y la que se encuentra en la plataforma continental patagónica alrededor de las Islas Malvinas, coincidiendo también en que, posiblemente, el frente polar actúe como una barrera para la dispersión de productos de la reproducción como lo indicó Shaw et al. (2004). Un análisis genético reciente (Arkhipkin et al. 2022) resultó coincidente con dicha observación.

A través de una técnica para extraer el ADN de los restos de tejidos que permanecen adheridos a los otolitos, Toomey et al. (2016) analizaron la estructura genética de tres sectores oceánicos, tales como las Islas Heard y McDonald, y las Islas Kerguelen y Crozet en el sector Índico, la isla Macquarie en el Pacífico y las Islas Georgias del Sur y Sandwich del Sur en el sector Atlántico. Encontraron diferencias genéticas en los tres sectores utilizando marcadores nucleares, y la técnica permitió también diferenciar a las muestras provenientes del Pacífico mediante marcadores mitocondriales, confirmando los resultados de otros análisis realizados. Tales diferencias entre los sectores de los tres océanos fueron atribuidas también a las áreas de océano profundo que las separan, que actúan como barreras para la migración de los peces y a barreras frontales que impiden la libre dispersión de los productos de la reproducción. Aunque en algunos



casos utilizando solo marcadores nucleares o mitocondriales no se distinguieron las muestras de diferentes áreas, la combinación de ambos marcadores permitió su diferenciación. La combinación de distintos marcadores de ADN (mitocondriales y nucleares) provee fuentes diferentes, pero complementarias, de información acerca de la estructura genética poblacional (Ballard y Rand 2005). De esta forma, y en relación al área de interés de este trabajo, utilizando marcadores nucleares, los ejemplares de *D. eleginoides* de Georgias del Sur y de Sandwich del sur no se diferenciaron, mientras que mediante la utilización de marcadores mitocondriales las diferencias fueron evidentes. En función de un pez marcado en Islas Sandwich del Sur y recapturado cerca de Georgias del Sur, se ha sugerido que la población del norte de las Islas Sandwich del Sur podría provenir del *stock* de las Islas Georgias del Sur (Collins et al. 2010).

La mayor parte de los estudios genéticos fueron realizados para distinguir poblaciones en regiones lo suficientemente aisladas como para que la distancia o las condiciones oceanográficas impidieran la migración de los peces o la dispersión de los productos de la reproducción. Sin embargo, no parece ser ese el caso de los *stocks* de *D. eleginoides* que se distribuyen a lo largo de la plataforma continental o el borde del talud en el extremo austral sudamericano, desde Ecuador hasta el norte de Argentina y Uruguay. El primer antecedente de análisis genético en esta área, se remonta a Oyarzún et al. (2003a), quienes no encontraron diferencias genéticas significativas en muestras provenientes de la plataforma continental central y sur de Chile (entre 37°S y 43°S). Recientemente, y con el objetivo de identificar posibles diferencias en la merluza negra de estas regiones, Canales-Aguirre et al. (2018) usaron seis microsátélites para comprobar la hipótesis de que estos peces en esta región tendrían muy poca diferenciación genética debido a la supuesta continuidad del hábitat o al menos, a la ausencia de barreras conocidas para el intercambio génico en dicho sector. Los resultados obtenidos por estos autores, luego confirmados por el estudio de Arkhipkin et al (2022), indicaron que no existiría una estructura genética significativa que permita diferenciar distintas poblaciones en la plataforma continental sudamericana, aunque existen diferencias con la población que habita la plataforma de los Islotes Aurora e Islas Georgias del Sur, en coincidencia con los resultados reportados por Galleguillos et al. (2008). Canales-Aguirre (2018) determinaron que la conectividad genética entre estos dos grupos fue del 11,3% correspondiente a migrantes de la región patagónica hacia Georgias del Sur y del 0,7% en dirección opuesta. También estimaron que el tamaño efectivo de la población sería mayor en la plataforma continental sudamericana respecto del distribuido en las Islas Georgias del Sur e Islotes Aurora (Rocas Cormorán y Negra).

En general, los resultados obtenidos por Canales-Aguirre et al. (2018) y Arkhipkin et al (2022), apoyan la hipótesis de que la continuidad del hábitat de aguas profundas y las características biológicas de la especie influirían en la falta de diferenciación de la merluza negra de la plataforma continental sudamericana, pero por el contrario, la discontinuidad del fondo marino y la presencia del Frente Polar y la Corriente Circumpolar Antártica generarían una barrera permitiendo la diferenciación genética de la población de las Islas Georgias del Sur.

Otro estudio genético reciente para diferenciar posibles poblaciones o *stocks* de merluza negra en el cono sur sudamericano corresponde a Fernández y Ceballos (MS). Estos autores, analizaron la estructura genética de la merluza negra en Sudamérica a partir de muestras obtenidas de la especie desde Perú, sur de Chile, Islas de los Estados e Islas Malvinas, hasta el norte de su distribución en el Atlántico sobre el talud continental. La técnica implementada, correspondió a la denominada como RAD-seq, que permite detectar miles de variantes genéticas a lo largo de todo el genoma. Los resultados de la investigación, coincidentes con los reportes de Canales-Aguirre et al (2018) y Arkhipkin et al (2022), no mostraron ningún tipo de evidencia genética que sugiriera una diferenciación poblacional para la especie *D. eleginoides* en la Plataforma Continental de Sudamérica (excluyendo las Islas Georgias y Sandwich del Sur). El grado de homogeneidad



genética encontrada fue alto, incluso en comparación con otras especies marinas en las cuales generalmente se encuentran bajos niveles de diferenciación poblacional.

Microquímica y morfología de los otolitos y de los peces

Se ha demostrado que la composición microquímica de los otolitos de peces es una herramienta útil para discriminar *stocks*, en especial a partir de algunos elementos traza cuya depositación en la matriz orgánica del otolito depende de la disponibilidad y concentración en el hábitat en que los peces se desarrollan en sus distintas etapas de vida (Campana et al. 1994; Campana 1999). También la morfometría de los otolitos ha sido utilizada con tal finalidad (Kalish y Timmis 1998, Lee et al. 2018, Arkhipkin et al. 2022). Kalish y Timmis (1998) analizaron muestras de merluza negra al sur del frente polar y en el extremo sur americano. Las mismas provinieron de las pesquerías desarrolladas en Chile, en la plataforma continental patagónica del Atlántico alrededor de las Islas Malvinas y en las Islas Heard, McDonald, Kerguelen, Macquarie, Prince Edward y Georgias del Sur. Basados en la composición microquímica de elementos traza de los otolitos, el 73% de los peces pudieron ser asignados al área en que fueron capturados. Esta técnica demostró así ser una poderosa herramienta para diferenciar *stocks* de *D. eleginoides*, al igual que la morfometría de los otolitos. A través del estudio, los autores sugirieron la existencia de al menos cuatro *stocks*. Estos incluyen al grupo Sudamericano, al de las Islas Georgias del Sur, al del Pacífico Sud Oeste (Isla Macquarie), y al del sector más austral del Océano Índico, representado por los peces capturados en las Islas Prince Edward, Kerguelen, Heard y McDonald.

Por su parte, Lee et al. (2018) realizaron un análisis de los patrones morfométricos de los otolitos, con muestras provenientes del pacífico sureste (Chile), de la plataforma continental patagónica argentina (norte, este y sur de las Islas Malvinas, en este caso este del Banco Burdwood), del área de las Islas Georgias del Sur e Islotes Aurora, y de las Islas Sandwich del Sur. Los resultados del estudio mostraron diferencias entre las distintas locaciones de captura, sugiriéndose tres agrupaciones principales, una para el cono sur americano, otra para las Islas Georgias del Sur y otra para las regiones más australes (Islas Sándwich del Sur). Estos estudios fueron complementados recientemente por Arkhipkin et al (2022), quienes además de los estudios genéticos y de morfología de los otolitos con muestras provenientes de las mismas regiones, realizaron estudios merísticos y morfométricos de los peces, mediante los cuales fue posible distinguir las merluzas negras a ambos lados del frente polar a partir de diferencias en la forma de la parte frontal de la línea lateral superior, de la región posterior del opérculo y de los otolitos. En este caso, se observó un patrón espacial de diferenciación entre las muestras de Chile y las del talud norte del Mar Argentino, mientras que las muestras correspondientes al sur de las Islas Malvinas tuvieron características intermedias, no distinguible de ninguna de las otras dos, lo que coincide con el patrón de diferenciación en la forma de los otolitos reportado por Lee et al. (2018).

Con la finalidad de poner a prueba la información derivada de la microquímica de los otolitos de peces oceánicos de aguas profundas, Ashford et al. (2005) analizaron los bordes de los otolitos de merluza negra para estimar la composición de elementos traza y discriminarlos de acuerdo a las zonas de captura. Encontraron que la composición microquímica de los mismos permitía diferenciar con gran éxito las áreas de captura, siendo sólo un 5% de los peces capturados en la plataforma continental patagónica del Atlántico y en el sector antártico erróneamente clasificados. Además, la composición de los bordes mostró fuertes diferencias entre las áreas de captura de los peces dentro de cada región. Así, los peces capturados en ambos márgenes del extremo sur del continente sudamericano, fueron clasificados exitosamente, siendo un 79% de ellos asignados correctamente a la plataforma patagónica atlántica y un 84% a la correspondiente al Pacífico. Posteriormente, al analizar la composición microquímica de los núcleos de los otolitos



de *D. eleginoides* (formados en la primera etapa de la vida de los peces), se encontró una marcada diferencia de cuatro elementos traza al norte y sur del Frente Polar, entre la región de las Islas Georgias del Sur y la Dorsal del Scotia norte (Ashford et al. 2006). Las muestras provenientes de Islas Georgias del Sur y de los Islotes Aurora, fueron significativamente distintas del resto de las áreas muestreadas. Sin embargo, dentro de las muestras de la plataforma sudpatagónica, que incluyeron locaciones del talud norte de la patagonia en el Atlántico ($43^{\circ}35'S$), norte, este y sur de las Islas Malvinas y del este y oeste de la Dorsal norte del Scotia, se destacó cierta heterogeneidad en la composición microquímica, lo que podría indicar la posibilidad de la existencia de más de un *stock* en el sector atlántico, o al menos distintas áreas de cría de los peces que habitan en dichos sectores de la plataforma patagónica.

Ashford et al. (2007), trabajando con la microquímica del borde del otolito (elementos traza y menores) demostraron una vez más que la química de los otolitos refleja la hidrografía, detectando gradientes oceánicos a lo largo de la pendiente de las plataformas continentales y entre zonas separadas por fuertes tendencias como frentes oceanográficos. Los elementos traza y menores depositados inmediatamente antes de la captura, a lo largo de los bordes de los otolitos de merluza negra, permitieron discriminar claramente a los peces provenientes de zonas frontales en la Corriente Circumpolar Antártica en el océano Atlántico suroccidental. Los valores medios diferenciaron las áreas de muestreo hasta en 2,6 desviaciones estándar, lo que sugiere el enriquecimiento del otolito con la relación Mg/Ca, relacionada con el sector del Banco Burdwood, el aumento de la relación Mn/Ca asociado con otras regiones de la plataforma continental patagónica (talud norte y alrededor de las Islas Malvinas), el incremento de la relación Sr/Ca vinculado a la presencia de agua profunda circumpolar; y una marcada presencia de la relación Ba/Ca mostrando afinidad por el este de la Dorsal del Scotia, Islotes Aurora e Islas Georgias del Sur. En la Zona Frontal Polar, los meandros o remolinos pueden explicar ciertas afinidades con las áreas de muestreo vecinas, llevando agua de las Zonas Subantártica y Antártica a la Cordillera Norte del Scotia, donde se produce cierta mezcla entre ejemplares del sur y del norte del Frente Polar.

También la técnica de isótopos estables utilizando los otolitos enteros ha demostrado ser de gran utilidad para identificar la proveniencia de ejemplares de merluza negra capturados a ambos lados del Frente Polar, entre la plataforma patagónica atlántica y la región de las Islas Georgias del Sur, y entre ambas regiones y las aguas antárticas (Ashford y Jones, 2007). Dicho análisis permitió predecir el área de captura con un 100% de efectividad, incluso superior a los distintos análisis realizados con microquímica de otolitos.

La composición de elementos traza y menores del núcleo de otolitos provenientes de distintas regiones, entre ellas del pacífico sureste (frente a las costas chilenas), y de la plataforma continental argentina, en cercanías de las Islas Malvinas, además de otras zonas australes correspondientes al Atlántico (Is. Georgias del Sur), al Índico y al Pacífico, nuevamente fueron analizadas por Ashford et al. (2008). Como se demostró en análisis previos (Ashford et al. 2005, 2006, 2007; Ashford y Jones 2007) las muestras de la plataforma continental del extremo sur de sudamérica se distinguieron del resto. Se diferenciaron por las relaciones Mn/Ca, Sr/Ca y Ba/Ca, y también Mg/Ca, aunque en este caso con valores intermedios respecto de las obtenidas en los sectores correspondientes a las Islas Georgias del Sur, Kerguelen e Isla Macquarie. Posteriormente, Ashford et al. (2012), con el fin de poner a prueba la hipótesis de que las áreas de puesta del sur de Chile aportan al reclutamiento en la plataforma sudpatagónica atlántica (Banco Burdwood e Islas Malvinas) analizaron la microquímica de los otolitos de los peces capturados a ambos lados del cono sur americano. De acuerdo al análisis de los elementos traza depositados en el núcleo de los otolitos durante los estadios tempranos de vida, postularon que los peces



distribuidos tanto al norte como al sur de las Islas Malvinas recibirían el aporte de la reproducción que ocurre en el sur de Chile y el Banco Burdwood.

Por último, Farrugia (2018), en su reporte acerca del avance de los estudios relativos a la discriminación de *stocks* incluidos en el plan de acción para la re-certificación de la pesquería de merluza negra en el área de las Islas Malvinas, menciona algunas iniciativas en curso para el análisis de los otolitos (forma, microquímica, historia de vida), tendientes a determinar la unidad del *stock* que es objeto de explotación en la pesquería alrededor de las islas. De esta forma, se están llevando a cabo análisis de elementos traza en los núcleos de otolitos de juveniles de *D. eleginoides* en la plataforma que rodea a las islas, con el objeto de determinar posibles variaciones en la distribución o segregación espacial de los peces durante las primeras etapas de vida e intentar establecer patrones de reclutamiento asociados a distintas condiciones oceanográficas. También se está evaluando la utilidad del uso de otolitos para aportar información acerca de la estructura poblacional de la especie en el área.

Marcado y Recaptura

En función de su comportamiento migratorio, las especies pueden ser catalogadas en dos grandes grupos. Aquellas que presentan cierta fidelidad a los sitios de residencia o aquellas que se caracterizan por migraciones predecibles entre sus sitios de alimentación, reproducción y cría (Quinn y Brodeur 1991). Dado que los *stocks* o poblaciones de peces pueden tener cierto intercambio genético en función de su dispersión y mezcla, de acuerdo a las definiciones de Gulland (1983) y Sparre et al. (1989), estudiar el comportamiento de los peces y su posible ciclo migratorio puede aportar significativamente al conocimiento de la estructura de los distintos grupos de peces localizados tanto en áreas próximas como lejanas. En el caso que nos ocupa, existe bastante información sobre estudios de marcado y recaptura de merluza negra en distintos sectores, tanto dentro de las regiones australes de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico como en la plataforma continental y talud alrededor de Sudamérica. La información derivada de estos estudios ha sido, por lo general, utilizada para determinar movimientos y estudiar posibles patrones migratorios (Williams et al. 2002; Marlow et al. 2003; Brown et al. 2013; Rubilar et al. 2014; Zuleta et al. 2015; Burch et al. 2019; Lee et al. 2022; Troccoli et al. 2023), aunque también ha sido empleada para evaluar el tamaño de los *stocks* sujetos a explotación (Tuck et al. 2003; Hillary et al. 2006; Agnew et al. 2006, 2006b; Roberts y Agnew 2008).

La merluza negra es un pez que carece de vejiga natatoria, por lo que sufre mucho menos la descompresión que otros peces (Agnew et al. 2006a). Ejemplares capturados tanto por arrastre como con anzuelos o con trampas, han sido marcados y liberados exitosamente. La supervivencia al marcado y posterior liberación parece ser alta, del orden del 90%, o en algunos casos aún superior (Agnew et al. 2006a). Se han reportado recapturas de hasta quince años luego de su liberación (Burch et al. 2019).

En general, todos los estudios de marcado y recaptura realizados tanto en el sur del frente polar como alrededor del cono sur americano indican que *D. eleginoides* es una especie con un fuerte comportamiento residente, es decir, que se traslada muy poco desde su lugar de liberación hasta el sitio en que es recapturada (Collins et al. 2010). Sin embargo, una pequeña fracción de los ejemplares puede moverse largas distancias. Burch et al (2019) analizando los peces marcados en las Islas Heard y McDonald, encontraron que la mayor parte de los peces recapturados se trasladaron trayectos muy cortos, de hasta unos 50 km desde el lugar donde fueron liberados. Sin embargo, un 2% de los ejemplares recapturados se desplazaron grandes distancias, en algunos casos superiores a los 2500 km (tres peces fueron recapturados en la plataforma de las Islas Marion y Prince Edward).



En la plataforma de los Islotes Aurora y las Islas Georgias del Sur, Marlow et al. (2003) empleando marcas tradicionales (T-bar), encontraron que la gran mayoría de los peces marcados fueron recapturados en distancias muy cercanas al sitio de liberación, por lo general inferiores a los 25 km. Sólo dos ejemplares recorrieron más de 100 km, desde los Islotes Aurora (Rocas Cormorán y Negra) en dirección a Georgias del Sur. Por su parte, en la plataforma de la Isla Macquarie, Tuck et al. (2003) también reportaron, en general, desplazamientos muy cortos, aunque un pequeño porcentaje de individuos se pueden mover mayores distancias. La población de *D. eleginoides* que habita al norte de las Islas Sándwich del Sur puede ser una extensión de aquella que se distribuye en las Islas Georgias del Sur, de acuerdo al reporte de un pez marcado allí y recapturado en las Georgias del Sur, unos 740 km hacia el norte (Roberts y Agnew 2008). Møller et al. (2003) han reportado la captura un ejemplar adulto de 1,80 metros de LT y 70 kg de peso en el Atlántico noroeste, en aguas de Groenlandia, lo que posiblemente demuestre la enorme magnitud de la migración que pueden realizar en aguas profundas algunos ejemplares.

En las aguas que rodean al cono sur americano, se han hecho varias experiencias de marcado y recaptura, derivándose de las mismas importante información respecto de los movimientos de la especie en el área. Brown et al. (2013) a partir del marcado de ejemplares en cercanías de las Islas Malvinas con marcas *pop-up* encontraron, en forma coincidente con otros estudios, una alta fidelidad de los peces con las distintas áreas de marcado, denotándose una movilidad reducida, por lo general menor a los 50 km desde la zona de liberación en un período de seis meses. Describieron tres distintos patrones de movimiento. El primero de ellos, de carácter estacional, que involucraría cambios en la profundidad en la época estival, y otros dos caracterizados por movimientos batimétricos posiblemente relacionados con la alimentación (diferente disponibilidad de presas a distintas profundidades) y con la reproducción, que podrían estar relacionados a desplazamientos en la columna de agua. Respecto de estos últimos, los autores destacan que durante los meses que coinciden con la reproducción, los peces se movieron repetidamente entre aguas de 900 a 1.200 m de profundidad, lo que podría estar vinculado con la puesta. Un comportamiento de esa característica relacionado con la reproducción ya fue reportado por Laptikovski et al. (2006). En un estudio llevado a cabo con marcas de registro en ejemplares de *D. eleginoides* en la Isla Heard, también se identificaron movimientos complejos de los peces de tipo nictimeral, posiblemente asociados a las migraciones de las presas en la columna de agua en el ciclo diurno y a la topografía del fondo (Williams y Lamb 2002).

Brown et al. (2013) mencionaron también que los peces tendieron a moverse hacia aguas más profundas en diciembre, relacionando esos movimientos con posibles migraciones verticales post reproductivas en búsqueda de presas. Sin embargo, el bajo número de marcas recuperadas exitosamente y el dispar comportamiento de los peces no permiten tener una visión clara de tales patrones migratorios, ni tampoco relacionarlos efectivamente con las posibles causales invocadas.

En otro programa de marcado y recaptura con marcas tradicionales llevado a cabo en el área alrededor de las Islas Malvinas, Farrugia (2018) reportó que de unos 1.000 peces marcados en 2016 y 2017, 36 fueron recapturados hasta febrero de 2018. Como en otros casos, la gran mayoría de los peces fueron recapturados dentro de un radio de 30 km del lugar de la liberación, con tiempos en libertad de hasta 232 días. También indicó que sólo una marca de las realizadas por el Programa que lleva a cabo en la plataforma patagónica el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) de Argentina, fue recuperada en el sector de dicha plataforma que rodea a las Islas Malvinas, a unos 175 km de su sitio de liberación, confirmando que *D. eleginoides* es una especie con una marcada fidelidad a sus sitios de residencia. Posteriormente Lee et al (2022), realizaron un completo análisis de los movimientos migratorios de *D. eleginoides* alrededor de las Islas Malvinas. La mayoría de los individuos (77,6%) mostraron altos niveles de fidelidad al sitio donde fueron marcados (<50 km), lo que, según dichos autores, sugiere que es



poco probable que ocurran migraciones estacionales de desove. Sin embargo, el 9,9% de los individuos realizaron movimientos que implicaron mayores distancias, principalmente peces grandes (>120 cm) que habitaban las zonas más profundas de la plataforma y talud al norte de 52°S, y que se desplazaban hacia el sur, donde se encuentran las zonas reproductivas (Banco Burdwood, la Cordillera Norte de Scotia Ridge y sur de Chile).

Aún más recientemente, Troccoli et al. (2023) han descripto los movimientos de *D. eleginoides* en la plataforma patagónica del Océano Atlántico, tanto en cercanías del Banco Burdwood como en el talud al norte del Mar Argentino. A partir de una recaptura de 121 ejemplares de los 5.907 marcados en el período 2004 – 2020, pudieron corroborar en ambas áreas el mismo comportamiento residente indicado por Brown et al (2013) y Lee et al (2022). Alrededor del 77% de los peces en el área norte y el 64% en el sur fueron recapturados a menos de 37 km del sitio de liberación, con períodos en libertad que oscilaron entre 0,5 y 8,6 años. Sin embargo, alrededor de un 10% de los peces han tenido desplazamientos mayores, superiores a los 740 km, llegando uno de ellos a recorrer 3.540 km, trasladándose del Océano Atlántico al Pacífico. Sólo se han recuperado dos marcas de aquellas realizadas alrededor de las Islas Malvinas en el área de acción de la flota argentina, aunque no se indica el sitio donde fueron liberados ambos peces. Este patrón de movimientos migratorios es también coincidente con lo reportado por Marlow et al. (2003) para peces marcados en el talud al norte de las Islas Malvinas (42°S). Del total recapturado en dicha área (14 ejemplares de 274 marcados), 12 fueron obtenidos a menos de 20 km de su lugar de liberación. De los restantes, un ejemplar fue capturado a 46 km del lugar de liberación después de 409 días en libertad, y otro fue recapturado a 322 km en dirección sur luego de 217 días en libertad. Una iniciativa para estudiar los movimientos de *D. eleginoides* en aguas internacionales al norte y este de las Islas Malvinas, ha sido presentado para su consideración en CCAMLR por Lam et al. (2019). El estudio, que prevé utilizar 50 marcas satelitales, sin duda contribuirá a conocer los movimientos migratorios de la especie en el área.

En virtud de toda la información disponible respecto de las experiencias de marcado y recaptura, puede aceptarse que existe suficiente evidencia para confirmar una escasa movilidad de *D. eleginoides* en la plataforma patagónica argentina, caracterizada por la ausencia de migraciones regulares, y que parece ser común a todas las poblaciones de la especie en el Océano Austral: la mayor parte de los peces permanecen fieles o en cercanías de sus sitios de residencia, mientras sólo una pequeña fracción de ellos suelen desplazarse largas distancias (Williams et al. 2002; Marlow et al. 2003; Burch et al. 2019; Lee et al. 2022; Troccoli et al. 2023). Sin embargo, los movimientos migratorios de los peces que se desplazan grandes distancias no necesariamente implicarían contribuciones genéticas significativas hacia y desde otras poblaciones o *stocks*, por lo que *D. eleginoides* sigue siendo considerada como una especie fundamentalmente filopátrica (Kuhn 2007; Welsford et al. 2011), aunque existan algunos peces que pueden comportarse como viajeros o miembros vagantes.

La única excepción a este comportamiento la constituye el resultado de los estudios de marcado y recaptura realizados en el Océano Pacífico frente a las costas chilenas. Rubilar et al. (2013) reportaron la marcación de 855 peces entre junio de 2012 y marzo de 2013 desde los 47°S hasta el sur del Cabo de Hornos (aproximadamente 59°S), de los cuales 11 fueron recapturados. Sorprendentemente, y a pesar del bajo número de recapturas (posiblemente debido al poco tiempo transcurrido luego de la liberación), se evidenció un notorio desplazamiento en sentido norte, desde los sitios de liberación hasta los de recaptura. Por su parte, Rubilar et al. (2014) mencionan la captura de 30 peces en total, corroborando el sentido norte de la migración en aguas chilenas. La distancia recorrida por los peces fue importante, superando en algún caso los 1.700 km en menos de un año (246 días). Al contrario de los reportes de *D. eleginoides* en otras regiones australes de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico al sur del frente polar y en la plataforma



patagónica del Atlántico, sólo un 20% (6/30) se movieron menos de 92,6 km desde su lugar de liberación, por lo que el Pacífico chileno parece ser el único sector de la distribución de la especie donde se advierte un patrón migratorio tan definido. Por otra parte, resulta sorprendente que no se haya detectado una migración similar de retorno hacia el sur. Existe evidencia de sólo dos ejemplares marcados en Chile que fueron capturados en aguas argentinas, y esto ocurrió en proximidades del límite entre ambos países (Troccoli et al. 2023). Por su parte, Zuleta et al. (2015) reportan la recaptura de un solo pez de los 136 marcados durante 2014 en la pesquería artesanal chilena (desde los 47°S hasta el límite con aguas peruanas). Un pez marcado en los 43°26'S fue recapturado un grado hacia el sur (42°34'S) recorriendo una distancia superior a los 120 km en dos meses luego de su liberación, constituyendo el único registro disponible de un ejemplar que se desplazó en dirección sur en aguas chilenas.

Características de la reproducción

D. eleginoides tiene una fecundidad absoluta alta comparada con otros nototénidos. Las hembras pueden producir entre 94.000 y 1.426.000 huevos de gran tamaño, de hasta hasta 4,3 a 4,7 mm (Kellermann 1990, Evseenko et al. 1995, Nevinski y Kozlov 2002, Brown 2011), aunque en términos relativos respecto de su peso corporal es mucho más baja que en otros teleósteos (Young et al. 1995, 1999). Los huevos, que poseen 28 gotas oleosas (Mujica et al. 2016), al igual que las larvas, son pelágicos (Evseenko et al. 1995; North 2002). Se ha estimado que el desarrollo embrionario en las Islas Georgias del Sur dura al menos unos tres meses previos a la eclosión (Evseenko et al. 1995, North 2002), aunque en laboratorio se ha producido el desarrollo en períodos significativamente menores (30-33 días) a una temperatura de incubación de 4-8 °C (Mujica et al. 2016) en forma coincidente con lo expresado por Harte (2020) respecto del período de incubación (30 días) en una granja de cría ubicada en las Islas Malvinas.

Las larvas eclosionarían con una longitud total de 14 mm en el mes de noviembre en la plataforma de las Islas Georgias del Sur (Kock y Kellermann 1991). North (2002), en función del tamaño de las larvas y la tasa de crecimiento, predijo que la captura de las mismas en dicha región entre los meses de noviembre y diciembre, sugeriría un periodo de embriogenesis de alrededor de 3,5 meses. Por otra parte, se ha reportado que en las Islas Kerguelen, las larvas pueden permanecer en el agua hasta 230 días (Krusic-Golub et al. 2005). De comprobarse esta prolongada duración del período pelágico de huevo y larva, harían a la especie muy susceptible de predación en las primeras etapas de vida lo que, de alguna manera, no coincidiría con una fecundidad relativa baja de la especie. A pesar de que no se conoce con exactitud la duración del período desde la puesta hasta la eclosión y la duración de la etapa larval en las distintas regiones de distribución de la especie, debido a que se supone una extensa existencia pelágica, se ha propuesto que tanto huevos como larvas pueden ser potencialmente dispersados hacia regiones muy alejadas de las áreas de reproducción, y así favorecerse la conectividad entre las poblaciones, a través de la advección de los estadios tempranos de desarrollo (Laptikhovsky et al. 2006; Canales-Aguirre et al. 2018).

Los pequeños juveniles de merluza negra poseen flotabilidad negativa (Eastman 1993), lo que facilita su movimiento hacia la capa demersal próxima al fondo. Estos juveniles viven en aguas de menores profundidades respecto de los adultos. De esta manera, el reclutamiento, se produce en aguas más someras respecto del amplio rango de profundidades en que se distribuye la especie. Se ha descrito que suele ser variable en el sector próximo a las Islas Malvinas, con la aparición de una cohorte más abundante cada 4 o 5 años aproximadamente (Laptikhovsky y Brickle 2005), aunque no se ha determinado de manera confiable ninguna relación entre la fuerza del reclutamiento y las condiciones ambientales en dicha área (Brown 2011; Lee et al. 2021), posiblemente por la complejidad oceanográfica de dicha zona.



Posteriormente, y a medida que los peces crecen y se hacen adultos, van migrando hacia aguas más profundas (Agnew et al. 1999; Wöhler y Martínez 2002), por lo general próximas a los sitios de reclutamiento (Williams et al. 2002). Con el aumento de la maduración sexual se acentúa la flotabilidad neutra de los adultos (Eastman 1993). El ciclo de vida de la especie está marcado entonces por cambios ontogenéticos importantes que permitirían una compleja adaptabilidad para lograr la conectividad en áreas de reproducción, cría, reclutamiento, y alimentación que pueden, sólo eventualmente, implicar grandes distancias (Ashford et al. 2012).

Laptikhovsky et al. (2006), describieron que la reproducción de la merluza negra alrededor de las Islas Malvinas, ocurre principalmente en el talud este del Banco Burdwood y la parte más oeste de la Dorsal del Scotia norte, áreas a las que los peces de zonas cercanas migrarían para reproducirse. También postulan que luego de la reproducción, los peces migran nuevamente desde el talud del Banco Burdwood hacia sus zonas de residencia, ubicadas hacia el norte en el talud este y norte de las Islas Malvinas (incluso hasta los 40°S), hacia el oeste en el pacífico chileno y hacia el este sobre la Dorsal del Scotia. Sin embargo Brown et al. (2013), utilizando marcas *pop-up*, encontraron que los peces en las áreas del talud al este y noreste de las Islas Malvinas, no migran hacia el sur durante la época reproductiva. Por el contrario, permanecen fieles al sector en que fueron marcados, con movimientos que involucran distancias inferiores a los 50 km en el 79% de los casos, y no muestran migraciones verticales repetitivas que pudieran ser relacionadas con el comportamiento reproductivo en su área de residencia. Por otra parte, Martínez et al. (2021) han demostrado recientemente la existencia de actividad reproductiva a lo largo de gran parte del talud del Mar Argentino al norte de las Islas Malvinas, donde se reproducirían los peces que habitan en dicha área, lo que no coincide con lo expresado por Laptikhovsky et al. (2006). Según estos últimos autores, existiría en el Banco Burdwood un pequeño pico reproductivo durante el mes de mayo, aunque el momento más importante en que ocurriría la reproducción es durante julio y agosto. Este esquema se asimilaría al descrito para el talud alrededor de las Islas Georgias del Sur, donde ocurre un pico reproductivo menor en abril-mayo y uno mayor en julio-agosto (Agnew et al. 1999).

La puesta se produciría a una profundidad promedio de unos 900-1.100 metros (Laptikhovsky y Brickle 2005; Laptikhovsky et al. 2006; Pájaro et al. 2009, Martínez et al. 2021) aunque existen registros de peces en puesta entre 700 y 1.900 metros de profundidad en la zona del talud del Banco Burdwood y ligeramente hacia el norte, existiendo migraciones verticales de machos y hembras diferenciales en virtud del arribo más temprano de los machos a las zonas de puesta, permaneciendo a la espera de la llegada de las hembras en aguas profundas (Laptikhovsky et al. 2006). Posteriormente, y en el pico reproductivo, ambos sexos se concentrarían entre 900 y 1.200 metros durante la puesta (Laptikhovsky et al. 2006). Existe evidencia de que cierta proporción de los adultos presentes en el Banco Burdwood y en otras regiones del talud de la plataforma patagónica del Atlántico no se reproducirían todos los años (Brown 2011; Boucher 2018), lo que es una característica de muchos teleósteos vinculada a condiciones ambientales desfavorables para la reproducción o bien a pobres condiciones fisiológicas de algunos ejemplares en el período reproductivo (Rideout y Tomkiewicz 2011). Arana (2009) describe que los ejemplares en maduración en el sur de Chile se encuentran en junio y julio, en maduración avanzada y puesta en julio y agosto, y en post desove en setiembre y octubre, aunque se detectaron especímenes en un avanzado estado de madurez durante la segunda mitad de setiembre y hasta inicios de octubre. Por su parte, Galleguillos et al. (2008) mencionan que en el sur de Chile existirían dos picos de puesta, el primero y menor entre abril y mayo y un desove mayor entre julio y agosto, coincidiendo con lo reportado por Laptikhovsky et al. (2006).

Pájaro et al. (2005) identificaron un área de reproducción de merluza negra en el Mar Argentino, a lo largo del talud desde cabo de hornos hasta el este del Banco Burdwood, a partir del análisis microscópico de las gónadas, y Pájaro et al. (2009) confirmaron el hallazgo a partir de

cuantiosa información de observadores a bordo. Estos últimos autores, analizando las características de la reproducción de la merluza negra en el Mar Argentino en dos sectores distintos (talud al norte entre 36 y 48°S y al sur de los 54° S), encontraron la mayor actividad reproductiva, con presencia de hembras y machos en puesta entre los meses de julio y agosto, localizada en el sector sur, desde cabo de hornos hasta el talud sur del Banco Burdwood y norte de la Dorsal del Scotia. Por el contrario, en el sector del borde de la plataforma continental al norte de 48°S, aún con longitudes totales correspondientes a adultos, no identificaron especímenes en puesta, y sólo se capturaron unos pocos ejemplares en maduración y en post puesta. En función de ello, dichos autores postularon que posiblemente en el sector norte exista una muy escasa actividad reproductiva, coincidentemente con lo mencionado por Laptikhovsky et al. 2006, respecto de que todos los peces de la plataforma patagónica del Atlántico se reproducirían en cercanías del Banco Burdwood. Sin embargo, información recientemente analizada del programa observadores del INIDEP correspondientes al período 2010-2020, refleja la presencia de ejemplares en puesta indicativa de actividad reproductiva de merluza negra en el sector del talud frente a las costas argentinas al norte de las Islas Malvinas, entre 37°S y 42° S (Martínez et al. 2022) (Figura 7), lo que indica que al disponer de mayor cantidad de información ha sido posible encontrar nuevos sitios de reproducción de la especie, como también lo describieron recientemente Brigden et al (2017) para el talud alrededor de las Islas Georgias del Sur (Figura 8).

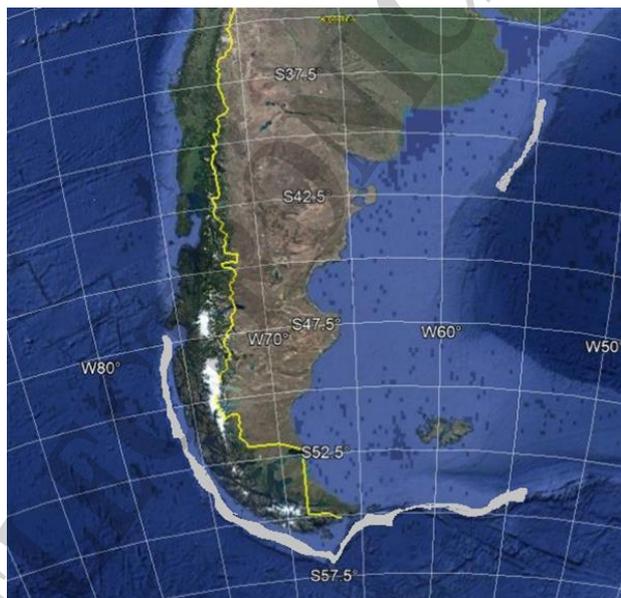


Figura 7. Áreas de reproducción de *D. eleginoides* identificadas en aguas del cono sur americano (reproducido de Martínez et al. 2022).

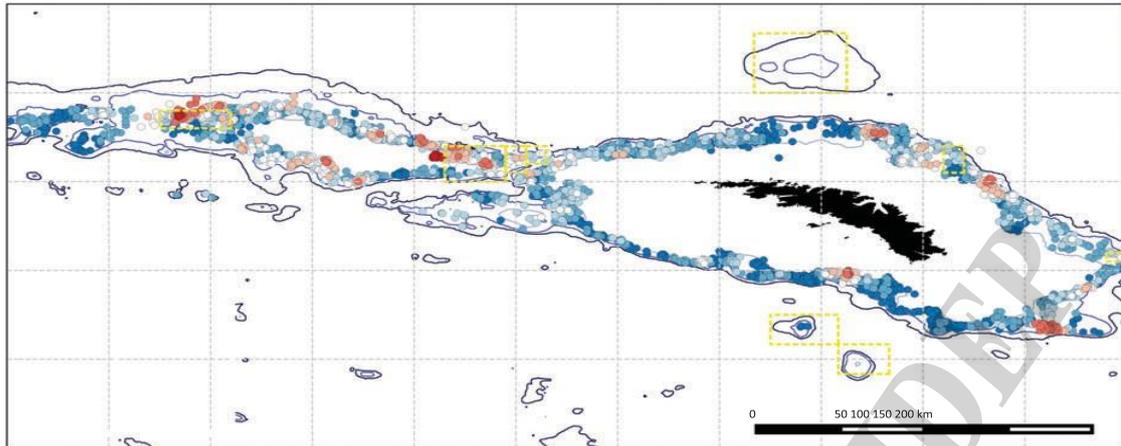


Figura 8. Áreas de Reproduccion de *D. eleginoides* en cercanías de las Islas Georgias del Sur e Islotes Aurora (Rocas Cormorán y Negra). Reproducido de Brigden et al. (2017).

Dispersión de huevos y larvas

Los peces, como otros organismos vivos, han desarrollado evolutivamente mecanismos para adaptarse al ambiente en el que habitan. Entre las adaptaciones que contribuyen al éxito reproductivo, se encuentran aquellas vinculadas a la estrategia de liberación de los huevos en un período relativamente extenso, para lograr localizar eventos ambientales favorables, con el fin de aumentar la probabilidad de supervivencia de los estadíos tempranos del ciclo de vida (Murua y Saborido-Rey 2003). Para extender los períodos de puesta, a menudo los individuos tienen más de una puesta durante la temporada reproductiva, conociéndose como desovantes por camada (*batch spawners*), dentro de la cual se encontraría la estrategia reproductiva de la merluza negra (Pájaro et al. 2009; Brown 2011). Luego de la puesta, la densidad de los huevos determina su flotabilidad, y por lo tanto, su posición en la columna de agua (Sundby 1991). La ubicación vertical en la columna de agua es muy importante porque puede determinar su dispersión o retención o su escape de los predadores, y por lo tanto, su supervivencia. Así, las poblaciones de peces han adaptado las áreas y épocas de reproducción (incluso la profundidad de desove) para vincularse a los mecanismos de circulación oceánica que determinan su éxito reproductivo.

De acuerdo con Toomey et al. (2018) la mezcla entre las poblaciones de peces puede ocurrir, básicamente, mediante dos mecanismos: la dispersión de huevos y larvas arrastrados por la corriente, o la migración de los peces juveniles y adultos. Tal dispersión y los movimientos migratorios pueden ocurrir en ausencia de barreras que las impidan, sean generadas por la topografía, como las grandes distancias de océano profundo, o por los frentes oceanográficos que separan aguas de muy distintas características. Respecto de la dispersión de los productos de la reproducción en el cono sur americano, donde dichas barreras no parecen existir, Ashford et al. (2012), Harte (2020) y Lee et al. (2021) analizaron la posible conexión entre las áreas reproductivas de la merluza negra ubicadas en la plataforma continental del sur de Chile y el caladero de las Islas Malvinas. A través de simulaciones del movimiento de las partículas en la columna de agua, teniendo en cuenta que los huevos y las larvas de la especie son pelágicas y que permanecerían entre dos y cinco meses en la región nerítica (Evseenko et al. 1995, North 2002, Krusic-Golub et al. 2005) establecieron la posibilidad de que las áreas de puesta del Pacífico sur (Chile), por impulso de la Corriente Circumpolar Antártica, aporten al reclutamiento que se produce en el Atlántico, en el importante caladero sudpatagónico.



Para comprobar su hipótesis, Ashford et al. (2012), analizaron también la microquímica de los otolitos de peces capturados a ambos lados del cono sur americano. Postularon que, de acuerdo al análisis de los elementos traza en el núcleo de los otolitos depositados durante los estadios tempranos de vida de los peces, debe descartarse la hipótesis de una sola población con un área de desove en el Banco Burdwood, indicando que los peces distribuidos tanto al norte como al sur de las Islas Malvinas recibirían el aporte de la reproducción que ocurre en el sur de Chile y el Banco Burdwood. Sin embargo, recientemente, se han planteado algunas dudas acerca de la flotabilidad de los huevos de merluza negra respecto del modelo de dispersión de partículas utilizado. Harte (2020) con datos experimentales de densidad, sugirió que los huevos de la especie cambian la flotabilidad a medida que avanza el desarrollo del embrión, siguiendo un patrón similar de cambio de la flotabilidad respecto del estadio de desarrollo y la edad de los huevos observada en otras especies de peces marinos. Ello podría hacer suponer que la hipótesis inicial respecto de que los huevos se distribuyan en la capa pelágica más superficial, no sea del todo correcta, y por el contrario, los huevos de *D. eleginoides* podrían permanecer en distintas capas del mesopelagial, con consecuencias muy distintas respecto de la posible dispersión de los mismos a través de la Corriente Circumpolar Antártica como propuso Ashford et al. (2012). Realizando simulaciones de la dispersión de partículas desde las zonas de puesta del sur de Chile y considerando distintas áreas de retención en la plataforma patagónica, Harte (2020), postuló sorprendentemente que el Banco Burdwood parece tener poca o ninguna conectividad con las áreas de retención alrededor de las Islas Malvinas o en la Plataforma Patagónica y que es poco probable que contribuya en gran medida al suministro o retención de huevos y larvas de *D. eleginoides* en la zona. En cambio, planteó que los resultados de las simulaciones de seguimiento de partículas sugieren que las áreas de desove en el sur de Chile son probablemente la fuente más importante de aporte de productos de reproducción para el caladero de las Islas Malvinas. Al analizar los posibles procesos que gobiernan la migración ontogenética y la fuerza de los reclutamientos de *D. eleginoides* en el sector de la plataforma patagónica ubicado alrededor de las Islas Malvinas, Lee et al (2021) propusieron también que luego de la puesta, huevos y larvas son conducidos hacia esa zona por las corrientes desde las áreas de reproducción ubicadas al sur de Chile y en el Banco Burdwood, y que la presencia de remolinos mesoescales estacionales que conectan el Frente Subantártico con la Corriente de Malvinas parece ser de importancia primordial para la supervivencia de los huevos y larvas de la especie.

Sin embargo, Rubilar et al. (2014) encontraron que el sur de Chile numerosas áreas de crianza de juveniles y de reclutamiento de merluza negra, sugiriendo incluso que muchas de ellas aún no han sido identificadas y valoradas adecuadamente. Esta observación de alguna forma se contrapone con la hipótesis de que el reclutamiento ocurre sólo en forma importante en la plataforma argentina al sur y este de las Islas Malvinas, pudiéndose advertir que ocurre también en aguas chilenas. En esta zona, los juveniles se localizan en número relevante al menos desde los 47°S y hasta el límite con aguas argentinas, por lo que el transporte de los productos de la reproducción, si ocurre, podría ser un fenómeno de menores dimensiones a lo supuesto por Harte (2020) y Lee et al. (2021).

Longitud de primera madurez sexual

Existen distintas estimaciones de la longitud de primera maduración sexual de la merluza negra, tanto en las regiones australes del los océanos Atlántico, Pacífico en Índico como alrededor del extremo sur americano. La longitud y la edad a la que maduran los peces por primera vez en áreas con características oceanográficas diferentes (con mayor influencia de la temperatura), pueden reflejarse en distintas longitudes y edades de primera madurez sexual, lo que puede ser indicativo de posibles diferencias entre los distintos *stocks*. En virtud de ello, en este trabajo se



describen los valores de longitud de primera maduración ($LT_{50\%}$) estimados por varios autores para las distintas regiones donde se distribuye la especie. En la Tabla 1 se expresan los valores de $LT_{50\%}$ de ambos sexos de merluza negra en distintas áreas de estudio, las mayoría de los cuales fueron recopilados por Collins et al. (2010).

De acuerdo a los estudios realizados por diferentes autores, se han observado distintos valores de $LT_{50\%}$ entre las diferentes áreas de estudio. Sin embargo, en ocasiones, las diferencias pueden deberse a los métodos empleados en cada estimación, especialmente las escalas de madurez, la técnica empleada para la asignación de los estadíos (macro o microscopía) y la cobertura estacional de los muestreos, por lo que la comparación puede resultar difícil.

Tabla 1. Longitud de primera maduración sexual ($LT_{50\%}$) de *D. eleginoides* estimada por distintos autores en diferentes sectores de la distribución de la especie en las regiones más australes de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico y aguas del cono sur americano.

Fuente	Área	LT 50% machos (cm)	LT 50% hembras (cm)
CCAMLR (1987)	Georgias del Sur	57,7	110,4
Moreno (1998)	Georgias del Sur	67,0	86,0
Everson y Murray (1999)	Georgias del Sur	78,5	98,2
Agnew et al. (1999)	Georgias del Sur	75,0	101,0
Laptikhovsky y Brickle (2005)	Banco Burdwood y este de Islas Malvinas	86,0	90,0
Prenski y Almeyda (2000)	Banco Burdwood	76,3	87,1
Pájaro et al. (2009)	Talud norte plataforma patagónica atlántica (39°S-47°S)	84,7	84,7
Pájaro et al. (2009)	Talud sur Cabo de Hornos - Banco Burdwood (55°S-57°S)	80,7	83,1
Ruocco et al. (2017)	Talud norte (38°S-42°S) y sur (54°S-58°S) de la plataforma patagónica atlántica	81,1	78,9
Ruocco et al. (2019)	Talud sur (54°S-58°S) de la plataforma patagónica atlántica	75,0	76,4
Moreno et al. (1997)	Pacífico sur (Chile)	105,0	117,0
Young et al. (1999)	Pacífico sur (Chile)		128,7
Oyarzún et al. (2003b)	Pacífico sur (Chile)	78,0–94,0	113,0–117,0
Arana (2009)	Chile	81,0	89,0
Duhamel (1991)	Kerguelen	65,0	80,0
Lord et al. (2006)	Kerguelen	63,0	85,0

Lo único que parece evidente y se repite en casi todos los estudios realizados, es que los machos maduran con tamaños corporales más pequeños que las hembras. Por otra parte, en aquellas estimaciones correspondientes al extremo sur americano, parecería que los valores de la



longitud de primera madurez en la plataforma continental del Atlántico serían bastante similares entre sí e inferiores a aquellos correspondientes al Pacífico chileno, con la excepción de los reportados por Arana (2009). Parecen también ser distinguibles de aquellos estimados en el área de las Islas Georgias del Sur, en la cual las diferencias entre machos y hembras resultan más notorias. Prenski y Almeida (2005), en función de sus estimaciones, mencionaron que en la región patagónica los ejemplares posiblemente maduran a una edad más temprana respecto de las Islas Georgias del Sur, en virtud de desarrollarse más precozmente por efecto de la temperatura. Sin embargo, estimaciones posteriores en el Mar Argentino (Pájaro et al. 2009; Ruocco et al. 2017) indicarían que al menos los machos madurarían con longitudes mayores respecto a registros obtenidos en las Islas Georgias del Sur.

Fauna parasitaria

El análisis de la fauna parasitaria como marcador biológico es una metodología útil y de amplia aceptación para discriminar *stocks* de peces (MacKenzie 2002; Catalano et al. 2014; Timi y MacKenzie 2015). Ha sido aplicada en varias especies de peces del Atlántico Sudoccidental, observándose que tanto las condiciones oceanográficas como las características propias del hospedador condicionan la composición parasitaria y permiten inferir sobre la diferenciación de *stocks* (Timi 2003; Timi 2007; Braicovich y Timi 2008; Timi y Lanfranchi 2009; Timi et al. 2009, Alarcos y Timi 2013; Alarcos et al. 2016; Cantatore et al. 2016).

En el caso de *D. eleginoides*, Collins et al. 2010 indicaron que se han reportado 62 especies diferentes de parásitos. Algunos autores han descrito la fauna parasitaria de la especie en regiones próximas al cono sur americano y las Islas subantárticas del sector Atlántico (Islas Georgias del Sur y Sandwich del Sur). Los distintos estudios realizados han demostrado que las mayores diferencias en la fauna parasitaria se corresponden con localidades distantes dentro de su área de distribución (Gaevskaya et al. 1990; Rodriguez y George-Nascimento 1996; Brickle et al. 2005; Brickle et al. 2006; Brown et al. 2012).

Rodriguez y George-Nascimento (1996), analizando el número de géneros de metazoos parasitarios de *D. eleginoides* presentes en la zona central de Chile, respecto de aquellos descritos por Gayevskaya et al. (1990) encontraron mayor similitud con los reportados para el área de las Islas Malvinas que respecto a los identificados en muestras provenientes de las Islas Georgias del Sur. Sin embargo, los autores indican que, en términos geográficos, la fauna de parásitos de *D. eleginoides* registrada en las Islas Malvinas y en las islas Georgias del Sur presenta mayor riqueza taxonómica, reflejando la fauna registrada en las Islas Malvinas similitudes intermedias entre Chile y las Islas Georgias del Sur. En todos los trabajos que refieren a la fauna parasitaria en el sector del océano mencionado, se han reportado diferencias en las especies de parásitos y en el grado de infestación relacionadas con el desarrollo ontogenético. En general, los peces más grandes poseen mayor cantidad y variedad de parásitos, como lo describen Brickle et al. (2005; 2006) y Brown et al. (2012). La alta diversidad de parásitos de *D. eleginoides* posiblemente esté relacionada con los hábitos alimentarios de la especie, dado que es un importante predador de varias especies de peces, aunque también depende de la presencia de potenciales parásitos en el área de residencia de los peces (Gaevskaya et al. 1990).

A partir del análisis de la fauna parasitaria de juveniles de *D. eleginoides* presentes en la plataforma patagónica alrededor de las Islas Malvinas, Brown et al. (2012) identificaron 15 diferentes taxa de parásitos en sus estómagos, encontrándose diferencias en la composición parasitaria entre los peces presentes en el noroeste y sureste de las islas. Estos autores propusieron que las diferencias en la abundancia de una de ellas (*Elytrophalloides oatesi*) entre el sector de la Plataforma alrededor de las Islas Malvinas y otras regiones, podrían potencialmente ser utilizadas



como marcador biológico para estudiar los movimientos migratorios y la estructura de las poblaciones de la especie. La prevalencia y abundancia de *E. oatesi* en todas las islas subantárticas (Brickle et al. 2005) fueron mucho más bajas que en la región de Malvinas (Brickle et al. 2006; Brown et al. 2011), lo que indica una menor abundancia en las zonas más frías. *E. oatesi* tiene una abundancia variable en diferentes regiones alrededor del archipiélago y está ausente en ejemplares de *D. eleginoides* del centro-sur de Chile (Rodríguez y George-Nascimento 1996; Oliva et al. 2008), lo que podría indicar cierto aislamiento de los peces en ambas localidades.

Análisis de alternativas para el manejo de la merluza negra basadas en su estructura poblacional

En este trabajo, y a la vista de la evidencia aportada por los estudios multidisciplinarios de distintos aspectos de la biología y de la dinámica poblacional descritos previamente, se analizan tres hipótesis/escenarios diferentes con implicancias para el manejo pesquero de *D. eleginoides* en las aguas que rodean el cono sur americano y las islas subantárticas del sector Atlántico.

De acuerdo con Kerr et al. (2017), si bien idealmente la escala de los modelos de evaluación debería coincidir con la escala de la gestión; esto no siempre es factible. En estos casos, existen diversas alternativas disponibles para mejorar la evaluación y gestión de pesquerías, que incluyen desde cambiar el ámbito de la evaluación del stock o incluir información de la mezcla entre stocks; modificar la escala del manejo, es decir definir nuevos límites de las unidades de gestión; o cambiar ambas, es decir modificar tanto la escala de la evaluación como de la gestión. Dado que la evidencia científica analizada en el presente trabajo parece clara respecto a la diferenciación tanto genética como de la composición química de los otolitos, el aislamiento reproductivo y otras características biológicas del grupo poblacional de *D. eleginoides* localizado en la plataforma insular y talud de los Islotes Aurora y las Islas Georgias del Sur, no existen dudas de que el mismo debe ser manejado como un *stock* individual, como se lo hace actualmente. Por lo tanto, de aquí en más el análisis se centrará en las alternativas de gestión de las pesquerías localizadas alrededor del extremo sur de América, tanto en el Pacífico como en el Atlántico, las que se mencionan a continuación:

- 1) **Mantener el esquema actual de manejo de las distintas pesquerías de *D. eleginoides* en el área.** Ese esquema implica el tratamiento como *stock* individual del recurso distribuido alrededor de las Islas Malvinas, y que es objeto de una pesquería en dicha área, que contrasta con la consideración de un solo *stock* en el Atlántico Sudoccidental (ASO), en función de la cual se administra la pesquería argentina, y la asunción de un *stock* común compuesto por la merluza negra distribuida en el Pacífico sur frente a las costas chilenas y en el Mar Argentino, con la excepción del sector que rodea a las Islas Malvinas, como se ha asumido en la administración chilena de la pesquería, sin ninguna coordinación en la gestión pesquera de las distintas áreas (Tascheri 2019; Martínez et al. 2019). Cualquiera sea el caso, este escenario resulta incompatible con una adecuada explotación del recurso y contrasta con la evidencia científica considerada para diferenciar el *stock* que es objeto de explotación alrededor de Malvinas, y que permite mantener vigente la certificación de esa pesquería por parte del MSC. Este esquema resulta contrario también a una posible futura certificación de las pesquerías en el área de acción de las flotas argentina y chilena.
- 2) **Avanzar en el estudio y en una posible aplicación del concepto de metapoblaciones, que pudiera caracterizar a los distintos grupos de *D. eleginoides* que se localizan en el área.** Este enfoque posiblemente sea muy interesante en términos ecológicos, pero tiene algunos



aspectos que no resutarán fáciles de resolver. Por un lado, la teoría de metapoblaciones requiere de barreras que produzcan cierto aislamiento para las subpoblaciones (Sale et al. 2006), que en este caso es difícil de suponer considerando la distribución prácticamente continua de la especie desde el Pacífico hasta el Atlántico, y que generaría la necesidad de un manejo integrado o que tenga en consideración la gestión de las distintas pesquerías desarrolladas sobre las demás subpoblaciones (incluyendo cambios en los modelos de evaluación). No obstante, aunque puede ser en la práctica inaplicable, tal vez este enfoque merezca ser analizado con mayor detalle en el futuro, porque podría aportar a la caracterización de la estructura poblacional de *D. eleginoides* en el área.

- 3) **Aceptar la existencia de distintos stocks de merluza negra, gestionados de manera independiente, en los mares que rodean el cono sur americano.** Coconsiderar este enfoque tiene una ventaja, consistente en la creciente evidencia científica recientemente aportada para suponer la existencia de un *stock* independiente alrededor de las Islas Malvinas. No obstante, si bien esta condición ha sido asumida y aceptada por el MSC para la certificación de la pesquería que allí se desarrolla, continúa la búsqueda de certeza para acreditar fehacientemente dicha circunstancia. En el mismo sentido, aunque sería útil también analizar con mayor detalle la magnitud del intercambio entre el caladero argentino y el chileno a los fines de profundizar en el grado de aislamiento que presentan para considerarlos como *stocks* independientes, puede considerarse inicialmente que la evidencia de un considerable aislamiento entre los grupos de *D. eleginoides* explotados por ambas pesquerías, podría ser suficiente para considerar la existencia de *stocks* diferentes desde el punto de vista de la explotación pesquera. Si este es el caso, deberían definirse los distintos *stocks* como unidades de manejo independientes, y gestionarlos de esa manera, como ha sido indicado por Martínez et al. (2019) y CM BAC (2019).

Selección de alternativas

Ha sido ampliamente comprobado que existen distintas poblaciones de merluza negra diferenciadas genéticamente en distintas regiones australes de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico respecto del cono sur americano (Smith y Mc Veagh 2000; Appleyard et al. 2002; 2004; Shaw et al. 2004, Rogers et al. 2006; Toomey et al. 2016, Canales-Aguirre et al. 2018). Si bien este trabajo, por su naturaleza revisionista, no aporta nueva evidencia al respecto, la recopilación de prueba científica analizada resulta coincidente con lo postulado por Kalish y Timmis (1998) a partir del análisis de la microquímica de los otolitos, respecto de que *D. eleginoides* estaría genéticamente estructurada en cuatro grandes poblaciones en todo el mundo: una de ellas ubicada en el Pacífico suroeste (Isla Macquarie), otra correspondiente al sector atlántico (Islotes Aurora, Islas Georgias del Sur y Sanwich del Sur), la tercera ubicada alrededor de las islas subantárticas y los montes submarinos del sector índico, y una cuarta ubicada en la plataforma continental de América del Sur, de acuerdo a evidencia reportada por distintos autores (Appleyard et al. 2002, 2004; Shaw et al. 2004, Rogers et al. 2006; Toomey et al. 2016). Los motivos para la diferenciación de poblaciones de merluza negra en las distintas regiones de su distribución, incluso del Atlántico y del Pacífico Sur, han sido atribuidos al aislamiento de los distintos grupos en plataformas continentales e insulares (Rogers et al. 2006). Dicho aislamiento se produciría por la separación de grandes distancias de océano profundo, constituyendo hábitats no propicios para la supervivencia de la especie, así como también por la presencia de frentes oceanográficos que impiden la dispersión de los productos de la reproducción (Shaw et al. 2004; Arkhipkin et al. 2022), facilitada por un comportamiento migratorio general de los adultos y sub-adultos muy



limitado (Brown 2011, Burch et al. 2019; Lee et al. 2022; Troccoli et al. 2023). De esa forma, Rogers et al. (2006), haciendo un análisis del posible intercambio genético entre las Islas Georgias del Sur y la Plataforma Patagónica, indican que dado que el Frente Polar actuaría como una barrera para la dispersión de los productos de la reproducción (huevos y larvas), el único posible intercambio entre ambas poblaciones se restringiría a la migración de adultos o sub-adultos. Aunque existen muy escasos registros que sugieren que peces marcados en las Islas Georgias del Sur han sido recapturados en cercanías de las Islas Malvinas, indicando que algunos peces adultos pueden migrar grandes distancias e incluso cruzar los frentes oceanográficos, los niveles de intercambio entre estas dos áreas deben ser lo suficientemente pequeños como para que las diferencias genéticas se mantengan. La posibilidad de encontrar cierta mezcla de ambos *stocks* en distancias intermedias en la región norte de la Dorsal del Scotia fue mencionada por Shaw et al. (2004), por lo que cierto intercambio genético, aunque muy limitado, podría estar ocurriendo. En este caso, el esquema podría ser coincidente con la teoría de las metapoblaciones, al menos para lo que respecta al caladero de las Islas Georgias del Sur y aquellos ubicados en la plataforma sudamericana.

Por el contrario, en los peces presentes en las aguas que rodean a sudamérica no se han encontrado diferencias genéticas, aún empleando diferentes técnicas (Smith y McVeagh 2000; Oyarzún et al. 2003a; Shaw et al. 2004; Rogers et al. 2006; Galleguillos et al. 2008; Toomey et al. 2016; Canales-Aguirre et al. 2018; Arkhipkin et al. 2022; Fernández y Ceballos MS). Esto puede ser el resultado de la ausencia de barreras geográficas o hidrológicas que impidan el aislamiento total de los peces, de tal forma que no han podido establecerse diferencias entre las poblaciones que resulten estadísticamente significativas. Sin embargo, debe destacarse que la ausencia de diferenciación genética no necesariamente significa que todos los peces que se localizan alrededor del extremo sur de América puedan ser considerados como un solo grupo, debido a que el intercambio entre ellos puede no ser lo suficientemente frecuente, permanente y significativo para considerarlos como una unidad.

Los estudios realizados para diferenciar grupos poblacionales de merluza negra a partir de la microquímica de los otolitos muestran diferencias notorias entre los ejemplares de *D. eleginoides* de las Islas Georgias del Sur e Islotes Aurora (Rocas Cormorán y Negra) respecto de aquellos localizados alrededor del extremo sur continental de América (Ashford et al. 2005, 2007; 2008). Tales diferencias fueron atribuidas a las distintas características de las masas de agua y a la presencia diferencial de microelementos a ambos lados de la corriente Circumpolar Antártica y del Frente Polar. En el caso de las distintas locaciones de muestreo de *D. eleginoides* en aguas del Pacífico chileno, y de la plataforma continental atlántica argentina, incluyendo a la zona del Banco Burdwood, el área alrededor de las Islas Malvinas y el talud al norte de dicho archipiélago, también se identificaron ciertas diferencias, aunque por lo general, menos notorias respecto de las indicadas comparativamente con las islas subantárticas. No obstante, la composición microquímica de los bordes de los otolitos de *D. eleginoides* (Ashford et al. 2005) permitió diferenciar con gran éxito las áreas de captura y clasificar exitosamente a los peces provenientes de la plataforma patagónica atlántica respecto de los correspondientes al Pacífico sudoriental. Al analizar las muestras de la plataforma sudpatagónica atlántica, que incluyeron locaciones del talud norte ($43^{\circ}35'S$), regiones al norte, este y sur de las Islas Malvinas y al este y oeste del norte de la Dorsal del Scotia, se encontraron algunas diferencias en la composición microquímica, lo que podría indicar la posibilidad de la existencia de más de un *stock* en el sector atlántico, o al menos distintas áreas de cría, en las cuales transcurren las primeras etapas de vida de los peces. Otro resultado interesante se relaciona con el análisis realizado por Ashford et al. (2007), en el que las muestras provenientes del talud continental al norte de las Islas Malvinas (hasta $43^{\circ}35'S$) presentaron una relación Mg/Ca muy inferior a aquellos procedentes de áreas más australes, mostrando claramente un depósito



diferencial de esos elementos en relación al área. Esta diferenciación había sido anticipada en el análisis de la microquímica del núcleo de los mismos ejemplares (Ashford et al. 2006), pero no de manera tan clara, al igual que la relación Sr/Ca, en este caso sólo en el núcleo. Ello podría indicar que los peces que se localizan en el área del talud norte del Mar Argentino, desde las Islas Malvinas y hasta incluso latitudes tan al norte como 40°S, podrían presentar cierto aislamiento de aquellos que se encuentran más al sur, lo que coincide con las recientes observaciones sobre actividad reproductiva de merluza negra en el borde de plataforma y talud norte del Mar Argentino (Martínez et al, 2021), y con la gran fidelidad a sus sitios de residencia demostrada por una alta proporción de los peces presentes en dicho sector, corroborada a través de los estudios de marcado y recaptura (Marlow et al. 2003; Troccoli et al. 2023).

A los fines del presente trabajo, resultó muy interesante la distinción encontrada en la microquímica de los otolitos de *D. eleginoides* entre las muestras provenientes del sur de Chile y aquellas de la Plataforma Atlántica (Ashford et al. 2008). Los registros medios de la relación Sr/Ca fueron notoriamente distintos entre el sur de Chile y la plataforma argentina (aunque estadísticamente las diferencias estarían en el límite de ser significativas), permitiendo pensar que los peces de ambas zonas no se habrían originado en la misma área, como plantea Ashford et al. 2012, y que resulta congruente con la heterogeneidad de las muestras del extremo sur americano reportadas por Ashford et al. (2006). En todo caso, este es un asunto que debería explorarse contando con mayor número de muestras de distintas áreas de la Plataforma patagónica, tanto del Pacífico como del Atlántico. Para este fin, podría ser de utilidad continuar explorando la técnica de los isótopos estables de otolitos empleada por Ashford y Jones 2007, la cual permitió diferenciar en su totalidad la procedencia y corroborar la evidencia previa de aislamiento de los distintos grupos de peces. Las propiedades contrastantes de los distintos isótopos estables contenidos en los otolitos, debido a distintas características ambientales en cada locación, sugieren fuertemente que esta técnica puede resolver con mucha precisión la procedencia de los distintos ejemplares de *D. eleginoides*. Lamentablemente, no se ha aplicado aún a distintos sitios dentro de la plataforma continental en ambos márgenes del extremo sur americano, lo que podría reflejar el grado de permanencia de los individuos en cada área, y así aportar al estudio de la estructura poblacional a través de la ecología espacial de los peces.

También las experiencias de marcado y recaptura han aportado información muy relevante para establecer el comportamiento migratorio de la especie. Todos los estudios realizados hasta el presente demuestran que la merluza negra se caracteriza por poseer un comportamiento altamente residente, por el cual los peces tienden a permanecer fieles a sus sitios de morada durante gran parte de su vida (Williams et al. 2002; Marlow et al. 2003; Tuck et al. 2003; Agnew et al. 2006b; Welsford et al. 2012; Martínez et al. 2014; Waessle y Martínez 2018; Burch et al. 2019; Lee et al. 2022; Troccoli et al. 2023). Debe tenerse en cuenta que la merluza negra no es un pez cuya morfología coincida con la típica de una especie que realiza grandes migraciones. Los peces altamente migratorios suelen presentar características hidrodinámicas adaptadas para ello, de manera de facilitar la natación sostenida de grandes distancias con un menor costo energético (Ohlberger et al. 2006; Chapman et al. 2015).

A partir de la evidencia relevada, queda muy claro que el comportamiento residente se ha observado también en la plataforma atlántica sudamericana, donde no pareciera existir un patrón migratorio definido y la gran mayoría de los peces permanecen fieles a los lugares en que habitan, con un caso reportado de un pez capturado sólo a 1,7 km de su sitio de liberación después permanecer más de 8 años en libertad (Troccoli et al. 2023). Sólo unos pocos ejemplares parecen desplazarse grandes distancias (Williams et al. 2002; Roberts y Agnew, 2008; Burch et al. 2019; Troccoli et al. 2023). Por el contrario, Rubilar et al. (2014) han sugerido que los peces marcados en Chile, a diferencia del resto de los caladeros de la especie, muestran un patrón migratorio bien



definido, caracterizado por un constante flujo hacia el norte. En función de ello, plantean la aplicabilidad de la hipótesis de miembros vagabundos (Sinclair 1987; Sinclair e Iles 1989), pudiendo ser la pesquería artesanal chilena (norte de 47°S) un área sumidero, constituyendo el grupo de peces localizado en el extremo austral la fuente, de acuerdo a la hipótesis de fuentes y sumideros de Pulliam (1988). Sin embargo, la existencia de juveniles de merluza negra en toda la plataforma y talud frente a las costas chilenas, de alguna manera, no coincide con la hipótesis de sumidero mencionada por estos autores. Si bien en el Pacífico chileno se ha reportado que la reproducción de la especie ocurre sólo al sur de los 47°S (Arana 2009), es probable que con un mayor esfuerzo de muestreo hacia el norte puedan localizarse otros sectores, que aunque sean de menor magnitud, también aporten a la reproducción. Un caso como ese ha sido reportado recientemente por Martínez et al. (2021) al identificar una nueva área con actividad reproductiva de *D. eleginoides* en el talud frente a las costas argentinas entre 37 y 42°S.

Las características reproductivas de la merluza negra y el desarrollo ontogenético vinculado al ambiente están íntimamente relacionadas con la estructuración de las poblaciones a lo largo y ancho de la región oceánica más austral, y seguramente también alrededor del cono sur americano. Como fue mencionado, en dicho sector, se han reportado zonas de puesta a lo largo de todo el borde de la plataforma continental e inicios del talud desde aproximadamente los 47°S en el Pacífico frente a las costas chilenas (Arana 2009; Rubilar et al. 2013; 2014), hasta el sector noreste del Banco Burdwood (54°S), rodeando el extremo sur del continente, siguiendo el borde de plataforma y talud continental (Pájaro et al. 2005, 2009; Laptikhovsky et al. 2006; Harte 2020). En el Atlántico se produciría una discontinuidad de las áreas reproductivas para localizarse nuevamente en el sector comprendido en el talud norte del Mar Argentino entre 37° y 42° S (Martínez et al. 2022). Hasta el presente, no se ha reportado actividad reproductiva en la región norte de Chile o en la Plataforma Continental peruana, la cual constituiría el extremo septentrional de la distribución de la especie, pero ello puede estar relacionado a la falta de estudios de este tipo durante la época reproductiva (Aramayo 2016). No obstante, y como se indicó más arriba, se ha sugerido que la especie no se reproduciría al norte de los 47° S en el Pacífico, y que la merluza negra que se distribuye al norte de Chile, Perú y Ecuador podrían ser miembros vagantes que no contribuirían reproductivamente a la población (Arana 2009).

La mezcla entre las poblaciones de peces puede ocurrir, básicamente, mediante dos mecanismos: la dispersión de huevos y larvas arrastrados por la corriente, o la migración de los peces juveniles o adultos (Toomey et al. 2018). Según Arkhipkin y Laptikhovsky (2010), los huevos, larvas y pequeños juveniles (menos de 10 cm LT) se desarrollan y crecen en capas epipelágicas de la Corriente de Malvinas a profundidades de 1000 a 2500 m, aunque otros autores (Evseenko et al. 1995; North 2002; Collins et al. 2010; Ashford et al. 2012), suponen que éstos podrían distribuirse en la columna de agua a profundidades menores a los 500 m, debido a la existencia de numerosas gotas oleosas en el huevo (Mujica et al. 2016). Está claro entonces, que si bien se asume que los huevos son pelágicos, existen diversas opiniones respecto del grado de flotabilidad, permaneciendo aún un considerable grado de incertidumbre al respecto. La flotabilidad cambiaría a lo largo del proceso de desarrollo del embrión (Harte 2020), por lo que los huevos en distintos estadios modificarían su posición en la columna de agua, haciendo aún más compleja la posibilidad de conocer con cierta confiabilidad este proceso.

En cuanto a la migración de los juveniles y adultos, se encuentra restringida por su comportamiento residente, como se ha mencionado más arriba, por lo cual el intercambio estaría fuertemente condicionado por la dispersión de huevos y larvas. Ya se ha indicado que el posible intercambio entre la plataforma patagónica y la correspondiente a las Islas Georgias del Sur e Islotes Aurora resulta muy pequeño, posiblemente debido a la existencia del Frente Polar, que actuaría como barrera hidrográfica impidiendo el transporte desde y hacia ambos lados del mismo



(Shaw et al. 2004, Rogers et al. 2006). En lo que respecta al extremo sur americano, Ashford et al. (2012), y más recientemente Harte (2020) y Lee et al. (2021), postularon que los peces distribuidos tanto al norte como al sur de las Islas Malvinas recibirían el aporte de la reproducción que ocurre en el sur de Chile y el Banco Burdwood, debido a la dispersión de huevos y larvas gobernada por la circulación oceánica. Dicha hipótesis se construyó en función de simulaciones de la posible dispersión de partículas en suspensión en la columna de agua y de las corrientes imperantes en la zona. En el primero de los casos, la hipótesis se sustenta también en cierta heterogeneidad encontrada en la composición química de los núcleos de los otolitos de los peces localizados alrededor de las Islas Malvinas. Sin embargo, estimar la conectividad en los ecosistemas marinos requiere la comprensión exhaustiva de los procesos biológicos y físicos que regulan la dispersión de huevos y larvas, el asentamiento y el posterior reclutamiento (Lee et al. 2021), lo que se ve en gran medida obstaculizado por limitaciones en el conocimiento de la interacción con el ambiente de los primeros estadios de vida, considerando las vastas regiones del océano en que suelen localizarse (Hilário et al. 2015).

Aunque los huevos y larvas suelen ser útiles para la diferenciación de *stocks* (Hare y Richardson 2014), en aguas profundas dicha posibilidad puede resultar problemática debido a las dificultades inherentes a la accesibilidad y a las limitaciones de muestreo. Por lo tanto, en esta etapa de aún incipiente conocimiento de la biología y ecología de los primeros estadios de vida de *D. eleginoides*, no creemos que existan por el momento elementos suficientes para validar o rechazar la hipótesis de dispersión y/o retención de los huevos de *D. eleginoides* en el extremo austral de Sudamérica. En particular esto se ve dificultado por el elevado grado de incertidumbre existente en la flotabilidad de los huevos y su localización en la columna de agua a lo largo de su desarrollo, sumado a la falta de certeza acerca de la duración del período de incubación y a la enorme complejidad y variabilidad hidrográfica del área (Matano et al. 2019).

Laptikhovsky y Brickle (2005) han indicado que los peces adultos del sector de las Islas Malvinas e incluso en el talud al norte del archipiélago (hasta 40°S), se reproducirían en cercanías del Banco Burdwood, aunque no todos los peces lo harían todos los años (Brown 2011; Boucher 2018). De esta forma, sugirieron que después de la reproducción, la merluza negra migraría desde el Banco Burdwood hacia el norte hasta los 40°S-45°S, hacia el oeste ingresando en aguas chilenas y en dirección al este hacia la Dorsal Norte del Scotia. Sin embargo, Brown et al. (2013) y otros resultados de la técnica de marcado y recaptura (Marlow et al. 2003; Lee et al. 2022; Troccoli et al. 2023) han demostrado una alta fidelidad de *D. eleginoides* con sus sitios de residencia en dichas áreas, no identificándose migraciones regulares entre aguas localizadas al norte de las Malvinas hacia el Banco Burdwood. Consecuentemente, la ausencia de migraciones como las propuestas por Laptikhovsky et al. (2006), y la identificación de áreas con evidencia de actividad reproductiva en el talud norte de la plataforma patagónica entre 37°S y 42°S (Martínez et al. 2022) sugieren que dicho esquema podría no ser adecuado para describir la reproducción de la merluza negra en el Mar Argentino. Aunque no se hayan encontrado peces en puesta en los sectores este y norte próximos a Malvinas, y aunque una fracción de los peces no se reproduzcan todos los años, como ha sido mencionado en éste y otros teleósteos (Laptikhovsky y Brickle 2005; Brown 2011; Boucher 2018), el hecho de que todos los peces adultos e incluso con avanzado grado de madurez gonadal que se encuentran al norte y este de Malvinas permanezcan fieles a su área de residencia, podría ser indicativo de la existencia de zonas de desove o eventos reproductivos de menor magnitud en dichas áreas que aún permanecen desconocidos. En función de ello, es lógico suponer, y así ha sido destacado en áreas muy cercanas (Pájaro et al. 2005; 2009; Martínez et al. 2022), que los peces se reproduzcan en áreas próximas a sus sitios de residencia, a lo largo del talud desde el Banco Burdwood hasta al menos los 37°S en el Atlántico y los 47°S en el Pacífico.



Según Ciechowski y Weiss (1976) y Ehrlich et al. (1999) los primeros estadios de desarrollo son arrastrados a aguas cercanas, menos profundas, donde se encuentran sus zonas de crianza. Así, cuando los juveniles alcanzan los 5-15 cm LT, se ubican sobre la plataforma patagónica a profundidades promedio de unos 100 m, permaneciendo en aguas de hasta 600-800 m de profundidad por los próximos 4 a 7 años. Posteriormente, y a medida que se acercan a su primera maduración sexual, los peces se desplazan hacia áreas próximas pero de mayores profundidades, llegando los adultos hasta los 2.500 metros (Prenski y Almeida 2000; Wöhler y Martínez 2002; Collins et al. 2010). Este comportamiento, caracterizado por una migración vertical ontogenética, también ha sido descrito por Arkhipkin y Laptikhovskiy (2010) y Lee et al. (2021) y relacionado a posibles ventajas evolutivas para disminuir la predación y asegurar el acceso a diferentes presas.

En relación a los distintos estudios que han permitido determinar y comparar la fauna parasitaria de *D. eleginoides* en distintas localidades del Pacífico sur (Chile) o la plataforma patagónica en el Atlántico, puede señalarse que éstos mostraron ciertas diferencias, tanto en la abundancia como en la prevalencia de especies de parásitos en relación con las áreas de residencia de los peces (Brickle et al. 2006; Brown et al. 2012). Una de las diferencias más notorias es la presencia o ausencia de un parásito como el digeneo *Elytrophalloides oatesi*. Si bien tiene una abundancia variable en diferentes regiones alrededor de las Islas Malvinas, está completamente ausente en ejemplares de *D. eleginoides* del centro y sur de Chile (Rodríguez y George-Nascimento 1996; Oliva et al. 2008), lo que podría ser indicativo de que los distintos grupos de peces localizados en el Pacífico chileno y en la plataforma patagónica en el Atlántico alrededor del archipiélago de Malvinas podrían pertenecer a distintos *stocks*. Si los peces migraran libremente entre estas áreas, tales diferencias difícilmente podrían producirse y mantenerse. Posiblemente, como indican Brown et al. (2012) el análisis parasitológico sea un aspecto a considerar en el futuro en vistas a aportar aún más al conocimiento de la estructura poblacional de *D. eleginoides* en el cono sur americano.

En síntesis, teniendo en cuenta el conocimiento científico acerca de la biología y de los aspectos relativos a la estructura poblacional de *D. eleginoides* expresados en el presente análisis, se considera que existe cierta evidencia que sugeriría la presencia de distintos *stocks* de merluza negra que se localizan alrededor del extremo sur americano y en la región de las islas subantárticas del Atlántico. En primer lugar, se identificaron suficientes pruebas científicas para aceptar que la merluza negra que se distribuye sobre la plataforma insular de los Islotes Aurora (Rocas Cormorán y Negra) y de las Islas Georgias del Sur conformaría una población bien diferenciada respecto de los peces presentes en la plataforma patagónica, incluyendo aspectos genéticos y todo otro tipo de características distintivas como aquellas referidas a la reproducción, microquímica de los otolitos, patrones migratorios de los peces y dispersión de huevos y larvas, entre otras, que fundamentan la existencia de una unidad de gestión y explotación alrededor de dichas islas. Existe coincidencia en la bibliografía respecto de que dicha diferenciación poblacional se habría producido por el aislamiento generado tanto por la distancia respecto de la plataforma del continente, pero principalmente por la existencia del Frente Polar, que actuaría como una barrera para la dispersión de huevos y larvas y el intercambio genético. Actualmente, se lo considera de esa manera, por lo que tanto la evaluación del recurso que allí se localiza, como la gestión de la pesquería, se realizan en forma independiente de cualquier otra área, sea dentro o fuera de la CCRVMA.

Respecto de la merluza negra que se distribuye alrededor del cono sur americano, aunque no existen barreras notorias para suponer un aislamiento total, excepto la gran distancia que separa, por ejemplo, el caladero del Atlántico con el del Pacífico, creemos también que la evidencia científica disponible permitiría considerar la existencia de *stocks* diferenciados, con un grado suficiente de aislamiento como para establecer unidades de explotación independientes. Si bien en

este caso los trabajos científicos no son totalmente coincidentes respecto de la unidad de *stock* y del posible intercambio y/o aporte que podría ocurrir entre ellos, existe un antecedente concreto para su tratamiento individualizado. La mayor parte de los estudios realizados para definir la unidad del *stock* de merluza negra que se localiza alrededor de las Islas Malvinas coinciden en mostrar que existe un importante aislamiento respecto de la localizada en el resto de la plataforma continental y talud patagónico del Atlántico, con un grado de intercambio muy limitado (Marlow et al. 2003; Brown et al. 2013; Lee et al. 2022; Troccoli et al. 2023), lo que ha permitido en la práctica manejar a la pesquería como un *stock* unitario e incluso merecer la certificación otorgada por el MSC bajo ese supuesto, aunque con la condición de seguir avanzando en el estudio de la estructura poblacional de la especie en el área. Sin embargo, y como se ha dicho anteriormente, algunos autores han indicado que dicho *stock* recibiría el aporte de los productos de la reproducción (huevos y larvas) de las áreas de puesta ubicadas al sur de Chile y el Banco Burdwood (Ashford et al. 2012; Harte 2020; Lee et al. 2021). En este caso, aunque no lo han expresado, si dicho aporte ocurriera, alimentaría también el principal caladero actual de la flota argentina, ubicado inmediatamente al oeste del Banco Burdwood. Esto se fundamenta en el análisis del flujo general de las aguas en sentido oeste – este gobernado por la Corriente Circumpolar Antártica, con velocidades particularmente importantes en dicho sector (Matano et al. 2019).

Por otra parte, otro de los estudios realizados para conocer la dinámica reproductiva de la especie en el Atlántico sur, ha postulado que todos los peces distribuidos en el área migrarían para reproducirse en el talud sur del Banco Burdwood (Laptikhovsky y Brickle 2005). Sin embargo, ha sido demostrado posteriormente, que existen otras áreas de reproducción en el Mar Argentino, como el talud al oeste del Banco Burdwood y hasta el Cabo de Hornos (Pájaro et al. 2009). Recientemente se han encontrado también indicios de actividad reproductiva en el sector del talud norte del Mar Argentino entre los 37°S y 42°S (Martínez et al. 2022), y se ha corroborado el hecho de que los peces suelen permanecer gran parte de su vida adulta en cercanías a dichas áreas (Brown et al. 2013; Lee et al. 2022; Tróccoli et al. 2021.), por lo que no ocurriría el esquema migratorio que se requiere para sustentar dicha hipótesis.

Los estudios de Ashford et al. (2012), Harte (2020) y Lee et al. (2021), exploran algunas hipótesis acerca de la estructura y el origen de la merluza negra presente en la plataforma y talud patagónicos, especialmente en el área alrededor de las Islas Malvinas, y proponen que los productos de la reproducción serían llevados por las corrientes hacia el este y luego, ya en el Atlántico, hacia el norte y, por lo tanto, los desoves producidos en el sur de Chile y en el talud del Banco Burdwood abastecerían el caladero que ocurre alrededor de Malvinas. Sin embargo, para que este escenario fuera cierto, debería ocurrir un notorio movimiento migratorio de los peces adultos desde sus áreas de residencia alrededor de Malvinas y todo el talud norte del Mar Argentino hacia las áreas de puesta más australes a los fines de reproducirse cuando alcanzan la madurez sexual. Una vez más, y como ocurre con la dinámica reproductiva propuesta por Laptikhovsky y Brickle (2005), este esquema no coincide con la ausencia de patrones migratorios regulares de *D. eleginoides* en el área, los que muestran, por el contrario, una gran filopatría. La hipótesis propuesta significaría que el *stock* chileno sería un constante proveedor de productos de la reproducción para los caladeros del Atlántico, y por lo tanto existiría un continuo flujo genético entre los *stocks*, pero en un solo sentido, desde el oeste hacia el este. Tampoco coincide con la presencia de juveniles en forma permanente en todas las áreas consideradas. Si los huevos y larvas son arrastrados por la corriente con la velocidad y a las distancias que proponen Ashford et al. (2012) y Harte (2020), entonces difícilmente las concentraciones de juveniles pudieran permanecer en las zonas cercanas a las áreas de puesta, tanto en el Pacífico chileno (Rubilar et al. 2014) como en el sector próximo al Banco Burdwood (Wöhler y Martínez 2002). En necesario también hacer notar que la mayor abundancia de la especie en el área parece ocurrir en cercanías del talud sur del



Banco Burdwood, como puede interpretarse de los elevados rendimientos de pesca (Martínez y Wöhler 2017), por lo cual es difícil suponer que una población subsidiaria sea mucho menor pero más productiva que la población principal (Pulliam 1988). Por lo tanto, y a pesar de los valiosos esfuerzos realizados para dilucidar el proceso de reclutamiento de *D. eleginoides* en el sector patagónico atlántico, consideramos que el aporte de las distintas áreas de reproducción al reclutamiento en sectores alejados a ellas aún permanece incierto.

Tal vez una hipótesis plausible, distinta a lo planteado por los autores mencionados, deba basarse en el conocimiento de que los peces se reproducen en distintas zonas todo a lo largo del talud continental (Figura 7), tanto desde el sur de Chile (al menos 47°S), bordeando el Cabo de Hornos hasta llegar a regiones del talud del norte de la Patagonia, e incluso a la Zona Común de Pesca Argentino Uruguayo (Pájaro et al. 2005, 2009; Arana 2009; Rubilar et al. 2013, 2014; Martínez et al. 2022). Si bien existen forzantes hidrológicas para suponer que los productos de la reproducción podrían ser desplazados a áreas muy alejadas de las zonas de puesta (considerando una duración extendida de las etapas de huevo y larva), es posible que existan mecanismos de retención fuertes y duraderos vinculados a las áreas de puesta para impedir que dichos productos se alejen masivamente de su origen. Esto se encuentra respaldado por la numerosa existencia de reclutas en áreas próximas a las zonas reproductivas todo a lo largo del talud. En ese sentido, Ashford et al. (2012), Harte (2020) y Lee et al. (2021) plantean movimientos de dispersión que involucrarían miles de kilómetros en lapsos de tiempo coincidentes con la etapa pelágica. Como ya se ha dicho, el esquema así descrito no parece ajustarse al triángulo de Harden-Jones (1968), ya que faltaría la migración de los peces adultos retornando masivamente hacia el sur y el oeste en la temporada reproductiva para fidelizarse con sus zona de puesta. Por el contrario, se ha demostrado, a través del marcado y recaptura que eso no ocurre, ya que la gran mayoría de los peces permanecen fieles a su zona de residencia, alejándose sólo pequeñas distancias (por lo general menos de 30-50 km) aún en períodos muy prolongados, como lo demostraron el propio Lee et al. (2022) y Troccoli et al. (2023). Por lo tanto, es probable que existan mecanismos de retención de huevos y larvas, tanto pasivos como activos (en el caso de las larvas), que mayormente permitirían a los productos de la reproducción permanecer en cercanías de las zonas de puesta y reclutarse al *stock* adulto en esas zonas. Estudios recientes han destacado la unicidad del Banco Burdwood y sus adyascencias como un gran sitio de retención de pequeños organismos con distintas asociaciones de especies zooplancónicas (García Alonso et al. 2019, Spinelli et al. 2020). Tanto Ashford et al. (2012) como Harte (2020) los mencionan, aunque es probable que sean mucho más potentes de lo que los han modelado. Una de esas áreas de retención es la denominada Depresión de Malvinas, ubicada al noroeste y norte del Banco Burdwood pero muy próxima a él, donde se encuentra una importante presencia de juveniles de *D. eleginoides*, incluso bastante pequeños (uno o dos años de edad), lo que ha llevado a la administración pesquera argentina a prohibir la pesca dirigida de la especie a menos de 800 m de profundidad para evitar su captura (Wöhler et al. 2001; Wöhler y Martínez 2002; Martínez y Wöhler 2017).

En virtud del análisis realizado, un posible esquema basado en la información científica disponible, indicaría que la estructura poblacional de la merluza negra alrededor de sudamérica estaría constituida por distintos *stocks* residentes de peces que mayormente permanecen fieles a sus áreas de reproducción y cría debido al ajuste evolutivo de la especie a las características hidrológicas y topográficas del área. Esto habría permitido establecer una combinación de mecanismos de dispersión y retención para asegurar que huevos y larvas permanezcan en cercanías de las áreas en que ocurre la puesta, desplazándose sólo a distancias cercanas, hacia aguas más someras, para favorecer la supervivencia de los pequeños juveniles. Éstos, a medida que crecen y se acerca la madurez sexual, van migrando hacia aguas más profundas en cercanías de sus áreas de cría para reclutarse al *stock* adulto. Por supuesto, como es común en las poblaciones de peces y



otros animales, puede existir cierta proporción de individuos que tanto en sus primeras etapas de vida (huevos y larvas) o en su fase adulta puedan desplazarse considerables distancias e incluso mezclarse con residentes de otras áreas, y que podrían ser claramente los responsables de la falta de diferenciación genética a lo largo de la plataforma y talud de Sudamérica. No obstante, esta no parece ser la regla en el caso de *D. eleginoides*, sino que, por el contrario, existe suficiente evidencia para seguir considerando a la especie como filopátrica.

La marcada afinidad por sus sitios de residencia, así como la existencia de evidencia concreta que respalda el aislamiento como el marcado y recaptura, la variabilidad en isótopos estables y elementos traza y menores en los otolitos, su morfología, la existencia de zonas de reproducción a lo largo de casi todo el borde de plataforma y talud donde se distribuye la especie, la localización de áreas de cría asociadas a cada una de ellas y las diferencias halladas en la fauna parasitaria, permiten considerar que no es ilógico suponer la existencia de distintos *stocks* de *D. eleginoides* estructurados a lo largo de la plataforma y talud alrededor del extremo sur americano. Por lo tanto, y siguiendo conceptualmente a Kerr et al. (2017), sería de gran utilidad conciliar a los distintos *stocks* con las diferentes pesquerías como unidades de explotación, suficientemente independiente en términos pesqueros respecto de otras que existen en el área. Como fue planteado por Begg y Waldman (1999), el concepto de *stock* realmente tiene que ver con la interacción entre los conjuntos de peces y la gestión de la pesquería, asumiendo al mismo como un grupo homogéneo para el propósito de su manejo pesquero. En ese sentido, los diferentes *stocks* de *D. eleginoides* considerados en el presente trabajo cumplen con dicha premisa. En principio, y de acuerdo a la evidencia científica analizada, podrían suponerse cinco *stocks* diferenciados de *D. eleginoides* alrededor del cono sur americano y las islas subantárticas del sector Atlántico. El primero de ellos es el correspondiente a los Islotes Aurora (Rocas Cormorán y Negra), Islas Georgias del Sur y que podría extenderse hasta las Islas Sándwich del Sur (*Stock* de las Islas Subantárticas del Atlántico - SISA), el segundo estaría constituido por los peces que se localizan en cercanías del talud norte del Mar Argentino, desde 39° LS hasta aproximadamente 47° LS (*Stock* Atlántico Patagónico Norte - SAPN), el tercero el que se ubica alrededor de las Islas Malvinas (48° LS a 54° LS al este del Banco Burdwood – *Stock* Atlántico Patagónico Central - SAPC), el cuarto aquél que corresponde al sector sur y oeste del Banco Burdwood (desde 54° LS al oeste del Banco Burdwood hasta los 57° LS en el la región del Cabo de Hornos – *Stock* Atlántico Patagónico Sur - SAPS) y el quinto el presente en el sector del Océano Pacífico correspondiente, principalmente, a las costas chilenas, aunque el extremo norte de su distribución llega hasta aguas peruanas (*Stock* Patagónico del Pacífico - SPP) (Figura 9).

No obstante, debemos recordar que la identificación de *stocks* debe ser reconocida como un proceso continuo, que responda a los cambios en la ordenación pesquera y la evaluación de los mismos, pero siempre visto en el contexto de un examen crítico de toda la información disponible y los estudios que requiera la condición cambiante del recurso y que permita el avance de las nuevas tecnologías (Brown et al. 1987). Así, a pesar de todo el esfuerzo realizado, y a los fines de conocer con mayor precisión la estructura poblacional de *D. eleginoides* en aguas del cono sur americano, pueden resultar necesarios estudios multidisciplinarios que complementen el conocimiento actual de diversos aspectos que aún hoy permanecen inciertos. Análisis a gran escala de isótopos estables y de la microquímica de los núcleos y bordes de los otolitos, la morfología de los mismos, u otras metodologías que pudieran surgir en el futuro, podrían aportar aún más evidencias de la separación aquí propuesta y poner a prueba la hipótesis formulada.

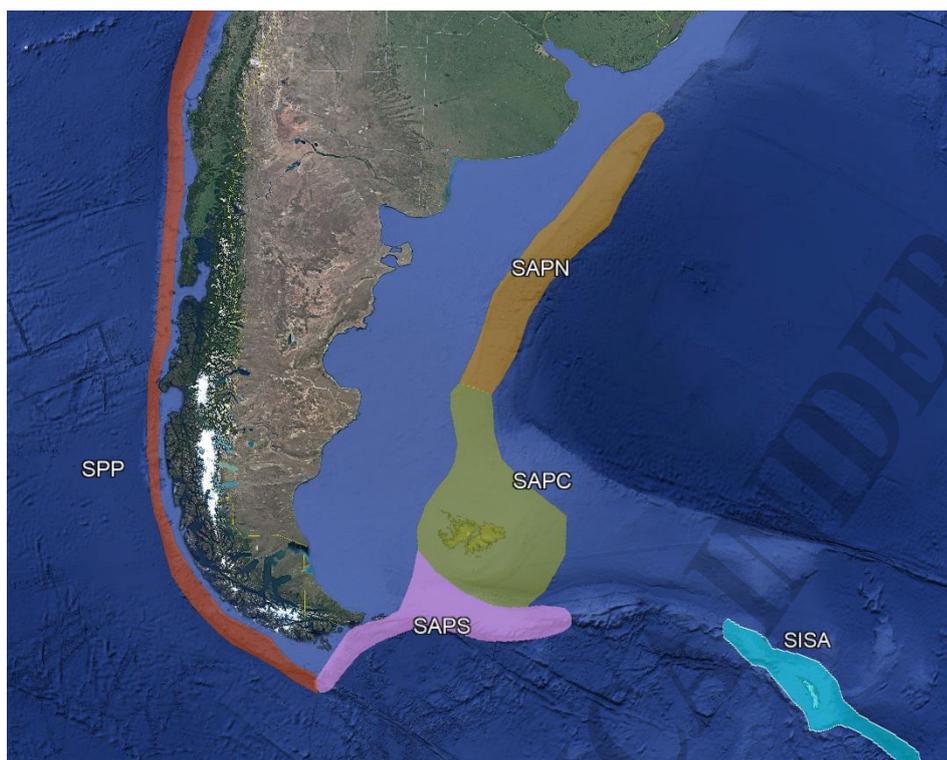


Figura 9. Esquema de la distribución geográfica de los diferentes stocks/unidades de explotación de merluza negra propuestos para el extremo austral de Sudamérica. Referencias: SISA: Stock de las Islas Subantárticas del Atlántico; SAPN: Stock Atlántico Patagónico Norte; SAPC: Stock Atlántico Patagónico Central; SAPS: Stock Atlántico Patagónico Sur; SPP: Stock Patagónico del Pacífico.

CONSIDERACIONES FINALES

Finalmente y a la luz de toda la evidencia científica disponible y expuesta en el presente trabajo, a los fines de una mejor administración de las pesquerías, cabe hacerse, e intentar responder, una serie de preguntas. La primera de ellas refiere a si ***¿puede considerarse a la merluza negra presente en aguas del cono sur americano como una sola población?*** Si bien no existen diferencias genéticas, está claro que el necesario proceso de mezcla de los individuos que la componen, que debe ser muy amplio para caracterizar a una población como una unidad, no se cumple. Esto se debe a la enorme extensión del área de distribución desde el Pacífico que se inicia en Ecuador, y se extiende en el Atlántico hasta el sur de Brasil, y a la marcada fidelidad de los peces a sus áreas de residencia, especialmente en el Atlántico, relacionada a las áreas reproductivas y de cría que se encuentran todo a lo largo de la plataforma y talud, al menos desde los 47°S en el Pacífico chileno hasta los 39° S frente a las costas argentinas, donde también se detectó actividad reproductiva. Por otra parte, la mezcla que caracteriza a las poblaciones en las cuales existe un área de puesta bien definida a la que los peces adultos de la población asisten anualmente para reproducirse, facilitando de esa manera el intercambio de genes, puede ser descartada en virtud de la evidencia científica recopilada en este análisis. Si bien se han descrito algunos mecanismos que facilitarían cierto intercambio genético, a través de unos pocos individuos capaces de realizar grandes migraciones o bien de la deriva de productos de la reproducción en algunos sectores (principalmente en el extremo sur), está claro que la gran mayoría de los individuos permanecen semi aislados aún durante la época reproductiva. Así, el aislamiento no se produciría por barreras que impidan la dispersión y mezcla de los peces, sino por su marcado comportamiento filopátrico. Por ejemplo, aquellos peces que se reproducen en el talud al norte del Mar Argentino, hasta los



39°S (Martínez et al. 2022), no se mezclan con los que se reproducen en la misma época en cercanías del Banco Burdwood o en el Pacífico Chileno. Por lo tanto, no puede asegurarse que la merluza negra del cono sur americano pertenezca a una sola población en el sentido clásico de la definición del concepto, aún cuando no se hayan detectado diferencias genéticas entre los distintos grupos de peces. Esto concuerda con la posición del Comité de Manejo de la Pesquería del Bacalao de profundidad de Chile (CM BAC, 2019), que ha advertido a las autoridades de ese país sobre la inconveniencia de considerar a todo el recurso del Pacífico y el Atlántico localizado en aguas chilenas y argentinas como una unidad, tanto para su evaluación como para su manejo.

La segunda pregunta, entonces, y derivada de la primera, es si ***¿puede asegurarse la existencia de más de una población en el extremo sur de América?*** Así como no puede asegurarse que pertenezcan a una misma población, creemos que resulta imposible con el conocimiento existente en la actualidad asegurar la existencia de más de una población alrededor del cono sur americano, tanto en el Pacífico como en el Atlántico. En primer lugar, porque los estudios genéticos realizados no muestran diferenciación alguna, aunque otras herramientas para la diferenciación de poblaciones, como la microquímica y morfología de los otolitos, la parasitología, la dinámica reproductiva y las experiencias de marcado y recaptura han mostrado algunas diferencias entre los peces ubicados en distintas áreas, y una marcada fidelidad de los ejemplares a sus sectores de residencia, con una escasa proporción de individuos migrantes y capaces de recorrer grandes distancias. En virtud de ello, si bien existen todos los elementos para suponer la existencia de distintas poblaciones de *D. eleginoides* a ambos márgenes del extremo sur americano y dentro de estos sectores en distintas latitudes, estrictamente no se han verificado diferencias que aporten, sin una duda razonable, a una posible diferenciación poblacional. Sin embargo, podríamos estar asistiendo a una muy temprana etapa en la evolución hacia la diferenciación de las poblaciones, dado que existen todos los elementos para que pudiera producirse, como el aislamiento reproductivo, áreas de alimentación y cría diferenciadas y un muy escaso flujo génico dada la alta fidelidad a los sitios de residencia de los peces.

Una posibilidad para explicar el esquema actual de estructura poblacional de *D. eleginoides* en el área de estudio, es su encuadre bajo el concepto de metapoblaciones. Podría ser el caso de una gran metapoblación de la especie en el área, distribuyéndose desde la plataforma y talud ecuatorianos en el Pacífico, hasta el extremo sur de Brasil en el Atlántico, constituyendo varias subpoblaciones semi aisladas con un limitado intercambio genético entre ellas dadas las razones expuestas anteriormente. No obstante, si bien este esquema no puede descartarse, creemos que no existe aún suficiente evidencia para adoptarlo. Muchos más estudios debieran realizarse en ese sentido para poner a prueba dicha hipótesis.

La tercera pregunta que surge se relaciona con la posibilidad de establecer unidades de manejo diferenciadas en distintos sectores alrededor del cono sur americano. Por lo tanto, ***¿es correcto suponer, desde el punto de vista pesquero, la existencia de distintos stocks de merluza negra en la plataforma patagónica tanto del Atlántico como del Pacífico?*** Se puede considerar que, a partir de los estudios científicos relevados, y aún con las limitaciones que existen para efectivamente diferenciar posibles grupos poblacionales, es posible diferenciar distintos *stocks* desde el punto de vista pesquero. Ello se relaciona directamente con la propia definición de *stocks* de FAO y distintos autores (Ricker 1975, Gulland 1983; Sparre et al. 1989; Begg et al. 1999b, Begg y Wadman 1999). Un *stock* es un conjunto homogéneo de peces para el propósito de su manejo pesquero, por lo tanto, los distintos grupos de *D. eleginoides* que hoy se encuentran sujetos a explotación, tanto en el Pacífico sudoriental como en la plataforma y talud patagónicos del Atlántico, poseen todos los elementos para suponer la existencia de unidades discretas desde el punto de vista pesquero (cierto aislamiento reproductivo y muy escasa mezcla entre ellos). Por lo tanto, es posible considerar que es válido diferenciar la existencia de distintos *stocks* de merluza



negra sujetos a explotación alrededor del extremo sur americano, siguiendo el planteo de Kerr et al. (2017), el cual considera que una revisión de las unidades de *stock* existentes en función del conocimiento biológico actualizado y su conciliación con las unidades de explotación, puede ser el enfoque más apropiado y práctico para mejorar la precisión de la evaluación y la efectividad de la gestión, aunque la definición de las unidades de gestión puede que no coincida exactamente con los límites biológicos de los *stocks*.

La cuarta cuestión, que se relaciona más con un enfoque de ordenamiento pesquero que con un concepto ecológico, consiste en si ***¿puede considerarse que, para la explotación pesquera es apropiado establecer distintas unidades de manejo (o explotación) independientes donde funcionan hoy las distintas pesquerías?*** La respuesta en este caso creemos que debe ser afirmativa. La existencia de unidades de manejo diferenciadas para los distintos *stocks* favorece un ordenamiento adecuado que tiene como premisa la sustentabilidad de las pesquerías, obedeciendo a un enfoque práctico de la ciencia pesquera. De esta forma y dadas las características fácticas de la explotación pesquera que existe hoy en el área, podrían, en principio, establecerse al menos cinco unidades de explotación independientes, correspondientes a los distintos *stocks* propuestos en este trabajo.

Debe destacarse, en este caso, que suponer distintas unidades de explotación implica un enfoque práctico y razonable, basado en estudios científicos que aportan pruebas para respaldar el supuesto de separación de *stocks*. De esta forma, las unidades de explotación aquí definidas, se corresponden a las pesquerías ya existentes. En este esquema, no resulta válido para el manejo sustentable de la especie, que se consideren áreas que nucleen a más de una unidad de explotación para la evaluación del potencial biológico del recurso con el fin de establecer volúmenes de captura, sin considerar de forma sustractiva la explotación que se produce en las otras unidades de explotación aledañas.

BIBLIOGRAFÍA

- ACEÑOLAZA FG. 2020. Plataforma Continental Argentina. Islas australes y Antártida Argentina. La geología como construcción de soberanía: fundamentos geológicos y razones histórico-jurídicas sobre la última frontera de Argentina. Instituto Superior de Correlación Geológica. Universidad Nacional de Tucumán - Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. San Miguel de Tucumán. 193 p.
- AGNEW DJ, HEAPS L, JONES C, WATSON A, BERKIETA K, PEARCE J. 1999. Depth distribution and spawning pattern of *Dissostichus eleginoides* at South Georgia. CCAMLR Sci. 6, 19–36.
- AGNEW DJ. 2000. The illegal and unregulated fishery for toothfish in the Southern Ocean, and the CCAMLR catch documentation scheme. Marine Policy 24, 361–374.
- AGNEW DJ, KIRKWOOD GP. 2005. A statistical method for estimating the level of IUU fishing: Application to CCAMLR sub-area 48.3. CCAMLR Sci. 12, 119–141.
- AGNEW DJ, MOIR CLARK J, MCCARTHY PA, URWIN M, WARD M, JONES L, BREEDT G, DU PLESSIS S, VAN HEERDON J, MORENO G. 2006a. A study of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) post-tagging survivorship in Subarea 48.3. CCAMLR Sci., 13: 279-289.
- AGNEW DJ, KIRKWOOD G P, PEARCE J, CLARK J. 2006b. Investigation of bias in the markrecapture estimate of toothfish population size at South Georgia. CCAMLR Sci. 13, 47–63.



- ALARCOS AJ, TIMI JT. 2013. Stocks and seasonal migrations of the flounder *Xystreureys rasileas* indicated by its parasites. *J. Fish Biol.* 83:531–541.
- ALARCOS AJ, PEREIRA AN, TABORARDA NL, LUQUE JL, TIMI JT. 2016. Parasitological evidence of stocks of *Paralichthys isosceles* (Pleuronectiformes: Paralichthyidae) at small and large geographical scales in South American Atlantic coasts. *Fish. Res.* 173: 221–228.
- ANDREWS J, HOUGH A, MEDLEY P. 2013. Falkland Islands Toothfish longline fishery, final report. Intertek Moody Marine. 220 p.
- ANDREWS J, MEDLEY P. 2018. MSC Sustainable Fisheries Certification. South Georgia Patagonian Toothfish longline. Public Certification Report. Re-Assessment. September 2018. Acoura Marine, 216 p.
- ANDREWS J, NICHOLS J, HOUGH A. 2018. MSC Sustainable Fisheries Certification. Falkland Islands Toothfish. 2nd Re-Assessment. Public Comment Draft Report. Acoura Marine. 271 p.
- APPLEYARD SA, WARD RD, WILLIAMS R. 2002. Population structure of the Patagonian toothfish around Heard, McDonald and Macquarie Islands. *Antarct. Sci.* 14, 364–373.
- APPLEYARD SA, WILLIAMS R, WARD RD. 2004. Population genetic structure of Patagonian toothfish in the West Indian Ocean sector of the Southern Ocean. *CCAMLR Sci.* 11, 21–32.
- ARAMAYO V. 2016. Breve síntesis sobre el recurso bacalao de profundidad *Dissostichus eleginoides* en Perú. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 51(2), 229–239.
- ARANA P. 2009. Reproductive aspects of the Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) off southern Chile. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 37(3): 381-394.
- ARKHIPKIN A, BRICKLE P, LAPTIKHOVSKY V. 2003. Variation in the diet of the Patagonian toothfish with size, depth and season around the Falkland Islands. *J. Fish Biol.* 63, 428–441.
- ARKHIPKIN AI, BRICKLE P, LEE B, SHAW PW, MCKEOWN NJ. 2022. Taxonomic re-appraisal for toothfish (*Dissostichus*: Notothenioidea) across the Antarctic Polar Front using genomic and morphological studies. *J. Fish Biol.* 100 (5): 1158-1170. DOI: <https://doi.org/10.1111/jfb.15013>.
- ARKHIPKIN AI, LAPTIKHOVSKY V. 2010. Convergence in life-history traits in migratory deep-water squid and fish. – *ICES Journal of Marine Science*, 67: 1444–1451.
- ASHFORD JR, JONES CM, HOFMANN E, EVERSON I, MORENO C, DUHAMEL G, WILLIAMS R. 2005. Can otolith elemental signatures record the capture site of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*), a fully marine fish in the Southern Ocean?. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62, 2832–2840.
- ASHFORD JR, ARKHIPKIN AI, JONES CM. 2006. Can the chemistry of otolith nuclei determine population structure of Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides*? *J. Fish Biol.* 69, 708–721.
- ASHFORD JR, ARKHIPKIN AI, JONES CM. 2007. Otolith chemistry reflects frontal systems in the Antarctic Circumpolar Current. *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 351: 249–260.
- ASHFORD JR, JONES CM. 2007. Oxygen and carbon stable isotopes in otoliths record spatial isolation of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*). *Geochimica et Cosmochimica Acta* 71 (2007) 87–94.



- ASHFORD JR, JONES CM, HOFMANN EE, EVERSON I, MORENO CA, DUHAMEL, G, WILLIAMS R. 2008. Otolith chemistry indicates population structuring by the Antarctic Circumpolar Current. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65, 135–146.
- ASHFORD JR, FACH BA, ARKHIPKIN AI, JONES CM. 2012. Testing early life connectivity supplying a marine fishery around the Falkland Islands. *Fisheries Research*, 121-122, p. 144-152.
- BALLARD JWO, RAND DM. 2005. The Population Biology of Mitochondrial DNA and Its Phylogenetic Implications. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36 (1), 621–642.
- BARRERA-ORO ER, CASAUX RJ, MARSCHOFF ER. 2005. Dietary composition of juvenile *Dissostichus eleginoides* (Pisces, Nototheniidae) around Shag Rocks and South Georgia, Antarctica. *Polar Biol.* 28, 637–641.
- BEGG GA, FRIEDLAND KB, PEARCE JB. 1999a. Stock identification and its role in stock assessment and fisheries management: an overview. *Fisheries Research* 43 1-8.
- BEGG GA, HARE JA, SHEEHAN DD. 1999b. The role of life history parameters as indicators of stock structure. *Fisheries Research*, 43, p.141-163.
- BEGG GA, WALDMAN JR. 1999. An holistic approach to fish stock identification. *Fisheries Research* 43 35-44.
- BELCHIER M. 2004. The age structure and growth rate of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) at South Georgia. CCAMLR WG-FSA 04/86.
- BELCHIER M, COLLINS MA. 2008. Recruitment and body size in relation to temperature in juvenile Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) at South Georgia. *Marine Biology*, 155, p. 493-503.
- BIALEK D. 2003. Sink or swim: measures under international law for the conservation of the Patagonian toothfish in the Southern Ocean. *Ocean Development & International Law* 34:105-137.
- BOUCHER EM. 2018. Disentangling reproductive biology of the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides*: skipped vs obligatory annual spawning, foraging migration vs residential life style. *Environmental Biology of Fishes*, 101(9), 1343–1356.
- BRAICOVICH PE, TIMI JT. 2008. Parasites as biological tags for stock discrimination of the Brazilian flathead *Percophis brasiliensis* in the South West Atlantic. *J. Fish Biol.* 73: 557–571.
- BRICKLE P, MACKENZIE K, PIKE A. 2005. Parasites of the Patagonian toothfish, *Dissostichus eleginoides* Smitt 1898, in different parts of the Subantarctic. *Polar Biology* 28, 663–671.
- BRICKLE P, MACKENZIE K, PIKE A. 2006 Variations in the parasite fauna of the Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898) with length, season and depth of habitat around the Falkland Islands. *Journal of Parasitology* 92, 195–204.
- BRIGDEN KE, MARSHALL CT, SCOTT BE, YOUNG EF, BRICKLE P. 2017. Interannual variability in reproductive traits of the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* around the sub-Antarctic island of South Georgia. *J Fish Biol* 91:278–301.
- BROWN BE, DARCY GH, OVERHOLTZ W. 1987. Stock assessment/stock identification: an interactive process. In: Kumpf, H.E., Vaught, R.N., Grimes, C.B., Johnson, A.G., Nakamura, E.L. (Eds.), *Proceedings of the Stock Identification Workshop*, 5-7 November



- 1985, Panama City Beach, FL. NOAA Technical Memorandum NMFS±SEFC-199, US Government Printing Office, p. 1-24.
- BROWN J. 2011. Ecology and life history of a deepwater Notothenid, *Dissostichus eleginoides* Smitt 1898, around the Falkland Islands, SW Atlantic Ocean. PhD, School of Biological sciences, University of Aberdeen, Scotland.
- BROWN J, BRICKLE P, SCOTT BE. 2012. The parasite fauna of the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* off the Falkland Islands. *Journal of Helminthology* 87, 1–9.
- BROWN J, BRICKLE P, SCOTT BE. 2013. Investigating the movements and behaviour of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898) around the Falkland Islands using archival tags satellite linked. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 443 p 65-74.
- BURCH P, PÉRON C, POTTS J, ZIEGLER P, WELSFORD D. 2019. Estimating Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) movement on the Kerguelen Plateau: reflections on 20 years of tagging at Heard Island and McDonald Islands. Second Kerguelen Plateau Symposium: marine ecosystem and fisheries: 237-245.
- CADRIN SX. 2020. Defining spatial structure for fishery stock assessment. *Fish Res.* 221: 105397. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.105397>
- CAMPANA SE. 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms, and applications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 188: 263–297.
- CAMPANA SE, FOWLER AJ, JONES CM. 1994. Otolith elemental fingerprinting for stock identification of Atlantic cod (*Gadus morhua*) using laser ablation ICPMS. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51(9): 1942–1950.
- CANALES-AGUIRRE CB, FERRADA-FUENTES S, GALLEGUILLOS R, OYARZÚN FX, HERNANDEZ CE. 2018. Population genetic structure of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) in the Southeast Pacific and Southwest Atlantic Ocean. *PeerJ*, 6:e4173; DOI 10.7717/peerj.4173.
- CANDY SG, RELOT A, DUHAMEL G, WELSFORD DC, CONSTABLE AJ, LAMB TD, PRUVOST P, GASCO N. 2011. A preliminary population status model for the patagonian toothfish, *Dissostichus eleginoides*, on the Kerguelen plateau (divisions 58.5.1 and 58.5.2) using CASAL. WG-SAM-2011/20. 29p.
- CANTATORE DMP, IRIGOITÍA MM, HOLZER AS, TIMI JT. 2016. Myxozoans as biological tags for stock identification of the Argentine hake, *Merluccius hubbsi* (Gadiformes: Merlucciidae). *Parasitology* 143:732–740.
- CATALANO SR, WHITTINGTON ID, DONNELLAN SC, GILLANDERS BM. 2014. Parasites as biological tags to assess host population structure: guidelines, recent genetic advances and comments on a holistic approach. *Int. J. Parasitol. Wildl.* 3:220–226.
- CCAMLR. 1987. Scientific Committee Report, Hobart. Australia.
- CCAMLR. 2021. Fishery Report 2020: *Dissostichus eleginoides* in Subarea 48.3. <http://fisheryreports.ccamlr.org/>.
- CHAPMAN BB, HULTHÉN K, BRÖNMARK C, NILSSON PA, SKOV C, HANSSON LA, BRODERSEN J. 2015. Shape up or ship out: migratory behaviour predicts morphology across spatial scale in a freshwater fish. *Journal of Animal Ecology*, 84(5), 1187–1193. doi:10.1111/1365-2656.12374



- CIECHOMSKY JD DE, WEISS G. 1976. Desarrollo y distribución de postlarvas del róbalo *Eleginops maclovinus* (Valenciennes, 1830) Dollo, 1904; de la merluza negra *Dissostichus eleginoides* Smitt, 1899 y de las nototeniias *Notothenia spp.* Pisces, Notothenidae. *Physis* (Bs. As.), 35(91): 115-125.
- CM BAC. 2019. Plan de Manejo de la pesquería de Bacalao de profundidad (*Dissostichus eleginoides*). Comité de Manejo del Bacalao de profundidad. Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. Valparaíso, Chile. 80 p.
- COLLINS MA, ROSS KA, BELCHIER M, REID K. 2007. Distribution and diet of juvenile Patagonian toothfish on the South Georgia and Shag Rocks shelves (Southern Ocean). *Mar. Biol.* 152, 135–147.
- COLLINS MA, BRICKLE P, BROWN J, BELCHIER M. 2010. The Patagonian Toothfish: Biology, Ecology and Fishery. In Michael Lesser editor: *Advances in Marine Biology - 58*, Burlington: Academic Press, 2010, p. 227-300.
- COUSSEAU B, PERROTTA RG. 1998. Peces marinos de Argentina. Biología, distribución, pesca. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Argentina. 163 p.
- CUSHING DH. 1968. Fisheries biology: a study in population dynamics. Madison, University of Wisconsin Press. 200 p.
- DES CLERS S, NOLAN CP, BARANOWSKI R, POMPERT J. 1996. Preliminary stock assessment of the Patagonian toothfish longline fishery around the Falkland Islands. *Journal of Fish Biology*, 49, p. 145-156.
- DI MARCO EJ; MARTÍNEZ PA, WÖHLER OC. 2017. Abundancia y Estado de Explotación de la Merluza Negra (*Dissostichus eleginoides*) del Atlántico Sudoccidental. Recomendación de la Captura Biológicamente Aceptable Año 2018. Informe Técnico Oficial INIDEP N° 40/2017. 30 p.
- DI MARCO EJ, TROCCOLI G, MARTINEZ PA, WÖHLER OC. 2018. Evaluación de la abundancia y estado de explotación de la merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) del Atlántico Sudoccidental. Recomendación de la captura biológicamente aceptable año 2019. Informe Técnico Oficial INIDEP N° 46/2018. 33 p.
- DI MARCO EJ, MARTINEZ PA, WÖHLER OC, TROCCOLI G. 2019. Evaluación de abundancia y estado de explotación de la merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) del atlántico sudoccidental durante el período 1980-2018. Captura biológicamente aceptables para el año 2020. Informe Técnico Oficial INIDEP N° 43/2019. 33 p.
- DI MARCO E, MARTÍNEZ PA, WÖHLER OC, TROCCOLI G. 2020. Evaluación de la merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) en el Atlántico Sudoccidental (período 1980-2019): estado de explotación y abundancia con recomendación de la captura biológicamente aceptable para el año 2021. Informe Técnico Oficial INIDEP N° 36/2020. 33 p.
- DUHAMEL G. 1991. Biology and harvesting of *Dissostichus eleginoides* around Kerguelen Islands (Division 58.5.1). CCAMLR WG-FSA 91/7.
- EASTMAN JT. 1993. Antarctic Fish Biology: Evolution in a Unique Environment. Academic Press, San Diego.
- EVSEENKO SA, KOCK KH, NEVINSKY MM. 1995. Early life history of the Patagonian toothfish, *Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898 in the Atlantic Sector of the Southern Ocean. *Antarct. Sci.* 7, 221–226.



- EVERSON I, MURRAY AWA. 1999. Size at sexual maturity of Patagonian toothfish. CCAMLR Sci. 6, 37–46.
- EHRlich MD, SÁNCHEZ RP, CIECHOMSKI JD DE, MACHINANDIARENA L, PÁJARO M. 1999. Ichthyoplankton composition, distribution and abundance on the southern Patagonian shelf and adjacent waters. INIDEP Documento Científico 5: 37-65.
- FARRUGIA TJ, WINTER A. 2018. 2017 Stock Assessment Report for Patagonian Toothfish, Fisheries Report TOO-2017-SA. Stanley, Fisheries Department, Directorate of Natural Resources, Falkland Islands. 35 p.
- FARRUGIA TJ. 2018. Stock discrimination research overview for Patagonian toothfish in the Falkland Islands. Report of Directorate of Natural Resources – Fisheries. 13 p.
- FAO. 2023. Fishery Statistical Collections fact sheets. Global Capture Production. <https://www.fao.org/fishery/en/collection/capture>.
- FERNÁNDEZ DA, CEBALLOS SG. (MS). Identificación genómica de stocks de merluza negra. Informe sobre convenio de asistencia técnica firmado entre UNTDF, CONICET, INIDEP y ESTREMAR S.A.U. Manuscrito. 13 p.
- FIFD. 2018. 2017-2018 Sustainability Measures for Patagonian Toothfish. Falkland Island Fisheries Department. Directorate of Natural Resources. 18 p.
- FIFD. 2021. Falkland Island Fisheries Department. Fisheries Statistics. Volume 25: 2020. 98p.
- FIFD. 2023. Falkland Island Fisheries Department Fisheries Statistics, Volume 27, 2022. 94p.
- GAEVSKAYA AV, RODYUK GN, PARUKHIN AM. 1990. Features and formation of parasite fauna of the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides*. Biologiya Morya (Vladivostok) 4, 23–28.
- GALLEGUILLOS R, FERRADA S, HERNÁNDEZ C, CANALES-AGUIRRE C, AEDO G, SAN MARTÍN M, ASTETE S. 2008. Unidades poblacionales del bacalao de profundidad. FIP 2006-41. Informe Final, Universidad de Concepción. 165 p.
- GARCÍA ALONSO V, BÉRTOLA G, BRUNO D, SPINELLI M, CAPITANIO F, OLGUÍN SALINAS F, ALDER V. 2019. Dominio pelágico del Área Marina Protegida Namuncurá (AMP-N). A. Tendencias espaciales y temporales del fitoplancton, zooplancton, ictioplancton y especies asociadas. En: Lovrich, G. (Compilador). Recomendaciones para la Zonificación del Área Marina Protegida Namuncurá Banco Burdwood. Informe Técnico Científico. Mayo 2019. 67 pp.
- GARCIA DE LA ROSA SB, SANCHEZ F, FIGUEROA D. 1997. Comparative feeding ecology of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) in the South-western Atlantic. CCAMLR Sci. 4, 105–124.
- GRILLY E, REID K, THANASSEKOS S. 2022. Longdistance movements of Antarctic toothfish (*Dissostichus mawsoni*) as inferred from tag recapture data. J Fish Biol. 100 (5): 1150–1157. DOI: <https://doi.org/10.1111/jfb.14941>
- GRIMES CB, JOHNSON AG, FABLE JR WA. 1987. Delineation of king mackerel (*Scomberomorus cavalla*) stocks along the US east coast and in the Gulf of Mexico. In: Kumpf, H.E., Vaught, R.N., Grimes, C.B., Johnson, A.G., Nakamura, E.L. (Eds.), Proceedings of the Stock Identification Workshop (1985), Panama City Beach, FL, NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-199. United States Government Printing Office, p. 186 and p. 187.



- GULLAND JA. 1983. Fish stock assessment: a manual of basic methods. Chichester, U.K. Wiley Interscience, FAO/Wiley series on food and agricultura. Vol 1, 223 p.
- HANSKI I. 1989. Metapopulation dynamics: Does it help to have more of the same? Trends Ecol. Evol. 4, 113–114.
- HANSKI I, GILPIN M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. Biological Journal of the Linnean Society (1991), 42: 3-16.
- HANSKI I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. J. Anim. Ecol. 63, 151–162.
- HANSKI I, SIMBERLOFF D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation. In Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution (I. Hanski and M.E. Gilpin, eds., p. 5–26). San Diego: Academic Press.
- HANSKI I. 1999. Metapopulation ecology. Oxford: Oxford University Press.
- HANSKI I. 2001. Spatially realistic theory of metapopulation ecology. Naturwissenschaften. 88, 372–381.
- HANSKI I, GAGGIOTTI OE, EDS. 2004. Ecology, genetics, and evolution of metapopulations. Amsterdam: Elsevier Academic Press.
- HARDEN-JONES FR. 1963. Fish migration. Arnold, Londres, 325 p.
- HARE JA, RICHARDSON DE. 2014. The Use of Early Life Stages in Stock Identification Studies. En: Stock Identification Methods. Application in fishery sciences. Cadrin, S; Kerr, L y Mariani S. Eds. (2014), 329–364.
- HARTE E. 2020. Testing the connectivity of *Dissostichus eleginoides* (Patagonian toothfish) between the Pacific coast of southern Chile and the Patagonian Shelf in the southwest Atlantic. Thesis for degree of Master of Science In Marine Science. University of Otago, Dunedin, New Zealand, 112 p.
- HILÁRIO A, METAXAS A, GAUDRON SM, HOWELL KL, MERCIER A, MESTRE NC, ROSS RE, THURNHERR AM, YOUNG C. 2015. Estimating dispersal distance in the deep sea: challenges and applications to marine reserves. Frontiers in Marine Science, 2 (6): 1-14.
- HILLARY RM, KIRKWOOD GP, AGNEW DJ. 2006. An assessment of toothfish in Subarea 48.3 using CASAL. CCAMLR Sci. 13, 65–95.
- HILBORN R, WALTERS CJ. 1992. Quantitative Fisheries Stock Assessment. Chapman & Hall, 575 p.
- HORN PL. 2002. Age and growth of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) and Antarctic toothfish (*D. mawsoni*) in waters from the New Zealand subantarctic to the Ross Sea, Antarctica. Fish. Res. 56, 275–287.
- IHSSEN PE, BOOKE HE, CASSELMAN JM, MCGLADE JM, PAYNE NR, UTTER FM. 1981. Stock identification: materials and methods. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 38, p.1838-1855.
- KALISH JM, TIMMIS TA. 1998. Determination of Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* age, growth and population characteristics based on otoliths. CCAMLR WGFS 98/40.
- KELLERMANN A. 1990. Catalogue of early life stages of Antarctic notothenioid fishes. Berichte Polarforschung 67, 45–136.
- KERR LA, HINTZEN NT, CADRIN SX, CLAUSEN LW, DICKEY-COLLAS M, GOETHEL DR, HATFIELD EMC, KRITZER JP, NASH RDM. 2017. Lessons learned from practical approaches to



- reconcile mismatches between biological population structure and stock units of marine fish. *ICES J Mar Sci.* 74 (6): 1708-1722. DOI: <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw188>
- KRUSIC-GOLUB K, GREEN C, WILLIAMS R. 2005. First increment validation of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) from Heard Island. CCAMLR Sci. Papers no. WG-FSA-05/61.
- KOCK KH, KELLERMANN A. 1991. Reproduction in Antarctic notothenioid fish. *Antarctic Science*, 3, 125-150.
- KUHN KL. 2007. Assessment of genetic structure in three Southern Ocean fishes revealed by mitochondrial and nuclear single nucleotide polymorphisms (SNPs). PhD thesis, University of Delaware, 252 p.
- LAM CH, PARK KJ, LEE J, CHOI S-G. 2020. Patagonian toothfish tagging study plan in the southwest Atlantic (FAO Area 41). WG-SAM-2019/12, 10 p.
- LAPTIKHOVSKY V, BRICKLE P. 2005. The Patagonian toothfish fishery in Falkland islands' waters. *Fish. Res.* 74, 11–23.
- LAPTIKHOVSKY V, ARKHIPKIN A, AND BRICKLE P. 2006. Distribution and reproduction of the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* Smitt around the Falkland Islands. *J Fish Biol* 68:849–861
- LAPTIKHOVSKY V, ARKHIPKIN A, BRICKLE P. 2008. Life history, fishery and stock conservation of the Patagonian toothfish around the Falkland Islands. *American Fisheries Society Symposium*, 49: 1357–1363.
- LARKIN PA. 1972. The stock concept and management of Pacific salmon. H.R. MacMillan lectures in fisheries. Vancouver, University of British Columbia Press, 231 p.
- LEE B, BREWIN PE, BRICKLE P, RANDHAWA H. 2018. Use of otolith shape to inform stock structure in Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) in the south-western Atlantic. *Marine and Freshwater Research* 69 (8) 1238-1247 <https://doi.org/10.1071/MF17327>.
- LEE B, ARKHIPKIN A, RANDHAWA HS. 2021. Environmental drivers of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) spatial-temporal patterns during an ontogenetic migration on the Patagonian Shelf. *Estuar Coast Shelf Sci.* 259: 107473. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107473>
- LEE B, SKELJO F, RANDHAWA HS, ARKHIPKIN A. 2022. Deep-sea movement patterns of the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* Smitt in the Southwest Atlantic. *Mar fresh Res.* 73: 833-845. DOI: <https://doi.org/10.1071/MF21338>
- LEVINS R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15: 237-240.
- LEVINS R. 1970. Extinction. En M. Gerstenhaber (Ed.), *Some Mathematical Problems in Biology*: 77-107. Providence, R.I.: American Mathematical Society.
- LORD C, DUHAMEL G, PRUVOST P. 2006. The patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) fishery in the Kerguelen Islands (Indian Ocean sector of the Southern Ocean). CCAMLR Sci. 13, 1–25.
- MACKENZIE K. 2002. Parasites as biological tags in population studies of marine organisms: an update. *Parasitology*, 124 (07).



- MARLOW TR, AGNEW DJ, PURVES MG, EVERSON I. 2003. Movement and growth of tagged *Dissostichus eleginoides* around South Georgia and Shag Rocks (Subarea 48.3). CCAMLR Sci. 10, 101–111.
- MARTÍNEZ PA, WÖHLER OC. 2006. Estimación de la abundancia y el potencial pesquero durante el período 1986-2005 de la merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) del Atlántico Sudoccidental. Informe Interno INIDEP N° 30/06. 30 p.
- MARTÍNEZ PA, WÖHLER OC. 2007. Estimación de la abundancia y el potencial pesquero de la merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) del Atlántico Sudoccidental. Periodo 1986-2006. Informe Interno INIDEP N° 42/07. 33 p.
- MARTÍNEZ PA, WÖHLER OC. 2008. Estimación de la abundancia de la merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) del Atlántico Sudoccidental y recomendaciones de capturas biológicamente aceptables. Periodo 1986-2007. Informe Interno INIDEP N° 60/08. 33 p.
- MARTÍNEZ PA, WÖHLER OC. 2010. Estimación de la abundancia y el potencial pesquero de la merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) del Atlántico Sudoccidental. Periodo 1986-2009. Informe Interno INIDEP N° 19/10. 34 p.
- MARTÍNEZ PA, WÖHLER OC. 2011. Estimación de la abundancia y el potencial pesquero de la merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) del Atlántico Sudoccidental. Periodo 1986-2010. Informe Interno INIDEP N° 32/11. 27 p.
- MARTÍNEZ PA, WÖHLER OC. 2012. Estimación de la Abundancia y Recomendación de la Captura Biológicamente Aceptable de Merluza Negra (*Dissostichus eleginoides*) para el Año 2013. Informe Interno INIDEP N° 32/12. 25 p.
- MARTÍNEZ PA, WÖHLER OC. 2013. Estimación de la Abundancia y Recomendación de la Captura Biológicamente Aceptable de Merluza Negra (*Dissostichus eleginoides*) para el Año 2014. Informe Interno INIDEP N° 31/13. 27 p.
- MARTÍNEZ PA, WAESSE JA, WÖHLER OC, GIUSSI AR. 2014. Síntesis del Programa de Marcado y Recaptura de Merluza Negra (*Dissostichus eleginoides*) en el Atlántico Sudoccidental y de los resultados obtenidos desde su implementación en el año 2004 hasta diciembre de 2013. Inf. Invest. INIDEP N° 06/2014. 8 p.
- MARTÍNEZ PA, DI MARCO EJ, WÖHLER OC, TROCCOLI G. 2016. Diagnóstico del Estado de Explotación de la Merluza Negra (*Dissostichus eleginoides*) del Atlántico sudoccidental. Recomendación de la Captura Biológicamente Aceptable año 2017. Informe Técnico Oficial-INIDEP N° 53/2016. 25 p.
- MARTÍNEZ PA, WÖHLER OC. 2017. Hacia la recuperación de la pesquería de merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) en el Mar Argentino: un ejemplo de trabajo conjunto entre el sector de la administración, la investigación y la industria. Frente Marítimo, 24, 115-124.
- MARTÍNEZ P, WÖHLER OC, TROCCOLI G, DI MARCO E. 2019. Factores de riesgo en la consecución del punto biológico de referencia objetivo y sostenibilidad de la pesquería argentina de merluza negra (*Dissostichus eleginoides*). Informe Técnico Oficial INIDEP N° 39/19. 16 p.
- MARTÍNEZ P, WÖHLER OC, TROCCOLI GH, DI MARCO E. 2022. Evidencia de actividad reproductiva de merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) en el talud norte del Mar Argentino. Inf. Invest. INIDEP 27/2022. 14 p.
- MATANO RP, PALMA ED, COMBES V. 2019. The Burdwood Bank Circulation. J Geophys Res Oceans. 124 (10): 6904-6926. DOI: <https://doi.org/10.1029/2019JC015001>



- MÉNDEZ GUDIÑO KE. 2018. Hábitos alimenticios del bacalao (*Dissostichus eleginoides*) en aguas ecuatorianas en el período de julio - octubre 2017. Tesis. Universidad de Guayaquil. 55p.
- MØLLER PR, NIELSEN JG, FOSSEN I. 2003. Fish migration: Patagonian toothfish found off Greenland. *Nature* 421, 599.
- MORENO C. 1998. Do the males of *Dissostichus eleginoides* grow faster, or only mature before females? CCAMLR WG-FSA 98/17.
- MORENO C, RUBILAR PS, ZULETA A. 1997. Ficha técnica del bacalao de profundidad *Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898. CCAMLR WG-FSA 97/42.
- MUJICA A, PEÑAILILLO D, REYES A, NAVA ML. 2016. Embryonic and larval development of *Dissostichus eleginoides* (Pisces: Nototheniidae). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* Vol. 51, N°3: 675-680.
- MURUA H, SABORIDO-REY F. 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 23-31.
- NORTH AW. 2002. Larval and juvenile distribution and growth of Patagonian toothfish around South Georgia. *Antarctic Science* 14 (I), 25-31.
- NEVINSKY MM, KOZLOV AN. 2002. The fecundity of the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* around South Georgia Island (South Atlantic). *J. Ichthyol.* 42, 571-573.
- OHLBERGER J, STAAKS G, HÖLKER F. 2006. Swimming efficiency and the influence of morphology on swimming costs in fishes. *J. Comp. Physiol. B.* 176:17-25. PMID:16177894. <http://dx.doi.org/10.1007/s00360-005-0024-0>
- OLIVA ME, FERNANDEZ I, OYARZÚN C, MURILLO C. 2008. Metazoan parasites of the stomach of *Dissostichus eleginoides* Smitt 1898 (Pisces: Notothenidae) from southern Chile: a tool for stock discrimination? *Fisheries Research* 91, 119-122.
- OYARZÚN C, GACITÚA S, ARAYA M, CUBILLOS L, GALLEGUILLOS R, PINO C, AEDO G, SALAMANCA, M, PEDRAZA M, LAMILLA J. 2003a. Monitoreo de la pesquería artesanal de bacalao de profundidad entre la VIII y XI Regiones.
- OYARZÚN C, GACITÚA S, ARAYA M, CUBILLOS L, SALAMANCA M, PINO C, GALLEGUILLOS R, AEDO G, LAMILLA J. 2003b. Asignación de edades y crecimiento de bacalao de profundidad. Informe Final, Proyecto FIP 2001-17 130.
- PÁJARO M; MACCHI GJ; MARTÍNEZ PA, WÖHLER OC. 2005. Detección de un área de puesta de merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) sobre la base del análisis histológico. Informe Técnico Interno DNI INIDEP N° 87/2005, 8 p.
- PÁJARO M, MACCHI GJ, MARTÍNEZ P, WÖHLER OC. 2009. Características reproductivas de dos agregaciones de merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) del Atlántico Sudoccidental. Informe Técnico Interno DNI INIDEP N° 49/2009. 16 p.
- PAYNE AG, AGNEW DJ, BRANDÃO A. 2005. Preliminary assessment of the Falklands Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) population: Use of recruitment indices and the estimation of unreported catches. *Fisheries Research* 76, 344-358.
- PRENSKI LB, ALMEYDA SM. 2000. Some biological aspects relevant to patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) exploitation in the argentine exclusive economic zone and adjacent ocean sector. *Frente Marítimo* 18, 103-124.
- PULLIAM HR. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist*, 132: 652-661.



- QUINN TP, BRODEUR RD. 1991. Intra-specific Variations in the Movement Patterns of Marine Animals. *Amer. Zool.*, 31:231-241.
- RIDEOUT RM, TOMKIEWICZ J. 2011. Skipped Spawning in Fishes: More Common than You Might Think. *Marine and Coastal Fisheries*, 3(1), 176–189.
- RICKER WE. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull.Fish.Res.Board Can.*, 191, 382 p.
- ROBERTS J, AGNEW DA. 2008. Proposal for an extension to the mark recapture experiment to estimate toothfish population size in Subarea 48.4. CCAMLR WG-FSA 08/46.
- ROGERS AD, MORLEY S, FITZCHARLES E, JARVIS K, BELCHIER M. 2006. Genetic structure of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) populations on the Patagonian Shelf and Atlantic and western Indian Ocean Sectors of the Southern Ocean. *Marine Biology* (2006) 149: 915–924.
- RODRIGUEZ L, GEORGE-NASCIMENTO M. 1996. La fauna de parásitos metazoos del bacalao de profundidad *Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898 (Pisces: Nototheniidae) en Chile central: aspectos taxonómicos, ecológicos y zoogeográficos. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69:21-33.
- RUBILAR PS, ZULETA A, MORENO C. 2013. Pesca de investigación Bacalao 2013. Propuesta técnica. Monitoreo pesquería-dependiente y marcaje del bacalao de profundidad en Chile. Programa de Investigación Colaborativo AOBAC – SUBPESCA. 81 p.
- RUBILAR PS, ZULETA A, MORENO C. 2014. Pesca de investigación Bacalao 2013. Monitoreo pesquería - dependiente y marcaje del bacalao de profundidad en Chile. Informe Final. Centro de Estudios Pesqueros S.A. 111 p.
- RUOCCO N, ZUMPANO F, GIUSSI AR, DI LEVA I. 2017. Estructura de edades y parámetros poblacionales de la merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) capturada por la flota comercial - año 2011. *Inf. Invest. INIDEP N° 108/2017*. 13 p.
- RUOCCO N, ZUMPANO F, DI LEVA I. 2019. Estructura de edades y parámetros poblacionales de la merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) capturada por la flota comercial - año 2017. *Inf. Invest. INIDEP N° 46/2019*. 11 p.
- SALE PF, HANSKI I, KRITZER JP. 2006. The Merging of Metapopulation Theory and Marine Ecology: Establishing the Historical Context Chapter 1, p 3-28, en Kritzer J.P. y Sale P.F. (2006) *Marine Metapopulations*. Academic Press. 576 p.
- SGSSI. 2018. South Georgia and South Sandwich Islands Toothfish Fishery (48.3 and 48.4) Management Plan. 18 p.
- SHAW PW, ARKHIPKIN AI, AL-KHAIRULLA H. 2004. Genetic structuring of Patagonian toothfish populations in the Southwest Atlantic Ocean: the effect of the Antarctic Polar Front and deep-water troughs as barriers to genetic Exchange. *Molecular Ecology* 13, 3293–3303.
- SINCLAIR M. 1987. *Marine Populations: An essay on population regulation and speciation*. Books in Recruitment Fishery Oceanography. Univ. Washington Press, Seattle. 225 p.
- SINCLAIR M, ILES TD. 1989. Population regulation and speciation in the oceans. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 45. 165-175.
- SKELJO F, WINTER A. 2020. 2019 Stock assessment report for Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*). Fisheries Report SA-2019-TOO. Fisheries Department, Directorate of Natural Resources, Falkland Islands. 36 p.



- SMITH P, MC VEAGH M. 2000. Allozyme and microsatellite DNA markers of toothfish population structure in the Southern Ocean. *Journal of Fish Biology* 57 (Supplement A), 72–83.
- SPARRE P, URSIN E, VENEMA SC. 1989. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1. Manual. FAO Fisheries Technical Paper. No, 306.1. Rome, FAO. 337 p.
- SPINELLI M, MALITS A, GARCÍA ALONSO V, MARTÍN J, CAPITANIO F. 2020. Spatial gradients of spring zooplankton assemblages at the open ocean sub-Antarctic Namuncurá Marine Protected Area/Burdwood Bank, SW Atlantic Ocean. *J. Mar.Syst.*, doi: 10.1016/j.jmarsys.2020.103398.
- SUNDBY S. 1991. Factors affecting the vertical distribution of eggs. *ICES Journal of Marine Science*, 192, p. 33-38.
- TASCHERI R, CANALES C. 2016. Documento Técnico Consolidado. Convenio de Desempeño 2015: Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2016: Bacalao de profundidad, 2016. Subsecretaría de Economía y EMT-IFOP. 120 p.
- TASCHERI R. 2017. Documento Consolidado. Convenio de Desempeño 2016: Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2017: Bacalao de profundidad, 2017. Subsecretaría de Economía y EMT - IFOP. 109 p.
- TASCHERI R. 2018. Convenio de Desempeño 2017: Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2018. Bacalao de profundidad 2018. Informe 3. Consolidado. Subsecretaría de Economía y EMT - IFOP. 115 p.
- TASCHERI R. 2019. Convenio de Desempeño 2018: Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales al año 2019: Bacalao de profundidad, 2019. Documento Consolidado. Subsecretaría de Economía y EMT - IFOP. 176 p.
- TASCHERI R. 2020. Convenio de Desempeño 2019 Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2020: Bacalao de profundidad 2020. Documento Consolidado. Subsecretaría de Economía y EMT - IFOP. 172 p.
- TIMI JT. 2003. Parasites of Argentine anchovy in the south-west Atlantic: latitudinal patterns and their use for discrimination of host populations. *J. Fish Biol.* 63:90–107.
- TIMI JT. 2007. Parasites as biological tags for stock discrimination in marine fish from South American Atlantic waters. *J. Helminthol.* 81: 107–111.
- TIMI JT, LANFRANCHI AL. 2009. The metazoan parasite communities of the Argentinean sandperch *Pseudoperchis semifasciata* (Pisces: Perciformes) and their use to elucidate the stock structure of the host. *Parasitology* 136: 1209–1219.
- TIMI JT, MACKENZIE K. 2015. Parasites in fisheries and mariculture. *Parasitology* 142: 1–4.
- TIMI JT, LANFRANCHI AL, ETCHEGOIN JA. 2009. Seasonal stability and spatial variability of parasites in Brazilian sandperch from the northern Argentine sea: evidence for stock discrimination. *J. Fish Biol.* 74: 1206–1225.



- TOOMEY L, WELSFORD D, APPEYARD SA, POLANOWSKI A, FAUX C, DEAGLE BE, BELCHIER M, MARTHICK J, JARMAN S. 2016. Genetic structure of Patagonian toothfish populations from otolith DNA. *Antarctic Science*, 1-14.
- TROCCOLI G, AGUILAR E, MARTÍNEZ PA, BELLEGGIA M. 2020. The diet of the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides*, a deep-sea top predator off Southwest Atlantic Ocean. *Polar Biol* 43, 1595–1604.
- TROCCOLI G, MARTÍNEZ PA, DI MARCO E, WÖHLER OC. 2021. Síntesis de la pesquería argentina de merluza negra (*Dissostichus eleginoides*). Período 2000-2020. *Inf. Téc. Oficial INIDEP* 20/2021. 11 p.
- TROCCOLI GH, MARTÍNEZ PA, DI MARCO EJ, WAESSLE JA, WÖHLER OC. 2023. Migratory patterns of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) in the southwestern Atlantic Ocean, *Marine and Fishery Sciences (MAFIS)*, 36(3). doi: 10.47193/mafis.3632023010907.
- TUCK GN, DE LA MARE WK, HEARN WS, WILLIAMS R, SMITH ADM, HE X, CONSTABLE A. 2003. An exact time of release and recapture stock assessment model with an application to Macquarie Island Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*). *Fish. Res.* 63, 179–191.
- WAESSLE JA, MARTINEZ PA. 2018. Resultados del Programa de Marcado de Merluza Negra (*Dissostichus eleginoides*) en el Atlántico Sudoccidental, 2004-2017. *Inf. Invest. INIDEP* N°85/2018. 20 p.
- WELSFORD DC, CANDY SG, LAMB TD, NOWARA GB, CONSTABLE AJ, WILLIAMS R. 2011. Habitat use by Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides* Smitt 1898) on the Kerguelen Plateau around Heard Island and the McDonald Islands. In DUHAMEL G. & WELSFORD DC, EDS. *The Kerguelen Plateau: marine ecosystem and fisheries*. Paris: Société Française d'Ichtyologie, 125–136.
- WILLIAMS R, TUCK GN, CONSTABLE A, LAMB T. 2002. Movement, growth and available abundance to the fishery of *Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898 at Heard Island derived from tagging experiments. *CCAMLR Sci.* 9, 33–48.
- WILLIAMS R, LAMB T. 2002. Behaviour of *Dissostichus eleginoides* fitted with archival tags at Heard Island: preliminary results. *CCAMLR WG-FSA* 02/60.
- WILLIAMS R, CONSTABLE AJ, DAVIES C, CANDY S. 2003. A possible model of metapopulation structure of *Dissostichus eleginoides* in the southern indian ocean. *WG-FSA-2003/72*. 5p.
- WINTER A. 2017. Stock assessment for Patagonian toothfish in the Falkland Islands. Fisheries Department, Directorate of Natural Resources, Falkland Islands. 34 p.
- WÖHLER OC, MARTÍNEZ PA, GIUSSI AR. 2001. Características de la pesca por arrastre de merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) en el Mar Argentino durante el año 2000 y recomendaciones tendientes a evitar la captura de juveniles. *Inf. Téc. Interno INIDEP* N° 72/2001. 22 p.
- WÖHLER OC, MARTÍNEZ PA. 2002. La pesquería argentina de merluza negra en el período enero-septiembre de 2002. Aspectos preocupantes sobre su sustentabilidad en el largo plazo. *Inf. Téc. INIDEP* 92/2002. 14 p.
- WÖHLER OC, MARTÍNEZ PA, HANSEN JE. 2004. Estimación de la abundancia y el potencial pesquero de la merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) en el Atlántico Sudoccidental. *Informe Interno INIDEP* 65/04. 32 p.



- WÖHLER OC, MARTÍNEZ PA. 2005. Estimación de la abundancia y el potencial pesquero de la merluza negra (*Dissostichus eleginoides*) en el Atlántico Sudoccidental período 1986-2004. Informe Interno INIDEP 15/05. 32 p.
- YOUNG Z, GILI R, CID L. 1995. Prospección de bacalao de profundidad entre las latitudes 43° y 47°S. Informe Técnico IFOP, 1-47.
- YOUNG Z, OLIVA J, OLIVARES A, DIAS E. 1999. Aspectos reproductivos del recurso bacalao de profundidad en la I a X Regiones. Informe Final Proyecto FIP, 97-16, 51 p.
- ZHIVOV VV, KRIVORUCHKO VM. 1990. On the biology of the Patagonian toothfish, *Dissostichus eleginoides*, of the Antarctic part of the Atlantic. J. Ichthyol. 30, 142-146.
- ZULETA A, RUBILAR P, BARRALES C, GOYENECHÉ F, MORENO C. 2015. Experiencia piloto de marcaje en la pesquería de bacalao de profundidad. Programa Plurianual de Marcaje y Recaptura de Bacalao de Profundidad a Escala Nacional, I Etapa 2014. (Proyecto FIP 2014-03). 83 p.