

Puerto Madryn, 1 de Enero de 2025

**Sr. Darío Socrate**  
**Gerente de CAPA**  
**Presente**

De acuerdo al cronograma del STAN ST 3070 “*Asesoramiento técnico para la identificación de elementos claves de la estructura y función del ecosistema del mar Argentino para la pesquería del calamar argentino (Illex argentinus) con fines de su pre-certificación*” le hacemos llegar a Uds. oportunamente el informe final de las actividades desarrolladas para completar el primer objetivo del Componente PI 2.5.1 de la pre-certificación con fines de la pre-certificación de la pesquería.

Atentamente,

Los abajo firmantes y designados como responsables técnicos para la prestación de este Servicio Técnico de Alto Nivel (STAN).



Dra. Martha Patricia Rincón-Díaz  
Responsable Técnico CESIMAR



Dr. Tomás I. Marina  
Responsable Técnico CADIC

Este informe recibe el aval institucional de las direcciones del Centro para el Estudio de Sistemas Marinos (CESIMAR) y Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC) del CONICET:



Dr. Augusto Crespi  
Director  
CESIMAR-CONICET



Dr. Atilio Francisco J. Zangrando  
Director  
CADIC-CONICET

**“Asesoramiento técnico para la identificación de elementos claves de la estructura y función del ecosistema del mar Argentino para la pesquería del calamar argentino (*Illex argentinus*) con fines de su pre-certificación”**

**Informe final**

**Cita:** Rincón-Díaz, M.P., Marina, T.I. 2024. Asesoramiento técnico para la identificación de elementos claves de la estructura y función del ecosistema del mar Argentino para la pesquería del calamar argentino (*Illex argentinus*) con fines de su pre-certificación. Informe final para la Cámara de Armadores de Poteros Argentinos. Centro para el Estudio de Sistemas Marinos (CESIMAR) y Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC) del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). República de Argentina. 31 págs. Material adjunto al informe: dos archivos en formato .csv (Archivo 1 -lista de referencias; Archivo 2- Interacciones Tróficas).

**Contribución de los autores**

Martha Patricia Rincón-Díaz y Tomás Ignacio Marina realizaron la revisión bibliográfica, recopilación, están sintetizando información y escribieron este informe.

**Acerca de este documento**

Este documento describe los conceptos, metodología y resultados de la identificación de elementos claves de la estructura y función del ecosistema del mar Argentino que influyen en el calamar Argentino (*Illex argentinus*). La identificación de estos elementos es necesaria para cubrir el primer objetivo del Componente PI 2.5.1 de la pre-certificación de la pesquería de este calamar en el mar Argentino. El documento se compone de las siguientes secciones:

1. Introducción.....	5
2. Metodología.....	5
2.1. Revisión sistemática de literatura nacional e internacional evaluada por pares en revistas académicas.....	5
2.2. Revisión sistemática de literatura a través de entidades nacionales.....	7
2.3. Criterios de inclusión de estudios.....	7
3. Resultados.....	9
3.1. Influencia de la estructura y variabilidad ambiental en la distribución poblacional, ciclo de vida, alimentación y dinámicas de la pesquería del recurso <i>Illex argentinus</i> en la plataforma continental patagónica y su talud.....	10
3.1.1. Estructura poblacional.....	13
3.1.2. Influencia del ambiente en el ciclo de vida y dinámicas pesqueras de <i>Illex argentinus</i>	17

CONICET



C E S I M A R

CONICET



C A D I C

3.1.2.1. Temperatura.....	19
3.1.2.2. Clorofila-a.....	22
3.1.2.3. Altura superficial del mar.....	22
3.1.2.4. Densidad del agua.....	22
3.1.3. Rol ecológico de <i>Illex argentinus</i> en el ambiente.....	23
3.1.3.1. <i>Illex argentinus</i> como depredador.....	23
3.1.3.2. <i>Illex argentinus</i> como presa.....	27
3.1.3.3. <i>Illex argentinus</i> como competidor.....	29
3.1.3.4. <i>Illex argentinus</i> como vector.....	30
4. Referencias.....	31

## 1. Introducción

El manejo de las pesquerías a nivel global evolucionó de un manejo focalizado en el recurso objetivo a un manejo basado en el ecosistema. En este último, tanto el recurso pesquero como la pesquería interactúan en los caladeros de pesca con componentes del sistema ecológico, como la biodiversidad de especies y las funciones ecológicas y servicios ecosistémicos que las especies proveen (por ej.: producción de biomasa de especies de interés pesquero). Recientemente, se ha demostrado a nivel global que las interacciones entre las pesquerías y la biodiversidad resultan en modificaciones en la diversidad de funciones ecológicas que sustentan las especies y en la estabilidad de la red de interacciones presa-depredador que ocurren en el ecosistema. Por tal razón, la identificación y evaluación de la estructura y función de un ecosistema que se relacionan a un recurso pesquero y la existencia de indicadores ecosistémicos que den cuenta de la relación pesquería-ecosistema son vitales para entender la resiliencia de los ecosistemas marinos a las pesquerías. Esto permite una planificación del manejo espacial y temporal pesquero con una mirada holística del ecosistema y sustentable, lo que se traduce en una mayor aceptación en los mercados internacionales.

El objetivo de este asesoramiento es identificar los elementos clave de la estructura y función del ecosistema del mar Argentino que influyen en el recurso pesquero calamar argentino *Illex argentinus*. La información generada de este informe es necesaria para cubrir el Componente PI 2.5.1 de la pre-certificación de la pesca de poteros argentinos en el mar territorial del país. Se busca realizar una síntesis de información disponible, a nivel regional, para entender la influencia de la estructura y función del ecosistema del mar Argentino en la distribución y pesquería del recurso *Illex argentinus* y su rol ecológico en el ambiente.

## 2. Metodología

### 2.1. Revisión sistemática de literatura nacional e internacional evaluada por pares en revistas académicas

La búsqueda de literatura se realizó considerando la metodología propuesta por Koricheva et al. (2013) y el protocolo PRISMA de O'Dea et al. (2021) para realizar revisiones sistemáticas y meta-análisis en ecología. Se utilizaron tres bases de datos, Scopus (<https://www.scopus.com>), Dimensions (<https://www.dimensions.ai>) y PubMed (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/>), para la búsqueda de literatura por título, resumen y palabras clave. La búsqueda se realizó en cada base de datos usando combinaciones de palabras clave o *strings* con sus formas singular y plural (Tabla 1). Se establecieron cinco *strings* referidos a la relación de los componentes de estructura y función del Mar Argentino con aspectos claves de la ecología y biología del calamar potencialmente influenciados por

dinámicas ambientales y actividades antrópicas en el sistema: (a) distribución; (b) historia de vida; (c) uso de hábitat; (d) rol ecológico; y (e) cambios de la especie en la estructura y función del ecosistema (Tabla 1).

Tabla 1. Combinaciones de palabras clave o *strings* usados en la búsqueda de literatura para identificar componentes de estructura y función del mar Argentino que influyan en el calamar *Illex argentinus*.

Aspecto biológico	String (ejemplo para Scopus y PubMed) <sup>a</sup>
Distribución	(( illex AND argentinus ) OR ( ommastrephes AND argentinus ) OR ( argentinian AND short-finned AND squid ) ) AND ( argenti* OR swa OR ( sw AND atl ) OR ( southwest AND atlantic ) )
Historia de vida	(( illex AND argentinus ) OR ( ommastrephes AND argentinus ) OR ( argentinian AND short-finned AND squid ) ) AND ( argenti* OR swa OR ( sw AND atl ) OR ( southwest AND atlantic ) ) AND ( life AND cycle OR reproductive AND season OR paralarvae OR population AND cohort OR migration )
Uso de hábitat	(( illex AND argentinus ) OR ( ommastrephes AND argentinus ) OR ( argentinian AND short-finned AND squid ) ) AND ( argenti* OR swa OR ( sw AND atl ) OR ( southwest AND atlantic ) ) AND ( habitat ) OR ( ( environmental OR physical ) AND ( drivers OR variables OR conditions ) )
Rol ecológico	(( illex AND argentinus ) OR ( ommastrephes AND argentinus ) OR ( argentinian AND short-finned AND squid ) ) AND ( argenti* OR swa OR ( sw AND atl ) OR ( southwest AND atlantic ) ) AND ( ( ecological AND role* ) OR prey* OR predator* OR trophic OR diet* OR ( food AND web ) OR wasp-waist )
Relación con la estructura y función del sistema	(( illex AND argentinus ) OR ( ommastrephes AND argentinus ) OR ( argentinian AND short-finned AND squid ) ) AND ( argenti* OR swa OR ( sw AND atl ) OR ( southwest AND atlantic ) ) AND ( structure ) AND ( function )

<sup>a</sup> En el caso de la base de datos Dimensions, que no permite asteriscos en sus *strings* para buscar singulares, plurales o gerundios, la búsqueda se realizó sólo utilizando palabras en singular.

## 2.2. Revisión sistemática de literatura a través de entidades nacionales

Adicionalmente a la revisión sistemática en revistas académicas, se buscó información en repositorios digitales nacionales teniendo como palabras claves: “*Illex argentinus*” y “Calamar argentino” por separado. Se usaron estas dos palabras claves ya que existe una alta variabilidad y limitaciones en los repositorios nacionales para realizar búsquedas a través de *strings* más complejos, como los utilizados en las bases de datos internacionales.

Los repositorios nacionales consultados fueron: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, <https://ri.conicet.gov.ar>), Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP, <https://www.inidep.edu.ar/230-base-de-datos>), Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (<http://www.unp.edu.ar/bibliotecas>), Universidad Nacional de Mar de Plata (<http://biblio1.mdp.edu.ar>), Universidad Nacional del Comahue (<https://opac.uncoma.edu.ar>), Universidad de Buenos Aires (<http://repositorioubi.sisbi.uba.ar/gsd/cgi-bin/library.cgi>) y Biblioteca electrónica del MinCyT (<https://biblioteca.mincyt.gov.ar>). Esta búsqueda adicional pretende incluir todos los esfuerzos potenciales de investigación en el área de estudio.

## 2.3. Criterios de inclusión de estudios

Se establecieron dos preguntas como criterios necesarios para seleccionar estudios de la búsqueda de literatura realizada a través de las bases de datos y mediante entidades nacionales. El estudio debía cumplir los siguientes criterios para ser seleccionado:

1. Haber sido realizado dentro de las áreas de distribución de los stocks del calamar *I. argentinus* existentes en el mar Argentino. Se incluyeron estudios realizados en la zona económica exclusiva Argentina, en territorios marítimos en disputa (Islas Malvinas) y en áreas de pesca internacional colindantes a los límites marítimos del país. Excluimos estudios realizados en zonas económicas exclusivas de Uruguay, Brasil y Chile.
2. Proveer información acerca de: (e) relación de *I. argentinus* con la estructura y función del ecosistema, (a) distribución, (b) historia de vida, (c) uso de hábitat, y (d) rol ecológico.

La búsqueda sistemática de literatura científica con revisión por pares arrojó 173 registros de estudios luego de haber descartado duplicados (Figura 1). Los autores de este informe realizaron de forma independiente una primera revisión de artículos para seleccionar inicialmente estudios por título y resumen, excluyendo literatura espuria. En esta etapa se excluyeron un total de 74 estudios que no proveían información concerniente al objetivo de este trabajo (por ej.: estudios de laboratorio focalizados en valor nutricional, reproducción

experimental, modelos de crecimiento, genética poblacional y manejo pesquero del calamar), o realizados fuera del área de distribución de los stocks de calamar que son capturados en el Mar Argentino (por ej.: sur de Brasil). Esta revisión inicial se evaluó mediante el análisis Kappa (CEE, 2022), que mostró un alto acuerdo (73%) entre ambos autores. La diferencia en la selección de estudios (27%) se resolvió mediante la revisión conjunta de los estudios, dejando 99 artículos científicos que cumplieron al menos con uno de los dos criterios mencionados anteriormente. Finalmente, el texto completo de estos estudios fue revisado para verificar que reunieran los dos criterios simultáneamente y 71 artículos fueron incluidos en el trabajo, cubriendo uno o más de los cinco aspectos de la ecología y biología del calamar relacionados a la estructura y función del ecosistema (Figura 1).

La búsqueda de información en repositorios de entidades nacionales arrojó un total de 277 registros sin duplicados (Figura 1). Igual que en la búsqueda anterior, los autores de este informe realizaron de manera independiente una revisión de registros por título y resumen para seleccionar inicialmente 56 estudios que fuesen realizados en áreas geográficas que abarquen la distribución de los stocks del calamar *I. argentinus* en el mar Argentino ó que proveían información de alguno de los cinco aspectos biológicos de la búsqueda de literatura. Esta selección arrojó un índice Kappa de 85% de acuerdo, decidiendo el 15% de los registros restantes mediante una discusión adicional. Finalmente, el texto completo de estos estudios fue revisado para verificar que reunieran simultáneamente los dos criterios nombrados anteriormente y 33 estudios fueron incluidos en este informe (Figura 1).

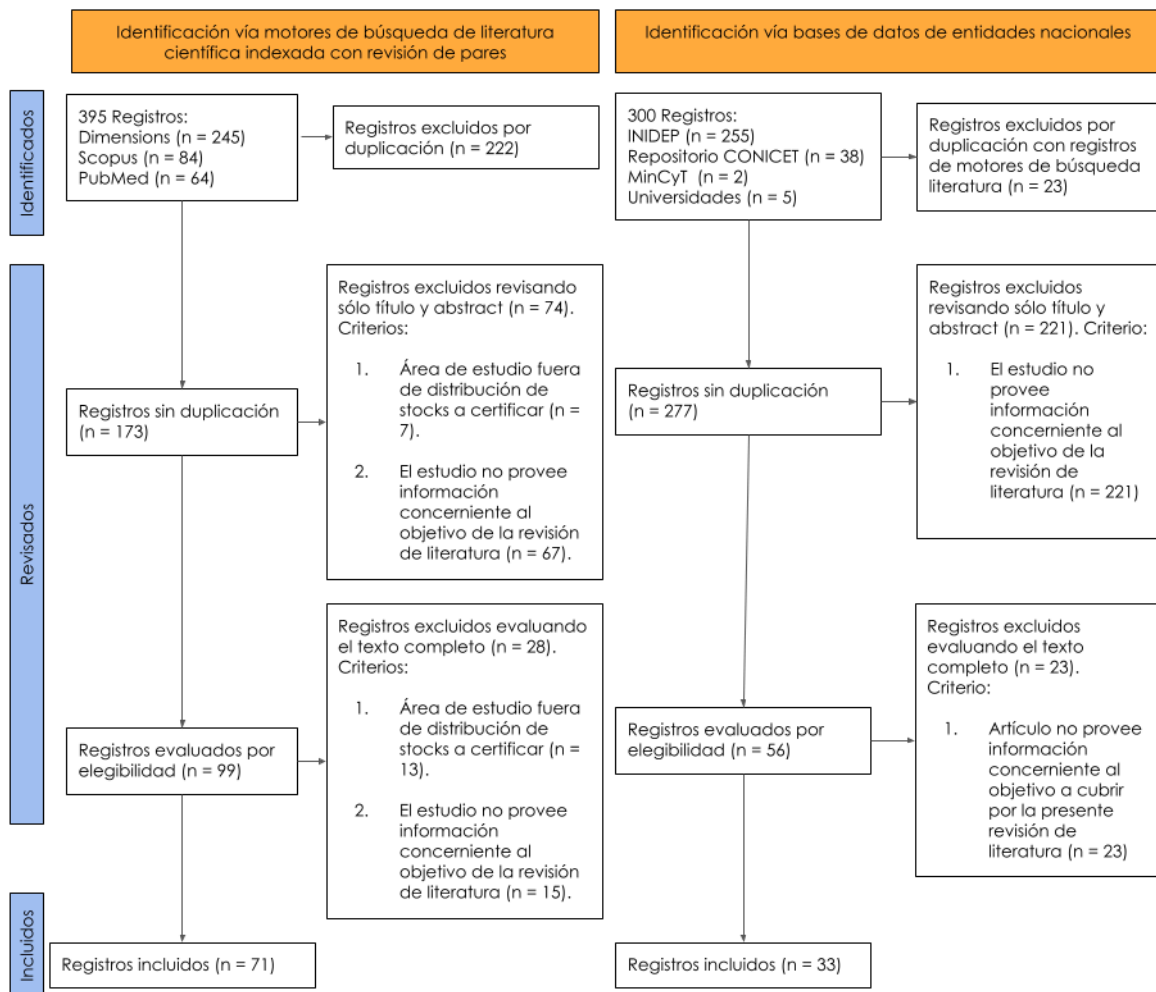


Figura 1. Diagrama de flujo PRISMA 2020 de la revisión de literatura realizada incluyendo búsquedas en bases de datos de revistas científicas y en entidades nacionales.

### 3. Resultados

La búsqueda sistemática de literatura utilizando bases de datos y entidades nacionales resultó en 695 registros en total. Luego de haber eliminado duplicados, revisado los estudios por título y resumen y texto completo, se identificaron 104 estudios que cumplen con los criterios de selección. Estos estudios fueron realizados en áreas dentro del área de distribución de los stocks de *I. argentinus* y cubren uno o más de los aspectos clave de la ecología y biología del calamar relacionados con la estructura y función del ecosistema. Como resultado de la revisión sistemática, se entrega el listado de literatura incluida en este informe en un archivo de formato .csv, "ListaReferencias.csv", que se adjunta a este informe.

De los 104 estudios seleccionados, se encontró que el 55% (n = 57 estudios) se centra en aspectos tróficos del calamar, como su dieta, depredadores y competidores (Figura 2). Adicionalmente, el 20% (n = 21 estudios) de los artículos centrados en uso de hábitat discuten principalmente la relación de las variables oceanográficas con la distribución, presencia, abundancia y captura de la especie, especialmente en caladeros utilizados por flotas pesqueras dentro y fuera de la zona económica exclusiva argentina. Otros estudios describen la distribución de *I. argentinus* y sus estadios (25%, n = 26 estudios), mientras que algunos se centran en su papel como vector de patógenos/contaminantes y otros aspectos de su biología e historia de vida (4%, n = 4 estudios, respectivamente).

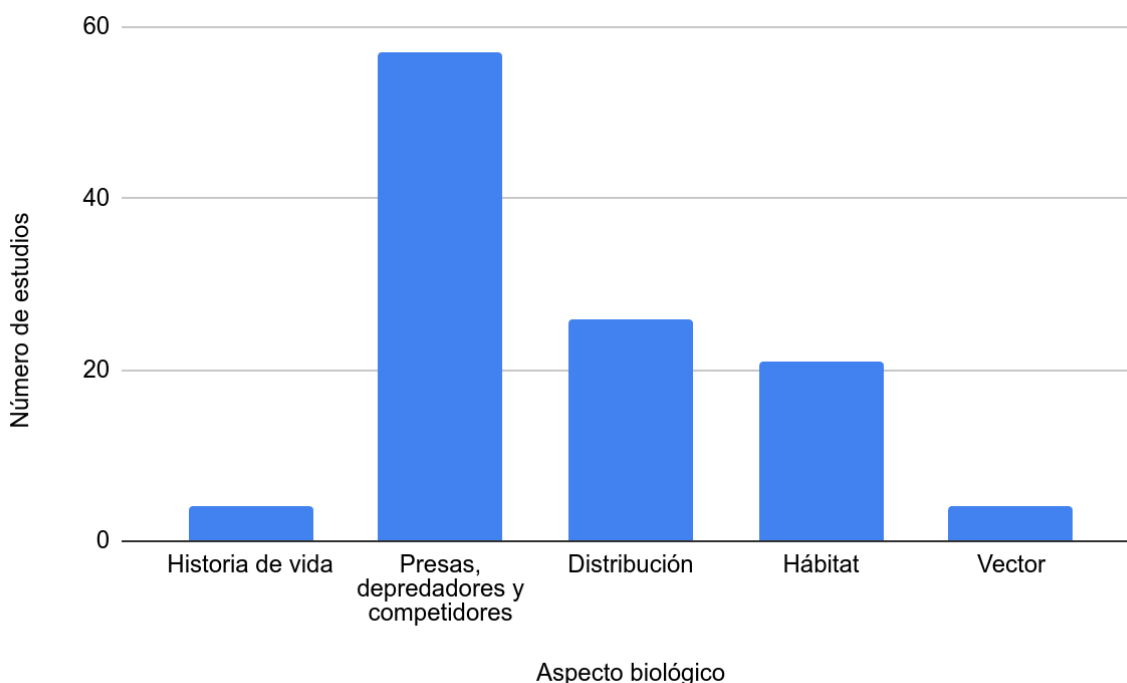


Figura 2. Tópicos de estudios incluidos a partir de la búsqueda de información con las tres bases de datos de revistas científicas y en entidades nacionales.

### 3.1. Influencia de la estructura y variabilidad ambiental en la distribución poblacional, ciclo de vida, alimentación y dinámicas de la pesquería del recurso *Illex argentinus* en la plataforma continental patagónica y su talud

Las especies de calamar que habitan los sistemas de corrientes fronterizas occidentales viven aproximadamente un año y se reproducen en aguas cálidas de latitudes bajas. Las corrientes oceánicas transportan los huevos y las larvas (Rodhouse, 2008). Cuando los calamares jóvenes alcanzan la fase nectónica, migran a aguas más frías y de latitudes más altas, que ofrecen más alimento y mejores condiciones para el crecimiento y la reproducción

(Rodhouse, 2008). Los requisitos de hábitat para la reproducción de los calamares incluyen el enriquecimiento de la red alimentaria mediante procesos físicos como surgencias, la formación de parches de alimentos concentrados por convergencias de corrientes y sistemas frontales, y mecanismos de flujo para el mantenimiento de la población; todos existentes en los sistemas de corrientes fronterizas occidentales (Bakun & Csirke, 1998).

En estos sistemas, la convergencia de corrientes de aguas frías y cálidas generan una pycnoclina en la cual las masas de huevos de calamar tienen densidad neutral a una profundidad con temperaturas adecuadas y baja depredación (Bakun & Csirke, 1998). Las paralarvas eclosionadas suben a la superficie y son transportadas a la zona frontal convergente por el flujo de densidad de corrientes (Bakun & Csirke, 1998). En esta zona, los remolinos impulsan la surgencia con el afloramiento de agua rica en nutrientes del fondo, enriqueciendo la cadena trófica (Bakun & Csirke, 1998). Además, los sistemas de corrientes del límite occidental transportan huevos y paralarvas desde la zona de desove hasta la de alimentación a través de remolinos de núcleo cálido que los transportan a la plataforma continental, y de núcleo frío, que los llevan al interior del océano donde se distancian de la población (Bakun & Csirke, 1998).

El calamar argentino *Illex argentinus* es un cefalópodo semélparo de vida corta que habita el océano Atlántico Sudoccidental. La esperanza de vida de las poblaciones de *I. argentinus* varía, siendo de seis meses en zonas tropicales a un año en aguas templadas y subpolares, y teniendo mayor crecimiento y tamaño los que eclosionan tardíamente (Hewei et al., 2020). El ciclo de vida de la especie está estrechamente asociado a la dinámica espacial y temporal de variables oceanográficas resultantes de la confluencia de las corrientes de Brasil y Malvinas, causante de un importante frente termohalino que separa las aguas subtropicales de las subantárticas (Apartado 1, Figura 1a; Legeckis & Gordon, 1982; Olson et al., 1988). Este frente termohalino también se encuentra influenciado por la corriente Patagónica y la descarga del Río de La Plata, creando así altos niveles de productividad primaria en el Atlántico Sudoccidental (Haimovici et al., 1998). Esta productividad también se ve favorecida por otro frente, ubicado sobre el borde de plataforma, donde se encuentra el límite entre las masas de agua de la plataforma y la corriente de Malvinas (Figura 1b; Bakun & Parrish, 1991). La localización geográfica del frente termohalino de la confluencia de las corrientes de Brasil y Malvinas es cercana a los 38° S, pero puede variar estacionalmente debido a las dinámicas de la corriente de Malvinas y los gradientes de temperatura superficial del mar (Acha et al., 2004; de Souza et al., 2019). La influencia de estos frentes termohalinos, así como del transporte de masas de huevos por las corrientes dentro y fuera de la plataforma y la disponibilidad de hábitats térmicos es muy alta en *I. argentinus*, hasta reflejarse en la distribución y variabilidad del reclutamiento de algunos stocks y las dinámicas espaciales de las flotas que lo pescan dentro y fuera de la plataforma continental argentina (Torres-Alberto et al., 2022; Alemany et al., 2014).

El calamar argentino se distribuye desde el sur de Brasil hasta las Islas Malvinas, con concentraciones en el borde y zonas mar afuera de la plataforma patagónica principalmente a los 42° S y desde el 45 al 47° S (Figura 2a,b,c; Rodhouse et al., 2013). Durante la reproducción y primeras etapas de vida el calamar se congrega en aguas templado-frías donde convergen las corrientes de Brasil y Malvinas (Brunetti & Ivanovic, 1992; Hatanaka, 1988; Bazzino et al., 2005), mientras su alimentación está asociada a la corriente de Malvinas en la plataforma patagónica sur, con aguas frías de alta productividad, que también se convierten en áreas de maduración y crecimiento para la especie (Rodhouse et al., 1995; Chen et al., 2007). En este sentido las primeras etapas de vida tienen una migración desde latitudes bajas a latitudes altas (Hewei et al., 2020).

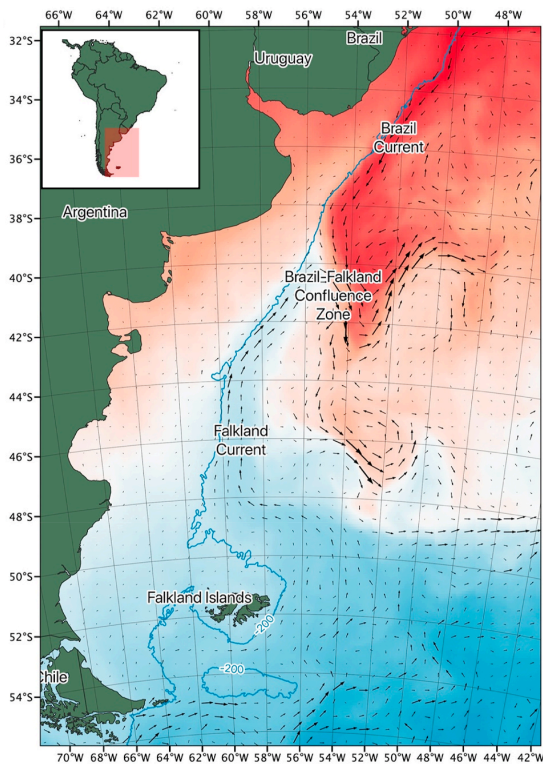
---

### **Apartado 1. Sistema de corrientes en la Plataforma continental patagónica**

Los fuertes vientos del oeste y los grandes cambios de marea influyen en la plataforma continental patagónica. La corriente de Malvinas, que delimita la plataforma, transporta aguas frías y ricas en nutrientes hacia el norte aproximadamente a 38° S (Figura 1a). Si bien la circulación sobre la plataforma es principalmente nor-noreste, la circulación de la plataforma interna y media se ve afectada por el viento y sobre la plataforma continental externa está influenciada por la corriente de Malvinas (Piola & Rivas, 1997; Lago et al., 2021). Existen tres masas de agua: agua costera (CW) del Estrecho de Magallanes con aporte de agua dulce, agua de Malvinas (MW) de regiones subantárticas y agua de la plataforma central (SW) de una mezcla de CW y MW, cada una con diferentes concentraciones de salinidad (Piola et al., 2018).

La plataforma central tiene un flujo hacia el sur controlado por la corriente de Brasil (CB) influenciado por la descarga de agua dulce del Río de la Plata y la Laguna de Patos, así como por la confluencia de la corriente de Brasil y Malvinas (CBM) que delimita su límite externo con el intercambio energético entre la plataforma y las aguas oceánicas profundas (Piola et al., 2018). Están presentes dos masas de agua: agua subtropical (STW) con mayores temperaturas y salinidad (> 35) y descarga de agua dulce del Río de la Plata (RdPW) con la salinidad más baja (< 31,8) (Piola et al., 2018). La confluencia de la corriente de Brasil y Malvinas está definida por el frente subantártico (SAF) y el subtropical (STF), que representan el límite norte de la corriente de Malvinas y el sur de la corriente de Brasil, respectivamente, y cuya ubicación no se comprenden completamente (Combes & Matano, 2014; Artana et al., 2019).

A)



B)

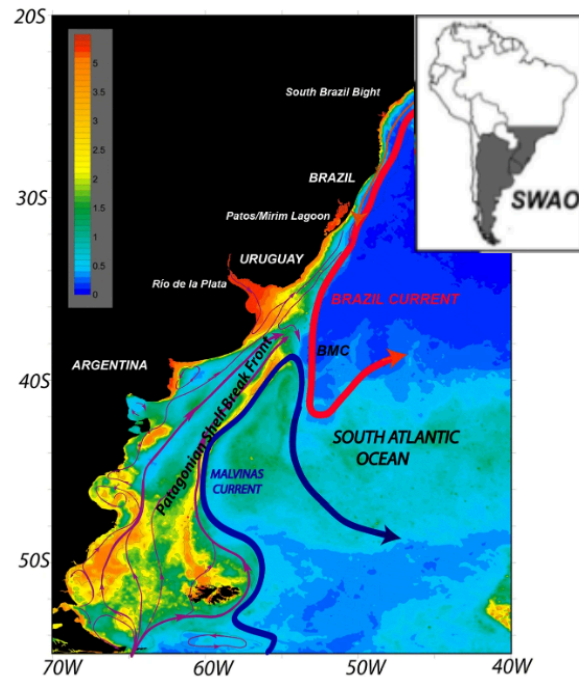


Figura 3. (A) Sistema de corrientes y gradientes de temperatura cálido (rojo) a frío (azul) en el límite occidental de la plataforma continental para marzo de 2019, y (B) productividad primaria (clorofila-a) en el área de distribución del calamar *Illex argentinus*. Tomado de Chemshirova et al., (2021) (A) y Franco et al., (2020) (B).

### 3.1.1. Estructura poblacional

El calamar argentino desova en estaciones y zonas específicas de la plataforma media/externa argentina y el talud, migra hacia las regiones costeras resultando en un patrón de reclutamiento más continuo y una débil diferenciación de las poblaciones (Crespi & Barón, 2012). A pesar de ser una especie transzonal, perteneciente a una misma población genética debido a la alta conectividad entre los grupos de desove en la plataforma patagónica y el talud, el manejo pesquero regional actual reconoce cuatro separaciones de stock poblacional basadas en la longitud de madurez, áreas y momento de desove, distribución de juveniles y adultos y química de estatolitos (Chemshirova et al., 2023; Avigliano et al., 2020). Esto responde a los stocks patagónico sur (SPS), bonaerense-norpatagónico (BNS) localizado al norte de la latitud 43° S entre abril y septiembre, stock desovante de verano (SSS) y del sur de Brasil (SBS) (Hatanaka, 1988; Brunetti, 1988) (Figura 2).

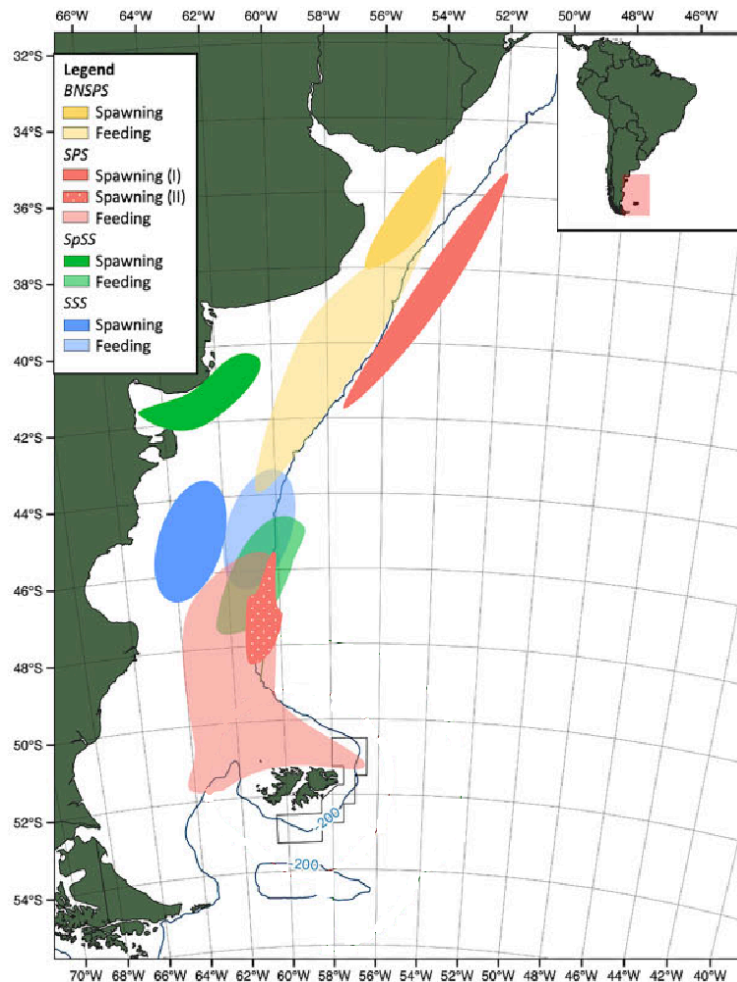


Figura 4. Distribución temporal de los stocks de *Illex argentinus* en el Atlántico sudoccidental: bonaerense-norpatagónico (BNPS), surpatagónico (SPS), desovante de primavera (SpSS) y desovante de verano (SSS). Modificado de Chemshirova et al., 2023.

El stock patagónico sur, el más abundante en la región, está localizado alrededor de los 44° S en la plataforma patagónica sur (46°30' - 51°30'S) (Brunetti et al., 1998). Los individuos tienen un rango de edad entre 190 a 280 días, con machos más pequeños que las hembras e incluye individuos inmaduros y maduros (Brunetti et al., 1998). Los juveniles eclosionados en invierno (mayo a julio) y primavera migran en agosto-septiembre hacia zonas de alimentación en la plataforma patagónica sur usada en verano (noviembre a marzo), regresando al norte a lo largo de la plataforma continental para desovar en abril y julio en dos sitios hipotéticamente localizados (i) al norte de 35°S en la zona sur de Brasil, o (ii) entre 45° y 48°S en la plataforma patagónica exterior (Figura 3a,b,c; Hatanaka, 1988; Arkhipkin, 1993; Haimovici & Alvarez-Perez, 1990; Brunetti et al., 1998; Rodhouse et al., 2013; Arkhipkin,

2013; Haimovici et al., 1998; Torres-Alberto et al., 2020; Wang et al., 2018; Chemshirova et al., 2023; Pappi & Elena, 2023; Ivanovic et al., 2016). En la migración hacia las zonas de alimentación, los pre-reclutas forman agregaciones en el fondo marino solapando concentraciones con una de sus principales presas en el área, el anfípodo *Themisto gaudichaudii* (Cabreira et al., 2011). Los individuos maduros tienen migraciones verticales diarias, permaneciendo cerca del fondo durante el día (500-900 m) y ascendiendo (200-300 m) a la noche hasta áreas de alimentación sobre la plataforma (Rodhouse et al., 2013). Los individuos inmaduros y maduros que no realizan la migración de desove se comportan de manera similar, pero a profundidades menores (3 a 20 m del fondo) entre los 20 a 200 m de distancia del borde de la plataforma (Rodhouse et al., 2013). El stock patagónico sur tiene también asociado un grupo desovante primaveral (SpSS) costero en el golfo de San Matías, en áreas de alta mar entre 45° y 47° S durante el verano y entre los 35° S y 39°30' S (50-300 m) (Crespi-Abril et al., 2008; 2013a,b; Crespi-Abril & Barón, 2012). También se han descrito stocks reproductivos en los otros golfos norpatagónicos costeros, como el golfo Nuevo y San José (Crespi, 2012; Crespi-Abril & Barón, 2012).

El stock bonaerense-norpatagónico se encuentra en el norte de la plataforma bonaerense-norpatagónica (39°- 40°30'S) (Figura 2; Pappi, 2023b,c). Los individuos muestran un rango de vida entre 192 a 218 días sin diferencia de tamaño entre sexos (Brunetti et al., 1998). Existe una migración de individuos hacia el norte en verano desde los 43°S que luego se establecen en zonas intermedias y externas de la plataforma y la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU) en otoño entre los 80 y 280 m, para posteriormente desovar en aguas oceánicas más profundas fuera de la ZCPAU en invierno (Bazzino et al., 2005; Leta, 1992). La especie podría desovar al norte del área y la corriente de Brasil transportar a los juveniles planctónicos de regreso al sur (Hatanaka, 1986; Leta, 1992). La eclosión de este stock se da entre mayo y julio (Brunetti et al., 1998). Este stock recibe también larvas del grupo desovante de primavera y de verano (Leta, 1992) y juveniles del stock surpatagónico (Pappi & Elena, 2023).

El stock desovante de verano (SSS) se encuentra en la zona sur (40°30' - 46°30'S) de la plataforma bonaerense-norpatagónica entre 70 a 90 m de profundidad (Figura 2; Bazzino et al., 2005; Brunetti et al., 1998). Los adultos tienen entre 250 y 360 días de vida, incluidos los individuos maduros, en desove, con machos más pequeños que hembras (Brunetti et al., 1998). Este stock tiene como áreas de desove la plataforma entre 42° y 46° S desde diciembre a febrero y ocasionalmente migra a zonas oceánicas (Figura 3a; Brunetti, 1990; Leta, 1992; Crespi, 2012). En esta zona de desove también se encuentran individuos inmaduros entre los 16 y 31 cm de largo de manto (Elena, 2021). Es probable que los huevos sean transportados hacia el noreste por la corriente patagónica hacia aguas más cálidas (por encima de 13°C), en la ZCPAU, influenciadas por un frente entre el Río de la Plata y aguas estratificadas entre enero y abril, que crea condiciones óptimas para la eclosión y el desarrollo embrionario (Leta,

1992; Brunetti et al., 1998). Posteriormente sus larvas y juveniles tempranos serían transportados por aguas subantárticas ya calientes hacia zonas de cría con alta concentración de zooplancton en primavera en el sur de la plataforma (Leta, 1992).

El stock permanente frente a la costa del sur de Brasil, se caracteriza por presentar varios ciclos de vida del calamar, incluyendo paralarvas desde fines del otoño a la primavera e individuos en diferentes etapas de madurez durante todo el año (Santos & Haimovici, 1997). Los juveniles de estas áreas se caracterizan por ser más pequeños que los juveniles más grandes de los grupos migratorios, cuyos tamaños parecieran estar relacionados con cambios de desarrollo vinculados a gradientes ambientales y adaptaciones que mejoran la capacidad de natación en las migraciones de larga distancia (Schroeder et al., 2017).

Tanto el stock patagónico sur como el bonaerense-norpatagónico son desovantes otoñales e invernales con sincronización reproductiva y de crecimiento acorde a la producción de fito y zooplancton de primavera a verano, migrando hacia el sur de la costa hacia zonas oceánicas para beneficiarse de la abundancia de alimento y temperaturas más frías que permiten alcanzar mayores tamaños de madurez (Brunetti, 1988).

Recientes clasificaciones según los tiempos de eclosión y los patrones de migración de estos cuatro stocks poblacionales resultan en tres grupos estacionales de *Illex argentinus* en la plataforma y el talud continental patagónico: (i) eclosionados en invierno (stock de maduración temprana y tardía de la Patagonia sur); (ii) eclosionados en primavera (stock de desove primaveral en alta mar y las islas Malvinas); y (iii) eclosionados en verano (stock de desove de verano) (Chemshirova et al., 2023).

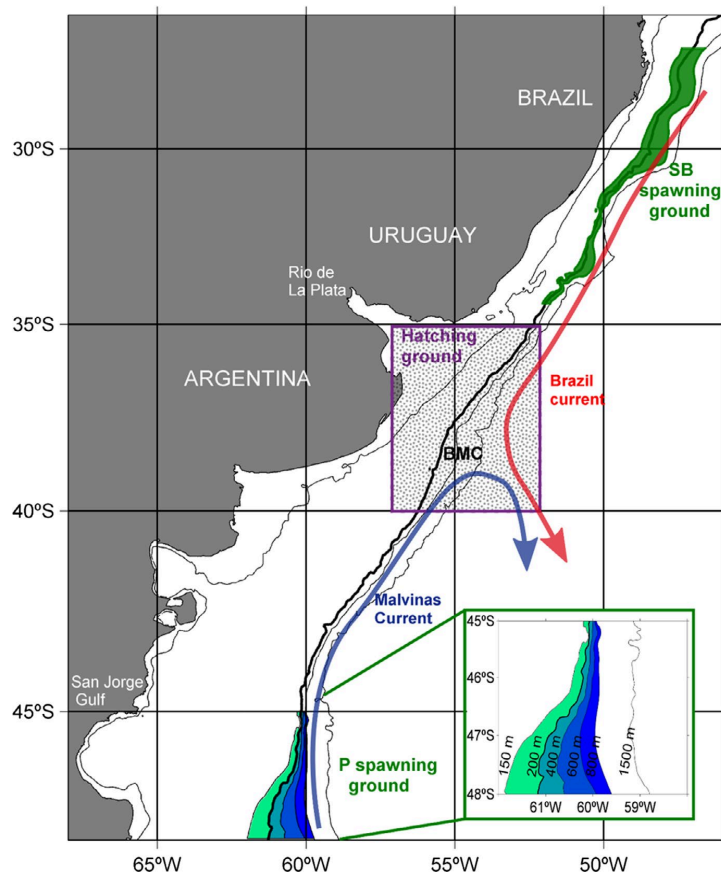


Figura 5. Áreas de desove propuestas y eclosión de *Illex argentinus* en el Atlántico sudoccidental. Las zonas de desove Patagónica (P) y al sur de Brasil (SB) y de eclosión son propuestas para el stock Patagónico del Sur a lo largo de la plataforma y talud continental en el Atlántico sudoccidental. El recuadro de la zona de desove patagónica indica las profundidades en las cuales se liberan las masas de huevos. Las flechas de colores representan la corriente de Malvinas (línea azul) y la corriente de Brasil (línea roja). La región de la confluencia Brasil/Malvinas está marcada como BMC. Tomado de Torres-Alberto et al., 2021.

### 3.1.2. Influencia del ambiente en el ciclo de vida y dinámicas pesqueras de *Illex argentinus*

Las corrientes termohalinas y los frentes a lo largo de la plataforma continental afectan significativamente la distribución de áreas de desove y captura de *I. argentinus* en el Atlántico sudoccidental. Las áreas potenciales de desove están caracterizadas por temperaturas del agua relativamente altas (11°C) (Anderson & Rodhouse, 2001). Torres-Alberto et al. (2021) propusieron que el stock poblacional patagónico sur desova en aguas frías de la plataforma patagónica, lejos de las zonas de eclosión en el norte (Figura 3).

Las masas de huevos de este stock serían transportadas por las corrientes de la plataforma hacia aguas más cálidas al norte, donde se encuentran hábitats termales adecuados para la eclosión y sobrevivencia de las paralarvas, lo que permitiría a los adultos invertir las reservas de energía en la reproducción y no en la migración (Torres-Alberto et al., 2021). Una parte de estas larvas es transportada fuera de la plataforma hacia aguas oceánicas, reduciendo la abundancia poblacional (Torres-Alberto et al., 2021; Brunetti & Ivanovic, 1992). Sin embargo, otras paralarvas serían retenidas dentro de la plataforma, reduciendo así la exportación de las larvas fuera de la plataforma a hábitats no aptos para su supervivencia (Torres-Alberto et al., 2022).

En el caso de las poblaciones de *I. argentinus* del golfo San Matías, la presencia de machos y hembras maduras y de paralarvas está asociada a condiciones oceanográficas adecuadas, como la estratificación de la columna de agua y altas concentraciones de clorofila-a para el desove de las hembras, supervivencia de las masas de huevos y alimentación de las larvas (Crespi, 2012). En el caso del stock bonaerense-norpatagónico, la distribución y concentración de larvas (rhyngoteuthion) se relaciona a rangos específicos de temperatura y salinidad superficiales del mar en invierno (2,1-16,9°C y 34,8 - 35,2, respectivamente) y con el límite occidental de la corriente de Brasil y su convergencia (Leta, 1992).

La mayoría de los individuos del calamar argentino migran a lo largo de la plataforma patagónica para alimentarse, y son capturados por las pesquerías en diferentes regiones antes de regresar a las zonas de desove (Anderson & Rodhouse, 2001). Las pesquerías siguen las altas densidades anuales del calamar, que varían espacio-temporalmente dada la variabilidad interanual en su reclutamiento (Rodríguez et al., 2014; Chiu et al., 2017). Los caladeros de pesca para flotas de palangre vertical y de arrastre con mayor probabilidad de captura de *I. argentinus* se han descrito al norte de los 50° S en la plataforma patagónica de enero a junio, con áreas de mayor interés principalmente entre los 42° a 46°S, 48°S, y 50°S (Sacau et al., 2005; Wu et al., 2009; Wang et al., 2018). Sin embargo, para algunas flotas de palangre vertical, también existe una asociación positiva entre la captura por unidad de esfuerzo (CPUE), la latitud, temperatura superficial del mar y profundidad (Sacau et al., 2005; Rodríguez et al., 2014; Chiu et al., 2017; Wang et al., 2018). La relación con la latitud implicaría un aumento progresivo de la abundancia de la especie desde 46°S a latitudes más altas, consistente con las migraciones de alimentación hacia el sur de organismos en maduración, lo que resulta en un desfase de un mes entre la CPUE y el esfuerzo pesquero (Chiu et al., 2017).

La pesca del stock de desove de verano se realiza de febrero a marzo (Brunetti et al., 1998). Durante este período se pescan también los grupos de alimentación del stock patagónico sur (45°S - 46°S) y, hasta junio, los grupos reproductivos de este stock que migran a aguas más profundas y alrededor de las islas Malvinas para crecer principalmente entre marzo y mayo

(Brunetti et al., 1998; Chang et al., 2015, Chiu et al., 2017; Wang et al., 2018). De mayo a septiembre las flotas se concentran en la plataforma bonaerense-norpatagónica para capturar animales en pre-desove y desove del stock (Brunetti et al., 1998; Leta, 1992). Esta dinámica espacial del esfuerzo pesquero de las flotas poteras de palangre vertical está altamente superpuesto con los frentes térmicos de la plataforma continental. Las superposiciones ocurren con los sistemas frontales del talud de plataforma continental (39 a 50°S) y surpatagónico (48 a 52°S), representando más del 21% y 32% de los eventos de pesca de otoño, respectivamente (Alemany et al., 2014). Adicionalmente, más del 85% de los eventos de pesca de la flota potera se superponen con el frente de la plataforma media a partir de julio (Alemany et al., 2014). La presencia del calamar argentino y su pesquería en la plataforma continental están vinculados a la abundancia de alimento para este calamar en el frente medio y el quiebre de la plataforma, así como de importantes presas como el anfípodo *Themisto gaudichaudii* que también es una especie esencial en el ecosistema del frente de surpatagónico (Arkhipkin et al., 2012; Alemany et al., 2014). En general los cambios en la dominancia de presas del calamar están relacionados con la distribución y disponibilidad temporal de las presas y se ven reflejados en cambios de densidad mensual de individuos del calamar en los caladeros de pesca (Rodríguez et al., 2014).

Otras variables oceanográficas también afectan la fisiología de *I. argentinus*, dando lugar a variabilidad en los patrones de reproducción, crecimiento y abundancia de cohortes, así como a una posible vulnerabilidad al cambio climático.

### 3.1.2.1. Temperatura

La temperatura del agua es el principal factor en la fisiología de *I. argentinus* (Bazzino et al., 2005; Chang et al., 2015; Anderson & Rodhouse 2001; Ko et al., 2024). La especie presenta una alta asociación a la temperatura de fondo, característico de su comportamiento demersal y asociación con variables hidrográficas de fondo en la plataforma (Bazzino et al., 2005). El calamar muestra afinidad por masas de aguas subantárticas frías (4 y 10°C) pertenecientes a las corrientes de Malvinas y patagónica, influyentes en la formación de frentes termohalinos y productividad en el área norte de la plataforma (Bazzino et al., 2005). La temperatura superficial del mar también está asociada al reclutamiento del stock patagónico sur, posiblemente al estar relacionada con la posición de los frentes termohalinos que determinan las zonas de desove y las relaciones tróficas de las larvas (Anderson & Rodhouse, 2001).

Procesos como la maduración y eclosión se encuentran altamente influenciados por la temperatura superficial del mar en la plataforma continental del Atlántico sudoccidental (Sacau et al., 2005; Chemshirova et al., 2021; Zang et al., 2022). La temperatura tiene un efecto significativo en los tejidos reproductivos de las hembras a lo largo del borde de la plataforma continental (Zang et al., 2022). La densidad energética del tejido ovárico aumenta

con temperaturas mayores a los 11°C, mientras que la del tejido glandular ovocitario disminuye (Zang et al., 2022). Esto último puede deberse a que el aumento de la temperatura acelera el desarrollo de los óvulos o éstos ya maduros se descargan en las trompas de Falopio, disminuyendo la acumulación de energía en el tejido ovárico (Zang et al., 2022). Quizá este proceso se refleje en que los estadios de mayor maduración de la especie que se encuentran con mayor probabilidad en caladeros de pesca con agua más cálida hacia latitudes más ecuatoriales alrededor de las islas Malvinas y en aguas internacionales fuera de la plataforma continental, concentrándose entre los 46°S a 48°S y los 63 a 62°O y 59 a 58°O.

El efecto de la temperatura superficial tiene también una influencia acumulativa en el tamaño corporal, abundancia y proporción de individuos maduros en siguientes cohortes. El stock surpatagónico tiene una relación negativa entre la temperatura superficial en las zonas de desove invernal y el tamaño poblacional de las siguientes cohortes, moderada por desfases temporales en la correspondencia térmica entre en el Atlántico sur y los eventos ENSO (El Niño-Oscilación del Sur) en el océano Pacífico tropical (Waluda et al., 1999). También se ha encontrado que cuando el frente de la confluencia de las corrientes de Malvinas y Brasil es débil, los huevos y paralarvas son retenidos en el área de desove cerca de la plataforma, aumentando el reclutamiento con una mayor disponibilidad de hábitats térmicamente adecuados para la especie (Waluda et al., 2001). El mismo stock muestra que temperaturas superficiales por encima de los 17,5°C en zonas de eclosión se asocia con disminuciones en el tamaño corporal de las hembras y en la proporción de hembras maduras y en maduración para siguientes cohortes (Chemshirova et al., 2021). Este patrón coincide con efectos de denso-dependencia y un desarrollo embrionario acelerado por la temperatura que reduce el tamaño de las larvas (Chemshirova et al., 2021). Además se han detectado asociaciones positivas entre temperaturas mayores a 15°C en las áreas de migración dentro y en el borde de la plataforma en el período de alimentación con el tamaño corporal y la proporción de hembras maduras y en maduración respecto a los machos, pero una asociación negativa con su abundancia en la siguiente temporada de pesca (Chemshirova et al., 2021). Este resultado es importante ya que la especie presenta una segregación de sexos asociada a la temperatura superficial, en la cual disminuyen y aumentan las hembras y machos maduros por encima y debajo de los 14°C, respectivamente (Sacau et al., 2005). Dado que la migración de coincide con incrementos significativos de abundancia de zooplancton y dominancia de eufáusidos y el anfípodo *Themisto gaudichaudii* en el verano, las hembras, que son más grandes que los machos, pueden crecer más cuando hay suficiente alimento (Chemshirova et al., 2021).

La temperatura superficial se ha asociado con el reclutamiento de la especie y la abundancia anual de las capturas (Wu et al., 2009; Chang et al., 2015; 2016; Chen et al., 2007; Chiu et al., 2017). En este sentido, la temperatura superficial presenta relaciones negativas, como se ha registrado en las principales áreas de alimentación y crecimiento de la especie en la plataforma patagónica sur durante la temporada primaria de pesca (febrero-abril) (Chang et

al., 2015; Ko et al., 2024). Sin embargo, se han descrito relaciones no lineales y una alta probabilidad de mayores capturas en rangos específicos de temperatura superficial entre los 10 y 16°C (Wang et al., 2018), 10 y 15°C (Xiang et al., 2024), 12 y 16°C (Lu et al., 2013), 9 y 15°C (Wang et al., 2020), 7 y 15°C (Wu et al., 2009), o temperaturas por debajo de los 10°C (Sacau et al., 2005).

*I. argentinus* muestra susceptibilidad a los efectos del cambio climático (Gianelli et al., 2023; Chemshirova et al., 2021; Liu et al., 2022; Ko et al., 2024). La especie es una de las de mayor potencial de cambio de distribución por causa del cambio climático debido a su alta asociación con la variabilidad oceanográfica local (Gianelli et al., 2023). Las recientes evidencias de que la corriente de Brasil se intensifica y desplaza hacia el sur debido a cambios en los patrones de viento ha evidenciado cambios de rango en especies pelágicas de importancia comercial a migrar hacia mayores latitudes en el sur de Brasil y áreas marinas frente al Río de la Plata (Franco et al., 2020). En el caso del calamar argentino, esta vulnerabilidad al calentamiento de ciertas áreas en su rango de distribución en el Atlántico sudoccidental puede resultar en cambios espaciales de los caladeros de pesca que actualmente se encuentran en las zonas económicas exclusivas de Argentina, Uruguay y Brasil (Gianelli et al., 2023). En zonas subantárticas, ya se han observado cambios en la distribución de hábitats idóneos asociados a las dinámicas de extensión de hielo marino en Antártida en tres profundidades críticas de distribución y pesca de la especie (Liu et al., 2022). Los años con alta extensión de hielo marino están asociados a temperaturas cálidas en las tres profundidades, produciendo un desplazamiento de la isoterma de temperatura óptima para *I. argentinus* y una ampliación de hábitats adecuados hacia el norte de los 45°S (Liu et al., 2022). De esta manera, la distribución sur de la especie dependerá de la dinámica de distribución de hielo marino en el área.

Respecto a las consecuencias del cambio climático en la dinámica poblacional de la especie, recientes modelos indican que la abundancia del calamar en las zonas de pesca del Atlántico sudoccidental está influida por el patrón simétrico del Atlántico, una interacción océano-atmósfera a gran escala (Ko et al., 2024). En su fase fría, este patrón conduce a un aumento poblacional. Sin embargo, el calentamiento global podría provocar fases más cálidas, limitando el crecimiento poblacional de la especie (Ko et al., 2024). Por otra parte, el aumento de las temperaturas en las áreas de eclosión en la plataforma patagónica y el talud afectaría negativamente la abundancia y la proporción de hembras maduras (Chemshirova et al., 2021). Recientes modelos de la pesquería de calamar por parte de la flota taiwanesa en el Atlántico sudoccidental muestran que existe un declive en la captura por unidad de esfuerzo entre 1998 y 2018 (Ko et al., 2024). Pese a que el calamar argentino tiene una alta susceptibilidad al aumento de la temperatura del mar, se necesitaría mayor sinergia entre conocimientos pesqueros y oceanográficos, a varias escalas espaciales y temporales, y de

cambio climático que genere información vital para la pesquería y conservación de la especie en un clima cambiante (Ko et al., 2024).

### 3.1.2.2. Clorofila-a

La clorofila-a se asocia positivamente a la fecundidad en hembras del calamar argentino, indicando mejores condiciones de alimentación que promueven el crecimiento individual y aumentan el valor reproductivo de las mismas en el Atlántico sudoccidental (Wu et al., 2024). De hecho, la concentración de clorofila-a a lo largo del talud de la plataforma continental tiene un efecto positivo en la acumulación de energía del tejido del ovario y el oviducto de las hembras antes del período de reproducción y desove (Zang et al., 2022). En áreas de pesca costera en Argentina, como el golfo San Matías, los ciclos de vida de las cohortes del calamar están sincronizados con la variación estacional de la clorofila-a (Crespi, 2012). Esta sincronía asegura la disponibilidad de alimento para las fases larvales, al existir un aumento de fitoplancton, bacterias y protozoos que constituyen alimento para la fase rhynchoteuthion y de mesozooplancton para el resto de las fases larvarias (Crespi, 2012).

Se han encontrado asociaciones entre la captura del calamar argentino y la clorofila-a. Existen concentraciones de mayor captura por parte de flotas poteras chinas en la plataforma continental comparado con áreas fuera de esta en latitudes 50°S y 42°S asociadas a concentraciones de clorofila-a entre los 0 a 2 mg/m<sup>3</sup>, 0 a 1,5 mg/m<sup>3</sup>, 0,4 a 1,5 mg/m<sup>3</sup>, o más de 0,9 mg/m<sup>3</sup> dentro y fuera de la zona económica exclusiva argentina (Wu et al., 2009; Wang et al., 2018; 2020; Xiang et al., 2024). Esta relación con la clorofila-a puede indicar cambios temporales en las dinámicas tróficas y disponibilidad de buenas áreas de alimentación para el calamar (Wang et al., 2018; 2020; Xiang et al., 2024).

### 3.1.2.3. Altura superficial del mar

Existe una asociación de altas capturas del calamar argentino entre los -60 a -20 cm de altura superficial del mar en zonas de pesca dentro y fuera de la plataforma continental (Wu et al., 2009; Lu et al., 2013; Wang et al., 2018; 2020; Xiang et al., 2024). Aunque no son claros los mecanismos subyacentes (Wang et al., 2018), existen potenciales explicaciones. Las zonas de pesca de *I. argentinus* se encuentran en la convergencia de la corriente fría de Malvinas y cálida de Brasil, en los cuales suceden cambios en la altura de la superficie del mar afectando el equilibrio térmico, permitiendo una surgencia con nutrientes y la formación de buenas zonas de pesca (Xiang et al., 2024; Wang et al., 2020).

#### 3.1.2.4. Densidad del agua

La relación lineal negativa observada entre la captura por unidad de esfuerzo (y la abundancia probable) del calamar argentino y la densidad del agua a 50 metros sugiere que las aguas de plataforma de baja densidad sirven como zonas de migración para el calamar en su desplazamiento desde la plataforma hasta el talud continental (Arkhipkin et al., 2015). Esta observación explica la agregación de individuos pre-desovantes del stock patagónico sur en aguas de baja densidad en zonas transicionales de aguas de plataforma y superficiales subantárticas (Arkhipkin et al., 2015). Estos individuos posteriormente descienden a aguas frías y densas (600-700 m), acercándose a una flotabilidad neutra, para ser transportados a lo largo del talud hacia áreas de desove al norte, reduciendo así costos metabólicos y gastos energéticos (Arkhipkin et al., 2015).

#### 3.1.3. Rol ecológico de *Illex argentinus* en el ambiente

Las especies de calamar juegan un rol clave en los ecosistemas marinos debido a sus altas tasas de consumo como depredadores y su rol como presas frecuentes de depredadores tope (e.g. Ivanovic & Brunetti, 1994; Crespi-Abril & Trivellini, 2011; Rosas-Luis et al., 2016). En particular, el calamar argentino *Illex argentinus* es un eslabón fundamental en la red de interacciones presa-depredador del Atlántico Sudoccidental, ya que conecta y acopla especies de niveles tróficos bajos (zooplancton) con aquellas de niveles tróficos altos (aves y mamíferos marinos). La relevancia del calamar no es sólo a nivel local (plataforma continental bonaerense y patagónica), sino a nivel regional, al interactuar con especies de ecosistemas relativamente alejados (ejemplo: islas Malvinas y Georgias del sur). Como resultado de estas interacciones tróficas y de la gran abundancia del calamar, éste es un indicador de la transferencia de energía y biomasa en los ecosistemas marinos del Atlántico Sudoccidental (Crespi-Abril & Trivellini, 2011; Rosas-Luis et al., 2016).

##### 3.1.3.1. *Illex argentinus* como depredador

El calamar argentino es un depredador oportunista, con una dieta variable a lo largo de su rango de distribución, dependiendo de la abundancia de sus presas potenciales (Ivanovic & Brunetti, 1994). En términos generales, su dieta se constituye de una amplia variedad de crustáceos, peces y calamares (Ivanovic & Brunetti, 1994) (Figura 6).

En la plataforma continental bonaerense (34 - 43°S) y patagónica (43 - 55°S), la dieta y comportamiento alimentario del calamar han sido intensamente estudiados en las últimas décadas (e.g. Brunetti et al., 1998; Mouat et al., 2001; Rosas-Luis et al., 2017; Franco-Santos

& Vidal, 2020; Prandoni, 2021). En este sentido, los resultados más consistentes son los siguientes:

- A. Alto grado de plasticidad y potencial para adaptarse a cambios ambientales que conlleven cambios en la abundancia de sus presas (Rosas-Luis et al., 2017);
- B. Relación entre el tamaño corporal del calamar y la dominancia de las presas, indicando que la dieta varía a lo largo de la ontogenia (Franco-Santos & Vidal, 2020; Prandoni, 2021);
- C. Baja diversidad en la dieta, depredando principalmente sobre pocas presas (Brunetti et al., 1998);
- D. Dominancia creciente del anfípodo *Themisto gaudichaudii* y decreciente de eufáusidos en la dieta de poblaciones de altas latitudes (plataforma continental patagónica) (Brunetti et al., 1998);
- E. Aparición de canibalismo en etapas adultas en situaciones de escasez de presas comunes (anfípodos, eufáusidos y peces) (Ivanovic, 2011a,b,c; Chang et al., 2021);
- F. Ausencia de diferencias importantes en la composición de la dieta entre machos y hembras (Mouat et al., 2001; Prandoni, 2020a,b);
- G. Preferencia de alimentación durante horas del día, alcanzando un máximo a partir del mediodía (Ivanovic & Brunetti, 1994; Mouat et al., 2001).

En las etapas tempranas del ciclo de vida del calamar argentino (2-15 mm de largo de manto), la dieta varía a medida que las estructuras bucales (mandíbula, tentáculos) se desarrollan (Franco-Santos & Vidal, 2020). La alimentación es dominada inicialmente por microorganismos (bacteria, ciliados, flagelados) y, luego, a medida que se desarrolla la proboscis, los organismos de estructuras duras, como los copépodos, dominan como presa principal (Franco-Santos & Vidal, 2020).

En etapas adultas, la dieta del calamar, a lo largo de su distribución espacial y durante todo el año, se compone básicamente de (orden decreciente): anfípodos, eufáusidos, peces y calamares (Ivanovic & Brunetti, 1994; Brunetti et al., 1998). Aunque las presas potenciales reportadas en los estudios de dieta son más de 60 (Figura 6), la dominancia de unas pocas presas es la norma (Brunetti et al., 1998). En particular, *Themisto gaudichaudii* es la presa dominante en los estómagos del calamar argentino adulto en todo su rango de distribución y en las diferentes estaciones del año (40-60% del total) (Ivanovic, 2009a,b; 2013a,b; 2018). Luego, en orden de importancia le siguen los eufáusidos (e.g. *Euphausia lucens*) (20-40%). Presas de menor importancia, como peces (e.g. mictófidios de los géneros *Gymnoscopelus* y *Protomyctophum*, y la merluza común *Merluccius hubbsi*), otras especies de calamar (e.g. *Doryteuthis gahi*, *D. sanpaulensis*) y crustáceos decápodos (*Grimothea gregaria*, *Peisos petrunkevitchi*), adquieren mayor relevancia en individuos de mayor talla (> 20 cm de largo de manto), a mayores profundidades (> 200 m) y/o en épocas de menor abundancia de las

presas más frecuentes (otoño-invierno) (Ivanovic, 2011b,c; 2012a,c). Sin embargo, es importante destacar que, en el talud continental, *Themisto gaudichaudii* es reemplazado por *Primno macropa*, como el único anfípodo en la dieta del calamar (Ivanovic & Brunetti, 1994; Ivanovic, 2012b; 2014).

En zonas costeras, específicamente en el golfo San Matías, la dieta del calamar es menos amplia que la registrada para la plataforma continental y el talud. En este golfo, tanto la subpoblación desovante de verano (SDV) como la de primavera (SDP) se alimentan principalmente de anfípodos, eufáusidos y peces (Crespi-Abril & Trivellini, 2011). Esta descripción de la dieta es consistente con lo reportado en el sector norte de la distribución de la especie (zona común de pesca Argentino-Uruguay, 34 - 39°S; Bazzino & Quiñones, 2001), pero difiere de lo registrado en el centro y sur (plataforma continental bonaerense y patagónica; e.g. Brunetti et al., 1998; Mouat et al., 2001; Chang et al., 2021), donde la dominancia de los anfípodos y eufáusidos es más marcada. En el golfo San Jorge (43 - 45°S), el decápodo *Peisos petrunkevitchi* es la presa más frecuente en la dieta del calamar argentino (92%) (Ivanovic, 2009a). Sin embargo, en el área de la plataforma continental, fuera del golfo, las presas principales son *P. petrunkevitchi* y los eufáusidos, con un mayor consumo de eufáusidos a mayor profundidad (> 70 m) (Ivanovic, 2009b).

A diferencia de sus congéneres, el calamar argentino no interrumpe su alimentación una vez que alcanza la madurez sexual (Lin et al., 2015). Durante las etapas previas, debido a una mayor demanda energética, ciertas presas de niveles tróficos más altos como peces y calamares comienzan a ser más frecuentes en la dieta (Lin et al., 2022), lo que responde a una estrategia adaptativa relacionada con un mayor contenido energético y de calorías de organismos de niveles tróficos más altos (Ciancio et al., 2007). Es así como la energía invertida en la reproducción proviene de lo ingerido previamente, sin un marcado decrecimiento del manto o soma (Lin et al., 2015). Estos patrones de alimentación indican que la calidad de las presas es fundamental, para machos y hembras, antes y durante el proceso de madurez sexual.

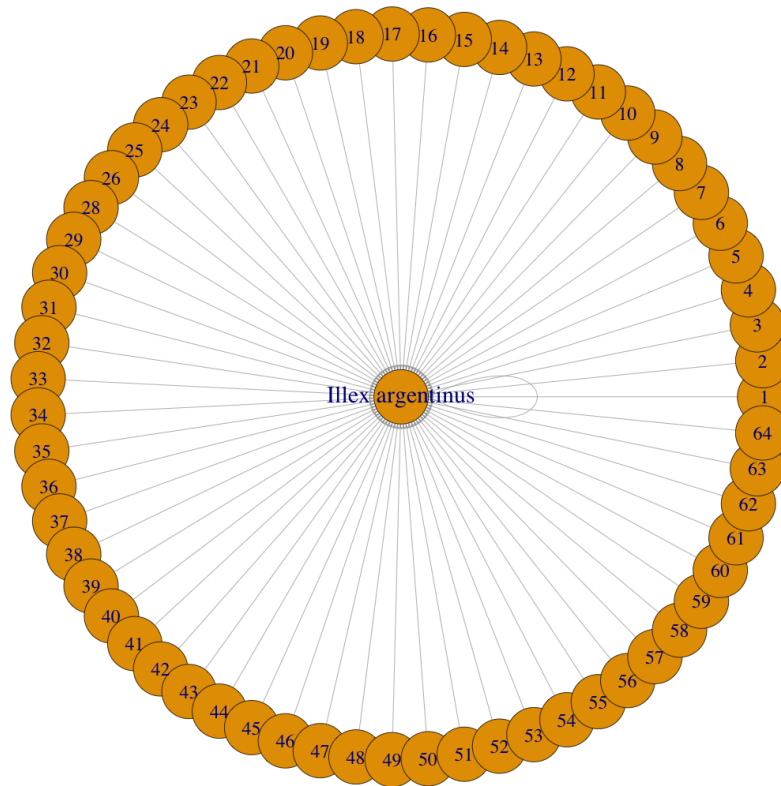


Figura 6. Red de interacciones de las presas potenciales del calamar argentino *Illex argentinus* en el Atlántico Sudoccidental. 1: *Salilota australis*; 2: *Gymnoscopelus* sp.; 3: *Protomyctophum* sp.; 4: Myctophidae; 5: Actinopterygii; 6: *Vibilia* sp.; 7: *Euphausia* sp.; 8: Decapoda; 9: *Grimothea gregaria*; 10: *Grimothea subrugosa*; 11: *Histioteuthis atlantica*; 12: *Doryteuthis gahi*; 13: Teuthida; 14: Cephalopoda; 15: Opisthobranchia; 16: *Sagitta elegans*; 17: Cubozoa; 18: Phaeophyta; 19: Detritos; 20: *Themisto gaudichaudii*; 21: *Hyperoche medusarum*; 22: *Cylopus magellanicus*; 23: *Primno macropa*; 24: *Euphausia lucens*; 25: *Nematoscelis megalops*; 26: *Thysanoessa gregaria*; 28: *Doryteuthis sanpaulensis*; 29: *Gymnoscopelus nicholsi*; 30: *Protomyctophum tenisoni*; 31: *Lampichthys procerus*; 32: *Engraulis anchoita*; 33: Bryozoa; 34: *Calanus propinquus*; 35: Cytheridae; 36: Valvifera; 37: Anobiidae; 38: *Arctozenus risso*; 39: *Patagonotothen ramsayi*; 40: *Euphausia vallentini*; 41: Gastropoda; 42: Euphausiacea; 43: *Merluccius hubbsi*; 44: *Doryteuthis* sp.; 45: Calamar (otro); 46: Bacteria; 47: Ciliophora; 48: Flagellates; 49: *Dolichopteryx* sp.; 50: *Rhynchohyalus* sp.; 51: *Notophycis marginata*; 52: *Micromesistius australis*; 53: Amphipoda; 54: Chaetognatha; 55: *Peisos petrunkevitchi*; 56: Tectipleura; 57: Rhynchoteuthion (paralarva); 58: Copepoda; 59: Brachiopoda; 60: *Moroteuthis ingens*; 61: *Limacina* sp.; 62: *Grimothea* sp.; 63: *Gonatus antarcticus*; 64: Crustacea. Notar que *Illex argentinus* (nodo central) corresponde al #27. La dirección de la flecha es desde la presa al depredador (*Illex argentinus*). Ver archivo “InteraccionesTrophicas\_Illexargentinus.csv” para referencia de cada interacción.

### 3.1.3.2. *Illex argentinus* como presa

La relevancia del calamar argentino en su rol como presa se fundamenta en los siguientes puntos:

- A. Es una de las principales fuentes de alimento para varias especies de depredadores tope, como mamíferos marinos de zonas pelágicas (falsa orca *Pseudorca crassidens*) y costeras (tonina overa *Cephalorhynchus commersonii* y lobo marino sudamericano *Otaria flavescens*), la raya hocicuda *Dipturus chilensis*, el tiburón espinoso *Squalus acanthias* y el pingüino de Magallanes (e.g. Koen Alonso et al., 1999; 2001; Belleggia et al., 2012; Riccialdelli et al., 2013; Yorio et al., 2017; Hernández-Orts et al., 2019) (Figura 7);
- B. Es un eslabón esencial en la pesquería de la merluza común *Merluccius hubbsi* que ocurre en el mar Argentino, al ser una de sus presas más importantes (Belleggia et al., 2014);
- C. Conecta los diferentes ecosistemas de la región del Atlántico Sudoccidental, ya que especies que habitan las islas Malvinas, como el bacalao criollo *Salilota australis* y el pingüino rey *Aptenodytes patagonicus*, y las Georgias del sur, como los albatros de ceja negra *Thalassarche melanophris* y el errante *Diomedea exulans*, viajan a la plataforma continental patagónica para alimentarse del calamar argentino (Arkhipkin et al., 2001; Piatkowski et al., 2001; Xavier et al., 2002; Seco et al., 2016).

En las últimas décadas se han descrito cambios ecológicos entre el calamar argentino (presa), la merluza común (presa) y el tiburón espinoso (depredador). En la década de 1980 y principios de 1990, la principal presa del tiburón espinoso era la merluza común (Koen Alonso et al., 2002). Sin embargo, entre 1994 y 1999, la población de merluza común disminuyó drásticamente como consecuencia de la sobreexplotación de su pesquería (Koen Alonso et al., 2002). Es muy probable que este declive de merluza haya generado que el tiburón espinoso cambie su dieta y comience a ejercer una mayor presión sobre el calamar argentino a partir de los 2000 (Belleggia et al., 2012), hecho que se mantiene hasta la actualidad. Estos hallazgos señalan la complejidad de la estructura y dinámica de la red de interacciones asociadas al calamar argentino en su rol como presa y la influencia de forzantes de cambios externos al ecosistema, como las pesquerías, que pueden originar nuevos escenarios en las relaciones tróficas regionales.

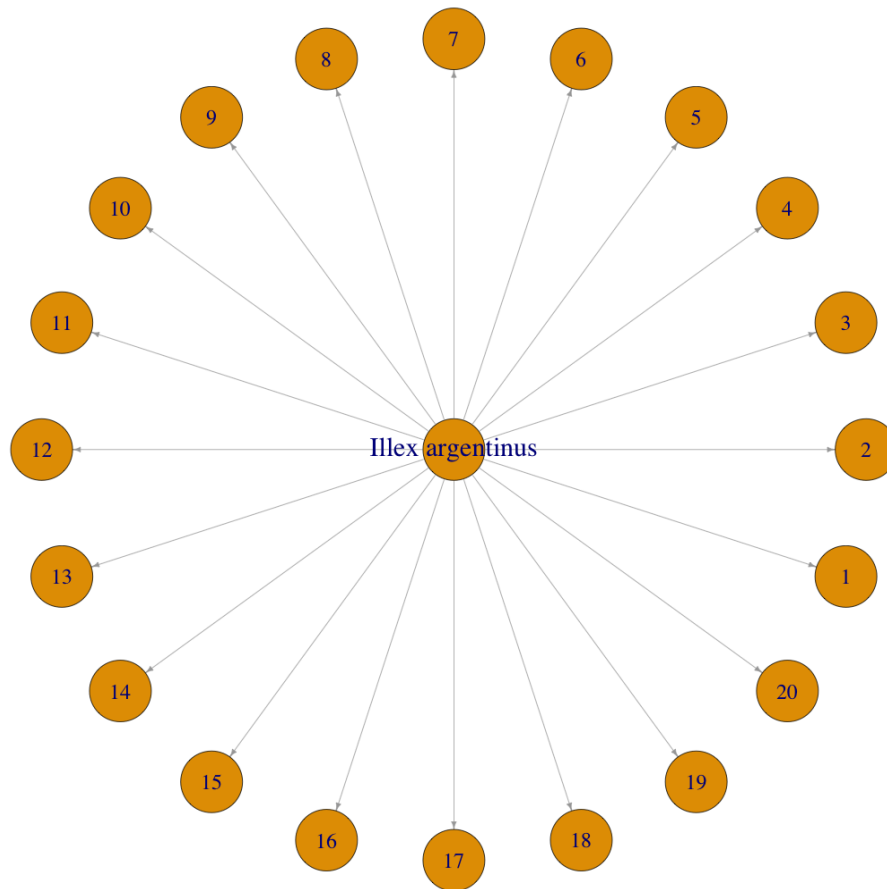


Figura 7. Red de interacciones de los depredadores del calamar argentino *Illex argentinus*. 1: *Illex argentinus*; 2: *Onykia ingens*; 3: *Pseudorca crassidens*; 4: *Aptenodytes patagonicus*; 5: *Otaria flavescens*; 6: *Procellaria aequinoctialis*; 7: *Dipturus chilensis*; 8: *Genypterus blacodes*; 8: *Merluccius hubbsi*; 9: *Salilota australis*; 10: *Schroederichthys bivius*; 11: *Thalassarche chrysostoma*; 12: *Thalassarche melanophris*; 13: *Diomedea exulans*; 14: *Squalus acanthias*; 15: *Cephalorhynchus commersonii*; 16: *Spheniscus magellanicus*; 17: *Arctocephalus australis*; 18: *Bassanago albescens*; 19: *Lagenorhynchus obscurus*; 20: *Zearaja brevicaudata*. La dirección de la flecha es desde la presa (*Illex argentinus*) al depredador. Ver archivo “InteraccionesTrophicas\_Illexargentinus.csv” para referencia para cada interacción.

### 3.1.3.3. *Illex argentinus* como competidor

El calamar argentino compite por los recursos (alimento y hábitat) principalmente con dos especies de calamares, *Doryteuthis gahi* y *Onykia ingens* (Figura 8). El solapamiento trófico y de hábitat es más importante con *D. gahi*, ya que ambas especies depredan sobre las mismas presas, es decir crustáceos, peces y otros calamares (Ivanovic & Brunetti, 1994; Mouat et al., 2001; Rosas-Luis et al., 2014; 2016), y cohabitan los mismos ecosistemas (Arkhipkin et al., 2015). Sin embargo, la competencia por alimento se ve reducida por la partición de la columna de agua para la depredación: *O. ingens* suele alimentarse en aguas más profundas, mientras que el calamar argentino lo hace en aguas de profundidades medias (50-200 m) (Jackson et al., 2000; Santos & Haimovici, 2000). Estas tres especies de calamar conforman una tríada de interacciones tróficas que varía según el tamaño de los organismos: el calamar argentino y *O. ingens* depredan sobre individuos relativamente más pequeños de *D. gahi*, y *O. ingens* depreda sobre individuos relativamente más pequeños del calamar argentino (Rosas-Luis et al., 2014).

En el contexto de competencia entre el calamar argentino y *D. gahi*, es importante mencionar que las interacciones con las pesquerías del calamar argentino, en áreas como las islas Malvinas, pueden tener un efecto sobre el ecosistema. El calamar argentino, que habita en cercanía a las islas, compite directa e indirectamente con *D. gahi*: depreda intensamente sobre individuos juveniles e inmaduros de *D. gahi* y compite con los adultos de la especie por alimento (crustáceos) (Arkhipkin & Middleton, 2002). Los principales consumidores del calamar argentino y de *D. gahi* son las pesquerías y las abundantes colonias de pingüinos que habitan las islas; estos últimos también se alimentan de *O. ingens* (Rosas-Luis et al., 2014). Ambos grupos de consumidores no compiten tanto por el calamar argentino pelágico, aunque sí por el bentopelágico *D. gahi*. A partir de esta situación, ciertos estudios sugieren que la mayor pesquería de las Malvinas, la del calamar argentino, probablemente tenga un impacto positivo en la producción del ecosistema al disminuir la presión de este depredador tope sobre sus presas (*D. gahi* en este caso). En consecuencia, se facilitaría la disponibilidad de recursos alimenticios para la renovación en el ecosistema marino de las Malvinas (Laptikhovskiy et al., 2010).

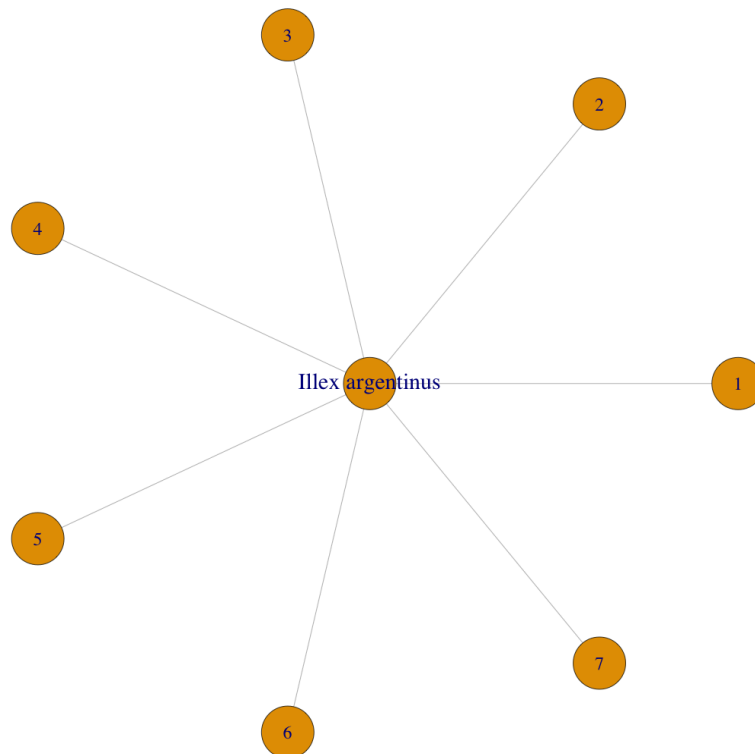


Figura 8. Red de interacciones de los competidores (comparten presas) del calamar argentino *Illex argentinus*. 1: *Doryteuthis gahi*; 2: *Onykia ingens*; 3: *Salilota australis*; 4: *Micromesistius australis*; 5: *Merluccius* sp.; 6: *Macruronus magellanicus*; 7: *Patagonotothen ramsayi*. Ver archivo “InteraccionesTrophicas\_Illexargentinus.csv” para referencia de cada interacción.

#### 3.1.3.4. *Illex argentinus* como vector

El calamar argentino tiene la potencialidad de actuar como vector de perturbaciones naturales y antropogénicas en los ecosistemas que habita dada su centralidad en la red de interacciones presa-depredador, descrita en las secciones anteriores.

Lo más destacado es la posibilidad de bioacumulación y biomagnificación de material de origen antrópico (microplásticos y otros compuestos inorgánicos) ingeridos por el calamar. Un reciente estudio encontró que en la plataforma continental patagónica el 20% de los estómagos de calamar estaban contaminados con estos materiales. Además se registró que individuos más grandes contenían mayor cantidad de materiales, lo que indicaría que su concentración podría incrementarse en los niveles tróficos más altos (depredadores tope) (Chang et al., 2021). Por otro lado, a finales de la década de 1980 en la cercanía de las islas Malvinas, se encontraron bifenilos policlorados y compuestos organoclorados en el tejido del calamar, aunque en bajas concentraciones (De Boer & Wester, 1991). Se esperaría que estas

concentraciones hayan incrementado como consecuencia del mayor uso de este tipo de compuestos (Girones et al., 2020); sin embargo no existen estudios que hayan puesto a prueba tal hipótesis. A finales de la década de 1990 en la plataforma continental bonaerense otro estudio encontró concentraciones bajas de metales pesados como zinc (Zn), cobre (Cu) y cadmio (Cd) en el manto del calamar, la parte utilizada para el consumo humano (Gerpe et al., 2000). En general, existe una necesidad de estudios que monitoreen la biocumulación y magnificación de estos compuestos antrópicos a lo largo de las zonas de pesca del calamar argentino.

Finalmente, el calamar presenta una gran diversidad de parásitos (> 30 nematodos) en sus vísceras y manto (Cipriani et al., 2019). A pesar de que la prevalencia y abundancia de la infección parasitaria reportada fue baja, estos resultados sugieren que estos parásitos pueden ser transmitidos a los depredadores naturales del calamar (Cipriani et al., 2019).

#### 4. Referencias

La mayoría de las referencias citadas en el precedente texto son producto de la revisión sistemática de literatura llevada a cabo. Por cuestiones de extensión se decidió colocar dichas referencias en un archivo aparte: "ListaReferencias.csv".

El resto de las referencias se citan a continuación:

- Collaboration for Environmental Evidence. (2022). Guidelines and standards for evidence synthesis in environmental management. Versión 5.1. En A. S. Pullin, G. K. Frampton, B. Livoreil, & G. Petrokofsky (Eds.). Disponible en: [www.environmentalevidence.org/information-for-authors](http://www.environmentalevidence.org/information-for-authors) (acceso septiembre 2024).
- Koricheva J.; Gurevitch J.; Mengersen K. (2013). Handbook of Meta-analysis in Ecology and Evolution. Princeton University Press. <http://www.jstor.org/stable/j.ctt24hq6n>
- O'Dea R.E.; Lagisz M.; Jennions M.D.; Koricheva J.; Noble D.W.A.; Parker T.H.; Gurevitch J.; Page M.J.; Stewart G.; Moher D.; Nakagawa S. (2021). Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses in ecology and evolutionary biology: a PRISMA extension. Biological Reviews. DOI: 10.1111/brv.12721