

distribución batimétrica; debido a su escasez a esta profundidad es difícil disponer de un número elevado de ejemplares para definir mejor su dieta a 1000-1200 m. Estudios posteriores deberán confirmar este comportamiento trófico.

En el talud medio-inferior (1000-1400 m) los depredadores *Trachyrhynchus trachyrhynchus*, *Lepidion lepidion* y *Bathypterois mediterraneus* se encuentran relacionados desde el punto de vista del recurso trófico (fig. 3-116), están caracterizados por presas planctónicas y suprabentónicas. Sin embargo *Bathypterois mediterraneus*, que presenta una dieta basada casi exclusivamente en los copépodos calanoideos, queda pronto separado de los otros dos depredadores tal y como se aprecia en la fig 3-117. La ausencia de decápodos hace que la posible competencia con los otros dos sea menor. De todas formas el hecho de no ser una especie dominante a esta profundidad, sino a partir de los 1400 m, disminuye también la importancia del posible solapamiento con las otras dos especies. *Trachyrhynchus trachyrhynchus* y *Lepidion lepidion* consumen decápodos y copépodos, pero con diferente preferencia. A pesar de presentar *Trachyrhynchus trachyrhynchus* su abundancia máxima a 300-600 m de profundidad, decreciendo a más profundidad, y desapareciendo a 1300 m, es la segunda especie más abundante a 1000-1200 m después de *Lepidion lepidion* (Stefanescu, 1991). Es probable que el recurso utilizado por ambas especies no sea limitante a esta profundidad, lo que evitaría una posible competencia entre ambas.

Merrett y Marshall (1981) describen para *Trachyrhynchus trachyrhynchus* una dieta intermedia de las descritas para otros macrúridos, entre los comedores de planctón y del bentos. En el Mediterráneo *Trachyrhynchus trachyrhynchus* presenta cierta similitud con *Chalinura mediterranea*, tal como se aprecia en la figura 3-112 en donde quedan agrupados en la misma clase. De todas formas la no coincidencia batimétrica solventa un posible problema de competencia por el alimento. Las especies de depredadores, como *Gnathophis mystax*, *Lepidorhombus boscii*, etc, con las que presenta solapamiento trófico a menor profundidad (Macpherson, 1981), no se presentan por debajo de los 1000 m, siendo sustituidas por otras típicas del talud inferior como *Lepidion lepidion* y *Bathypterois mediterraneus*.

La segunda clase trófica que aparece a 1000-1400 m de profundidad, está formada por *Cataetyx alleni*, *Polyacanthonotus rissoanus* y *Coelorhynchus occa*. Los tres son depredadores eurípagos, cuya dieta se

basa en organismos de pequeño tamaño. El hecho de que *Cataetyx alleni* presente su máxima abundancia a esta profundidad, frente a *Coelorhynchus occa* y *Polyacanthonotus rissoanus* que la presentan más abajo (Stefanescu, 1991), parece confirmar la relación inversa entre la abundancia de especies depredadoras comparables descrita por Roughgarden (1974) y Macpherson (1981).

En el talud inferior (1400-2200 m), *Bathypterois mediterraneus* es la especie dominante, siendo la más abundante a la máxima profundidad de 2000-2200 m (Stefanescu, 1991). Esta máxima abundancia está apoyada por una utilización de recursos que no son consumidos por otros depredadores, *Bathypterois mediterraneus* ocupa un nicho trófico no explotado por ninguna otra especie. *Bathypterois mediterraneus* es una especie adaptada a una estrategia de conservación de la energía, sin vejiga natatoria y típicamente bentónica y sedentaria. Su pequeño tamaño se relaciona con un consumo energético total menor, aunque un tamaño pequeño implique una tasa metabólica relativa mayor (Peters, 1983). Para compensar esto *Bathypterois mediterraneus* sufre una reducción de la movilidad y, tal como se ha visto, presenta un régimen alimentario basado en presas de pequeño tamaño, que son organismos más uniformemente distribuidos en el espacio.

El macrúrido *Trachyrhynchus trachyrhynchus* desaparece a 1400 m de profundidad y es sustituido por otros macrúridos con menores requerimientos energéticos (Stefanescu, 1991). Por esta razón, *Lepidion lepidion* cambia de competidores por el recurso trófico a esta profundidad y, como se observaba en el AFC, está estrechamente relacionado con *Chalinura mediterranea*, tanto respecto a las especies-presa consumidas, como a la zona del mar profundo donde las captura, prefiriendo las presas planctónicas como los copépodos calanoideos y suprabentónicas como los misidáceos. *Coelorhynchus occa* presenta cierta similitud con *Lepidion lepidion* y *Chalinura mediterranea* respecto a las especies-presa, debido a que también consume, pero con menor frecuencia, copépodos calanoideos y misidáceos. *Coelorhynchus occa* se relaciona con *Coryphaenoides guentheri* respecto a la categoría ecológica del recurso explotado, ya que ambas tienen cierta preferencia por el endobentos, poliquetos endobentónicos para *Coelorhynchus occa* y cumáceos para *Coryphaenoides guentheri*.

A la profundidad de 1400-1800 m, como queda plasmado en el AFC, *Coryphaenoides guentheri*, especie subdominante a partir de los 1600 m después de *Bathypterois mediterraneus*, presenta una dieta con ciertas similitudes con *Polyacanthonotus rissoanus* y *Cataetyx alleni*. *Cataetyx*

*alleni* que desaparece del medio a los 1800 m, consume con cierta preferencia anfípodos epibénticos, coincidiendo con *Coryphaenoides guentheri* y *Polyacanthonotus rissoanus*, pero su tendencia a consumir también isópodos y decápodos la separa de *Coryphaenoides guentheri* que apenas los consume y de *Polyacanthonotus rissoanus* que apenas depreda sobre los decápodos.

A 1800-2200 m, la tendencia de *Polyacanthonotus rissoanus* de consumir isópodos en gran cantidad y ,con menor frecuencia, anfípodos y poliquetos (al igual que *Cataetyx alleni* a 1400-1800 m), separa su nicho trófico del de *Coryphaenoides guentheri*. A esta profundidad en que *Cataetyx alleni* ya no existe *Polyacanthonotus rissoanus* aprovecha un recurso no explotado evitando cualquier posible competencia por el alimento. De todas formas, *Polyacanthonotus rissoanus* a esta profundidad es una especie más bien rara, y el hecho de la desaparición de *Cataetyx alleni* podría ser debida a una competencia por un recurso que probablemente ya es escaso, lo cual ya no permite la existencia de una abundante población depredadora del mismo. Para confirmar esta aseveración son necesarios estudios posteriores sobre la abundancia de las presas.

*Coryphaenoides guentheri* a 1800-2200 m de profundidad mantiene las mismas preferencias dietarias que en el nivel batimétrico superior, lo que le permite la coexistencia con el otro macrúrido que le sigue en abundancia a esta profundidad, *Chalinura mediterranea*, ya que sus nichos espaciales se solapan casi totalmente .Mauchline y Gordon (1984a), en ejemplares del Atlántico Nororiental, encuentran cierto solapamiento entre ambas especies, a diferencia de lo observado por nosotros, mientras que con *Coelorhynchus occa* encuentran un solapamiento bajo.

Después de caracterizar las dietas de los dos condriictios analizados, *Centroscymnus coelolepis* y *Galeus melastomus*, se observa que las especies presa explotadas son distintas en cada caso, como queda reflejado en el cálculo del solapamiento con el índice de Schoener. De todos modos, el nivel de identificación de los cefalópodos y peces no es el mismo en todos los casos debido a su avanzado grado de digestión. Además, una distinta disponibilidad de los recursos en los rangos batimétricos ocupados por ambas especies debe acentuar, sin lugar a dudas, los valores tan bajos de solapamiento.

No puede descartarse la posibilidad de que las dietas fuesen más parecidas si *Centroscymnus coelolepis* y *Galeus melastomus* coincidiesen

especialmente en su distribución. A este respecto, es interesante destacar que los adultos de *Galeus melastomus* que viven a mayor profundidad (exclusivamente hembras), cuyo rango batimétrico llega a solaparse con el de *Centroscymnus coelolepis* muestran una tendencia a depredar, precisamente, sobre cefalópodos.

Aun considerando estos factores, parece que la no coincidencia batimétrica de *Centroscymnus coelolepis* y de *Galeus melastomus* es difícilmente explicable por una exclusión competitiva de origen alimentario entre ambos.

La posición trófica de *Etmopterus spinax* (L., 1758), el tercer condricio abundante por debajo de los 1000 m, parece más afín a la de *Centroscymnus coelolepis* que a la de *Galeus melastomus*. La alimentación de *Etmopterus spinax* ha sido estudiada en detalle en aguas mediterráneas, pero siempre a profundidades menores (Wurtz y Vacchi, 1978; Macpherson, 1980). Esta especie muestra una preferencia por los cefalópodos, especialmente los individuos adultos, que son los que se encuentran a mayor profundidad (Wurtz y Vacchi, 1978).

En el presente estudio no ha sido posible obtener un material abundante de *Etmopterus spinax* debido a sus hábitos marcadamente pelágicos (Grey, 1956; Macpherson, 1980). Sin embargo, las observaciones personales verifican tanto el aumento de talla con la profundidad, como su especialización en la captura de cefalópodos. Los 19 ejemplares recolectados entre 984-1488 m son exclusivamente adultos de más de 30 cm. Este rango batimétrico coincide con el de *Galeus melastomus* y es excluyente con el de *Centroscymnus coelolepis*. Por otra parte, en los estómagos de cuatro individuos se han encontrado principalmente cefalópodos (F = 100%), confirmándose una estrategia trófica paralela a la de *Centroscymnus coelolepis*.

En vista de estos resultados, parece mucho más probable un fenómeno de competencia entre *Centroscymnus coelolepis* y *Etmopterus spinax* que entre *Centroscymnus coelolepis* y *Galeus melastomus*. Esta sería una de las posibles causas del desplazamiento batimétrico de *Centroscymnus coelolepis* en el Mediterráneo occidental.

Con el aumento de la profundidad se observa, en la comunidad íctica del Mediterráneo catalán, una tendencia a explotar recursos cada vez más excluyentes. Así, en el último intervalo de profundidad analizado, 1800-2200 m, en el análisis factorial de correspondencia se observa como quedan perfectamente separados los nichos tróficos de las especies que coexisten:

*Alepocephalus rostratus*, *Bathypterois mediterraneus*, *Polyacanthonotus rissoanus*, *Chalinura mediterranea*, *Coryphaenoides guentheri*, *Lepidion guentheri*, *Lepidion lepidion* y *Centroscymnus coelolepis*. Si tenemos en cuenta que la densidad del macrobentos y meiobentos desciende con la profundidad (Jumars y Gallagher, 1982; Thiel, 1983; Pérès, 1985), ésta podría ser la causa del menor solapamiento encontrado entre los depredadores de la máxima profundidad, tal y como indican Zaret y Rand (1971) y Macpherson (1981). Estos resultados no coinciden con los descritos por Cartes (1991) para los decápodos de la misma zona, en donde se encuentran valores de solapamiento elevados a mayor profundidad, cuando los recursos escasean en el medio, que también han sido indicados en otros estudios (Gascon y Legget, 1977; Keast, 1978). De todas formas, los resultados indicados por Cartes (1991) se refieren a solapamientos entre los depredadores decápodos del talud inferior (1300-2200 m) respecto a los del talud medio, sin realizar subdivisiones batimétricas en el talud inferior que igual darían resultados similares a los encontrados en peces.

El solapamiento baja cuando se atenúan los picos de abundancia de determinadas presas que alcanzan densidades elevadas en ciertos instantes (épocas del año) ya que este recurso deja de ser explotado masivamente (Macpherson, 1981). Sin embargo, esto no tiene porque ser indicativo de que el recurso sea más escaso en general, y quizás podría intervenir la selección del alimento por parte de los depredadores que también daría lugar a una disminución del solapamiento.

Por otra parte, aunque se supone una disminución del recurso explotado con la profundidad, nada se sabe sobre la densidad de especies como *Acanthephyra pelagica*, los sifonóforos o los hyperideos cerca del fondo, a nivel de la BBL (Angel, 1990) en el Mediterráneo. Esta capa o falso fondo (BBL), situado a unos 28-30 m del sustrato, en la que se constata un aumento notable de la abundancia y biomasa del macroplankton y micronecton en otras aguas (Wishner, 1980; Smith, 1982; Hargreaves et al, 1984; Childress et al, 1989 y Angel, 1990) no está comprobada en el Mediterráneo. Stefanescu (1991) supone su existencia en el mar catalán debido al reflejo en la sonda acústica de un falso fondo próximo al sustrato, en algunos muestreos de las campañas BATHOS II-V. El hecho de encontrarnos especies, a la máxima profundidad analizada, relativamente abundantes o muy abundantes, con una dieta eminentemente planctófaga como *Alepocephalus rostratus*, *Bathypterois mediterraneus* o *Centroscymnus coelolepis* y con dietas macrófagas como *Alepocephalus rostratus*, *Lepidion*

*guentheri* y *Centroscymnus coelolepis* parece confirmar su existencia.

Muchos son los factores que intervienen en el fenómeno de la competencia interespecífica, además de la afinidad de dietas o la estacionalidad pueden intervenir otros como el ciclo diario o la energía de la presa que no han podido ser considerados en el presente estudio. De todas formas, no todos inciden del mismo modo, así se ha comprobado que las diferencias estacionales, en general, han sido poco apreciables en este estudio.

Por último cabe señalar también ciertas tendencias que han sido observadas que pueden ser factores que ayudan también a evitar la competencia o a disminuirla. El índice de vacuidad en cada especie, excepto para *Alepocephalus rostratus*, aumenta progresivamente con la profundidad, alcanzando los valores más altos a 1800-2200 m, y por tanto disminuye la intensidad de predación. Estas pautas que podrían volver a ser un indicio de la creciente escasez de recursos, sugieren un cambio notable en la estrategia vital de estas especies. Las especies que abundan a las máximas profundidades suelen presentar una vida conservativa, es decir de ahorro de energía, normalmente reflejada en aspectos reproductivos como son la baja fecundidad de *Centroscymnus coelolepis* (Yano y Tanaka, 1988), *Alepocephalus rostratus* (Golovan y Pakhorukov, 1980) y *Polyacanthonotus rissoanus* (observaciones personales). Además, a profundidad creciente, se ha observado una tendencia hacia una dieta no especializada y eurífaga, con una diversidad trófica más elevada, en distintas especies. Con la excepción de *Alepocephalus rostratus* que explota un recurso probablemente de BBL, todas las demás presentan un aumento de la diversidad a la máxima profundidad de 2000-2200 m. Esto parece indicar que el depredador más especializado suaviza esta tendencia a más profundidad, tal como describen Dayton y Hessler (1972) para el prototipo de depredador profundo. Una menor especialización en un tipo de recurso conlleva a una mayor adaptabilidad, bien a una escasez de recursos bien a un recurso eventual, por parte de los depredadores profundos.