

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)
Facultad de Ciencias - Universidad de la República

**DIVERSIDAD, ABUNDANCIA Y COMPOSICIÓN DE TAMAÑOS
EN LA COMUNIDAD DE CONDRICTIOS DEMERSALES
EN EL RÍO DE LA PLATA Y SU FRENTE OCEÁNICO**

Mag. Laura Paesch

Tutor: Dr. Pablo Inchausti
Co-Tutor: Dr. Walter Norbis

Diciembre 2014

Laboratorio de ejecución:
Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA)

Financiamiento:
Beca de posgrado nacional – Agencia Nacional de Investigación e Innovación ANII

Tribunal evaluador:
Dra. Denise Vizziano
Dra. María Cristina Oddone
Dra. María Inés Lorenzo

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi orientador, por todo lo que me ha enseñado y por su dedicación y apoyo constante. A mi co-orientador por todos sus aportes. A la DINARA que suministró la información y constituyó el laboratorio de ejecución de esta Tesis. A la ANII por el apoyo económico. Al tribunal evaluador en general, por sus comentarios, correcciones y sugerencias.

A Cristina Oddone e Inés Lorenzo les agradezco profundamente el gran profesionalismo que tuvieron a la hora de evaluarme.

A mis queridísimas biólogas amigas, Sylvia Bonilla por sus aportes valiosos y sugerencias tan atinadas, Raquel Alonso por sus opiniones críticas, Graciela Ferrari y María del Carmen Pérez por estar siempre dispuestas a ayudarme y hacerlo.

A aquellos compañeros de la DINARA que me apoyaron, y a Oscar con quien compartimos el lugar físico de trabajo y soportó todos mis estados de ánimo en las diferentes etapas del doctorado. A Yannina y Gerardo por el apoyo informático. A Inés Pereyra por ayudarme con la “diapositiva 23”.

A todas mis AMIGAS de la vida, por hacerme el aguante como siempre.

A Miguel, por su apoyo incondicional.

Y a Mauro mi hijo amado, GRACIAS TOTALES!

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
CAPÍTULO 1. Introducción general	5
1.1 Efectos del esfuerzo de pesca y de la variabilidad climática en las poblaciones y comunidades de peces	7
1.2 Características generales de los condrictios	11
1.3 Los condrictios en la Zona Común de Pesca Argentino Uruguay	13
1.4 Objetivo general, objetivos específicos e hipótesis	14
1.5 Características generales del área de estudio	15
1.6 Características de la información utilizada	15
1.7 Organización de la tesis	19
1.8 Referencias bibliográficas	20
CAPÍTULO 2. Efectos de la pesca y la variabilidad climática sobre la dinámica espacio-temporal de los condrictios demersales en el Río de la Plata - Atlántico Sudoccidental	39
Resumen	41
Introducción	41
Material y Métodos	42
Resultados	44
Discusión	46
Referencias bibliográficas	52
Material suplementario	55
CAPÍTULO 3. Efectos a largo plazo del esfuerzo pesquero y la variabilidad climática sobre la diversidad y estructura comunitaria de los condrictios demersales en el Atlántico Sudoccidental	59
Resumen	62
Introducción	62
Material y Métodos	63
Resultados	69
Discusión	78
Referencias bibliográficas	87
Material suplementario	97
CAPÍTULO 4. Efectos del esfuerzo de pesca y de la variabilidad climática sobre la estructura de poblacional de cuatro especies de tiburones y cuatro especies de rayas en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguay	105
Resumen	107
Introducción	107
Material y Métodos	111
Resultados	114
Discusión	141
Referencias bibliográficas	158
CAPÍTULO 5. Conclusiones	171
ANEXOS	177

RESUMEN

La estructura y dinámica de las comunidades de peces es consecuencia de la acción de diferentes factores naturales y antropogénicos como lo son la variabilidad ambiental y la pesca, respectivamente. El área del Río de la Plata y su frente oceánico se caracteriza por presentar una gran variabilidad en sus condiciones ambientales y en ella se localiza la Zona Común de Pesca Argentino Uruguayo (ZCPAU) donde se lleva a cabo una actividad pesquera comercial intensa. Los condriictios son capturados por la flota pesquera comercial como fauna acompañante de las especies objetivo, siendo varias especies desembarcadas para su comercialización. Poco se conoce sobre los efectos de la actividad pesquera y la variabilidad ambiental en los condriictios, siendo importante establecerlos, ya que los patrones de historia de vida de los mismos (crecimiento lento, madurez tardía, baja fecundidad) son muy diferentes a los de los peces teleósteos y en consecuencia es de esperar que su respuesta a la explotación pesquera y a la variabilidad climática también lo sea. El objetivo de esta tesis fue analizar los cambios espacio-temporales en la diversidad, abundancia y distribución de tamaños de la comunidad de condriictios demersales y relacionarlos a la distribución espacio-temporal del esfuerzo de pesca y a la variabilidad ambiental dentro de la ZCPAU. La información provino de 3912 lances correspondientes a 62 cruceros de evaluación de recursos demersales realizados por la Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA) dentro de la ZCPAU ($34^{\circ}30'$ - $39^{\circ}30'$ S, desde la costa hasta los 250 m de profundidad) entre los años 1984 y 2009. Como medida del esfuerzo pesquero se utilizaron las horas de arrastre totales realizadas por los buques de pesca de arrastre comercial. Como indicador de la variabilidad ambiental se utilizaron las anomalías térmicas superficiales del mar. Se analizaron los efectos del esfuerzo pesquero, de las anomalías térmicas y de la profundidad (de aquí en más variables explicativas) sobre la dinámica espacio-temporal de la riqueza (35 taxa), abundancia (299158 individuos) y diversidad local de condriictios. Para analizar la estructura comunitaria se seleccionaron y ajustaron cinco modelos comúnmente empleados para describir la distribución de abundancia de especies en las comunidades locales y se explicó la calidad de ajuste en función de estas tres variables explicativas. A nivel poblacional se seleccionaron ocho especies para analizar el efecto de las tres variables explicativas sobre las pendientes de los espectros de tallas, sobre las proporciones de sexos y de estados de madurez (individuos inmaduros y maduros).

Mientras que la profundidad y las anomalías térmicas superficiales del mar tuvieron efecto significativo sobre la riqueza de especies y el número total de individuos de condrictios, el esfuerzo pesquero solo estuvo relacionado significativamente con la diversidad de especies, variando en signo y magnitud entre zonas dentro del área de estudio. Las asociaciones locales de condrictios siempre tuvieron un alto grado de dominancia y la distribución de abundancia de especies fue frecuentemente descripta por el modelo de serie geométrica seguido por el lognormal. La composición específica de las asociaciones locales fue diferente a escala espacial (diversidad beta) durante el período de estudio. Los efectos de la profundidad y las anomalías térmicas superficiales del mar tuvieron mayor importancia relativa que el esfuerzo pesquero sobre las estructuras de tamaños, sexos y madurez sexual de las especies analizadas. Estos resultados fueron relacionados a las migraciones reproductivas, a la segregación sexual, a los cambios ontogénicos en las dietas y a las preferencias en las condiciones ambientales que tienen las distintas asambleas de condrictios en el área de estudio y las diferentes fracciones de las poblaciones de las especies analizadas. Teniendo en cuenta las características de historia de vida de los condrictios y que muchas de las especies del área de estudio están categorizadas con diferente grado de amenaza, los resultados de esta tesis se consideran relevantes para la gestión pesquera en el contexto de los cambios ambientales acelerados a nivel global.

ABSTRACT

The structure and dynamics of fish communities results from the action of several natural and anthropogenic factors, among which environmental variability and fishing pressure are two. The area of the Rio de la Plata and its oceanic front has a high temporal variability in environmental conditions due to the dynamic confluence of the Falkland and Brazil currents with the Río de la Plata. The Argentinean Uruguayan Common Fishing Zone (AUCFZ) is located in this area and it harbours an intense commercial fishing activity. Although chondrichthyans are captured by the commercial fishing fleet as bycatch when fishing for target species, several species are landed and sold. Little is known about the effects of fishing pressure and environmental variability on chondrichthyan communities and populations. It is important to assess these effects as the main patterns of life history of chondrichthyan (slow growth, late maturity, low fecundity) are often different from the teleost fishes and it could be then expected that their response to overfishing and climate variability would be different too. The aim of this thesis was to analyze the spatio-temporal changes in diversity, abundance and size distributions of demersal chondrichthyan communities in relation to the spatio-temporal distribution of fishing effort and environmental variability within the AUCFZ. Data were collected from 3912 trawls corresponding to 62 cruises demersal of fish resource assessment by DINARA conducted within the AUCFZ (34°30'-39°30'S, from the coast to 250m depth) between 1984 and 2009 was used. The total number of trawling hours by commercial trawling vessels was used as measure of fishing effort in this area, and the sea surface temperature anomalies were used as an indicator of environmental variability. The effects of fishing effort, sea surface temperature anomalies and depth (hereafter explanatory variables) on the spatio-temporal dynamics of species richness (35 taxa), abundance (299,158 individuals) and local diversity of chondrichthyans in the AUCFZ were analyzed. Five models commonly used to describe the distribution of species abundance in local communities were fitted to data in local communities and their relative quality of adjustment was explained in terms of the three explanatory variables aforementioned. Common eight species (comprising almost 60% of the total catch during the study period) were selected to study the slopes of the size spectra, the sex ratio and the reproductive structure (immature and mature individuals) in terms of the effects that fishing effort, sea surface temperature anomalies and depth. While the depth and sea surface temperature anomalies had significant effect on species richness

and total number of individuals of chondrichthyans, fishing effort was significantly only related to species diversity, varying in sign and in magnitude among zones within the study area. Local chondrichthyan assemblages always had a high degree of dominance and the species abundance distributions were often described by the geometric series model followed by the lognormal model. The species composition of local assemblages was different at spatial scale (beta diversity) during the study period. In general, depth and sea surface temperature anomalies had higher relative importance than fishing effort on the size structure, sex ratio and the reproductive structure of the species analyzed. These results were related to species-specific reproductive migration strategies, patterns of sexual segregation, ontogenetic changes in diets and habitat preferences for key environmental conditions in the study area, as well as to the different fractions of each species populations caught by the research cruises. Taking into account the life history strategies of chondrichthyan species and that many species in the study area are categorized with different degrees of threat, the results of this thesis are relevant for fisheries management in the context of the globally rapid environmental change.

CAPÍTULO 1

Introducción general

1.1 Efectos del esfuerzo de pesca y de la variabilidad climática en las poblaciones y comunidades de peces

Son varios los factores biológicos, ambientales y antropogénicos que inciden sobre la estructura de poblaciones y comunidades, y son diferentes los procesos que contribuyen a explicar su dinámica y los cambios que ocurren en las mismas. El cambio climático, la degradación de hábitat y la actividad pesquera son los principales procesos causados por las actividades humanas que provocan cambios en el hábitat y en la estructura y dinámica de las poblaciones y comunidades de peces (Jennings & Kaiser 1998, Wilson et al. 2008, Genner et al. 2010, Last & White 2011) (Fig. 1).

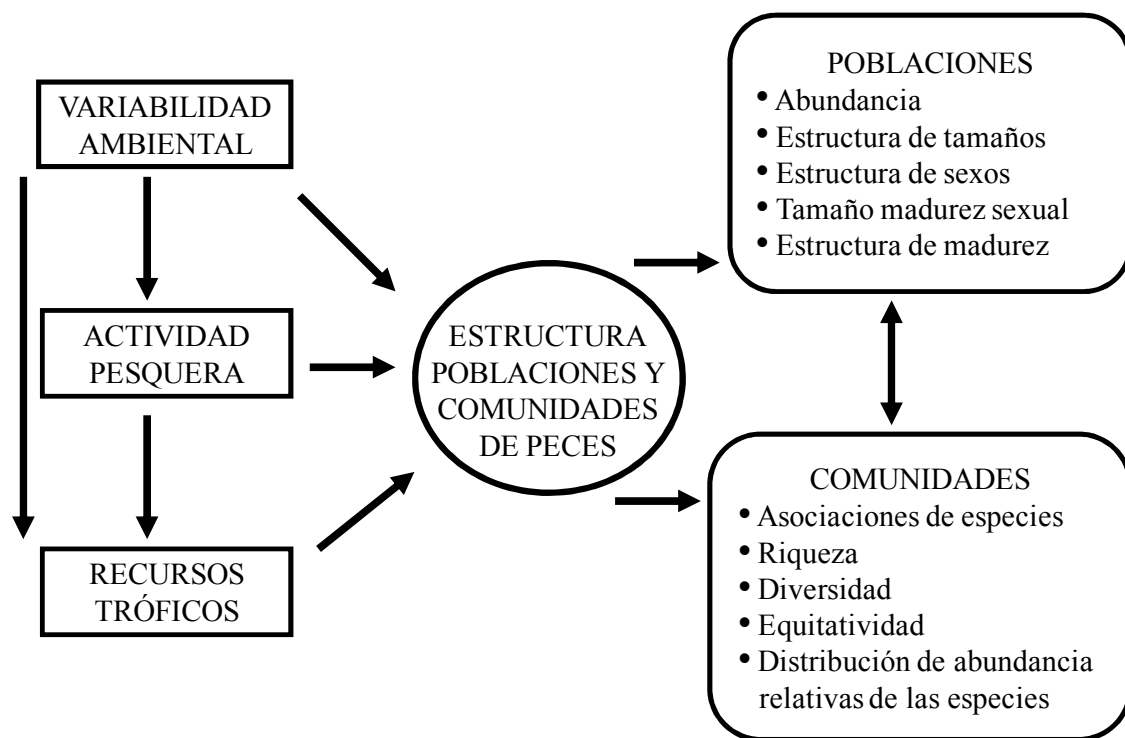


Fig. 1. Factores que inciden en la estructura de poblaciones y comunidades de peces y algunas de las variables a nivel poblacional y comunitario que pueden ser afectadas.

El tipo de respuesta de las comunidades de peces a la explotación pesquera y a la variabilidad ambiental depende de las características de historia de vida de las especies, de sus interacciones tróficas y del tipo de cambios generados en su hábitat (Walmsley et al. 2007). Adicionalmente, las interacciones entre la tasa extrínseca de mortalidad y otros aspectos intrínsecos de la biología de las especies también co-determinan sus tasas

de crecimiento poblacional y por ende el tipo y la magnitud de sus respuestas a los cambios inducidos por procesos ambientales y antropogénicos (Jennings & Reynolds 2007, Brander 2010). En relación con la intensidad de la actividad pesquera, las especies de los niveles tróficos más altos, de crecimiento lento y gran tamaño, tienden a declinar más rápidamente (y/o a recuperarse más lentamente) en su abundancia por tener una menor capacidad de reemplazar los ejemplares extraídos por la explotación, que aquellas especies de menor tamaño y crecimiento más rápido (Genner et al. 2010, Atkinson et al. 2011).

El cambio climático tiene efectos directos e indirectos sobre la función, distribución y estructura de las comunidades de peces (Jennings & Brander 2010). En los ambientes acuáticos, la distribución espacio-temporal de las condiciones hidrológicas determinan los rangos de tolerancia eco-fisiológica que condicionan la distribución espacial potencial de las especies de peces en un área. La variabilidad climática afecta esencialmente la productividad primaria y la eficiencia en la transferencia de energía a través de efectos “bottom up”, impactando la distribución espacial y la disponibilidad de energía de las especies de los niveles tróficos superiores (Rijnsdorp et al. 2009). Además, la disponibilidad de recursos tróficos y las interacciones entre especies, constituyen factores biológicos determinantes de la distribución y la abundancia de especies (Labropoulou & Papaconstantinou 2004, Ferraris et al. 2005). Variables ambientales vinculadas al gradiente batimétrico tales como la temperatura, la salinidad y el tipo de sustrato, pueden también influir fuertemente en la estructura de las comunidades de peces (Demestre et al. 2000, Gibbons et al. 2002, Massutí & Moranta 2003, Gaertner et al. 2005, Katsanevakis & Maravelias 2009). En tal sentido, el incremento progresivo de la temperatura superficial del mar es un factor que ha producido cambios detectables en la abundancia y diversidad de las comunidades (Genner et al. 2004, Lehodey et al. 2006, Hiddink & ter Hofstede 2008, ter Hofstede & Rijnsdorp 2011), determinando a su vez cambios en la distribución latitudinal de las especies que tienden a desplazar sus rangos de distribución geográficos hacia latitudes mayores (Perry et al. 2005) y hacia aguas más profundas (Dulvy et al. 2008).

Los cambios direccionales de la temperatura del mar también pueden causar cambios en la estructura de tamaños por la inmigración y/o emigración de especies con diferentes preferencias térmicas, por los efectos de la temperatura del mar sobre la historia de vida de las especies y por efectos indirectos sobre los procesos biológicos

que ocurren en las comunidades (Blanchard et al. 2005). Se ha demostrado que las especies de menor tamaño corporal, que tienen historias de vida “rápidas” (i.e. sus poblaciones tienen una tasa de renovación mayor), responden más rápidamente a los cambios climáticos que las especies de mayor tamaño que tienen historias de vida “lenta” (Perry et al. 2005). Diversas reglas eco-geográficas que han sido formuladas para describir la variación del tamaño corporal de las especies animales con relación a la variabilidad ambiental local, pueden constituir un primer abordaje para comprender los cambios morfológicos en el tiempo en respuesta al cambio climático (Millien et al. 2006). La regla de Bergmann establece que las regiones cálidas tienden a estar habitadas por especies de pequeño tamaño corporal (Bergmann 1847). Por otra parte, la regla de James establece que dentro de una especie las poblaciones de menor tamaño corporal se encuentran en ambientes más cálidos (James 1970) mientras que la regla temperatura-tamaño corporal establece que el tamaño corporal tiende a disminuir con el aumento de temperatura superficial del mar (Atkinson 1994). El cambio de la distribución de las especies hacia mayores latitudes de acuerdo con sus preferencias térmicas y los cambios estacionales en sus ciclos de vida son dos evidencias ecológicas notorias del impacto del calentamiento global a nivel individual, poblacional y comunitario (Walther et al. 2002). Daufresne et al. (2009) analizaron el efecto del cambio climático sobre el tamaño corporal de organismos acuáticos ectotérmicos y encontraron un aumento significativo en la proporción de especies de pequeño tamaño corporal y en las clases de edad más jóvenes y una disminución de la talla por edad, lo cual está en acuerdo con las reglas ecológicas sobre la relación entre el tamaño y la temperatura del mar.

La explotación pesquera tiende a retener a los individuos de mayor porte de las especies objetivo, descartando frecuentemente a los individuos más pequeños, lo que tiene un efecto directo tanto sobre la estructura de tamaños (reduce el tamaño corporal medio dentro de las poblaciones), como sobre su funcionamiento (Bianchi et al. 2000, Piet & Jennings 2005, Shin et al. 2005). La pesca también puede tener efectos indirectos sobre las poblaciones y comunidades de peces ya que la reducción de la abundancia de los grandes depredadores, conduce a la proliferación de las poblaciones de las especies de menor tamaño corporal, que tienden en ocasiones a proliferar, modificándose la dinámica depredador-presa y los patrones de diversidad comunitaria (Myers et al. 2007, Murawski 2007, Baum & Worm 2009, Heithaus et al. 2010).

Las diferentes modalidades de pesca varían en los niveles del impacto colateral que provocan. El bycatch y el daño en el hábitat que producen los artes de pesca

móviles que operan en el fondo (e.g. redes de arrastre), se consideran generalmente más severos que los artes de pesca pelágica (e.g. palangres) (Chuenpadgee et al. 2003). El porcentaje de desembarques en peso por arte de pesca varía fuertemente entre las regiones a nivel global. En el Atlántico Sudoccidental la pesca de arrastre representa el 20% de los desembarques, las redes de cerco el 29%, las trampas y las nasas el 23%, el palangre 5% y otros artes de pesca el 23% restante del esfuerzo pesquero (Chuenpadgee et al. 2003).

Si bien la actividad pesquera es casi siempre selectiva al estar dirigida generalmente a la captura de los ejemplares de mayor tamaño y de las especies de importancia comercial (Shin et al. 2005), la pesca de arrastre inevitablemente afecta al mismo tiempo un conjunto de especies que comparten el hábitat (Law 2000). Además la pesca de arrastre puede conducir a modificaciones en el hábitat al alterar los sedimentos y la morfología del fondo que aumentan los sólidos en suspensión en la columna de agua (Watling 2005). Tales modificaciones tienden a afectar la disponibilidad de los recursos tróficos consumidos por los peces, modificando así las tramas tróficas y en ocasiones llegando a impactar la diversidad específica (Jennings & Kaiser 1998, Jennings et al. 2001a, Greenstreet & Rogers 2006, Callaway et al. 2007). Estos efectos directos e indirectos de la actividad pesquera se han reflejado en cambios significativos detectados en abundancia y en la composición de especies de las comunidades de peces en diferentes regiones del mundo (Roger & Ellis 2000, Gristina et al. 2006, Jennings 2007).

La variabilidad de las poblaciones de peces y la actividad pesquera están estrechamente vinculadas a la dinámica del estado del tiempo y el clima (Lehodey et al. 2006). Mientras que el estado del tiempo en el mar afecta directamente a la actividad pesquera (Norbis 1995, Brander 2010), la variación en las condiciones ambientales determina la distribución y la abundancia de los peces (Perry et al. 2005, Lehodey et al. 2006). La pesca puede interactuar con la variabilidad ambiental provocando cambios en las poblaciones de peces, a través de varios mecanismos. La variación en las condiciones ambientales (principalmente en la temperatura del mar, circulación y producción primaria y secundaria) puede afectar la distribución de las especies de peces y tornarlas más o menos disponibles para su captura. Del mismo modo, la dinámica de la distribución espacial de las especies pueden afectar la capacidad de protección de las áreas vedadas para la pesca, ya que las especies (o determinados estadios de su ciclo de vida) pueden distribuirse fuera de los límites del área protegida y por lo tanto volverse

vulnerables a la actividad pesquera (Van Keeken et al. 2007). Si bien la interacción entre los efectos de la variabilidad ambiental y los efectos de la pesca sobre la estructura de poblaciones y comunidades es difícil de cuantificar y separar ya que actúan en forma conjunta (Perry et al. 2010, Planque et al. 2010), ambos factores provocan cambios significativos en las mismas (Kirby et al. 2009, Rijnsdorp et al. 2009, ter Hofstede & Rijnsdorp 2011). Las poblaciones de peces se tornan más sensibles a la variabilidad climática cuando están sometidas a explotación (Perry et al. 2010). En este sentido la pesca provoca la pérdida de las clases de edad mayores y torna la dinámica de las poblaciones “juvenilizadas” más inestable, debido a los cambios demográficos en parámetros tales como las tasas intrínsecas de crecimiento (Anderson et al. 2008). Una población compuesta por muchas clases de edad tiene mayor capacidad de enfrentar los períodos de condiciones ambientales adversas para el reclutamiento, que una población de la misma especie con menos clases de edad, la cual puede ser incapaz de sobrevivir a períodos sucesivos de este tipo (Perry et al. 2010, Planque et al. 2010).

1.2 Características generales de los condricios

Los condricios o peces cartilaginosos son un taxón que ha persistido a las dos de las más grandes extinciones ocurridas durante las transiciones Pérmico-Triásico y Cretácico-Terciario (Compagno 1990) y que cuenta actualmente con alrededor de 1100 especies (Compagno et al. 2005). Los condricios se dividen en los elasmobranquios (tiburones y rayas) que representan aproximadamente el 96% de las especies vivientes y los holocéfalos o quimeras (Compagno 2005). Aproximadamente el 55% de las especies de condricios habitan aguas costeras y de plataforma (hasta los 200 m), 35% aguas de mayor profundidad (más de 200 m), 5% oceánicos, 5% de agua dulce y 5% en varios de estos ambientes (Field et al. 2009).

Generalmente los condricios se ubican en los niveles superiores de las cadenas tróficas (Cahmi et al. 1998). Los tiburones son consumidores de tercer orden, similares a los mamíferos marinos, mientras que las rayas ocupan niveles tróficos levemente inferiores a los tiburones (Heithaus et al. 2010). En general, las especies de condricios se sitúan a niveles tróficos más altos conforme aumentan su tamaño corporal (Cortés 1999, Ebert & Bizarro 2007) y juegan un rol importante en la estructuración y funcionamiento de las comunidades marinas (Heithaus et al. 2010). La depredación reduce el tamaño poblacional o densidad de los recursos presas, lo que conduce a un

aumento de los recursos consumidos por éstas. De manera inversa, si los depredadores disminuyen, aumentan las poblaciones de los meso-consumidores declinando la de sus presas (Heithaus et al. 2008, Baum & Worm 2009).

Los condriictios se caracterizan por tener rasgos de historia de vida “lentos”, esto es, crecimiento lento, madurez sexual tardía y baja fecundidad (Stevens et al. 2000) que se traducen en tasas lentas de reproducción y tasas bajas de crecimiento poblacionales, lo que hace que estos peces sean particularmente vulnerables a la explotación pesquera intensa (Frisk et al. 2005). No obstante, las historias de vida de los condriictios varían particularmente en sus características reproductivas. Las con gestaciones duran de dos a 42 meses, los períodos de oviposición entre uno y 27 meses, con un tamaño de los ovocitos que puede variar entre 0.5 y 600 μm , con modos de reproducción ovíparos o vivíparos con inversión maternal variada (histotrofia uterina, oofagia, placentotrofia sacovitelinica), con fecundidad variable de una a 400 crías con tamaños de 20 a 1800 μm , con edad de madurez sexual de 1.5 a más de 30 años y con longevidad de cinco a más de 50 años (recopilado en Dulvy & Forrest 2010). Por ende, tanto la magnitud como el tipo de la respuesta de las especies o poblaciones de condriictios a la intensidad de la explotación pesquera o al cambio climático estarán mayormente determinadas por las características de la historia de vida de cada especie o población (Dulvy & Forrest 2010).

Las capturas globales de condriictios documentadas por FAO (2005) (Food and Agriculture Organization of the United Nations, por su sigla en inglés) se incrementaron de 270000 t en la década del 50 a 810000 t en 2003 (Field et al. 2009, revisado por regiones en detalle en Fowler et al. 2005). Posteriormente, para el período 2003 - 2012 se registró un descenso a las 750000 t aproximadamente (Bernasconi & Navarro 2014). Muchas especies de condriictios son descartadas y/o quedan sin registrar en las estadísticas pesqueras oficiales, lo cual constituye un serio problema para la evaluación de sus poblaciones (Coelho & Erzini 2008, Iglésias et al. 2009). No obstante, una cantidad creciente de evidencia ha revelado la disminución de las poblaciones y/o la extinción local de diferentes especies de condriictios (Brander 1981, Walker & Heessen 1996, Casey & Myers 1998, Rogers & Ellis 2000). Además de estas reducciones locales y/o globales en sus abundancias (Dulvy et al. 2000, Stevens et al. 2000, Baum et al. 2003, Ferretti et al. 2010, 2013), la intensidad de la explotación pesquera también ha inducido cambios direccionales en los rasgos de historia de vida, e.g. en la edad de

madurez sexual y en la distribución de tamaños, así como en otras tasas demográficas (Frisk et al. 2005).

1.3 Los condrictios en la Zona Común de Pesca Argentino Uruguaya

El Río de la Plata y su frente oceánico incluyen gran parte de la Zona Común de Pesca Argentino Uruguaya (ZCPAU, 34°30'-39°30'S), en la cual se han registrado casi un centenar de especies de condrictios (50 especies de tiburones, 42 de batoideos y dos de quimeras) de las cuales alrededor del 60% son demersales (Meneses & Paesch 2003). En esta zona se lleva a cabo una pesca al arrastre cuyas especies objetivo son la merluza (*Merluccius hubbsi*) y la corvina (*Micropogonias furnieri*), que captura como fauna acompañante (“bycatch”) varias especies de condrictios demersales (Paesch & Domingo 2003). Las costas del sur de Brasil, Uruguay y Argentina están consideradas como una de las regiones más críticas a nivel mundial en cuanto al número de especies de condrictios amenazadas (Field et al. 2009). Veintitrés especies que ocurren en la ZCPAU (i.e. 20 % de las especies históricamente registradas en la zona) han sido categorizadas a nivel global por la Unión Internacional para la Conservación de la naturaleza (IUCN, por su sigla en inglés) como: una “en peligro crítico” (CR), cinco como “en peligro” (EN), doce como “vulnerables” (VU), tres como “casi amenazadas” (NT), dos como “preocupación menor” (LC) mientras que el resto como “datos insuficientes” (DD), a nivel global y/o regional) (IUCN 2013)

A nivel de comunidad, en la ZCPAU se han identificando asociaciones de especies de condrictios demersales y su ordenación en relación con la temperatura, la salinidad y la profundidad (Paesch, 2006). A nivel de especie, la mayoría de los estudios desarrollados en la ZCPAU y áreas adyacentes se han concentrado en el análisis de diferentes aspectos biológicos (e.g. reproducción y alimentación) y de abundancia poblacional y distribución geográfica de varias especies de condrictios (ver referencias en Anexo 1). Sin embargo, los antecedentes de análisis del efecto de la actividad pesquera y la variabilidad ambiental sobre los condrictios demersales en el área de estudio son escasos (Menni et al. 2010, Lucifora et al. 2012).

1.4 Objetivo general, objetivos específicos e hipótesis

El objetivo general de esta tesis fue analizar los cambios espacio-temporales en la diversidad, abundancia y distribución de tamaños de la comunidad de condriictios demersales obtenidos en los cruceros de evaluación de recursos y su relación con cambios en la distribución espacio-temporal del esfuerzo de pesca y de la variabilidad ambiental dentro de la ZCPAU.

Los objetivos específicos fueron:

- 1) a nivel comunitario, analizar la estructura de la comunidad considerando los patrones de riqueza específica, la abundancia, la diversidad y la estructura de comunidades locales en relación a la distribución espacio temporal del esfuerzo de pesca y de la variabilidad climática;
- 2) a nivel poblacional, analizar la dinámica espacio-temporal de los espectros de tallas, la proporción de sexos y estado de madurez sexual para cuatro especies de tiburones y cuatro especies de rayas.

Se plantearon dos hipótesis correspondientes a los niveles comunitario y poblacional:

Hipótesis 1: Los cambios en la riqueza de especies, el número de individuos, la diversidad local, la distribución de abundancia de las especies y la diversidad a gran escala de la comunidad de condriictios demersales en el espacio y en el tiempo, resultan de los efectos directos e indirectos de la actividad pesquera y de la variabilidad ambiental.

Hipótesis 2: Los cambios en los espectros de tallas de las especies que integran la comunidad de condriictios demersales (i.e. incremento relativo del número de individuos de tallas menores y disminución de la biomasa de las clases de tallas mayores), la estructura de sexos y de madurez son consecuencia de los cambios en el tiempo y/o en el espacio del esfuerzo pesquero y de la variabilidad ambiental en el área de estudio.

1.5 Características generales del área de estudio

El área de estudio está ubicada en el Atlántico Sudoccidental y abarcó la región exterior del Río de la Plata, las costas atlánticas de Uruguay y Argentina, entre los 34°30'-39°30'S hasta la isóbata de 50 m (denominada plataforma interna) y la plataforma comprendida entre los 50 y 250 m de profundidad (denominada plataforma externa) (Fig. 2). El Río de la Plata ubicado en la costa este de América del Sur (34°00'-36°10'S; 55°00'-58°10'W) es el colector de la segunda cuenca hidrográfica más grande del continente, formada por los ríos Uruguay y Paraná-Paraguay (López Laborde 1997, Nagy et al. 1997). La región exterior que constituye la zona estuarina de aguas salobres, se extiende desde la franja que une Punta Brava con Punta Piedras, hasta la línea imaginaria que une Punta del Este con el Cabo San Antonio, línea que representa el límite convencional del Río de la Plata (Boschi 1988). Las aguas marinas penetran en forma de cuña salina, dependiendo de la intensidad y dirección del viento, de la corriente de derrame y de la topografía del fondo (Nagy et al. 1997, Guerrero et al. 1997). La dinámica de mezcla de aguas dulces provenientes del Río de la Plata con las aguas cálidas de la corriente de Brasil y las aguas frías de la corriente de Malvinas generan una alta variabilidad espacio temporal en las condiciones ambientales que se manifiesta en un sistema frontal que se desplaza al norte en invierno y primavera y al sur en verano y otoño (Acha et al. 2004, Ortega & Martínez 2007). Este sistema frontal se asocia a una elevada productividad primaria (Acha et al. 2004, García & García 2008, Assad et al. 2010) con lo cual el área de estudio constituye una región altamente productiva que ha favorecido el desarrollo de pesquerías artesanales e industriales (Acha et al. 2008). El área de estudio se localiza en el área de pesca 41 (sub área 41.2, división 41.2.3) de FAO, considerada como una zona de pesca mayor.

1.6 Características de la información utilizada

Cruceros de evaluación

Se utilizó la información proveniente de 62 cruceros de evaluación de recursos demersales costeros (plataforma interna) y de altura (plataforma externa) realizados por la Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA) a bordo de los B/I Cruz del Sur (1984-1989) y B/I Aldebarán en el período 1991-2009, dentro de la Zona Común

de Pesca Argentino Uruguay (ZCPAU, 34°30'-39°30'S) (Fig. 2). En las cruceros de evaluación de recursos costeros se utilizó un diseño de muestreo estratificado al azar con asignación proporcional según la abundancia de la corvina (Ehrhardt et al. 1977, 1979), cubriendo la ZCPAU hasta los 36°30'S y 50-60 m de profundidad. En los cruceros de evaluación de altura, que cubrieron toda la ZCPAU entre los 50 y 250 m de profundidad, el diseño de muestreo correspondió a un muestreo estratificado al azar con asignación proporcional por latitud y profundidad (Ehrhardt et al. 1977, 1979, Norbis, 1985). Los lances de pesca fueron asignados de manera aleatoria dentro de cada estrato y la cantidad de lances fue proporcional a la superficie de cada uno. Asimismo, cada lance fue realizado aproximadamente en el mismo punto en cada crucero, a efectos de que éstos fueran comparables a través del tiempo.

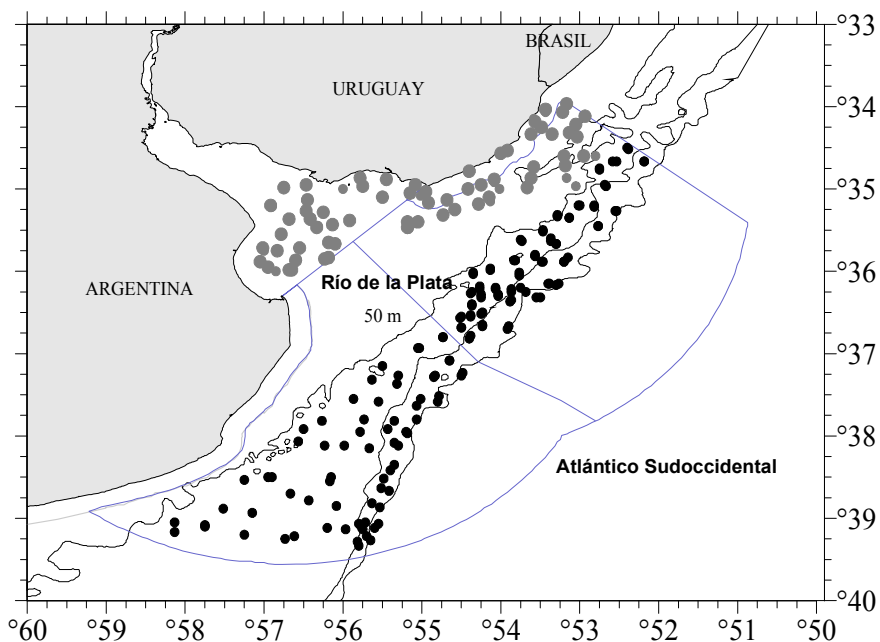


Fig. 2. Área de estudio. La isobata de 50 m marca el límite definido entre plataforma interna y plataforma externa. La línea azul indica los límites de la Zona Común de Pesca Argentino Uruguay. Los círculos grises indican el área de operación de los cruceros de evaluación costera y los círculos negros la de los cruceros de evaluación de altura.

Se dispuso de 24 cruceros de evaluación de recursos costeros realizados durante el período 1984-2009, cinco correspondientes a verano, cuatro a otoño, cuatro a invierno y 11 a primavera. En los años 1989-1990, 1996-2000 y 2003-2004 no se realizaron cruceros y además las diferentes épocas (verano, enero-marzo; otoño, abril-junio, invierno, julio-setiembre y primavera, octubre-diciembre) no fueron evaluadas en todos los años. De estos 24 cruceros, 15 se realizaron hasta los 36°30'S y los nueve

restantes que se prolongaron más al sur, fueron considerados sólo hasta los 36°30'S a efectos de hacer los datos comparables (ver Anexo 2). Se dispuso de 38 cruceros de evaluación de recursos de altura realizados durante el período 1984-2009, ocho correspondientes a verano, 10 a otoño, siete a invierno y 13 a primavera. Estos cruceros en 27 ocasiones evaluaron toda el área, mientras que en las nueve restantes que correspondieron a la delimitación de áreas de veda de juveniles de merluza, los mismos finalizaron en latitudes donde el porcentaje de juveniles de esta especie fue menor al 40%. En los años 1986, 1990-1993, 2002 y 2004 no se realizaron cruceros y además las diferentes épocas no fueron evaluadas en todos los años (Anexo 2). Si bien los datos disponibles no fueron tan completos en sus dimensiones temporal y espacial como pudiera desearse, los mismos constituyen la mayor y más exhaustiva fuente de información para el estudio de los condrictios disponible en el área de estudio.

En todos los cruceros se empleó una red de arrastre de fondo tipo "Engel" 472/160 de 53 m de relinga superior y 60 m de relinga inferior, copo de 5 m de largo sin sobrepaño y malleros de 100 mm, con túnel de 60 mm, utilizándose portones polivalentes "Morgere" de 750 kg. El procedimiento de pesca llevado a cabo en estos cruceros permitió obtener la captura de las especies demersales de forma no selectiva y razonablemente exhaustiva. Si bien se recabaron datos de temperatura y salinidad de superficie y fondo tomados con una sonda CTD (Conductivity Temperature and Depth, por su sigla en inglés), éstos fueron muy discontinuos en tiempo y espacio, por lo que estas variables no fueron consideradas en esta tesis. Cada lance de pesca tuvo una duración de 30 minutos y la velocidad de arrastre osciló entre 3 y 4 nudos. En cada uno de ellos se obtuvo la posición (latitud y longitud), profundidad, y la captura en peso y número de individuos de cada especie. Con respecto a los muestreos de talla y sexo por especie, la información disponible no fue la misma para todas las especies de condrictios capturadas, debido a las dificultades de identificación que presentaron algunas de ellas (principalmente las rayas, sensu McEachran & Dunn 1998) y a que no fueron especies objetivo del muestreo realizado. Por ende, la información recolectada en cada crucero tuvo variaciones tanto en su contenido como en su fiabilidad. Luego de una exhaustiva revisión de la calidad y cantidad de los muestreos disponibles en cada crucero, para los análisis a nivel poblacional se seleccionaron a las especies cuyos muestreos se consideraron representativos para el área y período de estudio, y que son actualmente capturadas y desembarcadas para su comercialización

Dado que la información del esfuerzo pesquero y de las anomalías térmicas superficiales del mar como se explica a continuación fueron obtenidas para cada grado geográfico (celdas de 1° de latitud por 1° de longitud) dentro de la ZCPAU (Fig. 3) los 3912 lances realizados entre 1984 y 2009 fueron asignados al grado geográfico correspondiente, obteniéndose combinaciones de año, época, grado geográfico y/o año-grado geográfico, llamadas de aquí en más “instancias”. Se utilizó la profundidad promedio de todos los lances realizados en cada grado geográfico. En la sección análisis de datos de cada Capítulo se informa sobre la cantidad de instancias utilizadas para los análisis y los criterios de selección.

Esfuerzo pesquero comercial

Se utilizó la información proveniente de las estadísticas pesqueras de la DINARA, relativas al total de horas de arrastre mensuales realizadas por los buques de arrastre costero y de arrastre de altura en las áreas estadísticas de pesca (grado geográfico) dentro de la ZCPAU (Fig. 3) en el período de estudio.

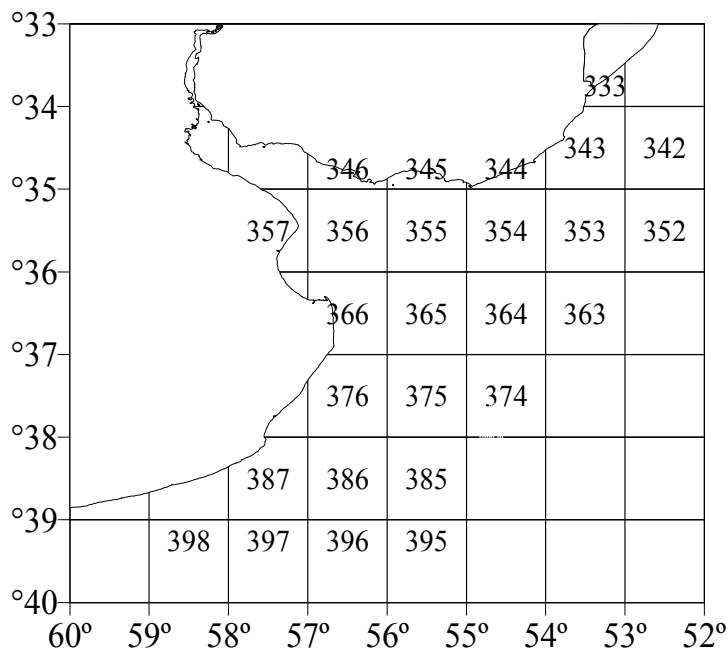


Fig. 3. Localización de los grados geográficos (áreas estadísticas pesqueras en la ZCPAU). Cada grado geográfico está definido por celdas de 1° de latitud por 1° de longitud (los primeros dos dígitos indican la latitud y el tercer dígito la longitud).

Anomalías térmicas superficiales del mar

Los datos de temperatura superficial del mar para el área y período de estudio se obtuvieron de las series de Reynolds & Smith (1994) y Reynolds et al. (2002), a una escala espacial de 0.5° de latitud-longitud, por mes, disponibles en:

<http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.IGOSS/.nmc/.monthly/.ssta/>

http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.IGOSS/.nmc/.Reyn_SmithOlv2/.monthly/.sst/

Las anomalías térmicas superficiales del mar reflejan los cambios que ocurren en toda la columna de agua debido a que en las zonas frontales la mezcla se incrementa tanto en sentido horizontal como vertical (Acha et al. 2004) y por ende pueden emplearse como variable indicadora de períodos más cálidos o más fríos.

1.7. Organización de la Tesis

Los Capítulos 2, 3, y 4 de esta tesis fueron elaborados como trabajos autocontenidos con el formato estándar de trabajo científico. En el Capítulo 2 fueron analizados los efectos del esfuerzo pesquero y la variabilidad ambiental sobre la riqueza de especies y abundancia total (medida como el número de individuos) de los condrictios demersales en la ZCPAU entre 1984 y 2009. En el Capítulo 3 se analizaron los efectos del esfuerzo pesquero y la variabilidad ambiental sobre la diversidad local (medida a través del número efectivo de especies y la equitatividad) y sobre la estructura de las comunidades locales de condrictios (utilizando la distribución de abundancia de especies). También fue caracterizada la variación espacial y temporal de la diversidad regional en el área de estudio. En el Capítulo 4 se analizó la estructura de poblaciones (i.e. estructuras de tamaños, sexos y madurez sexual) de cuatro especies de tiburones y cuatro especies de rayas y los efectos del esfuerzo pesquero y la variabilidad ambiental sobre las mismas.

Para los análisis comunitarios el área de estudio fue dividida en tres zonas (Norte, Sur y Río), mientras que para los análisis de estructura de poblaciones se consideró toda el área independiente de estas zonas. Se trabajó con las horas de arrastre totales por instancia de grado geográfico, época y año (Capítulo 2) y por instancia de grado geográfico y año (Capítulos 3 y 4). A partir de los mismos se calcularon las anomalías térmicas por año, época y grado geográfico (Capítulo 2) y por año y grado geográfico (Capítulos 3 y 4).

1.8 Referencias bibliográficas

- Acha EM, Mianzan HW, Guerrero RA, Favero M, Bava J (2004) Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. *J Marine Syst* 44:83-105
- Acha ME, Mianzan H, Guerrero R, Carreto J, Giberto D, Montoya N, Carignan M (2008) An overview of physical and ecological processes in the Rio de la Plata Estuary. *Cont Shelf Res* 28:1579– 1588
- Agnew DJ, Nolan CP, Beddington JR, Baranowski R (2000) Approaches to the assessment and management of multispecies skate and ray fisheries using the Falklands Islands fishery as an example. *Can J Fish Aquat Sci* 57:429-440
- Anderson CNK, Hsieh CH, Sandin SA, Hewitt R, Hollowed A, Beddington J, May RM, Sugihara G (2008) Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance. *Nature* 452:835–839
- Arkhipkin AI, Baumgartner N, Brickle P, Laptikhovsky VV, Pompert JHW, Shcherbich ZN (2008) Biology of the skates *Bathyraja brachyurops* and *B. griseocauda* in waters around the Falkland Islands, Southwest Atlantic. *ICES J Mar Sci* 65: 560–570
- Arkhipkin A, Brickle P, Pompert J, Winter A (2012) Skate assemblage on the eastern Patagonian Shelf and Slope: structure, diversity and abundance. *J Fish Biol* 80: 1704–1726
- Assad LPF, Torres Jr AR, Candella RN, Mascarenhas Jr AS (2010) Brazil-Malvinas Confluence upper ocean temperature anomalies induced by an ENSO wind forcing. *Cienc Mar* 36:267–284
- Atkinson LJ, Leslie RW, Field JG Jarre A (2011) Changes in demersal fish assemblages on the west coast of South Africa, 1986–2009. *Afr J Ma Sci* 33:157–170
- Awruch CA, Lo Nostro FL, Somoza GM, Di Giacomo E (2008) Reproductive biology of the angular angel shark *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) off Patagonia (Argentina, southwestern Atlantic). *CienMar* 34:17-28
- Barbini SA, Lucifora LO. 2010. Feeding habits of the Rio skate, *Rioraja agassizi* (Chondrichthyes: Rajidae), from off Uruguay and north Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, doi:10.1017/S0025315410001529

- Barbini SA, Scenna LB, Figueroa DE, Díaz de Astarloa JM (2013) Effects of intrinsic and extrinsic factors on the diet of *Bathyraja macloviana*, a benthophagous skate. *J Fish Biol* 83:156–169
- Barrera Oro E, Maranta A (1996) Regimen alimentario estacional de *Sympterygia bonapartei*, Muller y Henle 1841 (Pisces, Rajidae), en Mar del Plata. *Boletín Laboratorio Hidrobiología, Sao Luis* 9:33-53
- Baum JK, Myers RA, Kehler DG, Word B, Harley SJ, Doherty PA (2003) Collapse and conservation of shark populations in the Northwest Atlantic. *Science* 299:389-392
- Baum JK, Worm B (2009) Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *J Animl Ecol* 78:699–714
- Belleggia M, Mabrugaña E, Figueroa DE, Scenna LB, Barbini SA, Díaz de Astarloa JM (2008) Food habits of the broad nose skate, *Bathyraja brachyurops* (Chondrichthyes, Rajidae), in the south-west Atlantic. *Sci Mar* 72 doi: 10.3989/scimar.2008.72n4701
- Belleggia M, Figueroa DE, Sánchez F, Bremec C (2011) The feeding ecology of *Mustelus schmitti* in the southwestern Atlantic: geographic variations and dietary shifts. *Environ Biol Fish* doi 10.1007/s10641-011-9874-3
- Belleggia M, Figueroa DE, Sánchez F, Bremen C (2011) Long-term changes in the spiny dogfish (*Squalus acanthias*) trophic role in the southwestern Atlantic. *Hidrobiología* doi 10.1007/s10750-011-0967-y
- Bergmann C (1847). *Über die Verhältnisse der Warmeökonomie der Thiere zu ihrer Grosse*. *Gott. Studien* 3:595–708
- Bernasconi JF, Navarro G (2014) Explotación mundial y estado actual de conservación de los condriictios. Área Gestión de Pesquerías – DNPP Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, Argentina, Informe GP N° 11/2014. 12p
- Bianchi G, Gislason H, Graham K, Hill L, Jin X, Koranteng K, Manickchand-Heileman S, Payá I, Sainsbury K, Sánchez F, Zwanenburg K (2000) Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES J Mar Sci* 57:558–571
- Blanchard JL, Dulvy NK, Jennings S, Ellis JR, Pinnegar JK, Tidd A, Kell LT (2005) Do climate and fishing influence size-based indicators of Celtic Sea fish community structure? *ICES J Mar Sci* 62:405-411

- Boschi E (1988) El ecosistema estuarial del Río de la Plata (Argentina y Uruguay). En: Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 15, pp 159–182
- Braccini JM, Chiaramonte GE (2002a) Biología de raya *Psammobatis extenta* (Garman, 1913) (Batoidea: Rajidae). Revista Chilena de Historia Natural 75:179-188
- Braccini JM, Chiaramonte GE (2002b) Reproductive Biology of *Psammobatis extenta*. J Fish Biol 61:272-288
- Braccini JM, Chiaramonte G (2002c) Intraspecific variation in the external morphology of the sand skate. J Fish Biol 61:959–972
- Braccini JM, Pérez JE (2005) Feedings habits of the sandskate *Psammobatis extenta* (Garman, 1913): source of variations in dietary composition. Mar Fresh Res 56:395-403
- Brander K (1981) Disappearance of common skate *Raia batis* from Irish Sea. Nature 290:8–49
- Brander K (2010) Impacts of climate change on fisheries. J Marine Syst 79:389-402
- Brickle P, Laptikhovskiy V, Pomper J, Bishop A (2003) Ontogenetic changes in the feeding habits and dietary overlap between three abundant rajid species on the Falkland Islands' shelf. JMar Biol Assoc U K 83:1119-1125
- Cahmi M, Fowler S, Musick J, Brautigam A, Fordham S (1998) Sharks and their relatives: ecology and conservation. Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission 20:1-39
- Callaway R, Engelhard GH, Dann J, Cotter J, Rumohr H (2007) A century of North Sea epibenthos and trawling: comparison between 1902–1912, 1982–1985 and 2000. Mar Ecol Prog Ser 346: 27–43
- Capitoli R, Ruffini M, Vooren CM (1995) Alimentação do tubarão *Mustelus schmitti* Springer na plataforma costeira do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Atlântica 17:109-122
- Casey JM, Myers RA (1998) Near extinction of a large, widely distributed fish. Science 281:690-691
- Cedrola PV, González AM, Pettovello AD (2005) Bycatch of skates (Elasmobranchii: Arhynchobatidae, Rajidae) in the Patagonian red shrimp fishery. Fish Res 71:141–150
- Chiaramonte GE, Pettovello AD (2000) The biology of *Mustelus schmitti* in southern Patagonia, Argentina. J Fish Biol 57:930-942

- Chuenpadgee R, Morgan LE, Maxwell SM, Norse EA, Pauly D (2003) Shifting gears: assessing collateral impacts of fishing methods in US waters. *Frontiers in Ecology and environments*
- Coelho R, Erzini K (2008) Effects of fishing methods on deep water shark species caught as by-catch off southern Portugal. *Hydrobiologia* 606:187-193
- Colautti D, Baigun C, López Cazorla A, Llompart F, Molina JM, Suquale P, Calvo S (2010) Population biology and fishery characteristics of the smooth-hound *Mustelus schmitti* in Anegada Bay, Argentina. *Fish Res* 106:351-357
- Coller NM, Perier MR, Di Giacomo EE (2011) Dimorfismo sexual y relaciones morfométricas de *Atlantoraja platana* (Günther, 1880) en aguas del golfo San Matías, Patagonia. *Rev Mus Argentino Cienc Nat, n.s.13*):1-5
- Colonello JH, Lucifora LO, Massa AM (2007a) Reproduction of the angular angel shark (*Squatina guggenheim*): geographic differences, reproductive cycle, and sexual dimorphism. *ICES J Mar Sci* 64:131–140
- Colonello JH, García ML, Lasta CA (2007b) Reproductive biology of *Rioraja agassizi* from the coastal southwestern Atlantic ecosystem between northern Uruguay (34°S) and northern Argentina (42°S). *Environ Biol Fish Special Issue Skates*: doi10.1007/s10641-007-9239-0
- Colonello JC, García ML, Lasta CA, Menni RC (2012) Reproductive biology of the spotback skate *Atlantoraja castelnaui* in the south-west Atlantic Ocean. *J Fish Biol* 80:2405–2419
- Cortes E (1999) Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES J Mar Sci* 56:707–717
- Cortés F, Jaureguizar AJ, Menni RC, Guerrero RA (2011) Ontogenetic habitat preferences of the narrownose smooth-hound shark, *Mustelus schmitti*, in two Southwestern Atlantic coastal areas. *Hydrobiologia* 661:445–456
- Compagno LJV (1990) Shark exploitation and conservation. In: *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and Status of the Fisheries* (Eds H. L. Pratt Jr, S. H. Gruber and T. Taniuchi.) NOAA Tech Rep NMFS 90, pp391–414
- Compagno LJV (2005) Checklist of living Chondrichthyes. En: Hamlett W (ed) *Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras*. Science Publishers Inc., Enfield (NH), USA, pp503-584

- Cousseau MB (1986) Estudios biológicos sobre peces costeros con datos de dos campañas de investigación realizadas en 1981. VI. El gatuso (*Mustelus schmitti*). Publicaciones de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo 1, 60-65
- Cousseau MB, Carozza CR, Macchi G (1998) Abundancia, reproducción y distribución de tallas del gatuzo (*Mustelus schmitti*) en la Zona Común de Pesca Argentino Uruguayo y en El Rincón. Noviembre, 1994. INIDEP Inf Téc 21:103-115
- Daufresne M, Lengfellner K, Sommer U (2009) Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. PNAS 106, 12788-12793
- Demestre M, Sánchez, P, Abello P (2000) Demersal fish assemblages and habitat characteristics on the continental shelf and upper slope of the north-western Mediterranean. J Mar Biol Assoc U K 80:981-988
- de Queiroz EL (1986) Estudio comparativo da alimentação de *Sympterygia acuta* Garman, 1887 e *S. bonapartei* Müller & Henle, 1841 (Pisces: Rajiformes) com relação à distribuição, abundância, morfologia e reprodução, nas águas litorâneas do Rio Grande do Sul, Brasil. Tesis de maestría. Univ. Federal do Rio Grande.
- Dulvy NK, Metcalfe JD, Glanville J, Pawson MG, Reynolds JD (2000) Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates. Conser Biol 14:283-293
- Dulvy NK, Rogers SI, Jennings S, Stelzenmüller V, Dye SR, Skjoldal HR (2008) Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. J Appl Ecol doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01488.x
- Dulvy NK, Forrest RE (2010) Life histories, population dynamics, and extinction risk in chondrichthyans. In: Carrier C, Musick JA, Heithaus MR (eds). Sharks and their relative II, pp639-679
- Ebert DA, Bizzarro JJ (2007) Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). Environ Biol Fish doi 10.1007/s10641-007-9227-4
- Ehrhardt N, Arena G, Abella A, Varela Z, Sánchez E, Ríos C de Moratorio NB (1977) Evaluación preliminar de los recursos demersales en la Zona Común de Pesca Argentino Uruguayo. INAPE, Montevideo Inf Téc 11, pp176
- Ehrhardt N, Arena G, Abella A, Ríos C, de Moratorio NB, Rey M (1979) Evaluación preliminar de los recursos demersales en la Zona Común de Pesca Argentino Uruguayo. INAPE, Montevideo Inf Téc13, pp186

- Elias I, Rodriguez A, Hasan E, Reyna MV, Amoroso R (2004) Biological Observations of the Tope Shark, *Galeorhinus galeus*, in the Northern Patagonian Gulfs of Argentina. *J North Atl Fish Sci* 35:261–265
- Estalles M, Perez Comesan JE, Tamini LL, Chiaramonte GE (2008) Reproductive biology of the skate, *Rioraja agassizii* (Muller and Henle, 1841), off Puerto Quequen, Argentina. *J Appl Ichthyol*, 1–6
- Estalles M, Collier NM, Perder MR Di Giácomo EE (2011) Skates in the demersal trawl fishery of San Matías Gulf, Patagonia: species composition, relative abundance and maturity stages. *Aquat Living Resour* 24:193–199
- FAO (2005) Review of the State of World Marine Fishery Resources. In: FAO Fisheries Technical Paper (FAO) No. 457, p235. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy
- Ferraris J, Pelletier D, Kulbicki M, Chauvet C (2005) Assessing the impact of removing reserve status on the Abore Reef fish assemblage in New Caledonia. *Mar Ecol Prog Ser* 292: 271–286
- Ferrerira BP, Vooren CM (1991) Age, growth, and structure of vertebra in the school shark *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) from southern Brazil. *Fish Bull* 89:19-31
- Ferretti F, Worm B, Britten GL, Heithaus MR, Lotze HK (2010) Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecol Lett* 13:1055–1071
- Ferretti F, Osio GC, Jenkins CJ, Rosenberg AA, Lotze HK (2013) Long-term change in a meso-predator community in response to prolonged and heterogeneous human impact. *Scientific Reports* 1057:1-11
- Field IC, Meekan, MG, Buckworth RC, Bradshaw CJA (2009) Susceptibility of Sharks, Rays and Chimaeras to Global Extinction. *Adv Mar Biol* 56:275-363
- Forni D (1988) Sistemática, distribución y biología de tres especies del género *Squalus* (Linnaeus, 1759) (Pisces: Squalidae) en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguay. Tesis Licenciatura en Oceanografía Biológica. Facultad de Humanidades y Ciencias. Montevideo, 161 pp
- Fowler SL, Cavanagh RD, Camhi M, Burgess GH, Fordham SV, Simpfendorfer C A, Musick J A (2005) Sharks, Rays and Chimaeras: The Status of the Chondrichthyan Fishes. IUCN, Gland, Switzerland

- Frisk MG, Miller TJ, Dulvy NK (2005) Life Histories and Vulnerability to Exploitation of Elasmobranchs: Inferences from Elasticity, Perturbation and Phylogenetic Analyses. *Jl Northt Atl Fish Sci* 35: 27-45
- Gaertner JC, Bertrand JA, Samani D, Souplet A (2005) Spatio-temporal organization patterns of demersal assemblages of east coast of Corsica (Mediterranean Sea). *Vie et Milieu* 55 :81-89
- García de la Rosa S, Sánchez F (1997) Alimentación de *Squalus acanthias* y predación sobre *Merluccius hubbsi* en el Mar Argentino entre 34°47'-47°S. *INIDEP Revista Investigación y Desarrollo Pesquero* 11:119-133
- García CAE, García VMT (2008) Variability of chlorophyll-a from ocean color images in the La Plata continental shelf región. *Cont Shelf Res* 28:1568-1578
- Gascue JF (1989) Estudio anatómico-fisiológico de la pared uterina durante la gestación, edad y crecimiento del gatuso *Mustelus schmitti* (Springer, 1940), en la plataforma continental uruguaya. Tesis Licenciatura Oceanografía Biológica, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, 51 pp
- Genner MJ, Sims DW, Wearmouth VJ, Southall EJ, Southward AJ, Henderson PA, Hawkins SJ (2004) Regional climatic warming drives long-term community changes of British marine fish. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 271:655–661
- Genner MJ, Sims DW, Southward AJ, Budd GC, Masterson P, Mchugh M, Rendle P, Southall EJ, Wearmouth VJ, Hawkins SJ (2010) Body size-dependent responses of a marine fish assemblage to climate change and fishing over a century-long scale. *Global Change Biol* 16:517–527
- Gibbons MJ, Goosen AJJ, Wickens PA (2002) Habitat use by demersal nekton on the continental shelf in the Benguela ecosystem, southern Africa. *Fish Bull* 100:475-490
- Gosztonyi AE, Kuba L (1998) Presencia de *Squalus mitsukurii* y aspectos de su biología y la de *Squalus acanthias* (Chondrichthyes, Squalidae) en aguas argentinas en febrero y junio-julio de 1983. *Frente Marítimo* 17: 49-60
- Greenstreet SPR, Spence FE, McMillam JA (1999) Fishing effects in northeast Atlantic shelf seas: patterns in fishing effort, diversity and community structure. V. Changes in structure of the North Sea groundfish species assemblage between 1925 and 1996. *Fish Res* 40:153-183

- Greenstreet SPR, Rogers SI (2006) Indicators of the health of the North Sea fish community: identifying reference levels for an ecosystem approach to management. *ICES J. Mar. Sci.* 63: 573-593
- Gristina M, Bahri T, Florentino F, Garofalo G (2006) Comparison of demersal fish assemblages in three areas of the Strait of Sicily under different trawling pressure. *Fish Res* 81:60-71
- Guerrero R, Acha E, Framiñan M, Lasta C (1997) Physical oceanography of the Rio de la Plata Estuary, Argentina. *Conti Shelf Res* 17: 727-742
- Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ, Worm B (2008) Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends Ecol Evol* 23: 202-210
- Heithaus MR, Frid A, Vaudo JJ, Worm B., Wirsing AJ (2010) Unraveling the ecological importance of elasmobranchs. In: Carrier C, Musick JA, Heithaus MR (eds). *Sharks and their relative II*, pp pp 611-637
- Henderson AC, Arkhipkin AI, Chtcherbich JN (2005) Distribution, Growth and Reproduction of the White-spotted Skate *Bathyraja albomaculata* (Norman, 1937) Around the Falkland Islands. *J North Atl Fish Sci* 35:79–87
- Hiddink JG, ter Hofstede R (2008) Climate induced increases in species richness of marine fishes. *Glob Change Biol* 14:453–460
- Iglésias SP, Toulhoat L, Sellos DY (2009) Taxonomic confusion and market mislabelling of threatened skates: important consequences for their conservation status. *Aquat Conserv* 20:319-333
- IUCN (2013) IUCN Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org Downloaded on June 2013
- James FC (1970) Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology* 51:385–390
- Jennings S (2007) Report and advising on the effects of fishing. *Fish Fish* 8:269-276
- Jennings S, Kaiser MJ (1998) The effects of fishing on marine ecosystems. *Adv Mar Biol* 34:201-352
- Jennings S, Reynolds JD, Mills S (1998) Life history correlates of responses to fisheries exploitation. *P Roy Soc Lond B Biol* 265:333-339
- Jennings S, Alvsvag J, Cottera AJR, Ehrichd S, Greenstreet SPR, Jarre-Teichmann Mergardt, Arijsdorp AD, Smedstad O (1999a) Fishing effects in northeast Atlantic shelf seas: patterns in fishing effort, diversity and community structure.

- III. International trawling effort in the North Sea: an analysis of spatial and temporal trends. *Fish Res* 40:125-134
- Jennings S, Pinnegar JK, Polunin NVC, Warr KJ (2001a) Impacts of trawling disturbance on the trophic structure of benthic invertebrate communities. *Mar Ecol Prog Ser* 213:127–142
- Jennings S, Reynolds JD (2007) Body size, exploitation and conservation of marine organism. In: Hildrew A, Raffaelli D, Edmonds-Brown R (eds) *Body Size: The Structure and Function of Aquatic Ecosystems*, 266-285
- Jennings S, Brander K (2010) Predicting the effects of climate change on marine communities and the consequences for fisheries. *Journal of Marine Systems* 79, 418-426
- Katsanevakis S, Maravelias CD (2009). Bathymetric distribution of demersal fish in the Aegean and Ionian Seas based on generalized additive modeling. *Fish Sci* 75:13–23
- Kirby RR, Beaugrang G, Lindley JA (2009) Synergistic effects of climate and fishing in a marine ecosystem. *Ecosystems* 12:548-561
- Koen Alonso M, Crespo EA, García NA, Pedraza SN, Mariotti PA, Berón V, Mora NJ (2001) Food habits of *Dipturus chilensis* (Pisces: Rajidae) off Patagonia, Argentina. *ICES J Mar Sci* 58:288–297
- Koen Alonso M, Crespo EA, García NA, Pedraza SN, Mariotti PA, Mora NJ (2002) Fishery and ontogenetic driven changes in the diet of the spiny dogfish, *Squalus acanthias*, in Patagonian waters, Argentina. *Environ Biol Fish* 63:193–202
- Labropoulou M, Papaconstantinou C (2004) Community structure and diversity of demersal fish assemblages : the role of fishery. *Sci Mar* 68:215-226
- Laptikhovskiy VV, Arkhipkin AI, Henderson AC (2001) Feeding habits and dietary overlap in spiny dogfish *Squalus acanthias* (Squalidae) and narrowmouth catshark *Schroederichthys bivius* (Scyliorhinidae). *J Mar Biol Assoc UK* 81:1015-1018
- Laptikhovskiy VV (2004) Survival rates for rays discarded by the bottom trawl squid fishery off the Falkland Islands. *Fish Bull* 102:757–759
- Last PA, White WT (2011) Biogeographic patterns in the Australian chondrichthyan fauna. *J Fish Biol* 79:1193–1213

- Law R (2000) Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES J Marine Sci* 57:659–669
- Lehodey P, Alheit J, Barange M, Baumgartner T, Beaugrand G, Drinkwater K, Fromentin JM, Hare SH, Ottersen G, Perry RI, Roy C, van der Lingen CD, Werner F (2006) Climate variability, fish, and fisheries. *J Climate* 19: 5009–5030
- López Laborde J (1997) Marco geomorfológico y geológico del Río de la Plata. En: Well PG, Daborn GR (eds) *The Rio de la Plata, An environmental overview*, pp1-16
- Lucifora L, Valero JL, García VB (1999) Length at maturity of the greeneye spurdog shark, *Squalus mitsukurii* (Elasmobranchii: Squalidae), from the SW Atlantic, with comparisons with other regions. *Mar Fresh Research* 50:629-632
- Lucifora LO, Valero JL, Bremec CS, Lasta ML (2000) Feeding habits and prey selection by the skate *Dipturus chilensis* (Elasmobranchii: Rajidae) from the south-western Atlantic. *J Mar Biol Assoc U K* 80:953-954
- Lucifora LO, Menni RC, Escalante AH (2004) Reproductive biology of the school shark *Galeorhinus galeus*, off Argentina: support for a single south western Atlantic population with synchronized migratory movements. *Environ Biol Fish* 71:199-209
- Lucifora LO, Menni RC, Escalante AH (2005) Reproduction, abundance and feeding habits of the broadnose sevengill shark *Notorynchus cepedianus* in north Patagonia, Argentina. *Mar Ecol Prog Ser* 289:237–244
- Lucifora LO, García BV, Menni RC, Worm B (2012) Spatial patterns in the diversity of sharks, rays, and chimaeras (Chondrichthyes) in the Southwest Atlantic. *Biodivers Conserv* 21:407–419
- Mabragaña E, Lucifora L, Massa A (2002) The reproductive ecology and abundance of *Sympterygia bonapartii* endemic to the south-west Atlantic. *J Fish Biol* 60:951–967
- Mabragaña E, Cousseau MB (2004) Reproductive biology of two sympatric skates in the south-west Atlantic: *Psammobatis rudis* and *Psammobatis normani*. *J Fish Biol* 65:559-573
- Mabragaña E, Giberto DA, Bremec C (2005) Feeding ecology of *Bathyraja macloviana* (Rajiformes: Arhynchobathidae): a polychaete feeding skate from the South-west Atlantic. *Sci Mar* 69:405-413

- McEachran JD & Dunn KA (1998) Phylogenetic analysis of skates, a morphologically conservative clade of elasmobranchs (Chondrichthyes, Rajidae). *Copeia*:271-290
- Marçal AS (2003) Biología reproductiva de *Atlantoraja platana* (Günther 1880) (Elasmobranchii: Rajidae) no Sul do Brasil. Tesis de Maestría, Univ. Federal de Rio Grande.
- Martins IA, Martins CL, Leme MHA (2005) Biological parameters and population structure of *Psammobatis extenta* in Ubatuba region, north coast of the State of São Paulo, Brazil. *J Mar Biol Assoc U K* 85:1113-1118
- Massa A (1998) Estructura poblacional del gatuso en la costa bonaerense y uruguaya asociada a condiciones oceanográficas. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata, 58pp
- Massutí E, Moranta J (2003) Demersal assemblages and depth distribution of elasmobranchs from the continental shelf and slope off Balearics Islands (western Mediterranean). *ICES J Mar Sci* 60:753-766
- Meneses P, Paesch L (2003) Guía de campo para la identificación de peces cartilaginosos en el Río de la Plata y su frente oceánico. *Frente Marítimo* 19:137-185
- Menni RC (1981) Distribución y biología de *Squalus acanthias*, *Mustelus schmitti* y *Galeorhinus vitaminicus* en el Mar Argentino en agosto-setiembre de 1978. (Chondrichthyes) *Revista Museo La Plata (Nueva Serie)* 13:151-182
- Menni RC (1986) Shark biology in Argentina: a review. In T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi and K. Matsuura Eds. *Indo-Pacific Fish Biology*, Ichthyol. Soc. Japan, Tokyo, 425-436
- Menni RC, Cousseau MB, Gosztanyi AE (1986) Sobre la biología de los tiburones costeros de la provincia de Buenos Aires. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 213:3-27
- Menni RC, Jaureguizar A, Stehmann M, Lucifora L (2010) Marine biodiversity at the community level: zoogeography of sharks, skates, rays and chimaeras in the southwestern Atlantic. *Biodivers Conserv* 19:775-796
- Millien V, Lyons S K, Olson L, Smith FA, Wilson AB, Yom-Tov Y (2006) Ecotypic variation in the context of global climate change: revisiting the rules. *Ecology Letters*, 9: 853–869
- Murawski S (2007) Size matters, sometimes. *Nature* 450:794

- Muto EY, Soares LSH, Gointein R (2001) Food resource of the skate *Rioraja agassizii* (Muller and Henle, 1841) and *Psammobatis extenta* (Garman, 1913) on the continental shelf off Ubatuba, south-eastern, Brazil. *Revista Brasileira de Biología* 61:217-238
- Myers RA, Baum JK, Shepherd TD, Powers SP, Peterson CH (2007) Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* 315:1846-1850
- Nagy G, Martínez C, Caffera RM, Pedrosa G, Forbes EA, Perdomo AC, López J (1997) The hydrological and climatic setting of the Río de la Plata. In: Well PG, Daborn GR (eds) *The Rio de la Plata, An environmental overview* pp 17-68
- Norbis W (1985) Aplicación del muestreo estratificado al azar con asignación proporcional aplicado a la evaluación de *Merluccius hubbsi* en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya. Ventajas y desventajas. *INAPE Inf Int*, 15 pp
- Norbis W (1988) Diseño de una campaña de investigación pesquera. Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo Circular N° 2:7-13
- Norbis W (1995) Influence of wind, behaviour and characteristics of the croaker (*Micropogonias furnieri*) artisanal fishery in the Río de la Plata (Uruguay). *Fish Res* 22:43-58
- Oddone MC (2003) Biología reproductiva de *Atlantoraja cyclophora* (Regan, 1903) no Sul do Brasil. Rio Grande. Tese de Mestrado. Univ. Federal do Rio Grande
- Oddone MC, Vooren CM (2004) Distribution and abundance of *Atlantoraja cyclophora* (Regan 1903) (Elasmobranchii, Rajidae) with regard to salinity, temperature and depth in southern Brazil, south-western Atlantic. *Neotrop Ichthyol* 2:137-144
- Oddone, MC & Velasco, G. 2004. Size at maturity of the smallnose fanskate *Sympterygia bonapartii* (Müller & Henle, 1841) (Pisces, Elasmobranchii, Rajidae) in the SW Atlantic. *ICES Journal of Marine Sciences* 61(2), 294-297
- Oddone MC, Paesch L, Norbis W (2005) The reproductive biology and seasonal distribution of the patagonian smoothhound *Mustelus schmitti* (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Triakidae) in the Rio de la Plata oceanic front, SW Atlantic. *J Mar Biol Assoc U K* 85:1193-1198
- Oddone MC, Paesch L, Norbis W (2005). Length at first sexual maturity of two species of rajoid skates, genera *Atlantoraja* and *Dipturus* (Pisces, Elasmobranchii, Rajidae), from the Southwestern Atlantic Ocean. *J Appl Ichthyol* 21:70-72

- Oddone MC, Vooren CM (2005) Reproductive biology of *Atlantoraja cyclophora* (Regan 1903) (Elasmobranchii, Rajidae) off southern Brazil. ICES J Mar Sci 62:1095-1103
- Oddone MC, Velasco G (2006) Relationship between liver weight, body size and reproductive activity in *Atlantoraja cyclophora* (Elasmobranchii: Rajidae: Arhynchobatinae) in oceanic waters off Rio Grande do Sul, Brazil. Neotropical Biology and Conservation 1: 12-16
- Oddone MC, Paesch L, Norbis W, Velasco G (2007) Population structure, distribution and abundance patterns of the patagonian smoothhound *Mustelus schmitti* Springer, 1939 (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Triakidae) in the Rio de la Plata and inner continental shelf, SW Atlantic Ocean (34°30'-39°30'S) Braz J Oceanogr 55:167-177
- Oddone MC, Amorim AF (2007) Length-weight relationships, condition and population structure of the genus *Atlantoraja* (Elasmobranchii, Rajidae, Arhynchobatidae) in South-eastern Brazilian waters, SW Atlantic Ocean. J NorthAtl Fish Sci 38:43-52
- Oddone MC, Amorim AF, Mancini PL, Norbis W, Velasco G (2007a) The reproductive biology and cycle of *Rioraja agassizi* (Müller and Henle, 1841) (Chondrichthyes, Rajidae), in southeast Brazil, SW Atlantic Ocean. SciMar 71: 593-604
- Oddone MC, Amorim A, Mancini PL, Norbi, W (2007b) Size composition, monthly condition factor and morphometrics for fishery-dependent samples of *Rioraja agassizi* (Chondrichthyes, Rajidae), endemic to the SW Atlantic Ocean. Neotrop Ichthyol 5: 415-424
- Oddone MC, Amorim AF (2008) Size at maturity of *Atlantoraja platana* (Günther, 1880) (Chondrichthyes: Rajidae: Arhynchobatinae) in the SW Atlantic Ocean. J Fish Biol 72:1515–1519
- Oddone MC, Amorim AF, Mancini PL (2008a) Reproductive biology of the spotback skate, *Atlantoraja castelnaui* (Ribeiro, 1907) (Chondrichthyes, Rajidae) in southeastern Brazilian waters. Revista de Biología Marina y Oceanografía 43: 327-334
- Oddone MC, Norbis W, Mancini PL, Amorim AF (2008b) Sexual development and reproductive cycle of the Eyespot skate *Atlantoraja cyclophora* (Regan, 1903)

- (Chondrichthyes: Rajidae: Arhynchobatinae), in southeastern Brazil. *Acta Adriatica* 49:73-87
- Oddone MC, Velasco G Observations on the reproductive seasonality of *Atlantoraja platana* (Günther, 1880), an intensively fished skate endemic to the Southwestern Atlantic Ocean. *Endangered Species Update* (In press)
- Oddone MC, Capapé C (2011) Annual fecundity assessment for the rio skate *Rioraja agassizi* (Chondrichthyes: Arhynchobatidae) endemic to a neotropical area (Southeastern Brazil). *Braz JOceanog* 59:277-279
- Oddone MC, Paesch L, Norbis W (2011) Size Structure, Abundance and Preliminary Information on the Reproductive Parameters of the Shortspine Spurdog (*Squalus mitsukurii*) in the Argentinean-Uruguayan Common Fishing Zone from the mid-1990s *J Northw Atl Fish Sci* 43: 54–xxx. doi:10.2960/J.v.43.m662
- Ortega L, Martínez A (2007) Multiannual and seasonal variability of water masses and fronts over the Uruguayan shelf. *J Coastal Res* 23:618–629
- Paesch L (1995) Análisis de la distribución espacio temporal y de la variación de la abundancia de los elasmobranquios en la Zona Común de Pesca Argentino Uruguay. Tesis Licenciatura en Oceanografía Biológica, Facultad de Ciencias, Montevideo, 136 pp
- Paesch L (1999) Biomasa y rendimiento de los elasmobranquios. Estructura de la población de *Squalus acanthias*, *Squalus mitsukurii*, *Dipturus chilensis* y *Sympterygia bonapartii*. En: Arena G, Rey M (eds) Estudios realizados sobre los elasmobranquios dentro del Río de la Plata y la Zona Común de Pesca Argentino Uruguay en el marco del Plan de Investigación Pesquera INAPE-PNUD URU/92/003 pp13-37
- Paesch L (2000) Hábitos alimentarios de algunas especies de elasmobranquios en el frente oceánico del Río de la Plata. *Frente Marítimo* 18:71-90
- Paesch L (2006) Estructura de la comunidad de elasmobranquios demersales en el Río de la Plata y su frente oceánico. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay
- Paesch L, Domingo A (2003) La pesca de condriactios en el Uruguay. *Frente Marítimo* 19:207-216
- Paesch L, Oddone MC (2008a) Size at maturity and egg capsules of the softnose skates *Bathyraja brachyurops* (Fowler, 1910) and *Bathyraja macloviana* (Norman,

- 1937) (Elasmobranchii: Rajidae) in the SW Atlantic (37°00'–39°30'S). *J Appl Ichthyol* 25: 66–71
- Paesch L, Oddone MC (2008b) Change in size-at-maturity of the yellownose skate *Dipturus chilensis* (Guichenot, 1848) (Elasmobranchii: Rajidae) in the SW Atlantic. *Neotrop Ichthyol* 6:223-230
- Paesch L, Norbis W, Inchausti P (2014) Effects of fishing and climate variability on spatio-temporal dynamics of demersal chondrichthyans in the Río de la Plata, SW Atlantic. *Mar Ecol Progr Ser* doi: 10.3354/meps10878
- Peres BM, Vooren CM (1991) Sexual development, reproductive cycle, and fecundity of the school shark *Galeorhinus galeus* on Southern Brazil. *FishBull* 89:655-667
- Pereyra I, Orlando L, Norbis W, Paesch L (2008) Variación espacial y temporal de la composición por tallas y sexos del gatuso *Mustelus schmitti* Springer, 1939 capturado por la pesca de arrastre en la costa oceánica uruguaya durante 2004. *Rev Biol Marina Oceanog* 43:159-166
- Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD (2005) Climate Change and Distribution Shifts in Marine Fishes. *Science* 308:1912-1915
- Perry RI, Cury P, Brander K, Jennings S, Möllmann C, Planque B (2010) Sensitivity of marine systems to climate and fishing: concepts, issues and management responses. *J Marine Syst* 79:427-435
- Piet GJ, Jennings S (2005) Response of potential fish community indicators to fishing. *ICES J Mar Sci* 62:214-225
- Planque B, Fromentin, JM, Cury P, Drinkwater KF, Jennings S, Perry RI, Kifani S (2010) How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *J Mar Sci* 79:403-417
- Puig P (1987) Contribución al conocimiento del gatuso *Mustelus schmitti* (Springer, 1940). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Reynolds RW, Smith TM (1994) Improved global sea surface temperature analyses. *J Climate* 7:929-948
- Reynolds RW, Rayner NA, Smith TM, Stokes DC, Wang W (2002) An Improved In Situ and Satellite SST Analysis for Climate. *J o Climate* 15:1609-1625
- Rijnsdorp AD, Peck MA, Engelhard GH, Mollmann C, Pinnegar JK (2009) Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES J Mar Sci* 66:1570–1583

- Rogers SI, Ellis JR (2000) Changes in the demersal fish assemblages of British coastal waters during the 20th century. *ICES J Mar Sci* 57:866–881
- Ruocco NL, Lucifora LO, Díaz de Astarloa JM, Wohle, O (2006) Reproductive biology and abundance of the white-dotted skate, *Bathyraja albomaculata*, in the Southwest Atlantic. *ICES J Mar Sci* 63:105-116
- Ruocco NL, Lucifora LO, Díaz de Astarloa JM, Bremec C (2009) Diet of the white-dotted skate, *Bathyraja albomaculata*, in waters of Argentina. *J Appl Ichthyol* 25:94–97
- Ruocco NL, Lucifora LO, Díaz de Astarloa JM, Menni RC, Mabragaña E, Giberto DA (2012) From coexistence to competitive exclusion: can overfishing change the outcome of competition in skates (Chondrichthyes, Rajidae)? *Lat Am J Aquat Res* 40:102-112
- Sánchez F, Prenski L (1996) Ecología trófica de los peces demersales en el Golfo de San Jorge. *Revista Inv. Des. Pesquero* 10:57-71
- Sánchez F, Marí NR, Bernardele JC (2009) Distribución, abundancia relativa y alimentación de pintarroja *Schroederichthys bivius* Müller & Henle, 1838 en el Océano Atlántico sudoccidental. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44:453-466
- San Martín MJ, Perez JE, Chiaramonte GE (2005) Reproductive biology of the South West Atlantic marbled sand skate *Psammobatis bergi* Marini, 1932 (Elasmobranchii, Rajidae). *J Appl Ichthyol* 21:504–510
- Scenna LB, García de la Rosa SB, Díaz de Astarloa JM (2006) Trophic ecology of the Patagonian skate, *Bathyraja macloviana*, on the Argentine continental shelf. *ICES J Mar Sci* 63:867-874
- Schwingel PR, Assunção R (2009) Hábitos alimentares da raia *Atlantoraja platana* (Günther, 1880) (Elasmobranchii, Rajidae) no litoral norte de Santa Catarina, Brasil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 4:446-455
- Segura AM, Milessi AC. 2009. Biological and reproductive characteristics of the Patagonian smoothhound *Mustelus schmitti* (Chondrichthyes, Triakidae) as documented from an artisanal fishery in Uruguay. *J Appl Ichthyol* 25:78–82
- Shin Y, Rochet M, Jennings S, Field JG, Gislason H (2005) Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES J Mar Sci* 62:384-396
- Sidders MA, Tamini, LL Pérez, JE & Chiaramonte, GE. 2005. Biología reproductiva del gatuzo *Mustelus schmitti* Springer, 1939 (Chondrichthyes, Triakidae) en el

- área de Puerto Quequén, Provincia de Buenos Aires. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 7: 89-101
- Silveira S, Paesch L, Norbis W (2014) Estructura poblacional de *Dipturus chilensis* (Chondrichthyes, Rajidae) en el Atlántico Suddoccidental 34°30'-39°30'S. Boletim do Instituto de Pesca 43:377-387
- Soares LSH, Rossi-Wongtschowski C, Alvarez L, Muto E, Gasalla MA (1992) Grupos tróficos de peixes demersais da plataforma continental interna de Ubatuba, Brasil. I. Chondrichthyes. Bolm. Inst. Oceanogr. S. Paulo, 40:79-85
- Stevens JD, Bonfil R, Dulvy NK, Walker PA (2000) The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. ICES J Mar Sci 57:476-494
- Sunye PS, Vooren CM (1997) On cloacal gestation in angel sharks from southern Brazil. J Fish Biol 50:86-94
- Tamini LL, Chiaramonte GE, Perez JE, Cappozzo HL (2006) Batoids in a coastal trawl fishery of Argentina. Fish Res 77:326-332
- Tasker M (2008) The effects of climate change on the distribution and abundance of marine species in the OSPAR maritime area. ICES Cooperative Research Report, 293. 45 pp.
- ter Hofstede R, Rijnsdorp A (2011) Comparing demersal fish assemblages between periods of contrasting climate and fishing pressure. ICES J Mar Sci 68:1189-1198
- Van der Molen S, Caille G, González R (1998) By-catch of sharks in Patagonian coastal trawl fisheries. Mar Fresh Res 49:641-644
- Van der Molen S, Caille G (2001) Bahía Engaño: a north Patagonian nursery area for the smoothhound shark *Mustelus schmitti* (Carcharhiniformes: Triakidae). J Mar Biol Assoc UK 81:851-855
- Van Keeken OA, Van Hoppe M, Grift RE, Rijnsdorp AD (2007) The implications of changes in the spatial distribution of juveniles for the management of North Sea plaice (*Pleuronectes platessa*). J Sea Res 57:187-197
- Vieira CEB (1996) Dinamica populacional e avaliacao de estoques de cacoés-anjo, *Squatina guggenheim* Marini, 1936 e *S. occulta* Vooren e Silva, 1991 na plataforma continental do sul do Brasil. Tese de Mestrado, Fundacao Universidade Federal do Rio Grande. Rio Grande. 142pp

- Vogler R, Milessi AC, Quiñones RA (2003) Trophic ecology of *Squatina guggenheim* on the continental shelf off Uruguay and northern Argentina. *J Fish Biol* 62:1254–1267
- Vogler R, Milessi AC, Quiñones RA (2008) Influence of environmental variables on the distribution of *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes, Squatinidae) in the Argentine–Uruguayan Common Fishing Zone. *Fish Res* 9:212–221
- Vögler R, Milessi A, Duarte LO (2009) Changes in trophic level of *Squatina guggenheim* with increasing body length: relationships with type, size and trophic level of its prey. *Environ Biol Fish* 84:41–52
- Vooren CM, Da Silva KG (1991) On the taxonomy of the angel sharks from southern Brazil, with the description of *Squatina occulta* Sp. N. *Rev. Brasil. Biol.* 51(3), 589-602
- Wakeford RC, Agnew DJ, Middleton DAJ, Pompert JHW, Laptikhovskiy VV (2005) Management of the Falkland Islands multispecies ray fisheries: is species-specific management required? *J North Atl Fish Sci* 35:309-324
- Walker PA, Heessen HJL (1996) Long-term changes in ray population in the North Sea. *ICES J Mar Sci* 53:1085-1093
- Walmsley SA, Leslie RW, Sauer WHH (2007) Managing South Africa's trawl bycatch. *ICES J Mar Sci* 64:405–412
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Ove Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Present climate change. *Nature* 416:389-395
- Watling L (2005) The Global Destruction of Bottom Habitats by Mobile Fishing Gear
- Wilson SK, Fisher R, Pratchett MS, Graham NJ, Dulvy NK, Turner RA, Cakacaka A, Polunin NVC, Rushton SP (2008) Exploitation and habitat degradation as agents of change within coral reef fish communities. *Global Change Biol* 14:2796–2809

CAPÍTULO 2

Efectos de la pesca y la variabilidad climática sobre la dinámica espacio-temporal de los condrictios demersales en el Río de la Plata - Atlántico Sudoccidental

Effects of fishing and climate variability on spatio-temporal dynamics of demersal chondrichthyans in the Río de la Plata, SW Atlantic

Laura Paesch^{1,*}, Walter Norbis^{1,2}, Pablo Inchausti³

¹Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA), Constituyente 1497, 11200 Montevideo, Uruguay

²Laboratorio de Fisiología de la Reproducción y Ecología de Peces, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay

³Centro Universitario Regional del Este, Universidad de la República, Maldonado, Uruguay

ABSTRACT: The structure of marine communities is affected by both fishing and climate variability. The Argentinean–Uruguayan Common Fishing Zone (AUCFZ) comprising the Río de la Plata and its oceanic front (SW Atlantic, 34° 30' to 39° 30' S) has a high environmental variability. Intensive trawling activity results in the bycatch of many chondrichthyan species. Using generalized linear mixed models, we analyzed the effects of commercial fishing effort, sea surface thermal anomalies (SSTA) and depth on the spatio-temporal dynamics of chondrichthyan species richness and total number of individuals in 3 zones of the AUCFZ between 1984 and 2009. Species richness increased with fishing effort in warmer years in the northern zone but displayed the opposite trend in the river and southern zones. While the total number of individuals decreased in the coldest years and at greater depths in the northern zone, these 2 variables had opposite effects in the southern zone. Depth had a stronger effect on both chondrichthyan species richness and the total number of individuals than the other 2 explanatory variables. While SSTA and depth had statistically significant effects on species richness and the total number of individuals, commercial fishing effort was significantly related only with species richness. The spatial variability of both response variables was greater than their temporal variation during the study period. These findings contribute to a greater understanding of the spatio-temporal dynamics of demersal chondrichthyans in the AUCFZ and are of relevance to the long-term sustainable management of chondrichthyans in this area and elsewhere.

KEY WORDS: Species richness · Abundance · Trawling hours · Sea temperature

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

INTRODUCTION

Overfishing and climate variability are two of the main processes affecting the spatio-temporal dynamics of marine fish communities (Hiddink & ter Hofstede 2008). Fishing may affect the dynamics of both fish populations and communities through the selective removal of large-bodied individuals, resulting in a shift in body size spectra of target species (Dulvy et al. 2000, ter Hofstede & Rijnsdorp 2011) and through the bycatch of non-targeted species (Field et al. 2009).

Bottom trawls can have strong effects on habitat structure that may indirectly affect benthic fish species (Jennings & Kaiser 1998). On the other hand, climatic variability affects both primary productivity and the efficiency of energy transfer through bottom-up effects impacting the spatial distribution and abundance of species at higher trophic levels (Rijnsdorp et al. 2009). These changes have been demonstrated in the North Atlantic (Hiddink & ter Hofstede 2008, ter Hofstede & Rijnsdorp 2011) and in Southeastern Australia (Last & White 2011). While the relative impor-

tance of environmental factors varies regionally, changes in sea surface temperature have important effects on marine communities worldwide (Rijnsdorp et al. 2009). For instance, mean annual sea surface temperature was demonstrated to be the best predictor for the latitudinal gradient in benthic fish species richness in the Atlantic Ocean (Macpherson 2002).

The joint effects of climate variability and fishing activities on the structure and dynamics of fish populations and communities are difficult to quantify because both often interact with other environmental drivers (ter Hofstede & Rijnsdorp 2011). As a result, their effects are often region-specific and may vary widely depending on species and community characteristics and regional variation in environmental conditions (Brander 2010). In addition, fish populations and communities often become more sensitive to climate variability after being subjected to intense harvesting (Planque et al. 2010).

Demersal chondrichthyans are often caught incidentally by fisheries that target other species, and tend to be discarded because of their low commercial value (Petersen et al. 2008). Diminishing catch volumes (Stevens et al. 2000) and sharp declines and/or extinction of several chondrichthyan species have been documented worldwide (Ferretti et al. 2010 and references therein). Two main underlying reasons for these declines are that most chondrichthyan species are generally top predators, and that they typically have a 'slow life history' (Stevens et al. 2000) characterized by a slow growth rate, late maturity, low annual fecundity, large adult body size and large size at birth. These features result in low resilience and make chondrichthyan populations particularly vulnerable to intense fishing pressure (Frisk et al. 2005). Several chondrichthyan species have been categorized as near threatened, threatened (vulnerable, endangered, critically endangered) or extinct, at both global and regional scales (IUCN 2013). Field et al. (2009) analyzed the global distribution of threatened chondrichthyan populations from least (vulnerable) to most threatened (critically endangered), showing that the Southwest Atlantic along the coasts of southern Brazil, Uruguay and Argentina was among the most critical regions.

This study was conducted in the Argentinean–Uruguayan Common Fishing Zone (AUCFZ) in the SW Atlantic (34° 30' to 39° 30' S, 52° 00' to 59° 00' W; see Fig. 1), comprising the Río de la Plata and its oceanic front. The area is a region of intensive trawling activity, resulting in the capture of several species of chondrichthyans (Paesch & Domingo 2003). Landings of these species have declined from the 'fishing

down marine food web' process within the AUCFZ (Jaureguizar & Milessi 2008). The abundance and distribution of demersal fish assemblages (including both bony fishes and chondrichthyans) in the AUCFZ and adjacent marine waters are affected by the spatio-temporal variability of environmental conditions (Jaureguizar et al. 2006, Lorenzo et al. 2011). The variation in sea temperature with respect to latitude is the main variable explaining the spatial distribution of chondrichthyans across the southwestern Atlantic Ocean (Menni et al. 2010). However, the impact of fishing on chondrichthyans in the study area remains poorly understood. In this paper, we use long-term catch data (1984 to 2009) of chondrichthyan species collected by research vessels to examine the combined effect of industrial fishing effort and climatic variability on the spatio-temporal dynamics of species richness and abundance of demersal chondrichthyans.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study area referred to as AUCFZ covers 35.848 n mile² and includes the outer region of the Río de la Plata and its adjacent inner continental shelf, the Atlantic Uruguayan coast (depth <50 m) and the outer continental shelf (50 to 250 m) between the latitudes of 34° 30' and 39° 30' S (Fig. 1). The dynamic mixing of freshwater from the Río de la Plata with subtropical waters of the Brazil current and cold waters of the Malvinas/Falkland current generates high spatio-temporal variability in hydrographic parameters and primary productivity in the study area (Acha et al. 2004). The latter is manifested in frontal systems with peaks in primary production related to the spatial dynamics of nutrients from the Río de la Plata and the seasonal latitudinal shifts (northward in winter and spring and southward in summer and autumn) of the confluence between the Brazil and Malvinas/Falklands currents (Ortega & Martínez 2007). Based on the spatial variability in environmental parameters and their associated fish assemblages (Norbis 1993, Jaureguizar et al. 2006, Lorenzo et al. 2011), we divided the study area into 3 zones: (1) the River Zone (RZ), including the outer region of the Río de la Plata and its adjacent inner continental shelf; (2) the Northern Zone (NZ), covering the Atlantic Uruguayan coast (depth <50 m) and the outer continental shelf between 34° 30' and 37° 00' S; and (3) the Southern Zone (SZ), comprising the outer continental shelf from 37° 00' to 39° 30' S (Fig. 1).

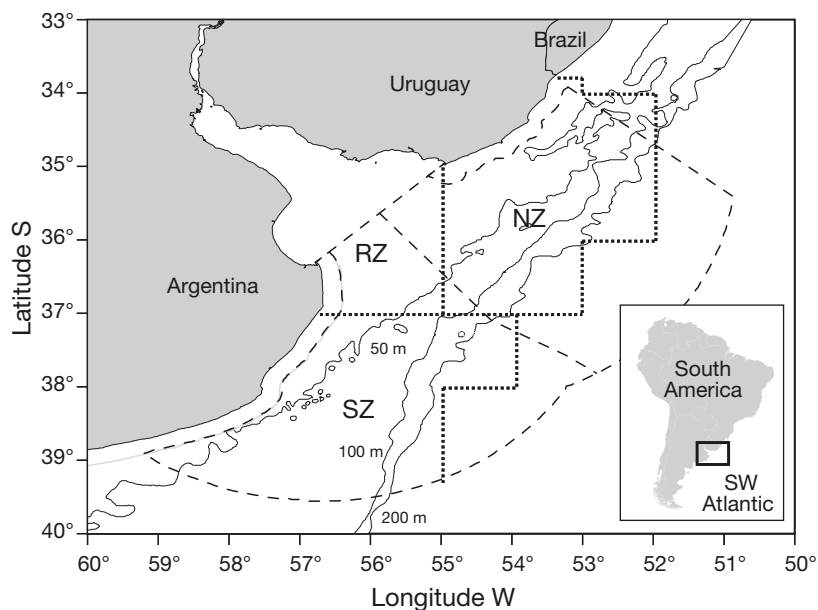


Fig. 1. Study area showing the boundaries of the 3 zones (RZ = River Zone, NZ = Northern Zone, SZ = Southern Zone), represented by dotted lines. Dashed lines indicate the limits of the Argentinean-Uruguayan Common Fishing Zone

Research cruise data

We obtained catch data from 62 bottom trawl research cruises conducted in distinct seasons between 1984 and 2009 by the RV 'Aldebarán' (operated by Dirección Nacional de Recursos Acuáticos, DINARA, Uruguay). Among these 62 cruises, 24 were coastal (depths <50 m) and 38 were in the outer continental shelf (depths between 50 and 250 m; Fig. 1). Trawl stations (hauls) were selected using a stratified random sample design, and each trawl consisted of a 30 min tow during daylight at a speed of approximately 3 knots. A high-opening 'Engel' type bottom trawl with an 80 mm (stretched mesh) cod-end and 24 m horizontal mouth opening was used. The geographic coordinates, depth and total number of individuals of each chondrichthyan species were recorded for each haul. The research cruises were unevenly distributed over time and space during the study period, whereby the Río de la Plata and inner continental shelf were more frequently sampled in spring and the outer continental shelf in autumn (see Table S1 in the Supplement at www.int-res.com/articles/suppl/m508p187_supp.pdf). For analysis, the 3912 total bottom trawls were assigned to 26 geographic degree cells (cells of 1° latitude by 1° longitude; Fig. S1) for each season and year (hereafter instances).

Fishing effort data

As an indicator of fishing effort (equivalent to fishing pressure), we used total monthly trawl hours from the Uruguayan trawling fleet for each of the 26 degree cells in the AUCFZ obtained from fisheries statistics of DINARA for the study period. The trawling coastal commercial fleet targets 2 sciaenid species, the white-mouth croaker *Micropogonias furnieri* and the striped weakfish *Cynoscion guatucupa* in the Río de la Plata and the inner continental shelf (<50 m depths) (Norbis et al. 2006), while the trawling industrial fishing fleet operates in the outer continental shelf, targeting hake *Merluccius hubbsi* (Galli et al. 2013). All chondrichthyan species are caught as bycatch by the commercial fleets. These 2 fishing fleets are comprised of vessels with average dimensions of 23 and 44 m in length, 124 and 608 gross registered tons, and 409 and 1529 HP, respectively (MGAP-DINARA 2010).

Sea surface thermal anomalies

We obtained summer (January to March), autumn (April to June), winter (July to September) and spring (October to December) sea surface temperatures (SST, mean values) for each year from http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.IGOSS/.nmc/.Reyn_Smith/OIv2/.monthly/.sst at a resolution of 0.5° (Reynolds et al. 2002). We calculated sea surface thermal anomalies (SSTA) for each degree cell, season and year by subtracting the mean value between 1984 and 2009 from the SST value at each instance (average surface isotherms by season are provided in Fig. S2).

Data analysis

We studied the spatio-temporal dynamics of species richness (S) and total abundance (N) for the 714 instances for which data was available. Both response variables were analyzed in relation to explanatory variables using generalized linear mixed models (GLMM, Zuur et al. 2009). These models used the Gaussian and Poisson distributions with identity and log links for the total number of individuals and spe-

cies, respectively. All GLMMs incorporated fishing effort, SSTA, depth and zones (North, River and South) as fixed effects, and 2 crossed (i.e. uncorrelated) random effects: the geographic degree, reflecting spatial variation, and season nested within year, denoting the structure of the temporal variation for each response variable. The paucity and unbalanced nature of the sampling design (Table S1) prevented us from jointly considering the spatial and temporal variability in the data. We used the number of hauls in each geographic degree as a weighted variable in all analyses to account for differences in sampling effort among the 714 instances (instances came from the assignment of total hauls to geographic degree for each season and year, see Fig. S3). All analyses started with the same initial model containing all pairwise interactions relevant for the objectives of this research, namely the variation in fishing effort, SSTA and depth among zones, and the main effects of each explanatory variable. All explanatory variables were centered and standardized to facilitate the interpretation of their relative importance. Starting with full models, fixed effects were reduced by sequentially deleting the least significant term in a model and comparing successive steps in model simplification with Akaike's information criterion (AIC; deleting a term whenever $\Delta\text{AIC} > 2$) until arriving at the most parsimonious model that fit the data. All models were subjected to a residual analysis to determine the fulfilment of model assumptions for GLMM (Zuur et al. 2009). Because the appropriate number of degrees of freedom in assessing the statistical significance of GLMM remains controversial, we assessed the statistical significance of the fixed effects for the total number of individuals with estimates of highest posterior density intervals, which are the Bayesian equivalent of confidence intervals, calculated at the 95% level with Markov chain Monte Carlo sampling with 10000 samples (Baayen et al. 2008). For each response variable, we used random effects coefficients (Zuur et al. 2009) to characterize the spatial (among degree cells) and temporal (seasons within years, among years) variation of N and S . These coefficients indicated the magnitude and sign of the variation of N and S from average values predicted by fixed effects. The ratios between the coefficients and standard errors of random effects are analogous to a t -test and were used as an indicator for the relative importance of the spatial and temporal variation of the data, using the criterion that the absolute value of the ratio be greater than 2. We calculated the marginal and conditional R^2 GLMM (Nakagawa & Schielzeth 2013) to evaluate the goodness-of-fit of the fitted model where the marginal

and conditional R^2 are the percent deviance explained solely by fixed factors (R^2_c), and by both fixed and random effects (R^2_m). All GLMMs were analyzed with the libraries lme4 (Bates et al. 2011) and languageR (Baayen et al. 2008) using the program R, ver. 2.15.1 (R Development Core Team 2012).

RESULTS

The fishing effort of the commercial fleet measured by the total trawling hours per geographic degree per year was heterogeneous across both time and space in the AUCFZ. While fishing effort declined from 2000 onwards in the NZ, it increased in the RZ until 2002, with an overall declining trend thereafter (except in 2006, when the effort was anomalously high); and increased in the SZ until 2004, but declined thereafter (Fig. 2). While the majority of fishing effort was concentrated in 2 degree cells, it tended to increase with latitude and depth in the NZ and SZ

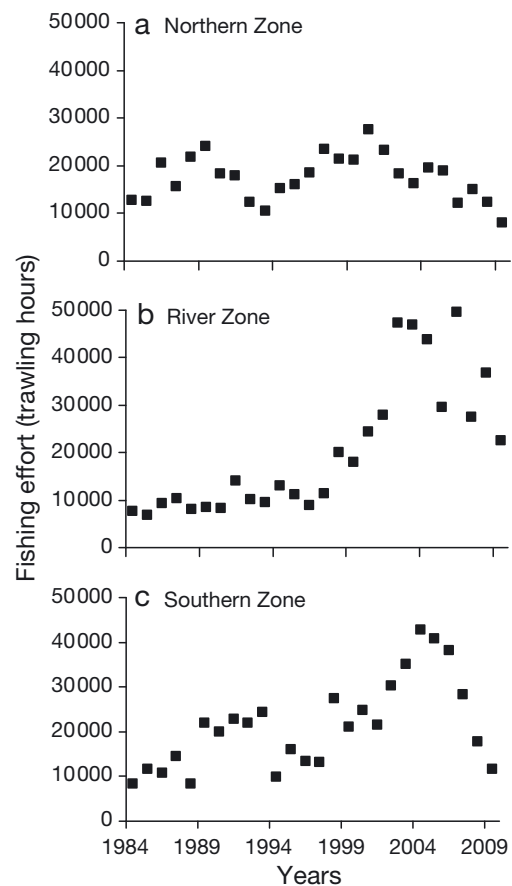


Fig. 2. Annual variation in fishing effort (represented as the total number of trawling hours by the Uruguayan commercial fishing fleet) per year in the (a) Northern, (b) River and (c) Southern Zones for the period between 1984 and 2009

(Fig. 3). SST was on average higher in the NZ than in the SZ and increased from 1996 to 2009 in the RZ (Fig. 4a). SSTA values were positive from 1996 onwards in the RZ, and from 1998 onwards in both the NZ (except 1999) and SZ (except 2003), indicating a sustained warming trend over time in the study area (Fig. 4b).

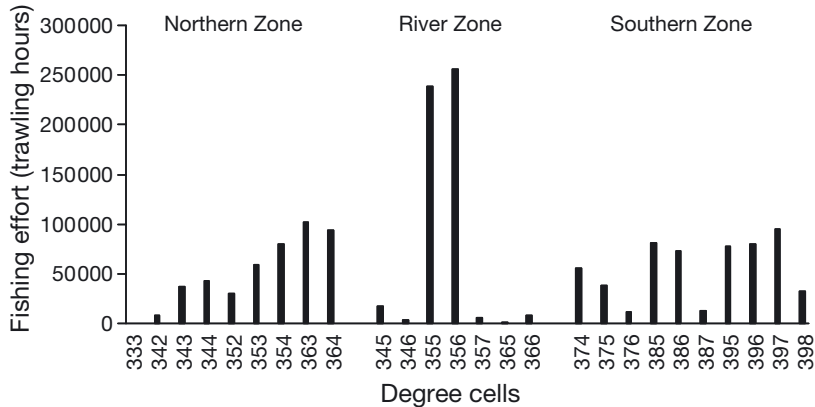


Fig. 3. Spatial variation in fishing effort (represented as the total number of trawling hours by the Uruguayan commercial fishing fleet) per degree cell (1° latitude by 1° longitude; see Fig. S1 in the Supplement at www.int-res.com/articles/suppl/m508p187_supp.pdf for the locations of the cells) in the Northern, River and Southern Zones for the period between 1984 and 2009

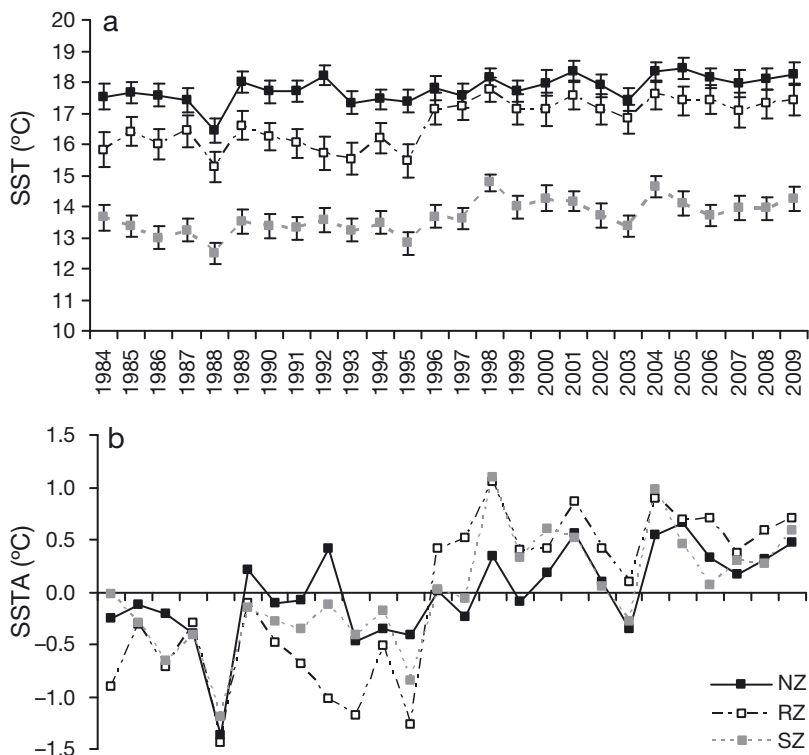


Fig. 4. Average (a) sea surface temperature (SST, standard error is represented by the vertical bars) and (b) sea surface thermal anomalies (SSTA) in the Northern (NZ), River (RZ) and Southern (SZ) Zones for the period between 1984 and 2009

Thirty-five chondrichthyan taxa were registered during the study period, 31 of which were identified to species level (Table 1). Twenty-two of these species have been categorized by the IUCN as critically endangered (1), endangered (5) vulnerable (12), near threatened (3) or least concern (1) (Table 1). Some species typical of the NZ were also found in

the RZ but with a lower occurrence; other species were dominant in the SZ and yet others were largely restricted to the outer continental shelf of both northern and southern zones (Table 1). S increased with fishing effort during warmer years in the NZ but showed opposite trends in the RZ and SZ (Table 2), whereas it increased with depth across the study area (Table 2). According to the magnitude of estimated coefficients, depth (0.146, the same for the 3 zones) had a higher relative importance in explaining average S than fishing effort and SSTA (NZ = 0.051 and 0.034, RZ = -0.042 and -0.040 , SZ = -0.003 and -0.046 , respectively) in the 3 zones (obtained from Table 2). Spatial variation in S was higher (among degree cells, 58.4% of the variance of random effects) than temporal variation in S (29.6% among years and 12.6% among seasons within years). In the final model, the deviance explained by fixed effects ($R^2_m = 0.15$) was 4 times smaller than the variance explained by both fixed and random effects ($R^2_c = 0.65$). There were relatively important deviations from average S predicted by fixed effects at almost all degree cells in each zone (Fig. 5a). There was a temporal trend in the variation in chondrichthyan S , being smaller than the average predicted value before 1989 and stable afterwards throughout the study zone (Fig. 5b). Within-year seasonal variation around the average predicted S was relatively minor and similar among seasons (Fig. 5c-f), with no temporal trend during the study period, and with the lowest values occurring between 1984 and 1989 (Fig. 5b).

Table 1. Chondrichthyan taxa recorded for the period 1984 to 2009 along with the frequency of occurrence (%) in each zone (NZ = Northern Zone, RZ = River Zone, SZ = Southern Zone) and the IUCN Red List of species conservation status: LC = least concern, NT = near threatened, VU = vulnerable, EN = endangered, CR = critically endangered, DD = data deficient, (-) no data (IUCN 2013)

Family	Species	NZ	RZ	SZ	Status
Hexanchidae	<i>Notorhynchus cepedianus</i>	50	36	14	DD
Scyliorhinidae	<i>Scyliorhinus</i> spp.	44	1	56	DD
	<i>Schroederichthys biviuis</i>	44	7	49	DD
Squalidae	<i>Squalus acanthias</i>	43	5	52	VU
	<i>Squalus mitsukurii</i>	52	4	44	DD
Triakidae	<i>Galeorhinus galeus</i>	69	9	22	VU
	<i>Mustelus schmitti</i>	61	22	17	EN
Squatinae	<i>Squatina guggenheim</i>	56	21	22	VU
	<i>Squatina occulta</i>	100			EN
Rajidae	<i>Squatina argentina</i>	63	4	33	EN
	Rajidae spp.	44	12	44	-
	<i>Atlantoraja castelnaui</i>	69	23	8	EN
	<i>Atlantoraja cyclophora</i>	81	17	2	VU
	<i>Atlantoraja platana</i>	100			VU
	<i>Amblyraja doellojuradoi</i>	34		66	
	<i>Dipturus chilensis</i>	40	3	57	VU
	<i>Dipturus trachyderma</i>	54		46	VU
	<i>Rioraja agassizi</i>	65	24	11	VU
	<i>Psammobatis</i> spp.	49	6	44	DD
	<i>Sympterygia bonapartii</i>	53	23	24	DD
	<i>Sympterygia acuta</i>	53	30	17	VU
	<i>Bathyraja</i> spp.	23	3	74	-
	<i>Bathyraja albomaculata</i>	31	2	68	VU
	<i>Bathyraja brachyrops</i>	29		71	LC
	<i>Bathyraja cousseauae</i>			100	-
	<i>Bathyraja griseocauda</i>	8		92	EN
<i>Bathyraja macloviana</i>	32	2	66	NT	
<i>Bathyraja multispinis</i>	20		80	NT	
<i>Bathyraja scaphiops</i>	22		78	NT	
Narcinidae	<i>Discopyge tshudii</i>	53	13	33	VU
Torpedinidae	<i>Torpedo puelcha</i>	93		7	DD
Myliobatidae	<i>Myliobatis goodei</i>	62	35	3	-
Dasyatidae	<i>Dasyatis hypostigma</i>	80	18	2	-
Rhinobatidae	<i>Rhinobatos horkelii</i>	67	31	2	CR
	<i>Zapteryx brevirostris</i>	61	38	2	VU

A total of 299 158 chondrichthyan individuals were captured by research vessels between 1984 and 2010, of which 59, 16 and 25% were in the NZ, RZ and SZ, respectively. We found that while N was significantly lower in colder years and at greater depths in the NZ, the opposite effects were found in the SZ. Overall, N decreased in colder years and increased with depth in the RZ (Table 2). The magnitude of estimated coefficients showed that depth (NZ = -0.303, RZ = 0.749, SZ = 0.265; obtained from Table 2) also had a higher relative importance in the average number of individuals than SSTA in the 3 zones (NZ = -0.056, RZ = -0.320, SZ = 0.061) (obtained from Table 2). There was low spatial variability

(29.8%) and very low temporal variability among (0.4%) and within (2.1%) years in the average number of individuals (residual variance = 67.7%) across the study area. The deviance explained by the fixed effects ($R^2_m = 0.33$) was approximately half the variance explained by the entire model ($R^2_c = 0.55$). There was substantial spatial variation in the average number of chondrichthyan individuals explained by fixed effects in the 3 zones (Fig. 6a). In contrast, there was little temporal variation (except for 1984 and 1994) in N (Fig. 6b). Nonetheless, the within-year seasonal variation around the average number of individuals showed deviations from the average predicted value for several years (except in winter) (Fig. 6c–f).

DISCUSSION

The main results obtained in this study were (1) depth and SSTA had statistically significant effects on S and N , but fishing effort by the commercial fleet was significantly related only with S ; (2) depth had a stronger effect on both chondrichthyan S and N than the other explanatory variables; and (3) the spatial variability of S and N was stronger than their temporal variability across the study area for the period analyzed.

Depth was a key variable explaining the number of individuals and species richness in the entire study area. Similarly, a marked zonation in the spatial distribution of chondrichthyans off the western coast of southern Africa was governed by depth and latitude (Compagno et al. 1991). In the southwestern Atlantic, bathymetric gradients associated with water temperature, salinity and other habitat features determine the spatial distributions of many chondrichthyan species (Menni et al. 2010). In the RZ, where bottom salinity covaries with bathymetry (Acha et al. 2004), the increase in the number of chondrichthyan individuals with depth is due to increasing marine influence, which allows marine species to occupy the outer estuary (Jau-reguizar et al. 2006, Lorenzo et al. 2011). In our study,

Table 2. Results of the final generalized linear mixed models (GLMM) analyzing the effects of fishing effort of the commercial fleet (effort), sea surface temperature anomalies (SSTA) and depth of trawling events for the chondrichthyan species richness (S) and the total number of individuals (N) by zone. Results are shown for estimated coefficients, their standard errors (SE) and the statistical significance for the explanatory variables having fixed effects. For each response variable, the intercept reflects the mean value for the Northern Zone (NZ, taken as the group of reference); the River Zone (RZ) and Southern Zone (SZ) coefficients are the changes in the mean value of the response variable between the RZ and SZ and the group of reference (NZ). Effort, SSTA, and Depth are the slopes for the reference group (NZ); RZ \times Effort, SZ \times Effort, RZ \times SSTA, SZ \times SSTA, RZ \times Depth and SZ \times Depth reflect the changes in slopes of the fishing effort, SSTA and depth for the RZ and SZ and the slopes of the group of reference (NZ). For each response variable, these coefficients reflect the magnitude of the effect of each explanatory variable with respect to the group of reference. We then obtained the coefficients for each explanatory variable and their interactions by recalculating the magnitude of their effects for each zone (mentioned in the text). All explanatory variables were centred and standardized prior to the analyses. pMCMC is the probability of having obtained a result as or more extreme than the one estimated in the data that was estimated using the Markov chain Monte Carlo method (see 'Materials and methods: Data analysis' for details)

Fixed effects	S			N		pMCMC Pr(> t)
	Estimate	SE	Pr(> z)	Estimate	SE	
Intercept	2.232	0.155	<0.001	5.877	0.160	<0.001
RZ	-0.582	0.216	0.007	-0.574	0.330	0.082
SZ	-0.248	0.194	0.202	-0.586	0.224	0.009
Effort	0.051	0.012	<0.001	-	-	-
SSTA	0.034	0.017	0.045	-0.056	0.027	0.034
Depth	0.146	0.025	<0.001	-0.303	0.065	<0.001
RZ \times Effort	-0.094	0.031	0.003	-	-	-
SZ \times Effort	-0.053	0.020	0.007	-	-	-
RZ \times SSTA	-0.074	0.015	<0.001	-0.264	0.029	<0.001
SZ \times SSTA	-0.080	0.016	<0.001	0.117	0.032	<0.001
RZ \times Depth	-	-	-	1.052	0.206	<0.001
SZ \times Depth	-	-	-	0.568	0.092	<0.001

the increased number of individuals with depth in the SZ was related to the presence of several *Bathyraja* species, whose thermal preferences were associated with greater depths (Menni et al. 2010). Conversely, the decrease in the number of individuals with depth in the NZ was explained by the fact that most chondrichthyan species characteristic of this zone typically occur at depths <200 m (Norbis 1993, Paesch 2006), probably due to thermal preferences and resource availability (Brown 1984).

The availability and species composition of the trophic resources consumed by demersal fishes varies with depth across the continental shelf (Macpherson & Duarte 1991). Chondrichthyan species are generally at the highest trophic levels (Field et al. 2009) and often consume a wide variety of prey species. Most demersal chondrichthyan species in the study area consume benthic invertebrates (polychaetes, crustaceans and mollusks) and prey oppor-

tunistically on fishes as adults (Paesch 2000). These ontogenetic shifts in diet are generally associated with changes in their bathymetric distribution as they seek prey. In addition, several chondrichthyan species recorded in this study change their bathymetric distribution during breeding, parturition and/or egg-laying (Vooren 1997).

The opposite effects of SSTA on species richness and the number of individuals in each zone were expected, and are likely related to the thermal preferences of the species that inhabit each zone. The increased species richness in warmer years and the decline in the total number of individuals in the coldest years in the NZ are consistent with each other. In this sense, there are persistent fish assemblages (comprising both bony and chondrichthyan fishes) in terms of their species composition and environmental requirements in the estuarine, coastal and shelf environments of the study area (Jaureguizar et al. 2006, Menni et al. 2010, Lorenzo et al. 2011). The chondrichthyan assemblages in the NZ (>50 m) are clearly separated from those of the SZ by the 10°C bottom isotherm (Prensky & Sánchez 1988, Norbis 1993), with species in the NZ preferring bottom temperatures of about 12 to 18°C

(Menni et al. 2010, Lorenzo et al. 2011). Sharks such as *Galeorhinus galeus*, *Mustelus schmitti* and *Squatina guggenheim*, the skates *Atlantoraja castelnaui*, *A. cyclophora*, *A. platana*, *Rioraja agassizi*, *Sympterygia bonapartii* and *S. acuta*, and other rays such as *Myliobatis goodei*, *Dasyatis hypostigma*, *Rhinobatos horkelii* and *Zapterix brevirostris* are characteristic of this northern continental shelf fish assemblage, although some have also been recorded in deeper areas of the RZ (Jaureguizar et al. 2006, Paesch 2006, Lorenzo et al. 2011). Chondrichthyan species occurring in the RZ that prefer temperature ranges of 14.2 to 20.1°C in the outer estuary were less abundant in the RZ, where increases in temperature are often associated with decreases in salinity (Lorenzo et al. 2011). In terms of chondrichthyan species composition, the main difference between the NZ and SZ was the presence of *Bathyraja* species. Most species of *Bathyraja* and *Amblyraja doelloju-*

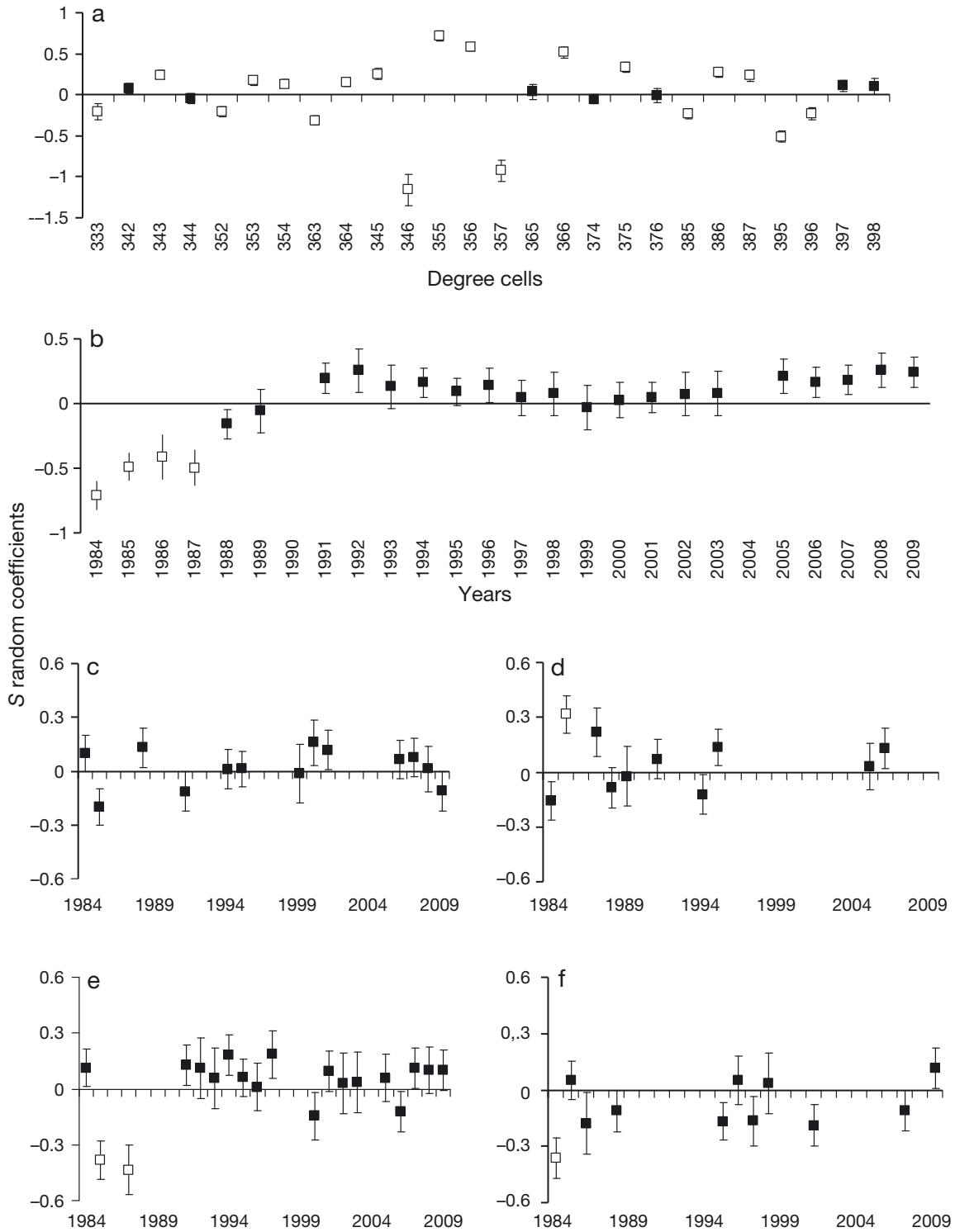


Fig. 5. Spatial and temporal variation of chondrichthyan species richness (S) characterized by the coefficients of random effect obtained from the generalized linear mixed models. The random effect coefficients (differences between the observed and predicted mean species richness) and their standard error are shown for (a) each degree cell (see Fig. S1 in the Supplement), (b) by year and by season in years: (c) autumn, (d) winter, (e) spring and (f) summer. White squares indicate large temporal/spatial variation as quantified by the absolute value >2 of the ratio between the coefficients and standard errors of random effects. The error bars in panel (a) were too small to be shown for most cells. Note the different scales in the y-axis for panels (a), (b) and (c-f)

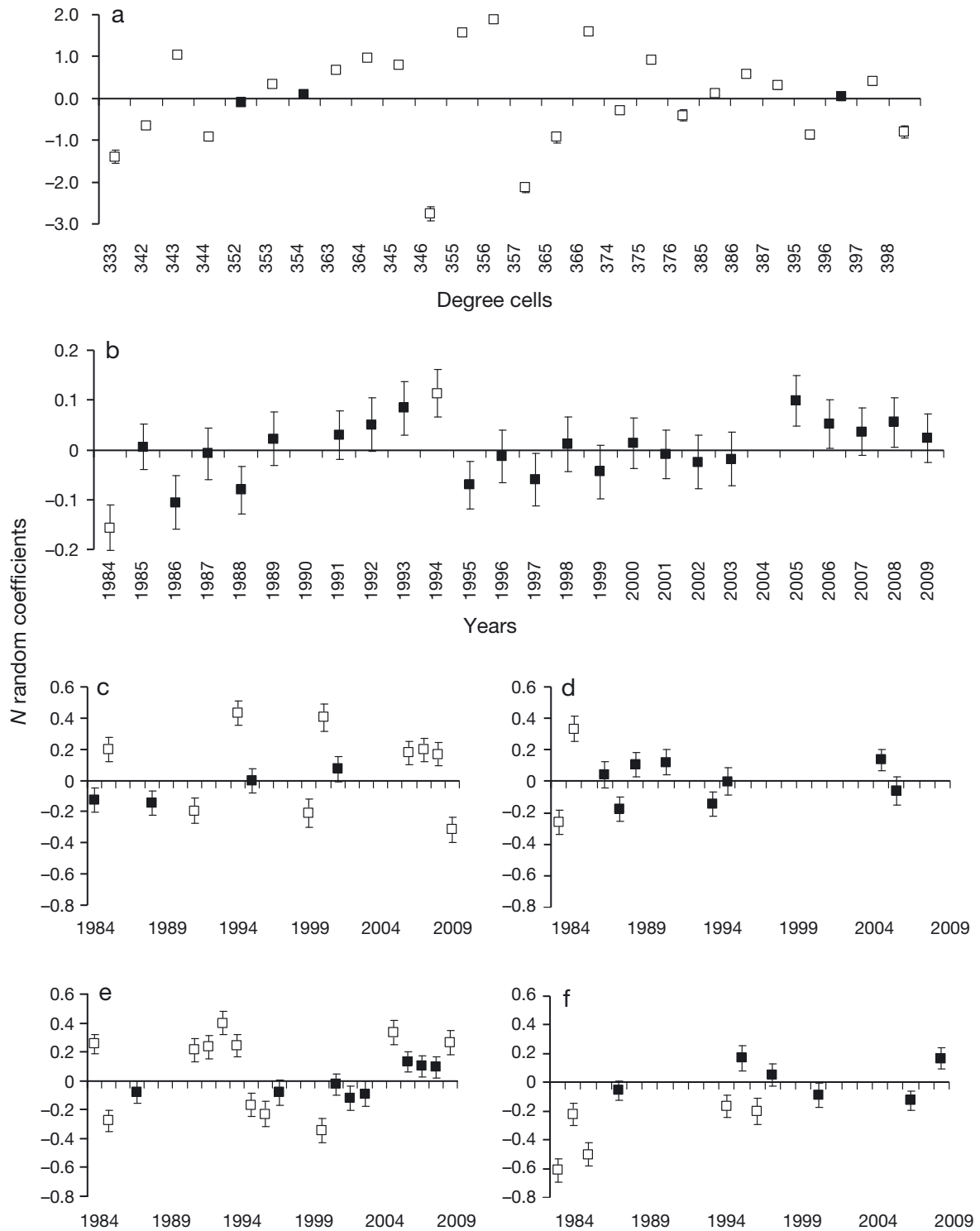


Fig. 6. Spatial and temporal variation in the total number of chondrichthyan individuals (N) characterized by the coefficients of random effects obtained from the generalized linear mixed models. The random effect coefficients (differences between the observed and the predicted mean number of chondrichthyans) and their standard error are shown for (a) each degree cell (see Fig. S1 in the Supplement), (b) by year, and by season in each year: (c) autumn, (d) winter, (e) spring and (f) summer. White squares indicate large temporal/spatial variation as quantified by the absolute value > 2 of the ratio between the coefficients and standard errors of random effects. The error bars for random effect coefficients for panel (a) were too small to be shown.

Note the different scales in the y-axis for panels (a), (b) and (c) to (f)

radoi are part of the Magellanic fauna that is restricted to areas with low sea temperature (Menni et al. 2010) and generally found south of 37° S. However, some taxa such as *Squalus acanthias*, *S. mitisukurii*, *Schroederichthys bivius*, *Scyliorhinus* spp., *Dipturus chilensis* and *Discopyge tschudii* were present both in the NZ and SZ. These species were widely distributed in the outer continental shelf, where a mixing of warm temperate and cold temperate species occurs (Menni et al. 2010), related to the large, permanent frontal system formed at 36° S by the convergence of the Brazil and Malvinas/Falklands currents (Acha et al. 2004). The high chondrichthyan species diversity in the southwestern Atlantic is associated with marine frontal zones due to the higher abundance of food resources (Lucifora et al. 2012).

In general, there is little information about the impacts of climate warming on most shark and ray species anywhere in the world (Chin & Kyne 2007). Studies concerned with the effects of climate warming on marine communities in the North Atlantic that have included references to chondrichthyan species have discussed the implications for their abundance (e.g. a trend for species with cool water affinity to decline with warming) (Poulard & Blanchard 2005) and distribution (e.g. a trend to move deeper with warming) (Perry et al. 2005). However, Williams et al. (2008) found that the geographic distribution and relative abundance of chondrichthyans along the northern coast of Norway did not appear to change significantly despite an increase in average water temperature between 1992 and 2005. The effects of climate variability across the study area are rather complex because the dynamic mixing of marine currents and freshwater generates frontal zones that play a fundamental role in offering feeding and/or reproductive habitats for all fishes (Acha et al. 2004). The effects of sea temperature on total abundance and species richness could be indirect, and expressed through an impact on the abundance and spatial distribution of trophic resources and the habitat preferences of each chondrichthyan species. Despite knowing the ranges of bottom temperature and salinity preferences for most chondrichthyan species in the study area (Menni et al. 2010), the lack of continuous data for these key variables from all seasons analyzed prevented us from using this ecophysiological information to understand the effects of SSTA that we detected. Most chondrichthyan species in the study area are opportunistic predators and their diets have an ontogenetic variation (Paesch 2000). We thus find it difficult to disentangle the effects of SSTA, as

mediated by food resource abundance and habitat preferences, on total abundance and species richness of chondrichthyans in the study area.

The different effects of fishing effort on chondrichthyan species richness among the 3 zones may be a consequence of the spatially uneven distribution of the fishing effort across the study area. Although the Uruguayan industrial coastal fleet targeting white-mouth croaker *Micropogonias furnieri* and striped weakfish *Cynoscion guatucupa* operates both in the Rio de la Plata (RZ) and Atlantic coast (NZ, depth <50 m), its effort is largely concentrated in the former zone. Besides being strongly constrained by low salinity in the RZ (Jaureguizar et al. 2006, Lorenzo et al. 2011), chondrichthyan species richness is further impacted by the concentrated fishing effort of the coastal fishing fleet. The effort of the offshore fleet targeting hake *Merluccius hubbsi* was concentrated on the continental shelf and slope (50 to 400 m depth; NZ and SZ). However, in the NZ, the offshore fleet operates at depths greater than 200 m because of the seasonally banned area for young hake (Velasco et al. 2007). The annual ban on trawling between 34° 30' and 37° 30' S to protect juvenile hake could thus indirectly and partially protect many chondrichthyan species in the NZ (Oddone et al. 2007). The hake ban area in depths between 80 and 200 m could generate source-sink dynamics (Pulliam 1988) that would lead to high species richness in the NZ. Therefore, the increase of species richness with fishing effort in the NZ may be analogous to a rarefaction curve in which higher species richness would result from the protection derived from the banned hake area.

In contrast to species richness, the total number of chondrichthyan individuals was not significantly related to fishing effort. We had expected that the commercial fishing effort would negatively affect total chondrichthyan abundance obtained from fishery-independent research vessel surveys, but no such relationship was observed. Chondrichthyans were not targeted by the Uruguayan commercial fishing fleet. The capture of some species reported in this study are declared (identified at a rough level of taxonomic resolution) in Uruguayan fishery statistics (Paesch & Domingo 2003). Total landings of chondrichthyans (only sharks) by the Uruguayan commercial fleet between 1977 and 2001 ranged between 650 and 1600 t yr⁻¹ until 1993, increased from 1994 (when skate landing began) onwards reaching a maximum of around 4000 t in 1997, and subsequently declined (Paesch & Domingo 2003). However, as the 3 target species of the Uruguayan fleet (mentioned

above) accounted for more than 90% of the annual catches between 1996 and 2009 (data obtained from the web site of Comisión Técnico Mixta del Frente Marítimo, CTMFM; see Table S2 in the Supplement at www.int-res.com/articles/suppl/m508p187_supp.pdf), chondrichthyans represented less than 7% of the catch.

The geographic ranges of most chondrichthyan species extend beyond the boundaries of the study area to the north and/or south as consequence of migration (Vooren 1997). Consequently, these fishery resources are also exploited by the fleets of Argentina (inside and outside the AUCFZ) and southern Brazil. The fishery statistics from southern Brazil showed a reduction in the catch of several species of demersal chondrichthyans between 1975 and 1997 after a large increase in the fishing effort (Villwock de Miranda & Vooren 2003). The biomass of several demersal chondrichthyans declined as the fishing effort by the Argentinean commercial fleet increased between 1991 and 1998 (Massa et al. 2004). Our analysis does not show statistically significant relationships between the total number of individuals and fishing effort. The large concentration of effort in only 2 geographic degrees (Fig. 3) and the temporal decrease of the Uruguayan fishing effort (Fig. 2) that did not target chondrichthyans may explain why we did not detect significant effects of fishing effort on the total chondrichthyan abundance despite having 25 yr of data. Given that chondrichthyans were not the target species of commercial fishing fleets, many captured individuals with no commercial value were discarded. However, capture may not necessarily imply death since several chondrichthyan species have a high post-catch survival (Braccini et al. 2012).

Little is known about how trawl fisheries have impacted chondrichthyan species at the community level in our study area. The highest reported chondrichthyan commercial catches by the Argentinean fishing fleet occurred between 34 and 41°S (including the AUCFZ; Fig. 1), and overlapped with the hotspots of chondrichthyan diversity (Lucifora et al. 2012). While the vulnerability of chondrichthyans to fishing effort has been well documented at a single species level (Field et al. 2009 and references therein), its overall effects at the community level remain poorly known, and existing studies have drawn conflicting conclusions. Several chondrichthyan species showed different responses to changes in fishing pressure in the central Mediterranean Sea (Ferretti et al. 2005) and in southern Africa (Petersen et al. 2008). In the eastern Mediterranean Sea, chondrichthyan species richness and abundance declined due

to fishing, but differential responses to fishing exploitation at the species level were found (Damalas & Vassilopoulou 2011). The reduction of trawl fishing effort was suggested to account for the recovery of chondrichthyan populations in the Cantabrian Sea (Sánchez et al. 2005); however, the current fishing levels along the northern coast of Norway do not appear to be impacting the populations of the more common chondrichthyan species (Williams et al. 2008).

Given that natural communities are generally assemblages of a few abundant species and many rarer ones, the use of aggregate metrics such as the total number of individuals may hinder the detection of individual species declines caused by increases in fishing effort. This is because declines of less abundant species due to high fishing effort might be compensated by increases of more abundant ones at the local scale, thus weakening the overall relation between the total number of chondrichthyan individuals and the fishing effort (Dulvy et al. 2000). Nevertheless, we believe that analyses of aggregate metrics such the total number of chondrichthyan individuals are worth pursuing when evaluating the overall effect of fisheries on non-targeted species. The direct effect of fishing effort on the abundance of non-targeted species largely depends on the fine-scale coincidence among the spatial distributions of the targeted and non-targeted species (Gillis 2003), but there is very little knowledge of the fine spatio-temporal distribution of chondrichthyan species in the AUCFZ. Dulvy et al. (2000) suggested that the contrasting species response to high fishing effort was related to their body size ranges. Some chondrichthyan species in the study area could be considered nearly small-bodied species that would have more recovery potential than other large-bodied species (Ward-Paige et al. 2012). The absence of a significant relationship between the total number of individuals and fishing effort could therefore be explained by species-specific responses to fishery mortality in relation to body size. These aspects will be analyzed in other studies.

We found that spatial variability in S was greater than its temporal variability (both between years and seasons within years) and that there was greater spatial variation in the RZ than in the SZ and NZ. Chondrichthyan species are mainly marine (Field et al. 2009), and thus their presence in the RZ is intermittent depending upon variability in hydrographic conditions (mainly salinity). The presence of estuarine and coastal species demonstrates the influence of the high/low freshwater discharge of the Río de la Plata

during El Niño and La Niña years (Genta et al. 1998), respectively. Chondrichthyan species assemblages in the NZ and SZ were spatially and temporally persistent, with bottom sea temperature being the main environmental factor that separated these species assemblages (Menni et al. 2010). The boundary between southern and northern species assemblages often shifts northward during the cold months and southward in warm months depending on fluctuations in the Falkland/Malvinas current (Ortega & Martínez, 2007). In addition, the number and composition of chondrichthyan species in the study area was similar to those reported by Abella et al. (1979) between 1973 and 1978, which suggests the permanence of most chondrichthyan species in the study area over time.

The spatial variability of N was stronger than the magnitude of its temporal variation. The geographic range of most chondrichthyan species exceeds the limits of the study area, with most species having a continuous distribution in the warm temperate Argentinean Zoogeographic Province along the coast of southern Brazil, Uruguay and northern Argentina (Menni et al. 2010). Nonetheless, the northern limits of some species belonging to the Magellanic Zoogeographic Province reach the SZ of AUCFZ (Menni et al. 2010). Species with large geographic ranges tend to have higher local abundances than species with restricted geographic ranges (Brown 1984). This same pattern was observed in the study area, where the most abundant demersal chondrichthyan species tended to be widely distributed (i.e. occurring in more than 30% of the total area) and species with either intermediate or low abundances displayed restricted geographic distribution (i.e. less than 30% of the total area) (Paesch 2006).

The within-year variation in the number of individuals showed important deviations from the average predicted value for most years, mainly during autumn and spring. This may be related to seasonal reproductive movement of many species in the study area (Vooren 1997). For instance, *M. schmitti* and *S. guggenheim* adults move to shallow waters during breeding periods (Vooren 1997, Oddone et al. 2007) and migrate to deeper waters in the continental shelf of southern Brazil after parturition (Vooren 1997). Both *Squalus* species migrate northwards in the colder months and southwards in warmer periods, following the fluctuations of Falkland/Malvinas current (Prensky & Sánchez 1988). These *Squalus* species, as well as *S. bonapartii*, *D. tschudii*, *G. galeus*, *M. schmitti* and *Notorhynchus cepedianus*, are all winter migrants in the southern Brazilian shelf and

return to reproduce in Argentine and Uruguayan waters during the summer (Vooren 1997). SSTA were mostly negative in the study area between 1984 and 1995 in the 3 zones, in agreement with Lentini et al. (2001) after El Niño events in the offshore regions of the Rio de la Plata. The winter migrants could have been more abundant during the cooler period, but the data were not analyzed by species.

Our study quantitatively examined the long-term effects of fishing effort, depth and SSTA as a proxy of climate variability on 2 aggregate metrics (total number of individuals and species richness) of the chondrichthyan community structure in a large area of the southwestern Atlantic. We are unaware of other community-level studies for chondrichthyans carried out over comparable lengths of time in the southwestern Atlantic. Large data sets typically enhance the possibility of detecting statistically significant effects (even of small magnitude) on the response variables in any statistical analysis.

In closing, given that several chondrichthyan species in the SW Atlantic have been declared 'vulnerable' or 'endangered' (IUCN 2013), future studies should aim to evaluate the amount caught, amount discarded and the fishing mortality per species by the commercial fishing fleets, as well as the climatic variability at a sufficiently small spatial resolution (i.e. degree cells), so as to assess the effects of these 2 key drivers in the context of accelerating changes in the marine environment.

Acknowledgements. We are grateful to the crew of the RV 'Aldebarán', and to our colleagues of the Biology Department at DINARA who carried out the sampling onboard over the study period. We thank Dr. Dermot Antoniades for kindly revising and improving the English grammar and the 4 anonymous reviewers whose valuable comments improved the manuscript. This paper is part of the PhD thesis of L.P., which was funded in part by Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII, Uruguay), and Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA).

LITERATURE CITED

- Abella A, Arena G, Nion H, Ríos C (1979) Peces bentónicos del Río de la Plata y de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguay. In: Memorias del Seminario sobre Ecología Bentónica y Sedimentación de la plataforma continental del Atlántico Sur. UNESCO, ROSTLAC, Montevideo, p 291–323
- Acha EM, Mianzan HW, Guerrero RA, Favero M, Bava J (2004) Marine fronts at the continental shelves of austral South America: physical and ecological processes. *J Mar Syst* 44:83–105
- Baayen RH, Davidson DJ, Bates DM (2008) Mixed-effects modelling with crossed random effects for subjects and

- items. *J Mem Lang* 59:390–412
- Bates D, Maechler M, Bolker B (2011) lme4: Linear mixed-effects models. R package version 0.999375-42. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Braccini M, Van Rijn J, Frick L (2012) High post-capture survival for sharks, rays and chimaeras discarded in the main shark fishery of Australia? *PLoS ONE* 7:e32547
- Brander K (2010) Impacts of climate change on fisheries. *J Mar Syst* 79:389–402
- Brown JH (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *Am Nat* 124:255–279
- Chin A, Kyne PM (2007) Vulnerability of chondrichthyan fishes of the Great Barrier Reef to climate change. In: Johnson JE, Marshall PA (eds) *Climate change and the Great Barrier Reef: a vulnerability assessment*. Great Barrier Reef Marine Park Authority and Australian Greenhouse Office, Townsville, p 393–425
- Compagno LJV, Ebert DA, Cowley PD (1991) Distribution of offshore demersal cartilaginous fish (Class Chondrichthyes) off the west coast of Southern Africa, with notes on their systematics. *Afr J Mar Sci* 11:43–139
- Damalas D, Vassilopoulou V (2011) Chondrichthyan bycatch and discards in the demersal trawl fishery of the central Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *Fish Res* 108:142–152
- Dulvy NK, Metcalfe JD, Glanville J, Pawson MG, Reynolds JD (2000) Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates. *Conserv Biol* 14:283–293
- Ferretti F, Myers RA, Sartor P, Serena F (2005) Long term dynamics of the chondrichthyan fish community in the upper Tyrrhenian Sea. Theme session N: elasmobranch fisheries science. *ICES CM* 2005/N:25
- Ferretti F, Worm B, Britten GL, Heithaus MR, Lotze HK (2010) Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecol Lett* 13:1055–1071
- Field IC, Meekan MG, Buckworth RC, Bradshaw CJA (2009) Susceptibility of sharks, rays and chimaeras to global extinction. *Adv Mar Biol* 56:275–363
- Frisk MG, Miller TJ, Dulvy NK (2005) Life histories and vulnerability to exploitation of chondrichthyans: inferences from elasticity, perturbation and phylogenetic analyses. *J Northwest Atl Fish Sci* 35:27–45
- Galli O, Norbis W, Paesch L, Rodríguez C (2013) Evaluación de la merluza (*Merluccius hubbsi*) mediante modelos dinámicos de producción excedente y modelos edad estructurados. In: Gutiérrez N, Defeo O (eds) *Evaluación de recursos pesqueros del Uruguay mediante modelos dinámicos*. DINARA-FAO, Montevideo, p 45–54
- Genta JL, Perez-Iribarren G, Mechoso CR (1998) A recent increasing trend in the stream flow of rivers in southeastern South America. *J Clim* 11:2858–2862
- Gillis DM (2003) Ideal free distributions in fleet dynamics: a behavioural perspective on vessel movement in fisheries analysis. *Can J Zool* 81:177–187
- Hiddink JG, ter Hofstede R (2008) Climate induced increases in species richness of marine fishes. *Glob Change Biol* 14:453–460
- IUCN (2013) IUCN red list of threatened species. www.iucnredlist.org (accessed June 2013)
- Jaureguizar AJ, Milessi AC (2008) Assessing the sources of the fishing down marine food web process in the Argentinean-Uruguayan Common Fishing Zone. *Sci Mar* 72: 25–36
- Jaureguizar A, Menni R, Lasta C, Guerrero R (2006) Fish assemblage of the northern Argentine coastal system: spatial patterns and their temporal variations. *Fish Oceanogr* 15:326–344
- Jennings S, Kaiser MJ (1998) The effects of fishing on marine ecosystems. *Adv Mar Biol* 34:201–352
- Last PR, White WT (2011) Biogeographic patterns in the Australian chondrichthyan fauna. *J Fish Biol* 79: 1193–1213
- Lentini CAD, Podestá GG, Campos EJD, Olson DB (2001) Sea surface temperature anomalies on the western South Atlantic from 1982 to 1994. *Cont Shelf Res* 21:89–112
- Lorenzo MI, Díaz de Astarloa JM, Norbis W, Cousseau MB (2011) Long term fish assemblages as units of management in a temperate estuary (Rio de la Plata - SW Atlantic Ocean). *Braz J Oceanogr* 59:43–59
- Lucifora LO, García BV, Menni RC, Worm B (2012) Spatial patterns in the diversity of sharks, rays, and chimaeras (Chondrichthyes) in the Southwest Atlantic. *Biodivers Conserv* 21:407–419
- Macpherson E (2002) Large-scale species-richness gradients in the Atlantic Ocean. *Proc Biol Sci* 269:1715–1720
- Macpherson E, Duarte CM (1991) Bathymetric trends in demersal fish size: is there a general relationship? *Mar Ecol Prog Ser* 71:103–112
- Massa AM, Lucifora LO, Hozbor NM (2004) Condrictios de las regiones costeras bonaerense y uruguaya. In: Sánchez RP, Bezzi SI (eds) *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros, Tomo 4: Los Peces Marinos de Interés Pesquero. Caracterización Biológica y Evaluación del Estado de Explotación*. INIDEP, Mar del Plata, p 85–99
- Menni RC, Jaureguizar A, Stehmann M, Lucifora L (2010) Marine biodiversity at the community level: zoogeography of sharks, skates, rays and chimaeras in the south-western Atlantic. *Biodivers Conserv* 19:775–796
- MGAP-DINARA (2010) Boletín Estadístico Pesquero 2009. Dirección Nacional de Recursos Acuáticos, Montevideo
- Nakagawa S, Schielzeth H (2013) A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Method Ecol Evol* 4:133–142
- Norbis W (1993) Estructura y persistencia de la comunidad de peces demersales en el frente oceánico del Río de la Plata. PhD dissertation, Universidad Politécnica de Catalunya, Barcelona
- Norbis W, Paesch L, Galli O (2006) Los recursos pesqueros de la costa de Uruguay: ambiente, biología y gestión. In: Menafra R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D (eds) *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*. Vida Silvestre, Montevideo, p 197–209
- Oddone MC, Paesch L, Norbis W, Velasco G (2007) Population structure, distribution and abundance patterns of the Patagonian smoothhound *Mustelus schmitti* Springer, 1939 (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Triakidae) in the Rio de la Plata and inner continental shelf, SW Atlantic Ocean (34°30'-39°30'S). *Braz J Oceanogr* 55:167–177
- Ortega L, Martínez A (2007) Multiannual and seasonal variability of water masses and fronts over the Uruguayan shelf. *J Coast Res* 23:618–629
- Paesch L (2000) Hábitos alimentarios de algunas especies de elasmobranquios en el frente oceánico del Río de la Plata. *Frente Marít* 18:71–90
- Paesch L (2006) Estructura de la comunidad de elasmobranquios demersales en el Río de la Plata y su frente oceánico. MSc dissertation, Universidad de la República, Montevideo
- Paesch L, Domingo A (2003) La pesca de condrictios en el Uruguay. *Frente Marít* 19:207–216

- Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308:1912–1915
- Petersen S, Honing MB, Ryan PG, Underhill LG, Compagno LJV (2008) Chondrichthyan bycatch in demersal longline and trawl fisheries off South Africa. In: Petersen SL, Nel DC, Ryan PG, Underhill LG (eds) *Understanding and mitigating vulnerable bycatch in southern African trawl and longline fisheries*. Report Series 2008/Marine/002, WWF South Africa, Cape Town, p 101–125
- Planque B, Fromentin JM, Cury P, Drinkwater KF, Jennings S, Perry RI, Kifani S (2010) How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *J Mar Sci* 79:403–417
- Poulard JC, Blanchard F (2005) The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES J Mar Sci* 62: 1436–1443
- Prensky B, Sánchez F (1988) Estudio preliminar sobre asociaciones ícticas en la Zona Común de Pesca Argentino Uruguay. *Publ Com Téc Mix. Frente Marít* 4:75–87
- Pulliam RH (1988) Sources, sinks, and population regulation. *Am Nat* 132:652–661
- R Development Core Team (2012) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. www.r-project.org
- Reynolds RW, Rayner NA, Smith TM, Stokes DC, Wang W (2002) An improved in situ and satellite SST analysis for climate. *J Clim* 15:1609–1625
- Rijnsdorp AD, Peck MA, Engelhard GH, Mollmann C, Pinnegar JK (2009) Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES J Mar Sci* 66:1570–1583
- Sánchez F, Rodríguez-Cabello C, Olaso I (2005) The role of elasmobranchs in the Cantabrian Sea shelf ecosystem and impact of the fisheries on them. *J Northwest Atl Fish Sci* 35:467–480
- Stevens JD, Bonfil R, Dulvy NK, Walker PA (2000) The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *J Mar Sci* 57:476–494
- ter Hofstede R, Rijnsdorp A (2011) Comparing demersal fish assemblages between periods of contrasting climate and fishing pressure. *ICES J Mar Sci* 68:1189–1198
- Velasco G, González SB, Oddone MC, Fernández A (2007) Determinación y análisis histórico de las áreas de concentración de juveniles de merluza, *Merluccius hubbsi* marini, 1933 (Teleostei, Gadiformes), en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguay, entre el otoño de 1986 y el invierno de 1991. *Bol Inst Pesca Sao Paulo* 33:253–263
- Villwock de Miranda L, Vooren CM (2003) Captura e esforço da pesca de elasmobrânquios demersais no sul do Brasil nos anos de 1975 a 1997. *Frente Marít* 19:217–231
- Vooren CM (1997) Demersal elasmobranchs. In: Seeliger U, Odebrecht C, Castello JP (eds) *Subtropical convergence environments: the coast and sea in the southwestern Atlantic*. Springer, Berlin, p 141–146
- Ward-Paige CA, Keith DM, Worm B, Lotze HK (2012) Recovery potential and conservation options for elasmobranchs. *J Fish Biol* 80:1844–1869
- Williams T, Helle K, Aschan M (2008) The distribution of chondrichthyans along the northern coast of Norway. *ICES J Mar Sci* 65:1161–1174
- Zuur AF, Ieno EN, Walker, NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media, Berlin

Editorial responsibility: Omar Defeo, Montevideo, Uruguay

*Submitted: November 19, 2013; May 21, 2014
Proofs received from author(s): July 22, 2014*

Effects of fishing and climate variability on spatio-temporal dynamics of demersal chondrichthyans in the Río de la Plata, SW Atlantic

Laura Paesch^{1,*}, Walter Norbis^{1,2}, Pablo Inchausti³

¹Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA), Constituyente 1497, 11200 Montevideo, Uruguay

²Laboratorio de Fisiología de la Reproducción y Ecología de Peces, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay

³Centro Universitario Regional del Este, Universidad de la República, Maldonado, Uruguay

*Corresponding author: lpaesch@dinara.gub.uy

Marine Ecology Progress Series 508: 187–200 (2014)

Supplement. Additional information about the research cruises carried out in the AUCFZ by year and season; the chondrichthyan total catch by the Uruguayan fleet in the AUCFZ; the locations of geographic degree cells; the number of hauls carried out by the research vessels per degree cell; and the spatial distribution of the surface isotherms per season

Table S1. Years and seasons in which research cruises were conducted (ICS = inner continental shelf, OCS = outer continental shelf, N = North, S = South)

Year/Season	Autumn	Winter	Spring	Summer
1984	OCS	OCS	ICS / OCS	OCS
1985	OCS	ICS	OCS	ICS
1986				ICS
1987		ICS	OCS	
1988	OCS	OCS		ICS / OCS
1989		OCS		
1990				
1991	ICS	ICS	ICS	
1992			ICS	
1993			ICS	
1994	OCS	OCS	ICS	
1995	OCS	OCS	ICS	ICS
1996			OCS (N)	OCS (N)
1997			OCS (N)	OCS
1998				OCS
1999	OCS			
2000	OCS		OCS	
2001	ICS		ICS / OCS	OCS
2002			ICS	
2003			OCS(S)	
2004				
2005		ICS / OCS	OCS (N)	
2006	ICS / OCS	OCS(N)	ICS / OCS(N)	
2007	OCS		ICS / OCS(N)	ICS / OCS
2008	OCS		ICS / OCS(N)	
2009	ICS		OCS	OCS

Table S2. Total annual catches (t) of the 3 target species (*Merluccius hubbsi*, *Micropogias furnieri* and *Cynoscion guatucupa*) and of chondrichthyans (expressed as the percentage of the total catch of the target species) by the Uruguayan commercial fleet in the Argentine–Uruguayan Common Fishing Zone (AUCFZ) between 1996 and 2009 (data obtained from Comisión Técnico Mixta del Frente Marítimo; <http://ctmfm.org>)

Year	Target species	Chondrichthyan species
1996	94990	4518 (5)
1997	88419	6336 (7)
1998	85842	2981 (3)
1999	54858	5165 (9)
2000	64675	3190 (5)
2001	64568	3193 (5)
2002	66580	4301 (6)
2003	69535	6085 (8)
2004	76934	4908 (6)
2005	72107	4057 (5)
2006	59368	2962 (5)
2007	49946	2979 (6)
2008	62565	2119 (3)
2009	53208	1817 (3)

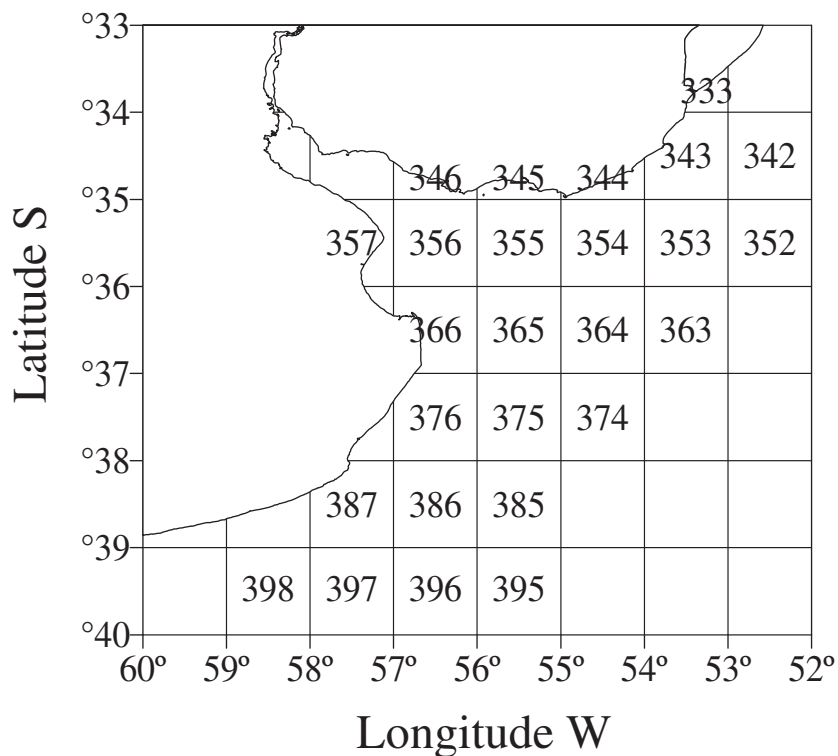


Fig. S1. Spatial location of geographic degree cells in the Argentinean–Uruguayan Common Fishing Zone

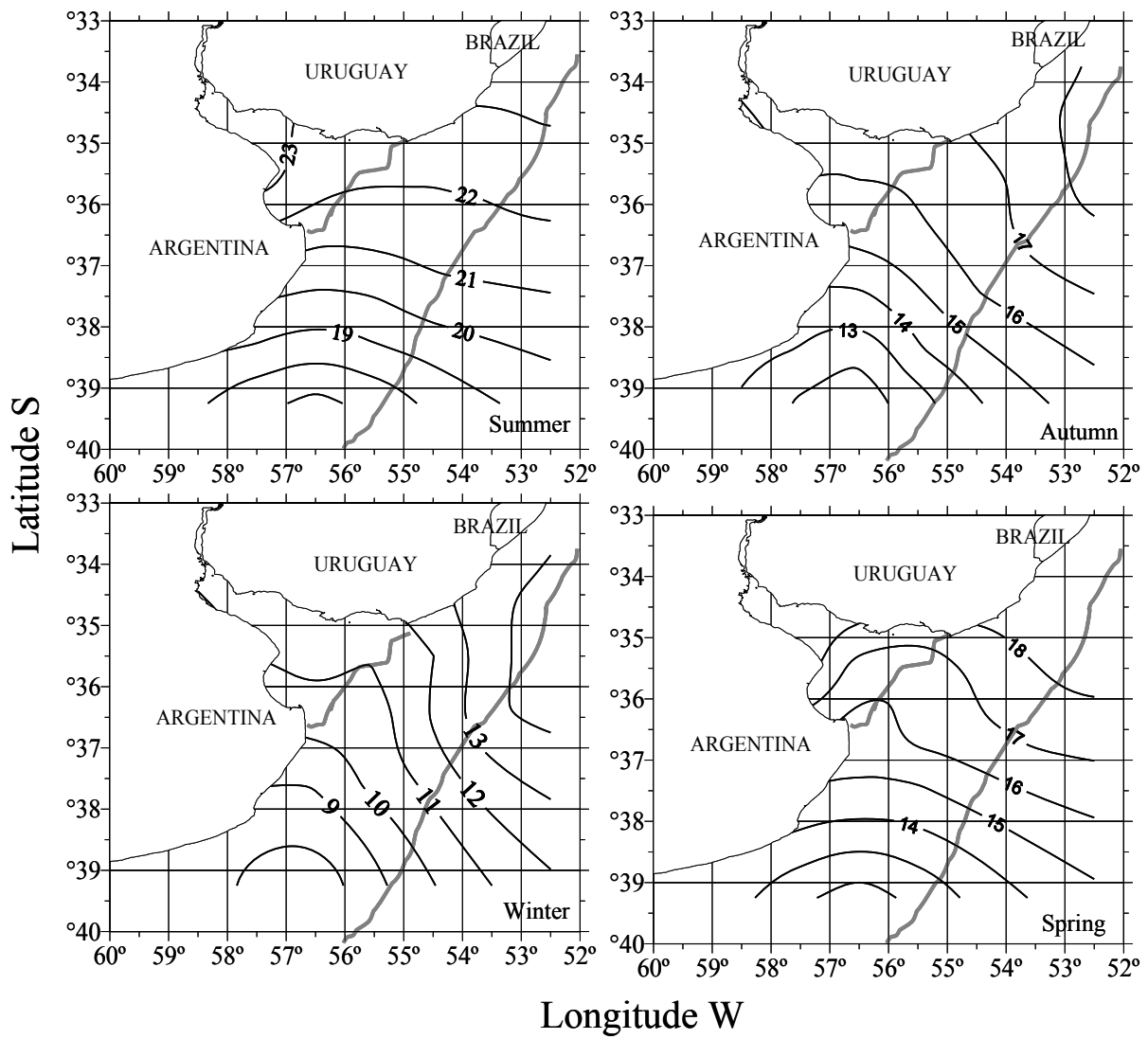


Fig. S2. Average surface isotherms by season in the study area. Gray lines indicate the locations of the marine fronts (taken from Acha et al. 2004)

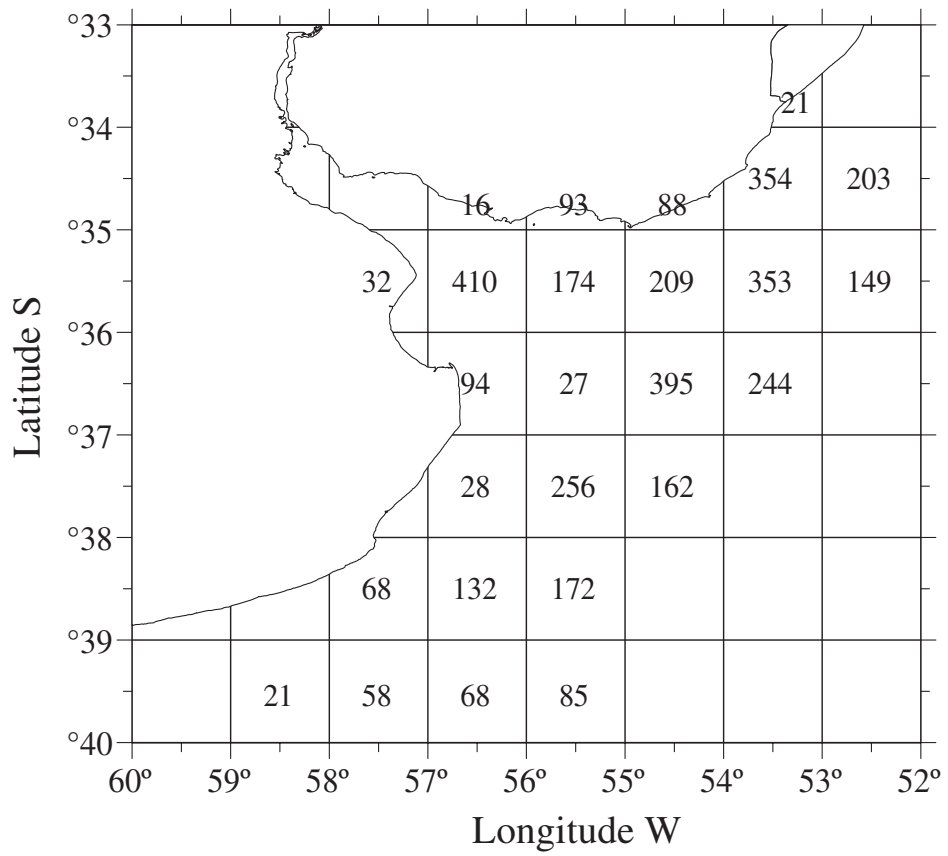


Fig. S3. Total hauls by geographic degree cells carried out by research vessel in the Argentinean–Uruguayan Common Fishing Zone for the study period

CAPÍTULO 3

Efectos a largo plazo del esfuerzo pesquero y la variabilidad climática sobre la diversidad y estructura comunitaria de los condriictios demersales en el Atlántico Sudoccidental

(Artículo sometido, en revision Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science)

Long-term effects of fishing effort and climate variability on the diversity and community structure of demersal chondrichthyans in the SW Atlantic

Laura Paesch¹, Walter Norbis^{1,2}, Pablo Inchausti³

¹Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA), Constituyente 1497, 11200 Montevideo, Uruguay. email:lpaesch@dinara.gub.uy

²Laboratorio de Fisiología de la Reproducción y Ecología de Peces, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay. email:walter.norbis@gmail.com

³Centro Universitario Regional del Este. Universidad de la República, Maldonado, Uruguay. email:pablo.inchausti.f@gmail.com

*Corresponding author. email:lpaesch@dinara.gub.uy

Tel (598) 24004689

Fax (598) 24013216

Running head: diversity of demersal chondrichthyans

Abstract

We examined the effects of trawling fishing effort and climate variability on the long-term, large-scale patterns of local and regional diversity and community structure of demersal chondrichthyans in SW Atlantic, one of the main hotspots of threatened chondrichthyans worldwide. We found that fishing effort, sea surface thermal anomalies and depth had significant effects on the diversity (measured as the effective species numbers) and evenness of local assemblages. Local chondrichthyan assemblages always had a high degree of dominance and their species abundance distributions were most frequently described by the niche pre-emption model. We found that local assemblages were consistently different from each other in species composition across space during the study period. Our results show that while local assemblages were dominated by either sharks or skates species in different zones of the study area, the abundance of the locally dominant species would change driven by the joint effects of fishing effort and climate variability across the study area.

Introduction

Fishing effort and climate variability are two main driving processes affecting the structure, diversity and functioning of fish communities worldwide (Planque et al. 2010). Their interactive effects on fish population and community dynamics are often difficult to disentangle (Perry et al. 2010; Planque et al. 2010) since they tend to be region-specific and vary widely among taxa (Jennings and Brander 2010).

Sea temperature, food availability and suitable spawning/parturition grounds jointly determine large scale distribution of many fish species (Pinnegar et al. 2008). Regional temperature changes could influence the diversity of local communities because they might induce the differential migration depending on the species temperature preferences or ranges of tolerance (Blanchard et al. 2005).

Besides its direct mortality effect, trawling may indirectly impact species diversity by removing not target species (including top predators; Myers et al. 2007; Heithaus et al. 2010) and by changing habitat structure (Jennings and Reynolds 2000). Most chondrichthyan species occupy high trophic levels (Heithaus et al. 2010) and often have ‘slow life histories’ with low population growth rates that make them highly susceptible to fishing mortality (Frisk et al. 2005). Fishing activity is the greatest threat to the maintenance of chondrichthyan species diversity and local abundances worldwide (Dulvy and Forrest 2010; Dulvy et al 2014 and references therein). Nonetheless, because of their comparatively lower economic value, chondrichthyan catches are often discarded and/or not registered in the official fisheries statistics

(Coelho and Erzini 2008), thus hindering the detection of the impact of fishing pressure on population trends and sustainable yields (Ellis et al. 2005, Iglésias et al. 2009).

A handful of studies have assessed the effect of fishing effort and/or climate variability on the total abundance, species composition and size structures of chondrichthyan communities in the North Atlantic (Ellis et al. 2005; Shepherd and Myers 2005; Myers et al. 2007), the Mediterranean Sea (Ferretti et al. 2008, 2013; Damalas and Vassilopoulou 2011) and in South Africa (Petersen et al. 2008). In the SW Atlantic, we only know of limited information on chondrichthyan zoogeographic distributions (Menni et al. 2010) and patterns of diversity in relation to environmental variables and Argentinean commercial catch (Lucifora et al. 2012).

We (Paesch et al. 2014) had studied the effects of trawling fishing effort and climate variability on chondrichthyan total abundance and species richness in the SW Atlantic using a long-term (25-year), large-scale (35,848 Nm²) data set. Here, we analyze the effects that trawling fishing effort and climate variability have on local or the alpha diversity (i.e. species richness, species diversity and evenness) and community structure (using the species-abundance distributions, SAD) of demersal chondrichthyans in the SW Atlantic. We also characterized the spatial and temporal variation of regional (beta) diversity of demersal chondrichthyans in the same study area

Materials and Methods

Study area

The study area covers the Argentinean-Uruguayan Common Fishing Zone (AUCFZ; 34°30'-39°30'S) in the external region of Río de la Plata estuary and the Atlantic coasts of Uruguay and Argentina up to 50 m of depth, and part of the outer continental shelf between 50 and 250 m of depth (Fig. 1). This area typically exhibits a high spatio-temporal variability in its hydrographic characteristics and primary productivity due to the dynamic mixing of Río de la Plata freshwater with the Brazil and Malvinas/Falkland currents (Acha et al. 2004). The frontal systems with peaks of primary production in the study area are related to the spatial dynamics of nutrients coming from the Río de la Plata and the seasonal latitudinal shifts (northward in winter and spring and southward in summer and autumn) of the confluence between the Brazil and

Malvinas/Falklands currents (Ortega and Martínez 2007). The AUCFZ supports an intensive industrial trawling in which chondrichthyans are generally captured as by-catch (Paesch and Domingo 2003). Furthermore, the study area is part of one most critical region in terms of the number of threatened species (Field et al. 2009; Dulvy et al. 2014). According to the main patterns of spatial environmental variability and their associated fish assemblages (Paesch et al. 2014), the study area was divided in three zones (Fig. 1).

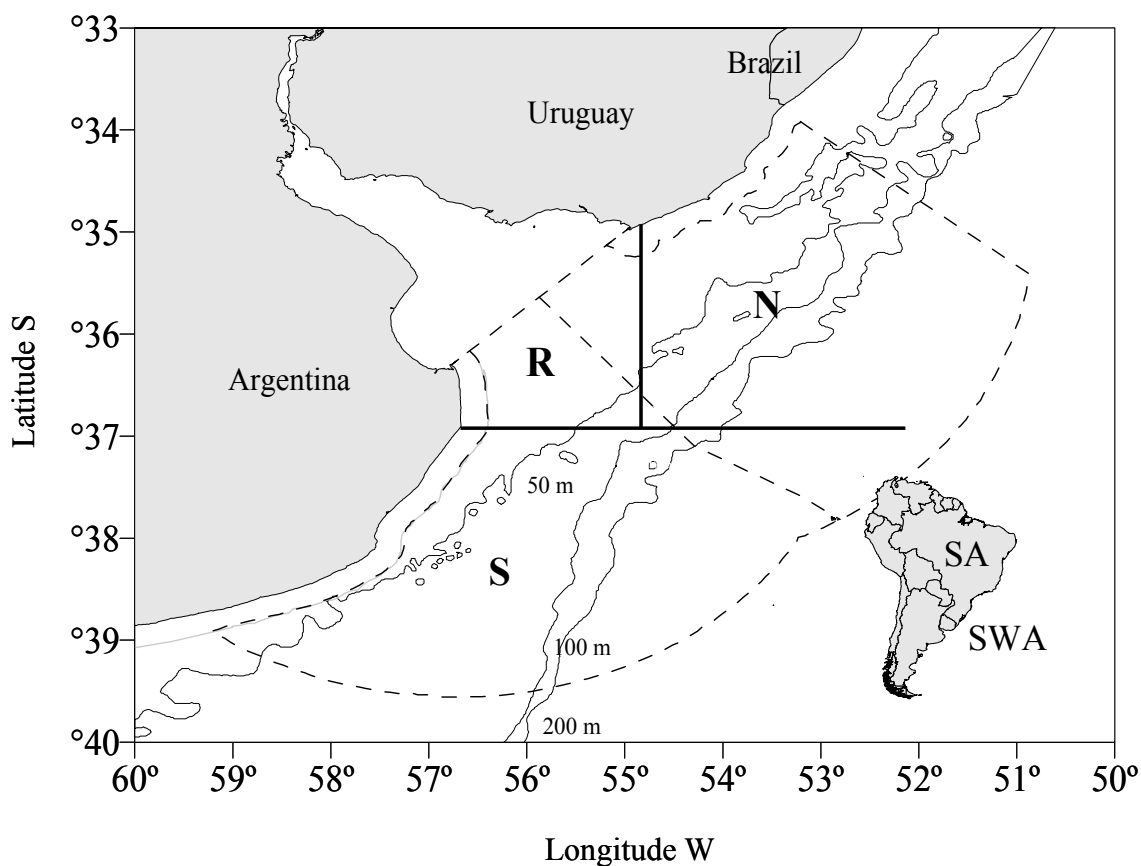


Fig. 1. Map of the Argentinean-Uruguayan Common Fishing Zone (delimited by dashed lines) used as the study area. Solid lines delimit the Northern (N), River (R), Zone and Southern (S) zones (from Paesch et al. 2014) (SA South America, SWA South Western Atlantic).

Methods

The data used to analyze the spatial and temporal patterns of diversity and community structure of demersal chondrichthyans were collected from 3912 bottom trawls conducted during 62 research cruises carried out between 1984 and 2009 by the RV *Aldebarán* (operated by

Dirección Nacional de Recursos Acuáticos - DINARA, Uruguay) designed for the assessment of demersal fisheries resources in the AUCFZ. Twenty-four cruises were conducted in coastal (depths < 50 m) and 38 in the outer continental shelf (depths between 50 and 250 m) (Fig. 1; see Table S1 in Supplemental Material). Trawls were selected following a stratified random sample design and each trawl consisted of a 30 min tow at a towing speed of approximately 3 knots during daylight using a high-opening Engel type net of 80 mm (stretched mesh) codend and 24 m horizontal mouth opening. The geographic coordinates, depth and total number of individuals of each chondrichthyan species were recorded for each trawl. The skate species of the genera *Psammobatis* and *Bathyraja* (comprising 16% of the total capture during the study period) were grouped at genus level (and sometimes at family level Rajidae) between 1984 and 1994. The difficulty in identifying skates at the species level also occur worldwide (Daan et al. 2005, Iglésias et al. 2009) because the taxonomy of chondrichthyans has not been completely resolved (Simpfendorfer et al. 2011). All trawls were assigned to 26 geographic degrees (cells of 1° latitude by 1° longitude; Fig. S1, Supplemental material) for each year (hereafter instances).

We used total monthly trawl hours from the Uruguayan trawling fleet in each of the 26 geographic degrees (obtained from the fishery statistics of DINARA) as an indicator of the fishing effort in the AUCFZ. We obtained monthly sea surface temperatures (SST, mean values) for each year from:

http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/IGOSS/nmc/Reyn_SmithOIv2/monthly/sst with a resolution of 0.5° of latitude-longitude (Reynolds et al. 2002). We calculated the sea surface thermal anomalies (SSTA) at each geographic degree and year by subtracting the mean values between 1984 and 2009 at each geographic degree from the SST value at each instance. The SSTA were used as a proxy of the environmental variability associated with warm and cold events at different depths due to fronts resulting from the dynamic mixing of the Malvinas/Falkland and Brazil currents in the study area (Ortega 2011).

Data analysis

We analyzed the effects of the trawling fishing pressure and climate variability on the local diversity indices (see below) and the SADs using data for instances having at least seven chondrichthyan species. This threshold, which coincided with the first quartile of distribution of the number of species registered in all instances during the study period, was considered

adequate to provide the minimum amount of information necessary to meaningfully characterize the local community structure and its spatial temporal variation. We nevertheless assessed the sensitivity of the results to changes in this threshold, and found it to have a relatively minor effect on the results (results not shown here).

Local patterns of diversity

We used three measures of “true diversity” (sensu Jost 2006) that convert local diversity indices into the “effective species number” (i.e. the equivalent number of equally abundant species that would be needed to give the same value of the diversity measure) for each instance. The three measures of local or alpha diversity stem from a generating function (Hill 1973) are: the species richness (0D), or diversity index of order 0 ($q=0$), that is completely insensitive to species frequencies, the exponential of the Shannon entropy (1D) is a diversity index of order 1 ($q=1$) that is most sensitive to changes in “typical” species, and the inverse of the Gini-Simpson index (2D) or diversity index of order 2 ($q=2$) that is most sensitive to changes in the numerically dominant species (Jost 2007). We used the Pielou index (J) as the measure of evenness in the distribution of species abundances in each local community (Jost 2010). The univariate indices (1D , 2D and J) that characterize the alpha diversity at each instance were analyzed in relation to the explanatory variables using generalized linear mixed models (GLMM, Zuur et al. 2009) with Gaussian distributions. All GLMMs had fishing effort, SSTA, the depth and zones (northern, river and southern) as fixed effects, and two crossed (i.e. uncorrelated) random effects: the geographic degree, reflecting the spatial variation and the year denoting the structure of the temporal variation for each response variable. The unbalanced nature of the sampling design (Table S1, Supplemental material) prevented us from jointly considering the spatial and temporal variability and we used the number of trawls in each instance as a weighting variable in all analyses to account for differences in the sampling effort among the instances. Prior to the all statistical analyses, explanatory variables were standardized to have a zero mean and unit standard deviation to facilitate the interpretation of their relative importance (Schielzeth 2010). The initial statistical model in all analyses contained all pairwise interactions between trawling fishing effort, SSTA and depth among zones, and the main effects of each explanatory variable. Starting with initial statistical models, the fixed effects were

simplified by sequentially deleting the least significant term in a model and comparing successive steps in model simplification with the Akaike information criterion (AIC; deleting a term whenever successive models had a $\Delta AIC > 2$) until arriving at the most parsimonious model that fitted the data. Because the appropriate number of degrees of freedom in assessing the statistical significance of GLMM remains controversial, we assessed the statistical significance of the fixed effects for the total number of individuals with estimates of highest posterior density intervals, which are the Bayesian equivalent of confidence intervals, calculated at the 95% level with Markov chain Monte Carlo sampling with 10,000 samples (Baayen et al. 2008). All models were subjected to a residual analysis to determine the fulfilment of model assumptions for GLMM (Zuur et al. 2009).

Species abundance distributions (SAD)

The SAD is the complete multivariate description of the community structure (i.e. species richness and their relative abundances) at one point and time. Different features of the community structure are summarized by the univariate alpha diversity indices typically calculated with ecological data. At least 27 SAD models have been proposed and fitted to community data (reviewed in McGill et al. 2007). These SAD models could be classified into resource apportionment models (e.g. niche pre-emption or geometric series, broken stick) and purely statistical models (e.g. lognormal, Zipf, Zipf-Mandelbrot) (McGill et al. 2007; Wilson 1991). It must be mentioned that the lognormal has been interpreted both as merely statistical model fitted to SAD (McGill et al. 2007; Wilson 1991) and as a model resulting from a mechanism of resource apportionment among species (Sugihara 1980). Also, the Zipf and Zipf-Mandelbrot models can be derived as limit of the lognormal model (McGill 2003). Here we only considered five of the most commonly used models that have been fitted to SAD: niche pre-emption, broken stick, lognormal, Zipf and Zipf-Mandelbrot (see Wilson 1991 and McGill et al. 2007; McGill 2011 for further details).

The SADs of the local assemblages having at least seven species were described by fitting the five models mentioned above using maximum likelihood. Given that the five selected model differ in their number of parameters (Zipf-Mandelbrot (3), Zipf and lognormal (2) and broken stick and niche pre-emption (1); Wilson 1991), we selected the most parsimonious model as the

one having the minimum AIC (Akaike Criterion Information) value among the fitted SAD models in each instance. We then used multinomial regressions (McCullagh and Nelder 1989) to assess whether the fishing effort and climatic variability in each zone explained the probability that each SAD model fitted the data relative to the niche pre-emption model that was the most frequently selected SAD model for the entire data set. The initial statistical models and the strategy of model simplification for the multinomial regressions were identical to those described above for the alpha diversity indices. We obtained the coefficients for each explanatory variable and their standard errors of the predicting equations of each SAD model (relative to the pre-emption model) for each zone following Faraway (2001).

Large scale patterns of diversity over time and space

Beta diversity, defined as the variation in the species composition among sites, provides a direct link between diversity within sites (alpha diversity) and the diversity of the pooled local assemblages (gamma diversity) (review in Jost et al. 2011). The total effective number of species in a study area (gamma diversity) can be partitioned into the effective number of compositionally distinct subunits (beta diversity) and the mean effective number of species per such subunit (alpha diversity) (Jost 2007, 2010; Tuomisto 2010). The ratio of gamma/alpha is often used as a measure of the compositional similarity of the sites (beta diversity) (Jost et al. 2011). Given that our data is structured both in time (years for each geographic degree) and space (geographic degrees for a given year), we carried out two separate partitions of beta diversity for each true index of diversity (0D , 1D , 2D). Rather than having a single value of gamma diversity reflecting the diversity for all local assemblages merging variation over geographic degrees and years, we calculated two separate sets of indices of gamma diversity. The gamma diversity for each geographic degree reflects the temporal variation of the local assemblages found in the ensemble of years sampled in each geographic degree. Likewise, the gamma diversity for each year denotes the spatial variation of the species composition of the local assemblages found in the set of geographic degrees sampled in each year. On the one hand, the ratio between the average gamma diversity over time and the alpha diversity reflects the temporal structuring of local diversity for each geographic degree. On the other, the ratio between the average gamma diversity over the geographic degrees and the alpha diversity

denotes the degree of spatial structuring of local diversity. For 0D , 1D , and 2D , these two sets of indices of gamma diversity were divided by the average alpha diversity to yield corresponding multiplicative beta diversities that can be interpreted as the proportion of the regional diversity found in each local assemblage across time or space (see Jost 2007 and Gotelli and Chao 2013). Because the maximum values of these indices of beta diversity depend on the number of assemblages considered (Gotelli and Chao 2013), multiplicative beta diversities cannot be directly compared among years or geographic degrees due to the nature of the sampling in our data (Table S1, Supplemental Material). We thus converted each multiplicative index of beta diversity into three similarity indices (C_0 , C_1 and C_2) that correspond to the generalized Sorensen, Horn and Morisita-Horn indices (Jost et al. 2011). These three indices range between 0 (when all assemblages are compositionally identical) and 1 (when all assemblages are completely distinct in their species compositions) when both local and global diversities are assessed with the true diversity indices (Jost et al. 2011; Gotelli and Chao, 2013). We also calculated the standard errors of each beta diversity coefficient for each true index of diversity (0D , 1D , 2D) and of the three similarity indices (C_0 , C_1 and C_2) by carrying out separate bootstraps for each partition of beta diversity.

The alpha diversity indices and the SAD models were analyzed with library *vegan* (Oksanen et al. 2010), the multinomial regressions with library *nnet* (Ripley 2011) and GLMMs with libraries *lme4* (Bates et al. 2011) and *languageR* (Baayen et al. 2008), using the program R, version 2.15.1 (R Development Core Team 2012).

Results

Thirty-five chondrichthyan taxa (i.e. 31 species, three genera and one family, Table S2, Supplemental material) and 255,192 individuals were captured in the AUCFZ during the study period. Most of these individuals were distributed among few species (Fig. 2a), with *Mustelus schmitti* and *Squalus mitsukurii* comprising 35% of the total individuals captured during the study. Local chondrichthyan assemblages tended to have high dominance over time and space with an average evenness ranging from 0.5 to 0.7 but with large variability among local assemblages in the three zones (Fig. 2b) and across the years (Fig. 2c).

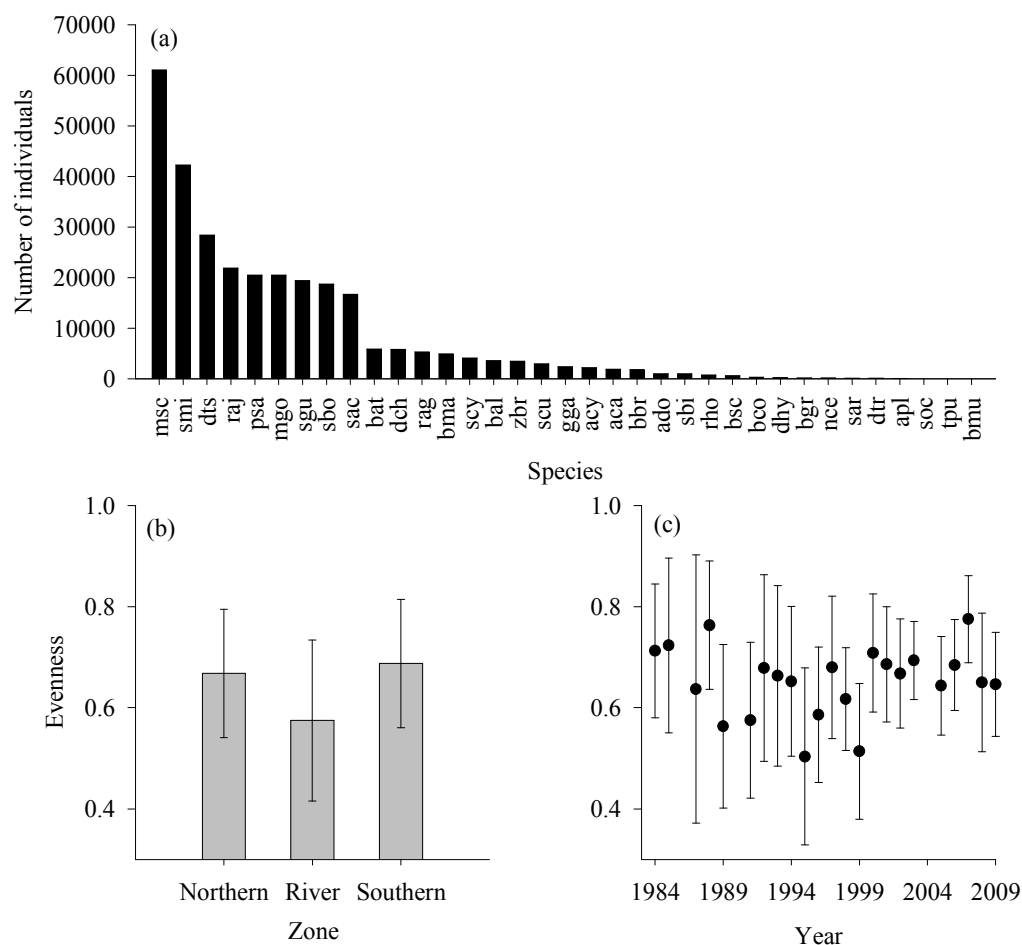


Fig. 2. (a) Total number of chondrichthyan individuals per species (see codes in Table S2 of Supplemental Material) caught in the study area between 1984 and 2009. Panels (b) and (c) show the average (\pm SD) evenness of local assemblages across geographic degrees in the Northern (N), River (R), and Southern (S) zones, and over time.

The effective species numbers (0D , 1D , and 2D) showed the same pattern in the three zones and across the study period and their decreases for higher diversity orders also showed a high degree of dominance in the chondrichthyan assemblages sampled at each instance (Figs. 3a to 3f). The effective species numbers 1D and 2D significantly decreased with fishing effort in the northern and river zones but they increased in the southern zone (Table 1). Both 1D and 2D significantly increased in warmer years in the northern zone, but declined in colder years in the river and southern zones (Table 1). Whereas 1D significantly decreased with depth in the northern and southern zones, it increased for higher values of same variable in the river zone. 2D significantly increased with depth in the river and southern zones, but decreased with depth in

the northern zone (Table 1). The magnitude of the estimated coefficients for the explanatory variables of the final models for 1D and 2D indicated that whereas depth had the highest relative importance in explaining the average effective number of species in the northern zone, the SSTA was most important explanatory variable in the river and southern zones (Table 1). There was a very low spatial (1.7%) and temporal variability (3.8 to 4.8%) for both 1D and 2D in the average effective species number across the study area.

Local community evenness also showed contrasting relations with the explanatory variables among the three zones (Table 1). While local evenness significantly increased with fishing effort in the southern zone and decreased in the northern and river zone, it increased in warmer years in the northern zone but decreased in the river and southern zones (Table 1). Community evenness significantly increased with depth in the river and southern zones but it declined in the northern zone (Table 1). The estimated coefficients for fishing effort, SSTA and depth were similar in magnitude for each zone, denoting that all explanatory variables had similar importance in explaining local community evenness. There was a negligible spatial variability (0.6%) and very low temporal variability (2.5%) of the evenness across the study area.

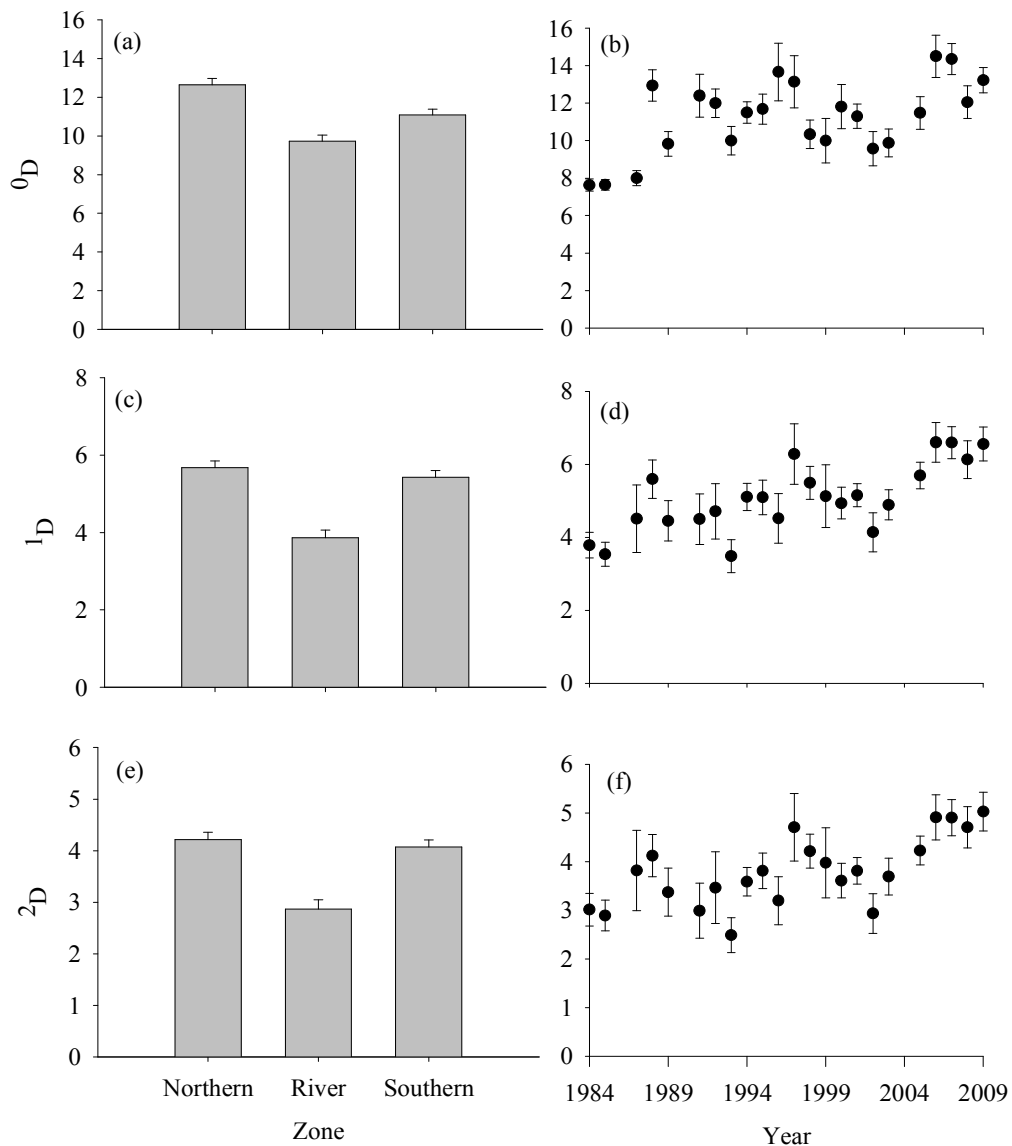


Fig. 3. Variation of the average (\pm SE) effective species numbers for the local chondrichthyan assemblages (called instances in the main text) in the Northern (NZ), River (RZ) and Southern (SZ) zones (panels (a), (c) and (e) and over time (panels (b), (d), and (f) in the study area. 0D corresponds to the total species richness, 1D ($=\exp(\text{Shannon index})$) reflects the number of species with “typical” abundance, and 2D ($=\text{inverse of the Gini-Simpson index}$) is the number of numerically dominant species in each local chondrichthyan assemblage (Jost 2007). Only local assemblages at each geographic degree and year for which there were at least seven chondrichthyan species were included.

Table 1. Effect of the fishing effort (effort), sea surface temperature anomalies (SSTA) and depth on the effective species numbers (¹D, ²D) and evenness (J) by zone in the study area.

(a) Equations of the final statistical models for each zone

Zone	Model
Northern	¹ D ~ 5.707 - 0.034*effort + 0.273*SSTA - 0.412*depth
River	¹ D ~ 3.811 - 0.459*effort - 0.769*SSTA + 0.105*depth
Southern	¹ D ~ 5.901+ 0.297*effort - 0.840*SSTA - 0.037*depth
Northern	² D ~ 4.168 - 0.001*effort + 0.087*SSTA - 0.389*depth
River	² D ~ 2.840 - 0.346*effort - 0.571*SSTA + 0.026*depth
Southern	² D ~ 4.429 + 0.290*effort - 0.693*SSTA + 0.001*depth
Northern	J ~ 0.657 - 0.015*effort + 0.009*SSTA - 0.045*depth
River	J ~ 0.639 - 0.013*effort - 0.058*SSTA + 0.062*depth
Southern	J ~ 0.680 + 0.008*effort - 0.053*SSTA + 0.025*depth

(b) Statistical significance of the estimated coefficients of each response variable and their interactions with each zone.

Fixed effects	¹ D Estimate	¹ D pMCMC	¹ D Pr(> t)	² D Estimate	² D pMCMC	² D Pr(> t)	J Estimate	J pMCMC	J Pr(> t)
Intercept	5.707	0.000	0.000	4.483	0.000	0.000	0.658	0.000	0.000
Effort	-0.034	0.845	0.517	-0.017	0.913	0.986	-0.015	0.295	0.000
RZ	-1.897	0.293	0.000	-1.116	0.353	0.000	-0.019	0.997	0.491
SZ	0.194	0.869	0.207	-0.028	0.880	0.052	0.023	0.632	0.014
Depth	-0.412	0.186	0.000	-0.277	0.153	0.000	-0.046	0.053	0.000
SSTA	0.273	0.006	0.000	0.395	0.041	0.017	0.009	0.153	0.003
RZ*effort	-0.425	0.921	0.000	-0.054	0.884	0.001	0.002	0.625	0.775
SZ*effort	0.331	0.101	0.001	0.480	0.131	0.001	0.023	0.278	0.001
RZ*SSTA	-1.042	0.013	0.000	-0.898	0.038	0.000	-0.067	0.046	0.000
SZ*SSTA	-1.113	0.001	0.000	-1.053	0.006	0.000	-0.062	0.020	0.000
RZ*depth	0.517	0.329	0.101	0.827	0.404	0.132	0.107	0.108	0.000
SZ*depth	0.375	0.452	0.003	0.321	0.315	0.000	0.070	0.047	0.000

Note: pMCMC is the probability of having obtained a result as or more extreme than the one estimated in the data that was estimated using the Markov Chain Monte Carlo method, see main text for details). The intercept in (b) reflects the mean value for the Northern Zone (NZ, taken as the group of reference), the River Zone (RZ) and Southern Zone (SZ) coefficients are the changes in the mean value of the response variable between the RZ and SZ and the group of reference (NZ). Effort, SSTA, and Depth are the slopes for the reference group (NZ), RZ*effort, SZ*effort, RZ*SSTA, SZ*SSTA, RZ*depth and SZ*depth reflect the changes in slopes of the fishing effort, SSTA and depth for the RZ and SZ and the slopes of the group of reference (NZ).

The niche pre-emption model was the most frequently (48.1%) selected as the best fitting SAD model in all instances by year and geographic degree, followed by the lognormal (19%), Zipf-Mandelbrot (16.4%), broken stick (8.4%) and Zipf (8%) models. The niche pre-emption model was often selected in the instances having low species richness (Fig. 4a) and small total number of individuals (Fig. 4b). The magnitude of the estimated coefficients for trawling fishing effort, SSTA and depth varied with the zone, with depth having the highest relative importance in the river zone, SSTA in the southern zone and the three variables had similar effects in the northern zone (Table 2).

Table 2. (a) Multinomial regressions comparing the probability that the lognormal model (Pr(L)) fitted the Species Abundance Distribution better than the niche preemption model (Pr(P)) depending on the fishing effort (effort), sea surface temperature anomalies (SSTA) and depth by zone in the study area.

(a) Equations of the final statistical models for each zone:

Zone	Model
Northern	$\text{Log}[\text{Pr(L)}/\text{Pr(P)}] \sim -0.575 (0.068) - 0.418 (0.074)*\text{effort} + 0.348 (0.067)*\text{SSTA} - 0.357 (0.081)*\text{depth}$
River	$\text{Log}[\text{Pr(L)}/\text{Pr(P)}] \sim -10.819 (2.708) + 1.898 (0.379)*\text{effort} + 0.356 (0.300)*\text{SSTA} - 5.970 (1.991)*\text{depth}$
Southern	$\text{Log}[\text{Pr(L)}/\text{Pr(P)}] \sim -0.229 (0.122) + 0.633 (0.120)*\text{effort} - 0.978 (0.153)*\text{SSTA} - 0.614 (0.100)*\text{depth}$

(b) Parameter estimates in their original scales and the 95% confidence intervals.

	Coeff NZ	CI 2.5%	CI 97.5%	Coeff RZ	CI 2.5%	CI 97.5%	Coeff SZ	CI 2.5%	CI 97.5%
Intercept	0.360	0.214	0.506	0.000	-0.057	0.057	0.443	-0.408	1.294
Slope effort	0.397	0.151	0.643	0.870	-0.835	2.575	0.653	-0.627	1.933
Slope SSTA	0.586	0.23	0.942	0.588	-0.564	1.740	0.273	-0.262	0.808
Slope depth	0.412	-0.006	0.830	0.003	-0.003	0.003	1.351	-2.297	2.999

Note: The parameter estimates (standard errors in brackets) shown in (a) reflect the magnitude of the effect of each explanatory variable with respect to the group of reference. CoeffNZ, CoeffRZ and CoeffSZ in (b) are the coefficients relating the response variable ($\text{Log}[\text{Pr(L)}/\text{Pr(P)}]$) to the explanatory variables (in their original scales) in the northern (NZ), river (RZ) and (SZ) southern zones, and CI2.5% and CI97.5% are the limits of the 95% confidence interval for each parameter.

Comparing the two most frequently selected SAD models (niche preemption and lognormal), the multinomial regressions showed that as SSTA increased, so did the probability

that the lognormal model better described the SAD (compared with the niche pre-emption model) in the northern and river zones but not in the southern zone (Table 2).

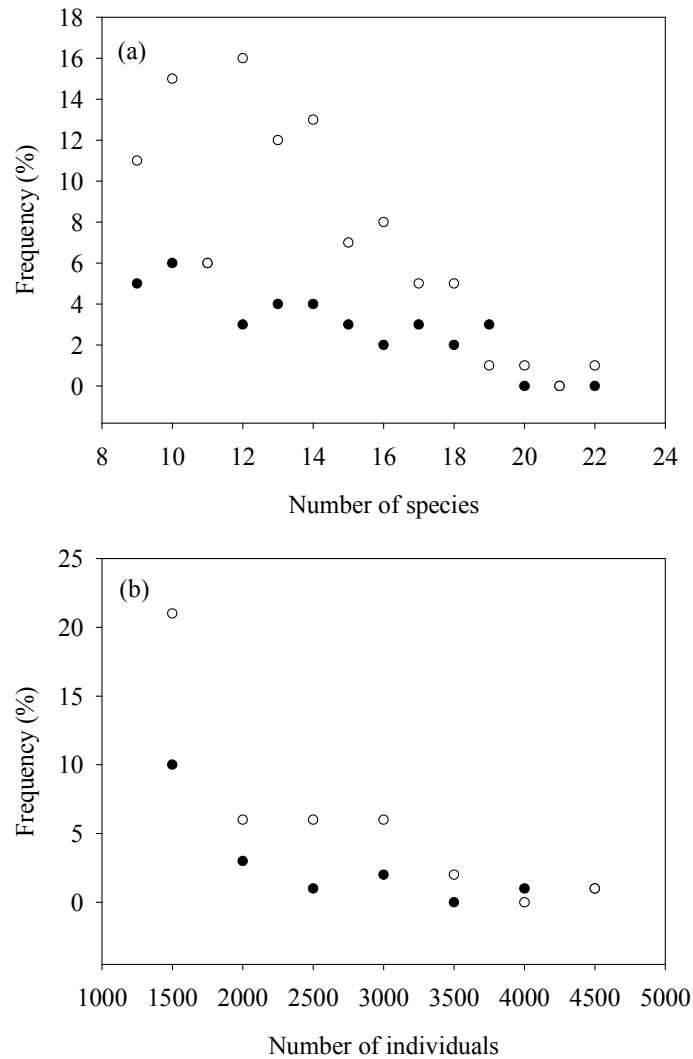


Fig. 4. Percentage of the local assemblages in the study area and over time for which the Lognormal (black) or the Niche pre-emption (white) models were selected as the best fitting Species Abundance Distribution (SAD) model of each local community as a function of the total number of chondrichthyan individuals (panel (a)) and species richness (panel (b)). Only local assemblages at each geographic degree and year for which there were at least seven chondrichthyan species were included.

Increasing depth in the three zones decreased the probability that the lognormal model described the SAD compared with preemption model, but its effect was stronger in the river zone. While in the northern zone, an increase of the fishing effort diminished the probability that the lognormal model describes the SAD compared with the preemption model; the opposite was true in the river and southern zones (Table 2).

There were 35 chondrichthyan taxa (gamma diversity) at the regional scale over the study period, and the Shannon and Simpson-Gini effective species numbers were 13.8 and 9.9, respectively. As for the alpha diversity patterns, these drops in the effective species numbers as the diversity order increases indicate that there was a high degree of dominance in the overall chondrichthyan community at large spatial scale during the study period. The percentages of the regional diversity (as measured by C_0 , C_1 and C_2) contained in the average local community remained high (greater than 0.8) for C_0 over time and across the study area (Figs. 5a and 5b). In contrast, the values of C_1 and C_2 were similar other over space and time and much lower (<0.3) than C_0 (Figs. 5a, 5c and 5d). While the values of C_0 remained constant during the study period, those of C_1 and C_2 tended to decrease over time, particularly after 2002 (Fig. 5a). While C_0 was high in all geographic degrees (Fig. 5b), C_1 and C_2 were generally very low (<0.3) in the entire study area, except for one geographic degree in the river zone where C_1 was higher than elsewhere in the study area (Figs. 5c and 5d). Thus, the chondrichthyan communities tended to markedly differ (i.e. have low compositional similarity; i.e. C_2) in the composition of locally dominant species over time and across the study area, but they differed much less when compositional similarity was assessed by merely counting local species richness.

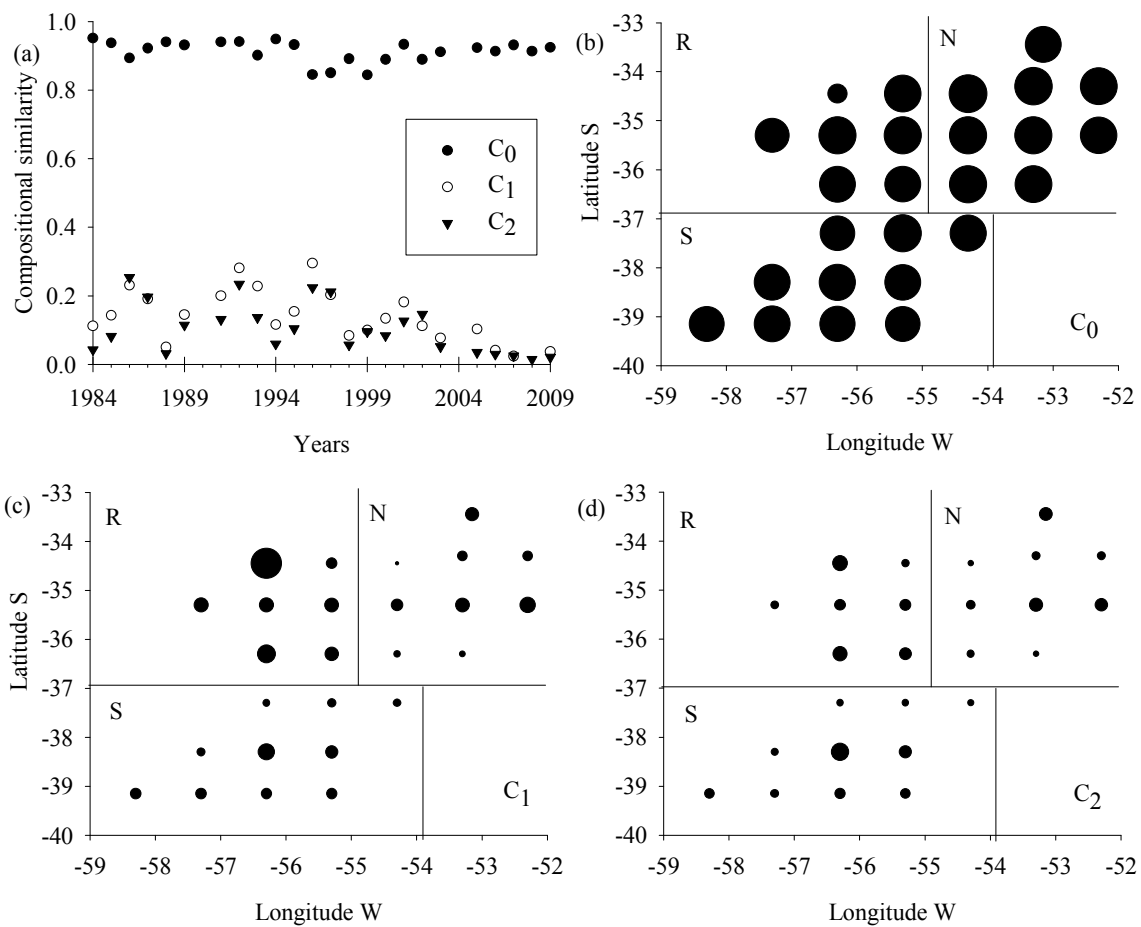


Fig. 5. Large scale patterns of chondrichthyan diversity in terms of the indices of compositional similarity C_0 , C_1 and C_2 over time and space in the study area. C_0 , C_1 and C_2 are related to true beta diversity indices and correspond to the generalized Sorensen, Horn and Morisita-Horn indices (Jost et al. 2011). C_0 , C_1 and C_2 are based on the multiplicative partitioning of beta diversity (Jost 2011) based on the true diversity indices 0D , 1D and 2D , respectively. Panel (a) shows the temporal variation of C_0 , C_1 and C_2 calculated for all geographic degrees sampled each year, i.e. they reflect the degree to which local communities were compositionally similarity over time. Panels (b) to (d) show the temporal variation in compositional similarity among the local communities in the geographic degrees sampled each year, i.e. they reflect the degree to which local communities were compositionally similarity over space. The temporal (panel (a)) and spatial (panels (b) to (d)) partitions of beta diversity were independently calculated (see text for further details). (N= Northern, R= River and S= Southern zones). The 95% confidence intervals of the C_0 , C_1 and C_2 for each partition of beta diversity calculated by separate bootstrapping of the local community data are shown in Table S3 of the Supplemental Material. These 95% confidence intervals were not included in the figure for the sake of clarity.

Discussion

The main results obtained were: (1) a high degree of dominance in the chondrichthyan assemblages across the study area and along the study period; (2) fishing effort, SSTA and depth had statistically significant effects on the average effective species numbers and evenness of local assemblages but both the magnitude and signs of their effects varied among zones; (3) the niche pre-emption model was the most frequently selected as the best fitting SAD followed by the lognormal model; (4) the probability that pre-emption or log normal models described better the SAD depended on the increase/decrease of fishing effort, SSTA and depth in each zone, and (5) the local assemblages were consistently different from each other in species composition both across space and time during the study period.

Local patterns of diversity

The chondrichthyan species composition recorded in this study were consistent with the zoogeographic scheme of the eastern South American shelf off southern Brazil, Uruguay and Argentina (López 1964). While most species belong to the Bonaerensean and South Brazilian Districts of the warm temperate Argentinean Province (23° to 41°S), others were characteristic of the Patagonic District of the cold Magellanic Province (41° to 56°S) (Menni et al. 2010). Almost 70% of the 101 chondrichthyan species ever registered in the AUCFZ are demersal (Meneses and Paesch 2003); this is similar to Ebert and Winton's (2010) conclusion that most chondrichthyan species between 30° and 40° worldwide occupied benthic or benthopelagic habitats. However, the overall species richness found in this study represented almost one-half of the demersal chondrichthyan species ever recorded in the AUCFZ. Two main reasons may explain the difference between the number of demersal chondrichthyan species found in this study and those ever found in the AUCFZ. First, most of the species of the genera *Psammobatis* and *Bathyraja* (7 and 9 species respectively; Meneses and Paesch 2003) were sometimes grouped at genus level and sometimes at family level (Rajidae) due to difficulties of identifying these species on board as it generally occurs at high latitudes elsewhere (Ebert and Winton 2010). Second, there are several rare shark and skate species known to inhabit at depths much higher than those at which the research vessel operated during the study period, and hence, these species could not have been captured by the research vessel. Nonetheless, we believe that the

taxa found during the study period can be considered as representative of the demersal chondrichthyan fauna of the AUCFZ.

The geographic ranges of most chondrichthyan species extend beyond the boundaries of the AUCFZ either to the north or to the south, and their seasonal local abundances often varied in relation to their reproductive movements (Vooren 1997) and thermal preferences (Menni et al. 2010). Accordingly, Paesch et al. (2014) showed that the spatial variability of the total number of chondrichthyan individuals in the AUCFZ was higher than their temporal variability for the same study period. While the identity of the dominant species may change within a zone, SADs with similarly high local dominance can be found in different instances (i.e. combination of geographic degrees and years) in the study area. Nevertheless, although the identities of the locally dominant species barely changed within a zone, they did change between zones in the study area (see below in *Large scale patterns of diversity over time and space*). Moving southward in the study area, *M. schmitti* (carcharhinoid), *S. mitsukurii* (squaloid) and a set of Rajidae species (mainly *Bathyraja* spp.) were the dominant taxa in the study area (Paesch 2006). Worldwide, Carcharhiniformes, Rajiformes and Squaliformes were the three dominant groups in terms of abundance in cold temperate waters in which it is included our study area (Ebert and Winton 2010). For instance, species of the same three orders (i.e., *Scyliorhinus canicula*, *Squalus acanthias* and several species of skates) were dominant in UK waters over a period of at least 20 year (Ellis et al. 2005). Similarly, in the eastern Mediterranean *Scyliorhinus canicula* and *Raja clavata* represented 74% of the total demersal chondrichthyans catch over a 10 year period (Maravelias et al. 2012).

The effects of fishing effort, SSTA and depth on the metrics of alpha diversity (1D , 2D , and J) were similar within each zone but their importance and sign differed among zones. While depth was the most important variable to explain the variation in the metrics of alpha diversity in the northern zone, SSTA was the main explanatory variable of these metrics in the river and southern zones. The decrease of 1D and 2D and evenness with depth in the northern zone was in contrast with the increase of 0D with the same variable (Paesch et al. 2014). It must be recalled that both 1D and 2D (but not 0D) weigh each species according to its frequency and they can be interpreted as the number of “typical species” and the number of “relatively abundant species” in the assemblage, respectively (Chao and Jost 2012). Although the indices of community structure used do not reflect species identities, we know the geographic distribution of species in

the study area (Menni and Stehmann 2000; Menni et al. 2010). For instance, *Mustelus schmitti*, *Squatina guggenheim* and *Myliobatis goodei* were the most abundant species and *Atlantoraja castelnaui*, *A. cyclophora* and *Rioraja agassizzi* had lower abundances but were always present in the northern zone (Paesch 2006; Hozbor et al. 2011). The decline in the total number of chondrichthyan individuals with depth in the northern zone due to the thermal preferences of most species characteristic of this zone occurred at depths <200m (Paesch et al. 2014) would then explain the observed patterns of ^1D and ^2D .

The decrease of ^1D and ^2D in the colder years (lower SSTA) in the river and southern zones could be also explained by the thermal preferences of chondrichthyan species characteristic of these two zones. The decline in the average effective number of species in the colder years in the southern zone is due to the dominance of *Bathyraja* species that prefer the colder waters associated with greater depths (Menni et al. 2010) and hence the observed increase of ^2D and decrease of ^1D in the southern zone. The decrease of ^1D with depth in southern zone could be further explained by the presence of species such as *Squalus* spp, *Schroederichthys bivius*, *Scyliorhinus* spp, *Dipturus chilensis* and *Discopyge tschudii* that inhabit the outer continental shelf at lower depths despite of being part of the mixing fauna of warm temperate and cold temperate waters (Paesch 2006; Menni et al 2010, Hozbor et al. 2011). In the river zone, most chondrichthyan species are scarce and their presence has only been recorded in the outer estuary where they can find the preferred temperature ranges and higher salinity at higher depths (Jaureguizar et al. 2006, Lorenzo et al. 2011).

There is generally limited information on the impacts of climate warming on most chondrichthyan species anywhere in the world (Chin and Kyne 2007). Coastal and inshore chondrichthyan species are predicted to be more strongly affected by warming than species with more demersal distributions (Chin and Kyne 2007; Chin et al. 2010). The effects of changes of the sea temperature on chondrichthyan communities are bound to be indirect through changes in the abundance and spatial distribution of trophic resources and in the habitat preferences of each species. The overall effect of climate warming on abundance and spatial distribution of chondrichthyans would seem to be both variable and species-specific, with some species shifting to a more poleward distribution (Perry et al 2005; Stebbing et al. 2002), others showing only declines in abundance (Poulard and Blanchard 2005), and yet others not showing any detectable changes in either their abundance or geographic distribution (Williams et al. 2008). The SSTA

values in the study area showed a sustained warming trend over time (Paesch et al. 2014). The effects of climate variability in the study area are however rather complex to predict because of the dynamic mixing due to the convergence of the Brazil and Malvinas/Falklands currents marine at 36°S (Acha et al. 2004). This dynamic mixing generates frontal zones that play a fundamental role in offering feeding and/or reproductive habitats for all fishes (Acha et al. 2004), and that it is associated with a hotspot of chondrichthyan species diversity (Lucifora et al. 2012).

The contrasting effects of trawling fishing effort on effective number of species and evenness between the northern and river zones and the southern zone may be a consequence of the spatially uneven distribution of the fishing effort in the AUCFZ (Paesch et al. 2014; Fig. S2, Supplemental material). While most of the fishing effort was concentrated in two geographic degrees of the river zone, it tended to increase with latitude and depth in the northern and southern zones (Paesch et al. 2014). Although both species richness and total chondrichthyan abundance are lower in the river than in the rest of the AUCFZ, the high concentration of the fishing effort in two geographic degrees can account for the consistent and significant declines of species richness (Paesch et al. 2014) and 1D and 2D for higher fishing efforts. While 0D increased (Paesch et al. 2014) 1D and 2D decreased with fishing effort in the northern zone. The annual ban on trawling between 34°30 and 37°30 (Fig. 1) and depths between 80 and 200 m to protect the areas of growth of young hakes may confer protection to many chondrichthyan species in the northern zone (Oddone et al. 2007). We think that the contrasting response of metrics of alpha diversity to fishing pressure in the northern zone is largely due to insensitivity of 0D to relative species abundances that preclude detecting more subtle effects of fishing pressure that can be detected when using 1D and 2D .

In contrast with the northern zone, 0D decreased (Paesch et al. 2014) but 1D and 2D and evenness increased with trawling fishing effort in the southern zone. We believe that the contrasting relations of the metrics of alpha diversity with fishing effort can be explained by at least two main reasons. First, the Uruguayan offshore fleet operating in the southern zone preferentially sought the dominant skates in this area (*Dipturus chilensis* and *Bathyraja* spp) only when the quota of the fisheries main target species *Merluccius hubbsi* is not achieved (Paesch and Oddone 2008), although these landings represented less than 9% of the total catch throughout the entire study period (Table S4, Supplemental material). Besides, when the skates

were not landed, they were often discarded and their high (up to 50% depending on species and size) survival (Laptikhovsky 2004; Enever et al. 2009) could explain the observed relation between 1D and 2D and fishing effort in the southern zone. Second, while these skates are heavily exploited throughout their geographic range (Agnew et al. 2000; Cedrola et al. 2005; Tamini et al. 2006; Arkhipkin et al. 2012), the southern zone of the study area constitutes the northern limits of their geographic ranges (Menni and Stehmann 2000), and the total number of chondrichthyan individuals in the AUCFZ was not significantly related with the fishing effort in any zone during the same study period (Paesch et al. 2014). However, Massa and Hozbor (2011) found a decreasing trend in the abundances of the coastal skates *A. castelnaui*, *A. cyclophora* and *S. acuta* between 34° and 41°S at depths less than 50 m between 1993-2005 that was explained by the increase of fishing effort by the Argentine trawling fleet. We know that while the Uruguayan fleet exclusively operates in the study area, the total effort of Argentinean fleet in the AUCFZ (data not available to us) is more variable over time and space because it is in part contingent to the captures achieved south of the study area.

Overexploitation through targeted fisheries and incidental catches is the main threat to chondrichthyans worldwide, with shallow-water (<200 m) species being at greater risk (Dulvy et al. 2014). While the overall impact of fishing effort on chondrichthyan communities is poorly known, several studies have shown that fishing would have different and species-specific responses to fishing effort impacted (e.g. Damalas and Vassilopoulou 2011; Guijarro et al. 2012; Ferretti et al. 2013; Ragonese et al. 2013). In general, small-bodied species would be less susceptible than large-bodied ones because the latter have lower growth rates, longer generation times, later sexual maturity and are less resilient than small-bodied species (Field et al. 2009, Dulvy et al. 2014). It is obviously difficult to establish empirically the degree to which biotic interactions would make community dynamics in response to changes in fishing effort differ from the mere aggregation of population dynamical responses of independent chondrichthyan species to the same anthropogenic driver. Inferring community-level responses from species-specific responses to fishing effort would require knowing the extent to which the dynamics of chondrichthyan populations can be considered independent from each other, but little is known about resource partitioning and competitive exclusion among chondrichthyans (Papastamatiou et al. 2006). Large, pelagic sharks are one of the main predators of smaller sharks and rays and steep declines of the former have been correlated with increases of meso-predatory

chondrichthyans in exploited communities of the Atlantic, Pacific and Indian Oceans over the last decades (Ferretti et al. 2013). Nonetheless, the fishing gear used in this study (bottom trawl) could not possibly capture pelagic chondrichthyans and hence they were not included in this study.

Species abundance distributions (SAD)

The niche pre-emption model was often selected as the best description of the local SADs followed by the lognormal model. While the niche pre-emption model fitted best the SAD when few species were dominant, the lognormal model did so when species of intermediate abundance were more frequent (Jennings and Reynolds 2000; Ulrich et al. 2009). The niche pre-emption (or geometric series) model depicts community assembly as resulting from the sequential partitioning of resources at regular intervals such that each species takes a constant fraction k of resources and all other species a similar fraction k of the remaining resources (McGill et al. 2007; Wilson 1991). It must be recalled that the niche pre-emption model does not assume that the dominant species arrives first during the community assembly process (Wilson 1991). In contrast, in its ecological interpretation, the lognormal model would reflect the community assembly process emerging from the random and sequential apportionment of the resource space by species when the number of species is relatively large (Sugihara 1980; but see Williamson and Gaston 2005). It has often been difficult to distinguish the fit of SAD data by niche pre-emption and lognormal models using statistical means (McGill et al. 2007; Wilson 1991). Assessing the relative goodness of fit of SAD models to data is fraught with difficulties since it is unclear even how to calculate standard errors and carry out significance tests (McGill et al. 2007). This is why we opted for the AIC as the basis for selecting the most parsimonious SAD model that could be fitted to the community data at each instance. Ulrich et al.'s (2009) meta-analysis of SADs compared the fitting among the lognormal, log-series (not considered in this paper) and power law (here represented by the Zipf and Zipf-Mandelbrot models) models. They found the lognormal and the power law models to produce most often the best fits to data for fully and for incompletely censused communities, respectively. It is difficult however to compare Ulrich et al.'s (2009) findings with ours since their comparison did not consider the niche pre-emption model, and their conclusions of the best fitting SAD model strongly varied

depending on whether communities could be considered “completely censused” (ours, as the vast majority of community data elsewhere, did not arise from a complete census at each instance).

While the increase of SSTA and depth decreased the relative likelihood that the lognormal better described the local SAD than the niche pre-emption model, in the southern zone, the opposite was found for the northern zone. Across the study area the total abundance of local assemblages significantly declined with depth in the northern zone (and increased in the river and southern zone), it had opposite relations with SSTA according to the zone (increased in the southern zone), and that, the local species richness increased with depth and SSTA in the northern zone (Paesch et al. 2014). The latter is because most chondrichthyan species found in the northern zone tend to occur in warmer waters at depth < 200m (Norbis 1993; Paesch 2006). Given that higher depths and warmer waters in the northern zone are associated with higher species richness and lower total abundance, it would seem reasonable that the lognormal model described the local SAD relatively better than the niche pre-emption model in this zone. The total number of individuals and species richness of chondrichthyans both increased with SSTA and depth in the southern zone (Paesch et al. 2014). These patterns are related to the numerical dominance of skates of *Bathyraja* genus in the southern zone presumably due to their preference for colder waters and higher depths (Menni and Stehmann 2000). If the assemblage of local chondrichthyan communities of lower total abundance and dominant species with smaller abundance of the southern zone were driven by recurrent colonization events, it would be reasonable to expect the niche pre-emption model to be the best descriptor of the local SADs at higher depths and colder waters in this zone.

Large scale patterns of diversity over time and space

We found that the chondrichthyan communities tended to markedly differ in the composition of locally dominant species over time and across the study area, but they differed much less when their temporal or spatial compositional similarity was assessed by species richness. Therefore, there was an important turnover of the set of dominant species and those of intermediate abundance (i.e. related to C_2 and C_1' respectively) in local assemblages that increased over time and towards the southern zone of the study area. The changes in the identity

of the dominant species can be explained by the marked difference between the species composition and local dominance across the study area that have been related to the species preferred ranges of depth and temperature (Paesch 2006, Hozbor et al. 2011, Paesch et al. 2014). In turn, these ranges are related to the species thermal preferences and to the availability of trophic resources and breeding habitat (Menni et al. 2010; Paesch et al. 2014). For instance, *M. schmitti*, *G. galeus*, *A. castelnaui*, *A. cyclophora*, *R. agassizi*, *M. goodei* and *R. horkelii* mostly co-occurred north of 36°-37°S (northern zone) at depths < 200m, whereas *Bathyraja* spp., *D. chilensis*, *D. trachyderma*, *A. doellojuradoi*, *P. scobina*, *S. acuta*, *S. acanthias*, *N. cepedianus* and *Scyliorhinus* spp. were associated at greater depths and lower temperatures south of 36°-37°S (southern zone) (Paesch 2006; Hozbor et al. 2011). Oversimplifying, our study area would be constituted by two distinct assemblages of chondrichthyan species respectively dominated by sharks and skates in the northern and southern zones, in which the identity and abundance of the locally dominant species would frequently change across space within (but not between) zones and over time. In turn, the local changes in the abundance of dominant and numerically abundant species (that are reflected in the local diversity indices) would be driven by the joint effects of fishing pressure and climatic variation in each of the three zones of the study area.

Differential species composition of the chondrichthyan assemblages at large scales has also been observed off the Balearic Islands (Massutí and Moranta 2003; Gouraguine et al. 2011; Ordines et al. 2011), around the British Isles (Ellis et al. 2005; Fraser et al. 2008) and in the eastern Mediterranean (Maravelias et al. 2012) largely according to different ranges of depth in each area. Other abiotic factors such as sea surface temperature and sediment type have also been linked to changes in beta diversity of the marine fish assemblages in the English Channel (Genner et al. 2004) and in the eastern Mediterranean (Damalas et al. 2009), respectively. Besides abiotic factors, fishing pressure may also impact beta diversity patterns because its effect on fish species diversity. Fishing pressure has been linked to either declines of species diversity in less productive areas (Greenstreet & Rogers, 2006), or to increases in areas of higher productivity (Roger and Ellis, 2000; Piet and Jennings, 2005) of the North Sea. Similarly, the abundance, diversity and fish community structure (including teleost and chondrichthyan species) greatly varied depending on the level of fishing pressure in three areas of the Strait of Sicily (Gristina et al. 2006).

Despite the uneven distribution of the research cruises over space and time, we consider that the present study has significantly furthered the understanding of the community ecology of chondrichthyans in the SW Atlantic and elsewhere. We believe that the temporal (25 years) and spatial (35,848 Nm²) scales of the data here analyzed, along with the number of chondrichthyan taxa considered (35), the approach of relating a large set of metrics of community structure to explanatory variables are to our knowledge unprecedented. Unfortunately, it was often difficult to compare our findings with those of studies of chondrichthyan communities due to scarcity of data and comparable community metrics from scientific research. We then trust that the results would be not just of regional interest, since the same methods could be used to assess the relative (and most importantly, the interactive) effects of trawling fishing effort and climate variability on the community structure of chondrichthyans elsewhere.

In closing, the SW Atlantic is one of the main hotspots of threatened chondrichthyans and 50% of the endemic species in this area are threatened (Dulvy et al. 2014). Our study area mirrors the levels of threat in the SW Atlantic since 10% of all chondrichthyan species recorded in the AUCFZ were classified as endangered or critically endangered, 24% vulnerable, 17% near threatened and 14% in the least concern categories (Domingo et al. 2008) (Table S2, Supplemental material). Given that chondrichthyan species greatly vary in their life history traits and therefore in their response to fishing effort and climate variability, further studies should focus into single-species responses so as to improve our understanding on how the latter combine to shape whole-community responses to these key anthropogenic drivers.

Acknowledgements. We are grateful to the crew of the RV Aldebarán and to our colleagues at DINARA for carrying out the sampling onboard over the study period. This paper is part of the Ph.D. thesis of L.P., which was funded in part by Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII), and by the Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA).

References

- Acha, E.M., Mianzan, H.W., Guerrero, R.A., Favero, M., and Bava, J. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. *J. Marine Syst.* **44**:83-105.
- Agnew, D.J., Nolan, C.P., Beddington, J.R., and Baranowski, R. 2000. Approaches to the assessment and management of multispecies skate and ray fisheries using the Falklands Islands fishery as an example. *Can. J. Fish. Aqu. Sci.* **57**: 429-440.
- Arkhipkin, A., Brickle, P., Pompert, J., and Winter, A. 2012. Skate assemblage on the eastern Patagonian Shelf and Slope: structure, diversity and abundance. *J. Fish. Biol.* **80**: 1704–1726.
- Baayen, R.H., Davidson, D.J., and Bates, D.M. 2008. Mixed-effects modelling with crossed random effects for subjects and items. *J. Mem. Lang.* **59**:390–412.
- Bates, D., Maechler, M., and Bolker, B. 2011. lme4: linear mixed-effects models. R package, version 0.999375-42. Available from <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Blanchard, J.L., Dulvy, N.K., Jennings, S., Ellis, J.R., Pinnegar, J.K., Tidd, A., and Kell, L.T. 2005. Do climate and fishing influence size-based indicators of Celtic Sea fish community structure? *ICES J. Mar. Sci.* **62**: 405-411.
- Cedrola, P.V., González, A.M., and Pettovello, A.D. 2005. Bycatch of skates (Elasmobranchii: Arhynchobatidae, Rajidae) in the Patagonian red shrimp fishery. *Fis. Res.* **71**: 141–150.
- Chao, A., and Jost, L. 2012. Diversity measures *In* Encyclopedia of Theoretical Ecology. *Edited by* A. Hastings and L. Gross. Berkeley: University of California Press. pp. 203-207.
- Chin, A., and Kyne, P.M. 2007. Vulnerability of chondrichthyan fishes of the Great Barrier Reef to climate change. *In* Climate change and the Great Barrier Reef: a vulnerability assessment. *Edited by* J.E. Johnson and P.A. Marshall. Great Barrier Reef Marine Park Authority and Australian Greenhouse Office, Townsville, QLD pp. 393-425.
- Chin, A., Kyne, P.M., Walkerz, T.I., and McAuley, R.B. 2010. An integrated risk assessment for climate change: analysing the vulnerability of sharks and rays on Australia's Great Barrier Reef. *Glob. Change Biol.* **16**: 1936–1953.
- Coelho, R., and Erzini, K. 2008. Effects of fishing methods on deep water shark species caught as by-catch off southern Portugal. *Hydrobiologia* **606**: 187-193.

- CTMFM. 2013. Especies y Estadísticas. Estadísticas de Captura. Available from <http://ctmfm.org/>
- Daan, N. Gislason, H., Pope, J.G., and Rice, J.C. 2005. Changes in the North Sea fish community: evidence of indirect effects of fishing? *ICES J. Mar. Sci.* **62**: 177-188.
- Damalas, D., and Vassilopoulou, V. 2011. Chondrichthyan by-catch and discards in the demersal trawl fishery of the central Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *Fis. Res.* **108**:142-152.
- Damalas, D., Katsanevakis, S., Maravelias, C.D., Karageorgis, A.P., Anagnostou, C., Tsitsika, E., and Papaconstantinou, C. 2009. Habitat preferences and spatiotemporal distribution of four benthic skates in the eastern Mediterranean Sea. *In Proceedings, Volume II. 9th Symposium on Oceanography & Fisheries.* pp. 771-776.
- Domingo, A., Forselledo, R., Miller, P. and Passadore, C. 2008. Plan de Acción Nacional para la conservación de condriictios en las pesquerías uruguayas. (PAN – Condriictios Uruguay). Montevideo, DINARA.
- Dulvy, N.K., and Forrest, R.E. 2010. Life histories, population dynamics, and extinction risk in chondrichthyans. *In Sharks and their relative II. Edited by J.C. Carrier, J.A. Musick, and M.R. Heithaus.* pp. 639-679.
- Dulvy, N.K., Fowler, S.L., Musick J.A., Cavanagh R.D., Kyne, P.M., Harrison, L.R., Carlson J.K., Davidson, L.N.K., Fordham, S.V., Francis M.P., Pollock, C.M., Simpfendorfer, C.A., Burgess, G.H., Carpenter, K.E., Compagno, L.J.V., Ebert, D.A, Gibson, C., Heupel, M.R., Livingstone, S.R., Sanciangco, J.C., Stevens, J.D., Valenti, S., and White W.T. 2014. Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *eLife* 2014;3:e00590. DOI: 10.7554/eLife.00590
- Ebert, D.A., and Winton, M. 2010. Chondrichthyans of high latitude seas. *In Sharks and their relative II. Edited by J.C. Carrier, J.A. Musick, and M.R. Heithaus* pp. 115-158.
- Ellis, J.R., Dulvy, N.K., Jennings, S., Parker-Humphreys, M., and Rogers, S.I. 2005. Assessing the status of demersal elasmobranchs in UK waters: a review. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **85**: 1025-1047.
- Enever, R., Catchpole, T.L., Ellis, J.R., and Grant, A. 2009. The survival of skates (Rajidae) caught by demersal trawlers fishing in UK waters. *Fish. Res.* **97**: 72-76.

- Faraway, J.J. 2001. Extending the linear model with R: generalized linear, mixed effects and nonparametric regression models. Chapman and Hall/CRC.
- Ferretti, F., Osio, G.C., Jenkins, C.J., Rosenberg, A.A., and Lotze, H.K. 2013. Long-term change in a meso-predator community in response to prolonged and heterogeneous human impact. *Scientific Reports* **1057**:1-11.
- Field, I.C., Meekan, M.G., Buckworth, R.C., and Bradshaw, C.J.A. 2009. Susceptibility of Sharks, Rays and Chimaeras to Global Extinction. *Adv. Mar. Biol.* **56**: 275-363.
- Fraser, H.M., Greenstreet, S.P.R., Fryer, R.J. and Piet, G.J. Mapping spatial variation in demersal fish species diversity and composition in the North Sea: accounting for species and size-related catchability in survey trawls. *ICES J. Mar. Sci* **65**: 531-538.
- Frisk, M.G., Miller, T.J., and Dulvy, N.K. 2005. Life Histories and Vulnerability to Exploitation of Chondrichthyans: Inferences from Elasticity, Perturbation and Phylogenetic Analyses. *J. North. Atl. Fish. Sci.* **35**:27-45.
- Genner, M.J., Sims, D.W., Wearmouth, V.J., Southall, E.J., Southward, A.J., Henderson, P.A., and Hawkins, S.J. 2004. Regional climatic warming drives long-term community changes of British marine fish. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **271**: 655–661.
- Gotelli, N., and Chao, A. 2013. Measuring and Estimating Species Richness, Species Diversity, and Biotic Similarity from Sampling Data. *In Encyclopedia of Biodiversity. Edited by S.A. Levin.* Waltham, MA: Academic Press. pp. 195-211.
- Gouraguine, A., Hidalgo, M., Moranta, J., Bailey, D.M., Ordines, F., Guijarro, B., Valls, M., Barberá, C., Quetglas, A., and De Mesa, A. 2011. Spatial segregation between deep water elasmobranch species related to biological and environmental factors. *Sci. Mar.* **75**: 653-664.
- Greenstreet, S.P.R., and Rogers, S.I. 2006. Indicators of the health of the North Sea fish community: identifying reference levels for an ecosystem approach to management. *ICES J. Mar. Sci.* **63**: 573-593.
- Gristina, M., Bahri, T., Florentino, F., and Garofalo, G. 2006. Comparison of demersal fish assemblages in three areas of the Strait of Sicily under different trawling pressure. *Fish Res* **81**: 60-71.

- Guijarro, B., Quetglas, A., Moranta, J., Ordines, F., Valls, M., González, N., and Massutí, E. 2012. Inter- and intra-annual trends and status indicators of nekto-benthic elasmobranchs off the Balearic Islands (northwestern Mediterranean). *Sci. Mar.* **76**: 87-96.
- Heithaus, M.R., Frid, A., Vaudo, J.J., Worm, B., and Wirsing, A.J. 2010. Unraveling the ecological importance of elasmobranchs. *In Sharks and their relative II. Edited by J.C. Carrier, J.A. Musick, and M.R. Heithaus.* pp. 611-637.
- Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* **54**: 427-432.
- Hozbor, N., Colonello, J.H., and Massa, A.M. 2011. Composición específica y distribución de los peces cartilagosos en el sector atlántico sudoccidental comprendido entre 34°-55°S. Período 2003-2005. *In Contribuciones sobre biología, pesca y comercialización de tiburones en la Argentina: aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional. Edited by O. Wholler, P. Cedrola, and M.B. Cousseau.* Consejo Federal Pesquero, Buenos Aires. pp. 89-100.
- Iglésias, S.P., Toulhoat, L., and Sellos, D.Y. 2009. Taxonomic confusion and market mislabelling of threatened skates: important consequences for their conservation status. *Aquat Conserv* **20**:319-333.
- IUCN (2013) IUCN Red List of Threatened Species. Available from www.iucnredlist.org [accessed on June 2013]
- Jaureguizar, A., Menni, R., Lasta, C., and Guerrero, R. 2006. Fish assemblage of the northern argentine coastal system: spatial patterns and their temporal variations. *Fish. Oceanogr.* **15**:326-344.
- Jennings, S., and Brander, K. 2010. Predicting the effects of climate change on marine communities and the consequences for fisheries. *J. Mar. Sys.* **79**: 418-426.
- Jennings, S., and Reynolds, J.D. 2000. Impacts of fishing on diversity: from pattern to process. *In Effects of Fishing on Non-target Species and Habitats: Biological, Conservation and Socio-economic Issues. Edited by M.J. Kaiser and S.J. deGroot* Blackwell Science, Oxford. pp 235-250.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* **113**: 363-375.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* **88**:2427-2439.

- Jost, L. 2010. The relation between evenness and diversity. *Diversity* **2**:207–232.
- Jost, L., Chao, A., and Chazdon, R.L. 2011. Compositional similarity and beta diversity. *In* Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment. *Edited by* A. Magurran, and B. McGill. Oxford: Oxford University Press. pp. 66–84.
- Laptikhovskiy, V.V. 2004. Survival rates for rays discarded by the bottom trawl squid fishery off the Falkland Islands. *Fish. Bull.* **102**: 757–759.
- López, R.B. 1964. Problemas de la distribución geográfica de los peces marinos sudamericanos. *Boletín del Instituto de Biología Marina de Mar del Plata* **7**: 57-63.
- Lorenzo, M.I., Díaz de Astarloa, J.M., Norbis, W., and Cousseau, B. 2011. Long term fish assemblages as units of management in a temperate estuary (Rio de la Plata - SW Atlantic ocean). *Braz. J. Oceanogr.* **59**:43-59.
- Lucifora, L.O., García, B.V., Menni, R.C., and Worm, B. 2012. Spatial patterns in the diversity of sharks, rays, and chimaeras (Chondrichthyes) in the Southwest Atlantic. *Biodivers. Conserv.* **21**:407–419.
- Maravelias, C.D., Tserpes, G., Pantazi, M., and Peristeraki, P. 2012. Habitat Selection and Temporal Abundance Fluctuations of Demersal Cartilaginous Species in the Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *Plos One* **7**: e35474. doi:10.1371/journal.pone.0035474
- Massa, A.M., and Hozbor, N.M. 2011. Evaluación de las estimaciones de abundancia de los peces cartilaginosos demersales de mayor valor comercial en el Atlántico Sudoccidental, capturados entre 34° y 41°S, a profundidades menores de 50m. *In* Contribuciones sobre biología, pesca y comercialización de tiburones en la Argentina: aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional. Consejo Federal Pesquero. *Edited by* O. Wholler, P. Cedrola, and M.B. Cousseau., Buenos Aires. pp 193-206.
- Massutí, E., and Moranta, J. 2003. Demersal assemblages and depth distribution of elasmobranchs from the continental shelf and slope off Balearics Islands (western Mediterranean). *ICES J.Mar.Sci.* **60**: 753-766.
- McCullagh, P., and Nelder, J.A. 1989. Generalized linear models. 2nd ed. Monograph on statistics and applied probability 37. New York (NY): Chapman & Hall/CRC
- McGill, B.J. 2003. Strong and weak tests of macroecological theory. *Oikos* **102**:679-685.
- McGill, B.J. 2011. Species abundance distributions. *In* Biological diversity: frontiers in measurements and assessment. *Edited by* A.E. Magurran, and B.J. McGill . pp :105-122.

- McGill, B.J., Etienne, R.S., Gray, J.S., Alonso, D., Anderson, M.J., Kassa Benecha, H., Dornelas, M., Enquist, B.J., Green, J.L., He, F., Hurlbert, A.H., Magurran, A.E., Marquet, P.A., Maurer, B.A., Ostling, A., Soykan, C.U., Ugland, K.I., and White, E.P. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol. Lett.* **10**:995–1015.
- Meneses, P., and Paesch, L. 2003. Guía de campo para la identificación de peces cartilaginosos en el Río de la Plata y su frente oceánico. *Frente Marítimo* **19**: 137-185.
- Menni, R.C., and Stehmann, M.F.W. 2000. Distribution environment and biology of batoid fishes off Argentina, Uruguay and Brazil. A review. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales n.s.* **2**: 69-109.
- Menni, R.C., Jaureguizar, A., Stehmann, M., and Lucifora, L. 2010. Marine biodiversity at the community level: zoogeography of sharks, skates, rays and chimaeras in the southwestern Atlantic. *Biodivers. Conserv.* **19**:775-796.
- Myers, R.A., Baum, J.K., Shepherd, T.D., Powers, S.P., and Peterson, C.H. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* **315**: 1846-1850.
- Norbis, W. 1993. Estructura y persistencia de la comunidad de peces demersales en el frente oceánico del Río de la Plata. PhD thesis, Universidad Politécnica de Catalunya Barcelona
- Oddone, M.C., Paesch, L., Norbis, W., and Velasco, G. 2007. Population structure, distribution and abundance patterns of the patagonian smoothhound *Mustelus schmitti* Springer, 1939 (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Triakidae) in the Rio de la Plata and inner continental shelf, SW Atlantic Ocean (34°30'–39°30'S) *Braz. J. Oceanogr.* **55**:167-177.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., and Wagner H. 2010. Package Vegan. *Community Ecology Package*. Available from <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Ordines, F., Massutí, E., Moranta, J., Quetglas, A., Guijarro, B., and Fliti, K. 2011. Balearic Islands vs Algeria: two nearby western Mediterranean elasmobranch assemblages with different oceanographic scenarios and fishing histories. *Sci. Mar.* **75**:707-717.
- Ortega, L. 2011. Variables ambientales y su influencia en los recursos pesqueros: aplicaciones al manejo. *Frente Marítimo* **22**:201-212.

- Ortega, L., and Martínez, A. 2007. Multiannual and seasonal variability of water masses and fronts over the Uruguayan shelf. *J. Coastal. Res.* **23**: 618–629.
- Paesch, L. 2006. Estructura de la comunidad de elasmobranquios demersales en el Río de la Plata y su frente oceánico. MSc thesis, Universidad de la República, Uruguay.
- Paesch, L., and Domingo, A. 2003. La pesca de condriactios en el Uruguay. *Frente Marítimo* **19**:207-216.
- Paesch, L., and Oddone, M.C. 2008. Size at maturity and egg capsules of the softnose skates *Bathyraja brachyurops* and *B. macloviana* (Elasmobranchii: Rajidae) in the SW Atlantic. *J. Appl. Ichthyol.* doi: 10.1111/j.1439-0426.2008.01114.x
- Paesch, L., Norbis, W., and Inchausti, P. 2014. Effects of fishing and climate variability on spatio-temporal dynamics of demersal chondrichthyans in the Río de la Plata, SW Atlantic. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* doi: 10.3354/meps10878
- Papastamatiou, Y.P., Wetherbee, B.M, Lowe, C.G. and Crow, G.L. 2006. Distribution and diet of four species of carcharhinid shark in the Hawaiian Islands: evidence for resource partitioning and competitive exclusion. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **320**: 239-251.
- Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R., and Reynolds, J.D. 2005. Climate Change and Distribution Shifts in Marine Fishes. *Science* **308**:1912-1915.
- Perry, R.I., Cury, P., Brande, K., Jennings, S., Möllman, C., and Planque, B. 2010. Sensitivity of marine systems to climate and fishing: concepts, issues and management responses. *J. Mar. Sci.* **79**: 427-435.
- Petersen, S., Honing, M.B., Ryan, P.G., Underhill, L.G., and Compagno, L.J.V. 2008. Chondrichthyan bycatch in demersal longline and trawl fisheries off southern Africa. *In* Understanding and mitigating vulnerable bycatch in southern Africa Trawl and Longline Fisheries. South Africa Report Series 2008/Marine/002. *Edited by* S.L.Petersen, D.C. Nel, P.G. Ryan, and L.G. Underhill.
- Piet, G.J., and Jennings, S. 2005. Response of potential fish community indicators to fishing. *ICES J Mar Sci* **62**: 214-225.
- Pinnegar, J.K., Engelhard, G., Daskalov, G.M., and Dulvy, N.K. 2008. Changes in the distribution of fish. *In*: Resolving climatic impacts on fish stocks. Chap 12

- Planque, B., Fromentin, J.M., Cury, P., Drinkwater, K.F., Jennings, S., Perry, R.I., and Kifani, S. 2010. How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *J Mar Sci* **79**:403-417.
- Poulard, J.C., and Blanchard, F. 2005. The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay *ICES J Mar Sci* **62**: 1436-1443.
- R Development Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. www.r-project.org
- Ragonese, S., Vitale, S., Dimech, M., and Mazzola, S. 2013. Abundances of Demersal Sharks and Chimaera from 1994-2009 Scientific Surveys in the Central Mediterranean Sea. *Plos One* **8**:1-20.
- Reynolds, R.W., Rayner, N.A., Smith, T.M., Stokes, D.C., and Wang, W. 2002. An Improved In Situ and Satellite SST Analysis for Climate. *J. Climate* **15**:1609-1625.
- Ripley, B., 2011. nnet: Feed-forward Neural Networks and Multinomial Log-Linear Models. Available from <http://CRAN.R-project.org/package=nnet>
- Roger, S.I., and Ellis, J.R. 2000 Changes in the demersal fish assemblages of British coastal waters during the 20th century *ICES J. Mar. Sci.* **57**: 866–881.
- Schiele, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Method. Ecol. Evol.* **1**: 103-113.
- Shepherd, T.D., and Myers, R.A. 2005. Direct and indirect fishery effects on small coastal elasmobranchs in the northern Gulf of Mexico. *Ecol. Lett.* **8**:1095-1104.
- Simpfendorfer, C.A., Heupel, M.R., White, W.T., and Dulvy, N.K. 2011. The importance of research and public opinion to conservation management of sharks and rays: a synthesis. *Mar. Fresh. Res.* **62**: 518-527.
- Stebbing, A.R.D., Turk, S.M.T., Wheeler, A, Clarke, K.R. 2002. Immigration of southern fish species to south-west England linked to warming of North Atlantic (1960-2001). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **82**:177-180.
- Sugihara, G. 1980. Minimal community structure: an explanation of species–abundance patterns. *Am. Nat.* **116**: 770–787.
- Tamini, L.L., Chiamonte, G.E., Perez, J.E., and Cappozzo, H.L. 2006. Batoids in a coastal trawl fishery of Argentina. *Fish. Res.* **77**:326–332.

- Tuomisto, H. 2010. A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia* **164**: 853–860.
- Ulrich, W., Ollik, M., and Ugland, K.I. 2009. A meta-analysis of species–abundance distributions. *Oikos* doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.18236.x
- Vooren, C.M. 1997. Demersal elasmobranchs. *In* Subtropical convergence environments: the coast and sea in the southwestern Atlantic. *Edited by* U. Seeliger,, C. Odebrecht, and J.P. Castello. pp. 141-146.
- Williams, T., Helle, K., and Aschan, M. 2008. The distribution of chondrichthyans along the northern coast of Norway. *ICES J Mar Sci* **65**: 1161–1174.
- Williamson, M., and Gaston, K.J.2005. The lognormal distribution is not an appropriate null hypothesis for the species–abundance distribution. *J. Anim. Ecol.* **74**: 409–422.
- Wilson, J.B. 1991. Methods for fitting dominance/diversity curves. *J. Veg. Sci.* **2**: 35-46.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., and Smith, G.M. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer Science & Business Media, Berlin

Supplementary material (for electronic supplements)

Table S1. Number of the research cruises available for the study per year (ICS= inner continental shelf, OCS = outer continental shelf, N = North, S = South).

Year	Research cruises
1984	OCS (4) / ICS(1)
1985	OCS (2) / ICS(2)
1986	ICS(1)
1987	OCS (1) / ICS(1)
1988	OCS (3) / ICS(1)
1989	OCS(1)
1990	
1991	ICS(3)
1992	ICS(1)
1993	ICS(1)
1994	OCS (2) / ICS(1)
1995	OCS (2) / ICS(2)
1996	OCS (N) (2)
1997	OCS (1) / OCS (N) (1)
1998	OCS(1)
1999	OCS(1)
2000	OCS(2)
2001	OCS (2) / ICS(2)
2002	ICS(1)
2003	OCS(S) (1)
2004	
2005	OCS (1) / OCS (N) (1) / ICS (1)
2006	OCS (1) / OCS (N) (2) / ICS (2)
2007	OCS (2) / OCS (N) (1) / ICS (2)
2008	OCS (1) / OCS (N) (1) / ICS (1)
2009	OCS (2) / ICS(1)

Table S2. Taxonomic list of chondrichthyan taxa recorded for the period 1984-2009, species code and the IUCN Red List species conservation status (LC=least concern, NT=near threatened, VU=vulnerable EN=endangered, CR=critically endangered, DD=data deficient, - no data, IUCN 2013).

Family	Species	Code	Status
Hexanchidae	<i>Notorhynchus cepedianus</i>	nce	DD
Scyliorhinidae	<i>Scyliorhinus</i> spp.	scy	DD
	<i>Schroederichthys bivius</i>	sbi	DD
Squalidae	<i>Squalus acanthias</i>	sac	VU
	<i>Squalus mitsukurii</i>	smi	DD
Tiakidae	<i>Galeorhinus galeus</i>	gga	VU
	<i>Mustelus schmitti</i>	msc	EN
Squatinaidae	<i>Squatina guggenheim</i>	sgu	VU
	<i>Squatina occulta</i>	soc	EN
	<i>Squatina argentina</i>	sar	EN
Rajidae	Rajidae spp.	raj	-
	<i>Atlantoraja castelnaui</i>	aca	EN
	<i>Atlantoraja cyclophora</i>	acy	VU
	<i>Atlantoraja platana</i>	apl	VU
	<i>Amblyraja doellojuradoi</i>	ado	
	<i>Dipturus chilensis</i>	dch	VU
	<i>Dipturus trachyderma</i>	dtr	VU
	<i>Rioraja agassizi</i>	rag	VU
	<i>Psammobatis</i> spp.	psa	DD
	<i>Sympterygia bonapartii</i>	sbo	DD
	<i>Sympterygia acuta</i>	scu	VU
	<i>Bathyraja</i> spp.	bat	-
	<i>Bathyraja albomaculata</i>	bal	VU
	<i>Bathyraja brachyurops</i>	bbr	LC
	<i>Bathyraja cousseauae</i>	bco	-
	<i>Bathyraja griseocauda</i>	bgr	EN
	<i>Bathyraja macloviana</i>	bma	NT
	<i>Bathyraja multispinis</i>	bmu	NT
	<i>Bathyraja scaphiops</i>	bsc	NT
	Narcinidae	<i>Discopyge tschudii</i>	dts
Torpedinidae	<i>Torpedo puelcha</i>	tpu	DD
Myliobatidae	<i>Myliobatis goodei</i>	mgo	-
Dasyatidae	<i>Dasyatis hypostigma</i>	dhy	-
Rhinobatidae	<i>Rhinobatos horkelii</i>	rho	CR
	<i>Zapterix brevirostris</i>	zbr	VU

Table S3. Limits of the 95% confidence intervals of the C_0 , C_1 and C_2 for the partition of beta diversity by year (a) and by geographic degree (b) calculated with separate bootstrapping of the local community data. C_0 , C_1 and C_2 are related to true beta diversity indices and correspond to the generalized Sorensen, Horn and Morisita-Horn indices and are based on the multiplicative partitioning of beta diversity (Jost 2011) based on the true diversity indices 0D , 1D and 2D , respectively. The 95% confidence intervals (LL: lower limit, and UL: upper limit) for the C_0 , C_1 and C_2 for each partition of beta diversity correspond to the data plotted in Figure 5.

Years	C_0		C_1		C_2	
	LL 95%	UL 95%	LL 95%	UL 95%	LL 95%	UL 95%
1984	0.939	0.974	0.046	0.180	0.017	0.074
1985	0.921	0.957	0.042	0.229	0.020	0.146
1986	0.862	0.969	0.008	0.331	0.010	0.346
1987	0.898	0.950	0.002	0.316	0.005	0.265
1988	0.919	0.958	0.016	0.080	0.017	0.046
1989	0.913	0.957	0.020	0.256	0.018	0.201
1991	0.899	0.969	0.090	0.338	0.049	0.301
1992	0.907	0.970	0.101	0.442	0.068	0.521
1993	0.868	0.946	0.092	0.377	0.045	0.337
1994	0.939	0.963	0.044	0.184	0.023	0.100
1995	0.913	0.951	0.034	0.286	0.019	0.218
1996	0.758	0.924	0.078	0.580	0.057	0.503
1997	0.831	0.940	0.027	0.317	0.038	0.349
1998	0.866	0.932	0.009	0.153	0.016	0.093
1999	0.810	0.939	0.010	0.208	0.031	0.185
2000	0.865	0.937	0.046	0.234	0.036	0.165
2001	0.917	0.948	0.056	0.279	0.027	0.216
2002	0.808	0.961	0.004	0.185	0.000	0.194
2003	0.868	0.947	0.024	0.137	0.019	0.101
2005	0.909	0.945	0.054	0.161	0.019	0.059
2006	0.886	0.944	0.002	0.107	0.013	0.055
2007	0.907	0.953	0.001	0.066	0.014	0.036
2008	0.887	0.941	0.001	0.044	0.007	0.024
2009	0.909	0.947	0.002	0.082	0.009	0.035

Geographic degrees						
333	0.848	0.946	0.028	0.223	0.020	0.213
342	0.928	0.958	0.006	0.129	0.010	0.091
343	0.949	0.975	0.023	0.109	0.019	0.082
344	0.936	0.973	0.001	0.057	0.005	0.040
345	0.909	0.953	0.033	0.132	0.016	0.070
346	0.000	0.788	0.136	0.748	-0.048	0.342
352	0.888	0.943	0.030	0.249	0.031	0.168
353	0.915	0.951	0.012	0.243	0.011	0.213
354	0.924	0.963	0.039	0.143	0.026	0.083
355	0.926	0.963	0.045	0.209	0.019	0.136
356	0.924	0.963	0.068	0.209	0.034	0.141
357	0.722	0.894	0.041	0.229	-0.019	0.107
363	0.895	0.944	0.002	0.048	0.013	0.035
364	0.920	0.958	0.001	0.077	0.007	0.070
365	0.836	0.920	0.027	0.238	0.029	0.186
366	0.831	0.930	0.098	0.366	0.048	0.291
374	0.880	0.936	0.003	0.089	0.010	0.048
375	0.914	0.953	0.017	0.087	0.015	0.050
376	0.810	0.906	0.005	0.072	0.014	0.052
385	0.841	0.906	0.009	0.195	0.023	0.154
386	0.875	0.936	0.011	0.325	0.018	0.361
387	0.855	0.911	0.004	0.083	0.017	0.056
395	0.767	0.905	0.007	0.141	0.026	0.109
396	0.807	0.905	0.004	0.151	0.009	0.112
397	0.836	0.917	0.007	0.173	0.016	0.102
398	0.795	0.912	0.005	0.151	0.020	0.105

Table S4. Total annual catch (t) of the two main target species (*Micropogias furnieri* and *Cynoscion guatucupa*) and of sharks by the Uruguayan coastal fleet, and the main target species (*Merluccius hubbsi*) and skates by the Uruguayan offshore fleet (expressed as the percentage of the total catch) in the Argentine Uruguayan Common Fishing Zone (AUCFZ) between 1996-2009 (data obtained from Comisión Técnico Mixta del Frente Marítimo; <http://ctmfm.org/>).

Years	Target species			Target species		
	Coastal fleet	Sharks	%	Offshore fleet	Skates	%
1996	37064	1904	5	57926	2614	5
1997	38770	3994	10	49649	2342	5
1998	37458	2583	7	48384	398	1
1999	22817	3589	16	32041	1576	5
2000	37478	2195	6	27197	999	4
2001	36750	2202	6	27818	991	4
2002	34507	2330	7	32073	1973	6
2003	34512	2894	8	35023	3194	9
2004	37321	1713	5	39613	3196	8
2005	30926	1136	4	41181	2926	7
2006	31337	1263	4	28031	1715	6
2007	24697	828	3	25249	2152	9
2008	34542	620	2	28023	1502	5
2009	26844	653	2	26364	1196	5

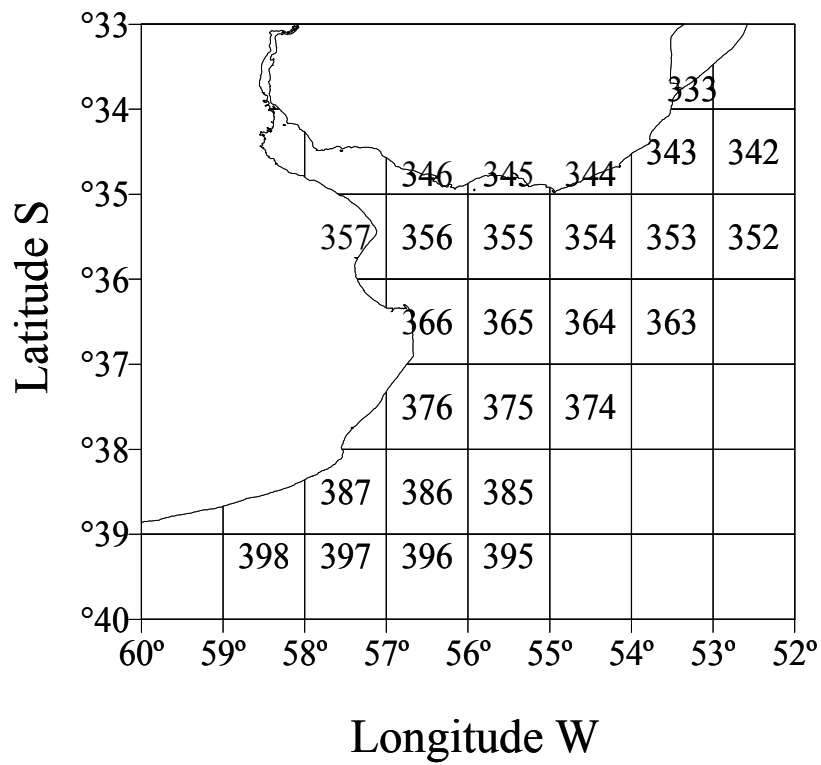


Fig. S1. Spatial location of geographic degrees in the Argentinean-Uruguayan Common Fishing Zone.

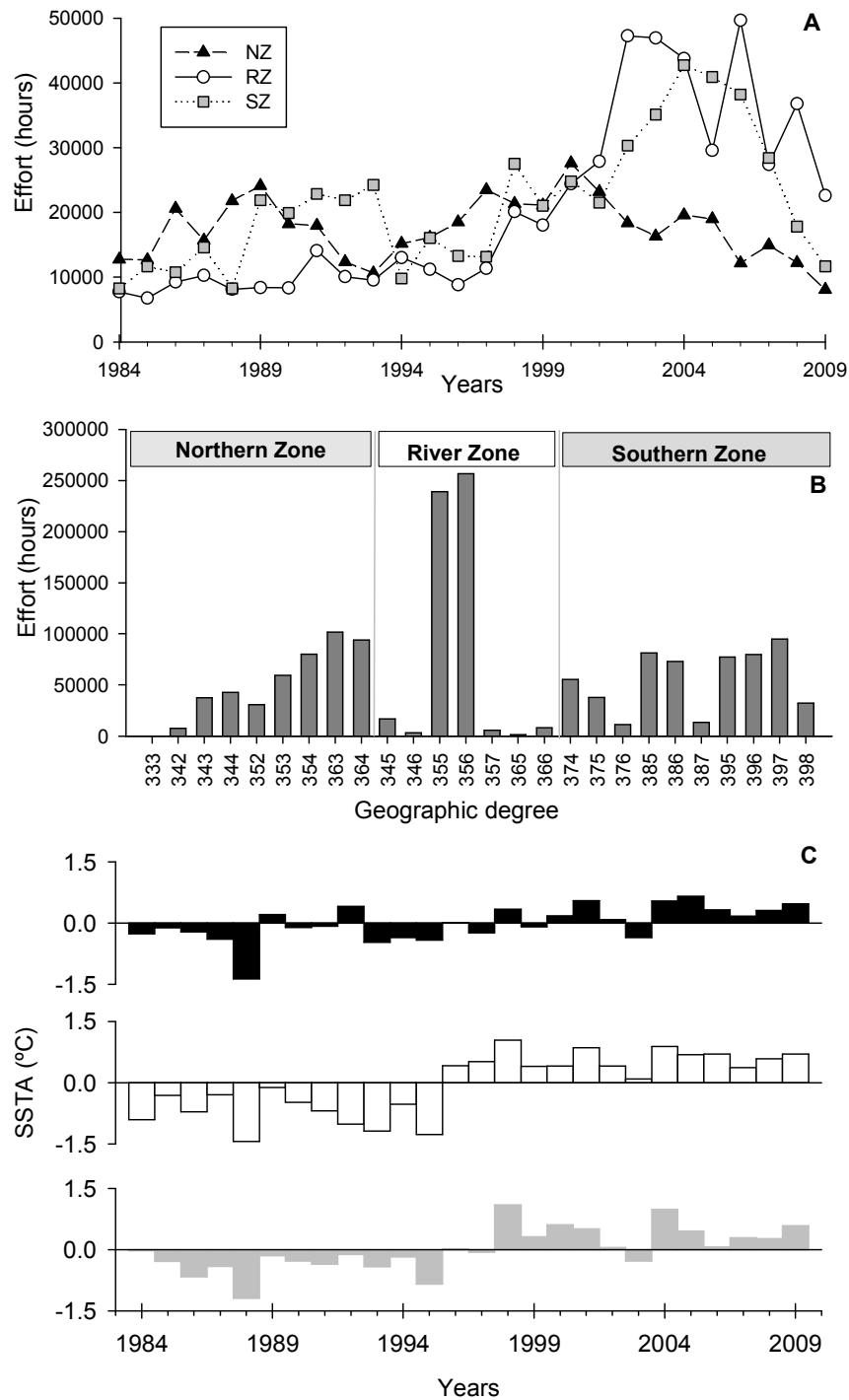


Figure S2. Temporal (A) and spatial (B) variation of fishing effort in the Northern (NZ), River (RZ) and Southern (SZ) zones for the period between 1984 and 2009 (fishing effort is represented as the total trawling hours by the Uruguayan commercial fishing fleet) per year and per geographic degree (1° latitude by 1° longitude; see location in Fig. S1) in the NZ, RZ and SZ. Spatial and temporal (C) variation of sea surface thermal anomalies (SSTA) in the Northern (NZ), River (RZ) and Southern (SZ) zones for the period between 1984 and 2009 (from Paesch et al 2014).

CAPÍTULO 4

Efectos del esfuerzo de pesca y la variabilidad climática sobre la estructura poblacional de cuatro especies de tiburones y cuatro especies de rayas en la Zona Común de Pesca Argentino Uruguayo

Efectos del esfuerzo de pesca y de la variabilidad climática sobre la estructura poblacional de cuatro especies de tiburones y cuatro especies de rayas en la Zona Común de Pesca Argentino Uruguaya

Resumen

La estructura de poblaciones de las distintas especies de peces, puede estar afectada y modificarse en consecuencia, por la acción combinada de los efectos del esfuerzo de la pesca y de la variabilidad climática. Las características de historia de vida de los condrictios los hacen particularmente vulnerables a estos dos principales factores. En la ZCPAU, localizada en un área de alta variabilidad ambiental, distintas especies de condrictios demersales son capturadas como fauna acompañante de las especies objetivo en la pesca de arrastre. Sobre 85086 individuos correspondientes a cuatro especies de tiburones y cuatro especies de rayas, se analizó a través de modelos lineales generalizados mixtos, el efecto del esfuerzo de pesca, las anomalías térmicas superficiales y la profundidad sobre las estructuras de tallas, proporción de sexos y de estados de madurez de cada especie. Las variables explicativas mencionadas cuando tuvieron efecto significativo, variaron en signo y magnitud según la especie. La profundidad y las anomalías térmicas tuvieron mayor importancia relativa que el esfuerzo pesquero sobre los espectros de tallas, proporciones de machos y hembras y de individuos inmaduros y maduros de estas especies. Conocer la influencia de la actividad de pesca y la variabilidad climática sobre la estructura de las poblaciones de estas especies puede aportar a la implementación de medidas de manejo adecuadas para la conservación de estos recursos.

Introducción

El tamaño corporal es una de las variables más importantes para comprender la variación interespecífica de una multitud de rasgos individuales y de atributos poblacionales (Brown et al. 2007). Una gran cantidad de atributos o rasgos de los organismos, desde su estructura y función a distintos niveles de organización (molecular, celular, organismo) hasta su dinámica ecológica y evolutiva, están relacionadas con el tamaño corporal (Peters 1983, Begon et al. 1986, Cyr & Pace 1993). Numerosos aspectos de la estructura y funcionamiento de las poblaciones y comunidades de especies acuáticas están determinados por la distribución de tamaños de los individuos (Sheldon et al. 1972, Peters 1983, Cohen et al. 1993, Murawski 2007, Persson & De Roos 2007). Comprender los patrones e implicancias de la distribución de tamaños de los organismos en las comunidades ha sido un punto de interés para los ecólogos quienes han abordado el tema empleando distintos enfoques (Trebilco et al.

2013). Las distribuciones de tamaños de las poblaciones no son uniformes entre sitios y especies ni son constantes a través del tiempo. En este contexto, se han desarrollado un conjunto de teorías que relacionan variables fisiológicas y ecológicas a nivel individual con el tamaño corporal mediante ecuaciones alométricas de la forma $Y = Y_0 M^b$ (Y = medida de algún atributo, Y_0 = constante de normalización, M = masa corporal y b = exponente de escala; Peters 1983) que permiten hacer predicciones cuantitativas, generales y razonablemente precisas sobre la variación interespecífica de dichas variables con el tamaño corporal de las especies. Más recientemente, la teoría metabólica de la ecología, ha provisto un marco conceptual para la comprensión unificada de la variación interespecífica de muchos atributos fisiológicos y ecológicos (Gillooly et al. 2002, Brown & Gillooly 2003, Brown et al. 2004, Brown et al. 2007). Esta teoría constituye un marco predictivo para evaluar y responder a los cambios inducidos por el hombre en la abundancia, la distribución, la diversidad de organismos y los flujos de materia y energía en los sistemas ecológicos (Brown et al. 2004).

En comunidades y ecosistemas, las especies de pequeño tamaño corporal tienen poblaciones más numerosas, por lo que alcanzan densidades más altas que las especies de gran tamaño corporal (Damuth 1987). En particular, en ambientes marinos, un rasgo característico de muchas especies es su amplio alcance de crecimiento individual, donde los individuos de la mayor parte de las especies comienzan la vida alimentándose en la base de la cadena trófica y pueden terminar como depredadores tope, con lo cual el nivel trófico varía conforme aumenta el tamaño corporal (Shin et al. 2005, Cohen 2007, Jennings & Reynolds, 2007, Woodward & Warren 2007). No obstante, las comparaciones cruzadas han demostrado que las especies de mayor tamaño corporal no necesariamente se alimentan en los niveles tróficos más altos (Jennings et al. 2001b), con lo cual los cambios en la estructura de tamaños de la comunidad no siempre reflejan cambios en el nivel trófico de poblaciones de una especie.

Los cambios en la abundancia poblacional de diferentes especies con diferentes historias de vida llevan a modificaciones sustanciales en las estructuras de tallas y por ende en las relaciones depredador-presa (Rice & Gislason 1996, Jennings et al. 2001). Estos cambios pueden ser captados por diferentes indicadores que involucran el tamaño de los individuos, los cuales reflejan los efectos directos (Fig. 1) e indirectos de la pesca sobre la estructura de las comunidades de peces (Bianchi et al. 2000, Shin et al. 2005, Jennings & Reynolds 2007).

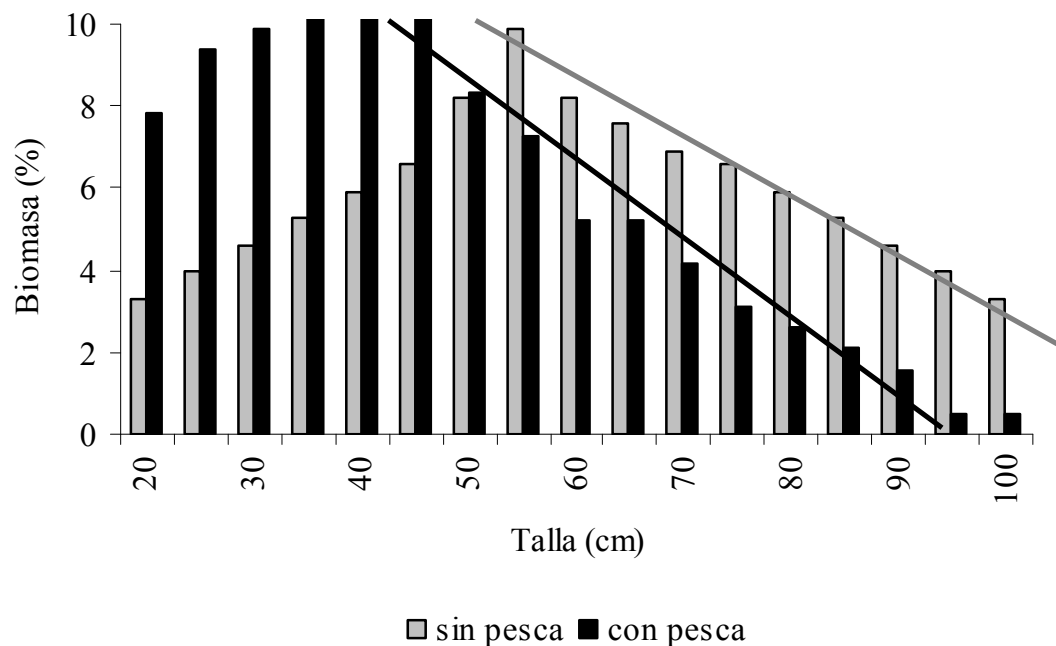


Fig. 1. Representación de la pendiente del espectro de biomasa por clase de tallas en una población no explotada (línea gris) y explotada (línea negra).

La actividad pesquera concentra su esfuerzo en las áreas donde existe una mayor probabilidad de capturar individuos de mayor tamaño de las especies objetivo con mayor valor económico (Froese 2004, Shin et al. 2005). Como regla general, las especies que alcanzan tamaños corporales grandes (como es el caso de algunos condriictios), tienen crecimiento lento, maduración tardía y pocas crías y declinan a menudo en su abundancia más rápidamente que las especies de menor tamaño y crecimiento más rápido, por tener una menor capacidad de reemplazar los ejemplares extraídos por la explotación (Jennings et al. 1999a, Reynolds et al. 2001, Pinnegar et al. 2002, Duplisea et al. 2002). Además las especies de gran tamaño corporal generalmente son depredadores de los niveles superiores de las cadenas tróficas cuyas reducciones poblacionales pueden tener efectos de cascada sobre la dinámica poblacional de especies a niveles tróficos inferiores (Myers et al. 2007), y conducir así al incremento de la abundancia de los individuos de menor tamaño (Dulvy et al. 2000, Daan et al. 2005). Las especies de menor tamaño corporal que tienen historias de vida “rápidas” tienden a responder más rápidamente a los cambios climáticos que las especies de mayor tamaño corporal que tienen historias de vida “lenta” (Perry et al. 2005). En este sentido, los

cambios en la temperatura del mar, podrían provocar cambios en la estructura de tamaños de las poblaciones de condriictios.

El área del Río de la Plata y su frente oceánico se caracterizan por presentar una alta variabilidad espacio-temporal en sus condiciones ambientales debido fundamentalmente al aporte de aguas del Río de la Plata y al sistema frontal generado por la confluencia Brasil/Malvinas. En esta área se localiza la Zona Común de Pesca Argentino Uruguayo (ZCPAU, 34°30'-39°30'S, ver Fig. 2 del Capítulo 1), donde se lleva a cabo una actividad pesquera comercial intensa que captura varias especies de condriictios como fauna acompañante de las especies objetivo (Paesch & Domingo 2003). Los efectos del esfuerzo de la pesca de arrastre y de la variabilidad climática a nivel de poblaciones de condriictios son generalmente aún poco conocidos (Paesch et al. 2014). Ello motiva analizar las respuestas poblacionales de estas especies con relación a la intensidad de la explotación pesquera y a la variabilidad climática, dos de los principales factores que afectan a los condriictios a nivel global (Dulvy et al. 2014).

Las pendientes de los espectros de tamaño, que describen la tasa a la cual cambia la abundancia a medida que aumenta el tamaño corporal (White et al. 2007, Trebilco et al. 2013), constituyen un indicador de los efectos de la pesca (Rochet & Trenkel 2003) y de la variabilidad climática (Blanchard et al. 2005, Daufresne et al. 2009) en poblaciones y comunidades de peces. La mayoría de los estudios de espectros de tamaños se han realizado a nivel de comunidades independientemente de la entidad de las especies (White et al. 2007). Esta agregación de especies puede introducir error en el estudio de la relación entre la abundancia y el tamaño corporal, y ser menos apropiados para plantearse hipótesis relacionadas con la teoría metabólica (Brown et al. 2004, Jennings et al. 2007), por lo que resulta esencial realizar estudios a nivel poblacional (Trebilco et al. 2013). Conocer la variabilidad en la estructura de sexos (predominio de machos o hembras), así como la estructura de madurez sexual (predominio de individuos maduros o inmaduros) en un área determinada, permite además adoptar medidas de manejo pesquero, como la implementación de áreas de veda de individuos juveniles o tallas mínimas de desembarque (Oddone et al 2007, Paesch & Oddone 2008a).

El objetivo de este capítulo fue examinar el efecto combinado del esfuerzo de la pesca de arrastre y de la variabilidad climática sobre los patrones espacio-temporales de la estructura poblacional de cuatro especies de tiburones y cuatro especies de rayas dentro de la ZCPAU entre los años 1984 y 2009. Para ello, se analizó la dinámica

espacio-temporal de la estructura poblacional local de tallas, de sexos y estados de madurez sexual de estas ocho especies.

Materiales y Métodos

Las características del área de estudio y de la información utilizada fueron descritas en el Capítulo 1 de esta Tesis. En este Capítulo se analizó la estructura poblacional de las especies que estuvieron presentes en al menos 20 instancias (combinaciones de año y grado geográfico) y que tuvieron más de 20 individuos por instancia (lo que se juzgó como el mínimo necesario para poder estimar la pendiente de los espectros de talla y las estructuras de sexos y madurez con razonable precisión). Las ocho especies que cumplieron estas condiciones en la zona de estudio fueron los tiburones *Mustelus schmitti*, *Squatina guggenheim*, *Squalus acanthias*, *S. mitsukurii*, y las rayas *Rioraja agassizi*, *Sympterygia bonapartii*, *Dipturus chilensis*, y *Bathyraja macloviana*. A diferencia de los análisis a nivel comunitario (que fueron realizados considerando tres zonas dentro del área de estudio), en este capítulo se analizaron las estructuras de las poblaciones a lo largo de toda la plataforma (interna y externa) del área de estudio sin diferenciar las instancias por zonas (ver Fig.2, Capítulo 1).

Para cada una de las 425 instancias se calcularon las pendientes de los espectros de tallas por especie, los errores estándar de las pendientes y los límites inferiores y superiores de los intervalos de confianza 95% para las distribuciones de frecuencias de la ley de potencia de acuerdo a la metodología propuesta por White et al. (2008). Este método que consiste en ajustar funciones de distribuciones acumuladas y estimaciones de máxima verosimilitud, constituye una alternativa al método comúnmente empleado (Andersen & Beyer 2006, White et al. 2007, Andersen et al. 2009) de estimar las pendientes del espectro de tallas a través de la regresión lineal entre el número de individuos en cada intervalo del histograma de tallas y la marca de clase de dichos intervalos (Bianchi et al. 2000, Blanchard et al. 2005). El método de White et al. (2008) empleado para estimar las pendientes del espectro de tallas evita la subjetividad inherente en las decisiones sobre la amplitud, el número y los límites de los intervalos del histograma de tallas y el problema de los intervalos con frecuencia cero o muy baja, y permite caracterizar los espectros de talla empleando todos los datos disponibles (Fig. 2a y 2b).

Para cada especie también se calculó la proporción de machos y de hembras y la proporción de individuos maduros e inmaduros en cada instancia de año y grado geográfico. Se utilizaron las tallas de madurez sexual publicadas en el área de estudio como criterio para separar individuos maduros e inmaduros en cada sexo para cada especie (Tabla 1).

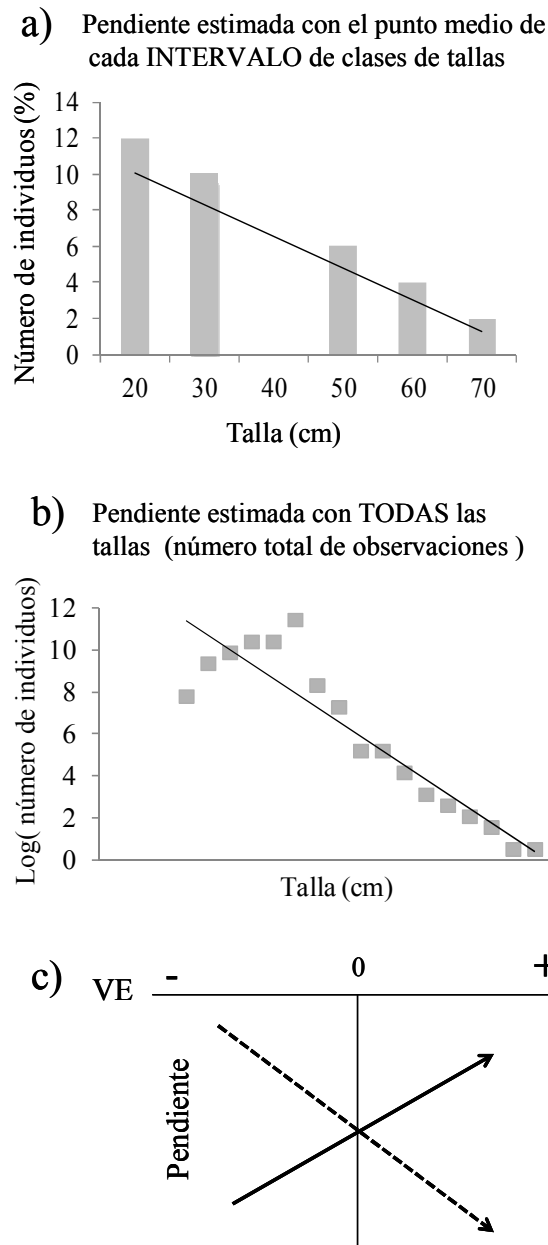


Fig. 2. a) Método clásico de estimación de las pendientes de los espectros de tallas, b) Método propuesto por White et al. (2008) y c) Relación entre la pendiente del espectro de tallas negativa (línea punteada) o positiva (línea sólida) calculada según b) y las variables explicativas (VE) estandarizadas (media 0 y desvío estándar).

Tabla 1. Tallas de madurez sexual (cm) por sexo estimadas para cada especie en el área de estudio y la referencia bibliográfica.

Especie	Machos	Hembras	Referencia
<i>Mustelus schmitti</i>	59.0	72,0	Oddone et al. 2005
<i>Squatina guggenheim</i>	72.4	73.4	Colonello et al. 2003
<i>Squalus mitsukurii</i>	43.1	55.9	Oddone et al. 2010
<i>Squalus acanthias</i>	53.8	70.4	Oddone et al. sometido
<i>Dipturus chilensis</i>	78.5	81.4	Paesch & Oddone 2008
<i>Sympterygia bonapartii</i>	53.0	65.5	Oddone & Velazco 2004
<i>Rioraja agassizi</i>	47.5	52.0	Colonello et al. 2007
<i>Bathyraja macloviana</i>	53.5	52.0	Paesch & Oddone 2008

Los espectros de tallas, la estructura de sexos (medida a través de la proporción de machos) y la estructura reproductiva (medida a través de la proporción de individuos sexualmente maduros) fueron analizados en relación a las variables explicativas utilizando Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM por su sigla en inglés, Zuur et al. 2009) con distribución gaussiana (las pendientes de los espectros de tallas) y binomial (las proporciones de sexos y de individuos inmaduros-maduros). La relación de las pendientes del espectro de tallas con las variables explicativas (Fig. 2c) puede ser positiva (al aumentar el valor de la variable explicativa la pendiente es menos negativa) o negativa (al aumentar el valor de la variable explicativa la pendiente es más negativa).

Todos los modelos estadísticos incluyeron el esfuerzo pesquero, las anomalías térmicas superficiales del mar, y la profundidad como efectos fijos y dos efectos aleatorios cruzados (no correlacionados; Capítulo. 2): los grados geográficos (variabilidad espacial) y los años (variación temporal) por cada variable de respuesta. La naturaleza desbalanceada del diseño de muestreo (Anexo 2) impidió considerar conjuntamente la variabilidad especial y temporal en estas variables y además requirió utilizar el número de lances en cada instancia como una variable de ponderación en todos los análisis para tener en cuenta las diferencias en el esfuerzo de muestreo entre las instancias. Previamente a los análisis, todas las variables explicativas fueron estandarizadas para facilitar la interpretación de su importancia relativa (Schielzeth 2010). El modelo inicial en todos los análisis contuvo los efectos principales de cada una de las variables explicativas. A partir de este modelo inicial los efectos fijos fueron simplificados secuencialmente eliminando los términos no significativos en los modelos

subsiguientes y comparando el valor del criterio de información de Akaike (AIC por su sigla en inglés) en los sucesivos pasos del proceso de simplificación de los modelos (borrando un término cuando en los modelos sucesivos $\Delta AIC > 2$), hasta obtener el modelo más parsimonioso que se ajustó a los datos. Debido a que el número apropiado de grados de libertad en la evaluación de la significación estadística de los GLMM sigue siendo controversial (Bolker et al. 2010), se evaluó la significancia estadística de los efectos fijos con las estimaciones de los intervalos de densidad posterior más altos, que son el equivalente bayesiano de los intervalos de confianza, calculada al nivel del 95% con la cadena de Markov Monte Carlo empleando 10000 muestras (Baayen et al. 2008). Todos los modelos se sometieron a análisis de residuales para verificar el cumplimiento de los supuestos (Zuur et al. 2009). Los GLMM fueron realizados con la librería lme4 (Bates et al. 2011) y languageR (Baayen et al. 2008), del Programa R, versión 2.15.1 (R Development Core Team 2012).

La distribución espacial del número de individuos para cada especie se representó con gráficos de burbujas, cuyo diámetro es proporcional a la raíz cuadrada de la abundancia poblacional de cada especie en una instancia dada. Para cada especie y para cada año, el logaritmo (para hacer los datos más comparables) del número menor y mayor de individuos determinó el diámetro mínimo y máximo de las burbujas. A efectos de complementar la interpretación de estos gráficos, en el Anexo 3 se indica el número de individuos mínimo, máximo y total para cada año en cada especie.

Resultados

Distribución y abundancia de las ocho especies

Durante 1984 y 2009 se capturaron un total de 290415 individuos de condrictios distribuidos entre 35 taxa (Capítulo 2). Casi el 60% de este total estuvo repartido entre las ocho especies seleccionadas para los análisis de este capítulo. Se registraron 60384 individuos de *M. schmitti* (20.8%), 41595 de *S. mitsukurii* (14.3%), 18476 de *S. guggenheim* (6.4%), 17239 de *S. bonapartii* (5.9%), 16253 de *S. acanthias* (5.6%), 5642 de *D. chilensis* (1.9%), 4815 de *B. macloviana* (1.7%) y 4593 de *R. agassizi* (1.6%) entre 1984 y 2009.

Los tiburones *M. schmitti* y *S. guggenheim* se registraron en toda la plataforma, mientras que *S. mitsukurii* y *S. acanthias* se observaron sólo en la plataforma externa (Fig. 3). *Mustelus schmitti* registró el mayor número total de individuos en los años 1991 (9751) y 1993 (8228) (Fig. 3) en la plataforma interna y las mayores concentraciones de individuos se observaron tanto en el estuario como en la costa atlántica uruguaya (Fig. 4a). En los restantes años el número total de individuos descendió a menos de la mitad (Fig. 3). En los años dónde se realizaron cruceros solamente en la plataforma externa, ya sea en su totalidad o sólo el sector al norte de los 37°S, la abundancia de *M. schmitti* fue menor que en la plataforma interna (Figs. 4a y 4b). Cuando se relevó toda la plataforma, *M. schmitti* se registró en toda el área de estudio, excepto en los años 2001, 2006 y 2009 donde fue capturada sólo al norte de los 37°S (Fig. 4c). En todos los años la mayor concentración de individuos de esta especie se observó al norte de los 37°S, en toda la plataforma (Fig. 4c).

Squatina guggenheim, a diferencia de *M. schmitti*, fue más abundante en la mayoría de los años en la plataforma externa (Figs. 5a y 5c). Sus mayores abundancias se registraron en los años 2006 y 2007 con 2080 y 2111 individuos respectivamente (Fig. 3), años en que la especie se concentró al norte de los 37°S (Fig. 5c). En los años donde se relevó sólo la plataforma externa, la especie se capturó en pocos grados geográficos con la excepción de 1989 y 1998 (Fig. 5b). Cuando se relevó toda la plataforma, la presencia de *S. guggenheim* al sur del 37°S fue escasa a partir del año 2006, observándose sus mayores valores de abundancia circunscritos al norte de los 37°S en la plataforma externa (Fig. 5c).

Squalus mitsukurii se distribuyó a lo largo de toda la plataforma externa siendo más abundante al norte de los 37°S, con las mayores concentraciones de individuos entre los 35°-37°S (Fig. 6). Su abundancia poblacional varió entre 4600 y 5900 individuos en los años 1984, 1985 y 1994, valores que descendieron a menos de la mitad para el resto de los años del período de estudio (Fig. 3). A partir del año 2005 su ocurrencia al sur de los 37°S fue escasa (Fig. 6). La presencia de *S. acanthias* fue irregular, en algunos años se distribuyó a lo largo de toda la plataforma externa, en otros años se registró desplazado al norte y en algunos años al sur (Fig. 7). El mayor número total de individuos se registró en 1995 y en 2001 (entre 3250 y 3500), valores que se redujeron en un 50% y menos para el resto de los años (Fig. 3). Las mayores concentraciones de individuos hasta 1995 ocurrieron al sur de los 37°S y de 2001 en adelante entre los 36°-37°S (Fig. 7).

Las rayas *S. bonapartii* y *R. agassizi* se registraron en toda la plataforma mientras que *D. chilensis* y *B. macloviana* solamente en la plataforma externa (Fig. 3). *Sympterygia bonapartii* fue más abundante en la plataforma interna tanto en el estuario como en la costa atlántica uruguaya (Fig. 8a) y en la plataforma externa al norte, entre los 34° y 36°S (Figs. 8b y 8c). A partir de 1988 se observó en general una tendencia al aumento del número total de individuos, registrándose los máximos en 2001 (1699 individuos) y de 2005 a 2008 (variando entre 1528 y 1860 individuos) (Fig. 3). Por su parte, *R. agassizi* se registró en la plataforma interna (Fig. 9a) y en la plataforma externa fundamentalmente al norte de los 36°S, siendo ocasional su presencia al sur de los 37°S (Figs. 9b y 9c). Los años de mayor abundancia total fueron 2006 y 2007 (738 y 722 individuos respectivamente, Fig. 3). Las mayores concentraciones de individuos de *R. agassizi* se observaron siempre entre los 34° y 35°S en la plataforma externa (Fig. 9c).

Dipturus chilensis se registró generalmente al sur de los 35°S (Fig. 10). La mayor concentración de individuos se registró entre los 36° y 38°S en la mayoría de los años (Fig. 10). El número total de individuos varió en general entre 200 y 500, con un máximo en el año 2005 (757 individuos) (Fig. 3). *Bathyraja macloviana* fue capturada generalmente al sur de los 36°S. La mayor concentración de individuos se observó entre los 37°-39°S (Fig. 11). El mayor número total de individuos se registró en 1988 (1619) y el resto de los años los valores descendieron a la mitad o menos (Fig. 3).

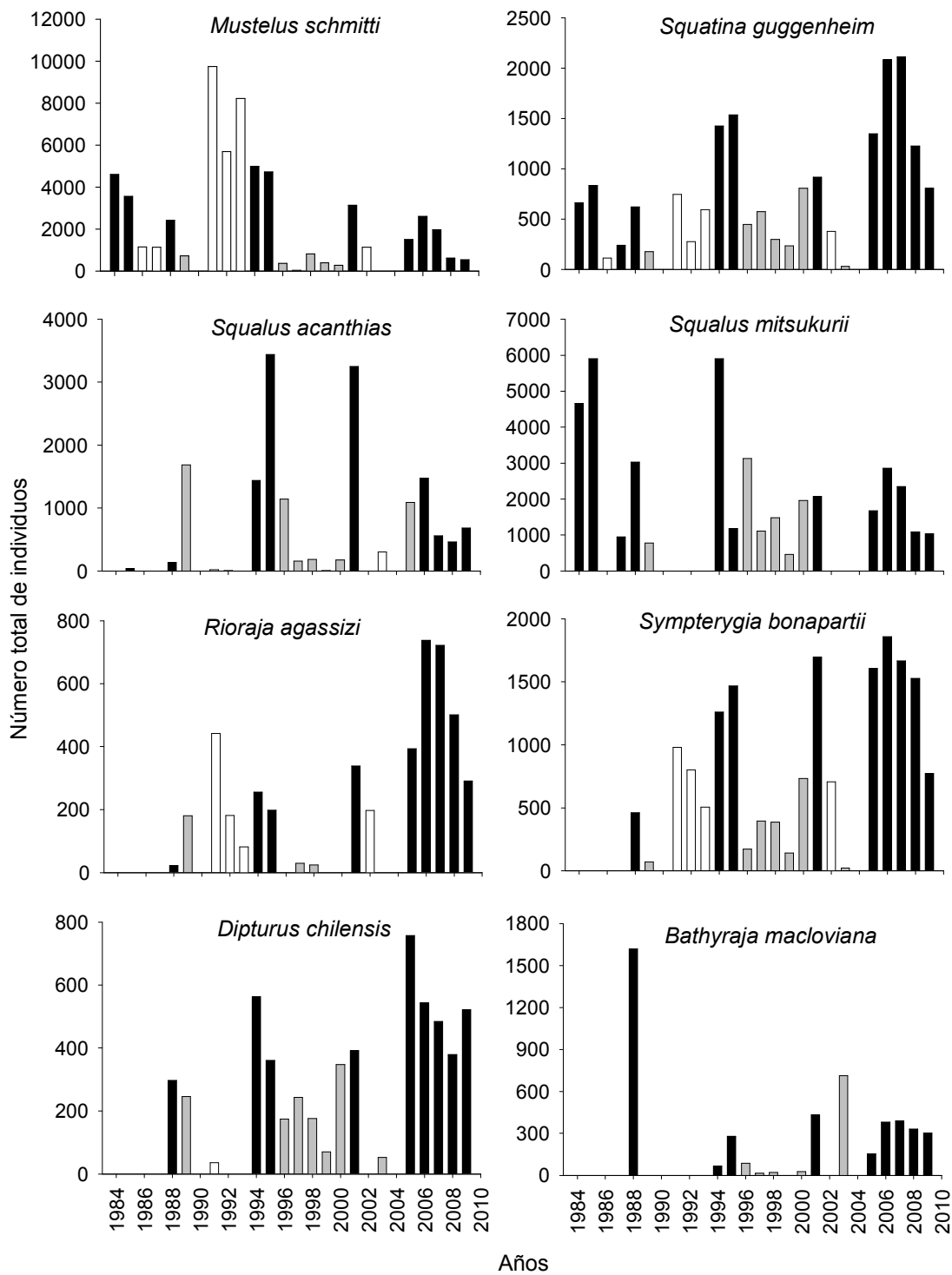
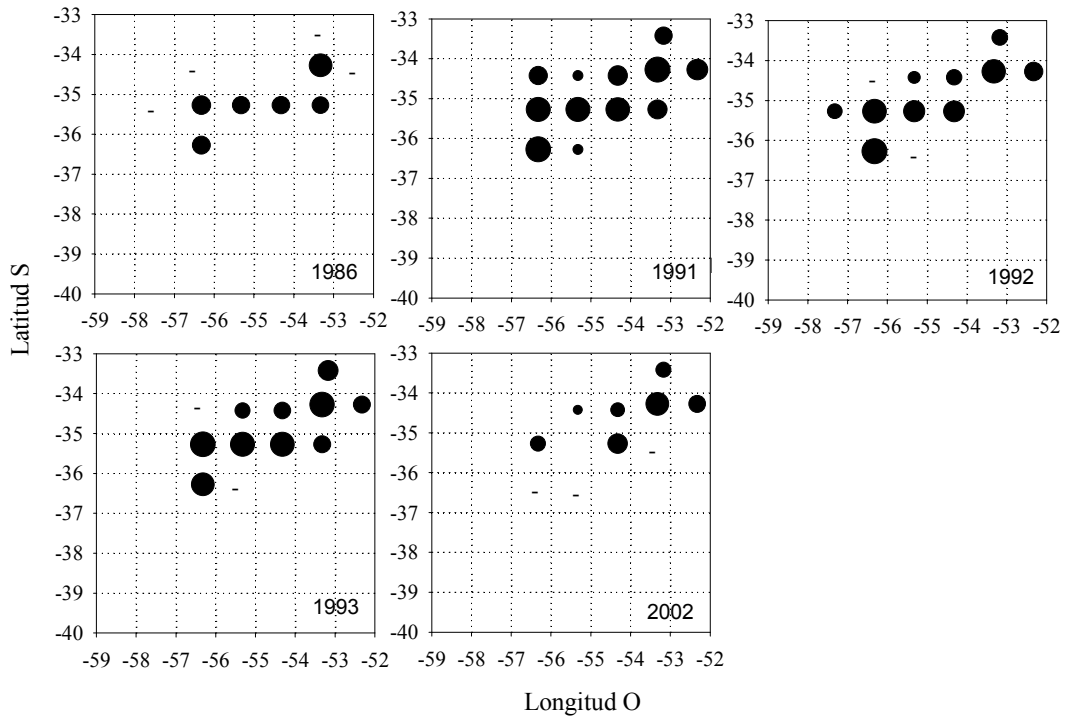
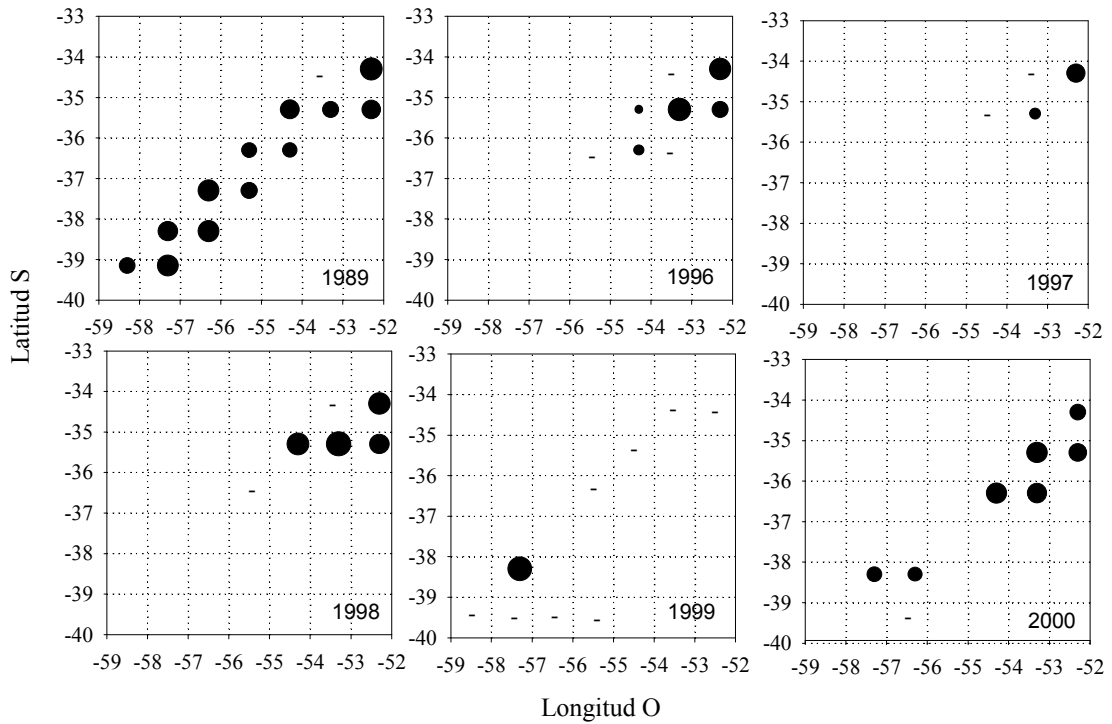


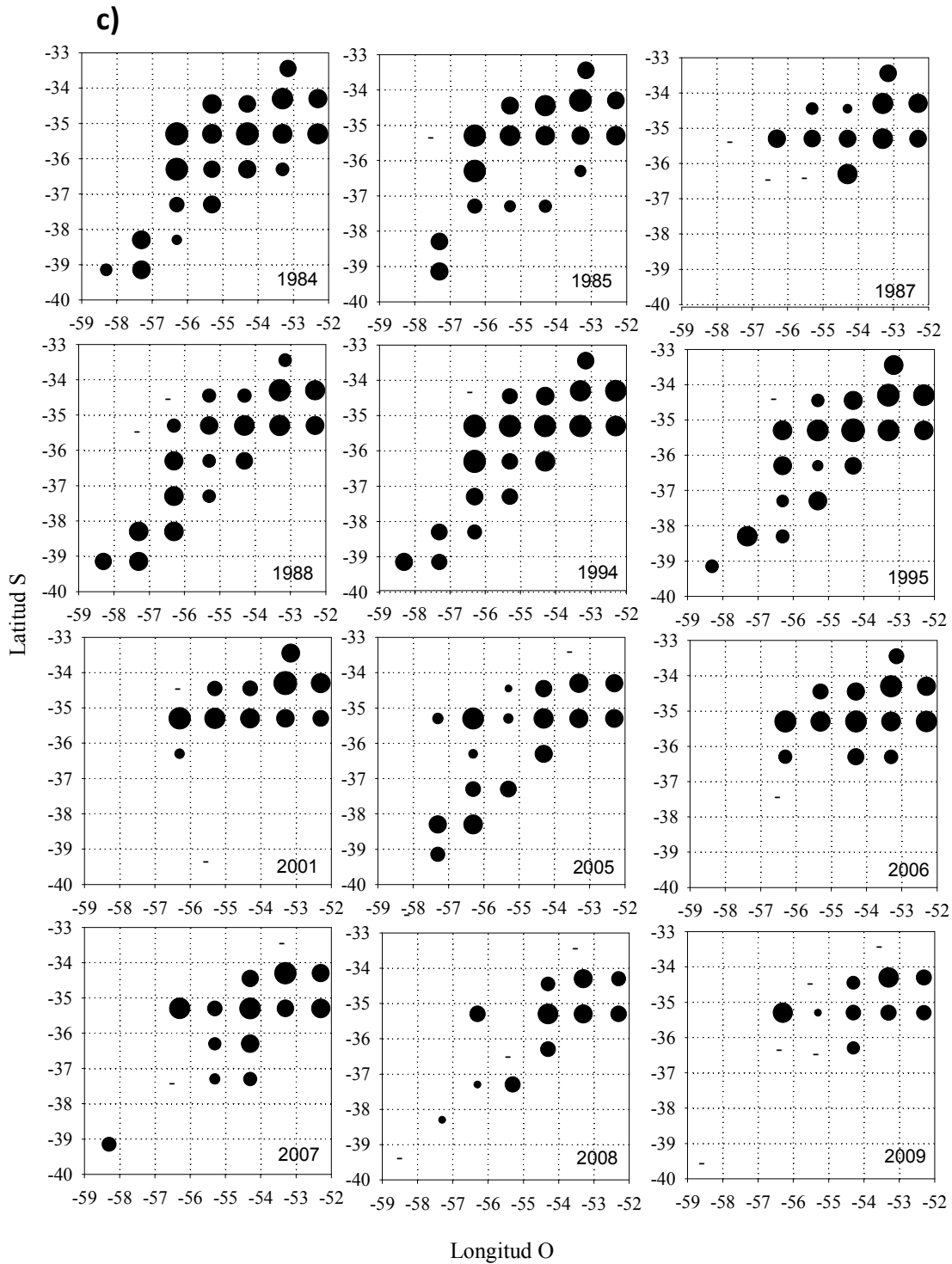
Fig. 3. Número total de individuos capturados por año y por especie: (barras blancas = cruceiros en plataforma interna, barras gris claro = cruceiros en plataforma externa y barras negras = cruceiros en plataforma interna y externa).

a)



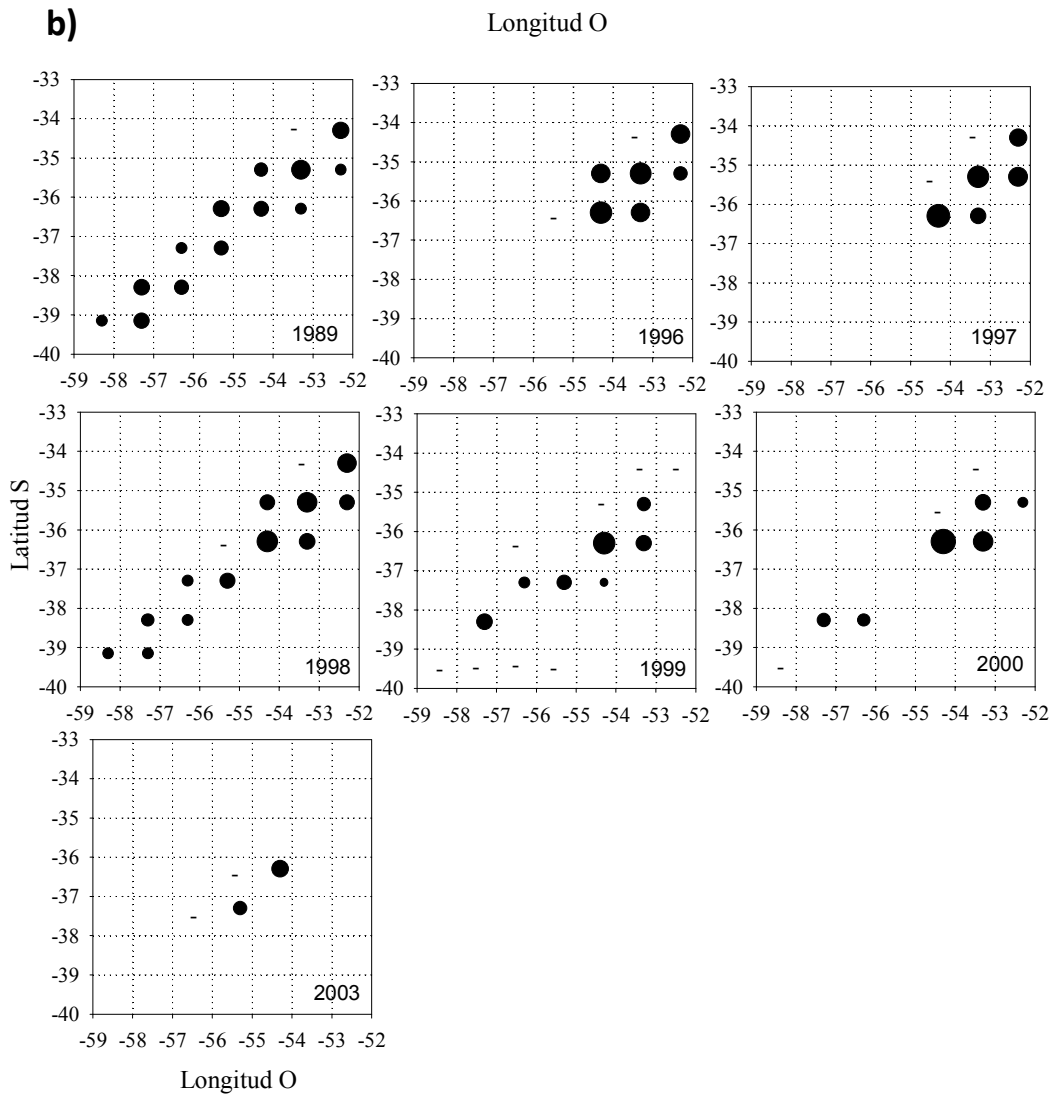
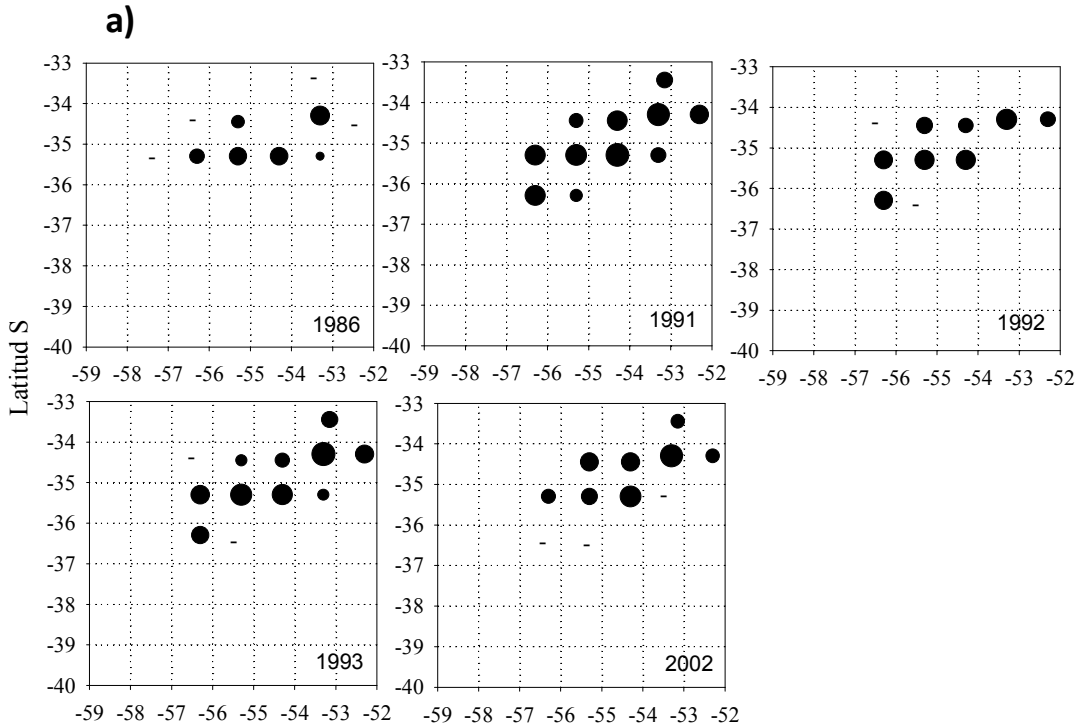
b)

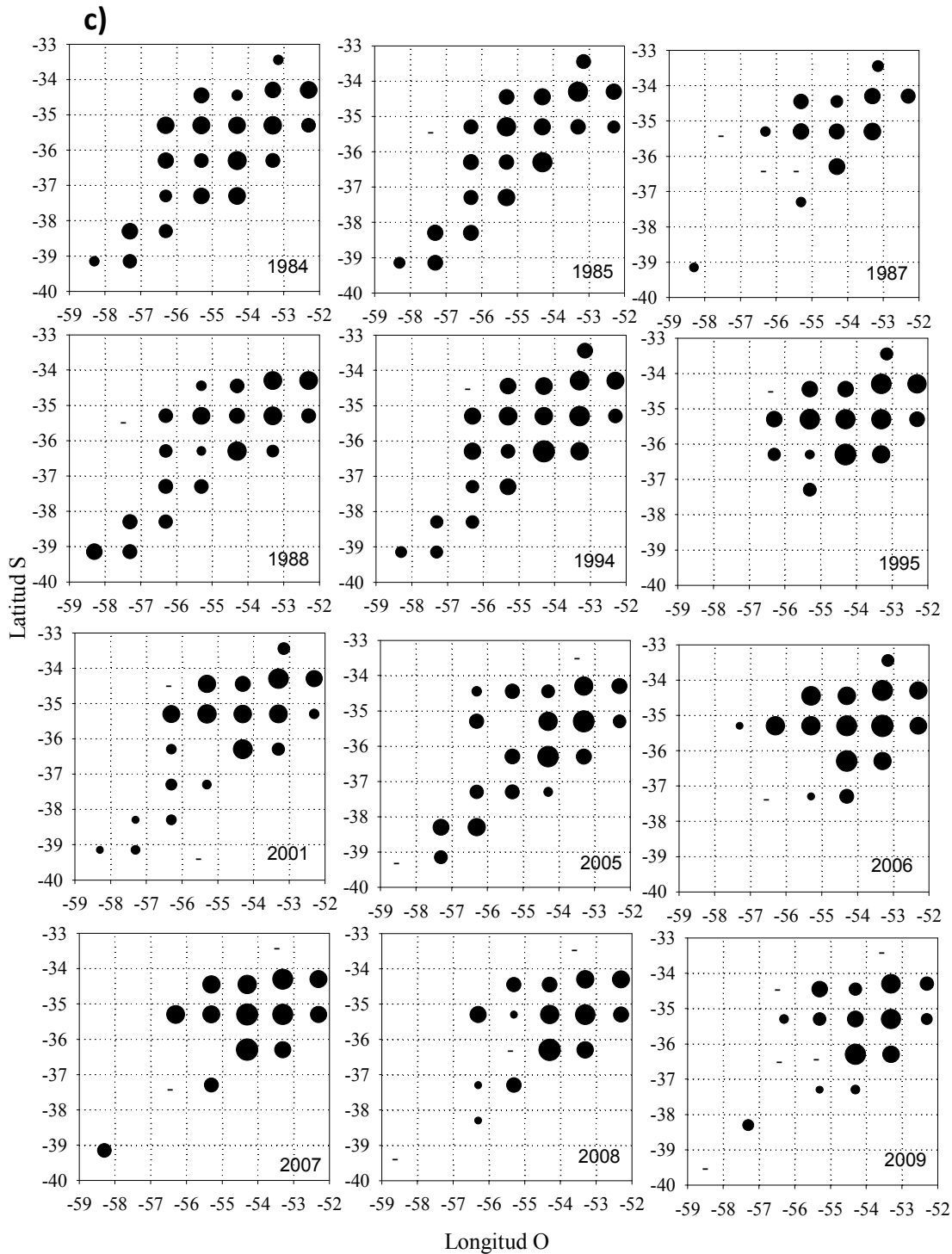




Escala logarítmica •0.5-1.0 •1.0-1.5 • 1.5-2.0 • 2.0-2.5 • 2.5-3.0 • 3.0-3.5 (- sin muestreo)

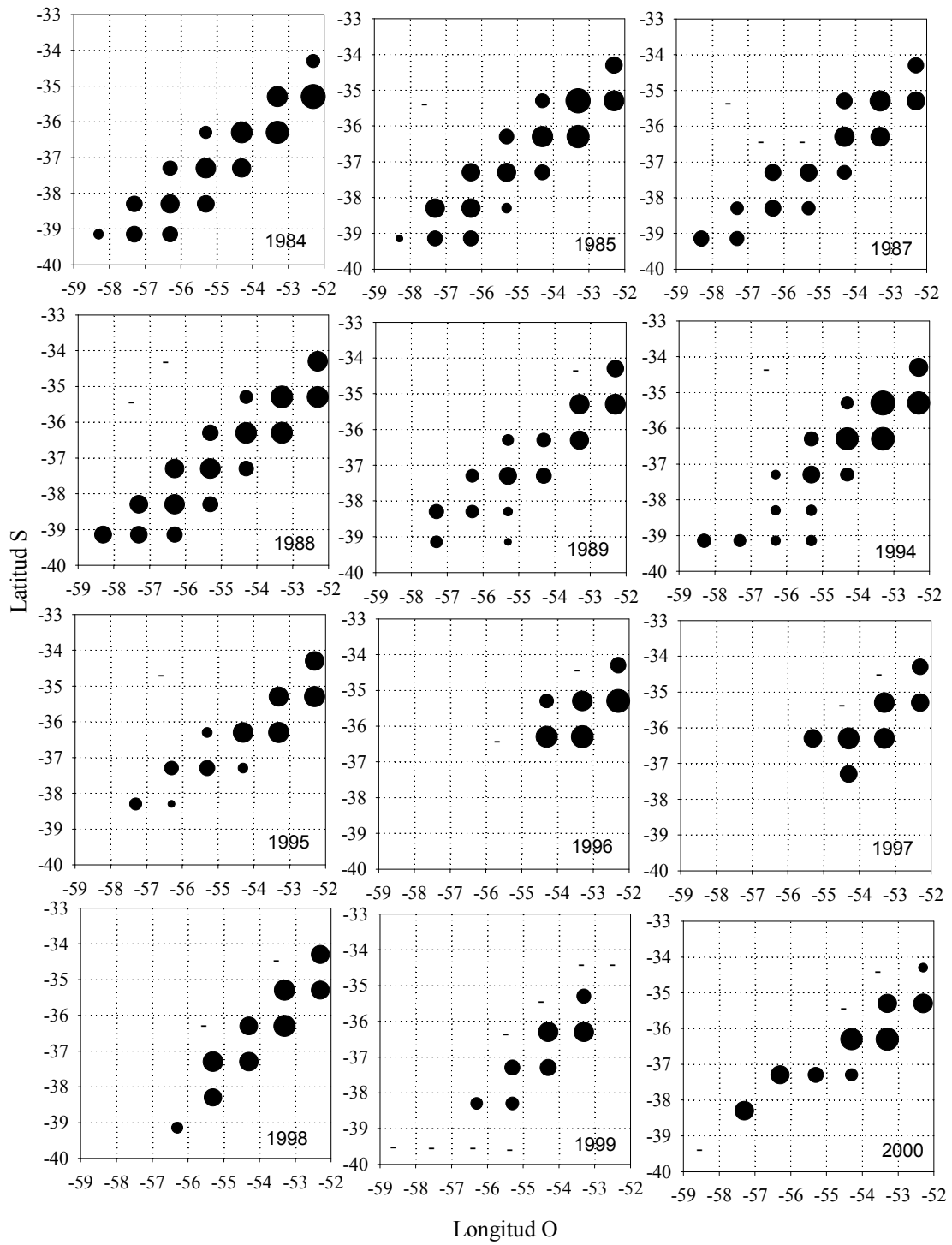
Fig. 4. Distribución del número de individuos de *Mustelus schmitti* (ver Anexo 3) por grado geográfico en años en que se realizaron cruceros (a) sólo en plataforma interna (profundidades < 50 m) (b) sólo en plataforma externa (profundidades > 50 m; en los años 1996 y 1997 se exploró sólo el sector al norte de los 37°S) (c) en plataforma interna y externa (en el año 2006 se exploró al norte de los 38°S).

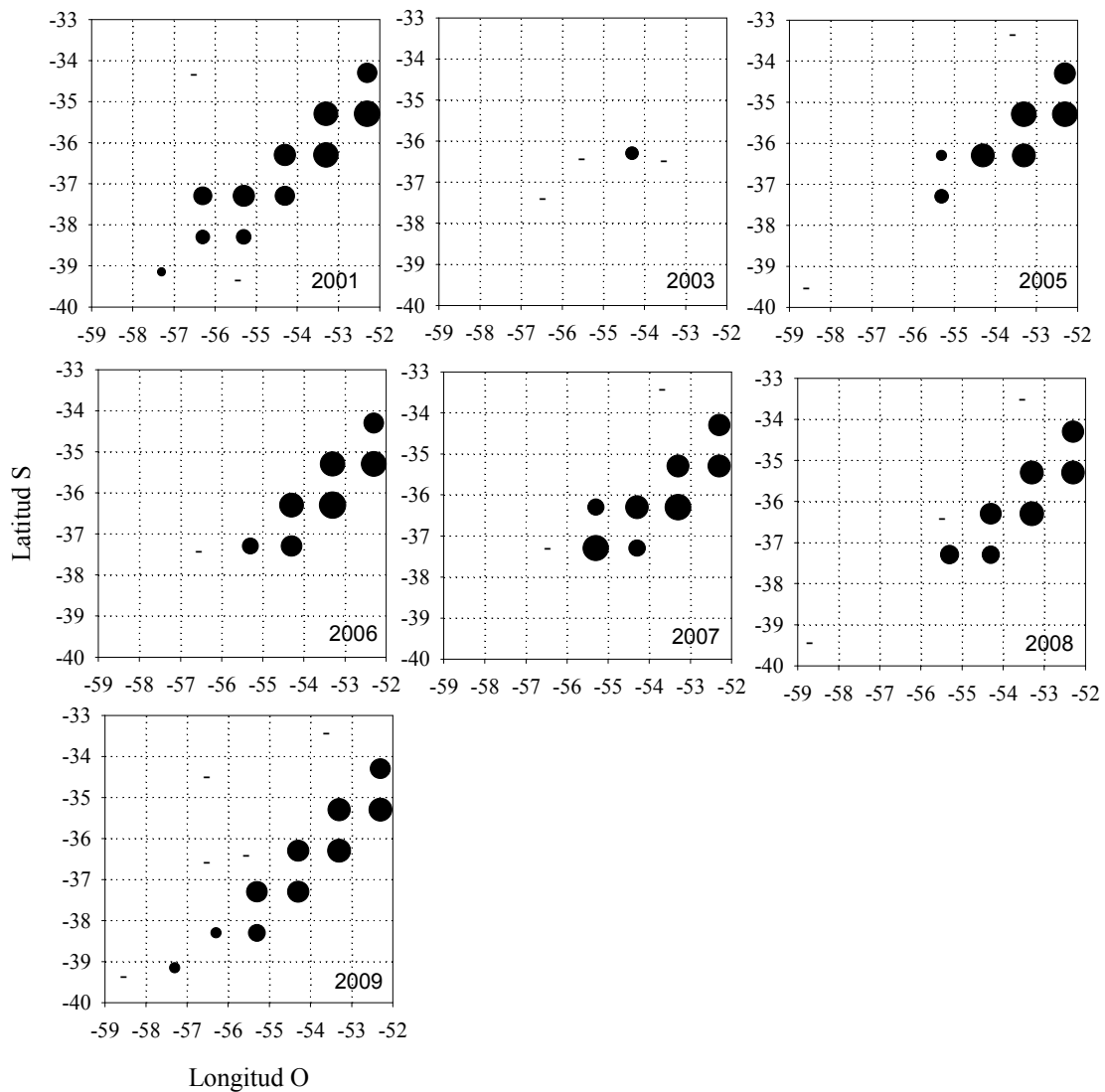




Escala logarítmica • 0.5-1.0 • 1.0-1.5 • 1.5-2.0 • 2.0-2.5 • 2.5-3.0 • 3.0-3.5 (- sin muestreo)

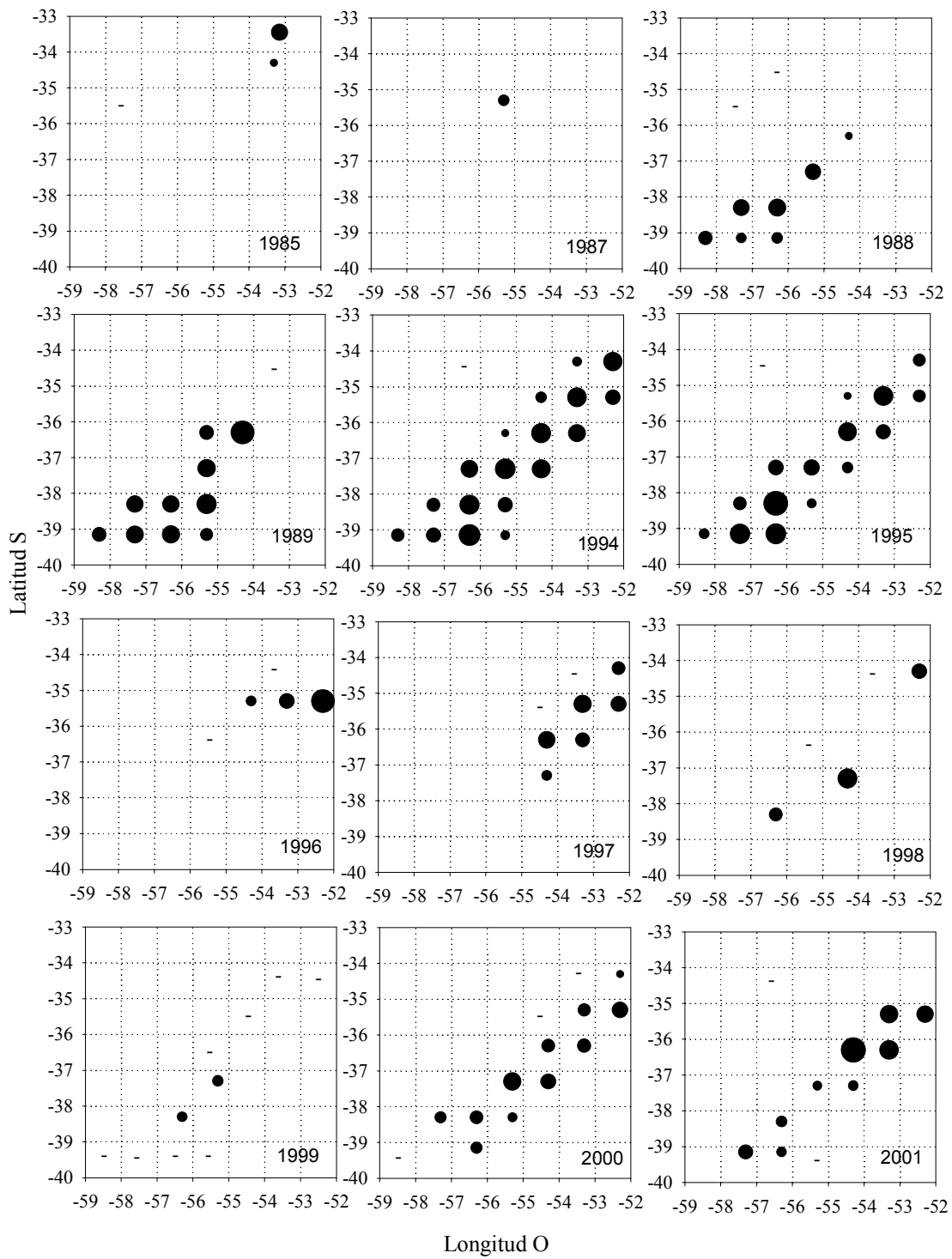
Fig. 5. Distribución del número de individuos de *Squatina guggenheim* (ver Anexo 3) por grado geográfico en los años en que se realizaron cruceros (a) sólo en plataforma interna (profundidades < 50 m) (b) sólo en plataforma externa (profundidades > 50 m; en los años 1996 y 1997 se exploró sólo el sector al norte de los 37°S y en el año 2003 sólo al sur del 36°S) (c) en plataforma interna y externa (en el año 2006 se exploró al norte de los 38°S).

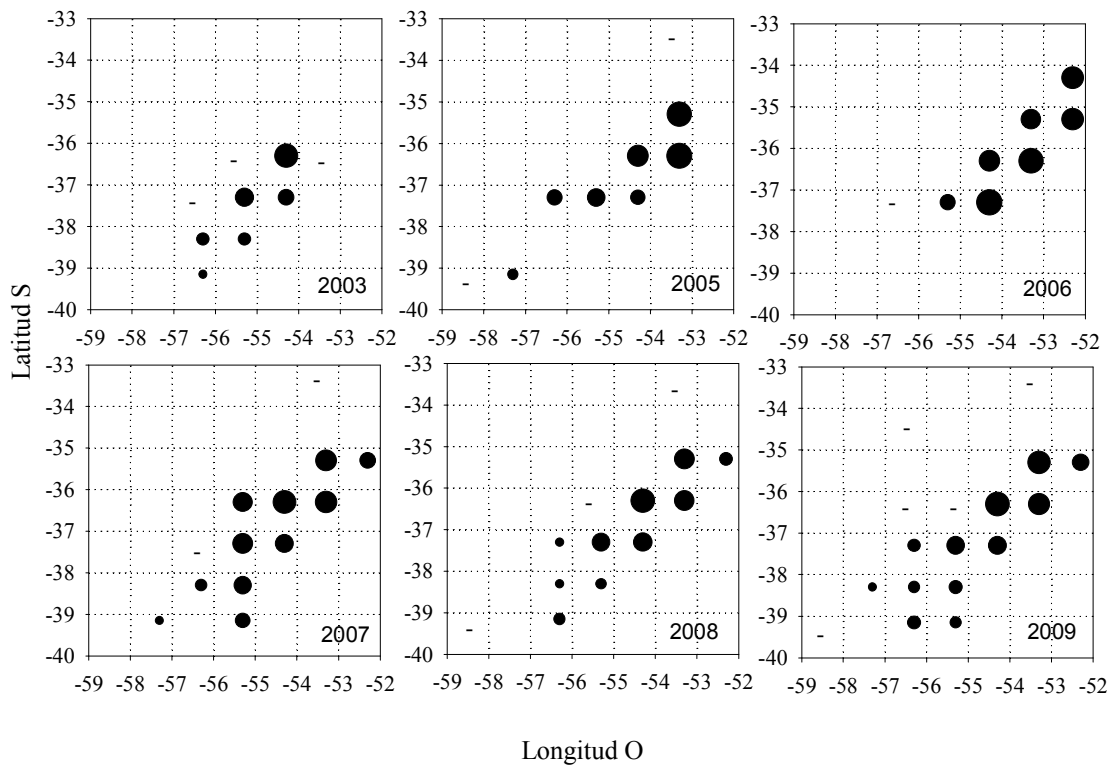




Escala logarítmica • 0.5-1.0 • 1.0-1.5 • 1.5-2.0 • 2.0-2.5 • 2.5-3.0 • 3.0-3.5 (- sin muestreo)

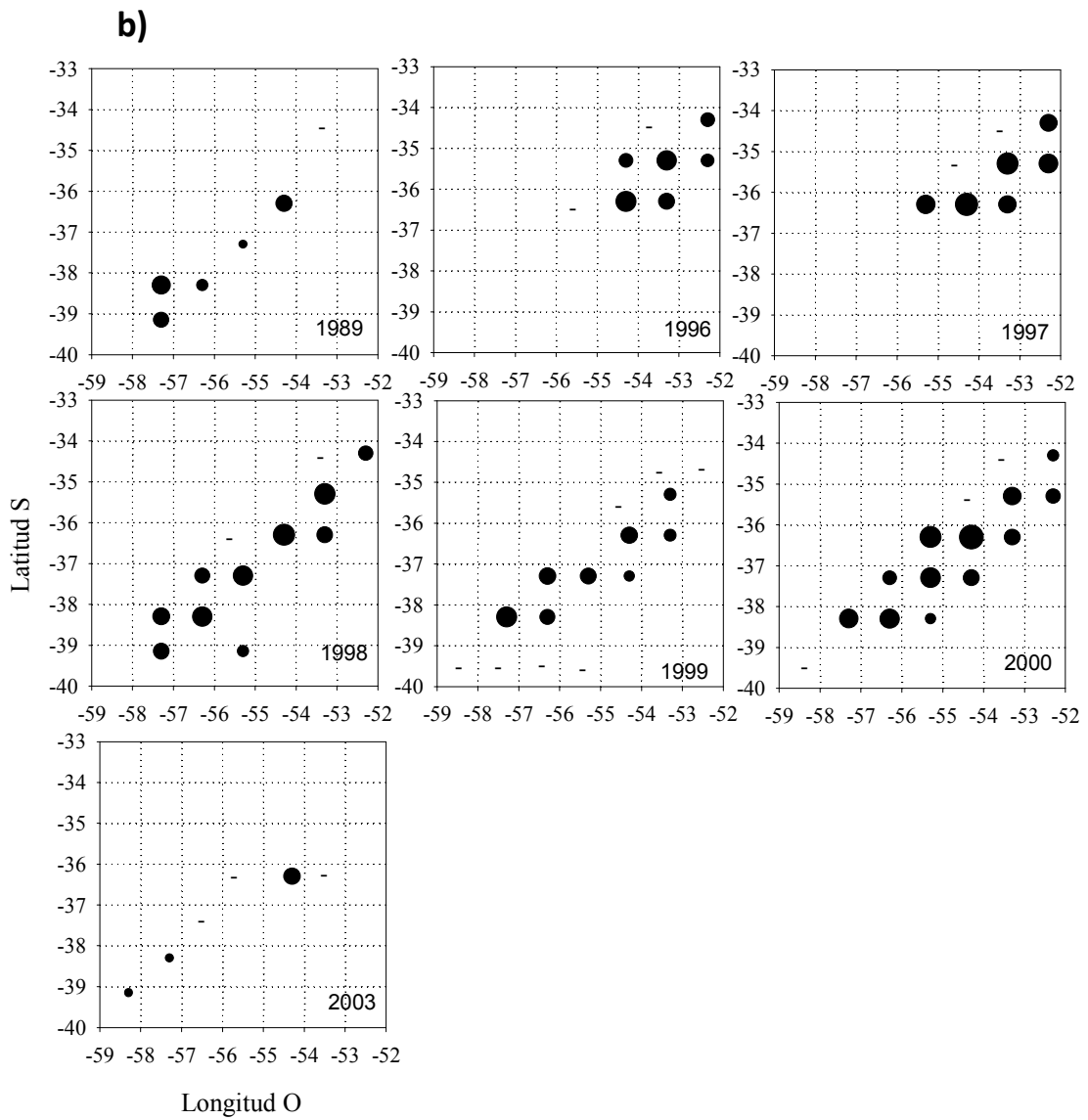
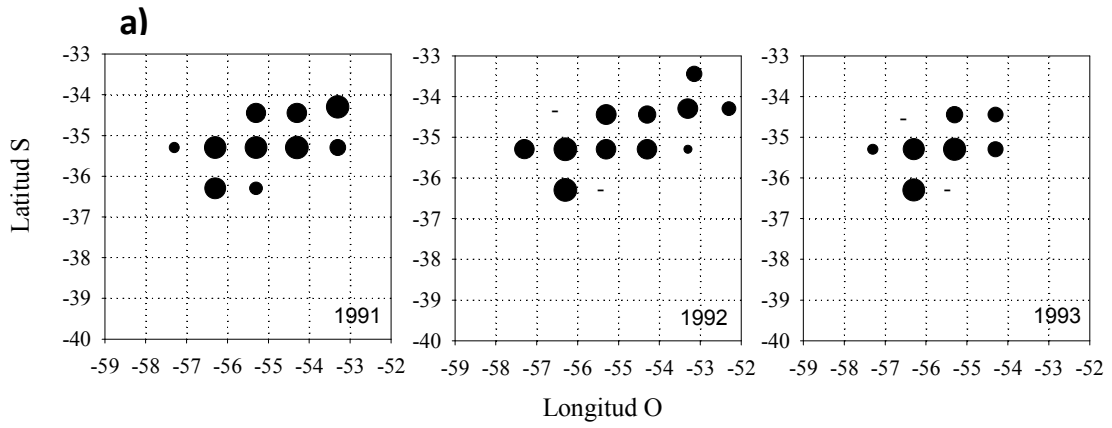
Fig. 6. Distribución del número de individuos de *Squalus mitsukurii* (ver Anexo 3) por grado geográfico en los años en que se realizaron cruceros en plataforma externa (profundidades > 50 m; en los años 1996 y 1997 se exploró sólo el sector al norte de los 37°S, en el año 2003 al sur del 36°S y en el año 2006 al norte de los 38°S).

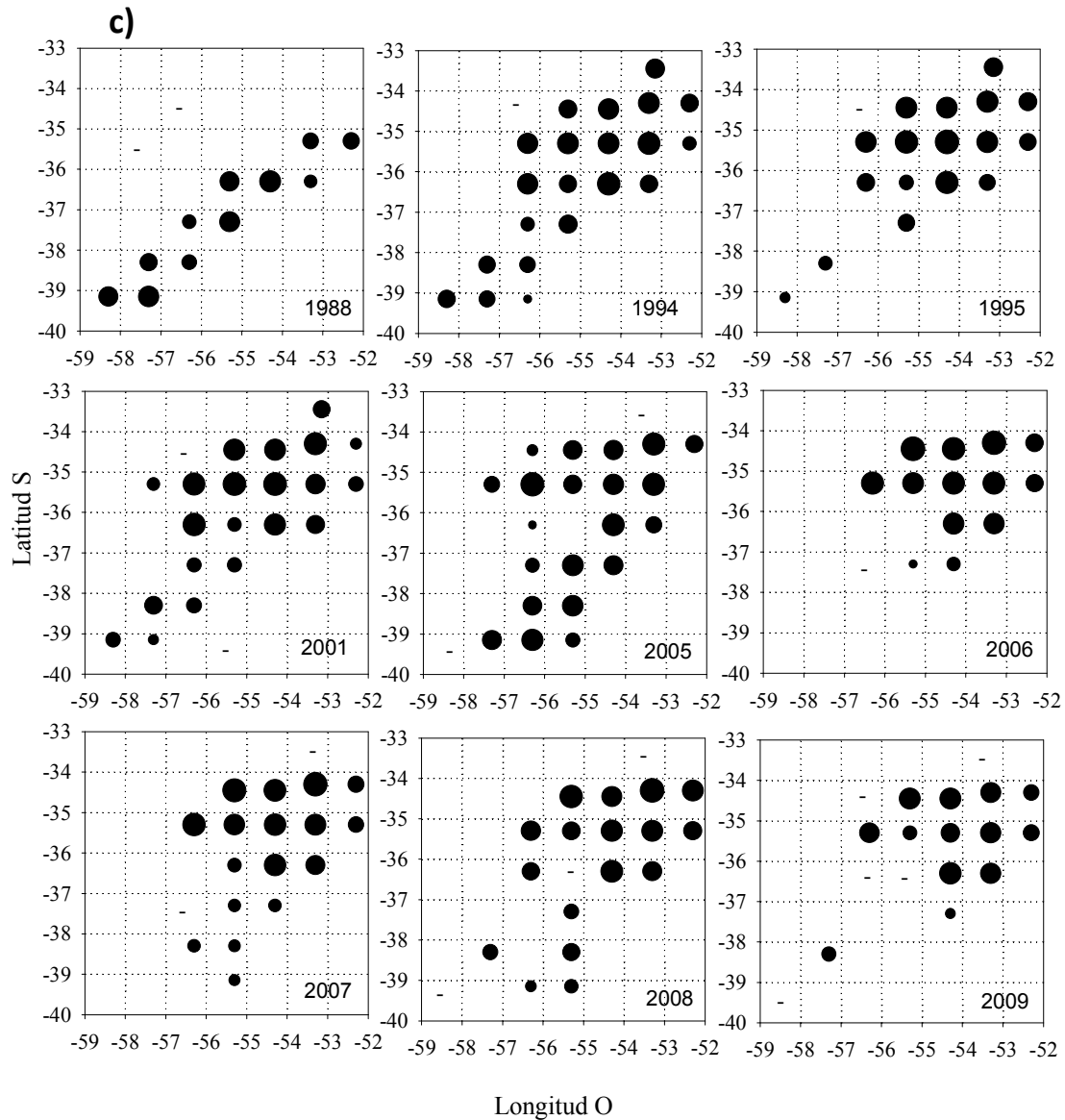




Escala logarítmica •0.5-1.0 •1.0-1.5 •1.5-2.0 •2.0-2.5 •2.5-3.0 •3.0-3.5 (- sin muestreo)

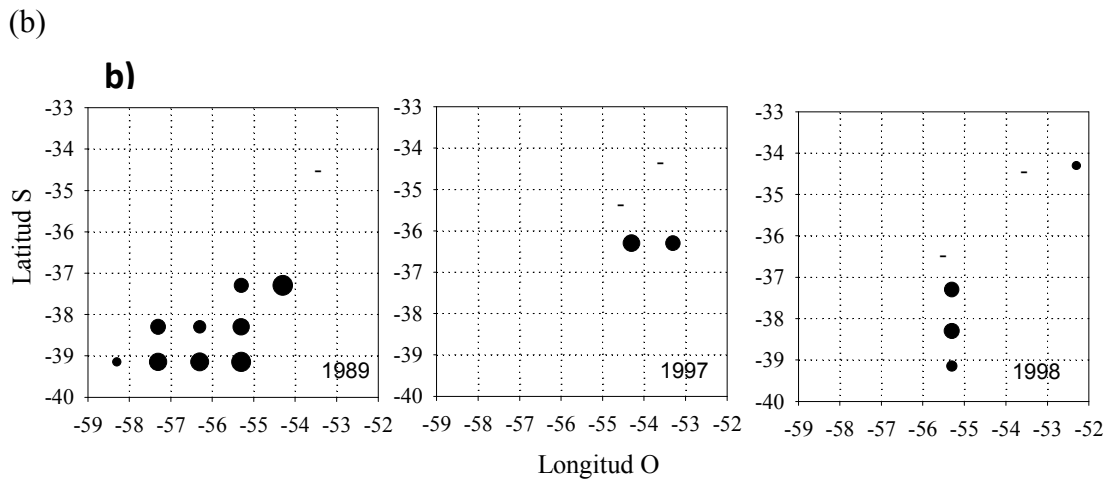
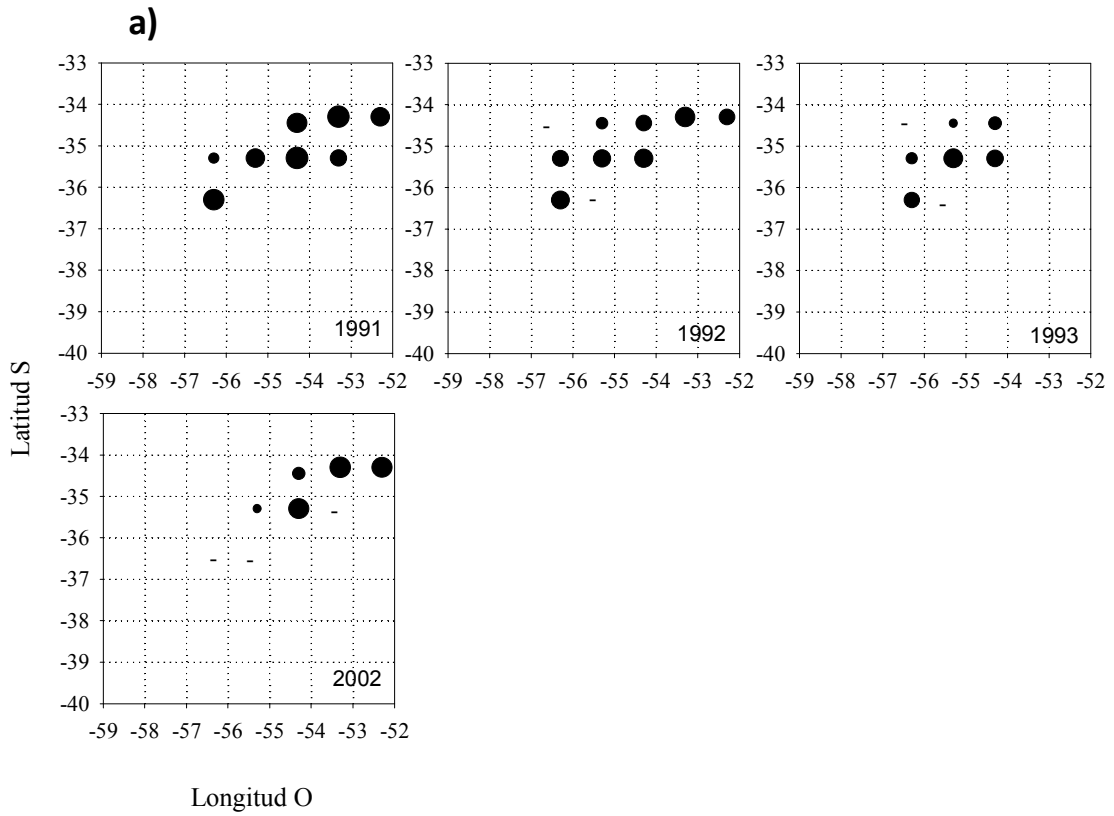
Fig. 7. Distribución del número de individuos de *Squalus acanthias* (ver Anexo 3) por grado geográfico en los años en que se realizaron cruceros en plataforma externa (profundidades > 50 m; en los años 1996 y 1997 se exploró sólo el sector al norte de los 37°S, en el año 2003 sólo al sur del 36°S y en el año 2006 al norte de los 38°S).

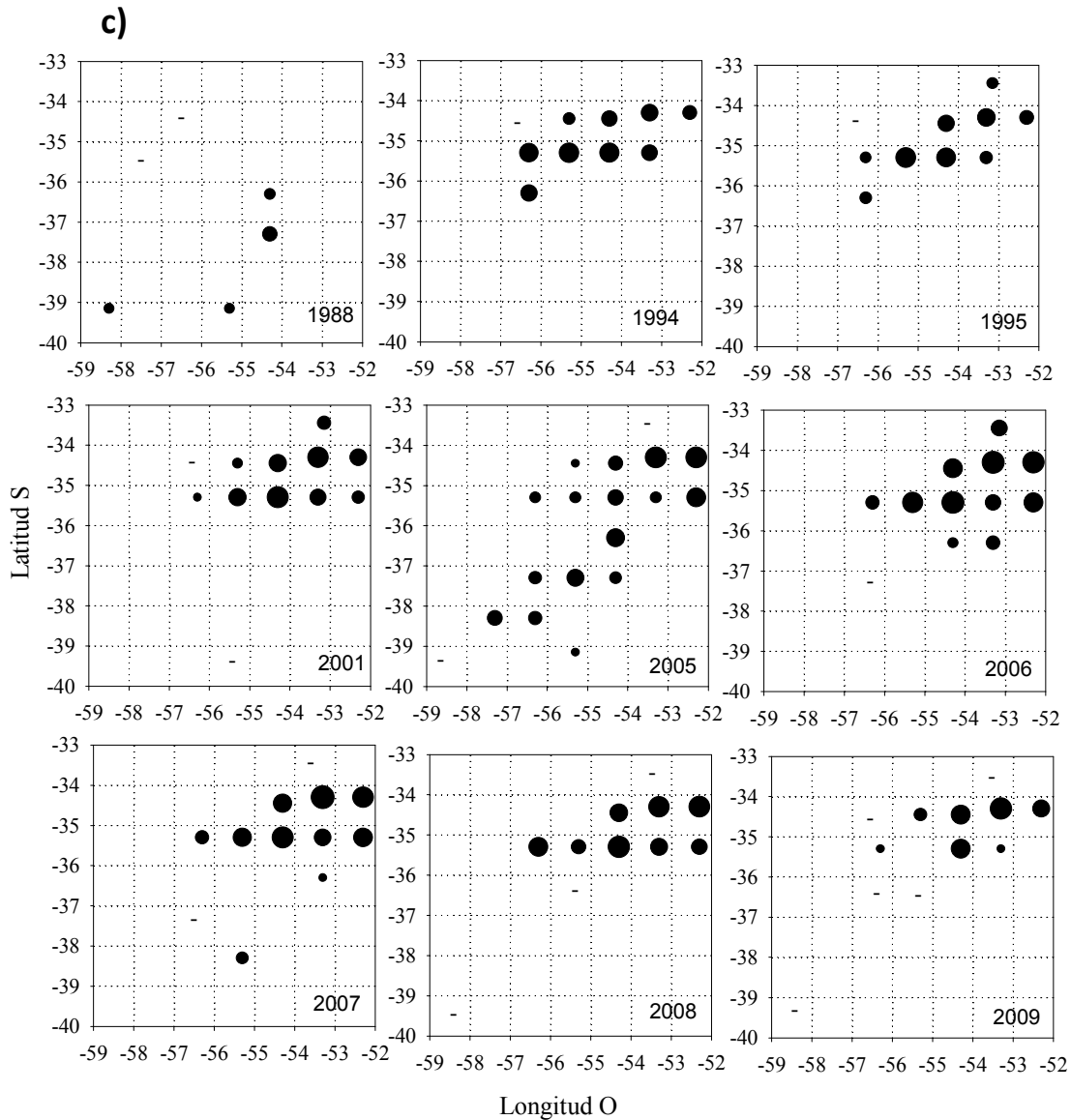




Escala logarítmica •0.5-1.0 •1.0-1.5 •1.5-2.0 •2.0-2.5 •2.5-3.0 •3.0-3.5 (- sin muestreo)

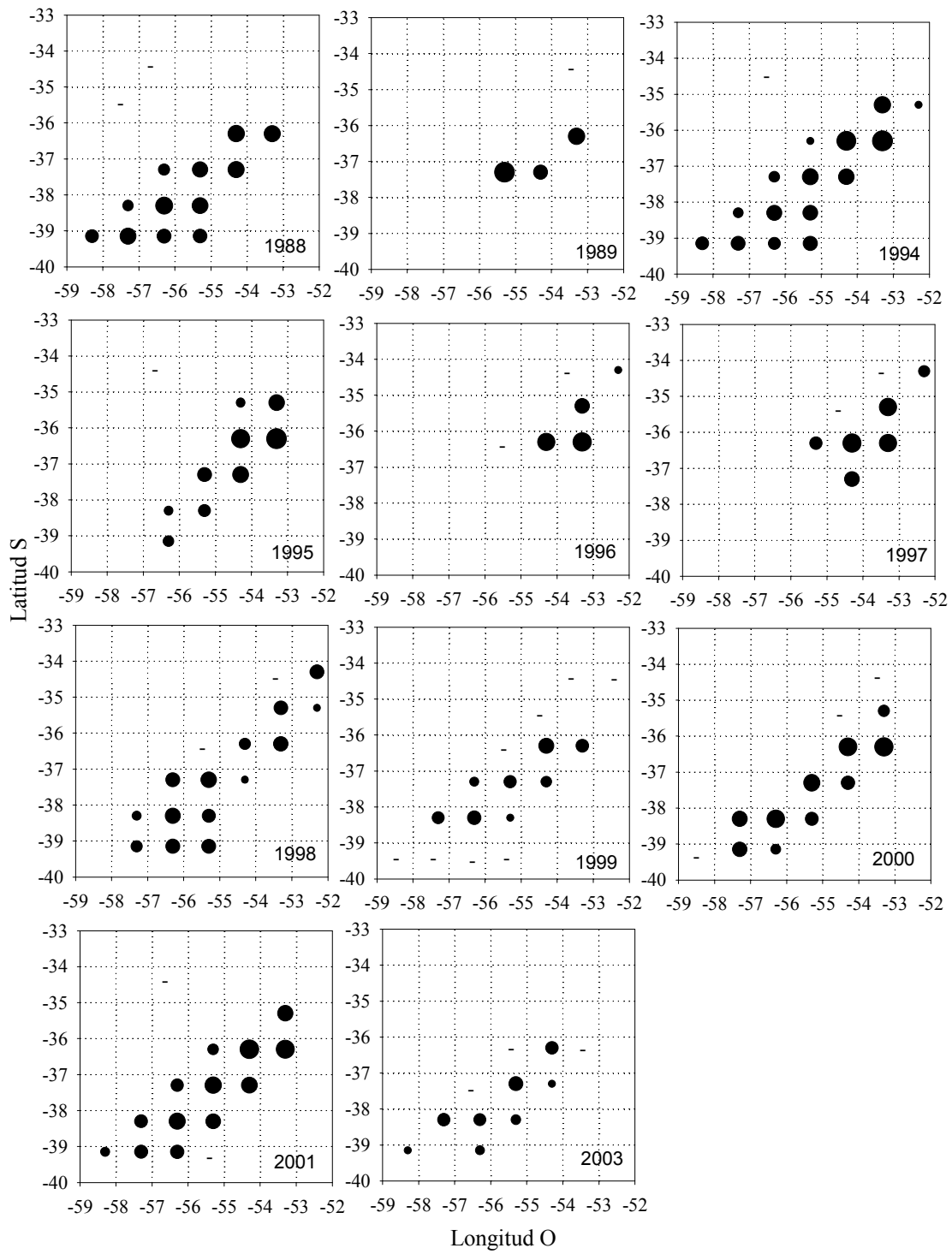
Fig. 8. Distribución del número de individuos de *Sympterygia bonapartii* (ver Anexo 3) por grado geográfico en los años en que se realizaron cruceros (a) sólo en plataforma interna (profundidades < 50 m) (b) sólo en plataforma externa (profundidades > 50 m; en los años 1996 y 1997 se exploró sólo el sector al norte de los 37°S y en 2003 sólo el sector sur) (c) en plataforma interna y externa (en el año 2006 se exploró al norte de los 38°S).

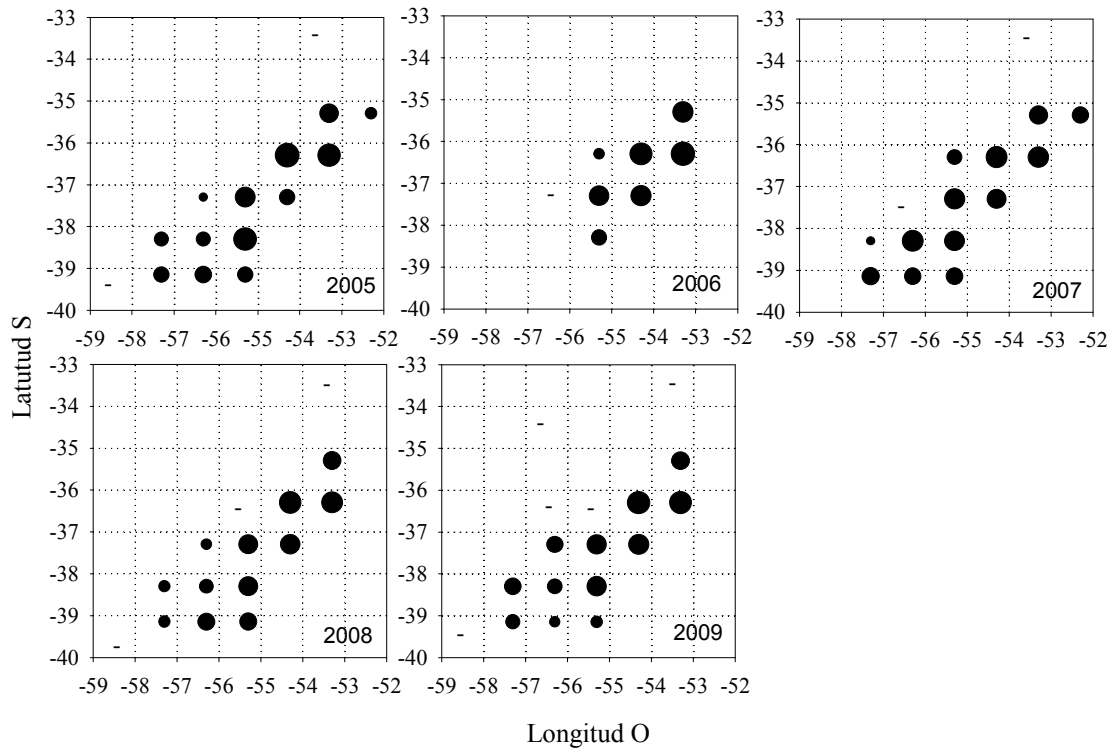




Escala logarítmica •0.5-1.0 •1.0-1.5 •1.5-2.0 •2.0-2.5 •2.5-3.0 •3.0-3.5 (- sin muestreo)

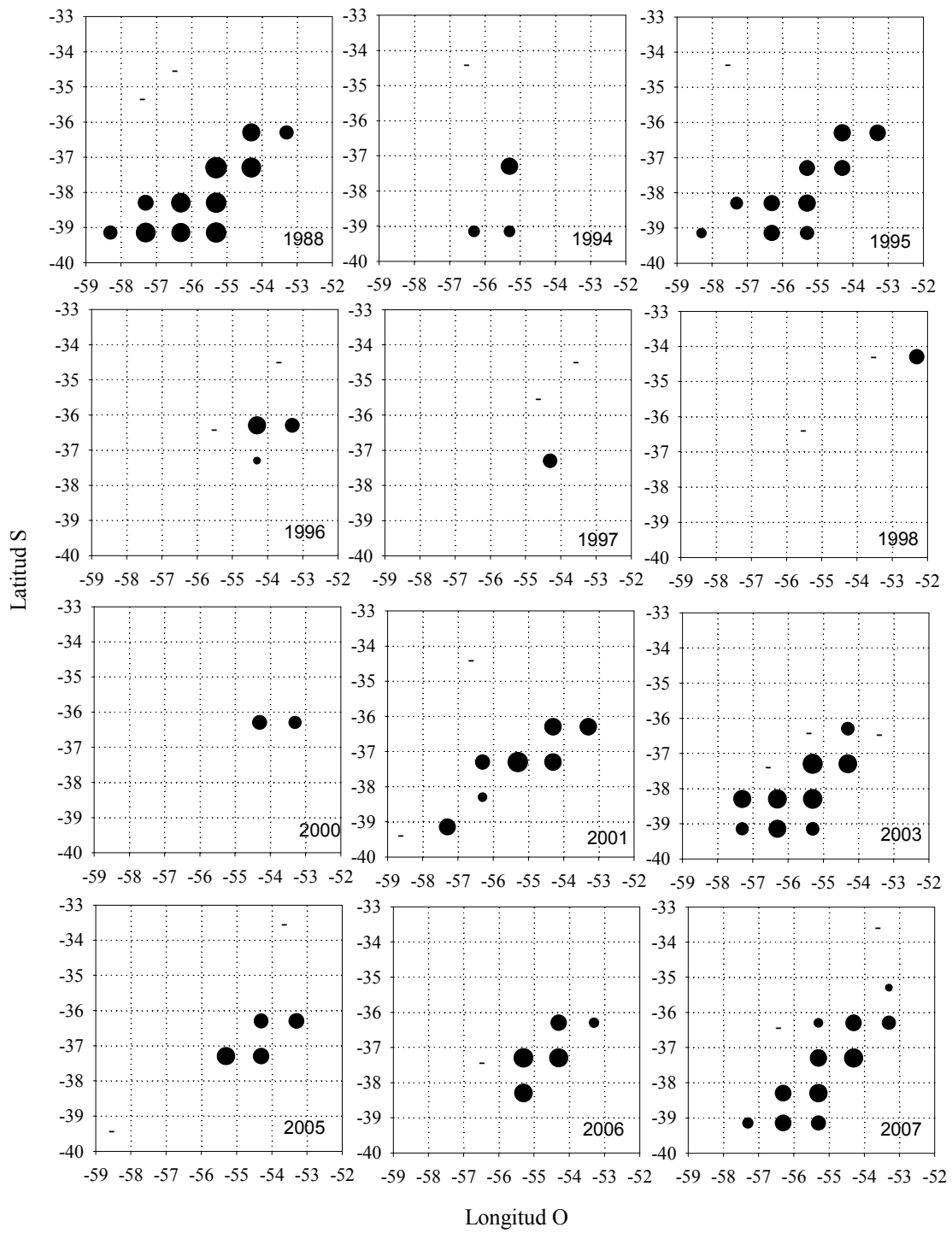
Fig. 9. Distribución del número de individuos de *Rioraja agassizi* (ver Anexo 3) por grado geográfico en los (a) años en que se realizaron cruceros sólo en plataforma interna (profundidades < 50m) (b) años en que se realizaron cruceros sólo en plataforma externa (profundidades > 50 m; en el año 1997 se exploró sólo el sector al norte de los 37°S) (c) años en que se realizaron cruceros en plataforma interna y externa (en el año 2006 se exploró al norte de los 38°S).

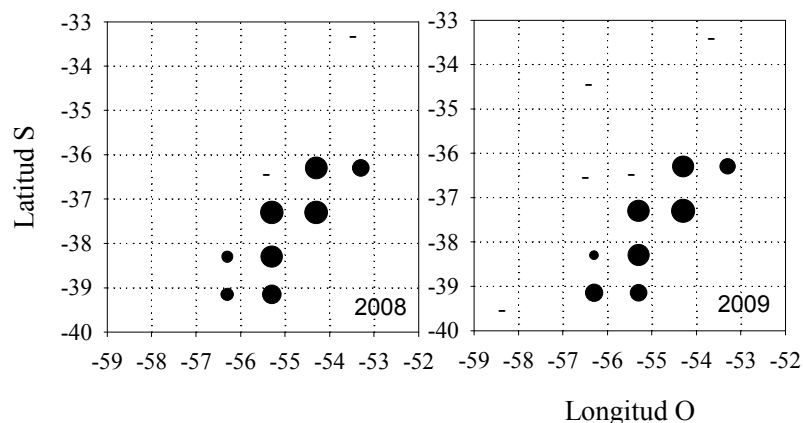




Escala logarítmica •0.5-1.0 •1.0-1.5 •1.5-2.0 •2.0-2.5 •2.5-3.0 •3.0-3.5 (- sin muestreo)

Fig. 10. Distribución del número de individuos *Dipturus chilensis* (ver Anexo 3) por grado geográfico en los años en que se realizaron cruceros en plataforma externa (profundidades > 50 m; (en los años 1996 y 1997 se exploró sólo el sector al norte de los 37°S, en el año 2003 sólo al sur del 36°S y en el año 2006 al norte de los 38°S).





Escala logarítmica •0.5-1.0 •1.0-1.5 •1.5-2.0 •2.0-2.5 •2.5-3.0 •3.0-3.5 (- sin muestreo)

Fig. 11. Distribución del número de individuos *Bathyrhaja macloviana* (ver Anexo 3) por grado geográfico en los años en que se realizaron cruceros en plataforma externa (profundidades > 50 m; en los años 1996 y 1997 se exploró sólo el sector al norte de los 37°S, en el año 2003 sólo al sur del 36°S y en el año 2006 al norte de los 38°S).

Estructura de tamaños

Fueron analizados un total de 85086 individuos (correspondientes a 425 instancias con más de 20 individuos para cada una de las 8 especies seleccionadas). Las especies que presentaron las tallas mayores fueron las rayas *S. bonapartii* y *D. chilensis* y los tiburones *M. schmitti* y *S. guggenheim*, mientras que *S. acanthias*, *B. macloviana* y *R. agassizi* fueron las especies que alcanzaron los menores tamaños en el área de estudio (Tabla 2). Las hembras de *M. schmitti*, *S. acanthias*, *R. agassizi* y *D. chilensis* alcanzaron mayor talla que los machos, para *S. mitsukurii* y *S. bonapartii* ocurrió lo contrario, mientras que para *S. guggenheim* y *B. macloviana* los tamaños fueron relativamente similares entre ambos sexos (Tabla 2). Sin embargo, las tallas medianas por sexos fueron similares en todas las especies y entre 30% y 53% menores que las tallas máximas observadas para machos y entre 35% y 65% menores en las hembras (Tabla 2). La variación intraespecífica en la distribución de los valores de las pendientes de los espectros de tallas fue diferente en cada especie (Fig. 12). En el caso de las rayas, los valores de las pendientes del espectro de tallas de *R. agassizi* y *D. chilensis* mostraron menor variación intraespecífica que las de *B. macloviana* y *S. bonapartii* (Fig. 12). En el caso de los tiburones, *M. schmitti* presentó mayor variación

intraespecífica en la distribución de tallas que *S. guggenheim*, *S. acanthias* y *S. mitsukurii* (Fig. 12).

Tabla 2. Rango de tallas (T), talla media (TM) y desvío estándar (DE) y talla mediana (TMe) (cm) por sexo para cada especie entre 1984 y 2009, en las 425 instancias seleccionadas (ver Material y Métodos).

Especie	Machos			Hembras		
	Rango T	TM (\pm DE)	TMe	Rango T	TM (\pm DE)	TMe
<i>M. schmitti</i>	21.0 - 99.0	60.5 (\pm 9.6)	62.0	19.0 - 111.0	62.5 (\pm 12.4)	64.0
<i>S. guggenheim</i>	20.0 - 94.0	51.8 (\pm 16.8)	47.0	18.0 - 93.0	51.8 (\pm 17.0)	48.0
<i>S. acanthias</i>	23.0 - 100.0	56.7 (\pm 9.0)	59.0	22.0 - 91.0	58.3 (\pm 11.5)	57.0
<i>S. mitsukurii</i>	25.0 - 81.0	51.6 (\pm 9.4)	48.0	30.0 - 91.0	53.0 (\pm 11.4)	48.0
<i>S. bonapartii</i>	17.0 - 110.0	51.1 (\pm 12.1)	52.0	19.0 - 89.0	51.3 (\pm 12.9)	51.0
<i>R. agassizi</i>	22.0 - 71.0	48.4 (\pm 7.7)	49.0	23.0 - 80.0	51.6 (\pm 10.6)	52.0
<i>D. chilensis</i>	16.5 - 107.0	57.8 (\pm 21.7)	52.0	19.0 - 136.0	55.0 (\pm 22.7)	48.0
<i>B. macloviana</i>	24.0 - 77.0	51.5 (\pm 7.8)	54.0	28.0 - 79.0	50.1 (\pm 7.7)	51.0

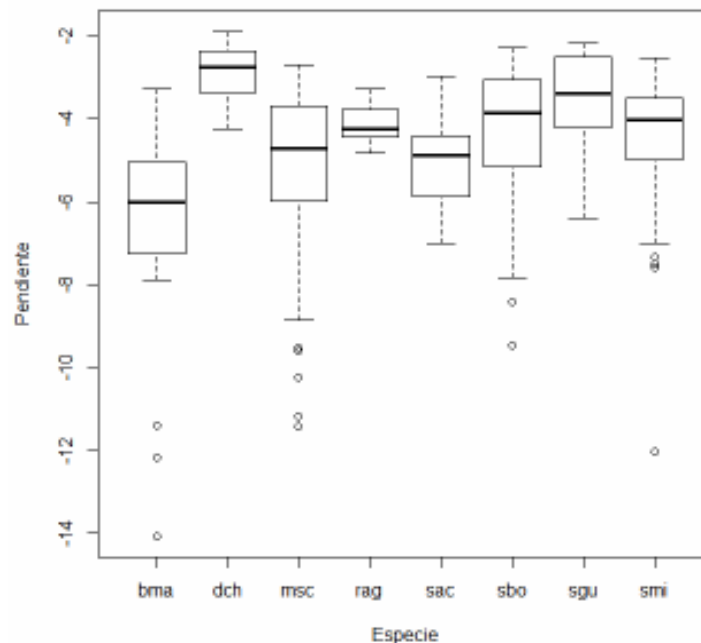


Fig. 12. Diagrama de cajas de la pendiente de los espectros de talla por especie. *Mustelus schmitti* (msc), *Squatina guggenheim* (sgu), *Squalus acanthias* (sac) y *S mitsukurii* (smi), *Rioraja agassizi* (rag), *Sympterygia bonapartii* (sbo), *Dipturus chilensis* (dch) y *Bathyraja macloviana* (bma). La línea horizontal dentro de la caja representa la mediana, los extremos de la caja los percentiles 25 y 75, las líneas horizontales por fuera de las cajas los valores mínimos y máximos y los círculos valores atípicos.

La relación entre las pendientes de los espectros de tallas y el esfuerzo pesquero fue significativa para cuatro de las ocho especies estudiadas (Tabla 3). En tres de ellas (*M. schmitti*, *S. bonapartii* y *R. agassizi*), la relación fue positiva (Tabla 3) indicando que a medida que aumentó el esfuerzo pesquero la pendiente disminuyó, con lo cual la distribución de tallas se tornó más equitativa o uniforme, esto es, no existió un predominio de peces pequeños o grandes. Sin embargo, para *S. mitsukurii* la relación fue negativa (Tabla 3) con lo cual a medida que aumentó el esfuerzo pesquero predominaron los individuos de tallas más pequeñas. Las pendientes de los espectros de tallas de todas las especies (excepto *S. bonapartii*) estuvieron significativamente relacionadas con las anomalías térmicas superficiales del mar (Tabla 3). En cinco especies (*M. schmitti*, *S. mitsukurii*, *R. agassizi*, *D. chilensis* y *B. macloviana*) la relación fue negativa (Tabla 3), indicando que en los años más fríos la distribución de tamaños fue más uniforme que en los años en los que predominaron las anomalías térmicas más cálidas. Sin embargo para *S. guggenheim* y *S. acanthias* la relación entre la pendiente del espectro de tallas y las anomalías térmicas fue positiva (Tabla 3) por lo cual la distribución de tamaños fue más equitativa en los años más cálidos. En cinco de las ocho especies la relación de los espectros de tallas con la profundidad fue significativa (Tabla 3). Para *M. schmitti*, *S. acanthias* y *S. bonapartii* la relación fue negativa (Tabla 3), indicando que a menor profundidad la distribución de tamaños fue más equitativa. Lo contrario se observó para *S. guggenheim* y *S. mitsukurii*, donde la relación entre el espectro de tallas y la profundidad fue positiva (Tabla 3) por lo cual a menor profundidad hubo una predominancia de individuos de tallas más pequeñas.

Para todas las especies, la varianza residual de los efectos aleatorios fue superior al 94% (excepto para *R. agassizi* y *B. macloviana* donde la variación espacial fue del 31.3% y 10.9%, la temporal el 23.7% y 14.4% y la residual el 44.9% y 74.7%, respectivamente) lo que indicó que hubo relativamente poca variabilidad espacial y temporal de los espectros de tallas. Con relación a la magnitud de los coeficientes estimados para cada variable explicativa, la profundidad tuvo mayor importancia relativa para explicar las pendientes de los espectros de tallas de *M. schmitti*, *S. guggenheim*, *S. acanthias* y *S. bonapartii*, y las anomalías térmicas superficiales del mar, para *S. mitsukurii*, *R. agassizi*, *D. chilensis* y *B. macloviana* (para las dos últimas especies además fue la única variable con efecto significativo) (Tabla 3).

Tabla 3. Coeficientes y errores estándar entre paréntesis, del intercepto y de las pendientes de cada variable explicativa y varianza de los efectos aleatorios (grado geográfico, año y residual) en los Modelos Lineales Generalizados Mixtos finales de los espectros de talla para cada especie (- indica que la variable no fue retenida en el modelo final de cada especie) (esfuerzo de pesca = Esfuerzo, anomalías térmicas superficiales del mar = SSTA por su sigla en inglés, grado geográfico = GG).

Especie	Intercepto	Esfuerzo	SSTA	Profundidad	GG	Año	Residual
<i>M. schmitti</i>	-6.104 (0.082)	0.154 (0.042)	-0.072 (0.003)	-1.387 (0.081)	0.061	0.005	1.415
<i>S. guggenheim</i>	-3.350 (0.066)	-	0.147 (0.055)	0.904 (0.062)	0.017	0.000	0.506
<i>S. acanthias</i>	-4.977 (0.059)	-	0.148 (0.041)	-0.282 (0.062)	0.000	0.000	0.769
<i>S. mitsukurii</i>	-4.666 (0.086)	-0.171 (0.050)	-0.449 (0.058)	0.236 (0.074)	0.014	0.024	1,505
<i>S. bonapartii</i>	-4.920 (0.075)	0.393 (0.050)	-	-1.073 (0.053)	0.004	0.037	1.207
<i>R. agassizi</i>	-3.924 (0.092)	0.147 (0.021)	-0.516 (0.095)	-	0.015	0.012	0.022
<i>D. chilensis</i>	-2.970 (0.052)	-	-0.139 (0.017)	-	0.014	0.000	0.200
<i>B. macloviana</i>	-7.333 (0.252)	-	-0.938 (0.116)	-	0.205	0.156	1.064

Estructura de sexos

Se registró una relación entre los porcentajes de machos y hembras entre 46:54 y 58:42, respectivamente lo que indicó que las proporciones de sexos fueron similares en general (Tabla 4). El porcentaje de machos de *M. schmitti* y *D. chilensis* fue mayor que el de hembras, ocurrió a la inversa en *S. acanthias* y *S. bonapartii* y en las especies restantes los porcentajes de sexos fueron similares (Tabla 4). Las especies que mostraron mayor variación intraespecífica en las proporciones por sexo fueron los tiburones *M. schmitti*, *S. acanthias* y *S. mitsukurii*, mientras que las que presentaron la menor variación fueron las rayas *D. chilensis* y *R. agassizi* (Fig. 13).

Tabla 4. Número de machos (NM) y hembras (NH) entre 1984 y 2009 y porcentaje de cada sexo para cada especie, en las 425 instancias.

Especie	NM	%M	NH	%H	NT
<i>M. schmitti</i>	23528	58	17124	42	40652
<i>S. guggenheim</i>	2638	49	2710	51	5348
<i>S. acanthias</i>	11489	49	11911	51	23400
<i>S. mitsukurii</i>	2536	47	2811	53	5347
<i>S. bonapartii</i>	2909	46	3356	54	6265
<i>R. agassizi</i>	742	50	736	50	1478
<i>D. chilensis</i>	698	53	615	47	1313
<i>B. macloviana</i>	632	49	651	51	1283

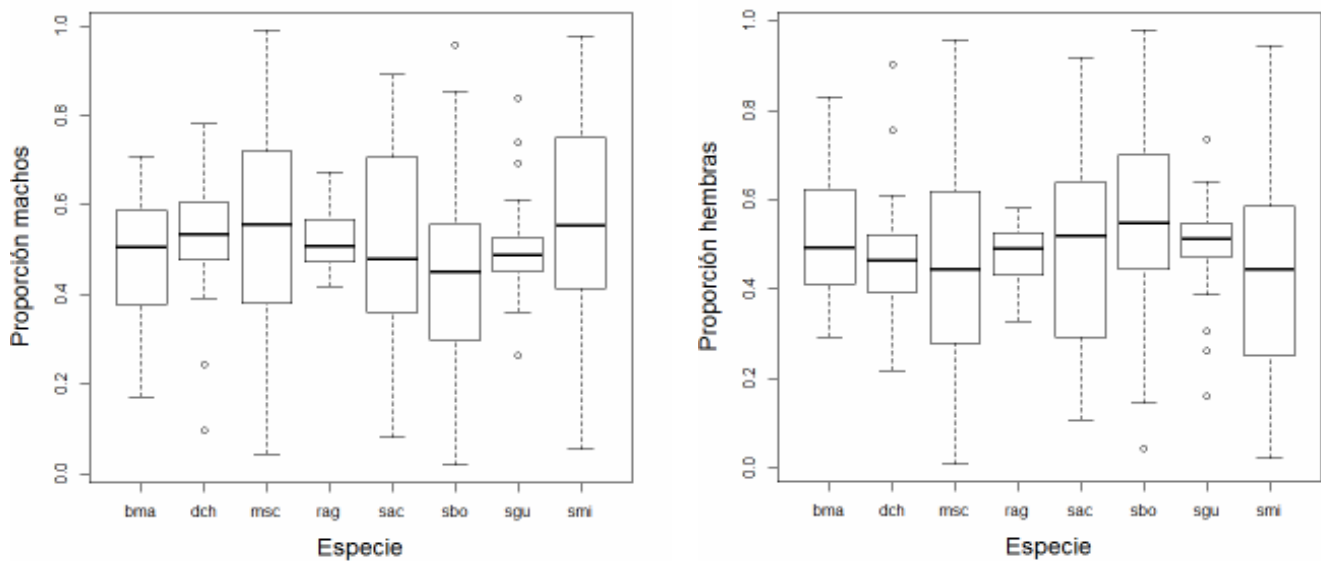


Fig. 13. Diagrama de cajas de la proporción de machos y hembras por especie. *Mustelus schmitti* (msc), *Squatina guggenheim* (sgu), *Squalus acanthias* (sac) y *S mitsukurii* (smi), *Rioraja agassizi* (rag), *Sympterygia bonapartii* (sbo), *Dipturus chilensis* (dch) y *Bathyraja macloviana* (bma). La línea horizontal dentro de la caja representa la mediana, los extremos de la caja los percentiles 25 y 75, las líneas horizontales por fuera de las cajas los valores mínimos y máximos y los círculos valores atípicos.

En seis de las especies la relación de la proporción de machos (definida como “éxito” en la variable de respuesta binomial) y el esfuerzo pesquero fue estadísticamente significativa. En cuatro de ellas (*M. schmitti*, *S. mitsukurii*, *S. bonapartii* y *D. chilensis*) la relación fue positiva (Tabla 5), indicando que al aumentar el esfuerzo pesquero las poblaciones locales estuvieron dominadas por machos. En las otras dos especies (*S. acanthias* y *B. macloviana*) la relación fue negativa con lo cual al aumentar el esfuerzo pesquero las poblaciones locales estuvieron dominadas por hembras (Tabla 5). La relación entre la proporción de machos y las anomalías térmicas superficiales del mar tuvo efecto significativo para seis de las especies (Tabla 5). En cuatro especies (*M. schmitti*, *S. mitsukurii*, *S. bonapartii* y *D. chilensis*) la relación fue negativa (Tabla 5) indicando que sus poblaciones locales estuvieron dominadas por machos en los años más fríos, mientras que lo contrario se observó para *R. agassizi* y *B. macloviana* (Tabla 5). En cuatro de las ocho especies la relación de la proporción de machos con la profundidad fue significativa. Dicha relación fue negativa para tres especies (*M. schmitti*, *S. mitsukurii* y *B. macloviana*) lo que indicó que las poblaciones locales de estas especies estuvieron dominadas por machos a profundidades menores (Tabla 5), observándose lo contrario para *S. acanthias* (Tabla 5).

Tabla 5. Coeficientes y errores estándar entre paréntesis, del intercepto y de las pendientes de cada variable explicativa y varianza de los efectos aleatorios (grado geográfico y año) en los Modelos Lineales Generalizados Mixtos finales de la proporción de sexos para cada especie (- indica que la variable no fue retenida en el modelo final de cada especie) (esfuerzo de pesca = Esfuerzo, anomalías térmicas superficiales del mar = SSTA por su sigla en inglés, grado geográfico = GG).

Especie	Intercepto	Esfuerzo	SSTA	Profundidad	GG	Año
<i>M. schmitti</i>	0.421 (0.381)	0.106 (0.007)	-0.247 (0.006)	-0.678 (0.025)	2.391	0.338
<i>S. guggenheim</i>	-	-	-	-	-	-
<i>S. acanthias</i>	-0.479 (0.438)	-0.165 (0.046)	-	0.183 (0.087)	0.694	1.286
<i>S. mitsukurii</i>	0.236 (0.280)	0.242 (0.014)	-0.337 (0.023)	-0.149 (0.021)	0.712	0.517
<i>S. bonapartii</i>	-0.202 (0.582)	0.392 (0.024)	-1.002 (0.055)	-	1.524	3.132
<i>R. agassizi</i>	-0.272 (0.135)	-	0.635 (0.137)	-	0.018	0.036
<i>D. chilensis</i>	-0.036 (0.538)	0.572 (0.108)	-1.072 (0.110)	-	0.617	2.342
<i>B. macloviana</i>	0.911 (0.309)	-1.046 (0.079)	0.153 (0.061)	-0.830 (0.108)	0.513	0.079

Se observó una alta variabilidad espacial o temporal en la proporción de sexos que varió según la especie. Para *M. schmitti*, *S. mitsukurii* y *B. macloviana* la varianza espacial de los efectos aleatorios fue mayor que la temporal representando el 87.6%, 58.0% y 86.7% respectivamente; mientras que para *S. guggenheim*, *S. acanthias*, *S. bonapartii*, *R. agassizi* y *D. chilensis* fue a la inversa, representando la variación temporal el 89.8%, 65.0%, 67.3%, 67.0% y 80.7% respectivamente. Con relación a la magnitud de los coeficientes estimados para cada variable explicativa, nuevamente la profundidad tuvo mayor importancia relativa para explicar las proporciones de sexos de *M. schmitti* y *S. acanthias*, mientras que las anomalías térmicas superficiales del mar lo fueron para *S. mitsukurii*, *S. bonapartii*, *R. agassizi* y *D. chilensis* y el esfuerzo pesquero para *B. macloviana* (Tabla 5). Ninguna de las variables explicativas utilizadas tuvo efecto significativo en la proporción de sexos de *S. guggenheim* (Tabla 5).

Estructura de madurez

La proporción de individuos inmaduros fue notoriamente mayor que la de individuos maduros en todas las especies excepto para *S. mitsukurii* y *B. macloviana* (Tabla 6, Fig. 14). Las especies que mostraron mayor variación intraespecífica a nivel espacio-temporal en las proporciones de individuos inmaduros y maduros fueron *B. macloviana* y *S. mitsukurii* (Fig. 14).

Tabla 6. Número de individuos inmaduros (NI) y maduros (NM) y porcentaje, para cada especie entre 1984 y 2009, en las 425 instancias.

Especie	NI	%I	NM	%M	NT
<i>M. schmitti</i>	34959	86	5693	14	40652
<i>S. guggenheim</i>	4465	83	883	17	5348
<i>S. acanthias</i>	9293	40	14107	60	23400
<i>S. mitsukurii</i>	4988	93	359	7	5347
<i>S. bonapartii</i>	5325	85	940	15	6265
<i>R. agassizi</i>	928	63	550	37	1478
<i>D. chilensis</i>	1062	81	251	19	1313
<i>B. macloviana</i>	613	48	670	52	1283

La relación entre la proporción de individuos maduros y el esfuerzo pesquero fue significativa para todas las especies estudiadas. Para seis de ellas (*S. guggenheim*, *S. acanthias*, *S. mitsukurii*, *S. bonapartii*, *D. chilensis* y *B. macloviana*), la proporción de individuos maduros aumentó con el esfuerzo pesquero (Tabla 7).

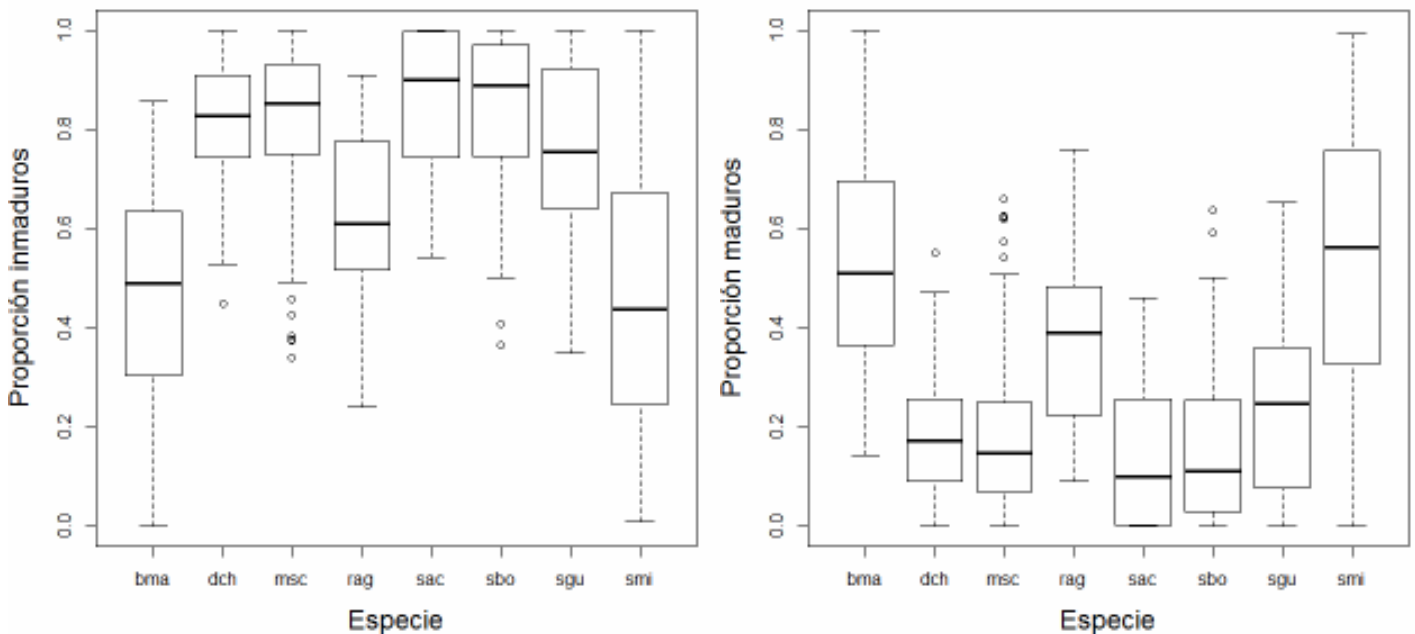


Fig. 14. Diagrama de cajas de la proporción de individuos inmaduros y maduros por especie. *Mustelus schmitti* (msc), *Squatina guggenheim* (sgu), *Squalus acanthias* (sac) y *S mitsukurii* (smi), *Rioraja agassizi* (rag), *Sympterygia bonapartii* (sbo), *Dipturus chilensis* (dch) y *Bathyraja macloviana* (bma). La línea horizontal dentro de la caja representa la mediana, los extremos de la caja los percentiles 25 y 75, las líneas horizontales por fuera de las cajas los valores mínimos y máximos y los círculos valores atípicos.

Para las otras dos especies (*M. schmitti* y *R. agassizi*), el aumento de la proporción de individuos inmaduros en las poblaciones locales aumentó con el esfuerzo pesquero (Tabla 7). La proporción de individuos maduros y las anomalías térmicas superficiales del mar se relacionaron significativamente para todas las especies. Para seis especies (*M. schmitti*, *S. acanthias*, *S. bonapartii*, *R. agassizi*, *D. chilensis* y *B. macloviana*), la relación fue positiva por lo cual las poblaciones locales estuvieron dominadas por individuos reproductores en los años más cálidos (Tabla 7), siendo lo contrario para *S. guggenheim* y *S. mitsukurii* (Tabla 6). La relación entre la proporción de individuos maduros y la profundidad fue estadísticamente significativa en siete especies. Para *M. schmitti*, *S. mitsukurii*, *S. bonapartii* y *R. agassizi*, la proporción de individuos sexualmente maduros aumentó a mayor profundidad (Tabla 6), mientras que para *S. guggenheim*, *S. acanthias* y *D. chilensis* se encontró lo contrario. (Tabla 7).

Tabla 7. Coeficientes y errores estándar entre paréntesis, del intercepto y de las pendientes de cada variable explicativa y varianza de los efectos aleatorios (grado geográfico y año) en los Modelos Lineales Generalizados Mixtos finales de la proporción de individuos inmaduros y maduros para cada especie (- indica que la variable no fue retenida en el modelo final de cada especie) (esfuerzo de pesca = Esfuerzo, anomalías térmicas superficiales del mar = SSTA por su sigla en inglés, grado geográfico = GG).

Especie	Intercepto	Esfuerzo	SSTA	Profundidad	GG	Año
<i>M. schmitti</i>	-1.489 (0.225)	-0.140 (0.008)	0.309 (0.011)	0.608 (0.032)	0.353	0.567
<i>S. guggenheim</i>	-1.103 (0.400)	0.067 (0.029)	-0.647 (0.085)	-0.760 (0.122)	0.654	0.959
<i>S. acanthias</i>	1.323 (2.170)	1.518 (0.168)	2.116 (0.416)	-7.432 (1.250)	33.064	12.074
<i>S. mitsukurii</i>	0.644 (0.586)	0.218 (0.014)	-1.714 (0.025)	0.235 (0.023)	2.387	3.130
<i>S. bonapartii</i>	-2.399 (0.549)	0.200 (0.026)	1.239 (0.066)	0.486 (0.115)	1.670	2.588
<i>R. agassizi</i>	-1.334 (0.614)	-0.160 (0.040)	2.607 (0.234)	2.086 (0.331)	1.169	0.865
<i>D. chilensis</i>	-0.310 (0.571)	0.260 (0.140)	0.239 (0.111)	-1.254 (0.152)	1.940	0.236
<i>B. macloviana</i>	0.193 (0.465)	0.251 (0.089)	0.812 (0.086)	-	0.208	1.279

Se observó una alta variabilidad espacial o temporal en la proporción de individuos maduros o inmaduros que varió según la especie. Para tres especies (*S. acanthias*, *R. agassizi* y *D. chilensis*) la variación espacial fue mayor que la temporal representando el 73.2%, 57.5% y 90.2% respectivamente; mientras que para *M. schmitti*, *S. guggenheim*, *S. mitsukurii*, *S. bonapartii* y *B. macloviana* fue a la inversa, representando la variación temporal el 61.6%, 59.4%, 60.8% y 86.0% respectivamente.

Con relación a la magnitud de los coeficientes estimados para cada variable explicativa, nuevamente la profundidad fue la que tuvo mayor importancia relativa para explicar la variación de las proporciones de maduros de *M. schmitti*, *S. guggenheim*, *S. acanthias* y *D. chilensis* mientras que las anomalías térmicas superficiales del mar lo fueron para *S. mitsukurii*, *S. bonapartii*, *R. agassizi* y *B. macloviana* (Tabla 7).

Discusión

Los principales resultados obtenidos fueron: (1) las ocho especies seleccionadas para los análisis de la estructura poblacional representaron cerca del 60 % de los individuos de condriictios capturados en el área de estudio entre 1984 y 2009 (2) se constató variación espacial y temporal del número de individuos de cada especie en plataforma interna y/o externa (3) en cinco especies se observó una tendencia a la disminución del número de individuos totales capturados en el área de estudio a lo largo del período analizado (4) el esfuerzo pesquero, las anomalías térmicas superficiales del mar y la profundidad tuvieron efectos significativos tanto en las pendientes de los espectros de tallas como en las proporciones de sexos y estados de madurez, pero estos efectos variaron en signo y magnitud según la especie (5) la profundidad y las anomalías térmicas tuvieron mayor importancia relativa que el esfuerzo pesquero sobre los espectros de tallas, proporciones de machos y hembras y de individuos inmaduros y maduros de estas especies.

Distribución y abundancia de las ocho especies

Las cuatro especies de tiburones y las cuatro especies de rayas, que representaron el 60% de los individuos de los 35 taxa de condriictios registrados en este estudio, confirmaron el alto grado de dominancia existente en la comunidad de condriictios demersales (Capítulo 3) y son las mismas especies que las encontradas por Hozbor et al. (2011) entre los 34° y 55°S, entre 2003 y 2005. La distribución de estas especies en la plataforma interna y/o plataforma externa en el área de estudio coincidió con lo ya descrito por varios autores (Menni & Gosztonyi 1982, Menni & López 1984, Norbis 1993, Menni & Stehmann 2000, Jaureguizar et al 2006, Paesch 2006, Menni et al. 2010, Lorenzo et al. 2011).

Las mayores abundancias de *M. schmitti* se registraron en plataforma interna, coincidiendo con Cousseau (1986) que definió a esta especie como el tiburón costero más abundante en el área comprendida entre los 34°30'S y 41°00'S, hasta los 50 m de profundidad. Esta especie fue caracterizada como ampliamente distribuida (abundante a muy abundante) en la plataforma interna y medianamente distribuida (común a abundante) en la plataforma externa de la ZCPAU (Paesch 2006), patrón de distribución similar al registrado por Hozbor et al. (2011) en el área de estudio. Esta especie se reproduce durante el verano en aguas de Uruguay y Argentina y migra en invierno hacia aguas de la plataforma continental del sur del Brasil (Vooren 1997), por lo cual las variaciones de abundancia entre plataforma interna y externa, pueden estar relacionadas a la migración reproductiva (Pereyra et al. 2008). El descenso registrado a partir del año 1994 en el número total de individuos de *M. schmitti*, concuerda con la reducción de la abundancia observada entre 1993 y 2004 por Massa & Hozbor (2011) y por Vooren et al. (2005) para aguas costeras de la plataforma del sur de Brasil.

Una distribución similar a la de *M. schmitti* se observó para *S. guggenheim* que se caracterizó por estar ampliamente distribuida y ser muy abundante en la plataforma interna y estar medianamente distribuida (común a abundante) en la plataforma externa de la ZCPAU (Paesch 2006). Las mayores concentraciones de individuos de esta especie fueron observadas en plataforma externa al norte de los 37°S; ello contrasta con lo observado por Hozbor et al. (2011) quienes observaron a *S. guggenheim* más abundante a profundidades menores de 50 m en el área de estudio. En el presente estudio, la plataforma interna fue evaluada hasta los 36°30'S, lo que puede explicar las diferencias encontradas con Hozbor et al. (2011). Por esta razón también se puede explicar por qué tampoco se observó una disminución clara del número de individuos como la registrada por Massa & Hozbor (2011) entre 1993 y 2004. Colonello et al. (2007a) observaron que a profundidades menores de 50 m *S. guggenheim* es más abundante en primavera especialmente a lo largo de la costa uruguaya, mientras que en invierno su abundancia es mucho menor y vincularon este hecho a cambios de salinidad de acuerdo a Guerrero et al. (1997). No obstante, los cambios espaciales en la distribución y abundancia han sido atribuidos también al comportamiento reproductivo (Vogler et al. 2008). Las hembras grávidas de esta especie que habitan a profundidades mayores de 20 m la mayoría del año, migran durante primavera y verano a aguas más someras para parir (Vooren & Silva 1991). *Squatina guggenheim* era una de las dominantes del grupo de especies residentes permanentes en la plataforma del sur de

Brasil (Vooren 1997). Para dicha zona, se ha constatado que la pesquería comercial costera intercepta a las hembras preñadas que se acercan a aguas someras para la parición, así como también individuos juveniles y adultos de ambos sexos causando un impacto sobre el reclutamiento a la población de esta especie (Vooren & Klipel 2005b).

Squalus acanthias y *S. mitsukurii* fueron encontrados solamente en la plataforma externa. Dentro de la ZCPAU estas especies han sido caracterizadas como ampliamente distribuidas en la plataforma externa (Paesch 2006) y en general se encuentran a profundidades mayores de 70 m entre los 34° y 55°S (Hozbor et al. 2011). Ambas especies se reproducen en verano en aguas uruguayas y argentinas y migran en invierno a la plataforma del sur de Brasil (Vooren 1997) lo que puede reflejar cambios en la abundancia dentro del área de estudio. Sin embargo, el descenso en la abundancia de *S. acanthias* observado en el período de estudio coincide con lo encontrado por Massa et al. (2004), quienes estimaron una disminución del 50% en los índices de abundancia entre 1992 y 2006 entre los 34° y 48°S a profundidades mayores de 50 m. No obstante, estos autores determinaron que los índices presentaron una tendencia estable en el área comprendida entre los 45° y 55°S donde se concentra mayormente esta especie (García de la Rosa 1998). En el presente estudio también se observó un descenso en la abundancia de *S. mitsukurii* a partir de 1994 pero no existen otros datos sobre la abundancia de esta especie en el área de estudio para poder comparar con los resultados encontrados.

Las mayores concentraciones de *S. bonapartii* fueron encontradas en la plataforma interna y externa al norte de los 36°S, en coincidencia con lo hallado por Paesch (1995) y por Hozbor et al. (2011). Esta especie fue caracterizada como abundante y mediana a ampliamente distribuida en la plataforma interna y externa de la ZCPAU (Paesch 2006). De acuerdo a Vooren (1997) *S. bonapartii* también integra del grupo de inmigrantes de invierno en la plataforma sur de Brasil, lo que no se manifestó en variaciones temporales de su abundancia en el área de estudio. A lo largo del período de estudio la abundancia de *S. bonapartii* aumentó y se estabilizó entre 2001 y 2008, coincidiendo con Massa & Hozbor (2011), que encontraron a esta especie como la raya más abundante y con una tendencia estable en el período 1993-2005.

La distribución espacial de *R. agassizi* fue bastante similar a la de *S. bonapartii*. *Rioraja agassizi* fue caracterizada como una especie medianamente distribuida con abundancia común en plataforma interna y con distribución local y abundancia escasa en plataforma externa (Paesch 2006). A diferencia de *M. schmitti* y *S. bonapartii*, *R.*

agassizi forma parte del grupo de especies residentes dominantes de la plataforma sur de Brasil (Vooren 1997). Massa & Hozbor (2011) destacaron que esta especie fue la única con una tendencia claramente ascendente en su abundancia entre 1993 y 2005, lo que también fue registrado en el presente estudio.

De las seis especies del género *Dipturus* citadas para el Atlántico Sudoccidental (Gomes & Picado 2001, Menni & Lucifora 2007, Diaz de Astarloa et al. 2008) sólo *D. chilensis* y *D. trachyderma* fueron registradas (la segunda en muy pocas ocasiones). La distribución de *D. chilensis* fue caracterizada como ampliamente distribuida y abundante en la plataforma externa (Paesch 2006). De manera similar, Hozbor et al. (2011) concluyen que *D. chilensis* es la especie más abundante del género y con distribución más amplia, entre los 34° y 55°S a profundidades mayores de 50 m.

Varias especies del género *Bathyraja* fueron registradas en la plataforma externa, generalmente al sur de los 36°S siendo *B. macloviana* la más abundante. En el área de estudio, las especies del género *Bathyraja* en su conjunto fueron caracterizadas como medianamente distribuidas (comunes a abundantes) en la plataforma externa de la ZCPAU al sur de los 37°S (Paesch 2006). Similar resultado obtuvieron Hozbor et al. (2011) al registrar a *B. macloviana* como la especie del género más abundante en el período 2003-2005 en el área comprendida entre los 34° y 55°S.

Estructura de tamaños

En los condrictios se distinguen especies de “gran tamaño” con rasgos de historia de vida “lentos” y especies de “pequeño a mediano tamaño” con rasgos de historia de vida “rápidos”, que son más o menos susceptibles a los efectos de la pesca y la variabilidad ambiental, respectivamente (Field et al. 2009). A modo de ejemplo, *D. chilensis* (Licandeo et al. 2006, Arkhipkin et al. 2012) y *B. macloviana* (Arkhipkin et al. 2012, Ruocco et al. 2012) representan respectivamente estos dos tipos de historia de vida. Sin embargo, el 50% de los individuos retenidos por el arte de pesca en las 8 especies analizadas en el área de estudio presentó una talla entre 30% y 65% menor que la talla máxima registrada, lo que redundó en que los individuos capturados por el buque de investigación fueran generalmente de porte mediano. Este punto es de especial atención ya que, en el caso de las ocho especies analizadas, los individuos alcanzan su madurez sexual a una talla que representa al menos 70% de su talla máxima, por lo cual

el 50% de los individuos retenidos de cada especie por el arte de pesca está por debajo o sobre la talla de madurez sexual.

Si bien la selectividad del arte de pesca podría condicionar la estructura de tallas detectada en las poblaciones objeto de estudio (Sparre & Venema 1995), el arte empleado en los cruceros de investigación fue el mismo durante todo el periodo de estudio. Por ende, la talla a la cual queda retenida el 50% de la captura local de cada especie puede ser utilizada como un valor de referencia para verificar cambios en la estructura de tamaños en el tiempo y en el espacio. Además de estar condicionados por la selectividad del arte de pesca, los datos analizados también podrían contener un sesgo debido a que las distintas fracciones de las poblaciones locales de cada especie podrían reflejar una estructura de tamaños diferente debido a los cambios de abundancias como consecuencia de la migración y selección de hábitat (selectividad al área de estudio). Por tanto, la selectividad al arte de pesca y al área pueden ser posibles fuentes de variabilidad en la obtención de las distribuciones de tallas de las especies. Si bien no existen estudios de selectividad para estas especies, se han estimado para algunas de ellas, la talla a la cual es retenida el 50% de los individuos capturados (Oddone et al. 2005a, Oddone et al. 2007a, Pereyra et al. 2008, Paesch & Oddone 2008a y 2008b, Oddone et al. 2011, Silveira et al. 2014, Oddone et al. sometido) con lo cual la estimación de la talla de madurez sexual permitiría conocer la fracción de la población local de cada especie potencialmente afectada por la actividad pesquera.

El dimorfismo sexual es una característica frecuente en los condriictios (Hoening & Gruber 1990) donde las hembras suelen alcanzar tamaños mayores que los machos. Esta característica en las especies vivíparas permite que las hembras retengan las crías en su interior (Frisk 2010), y en las especies ovíparas un incremento en el volumen interno y un mayor número de descendientes (Frisk et al. 2005). En este trabajo, esta característica se observó para dos especies de tiburón y dos de raya. Las hembras de *M. schmitti* registraron tallas más grandes que los machos coincidiendo con lo observado por Oddone et al. (2007) y Pereyra et al. (2008) para el Río de la Plata y plataforma costera (34°30'-39°30'S) y para aguas patagónicas por Chiaramonte & Pettovello (2000) y Sidders et al. (2005). Sin embargo, los machos de *M. schmitti* a profundidades mayores de 50 m fueron más grandes que las hembras (Oddone et al. 2005a). Las hembras de *S. acanthias*, *R. agassizi* y *D. chilensis* también alcanzaron un mayor tamaño que los machos, coincidiendo con lo encontrado por Oddone et al. (sometido), Oddone et al. (2007) y Paesch & Oddone (2008b), respectivamente. Para *S. mitsukurii* y

S. bonapartii los machos presentaron mayor tamaño que las hembras a diferencia de lo encontrado por Oddone et al. (2011) y Mabragaña et al. (2002), respectivamente. Sin embargo, en el caso de *S. bonapartii*, Cedrola et al. (2005) observaron que la moda dominante en la distribución de tamaños de los machos fue mayor que la de hembras. Coincidiendo con Awruch et al. (2008) para *S. guggenheim* y con Cousseau et al. (2007) para *B. macloviana*, las tallas máximas de estas especies fueron similares en ambos sexos.

Los resultados obtenidos en esta tesis sobre las pendientes de los espectros de tallas de las especies, son innovadores ya que la metodología aplicada para la obtención de los mismos no estuvo basada en el método “clásico” (que estima las pendientes de los espectros de tallas a partir de las marcas de clase de intervalos; Blanchard et al. 2005), sino que aquí fueron estimadas en base al conjunto de datos de abundancia y tamaño corporal de cada especie (White et al. 2008).

La profundidad tuvo efecto significativo en las pendientes de los espectros de tallas de las cuatro especies de tiburones y sólo en una especie de raya y el efecto varió de signo según la especie. Las distribuciones de las tallas de *M. schmitti*, *S. acanthias* y *S. bonapartii* fueron más uniformes a menores profundidades. Estas tres especies integran el grupo de especies inmigrantes de invierno de la plataforma sur de Brasil que se reproducen en verano en aguas uruguayas y argentinas (Vooren 1997). En general, las áreas de cría utilizadas por los juveniles de varias especies de rayas y tiburones están cercanas a la costa, en aguas menos profundas donde usualmente se produce la parición, pero progresivamente los juveniles se desplazan hacia los hábitat utilizados por los adultos (Grubbs 2010). Las diferencias estacionales encontradas entre las tallas capturadas en primavera y otoño para *M. schmitti* se han explicado por los movimientos que realizan los individuos reproductores a aguas someras para la reproducción, migrando hacia aguas profundas luego de la parición (Chiaramonte & Petovello 2000, Oddone et al. 2005a, Oddone et al. 2007, Pereyra et al. 2008, Segura & Milessi 2009, Colautti et al. 2010). A profundidades menores de 50 m en área de estudio se ha encontrado que las hembras adultas de mayor talla de *M. schmitti* se desplazan para parir en primavera y verano y seguidamente aparearse, y que los individuos juveniles de menor talla utilizan las zonas de aguas someras como áreas de cría (Oddone et al. 2007). Este patrón es similar al sugerido por Vooren & Klippel (2005) para *M. fasciatus* según el cual las hembras de esta especie se desplazan a profundidades menores de 20 m para parir y luego regresan a profundidades entre 20 y 50 m para la cópula.

Los antecedentes de análisis de estructura de tallas de *S. acanthias* en la ZCPAU son escasos. García de la Rosa (1998) observó diferencias espacio-temporales en la distribución de tallas de *S. acanthias* relacionadas con sus desplazamientos reproductivos, que además provocan cambios en la distribución batimétrica producto de cambios en las zonas de alimentación. Coincidiendo con los resultados obtenidos en este trabajo, Oddone et al. (sometido) registraron una relación significativa y negativa entre las tallas de *S. acanthias* y la profundidad en otoño en la plataforma externa de la ZCPAU. Del mismo modo, Sheperd et al. (2002) encontraron que los individuos de *S. acanthias* tendían a ser más pequeños en aguas más profundas en el Atlántico noroeste. Estos cambios en los patrones espaciales de la distribución de tallas pueden ser explicados por desplazamientos hacia aguas más someras o hacia aguas más profundas en respuesta a cambios en la temperatura del mar (Garrison et al. 2002).

En concordancia con los resultados obtenidos para la raya *S. bonapartii*, Mabragaña et al. (2002) encontraron en primavera y verano a profundidades menores de 50 m, que la composición de tallas estaba representada por un rango amplio entre 20 y 80 cm, con predominancia de individuos juveniles sólo en invierno, y con concentración de adultos en aguas someras con fines reproductivos. Estalles (2012) también observó en el área de mayor concentración de *S. bonapartii* a profundidades menores de 100 m en el Golfo San Matías, Argentina, un rango de tallas amplio y una mayor proporción de ejemplares maduros de mayor talla sólo a profundidades mayores de 100 m. Dichas diferencias fueron relacionadas con el comportamiento reproductivo de *S. bonapartii* en esa zona.

En muchas especies de rayas, los juveniles se desplazan desde áreas con menores profundidades en las plataformas continentales hacia hábitats a lo largo del talud superior (200-750 m) donde pasan gran parte de su vida adulta (Brickle et al. 2003). A menudo, estas especies de rayas realizan migraciones reproductivas o tróficas que resultan en amplios solapamientos de las distribuciones de los juveniles y los adultos en términos de las profundidades en las que preferentemente se encuentran ambos grupos a lo largo del año (Grubbs 2010). Dicho comportamiento migratorio podría explicar por qué la profundidad no tuvo efecto significativo en el espectro de tallas de *D. chilensis* y *B. macloviana* ya que en la zona de estudio, éstas son rayas habitualmente encontradas a mayores profundidades que las otras especies y suelen tener desplazamientos moderados y estar restringidas a zonas con temperaturas más bajas (Menni et al. 2010).

A diferencia de *M. schmitti*, *S. acanthias* y *S. bonapartii*, los individuos de menor talla de *S. mitsukurii* y *S. guggenheim* predominaron a profundidades menores. Para *S. mitsukurii*, este patrón coincide con lo señalado por Oddone et al. (2010), quienes también encontraron una relación significativa y positiva entre la talla de esta especie con la profundidad en el área de estudio, y con lo encontrado por Wilson & Seki (1994) en el Pacífico Norte. La predominancia de individuos juveniles de *S. guggenheim* en aguas de menor profundidad, coincide con lo encontrado por Vogler et al. (2008) en el área de estudio. Estos últimos patrones serían debidos a la preponderancia de pequeños peces pelágicos como *Engraulis anchoita* y de peces bentopelágicos medianos como *Cynoscion guatucupa* en la dieta de individuos juveniles y de talla mediana (Vogler et al. 2009). Estos mismos autores encontraron que el calamar *Illex argentinus* y peces demersales medianos como *Merluccius hubbsi* predominaban en la dieta de individuos de tallas mayores de *S. guggenheim*, lo que evidencia los cambios ontogénicos en la dieta de esta especie. Dado que la disponibilidad y abundancia de estas presas varía con la profundidad, ello explicaría la variación espacial en la distribución de tallas de *S. guggenheim* en el área de estudio.

La temperatura del mar es probablemente la variable que tiene mayor influencia sobre los movimientos migratorios de los condriictios (Grubbs et al. 2007) y que también afecta la selección del hábitat de muchas especies a escalas temporales menores (Wallman & Bennett 2006). En el área de estudio, las temperaturas superficiales del mar fueron en promedio más altas en la zona del estuario y en el sector norte de la plataforma que en el sector sur y las anomalías térmicas fueron positivas en general a partir de los años 1996-1998, indicando una tendencia de calentamiento sostenida en el tiempo (Paesch et al. 2014). En los años con anomalías térmicas más frías, la distribución de tallas fue más uniforme para cinco de las ocho especies estudiadas, mientras que los individuos de talla más pequeña tendieron a predominar en los años con anomalías térmicas más cálidas. Esto puede explicarse, porque los juveniles de muchas especies de peces, incluidos los condriictios, frecuentemente seleccionan hábitats con temperaturas más cálidas que los adultos y la tolerancia a las fluctuaciones en la temperatura, generalmente aumenta con el crecimiento debido a los cambios en las funciones fisiológicas (McCauley & Huggins 1979).

En concordancia con los resultados obtenidos, las mayores abundancias de juveniles de *M. schmitti* fueron encontradas en las aguas menos profundas y más cálidas del Río de la Plata, mientras que las hembras de mayor tamaño de esta especie tendieron

a aumentar su abundancia en aguas más profundas y más frías (Cortés et al. 2011). Similarmente, Oddone et al. (2007) encontraron en el área de estudio que las hembras adultas de *M. schmitti* prefieren las aguas costeras más cálidas del sector norte de la zona de estudio donde en primavera y verano ocurre la parición, mientras que los machos y las hembras inmaduras coexisten en el sector sur de la plataforma interna, donde la temperatura es menor que en el sector norte. Por su parte, Massa (1998) observó un porcentaje mayor de individuos de menor talla de *M. schmitti* en la zona de El Rincón, Argentina, ubicada entre los 39°S y 41°S (que tiene una mayor estabilidad temporal ambiental; Guerrero et al. 1997) que en la región del Río de la Plata (34°-37°S). Sin embargo, Massa (1998) y Cortés (2012) no encontraron influencia de la temperatura del mar en la distribución de tallas de *M. schmitti*. Con relación a *S. mitsukurii*, si bien no se conocen estudios de análisis de la distribución de las tallas en relación con la temperatura, esta especie ocurre en plataforma y talud a temperaturas máximas de fondo entre 6.3° y 11.7°C (Menni et al. 2010), lo que podría estar explicando por qué las distribuciones de tallas de esta especie tendieron a ser más uniformes en los años más fríos.

En las especies de rayas, las distribuciones de tallas también fueron más equitativas en los años más fríos (excepto para *S. bonapartii*, donde esta variable no tuvo efecto significativo). *Dipturus chilensis* y *B. macloviana* forman parte del grupo de especies más ampliamente distribuidas en el Atlántico Sudoccidental, lo que sugiere que las mismas poseen una alta tolerancia a las variaciones ambientales, siendo especies euritérmicas en un rango de temperatura superficial de 7.8° a 18.4°C (Menni & López 1984). No obstante, Arkhipkin et al. (2012) registraron movimientos de las hembras de *D. chilensis* hacia el norte (i.e. hacia aguas más cálidas) del ecosistema patagónico (48°-54°S) en los momentos de liberación de las cápsulas. Con relación a los resultados obtenidos para *R. agassizi*, si bien esta especie tiene una mayor afinidad con la fauna de la plataforma sur de Brasil (Menni et al. 2010), integrando el grupo de especies residentes dominantes (Vooren 1997), también ocurre comúnmente en el grupo de fauna bonaerense de la subregión templada-cálida, con temperaturas superficiales que abarcan de 8° a 23°C (Menni & Gosztonyi 1982). Este rango amplio de tolerancia térmica explicaría por qué el espectro de tallas de *R. agassizi* tendió a ser más uniforme en períodos más fríos en el área de estudio.

En los años más fríos se observó un predominio de individuos de tallas menores de *S. guggenheim* y *S. acanthias*. En lo que respecta a *S. guggenheim*, Vogler et al.

(2008) encontraron que la distribución espacial de los individuos adultos (75-91 cm) de esta especie estuvo más afectada por la temperatura del fondo que la de los individuos juveniles de tallas menores. Estos autores observaron que los individuos adultos de ambos sexos de *S. guggenheim* se desplazan durante la época reproductiva preferentemente hacia aguas costeras más cálidas donde se produce la parición entre noviembre y diciembre en el sur de Brasil (Vooren & Silva 1991). En cuanto a *S. acanthias*, las hembras adultas también prefieren aguas más cálidas durante la época de reproducción, ya que ello permitiría maximizar la tasa de crecimiento de sus embriones (Moore 1998). Sin embargo, aunque las distintas clases de talla de ambos sexos de *S. acanthias* no mostraron preferencias por determinadas condiciones de temperatura, las hembras de esta especie en el Atlántico Norte tendieron a predominar en aguas relativamente más cálidas y a profundidades menores (Shepherd et al. 2002). En términos generales, los efectos opuestos de las anomalías térmicas superficiales del mar detectados sobre los espectros de las distribuciones de tallas de las especies analizadas pusieron en evidencia las diferentes preferencias térmicas de las especies.

El esfuerzo pesquero tuvo un efecto estadísticamente significativo sobre el espectro de tallas para 4 de las 8 especies estudiadas. En tres de estas especies, que fueron abundantes en la plataforma interna, la distribución de tallas fue más uniforme a medida que aumentó el esfuerzo pesquero (Paesch et al. 2014). En el caso de *M. schmitti* y *S. bonapartii*, ello se explicaría por el hecho de que la distribución de las tallas para ambas especies fue más uniforme a menores profundidades. Por su parte, la mayor uniformidad encontrada en la distribución de tallas de *R. agassizi* con relación al esfuerzo pesquero podría explicarse ya que los adultos y juveniles de esta especie coexisten en aguas más cálidas y de menor profundidad, donde se produce la parición a lo largo de todo el año en el área de estudio. En el caso de *S. mitsukurii* hubo un predominio de individuos de menor tamaño al aumentar el esfuerzo pesquero. Este resultado se explicaría porque esta especie es capturada principalmente en la plataforma externa del sector norte de la ZCPAU, donde las áreas de veda estacionales para juveniles de merluza podría proteger indirectamente a los juveniles de *S. mitsukurii* (ver Capítulo 2). Además, la mayor parte del esfuerzo pesquero en el sector norte de la ZCPAU se realizó en los grados geográficos de profundidades mayores a 200 m (Paesch et al. 2014).

Si bien las variables explicativas de mayor importancia sobre las pendientes de los espectros de tallas fueron la profundidad (fundamentalmente en los tiburones) y las

anomalías térmicas superficiales del mar (fundamentalmente en las rayas), la alta variabilidad no explicada (varianza residual) denota la variación intraespecífica en la composición de tallas de cada especie. Esta variación está determinada por la segregación por tamaños, sexos y estadios de madurez sexual a nivel espacial y temporal (Wearmouth & Sims 2008), así como consecuencia de los movimientos estacionales con fines reproductivos (Ebert 2005), y también a cambios de las zonas de alimentación o preferencias ambientales condicionados por la profundidad (Frisk 2010).

Estructura de sexos

La segregación sexual en el espacio es común en los condriictios y una de las hipótesis que explica esta característica son las diferencias de actividad, requerimientos nutricionales y de preferencias de hábitat que tienen los individuos de cada sexo (Wearmouth & Sims 2008). En tal sentido, las proporciones diferentes de machos y hembras de las ocho especies estudiadas esencialmente reflejarían el comportamiento de segregación sexual por tamaño y/o estadio de madurez (Ebert 2005) de estas especies. Este comportamiento puede ser localmente modificado por preferencias ambientales relacionadas con la profundidad, latitud, temperatura y variar en diferentes épocas del año (Compagno et al. 1991).

La profundidad tuvo efectos significativos en la proporción de sexos para tres especies de tiburones y una de raya. En los tiburones *M. schmitti* y *S. mitsukurii* y en la raya *B. macloviana*, los machos predominaron a profundidades menores. Para *M. schmitti* este resultado coincide con Cousseau (1986), pero difiere con lo encontrado por Oddone et al. (2007) quienes registraron un predominio de hembras a profundidades menores de 50 m en el sector norte del área de estudio. De forma similar, Pereyra et al. (2008) observaron que las hembras de esta especie predominaron en la plataforma interna y los machos en la plataforma externa. Oddone et al. (2005a) no encontraron diferencias significativas en la proporción de sexos de *M. schmitti* en la plataforma externa, aunque los machos predominaron en la mayoría de los lances.

En las dos especies de *Squalus* se observó un efecto opuesto de la profundidad sobre la proporción de sexos. Para *S. mitsukurii* se encontró un predominio de machos a menores profundidades y lo inverso para *S. acanthias*. Este resultado para *S. mitsukurii* difirió con Paesch (1999), que registró un predominio de hembras de esta especie entre 50 y 75 m y de machos a partir de los 100 m (analizando 3 cruceros realizados entre

1994 y 1998 en el área de estudio). Lo mismo observaron Gosztonyi & Kuba (1998) entre los 38° y 46°S y Wilson & Seki (1994) en el Pacífico Norte, encontrando que los machos tienden a ser mas predominantes que las hembras a mayores profundidades. Para *S. acanthias* los resultados fueron diferentes a los encontrados por Gosztonyi & Kuba (1998), pero coinciden con los registrados por Sheperd et al. (2002) quienes encontraron en el Atlántico Norte una predominancia de hembras a menores profundidades. Paesch & Oddone (2008a) observaron una mayor proporción de hembras de *B. macloviana*, pero el estudio no permitió asociar esta proporción a la profundidad ya que los datos fueron obtenidos a partir de desembarques de la flota comercial que realizó sus capturas en el área de estudio. Sin embargo, es probable que las hembras de *B. macloviana* predominen a mayores profundidades lo que les permitiría depositar las cápsulas en ambientes con menor incidencia de depredación, actividad que las rayas en general realizan a lo largo de todo el año (Frisk 2010).

Las anomalías térmicas superficiales del mar tuvieron efectos significativos en la proporción de sexos para seis de las especies y para todas (excepto para *R. agassizi*) hubo una predominancia local de machos en los años más fríos (y de hembras en los años más cálidos). Las hembras de las rayas suelen elegir los sitios de oviposición de cápsulas a lo largo de todo el año en función de condiciones ambientales y de la disponibilidad de sustratos adecuados a los que las sujetarán (Hamlett & Koob 1999). Estos sitios favorables para la deposición de cápsulas están frecuentemente asociados a mayores temperaturas del agua (Holden et al. 1971), lo que explicaría el predominio local de hembras de *S. bonapartii*, *D. chilensis* y *B. macloviana* en los años más cálidos. Para los tiburones, Massa (1998) también encontró una mayor proporción de machos de *M. schmitti* a lo largo de toda la costa de la provincia de Buenos Aires y de la costa uruguaya aunque la relación entre la proporción de sexos y la temperatura no fue analizada. Oddone et al. (2005a) encontraron que las hembras adultas de *M. schmitti* que paren en noviembre–diciembre en el sector norte de la ZCPAU prefieren las aguas costeras de temperaturas más cálidas en esa época. En el caso de *S. mitsukurii*, si bien no se conocen antecedentes que vinculen la proporción de sexos con la temperatura, sería de esperar que las hembras de esta especie también predominen en períodos cálidos, asociados con la reproducción.

Nuevamente, los efectos opuestos tanto de la profundidad como de las anomalías térmicas superficiales del mar, detectados sobre las proporciones de sexos de las

especies analizadas evidenciaron los cambios batimétricos relacionados a la reproducción y a la alimentación y a las diferentes preferencias térmicas de las especies.

El aumento del esfuerzo pesquero fue asociado con un predominio de machos en los tiburones *M. schmitti* y *S. mitsukuri* y de hembras de *S. acanthias*, lo que coincide con dos de las zonas donde el esfuerzo pesquero fue mayor en el área de estudio, la costa del Río de la Plata y el sector norte de la plataforma (Paesch et al. 2014). En efecto, se observó un el predominio de machos de *M. schmitti* en la costa del Río de la Plata y un predominio de machos de *S. mitsukuri* y de hembras de *S. acanthias* en el sector norte de plataforma externa. El predominio de los machos para las rayas *S. bonapartti* y *D. chilensis* estuvo asociado al aumento del esfuerzo pesquero. Dado que la profundidad no tuvo efectos significativos en la proporción de sexos de *S. bonapartti* y de *D. chilensis*, no se pudo asociar directamente este resultado con la intensidad o la distribución espacial del esfuerzo pesquero. Sin embargo, en la escala temporal, el esfuerzo pesquero global declinó en la ZCPAU a partir de 2000, lo que coincidió con un aumento de las anomalías térmicas superficiales del mar (Paesch et al. 2014) situación en la que predominaron las hembras de *S. bonapartti* y de *D. chilensis*. Por su parte, las hembras de *B. macloviana* predominaron con el aumento del esfuerzo pesquero. Esta especie es característica del sector sur de la plataforma externa, y las hembras de la esta especie predominaron a mayor profundidad, coincidiendo con el aumento del esfuerzo pesquero con la profundidad en esa zona (Paesch et al. 2014).

La variabilidad de los efectos aleatorios registrada en la proporción de sexos de todas las especies tanto a nivel espacial como temporal, evidenció la segregación por sexos característica de los condriictios, así como los movimientos migratorios relacionados con la reproducción de estas especies.

Estructura de madurez

El dimorfismo en el tamaño de madurez sexual es bastante común en los tiburones vivíparos (Oddone et al. 2005a, Oddone et al. 2010). Sin embargo, la magnitud del dimorfismo sexual es bastante variable en las rayas, ya que las hembras de algunas especies alcanzan la madurez sexual a mayor talla que los machos (Oddone & Vooren 2005, Oddone et al. 2005b, Colonello et al. 2007b, Paesch & Oddone 2008b), en otras a menor tamaño (Braccini & Chiaramonte 2002, Mabragaña et al. 2002,

Mabragaña & Cousseau 2004, San Martín et al. 2005), y aún en otras a una talla muy similar (Ruocco et al. 2006).

Los movimientos y patrones de migración de los condriictios en general ocurren tanto en la etapa juvenil como en la etapa adulta. Los movimientos migratorios de los individuos inmaduros (juveniles) permiten equilibrar la disponibilidad local de recursos tróficos con la protección física (refugio en áreas de cría), mientras que los comportamientos migratorios de los individuos maduros (adultos) suelen estar en función de los requerimientos de reproducción de cada especie (Grubbs 2010). Los modos reproductivos y la duración de los ciclos reproductivos tanto de tiburones como de rayas determinan la proporción de individuos inmaduros y maduros a nivel espacio-temporal. En el caso de las rayas ovíparas, la producción anual de huevos y liberación de cápsulas implica frecuentemente la existencia de períodos del año en los que una mayor proporción de hembras deposita las cápsulas (Hamlett & Koob 1999). En el caso de los tiburones vivíparos, cuyos ciclos reproductivos duran de 1 a 3 años y la parición ocurre concomitantemente con el apareamiento (Hamlett & Koob 1999), las proporciones de los distintos estados de madurez de cada especie pueden diferir en el espacio y en el tiempo.

En todas las especies estudiadas (excepto *B. macloviana*), la profundidad tuvo un efecto significativo sobre las proporciones de individuos inmaduros y sexualmente maduros, y en cuatro de ellas los individuos inmaduros tendieron a predominar a profundidades menores. De estas especies, *M. schmitti*, *S. bonapartii* y *R. agassizi* tienen sus áreas de cría en aguas costeras, lo que explicaría el predominio encontrado de individuos inmaduros a menores profundidades. Pereyra et al. (2008) también encontraron una mayor proporción de individuos inmaduros de *M. schmitti* en la plataforma interna del área de estudio. Sin embargo, Massa (1998) registró una predominancia de ejemplares maduros de *M. schmitti* preferentemente en la zona del Río de la Plata, hecho que la autora vinculó a una menor salinidad, que en las zonas donde se distribuyen los individuos juveniles. Lo mismo fue observado para *S. bonapartii*, coincidiendo con Mabragaña et al. (2002) quienes también encontraron que los juveniles de esta especie fueron comparativamente más abundantes en aguas estuarinas. Sin embargo, se encontró un alto grado de solapamiento de los individuos inmaduros y maduros de *R. agassizi*, lo que se debería a una actividad reproductiva continua de esta especie en la costa sudeste de Brasil (Oddone et al. 2007a).

En el caso de *S. mitsukurii*, los individuos inmaduros predominaron a profundidades menores en el área de estudio. Oddone et al. (2010) también registraron un predominio de machos maduros de esta especie a lo largo de toda la plataforma externa del área de estudio. Estos autores también encontraron que las hembras inmaduras fueron predominantes en dicha área. Para *S. acanthias* los individuos maduros predominaron a menores profundidades, coincidiendo con lo encontrado por Braccini et al. (2006) en Nueva Zelanda. En contraste, Oddone et al. (sometido) observaron un predominio de machos y hembras inmaduras de *S. acanthias* en otoño en el área de estudio. Del mismo modo, esta segregación por estado de madurez de *S. acanthias* también fue observada por Braccini et al. (2006) en otra especie del género *Squalus* (*S. megalops*) en el sureste de Australia donde observaron que los individuos sexualmente inmaduros de ambos sexos estaban segregados de las hembras maduras (que pueden habitar zonas con mayor disponibilidad de alimento) y de los machos y hembras juveniles (cuyas preferencias tróficas están afectadas por el riesgo de depredación).

Los individuos sexualmente maduros de *S. guggenheim* predominaron a menores profundidades, ya que en la época reproductiva las hembras de esta especie se desplazan hacia aguas de menor profundidad para parir (Vooren & Silva 1991, Chiaramonte 1998). Similares patrones se observaron para *D. chilensis*, especie para la que se detectó una mayor proporción de individuos maduros a menores profundidades, lo que coincide con los resultados de Silveira et al. (2014) para la plataforma externa del área de estudio y con los de Estalles et al. (2011) en el Golfo San Matías, Argentina (41°-42°S). Todo lo anteriormente expuesto confirma la segregación por sexo y condición reproductiva característica de los condriictios, que determina la predominancia a distintas profundidades de individuos inmaduros y maduros en el área de estudio.

Las anomalías térmicas superficiales del mar tuvieron un efecto significativo en la proporción de individuos sexualmente maduros de todas las especies estudiadas, y excepto para *S. guggenheim* y *S. mitsukurii*, los individuos inmaduros tendieron a predominar en los años más fríos. Como ya se explicó anteriormente, ello puede deberse a que los individuos maduros de las especies estudiadas tienden a copular y las hembras a realizar la parición y/o la deposición de cápsulas en aguas más cálidas. Vogler et al. (2008) encontraron que la distribución espacio-temporal de los individuos sexualmente maduros de *S. guggenheim* estuvo más afectada por la temperatura que la de los juveniles, ya que mientras éstos últimos se distribuían preferencialmente dentro de la

zona exterior del Río de la Plata, los adultos de esta especie realizaban movimientos estacionales perpendiculares a la costa (Colonello et al. 2007a).

El aumento del esfuerzo pesquero estuvo asociado con el predominio de individuos maduros en la mayoría de las especies estudiadas. Como ya fue discutido antes, muchas de las especies de tiburones y rayas se reproducen en la plataforma interna, y si bien en ésta se ha registrado en dos grados geográficos (pertenecientes a la zona del río) casi un tercio del esfuerzo pesquero de la flota industrial uruguaya durante el período de estudio, el número de individuos de condriictios representó sólo el 10% del número total de individuos de todas las especies (Paesch et al. 2014). Sin embargo se detectó un notorio predominio de individuos inmaduros de todas las especies estudiadas, con lo cual el esfuerzo de pesca estaría afectando tanto a individuos maduros como juveniles. Como se explicó en el Capítulo 1, estas especies alcanzan la talla de madurez a edades avanzadas por lo cual la etapa juvenil es prolongada. Dado que la pesca de arrastre comercial captura a los condriictios como fauna acompañante y que la misma no es selectiva en cuanto a los tamaños, la misma captura la fracción predominantemente juvenil que se encontró en todas las especies. Si bien las áreas de exclusión de pesca propuestas para condriictios (Vooren & Klipel 2005b) permitirían mitigar el efecto de la actividad pesquera sobre estas especies, las mismas son difíciles de implementar ya que los condriictios son capturados en pesquerías multiespecíficas. No obstante, existe un área de veda para la protección de condriictios, ubicada entre los 36°-37°S y 56°-57°W, que rige de diciembre a marzo desde el año 2007 determinada por la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo. Por otra parte, en el sector de plataforma externa de la ZCPAU, las áreas de veda estacionales de juveniles de merluza pueden indirectamente proteger a los individuos de varias especies de condriictios, inclusive durante su época de reproducción (Oddone et al. 2005, Oddone et al. 2010).

Dado que la supervivencia de los individuos juveniles es considerada como un factor clave para el mantenimiento de las poblaciones de condriictios (Stevens et al. 2000), se ha propuesto que la imposición de tamaños límites de desembarque para las rayas sujetas a explotación comercial, permitiría reducir la proporción de individuos inmaduros capturados durante las actividades pesqueras (Paesch & Oddone 2008a y b, Estalles et al. 2011). Las especies del género *Dipturus* debido a su gran tamaño son consideradas particularmente vulnerables a la explotación pesquera (Quiroz et al. 2011). En el caso de *D. chilensis*, Paesch & Oddone (2008b) detectaron una reducción de la talla de madurez sexual en ambos sexos en un período de 10 años. Estudios llevados a

cabo en pesquerías de arrastre de fondo han mostrado que la supervivencia de rayas descartadas alcanza un 50% a 60% y puede ser aún más alta dependiendo de la especie, el sexo y la duración de los lances (Laptikhovsky 2004, Enever et al. 2009).

Cabe destacar que de las especies analizadas, cinco, *M. schmitti*, *S. guggenheim*, *S. bonapartii*, *R. agassizi* y *B. macloviana* son especies endémicas del Atlántico Sudoccidental, una de las regiones más críticas en cuanto al número de especies de condrictios amenazadas (Field et al. 2009). *Mustelus schmitti* está categorizada como una especie “en peligro”, *S. guggenheim* y *S. acanthias* como especies “vulnerables”, mientras que los datos son deficientes para categorizar a *S. mitsukurii* (IUCN 2013). *Dipturus chilensis* y *R. agassizi* son consideradas como especies “vulnerables”, *B. macloviana* como especie “casi amenazada”, mientras no hay datos suficientes para realizar una evaluación de *S. bonapartii* (IUCN 2013). Conocer la estructura poblacional de las especies más frecuentes en la comunidad de condrictios demersales mejora la comprensión de la respuesta a nivel comunitario de estas especies, a los efectos de la intensidad de la actividad pesquera y de la variabilidad ambiental (Paesch et al. 2014). Por otra parte, conocer la estructura de las poblaciones que, según las características biológicas de cada especie de rayas y tiburones es diferente, permitirá desarrollar medidas de protección adecuadas, en el contexto de una gestión pesquera sustentable y de los cambios ambientales acelerados a nivel global.

Referencias bibliográficas

- Andersen KH, Beyer JE (2006) Asymptotic size determines species abundance in the marine size spectrum. *Am Nat* 168:54–61
- Andersen KH, Beyer JE, Lundberg P (2009) Trophic and individual efficiencies of size-structured communities. *Proc R Soc B* 276:109–114
- Arkhipkin A, Brickle P, Pompert J, Winter A (2012) Skate assemblage on the eastern Patagonian Shelf and Slope: structure, diversity and abundance. *J Fish Biol* 80: 1704–1726
- Awruch CA, Lo Nostro FL, Somoza GM, Di Giácomo E (2008) Biología reproductiva del tiburón ángel *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) en la costa de Patagonia (Argentina, Atlántico suroeste). *Cien Mar* 34:17-28
- Baayen RH, Davidson DJ, Bates DM (2008) Mixed-effects modelling with crossed random effects for subjects and items. *J Mem Lang* 59:390–412
- Bates D, Maechler M, Bolker B (2011) lme4: linear mixed-effects models. R package, version 0.999375-42. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1986) *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Blackwell, Oxford, 876 pp
- Bianchi G, Gislason H, Graham K, Hill L, Jin X, Koranteng K, Manickchand-Heileman S, Payá I, Sainsbur, K, Sanchez F, Zwanenburg K (2000) Impact of fishing on size composition and diversity of demersalfish communities. *ICES J Mar Sci* 57:558–571
- Blanchard JL, Dulvy NK, Jennings S, Ellis JR, Pinnegar JK, Tidd A, Kell LT (2005) Do climate and fishing influence size-based indicators of Celtic Sea fish community structure? *ICES J Mar Sci* 62:405-411
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Henry M, Stevens H, White JS (2010) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 24:127-135
- Braccini JM, Chiaramonte GE (2002) Reproductive Biology of *Psammobatis extenta*. *J Fish Biol* 61:272-288
- Braccini JM, Gillanders BM, Walker TI (2006) Notes on the population structure of the piked spurdog (*Squalus megalops*) in southeastern Australia. *Cien Mar* 32:705-712.

- Brickle P, Laptikhovsky V, Pomper J, Bishop A (2003) Ontogenetic changes in the feeding habits and dietary overlap between three abundant rajid species on the Falkland Islands' shelf. *J Mar Biol Assoc UK* 83:1119-1125
- Brown JH, Gillooly JF (2003) Ecological food webs: High-quality data facilitate theoretical unification. *PNAS* 100:1457-1468
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771-1787
- Brown JH, Allen AP, Gillooly JF (2007) The metabolic theory of ecology and the role of body size in marine and freshwater. In: Hildrew A, Raffaelli DEdmonds-Brown R (eds) *Body Size: The Structure and Function of Aquatic Ecosystems*
- Cedrola PV, González AM, Pettovello AD (2005) Bycatch of skates (Elasmobranchii: Arhynchobatidae, Rajidae) in the Patagonian red shrimp fishery. *Fish Res* 71:141–150
- Chiaramonte GE (1998) Shark fisheries in Argentina. *Aust J Mar Fresh Res* 49:601–609
- Chiaramonte GE, Pettovello AD (2000) The biology of *Mustelus schmitti* in southern Patagonia, Argentina. *J Fish Biol* 57:930-942
- Cohen JE (2007) Body sizes in food chains of animal predators and parasites. In: Hildrew A, Raffaelli DEdmonds-Brown R (eds) *Body Size: The Structure and Function of Aquatic Ecosystems*, pp306-325
- Cohen JE, Pimm SL, Yodzis P, Saldana J (1993) Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *J Anim Ecol* 62:67-78
- Colautti D, Baigun C, López Cazorla A, Llompарт F, Molina JM, Suquele P, Calvo S (2010) Population biology and fishery characteristics of the smooth-hound *Mustelus schmitti* in Anegada Bay, Argentina. *Fisheries Research* 106:351-357
- Colonello JH, Lucifora LO, Massa AM (2007a). Reproduction of the angular angel shark (*Squatina guggenheim*): geographic differences, reproductive cycle, and sexual dimorphism. *ICES J Mar Sci* 64:131–140
- Colonello JH, García ML, Lasta CA. (2007b) Reproductive biology of *Rioraja agassizi* from the coastal southwestern Atlantic ecosystem between northern Uruguay (34°S) and northern Argentina (42°S). *Environ Biol Fish*, Special Issue Skates: DOI 10.1007/s10641-007-9239-0
- Compagno LJV, Ebert DA, Cowley PD (1991) Distribution of offshore demersal cartilaginous fish (Class Chondrichthyes) off the west coast of Southern Africa, with notes on their systematics. *Afri J Mar Sci* 11:43-139

- Cortés F, Jaureguizar AJ, Menni RC, Guerrero RA (2011) Ontogenetic habitat preferences of the narrownose smooth-hound shark, *Mustelus schmitti*, in two Southwestern Atlantic coastal areas. *Hydrobiologia* 661:445–456
- Cortés F (2012) Hábitats esenciales de condriictios (Chondrichthyes) costeros, y su relación con los procesos oceanográficos. Tesis doctoral FCEN, UNMDP
- Cousseau MB (1986) Estudios biológicos sobre peces costeros con datos de dos campañas de investigación realizadas en 1981. VI. El gatuso (*Mustelus schmitti*). Publicaciones de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo 1:60-65
- Cousseau MB, Figueroa DE, Díaz de Astarloa JM, Mabragaña E, Lucifora LO (2007) Rayas, chuchos y otros batoideos del Atlántico Sudoccidental (34" S-55" S). Mar del Plata: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero INIDEP, p102
- Cyr H, Pace ML (1993) Allometric theory: extrapolations from individuals to communities. *Ecology* 74:1234-1245
- Daan N, Gislason H, Pope JG, Rice JC (2005) Changes in the North Sea fish community: evidence of indirect effects of fishing? *ICES J Mar Sci* 62:177-188
- Damuth J (1987) Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy-use. *Biol J Linn Soc* 31:193-246
- Daufresne M, Lengfellner K, Sommer U (2009) Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *PNAS* 106:12788-12793
- Díaz de Astarloa JM, Mabragaña E, Hanner R, Figueroa DE (2008) Morphological and molecular evidence for a new species of longnose skate (Rajiformes: Rajidae: *Dipturus*) from Argentinean waters based on DNA barcoding. *Zootaxa* 1924:35-46
- Dulvy NK, Metcalfe JD, Glanville J, Pawson MG, Reynolds JD (2000) Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates. *Conserv Biol* 14:283-293
- Dulvy NK, Fowler SL, Musick JA, Cavanagh RD, Kyne PM, Harrison LR, Carlson JK, Davidson LNK, Fordham SV, Francis MP, Pollock CM, Simpfendorfer CA, Burgess GH, Carpenter KE, Compagno LJV, Ebert DA, Gibson C, Heupel MR, Livingstone SR, Sanciangco JC, Stevens JD, Valenti S, White WT (2014) Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *eLife* 2014;3:e00590. DOI: 10.7554/eLife.00590

- Duplisea DE, Jennings S, Warr KJ, Dinmore TA (2002) A size-based model of the impacts of bottom trawling on benthic community structure. *Can J Fish Aquat Sci* 59:1785–1795
- Ebert DA (2005) Reproductive biology of skates, *Bathyraja* (Ishiyama), along the eastern Bering Sea continental slope. *J Fish Biol* 66:618–649
- Enever R, Catchpole TL, Ellis JR, Grant A (2009) The survival of skates (Rajidae) caught by demersal trawlers fishing in UK waters. *Fish Res* 97:72-76
- Estalles M, Coller NM, Perder MR, Di Giacomo EE (2011) Skates in the demersal trawl fishery of San Matías Gulf, Patagonia: species composition, relative abundance and maturity stages. *Aquat Living Resour* 24:193–199
- Estalles ML (2012) Características de historia de vida y explotación comercial de la raya *Sympterygia bonapartii* en el Golfo San Matías. Tesis Doctoral, FCEN, UBA
- Field IC, Meekan, MG, Buckworth RC, Bradshaw CJA (2009) Susceptibility of Sharks, Rays and Chimaeras to Global Extinction. *Adv Mar Biol* 56:275-363
- Frisk MG, Miller TJ, Dulvy NK (2005) Life Histories and Vulnerability to Exploitation of Chondrichthyans: Inferences from Elasticity, Perturbation and Phylogenetic Analyses. *J North Atl Fish Sci* 35:27-45
- Frisk MG (2010) Life History Strategies of Batoids. In Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds) *Sharks and their relatives II*. pp115-158
- Froese R (2004) Keep it simple: three indicators to deal with overfishing. *Fish Fish* 5:86–91
- García de la Rosa SB (1998) Estudio de las interrelaciones tróficas de dos elasmobranchios del Mar Argentino, en relación con las variaciones espacio temporales y ambientales. Tesis Doctoral, FCEN, UNMdP
- Garrison LP, Michaels W, Link JS, Fogarty MJ (2000) Spatial distribution and overlap between ichthyoplankton and pelagic fish and squids on the southern flank of Georges Bank. *Fish Oceanogr* 11:267-285
- Gillooly JF, Charnov EL, West GB, Savage VM, Brown JH (2002) Effects of size and temperature on developmental time. *Nature* 417:70-73
- Gomes UL, Picado SS (2001) Distribution of the species of *Dipturus* Rafinesque (Rajidae, Rajinae, Rajini) off Brazil and first record of the Caribbean skate *D. teevani* (Bigelow & Schroeder) in the Western South Atlantic. *Revista Brasileira de Zoologia* 18:171-185

- Gosztonyi AE, Kuba L (1998) Presencia de *Squalus mitsukurii* y aspectos de su biología y la de *Squalus acanthias* (Chondrichthyes, Squalidae) en aguas argentinas en febrero y junio-julio de 1983. *Frente Marítimo* 17:49-60
- Grubbs RD (2010) Ontogenetic shifts in movements and habitat use. In Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds). *Sharks and their relative II* pp319-350
- Grubbs RD, Musick JA, Conrath CL, Romine JG (2007) Long-term movements, migration, and temporal delineation of summer nurseries for juvenile sandbar sharks in the Chesapeake Bay region. *Am Fish Soc Symp* 50:87–108
- Guerrero R, Acha E, Framiñan M, Lasta C (1997) Physical oceanography of the Rio de la Plata Estuary, Argentina. *Cont Shelf Res* 17:727-742
- Hamlett WC, Koob TJ (1999) Female reproductive system. In: Hamlett WC (ed). *Sharks, Skates and Rays: Biology of Elasmobranch Fishes*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. pp 398-443
- Hoening JM, Gruber S (1990) Life-History Patterns in the Elasmobranchs: Implications for Fisheries Management. NOAA Technical Report NMFS 90, 1-16
- Holden MJ, Rout DW, Humphreys CN (1971). The rate of egg laying by three species of ray. *J Cons Int Expplor Mer* 33:335-339
- Hozbor N, Colonello JH, Massa AM (2011) Composición específica y distribución de los peces cartilagosos en el sector atlántico sudoccidental comprendido entre 34°-55°S. Período 2003-2005. En: Wholler O, Cedrola P, Cousseau MB (eds). *Contribuciones sobre biología, pesca y comercialización de tiburones en la Argentina: aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional*. Consejo Federal Pesquero, Buenos Aires pp 89-100
- IUCN (2013) IUCN Red List of Threatened Species. Available from www.iucnredlist.org [accessed on June 2013]
- Jaureguizar A, Menni R, Lasta C, Guerrero R (2006) Fish assemblage of the northern argentine coastal system: spatial patterns and their temporal variations. *Fish Oceanogr* 15:326-344
- Jennings S, Reynolds JD, Mills S (1999) Life history correlates of responses to fisheries exploitation. *P Roy Soc Lon B* 265:333-339
- Jennings S, Alvsvag J, Cottera AJR, Ehrichd S, Greenstreet SPR, Jarre-Teichmann, Mergardt A, Rijnsdorp AD, Smedstad O (1999a) Fishing effects in northeast Atlantic shelf seas: patterns in fishing effort, diversity and community structure.

- III. International trawling effort in the North Sea: an analysis of spatial and temporal trends. *Fish Res* 40:125-134
- Jennings S, Pinnegar JK, Polunin NVC, Warr KJ (2001a) Impacts of trawling disturbance on the trophic structure of benthic invertebrate communities. *Mar Ecol Prog Ser* 213:127–142
- Jennings S, Pinnegar JK, Polunin NVC, Boon T (2001b) Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities. *J Anim Ecol* 70:934–944
- Jennings S, Reynolds JD (2007) Body size, exploitation and conservation of marine organism. In: Hildrew A, Raffaelli Dedmonds-Brown R (eds) *Body Size: The Structure and Function of Aquatic Ecosystems*, pp266-285
- Jennings S, De Oliveira J, Warr KJ (2007) Measurement of body size and abundance in tests of macroecological and food web theory. *J Anim Ecol* 76:72-82
- Laptikhovskiy VV (2004) Survival rates for rays discarded by the bottom trawl squid fishery off the Falkland Islands. *Fish B-NOAA* 102:757–759
- Licandeo RR, Lamilla JG, Rubilar PG, Vega RM (2006) Age, growth, and sexual maturity of the yellownose skate *Dipturus chilensis* in the south-eastern Pacific. *J Fish Biol* 68:488–506
- Lorenzo MI, Díaz de Astarloa JM, Norbis W, Cousseau B (2011) Long term fish assemblages as units of management in a temperate estuary (Rio de la Plata - SW Atlantic ocean). *Braz J Oceanogr* 59:43-59
- Mabragaña E, Lucifora L, Massa A (2002) The reproductive ecology and abundance of *Sympterygia bonapartii* endemic to the south-west Atlantic. *J Fish Biol* 60:951–967
- Mabragaña E, Cousseau MB (2004) Reproductive biology of two sympatric skates in the south-west Atlantic: *Psammobatis rudis* and *Psammobatis normani*. *J Fish Biol* 65:559-573
- Massa A (1998) Estructura poblacional del gatuso en la costa bonaerense y uruguaya asociada a condiciones oceanográficas. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata
- Massa AM, Lucifora LO, Hozbor NM (2004) Condrictios de las regiones costeras bonaerense y uruguaya. En: Sánchez RP, Bezzi SI (eds) *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros*. Tomo 4. Los Peces Marinos de Interés Pesquero.

Caracterización Biológica y Evaluación del Estado de Explotación. INIDEP, Mar del Plata

- Massa A, Hozbor N (2011) Evolución de las estimaciones de abundancia de los peces cartilaginosos demersales de mayor valor comercial del Atlántico sudoccidental capturados entre 34° y 41°S a profundidades menores de 50 m. En: Wholler O, Cedrola P, Cousseau MB (eds). Contribuciones sobre biología, pesca y comercialización de tiburones en la Argentina: aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional. Consejo Federal Pesquero, Buenos Aires pp 193-204
- McCauley RW, Huggins NW (1979) Ontogenetic and non-thermal seasonal effects on thermal preferenda of fish. *Amer Zool* 19:267–271
- Menni RC, Gosztonyi AE (1982) Benthic a semidemersal fish associations in the Argentine Sea. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 17:1-29
- Menni RC, López HL (1984) Distributional patterns of Argentine Marine fishes. *Physis* 42:71-85
- Menni RC, Stehmann MFW (2000) Distribution environment and biology of batoid fishes off Argentina, Uruguay and Brazil. A review. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales n.s.* 2: 69-109
- Menni RC, Lucifora LO (2007) Condrictios de la Argentina y Uruguay. Lista de trabajo. ProBiota, FCNyM, UNLP Serie Técnica y Didáctica N° 11, 18p
- Menni RC, Jaureguizar A, Stehmann M, Lucifora L (2010) Marine biodiversity at the community level: zoogeography of sharks, skates, rays and chimaeras in the southwestern Atlantic. *Biodivers Conserv* 19:775-796
- Moore TM (1998) Population Characteristics of the Spiny Dogfish, *Squalus acanthias* Linnaeus, 1758, from Geographically Distinct Locations in Atlantic Canada During the Summer and Fall of 1996. Master's Thesis. Acadia University, Wolfville, Nova Scotia.
- Murawski S (2007) Size matters, sometimes. *Nature* 450: p.794
- Myers RA, Baum JK, Shepherd TD, Powers SP, Peterson CH (2007) Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* 315:1846-1850
- Norbis W (1993) Estructura y persistencia de la comunidad de peces demersales en el frente oceánico del Río de la Plata. Tesis Doctoral, Universidad Politécnica de Catalunya

- Oddone MC, Vooren CM (2005) Reproductive biology of *Atlantoraja cyclophora* (Regan 1903) (Elasmobranchii, Rajidae) off southern Brazil. ICES J Mar Sci 62:1095-1103
- Oddone MC, Paesch L, Norbis W (2005a) The reproductive biology and seasonal distribution of the patagonian smoothhound *Mustelus schmitti* (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Triakidae) in the Rio de la Plata oceanic front, SW Atlantic. J Mar Biol Assoc UK 85:1193-1198
- Oddone MC, Paesch L, Norbis W (2005b). Length at first sexual maturity of two species of rajoid skates, genera *Atlantoraja* and *Dipturus* (Pisces, Elasmobranchii, Rajidae), from the Southwestern Atlantic Ocean. J Appl Ichthyol 21:70-72
- Oddone MC, Paesch L, Norbis W, Velasco G (2007) Population structure, distribution and abundance patterns of the patagonian smoothhound *Mustelus schmitti* Springer, 1939 (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Triakidae) in the Rio de la Plata and inner continental shelf, SW Atlantic Ocean (34°30'-39°30'S) Braz J Oceanogr 55:167-177
- Oddone MC, Amorim AF, Mancini PL, Norbis W, Velasco G (2007a) The reproductive biology and cycle of *Rioraja agassizi* (Müller and Henle, 1841) (Chondrichthyes, Rajidae), in southeast Brazil, SW Atlantic Ocean. Sci Mar 71: 593-604
- Oddone MC, Paesch L, Norbis W (2010) Size Structure, Abundance and Preliminary Information on the Reproductive Parameters of the Shortspine Spurdog (*Squalus mitsukurii*) in the Argentinean-Uruguayan Common Fishing Zone from the mid-1990s J Northw Atl Fish Sci 43: 54-xxx. doi:10.2960/J.v.43.m662
- Oddone MC, Paesch L, Norbis W Reproductive biology and population structure of the piked dogfish *Squalus acanthias* Linnaeus, 1758 (Elasmobranchii, Squalidae) in the Rio de la Plata oceanic front, South western Atlantic (sometido)
- Paesch L (1995) Análisis de la distribución espacio temporal y de la variación de la abundancia de los elasmobranquios en la Zona Común de Pesca Argentino Uruguay. Tesis de Licenciatura, Facultad de Humanidades y Ciencias, Montevideo
- Paesch L (1999) Biomasa y rendimiento de los elasmobranquios. Estructura de la población de *Squalus acanthias*, *Squalus mitsukurii*, *Dipturus chilensis* y *Sympterygia bonapartii*. En: Arena G, Rey M (eds) Estudios realizados sobre los

- elasmobranquios dentro del Río de la Plata y la Zona Común de Pesca Argentino Uruguay en el marco del Plan de Investigación Pesquera INAPE-PNUD URU/92/003 pp13-37
- Paesch L, Domingo A (2003) La pesca de condricios en el Uruguay. Frente Marítimo 19:207-216
- Paesch L (2006) Estructura de la comunidad de elasmobranquios demersales en el Río de la Plata y su frente oceánico. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay
- Paesch L, Oddone MC (2008a) Size at maturity and egg capsules of the softnose skates *Bathyraja brachyurops* (Fowler, 1910) and *Bathyraja macloviana* (Norman, 1937) (Elasmobranchii: Rajidae) in the SW Atlantic (37°00'–39°30'S). J Appl Ichthyol 25: 66–71
- Paesch L, Oddone MC (2008b) Change in size-at-maturity of the yellownose skate *Dipturus chilensis* (Guichenot, 1848) (Elasmobranchii: Rajidae) in the SW Atlantic. Neotrop Ichthyol 6:223-230
- Paesch L, Norbis W, Inchausti P (2014) Effects of fishing and climate variability on spatio-temporal dynamics of demersal chondrichthyans in the Río de la Plata, SW Atlantic. Mar Ecol Progr Ser doi: 10.3354/meps10878
- Pereyra I, Orlando L, Norbis W, Paesch L (2008) Variación espacial y temporal de la composición por tallas y sexos del gatuso *Mustelus schmitti* Springer, 1939 capturado por la pesca de arrastre en la costa oceánica uruguaya durante 2004. Rev Biol Marina Oceanog 43:159-166
- Persson L, De Roos AM (2007) Interplay between individual growth and population feedbacks shapes body-size distributions. In: Hildrew A, Raffaelli Dedmonds-Brown R (eds) Body Size: The Structure and Function of Aquatic Ecosystems, pp225-244
- Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD (2005) Climate Change and Distribution Shifts in Marine Fishes. Science 308:1912-1915
- Peters RH (1983) The ecological implications of body size. New York: Cambridge University Press
- Pinnegar JK, Jennings S, O'brien CM, Polunin NVC (2002) Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution. J Appl Ecol 39:377–390

- Quiroz JC, Wiff R, Cubillos L, Barrientos M (2011) Vulnerability to exploitation of the yellownose skate (*Dipturus chilensis*) off southern Chile. *Fish Res* 109:225-233
- R Development Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. www.r-project.org
- Reynolds JD, Jennings S, Dulvy NK (2001) Life histories of fishes and population responses to exploitation. In: Reynolds JD, Mace GM, Redford KH, Robinson JG (eds) *Conservation of Exploited Species*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 148-168
- Rice J, Gislason H (1996) Patterns of change in the size spectra of numbers and diversity of the North Sea fish assemblage, as reflected in surveys and models. *ICES J Mar Sci* 53:1214–1225
- Rochet MJ, Trenkel V (2003) Why communities indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals. *Can J Fish Aquat Sci* 60:86-99
- Ruocco NL, Lucifora LO, Díaz de Astarloa JM, Wohle O (2006) Reproductive biology and abundance of the white-dotted skate, *Bathyraja albomaculata*, in the Southwest Atlantic. *ICES J Mar Sci* 63:105-116
- Ruocco NL, Lucifora LO, Díaz de Astarloa JM, Menni RC, Mabragaña E, Giberto DA (2012) From coexistence to competitive exclusion: can overfishing change the outcome of competition in skates (Chondrichthyes, Rajidae)? *Lat Am J Aquat Res* 40:102-112
- San Martín MJ, Perez JE, Chiaramonte GE (2005) Reproductive biology of the South West Atlantic marbled sand skate *Psammobatis bergi* Marini, 1932 (Elasmobranchii, Rajidae). *J Appl Ichthyol* 21:504–510
- Scenna LB, García de la Rosa SB, Díaz de Astarloa JM (2006) Trophic ecology of the Patagonian skate, *Bathyraja macloviana*, on the Argentine continental shelf. *ICES J Mar Sci* 63:867-874
- Schielzeth H (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Method Ecol Evol* 1:103-113
- Segura AM, Milessi AC (2009) Biological and reproductive characteristics of the Patagonian smoothhound *Mustelus schmitti* (Chondrichthyes, Triakidae) as documented from an artisanal fishery in Uruguay. *J Appl Ichthyol* 25:78–82
- Sheldon RW, Prakash A, Sutcliffe WH Jr. (1972) The size distribution of particles in the ocean. *Limnol Oceanogr* 18:327-340

- Shepherd T, Page F, Macdonald B (2002) Length and sex-specific associations between spiny dogfish (*Squalus acanthias*) and hydrographic variables in the Bay of Fundy and Scotian Shelf. *Fish Oceanogr* 11:78–89
- Shin Y, Rochet M, Jennings S, Field JG, Gislason H (2005) Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES J Mar Sci* 62:384-396
- Sidders MA, Tamini, LL Pérez, JE & Chiaramonte, GE. 2005. Biología reproductiva del gatucho *Mustelus schmitti* Springer, 1939 (Chondrichthyes, Triakidae) en el área de Puerto Quequén, Provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 7: 89-101
- Silveira S, Paesch L, Norbis W (2014) Estructura poblacional de *Dipturus chilensis* (Chondrichthyes, Rajidae) en el Atlántico Suddoccidental 34°30'-39°30'S. *Boletim do Instituto de Pesca* 43:377-387
- Sparre P, Venema SC (1995) Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte I Manual FAO Doc Téc Pesca 306/1:1-420
- Stevens JD, Bonfil R, Dulvy NK, Walker PA (2000) The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *J Mar Sci* 57:476-494
- Trebilco R, Baum JK, Salomon AK, Dulvy NK (2013) Ecosystem ecology: size-based constraints on the pyramids of life. *Trends Ecol Evol* 28:425-431
- Vogler R, Milessi AC, Quiñones RA (2008) Influence of environmental variables on the distribution of *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes, Squatinidae) in the Argentine–Uruguayan Common Fishing Zone. *Fish Res* 9:212–221
- Vögler R, Milessi A, Duarte LO (2009) Changes in trophic level of *Squatina guggenheim* with increasing body length: relationships with type, size and trophic level of its prey. *Environ Biol Fish* 84:41–52
- Vooren CM, Da Silva KG (1991) On the taxonomy of the angel sharks from southern Brazil, with the description of *Squatina occulta* Sp. N. *Rev. Brasil. Biol.* 51: 589-602
- Vooren CM (1997) Demersal elasmobranchs. In: Seeliger U, Odebrecht C, Castello JP (eds) Subtropical convergence environments: the coast and sea in the southwestern Atlantic, pp 141-146
- Vooren CM, Klippel S (2005) Biología e status de conservação do cação listado *Mustelus fasciatus*. En: Vooren CM, Klippel S (eds) Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil. Igaré, Porto Alegre, pp57–82

- Vooren CM, Klippel S (2005a). Ações para a conservação de tubarões e raias na Plataforma Sul. En: Vooren CM, Klippel S (eds). Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil. Igaré, Porto Alegre, pp229-246
- Vooren CM, Klippel S (2005b). Biologia e estado de conservacao dos cacoos- anjo *Squatina guggenheim*, *S. occulta* e *S. argentina*. En: Vooren CM, Klippel S (eds). Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil. Igaré, Porto Alegre, pp57-82
- Vooren CM, Klippel S, Galina BA (2005). Os elasmobranquios das aguas costerias da plataforma sul. . En: Vooren CM, Klippel S (eds). Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil. Igaré, Porto Alegre, pp113-120
- White EP, Ernest SKM, Kerkhoff AJ, Enquist BJ (2007) Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends Ecol Evol* 22:323-330
- White EP, Enquist BJ, Green JL (2008) On estimating the exponent of power-law frequency distributions. *Ecology* 89: 905–912
- Wallman HL, Bennett WA (2006) Effects of parturition and feeding on thermal preference of Atlantic stingray *Dasyatis Sabina* (Lesueur). *Environ Biol Fish* 75:259–267
- Wearmouth VJ, Sims DW (2008) Sexual Segregation in Marine Fish, Reptiles, Birds and Mammals: Behaviour Patterns, Mechanisms and Conservation Implications. *Ad Mar Biol* 54:107-170
- Wilson CD, Seki MP (1994) Biology and population characteristics of *Squalus mitsukurii* from a seamount in the central North Pacific Ocean. *Fish B-NOAA* 92:851-864
- Woodward G, Warren PH (2007) Body size and predatory interactions in freshwaters: scaling from individuals to communities. In: Hildrew A, Raffaelli Dedmonds-Brown R (eds) *Body Size: The Structure and Function of Aquatic Ecosystems*, Cambridge, UK: Cambridge University Press, pp 98–117
- Zuur AF, Ieno EN, Walker, NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*

CAPÍTULO 5

Conclusiones

En esta tesis fueron estudiados los efectos conjuntos del esfuerzo pesquero de la flota comercial y de la variabilidad climática sobre la dinámica espacio-temporal de los condriictios demersales en la ZCPAU entre los años 1984 y 2009. Para ello fueron abordados diferentes aspectos de la estructura de las comunidades locales (Capítulos 2 y 3) y de la estructura poblacional de ocho especies (Capítulo 4). Dichos aspectos, que han sido analizados y discutidos a lo largo de esta tesis, permiten arribar a las siguientes conclusiones:

1. La profundidad tuvo un efecto mucho mayor que el esfuerzo pesquero y las anomalías térmicas superficiales del mar sobre la riqueza de especies y la abundancia total de los condriictios en las tres zonas consideradas dentro del área de estudio. Ello confirma que el gradiente batimétrico asociado a otras variables como temperatura, salinidad y otras características del hábitat, así como los cambios ontogénicos en la dieta, serían los principales determinantes de la distribución espacial de la riqueza de especies y de la abundancia total de las especies de condriictios en el área de estudio.
2. La riqueza de especies aumentó en los años más cálidos en la zona norte, mientras que disminuyó en la zona del río y la zona sur. El número total de individuos disminuyó en los años más fríos y a mayores profundidades en la zona norte de la ZCPAU y mostró una tendencia opuesta en la zona sur de la misma. Estos efectos opuestos de las anomalías térmicas sobre la riqueza de especies y la abundancia total de condriictios según la zona, demostraron las preferencias térmicas de las especies que habitan cada zona.
3. El esfuerzo pesquero tuvo un efecto diferente sobre la riqueza de especies según la zona, aumentó con el esfuerzo pesquero en la zona norte, mientras que disminuyó en la zona del río y en la zona sur. No obstante, un tercio del esfuerzo pesquero total durante el período de estudio se concentró en dos de los 26 grados geográficos considerados, donde la ocurrencia de condriictios fue escasa (~10% de las capturas totales en la ZCPAU durante el período de estudio). En contraste, el mayor esfuerzo pesquero en la zona norte se realizó en los grados geográficos con profundidades mayores a 200 m donde la abundancia total de condriictios fue menor que a profundidades menores.

4. El esfuerzo pesquero no tuvo efectos significativos sobre la abundancia total de condrictios en la zona de estudio. No obstante, este resultado fue atribuido a que las especies tienen diferentes respuestas al esfuerzo pesquero según las distintas características de sus historias de vida. Por otra parte, el rango de distribución de las especies excede los límites del área de estudio siendo explotadas también por las flotas del sur de Brasil y por la flota Argentina, dentro y fuera de la ZCPAU. Por esta razón, es necesario e importante poder incluir en futuros análisis el esfuerzo realizado por la flota argentina dentro de la ZCPAU.
5. La variabilidad espacial de la riqueza de especies y de la abundancia total de los condrictios fue mucho mayor que la variación temporal durante el período de estudio. Ambos fenómenos fueron asociados al comportamiento migratorio de las especies en relación a la reproducción, a sus cambios en el nicho trófico y a sus preferencias específicas por condiciones ambientales, en relación a los desplazamientos de las corrientes de Brasil y Malvinas, hacia el norte durante los meses fríos y al sur en los meses cálidos.
6. El alto grado de dominancia local en las asociaciones o grupos de condrictios a lo largo del área de estudio durante todo el período analizado quedó demostrado por la caída en el número efectivo de especies a medida que aumentó el orden de los índices de diversidad local (alfa). Además, el modelo que con mayor frecuencia describió la estructura comunitaria a través de la distribución de la abundancia de las especies fue el de la serie geométrica, reflejando la dominancia de unas pocas especies en la comunidad.
7. Los efectos del esfuerzo pesquero, las anomalías térmicas superficiales del mar y la profundidad sobre la diversidad local (medida como el número efectivo de especies) y la equitatividad en la distribución de las abundancias de las especies, fueron similares dentro de cada zona, pero tanto la magnitud como el signo de los mismos fue diferente entre las zonas norte, río y sur de la ZCPAU.
8. Las asociaciones locales de especies de condrictios fueron diferentes entre ellas en cuanto a la composición de especies tanto a escala espacial como temporal, lo que fue relacionado a los rangos de profundidad, a las preferencias térmicas, a la disponibilidad de recursos tróficos y al hábitat reproductivo de cada especie que integra cada asociación. En líneas generales, en el área de estudio se podrían

definir dos asociaciones de condriictios, una al norte dominada por tiburones, y otra al sur dominada por rayas, en las que la abundancia de las especies numéricamente dominantes puede cambiar espacio-temporalmente dentro de las zonas, pero no entre zonas.

9. Se observó una alta variabilidad espacio-temporal en el número de individuos en plataforma interna y/o externa para las ocho especies seleccionadas para estudiar la dinámica de diversos aspectos de sus estructuras poblacionales. Para cinco de estas especies se observó una tendencia a la disminución del número de individuos capturados a lo largo del periodo de estudio.
10. Se constató un alto porcentaje de individuos inmaduros para la mayoría de las especies analizadas en el área de estudio y además en todas las especies la talla a la cual quedó retenido el 50% de los individuos capturados estuvo por debajo o sobre la talla de madurez sexual en las especies analizadas.
11. Se demostró que la profundidad y las anomalías térmicas tuvieron mayor importancia relativa que el esfuerzo pesquero sobre las pendientes de los espectros de tallas, las proporciones de machos y hembras y las proporciones de individuos inmaduros y maduros en las ocho especies estudiadas. Este resultado se relacionó a la segregación sexual característica de estas especies, a sus migraciones reproductivas, a los cambios en la alimentación y la disponibilidad de las presas y a las preferencias ambientales de las distintas fracciones de las poblaciones de las especies estudiadas.

ANEXOS

Anexo 1. Antecedentes de estudios realizados en especies de condriictios demersales en el área de estudio y zonas adyacentes del Atlántico Sudoccidental (A especies de tiburones, B especies de rayas).

(A) Especie	Distribución, abundancia	Estructura poblacional	Reproducción	Alimentación	Otros
<i>M. schmitti</i>	Menni 1981, 1986 Puig 1987 Cousseau et al. 1998 Oddone et al. 2005, 2007 Paesch 1995, 2006 Colautti et al. 2010	Menni 1981 Cousseau 1986 Menni et al. 1986 Puig 1987 Cousseau et al. 1998 Massa 1998 Van der Molen & Caille 2001 Oddone et al. 2007 Pereyra et al. 2008 Colautti et al. 2010	Menni 1981, 1986 Menni et al. 1986 Puig 1987 Gascue 1989 Cousseau et al. 1998 Chiararnonte & Petovello 2000 Van der Molen & Caille 2001 Van der Molen & Caille 2001 Oddone et al. 2005 Sidders et al. 2005 Segura & Milesi 2009	Menni 1981, 1986 Menni et al. 1986 Capitoli et al. 1995 Chiararnonte & Petovello 2000 Van der Molen & Caille 2001 Cortes et al. 2011 Bellegia et al. 2011	Gascue 1989 Pereyra et al. 2008
<i>G. galeus</i>	Menni 1981 Elías et al. 2004 Paesch 1995, 2006	Menni 1981 Elías et al. 2004	Menni 1981 Elías et al. 2004 Peres & Vooren 1991 Lucifora et al. 2004	Menni 1981 Elías et al. 2004	Ferreira & Vooren 1991
<i>S. acanthias</i>	Menni 1981, 1986 Forni, 1988 Gosztanyi & Kuba 1998 Paesch 1995, 1999, 2006	Menni 1981 Gosztanyi & Kuba 1998 Paesch 1999	Menni 1981 Forni, 1988 Gosztanyi & Kuba 1998	Menni 1981, 1986 Forni 1988 Sánchez & Prenske 1996 García de la Rosa & Sánchez 1997 Paesch 2000 Laptikhovskiy et al. 2001 Koen Alonso et al. 2002 Bellegia et al. 2011	Forni 1988
<i>S. mitsukurii</i>	Gosztanyi & Kuba 1998 Paesch 1999, 2006 Oddone et al. 2011	Gosztanyi & Kuba, 1998 Paesch 1999 Oddone et al. 2011	Gosztanyi & Kuba 1998 Lucifora et al. 1999 Oddone et al. 2011	Paesch 2000	
<i>S. guggenheim</i>	Paesch 2006 Vogler et al. 2008		Sunye & Vooren 1997 Colonello et al. 2007a Awruch et al. 2008	Vogler et al. 2003 Vogler et al. 2009	Vooren & Da Silva 1991 Vieira 1996
<i>S. biviuis</i>	Menni 1986 Paesch 2006 Sánchez et al. 2009		Menni 1986	Menni 1986 Sánchez & Prenske, 1996 Laptikhovskiy et al. 2001 Sánchez et al. 2009	
<i>N. cepedianus</i>	Lucifora et al. 2005		Lucifora et al. 2005	Lucifora et al. 2005	

(B) Especie	Distribución, abundancia	Estructura poblacional	Reproducción	Alimentación	Otros
<i>D. chilensis</i>	Paesch 1995, 1999, 2006	Paesch 1999 Cedrola et al. 2005	Oddone et al. 2005 Paesch & Oddone 2008b	Sánchez & Prenske 1996 Lucifora et al. 2000 Paesch, 2000 Koen Alonso et al. 2001	Agnew et al. 2000 Wakeford et al. 2005 Estalles et al. 2011 Arkhipkin et al. 2012 Silveira et al. 2014
<i>A. castelnau</i>	Paesch 2006	Oddone & Amorim 2007	Oddone et al. 2005 Oddone et al. 2008a Colonello et al. 2012	Soares et al. 1992 Paesch, 2000	
<i>A. cyclophora</i>	Oddone & Vooren 2004 Paesch 2006	Oddone & Amorim 2007	Oddone, 2003 Oddone & Vooren 2005 Oddone et al. 2008b	Soares et al. 1992	Oddone & Velasco 2006 Tamini et al. 2006
<i>A. platana</i>		Oddone & Amorim 2007 Coller et al. 2011	Marcal, 2003 Oddone & Amorim 2008 Oddone & Velasco 2010	Schwingel & Assunção 2009	Estalles et al. 2011
<i>R. agassizi</i>	Paesch 2006	Oddone et al. 2007b	Colonello et al. 2007b Oddone et al. 2007a Estalles et al. 2008 Oddone & Capape 2011	Soares et al. 1992 Muto et al. 2001 Barbini & Lucifora 2010	Estalles et al. 2008
<i>S. bonapartii</i>	Paesch 2006	Paesch, 1999 Cedrola et al. 2005	Mabragaña et al. 2002 Oddone & Velasco 2004	de Queiroz, 1986 Barrera & Maranta 1996 Sánchez & Prenske, 1996 Paesch 2000	Tamini et al. 2006 Estalles et al. 2011
<i>B. macloviana</i>	Paesch 2006		Paesch & Oddone 2008a Scenna et al. 2006	Mabragaña et al. 2005 Scenna et al. 2006 Ruocco et al. 2012 Barbini et al. 2013	Laptikhovskiy 2004 Arkhipkin et al. 2012
<i>B. albomaculata</i>	Paesch 2006 Henderson et al. 2005 Ruocco et al. 2006		Henderson et al. 2005 Ruocco et al. 2006	Brickle et al. 2003 Ruocco et al. 2009 Ruocco et al. 2012	Agnew et al. 2000 Henderson et al. 2005 Arkhipkin et al. 2012
<i>B. brachyurops</i>	Paesch 2006 Arkhipkin et al. 2008		Arkhipkin et al. 2008 Paesch & Oddone 2008a	Brickle et al. 2003 Bellegia et al. 2008	Agnew et al. 2000 Laptikhovskiy 2004 Arkhipkin et al. 2012
<i>B. scaphiops</i>	Paesch 2006				Agnew et al. 2000 Arkhipkin et al. 2012
<i>B. griseocauda</i>			Arkhipkin et al. 2008	Brickle et al. 2003	Agnew et al. 2000 Laptikhovskiy 2004 Wakeford et al. 2005 Arkhipkin et al. 2012
<i>Psammobatis spp.</i>	Martins et al. 2005	Cedrola et al. 2005 Martins et al. 2005	Braccini & Chiaramonte 2002b Mabragaña & Cousseau 2004 Martins et al. 2005 San Martin et al. 2005	Sánchez & Prenske 1996 Muto et al. 2001 Braccini & Perez 2005	Agnew et al. 2000 Braccini & Chiaramonte 2002c Laptikhovskiy 2004 Tamini et al. 2006

Anexo 2. Rango de latitud cubierto por los cruceros de evaluación de recursos costeros en plataforma interna (profundidad<50m) y de recursos de altura en plataforma externa (profundidad> 50m) realizados entre los años 1984 y 2009, en otoño, invierno, primavera y verano. La sombra gris indica las campañas en que se analizaron los lances hasta los 36°30'S.

Años	Plataforma interna				Plataforma externa			
	Otoño	Invierno	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
1984			33°58'-36°22'		34°38'-39°19'	34°39'-39°23'	34°37'-39°21'	34°35'-39°25'
1985		33°55'-38°52'		33°55'-36°10'	34°29'-39°32'		34°54'-39°27'	
1986				34°01'-38°45'				
1987		33°48'-35°58'					34°24'-39°28'	
1988				33°56'-36°13'	34°33'-39°27'	34°22'-39°29'		34°52'-39°26'
1989						34°34'-39°28'		
1990								
1991	33°58'-36°10'	34°02'-39°00'	33°58'-39°08'					
1992			33°48'-38°59'					
1993			33°54'-36°54'					
1994			33°54'-38°59'		34°30'-39°17'	34°31'-39°20'		
1995			33°55'-36°04'	35°00'-38°24'	34°29'-39°17'	34°31'-37°15'		
1996							34°31'-37°15'	34°31'-37°15'
1997							34°33'-37°10'	34°39'-37°17'
1998								34°35'-39°15'
1999					35°36'-38°59'			
2000					36°01'-39°06'		34°46'-39°20'	
2001	33°58'-36°03'		33°59'-36°15'				35°04'-39°12'	34°30'-38°51'
2002			33°58'-36°00'					
2003							36°44'-39°19'	
2004								
2005		34°00'-36°00'				34°34'-39°20'	34°28'-37°30'	
2006	33°58'-35°59'		33°59'-36°00'			34°48'-36°56'	34°41'-37°29'	34°37'-38°04'
2007			34°00'-35°59'	34°00'-36°01'	34°34'-39°18'		34°33'-37°39'	34°41'-39°15'
2008			34°02'-36°01'		34°35'-39°27'		34°34'-37°15'	
2009	34°05'-36°00'						35°01'-37°55'	34°33'-39°25'

Anexo 3. Número de individuos mínimo (min), máximo (max) y total por especie en cada año, en las 425 instancias analizadas para las cuatro especies de tiburones (A) y para las cuatro especies de rayas estudiadas. La escala logarítmica utilizada en las figuras 4 a 11 del Capítulo 4, los rangos 0.5-1, 1-1.5, 1.5-2, 2-2.5, 2.5-3 y 3-3.5 corresponden a 3-10, 10-32, 32-100, 100-316, 316-1000 y 1000-3162 individuos por grado geográfico, respectivamente (la única excepción en esta escala que por razones de tamaño de la burbuja no se pudo representar correctamente fue *S. mitsukurii* en 1985 en el grado geográfico 353 que registró 3861 individuos).

(A) Año	<i>M. schmitti</i>			<i>S. guggenheim</i>			<i>S. mitsukurii</i>			<i>S. acanthias</i>		
	min	max	total	min	max	total	min	max	total	min	max	total
1984	4	1081	4604	4	92	663	4	2394	4659			
1985	6	879	3563	6	176	832	2	3861	5899	2	36	38
1986	1	792	1150	1	45	112						
1987	3	322	1137	1	54	240	10	261	945	5	5	5
1988	1	645	2420	1	110	620	11	712	3028	1	52	136
1989	10	169	722	4	53	175	1	271	776	7	1249	1685
1991	5	2402	9751	5	205	745				1	11	19
1992	9	2428	5688	1	73	277				1	9	10
1993	23	2104	8228	4	294	595				1	1	1
1994	18	866	4995	1	493	1425	3	2536	5900	2	382	1437
1995	5	1507	4723	3	413	1535	1	306	1176	1	2692	3438
1996	2	218	364	7	177	447	14	1598	3126	1	1115	1141
1997	4	39	43	1	317	574	32	425	1114	4	61	156
1998	60	469	814	4	100	297	1	470	1476	11	150	181
1999	389	389	389	1	179	236	7	191	461	4	5	9
2000	1	80	273	1	702	807	3	955	1963	2	68	176
2001	1	1492	3141	1	258	917	2	853	2063	1	3000	3250
2002	1	851	1138	1	179	379						
2003				1	22	31	1	6	8	1	242	301
2005	1	486	1503	3	493	1347	3	585	1675	1	557	1092
2006	1	570	2602	1	557	2080	1	1172	2860	11	713	1474
2007	1	744	1978	1	518	2111	1	865	2348	1	180	558
2008	2	260	624	1	583	1225	26	345	1085	1	278	462
2009	2	219	534	1	324	806	1	256	1033	1	334	682

(B)	<i>S. bonapartii</i>			<i>R. agassizi</i>			<i>D. chilensis</i>			<i>B. macloviana</i>		
Año	min	max	total	min	max	total	min	max	total	min	max	total
1984												
1985												
1986												
1987												
1988	6	116	460	1	11	22	1	46	297	13	400	1619
1989	1	33	70	2	55	180	1	188	246			
1991	1	233	981	3	124	442	2	19	36			
1992	2	228	801	4	53	181						
1993	3	178	505	2	39	81						
1994	2	203	1262	1	64	256	2	226	563	6	54	66
1995	1	339	1468	4	72	198	1	182	361	4	55	280
1996	6	78	172				1	91	174	2	68	86
1997	1	177	396	1	17	29	1	84	243	14	14	14
1998	1	118	387	2	10	24	2	30	176	20	20	20
1999	3	66	141				2	22	70			
2000	3	385	733				4	94	347	9	18	27
2001	1	285	1699	2	126	338	1	104	392	3	206	433
2002	1	148	706	1	71	197						
2003	2	18	22				1	14	52	9	200	713
2005	1	307	1607	2	117	393	1	272	757	18	73	155
2006	1	403	1860	1	184	738	1	223	544	4	154	381
2007	1	341	1668	2	335	722	1	87	484	3	116	388
2008	1	415	1528	1	152	501	3	106	379	3	90	331
2009	1	148	773	1	153	291	1	152	521	2	106	302