FRENTE MARITIMO
Vol. 4, Sec. A: 71-81 (1989)

LAS ESPECIES DE CALAMAR MAS ABUNDANTES DEL ATLANTICO SUDOESTE Y SINOPSIS SOBRE LA ECOLOGIA DEL CALAMAR *(Illex argentinus)*[1]

Ch. M. Nigmatullin

Instituto Científico de Investigaciones Pesqueras y Oceanográficas en el Atlántico (AtlantNIRO)
5 Dm. Donskogo, Kaliningrado, 236000, U.R.S.S.

RESUMEN: Se describen los resultados del estudio ecológico de las especies más abundantes pertenecientes a las familias Ommastrephidae y Loliginidae del Atlántico Sudoeste. Las investigaciones fueron llevadas a cabo por científicos soviéticos entre 1981 y 1987. Se presta especial atención a *Illex argentinus*. Se presenta información sobre la frecuencia biotópica, ciclos de vida, duración de vida, biología reproductiva y fauna de los parásitos. Asimismo se discute el problema de su estructura intraespecífica.

SUMMARY: MASS SQUIDS OF THE SOUTH-WEST ATLANTIC AND BRIEF SYNOPSIS OF THE SQUID *(Illex argentinus).*— The results of ecological study of mass squids belonging to the Ommastrephidae and Loliginidae families from the South-West Atlantic have been described. The investigations have been carried out by the soviet scientists from 1981 to 1987. A special attention has been paid to *Illex argentinus*. The information on biotopic frequency, life cycles, life duration, reproductive biology and parasitofauna has been presented. At the same time, the problem of their intraespecific structure has been discussed.

Palabras clave: Atlántico Sudoeste, calamar argentino, abundancia y ecología.

INTRODUCCION

En las aguas del Atlántico Sudoeste, se encuentran las seis especies más abundantes de calamar, que son en diverso grado de interés comercial. *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) es la especie comercial más importante, con una captura anual que oscila entre 180.000 y 250.000 t, *Loligo patagonicus*, Smith, 1881, tiene importancia secundaria, mientras que *Loligo sanpaulensis* Brakoniecki, 1984 (= *L. brasiliensis*, Blainville, 1823) y *Martialia hyadesi* Rochebrune y Mabille, 1887, son de importancia local. Las dos especies restantes, es decir, *Todarodes filippovae* Adam, 1960 y *Ommastrephes bartrami* (Lesueur, 1821) no son explotadas.

Durante los últimos diez años, el área del Atlántico Sudoeste adquirió una importancia especial debido a los importantes volúmenes de cefalópodos que se capturaron. Las capturas oscilaron entre 200.000 y 300.000 t aproximadamente, valores que significan entre el 15% y 20% de la captura mundial de estos recursos (Csirke, 1987). El nivel de desarrollo alcanzado en la pesca no corresponde en un mínimo grado al nivel de conocimiento sobre la ecología de estas especies. El conocimiento actual sobre las mismas fue fundamentalmente una contribución de la brillante malacóloga argentina Z.A. Castellanos entre 1960 y 1970, pero hasta ahora las investigaciones se hallan en su etapa descriptiva y los esfuerzos de los investigadores de los diferentes países aún no se han unificado. La información disponible sobre la especie más importante del área, *Illex argentinus*, es fragmentaria y no da la posibilidad de obtener una idea general de los principales parámetros ecológico-poblacionales de la especie (Castellanos, 1964; Schuldt, 1979; Juanico, 1980; Koronkiewicz, 1980; Leta, 1981; Brunetti, 1981; Shilin *et al.*, 1983; Csirke, 1987 y otros). La información de las restantes especies es aún más escasa y de carácter taxonomo-faunístico (Castellanos, 1967; Castellanos y Menni, 1969; Filippova, 1969; Nesis y Nigmatullin, 1979; Nesis, 1974; Castellanos y Cazzaniga, 1979; Brakoniecki, 1984; Chésheva, 1986 y otros). En esta situación, es muy importante y a la vez valiosa cualquier nueva información sobre la ecología de estas especies, mientras que, por otra parte, surge la necesidad de resumir toda la literatura que se tenga a disposición. En tal sentido, el presente trabajo tiene como objetivo la breve descripción

[1] Este trabajo fue presentado en el Cuarto Simposio Científico de la CTMFM, noviembre de 1987.

de los resultados logrados en el curso de las investigaciones soviéticas realizadas sobre las especies de calamar del Atlántico Sudoeste (especialmente *Illex argentinus*) y un resumen parcial y preliminar en base a la literatura consultada.

MATERIAL Y METODO

Las investigaciones fueron llevadas a cabo entre 1981 y 1987 en el área comprendida entre 26°-30°S (principalmente 40°-56°S) y desde el límite de la zona económica exclusiva hasta 45°-50°W. La mayoría de las observaciones abarca la zona del margen de la plataforma y el talud continental, en el área de 45°-47°S durante el período enero-junio/julio.

El material fue colectado de las capturas efectuadas con arrastres pelágicos y en menor grado con *jiggers* en las estaciones nocturnas lumínicas. La principal especie objetivo fue *Illex argentinus*. En forma paralela, se colectó información referente a otras especies.

Se examinaron en total 80.000 individuos de *Illex argentinus* de ambos sexos, 3.000 individuos de *Loligo patagonicus*, 2.800 especímenes de *Martialia hyadesi*, 200 ejemplares de *Todarodes filippovae* y 600 individuos de *Ommastrephes bartrami*.

En el transcurso del trabajo de campo, se determinaron el largo del manto, sexo, grado de madurez sexual (escalas de estadios de madurez: Tablas 1 y 2), presencia de hembras fecundadas y grado de repleción estomacal.

Asimismo se realizaron en menor escala investigaciones especiales en relación con la distribución biotópica de las especies en diferentes etapas del ciclo de vida; con los aspectos de distribución estacional y estructura talla-sexo; con el carácter de la madurez sexual y su variabilidad individual y de grupo; con la fecundidad de machos y hembras; con el crecimiento y duración del ciclo vital mediante el estudio de los anillos presentes en los estatolitos pulimentados (los métodos de estudio se describen en los artículos de Spratt, 1978; Kristensen, 1980; Lipinski, 1980; Rosenberg *et al.*, 1980; Arkhipkin y Murzov, 1985; y otros autores); y con la estructura intraespecífica mediante un complejo de métodos morfológicos, ecológicos, genético-biológicos (disco-electroforesis en gel de poliacrilamida) y parasitarios.

RESULTADOS OBTENIDOS

Características ecológicas

En base a datos propios y a la bibliografía consultada sobre la ubicación de las áreas de reproducción, del habitat de diferentes especies de calamar y de las formas intraespecíficas de *Illex argentinus* referidas a las diferentes zonas batimétricas y a las masas de agua, se destacaron los agrupamientos ecológicos o biotópicos siguientes:

a) Calamares de plataforma: todo el ciclo de vida se desarrolla en las aguas de plataforma. *Loligo sanpaulensis*, especie tropical y subtropical, habita cerca del fondo entre 10 y 80 m de profundidad. El desove tiene lugar durante casi todo el año, observándose el máximo en noviembre-marzo. Las tallas de machos y hembras son de 14-15 y 18-20 cm respectivamente.

Los agrupamientos intraespecíficos estivales y posiblemente otoñales de *Illex argentinus* subtrópico-subantártico habitan principalmente en la plataforma externa (las características de diferentes formas de esta especie se citan más adelante).

b) Calamares de talud y de plataforma: el desove tiene lugar en la parte superior del talud, mientras que la alimentación se efectúa en la plataforma, el talud, o en las aguas oceánicas de altura adyacentes al talud. Los representantes de los agrupamientos intraespecíficos otoñales e invernales son *Illex argentinus* y *Loligo patagonicus* subantártico. *Illex argentinus* habita las aguas subantárticas, principalmente en las aguas adyacentes al fondo, entre 80 y 100 m de profundidad. El desove ocurre durante la mayor parte del año, observándose un máximo en octubre-marzo en el borde del talud y plataforma en profundidades de 300 a 400 m. Los machos alcanzan 18 cm de largo del manto y las hembras 28 cm. *Martialia hyadesi* notal[1] se distribuye circunglobalmente en la zona subantártica y en el área en consideración habita las aguas del margen platafórmico y del talud continental en profundidades de 100 a 800 m, cerca del fondo y en la columna de agua hasta la superficie. Su desove es de carácter prolongado, observándose su máximo en primavera, ocu-

[1] Notal significa habitante del área notal, es decir sureña templada, entre el área sureña subtropical y la de las aguas subantárticas; este término es análogo para la zona baja boreal en el hemisferio austral.

[2] Dr. A.I. Arkhipkin, AtlantNIRO, Kaliningrado, 236000 U.R.S.S.

Tabla 1. Escala de estado de madurez del sistema reproductivo de los machos de calamar del género *Illex* (modificado de Nigmatulin *et al.*, 1983) (Indice del testículo: relación de masa del testículo a masa del cuerpo del macho (%). Condición del complejo de órganos espermatofóricos, incluye espermaducto, sistema de 6 glándulas espermatofóricas, ducto espermatofórico y saco espermatofórico. Indice del COE: relación de masa del COE a masa del cuerpo del macho. Indice promedio de madurez: relación de masa de todo el sistema reproductivo (testículo y COE) a masa del cuerpo del macho (%).

Estado de madurez	Principales características funcionales	Condición e índice del testículo	Condición e índice del complejo de órganos espermatofóricos (COE)	Indice promedio de madurez
1	2	3	4	5
I	Formación e inicio del desarrollo del testículo.	Estrecha cuerda transparente o gris-opaca en corta sexual (0,02-0,1).	Disco semi-opaco o gris-opaco con sectores poco marcados menos de 2-3 mm en largo en el coeloma pericardial debajo del corazón izquierdo branquial (0,02-0,1).	0,1
II	Desarrollo del testículo y COE	Placa plana, casi lancetina de color opaco-gris o blanquecino-gris (0,05-1,0).	Bien marcado de color grisáceo: sus sectores son bien visibles sin microscopio. El espermaducto es un tubo transparente poco corrugado (0,05-0,3).	0,6
III	Maduración del testículo, desarrollo del COE e inicio de la espermatoforogénesis.	De color gris-blanco o blanco, de forma triangular, aumentando considerablemente sus dimensiones. Al final del estado aparecen las gotas de esperma maduro en el corte (0,3-2,5).	Grande, de color gris claro o gris-blanco estando bien desarrollados todos los sectores. El espermaducto está completamente formado como un tubo corrugado de color gris que no contiene esperma. En el saco espermatofórico frecuentemente están presentes espermatóforos previos que son tubos curvos o torcidos sin receptáculos de esperma los cuales salen gradualmente afuera (0,15-0,5).	1,6
IV	Madurez fisiológica, pasando esperma por el espermaducto y espermatoforogénesis.	De color de la leche, elástico, funcionando activamente (0,8-3,4).	Grande, de color gris-blanco. Una parte del espermaducto se llena de esperma, terminándose de llenar al final de este estado. En el saco espermatofórico hay espermatóforos previos sin receptáculos de esperma (0,25-1,0).	2,4
V_1	Inicio de maduración funcional, es decir formación de espermatóforos previos y normales con receptáculos de esperma.	Grande, elástico, de color blanco, aumentando en su volumen (1,5-4,2).	Grande, de color blanco. El esperma entra en las glándulas espermatofóricas. Los espermatóforos llenan no más del 20% del volumen del saco espermatofórico. A principios del estado hay espermatóforos previos con receptáculos de esperma acortados que salen afuera. Hacia el final del estado aparecen espermatóforos normales (siendo el largo del receptáculo de esperma más de 50-55% del largo del espermatóforo) y comienza su acumulación (0,35-2,5).	3,2
V_2	Formación activa y acumulación de los espermatóforos. A mediados o a fines del estado se observa madurez funcional, es decir la copulación es posible.	Semejante al del estado V_1, aumentándose un poco en su volumen (2,0-7,2).	Blanco, alcanzando su máximo tamaño en este estado. Los espermatóforos llenan de 1/3 a 1/4 parte del volumen del saco espermatofórico hasta toda su cavidad y estiran sus paredes (0,8-5,0).	5,0
V_3	Funcionalmente maduros, empezando a atrofiarse las funciones del testículo y SCO.	Reducción de tamaño (más pronunciada en las márgenes), empieza a adquirir el color gris-blanco y a fines del estado es manchado (1,2-3,5).	De 50 a 100% del volumen del saco espermatofórico está lleno de espermatóforos (1,5-4,5).	4,5
VI	Funcionalmente maduros, prácticamente no funcionando el testículo y SCO. Se adelgaza el manto, se reduce el volumen del hígado. En individuos menores, cambia el aspecto del cuerpo adquiriendo un cuerpo estrecho con forma de flechas.	Gris, friable, de tamaño muy reducido, terminando la espermatogénesis.	De color gris-blanco o grisáceo. El volumen de las glándulas es reducido, del 20 al 80% del volumen del saco espermatofórico está lleno de esperma. Aparecen espermatóforos con receptáculos de esperma acortados (1,0-3,0).	2,5
VII	Desove en masa, los individuos desovados mueren pronto. El manto, hígado y branquias se adelgazan. No funciona el sistema digestivo.	Está destruido, quedando sólo "isletas" individuales del testículo (< 1,0).	El saco espermatofórico está vacío o están presentes en él algunos espermatóforos (< 1,0).	

rriendo supuestamente sobre el talud continental en las aguas adyacentes al fondo. La especie se alimenta sobre el talud en forma estacional, en alta mar en la corriente de Malvinas, alcanzando los 58°W. La duración de vida es, por lo visto, 2 años (A. I. Arkhipkin, com.pers)[1]. Los machos alcanzan 38 cm de largo de manto y las hembras 45 cm. Considerando su abundancia, el orden de las especies es el siguiente: *Illex argentinus*, *Loligo patagonicus* y *Martialia hyadesi*.

c) Calamares nerito-océanicos: el desove se produce cerca del fondo sobre el talud continental y el talud de las islas oceánicas, así como sobre el talud de elevaciones submarinas. La alimentación se produce en las aguas epipelágicas. *Todarodes filippovae* notal se encuentra en las aguas subantárticas desde la superficie hasta 1200 m. Los individuos inmaduros se consideran indicadores de las aguas de la corriente de Malvinas. La especie es menos abundante hacia el este, es decir, en aguas oceánicas de al-

[1] El autor utiliza "frente subpolar" indistintamente en referencia al frente de la Convergencia Subtropical Subantártica.

Tabla 2. Escala de estado de madurez del sistema reproductivo de las hembras de calamar del género *Illex* (modificado de Borukovsky *et al.*, 1983) (Indice de ovarios (IO): relación de masa del ovario a masa del cuerpo de la hembra (%). Indice del largo de glándulas nidamentales (GN): relación de largo de glándulas nidamentales a largo del manto de la hembra (%). Indice promedio de madurez: relación de masa de todos los órganos reproductivos (ovario, oviductos con su contenido y glándulas oviductales y glándulas nidamentales) a masa del cuerpo de la hembra (%).

Estado de madurez	Principales características funcionales	Condición de oocitos, su diámetro (d), índice de ovarios (IO) y presencia de espermatangos	Condición de ovarios (O), oviductos (OV) y glándulas oviductales (GOV)	Condición e índice del largo de glándulas nidamentales (GN)	Indice promedio de madurez
1	2	3	4	5	6
I	Formación de ovarios y órganos accesorios.	Formación de oocitos, de previtelogénsis (d ≤ 0,05 mm) (IO = 0,01-0,15%).	O y OV trasnparentes y con forma de filamento.	Con forma de filamento y transparente, poco visibles (0,3-10%).	0,16
II	Desarrollo del sistema reproductivo y un intenso aumento del número de oocitos.	Los oocitos más desarrollados de la 2a. fase de previtelogénesis son de forma irregular (d < 0,1 mm) (IO = 0,06-0,4%).	O gris y semitransparente. A principios del estado es de forma de maçana y cónico a fines del mismo. OV planos y transparentes. GOV semitransparentes.	De forma de cinta y semitransparentes, bien visibles (6-16%).	0,46
III	Inicio de maduración del ovario.	Los oocitos más desarrollados de la 3a. fase de previtelogenesis son simples folículos desarrollados en forma de pera. En un período avanzado aparecen los primeros oocitos que empiezan su vitelogénesis (complejo folículo arrugado de dibujo reticular) (d < 0,3-0,4 mm) (IO = 0,2-1,8%).	O blanquecina-gris, de estructura granulosa poco marcada. OV bien visibles, conteniendo el canal interno espiral poco marcado. GOV más densas de color grisáceo-blanco.	De forma de lanceta, opaco-grisácea y en el período avanzado del estado, gris (12-24%).	1,0
IV	Maduración fisiológica.	Los oocitos más desarrollados en la fase de expulsión del folículo o huevo maduro (d = 0,35-1,0 mm) (IO = 0,6-6,5%).	O considerablemente aumentada, teniendo una bien visible estructura granulosa. OV con una bien marcada estructura espiral. GOV son blancas y elásticas.	Fusiformes, de color grisáceo-blanco aumentando considerablemente en su volumen para el final del estado (18-34%).	3,0
V_1	Madurez fisiológica e inicio de maduración funcional, es decir acumulación de huevos maduros en oviductos.	Los oocitos más desarrollados en la fase de huevo maduro, semitransparentes, de color amarillento con tonalidades verdosas (d = 0,85-1,0 mm) (IO = 2,0-8,0%).	O grande, de color amarillento con huevos maduros individuales, aparecen los primeros oocitos maduros siendo su número no más del 10% del volúmen total del ovario y de los huevos en OV, es decir de todos los productos sexuales. GOV de color de leche.	Fusiformes, de color de leche, al cortar no se excreta secreción adhesiva (25-42%).	7,0
V_2	Maduración funcional, es decir acumulación de los huevos maduros en oviductos y maduración remanente de los órganos accesorios.	Similar a V_1 (IO = 5-10%). Suelen estar junto al orificio de GOV 1 ó 2 agregaciones de espermatangos (que pueden aparecer también en los estados III-V_1).	Continúan acumulándose los huevos maduros, siendo su cantidad 10-60% del volumen total de todos los productos sexuales.	Lo mismo que en el estado V_1, pero las glándulas son más grandes y al cortarlas pueden excretarse pequeñas gotas de secreción adhesiva (40-50%).	12,0
V_3	Maduración remanente funcional (condición predesovante; posiblemente en este estado se realiza el primer depósito de huevos).	Similar a V_1 y V_2 (IO = 3,5-8%). Suelen estar junto al orificio de GOV espermatangos no usados.	O empieza a disminuir. OV llenos de huevos maduros, siendo los mismos el 60 a 80% del volumen total de los productos sexuales.	Lo mismo que en V_2, pero glándulas más voluminosas y elásticas. Al cortarlas se excretan las gotas de secreción (42-52%).	20,0 (hasta 28,0-30,0)
VI	Madurez funcional, es decir condición desovante con el ovario funcionando y desove por porciones (las paredes del manto se adelgazan, el volumen del hígado disminuye y en los individuos chicos el cuerpo adquiere una estrecha forma de flecha).	Similar a V_1 y V_2 (IO = 3-6,5%). Suelen estar junto al orificio de GOV, de 1 a 4 agregaciones de de espermatangos usados y de 1 a 3 no usados.	O de tamaño menor como en III o IV. Hay pocos huevos en OV (no más de 50% del volumen total de los productos sexuales).	De color grisáceo-blanco, disminuidas y fláccidas (36-48%).	10,0
VII	Desove en masa, los individuos desovados pronto mueren (manto, hígado y branquias adelgazándose y enflaqueciéndose, sistema digestivo no funcional).	Similar a V_1-VI (IO = 0,3-1%).	O destruída. OV con oocitos remanentes (hasta 10% del volumen de OV).	De color grisáceo y disminuyendo (38-42%).	2,0 (hasta 0,5)

tura. No ha sido registrada en la plataforma y en la parte superior del talud continental al norte de 47°-49°S. La especie desova cerca de las Islas Malvinas durante la mayor parte del año (diciembre-agosto). Los machos alcanzan 37 cm de largo del manto y las hembras entre 45 y 50 cm. A este mismo grupo pertenece *Gonatus antarticus* Lönnberg, 1898.

d) Calamares oceánicos: en el curso de su ciclo de vida, habitan las aguas oceánicas de altura en el nivel pelagial. *Ommastrephes bartrami*, especie subtropical, habita desde la superficie hasta 1100 m de profundidad, encontrándose en las aguas subtropicales al norte del frente subpolar (convergencia subtropical). Periódicamente, siguiendo los flujos de la corriente cálida de Brasil, alcanza en el sector oceánico los 45°-48°S y se observa muy raramente en los límites de estas latitudes cerca del talud continental. El desove de la especie es pelágico.

Considerando los numerales preceden-

tes, se observa una zonalidad en la distribución de las distintas especies de calamar del Atlántico Sudoeste. Dicha zonalidad es biotópicamente meridional, acondicionada y está bajo la influencia de una zonalidad latitudinal en las aguas de alta mar (*Todarodes filippovae* y *Ommastrephes bartrami*). Estas especies habitan diferentes zonas batimétricas del océano y las masas de agua y sus modificaciones dentro de aquéllas. En algunos casos, los calamares pueden usar los biotopos vecinos e incluso aquéllos que se encuentran muy distantes, como resultado de migraciones activas o pasivas (individuos juveniles, planctónicos) en diferentes etapas del ciclo de vida. Al mismo tiempo, el biotopo reproductivo se considera como la parte más importante del habitat. Dentro de un biotopo, diferentes especies divergen como resultado de una diferenciación espacio-temporal de sus ciclos de vida.

Para todas estas especies son característicos: un ciclo de vida anual (sólo grandes hembras de *Ommastrephes bartrami* y *Martialia hyadesi*, dado su gran tamaño podrían alcanzar más de un año de vida), una variabilidad bien marcada en tamaño individual y de grupo para los individuos adultos (que se explica al parecer por los diferentes ritmos de crecimiento) y un desove prolongado que tiene lugar durante la mayor parte del año, con un máximo bien marcado en determinada estación del año efectuándose en forma monocíclica.

A pesar de las grandes diferencias en la ecología y la pertenencia zoogeográfica, parecería ser que el factor clave que determina el nivel de abundancia y de distribución de todas estas especies (excepto *Loligo sanpaulensis*) en el área localizada entre los 35° y 38°S es la variabilidad de la corriente de Malvinas y sus interacciones con las masas de aguas vecinas.

Fauna parasitaria

Se realizaron por primera vez investigaciones parasitológicas en las cinco especies de referencia (Gayevskaya *et al.*, 1986; Schukhgalter, 1986). Excepto coccidias, todos los demás parásitos encontrados fueron helmintos en los estadios larvarios. En *Loligo patagonicus* (70 individuos de 7-26 cm de largo del manto) se encontró solamente cestodes (*Phyllobothrium* sp., con una extensidad de 5,6%) y nematodes (*Anisakis* sp. II y II, 1,4%). En *Illex argentinus* (n = 680; 2-37 cm largo del manto) se encontraron 6 especies de helmintos. *Phyllobothrium* sp. fue el más representado (n = 31; 32%) seguido por *Anisakis* sp. I (1,4%) y II (3,56%). Por otra parte, *Contracaecum* sp., *Porrocaecum* sp. y *Spinitectus* sp. presentaron valores bajos: 0,3% 0,9% y 0,15% respectivamente. Si se relaciona la infección parasitaria con el desarrollo de los calamares del grupo invernal, se tiene que la infección con *Phyllobothrium* sp. se inicia en los individuos cuando alcanzan entre 6 y 8 cm de largo del manto (4-8%); la infección en masa se produce en individuos de 15 a 18 cm (38-52%) y ésta alcanza su más alto nivel (60-72%) cuando tienen entre 28 y 37 cm de largo del manto. Se ha llegado a la conclusión, que los parásitos no resultan válidos como marcadores biológicos al realizar las investigaciones poblacionales de *Illex argentinus*. En los grupos estivales, otoñales e invernales, la composición parasitológica y los índices de invasión son generalmente similares.

En *Marfialia hyadesi* (n = 78; 19-30,5 cm) todos los ejemplares examinados se encontraron infectados con coccidias (probablemente *Aggregata*) y helmintos tales como *Phyllobothrium* sp. (n = 3; 12% y n = 4; 47,6%, 19-21 cm y 26-30,5 cm de largo del manto respectivamente). En *Todarodes filippovae* (n = 18; 20-30 cm de largo del manto) se encontraron 6 especies de helmintos: metacercarias de trematodes Didymozoidae (n = 5; 22,2%) cestodes de *Phyllobothrium* sp. (n = 7; 40%) y de *Tentacularia coryphaenae* I (n = 2; 16,7%); nematodes de *Porrocaecum* sp. I (n = 4; 22,2%) y de *Anisakis* sp. I y II (n = 1; 11% cada tipo). En *Ommastrephes bartrami* se encontró la helmintofauna más abundante, contándose 9 especies en 35 individuos de 16-40 cm de largo del manto: metacercarias de Didymozoidae (n = 250, 92,5%) cestodes de *Scolex pleuronectis* (n = 500; 55,6%), *T. coriphaenae* (n = 2; 24%), *Nibelina lingualis* (n = 2; 5,7%), nematodes de *Porrocaecum* sp. (n = 2000; 42%), *Anisakis* sp. I y II (n = 1; 5,7% y 11% respectivamente) y *Spinitectus* sp. (en un calamar, 4 individuos).

El material obtenido sobre parásitos, confirmó indirectamente la existencia de cuatro agrupamientos ecológicos y su acondicionamiento biotópico. Por lo visto, cada uno de estos biotopos está poblado por varias comunidades de organismos con dife-

rentes estructuras parasitarias. Las diferencias entre los calamares mencionados en los numerales a) y b) no se hallan bien marcadas a causa de una dualidad de los nombrados en segundo término. En la fila 1) + 2) – 3) – 4), al desplazarse desde la plataforma hacia alta mar, tiene lugar un aumento de la composición cualitativa y espectro de las formas dominantes de helmintos, siendo la única especie común *Phyllobothrium* sp. Las especies más comunes son *Phyllobothrium* sp., *Anisakis* sp. y *Porrocaecum* sp. Estas, en unas comunidades juegan un papel principal, mientras que en otras son especies incidentales (efecto marginal).

Los calamares son los huéspedes terciarios intermediarios o receptoriales de los helmintos registrados, ocurriendo la infección y penetración de las larvas en los huéspedes definitivos de una manera trófica. La causa principal de la variabilidad en la composición de helmintos y de los índices de invasión en los calamares de diferentes comunidades, es la existencia y abundancia de los huéspedes definitivos. Para cestodes se tiene tiburones; para nematodes, mamíferos marinos y peces de la familia Xiphidae y para trematodes, atunes. Las relaciones parasitarias en calamares son también indicadoras de sus relaciones tróficas tanto con las presas como con los predadores, es decir, con los huéspedes finales. De acuerdo a los resultados obtenidos, la composición de predadores es la más variada para *Todarodes filippovae* y especialmente para *Ommastrephes bartrami* y es mínima para los calamares más costeros.

La invasión de masa de coccidias en *Martialia hyadesi* y su ausencia en *Todarodes filippovae* y *Loligo patagonicus* evidencian las diferencias entre los aspectos espaciales y tróficos de sus nichos ecológicos. La ausencia de metacercarias de Didymozoidae en los calamares costeros desde el espacio acuoso abarcado por las investigaciones está condicionada a la existencia de una barrera bien marcada, es decir, a la corriente de Malvinas, que impide la penetración en los límites de los biotopos de los huéspedes definitivos: peces escómbridos de aguas calientes. *Todarodes filippovae* es común en el área del frente subpolar[1], donde la probabilidad de contacto con el plancton infestado y los peces menores de origen subtropical es alta.

Algunos resultados de los estudios ecológicos de *Illex argentinus*

Distribución y estructura del habitat

La especie habita las aguas de la Convergencia Subtropical-Subantártica cuya dinámica se observa en la plataforma y talud del Atlántico Sudoeste. Las larvas e individuos jóvenes al sur del frente, también penetran en las aguas oceánicas alcanzando 52°W. En lo que se refiere a la distribución latitudinal, el habitat está limitado en el norte por los 20°-22°S y en el sur por los 53°-55°S. Cerca de la costa de Brasil, los individuos se encuentran solamente en las capas del fondo del talud continental a las profundidades de 200 a 1000 m (Schöne, 1977). Al sur de 32°-35°S los calamares se encuentran en toda la columna de agua desde la superficie hasta el fondo desde 15-30 m a 700-850 m y en las capas epipelágicas de aguas oceánicas.

Illex argentinus experimenta dos migraciones diurnas características (Shilin *et al.*, 1983). La más común es efectuada por individuos inmaduros y en maduración que se alimentan activamente: de día se encuentran en las capas de agua adyacentes al fondo y de noche ascienden hacia la superficie. Un tipo de migración inversa se observa durante el invierno (mayo-julio) en el área del talud continental sobre profundidades de 500 a 700 m. Esta es protagonizada por individuos predesovantes y desovantes. Por la noche se localizan cerca del fondo y de día se dispersan dentro de la columna de agua, no sobrepasando normalmente el nivel de 200 a 300 m. Una parte de los individuos puede observarse en la capa de dispersión acústica, donde los calamares se alimentan de mictófidos.

La zona del habitat donde se produce la reproducción de la especie, está situada al norte de los 45°-47°S sobre profundidades de 60 a 100 m y de 600 a 800 m, mientras que la zona trófica se encuentra más al sur. Las zonas de reproducción para las otras especies del género *Illex* están en las áreas subtropicales y considerablemente alejadas de la influencia de las corrientes frías que llevan las aguas subantárticas (Corriente de Benguella = *Illex coindetti*) y subárticas (Corriente del Labrador = *Illex illecebrosus*). A diferencia, el área de cría de *Illex argentinus* (stock patagónico) ocupa la mayor parte de la plataforma y la parte superior del talud, extendiéndose hasta la peri-

feria austral de la zona templada, cuyo límite oriental se encuentra entre 400 y 500 millas de la corriente de Malvinas (Nigmatullin, 1986).

Desde el punto de vista histórico, la dirección principal de la expansión ecológica de los calamares del género *Illex se revela* como el aprovechamiento de las aguas de plataforma y de borde de plataforma en el biotopo inicial, con predominio de aguas templadas (zona subtropical; Nigmatullin, 1979). Estas tendencias en *Illex argentinus* son más evidentes en comparación con otras especies del mismo género. Este hecho, fue principalmente atribuído a un aumento de hasta 4-6°C en el límite inferior de temperaturas en las cuales se produce la embriogénesis (Shilin *et al.*, 1983). La temperatura del agua óptima en la cual se produce la embriogénesis normalmente en *Illex illecebrosus* sobrepasa 15-18°C (Balch *et al.*, 1985).

Biología reproductiva y ciclo de vida

La especie *Illex argentinus* es monocíclica, es decir, se caracteriza por un único ciclo de desarrollo del sistema reproductor, participación en un desove y muerte rápida luego de efectuado el mismo.

Los tamaños de calamares adultos que están dispuestos a la reproducción varían en un amplio rango: 14-32 cm para los machos y 15-40 cm para las hembras (Nigmatullin, 1986). A pesar de este amplio rango, la duración de su ciclo de vida es de 12 ± 1-2 meses, es decir, prácticamente anual (Hatanaka, 1986; Arkhipkin, 1987). Las diferencias en tamaños de los individuos adultos están relacionadas con un diferente ritmo de crecimiento. Este ritmo se enlentece durante la estación fría (invierno-primavera) y se acelera durante el período cálido (verano-otoño) lo que modifica la duración de los diferentes estadios de su ontogénesis (Arkhipkin, 1987).

Los machos comienzan a madurar a la edad de 220-300 días, principalmente 250-300 días. Para las hembras la edad del inicio de la madurez es de 250-330 días. Se ha observado una relación entre la estación del año, los tamaños y la edad de madurez de los calamares. Los ejemplares que tienen los mayores tamaños y la menor edad maduran en invierno, mientras que aquéllos que tienen menor tamaño maduran en verano. Una posición intermedia la ocupan los individuos que maduran en otoño. La edad máxima de los individuos postdesovantes que murieron luego del desove fue de no más de 360 días (Arkhipkin, 1987).

El período de madurez sexual (estadios V_1 - VI) puede durar entre 3 y 6 meses en los machos y de 2 a 4 meses en las hembras (Nigmatullin, 1986; Arkhipkin, 1987) con un 8-10% a 50% de duración ontogenética. Durante este tiempo, los calamares pasan sucesivamente por dos fases, el límite exacto entre las mismas no se pudo establecer hasta el presente. En la primera fase de maduración fisiológica (estadios IV-V_2) tiene lugar la maduración final de las gónadas, producción de espermatóforos y huevos maduros, y su entrada y acumulación en el saco de Nedham y oviductos. Visualmente, el límite inicial de esta fase se caracteriza por la aparición de esperma en el espermiducto y del primer huevo maduro en la cavidad del ovario. En la segunda fase de madurez funcional (estadios V_3-VI y posiblemente V_2 a partir de la segunda parte) los machos son capaces de copular y las hembras de depositar huevos. Al mismo tiempo, se observa una disminución gradual en el tiempo de formación de espermatóforos y huevos maduros.

Los machos copulan varias veces con diferentes hembras, por lo que se trata de una copulación desordenada y promiscua. Los espermatóforos se introducen en la cavidad del manto de la hembra y se fijan en forma de racimos en la base opercular derecha o izquierda o en la parte posterior de las mismas branquias junto al orificio externo de las glándulas del oviducto dependiendo de cuál de los brazos del macho esté hectocotilizado. Durante una copulación la hembra recibe de 5-10 a 30-50 espermatóforos. En una hembra se puede determinar las trazas de copulación con 2-5 machos, gastándose normalmente una cantidad de espermatóforos en los individuos de estadio de madurez sexual VI. Cada hembra deposita huevos varias veces, de porciones individuales. La fecundidad individual absoluta en las hembras depende de las tallas y varía entre 0,2-0,3 ml (20-25 cm de largo del manto) y 0,6-0,8 ml (31-35 cm). El diámetro de los huevos maduros es de 0,9-1 mm.

El fenómeno de espermatoforogénesis ha sido descrito en forma tentativa en los machos de *Illex argentinus* (Laptikhovski y Nigmatullin, 1987). Este consiste en la formación de espermatóforos previos desde

el estadio III hasta mediados del estadio V_1. La estructura de los mismos, gradualmente se complica de un simple tubo vacío a casi los espermatóforos normales con receptáculos seminales acortados. A diferencia de los espermatóforos normales, éstos no están guardados en el saco de Nedham, sino que son evacuados poco a poco por el pene y desaparecen completamente antes del inicio del estadio V_2. La proporción de los espermatóforos previos en la proporción total del sistema de los órganos espermatofóricos no es grande ya que su abundancia está comprendida entre 6 y 12% y la masa entre 1 y 1,5%; incluso, 1,5-2% y 0,1-0,15% de aquéllos con esperma respectivamente. El sentido del fenómeno de la espermatoforogénesis tentativo es la orientación de todo el sistema de glándulas espermatofóricas hacia el régimen de trabajo óptimo antes que el testículo inicie la maduración final y que el esperma entre en las glándulas de referencia. Los espermatóforos normales se forman al aumentar el flujo de esperma que pasa por el ducto seminal desde el fin del estadio V_1 hasta el inicio del estadio VI; éstos se acumulan en el saco de Nedham. Las dimensiones de los espermatóforos en desarrollo aumentan en forma poco significativa (menos de 10%), pero la proporción de sus partes es casi estable. La cantidad de espermatóforos producidos y sus dimensiones dependen de la talla del macho. Con un largo del manto de 14-18 cm se forman no menos de 300-600 espermatóforos de 16-22 mm de longitud, mientras que con un largo de 26-30 cm se forman entre 1200-1600 espermatóforos de 28-36 mm de longitud (Laptikhovski y Nigmatullin, 1987).

Elementos de estructura intraespecífica

El desove de *Illex argentinus* se efectúa durante todo el año, siendo su máximo bien marcado en invierno. El desove prolongado y el amplio rango de tallas de los adultos están determinados por la existencia de cuatro agrupamientos estacionales intraespecíficos que se distinguen por los términos de reproducción, las profundidades de realización, el ritmo de crecimiento, la estructura dimensional del contingente desovante y el papel funcional en el sistema ecológico del Atlántico Sudoeste (Nigmatullin, 1986). Estos agrupamientos han sido determinados en base a material propio colectado entre 1981-1986 y la información bibliográfica que se refiere a la zona de plataforma (Castellanos, 1964; Maxim, 1978; Schuldt, 1979; Leta, 1981; Brunetti, 1981) que caracteriza la variabilidad espacio-temporal de la distribución de diferentes estadios de ontogénesis de post-larvas. A continuación se efectúa una breve reseña nombrando los agrupamientos según su época de desove:

a) Agrupamiento de verano: todo su ciclo de vida lo pasa en las aguas de la plataforma. El desove tiene lugar en diciembre y a principios de febrero en las profundidades de 100-250 m, con una temperatura del agua en la capa de 0-100 m de 6°-7°C a 12°-15°C. Las tallas de los machos adultos son de 14-22 cm y las de las hembras de 15-25 cm. En enero de 1984, en el área de 45°-47°S, sobre las profundidades de 120 a 200 m, se observaron machos y hembras desovantes/post desovantes en toda la columna de agua (Nigmatullin, 1986). En estos individuos, la pared del manto se hace 3-4 veces más fina y la masa del hígado disminuye. Las proporciones del cuerpo de estos ejemplares fueron prácticamente análogas a aquéllas de *Illex oxigonius*.

b) Agrupamiento de otoño: el desove se produce desde marzo hasta el principio de mayo en el borde de la plataforma y en la parte superior del talud en profundidades de 200-250 a 400 m en aguas del talud (mezcla de aguas de plataforma y subantárticas superficiales), siendo la temperatura en la capa de 0-400 m de 4°-10°C y la talla de los machos y hembras adultos de 18-26 cm respectivamente. La alimentación de los individuos jóvenes se observa en las aguas de la plataforma y parcialmente en la parte oceánica del área en primavera y verano.

c) Agrupamiento de invierno: el desove tiene lugar desde fines de mayo hasta principios de agosto en el área del talud continental sobre las profundidades de 500-800 m en las aguas del talud (predominando las aguas subantárticas superficiales y antárticas intermediarias) con una temperatura de 3,5°-6°C en la capa de 0-600 m y el largo de los machos adultos en 24-32 cm y de las hembras en 28-40 cm. El crecimiento de los juveniles ocurre sobre el talud continental y en el sector de alta mar adyacente, alimentándose los individuos mayores de 10-15 cm en las aguas platafórmicas y al sur de 47°S.

d) Agrupamiento de primavera: ha sido

determinado en forma hipotética en base a material colectado por Brunetti (1981). Habita las aguas de plataforma, desovando entre setiembre y noviembre en las profundidades de 60 a 150 m con una temperatura de 5°-8°C en la capa de 0-150 m. Las tallas de los machos y hembras adultos son de 21-28 cm y 28-35 cm respectivamente.

La duración del ciclo de vida para los calamares de todos los agrupamientos es similar, dentro del límite anual. La abundancia de calamares desovantes en invierno es muy alta, la del desove otoñal y estival es promedial y la correspondiente al desove de primavera es baja.

Los agrupamientos fueron determinados basándose en el análisis del material sobre la variabilidad espacio-temporal de la estructura por tamaño, sexo y grado de madurez de los individuos. El problema del status e interrelaciones de estos agrupamientos no está claro. Para explicarlo son posibles dos hipótesis alternativas:

1) *Illex argentinus* es la especie generalizada y está representada por el único sistema poblacional con una alta plasticidad y un prolongado desove, dominando las tendencias centrípetas determinadas por una amplia recombinación de la población específica. El cambio estacional de la profundidad del desove se mantiene por la selección de larvas y juveniles para sobrevivencia.

2) Los agrupamientos determinados (por lo menos el estival e invernal) son el resultado de una diferenciación intraespecífica a causa de los procesos alotrópicos y alocrónicos que tienen lugar al poblar nuevos espacios y recursos a todos los niveles tróficos accesibles (ontogenéticos); son específicos, siendo los diferentes sistemas poblacionales y en la versión marginal las especies biológicas que comienzan a generar.

A favor de la primera hipótesis se tienen los resultados de estructura de edad de la población que se encuentra en el área 45°-47°S. Esto corresponde a los cálculos de anillos efectuados sobre 1500 ejemplares colectados entre enero-junio durante el período 1982-1987 (Arkhipkin, 1987). Se ha determinado que los ejemplares provenientes de huevos eclosionados durante el mismo mes pueden alcanzar el estado de desovantes en masa a una edad que oscila entre 280 y 370 días.

En el contingente de un agrupamiento dado se pueden encontrar los adultos correspondientes a estaciones anteriores. Así, existe la posibilidad de que individuos de un agrupamiento pasen a otro para un número determininado de generaciones. De acuerdo a esto, la mayoría absoluta (60-90%) de los calamares encontrados en el área estudiada pertenece a desovantes invernales desde enero hasta marzo y desde mayo hasta julio. En este último período el 100% de los desovantes son invernales. Su eclosión tiene lugar desde fines de mayo hasta agosto. Sin embargo, se ha de notar, que los representantes del agrupamiento estival en el área examinada se encuentran solamente en los años separados durante 2-4 semanas en enero y a principios de febrero, es decir, durante el desove máximo y a fines de éste.

Existen también evidencias a favor de la segunda hipótesis. Por una parte, los individuos desovantes del agrupamiento estival se distinguen mucho de los pertenecientes a los agrupamientos otoñal e invernal por todas las características morfométricas principales de importante valor taxonómico. Es característico de los últimos un típico aspecto para *Illex argentinus*, mientras los calamares del desove de verano y los desovados tienen el cuerpo estrecho, alargado, bien reducido en su parte posterior, con la aleta estrecha de forma de corazón, la cola estirada y agudizada, brazos potentes y prácticamente no se distinguen de *Illex oxygonius*. Pero el largo del sector hectocotilizado en los machos era más de 55% del brazo hectocotilizado, lo que es muy característico de *Illex argentinus*. Las causas y carácter de estas diferencias no están claros. Se agrega que no se disponen de los datos de la morfología de los estadios tempranos del agrupamientos estival. Estos individuos se encuentran solamente en la plataforma dentro de la zona económica exclusiva. Es posible, que estos calamares desovantes de verano sean una especie aparte, idéntica a *Illex oxygonius*. Sin embargo, es preferible suponer que estas características morfológicas, se deban al carácter negativo del crecimiento alométrico en la última etapa de su desarrollo, dominando mucho el crecimiento generativo y causando el estrechamiento del manto y el alargamiento de aletas. La última hipótesis hace dudosa la validez de *Illex oxygonius*, es posible que sus características diagnósticas sean propias para los individuos desovantes y desovados

de todas las tres especies del género *Illex* que maduran con los tamaños menores (siendo menos de 25 cm el largo del manto). El tamaño del hectocotil que es una buena característica específica será en este caso inalterable a fines del ciclo vital de estos individuos, variando las dimensiones de su cuerpo.

Se debe puntualizar, que el examen mediante electroforesis realizado entre febrero-mayo de 1985 y diciembre de 1985 -enero de 1986 en el área de 45°-47°S, sobre ejemplares colectados entre 150 y 170 m de profundidad, dio la posibilidad de encontrar una clara diferenciación de la población de *Illex argentinus* entre los grupos poblaciones convencionalmente denominados de plataforma y de talud los cuales se encuentran cada momento dado en las diferentes masas de agua (Tsygankov, 1986 a, b; 1987). En los individuos de plataforma la frecuencia de alelos rápidos de esterasas (0,2) es baja, mientras que en los de talud ésta es considerablemente más alta (0,5). Estas diferencias son muy importantes, aunque la interpretación ecológica de los datos hasta el momento no ha sido posible debido a la falta de material representativo de aguas de plataforma.

En virtud de todo lo expuesto, el problema de la estructura intraespecífica de *Illex argentinus* aún no puede ser resuelto. Para alcanzar algún progreso en este sentido, se hace necesario efectuar investigaciones que abarquen todo el habitat de la especie, por lo menos, en el área al sur de la latitud 34°-36°S, aplicando los métodos morfológicos de sistema (estudio del crecimiento alométrico de los ejemplares de los diferentes agrupamientos), ecológicos y genetobioquímicos. Es importante llevar a cabo una completa colecta de datos referentes a cada individuo para la caracterización y reconstrucción de diversos ciclos vitales y ontogenias de los agrupamientos intraespecíficos. Las investigaciones poblacionales especializadas deberán abarcar uniformemente diferentes estaciones del año y el área de distribución de una especie. En cada individuo se determinarán sus principales características morfométricas, merísticas y de peso, sexo y estadios de madurez del sistema reproductivo, composición de la fauna parasitaria, se fijarán los estatolitos para determinar edad, fecha de nacimiento y el carácter de crecimiento, se tomarán las muestras de diferentes tejidos para realizar el análisis genetobiológico. Al mismo tiempo se determinarán los principales parámetros hidrológicos del ambiente en cada estación donde se hace colecta del material, identificando también el tipo de masa de agua.

CONSIDERACIONES FINALES

Se debe notar, que las investigaciones referidas a las especies más abundantes de calamar del Atlántico Sudoeste no podrán desarrollarse a un nuevo nivel cualitativo sin llevar a cabo un programa orientado de largo plazo por parte de los países interesados. Este programa, debe tener como objetivo el estudio de las principales características ecológicas (estructura poblacional, ciclos de vida, crecimiento, mortalidad, índices de reproducción, ecología de huevos, larvas y juveniles, lugar y papel dentro del ecosistema, abundancia y dinámica dependiente de la variabilidad de los factores ambientales) y finalmente estar orientado a la determinación de regímenes para la utilización racional de los recursos teniendo en cuenta los aspectos poblacionales y del ecosistema.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera expresar mi reconocimiento por el material presentado y la discusión a A.I. Arkhipkin, V.Ju. Tsygankov, A.V. Parfeniuk, V.V. Laptikhovsky, O.A. Schukhgálter y A.V. Gaevskaya. Agradezco además a N. Brunetti, H.R. Leta y K.N. Nesis por la revisión crítica del manuscrito; a F. Ts. Motuzko por la traducción del ruso al español y a N. Brunetti y H.R. Leta por la redacción de la versión en español.

BIBLIOGRAFIA

ARKHIPKIN, A.I. 1987. Sobre el problema de edad y crecimiento de agrupamientos intraespecíficos de calamar *(Illex argentinus)* (*Ommastrephidae*) basado en análisis de estatolitos. Autoepítomes de informes para la VIII Conferencia Malacológica Nacional: L. Nauka: 403-405.

ARKHIPKIN, A.I. y S.A. MURZOV. 1985. Métodos de tratamiento de estatolitos para el estudio y la determinación de edad de calamares. Rev. Zool., Moscú, 64 (11): 1721-1726.

BALCH, R., R.K. O'DOR y P. HELM. 1985. Laboratory rearing of rhynchoteuthions of the ommastrephid squid *(Illex illecebrosus)* (Mollusca: Cephalopoda). Vie Millieu, 35 (3 y 4): 243-246.

BRAKONIECKI, T.F. 1984. A full description of *Loligo sanpaulensis* Brakoniecki, 1984 and a

redescription of *Loligo gahi* d'Orbigny 1835, two species of squid (Cephalopoda, Myosida) from Southwest Atlantic. Bull.Mar.Sci., 34(3): 435-448.

BRUNETTI, N. 1981. Distribución de tallas y biología reproductiva del calamar *(Illex argentinus)* en el Mar Argentino. Contrib. INIDEP, 383: 119-127.

BURUKOVSKY, R., YU.M. FROERMAN y CH. M. NIGMATULLIN. 1984. Reproductive biology and scale of maturity stage of reproductive system of female squid *(Illex illecebrosus)*. NAFO SCR Doc., 84/IX/120, Serial 917: 1-4.

CASTELLANOS, Z.J.A. 1964. Contribución al conocimiento biológico del calamar argentino *(Illex illecebrosus argentinus)*. Bol.Inst.Biol. Mar., 8:1-36.

CASTELLANOS, Z.J.A. 1967. Contribución al estudio biológico de *Loligo brasiliensis*. Bl.Ibid., 14: 1-36.

CASTELLANOS, Z.J.A. y N. CAZZANIGA. 1979. Aclaraciones acerca de los *Loliginidae del* Atlántico Sudoccidental (Mollusca, Cephalopoda). Neotrópica, 25(3): 59-68.

CASTELLANOS, Z.J.A. y R.C. MENNI. 1969. Nota preliminar sobre distribución de los cefalópodos del Atlántico Sudoccidental. Anales Soc.Cient.Argent., 188: 205-221.

CHESHEVA, Z.A. 1986. Distribución y composición por tamaño de calamar patagónico de aleta larga *(Loligo patagonica)* desde el Atlántico Sudoeste. Tesis de informes para la IV Conferencia Nacional sobre Invertebrados Comerciales. Moscú, 1ra. Parte: 169-170.

CSIRKE, J. 1987. Los recursos pesqueros patagónicos y las pesquerías de altura en el Atlántico Sudoccidental. FAO Doc.Tec.Pesca, 286: 78 p.

FILIPPOVA, YU.A. 1969. Sobre la fauna de calamares (Cephalopoda, Decapoda) del Atlántico Sur. Rev. Zool., 48(1): 51-53.

GAEVSKAYA, A.V., CH.M.NIGMATULLIN y O.A. SCHUKHGALTER. 1986. Característica comparativa ecológica de la fauna parasitaria en las principales especies de calamar de la familia Ommastrephidae del Atlántico Sudoeste. Tesis de informes para la IV Conferencia Nacional sobre Invertebrados Comerciales. Moscú, 2da. Parte: 337-338.

HAIMOVICI, M. y J.M. ANDRIGUETTO. 1986. Cefalópodos costeiros capturados na pesca de arrasto do litoral sul do Brasil. Arq.Biol.Tecnol., 29(3): 473-495.

HATANAKA, H. 1986. Growth and life-span of short-finned squid *(Illex argentinus)* in the waters off Argentina. Bull.Jap.Sci.Fish., 52(1): 11-17.

JUANICO, M. 1980. Development in south american squid fisheries. Mar.Fish.Rev.,42 (7-8): 10-14.

KORONKIEWICZ, A. 1980. Size, maturity, growth and food of squids *(Illex argentinus)* (Castellanos, 1960). ICES, C.M. 18: 1-7.

KRISTENSEN, T.K. 1980. Periodical growth rings in cephalopod statoliths. Dana, 1: 39-51.

LAPTIKHOVSKY, V.V. y CH.M. NIGMATULLIN. 1987. Fenómeno de espermatóforos previo en cefalópodos. Autoepítomes de informes para la VIII Conferencia Malacológica Nacional. L. Naúka: 240-242.

LETA, H.R. 1981. Aspectos biológicos del calamar *(Illex argentinus)*. Inf. Téc. INAPE, 23: 1-50.

LIPINSKI, M. 1980. A preliminary study on age of squids from their statoliths. NAFO SCR Doc., 80/II/22: 1-17.

MAXIM, C. 1978. The population structure of *Illex illecebrosus argentinus* (Castellanos, 1960) caught on the Falkland Islands Shelf. Secretaria Marina, IRCM, 11: 129-136.

NESIS, K.N. 1974. Moluscos cefalópodos oceánicos desde el Atlántico Sudoeste. Tr.Inst. Ocean. AC URSS, 98: 52-75.

NESIS, K.N. y CH.M. NIGMATULLIN. 1979. Principales etapas de evolución de calamares de la familia Ommastrephidae (Cephalopoda, Oegopsida). En el libro Problemas de Morfología Evolucionística de Animales. Ediciones de la Universidad de Kazán: 210-219.

NIGMATULLIN, CH.M. 1979. Etapas principales evolucionarias de calamares de la familia Ommastrephidae (Cephalopoda, Oegopsida). En el libro Problemas de Morfología Evolucionística de Animales, Publicaciones de la Universidad de Kazán: 210-219.

NIGMATULLIN, CH.M. 1986. Estructura del área de distribución y los agrupamientos intraespecíficos del calamar *(Illex argentinus)*. Tesis de informes para la IV Conferencia Nacional sobre los Invertebrados comerciales. Moscu, 1ra. Parte: 148-150.

NIGMATULLIN, CH.M., R.M. SABIROV y YU.M. FROERMAN. 1984. Reproductive biology and scale of maturity stages of the reproductive system of male squid *(Illex illecebrosus)*. NAFO SCR Doc., 84/IX/119, serial 916:1-3.

ROSENBERG, A.A., K.F.WIBORG y J.M.BECK. 1980. Growth of *Todarodes sagittatus* (Lamarck) (Cephalopoda, Ommastrephidae) from the Northeast Atlantic, based on counts of statolith growth rings. Sarsia, 66 (1): 53-57.

SCHONE, R. 1977. Fangmöglichkeiten und Verbreitung des Kurzflossenkalmars *(Illex argentinus)* auf dem argentinischen Schelf. Inform Fischwirtschaft, 24(5): 153-157.

SCHUKHGALTER,O.A. 1986. El calamar argentino *(Illex argentinus)* como hospedador intermediario en los ciclos vitales de cestodes. Tesis de informes para la IV Conferencia Nacional sobre los Invertebrados Comerciales. Moscú, 2da. Parte: 352-353.

SCHULDT, M. 1979. Contribución al conocimiento del ciclo reproductor de *Illex argentinus* Castellanos. Com.Invest.Cient.Prov. B.A. Monografías, 10: 110 p.

SHILIN, K.D., L.A. KHVICHIA, CH.M. NIGMATULLIN y V.N. ZNAMENSKY. 1983. Sobre la biología reproductiva del calamar argentino de aleta corta *(Illex argentinus)*. Sistemática y ecología de los moluscos cefalópodos. Col. Tr.Cien., IZ AC URSS, Leningrado: 124-125.

SPRATT, J.D. 1978. Age and growth of the marked squic *(Loligo opalescens)* Berry, in Monterrey Bay. Fish.Bull.Calif., 169: 35-44.

TSYGANKOV, V.YU. 1986a. Estudio de la estructura intraespecífica del calamar argentino *(Illex argentinus)* con los métodos geneto-bioquímicos. Tesis de informes para la IV Conferencia Nacional sobre los Invertebrados Comerciales. Moscú, 1ra. Parte: 166-167.

TSYGANKOV, V.YU. 1986b. Sistemas polimórficos proteicos de calamar y su uso en el estudio de la estructura intraespecífica. Tesis de informes para la III Conferencia Nacional sobre Genética, Selección e Hibridación de Peces, Moscú: 234-235.

TSYGANKOV, V.YU. 1987. Posibilidades del uso de marcadores geneto-bioquímicos en taxonomía de calamares. Autoepítomes de informes para la VIII Conferencia Malacológica Nacional. L. Nauka: 56-57.