

Distribution and behavior of Argentine hake larvae: Evidence of a biophysical mechanism for self-recruitment in northern Patagonian shelf waters

Distribución y comportamiento de las larvas de la merluza argentina: Evidencias de un mecanismo biofísico de autorreclutamiento en aguas de la plataforma continental norte de la Patagonia

G Álvarez-Colombo^{1*}, C Dato¹, GJ Macchi^{1,2}, E Palma^{3,4}, L Machinandiarena¹, HE Christiansen¹, P Betti^{1,2}, C Derisio^{1,2}, P Martos^{1,5}, F Castro-Machado¹, D Brown¹, M Ehrlich¹, H Mianzan^{1,2}, EM Acha^{1,2}

¹ Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Paseo Victoria Ocampo 1, Escollera Norte, B7602HSA, Mar del Plata, Argentina.

² Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Buenos Aires, Argentina.

³ Departamento de Física, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.

⁴ Instituto Argentino de Oceanografía (CONICET), Bahía Blanca, Argentina.

⁵ Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina.

* Corresponding author. E-mail: acolombo@inidep.edu.ar

ABSTRACT. It has been proposed that vertical movements of planktonic organisms coupled to a horizontally or vertically stratified circulation pattern could describe a retention mechanism, with ecological advantages such as favoring recruitment success. The Patagonian stock of the Argentine hake *Merluccius hubbsi* spawns mainly from January to February in relation to a highly productive tidal frontal system. Although retention of fish eggs and larvae has been previously hypothesized for this system, it has not been fully proven and its mechanisms have not yet been proposed for hake early stages. To better understand the physical and biological processes involved in the survival and distribution of hake larvae, we focused on transport features and associated larval behavior governing the retention of larvae in the spawning area and their subsequent distribution to settlement and nursery grounds. To test this hypothesis at appropriate spatial and temporal scales, we analyzed acoustic records to describe vertical and horizontal distribution patterns of hake larvae, discrete plankton samples to confirm the identity of acoustic targets, and outputs from a numerical circulation model to estimate current patterns in the region during the hake spawning months. Coinciding with the development of a functional swimbladder, hake larvae of 4 mm and larger showed a strong vertical distribution pattern associated with a sound scattering layer migrating from the thermocline during the night to near-bottom depths during the day. This diel vertical migration pattern was associated with the circulation structure, equivalent to a two-layer flow, indicating a recirculation pattern in the vertical plane. The retention of early larval stages in the spawning area was evident from the acoustic data, indicating a persistent location for the bulk of hake larvae at the main spawning ground during summer months. The distribution extends to the rest of the nursery grounds as the breeding season advances in agreement with the general pattern of middle shelf bottom circulation vectors produced by the numerical model. The results are discussed within the framework of Bakun's fundamental triad, identifying its elements. In addition, a conceptual model for the main biophysical coupling processes during the early life history of *M. hubbsi* is proposed in order to gain insight about the recruitment mechanism of this species.

Key words: hake larvae, Patagonian shelf, acoustics, retention, recruitment.

RESUMEN. Se ha propuesto que movimientos planctónicos verticales acoplados a patrones de circulación horizontal o verticalmente estratificados podrían describir un mecanismo de retención con ventajas ecológicas como la mejora del reclutamiento. El desove del stock patagónico de la merluza argentina *Merluccius hubbsi* es principalmente de enero a febrero y está asociado a un frente altamente productivo. Aunque se ha hipotetizado sobre la retención de huevos y larvas de peces en este frente, esto no ha sido plenamente probado y sus mecanismos aún no han sido propuestos para los estadios tempranos de la merluza. A fin de comprender mejor los procesos físicos y biológicos involucrados en la supervivencia y distribución de las larvas de merluza, este trabajo se enfocó en los fenómenos de transporte y el comportamiento larvario asociado a ellos, los cuales permitirían la retención de larvas en el área de desove y su posterior distribución hacia las zonas de asentamiento y crianza. Para probar esta hipótesis a escalas espaciales y temporales apropiada, se analizaron registros acústicos para describir los patrones de distribución vertical y horizontal de las larvas de merluza, muestras discretas de plancton para confirmar la identidad de los blancos acústicos, y los resultados de un modelo de circulación numérico para estimar los patrones de corriente en la región durante los meses de desove de la especie. Coincidiendo con el desarrollo de una vejiga natatoria funcional, las larvas de 4 mm y mayores mostraron un marcado patrón de distribución vertical asociado a una capa dispersora del sonido, que migra desde la termoclina, donde se encuentra durante la noche, hasta profundidades cerca del fondo durante el día. Este patrón diario de migración vertical estuvo asociado a la estructura de circulación, equivalente a un flujo en dos capas, lo que indica un patrón de recirculación en el plano vertical. La retención de estadios larvarios tempranos en el área de desove fue evidenciada por los datos acústicos que indican una ubicación persistente del grueso de las larvas de merluza en la principal zona de desove durante los meses de verano. La distribución se extiende al resto de la zona de crianza conforme avanza

la temporada reproductiva coincidiendo con el patrón general de los vectores de circulación de fondo predichos para la sección media de la plataforma. Los resultados se discuten a la luz de la triada fundamental de Bakun identificando sus elementos. Además se propone un modelo conceptual acerca de los principales procesos de acoplamiento biofísico durante las primeras fases del ciclo de vida de la merluza para profundizar en el conocimiento de los mecanismos de reclutamiento de la especie.

Palabras clave: larvas de merluza, plataforma patagónica, acústica, retención, reclutamiento.

INTRODUCTION

The Argentine hake *Merluccius hubbsii* (Marini 1933) is the dominant demersal fish of the Argentine Sea in terms of biomass. During the last years, the Patagonian stock has received most of the research effort because of its greater abundance (~85% of the total biomass, Dato *et al.* 2001) and, consequently, higher commercial importance. Due to overfishing, however, its biomass and recruitment have declined dramatically since the late 1990s (Aubone *et al.* 2000). In this context, there is a need to enhance the knowledge of the processes potentially affecting recruitment and, hence, population growth in order to improve the management of this population.

Hake is a batch spawner with indeterminate annual fecundity (Macchi *et al.* 2004). Reproduction of the Patagonian spawning group occurs from December to March, with a main reproductive peak in January/February (Pájaro *et al.* 2005). The persistence of hake spawning activities in coastal waters (near 50 m depth) off Chubut Province (43°–46° S) is well documented (Ciechomski *et al.* 1983, Macchi *et al.* 2004). The region is also a nursery for recently settled juveniles (Ehrlich 1998, Ehrlich and Macchi 2003). It has been shown that the location of the spawning ground matches a bottom thermal front sited parallel to the coastline, from 43° to 45°30' S, at depths lower than 80 m (Pájaro *et al.* 2005, Macchi *et al.* 2010). This front is part of the highly productive Valdés Peninsula tidal frontal system (Acha *et al.* 2004 and references therein), which is forced by the seasonal thermal stratification and high tidal energy dissipation characteristic of this area (Simpson and Bowers 1981, Glorioso 1987, Glorioso and Flather 1995, Sabatini and Martos 2002). The system is highly productive due to nutrient enrichment forced by tidal mixing. High phytoplankton concentrations characterize the front and sustain abundant zooplankton of diverse size fractions, from micro- to macro-zooplankton (e.g., Carreto *et al.* 1986, Viñas and Ramírez 1996, Mianzan and Guerrero 2000, Álvarez-Colombo *et al.* 2003, Costello and Mianzan 2003, Mianzan *et al.* 2010). Frontal circulation has not been studied, but research on larger spatial scales shows that the annual mean, depth-averaged circulation over the shelf consists of a broad northeastward flow with average velocities of ~3.5 cm s⁻¹ (Palma *et al.* 2008).

As shown, hake early life stages develop in a very rich scenario, both physical and biological. Nevertheless, available information on the dynamics of those early stages offers a somewhat incomplete picture. Ehrlich (1998), based on the scheme of frontal circulation off the northern Valdés

INTRODUCCIÓN

La merluza argentina *Merluccius hubbsii* (Marini 1933) es, en términos de biomasa, el pez demersal dominante en el mar argentino. Debido a su mayor abundancia (~85% de la biomasa total, Dato *et al.* 2001) y, en consecuencia, mayor importancia comercial, el stock patagónico de esta especie ha sido objeto de importantes esfuerzos de investigación en los últimos años; no obstante, su biomasa y reclutamiento han declinado dramáticamente debido a la sobrepesca a partir de finales de la década de los noventa (Aubone *et al.* 2000). En este contexto, para mejorar su manejo es necesario profundizar en el conocimiento de los procesos que potencialmente afectan su reclutamiento, y con éste su crecimiento poblacional.

La merluza es un desovador parcial con fecundidad anual indeterminada (Macchi *et al.* 2004). La reproducción de la población desovante del stock patagónico sucede de diciembre a marzo, con un pico reproductivo principal en enero–febrero (Pájaro *et al.* 2005). La persistencia de su desove en aguas costeras (a cerca de 50 m de profundidad) frente a la provincia de Chubut (43°–46° S) está bien documentada (Ciechomski *et al.* 1983, Macchi *et al.* 2004). Esta región también es zona de crianza para las merluzas juveniles recién transformadas (Ehrlich 1998, Ehrlich y Macchi 2003). Se ha observado que la ubicación del área de desove coincide con un frente térmico paralelo a la costa que va desde 43° a 45°30' S, a profundidades menores a 80 m (Pájaro *et al.* 2005, Macchi *et al.* 2010). Este frente es parte del sistema frontal de mareas altamente productivo de la península Valdés (Acha *et al.* 2004 y referencias en ese trabajo), que es forzado por la estratificación térmica estacional y la gran disipación energética de las mareas características de la zona (Simpson y Bowers 1981, Glorioso 1987, Glorioso y Flather 1995, Sabatini y Martos 2002). Es un sistema altamente productivo debido al enriquecimiento en nutrientes forzado por la mezcla por mareas. El frente se caracteriza por altas concentraciones de fitoplancton que mantienen una abundante población de zooplancton de diversas fracciones, desde micro hasta macrozooplancton (e.g., Carreto *et al.* 1986, Viñas y Ramírez 1996, Mianzan y Guerrero 2000, Álvarez-Colombo *et al.* 2003, Costello y Mianzan 2003, Mianzan *et al.* 2010). Aunque la circulación del frente no ha sido estudiada, investigaciones a mayor escala espacial muestran que la circulación media anual sobre la plataforma, promediada en la profundidad, consiste en un amplio flujo hacia el noreste con velocidades medias de ~3.5 cm s⁻¹ (Palma *et al.* 2008).

Península proposed by Bakun and Parrish (1991), hypothesized on the retention of larvae (mostly specimens >20 mm) at the northern Patagonian spawning grounds; however, retention and its mechanisms have been neither fully proven nor proposed yet. It is still not known how early, fully planktonic larvae avoid advection in this dynamic environment, or how larvae at the moment of metamorphosing into juveniles, reach the principal settlement places at coastal sectors of the spawning area and further south as far as San Jorge Gulf (approximately 100 nautical miles [nmi]).

Vertical movements coupled to a two-layered circulation pattern have been proposed as a plausible retention mechanism for plankton, in general, and fish larvae, in particular (literature reviewed in Sinclair 1988). It has also been established that active vertical positioning by larval stages enables a greater control over horizontal transport, thus enhancing populations' self-recruitment (see Sponaugle *et al.* 2002). Some partial evidence indicates that larvae of *M. hubbsi* and other hake species can migrate following a daily cycle (Hollowed 1992, Ehrlich 1998, Chang *et al.* 1999). Working at the spatial scale of the southwestern Atlantic and employing a numerical simulation model, Palma *et al.* (2008) showed the circulation's vertical structure as roughly equivalent to a two-layer flow, where the upper layer is directed towards the northeast and the bottom layer moves more slowly in the opposite direction. Therefore, the main objective of this study was to test the hypothesis that retention of hake larvae off northern Patagonia and the location of the main settlement grounds may be explained by the coupling of such behavioral and circulation features. In order to do so, an intensive sampling design at appropriate spatial and temporal scales is needed. We used continuous acoustic records to describe vertical and horizontal distribution patterns of hake larvae and their variations, discrete plankton samples to confirm the identity of acoustic targets, and an output from a numerical circulation model to estimate current patterns in the region during the spring and summer months. The results are analyzed within the framework of Bakun's fundamental triad (Bakun 1996), identifying its main elements. Finally, a conceptual model is drawn about the main biophysical coupling processes during the hake's early life history in order to gain insight about the recruitment process of this hake stock.

MATERIAL AND METHODS

Oceanographic, acoustic, and biological samples were obtained in 11 surveys carried out from 2000 to 2009 onboard the research vessels *Dr. Eduardo Holmberg* and *Capitán Oca Balda* of the National Institute for Fisheries Research and Development (INIDEP, Mar del Plata, Argentina). The primary goal of the surveys was to assess the juveniles and reproductive groups during the spawning season of the northern Patagonian hake stock in the Argentine Sea, between 43° and 47° S (table 1). Larval distribution was

Como se ha mencionado, las primeras fases del ciclo de vida de la merluza se desarrollan en un escenario con mucha riqueza, tanto física como biológica; sin embargo, la información disponible acerca de la dinámica de dichas fases tempranas ofrece un panorama bastante incompleto. Basado en el esquema de circulación frontal al norte de la península Valdés propuesto por Bakun y Parrish (1991), Ehrlich (1998) planteó la hipótesis de la retención de larvas (principalmente especímenes >20 mm) en las zonas de desove del norte de la Patagonia; no obstante, dicha retención y sus mecanismos no han sido aún totalmente probados, ni siquiera propuestos. Aún se desconoce cómo las larvas de los primeros estadios, totalmente planctónicos, evitan la advección en este ambiente dinámico, o cómo las larvas al momento de su metamorfosis a organismos juveniles llegan a sus principales sitios de asentamiento en sectores costeros del área de desove, y más al sur a zonas tan distantes como el golfo San Jorge (a ~100 millas náuticas).

Se han propuesto movimientos verticales acoplados a un patrón de circulación de dos capas como un mecanismo plausible de retención general de plancton, y de larvas de peces en particular (revisión bibliográfica por Sinclair 1988). También se ha establecido que el posicionamiento vertical activo de los estadios larvarios permite un mayor control sobre el transporte horizontal propiciando así el autorreclutamiento de la población (ver Sponaugle *et al.* 2002). Algunas evidencias parciales indican que las larvas de *M. hubbsii* y otras especies de merluza pueden migrar siguiendo un ciclo diario (Hollowed 1992, Ehrlich 1998, Chang *et al.* 1999). Trabajando a la escala espacial del Atlántico suroccidental y utilizando un modelo numérico de simulación, Palma *et al.* (2008) mostraron que su estructura vertical de circulación equivale a grandes rasgos a un flujo en dos capas, en el que la capa superior se mueve hacia el noreste mientras que la capa inferior se mueve mucho más lentamente en dirección opuesta. Por lo tanto, el principal objetivo de este estudio ha sido probar la hipótesis de que la retención de larvas de merluza en el norte de la Patagonia y la ubicación de los principales sitios de asentamiento, pueden ser explicadas por el acoplamiento de los patrones de comportamiento y circulación antes mencionados. Para hacerlo se requirió un diseño de muestreo intensivo a escalas espaciales y temporales apropiadas. Se emplearon registros acústicos continuos para describir los patrones de distribución vertical y horizontal de las larvas de merluza y sus variaciones, muestras discretas de plancton a fin de confirmar la identidad de los blancos acústicos, y los resultados de un modelo numérico de circulación para estimar los patrones de corriente en la región durante los meses de primavera y verano. Los resultados se analizan a la luz de la triada fundamental de Bakun (1996), identificando sus principales elementos. Finalmente se trazó un modelo conceptual de los principales procesos biofísicos de acoplamiento durante los estadios tempranos del ciclo de vida de la merluza con el fin de profundizar en el conocimiento del proceso de reclutamiento de este stock de la especie.

Table 1. Survey dates and coverage range, gear employed, and data usage.**Tabla 1.** Fecha y cobertura geográfica, equipo de muestreo y uso de los datos de cada campaña.

Survey date	Survey range	Plankton nets employed	Analysis of acoustic and net samples
January 2000	43°–47° S	Bongo (500 μm)	Vertical distribution of aggregations and histological study of swimbladder development
January 2004	43°–45°30' S	Bongo (500 μm)	Horizontal distribution of early larvae
January 2005	43°30'–47' S	Bongo (500 μm)	Horizontal distribution of early larvae
February 2005	43°–45°30' S	Multinet (300 μm)	Diel vertical migration cycle of early larvae
January 2006	43°–47° S	Bongo (500 μm)	Horizontal distribution of early larvae
January 2007	43°–47° S	Bongo (500 μm)	Horizontal distribution of early larvae
February 2008	43°30'–47° S	Bongo (500 μm)	Horizontal distribution of early larvae
December 2008	43°–45° S	Bongo (500 μm)	Horizontal distribution of early larvae
January 2009	43°–47° S	Plankton sledge (500 μm)	Horizontal distribution of early larvae
February 2009	43°–45°50' S	Bongo, plankton sledge (500 μm)	Horizontal distribution of early larvae
April 2009	43°–46°50' S	RMT-1 (1000 μm), small bottom trawl	Horizontal distribution of late larvae and settled early juveniles

analyzed interannually considering six surveys conducted in consecutive years during the peak of the reproductive season (January–February 2004–2009), and also during a single season, with four consecutive surveys between December 2008 and April 2009. Most of the oceanographic and biological sampling was done at predefined stations arranged along acoustic transects (fig. 1a).

Oceanographic characterization of the area

Oceanographic data (temperature, salinity, depth) were obtained using a SBE 19 Seacat CTD profiler (Sea-Bird Electronics Inc., Bellevue, Washington). Water column structure was analyzed from CTD profiles to interpret the vertical distribution of the acoustic scatterers. In order to quantify the stratification condition, the parameter of stability ϕ (Simpson 1981), a measure of the work needed to homogenize the water column (expressed in J m^{-3}), was calculated. A critical value of 40 J m^{-3} was established to define the position of the front (Martos and Sánchez 1997, Sabatini and Martos 2002). Due to the scarcity of current measurements, the circulation pattern during January was determined from a recent numerical model for the Patagonian shelf (Palma *et al.* 2008). This simulation includes all the major forcings of the region, namely winds, tides, freshwater discharges, and western boundary currents.

Acoustic and biological sampling

Acoustic data were recorded continuously in all cruises at the maximum ping rate relative to depth. The acoustic survey design consisted of transects regularly separated by about 25 nmi perpendicularly oriented to the bathymetry, encompassing a maximum area of *ca.* 35,000 nmi² comprising the

MATERIAL Y MÉTODOS

Se obtuvieron muestras oceanográficas, acústicas y biológicas de 11 campañas realizadas de 2000 a 2009 a bordo de los buques oceanográficos *Dr. Eduardo Holmberg* y *Capitán Oca Balda* del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP, Mar del Plata, Argentina). La primer meta de las campañas fue evaluar los grupos de merluzas juveniles y reproductores durante la temporada de desove del stock de merluza del norte de la Patagonia, en el Mar Argentino, entre 43° y 47° S (tabla 1). La distribución de las larvas de merluza fue analizada interanualmente considerando seis campañas realizadas en años consecutivos durante el punto máximo de la temporada reproductiva (enero–febrero de 2004–2009), y también a lo largo de una sola temporada, con cuatro campañas consecutivas entre diciembre de 2008 y abril de 2009. La mayoría de las muestras oceanográficas y biológicas se tomaron en estaciones predefinidas ubicadas a lo largo de transectos acústicos (fig. 1a).

Caracterización oceanográfica del área

Los datos oceanográficos (temperatura, salinidad, profundidad) se obtuvieron con un CTD Seacat SBE 19 (SeaBird Electronics Inc., Bellevue, Washington). La estructura de la columna de agua fue analizada a partir de los perfiles de CTD para interpretar la distribución vertical de los dispersores acústicos. Con el fin de cuantificar la estratificación se calculó el parámetro de estabilidad ϕ (Simpson 1981), una medida del trabajo necesario para homogeneizar la columna de agua (expresada en J m^{-3}) y se estableció un valor crítico de 40 J m^{-3} para definir la posición del frente (Martos y Sánchez 1997, Sabatini y Martos 2002). Dada la falta de

spawning and nursery areas (fig. 1a). The acoustic equipment, calibrated using standard target techniques (Foote *et al.* 1987), consisted of Simrad EK500 echo sounders (Kongsberg Maritime AS, Kongsberg, Norway) and 38-kHz (split beam, 3 dB angle of 7°), 120-kHz (split beam, 3 dB angle of 7°), and 200-kHz (single beam, 3 dB angle of 7°, not available on the R/V *Capitán Oca Balda*) hull-mounted transducers. Acoustic data were logged in an Ingres relational database and subsequently analyzed with Simrad BI500 (Simrad 1993), BEI (Korneliussen 2004), and Myriax Echoview v4.1 (Myriax Pty Ltd., Hobart, Tasmania) post-processing software.

Biological sampling was accomplished with two purposes. First, the validation of strong 38-kHz sound scattering layers (SSL) commonly recorded during the surveys carried out at the season's peak, with samples taken at or near the predefined stations (fig. 1a). Second, to determine the distribution of late larvae and early juveniles at the end of the season (February and April 2009), with a systematic sampling design of the surveyed area, following the position of

mediciones de corriente, el patrón de circulación durante enero se determinó a partir de un modelo numérico reciente de la plataforma patagónica (Palma *et al.* 2008) que incluye todos los forzamientos principales de la región: vientos, mareas, descargas de agua dulce, y corrientes de margen occidental.

Muestreo acústico y biológico

En todos los cruceros los datos acústicos se registraron a la tasa máxima de disparo respecto a la profundidad. El diseño de muestreo acústico consistió en transectos regulares separados entre sí alrededor de 25 millas náuticas orientados perpendicularmente a la batimetría, abarcando un área de cerca de 35,000 millas náuticas cuadradas que comprenden las áreas de desove y crianza (fig. 1a). El equipo acústico, calibrado utilizando técnicas de blanco estándar (Foote *et al.* 1987), consistió en ecosondas Simrad EK500 (Kongsberg Maritime AS, Kongsberg, Noruega) y transductores de 38 kHz (haz dividido con un ángulo de 3 dB de 7°), 120 kHz

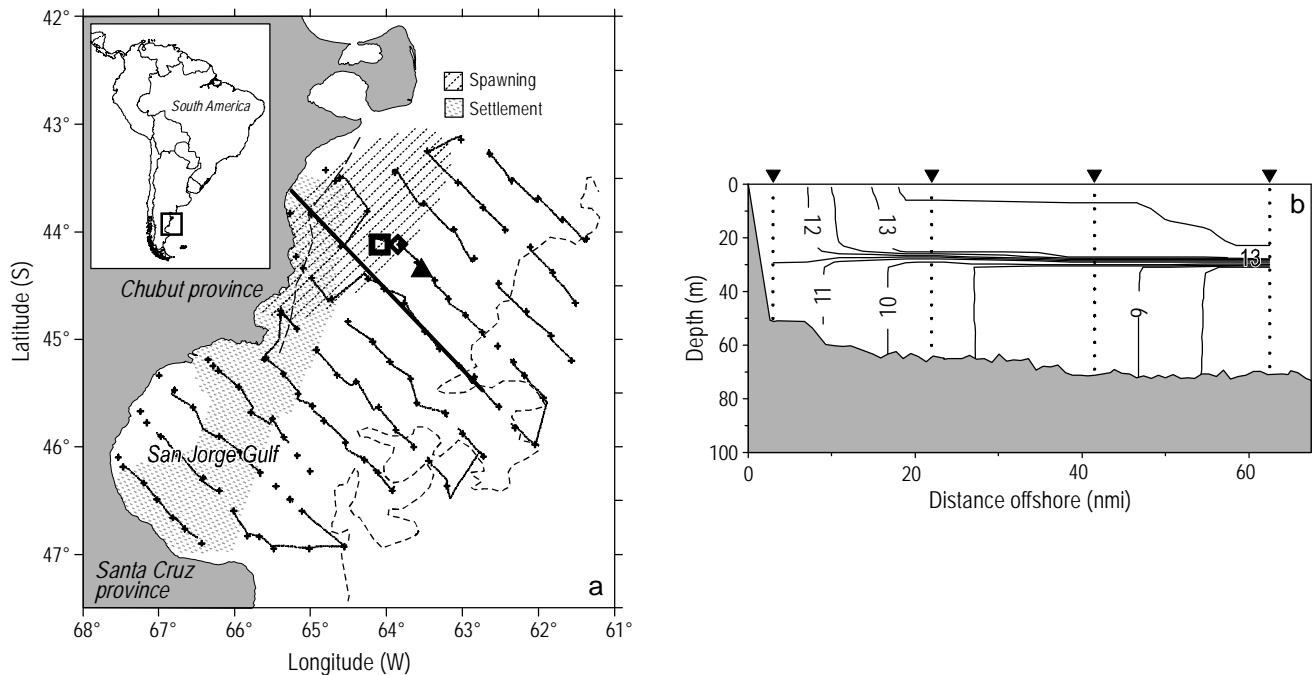


Figure 1. Study area. (a) Schematic delimitation of the spawning and settlement grounds (from Ehrlich and Macchi 2003). The dashed line shows the average position of the tidal front (critical Simpson parameter $\phi = 40 \text{ J m}^{-3}$). Example of acoustic track during the January surveys (2006, grey lines). Symbols represent the position of the predefined fishing/sampling stations (small crosses) and the three validation tows selected to exemplify the characteristic length distribution of aggregations of hake larvae in January/February (fig. 4): 2000/bongo net (\diamond), 2005/Multinet/DVM study (\blacktriangle), and 2009/plankton sledge (\square). The dotted line represents the 100-m isobath. (b) Typical temperature section ($^{\circ}\text{C}$) at the spawning ground during summer showing the well-mixed and stratified zones of the tidal front (solid line in fig. 1a).

Figura 1. Área de estudio. (a) Delimitación esquemática de las zonas de desove y asentamiento de juveniles (de Ehrlich y Macchi 2003). La línea quebrada muestra la posición media del frente de mareas (parámetro crítico de Simpson, $\phi = 40 \text{ J m}^{-3}$). Ejemplo de recorrido acústico en las campañas de enero (2006; líneas grises). Los símbolos representan la posición de las estaciones pre-definidas de pesca/muestreo (pequeñas cruces) y los tres arrastres de validación seleccionados para ejemplificar la distribución de longitudes característica de las agregaciones de larvas de merluza en enero-febrero (fig. 4): 2000/red Bongo (\diamond); 2005/estudio con MultiNet de la migración vertical diaria (\blacktriangle); 2009/muestreador de plancton (\square). La línea punteada representa la isóbata de 100 m. (b) Sección típica de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) en la zona de desove durante el verano que muestra las zonas bien mezclada y estratificada del frente de mareas (línea sólida en la fig. 1a).

the predefined sampling stations (fig. 1a). Different nets were employed at different moments of the spawning season considering larval size, swimming abilities, and position in the water column. The densest aggregations of larvae found at the season's peak were sampled at the SSL depths with bongo nets (300/500 μm mesh size, equipped with mechanical flowmeter), a multiple opening-closing net (Multinet, 300 μm mesh size, Hydro-Bios Apparatebau GmbH, Kiel-Holtenau, Germany), and a plankton sledge (500 μm mesh size, equipped with mechanical flowmeter) (see Wiebe and Benfield 2003 for descriptions). At the end of the season (April 2009), grown larvae were caught during the night by oblique tows with a rectangular mid-water trawl (RMT-1, 1 m² mouth area, 1000 μm mesh aperture; modified from Baker *et al.* 1973), while a small bottom trawl (6 m total length, 10 m bridles, 6 m headrope and groundrope, 25 mm wing mesh size, 10 mm at the cod end, 0.25 m² otter board surface, and 80 cm vertical opening) was towed during the day to catch settled juveniles (specimens ranging from 20 to 120 mm). Pelagic nets were towed at an average speed of 3.5 kn and monitored in real-time with acoustic telemetry sensors (Scanmar AS, Åsgårdstrand, Norway) for depth range and mouth operation angle (RMT-1). For those nets lacking opening-close capabilities, hauls were performed minimizing the vessel's speed during quick lowering and lifting maneuvers, and trawling the nets over the predefined depth during relatively long periods (typically 15 min) in order to minimize the contribution of organisms from the upper layers.

Plankton samples containing early larvae were fixed in 5% formalin solution. Total length (TL, mm) of hake larvae was later recorded to evaluate their length distribution. Late larvae and settled juveniles caught with the RMT-1 and the small bottom trawl were sorted and measured onboard immediately after the net hauls. No corrections were made in measured lengths for shrinkage due to preservation, following Fowler and Smith (1983) who found an average shrinkage of only 4.3% TL for *Merluccius bilinearis* larvae.

The acoustic properties of the species found in net samples were taken into consideration in order to explore their contribution to the scattered energy at the frequencies employed. As classified by Stanton *et al.* (1994, 1998a, 1998b), the zooplankton groups most commonly found in northern Patagonian shelf waters (mainly copepods, amphipods, euphausiids, chaetognaths, and sergestid decapods) fall into the weakly-scattering, fluid-like zooplankton, with small contrasts of density and sound speed relative to the surrounding water. Since their scattering strength depends mainly on the target size-wavelength relation, their acoustic response decreases with decreasing frequency. Consequently, at relatively low frequencies such as 38 kHz, animals too small compared with the wavelength of sound (*ca.* 40 mm) are essentially undetectable. In contrast, at those frequencies, zooplankton with gas inclusions like siphonophores and swimbladder fish larvae can give rise to strong resonant

(haz dividido con un ángulo de 3 dB de 7°) y 200 kHz (haz simple de 3 dB de 7°, no disponible en el B/O *Capitán Oca Balda*), montados en los cascos de los barcos. Los registros acústicos fueron capturados en una base de datos relacional Ingres y posteriormente analizados mediante los programas de postprocesamiento Simrad B1500 (Simrad 1993), BEI (Korneliussen 2004) y Myriax Echoview v4.1 (Myriax Pty Ltd., Hobart, Tasmania).

El muestreo biológico se llevó a cabo con dos propósitos: primero, para validar las marcadas capas dispersoras de sonido de 38 kHz comúnmente registradas durante las campañas realizadas durante el punto máximo de la temporada, con muestras tomadas en o cerca de las estaciones predefinidas (fig. 1a); segundo, para determinar la distribución de las larvas tardías y los primeros estadios juveniles al final de la temporada (febrero y abril de 2009) con un diseño de muestreo sistemático del área de estudio siguiendo la posición de las estaciones de muestreo predefinidas (fig. 1a). Se emplearon distintas redes en los diferentes momentos de la temporada de desove considerando el tamaño de las larvas, su capacidad natatoria y su posición en la columna de agua. Las agregaciones larvarias más densas encontradas en el punto máximo de la temporada se muestrearon en las profundidades correspondientes a las capas dispersoras de sonido con redes Bongo (malla de 300/500 μm , equipadas con flujómetro mecánico); Multinet (Hydro-Bios Apparatebau GmbH, Kiel-Holtenau, Alemania) de apertura-cierre múltiple (malla de 300 μm); y un trineo epibentónico para plancton (malla de 500 μm , equipado con flujómetro mecánico) (ver descripción de Wiebe y Benfield 2003). Hacia el final de la temporada (abril de 2009) se capturaron larvas desarrolladas, durante la noche, mediante lances oblicuos de una red de arrastre rectangular de media agua (RMT-1; boca con área de 1 m², malla de 1000 μm , modificada a partir de Baker *et al.* 1973); mientras que durante el día se utilizó una pequeña red de arrastre de fondo (6 m de longitud total, con bridas de 10 m, 6 m de relinga superior e inferior, malla de las piernas de 25 mm, malla del copo de 10 mm, puertas de 0.25 m² de superficie y apertura vertical de 80 cm) para capturar organismos juveniles asentados (especímenes entre 20 y 120 mm). Las redes pelágicas se arrastraron a una velocidad media de *ca.* 3.5 nudos y se monitorearon en tiempo real con sensores de telemetría acústica (Scanmar AS, Åsgårdstrand, Noruega) para el intervalo de profundidad y el ángulo de apertura de la boca (RMT-1). En el caso de las redes sin mecanismo de apertura y cierre los arrastres se realizaron minimizando la velocidad del barco durante maniobras rápidas de arriado y cobrado, y arrastrando las redes a la profundidad predefinida durante períodos relativamente largos (típicamente de 15 min) a fin de minimizar la contribución de organismos de las capas superiores.

Las muestras con larvas de merluza en los primeros estadios se fijaron en una solución de formol al 5%. Después se midió la longitud total (LT, mm) de las larvas para evaluar su distribución de tallas. Las larvas tardías y merluzas juveniles

scattering (Benfield *et al.* 2003, Godø *et al.* 2009). At frequencies close to the resonance frequency, acoustic scatter from a small number of gas-bearing zooplankton can overwhelm that from a far larger number of other zooplankton types by a factor of several orders of magnitude (Stanton *et al.* 1994, Lavery *et al.* 2003). This attribute can be exploited for their identification when determining the dominant sound scatterers in mixed zooplankton populations (Korneliussen and Ona 2003, Lavery *et al.* 2007), and therefore forms the basis of recognition of the aggregations of hake larvae in this study. Thus, the distribution of hake larvae was determined from the 38-kHz echograms, while the other frequency echograms were used to discriminate larvae from other types of scatterers, given their distinctive frequency response.

Validation of 38-kHz echo recordings

To verify the presence of hake larvae at the 38-kHz SSL, several ground-truthing tows (5–10 stations per survey) were done during the peak season surveys in the main spawning area. The bongo net and the plankton sledge were employed to sample the characteristic near-bottom SSL during daylight in the areas with high acoustic backscattering amplitudes. From one of those samples, obtained with the bongo net in January 2000, a subset of individuals representative of the length range measured was analyzed, using histological techniques to determine the degree of swimbladder development and further infer the acoustic properties of hake larvae at the SSL. The larvae were mounted in agar, dehydrated in ethanol, cleared in xylol, and embedded in paraffin. Serial dorso-ventral sections were cut at 3- μ m thickness, stained with hematoxylin-eosine-fluoxine solution, and analyzed under the microscope. Individuals were classified into four swimbladder development classes, considering the presence of the gas gland tissues and relative size of the lumen. When developed, the anteroposterior length of the swimbladder was measured (the dimension less affected by bladder deformation due to rapid decompression) and the relationship with larval total length was estimated for further analysis of the acoustic response at age/length.

The analysis of the correspondence between the acoustic records and the distribution of hake larvae was complemented with an experiment following a diel vertical migration (DVM) cycle of the 38-kHz SSL. This research was carried out during a period of 20 h, at a fixed position located at 44°20' S, 63°31' W (fig. 1a). Plankton samples were taken at six moments covering different light conditions (night, dawn, day, and dusk). Four horizons were covered at each sampling instance employing the Hydro-Bios Multinet. Sampling horizons matched the 38-kHz SSL and strata above and below it, covering most of the water column. Additionally, 120-kHz data were also recorded. Plankton samples were fixed in formalin solution and subsequently sorted under a dissecting microscope. Specimens of the different

asentadas capturadas con la red RMT-1 y la pequeña red de arrastre de fondo se separaron y midieron a bordo inmediatamente después del cobrado de la red. Las longitudes medidas no se corrigieron por encogimiento debido a la preservación, considerando que Fowler y Smith (1983) encontraron tan sólo un encogimiento medio de 4.3% de LT en larvas de *Merluccius bilinearis*.

Se tomaron en consideración las propiedades acústicas de las especies encontradas en las muestras de las redes para explorar su contribución a la energía dispersada a las frecuencias empleadas. Según la clasificación de Stanton *et al.* (1994, 1998a, 1998b) los grupos de zooplancton más comúnmente encontrados en las aguas de la plataforma del norte de la Patagonia (principalmente copépodos, anfípodos, eufáusidos, quetognatos y decápodos sergéstidos) caen en la categoría de zooplancton “tipo fluido” con poca capacidad de dispersión, debido a pequeños contrastes de densidad y velocidad de sonido con relación al agua circundante. Dado que su fuerza de dispersión depende principalmente de la relación entre el tamaño del blanco y la longitud de onda, su respuesta acústica disminuye al disminuir la frecuencia. Consecuentemente, a frecuencias relativamente bajas como 38 kHz, animales muy pequeños en comparación con la longitud de onda del sonido (ca. 40 mm) son esencialmente indetectables. En contraste, a esas frecuencias, el zooplancton con inclusiones de gas como los sifonóforos y las larvas de peces con vejiga natatoria pueden dar lugar a una fuerte dispersión resonante (Benfield *et al.* 2003, Godø *et al.* 2009). A frecuencias cercanas a la de resonancia la dispersión acústica de pequeñas cantidades de zooplancton conteniendo gas puede rebasar la de otros tipos de zooplancton mucho más numeroso por un factor de varios órdenes de magnitud (Stanton 1994, Lavery *et al.* 2003). Este atributo se puede aprovechar para la identificación del zooplancton dispersor de sonido dominante en poblaciones mixtas (Korneliussen y Ona 2003, Lavery *et al.* 2007), y por lo tanto en este estudio constituyó la base para reconocer las agregaciones de larvas de merluza; por ello, su distribución se determinó a partir de los ecogramas a 38 kHz, mientras que los ecogramas a otras frecuencias se emplearon para discriminar larvas de otros tipos de dispersores, dada su distintiva respuesta a cada frecuencia.

Validación de los ecorregistros a 38 kHz

A fin de verificar la presencia de larvas de merluza en la capa dispersora de 38 kHz se realizaron varios arrastres de verificación (5 a 8 estaciones por campaña) durante las campañas en el punto máximo de la temporada en la principal área de desove. Se emplearon la red Bongo y el trineo epibentónico para plancton para sondear la capa dispersora cercana al fondo durante el día en las áreas con altas amplitudes de retrodispersión acústica. A partir de una muestra obtenida con la red Bongo en enero de 2000, se analizó un subconjunto de individuos representativos del intervalo de

species caught were identified, counted, and measured from subsamples.

Multi-frequency analysis of bottom-aggregated larvae

To verify the existence of resonant scattering from hake larvae in the length-range caught in nets, the theoretical equations of the resonance frequency (f_0) and the backscattering cross-sections (σ_{bs}) proposed by Andreeva (1964) were used with parameters set as in Griffiths *et al.* (2001). This calculation allowed us to infer the dimension of a swimbladder that produces acoustic resonance at 38 kHz, and to estimate the target strength (TS, in dB re 1 m²) differences at the frequencies used, as:

$$f_0 = \{(3\gamma P + 4\mu)/\rho\}^{1/2}/2\pi a \quad (1)$$

$$\sigma_{bs} = a^2/(((f_0/f)^2 - 1)^2 + (1/Q^2)) \quad (2)$$

$$TS = 10 \log_{10}(\sigma_{bs}) \quad (3)$$

where f_0 is the resonance frequency; f , the insonifying frequency; γ , the ratio of specific heats of air, taken as 1.4; P , the static pressure at the depth where the fish is located (in Pa); μ , the shear modulus of live tissues surrounding the bladder, taken as 10⁵ Pa; ρ , the density of seawater, taken as 1025 kg m⁻³; a , the radius of the sphere whose volume equals that of the swimbladder; Q , the quality factor, inversely related to the system damping, taken as 5; and σ_{bs} , the backscattering cross-section (m²).

To analyze empirically the frequency-dependence of backscattering from larval aggregations, a multi-frequency analysis employing 38, 120, and 200 kHz was performed on echograms recorded over the spawning area in January 2009. Daylight data from sectors with total depths greater than 50 m were echo-integrated over the volume defined by the SSL core height and averaged over intervals (elementary sampling distance unit, ESDU) of 1 nmi. The mean volume backscattering strength (MVBS, in dB re 1 m⁻¹; MacLennan *et al.* 2002) from the three frequencies was extracted from echograms at a volume backscattering strength (S_v) threshold of -75 dB, with Echoview software. The echo intensities at the three frequencies were then compared as the difference in MVBS (Everson *et al.* 1993; Madureira *et al.* 1993a, 1993b) between 38 kHz and the higher frequencies (f) employed as:

$$\Delta MVBS_{38 \text{ kHz}-f} = MVBS_{38 \text{ kHz}} - MVBS_f \quad (4)$$

Taken together, these analyses conducted on the origin, vertical distribution, and acoustic properties of the 38-kHz SSL, configured its characterization, which was then used to interpret the echograms of the evaluated survey datasets.

longitud medido empleando técnicas histológicas para determinar el grado de desarrollo de la vejiga natatoria y de allí inferir las propiedades acústicas de las larvas de merluza en esa capa dispersora. Las larvas se montaron en agar, se deshidrataron con etanol, aclararon en xilol e incluyeron en parafina. Se cortaron secciones dorso-ventrales a un grosor de 3 μ m, que se tiñeron con una solución de hematoxilina-eosina-fluoxina y se analizaron al microscopio. Cada individuo se clasificó en una de cuatro clases de desarrollo de la vejiga considerando la presencia de los tejidos de la glándula de gas y el tamaño relativo del lumen. Cuando la vejiga se encontró desarrollada se midió su longitud anteroposterior (su dimensión menos afectada por deformación debido a la rápida descompresión) y se estimó la relación con la longitud total de la larva para posteriormente analizar la respuesta acústica de cierta edad/longitud.

El análisis de correspondencia entre registros acústicos y la distribución larvaria de la merluza se complementó con un experimento que siguió un ciclo migratorio vertical diario (MVD) de la capa dispersora de 38 kHz. Esta investigación se realizó durante un periodo de 20 h en una posición fija ubicada en 44°20' S, 63°31' W (fig. 1a). Se tomaron muestras de plancton en seis momentos con diferentes condiciones de luz (en la noche, al amanecer, en el día y al oscurecer). Se cubrieron cuatro horizontes en cada instancia de muestreo utilizando la red Multinet Hydro-Bios, coincidiendo con la capa dispersora de 38 kHz y estratos por encima y debajo de la misma, y cubriendo la mayor parte de la columna de agua. También se registraron datos a 120 kHz. Las muestras de plancton se fijaron en formol y después se analizaron con ayuda de un microscopio de disección. Los individuos de las diferentes especies capturadas se identificaron, contaron y midieron a partir de submuestras.

Análisis multifrecuencia de las agregaciones demersales de larvas

A fin de verificar la existencia de dispersión resonante de las larvas de merluza en el intervalo de tallas capturado en las redes, se utilizaron las ecuaciones teóricas de la frecuencia de resonancia (f_0) y las secciones transversales de retrodispersión (σ_{bs}) propuestas por Andreeva (1964) con parámetros establecidos como lo hicieron Griffiths *et al.* (2001). Estos cálculos permitieron inferir la dimensión de una vejiga natatoria que produce resonancia acústica a 38 kHz, y estimar las diferencias en la intensidad de blanco (TS, dB re 1 m², por sus siglas en inglés) de los blancos acústicos a las frecuencias utilizadas, de la siguiente manera:

$$f_0 = \{(3\gamma P + 4\mu)/\rho\}^{1/2}/2\pi a \quad (1)$$

$$\sigma_{bs} = a^2/(((f_0/f)^2 - 1)^2 + (1/Q^2)) \quad (2)$$

Patterns of horizontal distribution of hake larvae

Based on the above-established characterization of hake larval aggregations and the frequency response of other organisms, we estimated the contribution of larvae to total 38-kHz backscattering recorded during the analyzed surveys. Only daylight echograms were considered for this study given the mix of different species that concur in proximity to the thermocline during the night. Echograms obtained simultaneously at the available frequencies along each survey-track were scrutinized and compared in order to interpret and extract the scattering from 38-kHz hake larval layers. The 38-kHz echograms showing overlapped echoes from hake larval and adult stages were analyzed by means of post-processing software tools with a detailed ping-to-ping mode in order to detect the clear individual adult fish-tracks inside the fuzzy larval-aggregation echo-traces and discriminate their contribution (A Madirolas, pers. comm.).

Echo-integration measurements in terms of the nautical area scattering coefficient (NASC, in $m^2 nmi^{-2}$; MacLennan *et al.* 2002), averaged at ESDU of 1 nmi were determined using Simrad BI500 and BEI software. The NASC values obtained were then interpolated between sampling transects over the surveyed areas and mapped. Interannual (2004–2009) and seasonal (December 2008–April 2009) variations in the spatial patterns were examined. The seasonal analysis included also the abundance distribution of settled juveniles assessed using the small bottom trawl, given the unfeasible acoustic detection of organisms in close contact to the bottom with hull-mounted transducers (Mitson 1983, Ona and Mitson 1996).

Finally, to test the larval retention hypothesis, the spatial patterns of distribution of hake larvae were associated with the vertical and horizontal circulation features predicted by the physical numerical simulation to build up a conceptual model of the dynamics of hake early stages in the spawning season.

RESULTS

Physical setting

In summer, the temperature profiles across the front showed a clear separation between the coastal area, characterized by well-mixed waters, and the offshore region, where a sharp thermocline of varying thickness at 20–50 m depth separated the upper and bottom waters. The average position of the front, as predicted by the Simpson parameter, was approximately aligned to the coastline, about 15 nmi from it (fig. 1a). This transitional area was defined by horizontal gradients as the thermocline intersects the surface and bottom layers (fig. 1b).

The modeled horizontal bottom circulation in the study area was characterized by well-defined patterns: it was mainly southwestward in the middle shelf and onshore in the

$$TS = 10 \log_{10}(\sigma_{bs}) \tag{3}$$

donde f_0 es la frecuencia de resonancia; f , la frecuencia de insonificación; γ , la razón de calor específico del aire, tomada como 1.4; P , la presión estática a la profundidad donde se encuentran los peces (en Pa); μ , el módulo de elasticidad de los tejidos que rodean la vejiga, tomados como 10^5 Pa; ρ , la densidad del agua de mar, tomada como 1025 kg m^{-3} ; a , el radio de la esfera cuyo volumen es igual al de la vejiga nata-toria; Q , el factor de calidad, inversamente relacionado con la amortiguación del sistema, tomado como 5; y σ_{bs} , la sección transversal de retrodispersión (en m^2).

Para analizar empíricamente la dependencia de la frecuencia de la retrodispersión de las agregaciones larvianas se realizó un análisis multifrecuencia utilizando 38, 120 y 200 kHz en ecogramas grabados a lo largo de la zona de des-ove en enero de 2009. Los datos tomados durante el día en sectores con profundidades mayores a 50 m fueron eco-integrados en el volumen definido por la altura del núcleo de la capa dispersora y promediados para unidad elemental de distancia de muestreo (ESDU, por sus siglas en inglés) de una milla náutica. La fuerza media de retrodispersión volumétrica (MVBS, por sus siglas en inglés, expresada en $dB \text{ re } 1 \text{ m}^{-1}$; MacLennan *et al.* 2002) a las tres frecuencias se extrajo de ecogramas a un umbral de S_V (coeficiente de retrodispersión volumétrica) de -75 dB , con el software Echoview. Las intensidades del eco a las tres frecuencias fueron luego comparadas como la diferencia en la MVBS (Everson *et al.* 1993; Madureira *et al.* 1993a, 1993b) entre 38 kHz y la otras frecuencias empleadas (f) como sigue:

$$\Delta MVBS_{38 \text{ kHz}-f} = MVBS_{38 \text{ kHz}} - MVBS_f \tag{4}$$

En su conjunto, estos análisis llevados a cabo en el origen, la distribución vertical y las propiedades acústicas de la capa dispersora de 38 kHz, configuraron su caracterización que luego fue usada para interpretar los ecogramas de los conjuntos de datos de las campañas evaluados.

Patrones de la distribución horizontal de las larvas de merluza

Con base en la anterior caracterización de las agregaciones de larvas de merluza y la frecuencia de respuesta de otros organismos se estimó la contribución de las larvas al total de la retrodispersión de 38 kHz registrada en las campañas analizadas. Para este estudio sólo se consideraron los ecogramas obtenidos durante el día dada la profusión de especies que concurren en las proximidades de la termoclina durante la noche. Los ecogramas obtenidos simultáneamente a las frecuencias disponibles a lo largo de cada transecto de campaña fueron sujetos a escrutinio y comparados a fin de interpretar y extraer la dispersión de 38 kHz de las capas de larvas de merluza. Los ecogramas a 38 kHz que mostraron ecos

inner shelf, with branches in the main embayments (fig. 2a). The vertical structure of the circulation in a cross-shelf section through the hake spawning ground during summer was equivalent to a two-layer flow. It clearly showed a recirculation pattern in the vertical plane with intense offshore flow in the upper layers, decreasing in intensity with depth and inverting direction towards the coast in the bottom boundary layer (about 10 m from the bottom). Weaker velocities were also seen at the thermocline depth at nearly 50–60 nmi from shore (fig. 2b).

Vertical distribution and validation of echo recordings

Echograms obtained in the spawning area showed the presence of aggregations of high-intensity acoustic signals at 38 kHz, with peak MVBS values ranging from –40 to –50 dB, often partially masking the presence of strong acoustic targets like adult hake. Typically, records showed bottom-related layers of variable thickness during daylight hours, ascending to the thermocline depth at dusk and staying at that depth during the night. The bottom-to-thermocline migration process was accomplished in approximately one hour at a bottom depth of 75 m (fig. 3).

Samples obtained from validation tows directed to the bottom aggregations during daylight hours showed the presence of hake larvae as preeminent 38-kHz scatterers with a characteristic length distribution ranging from 2 to 11 mm (fig. 4). A total of 1553 hake larvae, corresponding to a density of *ca.* 3 larvae m⁻³, were caught in one horizontal bongo tow near the bottom on 31 January 2000 at 43°50' S, 63°30' W (figs. 1, 3). From that sample, 74 individuals were used to perform histological analysis. The observed stages of swimbladder development were characterized as follows: class 1 (non-developed), included non-functional swimbladders; classes 2, 3, and 4 (early lumen, partially inflated, and fully developed), included swimbladders showing different phases of development with morphological evidence of organ functionality defined by the presence of the gas gland and the *rete mirabile* (fig. 5a, b). A gradual development process was evident from the distribution of stages of the swimbladder versus larval total length (fig. 5c). At a length of 4 mm, 90% of larvae had swimbladders in stages 2–4 (55% with visible inflated swimbladders), while at 9 mm, almost 100% of larvae had a fully developed swimbladder. Measurements of the anteroposterior length of 24 developed swimbladders were employed in a more detailed study (L Machinandiarena, unpublished data), resulting in the following larval and pre-recruit swimbladder length (L_{SB})-total body length (L_T) relationship:

$$L_{SB} = 0.0369(L_T)^{1.2915} (N = 218; r^2 = 0.89) \quad (5)$$

The analysis of a complete DVM cycle showed the SSL located at a depth of *ca.* 50 m during the night in coincidence

sobrepuestos de estadios larvarios y adultos de merluza se analizaron mediante herramientas informáticas de postprocesamiento con un modo detallado pulso a pulso a fin de detectar las claras ecotrazas de peces adultos individuales entre los difusos ecorregistros de las agregaciones de larvas, y discriminar su contribución (A Madirolas, com. pers.).

Las ecointegraciones en términos del coeficiente de dispersión por área náutica (NASC, por sus siglas en inglés) expresadas en m² millas náuticas⁻² (MacLennan *et al.* 2002), promediadas a un ESDU de 1 milla náutica fueron determinadas mediante los programas Simrad BI500 y BEI. Los valores de NASC obtenidos fueron después interpolados entre los transectos de muestreo que abarcan la zona de estudio y cartografiados. Se examinaron las variaciones interanuales (2004–2009) y estacionales (de diciembre de 2008 a abril de 2009) en los patrones espaciales. El análisis estacional también incluyó la distribución de abundancias de merluzas juveniles recién transformadas, evaluada mediante la pequeña red de arrastre de fondo, dada la imposibilidad de detectar acústicamente por medio de transductores montados en el casco organismos en contacto directo con el fondo (Mitson 1983, Ona y Mitson 1996).

Finalmente, para probar la hipótesis de la retención de larvas se asociaron los patrones de distribución espacial de las larvas de merluza con los rasgos de la circulación vertical y horizontal predichos por la simulación numérica física para construir un modelo conceptual de la dinámica de los estadios tempranos de desarrollo de la merluza en su temporada de desove.

RESULTADOS

El contexto físico

En el verano los perfiles de temperatura a través del frente mostraron una clara separación entre la zona costera, caracterizada por aguas bien mezcladas, y la región mar adentro donde una marcada termoclina de espesor variable, a 20–50 m de profundidad, separaba las aguas superficiales de las del fondo. La posición media del frente, tal y como lo predice el parámetro de Simpson, estuvo aproximadamente alineada a la costa, a 15 millas náuticas de ésta (fig. 1a). Esta zona de transición estuvo definida por gradientes horizontales conforme la termoclina intersectaba las capas superficial y demersal (fig. 1b).

El modelo de la circulación horizontal de fondo en el área de estudio se caracterizó por tener patrones bien definidos, dirigiéndose principalmente al suroeste sobre la plataforma media y hacia la costa en la plataforma interior, con ramificaciones en las principales bahías (fig. 2a). La estructura vertical de la circulación en la sección transversal de la plataforma a lo largo de la zona de desove de la merluza durante el verano fue equivalente a un flujo de dos capas. En el plano vertical mostró un claro patrón de recirculación con un intenso flujo mar adentro en la capa superior, que disminuyó

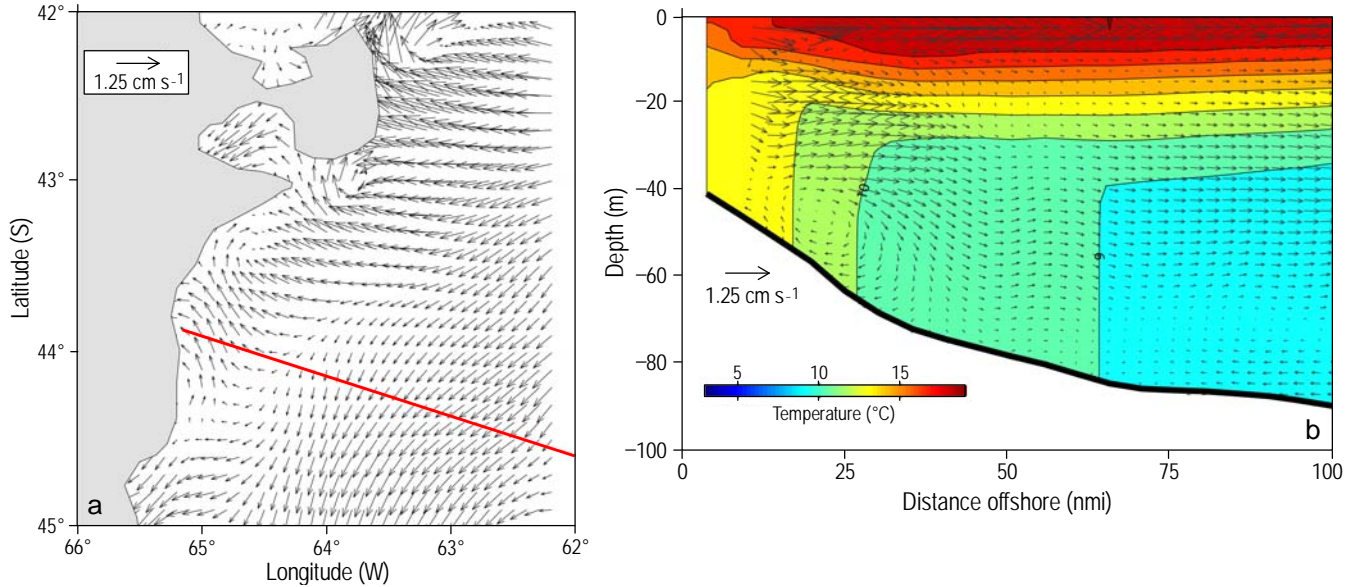


Figure 2. (a) Horizontal view of the study area showing the bottom velocity vectors during January. (b) January temperature and velocity vectors in a cross-section in the main concentration area of the spawning population (red line in fig. 2a).

Figura 2. (a) Vista horizontal del área de estudio que muestra los vectores de velocidad en el fondo en enero. (b) Vectores de temperatura y velocidad en enero en una sección transversal al área de mayor concentración de la población desovante (línea roja en la fig. 2a).

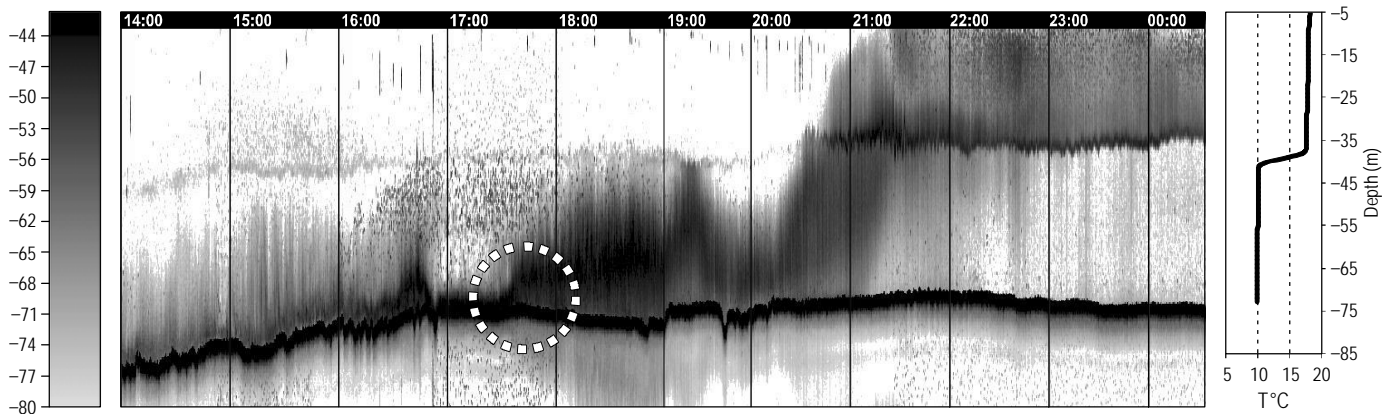


Figure 3. Synthetic echogram of a larval hake aggregation obtained from 31 January to 1 February 2000 across the spawning area, showing the vertical distribution pattern (tags at top in local time). Higher acoustic intensity was related to the bottom during daylight hours (left). At dusk, the scatterers ascended to the thermocline depth (right), as indicated in the CTD profile (right side). Scale of volume backscattering strength (S_V in dB; left side). The dashed circle represents the time and depth of the validation bongo net tow.

Figura 3. Ecograma sintético de la agregación de larvas de merluza obtenido del 31 de enero al 1 de febrero de 2000 a través del área de desove, donde se muestra el patrón de distribución vertical (arriba aparece la hora local). La mayor intensidad acústica estuvo relacionada con el fondo durante el día (izquierda). Durante el ocaso los dispersores ascendieron a la profundidad de la termoclina, como lo muestra el perfil de CTD (lado derecho). Escala de la intensidad de retrodispersión volumétrica (S_V) en dB (lado izquierdo). El círculo quebrado representa el momento y la profundidad a que se realizó el arrastre de validación con la red Bongo.

with the thermocline, and at near-bottom depths (*ca.* 95 m) during the day, changing depths at dawn and dusk (fig. 6, upper panels). Analysis of samples in the laboratory consisted of sorting hake larvae as well as other zooplankton groups, of which the most abundant fraction (maximum

en intensidad con la profundidad e invirtió su dirección hacia la costa en su límite inferior (alrededor de 10 m del fondo). También se observaron menores velocidades a la profundidad de la termoclina, a cerca de 50–60 millas náuticas de la costa (fig. 2b).

density of 750 m^{-3}) corresponded to organisms of less than 20 mm, considered as non-38-kHz scatterers. This fraction included mainly copepods as well as chaetognaths, hyperiid amphipods, mysids, ctenophores, cumaceans, and larval stages of stomatopods, euphausiids (furcilia and calyptopis), bryozoans (cyphonauta), decapods, polychaetes, and squid. Maximum densities of those groups pooled together were found at intermediate depths (levels 2 and 3) at all stations. The vertical distribution of larger groups and those known to contain gas vesicles were considered separately as possible 38-kHz scatterers (fig. 6, middle and bottom panels). Anchovy larvae with a length range of 2–10 mm were mostly confined to the uppermost layers during the day and night in densities of up to 0.17 m^{-3} . Given that they are known to inflate the swimbladder by gulping air near the surface during the night, some contribution to the scattering from the SSL could be expected at the night stations near the thermocline. Among jellyfish, ctenophores (*Mnemiopsis leidyi*) aggregated in the uppermost layers at the six stations, often in such high densities that they clogged the net (fig. 6, middle panel). Nectophores of siphonophore colonies of *Pyrostephos vanhoeffeni* were found mainly in the two deepest levels where they reached densities of up to 75 m^{-3} . Even belonging to colonies including a gas-filled pneumatophore, their distribution did not match the entire investigated 38-kHz SSL, with maximum densities found at sampling horizons with low scattering levels at the night stations. Instead, their distribution coincided with a deeper 120-kHz SSL (echogram not presented in this paper). A few individuals ($n = 1-2$) of the hydromedusa *Aequorea* sp. were also caught at varying depths during the day and night, without correlation with the studied 38-kHz SSL.

Hake larvae were caught mainly between the thermocline and the bottom levels with densities of up to 0.29 m^{-3} . When comparing the general pattern of vertical distribution of pooled hake larvae, no significant trend was observed. However, considering the described swimbladder stages of development from the 2000 data, larvae were split into two size groups (<4 and ≥ 4 mm). Thus, hake larvae smaller than 4 mm were distributed at all times in most of the water column with greater abundances at the thermocline depth, while a strong correlation pattern of distribution with the migrating 38-kHz SSL was found considering only larvae of 4 mm and larger (fig. 6, middle and bottom panels).

The above analysis showed that the 38-kHz SSL observed during the spawning season of *M. hubbsi* correspond to the aggregations of its stages as small as 4 mm TL, indicating that in coincidence with the initial inflation of the swimbladder a DVM behavior of larvae is triggered.

Multi-frequency analysis of bottom-aggregated larvae

The output of the scattering model for spherical air bubbles, employed as set, indicated resonant scattering at 38 kHz for a bubble with a radius of 0.25 mm at a depth of 70 m.

Distribución vertical y validación de los ecogramas

Los ecogramas obtenidos en la zona de desove mostraron la presencia de agregaciones de señales acústicas de gran intensidad a 38 kHz, con valores máximos de MVBS de -40 a -50 dB, que con frecuencia disimulaban parcialmente la presencia de blancos acústicos fuertes como merluzas adultas. Típicamente los registros mostraron capas de espesor variable relacionadas con el fondo durante el día, que ascendían a la profundidad de la termocline al oscurecer y permanecían a esa profundidad durante la noche. El proceso de migración desde el fondo a la termocline se completaba en aproximadamente una hora en fondos con 75 m de profundidad (fig. 3).

Las muestras obtenidas de arrastres de validación dirigidos a agregaciones demersales durante el día mostraron la presencia de larvas de merluza como dispersores preeminentes a 38 kHz, con una distribución de longitud característica de 2 a 11 mm (fig. 4). En un arrastre horizontal de fondo con una red Bongo en $43^{\circ}50' \text{ S}$, $63^{\circ}30' \text{ W}$, el 31 de enero de 2000 se capturaron en total 1553 larvas de merluza, que corresponden a una densidad de cerca de 3 larvas m^{-3} (figs. 1, 3); de esa muestra se usaron 74 individuos para análisis histológicos. Los estadios de desarrollo de la vejiga natatoria observados se caracterizaron como: clase 1, sin desarrollo incluyendo las vejigas no funcionales; y clases 2, 3 y 4 (lumen temprano, parcialmente inflada y plenamente desarrollada), incluyendo vejigas natatorias que mostraban diferentes fases de desarrollo con evidencia morfológica de funcionalidad (como órgano) definida por la presencia de la glándula de gas y la *rete mirabile* (fig. 5a, b). Fue evidente un proceso de desarrollo gradual a partir de la distribución de estadios de vejiga natatoria contra la longitud total de las larvas (fig. 5c). A una longitud de 4 mm, 90% de las larvas mostraron vejigas natatorias en estadios 2–4 (55% con vejigas visiblemente infladas), mientras que a 9 mm casi el 100% de las larvas tuvieron una vejiga natatoria plenamente desarrollada. En un estudio más detallado por L. Machinandiarena (datos no publicados) se utilizaron mediciones de la longitud antero-posterior de 24 vejigas natatorias desarrolladas, que resultaron en la siguiente relación entre longitud de la vejiga natatoria de larvas y prerreclutas (L_{SB}) y la longitud corporal total (L_T):

$$L_{SB} = 0.0369(L_T)^{1.2915} \quad (N = 218; r^2 = 0.89) \quad (5)$$

El análisis de un ciclo completo de MVD mostró la capa dispersora ubicada a una profundidad de cerca de 50 m durante la noche coincidiendo con la termocline, a profundidades cercanas al fondo (ca. 95 m) durante el día, y cambiando de profundidad al amanecer y al anochecer (fig. 6, paneles superiores). El análisis de las muestras en el laboratorio consistió en separar las larvas de merluza, así como otros grupos de zooplancton de los cuales la fracción

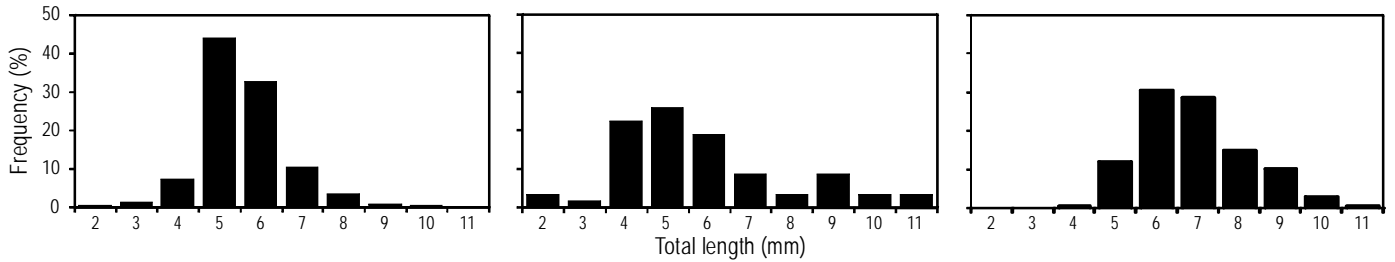


Figure 4. Examples of total length distribution of hake larvae caught from bottom aggregations with the nets employed at the peak of the spawning season. Left: bongo net (January 2000; $n = 685$; mean = 5.85 mm). Center: Multinet (March 2005; $n = 58$; mean = 5.83 mm). Right: plankton sledge (January 2009; $n = 216$; mean = 6.89 mm).

Figura 4. Ejemplos de la distribución de longitudes de las larvas de merluza capturadas de las agregaciones demersales con las redes empleadas en el punto máximo de la temporada reproductiva. Izquierda: red Bongo (enero de 2000; $n = 685$; media = 5.85 mm). Centro: Multinet (marzo de 2005; $n = 58$; media = 5.83 mm). Derecha: trineo epibentónico de plancton (enero de 2009; $n = 216$; media = 6.89 mm).

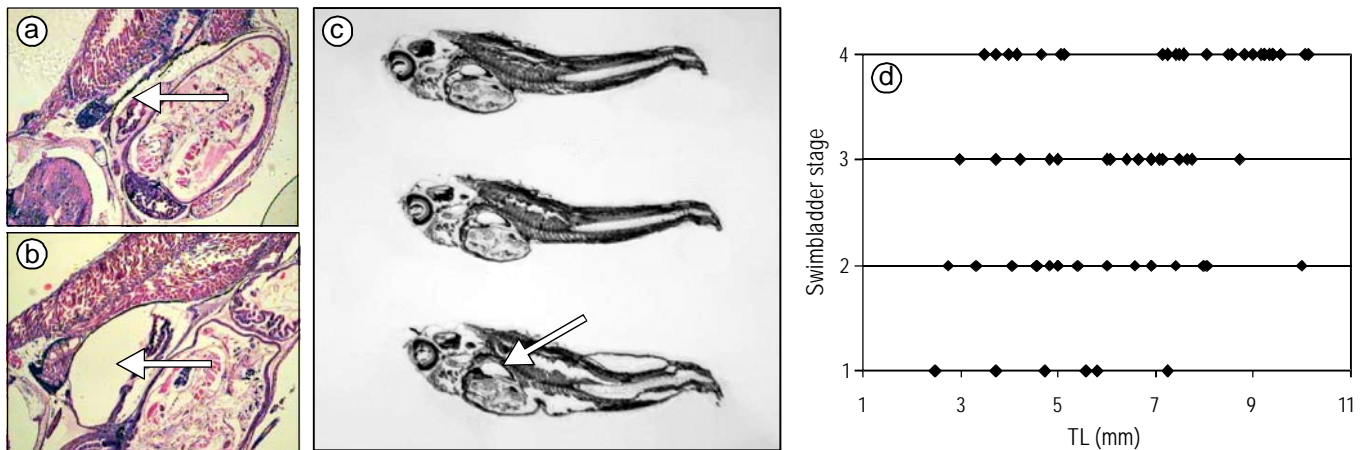


Figure 5. Examples of swimbladder development (arrows) and summary of histological analysis: (a) early lumen stage, (b) fully developed stage, (c) microtome cut series of a hake larva with fully developed swimbladder, and (d) swimbladder developmental classes versus total length of larvae.

Figura 5. Ejemplos de desarrollo de vejiga natatoria (flechas) y resumen del análisis histológico: (a) estadio de lumen temprano, (b) estadio totalmente desarrollado, (c) serie microtómica de una larva de merluza con vejiga natatoria totalmente desarrollada, y (d) clases de desarrollo vesicular contra longitud total de las larvas.

According to the swimbladder length/total body length relationship stated in this paper, and assuming that the measured bladder length equals the diameter of an equivalent volume bubble, the estimated resonant swimbladder corresponds to a hake larva of 7.6 mm. This length falls well inside the size range of the larvae caught from the bottom aggregations with different nets (fig. 4). Moreover, predicted TS values for the same swimbladder radius were $TS_{38\text{ kHz}} = -58.1\text{ dB}$, $TS_{120\text{ kHz}} = -71.3\text{ dB}$, and $TS_{200\text{ kHz}} = -71.9\text{ dB}$, being $\Delta TS_{(38-120\text{ kHz})} = 13.2\text{ dB}$ and $\Delta TS_{(38-200\text{ kHz})} = 13.8\text{ dB}$.

The comparative analysis of MVBS field measurements showed great differences between the response obtained at 38 kHz and that obtained at the higher frequencies. MVBS at 38 kHz was 15.6 dB ($n = 69$, $SD = 1.87$) and 14.0 dB ($n = 69$; $SD = 3.03$) higher than MVBS at 120 and 200 kHz, respectively (fig. 7), in close agreement with the ΔTS predictions of the scattering model.

más abundante (máxima densidad de 750 m^{-3}) correspondió a organismos de menos de 20 mm, considerados no dispersores a 38 kHz. Esta fracción incluía principalmente copépodos, así como quetognatos, anfípodos hipéridos, misidáceos, ctenóforos, cumáceos y estadios larvarios de estomatópodos, eufáusidos (furcilia y caliptopis), briozoarios (cifonuatras), decápodos, poliquetos y calamar. Las máximas densidades de estos grupos combinados se encontraron a profundidades intermedias (niveles 2 y 3) en todas las estaciones. La distribución vertical de los grupos de mayor tamaño y los conocidos por contener vesículas gaseosas fueron considerados separadamente como posibles dispersores a 38 kHz (fig. 6, paneles medio e inferior). Las larvas de anchoíta, con longitudes de 2–10 mm, se encontraron día y noche mayoritariamente confinadas a las capas superiores, en densidades de hasta 0.17 m^{-3} . Dado que éstas son conocidas por inflar la vejiga natatoria absorbiendo aire cerca de la superficie

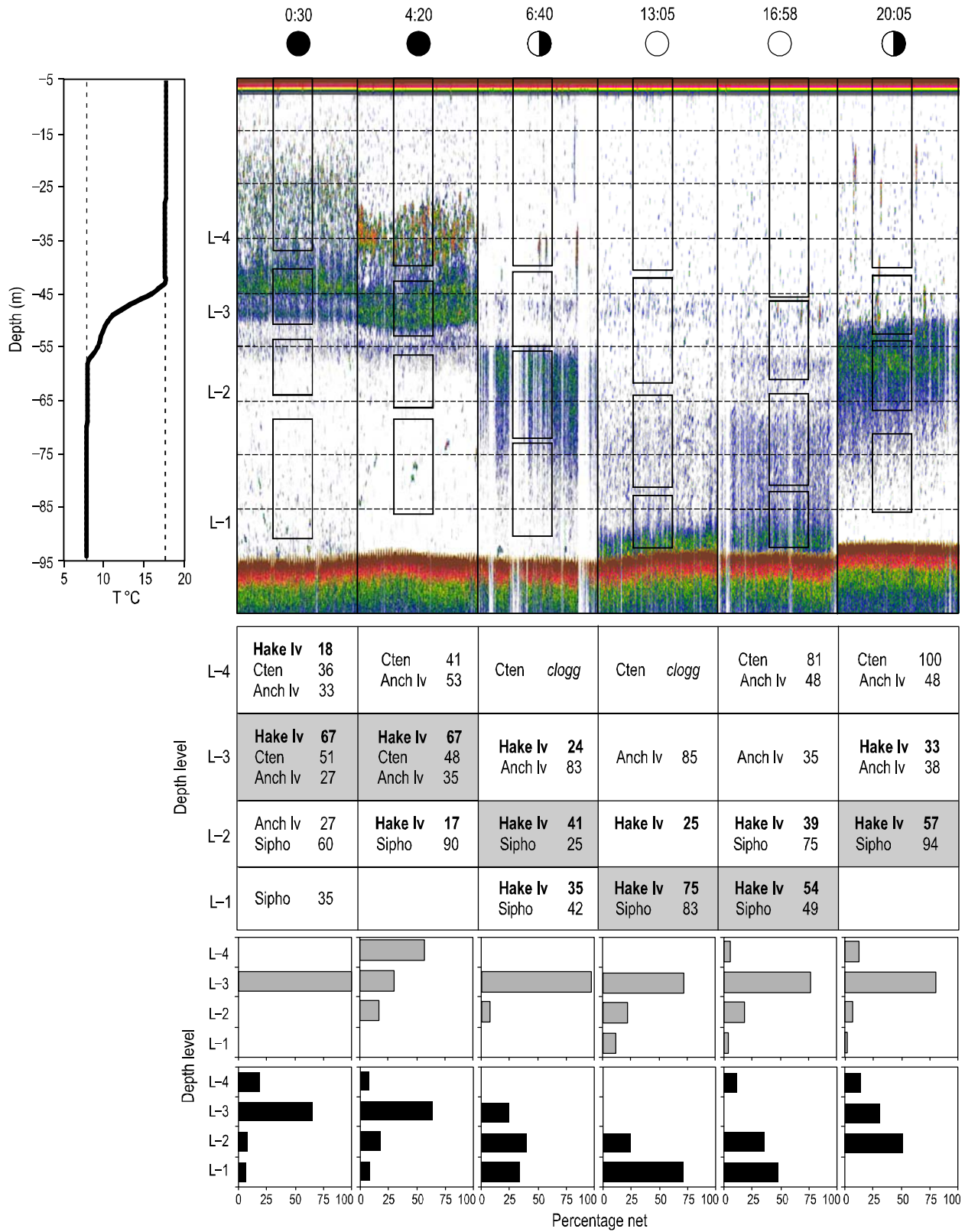


Figure 6. Upper panels: synthetic 38-kHz echogram showing sections of the acoustic records obtained during the six Multinet tows at a fixed station in the February 2005 survey. Time and light condition are presented along the top axis. Empty boxes indicate the depth range sampled with each net. The CTD profile shows the presence of a conspicuous thermocline between 44 and 56 m (left). Typical adult anchovy distributions were present, disaggregated above the thermocline during the night and adopting schooling behavior during the day. (Cont.

opposite page). (Cont.) Middle panel: vertical distribution of candidates for scattering at 38 kHz, where Hake lv = hake larvae ≥ 4 mm, Cten = ctenophores, Anch lv = anchovy larvae, and Sipho = siphonophores. The occurrence of the three groups is presented for levels totalizing at least 80% of the total abundance obtained at each sampling instance. Grey boxes represent the depth of the sound scattering layer. Bottom panel: vertical distribution of hake larvae presented as the percentage of larvae in each level per sampling instance. Grey bars: larvae < 4 mm; black bars: larvae ≥ 4 mm.

Figura 6. Panel superior: ecograma sintético a 38 kHz que muestra secciones de los registros acústicos obtenidos durante los seis lances con Multinet en una estación fija en la campaña de febrero de 2005. La hora y condiciones de luz se presentan en el eje superior. Los rectángulos vacíos indican el rango de profundidad muestreado con cada red. El perfil de CTD muestra la presencia de una termoclina conspicua entre 44 y 56 m (izquierda). La típica distribución de las anchoítas adultas fue observada, durante la noche desagregadas sobre la termoclina y durante el día formando cardúmenes. Panel central: distribución vertical de los presuntos dispersores a 38 kHz donde Hake lv = larvas de merluza ≥ 4 mm, Cten = ctenóforos, Anch lv = larvas de anchoíta, y Sipho = sifonóforos. La ocurrencia de los tres grupos se presenta para niveles con un total de al menos 80% de la abundancia total obtenida en cada instancia de muestreo. Las celdas grises representan la profundidad de las capas dispersoras de sonido. Panel inferior: distribución vertical de las larvas de merluza presentada como el porcentaje de larvas en cada nivel por instancia de muestreo. Barras grises: larvas < 4 mm; barras negras: larvas ≥ 4 mm.

Patterns of horizontal distribution of hake larvae

Interannual distribution of the hake larval aggregations at the peak of the spawning season was obtained by interpolating the NASC values obtained (fig. 8). A persistence of the aggregation nuclei in the spawning area was observed during summer. This pattern was particularly clear in 2006, 2007, and 2009. In 2004, 2005, and 2008, a southwestward dispersion was detected, particularly evident in 2005. In addition, at the northern data limit a continuity of the aggregations was evident as isolines of lesser densities, suggesting some degree of northeastward dispersion beyond the surveyed area. As observed, the maximum densities varied between

durante la noche, cabría esperar alguna contribución suya a la la capa dispersora en las estaciones nocturnas cercanas a la termoclina. Entre el plancton gelatinoso, los ctenóforos (*Mnemiopsis leidyi*) se encontraron agregados en las capas superiores en las seis estaciones, con densidades tales que con frecuencia colmataron la red (fig. 6, panel central). Se encontraron nectóforos de colonias del sifonóforo *Pyrosophos vanhoeffeni* principalmente en los dos niveles más profundos, donde alcanzaron densidades de hasta 75 m^{-3} . Aun perteneciendo a colonias que incluían un neumatóforo lleno de gas, su distribución no coincidió completamente toda la capa dispersora de 38 kHz investigada, encontrando sus máximas densidades en horizontes de muestreo con bajos

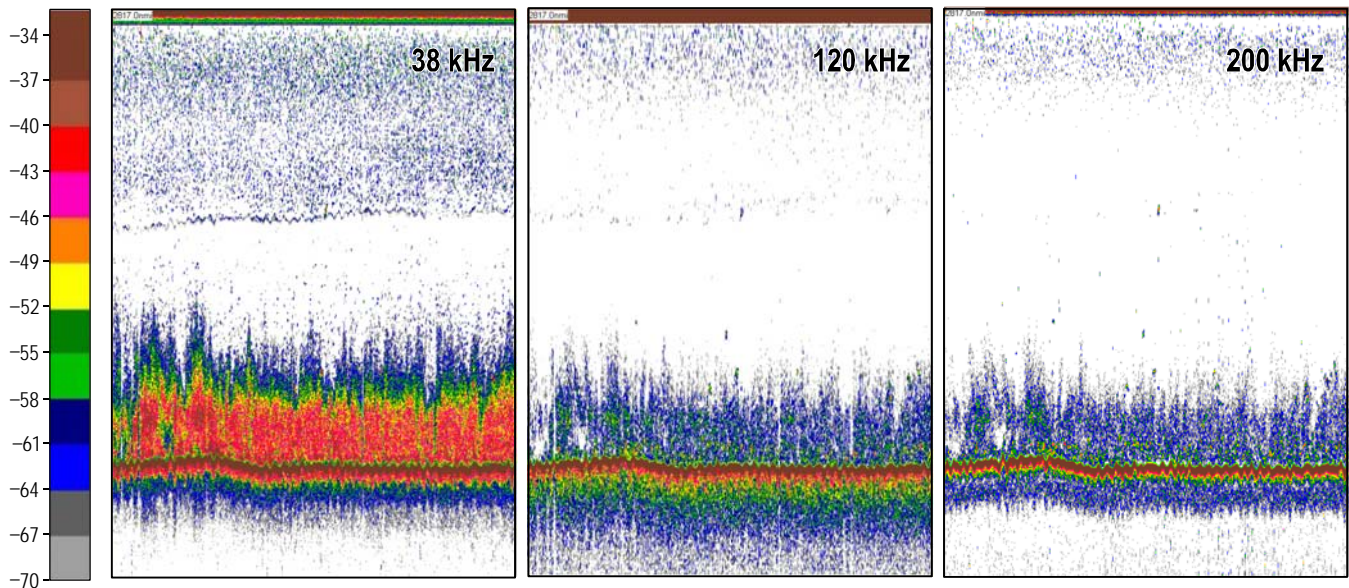


Figure 7. Echogram section (one nautical mile) recorded on 23 January 2009 at 11:10 local time showing the difference in scattering intensity from an aggregation of hake larvae at the frequencies employed. Ping duration sets were 0.3 ms (38 kHz), 1 ms (120 kHz), and 0.6 ms (200 kHz). Scale of volume backscattering strength (S_v in dB; left side). Echogram S_v threshold = -75 dB. Bottom depth = 79 m.

Figura 7. Sección de ecograma (una milla náutica) registrada el 23 de enero de 2009 a las 11:10 hora local que muestra la diferencia en la intensidad de dispersión de una agregación de larvas de merluza a las frecuencias empleadas. La duración de los pulsos fue de 0.3 ms (38 kHz), 1 ms (120 kHz) y 0.6 ms (200 kHz). Escala de la intensidad de retrodispersión volumétrica (S_v) en dB (lado izquierdo). Umbral de S_v en los ecogramas = -75 dB. Profundidad del fondo = 79 m.

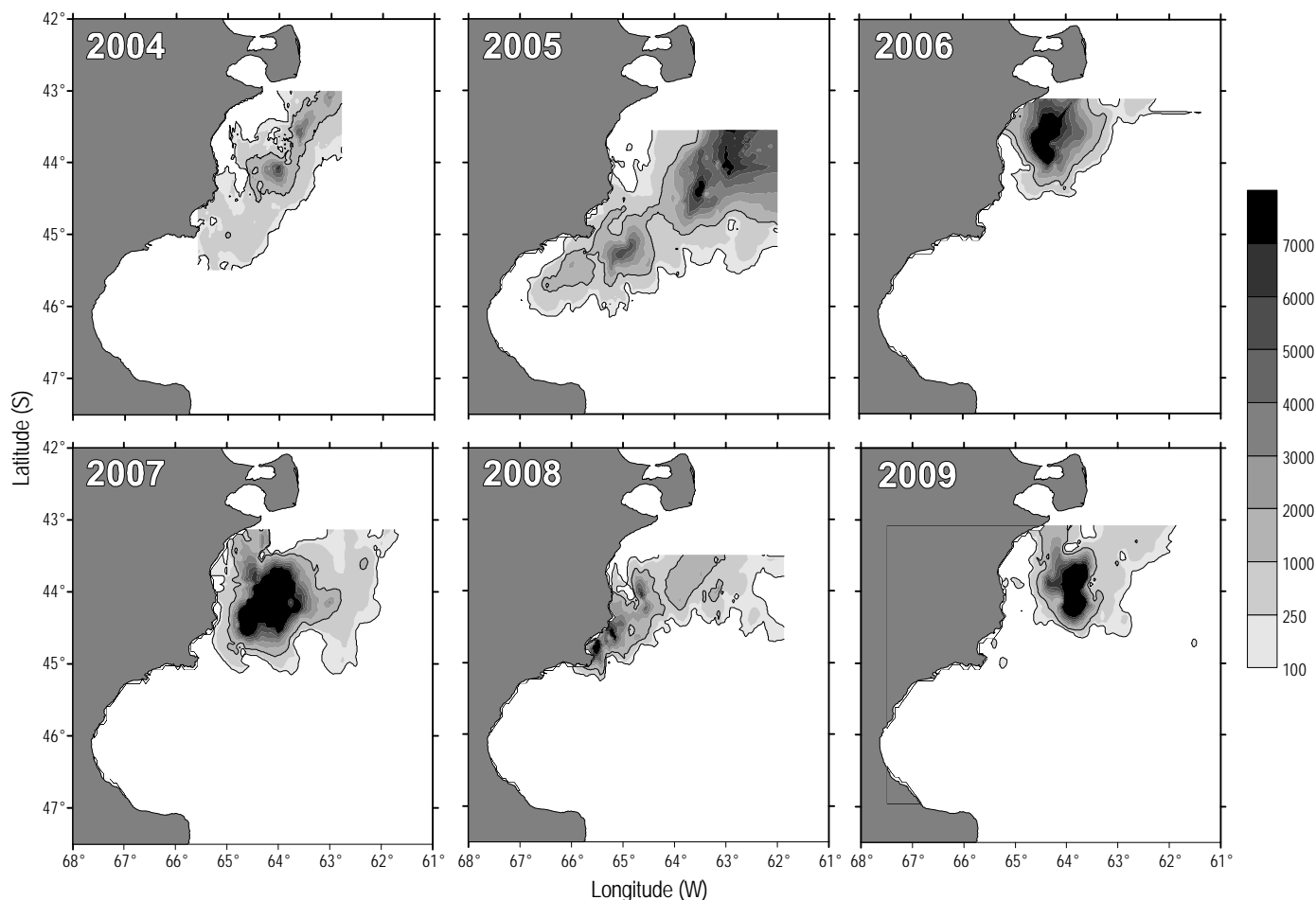


Figure 8. Plots of the horizontal distribution of the nautical area scattering coefficient (NASC) assigned as hake larvae for the interannual time-series surveys (2004–2009; see table 1).

Figura 8. Planos de la distribución horizontal del coeficiente de retrodispersión por área náutica (NASC) identificado como larvas de merluza en las campañas para la serie interanual (2004–2009; ver tabla 1).

years, indicating a different degree of success of year offspring and/or a mismatch between the maximum season densities and survey time.

The examination of the images of horizontal plots of hake larval backscatter revealed aspects of the progress of their distribution during a reproductive season (fig. 9). In December 2008, no larvae were detected either in the acoustics records or in the routine plankton assessment throughout the spawning area. A decrease in acoustic density levels was recorded in the January to April surveys. This is to be expected due to the decrease in spawning activities with the progress of the reproductive season, larval mortality, and the increase in larval and swimbladder sizes with a consequent departure of their scattering properties from acoustic resonance at 38 kHz (given the inverse relation between swimbladder size and resonance frequency). However, some spots of high concentration were still observed in the spawning area corresponding to recently hatched larvae, as confirmed from net samples.

niveles de dispersión durante la noche; en cambio, su distribución coincidió con una capa dispersora más profunda de 120 kHz (ecograma no presentado en este artículo). También se capturaron a diferentes profundidades, noche y día, algunos individuos ($n = 1-2$) de la hidromedusa *Aequorea* sp., sin correlación alguna con la SSL de 38 kHz estudiada.

Las larvas de merluza fueron capturadas principalmente entre la termoclina y los niveles del fondo, con densidades de hasta 0.29 m^{-3} . No se observó ninguna tendencia significativa al comparar el patrón general de distribución vertical de las larvas de merluza en su conjunto. Sin embargo, considerando los estadios de desarrollo de la vejiga natatoria descritos a partir de los datos de 2000, las larvas fueron divididas en dos grupos de tamaño ($< y \geq 4 \text{ mm}$). Así, las larvas de merluza $< 4 \text{ mm}$ estuvieron distribuidas en la mayor parte de la columna de agua con mayores abundancias alrededor de la termoclina, mientras que tomando en cuenta sólo las larvas $\geq 4 \text{ mm}$ se encontró un fuerte patrón de correlación de su distribución con la migración de la capa dispersora de 38 kHz (fig. 6, paneles medio e inferior).

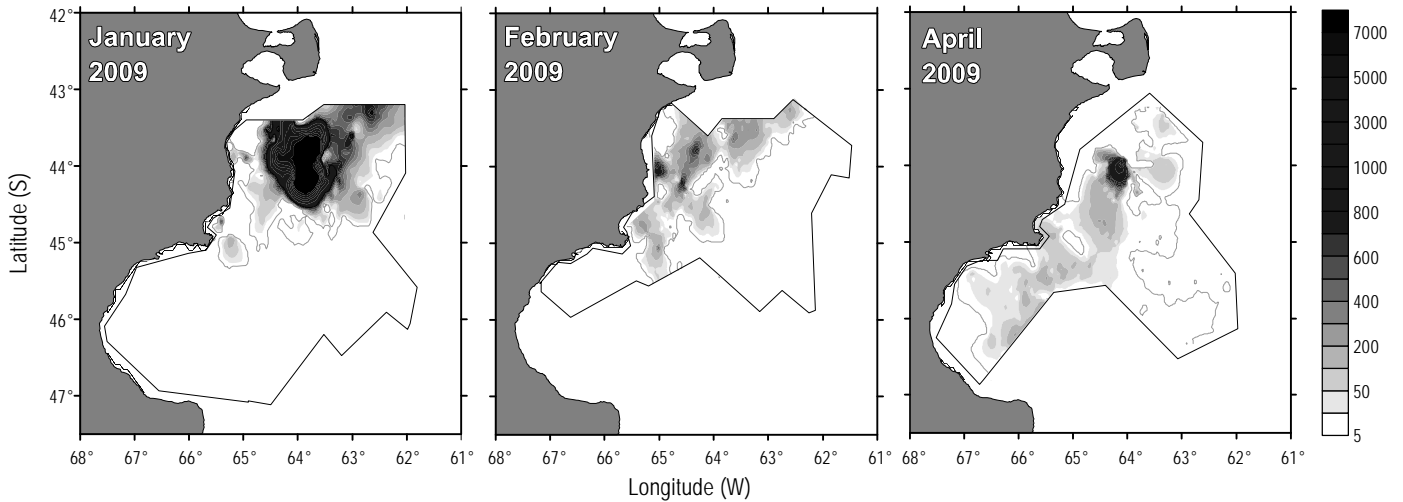


Figure 9. Plots of the horizontal distribution of the nautical area backscattering coefficient (NASC) assigned as hake larvae for the 2008–2009 spawning season. The results of the December cruise are not included since no larvae were detected either in the acoustic records or in net samples. The outline indicates the area covered by each survey. Right side: scale in units of NASC ($\text{m}^2 \text{nmi}^{-2}$).

Figura 9. Planos de la distribución horizontal del coeficiente de retrodispersión por área náutica (NASC) identificado como larvas de merluza en la temporada de desove 2008–2009. No se incluyen los resultados del crucero de diciembre ya que no se detectaron larvas ni en los registros acústicos ni en las muestras de las redes. El delineado indica el área cubierta en cada campaña. Escala al lado derecho en unidades de NASC ($\text{m}^2 \text{millas náuticas}^{-2}$).

In the late February/early March and April surveys larvae showed dispersion towards the coastal zone between 44° and 45° S, afterward occupying San Jorge Gulf waters (fig. 9, center-right). This trend towards coastal and southern areas was also verified with the samples obtained during the April survey (fig. 10). It is interesting to note that in agreement with this trend, the general pattern of middle shelf bottom velocities produced by the numerical model shows an almost continuous southwestward flow from near the spawning grounds to the latitude of northern San Jorge Gulf (*ca.* 45° S; fig. 2). Distributions of late hake larvae caught in the April survey with the RMT-1 during night trawls and of settled juveniles caught with the small bottom trawl during the day, were grouped into three different sectors: the main spawning area, the San Jorge Gulf area, and the area in between (fig. 10). A gradual increase in length from the spawning area to the south was observed in the RMT samples. Settled juveniles showed similar length ranges and distributions, mainly in the southern sectors.

DISCUSSION

Bakun's fundamental triad (production, concentration, and retention) constitutes a wide conceptual framework to understand spawning site selection by the Patagonian hake. Biological production is effectively present, enhanced by coupled physical-biological processes at the tidal front. Viñas and Ramírez (1996) reported high concentrations of chlorophyll *a* and microzooplankton in the transitional zone of this frontal system. Romero *et al.* (2006), employing SeaWiFS

El análisis arriba presentado, en el que la capa dispersora de 38 kHz observada durante la temporada de desove de la merluza corresponde a las agregaciones de estadios tan pequeños como 4 mm LT, indica que el inflado inicial de la vejiga natatoria determina el inicio de un comportamiento migratorio vertical diario (MVD).

Análisis multifrecuencia de las agregaciones demersales de larvas

Los resultados del modelo de dispersión para burbujas esféricas de aire, tal y como fue configurado, indicó dispersión resonante de 38 kHz para una burbuja de 0.25 mm de radio a una profundidad de 70 m. De acuerdo con la relación entre longitud de la vejiga natatoria y longitud corporal total citada en este documento, y suponiendo que la longitud medida de la vejiga es igual en diámetro a una burbuja de volumen equivalente, la vejiga resonante estimada corresponde a larvas de merluza de 7.6 mm. Esta longitud cae en el rango de tallas de las larvas de las agregaciones demersales capturadas con las diferentes redes (fig. 4). Además, los valores predichos de TS para el mismo radio de vejiga natatoria fueron: $TS_{38\text{kHz}} = -58.1 \text{ dB}$; $TS_{120\text{kHz}} = -71.3 \text{ dB}$ y $TS_{200\text{kHz}} = -71.9 \text{ dB}$, con $\Delta TS_{(38-120 \text{ kHz})} = 13.2 \text{ dB}$ y $\Delta TS_{(38-200 \text{ kHz})} = 13.8 \text{ dB}$.

El análisis comparativo de la MVBS mostró grandes diferencias entre la respuesta obtenida a 38 kHz y las obtenidas a frecuencias mayores, siendo 15.6 dB ($n = 69$; $DE = 1.87$) y 14.0 dB ($n = 69$; $DE = 3.03$) más a 38 kHz que a 120 y 200

information, showed an elongated chlorophyll maximum band off Valdés Peninsula, extending southwestward and approaching the coast into the hake spawning region during austral spring and summer. The transition zone between the homogeneous and stratified sectors is located in the inner shelf (Sabatini and Martos 2002, Bianchi *et al.* 2005), with the well-mixed region confined to a narrow band near the coastline. Therefore, most of the habitat of hake larvae corresponds to the stratified offshore waters. Sabatini and Martos (2002) showed high densities of copepod eggs and nauplii in this area, which have been reported as the bulk of the prey ingested by early larval hake (Viñas and Santos 2000). There, a marked thermocline serves to aggregate plankton, ensuring high prey concentrations for larvae. Feeding on highly concentrated prey patches makes larval feeding efficient because prey searching costs are diminished. Retention seems to be a key property of fish spawning grounds (Sinclair and Iles 1989), and though direct current measurements are extremely scarce for the Argentine Sea (Piola and Rivas 1997), results from numerical circulation models can aid in interpreting the retention process. The present model results show a rich circulation pattern in the hake spawning ground, especially in the cross-shelf (vertical) plane. The surface layer shows relatively high offshore currents in which scarce or no larvae were detected. At the thermocline depth and below it, a low motion level develops, in which most of the smaller larvae (<4 mm, without functional gas bladder) were detected. Larger larvae, having well-developed and functional gas bladders, perform daily vertical migrations from near the bottom (a layer characterized by weak, mostly onshore currents) to the level immediately below the thermocline (moving offshore at different speeds). We suggest that such biological behavior coupled to the flow pattern constitutes the retention mechanism for hake larvae in this region.

Key findings of this study constitute the determination of the development of a functional swimbladder in *M. hubbsi* soon after hatch, and an early DVM and bottom-oriented behavior of larvae at a smaller size than that previously documented for this species. Several functions have been assigned to DVM in planktonic species, the avoidance of predators being one of the most speculated (see Lampert 1993, Fuiman and Magurran 1994). Not in contradiction with such function (Manuel and O'Dor 1997), DVM has been also largely related to the horizontal transport of those planktonic organisms having weak swimming abilities, leading to plankton patchiness and retention (Anderson and Sardou 1992, Murphy 1995, Parada *et al.* 2008). In this sense, the early DVM of hake larvae can be seen as an adaptive mechanism to cope with advective forces in a two-layer system with opposite currents, to reach the abundant prey layer at the thermocline, and to avoid predation pressure during daylight hours.

Changes in the position of larvae in the water column at an efficient energy cost are related to the control of buoyancy with the development of the swimbladder. Bjelland and

kHz, respectivamente (fig. 7), lo que concuerda muy bien con las predicciones de ΔTS del modelo de dispersión.

Patrones de distribución horizontal de las larvas de merluza

La distribución interanual de las agregaciones de larvas de merluza durante el máximo de su temporada reproductiva se obtuvo de interpolar los valores del NASC obtenidos (fig. 8). Durante el verano se observó una persistencia de los núcleos de agregación en la zona de desove, un patrón que fue particularmente claro en 2006, 2007 y 2009; en 2004, 2005 y 2008 se detectó una dispersión hacia el suroeste, la cual fue particularmente evidente en 2005. Además, en el límite norte de donde se obtuvieron los datos fue evidente una continuidad de agregaciones en forma de isolíneas de menores densidades que sugieren cierto grado de dispersión hacia el noreste, más allá del área muestreada. Como se ha observado, las máximas densidades variaron entre años, lo que indica diferentes grados de éxito de las crías anuales y/o que los muestreos no coincidieron con las máximas densidades de la temporada.

El examen de las imágenes de planos horizontales de la retrodispersión de las larvas de merluza revela aspectos de la progresión de su distribución a lo largo de su época reproductiva (fig. 9). En diciembre de 2008 no se detectó larva alguna ni en los registros acústicos ni en la evaluación de plancton rutinaria en toda el área de desove. En las campañas de enero a abril se registró un descenso en los niveles de densidad acústica, el cual era de esperar por la disminución de las actividades de desove conforme avanza la temporada reproductiva, por la mortalidad de las larvas, y por el incremento tanto en el tamaño de éstas como de sus vejigas natatorias con el consecuente desvío de sus propiedades de dispersión de la resonancia acústica a 38 kHz (dada la relación inversa entre el tamaño de la vejiga natatoria y la frecuencia de resonancia). No obstante, en el área de desove aún se observaban algunos puntos de gran concentración correspondientes a larvas recientemente eclosionadas, tal y como se confirmó en las muestras de las redes.

En las campañas de finales de febrero/principios de marzo y en la de abril las larvas mostraron dispersión hacia la zona costera entre 44° y 45° S, ocupando más tarde las aguas del golfo San Jorge (fig. 9, centro-derecha). Esta deriva hacia la costa y el sur también se verificó en las muestras obtenidas en la campaña de abril (fig. 10). Es interesante notar que, de acuerdo con esta tendencia, el patrón general de los vectores de velocidad de fondo de la plataforma media producido por el modelo numérico muestra un casi continuo flujo al suroeste desde cerca de la zona de desove hasta la latitud del norte del golfo San Jorge (ca. 45° S; fig. 2). Las distribuciones de las LTs de las larvas tardías de merluza capturadas en las campañas de abril con la red RMT-1 durante arrastres nocturnos, y de individuos juveniles recién asentados capturados con la pequeña red de arrastre de fondo durante el día,

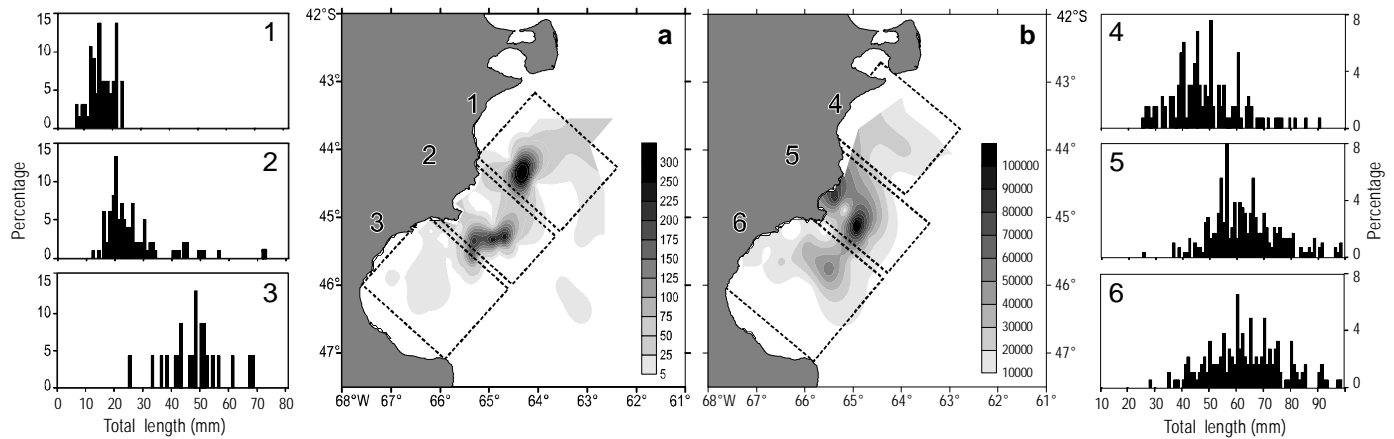


Figure 10. (a) Horizontal distribution of hake larvae estimated from the rectangular mid-water trawl samples in April 2009; density scale in larvae per 10,000 m³. (b) Horizontal distribution of settled juvenile densities estimated from the small bottom trawl samples; density scale in larvae per square nautical mile. The boxes and corresponding histograms (1 to 6, left and right sides) indicate the variation in length distributions between the spawning, central, and nursery areas analyzed ($n_1 = 65$; $n_2 = 98$; $n_3 = 23$; $n_4 = 132$; $n_5 = 287$; $n_6 = 184$).

Figura 10. (a) Distribución horizontal de las larvas de merluza estimada a partir de las muestras de la red de arrastre rectangular de media agua en abril de 2009. Escala de densidad en larvas por 10,000 m³. (b) Distribución horizontal de las densidades de merluzas juveniles recién asentadas estimadas a partir de los lances con la pequeña red de arrastre. Escala de densidad en larvas por milla náutica cuadrada. Los rectángulos y sus correspondientes histogramas (1 a 6; lados izquierdo y derecho) indican la variación de las distribuciones de longitud entre las zonas de desove, central y de crianza analizadas ($n_1 = 65$; $n_2 = 98$; $n_3 = 23$; $n_4 = 132$; $n_5 = 287$; $n_6 = 184$).

Skiftesvik (2006) have documented the rapid development of the swimbladder preceding the beginning of exogenous feeding for *Merluccius merluccius*. They found that first larvae with inflated swimbladders were seen at 8 days post hatch and 50% of larvae had an inflated swimbladder at 11 days post hatch, with no substantial increase in body length during that period (about 4 mm). Similar results of percentage of inflated swimbladder at length were presented in this paper for *M. hubbsi*.

The beginning of DVM behavior is not only related to the development of the gas bladder but also to other organs and structures (Kingsford *et al.* 2002). In this study, we detected a functional swimbladder in larvae as small as 3 mm. Betti *et al.* (2009) determined that at this length, the yolk sac of *M. hubbsi* is completely resorpted, the mouth is open, and the eyes become pigmented. Soon (at a length of *ca.* 4 mm), the pelvic and caudal fins start their development. At lengths greater than 6 mm, when functional swimbladders are found in most larvae, all fins have started their development. In the case of *M. merluccius*, Palomera *et al.* (2005) indicate that during early development, the caudal peduncle, head, and gut region grow at a faster rate than body length, indicating a rapid adaptation to self-propulsion and feeding activities.

This study has shown the potential of the acoustic method applied to the detection and spatial distribution analysis of fish larval aggregations, and as a complementary methodology to determine the relative abundance of this life stage. In the case of fish with small-volume swimbladders, the feasibility of acoustic detection is increased during fisheries assessments because the frequencies usually employed (38 to

se agruparon en tres diferentes sectores: la principal zona de desove, el área del golfo de San Jorge y el sector entre ambas (fig. 10). En las muestras provenientes de la red RMT-1 se observó un incremento gradual de longitud desde la zona de desove hacia el sur. Los especímenes juveniles recién asentados mostraron intervalos de longitud y distribuciones similares, principalmente en los sectores sureños.

DISCUSIÓN

La triada fundamental de Bakun (producción, concentración y retención) constituye un amplio marco conceptual para entender la elección del sitio de desove de la merluza patagónica. La producción biológica está efectivamente presente, potenciada por procesos físico-biológicos acoplados en el frente de mareas. Viñas y Ramírez (1996) reportaron altas concentraciones de clorofila *a* y microzooplancton en la zona transicional de este sistema frontal. Utilizando información de SeaWiFS, Romero *et al.* (2006) mostraron una franja alargada de máximo de clorofila frente a la península Valdés que se extiende al suroeste y se acerca a la costa al interior de la región de desove de la merluza durante la primavera y el verano australes. La zona de transición entre el sector homogéneo y el estratificado se encuentra sobre la plataforma interior (Sabatini y Martos 2002, Bianchi *et al.* 2005) con la región bien mezclada confinada a una angosta franja cerca de la costa. Así, mucho del hábitat larvario de la merluza corresponde a las estratificadas aguas mar adentro. Sabatini y Martos (2002) encontraron en esta área grandes densidades de huevos y nauplios de copépodos que han sido reportados

120 kHz) are very close to the acoustic resonance of such small gas bladders. Thus, they are considered a major cause of the strong volume reverberation in the ocean at those low frequencies (McCartney and Stubbs 1971, Feuillade and Nero 1998, Kloser *et al.* 2002, Godø *et al.* 2009). The dimensions of the swimbladder of hake larvae at the peak of the spawning season placed them near the acoustic resonance region for scattering at 38 kHz. We have shown that this can explain the high intensity levels of acoustic backscattering recorded from larval aggregations. The use of a multi-frequency system allowed analyzing the acoustic response of hake larvae determining a consistent difference of more than 10 dB in the MVBS between 38 kHz and the higher frequencies employed, facilitating the discrimination of larvae from other zooplankton groups. In this regard, multi-frequency data have been increasingly used to identify, discriminate, and further quantify the scattering from zooplankton groups with different acoustic properties (Holliday and Pieper 1980, Madureira *et al.* 1993a, Brierley *et al.* 2004). This analysis method is being widely used to separate and extract the acoustic scattering from zooplankton and fish in mixed recordings (Korneliussen and Ona 2002, 2003).

Mapping of the horizontal distribution of acoustic signals for several years showed a common distribution pattern that consisted of the circumscription of the acoustically-detected larval aggregations to the spawning area at the main peak of the reproductive season. From the length distribution of the larvae caught in late January, and the age-length relationship for the population (Brown *et al.* 2004), it can be determined that they correspond to a period of approximately one week post hatch (3 mm TL) to two months post hatch (11 mm TL), indicating their persistence in the area; however, given that the retention process is not perfect, some advective losses from the region are expected. This possibility can explain the northeastward trend of the acoustic scattering partially observed in the plotted series. In addition, it has been observed that the vertical extension of the aggregations may vary in some degree in different sectors and between seasons from the pattern shown in this study (G Álvarez-Colombo, pers. obs.). This variability could be related to year-to-year changes in the timing and area of spawning and also to forcing fields inducing different degrees of larval advection to northern shelf sectors.

Larval fish settlement in nursery areas is the result of numerous biological and physical processes, such as the location and timing of spawning and/or oceanographic conditions and circulation forcing. Variations in these contexts may possibly account for the observed variability in settlement locations and further recruitment success (Macchi *et al.* 2005, 2007). Macchi *et al.* (2010) analyzed the spatial variability of *M. hubbsi* spawning off northern Patagonia during the reproductive peak (January) between 2001 and 2008. These authors observed that the main reproductive aggregations were spatially coincident during the first years analyzed, but from 2006 onwards, an expansion of spawning to deeper

como el grueso de las presas ingeridas por las primeras larvas de merluza (Viñas y Santos 2000). Allí, una marcada termoclina propicia las agregaciones de plancton asegurando altas concentraciones de presas para las larvas. El nutrirse de presas en altas concentraciones hace muy eficiente la alimentación de las larvas, ya que reduce los costos energéticos asociados a la búsqueda de alimento. La retención parece ser una propiedad clave de las zonas de desove de los peces (Sinclair e Iles 1989), y aunque prácticamente no existen mediciones de corrientes en el Mar Argentino (Piola y Rivas 1997), los resultados de los modelos numéricos de circulación pueden ayudar a interpretar dichos procesos de retención. Los resultados del presente modelo muestran un rico patrón de circulación en la zona de desove de la merluza, especialmente en el plano transversal (vertical) a la plataforma. La capa superficial muestra corrientes fuertes mar adentro en las que las larvas o son muy escasas o están ausentes. A la profundidad de la termoclina y por debajo de ésta se desarrolla un nivel de poco movimiento en el que se detectó el grueso de las larvas más pequeñas (<4 mm, sin una vejiga gaseosa funcional). Las larvas mayores, con vejigas bien desarrolladas y funcionales, realizan diariamente migraciones verticales desde cerca del fondo (una capa caracterizada por corrientes débiles, mayormente hacia la costa) hasta el nivel inmediato inferior a la termoclina (que se mueve mar adentro a diferentes velocidades). El presente estudio sugiere que tal comportamiento biológico acoplado con el patrón de flujo constituye el mecanismo para la retención de larvas de merluza en la región.

Los hallazgos claves en este trabajo consistieron en la identificación del desarrollo de una vejiga natatoria funcional en *Merluccius hubbsi* a poco de su eclosión, y una temprana MVD así como un comportamiento demersal de las larvas de merluza a una talla menor a la documentada previamente para esta especie. Se ha especulado sobre varias funciones de las MVDs de las especies planctónicas, particularmente la evasión de sus depredadores (ver Lampert 1993, Fuiman y Magurran 1994). Sin contradecir dicha función (Manuel y O'Dor 1997), las MVDs han sido profusamente asociadas al transporte horizontal de organismos planctónicos con poca capacidad natatoria, el cual conduce a una distribución del plancton en parches y a su retención (Anderson y Sardou 1992, Murphy 1995, Parada *et al.* 2008). En este sentido, la temprana MVD de las larvas de merluza puede ser vista como un mecanismo adaptativo para contrarrestar las fuerzas advectivas en un sistema de dos capas con corrientes opuestas, para llegar a la capa con abundantes presas asociada a la termoclina, y para evitar la presión por depredación a la luz del día.

Los cambios en la posición de las larvas en la columna de agua a un costo energético eficiente se encuentran relacionados con el control de la flotabilidad mediante el desarrollo de la vejiga natatoria. Bjelland y Skiftesvik (2006) documentaron el rápido desarrollo de la vejiga natatoria que precede al inicio de la alimentación exógena en *Merluccius merluccius*,

waters was detected. They reported the presence of a spawning group of hake near the 100-m isobath, which has increased in abundance since 2006; however, low larval abundances in this offshore area were observed both in net samples and acoustic records in this study. It has been reported, for other hake species, that larvae advected offshore may be trapped in an unfavorable environment and will eventually die (Hollowed and Bailey 1989, Álvarez *et al.* 2001). Considering the circulation patterns described for northern Patagonia and the fact that high levels of settled early juveniles have been occasionally detected offshore (Machinandiarena *et al.* 2006), it might be considered that these juveniles also succeed in recruiting to the stock in the southern nursery grounds. In any case, given the complexity of the circulation in the observed expanded spawning area, and the biophysical coupling demonstrated in this study for the distribution of early stages, a monitoring of the inter-annual spatial variation of spawning and juveniles' abundance one year later is needed. This will improve the understanding of the effects of changes in the spawning distribution pattern on the recruitment of the northern Patagonian hake stock.

Summing up, the conceptual model for the main biophysical coupling processes during the early life history of *M. hubbsi* can be drawn as follows:

1. Adult hake concentrate to spawn near a tidal front off Chubut Province.
2. Hake larvae (<4 mm, less than 7 days post hatch) concentrate at the thermocline depth that is a low motion layer, aiding in minimizing dispersion. The thermocline layer also concentrates the prey of hake larvae (mostly eggs and larval stages of copepods).
3. Hake larvae with functional swimbladders are able to exert daily vertical migrations, staying near the bottom during daylight hours and ascending to the thermocline depth during the night.
4. Such vertical movements, coupled to the two-layered circulation pattern in the area, allow for a behaviorally mediated retention, effective enough to slow down dispersion of larvae up two months old (11 mm TL). Moreover, by staying in the thermocline during the night, hake larvae have access to high concentrations of prey.
5. During the spawning season, both acoustic records of spatial patterns and modal size progression of specimens caught by the nets suggest that planktonic larvae undergo a weak onshore and southwestward drift, reaching as far as the inner San Jorge Gulf. This interpretation is coherent with the bottom circulation patterns obtained from the numerical model.
6. Early settled juveniles show no clear modal progression of sizes at different locations, suggesting that once settled, the drift of early juveniles is reduced. The settlement ground is then defined as encompassing the spawning ground and extending to the San Jorge Gulf.

encontrando que las primeras larvas con vejigas natatorias infladas eran observadas 8 días después de la eclosión y el 50% de las larvas tenían la vejiga natatoria inflada 11 días después de la misma, sin experimentar un incremento sustancial en su longitud coproral durante ese mismo periodo (alrededor de 4 mm). En este trabajo se han presentado resultados similares en cuanto al porcentaje de vejigas infladas con relación a la longitud de *M. hubbsi*.

El inicio del comportamiento de MVD no sólo está relacionado con el desarrollo de la vejiga natatoria sino también con el de otros órganos y estructuras (Kingsford *et al.* 2002). En este estudio se detectó la existencia de una vejiga natatoria funcional en larvas tan pequeñas como de 3 mm. Betti *et al.* (2009) determinaron que a esta talla el saco vitelino de *M. hubbsi* es completamente reabsorbido, la boca se abre y los ojos adquieren su pigmentación. Poco después (a una longitud cercana a 4 mm) se empiezan a desarrollar las aletas pélvicas y caudal. A longitudes mayores a 6 mm, cuando en la mayoría de las larvas se puede encontrar una vejiga natatoria funcional, todas las aletas han empezado a desarrollarse. Palomera *et al.* (2005) indican que, durante el desarrollo temprano de *M. merluccius*, el pedúnculo caudal, la cabeza y la región visceral crecen más rápido que el cuerpo en su longitud total, lo que indica una rápida adaptación a la autopropulsión y a las actividades alimentarias.

Este estudio ha mostrado el potencial del método acústico aplicado a la detección y análisis de la distribución espacial de agregaciones larvares de peces, y como una metodología complementaria para determinar la abundancia relativa de esta etapa del ciclo de vida. En el caso de peces con vejigas natatorias de poco volumen, la factibilidad de su detección acústica se incrementa durante las evaluaciones pesqueras porque las frecuencias usualmente empleadas (38 a 120 kHz) son muy cercanas a la resonancia acústica de tan pequeñas vejigas gaseosas. Por ello son consideradas como una causa principal de altos niveles de reverberación volumétrica en el océano a esas bajas frecuencias (McCartney y Stubbs 1971, Feuillade y Nero 1998, Kloser *et al.* 2002, Godø *et al.* 2009). Las dimensiones de la vejiga natatoria de las larvas de merluza en el punto máximo de la temporada de desove las ubican cerca de la región de resonancia acústica de dispersión a 38 kHz. Aquí se ha mostrado que esto puede explicar los altos niveles de intensidad de la retrodispersión acústica registrada a partir de agregaciones larvares. El uso de un sistema multifrecuencia permitió analizar la respuesta acústica de las larvas de merluza determinando una diferencia consistente, de más de 10 dB, en la MVBS, entre la frecuencia de 38 kHz y las frecuencias mayores empleadas, facilitando la discriminación de las larvas de otros grupos del zooplancton. En este sentido, los datos multifrecuencia se usan cada vez más para identificar, discriminar y luego cuantificar la dispersión de los grupos de zooplancton con diferentes propiedades acústicas (Holliday y Pieper 1980, Madureira *et al.* 1993a, Brierley *et al.* 2004). Esta metodología de análisis está

7. The spatial patterns of hake larvae in several consecutive years show that the bulk of larvae occur in the vicinity of the spawning ground, suggesting strong larval retention mechanisms at work; however, the absolute values show high interannual variations probably accounting, at least in part, for recruitment fluctuations of this stock.

ACKNOWLEDGEMENTS

This article was partially supported by a grant from CONICET (PIP 112-200801-00815) to GM and by grants from FONCyT (PICT No. 01553) and the Inter-American Institute for Global Change Research (CRN 2076, which is supported by the US National Science Foundation, grant GEO-0452325) to HM. We thank F Villarino (INIDEP, Argentina), head of the scientific surveys during the initial field work; E Leonarduzzi (INIDEP, Argentina) for his valuable help during the ground-truthing tows and sorting of hake larvae during the January cruises; and E Marques-Araujo for help in the identification of the siphonophore colonies. This is INIDEP contribution No. 1641.

REFERENCES

- Acha EM, Mianzan H, Guerrero R, Favero M, Bava J. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. *J. Mar. Sys.* 44: 83–105.
- Álvarez P, Motos L, Uriarte A, Egaña J. 2001. Spatial and temporal distribution of European hake, *Merluccius merluccius* (L.), eggs and larvae in relation to hydrographical conditions in the Bay of Biscay. *Fish. Res.* 50: 111–128.
- Álvarez-Colombo G, Mianzan H, Madirolas A. 2003. Acoustic characterization of gelatinous plankton aggregations: Four study cases from the Argentine continental shelf. *ICES J. Mar. Sci.* 60: 650–657.
- Anderson V, Sardou J. 1992. The diel migrations and vertical distributions of zooplankton and micronekton in the Northwestern Mediterranean Sea. 1. Euphausiids, mysids, decapods and fishes. *J. Plankton Res.* 14: 1129–1154.
- Andreeva IB. 1964. Scattering of sound by air bladders of fish in deep sound-scattering ocean layers. *Sov. Phys. Acoust.* 10: 17–20.
- Aubone A, Bezzi S, Castrucci R, Dato C, Ibáñez P, Irusta G, Pérez M, Renzi M, Santos B, Scarlato N, Simonazzi M, Tringali L, Villarino F. 2000. Merluza (*Merluccius hubbsi*). In: Bezzi S, Akselman R, Boschi E (eds.), Síntesis del estado de las pesquerías marítimas argentinas y de la Cuenca del Plata. Años 1997–1998, con una actualización de 1999. INIDEP, Mar del Plata, Argentina, pp. 29–40.
- Baker A de C, Clarke MR, Harris MJ. 1973. The NIO combination net (RMT 1+8) and further developments of rectangular midwater trawls. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 53: 167–184.
- Bakun A. 1996. Patterns in the Ocean: Ocean Processes and Marine Population Dynamics. University of California Sea Grant Program, San Diego, California, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California, México, 323 pp.
- Bakun A, Parrish RH. 1991. Comparative studies of coastal pelagic fish reproductive habitats: The anchovy (*Engraulis anchoita*) of the southwestern Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 48: 343–361.
- siendo ampliamente utilizada para separar y extraer la dispersión acústica de zooplancton y peces en registros mixtos (Korneliussen y Ona 2002, 2003).
- Por varios años el mapeo de la distribución horizontal de señales acústicas mostró un patrón de distribución común que consistía en la circunscripción de las agregaciones de larvas detectadas acústicamente, a la zona de desove durante el máximo de la temporada reproductiva. A partir de la distribución de longitudes de las larvas capturadas a fines de enero y la relación edad-longitud de la población (Brown *et al.* 2004) se puede determinar que éstas corresponden a un periodo de alrededor de una semana (3 mm LT) a dos meses después de la eclosión (11 mm LT), lo que indica su persistencia en el área. Sin embargo, dado que el proceso de retención no es perfecto, son de esperar algunas pérdidas advectivas de la región. Esta posibilidad puede explicar la deriva al noreste de la dispersión acústica parcialmente observada en la series cartografiadas. Además, se ha observado que la extensión vertical de las agregaciones se puede desviar en cierto grado del patrón mostrado en este estudio, en diferentes sectores y entre temporadas (G Álvarez-Colombo, obs. pers.). Esta variabilidad podría estar relacionada con cambios de un año a otro en el tiempo y la zona de desove y con campos de forzamiento que induzcan diferentes grados de advección hacia el norte de la plataforma.
- El asentamiento de las larvas de peces en zonas de crianza es el resultado de numerosos procesos biológicos y físicos tales como el sitio y tiempo del desove y/o condiciones oceanográficas y forzamientos de la circulación. Cualquier cambio en estos contextos puede contribuir a la variabilidad observada en la ubicación de los asentamientos y el posterior éxito en el reclutamiento (Macchi *et al.* 2005, 2007). Macchi *et al.* (2010) analizaron la variabilidad espacial en el desove de la merluza argentina en la zona norte de la Patagonia durante el punto máximo reproductivo (enero) entre 2001 y 2008, y observaron que las principales agregaciones reproductivas coincidían espacialmente durante los primeros años analizados, pero a partir de 2006 detectaron una expansión del desove hacia aguas más profundas. Reportaron la presencia de un grupo reproductor de merluzas cerca de la isóbata de 100 m, el cual ha incrementado en abundancia a partir de 2006. Sin embargo tanto en las muestras de redes como en los registros acústicos del presente estudio se observó poca abundancia larvaria en esa zona mar adentro. En otras especies de merluza se ha reportado que las larvas transportadas mar adentro pueden quedar atrapadas en un ambiente desfavorable y eventualmente morir (Hollowed y Bailey 1989, Álvarez *et al.* 2001). Considerando los patrones de circulación descritos para el norte de la Patagonia y el hecho de que ocasionalmente mar adentro se han detectado altos niveles de merluzas juveniles recién asentadas (Machinandarena *et al.* 2006), podría considerarse que estos individuos también lograrán reclutarse al stock en las áreas de crianza más australes. En todo caso, dada la complejidad de la circulación

- Benfield MC, Lavery AC, Wiebe PH, Greene CC, Stanton TK, Copley NJ. 2003. Distributions of physonect siphonulae in the Gulf of Maine and their potential as important sources of acoustic scattering. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60: 759–772.
- Betti P, Machinandiarena L, Ehrlich MD. 2009. Larval development of Argentine hake *Merluccius hubbsi*. *J. Fish Biol.* 74: 235–249.
- Bianchi A, Bianucci L, Piola A, Ruiz-Pino D, Schloss I, Poisson A, Balestrini CF. 2005. Vertical stratification and air-sea CO₂ fluxes in the Patagonian shelf. *J. Geophys. Res.* 110(C7):1–10.
- Bjelland RM, Skiftesvik AB. 2006. Larval development in European hake (*Merluccius merluccius* L.) reared in a semi-intensive culture system. *Aquacult. Res.* 37: 1117–1129.
- Brierley AS, Axelsen BE, Boyer DC, Lynam CP, Didcock CA, Boyer HJ, Sparks CAJ, Purcell JE, Gibbons MJ. 2004. Single-target echo detections of jellyfish. *ICES J. Mar. Sci.* 61: 383–393.
- Brown D, Leonarduzzi E, Machinandiarena L. 2004. Age, growth and mortality of hake larvae (*Merluccius hubbsi*) in the north Patagonian shelf. *Sci. Mar.* 68: 273–283.
- Carreto JI, Benavides HR, Negri RM, Glorioso PD. 1986. Toxic red-tide in the Argentine Sea. Phytoplankton distribution and survival of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax excavata* in a frontal area. *J. Plankton Res.* 8: 15–28.
- Chang S, Berrien PL, Johnson DL, Zetlin CA. 1999. Essential fish habitat source document: Offshore hake, *Merluccius albidus*, life history and habitat characteristics. NOAA Tech. Memo. NMFS NE 130, 24 pp.
- Ciechowski JD, Sánchez RP, Lasta CA, Ehrlich MD. 1983. Evaluación de los recursos pesqueros del Mar Argentino durante los años 1978–1979. I. Distribución de huevos y larvas de anchoíta (*Engraulis anchoita*) y de merluza (*Merluccius hubbsi*), evaluación de sus efectivos desovantes y análisis de los métodos empleados. *Contrib. Inst. Nac. Invest. Desarr. Pesq. (Mar del Plata)* 432: 1–37.
- Costello JH, Mianzan HW. 2003. Sampling field distributions of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora, Lobata): Planktonic or benthic methods? *J. Plankton Res.* 25: 455–459.
- Dato C, Villarino MF, Pérez M. 2001. Resultados de la campaña global de merluza (*Merluccius hubbsi*). Área al sur de 41°S. Julio/octubre de 2001. Comparación con los resultados del 2000. INIDEP Tech. Rep. (Argentina) 96/01, 10 pp.
- Ehrlich MD. 1998. The early life history of the hake *Merluccius hubbsi* Marini, 1933 in the Argentine Sea for understanding its recruitment and population structure. PhD thesis, Universidad de Buenos Aires, Argentina, 318 pp.
- Ehrlich MD, Macchi GJ. 2003. Fecundity and prerecruit indices of hake in the north Patagonian coastal area. INIDEP Tech. Rep. 51: 1–10.
- Everson I, Goss C, Murray WA. 1993. Comparison of krill (*Euphausia superba*) density using 38 and 120 kHz echosounders. *Mar. Biol.* 116: 269–275.
- Feuillade C, Nero RW. 1998. A viscous-elastic swimbladder model for describing enhanced-frequency resonance scattering from fish. *J. Acoust. Soc. Am.* 103: 3245–3255.
- Foote KG, Knudsen HP, Vestnes, G, MacLennan DN, Simmonds EJ. 1987. Calibration of acoustic instruments for fish density estimation: A practical guide. *ICES Coop. Res. Rep.* 144. 69 pp.
- Fowler GM., Smith SJ. 1983. Length changes in silver hake (*Merluccius bilinearis*) larvae: Effects of formalin, ethanol, and freezing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 866–870.
- Fuiman LA, Magurran AE. 1994. Development of predator defences in fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.* 4: 145–183.
- Glorioso PD. 1987. Temperature distribution related to shelf-sea fronts on the Patagonian shelf. *Cont. Shelf Res.* 7: 27–34.
- en la extensa zona de desove observada y dado el acoplamiento biofísico demostrado en este estudio para la distribución de los estadios tempranos, se requiere un monitoreo de la variación espacial interanual del desove y de la abundancia de organismos juveniles al año siguiente. Esto mejoraría la comprensión de las consecuencias de los cambios en el patrón de distribución del desove en el reclutamiento del stock de merluza del norte de la Patagonia.
- Resumiendo, el modelo conceptual acerca de los principales procesos de acoplamiento biofísico durante los primeros estadios del ciclo de vida de la merluza se puede trazar de la siguiente manera:
1. La merluza adulta se concentra para desovar cerca de un frente de marea frente a la provincia de Chubut.
 2. Las larvas de merluza (<4 mm, menos de siete días después de la eclosión) se concentran a la profundidad de la termoclina, que es una capa con poco movimiento, lo que ayuda a minimizar la dispersión. La capa termoclina concentra también a las presas de la merluza (principalmente huevos y estadios larvarios de copépodos).
 3. Las larvas de merluza con vejigas natatorias funcionales son capaces de realizar migraciones verticales diurnas, permaneciendo cerca del fondo en el día y ascendiendo a la profundidad de la termoclina durante la noche.
 4. Tales movimientos verticales, acoplados al patrón de circulación en dos capas de la zona, permiten una retención mediada por el comportamiento, suficientemente efectiva para frenar la dispersión de larvas de hasta dos meses de edad (11 mm LT). Además, permaneciendo en la termoclina durante la noche las larvas de merluza tienen acceso a altas concentraciones de presas.
 5. A lo largo de la temporada reproductiva, tanto los registros acústicos de patrones espaciales como la progresión del tamaño modal de los especímenes capturados en las redes sugieren que las larvas planctónicas derivan levemente hacia la costa y al suroeste, llegando hasta el interior del golfo San Jorge. Esta interpretación es coherente con los patrones de circulación demersal obtenidos a partir del modelo numérico.
 6. Los primeros organismos juveniles asentados no muestran una clara progresión modal de tallas en las diferentes ubicaciones, lo que sugiere que una vez transformados su deriva se reduce. Así, la zona de asentamiento queda definida abarcando la zona de desove y se extiende hasta el golfo San Jorge.
 7. El patrón espacial de distribución de las larvas de merluza en varios años consecutivos mostró al grueso de las larvas en los alrededores de la zona de desove, lo que sugiere la existencia de intensos mecanismos de retención de larvas. Sin embargo, los valores absolutos muestran importantes variaciones interanuales que posiblemente contribuyen, al menos parcialmente, a fluctuaciones en el reclutamiento de este stock.

- Glorioso PD, Flather RA. 1995. A barotropic model of the currents off SE South America. *J. Geophys. Res.* 100: 13427–13440.
- Godø OR, Patel R, Pedersen G. 2009. Diel migration and swimbladder resonance of small fish: Some implications for analyses of multifrequency echo data. *ICES J. Mar. Sci.* 66: 1143–1148.
- Griffiths G, Fielding S, Roe HSJ. 2001. Some observations of biophysical interaction in the ocean using high frequency acoustics. *Proc. Inst. Acoust.* 23: 189–195.
- Holliday DV, Pieper RE. 1980. Volume scattering strengths and zooplankton distributions at acoustic frequencies between 0.5 and 3 MHz. *J. Acoust. Soc. Am.* 67: 135–146.
- Hollowed AB. 1992. Spatial and temporal distributions of pacific hake, *Merluccius productus*, larvae and estimates of survival during early life stages. *CalCOFI Rep.* 33: 100–123.
- Hollowed AB, Bailey KM. 1989. New perspectives on the relationships between recruitment of Pacific hake (*Merluccius productus*) in the ocean environment. In: Beamish RJ, McFarlane GA (eds.), *Effects of Ocean Variability on Recruitment and an Evaluation of Parameters Used in Stock Assessment Models*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci. (Spec. Publ.)* 108: 207–220.
- Kingsford MJ, Leis JM, Shanks A, Lindeman KC, Morgan SG, Pineda J. 2002. Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bull. Mar. Sci.* 70: 309–340.
- Kloser RJ, Ryan T, Sakov P, Williams A, Koslow JA. 2002. Species identification in deep water using multiple acoustic frequencies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 1065–1077.
- Korneliusen RJ. 2004. The Bergen echo integrator post-processing system, with focus on recent improvements. *Fish. Res.* 68: 159–169.
- Korneliusen RJ, Ona E. 2002. An operational system for processing and visualizing multi-frequency acoustic data. *ICES J. Mar. Sci.* 59: 293–313.
- Korneliusen RJ, Ona E. 2003. Synthetic echograms generated from the relative frequency response. *ICES J. Mar. Sci.* 60: 636–640.
- Lampert W. 1993. Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: New evidence for the predator-avoidance hypothesis. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 79–88.
- Lavery AC, Stanton TK, Wiebe PH, Benfield MC, Greene CH. 2003. High-frequency acoustic scattering from gas-bearing zooplankton. *J. Acoust. Soc. Am.* 113, No. 4, Pt.2: 2234.
- Lavery AC, Wiebe PH, Stanton TK, Lawson GL, Benfield MC, Copley NC. 2007. Determining dominant scatterers of sound in mixed zooplankton populations. *J. Acoust. Soc. Am.* 122: 3304–3326.
- Macchi GJ, Pájaro M, Ehrlich M. 2004. Seasonal egg production pattern of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fish. Res.* 67: 25–38.
- Macchi GJ, Pájaro M, Madirolas A. 2005. Can a change in the spawning pattern of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*) affect its recruitment? *Fish. Bull. (US)* 103: 445–452.
- Macchi GJ, Acha M, Pájaro M, Militelli MI, Rodrigues K. 2007. On the role of frontal systems of the Argentine Sea as spawning grounds for fishes. *Symposium of Reproductive and Recruitment Processes of Exploited Marine Fish Stocks*, Lisbon, 1–3 October 2007.
- Macchi GJ, Martos P, Reta R, Dato C. 2010. Offshore spawning of the Argentine hake (*Merluccius hubbsi*) Patagonian stock. *Pan. Am. J. Aquat. Sci.* 5: 22–35.
- Machinandiarena L, Brown D, Leonarduzzi E, Ibáñez P, Betti P, Ehrlich M. 2006. Evaluación de prerreclutas de merluza (*Merluccius hubbsi*) en el litoral norpatagónico. *Periodo 2005*. INIDEP Tech. Rep. (Argentina) 85/06, 12 pp.

AGRADECIMIENTOS

Este artículo fue parcialmente patrocinado por los subsidios de CONICET PIP 112-200801-00815 a GM y de FONCyT PICT número 01553 y el Inter-American Institute for Global Change Research CRN 2076 que es apoyado por la US National Science Foundation (Beca GEO-0452325) a HM. Agradecemos a F Villarino (INIDEP, Argentina), jefe de campañas científicas durante el trabajo de campo inicial, a E Leonarduzzi (INIDEP, Argentina) su valiosa ayuda en los arrastres de validación y en la separación de las larvas de merluza en los cruceros de enero, y a E Marques-Araujo su ayuda en la identificación de las colonias de sifonóforos. Esta es la contribución número 1641 de INIDEP.

Traducido al español por Manuel Gardea-Ojeda.

- MacLennan DN, Fernandes PG, Dalen J. 2002. A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. *ICES J. Mar. Sci.* 59: 365–369.
- Madureira LSP, Ward P, Atkinson A. 1993a. Differences in backscattering strength determined at 120 and 38 kHz for three species of Antarctic macroplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 93: 17–24.
- Madureira LSP, Everson I, Murphy EJ. 1993b. Interpretation of acoustic data at two frequencies to discriminate between Antarctic krill and other scatterers. *J. Plankton Res.* 15: 787–802.
- Manuel JL, O'Dor RK. 1997. Vertical migration for horizontal transport while avoiding predators. I. A tidal/diel model. *J. Plankton Res.* 19: 1929–1947.
- Martos P, Sánchez R. 1997. Caracterización oceanográfica de regiones frontales en la plataforma Patagoniana en relación con áreas de desove y cría de la anchoíta (*Engraulis anchoita*). *Abstracts Coloquio Argent. Oceanografía. IAPSO-IADO (Conicet), Bahía Blanca, Argentina, 4–5 de septiembre 1997*, p. 30.
- McCartney BS, Stubbs AR. 1971. Measurements of the acoustic target strengths of fish in dorsal aspect, including swimbladder resonance. *J. Sound Vib.* 15: 397–420.
- Mianzan H, Guerrero R. 2000. Environmental patterns and biomass distribution of gelatinous macrozooplankton. Three study cases in the southwestern Atlantic. *Sci. Mar.* 64(Suppl. 1): 215–224.
- Mianzan HW, Martos P, Costello JH, Guerrero RA. 2010. Avoidance of hydrodynamically mixed environments by *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) in open-sea populations from Patagonia, Argentina. *Hydrobiologia* 645: 113–124.
- Mitson RB. 1983. Acoustic detection and estimation of fish near the seabed and surface. *FAO Fish. Tech. Rep.* 300: 24–37.
- Murphy EJ. 1995. Spatial structure of the Southern Ocean ecosystem: Predator-prey linkages in Southern Ocean food webs. *J. Anim. Ecol.* 64: 333–347.
- Ona E, Mitson RB. 1996. Acoustic sampling and signal processing near the seabed: The dead zone revisited. *ICES J. Mar. Sci.* 53: 677–690.
- Pájaro M, Macchi GJ, Martos P. 2005. Reproductive pattern of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fish. Res.* 72: 97–108.
- Palma ED, Matano RP, Piola AR. 2008. A numerical study of the southwestern Atlantic shelf circulation: Stratified ocean

- response to local and offshore forcing, *J. Geophys. Res.* 113 (11), C11010, doi:10.1029/2007JC004720.
- Palomera I, Olivar MP, Morales-Nin B. 2005. Larval development and growth of the European hake *Merluccius merluccius* in the northwestern Mediterranean. *Sci. Mar.* 69: 251–258.
- Parada C, Mullon C, Roy C, Fréon P, Hutchings L, van der Lingen CD. 2008. Does vertical migratory behaviour retain fish larvae onshore in upwelling ecosystems? A modelling study of anchovy in the southern Benguela. *Afr. J. Mar. Sci.* 30: 437–452.
- Piola AR, Rivas AL. 1997. Corrientes en la plataforma continental. In: Boschi EE (ed.), *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, pp. 119–132.
- Romero SI, Piola AR, Charo M, Eiras-García CA. 2006. Chlorophyll *a* variability off Patagonia based on SeaWiFS data. *J. Geophys. Res.* 111: C05021.
- Sabatini ME, Martos P. 2002. Mesozooplankton features in a frontal area off northern Patagonia (Argentina) during spring 1995 and 1998. *Sci. Mar.* 66: 215–32.
- Simpson JH. 1981. The shelf-sea fronts: Implications of their existence and behaviour. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. A.* 302: 531–546.
- Simpson JH, Bowers D. 1981. Models of stratification and frontal movement in shelf seas. *Deep-Sea Res.* 28A: 727–738.
- Simrad. 1993. Simrad BI500 post-processing system reference manuals V5.20. Simrad Subsea A/S, Horten, Norway.
- Sinclair M. 1988. *Marine Populations. An essay on population regulation and speciation*. Washington Sea Grant, Seattle, 252 pp.
- Sinclair M, Iles TD. 1989. Population regulation and speciation in the oceans. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 45: 165–175.
- Sponaugle S, Cowen RK, Shanks A, Morgan SG, Leis JM, Pineda J, Boehlert GW, Kingsford MJ, Lindeman KC, Grimes Ch, Munro JL. 2002. Predicting self-recruitment in marine populations: Biophysical correlates and mechanisms. *Bull. Mar. Sci.* 70(1): 341–375.
- Stanton TK, Wiebe PH, Chu D, Benfield MC, Scanlon L, Martin L, Eastwood RL. 1994. On acoustic estimates of zooplankton biomass. *ICES J. Mar. Sci.* 51: 505–512.
- Stanton TK, Chu D, Wiebe PH, Martin L, Eastwood RL. 1998a. Sound scattering by several zooplankton groups. I. Experimental determination of dominant scattering mechanisms. *J. Acoust. Soc. Am.* 103: 225–235.
- Stanton TK, Chu D, Wiebe PH. 1998b. Sound scattering by several zooplankton groups. II. Scattering models. *J. Acoust. Soc. Am.* 103: 236–254.
- Viñas MD, Ramírez FC. 1996. Gut analysis of first-feeding anchovy larvae from Patagonian spawning areas in relation to food availability. *Arch. Fish. Mar. Res.* 43: 231–256.
- Viñas MD, Santos B. 2000. First-feeding of hake (*Merluccius hubbsi*) larvae and prey availability in the North Patagonian spawning area: Comparison with anchovy. *Arch. Fish. Mar. Res.* 48: 242–254.
- Wiebe PH, Benfield MC. 2003. From the Hensen net toward four-dimensional biological oceanography. *Prog. Oceanogr.* 56: 7–136.

*Received May 2010;
accepted May 2011.*