

Universidad de Concepción
Escuela de Graduados

Magíster en Ciencias, Mención Oceanografía



Ecología trófica y relaciones con variables ambientales de *Squatina guggenheim* Marini, 1936 (Chondrichthyes, Squatinidae) en aguas uruguayas y del norte argentino

Rodolfo Vögler

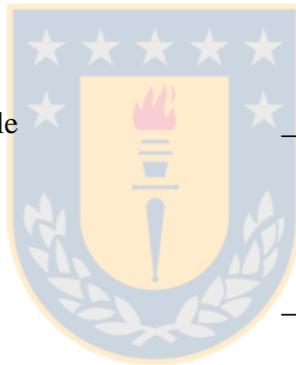
Concepción, Chile. Mayo de 2003

Universidad de Concepción
Escuela de Graduados

La Tesis Magistral en Oceanografía “Ecología trófica y relaciones con variables ambientales de *Squatina guggenheim* Marini, 1936 (Chondrichthyes, Squatinidae) en aguas uruguayas y del norte argentino” del Sr. Rodolfo Edward Vögler Santos, realizada en el Departamento de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, ha sido aprobada por la siguiente Comisión de Evaluación:

Dr. Ciro Oyarzún G.
Profesor Guía
Universidad de Concepción

Mg. Julio Lamilla G.
Evaluador Externo
Universidad Austral de Chile



Dr. Renato Quiñones B.
Miembro Comité de Tesis
Universidad de Concepción

Dr. Leonardo Castro C.
Miembro Comité de Tesis
Universidad de Concepción

Dr. Tarsicio Antezana J.
Director de Programa
Universidad de Concepción

15 de Mayo de 2003.

Dedicada a Rodolfo y María Elena, luchadores de siempre
y a Natalia, mi complemento



Indice de Contenidos

Lista de Figuras.....	v
Agradecimientos.....	vi
Curriculum Vitae.....	viii
Resumen.....	ix
Abstract.....	xi

Parte A

1.- INTRODUCCION.....	1
1.1.- Ecología Trófica.....	3
1.2.- Relaciones entre la especie y variables ambientales ambientes.....	4
1.3.- Características oceanográficas y la comunidad de peces en la zona de estudio.....	4
1.4.- Hipótesis y objetivos.....	7
2.- MATERIALES Y METODOS.....	10
2.1- Area de estudio.....	10
2.2.- Colecta y procesamiento de las muestras.....	10
2.3.- Análisis de datos.....	11
2.3.1.- Ecología trófica.....	11
2.3.2.- Relaciones entre la especie y variables ambientales ambientes.....	13
2.3.2.1.- Condiciones oceanográficas y distribución del tiburón ángel.....	13
2.3.2.2.- Identificación de asociaciones ambientales.....	13
2.3.2.2.1.- Asociaciones de la población de <i>S. guggenheim</i> con variables ambientales.....	14
2.3.2.2.2.-Asociaciones de machos y hembras de <i>S. guggenheim</i> con variables ambientales.....	14
2.3.2.2.3.- Asociaciones de las clases de tallas de <i>S. guggenheim</i> con variables ambientales.....	14
3.- RESULTADOS.....	15
3.1.- Ecología trófica de <i>Squatina guggenheim</i> (Chondrichthyes: Squatinidae) en la plataforma continental de Uruguay y norte de Argentina.....	15

3.1.1.- Composición de la dieta.....	15
3.1.2.- Estrategia alimenticia: especialistas vs generalistas.....	16
3.1.3.- Variabilidad espacial y estacional de la dieta.....	17
3.1.4.- Ciclo diurno de alimentación.....	17
3.2.- Asociaciones entre la distribución y abundancia de <i>Squatina guggenheim</i> (Chondrichthyes: Squatinidae) con variables ambientales dentro de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU).....	18
3.2.1.- Condiciones oceanográficas y distribución del tiburón ángel.....	18
3.2.2.- Asociaciones de la población de <i>S. guggenheim</i> con variables ambientales.....	18
3.2.2.1.- Temperatura de fondo.....	18
3.2.2.2. Salinidad de fondo.....	18
3.2.2.3. Profundidad.....	18
3.2.3.- Asociaciones de machos y hembras de <i>S. guggenheim</i> con variables ambientales...	19
3.2.3.1.- Temperatura de fondo.....	19
3.2.3.2. Salinidad de fondo.....	19
3.2.3.3. Profundidad.....	19
3.2.4.- Asociaciones de las clases de tallas de <i>S. guggenheim</i> con variables ambientales....	19
3.2.4.1.- Temperatura de fondo.....	19
3.2.4.2. Salinidad de fondo.....	20
3.2.4.3. Profundidad.....	21
4.- DISCUSION.....	22
4.1.- Determinación de la dieta de <i>S. guggenheim</i> y descripción de cambios ontogenéticos, sexuales, espaciales y estacionales en su alimentación.....	22
4.1.1.- Ciclo diurno de alimentación.....	23
4.2.- Identificación de asociaciones intranuales entre la distribución y abundancia de <i>S. guggenheim</i> con la profundidad, temperatura y salinidad de fondo.....	24
4.3.- Consideraciones finales.....	25
5. REFERENCIAS	29
6.- ANEXOS	
ANEXO 6.1.- Figuras.....	34

Parte B

Publicaciones y Manuscritos.....36

1.- Vögler R, AC Milessi & R Quiñones 2003. Ecología trófica de *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) en la plataforma continental de Uruguay y norte de Argentina. *Journal of Fish Biology*. 62: 1-14 (en prensa).....

2.- Vögler R, AC Milessi & C Oyarzún. Asociaciones entre la distribución y abundancia de *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) con variables ambientales dentro de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU). Terminado.....





Lista de Figuras

Figura 1. Actividad alimenticia diaria de *S. guggenheim*, discriminada en intervalos de dos horas y expresada como porcentaje de estómagos con contenido. Primavera (◆), Otoño (○).



Agradecimientos

A partir de mi decidida incursión en el estudio de las ciencias marinas han sido muchas las personas que me apoyaron, aconsejaron e incentivaron en diversas etapas de mi vida y de mi formación profesional. Dejo expreso mi afectuoso y eterno agradecimiento a mis padres María Elena y Rodolfo, quienes me enseñaron a ser un hombre de pensamiento libre e independiente y con los cuales aprendí que la conquista de metas requiere de gran entrega y tesón.

A mi esposa Natalia quién a través de acertados e iluminados consejos y con su apoyo incondicional, elabora a diario esa infusión de ánimo que me empuja a realizar las cosas entregando lo mejor de mí.

A mis hermanas Gabriela y Gizella; mis sobrinos Mathías, Federico, Fedra y Erika, y a mi hijo Diego, los cuales están siempre presentes junto a mí a través de su afecto y cariño.

A mi segunda madre Beatriz por su comprensión, hombro firme y estima manifestados en todos y cada uno de los momentos buenos y malos que hemos compartido.

A mis amigos, mis hermanos de corazón y compañeros de mil batallas Andrés Milessi, Gastón Bazzino, César Fagúndez, Leonardo Da Costa y Jorge Acosta, personajes que representan una muy parte importante de mi vida. A Luis “Chamo” Hückstadt, Beatriz Yanicelli, Klaudia Hernández, Rodrigo Wiff, amigos que han sabido brindar su apoyo de una u otra forma y quienes siempre están presentes cuando más se necesitan.

A Renato Quiñones, una de las personas más carismáticas y especiales que me ha tocado conocer y que representa mi formador, mi maestro, mi guía, mi consejero y un gran amigo.

Sin buscar un orden de importancia entre los diferentes responsables de esas sabias conversaciones o de cortas frases que contribuyeron a establecer un rumbo seguro y definido a través del camino que me ha tocado construir, quisiera recordar y agradecer profundamente a Carmen Mesones, Ernesto Chiesa, Inés Lorenzo, Leonardo Ortega, Oscar “negro” Galli, Walter Norbis, Olga Mora, Gustavo Martínez, Laura Rodríguez, Danilo Calliari, Rodrigo González, Marcelo “flaco” Gutiérrez y Sergio Neira.

A Leonardo Castro y especialmente a Ciro Oyarzún, excelentes profesionales con quienes tuve la oportunidad de compartir experiencias muy constructivas durante varias etapas decisivas e importantes de mi formación como profesional.

A Julio Lamilla por su buena disposición y enorme comprensión al momento de solicitarle su colaboración invitándolo a participar como miembro de mi Comisión de Tesis.

A Fabiola Gaete una persona insustituible y única que a través de su entrega incondicional, espíritu altruista y cariño, ha sido la responsable de que todas y cada una de las actividades que he desarrollado dentro de este postgrado hallan estado empapadas de un sentido humano muy especial.

A Elizabeth Urzúa, Sandra Cisternas, Pedro Torres y Ricardo Pino, que mediante su permanente disposición y colaboración supieron prestar su apoyo en incontables situaciones críticas de las cuales fui protagonista.

Agradezco especialmente a Pablo Arias y Patricia Iribarren, dos bibliotecólogos imprescindibles y dos personas con un carisma único, quienes estuvieron siempre pendientes y dispuestos a colaborar en lo que fuera necesario.

A la Sección de Recursos Pesqueros Demersales de la Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA) por permitir la generación de la base de datos utilizada en esta Tesis, a través de mi participación en cruceros regulares de evaluación de stocks de *Micropogonias furnieri* y *Merluccius hubbsi*.

Finalmente, deseo expresar mi más sincero agradecimiento al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD), organismo internacional que mediante su apoyo económico me brindó la posibilidad de realizar un Postgrado en el Departamento de Oceanografía de la Universidad de Concepción. La posibilidad que me otorgó el DAAD representó una invaluable oportunidad para mejorar la calidad de mi formación profesional y de establecer los cimientos de mi carrera como investigador.

Curriculum Vitae

Rodolfo Vögler

Nacido el 8 de Septiembre, 1971. Lascano (Depto. de Rocha), Uruguay.

1990-1996: Licenciado en Ciencias Biológicas, Universidad de la República, Uruguay.

2001-2003: Master en Ciencias Mención Oceanografía, Universidad de Concepción, Chile.

PUBLICACIONES

Vögler R, AC Milessi & RA Quiñones 2003. Trophic ecology of *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) on the continental shelf off Uruguay and northern Argentina. *Journal of Fish Biology*. 62: 1-14 (en prensa).

Vögler R, AC Milessi & C Oyarzún. Asociaciones entre la distribución y abundancia de *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) con variables ambientales dentro de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU). Terminado.

AREAS DE INVESTIGACION

Principal: Alimentación y reproducción de elasmobranquios

Secundaria: Pesquerías

Otras: Parásitos de peces

CRUCEROS DE INVESTIGACION

Evaluación del recurso merluza (*Merluccius hubbsi*) en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU), 1995.

Evaluación de los recursos pesqueros en el área costera de la ZCPAU, 1995.

Area de veda de la merluza (*M. hubbsi*) dentro de la ZCPAU. Marzo, 1997.

Area de veda de la merluza (*M. hubbsi*) dentro de la ZCPAU. Octubre, 1997.

Evaluación y mitigación del impacto ambiental ocasionado por derrame de petróleo dentro de la ZEE. Febrero, 1997.

Area de veda de la merluza (*M. hubbsi*) dentro de la ZCPAU. Marzo-Abril, 1998.

Area de veda de la merluza (*M. hubbsi*) dentro de la ZCPAU. Mayo-Junio, 1998.

Resumen

Ecología trófica y relaciones con variables ambientales de *Squatina guggenheim* Marini, 1936 (Chondrichthyes, Squatinidae) en aguas uruguayas y del norte argentino

Rodolfo Vögler Santos

Master en Ciencias, Mención Oceanografía

Universidad de Concepción, 2002
Dr. Ciro Oyarzún G., Profesor Guía

Squatina guggenheim, tiburón endémico del Atlántico Sudoccidental, es un importante predador tope dentro de las tramas tróficas en las que participa. Sin embargo, hasta la fecha no existen estudios cuantitativos relacionados a su ecología trófica y no se conocen los efectos de las variables ambientales sobre su distribución y abundancia. En consecuencia, esta Tesis estudió cualitativa y cuantitativamente la dieta de *S. guggenheim* y buscó identificar asociaciones entre la distribución y abundancia de la especie con la profundidad, salinidad y temperatura de fondo dentro aguas uruguayas y del norte argentino. Los datos provienen de cinco cruceros de investigación realizados en primavera y otoño de 1995, 1997 y 1998, a profundidades comprendidas entre 3.5 y 312 m. El tamaño muestral total incluyó 1280 ejemplares de *S. guggenheim* (670 hembras y 610 machos). Para el análisis de su ecología trófica se trabajó con 947 estómagos (556 con alimento y 391 vacíos). La identificación de asociaciones significativas ($P \leq 0.05$) con factores abióticos consideró a la población total y luego ésta fue discriminada por sexo y clases de tallas. Estos análisis fueron establecidos para cada crucero por separado.

En el contexto de la ecología trófica los resultados indicaron que, numéricamente su dieta fue dominada por peces óseos (89.7%), mientras que, crustáceos (4.8%) y moluscos (4.4%) tuvieron menor importancia. La principal presa dentro de los teleósteos fue *Engraulis anchoita* (58.3%); siendo camarones (4.4%) la presa más consumida dentro de los crustáceos, e *Illex argentinus* (2.3%) dentro de los moluscos. Machos y hembras no presentaron diferencias significativas en su dieta ($P > 0.01$). Sin embargo, fueron detectadas diferencias significativas ($P \leq 0.01$) entre la dieta de las distintas clases de tamaños (grupo 1: $L_T = 23-44$ cm; grupo 2: $L_T = 45-74$ cm; grupo 3: $L_T = 75-91$ cm) y un cambio de estrategia

alimenticia a través del desarrollo ontogenético, variando de especialistas a generalistas. El canibalismo tuvo una baja incidencia (0.7%) y fue observado en machos del grupo 3. La mayor diversidad de presas (H') se encontró en tiburones distribuidos a menores profundidades en primavera y a mayores profundidades en otoño.

Los factores ambientales que afectaron significativamente ($P \leq 0.05$) a la distribución y abundancia de la población total fueron la temperatura de fondo y en menor medida la salinidad de fondo. La temperatura tuvo un efecto significativo sobre la distribución y abundancia de la población en primavera y otoño, mientras que, la salinidad lo hizo principalmente en primavera. La temperatura afectó significativamente a la distribución y abundancia de los machos en ambas estaciones anuales, mientras que, este tipo de asociación fue encontrado solo en primavera para el caso de las hembras. La distribución y abundancia de machos y hembras fueron afectadas significativamente por la salinidad de fondo únicamente en primavera. No se encontraron asociaciones significativas entre la distribución de cada sexo o de la población total con la profundidad. Se verificó la ausencia de un patrón uniforme de asociación entre la distribución y abundancia de las distintas clases de tamaños y las variables abióticas, al considerar a cada estación anual por separado o al comparar entre estaciones (primavera y otoño).

Se concluye que *S. guggenheim* es un predador principalmente piscívoro y los cambios en la dieta y en su estrategia alimenticia están ligados al desarrollo ontogenético y no al sexo. Su distribución y abundancia dentro de la zona de estudio son influenciadas significativamente por variaciones en la temperatura y salinidad de fondo, no siendo afectadas por cambios en la profundidad.

Palabras clave: Tiburón ángel; Uruguay; predador tope; ecología trófica, efectos ambientales; variables abióticas; relaciones ecológicas; distribución; abundancia

Abstract

Trophic ecology and relationships with environmental variables of *Squatina guggenheim* Marini, 1936 (Chondrichthyes, Squatinidae) in Uruguayan and north Argentinean waters

Rodolfo Vögler Santos

Master en Ciencias, Mención Oceanografía

Universidad de Concepción, 2003
Dr. Ciro Oyarzún G., Profesor Guía

Squatina guggenheim is an endemic shark from the South-western Atlantic Ocean, considered as an important top predator of trophic webs in which participates. There are no quantitative studies on its trophic ecology and the possible effects that environmental variables could have on its distribution and abundance. Thus, this Thesis was conducted in order to study the diet of *S. guggenheim* both qualitatively and quantitatively and to identify associations between the distribution and abundance of shark and depth, salinity and bottom temperature at Uruguayan and north Argentinean waters.

The data comes from five research surveys conducted on spring and autumn of 1995, 1997 and 1998 at depths between 3.5 and 312 m. The samples utilized were 1280 individuals of *S. guggenheim* (670 females and 610 males). The study of trophic ecology included the analysis of 947 stomachs (556 with food and 391 empty). The identification of significant associations ($P \leq 0.05$) between abiotic factors and angel shark's abundance and distribution was approached by considering both the entire population, as well as by separating into sex and size classes. These analyses were carried out independently for each research survey.

Numerically, bony fishes were the principal component in its diet (89.7%), followed by crustaceans (4.8%) and molluscs (4.4%). The most important prey species of teleost was *Engraulis anchoita* (58.3%); shrimps (4.4%) were the main crustacean prey, and *Illex argentinus* (2.3%) the most abundant mollusc prey. There were not significant differences in diet between males and females ($P > 0.01$). However, significant differences ($P \leq 0.01$) were found between the diet of different size classes (group 1: LT= 23-44 cm; group 2: LT= 45-74 cm; group 3: LT= 75-91 cm) and a change in feeding strategy was observed

through ontogenetic development, displaying a widening of the trophic spectrum. Cannibalism had a low incidence (0.7%) and was observed in males belonging to group 3. Highest diversity of preys (H') was found on those sharks located at shallow depths in spring and at greater depths in autumn.

Environmental factors that significantly ($P \leq 0.05$) affected the distribution and abundance of the entire population were bottom temperature and, less importantly, bottom salinity. Bottom temperature had a significant effect on the distribution and abundance of the entire population during spring and autumn, while salinity mainly on spring. Abundance and distribution of males were significantly associated with temperature during both seasons and in the case of females only during spring. Bottom salinity affected significantly the distribution and abundance of males and females only during spring. Significant relationships, between depth and the distribution of each sex or the entire population, were not detected. The analyses showed the lack of a regular association pattern between abundance and distribution of different size classes and abiotic variables, when considering each season separately or when comparing among seasons (spring and autumn).

It is concluded that *S. guggenheim* is mainly a piscivorous predator which presents changes on its diet and feeding strategy associated with ontogenetic development and not with sex. Its distribution and abundance inside the area studied are significantly influenced by bottom temperature and salinity variations and are not influenced by depth.

Keywords: Angel shark; Uruguay; top predator; trophic ecology; environmental effects; abiotic variables; ecological relationships; distribution; abundance

1.- INTRODUCCION

La Clase Chondrichthyes es uno de los grupos más antiguos dentro de los peces y apareció en el registro fósil durante el período Devónico, hace más de 400 millones de años atrás. Sus características básicas han permanecido sin cambios desde la pasada y explosiva especiación experimentada durante el Cretácico (Bonfil, 1994). A pesar de su ancestral origen estos peces poseen algunos de los sistemas sensoriales (visión, olfato, gusto, tacto) más agudos y notables encontrados en el reino animal, los cuales les han permitido coexistir exitosamente con las especies más modernas de peces teleósteos. Los condriictios están agrupados en dos subclases: Holocephalii (quimeras) y Elasmobranchii (tiburones, rayas), cuya característica en común es la presencia de un esqueleto cartilaginoso (Bonfil, 1994).

Elasmobranchii es la subclase más diversa y numerosa, dividida en varios grupos (squalomorfos, galeomorfos, squatinomorfos y batoídeos), incluyendo un total de 830 especies conocidas hasta el presente. Se distribuyen desde regiones polares hasta tropicales y desde aguas dulces hasta profundidades abisales (Compagno, 1984; Bonfil, 1994). Los elasmobranquios son en su mayoría predadores tope y presentan una baja abundancia en relación a los niveles inferiores dentro de las tramas tróficas (Bonfil, 1994), jugando un papel fundamental dentro del ambiente marino (Wetherbee *et al.*, 1990). Además, muchos elasmobranquios poseen una vida larga, un crecimiento lento, una maduración sexual tardía y un potencial reproductivo bajo. La interacción entre estas características biológicas y ecológicas les confiere una particular vulnerabilidad a la presión por pesca (Compagno, 1984; Buencuerpo *et al.*, 1998).

Los tiburones ángel (Squatiniformes) pertenecen al género *Squatina*. El origen de este grupo se remonta al Jurásico Superior (Schaeffer, 1967), hace 160 millones de años atrás. *Squatina* comprende un total de 24 especies descritas hasta el presente, con una morfología externa muy similar entre sí y distribuidas por todos los océanos del planeta (Compagno, 1984). Según Vooren & Silva (1991) existen evidencias que indican que la especiación en los tiburones ángel pudo haber ocurrido mediante cambios menores en la forma del cuerpo, aunque mayores en los parámetros de crecimiento y reproducción entre especies. Estos tiburones pueden considerarse verdaderos fósiles vivientes pues, han

permanecido sin sufrir grandes modificaciones morfológicas desde el Jurásico (Cappetta, 1987). Presentan una forma intermedia entre los tiburones y las rayas, con un cuerpo deprimido dorsoventralmente, boca en posición terminal, ojos y espiráculos en posición dorsal, branquias laterales, grandes aletas pectorales y sus aletas impares son de tamaño reducido. Son peces demersales de medio y gran porte y están descritos como predadores al acecho en zonas de sustrato blando (arenas, fangos, fango-arenosas), que permanecen enterrados, utilizando su coloración dorsal críptica para mimetizarse con el sustrato y efectuando la captura de presas mediante una rápida arremetida desde el fondo. Presentan fecundación interna y embriones vivíparos (Compagno, 1984). Muchas especies de *Squatina* son pescadas intensamente alrededor del mundo especialmente por arrastres de fondo, espineles y redes de enmalle fijas al fondo. Su carne es utilizada para consumo humano, aceite y harina de pescado y su piel es aprovechada para la confección de artículos de cuero (Compagno, 1984).

La especie mejor estudiada dentro del género es *Squatina californica* Ayres, 1859 presente en la costa oeste de Estados Unidos. Sobre esta especie se han realizado investigaciones acerca de su etología (Standora & Nelson, 1976; Pittenger, 1984), reproducción y desarrollo embrionario (Natason & Cailliet, 1986), presencia de parásitos (Deets & Dojiri, 1989), edad, crecimiento y demografía (Natason & Cailliet, 1990; Cailliet *et al.*, 1992), genética evolutiva (Gaida, 1995), estructura poblacional (Gaida, 1997) y sobre su comportamiento alimenticio (Pittenger, 1984; Fouts & Nelson, 1999).

En las costas de Uruguay (Milessi *et al.*, 2001) y sur de Brasil (Vooren & Silva, 1991) habitan tres especies de *Squatina*: *S. guggenheim* Marini, 1936; *S. argentina* (Marini, 1930) y *S. occulta* Vooren & Silva, 1991. La especie más costera es *S. guggenheim*, quien presenta una amplia distribución biogeográfica que abarca desde Espírito Santo (Brasil, 18° S) hasta Patagonia central (Argentina, 44° S) (Fazzano *et al.*, 1999). Su principal rango de distribución batimétrica comprende desde zonas someras hasta 80 m (Vooren & Silva, 1991). En esta especie las crías miden 25 cm de longitud corporal total (L_T) al nacer (Sunye & Vooren, 1997) y los adultos alcanzan una L_T máxima de 91 cm (Vooren & Silva, 1991). La madurez sexual ocurre entre los cuatro y cinco años de edad, fase en la cual los tiburones miden 75 cm de L_T . El ciclo reproductivo dura tres años e incluye dos años de vitelogénesis y 10 meses de gestación lecitotrófica que comienza en verano (Enero-

Febrero). La fecundidad uterina de este tiburón ángel varía entre tres y nueve embriones vivíparos y sus partos ocurren en primavera (Noviembre-Diciembre) (Sunye, 1993; Sunye & Vooren, 1997). Por último, cabe señalar que *S. guggenheim* es la principal especie capturada y desembarcada tanto en Uruguay, Brasil y Argentina, con relación a las otras dos especies del mismo género (Boeckmann, 1996). En este sentido, los volúmenes de captura correspondientes a la flota industrial costera y de altura de Uruguay declaradas a la Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA) han aumentado considerablemente en la última década, pasando de 34.2 ton en 1990 a 402.3 ton en el año 1999 (INAPE, 1999), lo cual indica el creciente interés por este recurso pesquero en los últimos años.

1.1.- Ecología Trófica

Los estudios sobre consumo de alimento y ecología trófica en tiburones son pocos y fragmentados y el conocimiento de su papel dentro de la trama trófica es muy limitado (Wetherbee *et al.*, 1990). Con respecto a los Squatiniformes se sabe que muchas especies se alimentan de una variedad de pequeños peces óseos, crustáceos, cefalópodos, gastrópodos y bivalvos (Compagno, 1984). Cabe señalar que este investigador realizó una descripción cualitativa sobre la dieta de los tiburones ángel. En este sentido, se han desarrollado otros estudios cualitativos donde se indicó que la dieta de *S. tergozellata* McCulloch, 1914 en aguas australianas, estaba compuesta principalmente por cefalópodos y peces (Bridge *et al.*, 1998) y que, *S. guggenheim* en la zona sur de Brasil se alimentaba de peces demersales y camarones, quienes ocurrían con igual frecuencia en su dieta (Vooren & Silva, 1991). Sin embargo, existen pocos estudios tróficos cuantitativos para representantes del género *Squatina*. Tal es el caso de *S. californica* (Pittenger, 1984) y *S. squatina* L., 1758 (Ellis *et al.*, 1996) descritos como predadores de comportamiento selectivo y que consumían principalmente peces. Luego, cuantificar la dieta de *S. guggenheim* representa el primer paso para entender cuál es el papel trofodinámico de este predador tope dentro de la(s) trama(s) trófica(s) en la(s) que participa.

1.2.- Relaciones entre la especie y variables ambientales

Hasta el presente, son pocas las generalidades que han podido ser establecidas con respecto a la influencia de factores abióticos (ej. la temperatura) sobre la ecología y fisiología de peces óseos en general y de peces condriktios en particular. En este sentido, continúan siendo escasas y fragmentadas las investigaciones que buscan establecer asociaciones entre la distribución y abundancia de peces condriktios y su ambiente (Macpherson & Duarte, 1991; Cyrus & Blaber, 1992; Jacob *et al.*, 1998; Bigelow *et al.*, 1999; Brenes *et al.*, 2000). En el caso específico de *S. guggenheim* se advierte un desconocimiento casi completo de cuáles son las variables ambientales que afectan a la distribución y abundancia de este tiburón a lo largo de su distribución biogeográfica. El único intento de establecer tales asociaciones fue realizado por Vooren & Silva (1991) para la zona sur de Brasil. Estos autores propusieron que la distribución y abundancia del tiburón ángel serían afectadas por la temperatura y la profundidad. Dicha inferencia está sustentada en los amplios rangos de temperatura (10-22° C) y profundidad (10-80 m) a través de los cuales fueron capturados los ejemplares incluidos en el mencionado estudio. Luego, esta amplitud de los rangos térmico y batimétrico permitiría que parte de la población migre en primavera hacia aguas costeras más someras, donde las hembras realizan el parto y en donde los pequeños juveniles permanecen durante su primer año de vida. Sin embargo, Vooren & Silva (1991) no realizaron análisis cuantitativos para respaldar sus observaciones y simplemente infirieron las asociaciones especie-ambiente a través de evidencias indirectas. Por lo tanto, es necesario identificar cuáles son las variables abióticas que afectan a la distribución espacio-temporal del tiburón ángel y determinar los rangos de preferencia o rechazo a través de los cuales se puede distribuir o agrupar esta especie dentro de la zona de estudio.

1.3.- Características oceanográficas y la comunidad de peces en la zona de estudio

El área de estudio se situó dentro de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU) cuya amplitud geográfica abarca desde 34°00' hasta 39°30' de latitud S y desde 51°10' hasta 59°10' de longitud O (Figura 1, Artículo 1). Esta región recibe la influencia de

cuatro corrientes importantes tales como la Corriente de Brasil (agua cálida); la Corriente de Malvinas (agua fría); la Corriente Patagónica (agua fría), y la descarga del Río de la Plata (agua dulce y cálida) (Leta, 1992).

La Corriente de Brasil tiene su origen cerca de la bifurcación de la Corriente Sudecuatorial en las proximidades del Cabo San Roque (8° S). Durante su desplazamiento hacia el sur, a lo largo del margen continental de Sudamérica, provoca la formación intermitente de meandros y remolinos cálidos dentro del área comprendida entre las longitudes 50-55° W y las latitudes 38-46° S (Legeckis & Gordon, 1982; Olson *et al.*, 1988). Las temperaturas y salinidades de esta corriente varían entre 18-24 °C y entre 34.5-36, respectivamente (Thompsen, 1962; *fide* Leta, 1992).

La Corriente de Malvinas (o Corriente de Falkland) tiene su origen en el brazo oriental de la Corriente Circumpolar Antártica y fluye hacia el noreste a lo largo del talud continental. El borde occidental de esta corriente se localiza sobre la isóbata de 200 m y limita con las aguas de la plataforma continental (Fedúlov *et al.*, 1990), mientras que el borde oriental se encuentra próximo a los meandros y remolinos cálidos que se desprenden de la Corriente de Brasil. Esta corriente transporta aguas con temperaturas entre 4-15 °C y salinidades entre 33.7-34.7 (Thompsen, 1962; *fide* Leta, 1992).

La confluencia entre las corrientes de Brasil y Malvinas produce un sistema frontal de gran variabilidad espacial y temporal llamado “Convergencia Subtropical”, el cual es desplazado hacia el norte en invierno y hacia el sur en verano (Podestá, 1990; Severov, 1990, 1991). Luego de esta confluencia, la Corriente de Brasil se separa del borde de la plataforma girando al sudeste hacia aguas más profundas, entre los 36° y 38° S. Por su parte, la Corriente de Malvinas cambia su dirección inicial y gira hacia el sudeste (Legeckis & Gordon, 1982). A su vez, se ha registrado la presencia de otro importante frente sobre el quiebre de la plataforma que indica el límite entre las aguas de plataforma (Corriente Patagónica y del Río de la Plata) y las aguas de la Corriente de Malvinas (Bakun & Parrish, 1991).

La Corriente Patagónica (o rama occidental de la Corriente de Malvinas), fluye hacia el noreste sobre la plataforma continental entre las isóbatas de 100 y 200 m, hasta los 38° S aproximadamente. Transporta aguas con mayores temperaturas y menores salinidades (31.0-33.6) que la Corriente de Malvinas (Fedúlov *et al.*, 1990). La temperatura de sus

aguas varía estacionalmente, alcanzando 15-16° C en verano y disminuyendo hasta 8-10° C en invierno. La influencia de esta corriente puede alcanzar la plataforma sur de Brasil hasta los 30° S (Castello *et al.*, 1991).

El Río de la Plata tiene su origen a partir de la confluencia de los ríos Paraná y Uruguay. Es una corriente de aguas poco profundas (5-15 m) pero de gran amplitud, alcanzando 180 km de ancho en la boca del río. Este río es, de hecho, considerado un estuario y la presencia de una cuña salina es una característica cuasi permanente del estuario. Se caracteriza por presentar aguas con temperaturas relativamente altas (10-23° C) y bajas salinidades (0-30). Su área de influencia se extiende sobre la plataforma entre los 34-37° S, en donde se encuentra con aguas más salinas provenientes de las Corrientes de Brasil, de Malvinas y Patagónica (Leta, 1992). Durante otoño e invierno la descarga es máxima y fluye hacia el noreste a lo largo de la costa uruguaya y puede alcanzar hasta Conceição (Brasil; 31°43' S) (Hubold, 1980a). En primavera y verano la descarga es mínima con dirección al sur, a lo largo de la costa argentina (Guerrero *et al.*, 1997).

A partir de la dinámica interacción entre estas cuatro corrientes dentro de la ZCPAU, se generan fuertes gradientes térmicos y salinos que promueven una alta producción primaria (Haimovici, *et al.*, 1998). A su vez, el continuo aporte de nutrientes tanto marinos como fluviales impulsa a que el crecimiento del fitoplancton y del zooplancton sea altamente potenciado en esta zona de confluencia (Leta, 1992). Por su parte, la presencia del frente de quiebre de la plataforma genera altos niveles de biomasa fitoplanctónica, durante primavera y verano (Podestá, 1990). En otoño, se ha registrado un segundo pico de producción primaria sobre la plataforma que contribuye a mantener una elevada biomasa fitoplanctónica hasta fines de Abril a lo largo del quiebre de la plataforma y que permite aumentar las concentraciones de zooplancton durante los meses de invierno (Hubold, 1980b; Podestá, 1990).

En el área de influencia de la Convergencia Subtropical existe una comunidad de peces demersales muy diversa y que comprende a unas 150 especies de teleósteos y 57 especies de elasmobranquios distribuidas a lo largo y ancho de la plataforma continental (Haimovici, 1998). Entre los principales teleósteos figuran *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823); *Cynoscion guatucupa* (Cuvier, 1830); *Macrodon ancylodon* (Bloch & Schneider, 1801); *Umbrina canosai* Berg, 1895; *Pogonias cromis* L., 1766; *Paralichthys*

patagonicus Jordan, 1889; *Paralichthys orbignyanus* (Valenciennes, 1842); *Urophycis brasiliensis* (Kaup, 1858); *Prionotus punctatus* (Bloch, 1793); *Pagrus pagrus* (L., 1758); *Merluccius hubbsi* Marini, 1933 y *Polyprion americanus* (Bloch & Schneider, 1801), entre otros (Haimovici & Mendoça, 1996; Haimovici *et al.*, 1996). A su vez, los principales elasmobranquios integrantes de esta comunidad son *Galeorhinus galeus* (L., 1758); *Mustelus schmitti* Springer, 1939; *Rhinobatos horkelii* Müller & Henle, 1841; *S. guggenheim*; *S. argentina*, *S. occulta*, *Mustelus canis* (Mitchill, 1815); *Mustelus fasciatus* (Garman, 1913); *Notorynchus cepedianus* (Péron, 1807) y *Carcharias taurus* Rafinesque, 1810 (Haimovici, 1998; Chiaramonte, 1998a). Gran parte de las especies nombradas anteriormente son comercialmente importantes, siendo explotadas a escala regional por las flotas pesqueras demersales que operan en aguas del sur de Brasil, Uruguay y norte de Argentina. Sin embargo, pocas de ellas son consideradas como especies objetivo (*M. furnieri*, *M. hubbsi*, *C. guatucupa*, *M. ancylodon*, *U. brasiliensis*, *G. galeus*, *R. horkeli*) siendo la mayoría capturadas en forma incidental.

1.4.- Hipótesis y objetivos

Hasta la fecha, no se han registrado antecedentes cuantitativos acerca de la ecología trófica de *S. guggenheim*, existiendo únicamente una breve descripción cualitativa de su alimentación para una región adyacente a la ZCPAU. Además, se desconocen cuáles son las variables ambientales que influyen sobre la distribución y abundancia del tiburón ángel dentro del área de estudio.

1.4.1.- Hipótesis generales

Las hipótesis generales propuestas en esta Tesis fueron:

- 1) *S. guggenheim* es un predador de nivel trófico superior con una estrategia alimenticia especialista y de régimen piscívoro.
- 2) La distribución y abundancia de *S. guggenheim* dentro de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya son influenciadas significativamente por variaciones en la profundidad, la temperatura y la salinidad de fondo.

1.4.2.- Objetivos generales

- 1) Determinar cualitativa y cuantitativamente la dieta de *S. guggenheim*, identificando cambios ontogenéticos, sexuales, espaciales y estacionales en su alimentación.
- 2) Identificar y cuantificar asociaciones intranuales (otoño, primavera) significativas entre la distribución y abundancia del tiburón ángel y la profundidad, la temperatura de fondo y salinidad de fondo.

1.4.3.- Hipótesis de trabajo

1.4.3.1.- Ecología trófica

H₁: El aumento de talla de los individuos no provoca cambios en el tipo de dieta presentada por *S. guggenheim*.

H₂: Los machos y las hembras del tiburón ángel presentan dietas similares.

H₃: La composición de su dieta no presenta variaciones estacionales relacionadas a cambios espacio-temporales en la distribución del tiburón ángel.

H₄: No existe canibalismo en *S. guggenheim*.

1.4.3.2.- Relaciones entre la especie y variables ambientales

H₁: La distribución y abundancia de la población de *S. guggenheim* no son influenciadas por la profundidad, salinidad y/o temperatura de fondo en otoño y tampoco en primavera.

H₂: La distribución y abundancia de machos y hembras de *S. guggenheim* no son influenciadas por la profundidad, salinidad y/o temperatura de fondo en otoño y tampoco en primavera.

H₃: La distribución de las hembras no es afectada significativamente por la profundidad y la temperatura de fondo durante su migración hacia aguas costeras en época de parto.

H₄: No existe una segregación espacial por tamaño en el tiburón ángel relacionada con cambios en la profundidad o a variaciones en la salinidad y temperatura de fondo en otoño y tampoco en primavera.

1.4.4.- Objetivos específicos

1.4.4.1.- Ecología trófica

- 1) Identificar cambios en el tipo de dieta de acuerdo al incremento en la talla de los individuos.
- 2) Identificar cambios en el tipo de dieta entre sexos.
- 3) Describir la variabilidad estacional en la alimentación según cambios espacio-temporales en la distribución del tiburón ángel.
- 4) Cuantificar numéricamente el canibalismo dentro de esta especie.

1.4.4.2.- Relaciones entre la especie y variables ambientales ambientales

- 1) Conocer la influencia de cambios en la profundidad o de variaciones en la salinidad y temperatura de fondo, sobre la distribución y abundancia de la población del tiburón ángel, en otoño y primavera.
- 2) Determinar las asociaciones significativas entre la distribución y abundancia de los machos y las hembras con los distintos factores físicos, en otoño y primavera.
- 3) Identificar la influencia de los factores abióticos sobre la distribución y abundancia del tiburón ángel considerando cambios ontogenéticos, en otoño y primavera.

2.- MATERIALES Y METODOS

2.1- Area de estudio

El área de estudio estuvo comprendida dentro de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU) (34°00'-39°30' S; 51°10'-59°10' O) abarcando parte de la plataforma y talud continental, a profundidades situadas entre 3.5 y 312 m (Figura 1, Artículo 1).

2.2.- Colecta y procesamiento de las muestras

Las muestras se obtuvieron a partir de 5 cruceros orientados a la evaluación de stocks de corvina blanca *M. furnieri* y merluza *M. hubbsi*, realizados por la Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA), a bordo del B/I "Aldebaran" (Tabla 1, Artículo 1). Las estaciones fueron seleccionadas sobre la base de un diseño de muestreo estratificado al azar (Ehrhardt *et al.*, 1977, 1979). Se ejecutaron dos cruceros de investigación en primavera, entre 1995 (C9512) y 1997 (C9704), y tres campañas en otoño, entre 1997 (C9702) y 1998 (C9801-02, C9803). El C9512 estuvo restringido a una franja costera dentro de la ZCPAU y abarcó profundidades entre 3.5 m y 60 m. Los restantes cuatro cruceros cubrieron gran parte del área de estudio y abarcaron un rango batimétrico situado entre 21 y 312 m.

El arte de pesca utilizado fue una red de arrastre de fondo, tipo Engel. La duración de cada lance fue de 30 minutos, con una velocidad promedio de cuatro nudos, realizándose únicamente muestreos diurnos (de 05:30 a 19:30 horas). Inmediatamente después de cada lance de pesca los tiburones capturados fueron identificados a nivel específico, contados y pesados (± 0.1 kg). En forma paralela, se tomó una submuestra cuyos ejemplares fueron sexados, contados y medidos cercano al cm inferior de longitud corporal total (L_T). Las hembras grávidas, en proceso de parto y los recién nacidos que se encontraban vivos fueron liberados.

Los datos hidrográficos registrados en cada estación de muestreo fueron: temperatura de superficie y de fondo (°C); salinidad de superficie y de fondo, y profundidad

de la columna de agua (m). La temperatura y salinidad fueron obtenidas antes del inicio de cada lance en forma directa a través de un CTD previamente calibrado (SBE-19, Sea-Bird Electronics). En los cruceros C9512 y C9702 la profundidad se estimó mediante una ecosonda, obteniéndose una profundidad promedio a partir de las profundidades inicial y final de cada lance. Para los cruceros C9704, C9801-02 y C9803 la profundidad estimada en cada lance correspondió a la registrada por el CTD.

Para cuantificar operacionalmente el grado de repleción estomacal en *S. guggenheim* se utilizó una escala numérica: 0 (estómago vacío), 1 (estómago 1/4 lleno), 2 (estómago 1/2 a 3/4 lleno), y 3 (estómago completo). Los estómagos fueron examinados a bordo. Las presas fueron separadas e identificadas hasta el menor nivel taxonómico posible utilizando claves taxonómicas estándares (Menni *et al.*, 1984; Boschi, *et al.*, 1992). Las presas que no pudieron ser identificadas debido a su avanzado grado de digestión fueron agrupadas en dos categorías: restos de peces óseos (RPO) y restos digeridos no identificados (RDNI). En ambas categorías se determinó únicamente la presencia o ausencia de ese tipo de contenido estomacal. Por último, se cuantificó numéricamente el canibalismo en *S. guggenheim*.

2.3.- Análisis de datos

2.3.1.- Ecología trófica

Los individuos de *S. guggenheim* fueron agrupados operacionalmente en tres clases de tallas: grupo 1 ($L_T= 23-44$ cm); grupo 2 ($L_T= 45-74$ cm), y grupo 3 ($L_T= 75-91$ cm).

Para los diagnósticos de normalidad y homogeneidad de varianza de la L_T entre individuos se emplearon las pruebas de Shapiro-Wilks (W) y de Bartlett (B), respectivamente (Zar, 1999). Debido a que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza, se llevaron a cabo análisis no-paramétricos. Para la comparación de la L_T entre sexos se aplicó la prueba de Mann-Whitney (U), mientras que para comparar entre cruceros se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis (H) (Zar, 1999). A continuación, se empleó el procedimiento no-paramétrico de Dunn (D) para una comparación simultánea *post-hoc* entre pares de cruceros. Este método evita la introducción de error en la covarianza general (Rosner, 1995).

La composición de la dieta de *S. guggenheim* se estudió mediante la utilización de dos índices: 1) Índice Numérico (N_i), y 2) Índice de Frecuencia de Ocurrencia (F_i) (Hyslop, 1980) (detalles en Artículo 1).

Se utilizó el índice numérico (N_i) para comparar, en forma no-paramétrica, tipos de dietas entre sexos y clases de tallas aplicando las pruebas de Mann-Whitney (U) y de Kruskal-Wallis (H), respectivamente (Zar, 1999).

La estrategia alimenticia del tiburón ángel y la importancia de cada presa en su dieta fue analizada a través del método de Amundsen *et al.* (1996), el cual es una modificación del método propuesto por Costello (1990). Se trata de un análisis que relaciona gráficamente la abundancia presa-específica (P_i) con la frecuencia de ocurrencia de cada presa (F_i), esta última expresada como fracción. Este método fue aplicado en primer lugar a nivel poblacional y luego se aplicó por sexo y clase de tallas (detalles en Artículo 1).

Se calculó la amplitud de nicho poblacional como así también la presentada por cada sexo y clase de tamaños, mediante el Índice de Levin estandarizado (B_A) (Krebs, 1999) (detalles en Artículo 1).

La variabilidad espacio-temporal de la dieta del tiburón ángel fue investigada a través del índice de diversidad de Shannon (H') (Magurran, 1988). Las variaciones espaciales en su dieta se describieron agrupando las muestras de acuerdo a los siguientes estratos de profundidad: $S_1= 0-50$ m, $S_2= 50-100$ m, y $S_3= 100-200$ m. El S_3 no fue cubierto en primavera. Con relación a variaciones temporales en la dieta de este tiburón, se comparó entre otoño (C9702, C9801-02 y C9803) y primavera (C9512 y C9704). Para todos los casos se discriminó entre clases de tallas y sexos (detalles en Artículo 1).

Para la búsqueda de diferencias significativas ($\alpha= 0.05$) entre la diversidad de dieta de dos muestras distintas se aplicó una prueba- t bajo la hipótesis nula de que la diversidad entre las dos muestras era igual (Magurran, 1988). Se realizaron las comparaciones respectivas entre estratos de profundidad y entre estaciones del año, discriminando entre sexos y clases de tallas (detalles en Artículo 1).

Las categorías RPO y RDNI fueron excluidas de los análisis descritos más arriba, por considerarse estimaciones poco precisas y con un elevado error intrínseco.

El ciclo diario de alimentación del tiburón ángel fue representado agrupando los estómagos en siete intervalos de dos horas cada uno, discriminando entre estómagos vacíos

y con contenido. El análisis abarcó el rango total de horas de luz en cada día (5:30-19:30 hs). La búsqueda de diferencias significativas entre las horas de mayor y menor alimentación diurna de esta especie se realizó aplicando un análisis de varianza no-paramétrico por rangos (H) por y entre estaciones del año (Zar, 1999). Para esta prueba se utilizó el porcentaje de estómagos con contenido.

2.3.2.- Relaciones entre la especie y variables ambientales

2.3.2.1.- Condiciones oceanográficas y distribución del tiburón ángel

Se analizó la distribución espacial de la temperatura y la salinidad dentro del área de estudio a escala horizontal, mediante la construcción de mapas de isotermas e isohalinas de fondo en cada crucero considerado. Además, se construyeron mapas para analizar la distribución espacial de la captura por unidad de esfuerzo del tiburón ángel (CPUE: kg / 30 minutos de arrastre) con relación a estas variables ambientales, en cada crucero. Para ello se utilizó el programa Surfer versión 6.04 (1996) y el algoritmo Kriging para realizar las interpolaciones.

2.3.2.2.- Identificación de asociaciones ambientales

Se examinaron las posibles asociaciones entre la distribución y abundancia del tiburón ángel con la profundidad, la temperatura de fondo y la salinidad de fondo siguiendo la metodología propuesta por Perry & Smith (1994). Este método consiste en una prueba de asociación no-paramétrica entre una variable ambiental y la CPUE de una determinada especie durante un muestreo estratificado al azar. La prueba utiliza la máxima diferencia absoluta entre la función de distribución acumulada (FDA) de la variable ambiental ($f(t)$), y la misma FDA ponderada con la CPUE ($g(t)$) como una prueba estadística, a través de un procedimiento al azar, para evaluar si existe una asociación significativa entre ambas funciones (Perry & Smith, 1994). En la presente investigación solamente se incluyeron a la profundidad, temperatura de fondo y la salinidad de fondo, en los análisis de asociaciones ambientales debido a que, *S. guggenheim* es un tiburón de comportamiento efectivamente demersal.

Los análisis de asociaciones entre cada una de las variables ambientales consideradas y la CPUE (univariado) fueron establecidos para cada crucero por separado. En aquellos análisis univariados en los que se registraron asociaciones significativas, se determinaron los rangos de preferencia de la especie, los cuales corresponden a las secciones de los gráficos en donde se observa una pendiente pronunciada de la función $g(t)$ con respecto a $f(t)$. A su vez, se establecieron los rangos de rechazo de la especie con respecto a cada variable abiótica.

Todos los lances en los que no se registró alguna de las variables ambientales fueron excluidos de las pruebas de asociación. En el caso del C9803 no pudo realizarse la prueba de asociación entre salinidad de fondo y la CPUE por falta de datos de la variable abiótica (detalles en Artículo 2).

2.3.2.2.1.- Asociaciones de la población de *S. guggenheim* con variables ambientales

Para los análisis de asociaciones entre la distribución y abundancia de la población de *S. guggenheim* con las variables ambientales, se utilizó la muestra total de individuos contados y pesados, y la CPUE correspondió al peso de los tiburones capturados en 30 minutos de arrastre ($CPUE_{tángel1} = \text{kg} / 30 \text{ min}; N=1536$).

2.3.2.2.2.- Asociaciones de machos y hembras de *S. guggenheim* con variables ambientales

La evaluación de las posibles asociaciones entre la distribución y abundancia de machos y hembras del tiburón ángel con las variables físicas se realizó agrupando los lances de cada crucero por sexo. Para estos análisis se trabajó con la submuestra de individuos sexados, contados y medidos, y la CPUE correspondió al número de tiburones ángel capturados durante 30 minutos de arrastre ($CPUE_{tángel2} = n^\circ / 30 \text{ min.}; N=1280$).

2.3.2.2.3.- Asociaciones de las clases de tallas de *S. guggenheim* con variables ambientales

Para los análisis de probables asociaciones entre la distribución y abundancia de las diferentes clases de tallas con las variables ambientales se empleó la submuestra de individuos sexados, contados y medidos. Luego, la CPUE correspondió al número de tiburones ángel capturados durante 30 minutos de arrastre ($CPUE_{tángel2} = n^\circ / 30 \text{ min.}; N=1280$).

3.- RESULTADOS

3.1.- Ecología trófica de *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) en la plataforma continental de Uruguay y norte de Argentina

3.1.1.- Composición de la dieta

De los 947 estómagos analizados, 556 (58.7%) contenían alimento, 391 (41.3%) estaban vacíos y los casos de regurgitación representaron menos del 1% de la muestra total. La dieta del tiburón ángel estuvo compuesta por 27 especies y 5 taxa superiores (2 familias y 3 clases). Estos últimos no pudieron ser identificados a nivel de especie (Tabla II, Artículo 1).

Numéricamente (*Ni*), los componentes más importantes de la dieta fueron peces óseos (89.7%), seguido por crustáceos (4.8%), moluscos (4.4%) y poliquetos (0.46%). Las principales especies presa incluyeron a peces pelágicos como *Engraulis anchoita* Hubbs & Marini, 1935 (58.3%), seguido por peces demersales como *Cynoscion guatucupa* (5.5%), *Patagonotothen ramsayi* (Regan, 1913) (5.5%), *Notothenia longipes* Steindachner, 1876 (5.1%), y *M. hubbsi* (3.2%). Los crustáceos consumidos fueron principalmente camarones (4.4%) y dentro de los moluscos la presa principal fue *Illex argentinus* Castellanos, 1960 (2.3%). El canibalismo tuvo una baja incidencia (0.7%) y se observó en machos pertenecientes al grupo 3 ($L_T= 75-91$ cm) (Tabla II, Artículo 1).

La dieta de machos y hembras del tiburón ángel no presentó diferencias significativas entre sí (Mann-Whitney $U= 417.5$, $P>0.01$) y estuvo compuesta por 18 y 26 tipos de presas, respectivamente. Las principales presas de ambos sexos fueron peces óseos, complementando su alimentación con crustáceos, moluscos y poliquetos. *E. anchoita* fue el pez más consumido por machos y hembras (Tabla III, Artículo 1).

Por otro lado, se encontraron diferencias significativas entre la dieta de las diferentes clases de talla (Kruskal-Wallis $H_{2,93}= 12.1$, $P\leq 0.01$). No obstante, los peces óseos fueron las principales presas escogidas por las tres clases de tallas. La segunda categoría de presas más consumida en los grupos 1 ($L_T= 23-44$ cm) y 2 ($L_T= 45-74$ cm) correspondió a los crustáceos (Figura 2 (a-b); Artículo 1), mientras que en el grupo 3 fueron los moluscos (Figura 2 (c); Artículo 1).

3.1.2.- Estrategia alimenticia: especialistas vs. generalistas

El método de Amundsen *et al.* (1996) indicó que, dentro de una misma población se encontraron dos tipos de estrategias alimenticias opuestas: especialistas y generalistas. Por un lado, la mayoría de las presas apareció con una baja frecuencia de ocurrencia y una alta abundancia presa-específica (cuadrante superior izquierdo del gráfico). Esto sugiere que parte de la población está compuesta por predadores especialistas en diferentes tipos de presas, donde cada categoría de presa fue consumida por una limitada fracción de los predadores. Al mismo tiempo, una pequeña cantidad de las presas mostró una baja frecuencia de ocurrencia y un bajo P_i (cuadrante inferior izquierdo del gráfico), evidenciando una estrategia alimenticia más generalista por parte de otros predadores de la misma población (Figura 3 (a); Artículo 1).

Al analizar, en forma independiente, la estrategia alimenticia desplegada por cada clase de tallas se encontró que, dentro del grupo 1 el mismo tipo de presa (*E. anchoita*) fue consumido por más de la mitad de los individuos ($F_i= 0.7$) y su contribución hacia esta clase de tamaños fue alta ($P_i= 96.2$). Además, se evidenció una fuerte especialización entre predadores individuales hacia diferentes categorías de presas (cuadrante superior izquierdo) (Figura 3 (b); Artículo 1). Por su parte, tiburones de los grupos 2 y 3 presentaron una distribución de puntos con una tendencia similar a la observada en la población total. Es decir, ambos grupos presentaron los dos tipos de estrategias alimenticias a la vez, variando de especialistas a generalistas (Figura 3 (c-d); Artículo 1).

La discriminación entre sexos indicó que en el caso de los machos, la mayoría de las presas presentó una baja frecuencia de ocurrencia y una alta abundancia presa-específica, manifestando una estrategia alimenticia especialista (Figura 3 (e); Artículo 1). En cambio, las hembras mostraron ambos tipos de estrategias alimenticias a la vez (Figura 3 (f); Artículo 1).

El índice de amplitud de nicho trófico presentó valores bajos para la población total ($B_A= 0.06$), como así también para el caso de machos ($B_A= 0.06$) y hembras ($B_A= 0.06$). Esto indicaría una dieta especialista y una amplitud de nicho estrecha, tanto para la población total como para ambos sexos. Al discriminar entre clases de tallas se observó que el grupo 1 tuvo la menor amplitud de nicho trófico ($B_A= 0.02$). No obstante, los resultados de esta investigación indicaron que los cambios ontogenéticos representan un factor que

incide significativamente sobre la ampliación del nicho trófico de los grupos 2 ($B_A= 0.08$) y 3 ($B_A= 0.31$).

3.1.3.- Variabilidad espacial y estacional de la dieta

La mayor diversidad alimenticia (H') fue encontrada en los contenidos estomacales de los tiburones distribuidos en el S_1 durante la primavera. Este valor de H' fue significativamente diferente al hallado para el S_2 ($t_{0.05(2)}= 5.43$, Tabla IV, Artículo 1). Por el contrario, en otoño, los mayores valores de H' fueron encontrados en tiburones presentes en el S_2 . Aunque no se encontraron diferencias significativas con los valores de H' hallados para el S_1 , la diversidad de dieta en el S_2 fue significativamente diferente a la encontrada en el S_3 ($t_{0.05(2)}= 2.04$, Tabla IV, Artículo 1).

La comparación entre diferentes clases de tamaño, dentro y entre estratos de profundidad, mostró diferencias significativas en primavera. La mayor diversidad alimenticia fue registrada en los grupos 2 y 3, en ambos estratos de profundidad (Tabla IV, Artículo 1). Una tendencia similar fue encontrada en otoño (Tabla IV, Artículo 1). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre los distintos grupos presentes en diferentes estratos, en otoño (datos no publicados).

3.1.4.- Ciclo diurno de alimentación

Los métodos estadísticos no encontraron diferencias significativas al comparar el valor porcentual de estómagos con contenido entre intervalos de horas de luz, en primavera ($H_{6,14}=3.3$; $P= 0.77$) y tampoco en otoño ($H_{6,21}=10.0$; $P= 0.12$). A su vez, no se encontraron diferencias significativas entre intervalos, al comparar las estaciones anuales entre sí ($H_{6,35}=11.9$; $P= 0.06$). Sin embargo, al analizar las tendencias se observó que tanto en primavera como en otoño, el tiburón ángel presentó un ciclo de alimentación diurno compuesto por máximos y mínimos alternados entre sí (Figura 1).

3.2.- Asociaciones entre la distribución y abundancia de *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) con variables ambientales dentro de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU)

3.2.1.- Condiciones oceanográficas y distribución del tiburón ángel

Las condiciones oceanográficas encontradas y la distribución presentada por el tiburón ángel durante cada crucero de investigación se describen detalladamente en el Artículo 2 de esta Tesis.

3.2.2.- Asociaciones de la población de *S. guggenheim* con variables ambientales

3.2.2.1.- Temperatura de fondo

La distribución y abundancia de la población del tiburón ángel dentro de la ZCPAU mostraron una asociación significativa con la temperatura de fondo en todos los cruceros de primavera (C9512, $P= 0.02$; C9704, $P= 0.004$) y otoño (C9702, $P= 0.003$; C9801-02, $P= 0.05$; C9803, $P= 0.05$) (Tabla II; Artículo 2).

3.2.2.2. Salinidad de fondo

Se detectaron asociaciones significativas entre la distribución y abundancia de la población de *S. guggenheim* y la salinidad de fondo durante los dos cruceros de primavera (C9512, $P= 0.001$; C9704, $P= 0.01$) y en un crucero de otoño (C9801-02, $P= 0.05$) (Tabla II; Artículo 2).

3.2.2.3. Profundidad

En ninguno de los cruceros analizados la profundidad afectó significativamente a la distribución y abundancia de la población de *S. guggenheim* dentro del área de estudio (Tabla II; Artículo 2).

3.2.3.- Asociaciones de machos y hembras de *S. guggenheim* con variables ambientales

3.2.3.1.- Temperatura de fondo

La distribución y abundancia de machos de *S. guggenheim* mostraron una asociación significativa con la temperatura de fondo durante un crucero de primavera (C9704, $P= 0.005$) y en dos campañas de otoño (C9702, $P= 0.01$; C9801-02, $P= 0.05$). No se detectó una asociación significativa entre la distribución de tiburones machos y esta variable ambiental durante los cruceros C9512 ($P= 0.34$) y C9803 ($P= 0.41$) (Tabla III; Artículo 2). La distribución y abundancia de las hembras mostraron una asociación significativa con la temperatura de fondo en un crucero de primavera (C9704; $P= 0.01$) solamente (Tabla III; Artículo 2).

3.2.3.2. Salinidad de fondo

La distribución y abundancia de machos y hembras del tiburón ángel presentaron asociaciones significativas con la salinidad de fondo en primavera (C9512, C9704) solamente. Sin embargo, ninguno de los sexos de esta especie mostró una asociación significativa con la salinidad de fondo durante los cruceros de otoño (C9702, C9801-02) (Tabla III; Artículo 2).

3.2.3.3. Profundidad

La distribución y abundancia de machos y hembras estuvieron asociados al azar con relación a la profundidad en todos los cruceros incluidos en este estudio (Tabla III; Artículo 2).

3.2.4.- Asociaciones de las clases de tallas de *S. guggenheim* con variables ambientales

3.2.4.1.- Temperatura de fondo

La distribución y abundancia de los tiburones pertenecientes a la CT1 ($L_T= 23-44$ cm) estuvieron asociados significativamente con la temperatura de fondo sólo durante un crucero de primavera (C9704; $P= 0.01$). Se verificó una asociación con un valor de probabilidad cercano al límite de significancia entre la CT1 y esta variable ambiental

durante un crucero de otoño (C9702; $P= 0.08$). En los demás cruceros la distribución de esta clase de tamaños no fue afectada significativamente por la temperatura de fondo (Tabla IV; Artículo 2).

La distribución y abundancia de la CT2 ($L_T= 45-74$ cm) estuvieron asociadas significativamente con la temperatura de fondo en un crucero de primavera (C9704, $P= 0.009$) y otro de otoño (C9702, $P= 0.007$). Sin embargo, no existió una asociación significativa entre esta variable ambiental y la distribución de los tiburones pertenecientes a la CT2 durante los cruceros C9512 ($P= 0.10$), C9801-02 ($P= 0.23$) y C9803 ($P=0.39$) (Tabla IV; Artículo 2).

Por el contrario, en la CT3 ($L_T= 75-91$ cm) se observó algo distinto a lo ocurrido para las anteriores clases de tallas. En este caso, se verificó una asociación significativa entre la distribución y abundancia de los tiburones de mayores tamaños y la temperatura de fondo en ambos cruceros de primavera (C9512, $P= 0.002$; C9704, $P= 0.05$) y en dos de los tres cruceros de otoño (C9702, $P= 0.004$; C9801-02, $P= 0.04$) (Tabla IV; Artículo 2).

3.2.4.2. Salinidad de fondo

La distribución y abundancia de los individuos de la CT1 no revelaron una asociación significativa con la salinidad de fondo en ninguno de los cruceros analizados (Tabla IV; Artículo 2).

Por su parte, la distribución y abundancia de la CT2 presentaron una asociación significativa con la salinidad de fondo solamente durante un crucero de primavera (C9512, $P= 0.008$). A su vez, se observó una asociación con un valor de probabilidad cercano al límite de significancia entre tiburones de la CT2 y la salinidad de fondo en el C9801-02 ($P= 0.08$). Sin embargo, no se verificó una asociación significativa entre la distribución y abundancia de la CT2 y esta variable ambiental en los cruceros C9702 ($P= 0.16$) y C9704 ($P= 0.23$) (Tabla IV; Artículo 2).

La distribución y abundancia de los tiburones pertenecientes a la CT3 mostraron una asociación significativa con la salinidad de fondo durante un crucero de primavera (C9512, $P= 0.02$) y otro de otoño (C9702, $P= 0.03$). Por otro lado, se observó una asociación con un valor de probabilidad cercano al límite de significancia entre la CT3 y la salinidad durante el C9801-02 ($P= 0.07$). Finalmente, se constató una asociación al azar entre la distribución

y abundancia de la CT3 y la salinidad de fondo durante el C9704 ($P= 0.34$) (Tabla IV; Artículo 2).

3.2.4.3. Profundidad

La distribución y abundancia de la CT1 mostraron una fuerte asociación con la profundidad en un crucero de primavera (C9512, $P= 0.008$) solamente (Tabla IV; Artículo 2).

La distribución y abundancia de la CT2 se asociaron significativamente con la profundidad durante los dos cruceros de primavera (C9512, $P= 0.006$; C9704, $P= 0.05$) y en una campaña de otoño (C9801-02, $P= 0.04$) (Tabla IV). Por otra parte, en el C9702 se registró una asociación con un valor de probabilidad cercano al límite de significancia entre esta clase de tamaños y la profundidad ($P= 0.07$). Finalmente, durante el C9803 la CT2 se distribuyó al azar con relación a esta variable física ($P= 0.18$) (Tabla IV; Artículo 2).

La CT3 mostró una tendencia similar a la observada para la CT1. Es decir, solamente durante un crucero de primavera (C9512) la clase de mayores tamaños mostró una asociación significativa con la profundidad ($P= 0.03$); distribuyéndose al azar con respecto a este parámetro en los cuatro cruceros restantes (Tabla IV; Artículo 2).

4.- DISCUSION

Mediante los objetivos establecidos para *S. guggenheim* en la presente Tesis fueron abordados varios aspectos de la ecología trófica y de la ecología fisiológica de este tiburón. Estas aproximaciones permitieron contestar ciertas incógnitas relacionadas con la dieta del tiburón ángel y con su estrategia alimenticia. Se establecieron análisis para identificar variaciones tróficas entre sexos y a través del crecimiento, como así también, se realizaron comparaciones de su dieta a escala espacial y temporal. De la misma forma, se exploraron las diferentes asociaciones entre la distribución y abundancia de esta especie con algunas variables ambientales, buscando identificar patrones temporales (estacionales) de asociaciones especie-ambiente. Para ello, se consideró en primera instancia a la población en su conjunto para luego discriminarla entre sexos y clases de tamaños. Sin embargo, los temas aquí considerados integran apenas algunos de los múltiples ejes que componen al nicho ecológico del tiburón ángel (*sensu* Krebs, 1985).

El punto de nexo entre los dos puntos de vista radica en comprender cómo las variaciones estacionales de los factores bióticos (presas) y abióticos (temperatura, salinidad, profundidad) afectan a la distribución y abundancia de este predador.

4.1.- Determinación de la dieta de *S. guggenheim* y descripción de cambios ontogenéticos, sexuales, espaciales y estacionales en su alimentación

Los resultados obtenidos indicaron que el tiburón ángel experimenta una ampliación del espectro trófico y un cambio de estrategia alimenticia a través del desarrollo ontogenético, variando de especialistas a generalistas. Sin embargo, los cambios en su ecología trófica no están ligados al sexo. Por último, se constató que la abundancia y diversidad de presas en los estómagos de los tiburones presentaron variaciones espaciales entre diferentes estaciones anuales. Dichas variaciones quedaron reflejadas en la mayor diversidad de presas encontrada en tiburones distribuidos a menores profundidades en primavera y a mayores profundidades durante el otoño. Estas diferencias podrían estar causadas por dos factores. En primer lugar, debido a una distribución batimétrica diferencial de la población entre otoño y primavera, como consecuencia de una migración

reproductiva hacia aguas más someras en primavera. Por otro lado, las variaciones tróficas de este predador pudieran estar causadas por cambios estacionales en la abundancia y distribución de las comunidades pelágicas y bentónicas de las que se alimenta, según una mayor o menor influencia de cada una de las cuatro corrientes que confluyen en la ZCPAU (detalles en Artículo 1).

4.1.1.- Ciclo diurno de alimentación

El ciclo de actividad alimenticia diurna de este tiburón demersal presentó una tendencia similar en otoño y primavera, observándose períodos intercalados de máxima y mínima actividad durante el día. Además, se observó un aumento del porcentaje de estómagos con contenido al inicio del día (5:30-7:30 hs), en ambas estaciones anuales. Estas observaciones sugieren que *S. guggenheim* se estaba alimentando en horas previas al amanecer y que este comportamiento se sostuvo durante el día. Lamentablemente y debido a la restricción horaria impuesta por el muestreo fue imposible conocer el comportamiento trófico nocturno de *S. guggenheim*. Sin embargo, otro estudio de alimentación realizado para una especie congénérica (*S. californica*) indicó que se trataba de predadores especialmente activos en horas de la noche (Pittenger, 1984). Basado en estas evidencias contrapuestas para dos especies de *Squatina* se propone la hipótesis de que, el comportamiento trófico en los tiburones ángel no está ligado a un ritmo circadiano (horas de luz y oscuridad) sino más bien, depende del tiempo de digestión de las presas y de la calidad y cantidad de alimento ingerido. Luego, este ciclo estaría compuesto por períodos intercalados de ingestión (máxima actividad) y de digestión (mínima actividad). Dicha hipótesis encuentra apoyo en estudios realizados para otros tiburones, donde se demostró que tanto *Carcharhinus plumbeus* (Nardo, 1827) (Medved *et al.*, 1985) como *Sphyrna tiburo* (L., 1758) (Cortés *et al.*, 1996) se alimentaban a través de las 24 horas del día. Para probar la hipótesis planteada se requiere de futuras investigaciones que posibiliten una estimación del ciclo de alimentación diario y la medición de la tasa de evacuación gástrica diaria, a través de un muestreo continuo durante 24 horas. Con la conjunción de estas dos variables se podría estimar la cantidad de comida consumida por un tiburón ángel durante un día y entender mejor su comportamiento alimenticio.

4.2.- Identificación de asociaciones intranuales entre la distribución y abundancia de *S. guggenheim* con la profundidad, temperatura y salinidad de fondo

Los análisis de asociaciones ambientales establecidos para este elasmobranquio mostraron cómo las variables abióticas pueden incidir sobre la dinámica de los individuos, afectando su distribución y abundancia. Desde un punto de vista poblacional, la distribución de *S. guggenheim* fue afectada significativamente por la temperatura de fondo, en menor medida por la salinidad de fondo y no se asoció con la profundidad. A través del análisis espacial de la distribución presentada por la CPUE del tiburón ángel con respecto a la temperatura y salinidad de fondo se observó que, los mayores rendimientos estaban asociados principalmente a zonas de frentes térmicos en los cruceros de primavera y otoño. Es decir, las mayores abundancias poblacionales fueron registradas a través de rangos térmicos estrechos y variables, entre y dentro de cada estación anual analizada. Además, la población presentó un rechazo hacia aguas con temperaturas menores a 7° C. Este valor térmico mínimo de rechazo se mantuvo constante a través de varios cruceros analizados (C9704, C9801-02, C9803). Sin embargo, no se estableció un valor térmico máximo de rechazo para la población, en ningún caso. Por otra parte, se observó una tendencia poblacional a distribuirse dentro de rangos salinos estrechos y con valores similares al comparar los cruceros en donde fueron diagnosticadas asociaciones significativas con este parámetro abiótico (detalles en Artículo 2).

Cuando se discriminó a la población total por clase de tallas se observó que, la temperatura de fondo, la salinidad de fondo y la profundidad incidieron de forma diferente sobre la distribución y abundancia de los tiburones según el tamaño de cada individuo. Siguiendo este razonamiento se postula que, a medida que transcurre el desarrollo ontogenético se suceden cambios en el uso de hábitat dentro de esta especie. Además, se observó que los rangos térmicos y salinos de preferencia y rechazo determinados para la población total en cada crucero, se mantuvieron constantes cuando se consideró a cada clase de tamaños en forma independiente (detalles en Artículo 2).

La separación entre machos y hembras permitió confirmar resultados obtenidos para la población total. En este sentido, se observó que la profundidad no afectó significativamente a la distribución y abundancia de machos y hembras. Por otro lado, fue

posible evidenciar cómo la distribución de los sexos puede ser afectada por variaciones estacionales en la salinidad y la temperatura de fondo. En primavera, la distribución de machos y hembras fue afectada por la salinidad de fondo, mientras que, en otoño esta variable no incidió significativamente sobre la distribución de ninguno de los sexos. Sin embargo, la asociación entre la distribución de cada sexo con la temperatura de fondo, por y entre estaciones anuales, no mantuvo un patrón claro y definido (detalles en Artículo 2).

En resumen, la distribución y abundancia del tiburón ángel presentó una asociación absoluta con la temperatura y relativa con la salinidad, al comparar entre primavera y otoño. Los rangos térmicos (estrechos y variables) y salinos (estrechos y constantes) de preferencia de esta especie estuvieron asociados a aguas con temperaturas frías a templadas y con salinidades intermedias a altas. Por lo anterior, podría considerarse a este elasmobranquio como un pez euritérmico y estenohalino, capaz de soportar rangos variables de temperatura y no así de salinidad.

4.3.- Consideraciones finales

Un cambio en la estrategia alimenticia de un organismo y la ampliación de su espectro trófico a través del desarrollo ontogenético, implica tanto aspectos bióticos como abióticos. Dentro de las variables biológicas involucradas están: (1) la etología, fisiología y morfología propias del organismo; (2) la interacción interespecífica e intraespecífica, y (3) la interacción con sus presas. Por su parte, las variables abióticas abarcan a las características físicas y químicas del ambiente donde vive ese organismo. Considerando estrictamente a las variables biológicas, ha sido posible verificar cambios ocurridos en la dieta durante el desarrollo ontogenético en varias especies de tiburones tales como *Scymnorhinus licha* (Bonnaterre, 1788) (Matallanas, 1982) *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 (Stillwell & Kohler, 1982) y *Scyliorhinus canicula* (L., 1758) (Lyle, 1983). En esta Tesis se estableció la existencia de cambios tróficos en *S. guggenheim* ligados al crecimiento de los individuos (Artículo 1). A su vez, se reunieron evidencias que apuntan a la existencia de posibles cambios ontogenéticos en el uso del hábitat y que pueden ser atribuidos a cambios tamaño-dependiente en la capacidad para responder a variaciones en las condiciones del medio (temperatura, salinidad, profundidad) (Artículo 2). En este

sentido, se encontró que la abundancia y distribución de los tiburones del grupo 1 no son afectadas en forma significativa por la temperatura, la salinidad de fondo o la profundidad. Una explicación a esta asociación al azar entre las dos primeras variables ambientales y la distribución del grupo 1 podría estar ligada al hecho de que los tiburones ángel nacen y permanecen en zonas costeras someras durante su primer año de vida (Vooren & Silva, 1991). Las áreas de cría presentan rangos de salinidad y temperatura que varían en forma diaria y estacional: Dentro del área de estudio, estas variaciones se deben a la influencia de la descarga del Río de la Plata. Por tales motivos, los individuos de menores tamaños están expuestos a una gran variabilidad en las condiciones ambientales durante su permanencia en las áreas de cría. Dicha exposición podría conducir a que los juveniles presenten o desarrollen un grado de adaptación fisiológica que les permita soportar rangos variables de temperatura y salinidad. Por su parte, la asociación al azar entre la distribución y abundancia de los tiburones del grupo 1 con la profundidad podría deberse a que, durante las primeras etapas de desarrollo los individuos utilizan un rango batimétrico restringido para su desplazamiento. En consecuencia, la profundidad no representa una variable que afecta su distribución. Luego, esa limitada distribución batimétrica y una menor habilidad para cazar y alimentarse de varios tipos distintos de presas, serían las causas de la estrecha dieta (especialistas) observada en los individuos del grupo 1.

Posteriormente, con el aumento de tamaño los individuos del grupo 2 adoptan una dieta más generalista. Esta ampliación del espectro trófico pudiera deberse al desarrollo de mejores habilidades para alimentarse de comunidades tanto pelágicas como bentónicas (Artículo 1). Por otro lado, la distribución de los tiburones del grupo 2 fue afectada significativamente por la profundidad y en menor grado por la temperatura (Artículo 2). Por lo anterior, se sugiere que la búsqueda de alimento genera un aumento de los desplazamientos por el fondo marino. Estos movimientos de los juveniles serían limitados por la batimetría, sin embargo, aquellos mantendrían la capacidad de resistir a rangos variables de temperatura.

Finalmente, en su etapa adulta (grupo 3) los tiburones ángel mantienen una dieta generalista, siendo capaces de utilizar un espectro trófico amplio y diverso (Artículo 1). En esta etapa del desarrollo sus desplazamientos por el fondo marino estarían afectados por la temperatura de fondo y en menor medida por la salinidad de fondo. Sin embargo, los

adultos no estarían limitados por la profundidad, distribuyéndose en forma independiente a esta variable a través de todo el rango batimétrico abarcado por la especie (Artículo 2).

Las interpretaciones dadas a los análisis de asociaciones entre la distribución y abundancia de esta especie con las variables abióticas pueden tener más de una explicación y dependerá del enfoque establecido en cada caso. En particular, cuando se establecieron dichas asociaciones considerando a las distintas clases de tamaño se diagnosticaron dos razones que limitaron las interpretaciones: (1) el grupo 2 fue la clase numéricamente dominante en la mayoría de los cruceros analizados, y (2) esta investigación contó con un reducido número de cruceros para establecer las respectivas comparaciones intranuales (estacionales) con cada una de las variables físicas.

La segregación espacial entre juveniles y adultos ha sido verificada en varias especies de tiburones, tal como en el caso de *Carcharhinus brachyurus* (Günther, 1870) en el Atlántico Sureste (Cliff & Dudley, 1992) y Atlántico Suroeste (Chiaramonte, 1998b). Una posible causa a esta segregación por tamaño podría ser evitar el canibalismo. Este comportamiento fue registrado en machos adultos (grupo 3) de *S. guggenheim* (Artículo 1) y ha sido observado en otros tiburones tales como *Sphyrna* spp. (Budker, 1971), *Negaprion brevirostris* (Poey, 1868) (Vorenberg, 1962), *Carcharhinus leucas* (Müller & Henle, 1839) (Snelson *et al.*, 1984), y en rayas tal como *Raja clavata* L., 1758 (Ellis *et al.*, 1996). Por otro lado, los análisis de asociaciones ambientales del tiburón ángel indicaron que, los rangos térmicos, salinos y batimétricos preferidos por las distintas clases de tamaño eran los mismos en los distintos cruceros donde fueron verificadas tales asociaciones (Artículo 2). La unión de los resultados obtenidos en las dos partes de esta Tesis permite sugerir que, el tiburón ángel no presenta una segregación espacial por tamaño. En consecuencia, la ocurrencia de canibalismo en *S. guggenheim* podría ser más frecuente que la encontrada en el presente estudio ($F_1= 1.1$) (Artículo 1). Estas evidencias promueven la realización de futuras investigaciones enfocadas a dilucidar qué tipo de distribución presenta este elasmobranquio a una escala espacial (regional) y temporal más amplia. Además, es necesario conocer el espectro de tamaños de la población presente en las áreas de cría y la proporción de machos adultos distribuidos dentro de esas áreas.

En cuanto a los aspectos tróficos ligados al sexo se observó que, tanto machos como hembras demostraron ser altamente piscívoros, no registrándose diferencias significativas

entre sus dietas. Por otro lado, se encontró que la mayor diversidad de presas (H') estaba presente en los estómagos de aquella parte de la población distribuida a menores profundidades en primavera y a profundidades mayores en otoño (Artículo 1). Se verificó además que, la batimetría no afectó significativamente a la distribución y abundancia de machos y hembras. Por otro lado, fue posible evidenciar cómo la distribución y abundancia de los sexos pueden ser afectadas por variaciones estacionales en la salinidad y la temperatura de fondo. En primavera, la distribución de cada sexo estaría afectada por la salinidad de fondo, mientras que, en otoño esta variable no incidiría sobre la distribución de ninguno de los sexos (Artículo 2). Precisamente, es en primavera cuando parte de la población migra hacia profundidades menores a 40 m para la cópula y es la época en que las hembras realizan sus partos (Lessa & Vooren, 1982; Vooren & Silva, 1991). Al unir las evidencias de estas variaciones tróficas y ambientales en el espacio y en el tiempo se infiere que, la causa de una asociación entre la distribución de cada sexo con la salinidad de fondo sería la migración reproductiva establecida por la especie durante la primavera. De esta forma, los individuos sexualmente maduros que realicen un acercamiento hacia aguas costeras serían controlados en su distribución por la salinidad de fondo. Por último, se observó que las asociaciones intranuales por y entre sexos con la temperatura de fondo no mantuvieron un patrón claro y definido dentro y entre estaciones anuales (Artículo 2). Estas evidencias abren puertas a nuevos estudios que contemplen una amplitud temporal mayor de forma tal que, puedan establecerse comparaciones interanuales e intranuales más claras y precisas.

Los dos enfoques establecidos en esta Tesis señalan que aún restan muchas incógnitas por vislumbrar en el entramado juego de relaciones que componen al nicho ecológico ocupado por este tiburón demersal.

5. REFERENCIAS

- Amundsen PA, HM Gabler & FJ Staldvik 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data-modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology*. 48: 607-614.
- Bakun A & RH Parrish 1991. Comparative studies of coastal pelagic fish reproductive habitats: the anchovy (*Engraulis anchoita*) of the southwestern Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*. 48:343-361.
- Bigelow KA, CH Boggs & Xi He 1999. Environmental effects on swordfish and blue shark catch rates in the US North Pacific longline fishery. *Fisheries Oceanography*. 8(3): 178-198.
- Brenes CL, A Hernández & J Campos 2000. Distribución espacial de capturas de tiburón en el Pacífico Nicaraguense y su relación con algunas variables oceanográficas. *Revista de Biología Tropical*. 48(2-3): 399-411.
- Boeckmann CE 1996. Dinâmica populacional e avaliação de estoques de cações-anjo, *Squatina guggenheim* Marini, 1936 e *S. occulta* Vooren e Silva, 1991 na plataforma continental do Sul do Brasil. Tesis de Mestrado em Oceanografia Biológica. Fundação Universidade do Rio Grande. 142 p.
- Bonfil R 1994. Overview of world elasmobranch fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper*. Rome. 341.119 p.
- Boschi EE, CE Fischbach & MI Iorio 1992. Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. *Frente Marítimo*. 10:1-92.
- Bridge NF, D Mackay & G Newton 1998. Biology of the ornate angel shark (*Squatina tergocellata*) from the Great Australian Bight. *Marine and Freshwater Research*. 49: 679-686.
- Budker P 1971. *The life of sharks*. New York: Columbia University Press. 222 p.
- Buencuerpo V, S Ríos & J Morón 1998. Pelagic sharks associated with the swordfish, *Xiphias gladius*, fishery in the eastern North Atlantic Ocean and the Strait of Gibraltar. *Fishery Bulletin*. 96: 667-685.
- Cailliet MG, H F Mollet, GG Pittenger, D Bedford & L Natanson 1992. Growth and demography of the Pacific Angel Shark (*Squatina californica*) based upon tag returns off California. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*. 43: 1313-1330.
- Cappetta H 1987. Extinctions et renouvellements fauniques chez les Sélaciens post-jurassiques. *Memories chez la Société Géologique de France*, N. S. 150: 113-131.
- Castello JP, A Duarte, O Moller, F Niencheski, C Odebrech, G Weiss, RP Habiaga, VR Bellotto, D Kitzman, C Souto, RB de Souza, AM Ciotti, G Fillman, PR Schwingel, JC Bersano, M Cirano, K Freire, I Lima Jr, R Mello, A Monteiro, C Resgalla Jr, I Soares & M Suzuki 1991. On the importance of coastal and sub-Antarctic waters for the shelf ecosystem off Rio Grande do Sul. *Anais do II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira. Estrutura, Função e Manejo. Publicação Acadêmica de Ciências de São Paulo, Brazil*. 71(1): 112-129.
- Chiaramonte GE 1998a. Sharks fisheries in Argentina. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*. 49: 601-609.
- Chiaramonte GE 1998b. The shark genus *Carcharhinus* Blainville, 1816 (Chondrichthyes: Carcharhinidae) in Argentine waters. *Marine and Freshwater Research*. 49: 747-752.

- Cliff G & FJ Dudley 1992. Sharks caught in the protective gillnets off Natal. The copper shark *Carcharhinus brachyurus* (Günther). South African Journal of Marine Science. 12: 663-674.
- Compagno LJV 1984. FAO species catalogue. Sharks of the world. FAO Fishery Synopsis. Rome. 125, Vol. 4, Part II. 249 p.
- Cortés E, ChA Manire & RE Hueter 1996. Diet, feeding habits, and diel feeding chronology of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, in southwest Florida. Bulletin of Marine Science. 58: 353-367.
- Costello MJ 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. Journal of Fish Biology. 36: 261-263.
- Cyrus DP & SJM Blaber 1992. Turbidity and salinity in a tropical Northern Australian estuary and their influence on fish distribution. Estuarine, Coastal and Shelf Science. 35: 545-563.
- Deets GB & M Dojiri 1989. Three species of *Trebius* Kroeyer, 1838 (Copepoda: Siphonostomatoida) parasitic on Pacific elasmobranchs. Systematic Parasitology. 13(2): 81-101.
- Ehrhardt N, G Arena, A Abella, Z Varela, E Sánchez, C Ríos & N de Moratorio 1977. Evaluación preliminar de los recursos demersales en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya. Instituto Nacional de Pesca (INAPE). Montevideo, Uruguay. Informe Técnico. 11. 176 p.
- Ehrhardt N, G Arena, A Abella, C Rios, N de Moratorio & M Rey 1979. Evaluación preliminar de los recursos demersales en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya. Instituto Nacional de Pesca (INAPE). Montevideo, Uruguay. Informe Técnico. 13. 186 p.
- Ellis JR, MG Pawson & SE Shackley 1996. The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the north-east Atlantic. Journal of Marine Biology Association U.K. 76: 89-106.
- Fazzano OB, A Medina, MA Bezerra & MA Furtado-Neto 1999. Dados sobre *Squatina dumeril* (Chondrichthyes, Squatinidae) no Brasil, com comentários taxonômicos do gênero *Squatina* em águas brasileiras. Arquivos de Ciências Marinhas, Fortaleza. 32:133-136.
- Fedúlov PP, AV Remeslo, SN Burykin & JA Polishchuk 1990. Variabilidad de la Corriente de Malvinas. Frente Marítimo. 6(A): 121-127.
- Fouts WR & DR Nelson 1999. Prey capture by the Pacific angel shark, *Squatina californica*: visually mediated strikes and ambush-site characteristics. Copeia (1999): 304-312.
- Gaida IH 1995. Evolutionary aspects of gene expression in the Pacific angel shark, *Squatina californica* (Squatiniformes: Squatinidae). Copeia (1995): 532-554.
- Gaida IH 1997. Population structure of the Pacific angel shark, *Squatina californica* (Squatiniformes: Squatinidae), around the California Channel Islands. Copeia (1997): 738-744.
- Guerrero R, E Acha, M Framiñan & C Lasta 1997. Physical oceanography of the Río de la Plata Estuary-Argentina. Continental Shelf Research. 17:727-742.
- Haimovici M 1998. Present state and perspectives for the southern Brazil shelf demersal fisheries. Fisheries Management and Ecology. 5: 277-289.

- Haimovici M & JT Mendonça 1996. Análise da pesca de arrasto de tangones de peixes e camarões no sul do Brasil período 1989-1994. *Atlântica*. 18: 143-160.
- Haimovici M, AS Martins, JL Figueiredo & PC Vieira 1996. Distribuição e abundância de teleósteos demersais sobre a plataforma continental do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*. 56: 27-50.
- Haimovici M, NE Brunetti, PG Rodhouse, J Csirke & HR Leta 1998. *Illex argentinus*. En: P.G. Rodhouse, E.G. Dawe & R.K. O'Dor (eds.). Squid recruitment dynamics. The genus *Illex* as a model. The commercial *Illex* species. Influences on variability. FAO Fisheries Technical Paper. Rome. 376: 27-58.
- Hubold G 1980a. Hydrography and plankton off Southern Brazil and Río de la Plata; August-November, 1977. *Atlântica*. 4(1): 1-22.
- Hubold G 1980b. Second report on hydrography and plankton off Southern Brazil and Río de la Plata; Autumn Cruise: April-June, 1978. *Atlântica*. 4(1): 23-42.
- Hyslop EJ 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*. 17: 411-429.
- INAPE 1999. Informe Sectorial Pesquero. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca. Montevideo. 67 p.
- Jacob W, S McClatchie, PK Probert & RJ Hurst 1998. Demersal fish assemblages off southern New Zealand in relation to depth and temperature. *Deep-Sea Research I*. 45: 2119-2155.
- Krebs CJ 1985. *Ecología: Estudio de la abundancia y distribución*. 2da. Edición. Harla S.A. de C.V., México. 753 p.
- Krebs CJ 1999. *Ecological methodology*. 2nd Edition. Addison Wesley Longman, Menlo Park, California. 620 p.
- Legeckis R & A Gordon 1982. Satellite observations of the Brazil and Falkland currents, 1975-1976. *Deep-Sea Research II*. 29:375-401.
- Leta HR 1992. Abundance and distribution of rhynchoteuthion larvae of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the south-western Atlantic. *South African Journal of Marine Science*. 12: 927-941.
- Lessa R & CM Vooren 1982. Elasmobranch life cycles and the human factor in the coastal waters of south Brazil. *Atlântica*. 5(2): 1-34.
- Lyle JM 1983. Food and feeding habits of the lesser spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula* (L.), in Isle of Man waters. *Journal of Fish Biology*. 23: 725-737.
- Macpherson E & CM Duarte 1991. Bathymetric trends in demersal fish size: is there a general relationship? *Marine Ecology Progress Series*. 71: 103-112.
- Magurran AE 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Croom Helm Limited (ed.). London, 179 p.
- Matallanas J 1982. Feedings habits of *Scymnorhinus licha* in Catalan waters. *Journal of Fish Biology*. 20: 155-163.
- Medved RJ, CE Stillwell & JG Casey 1985. Stomach contents of young sandbar sharks, *Carcharhinus plumbeus*, in Chincoteague Bay, Virginia. *Fishery Bulletin U.S.* 83: 395-402.
- Menni RC, RA Ringuet & RH Aramburu 1984. *Peces marinos de la Argentina y Uruguay*. Hemisferio Sur (ed.). Buenos Aires. 359 p.

- Milessi A, R Vögler & G Bazzino 2001. Identificación de tres especies del genero *Squatina* (Elasmobranchii, Squatinidae) en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU). *Gayana*. 65(2): 167-172.
- Natson LJ & GM Cailliet 1986. Reproduction and development of the Pacific angel shark, *Squatina californica*, off Santa Barbara, California. *Copeia* (1986): 987-994.
- Natson LJ & GM Cailliet 1990. Vertebral growth zone deposition in Pacific angel sharks. *Copeia* (1990): 1133-1145.
- Olson DB, GP Podestá, RH Evans & OB Brown 1988. Temporal variation in the separation of the Brazil and Malvinas currents. *Deep-Sea Research II*. 35:1971-1990.
- Perry RI & SJ Smith 1994. Identifying habitat associations of marine fishes using survey data: an application to the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 51: 589-602.
- Pittenger GG 1984. Movements, distribution, feeding, and growth of the Pacific angel shark, *Squatina californica*, at Calalina Island, California. M. S. Thesis, California State University, Long Beach. 83 p.
- Podestá GP 1990. Migratory pattern of the Argentine hake *Merluccius hubbsi* and oceanic processes in the Southwestern Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin U.S.* 88:167-177.
- Rosner B 1995. Nonparametric methods. En: A. Kugushev (ed.). *Fundamentals of biostatistics*. 4th Edition. Duxbury Press, Belmont, California. pp. 551-584.
- Schaeffer B 1967. Comments on Elasmobranch Evolution. En: P.W. Gilbert, R. F. Mathewson, & D.P. Rall (eds.). *Sharks, Skates and Rays*. Johns Hopkins Press, Baltimore pp. 3-35.
- Severov DN 1990. Particularidades de las condiciones oceanológicas del Atlántico Sudoccidental sobre la base de características temporales medias procedentes de una serie de años. *Frente Marítimo*. 6: 109-119.
- Severov DN 1991. Masas de agua en el área del Atlántico Sudoccidental, sus características y distribución. *Frente Marítimo*. 9: 93-102.
- Snelson FFJr, TJ Mulligan & SE Williams 1984. Foods habits, ocurrence, and population structure of the bull shark, *Carcharhinus leucas* in Florida coastal lagoons. *Bulletin of Marine Science*. 34: 71-80.
- Standora EA & DR Nelson 1976. A telemetric study of the behavior of free-swimming Pacific angel shark, *Squatina californica*. *Bulletin of the Southern California Academy Science*. 76(3): 193-201.
- Stillwell CE & NE Kohler 1982. Food, feeding habits, and estimates of daily ration of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 39: 407-414.
- Sunye PS 1993. Gestação e desenvolvimento embrionário dos cações-anjo *Squatina guggenheim* Marini, 1936 e *S. occulta* Vooren e Silva, (Pisces, Squatinidae). Tesis de Mestrado em Oceanografia Biológica. Fundação Universidade do Rio Grande. 110 p.
- Sunye PS & CM Vooren 1997. On cloacal gestation in angel sharks from southern Brazil. *Journal of Fish Biology*. 50: 86-94.
- Vooren CM & KG Da Silva 1991. On the taxonomy of the angel sharks from southern Brazil, with the description of *Squatina occulta* Sp.N. *Revista Brasileira de Biologia*. 51: 589-602.
- Vorenberg MM 1962. Cannibalistic tendencies of lemon and bull sharks. *Copeia* (1962): 455-456.

- Wetherbee BM, SH Gruber & E Cortés 1990. Diet, feeding habits, digestion, and consumption in sharks, with special reference to the lemon shark, *Negaprion brevirostris*. En: H. L. Jr. Pratt, S. H. Gruber & T Taniuchi (eds.). Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries. NOAA Technical Report. 90: 29-47.
- Zar JH 1999. Biostatistical analysis. 4th Edition. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 663 p.



ANEXO 6.1.- Figuras



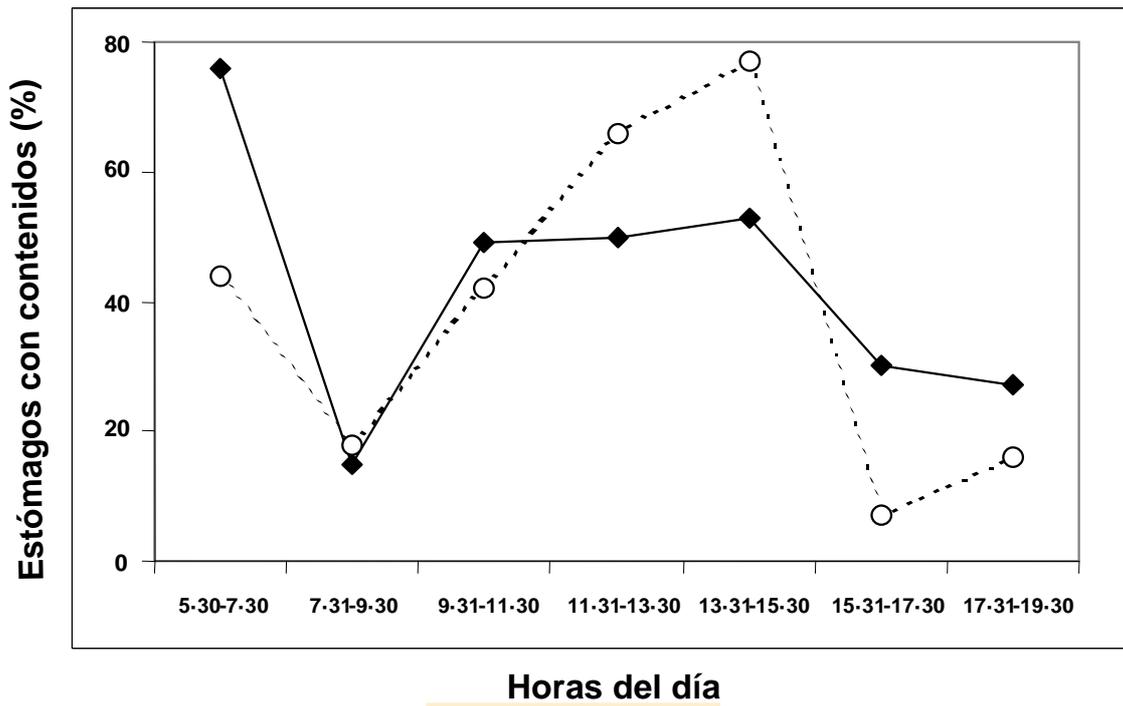
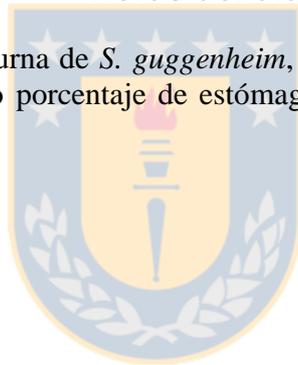


Figura 1. Actividad alimenticia diaria de *S. guggenheim*, discriminada en intervalos de dos horas y expresada como porcentaje de estómagos con contenido. Primavera (◆), Otoño (○).



PARTE B. Publicaciones y Manuscritos

- 1.- Vögler R, AC Milessi & R Quiñones 2003. Ecología trófica de *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) en la plataforma continental de Uruguay y norte de Argentina. *Journal of Fish Biology*. 62:1-14 (en prensa).
- 2.- Vögler R, AC Milessi & C Oyarzún. Asociaciones entre la distribución y abundancia de *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) con variables ambientales dentro de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU). Terminado.

1. Trophic ecology of *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) on the continental shelf off Uruguay and northern Argentina

R. Vögler^{1*}, A. C. Milessi¹ & R. A. Quiñones^{1,2}

(1) Departamento de Oceanografía, (2) Centro COPAS FONDAP, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción. Casilla 160-C.Tel.: (56-41) 20-42-39. Fax: (56-41) 25-65-71 or 22-54-00. Concepción, Chile.

*Corresponding author. E-mail: rvogler@udec.cl

ABSTRACT

A total of 1280 (670 females and 610 males) *Squatina guggenheim*, an angel shark endemic to the south-west Atlantic, was caught during five research cruises (1995, 1997, and 1998) carried out in the Argentine-Uruguayan Common Fishing Zone (AUCFZ) at depths of 3-5 to 266 m. All angel sharks captured were sexed and measured. Of the 947 examined for stomach contents, 556 (58.7%) contained food and 391 (41.3%) were empty. Numerically, bony fishes were the principal dietary component (89.7%), followed by crustaceans (4.8%) and molluscs (4.4%). The most important prey species were *Engraulis anchoita* (58.3%), shrimps (4.4%) and *Ilex argentinus* (2.3%). Male and female diets were not found to differ significantly ($P>0.01$); however, the diets of the different size classes showed significant differences ($P\leq 0.01$) (group 1, 23-44 cm, group 2, 45-74 cm and group 3, 75-91 cm L_T). Low rates of cannibalism were observed. The spatial and seasonal variability in the trophodynamics of *S. guggenheim* is discussed.

Key words: Angel shark; Argentine-Uruguayan Common Fishing Zone; diet; top predator.



INTRODUCTION

Sharks are top predators playing an essential role in the marine environment. Few studies, however, have focused on their food consumption and trophic ecology and, consequently, the role of sharks in the marine ecosystem is still poorly understood (Wetherbee *et al.*, 1990).

All angel sharks (Squatiniiformes) belong to the genus *Squatina*. They are benthic sharks found in cool to temperate waters at depths ranging from shallow subtidal zones down to 1300 m. They are dorso-ventrally flattened with a terminally positioned mouth, dorsally positioned eyes and spiracles and lateral branchiae (Compagno, 1984; Boeckmann, 1996).

The best known species of the genus is *Squatina californica* Ayres present on the western coast of the U.S.A. Pittenger (1984) found that *S. californica* feeds mainly on fishes and is especially active at night. Fouts & Nelson (1999) described the feeding behaviour of *S. californica*, including attack strategies and sites adopted by the species for the capture of prey. These researchers observed that *S. californica* was an ambush predator in soft-bottomed areas (sand, mud and muddy sand); it remains buried, uses its cryptic dorsal colouration as a disguise, and captures prey with a quick assault from the bottom.

Three species of *Squatina* occur off the coasts of Uruguay and southern Brazil: *S. guggenheim* Marini, *S. occulta* (Vooren & Silva) and *S. argentina* (Marini). *S. guggenheim* is a coastal species that is distributed from Espírito Santo (Brazil) to Patagonia (Argentina) (Boeckmann, 1996; Fazzano *et al.*, 1999; Milessi *et al.*, 2001). The only information on feeding habits of angel sharks in the south-western Atlantic is qualitative (Cousseau, 1973; Vooren & Silva, 1991) and therefore the knowledge on their role within the trophic web is very limited.

The aims of the present study on *S. guggenheim* were to: (1) determine its diet, (2) identify changes in the diet according to ontogenetic and sexual differences, (3) describe the spatial and seasonal trophic variability and (4) quantify cannibalism.

MATERIALS AND METHODS

Sample collection and processing

The research area was located within the Argentine-Uruguayan Common Fishing Zone (AUCFZ) (34°00'-39°30' S; 51°10'-59°10' W) covering part of the continental shelf at depths from 3.5 to 266 m (Fig. 1).

Individuals of *S. guggenheim* were collected during five research surveys (Table I). The primary aim of these cruises, carried out by the Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA) of Uruguay on board the RV Aldebaran, was to evaluate the stocks of white croaker *Micropogonias furnieri* Desmarest and hake *Merluccius hubssi* Marini. The sampling stations were selected based on a random stratified sampling design (Ehrhardt *et al.*, 1977, 1979). The fishing gear used was an Engel-type bottom-trawl. Each fishing tow lasted 30 minutes at an average speed of 7.4 km h⁻¹. Only daytime sampling was conducted (from 0530 to 1930 hours).

Immediately after each trawl, all angel sharks were identified to species, sexed, and measured to the inferior cm of total body length (L_T). Gravid females, those in the process of parturition, and live new-borns were released.

An operational numerical scale was used to quantify the degree of stomach fullness in *S. guggenheim*: 0 (empty), 1 (0.25 full), 2 (0.5-0.75 full), and 3 (completely full).

Stomach contents were examined at sea. Prey were separated and identified to the lowest taxonomical level using standard taxonomic keys (Menni *et al.*, 1984; Boschi *et al.*, 1992). Highly digested prey were grouped as bony fish remains (BFR) and unidentified digested remains (UDR). In both cases, only the presence or absence of such stomach contents was determined. Cannibalism within *S. guggenheim* was also quantified.

Data analysis

Specimens of *S. guggenheim* were grouped operationally into three size classes: group 1 (23-44 cm); group 2 (45-74 cm) and group 3 (75-91 cm L_T). The Shapiro-Wilks (W) and Bartlett (B) tests were used for testing the assumptions of normality and homogeneity of the variance of the L_T of the angel sharks (Zar, 1999). Since the normality assumptions were not met, a non-parametric analysis was carried out. Accordingly, the Mann-Whitney (U) test was used for the comparison between sexes, while the Kruskal-Wallis (H) method was used in comparing the cruises (Zar, 1999). Afterwards, Dunn's (D) non-parametric

procedure was used for a simultaneous *post-hoc* comparison between cruise pairs. This method avoids the introduction of error in the general covariance (Rosner, 1995).

The study of the diet of *S. guggenheim* was undertaken using two indices: (1) the numerical index (N_i) expressing the relationship between the number of individuals belonging to a given species (or group) of prey and the total number of individuals of all the species (or groups) of prey as a percentage, and (2) the frequency of occurrence index (F_i) expressing the number of times that a given species (or group) of prey appears in the total number of stomachs with content as a percentage. A detailed description of these indices is given by Hyslop (1980). N_i was used for non-parametric comparisons of feeding preferences between sexes by means of the *U*-test and between size classes by means of the *H*-test (Zar, 1999).

In order to analyse the feeding strategy of *S. guggenheim* and the importance of each prey in its diet, the method of Amundsen *et al.* (1996), a modification of the Costello (1990) method was used. The Amundsen *et al.* (1996) method graphically relates the prey-specific abundance of prey i (P_i) with F_i (expressed as a fraction):

$$P_i = \left(\frac{\sum S_i}{\sum St_i} \right) \times 100$$

where S_i is the stomach content made up by prey i (in number) and St_i is the total stomach content of only those predators having prey i present in their stomachs.

Levin's measure (B_L) (Krebs, 1999) was used for calculating niche breadth for the whole sampled population, as well as by sex and size class, by applying the following formula:

$$B_L = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

where B_L is the Levin's measure of niche breadth, and p_i is the proportion of each prey group i in the diet. The range of B_L is from 1 to n , where n is the total number of prey categories (Krebs, 1999). It is often useful to standardise B_L to express it on a scale from 0 (minimum niche breadth and maximum specialisation) to 1 (maximum niche breadth and minimum specialisation) which allows comparisons among species. The standardization is carried out as:

$$B_A = \frac{B_L - 1}{n - 1}$$

where B_A is the Levin's standardized niche breadth (Krebs, 1999). The categories BFR and UDR were excluded from the analysis described above.

Bathymetric variation in the diet of *S. guggenheim* was described by grouping the samples according to the following depths: $S_1= 0-50$ m, $S_2= 50-100$ m, and $S_3= 100-200$ m. The last stratum was not surveyed in spring. Seasonal variation was found by comparing between autumn (cruises C9702, C9801-02, and C9803) and spring (cruises C9512 and C9704). Sex and size classifications were used in all cases. The Shannon diversity index (H') was used to analyse the variability of the angel shark diet, and was calculated by the following equation:

$$H' = - \sum p_i \times \ln p_i$$

where p_i is the proportion of individuals found in the i -th prey species (Magurran, 1988). Although, any logarithmic base can be used to construct this index (Krebs, 1999), \log_2 was utilized due to its common use in the literature. H' was applied to the different seasons of the year and depth ranges considered. The software used for the analysis was Biodiversity/Version 2 (The Natural History Museum and the Scottish Association for Marine Science). The BFR and UDR categories were also excluded from this analysis.

The t -test proposed by Hutchenson (1970) was used to look for significant differences ($\alpha=0.05$) between the diversity index of two samples. The null hypothesis of the test is that the diversities of the samples were equal. The test is calculated as:

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{(\text{Var } H'_1 + \text{Var } H'_2)^{1/2}}$$

where H'_1 is the Shannon diversity index of sample 1; H'_2 is the Shannon diversity index of sample 2; $\text{Var } H'_1$ is the variance of H'_1 , and $\text{Var } H'_2$ is the variance of H'_2 (Magurran, 1988). Sex and size classifications were used for comparisons between depth strata during spring and autumn.

RESULTS

Diet composition

A total of 1280 specimens of *S. guggenheim* were examined, 670 females and 610 males. Most specimens caught fell into group 2. Males (mean \pm S.D., 51.9 \pm 17.7 cm; range, 23-89 cm L_T) were significantly (Mann-Whitney $U= 180982$, $P\leq 0.01$) smaller than females (55.3 \pm 18.4 cm; range, 23-91 cm L_T). Furthermore, significant differences were found in the L_T of individuals between different cruises (Kruskal-Wallis $H_{5,1280}= 343.49$, $P\leq 0.01$). The sets of cruises presenting significant differences were C9512 and C9702, C9702 and C9801-02 and finally C9801-02 and C9803 (Dunn, $P\leq 0.01$).

Of the 947 stomachs examined, 556 (58.7%) contained food, 391 (41.3%) were empty and cases of regurgitation were <1% of the total sample. The diet of the angel shark was comprised of 27 species and 5 higher taxa (two families and three classes). The higher taxa could not be identified to a species level. Numerically (N), the most important dietary components were bony fishes (89.7%), followed by crustaceans (4.8%), molluscs (4.4%), and polychaetes (0.46%) (Table II). The primary prey species included pelagic fish such as *Engraulis anchoita* Hubbs & Marini (58.3%), followed by demersal fishes such as *Cynoscion guatucupa* Cuvier (5.5%), *Patagonotothen ramsayi* Regan (5.5%), *Notothenia longipes* Steindachner (5.1%), and *M. hubbsi* (3.2%). The crustaceans consumed were predominantly shrimps (4.4%), and the molluscs were *Illex argentinus* Castellanos (2.3%). A low incidence of cannibalism (0.7%) was observed in males belonging to group 3 (Table II).

The diet of male and female angel sharks was comprised of 18 and 26 prey items, respectively (unpubl. data). Significant differences in the categories of principal prey were not found between the diets of males and females ($P>0.01$). Bony fishes were the main prey of males and females, supplemented with crustaceans, molluscs, and polychaetes. *E. anchoita* was the fish most consumed by both sexes (Table III). Significant differences, however, were found between the diet of different size classes (Kruskal-Wallis $H_{2,93}= 12.09$, $P\leq 0.01$). Bony fishes were the main prey in all three size classes. The second category of prey in groups 1 and 2 were crustaceans [Fig. 2(a),(b)], while molluscs were the second most important prey for sharks of group 3 [Fig. 2(c)].

Feeding strategy: specialists vs. generalists

Within the *S. guggenheim* population studied, two contrasting feeding strategies were found: specialist and generalist. The Amundsen *et al.* (1996) method indicated that the frequency of occurrence of most preys was low and the abundance of a given specific prey was high (upper left quadrant). This suggests that angel sharks are specialized predators for different kinds of prey, in which each prey category was consumed by a limited fraction of the predators. At the same time, a small number of preys presented a low frequency of occurrence and a low P_i (lower left quadrant), displaying evidence of a generalist strategy [Fig. 3(a)].

The independent analysis of feeding strategy between size classes demonstrated that in group 1 only one kind of prey (*E. anchoita*) was observed to have been eaten by more than half the individuals ($F=0.7$) and its contribution to this size group was high ($P=96.2$). Additionally, evidence of a strong specialization was found between individual predators towards different categories of prey (upper left quadrant) [Fig. 3(b)]. The angel sharks of group 2 presented a distribution of points with a similar tendency to that observed in the total population [Fig. 3(c)]. At the same time, a range of feeding strategies was observed in group 3, varying from specialist to generalist [Fig. 3(d)]. The discrimination between sexes showed that, in the case of the males, most prey presented a low frequency of occurrence and a high P_i , indicating a specialised feeding strategy [Fig. 3(e)]. The females, meanwhile, displayed a mix of both strategy types [Fig. 3(f)].

Niche breadth (B_A) had low and similar values for the entire sampled population ($B_A=0.060$) and between males ($B_A=0.059$) and females ($B_A=0.064$), indicating a selective diet and narrow niche width. The analysis by size classes showed that group 1 had the narrowest niche breadth ($B_A=0.019$). The results indicate that ontogenetic change is a significant factor in the widening of the trophic niche observed in groups 2 ($B_A=0.076$) and 3 ($B_A=0.310$).

Spatial and seasonal dietary variability

The highest diversity of prey species in the stomach content during spring was found in S_1 and it was significantly different to that found in S_2 ($t=5.43$; d.f.= 2; Table IV). In contrast, during autumn, the highest H' -values were found in shark stomachs from S_2 . Although no significant differences were found with H' -values from S_1 , the prey diversity of S_2 differed significantly from that of S_3 ($t=2.04$, d.f.= 2 ; Table IV).

The comparison among prey diversity of different size classes in spring, by and between strata, showed significant differences (Table IV). The highest diversity of prey species was found in angel shark stomachs of groups 2 and 3 in both strata. A similar trend was found during autumn. Nevertheless, no significant differences were found among different groups and different strata in autumn (unpubl. data).

Minimum size

The typical size observed for new-born specimens of *S. guggenheim* was 25 cm L_T . Two specimens of *S. guggenheim* belonging to group 1, however, had a lower L_T (23 cm) than that established by Vooren & Silva (1991) for new-borns (25 cm) belonging to the population distributed along the southern region of Brazil.



DISCUSSION

S. guggenheim is a carnivorous predator feeding on a variety of demersal preys of the continental shelf of the AUCFZ. Bony fishes were the principal component in its diet, followed by crustaceans and molluscs. Both sexes were highly piscivorous and a similar behaviour was observed among the different size classes considered. There was a tendency, however, for the proportion of fish in the diet to decrease, and for cephalopods and crustaceans to increase, as the angel sharks grew larger [Fig. 2]. This evidence suggests that a widening of the feeding spectrum is produced during ontogenetic development. This change may be linked to the greater displacement capacity of the adult angel sharks (group 3) as well as their increased ability to prey on both pelagic and benthic communities in comparison to juveniles (groups 1 and 2) (Gruber *et al.*, 1988).

Vooren & Silva (1991) qualitatively described the diet of *S. guggenheim* for the southern area of Brazil and reported that demersal fishes and shrimps were equally important prey taxa. *S. guggenheim* in the present study, however, was mainly piscivorous with *E. anchoita* as the most frequent prey. Other angel sharks are known to be highly piscivorous (Pittenger, 1984; Ellis *et al.*, 1996). Thus, environmental abundance and availability of prey may be a factor explaining the differences found in the dietary composition of this elasmobranch between southern Brazil and the AUCFZ.

Using the graphic method of Amundsen *et al.* (1996), the population of *S. guggenheim* showed a spectrum of feeding strategies ranging from specialist to generalist [Fig. 3(a)]. Only when the population is segregated by body size can more clear patterns be visualized regarding the feeding strategy of the species. In fact, angel sharks of group 1 presented a high degree of specialization toward bony fishes [Fig. 2(a)] and an elevated tendency to the consumption of *E. anchoita* [Fig. 3(b)]. Furthermore, a change in feeding strategy was observed through ontogenetic development, displaying a widening of the trophic spectrum as shown by a lower consumption of fishes (*i.e.* *E. anchoita*) and a higher consumption of other preys (*i.e.* crustaceans, molluscs) in angel sharks of group 3 [Fig. 2(c); Fig. 3(d)].

Males reflected a specialist diet [Fig. 3(e)], while females displayed a mix of both strategy types [Fig. 3(f)]. Nevertheless, the Levin's standardized measure (B_A) indicated that males and females were selective predators, mainly consuming four prey species with an $F_i > 5\%$ (unpubl. data). The differences observed when comparing feeding strategies by

sex using Levin's and Amundsen's methods may be due to the fact that Levin's method uses the P_i of each prey group, giving more weight to abundant food categories (Cortés *et al.*, 1996). Amundsen's method graphically relates the P_i with the F_i of each prey, providing useful information to elucidate prey importance within the predator's diet and to analyse the predator's feeding strategy and the width of the trophic niche (Amundsen *et al.*, 1996). It is necessary to emphasize that this graphic method allows a limited interpretation of the results since it does not consider the spatial-temporal variability which is a key element in understanding the feeding strategy developed by a predator in function of the abundance and diversity of the prey.

The only previous trophic study conducted on a species of *Squatina* that attempted to quantitatively establish the trophic niche is that of Ellis *et al.* (1996) on *S. squatina* L. This species has a narrow diet ($B=1.42$) behaving as a selective predator consuming mainly pleuronectiforms (Ellis *et al.*, 1996). These authors, however, used a non-standardized Levin Index (B_L) (Krebs, 1999) that, unfortunately, does not allow interspecies comparisons.

The spatial and seasonal variations in the diet of *S. guggenheim* indicated that a higher diversity of prey was found at shallow depths (S_1) in spring. In autumn, however, the population distributed at greater depths (S_2) presented the greatest diversity of prey in their stomachs. This can be explained by the reproductive behaviour of *S. guggenheim* related to the migration of part of the population towards more shallow coastal waters (< 40 m) where copulation and parturition take place between November and December (spring) (Sunye & Vooren, 1997). Another possible cause for the observed intra-annual difference in the distribution of the angel shark population can be related to the distribution and availability (abundance and diversity) of prey in each season. In this context, *E. anchoita* is the main prey, and *I. argentinus* and *M. hubbsi* are secondary prey of the angel shark in the study area. The seasonal distribution of these prey species within the AUCFZ is related to their reproductive biology and trophic ecology (Pájaro *et al.*, 1997; Bazzino & Quiñones, 1999; Norbis *et al.*, 1999). For example, *E. anchoita* spawn from September to November with some spawning activity in the southern coastal zone of the continental shelf at depths <100 m in the Buenos Aires (Argentina) sector of the AUCFZ (Pájaro *et al.*, 1997). and *M. hubbsi* spawns between autumn and winter in the north of the AUCFZ (Norbis *et al.*, 1999), and *I. argentinus* spawn in this same area during winter and spring (Bazzino & Quiñones, 1999). This seasonal variability in the availability and distribution of

these species generates a close spatial-temporal interconnection between the angel shark (predator) and its prey in the AUCFZ. This region is influenced by large scale currents such as the Malvinas Current (cold water) and the Brazil Current (warm water), which generate the “Subtropical Convergence”, a large frontal system of high temporal variability that is displaced northward in winter and southward in summer (Podestá, 1990; Severov, 1990; 1991). Additionally, the zone receives freshwater from the “Río de la Plata” River and cold waters from the Patagonia Current (the western branch of the Malvinas Current) (Leta, 1992). The interaction of these currents promotes seasonal and spatial variability of temperature and salinity in the AUCFZ, which could influence the distribution of the angel shark and its preys. Therefore, the environmental availability of preys for the angel shark in this ecosystem may differ in different seasons.

On the other hand, dietary diversity increased with the increment of angel shark body size. These results are consistent with those obtained from the diagram of Amundsen *et al.* (1996) and Levin’s measure (Krebs, 1999). Changes in the diet during ontogenetic development have been described in other elasmobranch species (Mataallanas, 1982; Stillwell & Kohler, 1982; Lyle, 1983). The results of these studies are consistent with three hypotheses relating the widening of the trophic spectrum to increasing body size: (1) shark juveniles have a restricted diet associated with a particular habitat such as a nursery ground (Wetherbee *et al.*, 1990), (2) ability and displacements in search of food increase along with size and age (Gruber *et al.*, 1988), and (3) larger shark individuals consume bigger prey (Lyle, 1983, Morato *et al.*, 2000). Further research is needed to test these hypotheses in *S. guggenheim*.

Cannibalism on juveniles occurred only amongst males of group 3. Such behaviour has been described in other sharks such as *Sphyrna* spp. (Budker, 1971; Wetherbee, 1990), *Negaprion brevirostris* (Poey) (Vorenberg, 1962), and *Carcharhinus leucas* Müller & Henle (Snelson *et al.*, 1984) and in rays such as *Raja clavata* L. (Ellis *et al.*, 1996). In addition, spatial segregation have been observed between adult and juvenile sharks in *Carcharhinus brachyurus* Günther from the south-eastern Atlantic (Cliff & Dudley, 1992) and *Mustelus schmitti* Springer in the south-western Atlantic (Chiaramonte & Pettovello, 2000; Van der Molen & Caille, 2001). In this context, spatial segregation by size between juveniles and adult males of *S. guggenheim* may occur to avoid cannibalism.

The present findings provide evidence that the angel shark changes its trophic strategy and widens its trophic spectrum throughout ontogenetic development, going from

specialist to generalist. These changes, however, are not related to the sex of the individual.

We would like to express our gratitude to the Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA, Uruguay) for allowing the shark stomach sampling program during their regular cruises to assess the *Micropogonias furnieri* and *Merluccius hubbsi* stock. We would also like to thank the crew of the R/V Aldebaran for their field assistance. The Deutscher Akademischer Austauschdienst (DAAD) is acknowledged for financing the graduate studies of R.V. (A/99/14455) and A. C. M. (A/01/17601). This research was partially funded by the Eastern Pacific Consortium for Global Research in the Eastern Pacific (CIPO/IAI). We appreciate the valuable comments of Dr. J. R. Ellis and an anonymous referee.



REFERENCES

- Amundsen, P.A., Gabler, H.M. & Staldvik, F.J. (1996). A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data-modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology* **48**, 607-614.
- Bazzino, G. & Quiñones, R.A. (1999). Características biológicas y ecológicas del calamar *Illex argentinus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) relevantes para el ordenamiento de su pesquería en el Atlántico Sudoccidental. *Gayana* **63**, 87-100.
- Boeckmann, C.E. (1996). Dinâmica populacional e avaliação de estoques de cações-anjo, *Squatina guggenheim* Marini, 1936 e *S. occulta* Vooren e Silva, 1991 na plataforma continental do Sul do Brasil. MSc. Thesis Fundação Universidade do Rio Grande (FURG). 142 pp.
- Boschi, E.E., Fischbach, C.E. & Iorio, M.I. (1992). Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. *Frente Marítimo* **10**, 1-92.
- Budker, P. (1971). The life of sharks. New York: Columbia University Press.
- Chiaromonte, G.E. & Pettovello, A.D. (2000). The biology of *Mustelus schmitti* in southern Patagonia, Argentina. *Journal of Fish Biology* **57**, 930-942. doi: 10.1006/jfbi.2000.1358.
- Cliff, G. & Dudley, F.J. (1992). Sharks caught in the protective gill nets off Natal. The copper shark *Carcharhinus brachyurus* (Günther). *South African Journal of Marine Science* **12**, 663-674.
- Compagno, L.J.V. (1984). FAO species catalogue 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1. *FAO Fisheries Synopsis* **125**, 1-249.
- Cortés, E., Manire, Ch. A. & Hueter, R. E. (1996). Diet, feeding habits, and diel feeding chronology of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, in southwest Florida. *Bulletin of Marine Science* **58**, 353-367.
- Costello, M.J. (1990). Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology* **36**, 261-263.
- Cousseau, M.B. (1973). Taxonomía y biología del pez ángel, *Squatina argentina* Marini (Pisces, Squatinidae). *Physis* **32**, 175-195.
- Ehrhardt, N., Arena, G., Abella A., Varela, Z., Sánchez, E., Ríos, C. & de Moratorio, N. (1977). Evaluación preliminar de los recursos demersales en la Zona Común de

- Pesca Argentino-Uruguaya. Instituto Nacional de Pesca (INAPE; Montevideo, Uruguay). Informe Técnico N° 11. 176 pp.
- Ehrhardt, N., Arena, G., Abella, A., Rios, C., de Moratorio, N. & Rey, M. (1979). Evaluación preliminar de los recursos demersales en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya. Instituto Nacional de Pesca (INAPE; Montevideo, Uruguay). Informe Técnico N° 13. 186 pp.
- Ellis, J.R., Pawson, M.G. & Shackley, S.E. (1996). The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the north-east Atlantic. *Journal of Marine Biology Assessment U.K.* **76**, 89-106.
- Fazzano, O.B., Medina, A., Becerra, M.A. & Furtado-Neto, M.A. (1999). Dados sobre *Squatina dumeril* (Chondrichthyes, Squatinidae) no Brasil, com comentários taxonômicos do gênero *Squatina* em águas brasileiras. *Arquivos de Ciências Marinhas, Fortaleza* **32**, 133-136.
- Fouts, W.R. & Nelson, D.R. (1999). Prey capture by the Pacific angel shark, *Squatina californica*: visually mediated strikes and ambush-site characteristics. *Copeia* **1999**, 304-312.
- Gruber, S.H., Nelson, D.R. & Morrissey, J.F. (1988). Patterns of activity and space utilization of lemon sharks, *Negaprion brevirostris* (Poey). *Bulletin of Marine Science* **43**, 61-76.
- Hyslop, E.J. (1980). Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* **17**, 411-429.
- Hutchenson, K. (1970). A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology* **29**, 151-154.
- Krebs, C. J. (1999). Ecological methodology. 2nd Edition. Menlo Park, California: Addison Wesley Longman.
- Leta, H.R. (1992). Abundance and distribution of rhynchoteuthion larvae of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the south-western Atlantic. *South African Journal of Marine Science* **12**, 927-941.
- Lyle, J.M. (1983). Food and feeding habits of the lesser spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula* (L.), in Isle of Man waters. *Journal of Fish Biology* **23**, 725-737.
- Magurran, A.E. (1988). Ecological Diversity and its Measurement. London: Croom Helm.
- Matallanas, J. (1982). Feedings habits of *Scymnorhinus licha* in Catalan waters. *Journal of Fish Biology* **20**, 155-163.

- Menni, R.C., Ringuelet, R.A. & Aramburu, R.H. (1984). Peces marinos de la Argentina y Uruguay. Buenos Aires: Hemisferio Sur.
- Milessi, A., Vögler, R. & Bazzino, G. (2001). Identificación de tres especies del genero *Squatina* (Elasmobranchii, Squatinidae) en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU). *Gayana* **65**, 167-172.
- Morato, T., Santos, R.S. & Andrade, J.P. (2000). Feeding habits, seasonal and ontogenetic diet shift of blacktail comber, *Serranus atricauda* (Pisces, Serranidae), from the Azores, north-eastern Atlantic. *Fisheries Research* **49**, 51-59.
- Norbis, W., Lorenzo, I. & Torres, G.J. (1999). Intra-annual growth variations of young-of-the-year hake (*Merluccius hubbsi*) of the Uruguayan continental shelf based on otolith analysis. *Fisheries Research* **44**, 129-137.
- Pájaro, M., Macchi, G.J. & Sánchez, R.P. (1997). Fecundidad y frecuencia reproductiva de las poblaciones bonaerense y patagónica de la anchoíta argentina (*Engraulis anchoita*). *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* **11**, 19-38.
- Pittenger, G.G. (1984). Movements, distribution, feeding, and growth of the Pacific angel shark, *Squatina californica*, at Catalina Island, California. MSc. Thesis, California State University, Long Beach. 83 pp.
- Podestá, G.P. (1990). Migratory pattern of the Argentine hake *Merluccius hubbsi* and oceanic processes in the Southwestern Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* **88**, 167-177.
- Rosner, B. (1995). Nonparametric methods. In *Fundamentals of Biostatistics. 4th Edition* (Kugushev, A., ed.), pp 551-584. Belmont, California: Duxbury Press.
- Severov, D.N. (1990). Particularidades de las condiciones oceanológicas del Atlántico Sudoccidental sobre la base de características temporales medias procedentes de una serie de años. *Frente Marítimo* **6**, 109-119.
- Severov, D.N. (1991). Masas de agua en el área del Atlántico Sudoccidental, sus características y distribución. *Frente Marítimo* **9**, 93-102.
- Snelson, F.F. Jr., Mulligan, T.J. & Williams, S.E. (1984). Foods habits, occurrence, and population structure of the bull shark, *Carcharhinus leucas* in Florida coastal lagoons. *Bulletin of Marine Science* **34**, 71-80.
- Stillwell, C.E. & Kohler, N.E. (1982). Food, feeding habits, and estimates of daily ration of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **39**, 407-414.

- Sunye, P.S. & Vooren, C.M. (1997). On cloacal gestation in angel sharks from southern Brazil. *Journal of Fish Biology* **50**, 86-94.
- Van der Molen, S. & Caille, G. (2001). Bahía Engaño: a North Patagonian nursery area for the smoothhound *Mustelus schimitti* (Carcharhiniformes, Triakidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **81**, 851-855.
- Vooren, C.M. & Silva, K.G. (1991). On the taxonomy of the angel sharks from southern Brazil, with the description of *Squatina occulta* Sp.N. *Revista Brasileira de Biología* **51**, 589-602.
- Vorenberg, M.M. (1962). Cannibalistic tendencies of lemon and bull sharks. *Copeia*, **1962**, 455-456.
- Wetherbee, B.M, Gruber, S.H. & Cortés, E. (1990). Diet, feeding habits, digestion, and consumption in sharks, with special reference to the lemon shark, *Negaprion brevirostris*. In *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries* (H.L. Pratt Jr., S.H. Gruber & T. Taniuchi, eds). *NOAA Technical Report NMFS* **90**, 29-47.
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis*. 4th Edition. New Jersey: Prentice-Hall.



TABLES

Table I. Research cruises conducted in the AUCFZ.

Survey	Date	Season	Tows	Number of <i>Squatina guggenheim</i> captured
C9512	December 1995	Spring	67	448
C9702	March 1997	Autumn	47	94
C9704	October 1997	Spring	53	347
C9801-02	March-April 1998	Autumn	92	237
C9803	May-June 1998	Autumn	53	154



Table II. Number (N), Numerical index (N_i) and Frequency of occurrence index (F_i) for each prey present in the diet of *Squatina guggenheim* captured during the research cruises.

Prey items	N	N_i (%)	F_i (%)
Actinopterygii			
<i>Engraulis anchoita</i> Hubbs & Marini	254	58.26	43.26
<i>Dules auriga</i> Cuvier	1	0.23	0.35
<i>Conger orbignyanus</i> (Valenciennes)	2	0.46	1.06
<i>Prionotus nudigula</i> Ginsburg	1	0.23	0.35
<i>Prionotus punctatus</i> (Bloch)	1	0.23	0.35
<i>Trachurus lathami</i> Nichols	11	2.52	2.48
<i>Paralonchurus brasiliensis</i> (Steindachner)	13	2.98	2.84
<i>Umbrina canosai</i> Berg	2	0.46	0.71
<i>Cynoscion guatucupa</i> (Cuvier)	24	5.50	8.51
<i>Cottoperca gobio</i> (Günther)	2	0.46	0.71
<i>Notothenia longipes</i> Steindachner	22	5.05	5.67
<i>Patagonotothen ramsayi</i> (Regan)	24	5.50	7.80
<i>Percophis brasiliensis</i> Quoy & Gaimard	3	0.69	1.06
<i>Helicolenus dactylopterus lahillei</i> Norman	5	1.15	1.77
<i>Paralichthys</i> spp. Girard	3	0.69	0.71
<i>Urophycis brasiliensis</i> (Kaup)	1	0.23	0.35
<i>Merluccius hubbsi</i> Marini	14	3.21	4.96
<i>Genypterus blacodes</i> Forster	3	0.69	1.06
<i>Genypterus brasiliensis</i> Regan	3	0.69	1.06
<i>Raneya brasiliensis</i> (Kaup)	1	0.23	0.35
Batrachoididae (unidentified)	1	0.23	0.35
Subtotal	391	89.68	85.82
Chondrichthyes			
<i>Squatina guggenheim</i> Marini	3	0.69	1.06
Mollusca			
Bivalvia + Gastropoda (unidentified)	7	1.61	1.77
<i>Illex argentinus</i> Castellanos	10	2.29	2.84
<i>Loligo sanpaulensis</i> (Brakoniecki)	1	0.23	0.35
<i>Octopus tehuelchus</i> (Orbigny)	1	0.23	0.35
Subtotal	19	4.36	5.32
Crustacea			
<i>Peltarion spinosulum</i> (White)	1	0.23	0.35
<i>Pleoticus muelleri</i> (Bate)	1	0.23	0.35
Penaeidae (unidentified)	19	4.36	6.38
Subtotal	21	4.82	7.09
Annelida			
Polychaeta (unidentified)	1	0.23	0.35
<i>Aphrodita</i> spp. (L.)	1	0.23	0.35
Subtotal	2	0.46	0.71
Total	436	100	100



Table III. Main dietary components of male and female *Squatina guggenheim* based on the numerical index (N_i).

	Males	Females
Category		
Fishes	92.59	88.76
Molluscs	3.17	5.22
Crustaceans	3.70	5.62
Polychaetes	0.53	0.40
Main preys within “fishes” category		
<i>E. anchoita</i>	58.73	57.43
<i>C. guatucupa</i>	7.41	4.02
<i>N. longipes</i>	6.35	4.02
<i>P. ramsayi</i>	3.70	6.83
<i>M. hubbsi</i>	3.70	2.81



Table IV. Diversity of preys in the stomach content of *Squatina guggenheim* in the AUCFZ. H' = Shannon diversity index, $\text{Var}(H')$, variance of H' ; S_1 , Stratum 1 (0-50 m); S_2 , Stratum 2 (50-100 m); S_3 , Stratum 3 (100-200 m); G1, group 1 (23-44 cm L_T), G2, group 2 (45-74 cm L_T), G3= group 3 (75-91 cm L_T). ***Significant differences ($\alpha= 0.05$).

		$H'(\text{Var } H')$		$t\text{-Test } (\alpha=0.05)$		
		S_1	S_2	Comparisons		
Spring	Total population	2.96(0.14)	0.60(0.05)	S_1-S_2	5.43***	
	G1	1.45(0.09)	0.21(0.09)	G1-G2	-6.31***	
	G2	2.99(0.18)	1.14(0.12)	G1-G3	-4.24***	
	G3	2.91(0.40)	2.25(1.13)	G2-G3	-2.47***	
				G1-G1	-3.92***	
			G2-G2	-3.34***		
			G3-G3	-0.54		
		$H'(\text{Var } H')$			$t\text{-Test } (\alpha=0.05)$	
		S_1	S_2	S_3	Comparisons	
Autumn	Total population	1.38(0.59)	3.21(0.39)	1.49(0.33)	S_2-S_3	2.04***
	G1	0.92(1.96)	2.04(0.51)	1.85(0.45)		
	G2	1.42(0.37)	3.06(0.33)	1.52(0.98)		
	G3	1.50(1.42)	2.95(0.29)	1.85(0.49)		

LEGENDS OF FIGURES

Fig. 1. Study area situated inside the Argentine-Uruguayan Common Fishing Zone (AUCFZ). •, fishing tows.

Fig. 2. Diet composition of different size classes of *Squatina guggenheim* based on the numerical index (N_i , ■) and the frequency of occurrence (F_i , □). (a) group 1, 23-44 cm L_T , (b) group 2: 45-74 cm L_T , and (c) group 3, 75-91 cm L_T .

Fig. 3. Feeding strategy of *Squatina guggenheim* analysed by the method of Amundsen *et al.* (1996). (a) Total sample, (b) group 1, 23-44 cm L_T , (c) group 2, 45-74 cm L_T , (d) group 3, 75-91 cm L_T , (e) males, and (f) females.



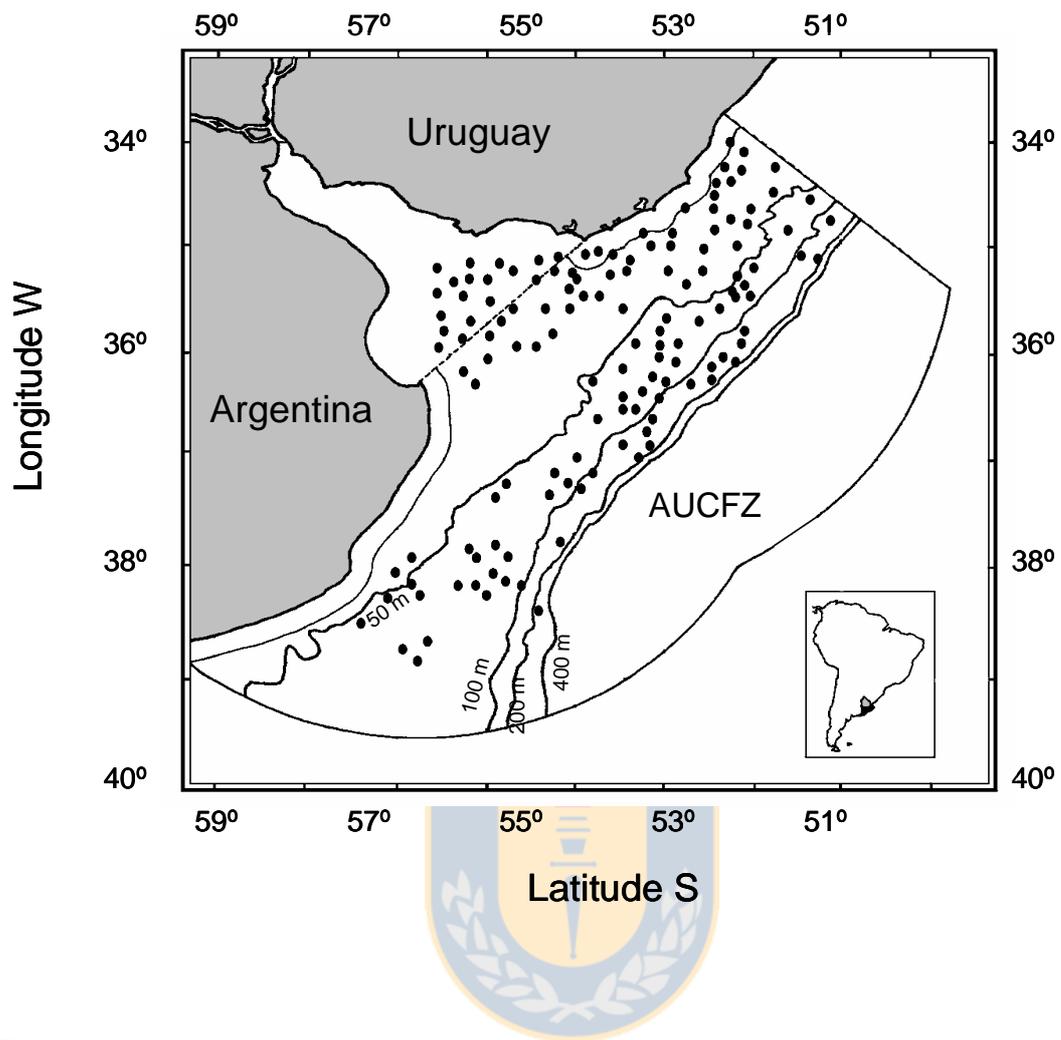


Figure 1.

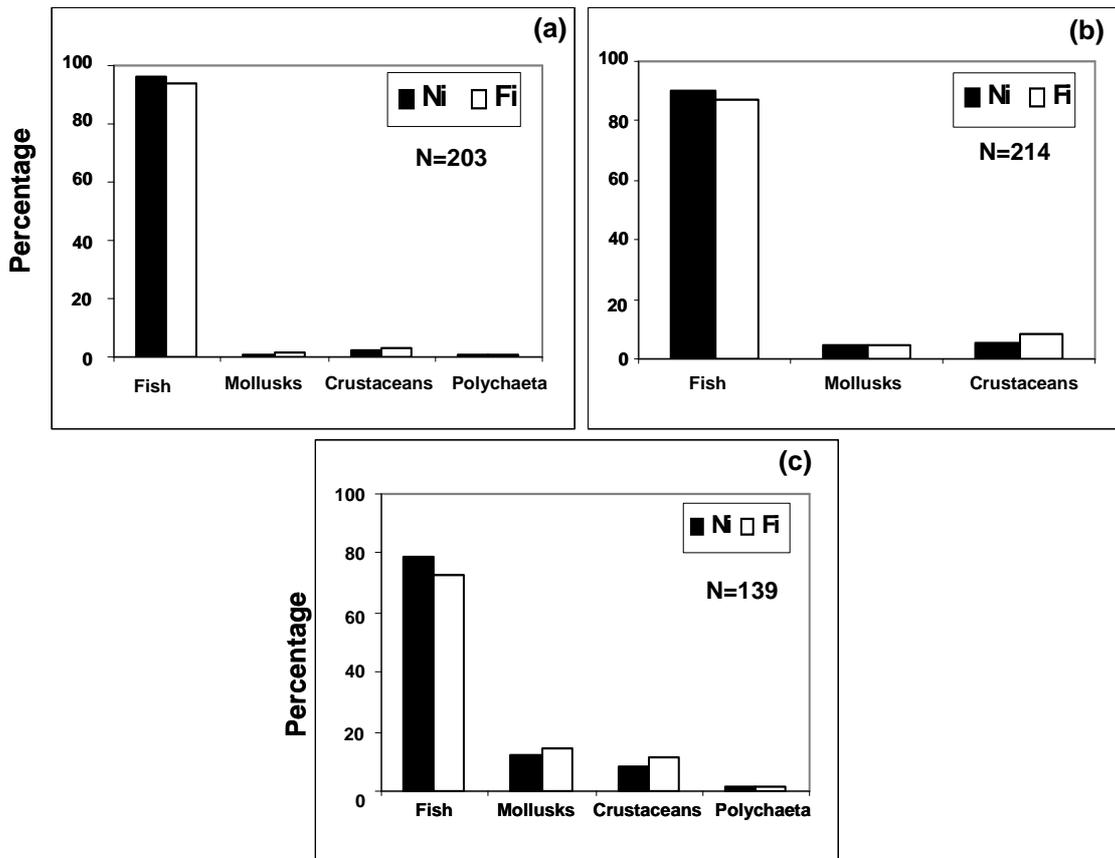


Figure 2.

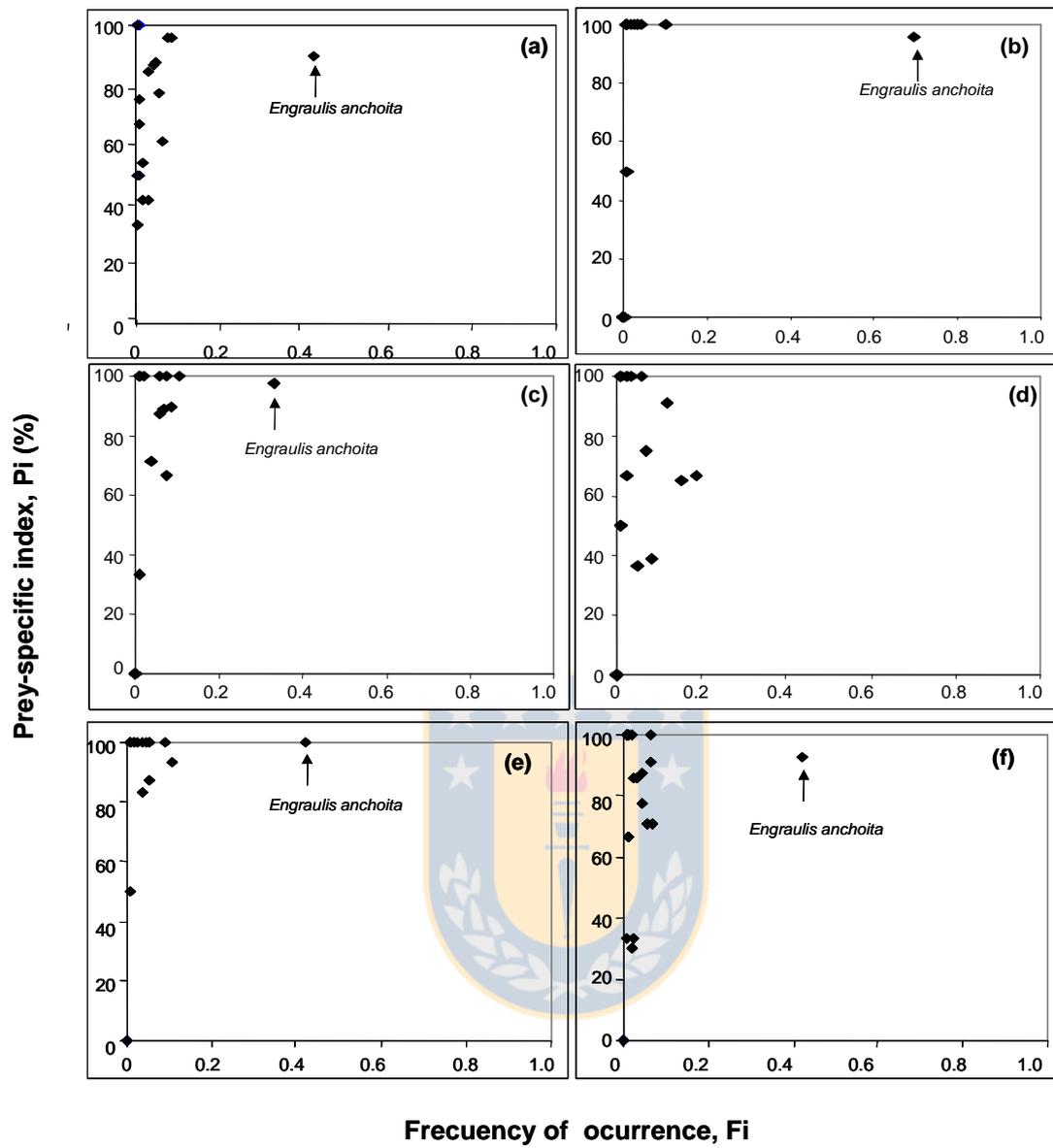


Figure 3.

2. Asociaciones entre la distribución y abundancia de *Squatina guggenheim*
(Chondrichthyes: Squatinidae) con variables ambientales dentro de la Zona
Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU)

R. Vögler*, A. C. Milessi & C. Oyarzún

Departamento de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de
Concepción. Casilla 160-C. Tel.: (56-41) 20-42-39. Fax: (56-41) 25-65-71 ó 22-54-00. Concepción,
Chile.

*Autor a quién debe ser dirigida la correspondencia. Correo-e: rvogler@udec.cl

RESUMEN

Se analizó la influencia de la profundidad, temperatura y salinidad de fondo sobre la distribución y abundancia de *Squatina guggenheim* (basado en la captura por unidad de esfuerzo), a través del método de Perry & Smith (1994). Se utilizó la información de cinco cruceros de investigación realizados en primavera y otoño de 1995, 1997 y 1998, dentro de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya, practicando arrastres de fondo. Para la identificación de asociaciones significativas ($P \leq 0.05$) entre los factores abióticos y la distribución y abundancia del tiburón ángel, se consideró a la población total y luego ésta fue discriminada por sexo y clases de tallas (CT1: $L_T = 23-44$ cm; CT2: $L_T = 45-74$ cm; CT3: $L_T = 75-91$ cm). Los análisis fueron establecidos para cada crucero de investigación por separado. Los factores ambientales que afectaron significativamente a la distribución y abundancia de la población total fueron la temperatura de fondo y en menor medida la salinidad de fondo. La temperatura tuvo un efecto significativo sobre la distribución y abundancia de la población en primavera y otoño, mientras que, la salinidad lo hizo principalmente en primavera. La temperatura afectó significativamente a la distribución y abundancia de los machos en ambas estaciones anuales, mientras que, este tipo de asociación fue encontrado solo en primavera para el caso de las hembras. La distribución y abundancia de machos y hembras fueron afectadas significativamente por la salinidad de fondo únicamente en primavera. No se encontraron asociaciones significativas entre la distribución de cada sexo o de la población total con la profundidad. Se verificó la ausencia de un patrón uniforme de asociación entre la distribución y abundancia de las distintas clases de tamaños y las variables abióticas, al considerar a cada estación anual por separado o al comparar entre estaciones (primavera y otoño).

PALABRAS CLAVE: Tiburón ángel; Uruguay; efectos ambientales; variables abióticas; relaciones ecológicas; distribución; abundancia

ABSTRACT

It was studied the influence of depth, temperature and bottom salinity on the distribution and abundance of the angel shark *Squatina guggenheim* (based on catch per unit of effort), following Perry & Smith (1994). Information from 5 research surveys conducted on board of scientific bottom trawlers was compiled for autumn and spring 1995, 1997 and 1998 at the Argentinean-Uruguayan Common Fishing Zone (AUCFZ). The identification of significative associations ($P \leq 0.05$) between abiotic factors and the angel shark was conducted for both the entire population as well as for sex and size classes (CT1: $L_T = 23-44$ cm; CT2: $L_T = 45-74$ cm; CT3: $L_T = 75-91$ cm). The analysis was carried out for each research survey. Environmental factors that significantly ($P \leq 0.05$) affected the distribution and abundance of the entire population were bottom temperature and, less importantly, bottom salinity. Bottom temperature had a significant effect on the distribution and abundance of the entire population during spring and autumn, while salinity mainly on spring. Abundance and distribution of males were significantly associated with temperature during both seasons and in the case of females only during spring. Bottom salinity affected significantly the distribution and abundance of males and females only during spring. Significant relationships, between the distribution of each sex or the entire population and depth, were not detected. The analyses showed the lack of a regular association pattern between abundance and distribution of different size classes and abiotic variables, when considering each season separately or when comparing among seasons (spring and autumn).

KEY WORDS: Angel shark; Uruguay; environmental effects; abiotic variables; ecological relationships; distribution; abundance;

INTRODUCCION

¿De qué manera están relacionados fisiológica y ecológicamente los peces con su ambiente? ¿Cuáles son las variables bióticas y abióticas involucradas en estas relaciones? En definitiva, ¿cuáles son los principales ejes y qué magnitud tiene cada eje dentro del nicho multidimensional ocupado por cada especie? Este tipo de preguntas buscan respuestas desde hace varias décadas y para ello, se han desarrollado investigaciones intentando determinar, tanto en el laboratorio como en el campo, las preferencias y adaptaciones de los peces a diferentes variables físicas y químicas. Al comparar resultados, éstos han sido complementarios en algunos casos y contradictorios en otros, ya que es muy complejo y arriesgado extrapolar aquellos resultados obtenidos bajo condiciones controladas a condiciones variables y viceversa. McCauley & Huggins (1979) utilizando datos publicados analizaron los efectos de la ontogenia y de las influencias estacionales sobre las preferencias térmicas de peces óseos y encontraron evidencias que soportan la hipótesis de que los peces de menor tamaño seleccionan temperaturas más altas que los adultos de su misma especie. Según dichos autores estas evidencias son consistentes con las distribuciones halladas en la naturaleza donde, los peces jóvenes son encontrados en aguas someras y cálidas en comparación con los adultos que se distribuyen hacia aguas más profundas y frías. Por su parte, Magnuson *et al.* (1979) tratando a la temperatura análogamente a un recurso ecológico, revisaron a partir de la literatura la respuesta de los peces hacia esta variable en el contexto de la teoría de nicho y la competencia. Concluyeron que los peces pueden competir por un rango de temperatura al igual que lo hacen por un tipo o tamaño específico de alimento. Según Magnuson & Beitinger (1979) la temperatura es un factor modulador de otros ejes limítrofes e interactivos presentes en el nicho de cada especie y las interacciones biológicas entre especies pueden alterar las distribuciones térmicas de los peces.

En los últimos años, ha crecido el interés por evaluar la existencia de asociaciones entre la distribución de peces óseos y un rango particular de temperatura, profundidad, salinidad, turbidez, contenido de oxígeno disuelto, o entre una combinación de estas variables (Mas-Riera *et al.*, 1990; Macpherson & Duarte, 1991; Cyrus & Blaber, 1992; D'Amours, 1993; Perry & Smith, 1994; Swain & Kramer, 1995; Smith & Page, 1996). A pesar de varias décadas de investigación, son pocas las generalidades que han podido ser demostradas con respecto a la influencia de factores abióticos (ej. la temperatura) sobre la

ecología y fisiología de peces óseos en general y de peces condricios en particular. En este contexto, continúan siendo escasas y fragmentadas las investigaciones que buscan establecer asociaciones entre la distribución y abundancia de peces condricios y su ambiente (Macpherson & Duarte, 1991; Cyrus & Blaber, 1992; Jacob *et al.*, 1998; Bigelow *et al.*, 1999; Brenes *et al.*, 2000). En el caso específico de *Squatina guggenheim* (Marini) se advierte un desconocimiento casi completo de cuáles son las variables ambientales que afectan la distribución y abundancia de este tiburón a lo largo de su distribución biogeográfica. El único intento de establecer tales asociaciones fue realizado por Vooren & Silva (1991) para la zona sur de Brasil. Estos autores propusieron que la distribución y abundancia del tiburón ángel sería afectada por la temperatura y la profundidad. Dicha inferencia está sustentada en los amplios rangos de temperatura (10-22 °C) y profundidad (10-80 m) a través de los fueron capturados los ejemplares incluidos en esa investigación. La amplitud de los rangos térmico y batimétrico utilizados por la especie permitiría que parte de la población migre en primavera hacia aguas costeras más someras, lugar donde las hembras realizan el parto y los pequeños juveniles permanecen durante su primer año de vida. Sin embargo, Vooren & Silva (1991) no realizaron análisis cuantitativos para respaldar sus observaciones y simplemente infirieron las asociaciones especie-ambiente a través de evidencias indirectas. Por lo tanto, es necesario identificar cuáles son las variables abióticas que afectan a la distribución espacio-temporal del tiburón ángel y determinar los rangos de preferencia o rechazo a través de los cuales se puede distribuir o agrupar esta especie dentro de la zona de estudio.

Luego, el objetivo general de esta investigación fue determinar cuantitativamente la influencia de la profundidad, la temperatura de fondo y la salinidad de fondo sobre la distribución y abundancia de *S. guggenheim* dentro de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguay (ZCPAU) en otoño y primavera.

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio

El área de estudio estuvo comprendida dentro de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU) (34°00'-39°30' S; 51°10'-59°10' O) abarcando parte de la plataforma y talud continental, a profundidades situadas entre 3.5 y 312 m (Fig. 1).

Esta región está influenciada por cuatro corrientes importantes tales como la Corriente de Brasil (agua cálida y salada); la Corriente de Malvinas (agua fría y menos salada); la Corriente Patagónica (agua fría), y la descarga del Río de la Plata (agua dulce y cálida) (Leta, 1992). La confluencia de las corrientes de Brasil y Malvinas produce un sistema frontal de gran variabilidad espacial y temporal llamado "Convergencia Subtropical", el cual es desplazado hacia el norte en invierno y hacia el sur en verano (Podestá, 1990; Severov, 1990, 1991). Además, es evidente un importante frente sobre el quiebre de la plataforma que indica el límite entre las aguas de plataforma (Corriente Patagónica y del Río de la Plata) y las aguas de la Corriente de Malvinas (Backun & Parrish, 1991).

A partir de la dinámica interacción entre estas cuatro corrientes dentro de la ZCPAU, se generan fuertes gradientes térmicos y salinos que promueven una alta producción primaria (Haimovich, *et al.*, 1998). A su vez, el continuo aporte de nutrientes tanto marinos como fluviales impulsa a que el crecimiento del fitoplancton y del zooplancton sea altamente potenciado en esta zona de confluencia (Leta, 1992).

Colecta de muestras

En la tabla I se presenta la información correspondiente a las campañas de investigación utilizadas para este trabajo. Las muestras se obtuvieron a partir de cinco cruceros orientados a la evaluación de stocks de corvina blanca *Micropogonias furnieri* (Desmarest) y merluza *Merluccius hubbsi* (Marini), realizados por la Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA), a bordo del B/I "Aldebaran". Las estaciones fueron seleccionadas sobre la base de un diseño de muestreo estratificado al azar (Ehrhardt *et al.*, 1977, 1979). Se ejecutaron dos cruceros de investigación en primavera, entre 1995 (C9512, Diciembre) y 1997 (C9704, Octubre), y tres campañas en otoño, entre 1997 (C9702, Marzo) y 1998 (C9801-02, Marzo-Abril; C9803, Mayo-Junio). El C9512 estuvo restringido a una franja costera dentro de la ZCPAU y abarcó profundidades entre 3.5 m y 60 m. Los restantes cuatro cruceros cubrieron gran parte del área de estudio y abarcaron

un rango batimétrico comprendido entre 21 y 312 m.

El arte de pesca utilizado fue una red de arrastre de fondo, tipo Engel. La duración de cada lance de pesca fue de 30 minutos, con una velocidad promedio de cuatro nudos, realizándose únicamente muestreos diurnos (de 05:30 a 19:30 horas). Inmediatamente después de cada lance de pesca los tiburones capturados fueron identificados a nivel específico, contados y pesados (± 0.1 kg). En forma paralela, se tomó una submuestra cuyos ejemplares fueron sexados, contados y medidos cercano al cm inferior de longitud corporal total (L_T).

Los datos hidrográficos registrados en cada estación de muestreo fueron: temperatura de superficie y de fondo ($^{\circ}\text{C}$); salinidad de superficie y de fondo, y profundidad de la columna de agua (m). En este trabajo solamente se utilizó la profundidad, la temperatura de fondo y la salinidad de fondo debido a que, *S. guggenheim* es un tiburón de comportamiento efectivamente demersal.

La temperatura y salinidad fueron obtenidas antes del inicio de cada lance en forma directa a través de un CTD previamente calibrado (SBE-19, Sea-Bird Electronics). En los cruceros C9512 y C9702 la profundidad se estimó mediante una ecosonda, obteniéndose una profundidad promedio a partir de las profundidades inicial y final de cada lance. Para los cruceros C9704, C9801-02 y C9803 la profundidad estimada en cada lance correspondió a la registrada por el CTD.

Condiciones oceanográficas y distribución del tiburón ángel

Se analizó la distribución espacial de la temperatura y la salinidad de fondo dentro del área de estudio a escala horizontal, mediante la construcción de mapas de isotermas e isohalinas de fondo en cada crucero considerado. Además, se construyeron mapas para analizar la distribución espacial de la captura por unidad de esfuerzo del tiburón ángel (CPUE: kg / 30 minutos de arrastre) con relación a estas variables ambientales, en cada crucero. Para ello se utilizó el programa Surfer versión 6.04 (1996) y el algoritmo Kriging para realizar las interpolaciones. Cuanto mayor sea el estrechamiento espacial en la distribución de las isotermas o isohalinas, mayores serán los gradientes térmicos y salinos dentro del área de estudio.

Identificación de asociaciones ambientales

Se examinaron las posibles asociaciones entre la distribución y abundancia del tiburón ángel con la profundidad, la temperatura de fondo y la salinidad de fondo siguiendo la metodología propuesta por Perry & Smith (1994). Este método consiste en una prueba de asociación no-paramétrica entre una variable ambiental y la CPUE de una determinada especie durante un muestreo estratificado al azar. La prueba utiliza la máxima diferencia absoluta entre la función de distribución acumulada (FDA) de la variable ambiental ($f(t)$), y la misma FDA ponderada con la CPUE ($g(t)$) como una prueba estadística, a través de un procedimiento al azar, para evaluar si existe una asociación significativa entre ambas funciones. El primer paso fue calcular la FDA de la variable ambiental ($f(t)$) a través de la siguiente fórmula:

$$f(t) = \sum_h \sum_i \frac{W_h}{n_h} I(x_{ih}) \quad (1)$$

donde

t = valor de la variable ambiental;

h = indicador del estrato muestreado;

i = indicador del lance en el estrato h ;

W_h = proporción de área cubierta en el estrato h ;

n_h = número de lances en el estrato h ;

x_{ih} = valor observado de la variable ambiental en el i -ésimo lance del estrato h ;

$I(x_{ih})$ = función indicadora con $I(x_{ih}) = 1$, cuando $x_{ih} \leq t$ e $I(x_{ih}) = 0$, cuando $x_{ih} > t$

En el presente estudio se ignoró la estratificación del muestreo, reemplazando el término W_h/n_h por $1/n$ en la ecuación (1) e incluyendo a todos los lances realizados en un solo estrato (i.e. 0-312 m; $h=1$). Según Perry & Smith (1994) este reemplazo es válido solamente cuando el número de lances asignados a cada estrato es proporcional al tamaño del estrato ($n_h = n \cdot W_h$).

Segundo, se calculó la FDA de la variable ambiental ponderada con la CPUE ($g(t)$) empleando la siguiente ecuación:

$$g(t) = \sum_h \sum_i \frac{W_h}{n_h} \frac{y_{ih}}{y} I(x_{ih}) \quad (2)$$

donde

y_{ih} = captura en el i -ésimo lance del estrato h ,

\bar{y} = captura media del tiburón ángel en el único estrato

Los intervalos de t utilizados en la estimación de las funciones $f(t)$ y $g(t)$ fueron de 1m para la profundidad, de 0.1 para la salinidad de fondo y de 1 °C para la temperatura de fondo.

Tercero, se utilizó la máxima diferencia absoluta entre $f(t)$ y $g(t)$ a través de todos los valores de la variable ambiental como una prueba estadística, tal que:

$$\max |g(t) - f(t)| = \max \left| \sum_h \sum_i \frac{W_h}{n_h} \left(\frac{y_{ih} - \bar{y}_{st}}{\bar{y}_{st}} \right) I(x_{ih}) \right| \quad (3)$$

donde

$|g(t) - f(t)|$ = valor absoluto de la diferencia entre $g(t)$ y $f(t)$ en cualquier punto de distribución de la variable ambiental

Para evaluar si la prueba estadística era significativa se realizó un procedimiento de remuestreo Monte Carlo con los valores de dicha prueba. Este procedimiento fue repetido el suficiente número de veces como para generar una distribución de frecuencias de dicho estadístico bajo la hipótesis nula de una asociación aleatoria entre la CPUE y la variable ambiental. Por último, el valor calculado mediante la prueba estadística para cada punto dentro de la distribución de la variable, se comparó con la distribución de frecuencias proveniente de las iteraciones generadas en el remuestreo Monte Carlo, para evaluar si la hipótesis nula era rechazada o no (Perry & Smith, 1994). En el remuestreo Monte Carlo se fijaron 2000 iteraciones y el nivel de probabilidad para evaluar la significancia de la prueba estadística fue $P \leq 0.05$.

Los análisis de asociaciones significativas ($P \leq 0,05$) entre cada una de las variables ambientales consideradas y la CPUE (univariado) fueron establecidos para cada crucero por separado. Las asociaciones ambientales significativas son un indicador respecto de cuáles son las condiciones oceanográficas que afectan a la distribución y abundancia de esta especie y dan un indicio de las preferencias ambientales del tiburón ángel. En aquellos análisis univariados en los que se registraron asociaciones significativas entre una variable ambiental y la CPUE, se determinaron los rangos de preferencia del tiburón

ángel, los cuales corresponden a las secciones de los gráficos en donde se observa una pendiente pronunciada de la función $g(t)$ con respecto a $f(t)$. A su vez, se establecieron los rangos de rechazo de la especie con respecto a cada variable abiótica.

Todos los lances en los que no se registró alguna de las variables ambientales fueron excluidos de las pruebas de asociación. En el caso del crucero C9803 no pudo realizarse la prueba de asociación entre salinidad de fondo y la CPUE por falta de datos de la variable abiótica.

Asociaciones de la población de *S. guggenheim* con variables ambientales

Para los análisis de asociaciones entre la distribución y abundancia de la población de *S. guggenheim* con las variables ambientales, se utilizó la muestra total de individuos contados y pesados, y la CPUE correspondió al peso de los tiburones capturados en 30 minutos de arrastre ($CPUE_{\text{tángel1}} = \text{kg} / 30 \text{ min}$; $N=1536$).

Asociaciones de machos y hembras de *S. guggenheim* con variables ambientales

La evaluación de las posibles asociaciones entre la distribución y abundancia de machos y hembras del tiburón ángel con las variables abióticas se realizó agrupando los lances de cada crucero por sexo. Para estos análisis se trabajó con la submuestra de individuos sexados, contados y medidos, y la CPUE correspondió al número de tiburones ángel capturados durante 30 minutos de arrastre ($CPUE_{\text{tángel2}} = n^{\circ} / 30 \text{ min.}$; $N=1280$).

Asociaciones de las clases de tallas de *S. guggenheim* con variables ambientales

Para los análisis de probables asociaciones entre la distribución y abundancia de las diferentes clases de tallas con las variables físicas se empleó la submuestra de individuos sexados, contados y medidos. Las clases de tallas fueron separadas operacionalmente en tres grupos: CT1 ($L_T = 23-44 \text{ cm}$); CT2 ($L_T = 45-74 \text{ cm}$) y CT3 ($L_T = 75-91 \text{ cm}$). A su vez, la CPUE correspondió al número de tiburones ángel capturados durante 30 minutos de arrastre ($CPUE_{\text{tángel2}} = n^{\circ} / 30 \text{ min.}$; $N=1280$).

RESULTADOS

Condiciones oceanográficas y distribución del tiburón ángel

Crucero 9512 (primavera)

Los mapas con las isotermas e isohalinas de fondo muestran que durante el C9512 la temperatura varió entre 13-22° C, mientras que la salinidad osciló dentro del rango 14-33.8. Las mayores temperaturas y las menores salinidades fueron registradas sobre la desembocadura del Río de la Plata. Se pudo apreciar además, la existencia de fuertes gradientes térmicos y salinos dentro de la zona abarcada por este crucero [Fig. 2(a-b)]. Las mayores capturas (35-55 kg /30 min) estuvieron asociadas a frentes térmicos y se registraron entre las isotermas de 18-20° C [Fig. 2(c)].

Crucero 9704 (primavera)

Los mapas de isotermas e isohalinas de fondo durante el C9704 muestran que, el rango de temperaturas de fondo osciló entre 5.5-11.5° C, mientras que la salinidad de fondo presentó un rango entre 33.2-34.7 [Fig. 3(a-b)]. Se observaron fuertes gradientes térmicos a lo largo del área de estudio. Las mayores capturas (30-70 kg / 30 min) estuvieron asociadas a la presencia de dichos frentes térmicos y se registraron entre las isotermas de 8-10.5° C [Fig. 3(c)].

Crucero 9702 (otoño)

Durante el C9702 la distribución espacial de las isotermas e isohalinas de fondo mostró la presencia de marcados gradientes térmicos y salinos dentro del área de estudio. El rango de valores observados para la temperatura de fondo estuvo comprendido entre 5-21° C, mientras que para la salinidad de fondo abarcó entre 33.6-35.8 [Fig. 4(a-b)]. Los mayores rendimientos (15-50 kg / 30 min) fueron registrados entre las isotermas de 6-9° C y entre las isohalinas de 33.6-33 [Fig. 4(c)]. No se verificó una asociación directa entre las mayores abundancias del tiburón ángel y la presencia de frentes térmicos o salinos en el área de estudio.

Crucero 9801-02 (otoño)

Durante el C9801-02 la distribución espacial de las isotermas e isohalinas de fondo reflejó la presencia de importantes gradientes térmicos y salinos dentro del área de

estudio, siendo que, las mayores abundancias de este elasmobranquio estuvieron asociadas a dichos frentes térmicos y salinos. El rango de valores observados para la temperatura de fondo osciló entre 4-20° C, mientras que para la salinidad de fondo estuvo comprendido entre 32-36.3 [Fig. 5(a-b)]. Los mayores rendimientos en las capturas (20-65 kg /30 min) se registraron entre las isotermas de 8-18° C y entre las isohalinas de 33.4-34.0 [Fig. 5(c)].

Crucero 9803 (otoño)

Las isotermas de fondo durante el C9803 presentaron un rango de valores que osciló entre 6-15° C [Fig. 6(a)] y se observó la presencia de fuertes gradientes térmicos dentro del área de estudio. Las mayores capturas (50-180 kg / 30 min) estuvieron asociadas a dichos frentes térmicos y se registraron entre las isotermas de 8-13.5° C [Fig. 6(b)].

Asociaciones de la población de *S. guggenheim* con variables ambientales

Temperatura de fondo

La distribución y abundancia de la población del tiburón ángel dentro de la ZCPAU mostraron una asociación significativa con la temperatura de fondo en todos los cruceros de primavera (C9512, C9704) y otoño (C9702, C9801-02, C9803) (Tabla II). Durante el C9512 la población se distribuyó en aguas con temperaturas mayores a 12° C. La mayor abundancia poblacional se situó entre 17.5 y 20.5° C ($P \leq 0.05$) [Fig. 7(a)]. En el C9704 la población del tiburón ángel se distribuyó en aguas con temperaturas mayores a 8° C, rechazando aguas con temperaturas menores a 7° C. La mayor abundancia poblacional se registró entre 8 y 9.5° C ($P \leq 0.01$) [Fig. 7(b)]. En el C9702 la población de esta especie rechazó aguas con temperaturas menores a 12° C. Los rangos térmicos donde se registraron las mayores abundancias se situaron entre 14-16° C y 19-21° C ($P \leq 0.01$) [Fig. 7(c)]. Por su parte, durante el C9801-02 la población de este tiburón rechazó temperaturas menores a 7° C y las mayores abundancias poblacionales se registraron entre 9.5-12.5° C y entre 16-18° C ($P \leq 0.05$) [Fig. 7(d)]. Finalmente, durante el C9803 la población se distribuyó en aguas con temperaturas mayores a 7° C y la mayor abundancia se registró entre 12.5 y 14.5° C ($P \leq 0.05$) [Fig. 7(e)].

Salinidad de fondo

Se detectaron asociaciones significativas entre la distribución y abundancia de la población de *S. guggenheim* y la salinidad de fondo durante los dos cruceros de primavera (C9512, C9704) y en un crucero de otoño (C9801-02) (Tabla II). En el C9512 se observó un rechazo de la especie a aguas con salinidades menores a 25 y las mayores abundancias poblacionales ocurrieron entre 29.5-31 y entre 31.5-33.2 ($P \leq 0.01$) [Fig. 8(a)]. Por su parte, en el C9704 la población de este tiburón rechazó aguas con salinidades menores a 33.4 y mayores a 33.9. La mayor abundancia poblacional se registró entre las salinidades de 33.5 y 33.6 ($P \leq 0.01$) [Fig. 8(b)]. Por último durante el C9801-02 la población rechazó aguas con salinidades inferiores a 33.4 y el rango salino donde se registró la mayor abundancia poblacional osciló entre 33.5 y 33.6 ($P \leq 0.05$) [Fig. 8(c)].

Profundidad

En ninguno de los cruceros analizados la profundidad afectó significativamente a la distribución y abundancia de la población de *S. guggenheim* dentro del área de estudio (Tabla II).

Asociaciones de machos y hembras de *S. guggenheim* con variables ambientales

Temperatura de fondo

La distribución y abundancia de machos de *S. guggenheim* mostraron una asociación significativa con la temperatura de fondo durante un crucero de primavera (C9704) y en dos campañas de otoño (C9702, C9801-02) (Tabla III). En el C9704 los machos se distribuyeron en aguas con temperaturas superiores a 8° C, rechazando temperaturas inferiores a 7° C. El rango térmico donde se registró la mayor abundancia de machos se situó entre 8.5 y 9.5° C ($P \leq 0.01$) [Fig. 9(a)]. Durante el C9702 los machos rechazaron aguas con temperaturas menores a 13° C y la mayor abundancia de este sexo se registró entre 14 y 15.5° C ($P \leq 0.01$) [Fig. 9(b)]. Por su parte, en el C9801-02 la mayor parte de los machos se distribuyeron en aguas con temperaturas superiores a 9.5° C y rechazaron temperaturas inferiores a 7° C. La mayor abundancia de machos se observó entre 16.5 y 18 C ($P \leq 0.05$) [Fig. 9(c)]. No se detectó una asociación significativa entre la distribución de tiburones machos y esta variable ambiental durante los cruceros C9512 ($P = 0.34$) y C9803 ($P = 0.41$) (Tabla III). La distribución y abundancia de las hembras

mostraron una asociación significativa con la temperatura de fondo en un crucero de primavera (C9704) solamente (Tabla III). Durante el C9704 la mayor parte de las hembras se distribuyó en aguas con temperaturas mayores a 8° C, siendo que, la mayor abundancia se registró entre 8.5 y 9.5° C, rechazando temperaturas inferiores a 7° C ($P \leq 0.01$) [Fig. 9(d)]. En las demás campañas este sexo mostró una distribución al azar con relación a dicha variable ambiental (Tabla III).

Salinidad de fondo

La distribución y abundancia de machos y hembras del tiburón ángel presentaron asociaciones significativas con la salinidad de fondo en primavera (C9512, C9704) solamente (Tabla III). Durante el C9512 las hembras y los machos rechazaron aguas con salinidades de fondo inferiores a 24. Las mayores abundancias de machos y hembras se registraron entre 29.5-31 y 32-33.4 ($P \leq 0.05$) [Fig.10(a-b)]. Por otro lado, durante el C9704 ambos sexos rechazaron aguas con salinidades inferiores a 33.4. A su vez, machos y hembras rechazaron salinidades superiores a 33.6 y 33.8, respectivamente. El rango salino donde ocurrieron las mayores abundancias de machos y hembras se situó entre 33.5-33.6 ($P \leq 0.01$) [Fig. 10(c-d)]. Sin embargo, ninguno de los sexos de esta especie mostró una asociación significativa con la salinidad de fondo durante los cruceros de otoño (C9702, C9801-02) (Tabla III).

Profundidad

La distribución y abundancia de machos y hembras del tiburón ángel estuvieron asociados al azar con relación a la profundidad en todos los cruceros incluidos en este estudio (Tabla III).

Asociaciones de las clases de tallas de *S. guggenheim* con variables ambientales

Temperatura de fondo

La distribución y abundancia de los tiburones pertenecientes a la CT1 ($L_T = 23-44$ cm) estuvieron asociados significativamente con la temperatura de fondo sólo durante un crucero de primavera (C9704) (Tabla IV). Durante el C9704 la CT1 se distribuyó en aguas con temperaturas mayores a 7° C. El rango térmico donde se concentró la mayor abundancia de esta clase de tamaño osciló entre 8.5-9.5 °C ($P \leq 0.01$) [Fig. 11(a)]. Se

verificó una asociación con un valor de probabilidad cercano al límite de significancia entre la CT1 y esta variable ambiental durante un crucero de otoño (C9702; $P= 0.08$). En los demás cruces la distribución de esta clase de tamaños no fue afectada significativamente por la temperatura de fondo (Tabla IV).

La distribución y abundancia de la CT2 ($L_T= 45-74$ cm) estuvieron asociadas significativamente con la temperatura de fondo en un crucero de primavera (C9704) y otro de otoño (C9702) (Tabla IV). En el C9704 la CT2 rechazó aguas con temperaturas menores a 7° C y la mayor abundancia se concentró entre 8.5 y 9.5° C ($P\leq 0.01$) [Fig. 11(b)]. Por su parte, durante el C9702 esta clase de tamaños se distribuyó en aguas con temperaturas superiores a 13° C y las mayores abundancias se registraron entre $14-15.5^\circ$ C y entre $19.5-21.5^\circ$ C ($P\leq 0.01$) [Fig. 11(c)]. Sin embargo, no existió una asociación significativa entre esta variable ambiental y la distribución de los tiburones pertenecientes a la CT2 durante los cruces C9512 ($P= 0.10$), C9801-02 ($P= 0.23$) y C9803 ($P=0.39$) (Tabla IV).

Por el contrario, en la CT3 ($L_T= 75-91$ cm) se observó algo distinto a lo ocurrido para las anteriores clases de tallas. En este caso, se verificó una asociación significativa entre la distribución y abundancia de los tiburones de mayores tamaños y la temperatura de fondo en ambos cruces de primavera (C9512, C9704) y en dos de los tres cruces de otoño (C9702, C9801-02) (Tabla IV). Durante el C9512 la CT3 se distribuyó en aguas con temperaturas mayores a 12° C, siendo que, el rango térmico donde se registró la mayor abundancia osciló entre 18 y 20° C ($P\leq 0.01$). Durante este crucero la CT3 rechazó temperaturas superiores a 21° C [Fig. 11(d)]. Por su parte, en el C9704 la CT3 se distribuyó principalmente en aguas con temperaturas superiores a 7° C, siendo que, la mayor abundancia de esta clase de tamaños se registró entre 8.5 y 9.5° C ($P\leq 0.05$) [Fig. 11(e)]. Durante el C9702 la CT3 rechazó aguas con temperaturas inferiores a 13° C y las mayores abundancias de esta clase de tamaños se situaron entre $14-15.5^\circ$ C y $19.5-21.5^\circ$ C ($P\leq 0.01$) [Fig. 11(f)]. Finalmente, durante el C9801-02 la CT3 se distribuyó en aguas con temperaturas mayores a 8° C, rechazando temperaturas inferiores a 7° C. El rango térmico donde se registró la mayor abundancia osciló entre $16.5-18^\circ$ C ($P\leq 0.05$) [Fig. 11(g)].

Salinidad de fondo

La distribución y abundancia de los individuos de la CT1 no revelaron una asociación significativa con la salinidad de fondo en ninguno de los cruceros analizados (Tabla IV).

Por su parte, la distribución y abundancia de la CT2 presentaron una asociación significativa con la salinidad de fondo solamente durante un crucero de primavera (C9512) (Tabla IV). Durante el C9512 la CT2 rechazó aguas con salinidades inferiores a 24. Los rangos salinos donde se concentraron las mayores abundancias de esta clase de tamaños oscilaron entre 29-31 y entre 32-33.2 ($P \leq 0.01$) [Fig. 12(a)]. A su vez, se observó una asociación con un valor de probabilidad cercano al límite de significancia entre tiburones de la CT2 y la salinidad de fondo en el C9801-02 ($P = 0.08$). Por otro lado, no se verificó una asociación significativa entre la distribución y abundancia de la CT2 y esta variable ambiental en los cruceros C9702 ($P = 0.16$) y C9704 ($P = 0.23$) (Tabla IV).

La distribución y abundancia de los tiburones pertenecientes a la CT3 mostraron una asociación significativa con la salinidad de fondo durante un crucero de primavera (C9512) y otro de otoño (C9702) (Tabla IV). Durante el C9512 la CT3 rechazó aguas con salinidades inferiores a 24. Las mayores abundancias de esta clase de tamaños se registraron entre las salinidades de 29-31 y 32-33.4 ($P \leq 0.05$) [Fig. 12(b)]. En el C9702 la clase de mayores tamaños rechazó aguas con salinidades inferiores a 33.6 y el rango salino donde se observó la mayor abundancia de la CT3 osciló entre 35-35.5 ($P \leq 0.05$) [Fig. 12(c)]. Por otro lado, se observó una asociación con un valor de probabilidad cercano al límite de significancia entre la CT3 y la salinidad durante el C9801-02 ($P = 0.07$). Finalmente se constató una asociación al azar entre la distribución y abundancia de la CT3 y la salinidad de fondo durante el C9704 ($P = 0.34$) (Tabla IV).

Profundidad

La distribución y abundancia de la CT1 mostraron una fuerte asociación con la profundidad en un crucero de primavera (C9512) solamente (Tabla IV). En el C9512 la CT1 rechazó profundidades inferiores a 23 m y el rango batimétrico donde se concentró esta clase de tamaños se situó entre 24 y 25.5 m ($P \leq 0.01$) [Fig. 13(a)].

La distribución y abundancia de la CT2 se asociaron significativamente con la profundidad durante los dos cruceros de primavera (C9512, C9704) y en una campaña de otoño (C9801-02) (Tabla IV). Durante el C9512 esta clase de tamaños se distribuyó a

profundidades mayores a 22 m y la mayor abundancia se observó entre 23 y 25.5 m ($P \leq 0.01$) [Fig. 13(b)]. En el caso del C9704 la CT2 no fue encontrada a profundidades inferiores a 45 m y superiores a 106 m. El rango batimétrico comprendido entre 47 y 54 m concentró la mayor abundancia de esta clase de tamaños ($P \leq 0.05$) [Fig. 13(c)]. Durante el C9801-02 la clase de tallas intermedias rechazó profundidades inferiores a 50 m y superiores a 87 m. Las mayores abundancias de esta clase de tallas se registraron entre 53-61 y entre 67-73 m de profundidad ($P \leq 0.05$) [Fig. 13(d)]. Por otra parte, en el C9702 se registró una asociación con un valor de probabilidad cercano al límite de significancia entre esta clase de tamaños y la profundidad ($P = 0.07$). Finalmente, durante el C9803 la CT2 se distribuyó al azar con relación a esta variable física ($P = 0.18$) (Tabla IV).

La CT3 mostró una tendencia similar a la observada para la CT1. Es decir, solamente durante un crucero de primavera (C9512) la clase de mayores tamaños mostró una asociación significativa con la profundidad. En este crucero la CT3 rechazó profundidades inferiores a 22 m y el rango batimétrico de preferencia osciló entre 23.5 y 25 m ($P \leq 0.05$) [Fig. 13(e)]. Por otro lado, la clase de mayores tamaños se distribuyó al azar con respecto a este parámetro ambiental en los demás cruces considerados (Tabla IV).



DISCUSION

Los análisis de asociaciones ambientales establecidos para este elasmobranquio mostraron cómo las variables abióticas pueden incidir sobre la dinámica de los individuos, afectando su distribución y abundancia. Desde un punto de vista poblacional, la distribución de *S. guggenheim* fue afectada significativamente por la temperatura de fondo, en menor medida por la salinidad de fondo y no se asoció con la profundidad. Estos resultados fueron corroborados a través del análisis espacial de la distribución presentada por la CPUE del tiburón ángel con respecto a la temperatura y salinidad de fondo. En este sentido, se observó que los mayores rendimientos estaban asociados principalmente a zonas de frentes térmicos en los cruceros de primavera y otoño. Es decir, las mayores abundancias poblacionales fueron registradas a través de rangos térmicos estrechos y variables, entre y dentro de cada estación anual analizada. Además, la población presentó un rechazo hacia aguas con temperaturas menores a 7° C. Este valor térmico mínimo de rechazo se mantuvo constante a través de varios cruceros analizados (C9704, C9801-02, C9803). Sin embargo, no se estableció un valor térmico máximo de rechazo para la población, en ningún caso. Por otra parte, se observó una tendencia poblacional a distribuirse dentro de rangos salinos estrechos y con valores similares al comparar los diferentes cruceros analizados. Durante el único crucero costero incluido en esta investigación (C9512) fue posible registrar un valor salino mínimo de rechazo (24) por parte de la población del tiburón ángel. De igual forma, solamente en un crucero de primavera (C9704) se observó un valor salino máximo de rechazo (33.9) por parte de esta especie.

Cuando se discriminó a la población total por sexos o clase de tallas se observó que, la temperatura de fondo, la salinidad de fondo y la profundidad afectaron de igual forma a la distribución y abundancia de ambos sexos e incidieron de forma diferente sobre la distribución y abundancia de cada clase de tallas. Además, se observó que los rangos térmicos y salinos de preferencia y rechazo determinados para la población total en cada crucero, se mantuvieron constantes cuando se consideró a cada sexo o clase de tamaños en forma independiente. Por su parte, se logró identificar el efecto significativo ejercido por la profundidad sobre la distribución y abundancia de las tres clases de tamaño en un crucero de primavera (C9512) solamente. En este caso, se verificó que las mayores abundancias de cada clase de tallas estaban ubicadas dentro del mismo rango batimétrico.

La separación entre machos y hembras permitió confirmar resultados obtenidos para la población total. En este sentido, se observó que la profundidad no afectó significativamente a la distribución y abundancia de machos y hembras. Por otro lado, fue posible evidenciar cómo la distribución y abundancia de los sexos pueden ser afectadas por variaciones estacionales en la salinidad y la temperatura de fondo. En primavera, la distribución de cada sexo estaría afectada por la salinidad de fondo, mientras que, en otoño esta variable no incidiría sobre la distribución de ninguno de los sexos. Precisamente, es en primavera cuando parte de la población migra hacia profundidades menores a 40 m para la cópula y es la época donde las hembras realizan sus partos (Lessa & Vooren, 1982; Vooren & Silva, 1991). Por lo anterior, se infiere que la causa de esta asociación entre la distribución de ambos sexos y la salinidad de fondo en primavera, sería la migración reproductiva establecida por la especie en esta época. Sin embargo, esta inferencia no puede ajustarse a la asociación entre la distribución de machos y hembras con la temperatura de fondo ya que, las asociaciones intranuales con esta variable ambiental, por y entre sexos, no mantuvieron un patrón claro y definido.

La división por clases de tamaño indicó que la temperatura, la salinidad y la batimetría pueden afectar en forma desigual a la distribución y abundancia de esta especie, según el tamaño de cada individuo. Siguiendo este razonamiento se sugiere que, a medida que transcurre el desarrollo ontogenético se suceden cambios en el uso de hábitat dentro de esta especie.

En el caso de los tiburones de menores tamaños (CT1), su abundancia y distribución no son afectadas en forma significativa por la temperatura, la salinidad de fondo o la profundidad. Una explicación a esta asociación al azar entre las dos primeras variables ambientales y la distribución de la CT1 podría estar ligada al hecho de que los tiburones ángel nacen y permanecen en zonas costeras someras durante su primer año de vida (Vooren & Silva, 1991). Estas aguas costeras presentan rangos de salinidad y temperatura que varían en forma diaria y estacional debido a la influencia de la descarga del Río de la Plata. Por tales motivos, los individuos de menores tamaños están expuestos a una gran variabilidad en las condiciones ambientales durante su permanencia en zonas de cría. Dicha exposición podría conducir a que los juveniles presenten o desarrollen un grado de adaptación fisiológica que les permita soportar rangos variables de temperatura y salinidad. Por su parte, la asociación al azar entre la distribución y abundancia de la CT1 con la profundidad podría deberse a que, durante las

primeras etapas de desarrollo los individuos utilizan un rango batimétrico restringido para su desplazamiento y en consecuencia, la profundidad no representa una variable que afecta su distribución.

La distribución y abundancia de los tiburones de tallas intermedias (CT2) fueron afectadas principalmente por la profundidad y en menor medida por la temperatura de fondo. Estos resultados parecen ser contradictorios a la tendencia general hallada para la población total. Dentro de las probables razones que explican esta inconsistencia hay que considerar que la CT2 fue la clase numéricamente dominante en la mayoría de los cruceros analizados. Además, esta investigación contó con un reducido número de cruceros para establecer las comparaciones intranuales (estacionales) con cada una de las variables físicas. Sin embargo, podría existir una explicación biológica al efecto significativo ejercido por la profundidad sobre la distribución de la CT2 y estaría relacionada a una ampliación del rango batimétrico a medida que transcurre el desarrollo ontogenético. Por otro lado, la menor frecuencia con que fueron encontradas asociaciones significativas con la temperatura de fondo podría deberse a que, durante estas fases del desarrollo los juveniles pudieran mantener la capacidad de resistir a rangos variables de temperatura.

Por su parte, la distribución y abundancia de los tiburones de mayores tamaños (CT3) se asociaron significativamente con la temperatura de fondo y manifestaron una asociación al azar con la profundidad, en la mayoría de los cruceros. A su vez, fueron pocos los casos en los que se diagnosticó una asociación significativa entre la distribución de esta clase de tamaños y la salinidad de fondo. Estos resultados sugieren que los tiburones ángel en su etapa adulta serían afectados por la temperatura de fondo y en menor medida por la salinidad de fondo al realizar sus desplazamientos por el fondo marino. Sin embargo, los adultos no estarían limitados por la profundidad, distribuyéndose en forma independiente a esta variable a través de todo el rango batimétrico abarcado por la especie.

Vooren & Silva (1991) a través de evidencias indirectas infirieron que, las variables abióticas que afectan a la distribución y abundancia de la población de *S. guggenheim* son la temperatura y la profundidad. Sin embargo, las observaciones realizadas por dichos autores no se ajustan completamente a los resultados cuantitativos obtenidos en el presente estudio. En otras palabras, en esta investigación se demostró que la temperatura de fondo ejerce un efecto significativo sobre la distribución y abundancia de este

elasmobranquio, que la salinidad influye en menor grado y que existe una independencia de la especie con respecto a la profundidad. Además, se constató que el valor térmico mínimo de rechazo (7° C), dentro del rango por el cual se desplaza la especie, es inferior al valor mínimo observado (10° C) por Vooren & Silva (1991) para la población del tiburón ángel distribuida en aguas de la zona sur de Brasil.

En resumen, la distribución y abundancia del tiburón ángel presentó una asociación absoluta con la temperatura y relativa con la salinidad, al comparar entre primavera y otoño. Los rangos térmicos (estrechos y variables) y salinos (estrechos y constantes) de preferencia de esta especie estuvieron asociados a aguas con temperaturas frías a templadas y con salinidades intermedias a altas. Por lo anterior podría considerarse a este elasmobranquio como un pez euritérmico y estenohalino, capaz de soportar rangos variables de temperatura y no así de salinidad.

A la Sección de Recursos Pesqueros Demersales de la Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA) por permitirnos generar la base de datos utilizada en este trabajo, a través de la participación de R.V.S y A.M.M. en cruceros regulares de evaluación de stocks de *Micropogonias furnieri* y *Merluccius hubbsi*. A la tripulación del B/I Aldebarán, dispuesta en todo momento. Al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD) por el financiamiento de los estudios de Postgrado de R.V.S (A/99/14455) y A.M.M. (A/01/17601). A R. Wiff, K. Hernández, G. Bazzino y L. Hückstadt que mediante su constante disposición permitieron la culminación de esta contribución en forma exitosa.

REFERENCIAS

- Bakun, A. & R.H., Parrish. (1991). Comparative studies of coastal pelagic fish reproductive habitats: the anchovy (*Engraulis anchoita*) of the southwestern Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*. 48:343-361.
- Bigelow, K. A.; Boggs, C. H. & Xi He. (1999). Environmental effects on swordfish and blue shark catch rates in the US North Pacific longline fishery. *Fisheries Oceanography* 8(3),178-198. ISSN 1054-6006.
- Brenes, C. L.; Hernández, A. & J. Campos. (2000). Distribución espacial de capturas de tiburón en el Pacífico Nicaraguense y su relación con algunas variables oceanográficas. *Revista de Biología Tropical* 48(2-3), 399-411. ISSN 0034-7744.
- Cyrus, D. P. & S. J. M. Blaber. (1992). Turbidity and salinity in a tropical Northern Australian estuary and their influence on fish distribution. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 35, 545-563.
- D'Amours, D. (1993). The distribution of cod (*Gadus morhua*) in relation to temperature and oxygen level in the Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Oceanography* 2, 24-29.
- Ehrhardt, N.; G. Arena, A. Abella, Z. Varela, E. Sánchez, C. Ríos & N. de Moratorio. (1977). Evaluación preliminar de los recursos demersales en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya. Instituto Nacional de Pesca (INAPE; Montevideo, Uruguay). *Informe Técnico* 11, 176 pp.
- Ehrhardt, N.; G. Arena, A. Abella, C. Ríos, N. de Moratorio & M. Rey. (1979). Evaluación preliminar de los recursos demersales en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya. Instituto Nacional de Pesca (INAPE; Montevideo, Uruguay). *Informe Técnico* 13, 186 pp.
- Haimovici M.; N.E., Brunetti; P.G., Rodhouse; J. Csirke & H.R., Leta. (1998). *Illex argentinus*. In P.G. Rodhouse, E.G. Dawe & R.K. O'Dor (eds.). Squid recruitment dynamics. The genus *Illex* as a model. The commercial *Illex* species. Influences on variability. *FAO Fisheries Technical Paper*. Rome. 376: 27-58.
- Jacob, W.; McClatchie, S.; Probert, P. K. & R. J. Hurst. (1998). Demersal fish assemblages off southern New Zealand in relation to depth and temperature. *Deep-Sea Research* 45, 2119-2155.

- Leta, H.R. (1992). Abundance and distribution of rhynchoteuthion larvae of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the south-western Atlantic. *South African Journal of Marine Science* 12, 927-941.
- Lessa, R. & C. M. Vooren. (1982). Elasmobranch life cycles and the human factor in the coastal waters of south Brazil. *Atlântica* 5(2): 1-34.
- McCauley, R. W & N. W. Huggins. (1979). Ontogenetic and non-thermal seasonal effects on thermal preferenda of fish. *American Zoologist* 19, 267-271.
- Macpherson, E. & C. M. Duarte. (1991). Bathymetric trends in demersal fish size: is there a general relationship? *Marine Ecology Progress Series* 71, 103-112.
- Magnuson, J. J. & T. L. Beitinger. (1979). Stability of temperatures preferred by centrarchid fishes and terrestrial reptiles. In E. S. Reese & F. J. Lighter (eds.). *Contrasts in behaviour*, pp 181-216. New York: Wiley-Interscience.
- Magnuson, J. J.; Crowder, L. B. & P. A. Medvick. (1979). Temperature as an ecological resource. *American Zoologist* 19, 331-343.
- Mas-Riera, J; Lombarte, A.; Gordo, A. & E. Macpherson. (1990). Influence of Benguela upwelling on the structure of demersal fish populations off Namibia. *Marine Biology* 104, 175-182.
- Perry, R. I. & S. J. Smith (1994). Identifying habitat associations of marine fishes using survey data: an application to the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51, 589-602.
- Podestá, G. P. (1990). Migratory pattern of the Argentine hake *Merluccius hubbsi* and oceanic processes in the Southwestern Atlantic Ocean. *Fisheries Bulletin U.S.* 88:167-177.
- Severov, D. N. (1990). Particularidades de las condiciones oceanológicas del Atlántico Sudoccidental sobre la base de características temporales medias procedentes de una serie de años. *Frente Marítimo* 6, 109-119.
- Severov, D. N. (1991). Masas de agua en el área del Atlántico Sudoccidental, sus características y distribución. *Frente Marítimo* 9, 93-102.
- Smith, S. J. & F. H. Page. (1996). Associations between Atlantic cod (*Gadus morhua*) and hydrographic variables: implications for the management of the 4VsW cod stock. *ICES Journal of Marine Science* 53, 597-614.

- Swain, D. P. & D. L. Kramer. (1995). Annual variation in temperature selection by Atlantic cod *Gadus morhua* in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada, and its relation to population size. *Marine Ecology Progress Series* 116, 11-23.
- Vooren, C. M. & K. G. Da Silva. (1991). On the taxonomy of the angel sharks from southern Brazil, with the description of *Squatina occulta* Sp.N. *Revista Brasileira de Biología* . 51, 589-602.
- Vooren, C. M. & K. G. Da Silva. (1993). Aspectos da reprodução de *Squatina guggenheim* e *S. occulta* do Sul do Brasil. X Encontro Brasileiro de Ictiologia – Universidade de Sao Paulo. *Livro de resumos*. 143 pp.



LEYENDAS DE FIGURAS

- Figura 1. Area de estudio situada dentro de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguay (ZCPAU). Se muestran los lances realizados durante los cruceros de investigación (puntos) y las isóbatas de 50, 100, 200 y 400 m.
- Figura 2. Distribución espacial de isotermas (a) e isohalinas de fondo (b) y de la CPUE (kg / 30 min) de la población de *Squatina guggenheim* (c) durante, el crucero C9512 (primavera). Isotermas separadas cada 1° C, isohalinas cada 1 y CPUE cada 5 kg / 30 min.
- Figura 3. Distribución espacial de isotermas (a) e isohalinas de fondo (b) y de la CPUE (kg / 30 min) de la población de *Squatina guggenheim* (c) durante, el crucero C9704 (primavera). Isotermas separadas cada 0.5° C, isohalinas cada 0.1 y CPUE cada 10 kg / 30 min.
- Figura 4. Distribución espacial de isotermas (a) e isohalinas de fondo (b) y de la CPUE (kg / 30 min) de la población de *Squatina guggenheim* (c), durante el crucero C9702 (otoño). Isotermas separadas cada 1° C, isohalinas cada 0.2 y CPUE cada 5 kg / 30 min.
- Figura 5. Distribución espacial de isotermas (a) e isohalinas de fondo (b) y de la CPUE (kg / 30 min) de la población de *Squatina guggenheim* (c), durante el crucero C9801-02 (otoño). Isotermas separadas cada 1° C, isohalinas cada 0.2 y CPUE cada 5 kg / 30 min.
- Figura 6. Distribución espacial de isotermas (a) y de la CPUE (kg / 30 min) de la población de *Squatina guggenheim* (b), durante el crucero C9803 (otoño). Isotermas separadas cada 1° C y CPUE cada 20 kg / 30 min.
- Figura 7. Frecuencia de distribución acumulada de la temperatura de fondo ($f(t)$) y de la temperatura de fondo ponderada con la CPUE de la población de *Squatina guggenheim* ($g(t)$). a) C9512, b) C9704, c) C9702, d) C9801-02, e) C9803. Primavera (C9512, C9704), Otoño (C9702, C9801-02, C9803). Nótese las diferentes escalas utilizadas en el eje de abscisas entre C9512 (cada 2° C), C9704 (cada 1° C), 9702 (cada 2° C), C9801-02 (cada 2.5° C) y C9803 (cada 1° C).
- Figura 8. Frecuencia de distribución acumulada de la salinidad de fondo ($f(t)$) y de la salinidad de fondo ponderada con la CPUE de la población de *Squatina guggenheim* ($g(t)$). a) C9512, b) C9704, c) C9801-02. Primavera (C9512, C9704), Otoño (C9801-02). Nótese las diferentes escalas utilizadas en el eje de abscisas entre C9512 (cada 2), C9704 (cada 0.2) y C9801-02 (cada 0.5).
- Figura 9. Frecuencia de distribución acumulada de la temperatura de fondo ($f(t)$) y de la temperatura de fondo ponderada con la CPUE de machos y hembras de *Squatina guggenheim* ($g(t)$). a) C9704-machos, b) C9702-machos, c) C9801/02-machos, d) C9704-hembras. Primavera (C9704), Otoño (C9702,

C9801-02). Nótese las diferentes escalas utilizadas en el eje de abscisas entre C9702 (cada 2° C), C9704 (cada 1° C) y C9801-02 (cada 2° C).

Figura 10 Frecuencia de distribución acumulada de la salinidad de fondo ($f(t)$) y de la salinidad de fondo ponderada con la CPUE de machos y hembras de *Squatina guggenheim* ($g(t)$). a) C9512-machos, b) C9512-hembras, c) C9704-machos, d) C9704-hembras. Primavera (C9512, C9704). Nótese las diferentes escalas utilizadas en el eje de abscisas entre C9512 (cada 2) y C9704 (cada 0.2).

Figura 11. Frecuencia de distribución acumulada de la temperatura de fondo ($f(t)$) y de la temperatura de fondo ponderada con la CPUE de las distintas clases de tallas de *Squatina guggenheim* ($g(t)$). a) C9704-CT1, b) C9704-CT2, c) C9702-CT2, d) C9512-CT3, e) C9704-CT3, f) C9702-CT3, g) C9801/02-CT3. Primavera (C9512, C9704), Otoño (C9702, C9801-02). CT1, 23-44 cm L_T ; CT2, 45-74 cm L_T ; CT3, 75-91 cm L_T . Nótese las diferentes escalas utilizadas en el eje de abscisas entre 9512 (cada 1° C), 9702 (cada 2° C), 9704 (cada 1° C) y 9801/02 (cada 2° C).

Figura 12. Frecuencia de distribución acumulada de la salinidad de fondo ($f(t)$) y de la salinidad de fondo ponderada con la CPUE de las distintas clases de tallas de *Squatina guggenheim* ($g(t)$). a) C9512-CT2, b) C9512-CT3, c) C9702-CT3. Primavera (C9512), Otoño (C9702). CT2, 45-74 cm L_T ; CT3, 75-91 cm L_T . Nótese las diferentes escalas utilizadas en el eje de abscisas entre C9512 (cada 2) y C9702 (cada 0.5).

Figura 13. Frecuencia de distribución acumulada de la profundidad ($f(t)$) y de la profundidad ponderada con la CPUE de las distintas clases de tallas de *Squatina guggenheim* ($g(t)$). a) C9512-CT1, b) C9512-CT2, c) C9704-CT2, d) C9801/02-CT2, e) C9512-CT3. Primavera (C9512, C9704), Otoño (C9801-02). CT1, 23-44 cm L_T ; CT2, 45-74 cm L_T ; CT3, 75-91 cm L_T . Nótese las diferentes escalas utilizadas en el eje de abscisas entre C9512 (cada 2 m), C9704 (cada 20 m) y 9801/02 (cada 15 m).

TABLAS

Tabla I. Cruceros de investigación realizados dentro de la ZCPAU.

Crucero	Fecha	Estación	Nº lances	Captura de <i>S. guggenheim</i> Nº(Kg)
C9512	Diciembre 1995	Primavera	67	536 (1218.20)
C9702	Marzo 1997	Otoño	47	105 (258.90)
C9704	Octubre 1997	Primavera	53	352 (366.22)
C9801-02	Marzo-Abril 1998	Otoño	92	242 (583.10)
C9803	Mayo-Junio 1998	Otoño	56	301 (489)



Tabla II. Valores de probabilidad (P) para las pruebas aleatorias univariadas de asociación entre la CPUE_{tángel1} (kg / 30 mn) de la población de *Squatina guggenheim* y la temperatura de fondo, salinidad de fondo y profundidad, bajo la hipótesis nula de asociación aleatoria entre la CPUE y la variable ambiental, separados por crucero. *P≤0.05, y **P≤0.01.

POBLACION TOTAL				
Crucero	Estación anual	Temperatura de fondo	Salinidad de Fondo	Profundidad
9512	Primavera	0.02*	0.001**	0.07
9702	Otoño	0.003**	0.65	0.34
9704	Primavera	0.004**	0.01**	0.55
9801-02	Otoño	0.05*	0.05*	0.06
9803	Otoño	0.05*	////	0.65

//// No se dispone de los datos de salinidad de fondo para el crucero 9803.



Tabla III. Valores de probabilidad (P) para las pruebas aleatorias univariadas de asociación entre la CPUE_{tángel2} (nº / 30 mn) de machos y hembras y la temperatura de fondo, salinidad de fondo y profundidad, bajo la hipótesis nula de asociación aleatoria entre la CPUE y la variable ambiental, separados por crucero. *P≤0.05, y **P≤0.01.

MACHOS				
Crucero	Estación anual	Temperatura de fondo	Salinidad de Fondo	Profundidad
9512	Primavera	0.341	0,02*	0,24
9702	Otoño	0,01**	0,17	0,61
9704	Primavera	0,005**	0.0005 **	0,08
9801-02	Otoño	0,05*	0,27	0,07
9803	Otoño	0,41	////	0,14

HEMBRAS				
Crucero	Estación anual	Temperatura de fondo	Salinidad de Fondo	Profundidad
9512	Primavera	0.325	0,02*	0,27
9702	Otoño	0,27	0,65	0,26
9704	Primavera	0,012**	0,001**	0,10
9801-02	Otoño	0,13	0,13	0,10
9803	Otoño	0,52	////	0,11

//// No se dispone de los datos de salinidad de fondo para el crucero 9803.



Tabla IV. Valores de probabilidad (P) para las pruebas aleatorias univariadas de asociación entre la CPUE_{tángel2} (nº / 30 mn) de cada clase de tallas y la temperatura de fondo, salinidad de fondo y profundidad, bajo la hipótesis nula de asociación aleatoria entre la CPUE y la variable ambiental, separados por crucero. *P≤0.05, y **P≤0.01.

**CLASE
TALLA 1**

Crucero	Estación anual	Temperatura de fondo	Salinidad de Fondo	Profundidad
9512	Primavera	0,74	0,20	0,008**
9702	Otoño	0,08	0,74	0,46
9704	Primavera	0,01*	0,15	0,12
9801-02	Otoño	0,53	0,47	0,22
9803	Otoño	0,40	////	0,11

**CLASE
TALLA 2**

Crucero	Estación anual	Temperatura de fondo	Salinidad de Fondo	Profundidad
9512	Primavera	0,10	0,008**	0,006**
9702	Otoño	0,007**	0,16	0,07
9704	Primavera	0,009**	0,23	0,05*
9801-02	Otoño	0,23	0,08	0,04*
9803	Otoño	0,39	////	0,18

**CLASE
TALLA 3**

Crucero	Estación anual	Temperatura de fondo	Salinidad de Fondo	Profundidad
9512	Primavera	0,002**	0,02*	0,03*
9702	Otoño	0,004**	0,03*	0,49
9704	Primavera	0,05*	0,34	0,36
9801-02	Otoño	0,04*	0,07	0,12
9803	Otoño	0,27	////	0,61

//// No se dispone de los datos de salinidad de fondo para el crucero 9803.

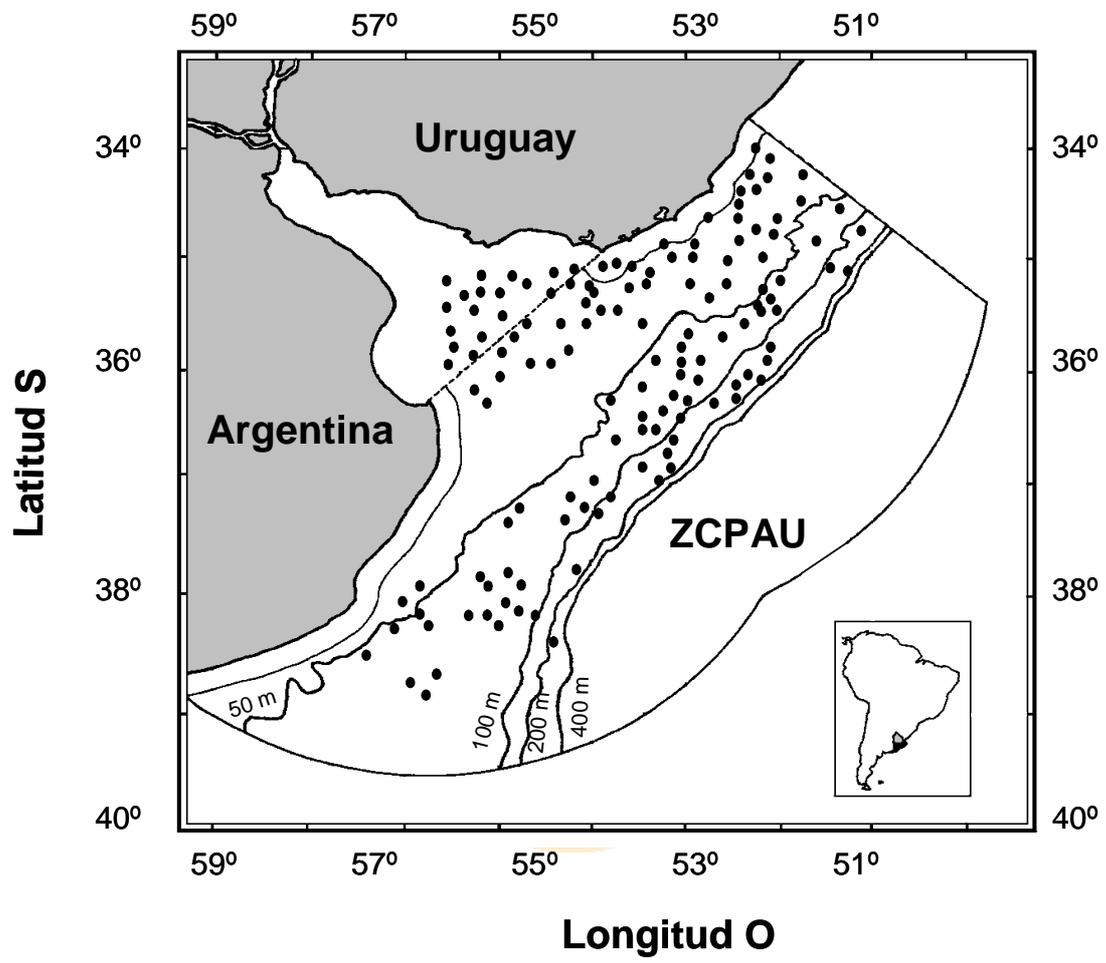


Figura 1.

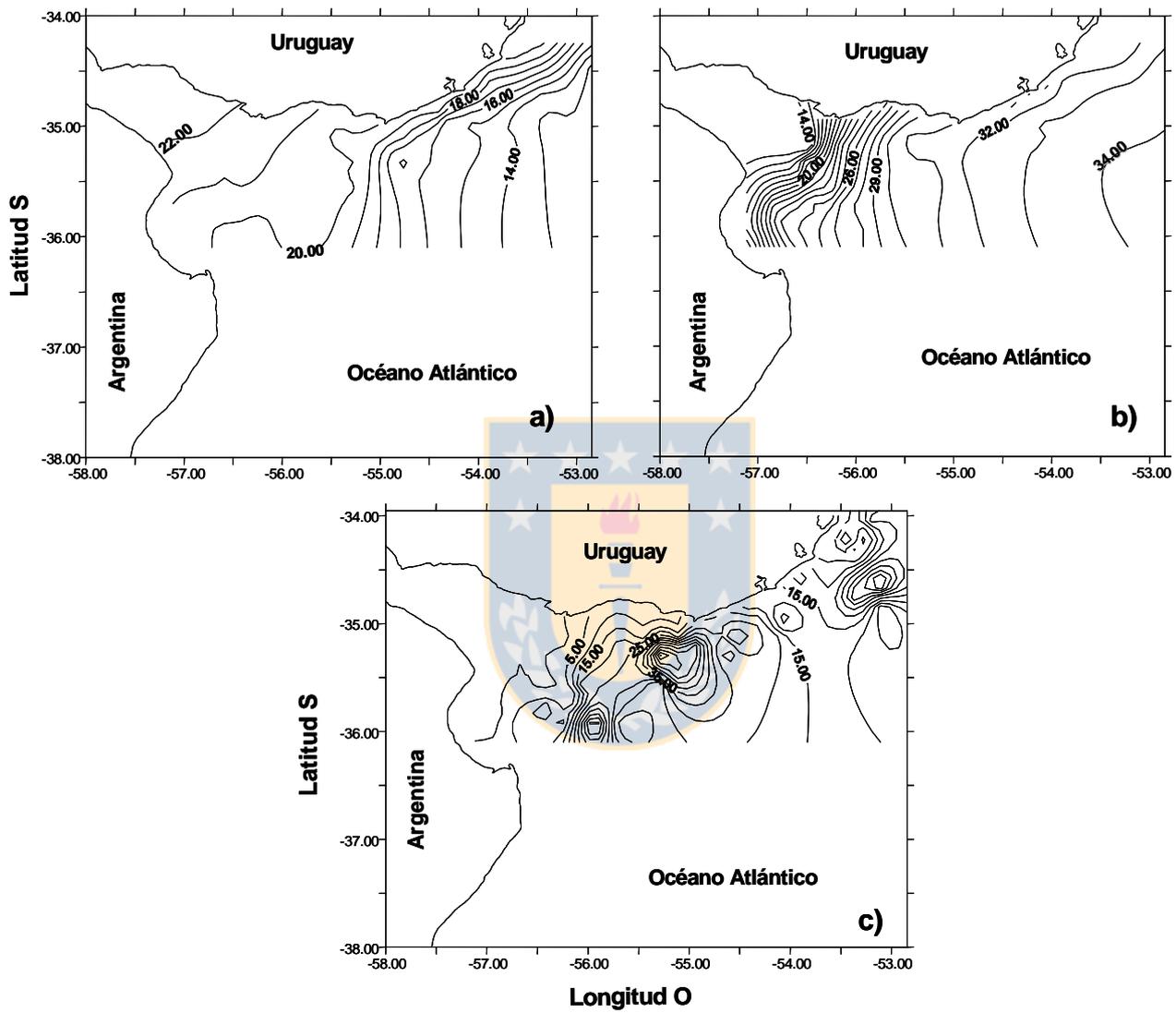


Figura 2.

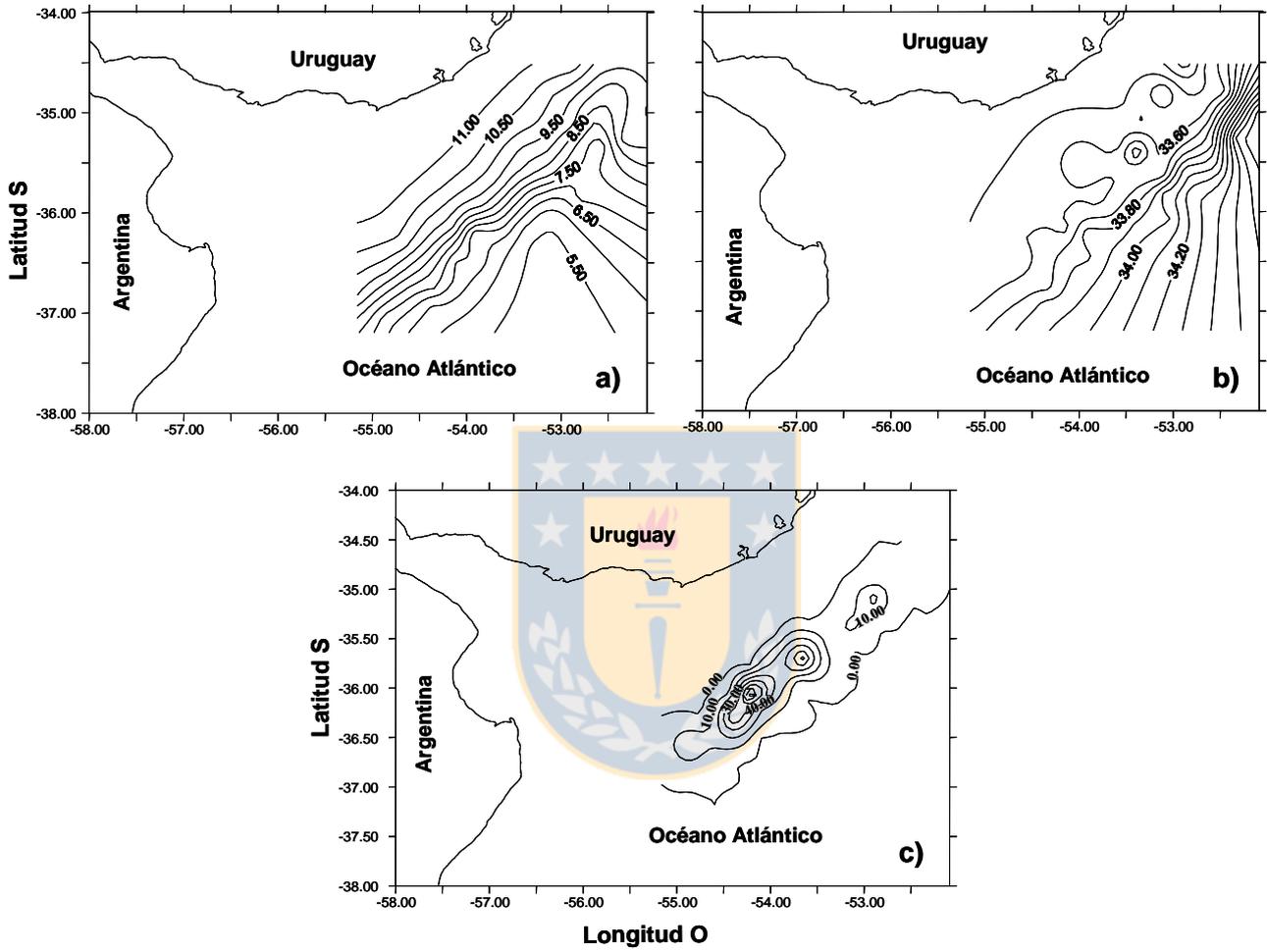


Figura 3.

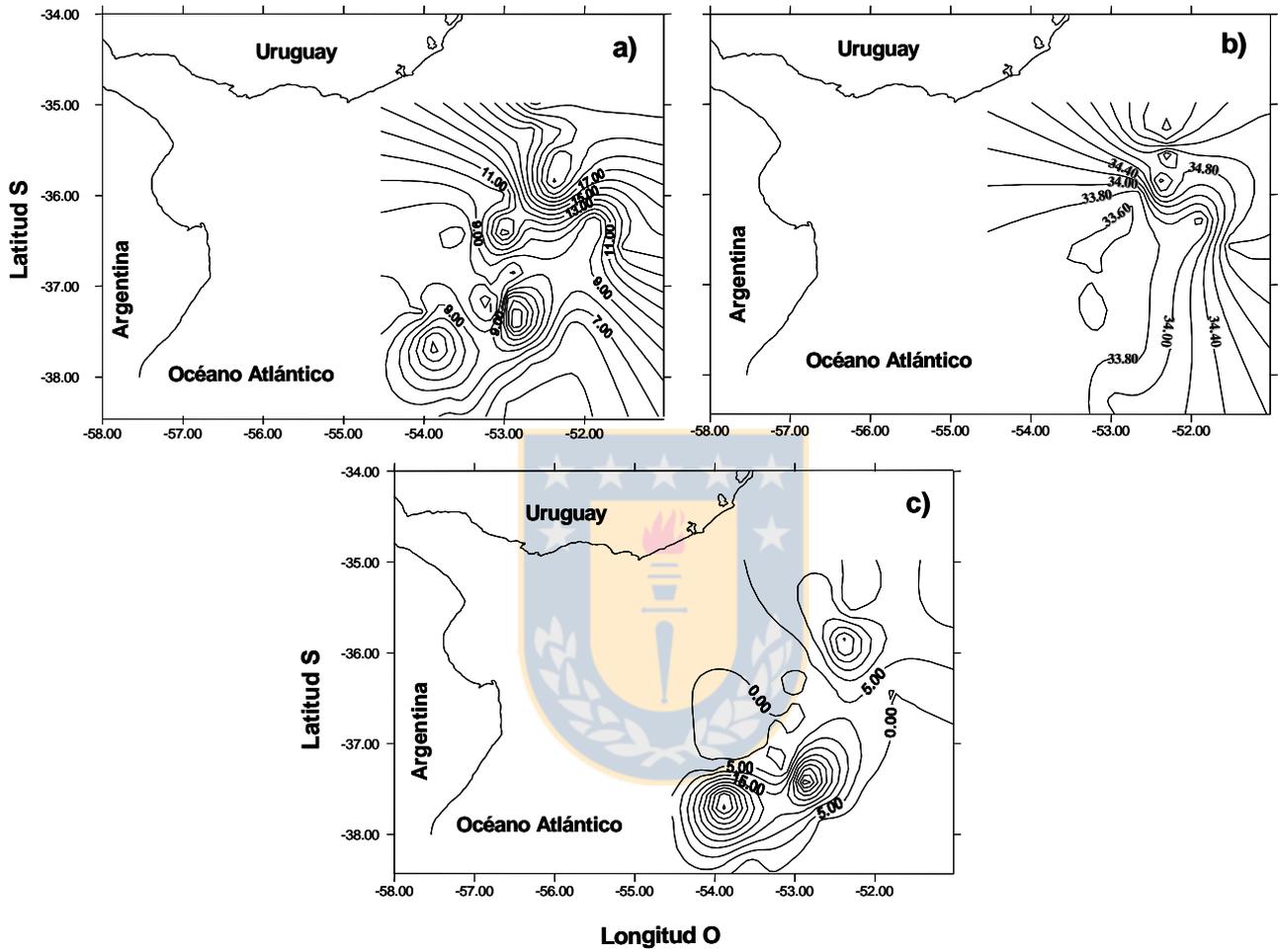


Figura 4.

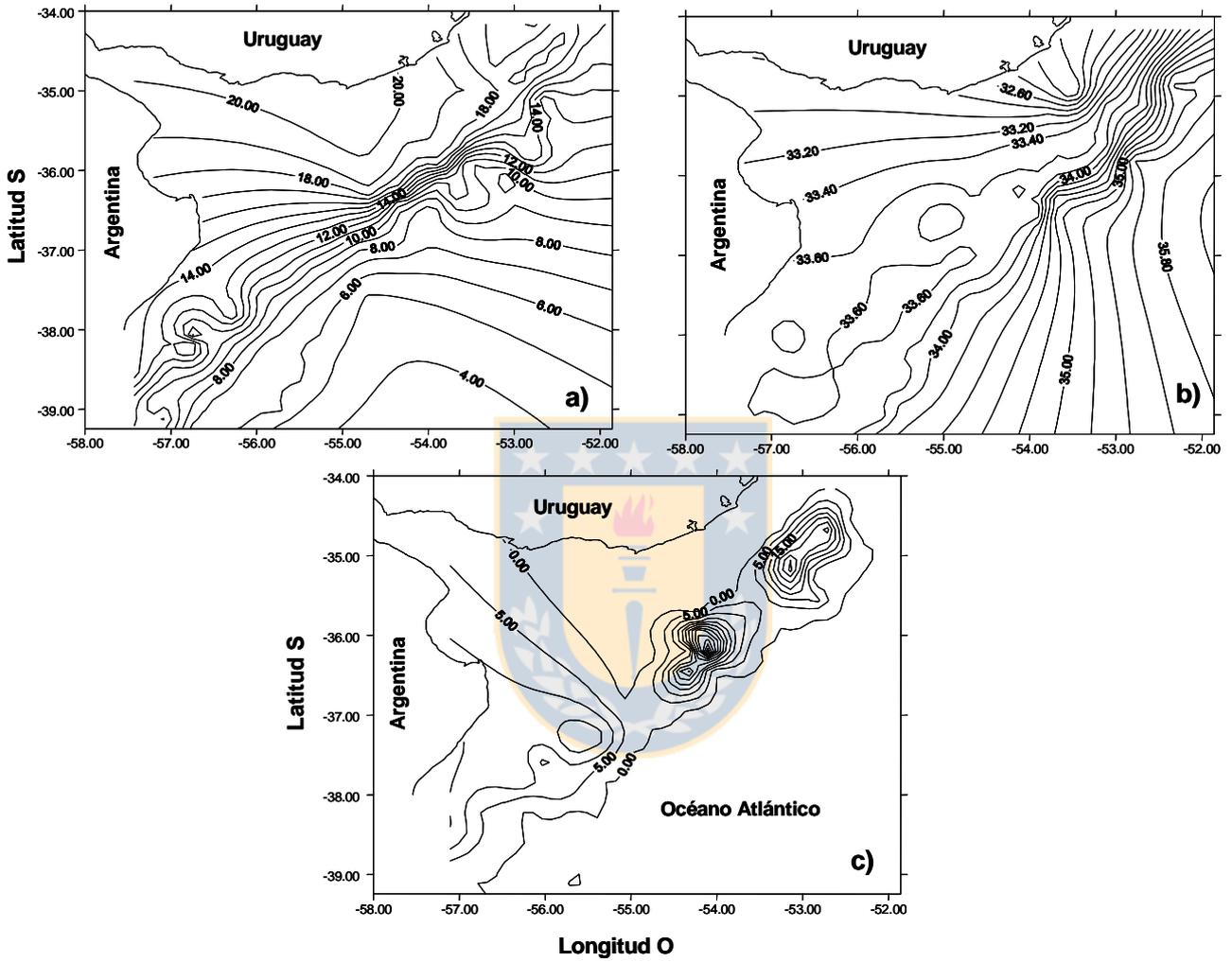


Figura 5.

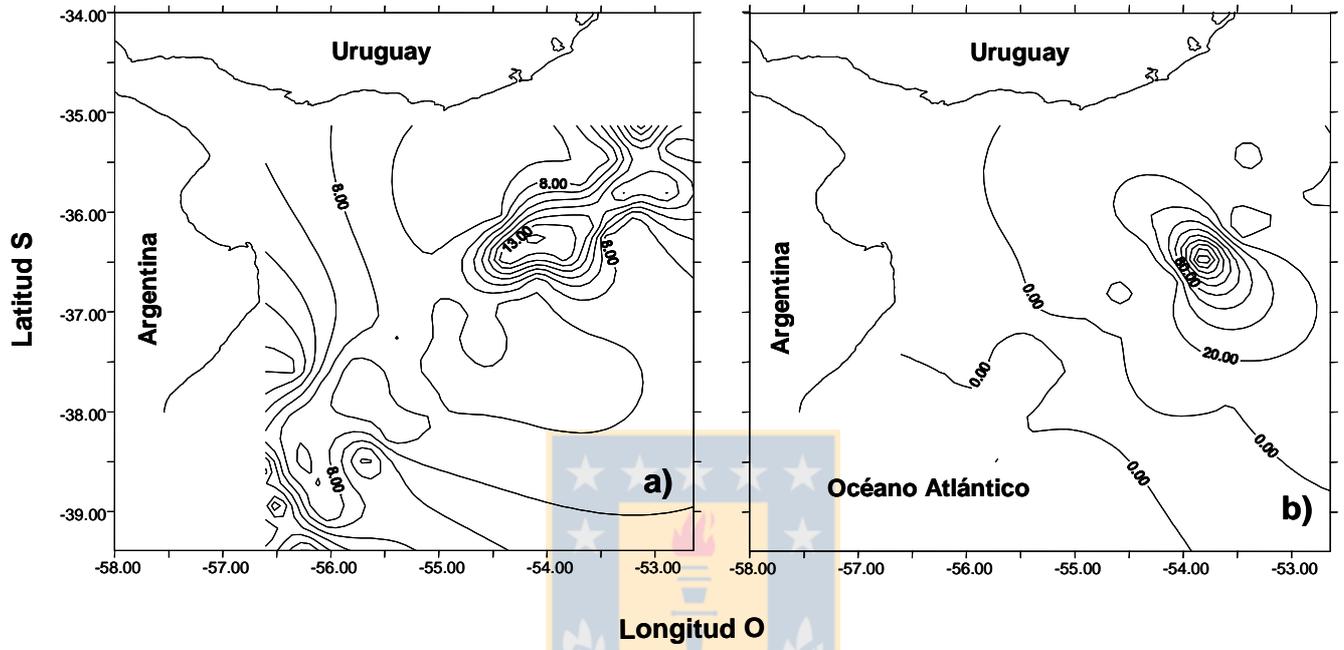


Figura 6.

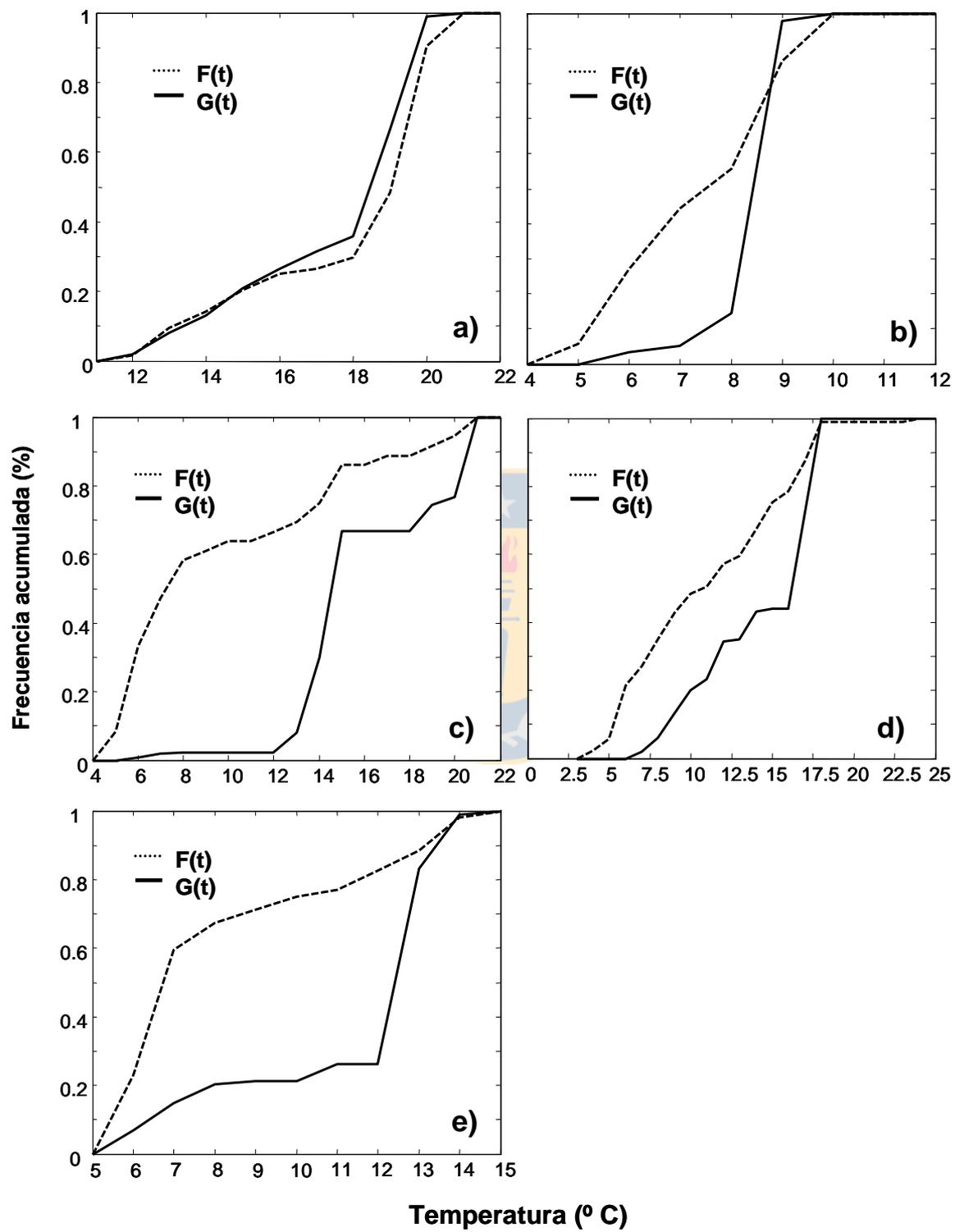


Figura 7.

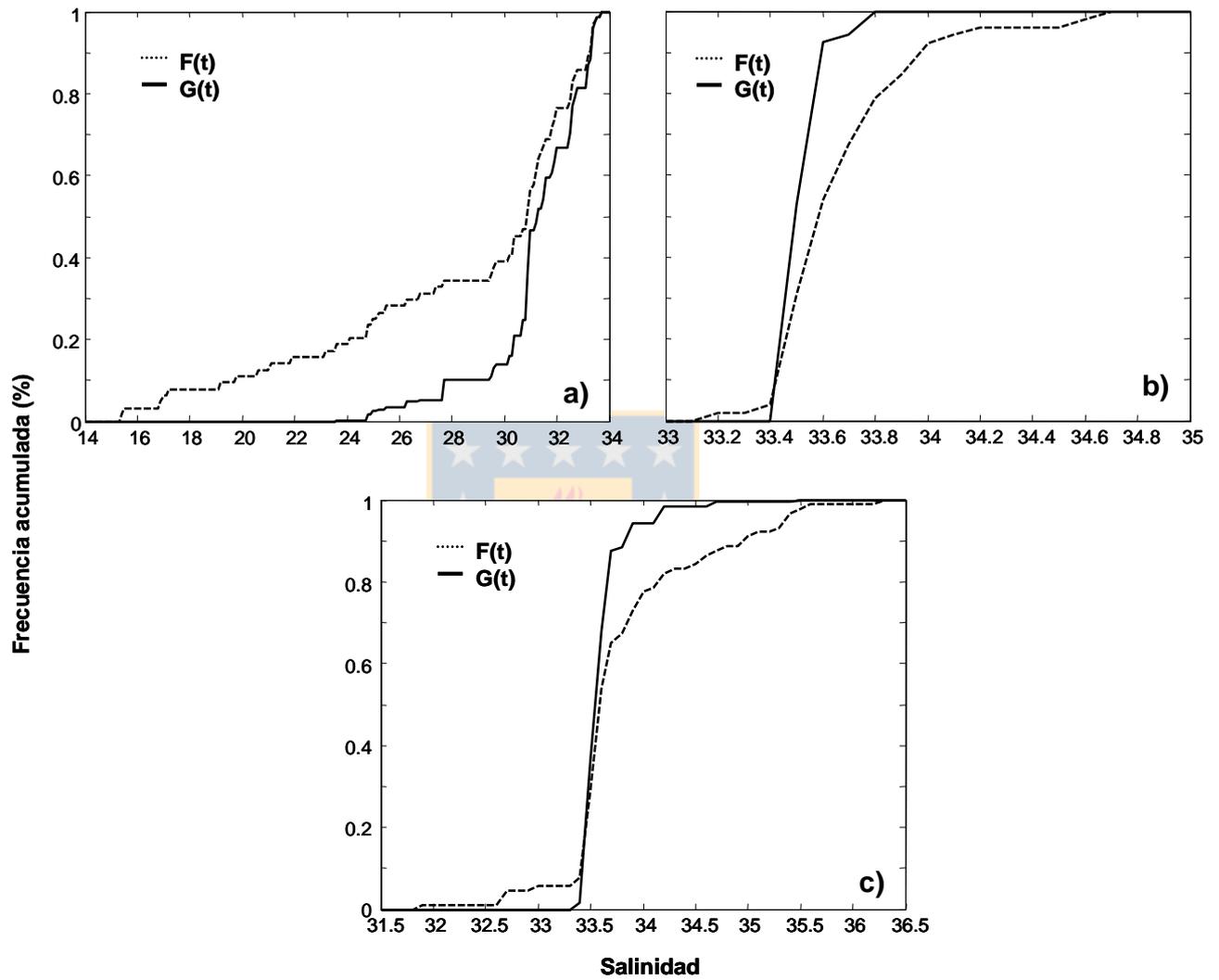


Figura 8.

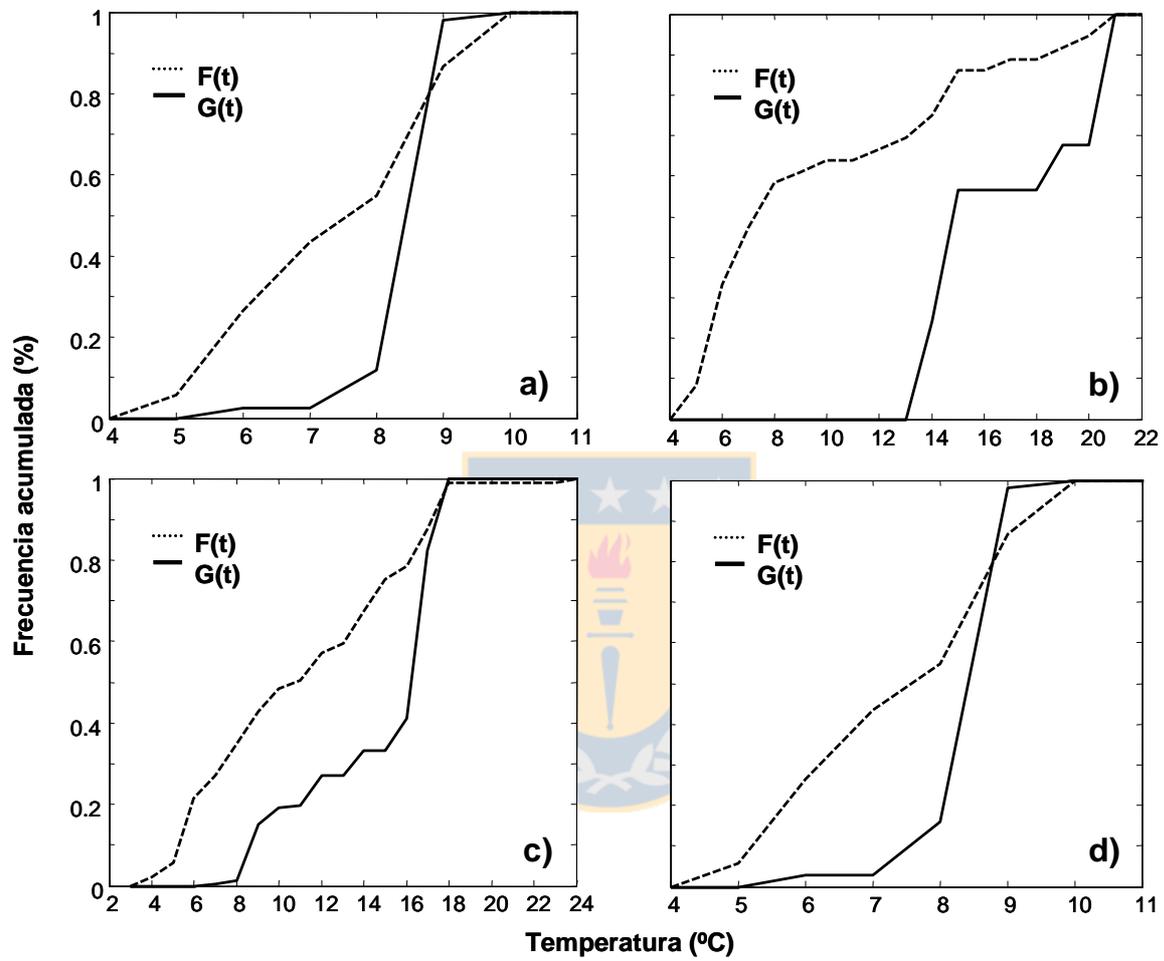


Figura 9.

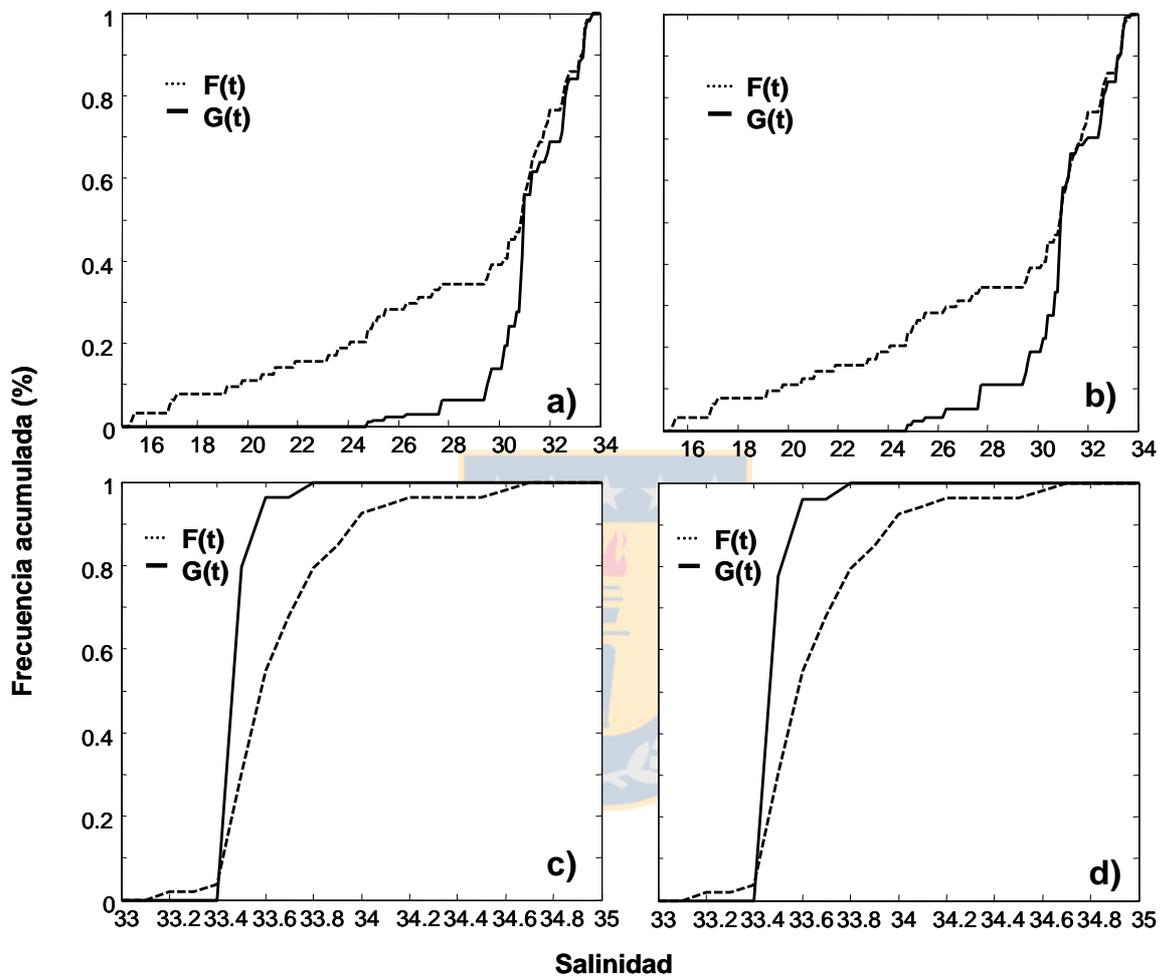


Figura 10.

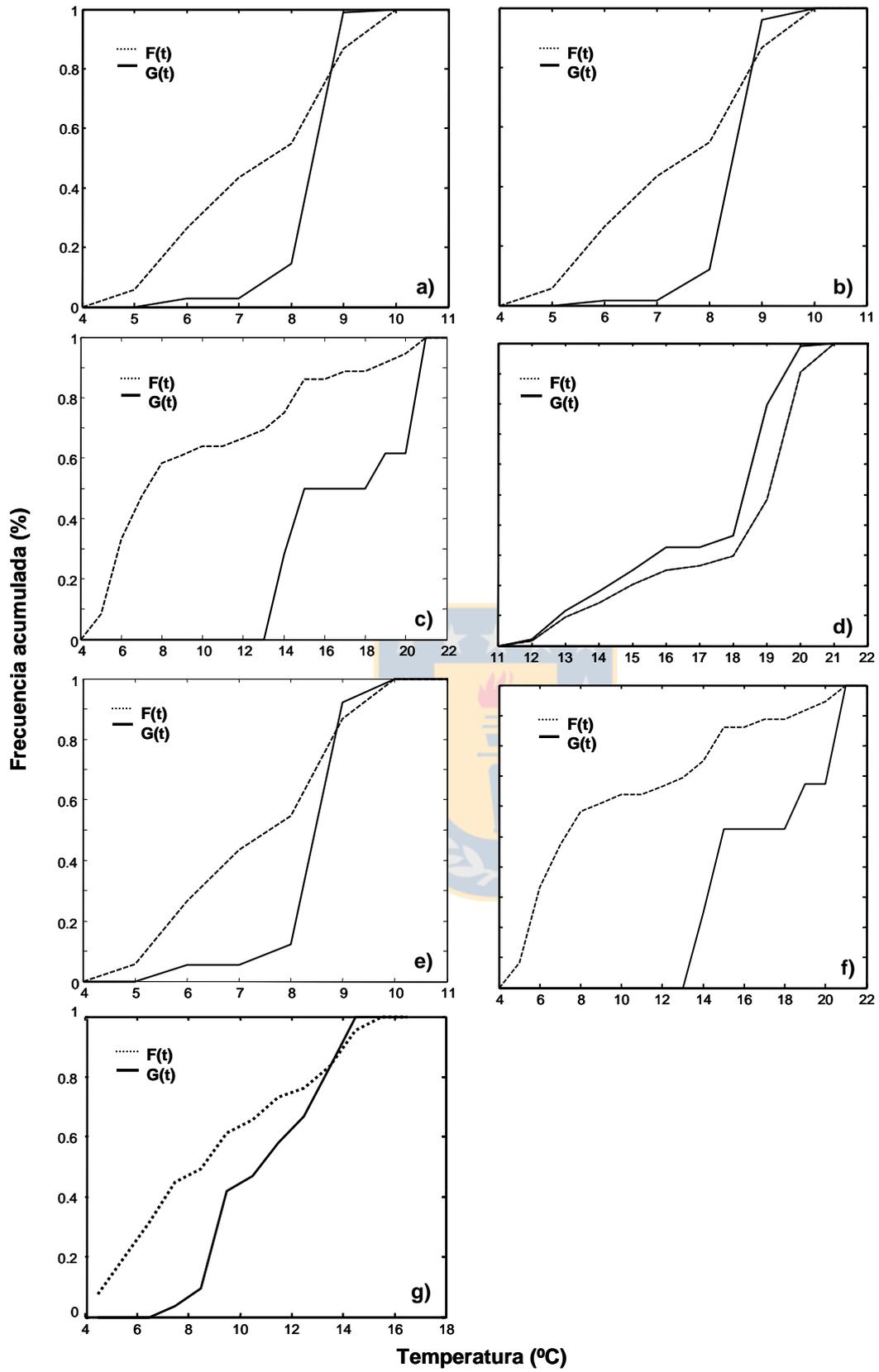


Figura 11.

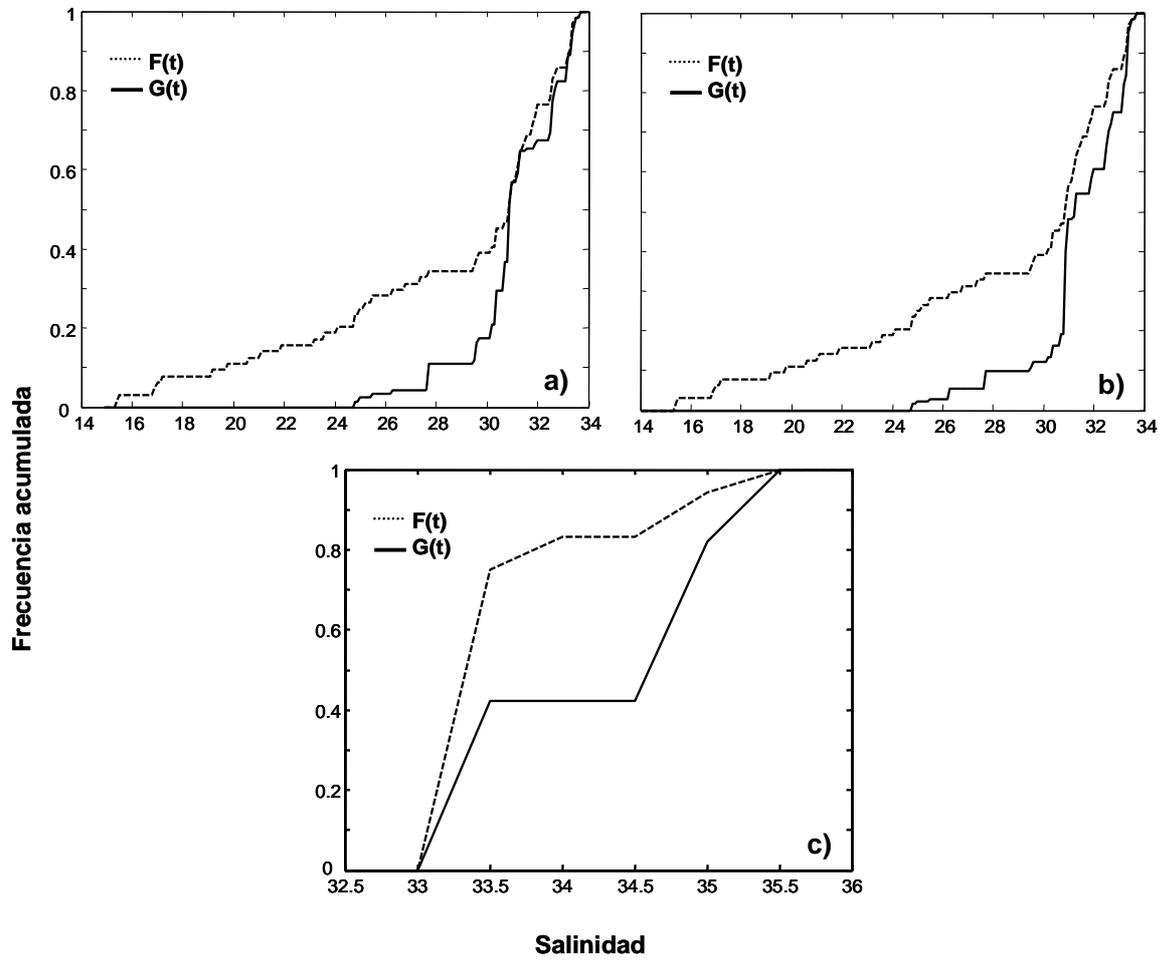


Figura 12.

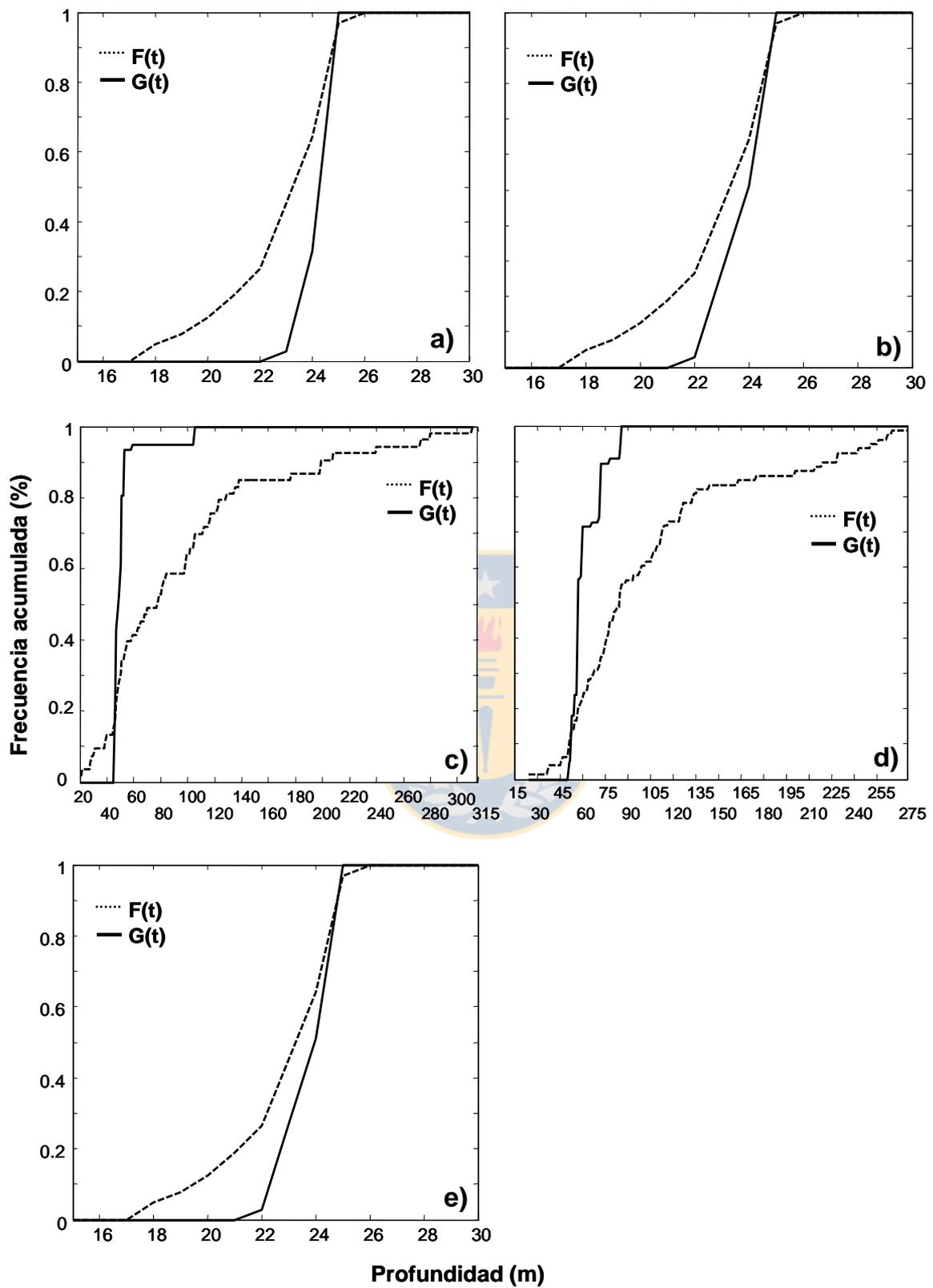


Figura 13.