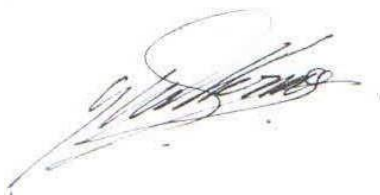


**“PATRONES ESPACIO-TEMPORALES DE LA DIVERSIDAD
FUNCIONAL Y SU RELACIÓN CON LA ESTRUCTURA DE LA
COMUNIDAD DEMERSAL DEL GOLFO SAN MATÍAS DURANTE EL
PERIODO 2006-2018”**

Josefina Cuesta Núñez



Director: Dr. Guillermo M. Svendsen



Co-Director: Dr. Matías Ocampo Reinaldo



Licenciatura en Biología Marina
Universidad Nacional del Comahue



2022

Agradecimientos

En primer lugar, a mi familia. Especialmente a mi mamá, porque sin ella no estaría acá hoy. A mi hermano, por ser mi compañero siempre.

A mis amigas. A las de allá, Vicky, Mili, Virgi, Pasti y Sol, es un privilegio seguir creciendo con ustedes. A las de acá, Agus, Ro y Diame, gracias por la compañía, las charlas, las risas y el aguante.

A mis directores, Guille y Matías, por haberme iniciado en la investigación, acompañarme y enseñarme durante todo este proceso.

A los jurados, Juan y Paula, por sus sugerencias, que ayudaron a construir este trabajo.

A toda la comunidad de la ESCiMar, estudiantes, docentes y no docentes. Compartir con ustedes aulas, pasillos, salidas de campo, el centro de estudiantes, la radio y las movilizaciones me deja recuerdos y enseñanzas para toda la vida.

A la universidad pública y gratuita.

Resumen

Las comunidades demersales enfrentan amenazas relacionadas con la explotación pesquera y el cambio climático, con consecuencias como la pérdida de diversidad y variaciones en las abundancias de las especies persistentes. Uno de los desafíos de la ecología marina es evaluar el efecto de estos cambios sobre el funcionamiento ecosistémico. Esta tesina se enfoca en la comunidad demersal de peces y macroinvertebrados del golfo San Matías (GSM). Esta comunidad está sujeta a pesca por redes de arrastre desde 1971 y su composición específica cambió a lo largo del tiempo, registrando un aumento en la abundancia del langostino patagónico (*Pleoticus muelleri*) y la munida (*Munida gregaria*) a partir del 2012. La heterogeneidad ambiental del GSM determina un gradiente de diversidad taxonómica con valores máximos hacia el este, detectado para el período 2006-2009. Las especies no son ecológicamente equivalentes, los cambios en la ocurrencia y abundancia de algunas podrían impactar desigualmente en el funcionamiento de la comunidad. La diversidad funcional permite diferenciar a las especies a partir de caracteres funcionales que describen su influencia en los procesos ecosistémicos. En este trabajo se evalúan los patrones espaciotemporales de la diversidad funcional de la comunidad demersal del GSM, y su relación con los cambios en su estructura durante el período 2006-2018. Los análisis se realizaron a partir de datos colectados en cinco campañas de investigación pesquera. Los muestreos se llevaron a cabo en primavera y consistieron en 41 lances de pesca. De cada lance se tomó una muestra, y se registró el número de individuos de cada especie capturada. El gradiente longitudinal de riqueza específica previamente detectado continuó hasta el 2018. La riqueza específica no varió a lo largo del período estudiado, mientras que los índices de heterogeneidad y la equitatividad taxonómica aumentaron en 2018. Se registraron cambios en las abundancias relativas de las clases que componen el ensamble demersal, así como también

en las tendencias de ocurrencia de 11 especies, de las cuales 4 son funcionalmente únicas en el GSM. Dichos cambios podrían estar determinando el aumento de la riqueza funcional detectado entre 2006 y 2018. La divergencia y equitatividad funcional se mantuvieron constantes. Se detectaron variaciones longitudinales leves en la diversidad funcional. La riqueza funcional exhibió un patrón latitudinal, con valores máximos hacia el norte del GSM. Los indicadores de diversidad funcional serían más sensibles que los de diversidad taxonómica a la hora de detectar cambios en el ensamble.

Palabras claves: caracteres funcionales, diversidad alfa, diversidad beta, peces, macroinvertebrados.

Abstract

Demersal communities face threats related to fish exploitation and climate change, which results in the loss of biodiversity and variations in the abundances of persistent species. One of the challenges of marine ecology is to assess the effect of these changes on ecosystem functioning. This thesis focuses on the demersal fish and macroinvertebrate community of the San Matías gulf (SMG). This community has been subject to trawl fishing since 1971 and its specific composition changed over time, recording an increase in the abundance of the Argentine red shrimp (*Pleoticus muelleri*) and the munida (*Munida gregaria*) since 2012. The environmental heterogeneity of the SMG determines a gradient of taxonomic diversity with maximum values towards the east, detected for the period 2006-2009. Species are not ecologically equivalent; changes in the occurrence and abundance of some species could have an unequal impact on the functioning of the community. Functional diversity allows for the differentiation of species based on functional characteristics that describe their influence on ecosystem processes. The main goal of this work was to evaluate the spatiotemporal patterns of functional diversity for the demersal community of fish and macroinvertebrates of the SMG, and its relationship with changes in its structure during the period 2006-2018. The analyses were done using the data collected in five fishery research campaigns. Sampling was carried out in spring and consisted of 41 fishing hauls. A sample was taken from each haul, and the number of individuals of each species caught was recorded. The longitudinal gradient of specific richness previously detected continued through 2018. Specific richness did not change over the studied period, while heterogeneity indices and taxonomic evenness increased in 2018. The relative abundances of the classes that make up the demersal assemblage recorded changes throughout the studied period. The occurrence trends of 11 species, of which 4 are functionally unique in the SMG, also changed with time. Such

changes could be driving the increase in functional richness detected between 2006 and 2018. Functional divergence and evenness remained constant. Slight longitudinal variations in functional diversity were detected. Functional richness exhibited a latitudinal pattern, with maximum values towards the north of the SMG. Indicators of functional diversity seem to be more sensitive than those of taxonomic diversity in detecting changes in the assemblage.

Key words: functional traits, alpha diversity, beta diversity, fish, macroinvertebrates.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN Y OBJETIVOS ESPECÍFICOS	8
2. ÁREA DE ESTUDIO	10
3. FUENTE DE DATOS	11
4. DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y COMPOSICIÓN ESPECÍFICA.....	13
4.1 MATERIALES Y MÉTODOS	13
4.2 RESULTADOS	17
5. DIVERSIDAD FUNCIONAL	30
5.1 MATERIALES Y MÉTODOS	30
5.2 RESULTADOS	35
6. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	49
BIBLIOGRAFÍA	65
ANEXO	74
<i>Tablas</i>	74
<i>Figuras</i>	81
<i>Caracteres funcionales (Bibliografía consultada)</i>	86

1. INTRODUCCIÓN

Las comunidades demersales son sistemas altamente complejos y diversos (Pauly y Forese 2017). Están constituidas por peces y macroinvertebrados que viven asociados al fondo del mar, pero pueden realizar importantes migraciones verticales y horizontales (Menni 1983). En términos generales, debido a la alta diversidad de especies y abundancia de individuos, estas comunidades son importantes proveedoras de servicios ecosistémicos. Entre sus principales servicios se encuentran el ser fuentes de proteína, intervenir en el control de las redes tróficas, regular los ciclos de nutrientes, y ser objeto de diversas actividades recreativas (Khedkar et al. 2003, Villéger et al. 2017). A nivel global, la composición y estructura de estas comunidades se ven afectadas por disturbios relacionados con el cambio global, la degradación de hábitat, las invasiones biológicas y la explotación pesquera (Myers y Worm 2003, Perry et al. 2005, Olden y Ronney 2006, Pörtner y Knust 2007, Pörtner y Peck 2010, Pinsky et al. 2011).

El golfo San Matías (GSM; Río Negro, Argentina), al encontrarse entre dos regiones biogeográficas, aloja especies propias de cada una de estas regiones (Coller et al. 2004), mientras que otras especies constituyen unidades demográficas independientes de las presentes en la plataforma continental. La comunidad demersal del GSM, está compuesta por peces óseos y cartilaginosos e invertebrados. Entre los que se destacan algunas especies de alto valor comercial, como el langostino patagónico *Pleoticus muelleri*, el calamar *Illex argentinus*, el pez gallo *Callorhynchus callorhynchus* y, la especie dominante del ensamble, tanto en términos de abundancia como de desembarcos, la merluza común *Merluccius hubbsi* (Romero et al. 2008, Ocampo Reinaldo 2010, Romero et al. 2013).

La comunidad demersal del GSM se caracteriza, además, por presentar un gradiente de diversidad alfa (i.e. riqueza específica y equitatividad taxonómica) NO-SE, con valores máximos hacia la boca del golfo. Svendsen et al. (2020) determinaron que este patrón de

riqueza específica y equitatividad (estimada indirectamente mediante el índice de Probabilidad de Encuentro Interespecífico -PIE- en el trabajo citado) fue persistente durante un período de 4 años (de 2006 a 2009). Este gradiente de diversidad estaría determinado, principalmente, por 3 variables ambientales: la profundidad del fondo, la conexión con el mar abierto (“efecto bahía”; Rapoport 1994) y la proximidad a un frente térmico estacional que divide al golfo en dos masas de agua (Piola y Scasso 1988; Fig. 2). La equitatividad disminuye con la profundidad, hasta que, en las profundidades máximas, esta tendencia se revierte ligeramente. Se sugiere que este patrón está dado por la presencia de unas pocas especies de peces adaptadas a las condiciones del fondo (Svendsen et al. 2020). En este sentido, el frente térmico estacional, funcionaría principalmente como proveedor de alimento, permitiendo que estas especies puedan ocupar dichas zonas profundas, alejadas de la zona eufótica (Svendsen et al. 2020). Adicionalmente, el “efecto bahía” encontrado para el GSM podría estar siendo potenciado por la presencia de 2 sistemas frontales ubicados en la boca del golfo: el estuario El Rincón y el frente de marea de Península Valdés, que podrían estar actuando como fuentes de especies y de productividad (Acha et al. 2004, Svendsen et al. 2020).

Desde 1971, en el GSM se desarrolla la pesquería industrial con redes de arrastre de fondo (González et al. 2004). Históricamente, la merluza común ha sido la especie blanco de esta pesquería. A través de los años, sin embargo, se han observado cambios sustanciales en la composición y abundancia de las especies en los desembarcos (Romero et al. 2008). En las primeras décadas de la pesquería, los desembarcos estuvieron dominados por la merluza común, que representó más del 80% del total, y algunas especies como el abadejo *Genypterus blacodes* y el salmón *Pseudoperca semifasciata* también registraron sus máximos históricos en esta época. Entre 1982 y 1986 se registró una disminución en las capturas de merluza

común, como consecuencia de una disminución en la eficiencia de la flota, mientras que la abundancia del recurso constituyó un factor secundario en la fluctuación de las capturas (Di Giacomo y Perier 1992). Entre 1997 y el 2000, la composición específica de los desembarcos se diversificó significativamente y la merluza pasó a constituir únicamente el 50% del total registrado. Durante este período aumentaron los desembarcos de savorín *Seriollella porosa* que, en el año 2002, se convirtió en la segunda especie blanco de la pesquería. Entre 2007 y 2009, sin embargo, se registró una disminución en sus desembarcos y volvió a aumentar la representatividad de la merluza (Romero et al. 2011). A lo largo de los años, muchas especies demersales han registrado importantes variaciones interanuales en su abundancia por razones desconocidas hasta el momento (Romero et al 2007). Otras especies, como la merluza común y el savorín, muestran variaciones estacionales, que estarían relacionadas con procesos oceanográficos cíclicos (Ocampo Reinaldo 2010).

Mas recientemente, a partir del año 2012, comenzó a desarrollarse la pesquería del langostino patagónico, debido a un repentino y significativo aumento de su abundancia dentro del GSM (Narvarte et al. 2013). A pesar de que el langostino se ha registrado esporádicamente en el golfo como fauna acompañante en la pesca de arrastre de la merluza común desde el inicio de la pesquería, las capturas eran prácticamente nulas. Esta tendencia se mantuvo hasta el año 2012, cuando uno de los buques que operó sobre el variado demersal registró desembarcos de langostino cercanos a las 45 toneladas (t). A partir de enero del año siguiente, el esfuerzo de pesca fue dirigido específicamente a esta especie y sus desembarcos se incrementaron en más del 2300% respecto al año anterior (Narvarte et al. 2013). Entre otros aspectos, el surgimiento de esta pesquería produjo un cambio en la distribución espacial de la flota de arrastre pesquero hacia el norte del golfo y un aumento en el número de embarcaciones presentes (Narvarte et al. 2013, Petter et al. 2018, Sepúlveda et al. 2018, Sepúlveda 2018). La pesquería

del langostino en el GSM continúa desarrollándose en la actualidad con desembarcos en los puertos de San Antonio Oeste (SAO) y San Antonio Este (SAE) que oscilaron alrededor de las 3500 t en 2020 (datos del Ministerio de Producción y Agroindustria de la provincia de Río Negro 2021, Fig. 1).

Los cambios en la composición específica de las capturas desembarcadas podrían ser indicadores de variaciones en la biodiversidad (Romero et al. 2008). Además, Ocampo et al. (2010) argumentan que la persistencia de las flotas que operan en el GSM en determinadas áreas puede considerarse un buen indicador de la ubicación de altas concentraciones de recursos pesqueros. Sin embargo, las variaciones en la composición de los desembarcos podrían deberse también a cambios de mercado o de las embarcaciones y los métodos de pesca empleados en el GSM (ej. la incorporación del palangre como segundo arte de pesca dirigido a la explotación de merluza común en 1996; González et al. 2007). Hasta la fecha, no se han evaluado estos cambios con datos independientes de la actividad pesquera.

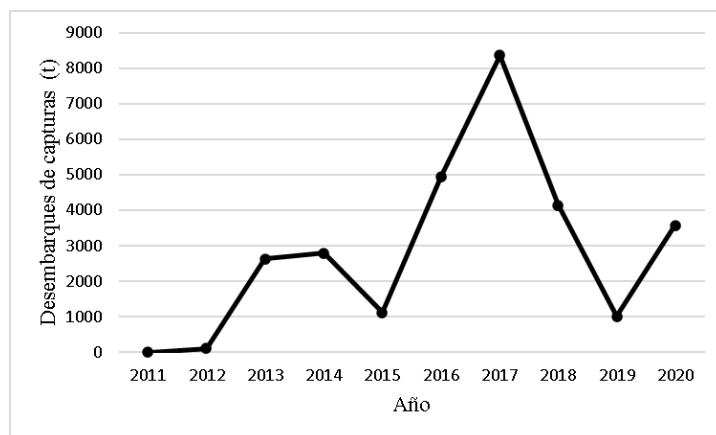


Figura 1. Desembarcos en toneladas (t) de capturas de langostino *Pleoticus muelleri* en el GSM (puertos de SAO y SAE) durante el periodo 2013-2018. Fuente: Base de datos de la Dirección Nacional de Coordinación y Fiscalización Pesquera Argentina.

Otro indicio de posibles cambios en la composición de la comunidad del GSM, lo constituye el cambio en la composición de la dieta de la merluza común observado por Alonso et al.

(2019). A partir del año 2012 se registró un aumento en la abundancia de la *Munida gregaria* en la composición de la dieta de *M. hubbsi*. Este cambio en la composición de la dieta de un depredador oportunista como la merluza sugiere un aumento en la abundancia de *M. gregaria* en el GSM (Alonso et al. 2019). La información disponible hasta el momento sobre la biología de *M. gregaria* es insuficiente para determinar las causas de su expansión dentro del golfo. Sin embargo, Alonso et al. (2019) sugieren que podría ser consecuencia de una disminución en la abundancia de depredadores, causada por la explotación pesquera intensiva que se desarrolla en el golfo.

Como se mencionó previamente, las comunidades demersales enfrentan numerosas amenazas relacionadas con la explotación pesquera y los cambios ambientales asociados a un contexto de cambio climático global (Perry et al. 2005, Pörtner y Knust 2007, Pörtner y Peck 2010). En consecuencia, se observa un aumento en la pérdida de diversidad y variaciones en las abundancias relativas de las especies que persisten (Jackson et al. 2001, Graham et al. 2011, D'Agata et al. 2014), con altas tasas de reorganización de las comunidades (Ellingsen et al. 2015, Magurran et al. 2015). Estas alteraciones en la diversidad taxonómica podrían modificar el funcionamiento de procesos ecológicos que llevan a cabo dichas comunidades y, por lo tanto, reducir la provisión de servicios ecosistémicos por parte de estas (Bellwood et al. 2002, Taylor et al. 2006). Entender la relación entre la diversidad de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas es, por lo tanto, uno de los desafíos actuales de la ecología (Duffy 2002, Scherer-Lorenzen 2005, Dornelas et al. 2014, Johnson et al. 2017, Díaz et al. 2019).

Se ha demostrado que la mejor forma de describir la dinámica de las comunidades y los cambios en el funcionamiento ecosistémico es mediante un análisis conjunto de la diversidad taxonómica y funcional (McLean et al. 2019). Esto se debe a que el enfoque taxonómico

clásico limita el análisis al considerar a todas las especies ecológicamente equivalentes. La diversidad funcional, se sirve de los caracteres funcionales (*functional traits*) para diferenciar a las especies que componen una comunidad (Díaz y Cabido 2001, Weiher 2011, Villéger et al. 2017), y permite abordar de una manera más fidedigna el estudio de la estructura y funcionamiento de las comunidades (Tilman et al. 1997, Mouchet et al. 2010, Cadotte et al. 2011). Los caracteres funcionales son características fenotípicas observables u operacionalmente definidas que describen, directa o indirectamente, el desempeño biológico de las especies y/o su influencia en los procesos ecosistémicos (Hooper et al. 2005, Villéger et al. 2010). Estos pueden estar relacionados con los procesos ecosistémicos, con la estabilidad del ecosistema, las interacciones biológicas y/o la modificación del hábitat (Hooper et al. 2005, Villéger et al. 2010). Los caracteres ecomorfológicos se han utilizado durante varias décadas para evaluar los nichos ecológicos de los peces (Villéger et al 2010).

Los caracteres funcionales se asocian a las funciones ecosistémicas en el nicho funcional (Rosenfeld 2002). En este sentido, un concepto clave lo constituye la redundancia funcional, esto es la presencia de especies con nichos funcionales similares en una misma comunidad (Lawton y Brown 1993, Fonseca y Ganade 2001, Rosenfeld 2002). El nicho funcional es análogo al nicho ecológico (Rosenfeld 2002). De acuerdo con Scherer-Lorenzen (2005), la relación entre la riqueza de especies y el funcionamiento de los ecosistemas depende de dicha redundancia funcional y se puede explicar en función de tres escenarios: (1) las especies son principalmente redundantes, en cuyo caso la pérdida o adición de especies no resulta en una modificación de los procesos ecosistémicos; (2) las especies son principalmente únicas, en cuyo caso la pérdida o adición de especies causaría efectos directos en los procesos ecosistémicos; (3) el efecto de las especies depende del contexto, es decir que el impacto de la pérdida o adición de especies dependerá de las condiciones ambientales (como pueden ser la

composición de la comunidad, la fecundidad, o la regularidad de los disturbios), en función de las cuales variará el efecto de cada especie sobre los procesos ecosistémicos.

La descripción funcional de las especies basada en caracteres funcionales permite analizar la diversidad funcional a partir del cálculo de índices. Se han reconocido tres índices principales: la riqueza funcional (FRic), la equitatividad funcional (FEve) y la divergencia funcional (FDiv) (Villéger et al. 2008). Estos son complementarios, independientes entre sí e independientes de la diversidad taxonómica (Bellwood et al. 2006, Villéger et al. 2008, Villéger et al. 2010). Recientemente se ha sugerido que esta metodología de evaluación de la diversidad funcional en una escala continua constituye una mejor aproximación que el uso de grupos funcionales, otra metodología ampliamente utilizada (Fonseca y Ganade 2001, Córdova-Tapia y Zambrano 2015). Esto se debe a que el estudio de la diversidad funcional mediante grupos funcionales tiene numerosas desventajas relacionadas con el criterio de asignación de las especies a los distintos grupos (Petchey et al. 2009).

El conocimiento de la diversidad funcional surgió y avanzó ampliamente a partir de la investigación de comunidades vegetales terrestres y, en comparación, es escaso el conocimiento desarrollado sobre la ecología funcional de las comunidades animales, especialmente las marinas (Gamfeldt et al. 2015, Stuart-Smith et al. 2013, Villéger et al. 2017). En ambientes acuáticos, la mayoría de los estudios relacionados con la diversidad funcional de macroinvertebrados está limitado a ambientes ribereños (Heino 2005, 2008, Heino et al. 2007), intermareales rocosos (Crowe y Russell 2009, Pacheco et al. 2011) y estuarios (Villéger et al. 2008, 2010, McLenaghan et al. 2011).

El estudio de la diversidad funcional en comunidades ícticas, por otro lado, es reciente y los resultados que se han obtenido han permitido conocer de manera más detallada la estructura de estas comunidades (Villéger et al. 2010). Para el caso particular del ensamble demersal de

peces y macroinvertebrados del golfo San Matías, hasta el momento no se han evaluado los patrones espacio-temporales de la diversidad funcional, ni su relación con los cambios en su estructura (riqueza y composición de especies) que se han registrado en la última década, ni con el gradiente espacial de diversidad propio de la región.

En este sentido, el **objetivo general** de la presente tesina fue evaluar los patrones espaciotemporales de la diversidad funcional de la comunidad demersal de peces y macroinvertebrados del golfo San Matías y su relación con los cambios en su estructura taxonómica (riqueza y composición de especies) durante el período 2006-2018.

1.1 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN Y OBJETIVOS ESPECÍFICOS

El presente trabajo buscó responder las siguientes preguntas:

Pregunta 1 Dada la heterogeneidad ambiental que presenta el GSM y el gradiente de diversidad taxonómica detectado para los años 2006-2009 ¿continúa este gradiente entre 2009 y 2018?

Pregunta 2 ¿Sigue la diversidad funcional del ensamble demersal del GSM un patrón geográfico asociado al patrón encontrado para la diversidad taxonómica?

Pregunta 3 Considerando los cambios en la abundancia y distribución espacial registrados para el langostino patagónico (*Pleoticus muelleri*) y la munida (*Munida gregaria*) a partir del 2012 ¿cambió la estructura taxonómica (riqueza, equitatividad y composición de especies) del ensamble demersal a lo largo del período 2006-2018?

Pregunta 4 ¿Se vieron reflejados los cambios en la abundancia y distribución del langostino y la munida en cambios en la diversidad funcional (riqueza, equitatividad y divergencia funcional) del ensamble demersal entre 2006 y 2018?

Para abordar estas preguntas, la tesina se estructuró en dos partes: una primera parte dedicada al análisis de la diversidad taxonómica, y una segunda parte dedicada a la diversidad funcional y su relación con la diversidad taxonómica. Cada una de estas secciones responde a objetivos particulares que se especifican a continuación.

Los objetivos específicos fueron:

Diversidad taxonómica

- Describir los patrones espacio-temporales de la composición de especies y la diversidad taxonómica de especies demersales entre los años 2006 y 2018.
- Caracterizar la distribución espacial de las abundancias relativas de las clases de peces y macroinvertebrados que conforman el ensamble demersal y su variación a lo largo del período estudiado.
- Identificar las especies que determinan los cambios en la composición y estructura de la comunidad.
- Diferenciar, en cuanto a su composición taxonómica, el periodo previo (2006-2009) y posterior (2016-2018) al aumento en la abundancia de la munida y el langostino en el GSM.

Diversidad funcional

- Caracterizar a las especies y clases que componen el ensamble demersal en cuanto a sus rasgos funcionales y determinar sus posiciones en el espacio funcional multidimensional.

- Destacar la posición en el espacio funcional de las especies que determinan los cambios en la composición y estructura de la comunidad, previamente identificadas y caracterizarlas en función de sus rasgos funcionales.
- Evaluar los efectos del aumento/disminución de la frecuencia de ocurrencia de las especies mencionadas en el punto anterior sobre la diversidad funcional del ensamble.
- Estimar la diversidad funcional del ensamble demersal de peces y macroinvertebrados mediante el cálculo de tres índices: riqueza funcional, equitatividad funcional y divergencia funcional.
- Describir los cambios espacio-temporales de la diversidad funcional del ensamble en función de los cambios en la diversidad taxonómica registrados durante el período estudiado.

2. ÁREA DE ESTUDIO

El golfo San Matías (GSM; Fig. 2) es una cuenca semi-cerrada de aproximadamente 19.700km² de superficie. Es el más extenso de los golfos norpatagónicos. Se comunica con las aguas de la Plataforma Continental Argentina por el este. Las aguas ingresan por el sur de la boca del golfo y salen por la zona norte. Durante la primavera y el verano se produce un frente termohalino que divide al golfo en sentido SO-NE, diferenciándose las aguas del norte, de alta temperatura y salinidad y bajas concentraciones de nitrato y clorofila *a*, de las aguas del sur, con mayor influencia de las aguas de Plataforma Continental, y, por lo tanto, menor temperatura y salinidad y mayores concentraciones de nitrato y clorofila (Carreto et al. 1974, Piola y Scasso 1988, Gagliardini y Rivas 2004, Williams et al. 2010). Adicionalmente, el frente de marea de Península Valdés provee al GSM de agua rica en nutrientes y clorofila (Amoroso y Gagliardini 2010, Williams et al. 2010) que ingresan por el sudeste de la boca del

golfo. En esta zona, se localiza, además, uno de los *hotspots* más importantes de conductos del Atlántico Sudeste, que podría estar funcionando como fuente de especies para el GSM (Lucifora et al. 2012).

El GSM presenta un importante rango batimétrico, con profundidades máximas que rondan los 200 metros (Mouzo y Patterlini 2017), y numerosas fuentes de productividad primaria como ser el sistema frontal antes mencionado, la bahía de San Antonio y el golfo San José (Carreto et al. 1974, Esteves et al. 1996, Amoroso y Gagliardini 2010, Rivas y Pisoni 2010, Williams et al. 2010, Ocampo Reinaldo et al. 2013, Tonini et al. 2013, Pisoni et al. 2015, Svendsen et al. 2020).

Por encontrarse en una zona de transición entre dos regiones biogeográficas, muchas especies propias de cada una de estas regiones comparten este hábitat común (Coller et al. 2004).

Otras, como la merluza común *M. hubbsi*, el mero *Acanthistius patachonicus*, el salmón de mar *P. semifasciata* y el pez gallo *C. callorhynchus*, desarrollan la totalidad de su ciclo de vida dentro de la cuenca del golfo, constituyendo unidades demográficas independientes de las presentes en la plataforma continental (Di Giacomo et al. 1993, Coller et al. 2004, Sardella y Timi 2004, González et al. 2007, Romero et al. 2008)

3. FUENTE DE DATOS

El presente estudio se realizó a partir de muestreos de capturas brutas a bordo de embarcaciones, las cuales fueron obtenidas durante cinco Campañas de Investigación y Monitoreo de Recursos Demersales (serie REDE) (datos independientes de la pesca; Ocampo Reinaldo y González 2016) correspondientes a los años 2006, 2007, 2009, 2016 y 2018. Estas campañas tienen como objetivo obtener información actualizada sobre el estado de conservación del stock de merluza y de otras especies demersales (González et al 2018), y se

ejecutaron en el marco de un Convenio de Asistencia Técnica entre el CONICET y el CIMAS (Centro de Investigación Aplicada y Transferencia Tecnológica en Recursos Marinos Almirante Storni; ex IBMPAS). Los muestreos se llevaron a cabo en la primavera (entre octubre y diciembre; Tabla A1 del Anexo). El diseño espacial de muestreo de las campañas de la serie REDE cubre la totalidad de la superficie del GSM operable con red de arrastre de fondo. El diseño de muestreo fue de tipo regular, consistente en 41 lances de pesca (cabe señalar que en la campaña 2016 se realizaron 36 de los 41 lances previstos, y en el 2018 se realizaron 40 de los 41 lances) (Fig. 2). Dicho diseño contempla una representación balanceada de los diferentes hábitats del caladero de pesca, reflejado tanto por el rango batimétrico, como desde el punto de vista geográfico (Ocampo Reinaldo 2010). La duración de los lances fue en promedio de 30 minutos y el arte de pesca utilizado en las campañas fue la red de arrastre de fondo de tipo merlucera y de tamaño estándar (96-103 pies de largo de relinga superior) con calcetín interno (malla de 40 mm), para retener la mayor parte de las especies y sus diferentes estadios de vida a través de un rango extendido de tallas (Ocampo Reinaldo et al. 2016). De cada lance de pesca se tomó una muestra aleatoria de 6 cajones de la captura bruta (sin clasificación alguna), de la cual se registró el número de individuos de cada especie capturada. Para el presente trabajo se consideraron todas las especies que componen el ensamble de peces y macroinvertebrados demersales-pelágicos, detalladas en la Tabla 1.

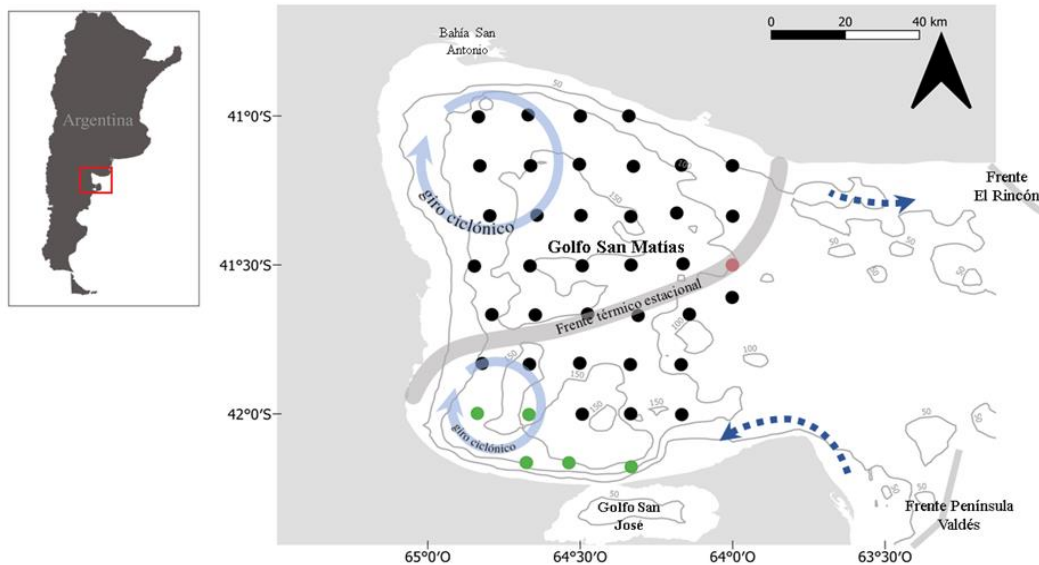


Figura 2. Mapa del Golfo San Matías (Río Negro, Argentina) y esquema de los principales sistemas frontales (líneas grises), los giros ciclónicos (flechas azules) y las zonas de ingreso del agua desde la Plataforma al GSM y de salida de agua desde el GSM hacia la Plataforma (flechas azules punteadas). Los puntos representan la ubicación de los lances de las campañas REDE 2006-2018. Los puntos negros corresponden a los lances que se realizaron en todas las campañas, los puntos verdes corresponden a los lances no realizados en la campaña 2016 y el punto rojo corresponde al lance que no se realizó en 2018.

4. DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y COMPOSICIÓN ESPECÍFICA

4.1 MATERIALES Y MÉTODOS

Diversidad taxonómica

Se analizaron los patrones espacio-temporales de variación de la diversidad taxonómica para el ensamble demersal de peces y macroinvertebrados para el periodo 2006-2018 mediante el cálculo de la riqueza específica e índices de heterogeneidad.

En primer lugar, se construyeron y compararon curvas de rarefacción/extrapolación para los índices: riqueza específica, exponencial de Shannon e inversa de Simpson. Las curvas de rarefacción/extrapolación permiten comparar muestras de distintos tamaños (campañas con cantidad de lances diferente), sin que esta diferencia interfiera en la interpretación de los resultados. Estos análisis se realizaron con el paquete iNext (Hsieh et al. 2016) del software estadístico R (R Core Team 2021).

La riqueza específica equivale al número total de especies registradas en la muestra; los índices de heterogeneidad (índice de Shannon y Simpson), por otro lado, están determinados tanto por el número de especies presentes, como por la abundancia relativa de las mismas, por lo que también brindan información sobre la equitatividad de la comunidad (Magurran 2004). Para el presente trabajo, se transformaron estos últimos dos índices en el exponencial de Shannon y la inversa de Simpson ya que, formulados de esta manera, son equivalentes a los números de Hill 1 y 2, respectivamente. Expresar la diversidad de una comunidad en número efectivo de especies (o número de Hill) permite comparar la magnitud de la diferencia en la diversidad entre años.

En segundo lugar, los posibles cambios interanuales en la diversidad alfa, se estimaron mediante el índice de equitatividad, calculado como la inversa de Simpson dividida por el número de especies en la muestra (Magurran 2004), para cada lance. A continuación, se compararon las distribuciones de este índice entre años utilizando la prueba de Kruskal-Wallis para varias muestras independientes y el test de Wilcoxon para comparación de a pares.

Por último, se caracterizó la estructura espacial de los distintos aspectos de la diversidad taxonómica mediante el mapeo de la información utilizando técnicas de interpolación IDW (Ponderación de Distancia Inversa) en el software QGIS (QGIS Development Team, 2021). La herramienta IDW utiliza un método de interpolación que estima los valores de las celdas, calculando promedios de los puntos de datos en la vecindad de cada celda. A partir de los valores máximos y mínimos de latitud y longitud (Lat_{min} , Lat_{max} , $Long_{min}$, $Long_{max}$), se determinó el número de columnas y filas (Lat_{min} - Lat_{max} , $Long_{min}$ - $Long_{max}$) a utilizar a fines de obtener entre solo uno y dos píxeles a interpolar (de aproximadamente 10 km de distancia c/u) entre dos píxeles con valores observados (los centroides de los lances de pesca están

separados unos de otros por aproximadamente 20 km), resultando de esta manera en una interpolación conservativa.

Composición de especies

A fines de analizar posibles cambios en los patrones temporales de composición de especies durante el período estudiado, se calculó la diversidad beta temporal, como la disimilitud en la composición de especies respecto del primer año de campaña utilizando el índice de disimilitud de Jaccard (Dornelas et al. 2014). A su vez, se particionó la disimilitud de Jaccard en dos componentes que dan cuenta del reemplazo (*turnover*) y la pérdida o aparición de especies (*nestedness*) (Baselga 2009, Baselga et al. 2012). A continuación, se analizó la tendencia en la diversidad beta (para la disimilitud total y para sus dos componentes) a través de regresiones lineales simples (método de mínimos cuadrados). Todos los análisis de diversidad beta temporal se realizaron con el paquete *betapart* (Baselga et al. 2012) del *software* estadístico R (R Core Team 2021).

Luego, con el objetivo de analizar una posible reorganización espacial de la comunidad, como consecuencia del cambio en la identidad de las especies presentes en los distintos años muestreados, se calculó la diversidad beta espacial para cada año, utilizando el coeficiente de similitud Jaccard. Este coeficiente se refiere a la diferencia de especies entre lances de una misma campaña (Pielou 1975, Magurran 1988). El intervalo de valores para el índice de Jaccard va de 0, cuando no hay especies compartidas, hasta 1, cuando dos lances tienen la misma composición de especies. La similitud de Jaccard se calculó con el paquete *vegan* (Oksanen et al. 2015) del *software* estadístico R (R Core Team 2021). Finalmente se compararon las distribuciones de este índice para cada año utilizando la prueba de Kruskal-

Wallis para varias muestras independientes y el test de Wilcoxon para comparación de a pares.

En tercer lugar, a fines de caracterizar la disposición espacial y cambios en la abundancia de las distintas clases que conforman el ensamble, se graficaron los porcentajes de cada una en gráficos de barra y se mapearon los valores de abundancia de especies agrupados en función de su clase, representados en gráficos de torta. Se decidió agrupar a las especies que componen el ensamble en función de sus clases para facilitar la interpretación de los análisis visuales, así como el reconocimiento de patrones.

Adicionalmente, considerando los cambios registrados en la abundancia de ciertos macroinvertebrados (i.e. el langostino y la munida) en el GSM a partir del año 2012, se dividieron las campañas en dos periodos: 2006-2009 y 2016-2018. A continuación, se evaluó la presencia y ausencia de especies entre ellos con el propósito de determinar sus diferencias en cuanto a composición específica.

Finalmente, a fines de comprender la dinámica de cambio en la composición de la comunidad demersal, considerando que no todas las especies contribuyen en la misma magnitud a los cambios de composición, estructura de las comunidades y al funcionamiento de los ecosistemas, se evaluó la tendencia en la frecuencia de ocurrencia espacial de cada especie (N° de lances donde se encuentra presente la especie en la campaña / N° total de lances de la campaña) a través de regresiones lineales (Gotelli et al. 2021). Puesto que en la campaña 2016 se realizaron 36 de los 41 lances de pesca previstos, y en el 2018 se realizaron 40 de los 41 lances, para este análisis solo se tuvieron en cuenta los 35 lances coincidentes espacialmente en todas las campañas (Fig. 2).

4.2 RESULTADOS

En los lances de las campañas REDE estudiadas (período 2006-2018) se observaron un total de 53 especies de peces y macroinvertebrados demersales y pelágicos (Tabla 1). Estas especies se agrupan en 5 clases: tres clases de peces: Actinopterygii (30 especies), Elasmobranchii (17 especies) y Holocephali (1 especie); y dos clases de invertebrados: Malacostraca (3 especies), Cephalopoda (2 especies).

Tabla 1 Composición de especies del total de muestreos de biodiversidad realizados en las campañas REDE 2006-2018. Con los resultados de las rectas de regresión para la frecuencia de ocurrencia por año (pendiente de la recta, valor de p y R²). En negrita se indican las especies que registraron cambios estadísticamente significativos ($p < 0,05$) en su frecuencia de ocurrencia durante el período estudiado.

Clase	Especie	Nombre común	Pendiente de regresión frecuencia de ocurrencia (b)	Valor de p	R ²
Peces					
Actinopterygii	<i>Acanthistius patachonicus</i>	Mero	-1,271	0,293	0,350
	<i>Congiopodus peruvianus</i>	Chanchito	-2,696	0,074	0,707
	<i>Cynoscion guatucupa</i>	Pescadilla	3,426	0,042	0,796
	<i>Dules auriga</i>	Cocherito	-0,368	0,736	0,043
	<i>Engraulis anchoíta</i>	Anchoíta	-1,917	0,151	0,550
	<i>Genypterus blacodes</i>	Abadejo	-3,696	0,034	0,819
	<i>Macruronus magellanicus</i>	Merluza De Cola	1,059	0,367	0,272
	<i>Maurollicus stehmanni</i>	Pez Luminoso	2,1488	0,120	0,606
	<i>Merluccius hubbsi</i>	Merluza	1,092	0,354	0,511
	<i>Mullus argentinae</i>	Trilla	-1,722	0,183	0,497
	<i>Nemadactylus bergi</i>	Papamosca	-0,643	0,565	0,121
	<i>Oncopterus darwinii</i>	Lenguado	0,087	0,936	0,003
	<i>Paralichthys isósceles</i>	Lenguado	-0,749	0,507	0,158
	<i>Paralichthys orbignyanus</i>	Lenguado Lomo Negro	2,693	0,074	0,707
	<i>Paralichthys patagonicus</i>	Lenguado Patagónico	0,998	0,391	0,249
	<i>Parona signata</i>	Palometa Pintada	1,201	0,315	0,325
	<i>Percophis brasiliensis</i>	Pez Palo	-0,787	0,488	0,171
	<i>Pinguipes brasiliensis</i>	Cabrilla	-0,797	0,483	0,175
	<i>Porichthys porosissimus</i>	Lucerna	6,219	0,008	0,928
	<i>Prionotus nudigula</i>	Testolín Rojo	-0,748	0,508	0,157
	<i>Pseudoperca semifasciata</i>	Salmón De Mar	-2,958	0,059	0,745
	<i>Raneya fluminesis</i>	Raneya	1,142	0,336	0,303
	<i>Saltilota australis</i>	Bacalao Criollo	3,651	0,035	0,816
	<i>Schroederichthys bivius</i>	Pintarroja	1,686	0,190	0,487
	<i>Sebastes oculatus</i>	Rubio	1,018	0,383	0,257
	<i>Serirolella porosa</i>	Savorín	-2,346	0,100	0,647
	<i>Stromateus brasiliensis</i>	Pampanito	-10,924	0,001	0,975
	<i>Trachurus lathami</i>	Jurel	0,008	0,993	0,000
	<i>Urophycis brasiliensis</i>	Brótola	-0,699	0,534	0,140
	<i>Xystreuris rasile</i>	Lenguado	-2,456	0,091	0,668
Elasmobranchii	<i>Atlantaroja platana</i>	Raya Platana	-0,222	0,838	0,016
	<i>Atlantaroja castelanaui</i>	Raya Pintada	1,469	0,237	0,418
	<i>Atlantaroja cyclphora</i>	Raya Ojona	0,816	0,474	0,181
	<i>Bathyraja sp</i>	Raya	-0,826	0,468	0,185
	<i>Dipturus chilensis</i>	Raya Hocicuda	1,995	0,139	0,570
	<i>Discopyge castelloi</i>	Raya Eléctrica	2,985	0,058	0,748
	<i>Galeorhinus galeus</i>	Cazón	-0,112	0,917	0,004
	<i>Mustelus schmitti</i>	Gatuzo	0,550	0,620	0,091
	<i>Myliobatis sp</i>	Chucho	0,897	0,435	0,212
	<i>Prionace glauca</i>	Tiburón Azul	0,234	0,829	0,018
	<i>Psammobatis bergi</i>	Raya Reticulada	-0,954	0,410	0,233
	<i>Psammobatis lentiginosa</i>	Raya Lenticulada	-0,604	0,588	0,109
	<i>Rioraja agassizii</i>	Raya Lisa	0,627	0,574	0,116
	<i>Squalus acanthias</i>	Espineto	-0,607	0,586	0,110
	<i>Squatina guggenheim</i>	Pez Ángel	0,253	0,816	0,021

(Cont.) **Tabla 1** Composición de especies del total de muestreos de biodiversidad realizados en las campañas REDE 2006-2018. Con los resultados de las rectas de regresión para la frecuencia de ocurrencia por año (pendiente de la recta, valor de p y R²). En negrita se indican las especies que registraron cambios estadísticamente significativos (p < 0,05) en su frecuencia de ocurrencia durante el período estudiado.

Clase	Especie	Nombre común	Pendiente de regresión frecuencia de ocurrencia (b)	Valor de p	R ²
<i>Elasmobranchii</i>	<i>Sympterygia acuta</i>	Raya Marrón Oscuro	-1,681	0,191	0,485
	<i>Sympterygia bonapartii</i>	Raya Marmorada	0,683	0,543	0,135
<i>Holocephali</i>	<i>Callorhynchus callorhynchus</i>	Pez Gallo	11,535	0,001	0,977
Macroinvertebrados					
<i>Cephalopoda</i>	<i>Doryteuthis sp</i>	Calama rete	0,332	0,761	0,036
	<i>Illex argentinus</i>	Calamar	-2,087	0,128	0,592
<i>Malacostraca</i>	<i>Munida gregaria</i>	Munida	2,733	0,071	0,714
	<i>Pleoticus muelleri</i>	Langostino	2,988	0,058	0,749
	<i>Pterygosquilla armata</i>	Estomatópodo	10,646	0,001	0,974

Cambios espaciotemporales en los índices de diversidad alfa.

Para los 5 años del período analizado, los intervalos de confianza de las curvas de rarefacción/extrapolación de la riqueza de especies se solapan considerablemente, no mostrando un patrón de cambio interanual claro (Fig. 3, Tabla 2). El valor máximo encontrado corresponde al año 2016, el valor mínimo corresponde al año 2009 (Tabla 2).

Por otro lado, para los índices de diversidad de heterogeneidad (exponencial de Shannon, inversa de Simpson) se observa un aumento en la diversidad (de los dos índices) en el año 2018 respecto de años anteriores (Fig. 3; Tabla 2). El año 2018 fue 1,4 veces más diverso que el 2006, 1,66 veces más diverso que el 2007, 1,67 veces más diverso que el 2009 y 1,22 veces más diverso que el 2016, en términos de la exponencial de Shannon. Al analizar los valores de la inversa de Simpson, se desprende que el 2018 fue 1,38 veces más diverso que el 2006, 1,72 veces más diverso que el 2007, y 1,73 veces más diverso que los años 2009 y 2016.

Solamente se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la equitatividad entre el año 2018 y los años 2007, 2009 y 2016 (p Kruskal-Wallis = 0,0002943; p Wilcoxon₂₀₀₇₋₂₀₁₈ = 0,0049; p Wilcoxon₂₀₀₉₋₂₀₁₈ = 0,0037; p Wilcoxon₂₀₁₆₋₂₀₁₈ = 0,0027) (Fig. 4). Con valores máximos registrados en 2018.

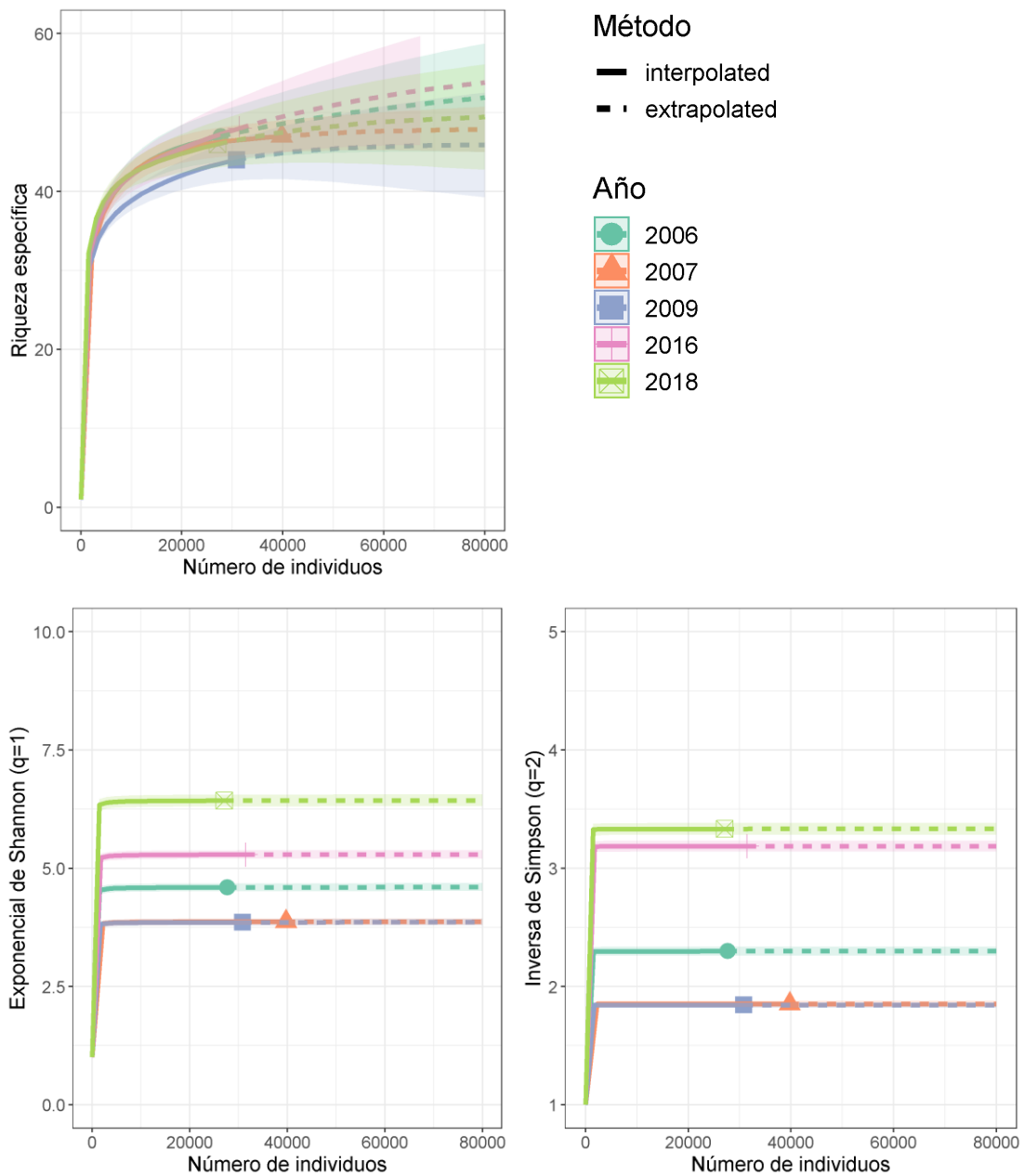


Figura 3. Curvas de rarefacción/extrapolación por año para la riqueza específica, el índice de heterogeneidad exponencial de Shannon (número de Hill $q=1$) y el índice de heterogeneidad inversa de Simpson (número de Hill $q=2$). Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza del 95%.

Tabla 2. Valores máximos de extrapolación (asíntota) para cada índice de diversidad taxonómica (riqueza específica, exponencial de Shannon e inversa de Simpson) por año, y los valores mínimos y máximos del intervalo de confianza (95%). Calculados mediante curvas de rarefacción/extrapolación.

Año	Índice	Asíntota	Mín.	Máx.
2006	Riqueza Específica	51,89	45,08	58,70
	Exponencial de Shannon	4,6	4,52	4,68
	Inversa de Simpson	2,3	2,27	2,33
2007	Riqueza Específica	47,87	44,85	50,89
	Exponencial de Shannon	3,87	3,81	3,93
	Inversa de Simpson	1,85	1,83	1,87
2009	Riqueza Específica	45,92	39,96	51,88
	Exponencial de Shannon	3,86	3,77	3,94
	Inversa de Simpson	1,84	1,82	1,87
2016	Riqueza Específica	53,79	46,09	61,49
	Exponencial de Shannon	5,29	5,20	5,38
	Inversa de Simpson	1,84	1,82	1,87
2018	Riqueza Específica	49,43	42,17	56,69
	Exponencial de Shannon	6,44	6,32	6,55
	Inversa de Simpson	3,19	3,14	3,24

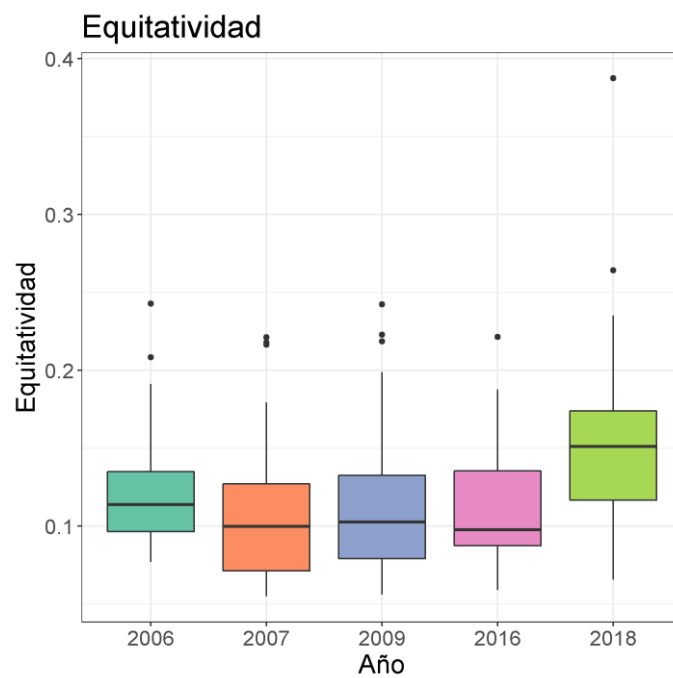


Figura 4. Índice de equitatividad por año. Los límites inferior y superior de las cajas representan los cuartiles de 25 y 75% respectivamente; la línea intermedia horizontal de la caja representa la mediana y las líneas verticales en los extremos representan los valores mínimos y máximos.

La riqueza específica es máxima en la zona este del golfo y mínima en la zona oeste todos los años del período analizado (Fig. 5). Los índices de heterogeneidad inversa de Simpson y

exponencial de Shannon también reflejan este gradiente geográfico (Fig. 6 y 7). La equitatividad, por otro lado, es baja para todo el período estudiado en todo el golfo, y no se observa el mismo patrón detectado para la riqueza y los índices de heterogeneidad (Fig.8).

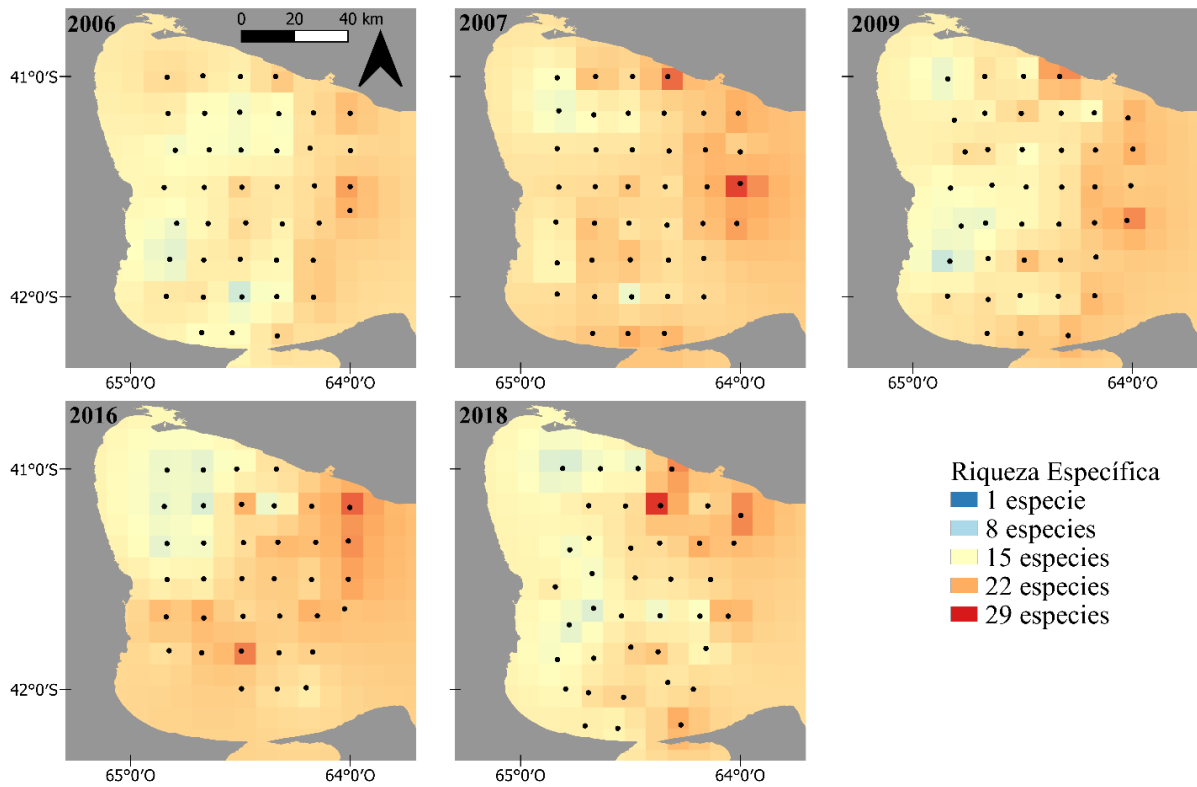


Figura 5. Mapas de interpolación del índice de riqueza específica para cada año.

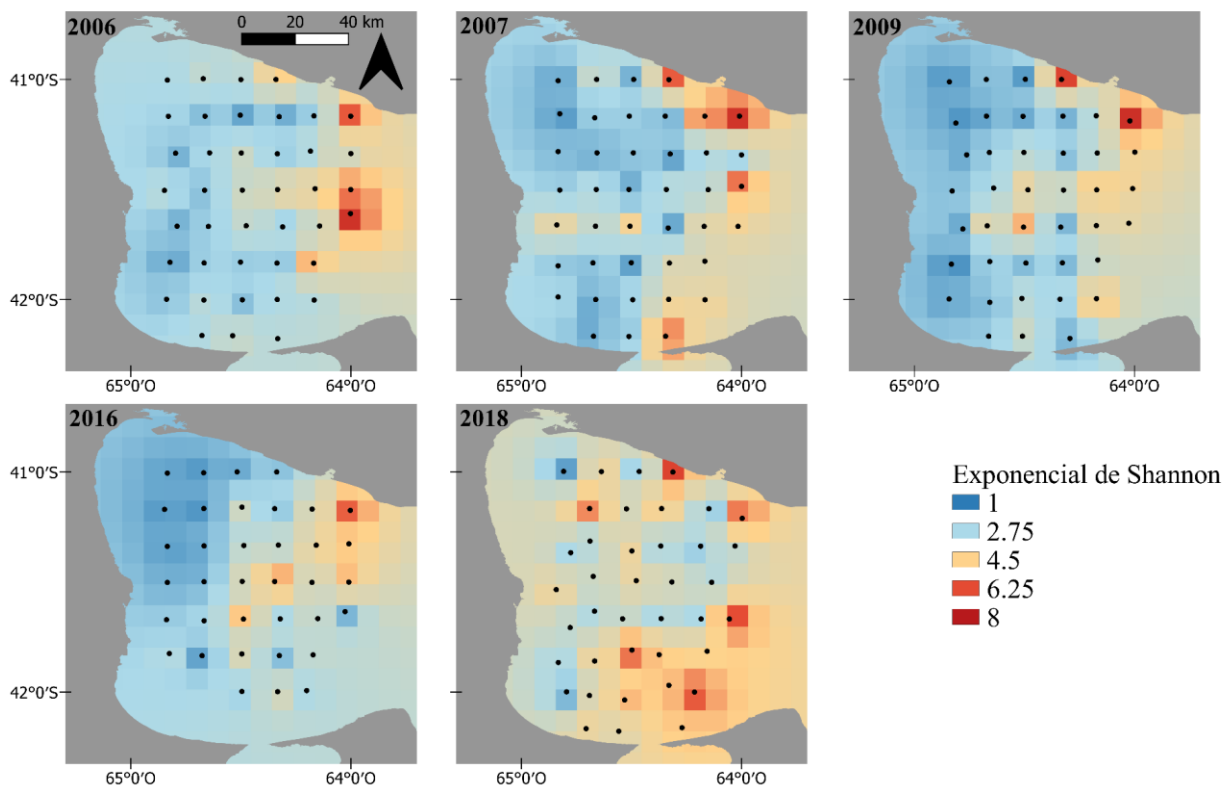


Figura 6. Mapas de interpolación del índice exponencial de Shannon para cada año.

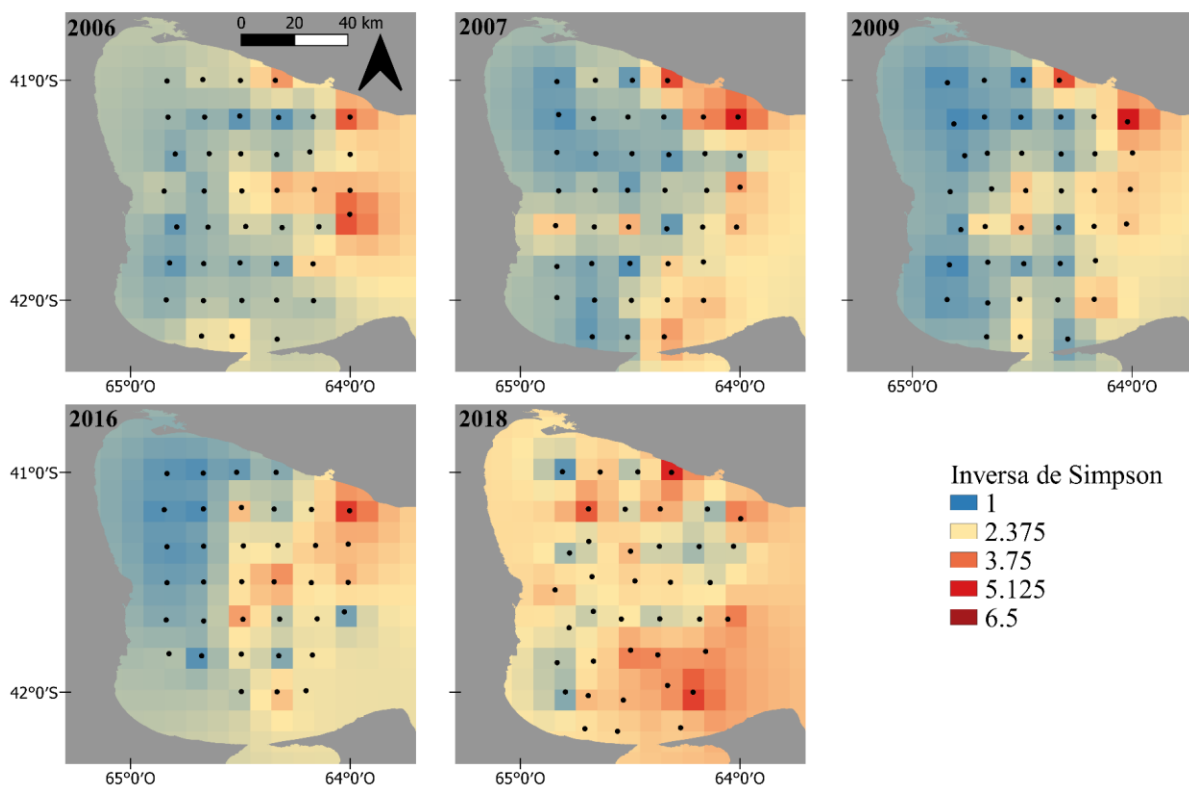


Figura 7. Mapas de interpolación del índice inversa de Simpson para cada año.

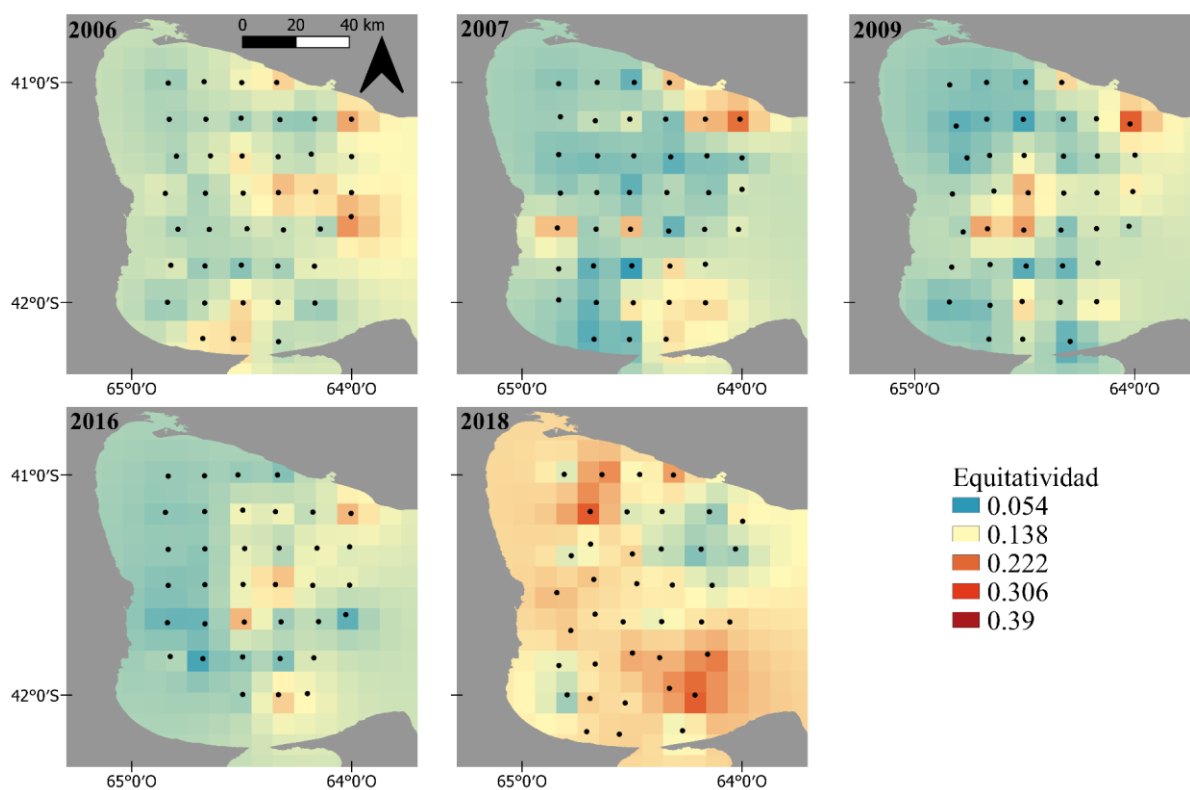


Figura 8. Mapas de interpolación del índice de equitatividad para cada año.

Patrones de diversidad beta temporal y diversidad beta espacial y frecuencia de ocurrencia de especies

No se observaron cambios estadísticamente significativos en la disimilitud de Jaccard y sus componentes a través del período de estudio (las pendientes de las rectas de regresión no fueron estadísticamente distintas de cero en ningún caso; $p > 0,05$) (Fig. 9; Tablas A2, A3 y A4 del Anexo). De todos modos, cabe señalar que la disimilitud fue máxima entre los años 2006 y 2018, alcanzando valores de disimilitud de Jaccard cercanos a 0,25, y mínima entre 2006 y 2016 (con valores de Jaccard menores a 0,10). La diferencia entre años estaría dada principalmente por el reemplazo de especies (*turnover*; Fig. 9).

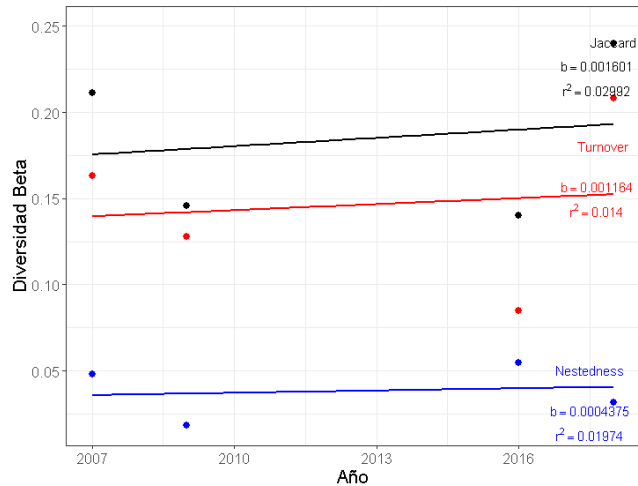


Figura 9. Valores observados y rectas de regresión ajustadas para la disimilitud de Jaccard, y sus componentes (*turnover* o reemplazo de especies, y *nestedness* o pérdida/ganancia de especies). *b* = pendientes de las regresiones; *r*² = porcentaje de explicación de la regresión. Las pendientes de regresión no son significativamente distintas de cero (*p* > 0,05 para las tres regresiones).

En cuanto a la diversidad beta espacial, la similitud en la composición de especies entre lances registró cambios significativos entre los años analizados (χ -Kruskal-Wallis = 0,005433, *p*<0,05) (Fig. 10). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la equitatividad entre el año 2016 y los años 2006, 2007 y 2019 (*p* Wilcoxon₂₀₀₆₋₂₀₁₆ = 0,06756; *p* Wilcoxon₂₀₀₇₋₂₀₁₆ = 0,00072; *p* Wilcoxon₂₀₀₉₋₂₀₁₆ = 0,04183). El valor mínimo registrado corresponde al año 2018 (Mín₂₀₁₈=0,0911), mientras que el valor máximo se registró en 2009 (Máx₂₀₀₉=0,917). Para todos los años la mediana se mantuvo en un valor de alrededor de 0,4, con un mínimo en 2016 de 0,391 y un máximo en 2007 de 0,421.

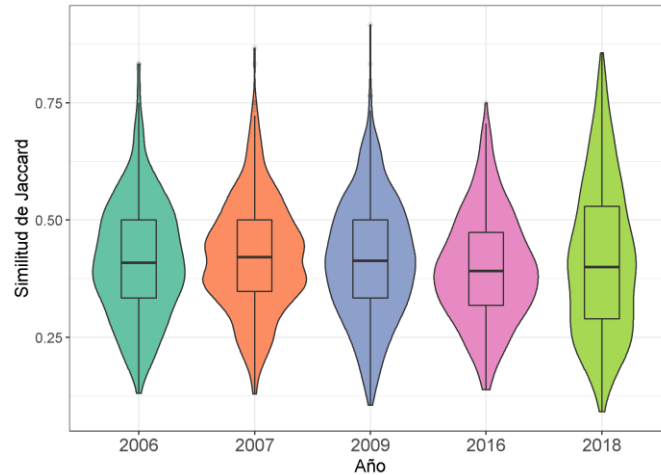


Figura 10. Similitud de Jaccard entre lances, para cada año de campaña. Los límites inferior y superior de las cajas representan los cuartiles de 25 y 75% respectivamente; la línea intermedia horizontal de la caja representa la mediana y las líneas verticales en los extremos representan los valores mínimos y máximos. Los gráficos de violín representan la forma de la distribución de frecuencias de cada variable en sentido vertical.

En cuanto a la abundancia relativa por clase (Fig. 11 y 12), en 2006 predominaron las especies pertenecientes a la clase Actinopterygii en la mayoría de los lances, representando más del 95% de la abundancia total. A partir del 2007 se registra un aumento en la presencia de representantes de las clases Elasmobranchii, Holocephali, Malacostraca y Cephalopoda, principalmente en los lances ubicados en la región este del golfo, aunque a nivel global la clase Actinopterygii siguió representando más de un 90% de la abundancia total. Esta tendencia continúa los años siguientes, con un marcado aumento en la abundancia de especies de la clase Malacostraca en 2016. En 2018 la clase Actinopterygii vuelve a aumentar su porcentaje de abundancia relativa. Este último año de campaña se observa también un aumento en la abundancia de la clase Cephalopoda, que pasa a representar más del 6% de la abundancia total (Fig. 12).

La estructura taxonómica de la zona oeste del GSM, está caracterizada por una mayor abundancia de especies de la clase Actinopterygii, mientras que hacia el este se registran importantes abundancias relativas de las clases Elasmobranchii, Holocephali, Malacostraca y Cephalopoda a lo largo de los años (Fig. 11).

Por otro lado, al analizar las especies que aparecieron y desaparecieron entre los períodos 2006-2009 y 2016-2018 (i.e. los periodos previo y posterior al aumento de la abundancia del langostino y la munida) se observó que: la raya *Bathyraja* sp. y la raya marrón oscuro estaban presentes en 2006-2009, pero no se registraron en 2016-2018. Durante este segundo período, por otro lado, estuvieron presentes el lenguado *P. orbignyana* y la pintarroja, especies que no se habían observado en los primeros tres años de campaña.

Finalmente, durante el período estudiado, de las 53 especies analizadas, 5 especies (9,43%) aumentaron su frecuencia de ocurrencia de forma significativa (el bacalao criollo, el estomatópodo, la lucerna, el pez gallo y la pescadilla; Fig. 13; Tabla 1), mientras que otras 2 (3,77%) registraron una disminución significativa en su frecuencia de ocurrencia en los lances (el abadejo y el pampanito) (Fig. 13; Tabla 1). En el anexo del presente trabajo se muestran los gráficos de las tendencias ajustadas para cada especie analizada (Fig. A1 del Anexo).

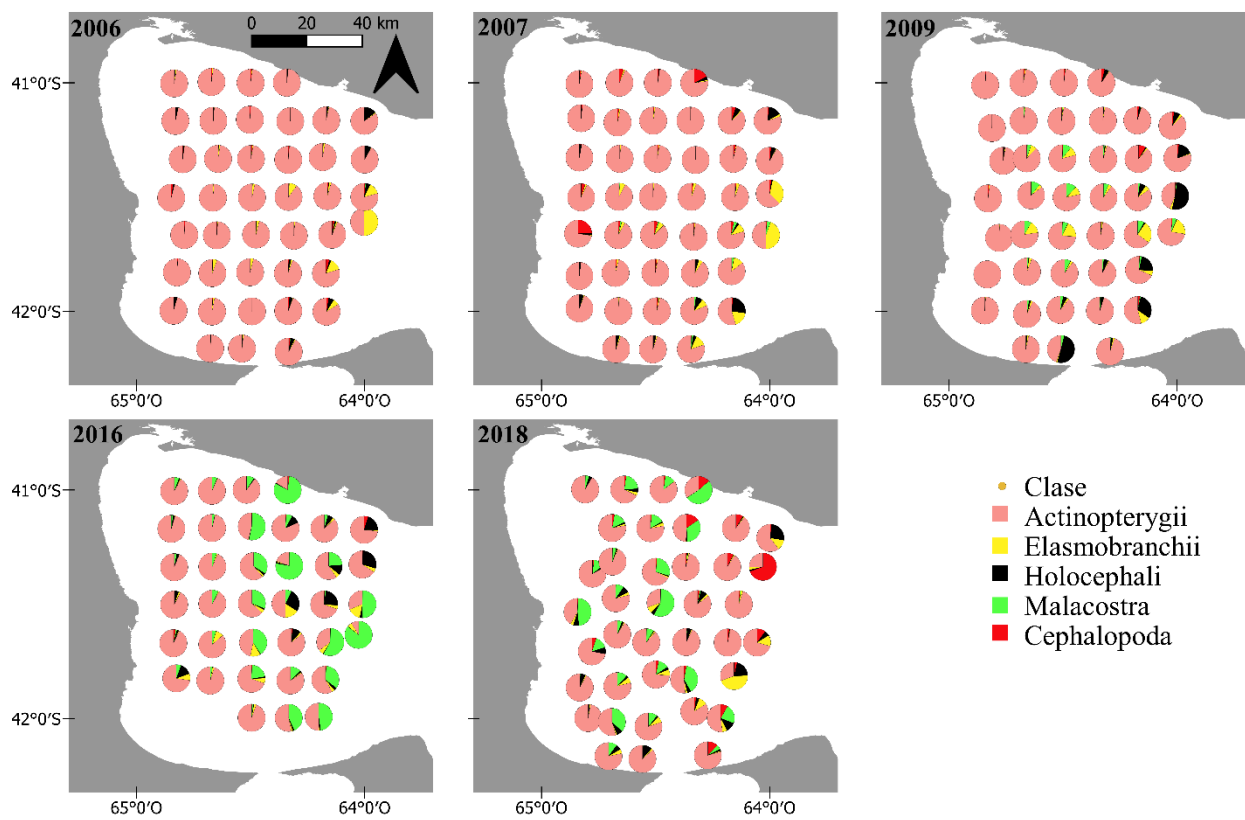


Figura 11. Gráficos de torta de las abundancias relativas de las 5 clases que componen el ensamble demersal del GSM (Actinopterygii, Elasmobranchii, Holocephali, Malacostraca y Cephalopoda) para cada lance de las campañas REDE 2006-2018.

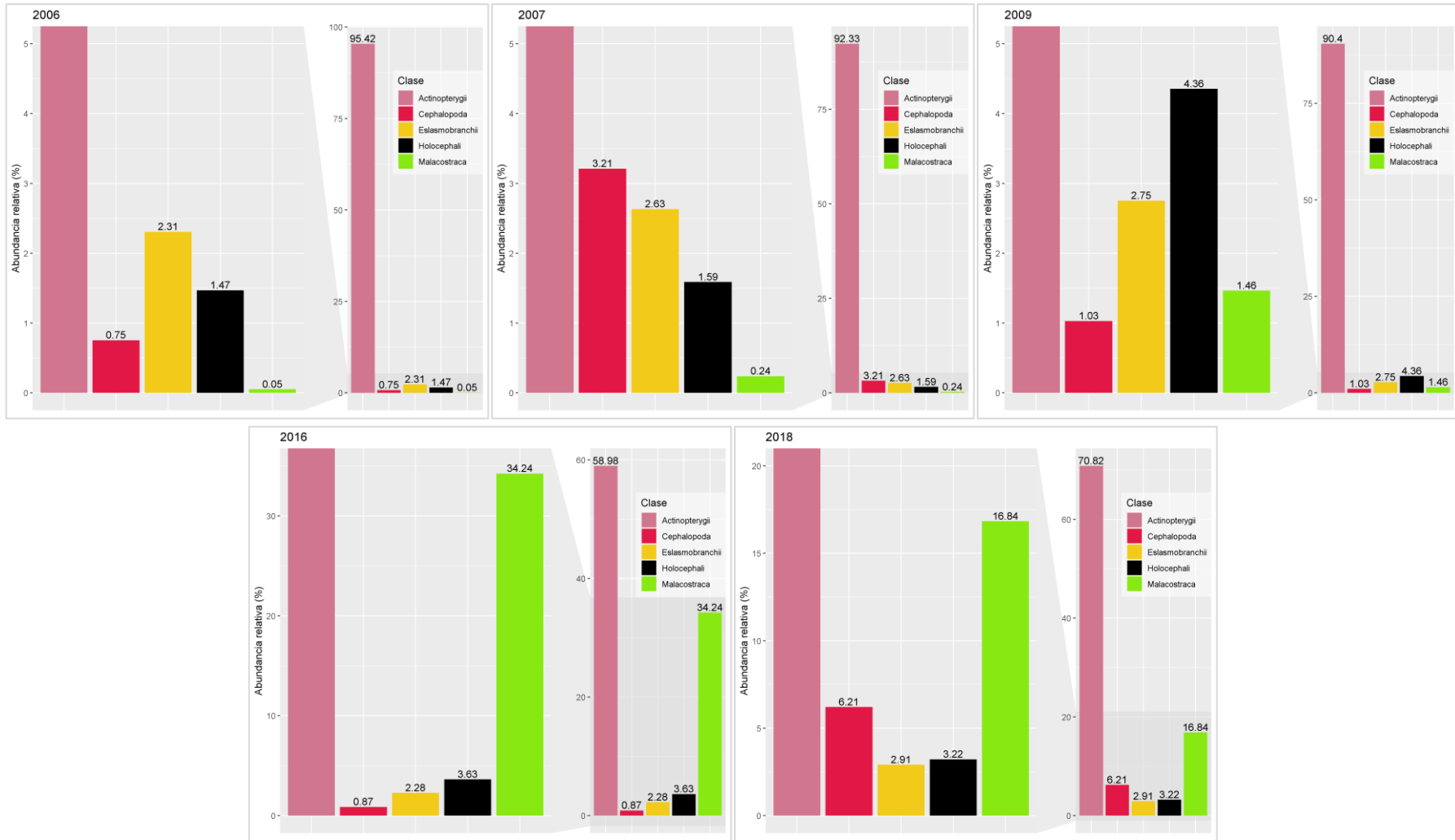


Figura 12. Abundancia relativa para las 5 clases que conforman el ensamble demersal del GSM (Actinopterygii, Elasmobranchii, Holocephali, Malacostraca y Cephalopoda) para los años 2006-2018. Para cada año se incluye la vista ampliada de las abundancias de las clases menos dominantes.

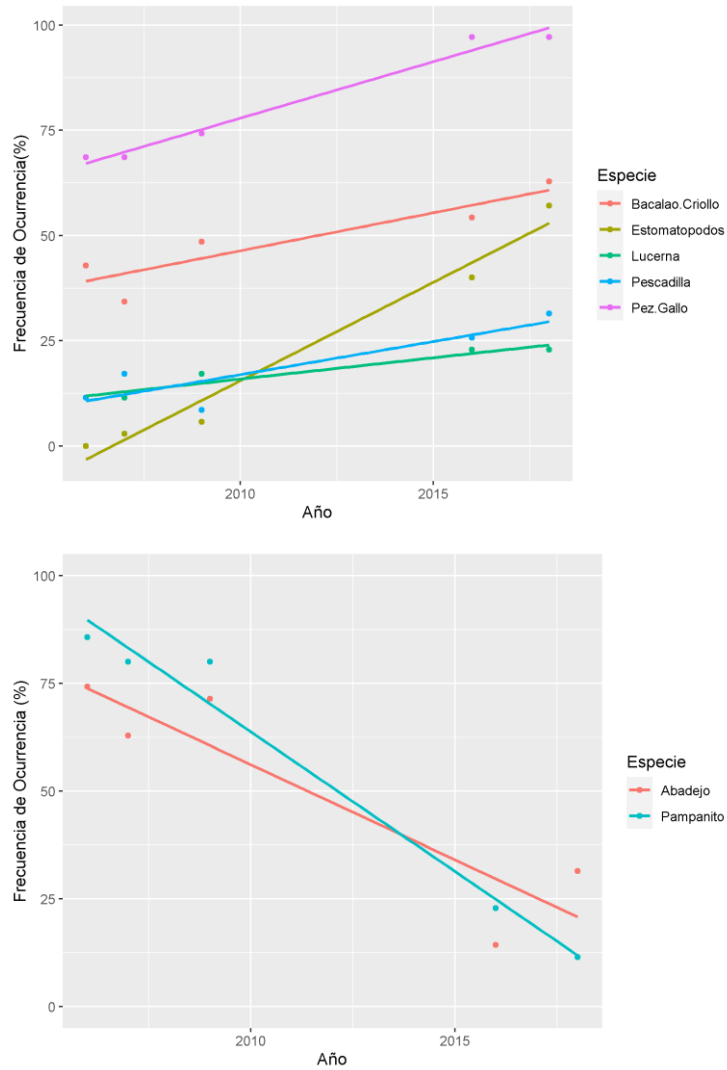


Figura 13. Valores observados y rectas de regresión ajustadas para la frecuencia de ocurrencia para las especies que registraron cambios estadísticamente significativos en sus frecuencias de ocurrencia entre 2006 y 2018. En el gráfico superior se muestran las 5 especies que aumentaron su frecuencia de ocurrencia (bacalao criollo, estomatópodo, lucerna, pescadilla, pez gallo). En el gráfico inferior se observan las 2 especies cuya frecuencia de ocurrencia disminuyó entre la primera y última campaña (abadejo y pampanito).

5. DIVERSIDAD FUNCIONAL

5.1 MATERIALES Y MÉTODOS

Tabla de caracteres funcionales y espacio funcional

Se confeccionó una tabla con los caracteres funcionales para las especies de peces y macroinvertebrados del ensamble demersal (Tabla A5 del Anexo). Para la elaboración de la tabla, se utilizaron los caracteres funcionales seleccionados en un trabajo reciente (Trinidad-Santos et al. 2020) por ser (según estos autores) los de mayor relevancia ecológica y de mayor disponibilidad en bases de datos de libre acceso para especies demersales, y por no estar correlacionados entre sí. Estos caracteres se agruparon en cuatro categorías: (1) caracteres ambientales (posición en la columna de agua, profundidad máxima, preferencia térmica media), (2) caracteres relacionados con la historia de vida de las especies (crecimiento, relación consumo/biomasa, nivel trófico), (3) caracteres morfológicos (forma del cuerpo, forma de natación) y (4) caracteres reproductivos (tiempo generacional, talla de primera madurez, gremio reproductivo) (Tabla A6 del Anexo).

La tabla se construyó a partir de la información disponible en las bases de datos FishBase (Forese y Pauly 2021) y SeaLifeBase (Palomares y Pauly 2021), y se complementó con información bibliográfica específica de 7 especies para las cuales la información en dicha base resultó insuficiente (el calamar *Illex argentinus*, el calamarete *Doryteuthis (Amerigo) gahi*, el langostino *Pleoticus muelleri*, la munida *Munida gregaria*, el pez gallo *Callorhynchus callorhynchus*, el estomatópodo *Pterygosquilla armata* y la raya pintada a lunares *Atlantoraja castelnaui*). Esta información se obtuvo mediante la revisión de 29 publicaciones científicas (ver *Caracteres funcionales* en el Anexo). En el caso del estomatópodo, al no contar con información particular de la especie en cuanto a su reproducción y maduración, se complementó con información de una especie filogenéticamente cercana (*Squilla empusa*).

Una vez construida la matriz de caracteres funcionales se calcularon las coordenadas que determinan la posición en el espacio multidimensional de cada especie mediante un Análisis de Coordenadas Principales (ACoP) realizado con el software estadístico R (R Core Team 2021), utilizando la función *quality_funct_space* desarrollada por Maire et al. (2015). Los ACoP, permiten reducir la dimensionalidad y representar los patrones presentes en matrices de distancia evidenciando las diferencias entre especies (Gower 1966) y, a diferencia de los Análisis de Componentes Principales, permiten trabajar tanto con variables continuas como con variables categóricas. La correlación entre los caracteres funcionales y los ejes del ACoP se calculó con la función *envfit* del paquete *vegan* (Oksanen et al. 2015) del software estadístico R (R Core Team 2021).

Adicionalmente, se caracterizaron las clases de animales que componen el ensamble en función a su posición en el espacio funcional. Este mismo análisis se repitió para las 7 especies que registraron cambios significativos en su frecuencia de ocurrencia para el período estudiado y las especies no compartidas entre los años 2006-2009 y los años 2016-2018 (i.e. períodos previo y posterior al aumento de la abundancia del langostino y la munida), con la finalidad de evaluar los efectos de la presencia (o ausencia) y aumento en la frecuencia de las mismas sobre la diversidad funcional de la comunidad.

Índices de Diversidad Funcional

La diversidad funcional del ensamble demersal se estimó mediante el cálculo de índices de diversidad funcional para cada lance de pesca a partir de la tabla de caracteres funcionales, siguiendo la metodología propuesta en Trindade-Santos et al. (2020). La comunidad estudiada está compuesta por S especies, a cada una de las cuales se le asignaron T caracteres funcionales, cuyos valores se conciben como coordenadas en el espacio funcional, permitiendo asignar un punto en el mismo para cada especie. Los tres índices de diversidad

funcional seleccionados para este análisis: riqueza funcional (FRic), equitatividad funcional (FEve) y divergencia funcional (FDiv) describen cuánto espacio funcional es ocupado por las especies presentes y de qué manera se distribuye la abundancia de la comunidad dentro de este (Villéger et al. 2008).

Los índices se calcularon utilizando la función *multidimFD* del software estadístico R (R Core Team 2021).

Riqueza funcional (FRic)

La riqueza funcional representa la proporción de espacio funcional ocupado por las especies presentes en cada lance. Para calcular la riqueza funcional (FRic) se midió el volumen ocupado por las especies del ensamble en cada lance, utilizando la función provista por Villéger et al. (2008) que se basa en el cálculo de la envolvente convexa de Cornwell et al. (2006).

Equitatividad funcional (FEve)

La equitatividad funcional describe la regularidad en la distancia entre las especies en el espacio funcional multidimensional y la equitatividad en la distribución de las abundancias. Se obtiene como:

$$FEve = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \min\left(X_i, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$$

Ecuación adaptada de Villéger et al. (2008) donde X es la equitatividad parcial ponderada y S es la riqueza total de especies.

El valor de FEve varía entre 0 y 1, alcanzando valores máximos cuando todas las especies están igualmente representadas en el espacio funcional, y acercándose a 0 a medida que se

registran pocas especies con valores muy altos de abundancia relativa, o las especies se ubican de forma irregular en el espacio funcional (Villéger et al. 2008).

Divergencia funcional (FDiv)

La divergencia funcional es una medida de la similitud funcional entre las especies dominantes de una comunidad, y representa la desviación de la biomasa del centro del espacio funcional. Se calcula como:

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta|d| + \overline{dG}}$$

donde $\Delta d = \sum_{s \in S_c} \frac{A_s}{A} (dG_s - \overline{dG})$ y $\Delta|d| = \sum_{s \in S_c} \frac{A_s}{A} (dG_s - \overline{dG})$

donde G_s es la distancia entre cada especie (s) y el centro de gravedad de la envolvente convexa (G), \overline{dG} y es el valor medio de dG_s para todas las especies presentes.

Las coordenadas del centro de gravedad (G) de las V especies que forman los vértices de la envolvente convexa se calculan a como:

$$g_k = \frac{1}{V} \sum_{i=1}^V x_{ik}$$

donde ik es la coordenada de la i especie para el caracter funcional k [1, T].

Ecuaciones adaptadas de Schleuter et al. (2010) y basadas en Villéger et al. (2008).

FDiv nos indica si las especies con rasgos más comunes son también las especies más abundantes, o por el contrario si estas presentan rasgos con valores más extremos. El valor de FDiv oscila entre 0 y 1. Los valores de FDiv serán bajos cuando los rasgos funcionales de las especies más representadas se encuentren cerca del centro del espacio funcional. Si las especies más abundantes presentan valores extremos, entonces FDiv tendrá valores más cercanos a 1.

Variación espacio-temporal de la diversidad funcional y su relación con la diversidad taxonómica

A fines de conocer la relación entre la diversidad taxonómica y la diversidad funcional, así como su variación en función del tiempo y la posición geográfica, se modeló la relación de los tres índices de diversidad funcional previamente calculados (variables respuesta), en función de la riqueza taxonómica, la equitatividad, el año, la latitud y la longitud (variables independientes). Esta relación se analizó a través de modelos lineales generalizados (regresiones lineales múltiples y regresiones beta) utilizando las funciones *lm* y *betareg* (del paquete *betareg*) del software estadístico R (R Core Team 2021). Para el caso de las regresiones múltiples, los supuestos del modelo (relación lineal entre la variable respuesta y las variables predictoras, normalidad de los residuos y homocedacia) se corroboraron con la función *gvlma*. En el caso de FEve y FDiv, se optó por un modelo lineal generalizado de la familia “beta” por tratarse de variables continuas con distribución asimétrica positiva y valores entre 0 y 1. Previo a este análisis se evaluó la correlación entre variables independientes utilizando la función *cor* del software estadístico R (R Core Team 2021).

La selección de las variables que finalmente fueron incluidas en los modelos se realizó mediante el método *backward* que consiste en remover una a una las variables independientes que no cumplen con el criterio de inclusión, $p < 0,05$, partiendo del modelo completo y repitiendo el proceso cada vez que se elimina una variable. El valor de p evalúa la hipótesis nula (H_0) según la cual el coeficiente de la variable independiente es igual a cero (no hay efecto de dicha variable). Un valor de p menor a 0,05 permite rechazar la H_0 e indica que los cambios en la variable independiente están relacionados con cambios en la variable respuesta.

Los métodos de selección paso a paso (*stepwise*) son útiles en análisis exploratorios y, entre ellos, el método *backward* se prefiere sobre el método *forward* cuando el número de variables

candidatas es menor al tamaño de la muestra analizada (Choueiry 2021). Adicionalmente, la simplicidad de este método permite un abordaje más pragmático de la eliminación de variables independientes de los modelos (Williams 2017, Shao 2019).

En último lugar, los efectos principales se graficaron utilizando la función *plotmo* del software estadístico R (R Core Team 2021). Adicionalmente, se caracterizó la estructura espacial de los distintos aspectos de la diversidad funcional (FRic, FEve, FDiv) con técnicas de interpolación IDW (Ponderación de Distancia Inversa) en el software QGIS (QGIS Development Team, 2021).

5.2 RESULTADOS

Los tres primeros ejes del ACoP representan una buena aproximación a la disimilitud funcional entre las especies, explicando más del 50% del espacio funcional (Fig. A2 del Anexo).

En la Figura 14 se observa el espacio funcional determinado por las clases que componen el ensamble demersal del GSM. A fines de facilitar la interpretación gráfica, se muestran únicamente los vectores correspondientes a los caracteres funcionales continuos. La dirección y longitud de los vectores representa el sentido y significancia de la correlación entre estos caracteres con los ejes del ACoP. Los valores de correlación de la totalidad de las variables (continuas y categóricas) se resumieron en la Tabla A7 del Anexo.

La primera componente del ACoP está asociada en mayor medida (correlación $>|0,5|$) a los caracteres Tiempo Generacional ($PC1_{TG} = 0,735$) y Crecimiento ($PC1_K = -0,675$), mientras que la segunda componente se correlaciona principalmente con la Profundidad Máxima ($PC2_{Prof} = 0,87$), la Talla de Madurez ($PC2_{Lm} = 0,827$), el Nivel Trófico ($PC2_{Trof} = 0,774$) y el Crecimiento ($PC2_K = -0,708$). Finalmente, la tercera componente está relacionada

especialmente con la Temperatura Media Preferida ($PC3_{Temp} = -0,978$), la relación Consumo/Biomasa ($PC3_{Q/B} = 0,87$) y el Nivel Trófico ($PC2_{Trof} = -0,57$).

Los representantes de las clases Malacostraca, Actinopterygii y Elasmobranchii presentes en el ensamble demersal ocupan zonas bien diferenciadas dentro del espacio funcional determinado por la 1° y 2° Componente del ACoP. La posición de la clase Malacostraca está correlacionada con altos valores de Crecimiento (K), mientras que la posición de los Elasmobranquios se correlaciona con altos valores de Tiempo Generacional (TG), Talla de Madurez (Lm), Nivel Trófico (Trof) y Profundidad Máxima (Prof) (Fig. 14).

Esta diferenciación entre clases también se observa en el espacio funcional delimitado por la 1° y 3° Componente del ACoP, en este caso, la posición de la clase Malacostraca está correlacionada con valores relativamente altos de la relación Consumo/Biomasa (QB) y Profundidad Máxima, mientras que la clase Elasmobranchii se correlaciona principalmente con valores altos de Tiempo Generacional. Los representantes de las clases restantes (Actinopterygii, Holocephali y Cephalopoda), con algunas excepciones dentro de la clase Actinopterygii, se ubican alrededor del centro del espacio funcional.

Al analizar el espacio determinado por la 2° y 3° Componente no se observa tan claramente la diferencia entre clases, con excepción de la clase Malacostraca que permanece marcadamente apartada del resto y cuya posición, nuevamente, está correlacionada con la relación Consumo/Biomasa.

Se analizó también la posición de cada especie en particular dentro del espacio funcional (Fig. A3 del Anexo) y se encontró que la anchoíta, el cazón, el cocherito, el espineto, el estomatópodo, el langostino, el lenguado *X. rasile*, la merluza, la munida, la palometa, el pez luminoso, la raya pintada a lunares, la raya *Bathyraja* sp., la raya *Dipturus* sp., la raya

lenticulada, la raya marrón oscuro, la raya reticulada, el savorín, el tiburón azul y la trilla constituyen especies “vértice” en el espacio funcional multidimensional, es decir que delimitan la forma de la envolvente convexa que define dicho espacio por tener valores únicos y extremos de ciertos caracteres funcionales (Fig. 15).

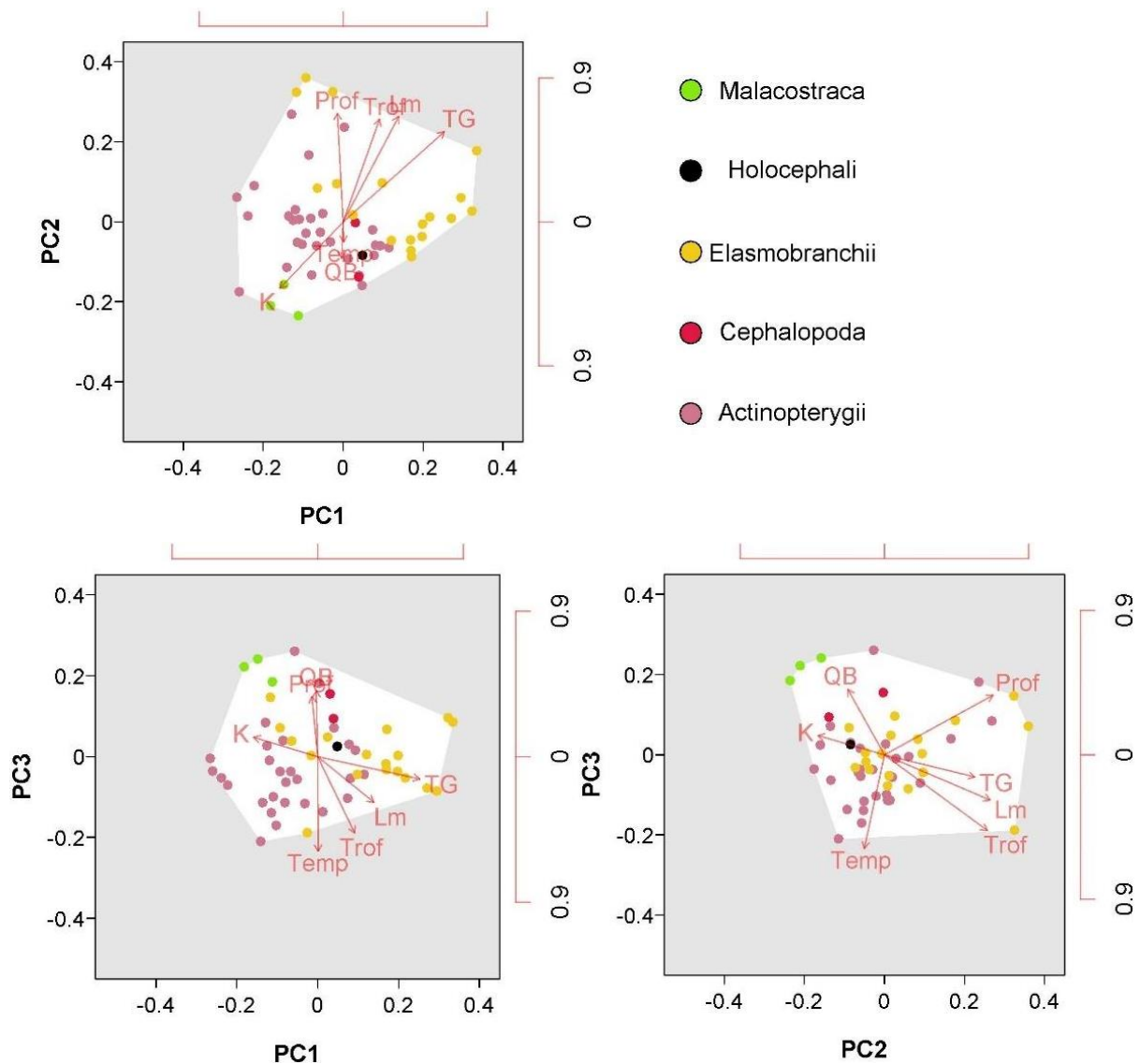
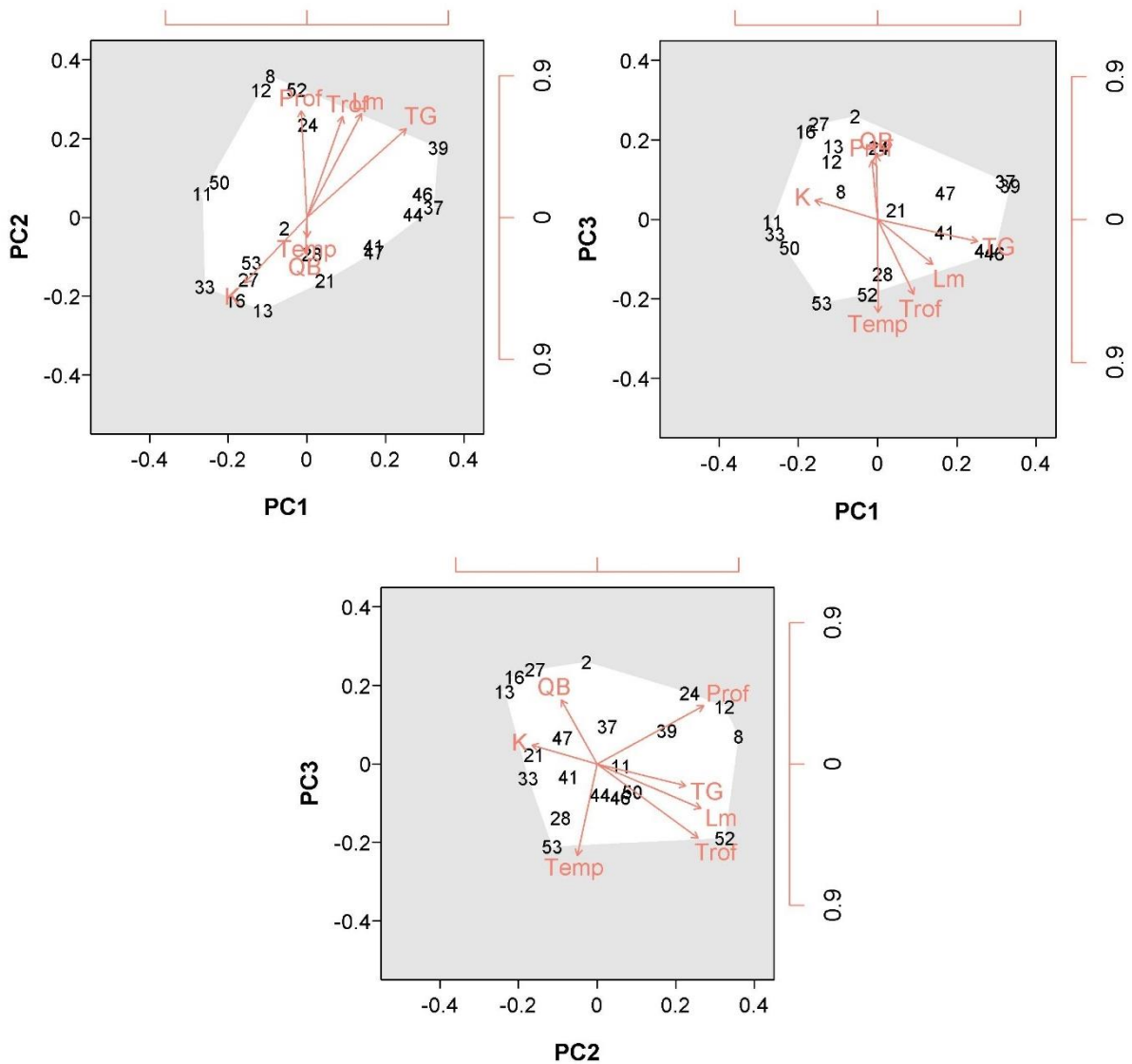


Figura 14. Posición en el espacio funcional, delimitado por los ejes 1, 2 y 3 del ACoP, de las clases que componen el ensamble demersal del GSM (Malacostraca, Holocephali, Elasmobranchii, Cephalopoda y Actinopterygii) y representación gráfica de las Correlaciones entre los ejes de ACoP y los 7 caracteres funcionales continuos - Profundidad Máxima (Prof), Consumo/Biomasa (QB), Tiempo Generacional (TG), Nivel Trófico (Trof), Talla de Madurez (Lm), Coeficiente de Crecimiento (K) y Preferencia Térmica Media (Temp). La dirección y longitud de los vectores representa el sentido y significancia de la correlación entre estos caracteres con los ejes del ACoP.



2 Anchoíta	13 Estomatópodo	27 Munida	39 Raya <i>Dipturus</i> sp.	47 Raya Reticulada
8 Cazón	16 Langostino	28 Palometa	41 Raya Lenticulada	50 Savorín
11 Cocherito	21 Lenguado <i>X. rasile</i>	33 Pez Luminoso	44 Raya Marrón Oscuro	52 Tiburón Azul
12 Espineto	24 Merluza común	37 Raya <i>Bathyraja</i> sp.	46 Raya Pintada a Lunares	53 Trilla

Figura 15. Posición en el espacio funcional, delimitado por los ejes 1, 2 y 3 del ACoP, de las especies vértice que componen el ensamble demersal del GSM, y representación gráfica de las Correlaciones entre los ejes de ACoP y los 7 caracteres funcionales continuos - Profundidad Máxima (Prof), Consumo/Biomasa (QB), Tiempo Generacional (TG), Nivel Trófico (Trof), Talla de Madurez (Lm), Coeficiente de Crecimiento (K) y Preferencia Térmica Media (Temp). La dirección y longitud de los vectores representa el sentido y significancia de la correlación entre estos caracteres con los ejes del ACoP.

Adicionalmente, en la Figura 16 se destacan las especies que registraron cambios significativos en su frecuencia de ocurrencia entre 2006 y 2018. El bacalao criollo se ubica alejado de la mayoría de los representantes de la clase Actinopterygii y más cerca de los

elasmobranquios, esto está determinado, principalmente, por sus altos valores de Nivel Trófico (4,41) y Profundidad Máxima (1000 m). La posición en el espacio funcional del estomatópodo, por otro lado, se explica, principalmente, por sus altos valores de Crecimiento (1,3) y relación Consumo/Biomasa (12). Por el contrario, la pescadilla tiene el tercer valor más bajo de Profundidad Máxima (60 m), por lo que se ubica en el vértice opuesto a los elasmobranquios. El pez gallo también tiene un valor relativamente bajo de Profundidad Máxima (116m), y el tercer valor más bajo de Crecimiento (0,08). La lucerna, por otro lado, registra valores intermedios para todos sus caracteres funcionales, por lo que se ubica hacia el centro del espacio funcional. El pampanito, en último lugar, se caracteriza por tener valores bajos de la mayoría de sus caracteres funcionales, con excepción de Consumo/Biomasa y Talla de Madurez que son valores medios (4,9 y 22,8 respectivamente).

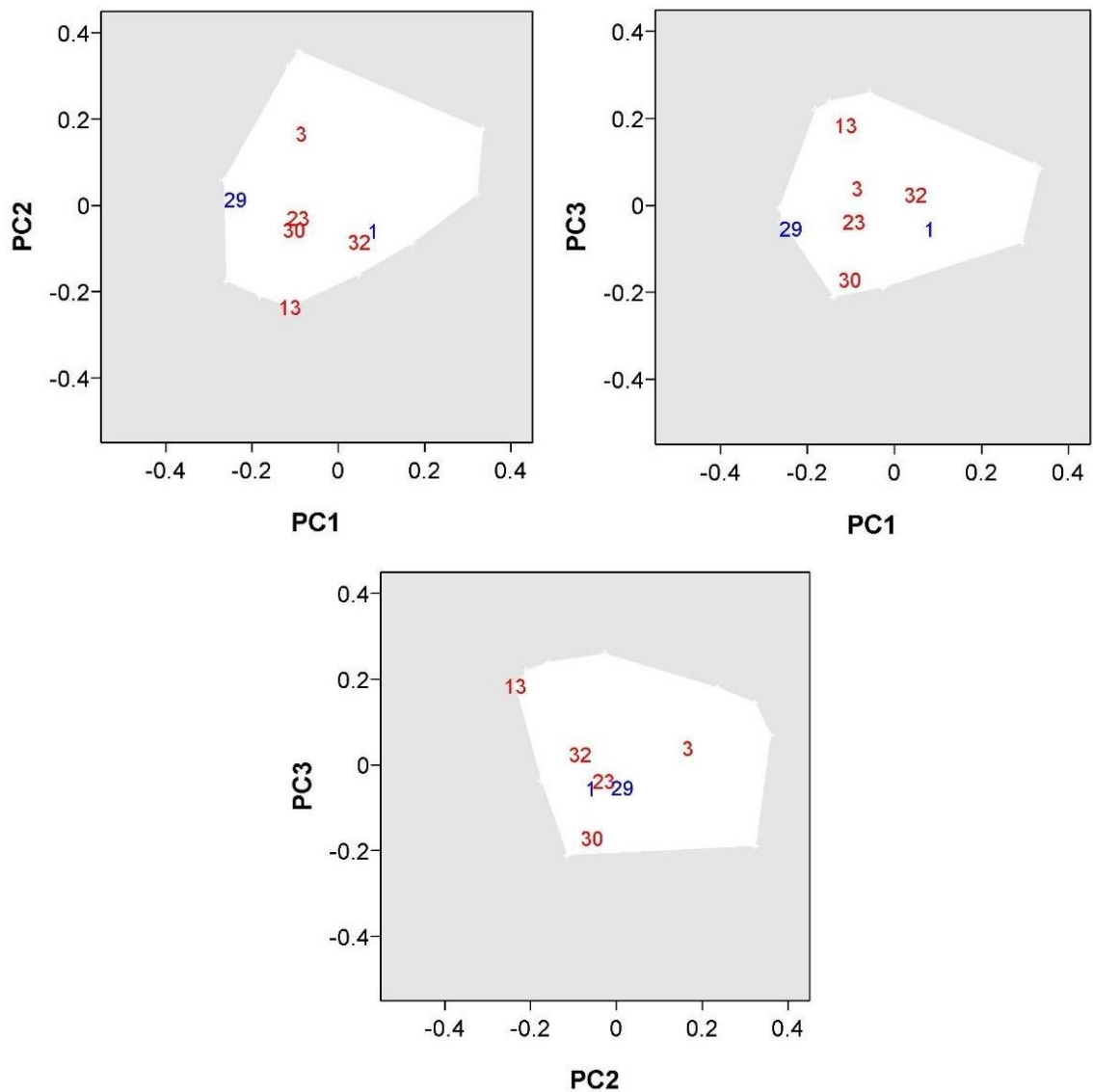


Figura 16. Posición en el espacio funcional de las 7 especies para las que se registraron cambios en su frecuencia de ocurrencia durante el período 2006-2018. En rojo las especies que registraron un aumento en su frecuencia de ocurrencia – bacalao criollo (3), estomatópodo (13), lucerna (23), pescadilla (30), pez gallo (32)- y en azul las que registraron una disminución en su frecuencia de ocurrencia -abadejo (1), pampanito (29).

En cuanto a las especies que estaban presentes en el período 2006-2009 y no se registraron durante los años 2016-2018 (i.e. periodos previo y posterior al aumento de la abundancia del langostino y la munida), encontramos dos especies de rayas, la raya *Bathyraja* sp. y la raya marrón oscuro. Ambas son especies vértice, y su posición en el espacio funcional, como parte del grupo de elasmobranquios, se relaciona con valores de nivel trófico y profundidad máxima altos (Tabla A5 del Anexo). En los últimos 2 años de campaña, estuvieron presentes

el lenguado *P. orbignyanus* y la pintarroja, especies que no se habían registrado entre el 2006-2009 (Fig. 17). Estas especies ocupan un lugar cercano al centro del espacio funcional por tener caracteres funcionales de valores medios.

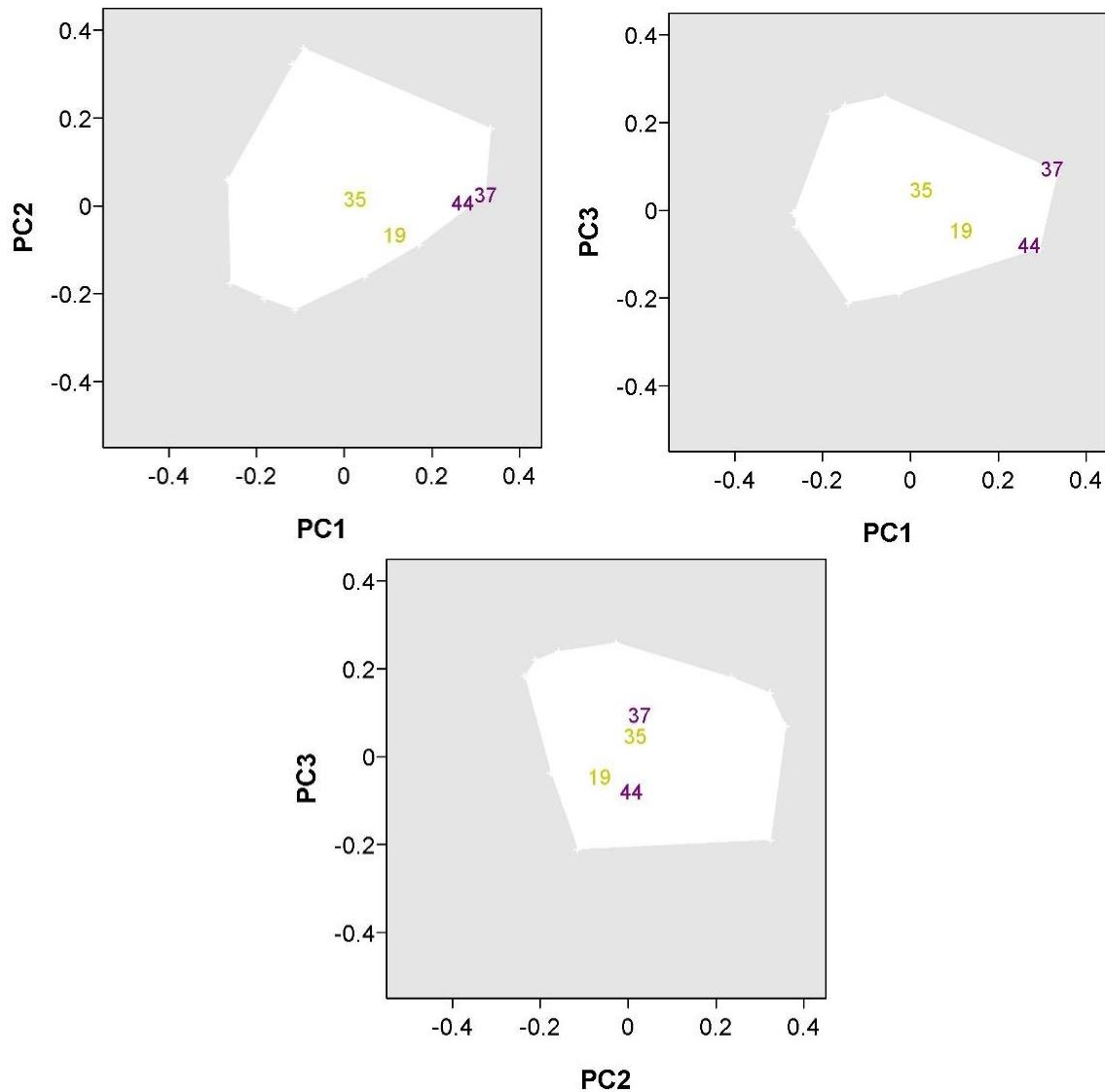


Figura 17. Posición en el espacio funcional de las especies que estaban presentes en el período 2006-2009 y no se registraron en 2016-2018 - en violeta; la raya *Bathyraja* sp. (37) y la raya marrón oscuro (44)- y las especies que estuvieron presentes en 2016-2018 y no se habían registrado entre 2006-2009 - en amarillo; el lenguado *P. orbignyanus* (19) y la pintarroja (35).

Relación entre la diversidad funcional y la diversidad taxonómica

No se encontraron correlaciones significativamente altas (>0,75) entre las variables

independientes (riqueza específica, equitatividad, año, latitud y longitud) elegidas para los modelos del presente trabajo por lo que se mantuvieron todas en posteriores análisis. De todos modos, se destaca la relación de 0,54 entre la riqueza específica y la longitud (Fig.18).

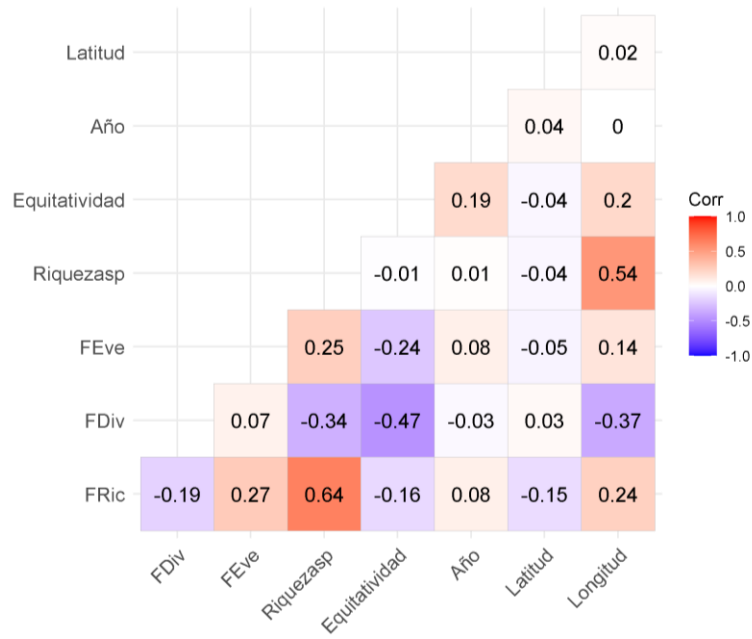


Figura 18. Matriz de correlación entre las variables predictoras utilizadas en los modelos de regresión múltiple lineal y beta (riqueza específica, equitatividad, año, latitud y longitud) y las variables respuesta (FRic, FEve, FDiv).

Índices de diversidad funcional

Riqueza funcional

Siguiendo el método *backward* de selección de variables, se determinó que el modelo más adecuado para explicar la relación entre la riqueza funcional y la riqueza específica, la equitatividad, el año de realización de campaña y la posición geográfica está dado por la siguiente relación lineal múltiple (Tabla 3):

$$\mathbf{FRic = -8,98 + 0,02*(Riqueza Específica) - 0,52*(Equitatividad) + 0,003*(Año) - 0,06*(Latitud)}$$

La relación fue estadísticamente significativa ($p < 0,05$), con un porcentaje de explicación de alrededor del 46% ($R^2 = 0,4585$). La riqueza funcional tiene una relación lineal positiva con la

riqueza específica y el año y una relación negativa con la equitatividad, y la latitud. (Fig. 19, Tabla A8 del Anexo). La latitud se mide en valores negativos por encontrarse el GSM en el hemisferio sur, por lo que el modelo indica que la riqueza funcional aumenta hacia el sur (Fig. 20).

Los mapas de interpolación para el índice FRic muestran un gradiente longitudinal, (con valores máximos hacia la boca del golfo) (Fig. 20) para todos los años excepto el 2016, que no es estadísticamente significativo según el modelo previamente mencionado.

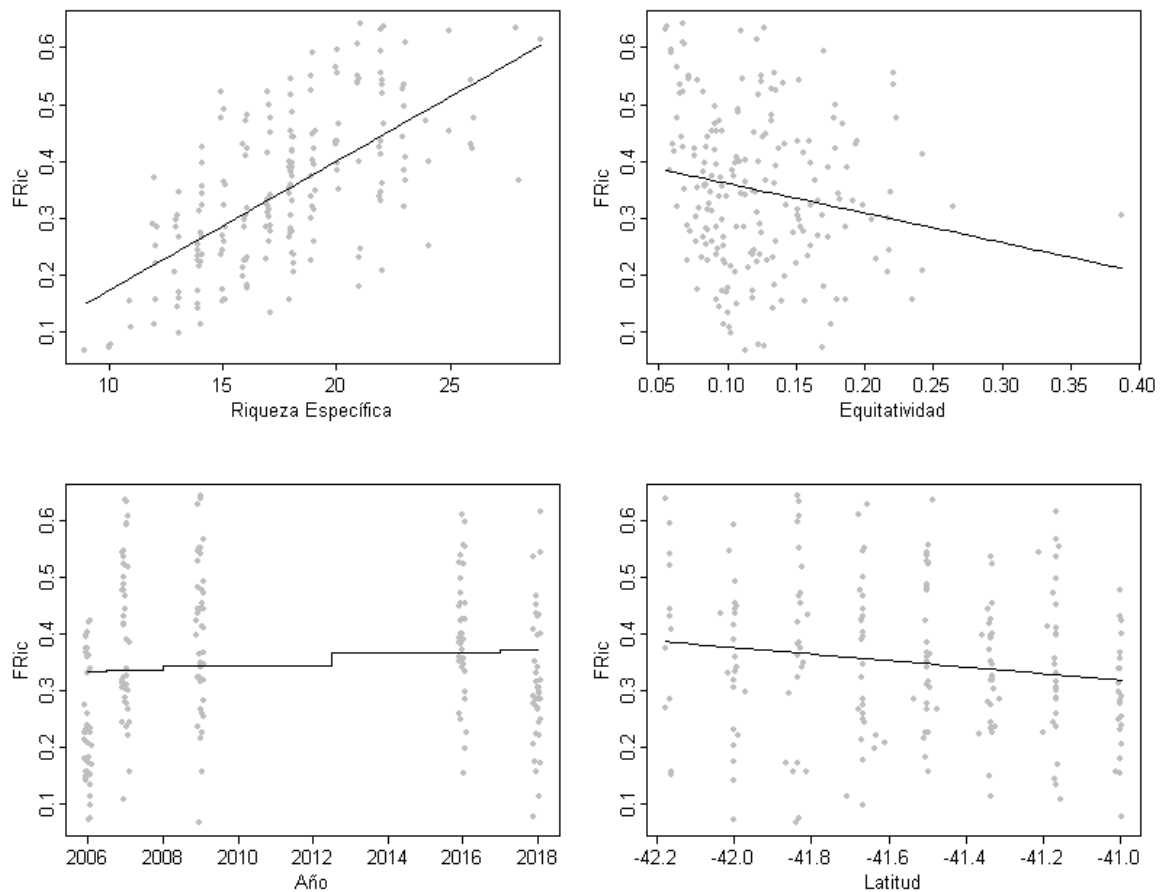


Figura 19. Gráfico de efectos principales para las variables respuesta del modelo $FRic = Riqueza\ Específica + Equitatividad + Año + Latitud$.

Tabla 3. Selección de variables mediante el método *backward* a partir del modelo completo $F_{Div} = \text{Riqueza Específica} + \text{Equitatividad} + \text{Año} + \text{Latitud} + \text{Longitud}$. Se muestran las variables que componen cada sub-modelo, sus valores de p y el valor de R^2 (porcentaje de explicación) de cada modelo. En negrita el modelo final. (*) Variables que cumplen con el criterio de selección ($p < 0,05$)

Modelo	Variables	Valor de p	R^2
1	Riqueza Específica*	2,00E-16	0,4585
	Equitatividad*	0,002	
	Año*	0,034	
	Latitud*	0,006	
	Longitud	0,316	
2	Riqueza Específica*	2,00E-16	0,4585
	Equitatividad*	0,001	
	Año*	0,027	
	Latitud*	0,005	

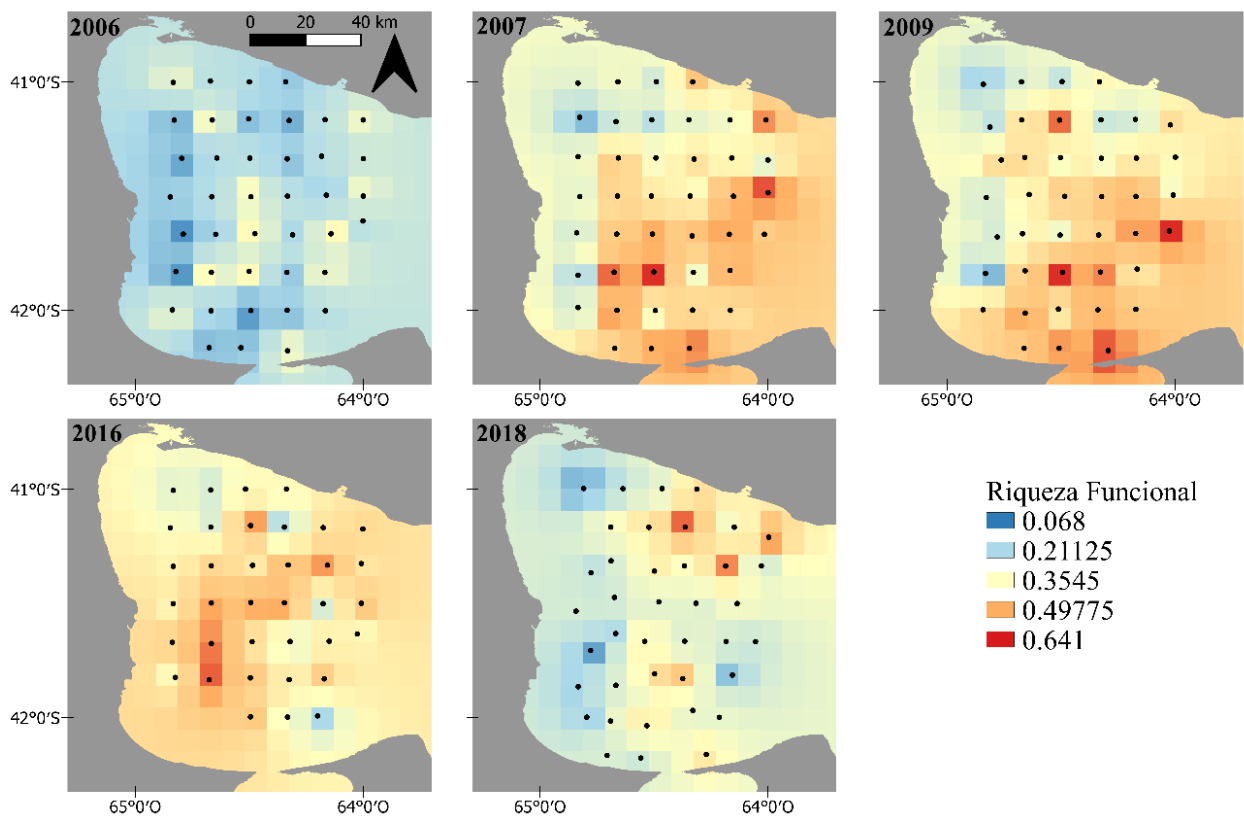


Figura 20. Mapas de interpolación del índice de riqueza funcional para cada año de campaña.

Equitatividad funcional

En el caso de la equitatividad funcional, mediante el método *backward* de selección de variables, se determinó que el modelo más adecuado para explicar su relación con la riqueza específica, la equitatividad, el año de realización de campaña y la posición geográfica está dado por la siguiente relación beta (Tabla 4):

$$\mathbf{Feve = -0,18 + 0,022*(Riqueza Específica) - 1,71*(Equitatividad)}$$

La relación fue estadísticamente significativa ($p < 0,05$), con un porcentaje de explicación de alrededor del 12% ($\text{pseudo-R}^2 = 0,1156$). La equitatividad funcional tiene una relación positiva con la riqueza específica y el año y una relación negativa con la equitatividad (Fig. 21, Tabla A9 del Anexo).

Los mapas de interpolación realizados para la FEve muestran una distribución relativamente homogénea de este índice a lo largo y ancho del GSM. No sigue el patrón encontrado para la riqueza específica (Fig. 22).

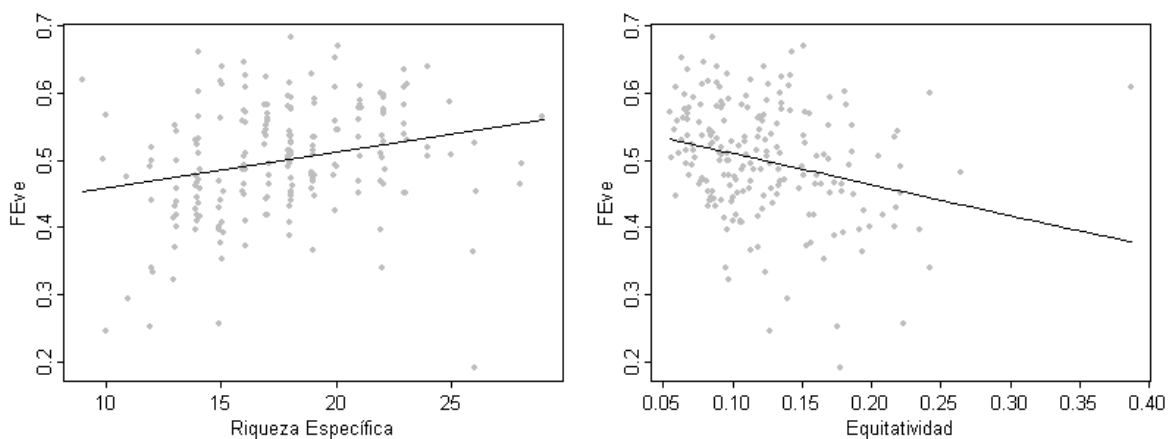


Figura 21. Gráfico de efectos principales para las variables respuesta del modelo $\text{Feve} = \text{Riqueza Específica} + \text{Equitatividad}$ (regresión beta).

Tabla 4. Selección de variables mediante el método *backward* a partir del modelo completo Feve = Riqueza Específica + Equitatividad + Año + Latitud + Longitud. Se muestran las variables que componen cada sub-modelo, sus valores de p y el valor de R² (porcentaje de explicación) de cada modelo. En negrita el modelo final. (*) Variables que cumplen con el criterio de selección (p<0,05)

Modelo	Variables	Valor de p	R ²
1	Riqueza Específica*	0,0098	0,1388
	Equitatividad*	3,13E-05	
	Año*	0,0497	
	Latitud	0,3753	
	Longitud	0,2259	
2	Riqueza Específica*	0,0003	0,1329
	Equitatividad*	0,0001	
	Año	0,0627	
	Latitud	0,3931	
3	Riqueza Específica*	0,0003	0,1299
	Equitatividad*	0,0001	
	Año	0,0698	
4	Riqueza Específica* Equitatividad*	0,0003 0,0003	0,1156

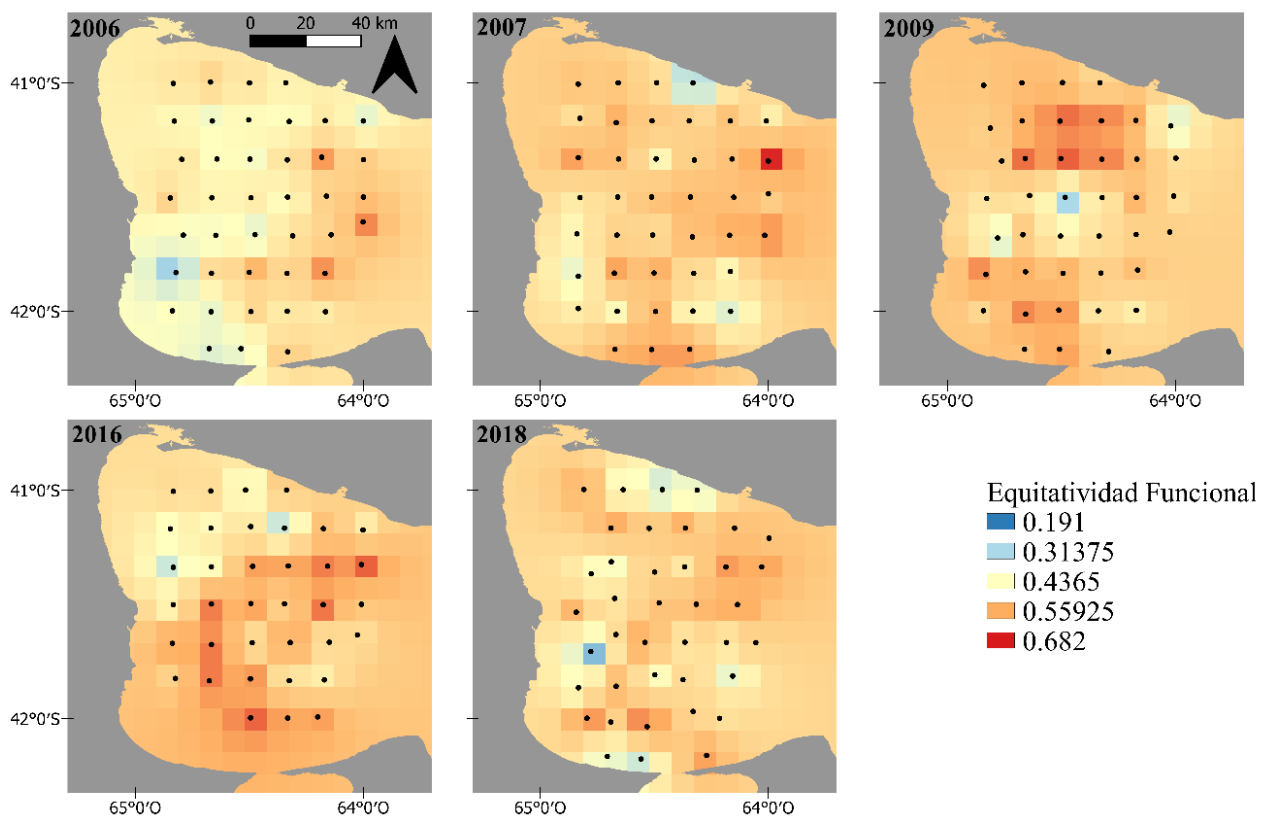


Figura 22. Mapas de interpolación del índice de equitatividad funcional para cada año de campaña.

Divergencia Funcional

En tercer lugar, se seleccionó la siguiente regresión beta como el modelo más adecuado para explicar la relación entre la divergencia funcional y la riqueza específica, la equitatividad, el año de realización de campaña y la posición geográfica (Tabla 5):

$$\mathbf{FDiv = 4,81 - 0,08*(Riqueza Específica) - 6,48*(Equitatividad)}$$

La regresión fue estadísticamente significativa ($p < 0,05$), con un porcentaje de explicación de alrededor del 40% (pseudo- $R^2 = 0,3988$). La divergencia funcional tiene una relación negativa con la riqueza específica y con la equitatividad taxonómica y una relación positiva con el año (Fig. 23, Tabla A10 del Anexo).

En el caso de la FDiv, los mapas de interpolación muestran un patrón opuesto al de la riqueza taxonómica y funcional, con valores mínimos hacia la boca del GSM (Fig. 24).

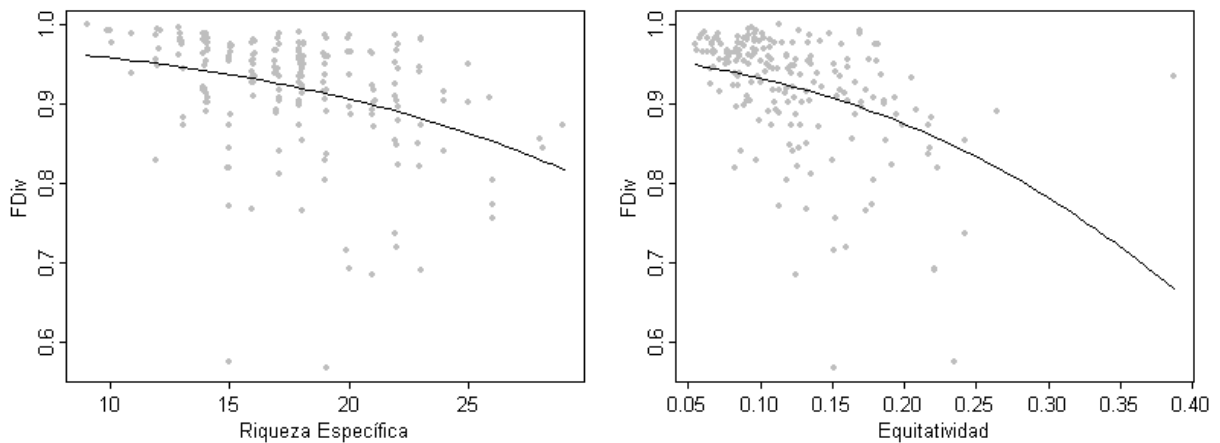


Figura 23. Gráfico de efectos principales para las variables respuesta del modelo $FDiv = Riqueza Específica + Equitatividad$ (regresión beta).

Tabla 5. Selección de variables mediante el método *backward* a partir del modelo completo $FDiv = \text{Riqueza Específica} + \text{Equitatividad} + \text{Año} + \text{Latitud} + \text{Longitud}$. Se muestran las variables que componen cada sub-modelo, sus valores de p y el valor de R^2 (porcentaje de explicación) de cada modelo. En negrita el modelo final. (*) Variables que cumplen con el criterio de selección ($p < 0,05$)

Modelo	Variables	Valor de p	R^2
1	Riqueza Específica*	2,09E-09	0,3949
	Equitatividad*	1,33E-14	
	Año	0,1590	
	Latitud	0,7430	
	Longitud	0,2310	
2	Riqueza Específica*	8,12E-14	0,3967
	Equitatividad*	1,16E-15	
	Año	0,1170	
	Latitud	0,7250	
3	Riqueza Específica*	8,49E-14	0,3968
	Equitatividad*	1,29E-15	
	Año	0,1120	
4	Riqueza Específica*	4,29E-13	0,3988
	Equitatividad*	1,01E-14	

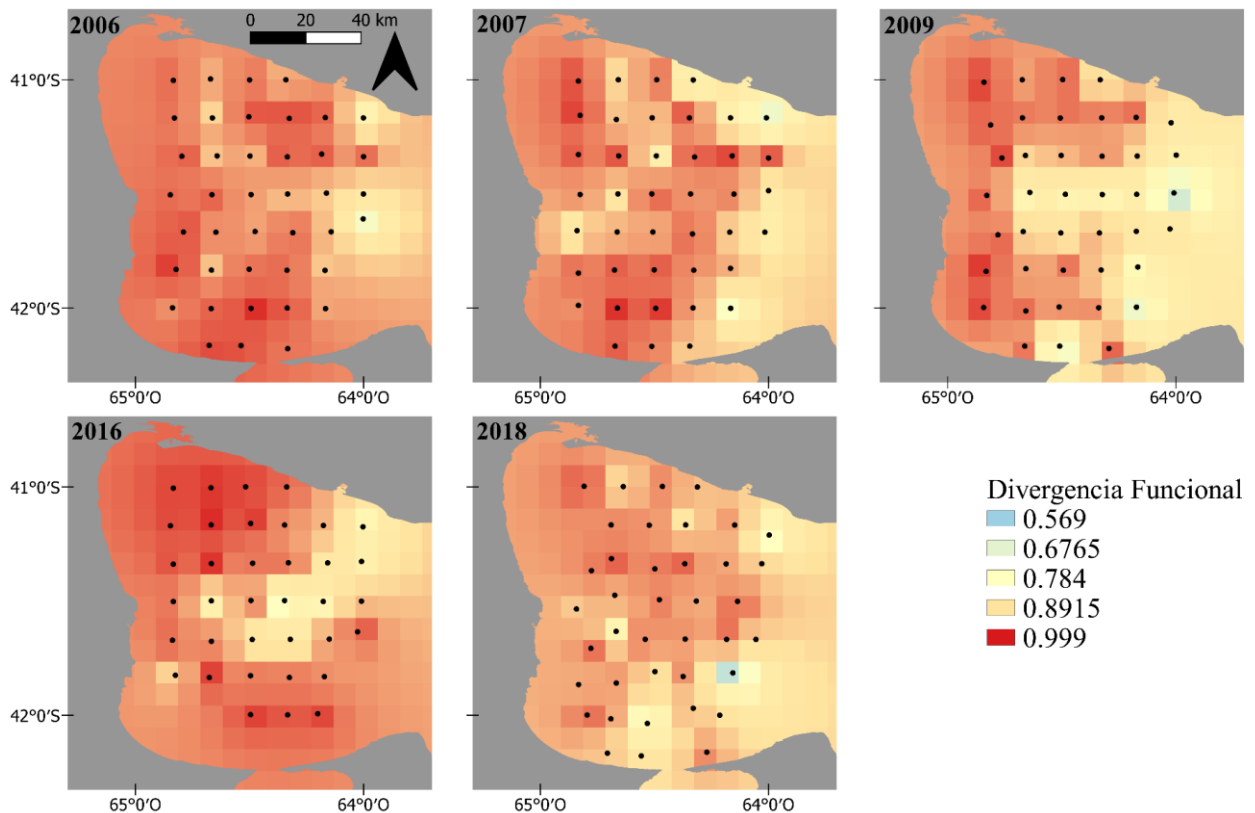


Figura 24. Mapas de interpolación del índice de divergencia funcional para cada año de campaña.

6. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El presente trabajo describe por primera vez las características funcionales de las especies que componen el ensamble demersal de peces y macroinvertebrados del golfo San Matías, los patrones de cambio espacio-temporal de la diversidad funcional entre los años 2006-2018 y su relación con los índices de diversidad alfa (riqueza específica y equitatividad).

Adicionalmente, amplía el conocimiento previo (Romero et al. 2011, Svendsen et al. 2020) sobre la comunidad demersal del GSM en cuanto a los patrones de variación espacio-temporal de la diversidad taxonómica. Hasta el momento se habían analizado los datos obtenidos a partir de campañas REDE realizadas entre 2006 y 2009, el presente trabajo incorpora los datos de las campañas 2016 y 2018 en el análisis. Por otro lado, se utilizan métodos para la evaluación de la diversidad taxonómica del ensamble demersal del GSM, como las curvas de rarefacción y los análisis de tendencias de frecuencia de ocurrencia de las especies, que no habían sido empleados previamente para el estudio de esta comunidad. Cabe señalar que este estudio se realizó a partir de muestreos puntuales en un único momento de cada año analizado. Por lo tanto, los resultados de la tesina están sujetos a dicha escala temporal.

Patrones espacio-temporales de la diversidad taxonómica del ensamble demersal de peces y macroinvertebrados del GSM

Los análisis realizados en esta tesina sugieren un aumento de los índices de heterogeneidad (exponencial de Shannon e inversa de Simpson) y de la equitatividad en la última campaña analizada (2018) respecto de las campañas previas de la serie REDE. Puesto que no se observa un cambio de riqueza específica a través de los años, las diferencias observadas podrían deberse a cambios en la abundancia relativa de algunas especies. La evaluación de los cambios en la abundancia relativa de cada especie en particular excede los objetivos de esta

tesina y debe ser considerada en futuros trabajos a fines de determinar las causas de los cambios encontrados en la equitatividad.

En el presente trabajo se encontró que el período 2016-2018 se diferencia del período 2006-2009 (i.e. períodos previo y posterior al aumento en la abundancia del langostino y la munida) por registrar una considerable disminución de la abundancia relativa de la clase Actinopterygii, que pasa de representar alrededor del 90% de la abundancia total, a representar alrededor del 50% en 2016, y el 70% en 2018. En este último período se registra también un aumento de la abundancia de la clase Malacostraca, Elasmobranchii y Cephalopoda. Se debe contemplar que la campaña del año 2018 se realizó en diciembre, mientras que el resto de las campañas se realizaron en los primeros meses de la primavera (octubre y noviembre), por lo que estas diferencias en la equitatividad y distribución de abundancias podrían estar relacionadas con condiciones ambientales particulares de cada época.

A nivel global, las comunidades de peces sujetas a explotación pesquera presentan tendencias de aumento de la abundancia de especies de crecimiento rápido, acompañada de una disminución en la abundancia de especies de crecimiento lento, asociadas tanto a los efectos de la pesca como a cambios ambientales (Bianchi et al. 2000, Atkinson et al. 2010).

Históricamente, se han documentado cambios en las comunidades de peces demersales con marcadas disminuciones en la abundancia de peces y el aumento en la abundancia de crustáceos y calamares (Pauly 1979, Gulland y Garcia 1984, Greenstreet y Hall 1996, Sharp y Csirke 1984, Sainsbury et al. 1997, Haedrich y Barnes 1997). En el caso de la comunidad de peces demersales del canal de la Mancha y el Mar Irlandés, por ejemplo, Rogers y Ellis (2000) sugieren que los cambios observados en la abundancia relativa de las especies (sin

cambios en la riqueza específica), son un resultado de la presión pesquera. Sin embargo, no se descarta la influencia de otros factores relacionados con la historia de vida de las especies, o con condiciones ambientales, sobre la respuesta de distintas poblaciones a la explotación pesquera (Rogers y Ellis 2000).

En el caso del GSM, la disminución de la abundancia de la clase Actinopterygii y el aumento de la abundancia de la clase Malacostraca en los muestreos realizados en 2016 y 2018, junto con las abundancias máximas de cefalópodos registradas el último año de campaña, podrían estar evidenciando una tendencia similar a la encontrada en otras comunidades demersales. Alonso et al. (2019) sugieren que el aumento en la abundancia de malacostráceos como la *Munida gregaria* podría ser una consecuencia de la disminución de la abundancia de depredadores, causada por la explotación pesquera que se desarrolla en el GSM.

En lo que respecta a la disposición espacial de las especies que componen el ensamble demersal, los mapas de interpolación realizados para la riqueza específica, permiten inferir que el patrón de riqueza encontrado por Svendsen et al. (2020), con valores máximos hacia la boca del GSM, continúa para los años 2016 y 2018. Este gradiente se observa también para la exponencial de Shannon y, menos marcadamente, para la inversa de Simpson. Hacia el este del GSM se encontraron lances hasta, aproximadamente, ocho veces más diversos que ciertos lances del oeste, en términos de la exponencial de Shannon (mín.= 1,06, máx. = 7,8). Dichos lances tienen una diversidad de Shannon equivalente a la que tendría un lance compuesto por ocho especies perfectamente equitativas. Mientras que, para la inversa de Simpson, los lances del oeste llegaron a ser hasta seis veces menos diversos que aquellos ubicados hacia la boca del golfo (mín. = 1,01, máx. = 6,2). La diferencia en la intensidad de dicho gradiente entre estos dos índices podría deberse a que la inversa de Simpson da mayor importancia a las especies abundantes en la comunidad, y la adición de especies raras solo causa pequeños

cambios en su valor (Magurran 2004, Jost y González-Oreja 2012). La exponencial de Shannon, por el contrario, no favorece ni penaliza a las especies según su abundancia (Jost y González-Oreja 2012). Por lo tanto, el patrón marcado de riqueza específica y exponencial de Shannon podría estar reflejando la presencia de especies poco abundantes en los lances ubicados hacia la boca del golfo, que no serían tan influyentes en el aumento de la inversa de Simpson.

Este patrón espacial no se observa para el caso de la equitatividad taxonómica, que arrojó valores similares a lo largo y ancho de todo el golfo. Los mapas de abundancias relativas permiten concluir que en la mayoría de los lances hay una o dos clases dominantes. Con la mayoría de los lances del oeste constituidos principalmente por representantes de la clase Actinopterygii. Las distintas clases que componen el golfo son desiguales en cuanto a la cantidad de especies que las representan (Actinopterygii: 30 especies, Elasmobranchii: 17 especies, Malacostraca: 3 especies, Cephalopoda: 2 especies, Holocephalii: 1 especie). Por ende, la dominancia de las clases Malacostraca, Cephalopoda u Holocephalii en ciertos lances del este, no se traduce, necesariamente, en una mayor equitatividad respecto del oeste, ya que esa abundancia se distribuye entre unas pocas, o incluso una sola, especie. Es minoritaria la cantidad de lances en los cuales la distribución de abundancia es pareja entre todas las clases. Esto podría estar explicando la baja equitatividad taxonómica encontrada en todo el golfo y la ausencia de un patrón espacial marcado para este índice. Estos resultados difieren de los encontrados por Svendsen et al. (2020), quienes hallaron un aumento de la equitatividad hacia la boca del golfo. Cabe destacar que Svendsen et al. (2020) utilizaron el índice de PIE como estimación de la equitatividad, mientras que en el presente trabajo esta se calculó como el cociente de la inversa de Simpson y la riqueza específica.

Los cambios en la distribución de la abundancia relativa entre clases a lo largo de las campañas analizadas (Fig. 11 y 12) podrían ser un indicio de cambios en la composición específica del ensamble demersal del GSM. Sin embargo, el análisis de disimilitud de Jaccard utilizado para evaluar estos posibles cambios en la diversidad beta a lo largo de los años, no mostró una tendencia estadísticamente significativa. Esto podría deberse a que este índice considera únicamente la presencia o ausencia de las especies respecto al primer año de campaña y no sus abundancias. De todos modos, cabe destacar que entre 2006 y 2018 la disimilitud alcanzó el valor máximo registrado (0,25).

A nivel global, los patrones de riqueza específica constante a lo largo del tiempo, como el encontrado para la comunidad demersal del GSM, con cambios en la composición específica, han sido asociados a procesos de homogeneización biótica (Dornelas et al. 2014). Esta hipótesis se comprobó para el caso del Atlántico Norte, al sur de Escocia, por ejemplo, en donde el reemplazo de especies (*turnover*) en la comunidad de peces demersales llevó a la homogeneización biótica de la misma en un período menor a los 30 años, sin cambios significativos en la riqueza específica (Magurran et al. 2015). En el GSM, la similitud de Jaccard entre lances (indicador de diversidad beta espacial) varió a lo largo del período estudiado. Particularmente, se encontraron diferencias entre la campaña realizada en 2016 y las campañas de los años 2006, 2007 y 2009. En el 2016 se registraron los valores promedios mínimos de similitud de Jaccard. Por lo tanto, la comunidad no seguiría esta tendencia de homogeneización biótica, sino que, por el contrario, los lances tienden a ser cada vez más disimiles entre sí. De todos modos, debe considerarse que Magurran et al. (2015) encontraron dicho patrón en un período de tiempo dos veces más largo que el analizado en la presente tesina.

En otras comunidades de latitudes altas, se ha observado la aparición de nuevas especies o especies poco frecuentes, incluyendo especies que están ampliando su rango de distribución hacia los polos como respuesta al cambio climático (Lenoir et al. 2020, Poloczanska et al. 2016), asociada a cambios ambientales (Diez et al. 2012). En el Atlántico NE, Gotelli et al. (2021) encontraron que los cambios en la composición (variaciones en el índice de disimilitud de Jaccard) de distintas comunidades de peces en ambientes templados a lo largo de un período de más de 20 años están determinados por menos del 10% de las especies que las componen. Gotelli et al. (2021) desarrollaron un sistema de clasificación en función de los patrones de presencia/ausencia de las especies. Según esta clasificación, las especies que ejercen un cambio dirigido sobre la composición de las comunidades se encuentran dentro de una de las siguientes categorías: (1) estaban presentes en el primer año analizado, y su frecuencia de ocurrencia aumentó hacia los últimos años; (2) se encontraban presentes en el primer año y hacia el final del período disminuyó su frecuencia de ocurrencia; (3) no se registraron el primer año analizado, pero su frecuencia de ocurrencia aumentó para los años siguientes. El tamaño del efecto promedio de las especies pertenecientes a estas 3 categorías sobre los cambios en la disimilitud respecto al primer año analizado, resultó mayor al del resto de las especies estudiadas. Cabe destacar que estos resultados se obtuvieron a partir del análisis de 280 ensambles, y refieren a un área geográfica mayor que la abarcada en el presente trabajo. En el caso del GSM, se encontró que 7 de las 53 especies que componen el ensamble registraron cambios significativos en su frecuencia de ocurrencia entre 2006 y 2018. De estas 7 especies, 5 (el bacalao criollo, el estomatópodo, la lucerna, el pez gallo y la pescadilla) aumentaron su frecuencia de ocurrencia desde la primera campaña hasta la última, mientras que otras 2 (el abadejo y el pampanito) registraron una disminución en su frecuencia de ocurrencia. Adicionalmente, en las campañas 2016-2018 se encontraron dos especies (el

lenguado *Paralichthys orbignyanus* y la pintarroja) que no se registraron entre 2006 y 2009, y otras 2 especies (la raya *Bathyraja* sp. y la raya marrón oscuro) desaparecieron entre 2006-2009 y 2016-2018. Estas 11 especies representan un 20% del total de especies consideradas para esta tesina, y, siguiendo el criterio de Gotelli et al. (2021), podrían ser relevantes en los procesos de cambio de la comunidad. Por lo tanto, conocer su rol funcional podría ayudar a explicar los procesos que dan forma a los cambios en la diversidad.

La ausencia de dos especies de elasmobranquios en las campañas 2016-2018 (raya marrón oscuro y raya *Bathyraja* sp.) podría estar reflejando, además, una creciente tendencia en la reducción de la biomasa relativa de representantes de este taxón, similar a la que se ha registrado en el golfo San Jorge como consecuencia de la pesca incidental de condriictios (Funes 2020). De forma similar, en el GSM la pesquería de merluza común con redes de arrastre también trae aparejada la pesca incidental de condriictios (Di Giacomo y Perier 1991, Perier et al. 2011, Coller 2012, Estalles 2012). De todos modos, la abundancia relativa de elasmobranquios en el golfo San Matías se mantuvo alrededor del 2-3% durante todo el período estudiado, por lo que se requiere seguir estudiando la evolución del ensamble, y de esta clase en particular, y analizar las tendencias de la abundancia de cada especie, para obtener mejores conclusiones.

Índices de diversidad funcional, sus patrones espacio-temporales y su relación con la diversidad taxonómica

En cuanto a la diversidad funcional, en primer lugar, se estudió la posición en el espacio funcional de las especies que registraron cambios en su frecuencia de ocurrencia y patrones de presencia/ausencia a lo largo del período estudiado. Se encontró que: el estomatópodo, el pampanito, la raya marrón oscuro y la raya *Bathyraja* sp. constituyen especies “vértice” en el

espacio funcional multidimensional, por lo que estarían brindando funciones únicas a la comunidad demersal. Por lo tanto, la disminución en la frecuencia de ocurrencia del pampanito, y la ausencia de la raya *Bathyraja* sp. y la raya marrón oscuro en los últimos dos años de campaña tendrían como consecuencia una disminución en la riqueza funcional del ensamble. Esto se traduce en un espacio funcional de menor volumen que aquel registrado para el 2006, y por ende la presencia de un menor número de funciones en la comunidad (Fig.16). El aumento en la frecuencia de ocurrencia del estomatópodo, por otro lado, contribuye a un aumento de la riqueza funcional en 2018 respecto del primer año de campaña analizado. Esta especie estaría brindando nuevas funciones a la comunidad, muy distintas a las perdidas con la desaparición de la raya *Bathyraja* sp. y la raya marrón oscuro. Por otro lado, el aumento en la frecuencia de ocurrencia del bacalao criollo, el pez gallo, la cabrilla y la pescadilla, que se ubican hacia el centro del espacio funcional, cerca de otras especies, repercute sobre la redundancia funcional de la comunidad, aumentándola, y por ende aumentando potencialmente la estabilidad frente a disturbios (Scherer-Lorenzen 2005). Lo mismo sucede con el lenguado *P. orbignyanus* y la pintarroja, que no se encontraban presentes entre 2006 y 2009, pero sí se registraron en el período 2016-2018, y ocupan posiciones cercanas al centro del espacio funcional, con combinaciones de caracteres funcionales comunes en el ensamble.

En cuanto a los índices de diversidad funcional, en la presente tesina se encontró que la riqueza funcional (FRic) aumentó levemente entre 2006 y 2018. En este sentido, la comunidad demersal del GSM se diferencia de la comunidad de otro de los golfos patagónicos, el golfo San Jorge (GSJ), para el cual Rincón-Díaz et al. (2021) observaron una disminución neta de la diversidad taxonómica y funcional a partir del 2007. En el caso del GSJ, esta disminución en la diversidad sería consecuencia de la dinámica de la pesquería

industrial de *P. muelleri* (Rincón-Díaz et al. 2021). La relación positiva entre la FRic y el año, encontrada para el GSM, permite concluir que habría otros factores adicionales a la riqueza taxonómica (que no mostró variaciones temporales significativas) que están determinando cambios interanuales en la FRic del ensamble demersal. El aumento en la frecuencia de ocurrencia y aparición de especies vértice, como el estomatópodo, en los últimos años de campaña podría estar determinando este patrón. Al encontrarse estas especies en una mayor cantidad de lances a lo largo del período estudiado, estarían aumentando la FRic de estos lances. Adicionalmente, el aumento en la abundancia relativa de las clases Cephalopoda, Elasmobranchii, Holocephalii y Malacostraca, podría traer aparejado la aparición de especies pertenecientes a estos grupos en lances en los que no se encontraban en las primeras campañas, aumentando, de esta manera, su FRic. En 2018, por ejemplo, los lances del oeste, inicialmente dominados por la clase Actinopterygii, muestran un importante aumento en la presencia de la clase Malacostraca. Estas dos clases se ubican alejadas entre sí en el espacio funcional, por lo que la presencia de representantes de ambas en un mismo lance implica una mayor riqueza funcional que la presencia de una sola de ellas.

Cabe señalar que la diversidad funcional puede aumentar tanto por la aparición de especies con caracteres funcionales nuevos, como por la modificación de los caracteres de especies ya presentes en un sistema. En esta tesina, se asume que los caracteres funcionales de las especies permanecen constantes a lo largo de los años, sin embargo, la explotación pesquera podría estar afectando características fisiológicas y ecológicas de los animales (Kuparinen y Merilä 2007), por lo que contar con información actualizada de los rasgos funcionales permitiría contemplar esta otra fuente de variación de la diversidad en futuros estudios. En líneas generales, los caracteres funcionales elegidos para el presente trabajo están vinculados a la biología y ciclos de vida de las especies estudiadas, por lo que pueden obtenerse a partir

de fuentes bibliográficas. El nivel trófico de cada especie, sin embargo, varía en función de la comunidad en la que esta se encuentra, especialmente en el caso de especies generalistas. Por lo tanto, utilizar información regional del nivel trófico de las especies que componen la comunidad demersal del GSM en futuros análisis permitiría obtener conclusiones más confiables acerca de las agrupaciones entre especies de acuerdo a sus roles funcionales.

Los resultados del presente trabajo sugieren que la riqueza funcional, que registró un aumento a lo largo del período estudiado, sería más sensible a ciertos procesos ecológicos que la riqueza taxonómica. Esta variación interanual en la diversidad funcional podría estar reflejando, por ejemplo, los cambios en la abundancia de las clases que componen el ensamble y en la frecuencia de ocurrencia de determinadas especies. Mientras que la riqueza taxonómica no permitió detectar estos procesos. Diversos estudios han demostrado que los índices de diversidad funcional resultan una métrica más sensible a estresores antropogénicos comparada con índices de diversidad taxonómica, tanto para ambientes acuáticos como terrestres (Sagouis et al.2016, Li et al. 2021). Por lo tanto, los patrones encontrados en la presente tesis también podrían estar asociados a actividades antrópicas como la pesca, que deberían ser incluidas en futuros trabajos. El estudio conjunto de la diversidad taxonómica y diversidad funcional resulta una herramienta clave para la conservación de la diversidad y los servicios ecosistémicos que el ensamble demersal de peces y macroinvertebrados del GSM brinda.

En cuanto a los patrones espaciales de la diversidad funcional, Rincón-Díaz et al. (2021) encontraron que la latitud está relacionada con la riqueza funcional en el GSJ, que aumenta hacia los polos. La presencia de frentes térmicos en dicho golfo explicaría la alta variabilidad de roles funcionales encontrada hacia el sur (Rincón-Díaz et al. 2021). Para el caso del golfo

San Matías, la FRic también aumenta hacia mayores latitudes (hacia el sur). Este patrón se hace evidente en la dominancia de la clase Actinopterygii en los lances ubicados en el norte del GSM. La mayoría de las especies que componen esta clase se ubican cerca del centro del espacio funcional y entre sí, con excepción de algunas especies vértice (ej. la merluza común). Por lo tanto, el volumen que ellas delimitan sería menor que aquel determinado por las especies presentes en los lances del sur del golfo, que se posicionan más distantes entre sí y del centro del espacio funcional.

Ambos golfos se caracterizan por tener una baja redundancia funcional. Esto está determinado por la relación positiva encontrada entre la riqueza específica y la riqueza funcional. Esta relación es propia de un ensamble poco redundante (Córdova-Tapia y Zambrano 2015), en el cual las zonas con mayor número de especies registran una mayor ocupación de espacios disponibles en el nicho funcional y, por lo tanto, la presencia de estas especies se traduciría en nuevas funciones en el ecosistema. Para el caso del GSM esta relación sería fundamentalmente espacial, ya que no se encontraron cambios significativos en la riqueza taxonómica a lo largo del periodo estudiado. Hacia el este del golfo, entonces, encontramos una mayor redundancia y ocupación del espacio funcional, mientras que hacia el oeste podría haber nichos disponibles para ser ocupados. Estos resultados están en línea con los resultados de trabajos recientes en el GSM. Ocampo et al. (2016) encontraron que la red trófica del GSM es relativamente simple y presenta nichos disponibles para ser ocupados. Asimismo, el gradiente de PIE encontrado por Svendsen et al. (2020) podría ser un indicio de que nos encontramos frente a un sistema susceptible a ser colonizado por nuevas especies.

En cuanto a la equitatividad funcional (FEve), en el presente trabajo se encontró que este índice tiene una relación positiva con la riqueza específica y una relación negativa con la equitatividad taxonómica. El GSM estuvo caracterizado por una baja equitatividad

taxonómica durante el período estudiado (mín. = 0,055; máx. = 0,387) mientras que la equitatividad funcional alcanzó valores relativamente altos para algunos lances y años (mín.= 0,191, máx.= 0,682). Relaciones similares entre la FEve y la equitatividad taxonómica se han encontrado en otras comunidades demersales (Dencker et al. 2017) y en comunidades de peces tropicales (Villéger et al. 2010). Este contraste entre índices podría ser un indicador de comunidades caracterizadas por unas pocas especies dominantes (ej. la merluza común), con una alta regularidad de la distribución de biomasa entre caracteres funcionales (Dencker et al. 2017). La FEve disminuye frente a dos escenarios: cuando la abundancia se distribuye de forma menos uniforme entre especies (se observan pocas especies con abundancias relativas muy altas), o cuando la distancia funcional entre especies se vuelve más irregular (la distancia no es igual entre todas las especies, hay especies más cercanas entre sí, es decir funcionalmente similares, respecto a otras) (Villéger et al. 2008). En el GSM los valores máximos de FEve encontrados en ciertos lances podrían estar respondiendo a la presencia de especies poco abundantes que no repercuten sobre la equitatividad taxonómica. Estas especies, sin embargo, sí estarían influyendo en el aumento de la FEve mediante la regularización de la distancia de las especies presentes en el nicho funcional.

Por último, se analizaron los cambios en la divergencia funcional (FDiv) en el GSM. La FDiv se mantuvo alta durante todo el período analizado ($>0,85$; Mouillot et al. 2011), sin cambios interanuales significativos. Por lo tanto, las especies dominantes presentes en cada lance son marcadamente distintas entre sí. La aparición y aumento en la frecuencia de ocurrencia de nuevas especies no estaría influyendo en la estructura funcional del ensamble, en términos de las especies dominantes. Esta alta divergencia funcional constante podría estar asociada a la dominancia de la merluza común en la mayoría de los lances, ya que se trata de una especie vértice, distinta funcionalmente a todas las demás especies que componen el ensamble. Este

patrón es opuesto al encontrado para otras comunidades de peces en trabajos recientes (McLean et al. 2019, Rincón-Díaz et al. 2021). En el Mar del Norte, McLean et al. (2019) encontraron que, a pesar de las diferencias en composición taxonómica entre las zonas Norte y Sur, que aumenta con los años, los caracteres funcionales tienden a converger a lo largo del tiempo, es decir que son cada vez más similares entre sí. Esta convergencia estaría asociada a los efectos del cambio climático global (McLean et al. 2019). En el GSJ también se encontró una homogeneización de caracteres funcionales de las especies desembarcadas a partir del 2003, como consecuencia de la pesca por redes de arrastre que allí se desarrolla (Rincón-Díaz et al. 2021).

La FDiv calculada para el GSM también registró una relación negativa tanto con la riqueza taxonómica como con la equitatividad taxonómica. Es decir que, las especies dominantes en los lances de mayor riqueza y equitatividad taxonómica son más similares entre sí, en términos de sus caracteres funcionales, que las especies que dominan los lances con valores de riqueza taxonómica y equitatividad mínimos.

Sin embargo, considerando los resultados de los modelos elegidos para este trabajo, la diversidad funcional no presentaría un gradiente espacial estadísticamente significativo como el detectado para la diversidad taxonómica (Svendsen et al. 2020 y resultados del presente trabajo). Específicamente, la longitud geográfica no fue incluida en los modelos seleccionados para la presente tesina, ya que su efecto no resultó estadísticamente significativo ($p > 0,05$). Sin embargo, la correlación encontrada entre la riqueza específica y esta variable (0,54) podría estar enmascarando su efecto. Adicionalmente, la ausencia o disminución en la intensidad de estos patrones en determinados años, podría estar obstaculizando la detección de la longitud como una variable determinante en el comportamiento de la diversidad funcional. Por lo tanto, sería oportuno analizar la interacción

entre la longitud y el año en futuros trabajos. Al analizar los mapas de interpolación realizados para los índices de diversidad funcional, se observa que la riqueza funcional es máxima hacia el este del GSM, siguiendo un patrón similar al encontrado para la riqueza taxonómica. Este patrón se observa marcadamente para los años 2007 y 2009, y con menor intensidad en 2006 y 2018, pero está ausente en el año 2016. La divergencia funcional, por el contrario, registró valores máximos hacia el oeste del GSM. Este patrón se observa principalmente para el año 2009, y con menor intensidad para los años 2006, 2007 y 2016. En 2018 la divergencia funcional parecería ser más homogénea en todo el golfo.

A nivel global, se han registrado patrones inversos de estas dos medidas de diversidad funcional en comunidades marinas (Stuart-Smith et al. 2013, Mindel et al. 2016, Riera et al. 2017). En estos ambientes, la principal causa de la discrepancia entre FRic y FDiv parece estar dada por la presencia de especies funcionalmente únicas que tienden a ser raras en términos de su abundancia. En estos sistemas, el aumento de la FDiv está asociado a un aumento de la equitatividad taxonómica (Riera et al. 2017). En el caso del ensamble demersal del GSM, por el contrario, la FDiv tiene una relación negativa con la equitatividad taxonómica. En líneas generales, la FDiv disminuye cuando la abundancia de especies con caracteres funcionales extremos disminuye (Mason y Mouillot 2013). La región oeste del GSM, dominada por la clase Actinopterygii registró los valores más altos de FDiv. La disminución de la abundancia de la merluza común, en particular, hacia los lances del este del golfo podría estar determinando el patrón observado para la divergencia funcional. Sin embargo, identificar con precisión a las especies que determinan las variaciones de FDiv excede los objetivos de esta tesis.

Se ha encontrado que la variación temporal en los patrones espaciales de la diversidad funcional en comunidades de peces puede reflejar cambios en las abundancias relativas de los

caracteres funcionales presentes, o cambios en la biomasa dentro de las comunidades, asociados a gradientes de actividad antrópica y filtros ambientales (i.e. condiciones abióticas a las que unas pocas especies, con combinaciones específicas de ciertas características, pueden sobrevivir; Dencker et al. 2017) y no necesariamente estar relacionados con los patrones espaciales de riqueza específica. Por lo tanto, más allá de la relación entre la diversidad funcional y la riqueza específica encontrada en este trabajo, podría haber otras variables ambientales y/o antrópicas como la pesca de arrastre que estén determinando los patrones espaciales que se registraron en el golfo. Por lo tanto, sería conveniente incluir datos acerca de distintas variables ambientales (temperatura, salinidad, concentración clorofila) e indicadores de impacto de actividades antrópicas, como la pesca, en futuros análisis.

CONCLUSIONES

La metodología elegida para el desarrollo de la tesina permitió responder las preguntas de investigación planteadas:

- El gradiente longitudinal (aumento hacia la boca del golfo) de riqueza de especies detectado para el GSM entre 2006 y 2009 se mantuvo hasta el 2018.
- La riqueza funcional exhibió un patrón latitudinal con valores mínimos hacia el norte, sin embargo, esto no se observó para el resto de los índices de diversidad funcional (equitatividad funcional y divergencia funcional).
- La riqueza específica se mantuvo constante a lo largo del período estudiado, mientras que los índices de heterogeneidad (exponencial de Shannon, inversa de Simpson) y la equitatividad taxonómica aumentaron para el último año de campaña (2018).
- La riqueza funcional aumentó entre 2006 y 2018. La equitatividad funcional y la divergencia funcional, por otro lado, se mantuvieron constantes.

- Durante el período de 12 años estudiado se encontraron cambios en las abundancias relativas y la presencia/ausencia de alrededor del 20% de las especies del ensamble demersal, pero estos no repercutieron en cambios significativos en el índice de disimilitud analizado.
- Las tres componentes de la diversidad funcional (riqueza funcional, equitatividad funcional y divergencia funcional) están relacionadas tanto con la riqueza específica como con la equitatividad taxonómica, por lo que los cambios en estos índices se traducen en cambios en la diversidad funcional. La riqueza funcional y la equitatividad funcional se relacionan de forma positiva con la riqueza específica y negativamente con la equitatividad, mientras que la divergencia funcional se relaciona de forma negativa con ambos indicadores de la diversidad alfa.

BIBLIOGRAFÍA

- Acha EM, Mianzan HW, Guerrero RA, Favero M, Bava J (2004)** Marine fronts at the continental shelves of austral South America. *Journal of Marine Systems* 44 (1–2): 83–105
- Alonso R, Romero MA, Ocampo Reinaldo M, Bustelo PE, Medina AI, González R (2019)** The opportunistic sense: The diet of Argentine hake *Merluccius hubbsi* reflects changes in prey availability. *Regional Studies in Marine Science* 27:100540
- Amoroso RO, Gagliardini DA (2010)** Inferring complex hydrographic processes using remote-sensed images: turbulent fluxes in the Patagonian gulfs and implications for scallop metapopulation dynamics. *Journal of Coastal Research* 26: 320–332
- Atkinson LJ, Leslie RW, Field JG, Jarre A (2011)** Changes in demersal fish assemblages on the west coast of South Africa, 1986–2009. *African Journal of Marine Science* 33(1): 157-170
- Baselga A (2009)** Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19 (1): 134–143
- Baselga A (2012)** The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography* 21: 1223-1232
- Bellwood DR, Wainwright PC, Fulton CJ, Hoey A (2002)** Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology* 16: 557-562
- Bellwood DR, Wainwright PC, Fulton CJ, Hoey A (2006)** Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceeding of the Royal Society* 273: 101-107
- Bianchi G, Gislason H, Graham K, Hill L, Jin X, et al. (2000)** Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES Journal of Marine Science* 57(3): 558–571
- Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N (2011)** Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079-1087
- Carreto JI, Verona CA, Casal AB, Laborde A (1974)** Fitoplancton, pigmentos y condiciones ecológicas del Golfo San Matías I. Campaña SAO I (Marzo 1971) Instituto de Biología Marina de Mar del Plata, Contribución No. 235
- Choueiry G (2021)** Understand Forward and Backward Stepwise Regression. <https://quantifyinghealth.com/stepwise-selection/>
- Coller M, Osovnikar P, Narvarte M, Perier R, González R, et al. (2004)** Estado de situación de los recursos pesqueros del Golfo San Matías, sus pesquerías, especies asociadas y ambiente: informe ad hoc para la evaluación preliminar de las pesquerías marinas de Río Negro con vistas a la certificación de su sustentabilidad. Instituto De Biología Marina Y Pesquera “Alte. Storni”. Informe No. 03/04
- Coller NM (2012)** Biología, ecología y explotación de la “raya platana” *Atlantoraja platana* (Günther, 1880) (Chondrichthyes, Rajidae) del golfo San Matías. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Buenos Aires, Argentina. pp. 187
- Córdova-Tapia F, Zambrano L (2015)** La diversidad funcional en la ecología de

- comunidades. *Ecosistemas* 24 (3):78-87
- Cornwell WK, Schwilk DW, Ackerly DD (2006)** A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87 (6): 1465-1471
- Crowe TP, Russell R (2009)** Functional and taxonomic perspectives of marine biodiversity: relevance to ecosystem processes. En: Wahl M (ed.) *Marine hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity, change*. Elsevier, pp 375-390
- D'agata S, Mouillot D, Kulbicki M, Andréfouët S, Bellwood D, et al. (2014)** Human-Mediated Loss of Phylogenetic and Functional Diversity in Coral Reef Fishes. *Current Biology* 24 (5): 555–560
- Dencker TM, Pecuchet L, Beukhof E, Richardson K, Payne MR, Lindergen M (2017)** Temporal and spatial differences between taxonomic and trait biodiversity in a large marine ecosystem: Causes and consequences. *PLoS ONE* 12 (12): e0189731
- Di Giacomo EE, Perier MR (1991)** Evaluación de la biomasa y explotación comercial del pez gallo (*Callorhynchus callorhynchus*) en el Golfo San Matías, Argentina. *Frente Marítimo*. 9(A): 7- 13.
- Di Giacomo EE, Perier MR (1992)** Retracción de la pesquería demersal del golfo San Matías: ¿escasez de recursos o disminución de la eficiencia? *Frente Marítimo* (11) Sec. A: 7-13
- Di Giacomo EE, Calvo J, Perier MR, Morriconi ER (1993)** Spawning aggregations of *Merluccius hubbsi* in patagonian waters: evidence for a single stock? *Fisheries Research* 16: 9-16
- Díaz S, Cabido M (2001)** Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TRENDS in Ecology & Evolution* 16:646-655
- Díaz S, Settele J, Brondízio E, Brondízio ES, Ngo HT, et al. (2019)** Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES, 56 p
- Diez J, D'Antonio C, Dukes J, Grosholz E, Olden J, et al. (2012)** Will extreme climatic events facilitate biological invasions? *Frontiers in Ecology and the Environment* 10(5)
- Dornelas M, Gotelli NJ, McGill B, Shimadzu H, Moyes F, Sievers C, Magurran AE (2014)** Assemblage Time Series Reveal Biodiversity Change but Not Systematic Loss. *Science* 344:296–299
- Duffy JE (2002)** Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* 99: 201-219
- Ellingsen KE, Anderson MJ, Shackell NL, Tveraa T, Yoccoz NG, Frank KT (2015)** The role of a dominant predator in shaping biodiversity over space and time in a marine ecosystem. *Journal of Animal Ecology* 84: 1242–1252.
- Estalles ML (2012)** Características de historia de vida y explotación comercial de la raya *Sympterygia bonapartii* en el Golfo San Matías. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Esteves JL, Solís M, Sastre V, Santinelli N, Gil M, et al. (1996)** Evaluación de la contaminación urbana de la Bahía San Antonio. Fundación Patagonia Natural, Chubut

(Argentina) Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica. Informe Técnico No.20

- Fonseca CR, Ganade G (2001)** Species Functional Redundancy, Random Extinctions and the Stability of Ecosystems. *Journal of Ecology* 89 (1): 118-125
- Froese R, Pauly D (2021)** FishBase. World Wide Web electronic publication.
www.fishbase.org
- Funes M (2020)** Efectos de la pesca de arrastre sobre la estructura trófica del norte del Golfo San Jorge. En: Universidad Nacional de Mar del Plata 171 p
- Gagliardini DA, Rivas AL (2004)** Environmental characteristics of San Matías Gulf obtained from LANDSAT-TM and ETM+ data. *Gayana (Concepc)* 68: 186–193
- Gamfeldt L, Lefcheck JS, Byrnes JEK, Cardinale BJ, Duffy JE, Griffin JN (2015)** Marine biodiversity and ecosystem functioning: what’s known and what’s next? *Oikos* 124 (3):252–265
- González RA, Narvarte M, Morsan E (2004)** Estado de situación de los recursos pesqueros del Golfo San Matías, sus pesquerías, especies asociadas y ambiente: informe ad hoc para la evaluación preliminar de las pesquerías marinas de Río Negro con vistas a la certificación de su sustentabilidad. *Inf. Téc. IBMP “Alte. Storni”* No. 03/04.
- González R, Narvarte M, Caille G (2007)** An assessment of the sustainability of the hake *Merluccius hubbsi* artisanal fishery in San Matías Gulf, Patagonia, Argentina. *Fisheries Research* 87: 58-67
- González R, Svendsen G, Romero MA, Ocampo Reinaldo M, Maggioni M (2018)** Campaña de Investigación Pesquera ReDe 2018 – Resultados preliminares. Programa de investigación para la evaluación del efectivo pesquero de merluza del Golfo San Matías. Convenio CONICET-CIMAS (ex IBMPAS). Universidad Nacional del Comahue. 12 p.
- Gotelli NJ, Moyes F, Antão LH, Blowes SA, Dornelas M, et al. (2021)** Long-term changes in temperate marine fish assemblages are driven by a small subset of species. *Global Change Biology* 28:46–53
- Gower, JC (1966)** Some Distance Properties of Latent Root and Vector Methods Used in Multivariate Analysis. *Biometrika Trust* 53:325-338
- Graham NAJ, Chabanet, P, Evans RD, Jennings S, Letourneur Y, et al. (2011)** Extinction vulnerability of coral reef fishes. *Ecology Letters* 14:341-348
- Greenstreet SPR, Hall SJ (1996)** Fishing and the ground-fish assemblage structure in the North-western North Sea: an analysis of long-term and spatial trends. *Journal of Animal Ecology*, 65: 577–598.
- Gulland JA, Garcia S (1984)** Observed patterns in multispecies fisheries. En: RM May (ed) *Exploitation of Marine Communities*. Springer-Verlag, Berlin, pp 155-190
- Haedrich RL, Barnes SM (1997)** Changes over time of the size structure in an exploited shelf fish community. *Fisheries Research* 31: 229–239
- Heino J (2005)** Functional biodiversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams. *Freshwater Biology* 50 (9):1578–1587

- Heino J (2008)** Patterns of functional biodiversity and function-environment relationships in lake littoral macroinvertebrates. *Limnology and Oceanography* 53 (4):1446–1455
- Heino J, Mykrä H, Hämäläinen H, Aroviita J, Muotka T (2007)** Responses of taxonomic distinctness and species diversity indices to anthropogenic impacts and natural environmental gradients in stream macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 52 (9):1846–1861
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, et al. (2005)** Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3–35
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2016)** iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7 (12): 1451–1456
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, et al. (2001)** Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *Science* 293 (5530): 629-638
- Johnson CN, Balmford A, Brook BW, Buettel JC, Galetti M, et al. (2017)** Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science* 356:270– 275
- Jost L, González-Oreja J (2012)** Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoológica Lilloana* 56: 3-14
- Khedkar GD, Jadhao BV, Khedkar CD, Chavan NV (2003)** FISH | Pelagic Species of Temperate Climates. En: Caballero B, Finglas PM, Trugo LC (eds.) *Encyclopedia of Food Sciences and Nutrition*, pp 2428–2432
- Kuparinen A, Merilä J (2007)** Detecting and managing fisheries-induced evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 22 (12): 652-659
- Lawton JH, Brown VK (1993)** Redundancy in ecosystems. En: Schulze ED, Mooney HA (eds.) *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer, pp 255-268
- Lenoir J, Bertrand R, Comte L, Bourgeaud L, Hattab T, et al. (2020)** Species better track climate warming in the oceans than on land. *Nature Ecology & Evolution* 4: 1044–1059
- Li W, He S, Cheng X, Mingqiang Z (2021)** Functional diversity outperforms taxonomic diversity in revealing short-term trampling effects. *Scientific Reports* 11(18889)
- Lucifora LO, García VB, Menni RC, Worm B (2012)** Spatial patterns in the diversity of sharks, rays, and chimaeras (Chondrichthyes) in the Southwest Atlantic. *Biodiversity and Conservation* 21 (2): 407–419
- Magurran, AE (1988)** *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey.
- Magurran AE (2004)** *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Magurran AE, Dornelas M, Moyes F, Gotelli NJ, McGill B (2015)** Rapid biotic homogenization of marine fish assemblages. *Nature Communications* 6(8405)
- Maire E, Grenouillet G, Brosse S, Villéger S (2015)** How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality

- of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography* 24 (6):728-740
- Mason N, Mouillot D (2013)** Functional Diversity Measures. En: Levin S (ed) *Encyclopedia of Biodiversity*, Academic Press, Waltham MA, pp 597-608
- Mason NWH, Lanoiselée C, Mouillot D, Wilson JB, Argillier C (2008)** Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *Journal of Animal Ecology* 77: 661-669
- McLean M, Mouillot D, Lindergren M, Villéger S, Engelhard G, et al. (2019)** Fish communities diverge in species but converge in traits over three decades of warming. *Global Change Biology* 25:3972-3984
- McLenaghan NA, Tyler AC, Mahl UH, Howarth RW, Marino RM (2011)** Benthic macroinvertebrate functional diversity regulates nutrient and algal dynamics in shallow estuary. *Marine Ecology Progress Series* 426: 171-184
- Menni RC (1983)** Los peces en el medio marino. Estudio Sigma SRL, Buenos Aires.
- Mindel BL, Neat FC, Trueman CN, Webb TJ, Blanchard JL (2016)** Functional, size and taxonomic diversity of fish along a depth gradient in the deep sea. *PeerJ* 4:2387
- Ministerio de Agricultura Ganadería y Pesca.** Desembarques de capturas marítimas totales. https://www.magyp.gob.ar/sitio/areas/pesca_maritima/desembarques/
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010)** Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867-876.
- Mouillot D, Villéger S, Scherer-Lorenzen M, Mason NWH (2011)** Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. *PLoS ONE* 6 (3): e17476
- Mouzo FH, Paterlini CM (2017)** Geología submarina del golfo norpatagónico San Matías. *Revista De La Asociación Geológica Argentina* 74 (4): 553-569
- Myers R, Worm B (2003)** Rapid Worldwide Depletion of Predatory Fish Communities. *Nature* 423: 280-3
- Narvarte M, Firstater F, Ocampo Reinaldo M, Camarero M, Osovnikar FP, González R (2013)** Resultados preliminares del monitoreo de las actividades de pesca comercial y experimental de langostino *Pleoticus muelleri* en el Golfo San Matías. Inf. Téc. IBMP “Alte. Storni” No.07/2013.
- Ocampo Reinaldo M (2010)** Evaluación pesquera integral de la merluza común (*Merluccius hubbsi marini*, 1933) del Golfo San Matías y efectos de la explotación de esta especie sobre otros componentes de la trama trófica. En: Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba, 156 p
- Ocampo Reinaldo M, González R, Williams G, Storero L, Romero M, et al. (2013)** Spatial patterns of the Argentine hake *Merluccius hubbsi* and oceanographic processes in a semi-enclosed Patagonian ecosystem. *Marine Biology Research* 9
- Ocampo Reinaldo M, González R (2016)** Campaña de Investigación Pesquera ReDe 2016 - Plan de Campaña. Informe Técnico STAN IBMPAS / CONICET No.05/2016.
- Ocampo Reinaldo MO, Milessi AC, Romero MA, Crespo E, Wolff M, González RA (2016)** Assessing the effects of demersal fishing and conservation strategies of marine

- mammals over a Patagonian food web. *Ecological modelling* 331:31–43.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin P, et al. (2015)** *Vegan: Community Ecology Package*. R Package.
- Olden J, Rooney T (2006)** On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 15: 113 - 120
- Pacheco AS, González MT, Bremner J, Oliva M, Heilmayer O, et al (2011)** Functional diversity of marine microbenthic communities from sublittoral soft-sediment habitats off northern Chile. *Helgoland Marine Research* 65: 413-424
- Palomares MLD, Pauly D (2021)** SeaLifeBase. World Wide Web electronic publication. www.sealifebase.org
- Pauly D (1979)** Theory and management of tropical multispecies stocks: a review, with emphasis on the Southeast Asian demersal fisheries. *ICLARM Studies and Reviews*.1: 1-35
- Pauly D, Froese R (2017)** Fish Stocks. En: Levin S (ed) *Encyclopedia of Biodiversity*, Elsevier, Waltham MA.
- Perier MR, Estalles M, Coller NM, Suarez MN, Mora GJ, Di Giacomo EE (2011)** Chondrichthyan fauna of San Matías Gulf, Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 13(2): 213- 220
- Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD (2005)** Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*. 308(5730):1912-5.
- Petchey O, O’Gorman E, Flynn D (2009)**. A functional guide to functional diversity measures. En: S Naeem, DE Bunker, A Hector, M Loreau, C Perrings (eds) *Biodiversity, Ecosystem Functioning and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective*. Oxford University Press, pp 49-59
- Petter C, Sepúlveda L, Giménez L, Fernández-Cates VH, Kroeck M, et al. (2018)** Descripción de la pesquería de langostino (*Pleoticus mulleri*) en el Golfo San Matías. I. Características biológico-pesqueras de la especie durante las temporadas Informe Técnico No. 10/2018
- Pielou EC (1975)** *Ecological Diversity*. John Wiley and Sons, New York.
- Pinsky ML, Jensen OP, Ricard D, Palumbi SR (2011)** Unexpected patterns of fisheries collapse in the world’s oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (20): 8317–8322
- Piola A, Scasso LM (1988)** Circulación en el Golfo San Matías. *Geoacta* 15: 33-51.
- Pisoni JP, Rivas AL, Piola AR (2015)** On the variability of tidal fronts on a macrotidal continental shelf, Northern Patagonia, Argentina. *Deep Sea Res II* 119: 61–68
- Poloczanska ES, Burrows MT, Brown CJ, García Molinos J, Halpern BS, et al. (2016)** Responses of Marine Organisms to Climate Change across Oceans. *Frontiers in Marine Science*, 3
- Pörtner HO, Knust R (2007)** Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science* 5-315(5808):95-7
- Pörtner HO, Peck MA (2010)** Climate change effects on fishes and fisheries: towards a

- cause-and-effect understanding. *Journal of Fish Biology* 77(8):1745-79.
- QGIS Development Team (2021)** QGIS Geographic Information System. Open-Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.
- R Core Team (2021)** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rapoport EH (1994)** Remarks on marine and continental biogeography: an areographical viewpoint. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 343: 71–78
- Riera R, Tuset V, Rodríguez M, Monterroso Hoyos O, Lombarte A (2017)** Analyzing functional diversity to determine the effects of fish cages farms in insular coastal fish assemblages. *Aquaculture* 479: 384-395
- Rincón-Díaz MP, Bovcon ND, Cochia PD, Góngora ME, Galván DE (2021)** Fish functional diversity as an indicator of resilience to industrial fishing in Patagonia Argentina. *Journal of Fish Biology*
- Rivas AL, Pisoni JP (2010)** Identification, characteristics and seasonal evolution of surface thermal fronts in the Argentinean Continental Shelf. *Journal of Marine Systems* 79: 134–143
- Rogers SI, Ellis JR (2000)** Changes in the demersal fish assemblages of British coastal waters during the 20th century. *ICES Journal of Marine Science* 57: 866–881
- Romero MA, González R, Zaidman P, Millán D (2007)**. Síntesis histórica. Estadísticas de desembarcos pesqueros, artesanales e industriales del Golfo San Matías, Río Negro. IBMP Serie Publicaciones 7:23-8
- Romero MA, González RA, Ocampo Reinaldo M (2008)** Análisis histórico de la composición por especie de los desembarcos de la pesquería de arrastre demersal del golfo San Matías: identificación y caracterización de ciclos productivos. IBMP. Ser. Publ 7:1-25
- Romero MA, Dans S, González R, Svendsen G, Garcia N, Crespo E (2011)** Solapamiento trófico entre el lobo marino de un pelo *Otaria flavescens* y la pesquería de arrastre demersal del golfo San Matías, Patagonia, Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Research* 39 (2):344–358
- Romero MA, Ocampo Reinaldo M, Williams G, Narvarte M, Gagliardini DA, González R (2013)** Understanding the dynamics of an enclosed trawl demersal fishery in Patagonia (Argentina): A holistic approach combining multiple data sources. *Fisheries Research* 140: 73-82
- Rosenfeld J (2002)** Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98: 156-162.
- Sagouis A, Jabot F, Argillier C (2016)** Taxonomic versus functional diversity metrics: how do fish communities respond to anthropogenic stressors in reservoirs? *Ecology of Freshwater Fish*, 26 (4):621-635
- Sainsbury KJ, Campbell RA, Lindholm R, Whitelaw AW (1997)** Experimental management of an Australian multispecies fishery: examining the possibility of trawl-induced habitat modification. En: EK Pikitch, DD Hoppers, MP Sissenwine (eds) *Global Trends: Fisheries Management*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland pp 107-112

- Sardella NH, Timi JT (2004)** Parasites of Argentine hake in the Argentine Sea: population and infracommunity structure as evidence for host stock discrimination. *Journal of Fish Biology*, 65(6):1472–1488.
- Scherer-Lorenzen M (2005)** Biodiversity and ecosystem functioning: basic principles. En: Barthlott, W, Linsenmair E, Porembski S (eds) *Biodiversity: Structure and Function*. Eolss Publishers, Oxford.
- Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C (2010)** A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* 80: 469-484
- Sepúlveda L (2018)** Distribución y abundancia de la fauna acompañante en la pesquería del langostino *Pleotius muelleri* (Bate 1888) del Golfo San Matías, Río Negro, Argentina. Tesis de grado Lic. Biología Marina. UNCo 63p.
- Sepúlveda L, Góngora ME, Petter C, Fernández-Cartes VH, Mortensen M, et al. (2018)** Descripción de la pesquería de langostino (*Pleoticus mulleri*) en el Golfo San Matías. II. Distribución y caracterización de la fauna acompañante. Informe Técnico No. 11/2018
- Shao C (2019)** Backward Selection- a way to final model. PharmaSUG, PO-077.
- Sharp G, Csirke J (1984)** Proceedings of the Expert Consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. *FAO Fisheries Report* 291(2): 1 - 553.
- Stuart-Smith R, Bates A, Lefcheck J, Duffy J, Baker S, et al. (2013)** Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature* 501: 539-42
- Svendsen GM, Ocampo Reinaldo M, Romero MA, Williams G, Magurran A, et al. (2020)** Drivers of diversity gradients of a highly mobile marine assemblage in a mesoscale seascape. En revisión en *Marine Ecology Progress Series*.
- Taylor BW, Flecker AS, Hall RO (2006)** Loss of a Harvested Fish Species Disrupts Carbon Flow in a Diverse Tropical River. *Science* 313(5788):833–836.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997)** The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302
- Tonini MH, Palma ED, Piola AR (2013)** A numerical study of gyres, thermal fronts and seasonal circulation in austral semi-enclosed gulfs. *Cont Shelf Res* 65: 97–110
- Trinidad-Santos I, Moyes F, Magurran AE (2020)** Global change in the functional diversity of marine fisheries exploitation over the past 65 years. *Proceedings of the Royal Society B* 287(2020889)
- Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2008)** New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290-2301.
- Villéger S, Miranda JR, Hernández DF, Mouillot D (2010)** Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20:1512-1522.
- Villéger S, Brosse S, Mouchet M, Moulliot D, Vanni MJ (2017)** Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences* 79:783-801
- Weihner E (2011)** A primer of trait and functional diversity. *Biological diversity: frontiers in*

measurement and assessment, 175-193.

Williams G, Sapoznik M, Ocampo Reinaldo M, Solis M, Narvarte M, et al. (2010)
Comparison of AVHRR and SeaWiFS imagery with fishing activity and in situ data in San Matías Gulf, Argentina. *Int J Remote Sens* 31: 4531–4542

Williams P (2017) “The Model Statistician”, Insights into model selection techniques in Clinical Trials. PhUSE, AS06.

ANEXO

Tablas

Tabla A1. Fechas de las campañas de investigación pesquera de la serie REDE consideradas para el presente trabajo. Se indica la fecha de inicio (Inicio) y finalización (Fin) de cada campaña.

Inicio	Fin	Campaña
27/10/2006	2/11/2006	REDE06
25/10/2007	1/11/2007	REDE07
2/11/2009	8/11/2009	REDE09
11/10/2016	16/10/2016	REDE16
27/11/2018	3/12/2018	REDE18

Tabla A2. Resultados de la regresión de la disimilitud de Jaccard en función del Año. Un valor de $p < 0.05$ indica un efecto significativo de la variable evaluada sobre la variable respuesta.

Residuales

1	2	3	4
0,009211	- 0,006871	- 0,019740	0,017400

Coefficientes

	Valor estimado	Error estándar	valor de p
Intercepto	-1,935739	4,431973	0,705
Año	0,001038	0,002202	0,684

R-cuadrado múltiple: 0,09999

F: 0,222, 1 y 2 gl

Valor de p 0,6838

Tabla A3. Resultados de la regresión de la componente *turnover* de la diversidad beta en función del Año. Un valor de $p < 0,05$ indica un efecto significativo de la variable evaluada sobre la variable respuesta.

Residuales

1	2	3	4
0,03451	- 0,03853	-0,01643	0,02045

Coefficientes

	Valor estimado	Error estándar	valor de p
Intercepto	-3,015816	8,950940	0,768
Año	0,001564	0,004448	0,759

R-cuadrado múltiple: 0,0582

F: 0,1236, 1 y 2 gl

Valor de p 0,7588

Tabla A4. Resultados de la regresión de la componente *nestedness* de la diversidad beta en función del Año. Un valor de $p < 0,05$ indica un efecto significativo de la variable evaluada sobre la variable respuesta.

Residuales

1	2	3	4
0,03451	- 0,03853	-0 ,01643	0, 02045

Coefficientes

	Valor estimado	Error estándar	valor de p
Intercepto	1,0800767	6,2929567	0,880
Año	0,0031269	0,004448	0,882

R-cuadrado múltiple: 0,01393

F: 0,02825, 1 y 2 gl

Valor de p 0 ,882

Tabla A5 Tabla de caracteres funcionales para las especies del ensamble demersal. K= Coeficiente de crecimiento; Lm= talla de madurez; QB= Consumo/biomasa; Trof= Nivel trófico; Prof = profundidad máxima; Temp = preferencia térmica media; TG = tiempo generacional; Gremio = Gremio reproductivo (con las categorías: n = sin protección parental, n_1 = sin protección parental – desovantes en sustratos abiertos, b = portadores, b_1= portadores internos, b_2= portadores externos, g= protectores); Forma = Forma del cuerpo; Posición = Posición en la columna de agua; Natación = Forma de Natación.

Nombre común	K	Lm	QB	Trof	Prof	Temp	TG	Gremio	Forma	Posición	Natación
Abadejo	0,17	38,50	4,20	3,99	200	18,60	5,16	n_1	elongado	demersal	anguilliforme
Anchoita	0,24	14,55	25,60	2,51	200	8,20	3,16	n_1	elongado y ovalado	pelágico y nerítico	subcarangiforme
Bacalao Criollo	0,12	29,00	4,70	4,41	1000	5,70	7,03	n	elongado y ovalado	demersal	subcarangiforme
Brotola	0,20	30,10	6,60	3,94	190	24,80	4,24	n	fusiforme y circular	demersal	subcarangiforme
Cabrilla	0,18	39,10	3,50	3,46	150	7,90	4,89	n	elongado	demersal	anguilliforme
Calamar	0,11	20,23	6,10	3,82	800	10,00	0,75	n_1	tubular	Pelágico	propulsión
Castañeta	0,18	23,60	5,20	3,37	200	11,30	4,54	n	fusiforme	demersal	carangiforme
Cazon	0,12	89,82	2,20	4,34	1100	12,30	8,23	b_1	elongado	bentopelágico	subcarangiforme
Chanchito	0,32	16,90	6,60	3,27	500	6,30	2,64	g	fusiforme	demersal	subcarangiforme
Chucho	0,23	65,20	4,00	3,27	130	24,40	4,11	b_1	otro	bentopelágico	rajiforme
Cocherito	0,64	11,09	9,40	3,73	135	13,20	1,26	n	fusiforme	bentopelágico	subcarangiforme
Espineto	0,14	45,33	4,76	4,37	1460	9,90	6,98	b_1	elongado y comprimido	bentopelágico	subcarangiforme
Estomatopodos	1,30	7,00	12,00	2,02	384	10,00	0,70	b_2	otro	demersal	remo
Gatuzo	0,23	55,96	3,60	3,59	195	7,90	4,33	b_1	elongado	demersal	subcarangiforme
Jurel	0,25	16,12	10,20	3,99	200	22,50	3,09	n_1	fusiforme	asociado a arrecifes	carangiforme
Langostino	1,08	2,95	12,00	2,02	120	13,00	1,08	b_2	elongado y comprimido	bentónico-demersal	remo
Lenguado <i>O. darwini</i>	0,21	18,70	6,00	3,28	80	13,20	3,77	n	corto y/o ancho	demersal	anguilliforme
Lenguado <i>P. orbignyianus</i>	0,12	52,23	3,00	3,45	45	16,10	7,61	n_1	corto y/o ancho y aplanado	demersal	anguilliforme
Lenguado <i>P. isosceles</i>	0,34	32,02	4,00	4,04	190	7,90	2,78	n_1	corto y/o ancho	demersal	anguilliforme
Lenguado <i>P. patagonicus</i>	0,18	44,18	4,90	3,90	200	10,10	4,97	n_1	corto y/o ancho	demersal	anguilliforme
Lenguado <i>X. rasile</i>	0,44	21,70	5,60	3,29	150	12,10	2,05	n_1	corto y/o ancho	demersal	anguilliforme
Loligo	0,34	11,23	6,10	3,20	350	10,00	0,97	n_1	tubular	demersal	propulsión
Lucerna	0,29	21,39	6,10	3,73	200	24,10	2,84	g	elongado	demersal	subcarangiforme
Merluza	0,15	42,64	2,90	4,23	800	6,30	6,16	n_1	elongado y ovalado	bentopelágico	subcarangiforme
Merluza de cola	0,09	59,21	2,00	3,93	500	6,50	11,54	n	elongado y ovalado	bentopelágico	subcarangiforme
Mero	0,28	19,00	4,10	4,01	190	16,20	2,83	n	fusiforme	demersal	subcarangiforme
Munida	0,28	0,88	12,00	2,63	120	6,60	1,00	b_2	otro	bentónico	otro
Palometa	0,31	34,10	4,10	3,40	200	19,30	2,80	n_1	fusiforme	demersal	carangiforme
Pampanito	0,66	22,80	4,90	3,40	133	8,50	1,24	n	fusiforme	bentopelágico	carangiforme
Pescadilla	0,28	27,02	4,67	3,90	60	15,90	3,07	n	fusiforme	demersal	labriforme
Pez Ángel	0,15	67,10	2,60	4,39	360	15,80	6,30	b_1	otro	demersal	rajiforme
Pez Gallo	0,08	45,44	3,48	3,40	116	11,30	2,10	n_1	elongado	demersal	oscilatorio
Pez Luminoso	3,21	3,86	10,90	3,10	200	19,70	0,30	n	elongado	batipelágico	ostraciforme
Pez Palo	0,26	32,07	5,00	4,17	200	10,40	3,44	n	elongado	demersal	subcarangiforme
Pintarroja	0,17	39,10	3,70	3,77	78	10,60	5,18	n_1	elongado	demersal	subcarangiforme
Raneya	0,43	19,00	6,80	3,62	150	9,10	1,85	n_1	elongado y comprimido	demersal	anguilliforme
Raya <i>A. platana</i>	0,10	44,80	3,40	4,15	181	18,30	8,94	n_1	otro (aplanado)	demersal	rajiforme
Raya <i>Bathyraya</i> sp.	0,09	19,00	35,90	3,83	771	5,60	17,22	n_1	otro (aplanado)	demersal	rajiforme
Raya <i>Dipturus</i> sp.	0,07	133,77	1,00	4,09	450	6,00	16,54	n_1	otro (aplanado)	batidemersal	rajiforme
Raya Eléctrica	0,16	31,00	4,40	3,29	165	10,40	5,77	b	otro (aplanado)	demersal	rajiforme
Raya Lenticulada	0,16	28,50	4,60	3,50	160	18,20	5,25	n_1	otro (aplanado)	demersal	rajiforme
Raya Lisa	0,21	32,78	4,10	3,91	130	14,80	4,11	n_1	otro (aplanado)	demersal	rajiforme
Raya Marmorada	0,09	35,60	6,30	3,94	150	12,10	9,61	n_1	otro (aplanado)	demersal	rajiforme
Raya Marrón Oscuro	0,06	76,40	2,70	3,66	188	19,50	15,96	n_1	otro (aplanado)	demersal	rajiforme
Raya Ojona	0,10	43,50	5,70	3,50	150	17,90	8,91	n_1	otro (aplanado)	demersal	rajiforme
Raya Pintada a Lunares	0,12	105,00	3,23	4,50	100	17,10	15,12	n_1	otro (aplanado)	demersal	rajiforme
Raya Reticulada	0,23	0,90	4,70	3,02	150	8,60	6,84	n_1	otro (aplanado)	demersal	rajiforme
Rubio	0,13	24,30	10,20	3,71	200	8,80	6,28	b_1	fusiforme	demersal	balistiforme
Salmón de Mar	0,13	53,50	2,90	3,88	100	14,50	7,07	n_1	fusiforme	demersal	anguilliforme
Savorín	0,20	24,68	4,90	3,40	100	16,90	4,16	n	fusiforme	bentopelágico	subcarangiforme
Testolín Rojo	0,13	24,12	5,20	4,20	200	8,90	6,30	n	fusiforme	demersal	tetraodontiforme
Tiburón Azul	0,10	168,69	0,80	4,35	1000	14,80	11,69	b_1	fusiforme	pelágico y oceánico	carangiforme
Trilla	0,43	18,50	6,40	3,45	60	20,30	1,85	n	fusiforme	demersal	carangiforme

Tabla A6. Relevancia ecológica de los caracteres funcionales elegidos para el presente trabajo. Tabla adaptada de Trinidad-Santos et al. 2020.

Caracter funcional	Relevancia ecológica
Posición en la columna de agua	La posición vertical ocupada por una especie determina su hábitat de alimentación. Esto puede reflejar la influencia de la especie en la transferencia de nutrientes a lo largo de la columna de agua.
Profundidad Máxima	La profundidad máxima puede ser considerada como una aproximación de las condiciones ambientales en las que se encuentra la especie.
Temperatura Media Preferida	La preferencia térmica indica la tolerancia de las especies a los cambios de temperatura.
Crecimiento	Valores altos del factor de crecimiento están asociados a tasas de crecimiento más rápidas.
Relación Consumo/Biomasa	La relación entre el consumo de alimentos y la biomasa se utiliza como medida de la interacción trófica, mostrando cómo fluye la energía en el sistema
Nivel Trófico	El nivel trófico representa la posición de cada especie en la red trófica. Proporciona información sobre las interacciones interespecíficas
Forma del Cuerpo	La forma del cuerpo es una medida de la morfología de las especies. La forma del cuerpo puede influir en ciertos comportamientos como los patrones migratorios y los hábitats que puede ocupar una especie.
Forma de Natación	Las estrategias de locomoción de las especies reflejan diferentes aspectos de su ecología. Por ejemplo, su requerimiento energético.
Tiempo Generacional	El tiempo generacional es una estimación de la edad promedio a partir de la cual las especies alcanzan la madurez sexual.
Talla de Madurez	Talla para la cual el 50% de los individuos de la especie alcanzan la madurez sexual.
Gremio Reproductivo	El gremio reproductivo agrupa especies que comparten estrategias reproductivas similares. La reproducción influye en las dinámicas poblacionales de las especies, afectando su resiliencia ante procesos ambientales y antropogénicos, y es importante para el manejo de las pesquerías.

Tabla A7. Ajuste post hoc de los caracteres funcionales en la ordenación del Analisis de Coordenadas Principales (ACoP). Las columnas PC1, PC2 y PC3 refieren a la correlación entre cada carácter funcional y los ejes del ACoP, el signo (positivo o negativo) indica la dirección de los vectores en el espacio funcional.

Caracter funcional	Niveles	PC1	PC2	PC3
Crecimiento	<i>cuantitativo</i>	-0,675	-0,708	0,206
Talla de Madurez	<i>cuantitativo</i>	0,435	0,827	-0,355
Consumo/Biomasa	<i>cuantitativo</i>	-0,019	-0,486	0,874
Nivel Trófico	<i>cuantitativo</i>	0,275	0,774	-0,570
Profundidad Máxima	<i>cuantitativo</i>	-0,046	0,876	0,480
Temperatura Media Preferida	<i>cuantitativo</i>	0,003	-0,211	-0,978
Tiempo Generacional	<i>cuantitativo</i>	0,735	0,658	-0,161
Gremio Reproductivo	Portadores	0,121	-0,047	0,004
	Portadores – externos	-0,147	-0,201	0,216
	Portadores – internos	-0,038	0,186	-0,004
	Protectores	-0,109	-0,013	-0,006
	Sin protección parental	-0,143	0,004	-0,067
	Sin protección parental – desovantes en sustratos abiertos – en fondos blandos	0,118	-0,028	0,016
Forma del Cuerpo	Elongado	-0,060	0,009	0,001
	Elongado y comprimido	-0,086	-0,007	0,146
	Elongado y ovalado	-0,067	0,161	0,141
	Fusiforme	-0,103	0,011	-0,104
	Fusiforme y circular	-0,110	0,005	-0,100
	Otro	-0,044	-0,050	0,096
	Otro (aplanado)	0,224	-0,001	-0,005
	Corto y/o ancho	0,035	-0,109	0,002
	Corto y/o ancho y aplanado	0,115	-0,064	-0,044
Tubular	0,035	-0,071	0,124	
Posición en la Columna de Agua	Batidemersal	0,335	0,177	0,085
	Batipelágico	-0,260	-0,176	-0,036
	Bentónico	-0,148	-0,157	0,241
	Bentónico-demersal	-0,182	-0,210	0,221
	Bentopelágico	-0,135	0,181	0,044
	Demersal	0,038	-0,036	-0,026
	Pelágico	0,030	-0,003	0,154
	Pelágico y nerítico	-0,057	-0,026	0,260
Pelágico y oceánico	-0,025	0,325	-0,189	
Asociado a arrecifes	-0,032	-0,051	-0,117	
Forma de Natación	Anguiliforme	0,043	-0,086	-0,018
	Balistiforme	-0,051	0,020	-0,056
	Carngiforme	-0,089	0,005	-0,141
	Labriforme	-0,103	-0,056	-0,170
	Oscilatorio	0,049	-0,085	0,026
	Ostraciforme	-0,260	-0,176	-0,036
	Otro	-0,148	-0,157	0,241
	Remo	-0,147	-0,222	0,203
	Propulsión	0,035	-0,071	0,124
	Rajiforme	0,196	0,014	-0,007
	Subcarngiforme	-0,106	0,107	0,037
	Tetraodontiforme	-0,081	0,008	-0,114

Tabla A8. Resultados de la regresión lineal múltiple $FRic = Riqueza Específica + Equitatividad + Año + Latitud$. El estadístico t es el cociente del valor estimado y el error estándar. Un valor de $p < 0,05$ indica un efecto significativo de la variable evaluada sobre la variable respuesta.

Residuales

Mín.	1Q	Mediana	3Q	Máx.
-0,25174	-0,071744	-0,007047	0,073791	0,249427

Coefficientes

	Valor estimado	Error estándar	valor de t	valor de p
Intercepto	-8,978492	3,135202	-2,864	0,004647
Riqueza Específica	0,022659	0,001869	12,124	2,00E-16
Equitatividad	-0,518375	0,1489	-3,481	0,000616
Año	0,003287	0,001479	2,222	0,027458
Latitud	-0,057284	0,020381	-2,811	0,005453

Error estándar residual: 0,09948 - 194 grados de libertad (gl)

R-cuadrado múltiple: 0,4695

R-cuadrado ajustado: 0,4585

F: 42,92, 4 a 194 gl

Valor de $p < 2,2E-16$

Tabla A9. Resultados de la regresión beta $FEve = Riqueza Específica + Equitatividad$. El estadístico z es el cociente del valor estimado y el error estándar. Un valor de $p < 0,05$ indica un efecto significativo de la variable evaluada sobre la variable respuesta.

Residuales

Mín.	1Q	Mediana	3Q	Máx.
-4,7379	-0,6027	-0,0205	0,6267	3,0395

Coefficientes

	Valor estimado	Error estándar	valor de z	valor de p
Intercepto	-0,180231	0,124168	-1,452	0,146638
Riqueza Específica	0,021847	0,006024	3,627	0,000287
Equitatividad	-1,710678	0,472873	-3,618	0,000297

Tipo de estimador: Máxima verosimilitud

Log-likelihood: 220,7 - 4 grados de libertad

Pseudo R2: 0,1156

Número de iteraciones: 10 (BFGS) + 2 (puntuación de Fisher)

Tabla A10. Resultados de la regresión beta $F_{Div} = \text{Riqueza Específica} + \text{Equitatividad}$. El estadístico z es el cociente del valor estimado y el error estándar. Un valor de $p < 0,05$ indica un efecto significativo de la variable evaluada sobre la variable respuesta.

Residuales

Mín.	1Q	Mediana	3Q	Máy.
-2,9343	-0,5307	0,0123	0,4854	4,2876

Coefficientes

	Valor estimado	Error estándar	valor de z	valor de p
Intercepto	4,8084	0,2526	19,036	2,00E-16
Riqueza Específica	-0,08474	0,01169	-7,246	4,29E-13
Equitatividad	-6,48362	0,83791	-7,738	1,01E-14

Tipo de estimador: Máxima verosimilitud

Log-likelihood: 350,6 - 4 grados de libertad

Pseudo R2: 0,3988

Número de iteraciones: 18 (BFGS) + 2 (puntuación de Fisher)

Figuras

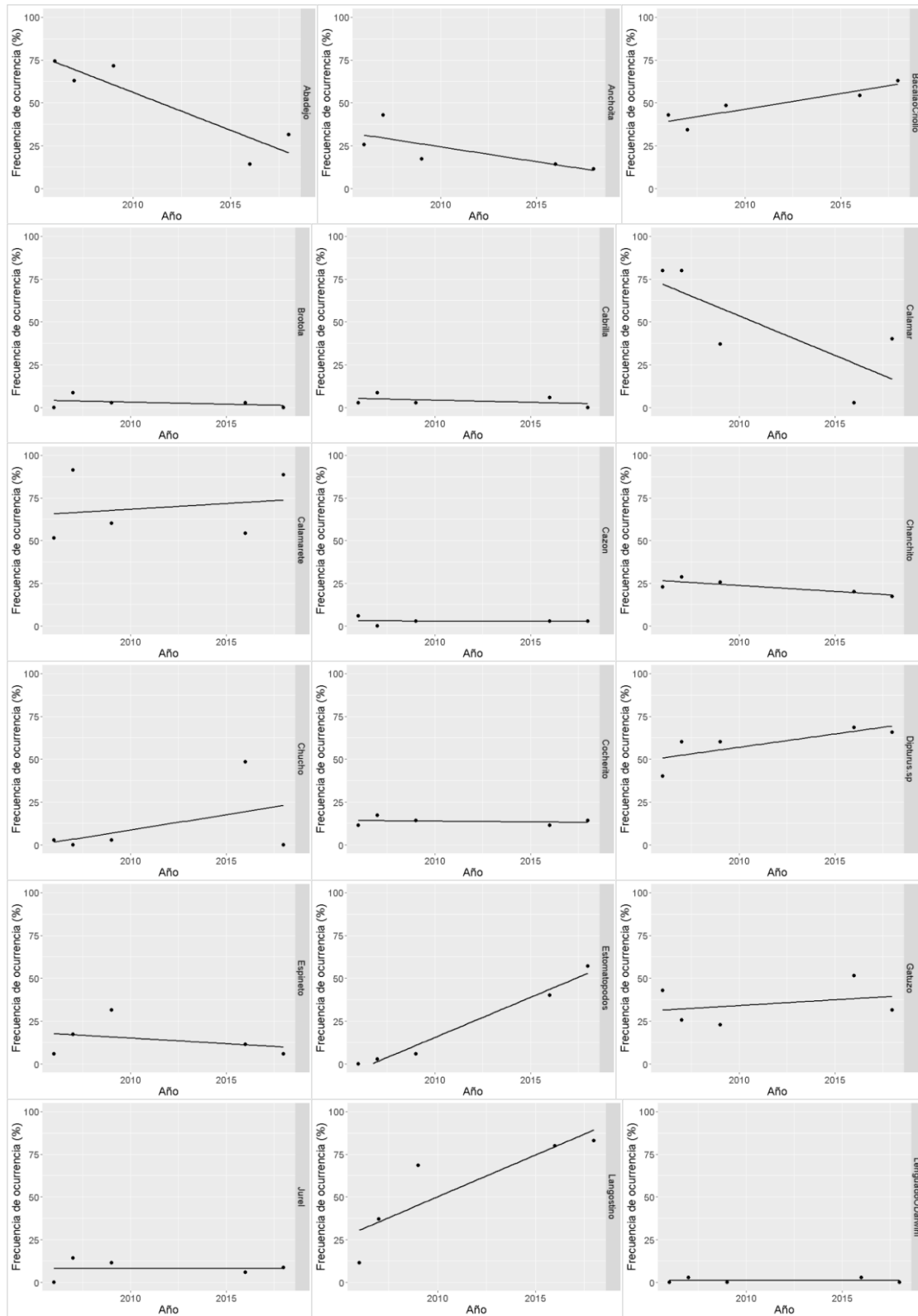
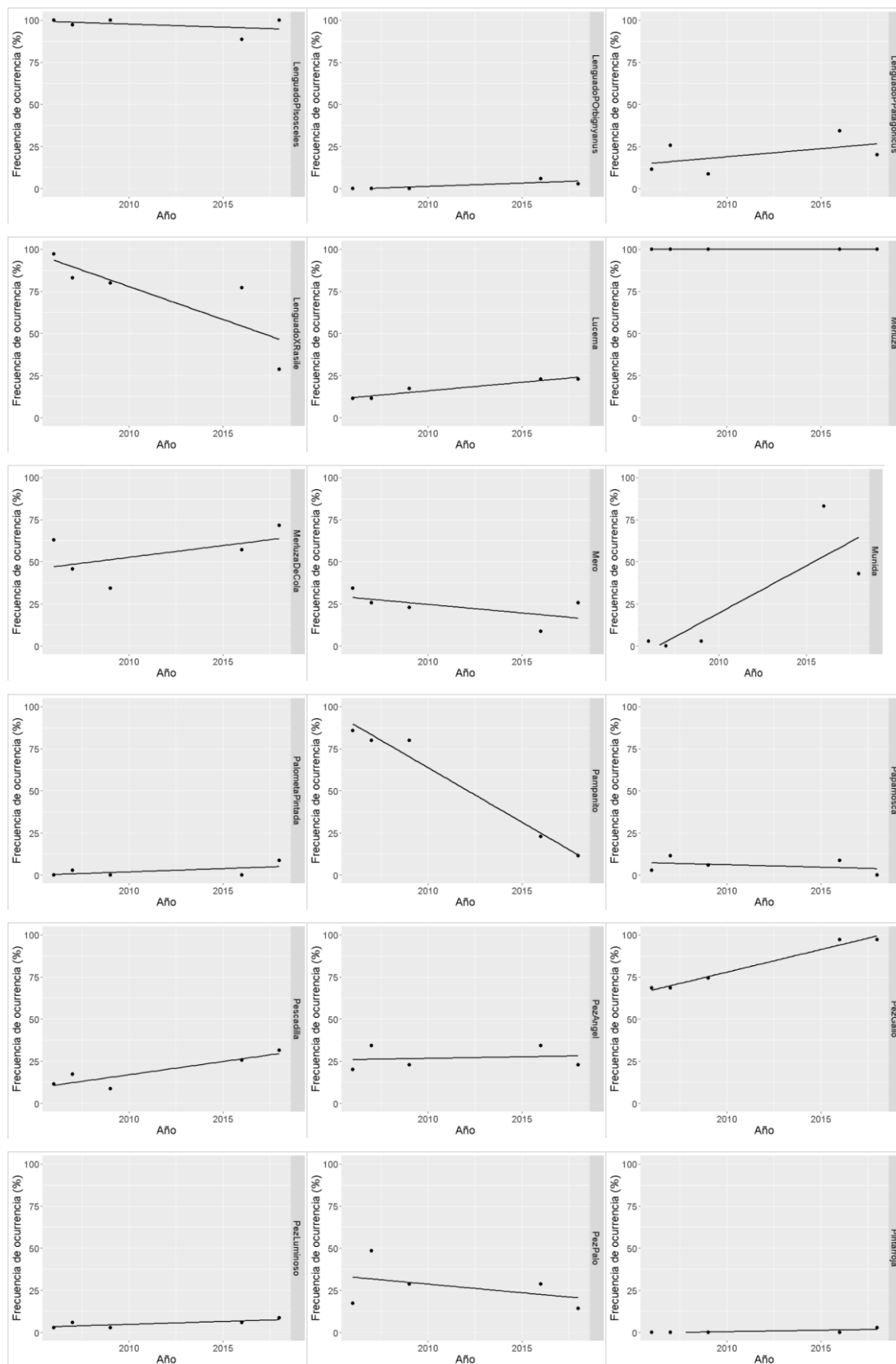
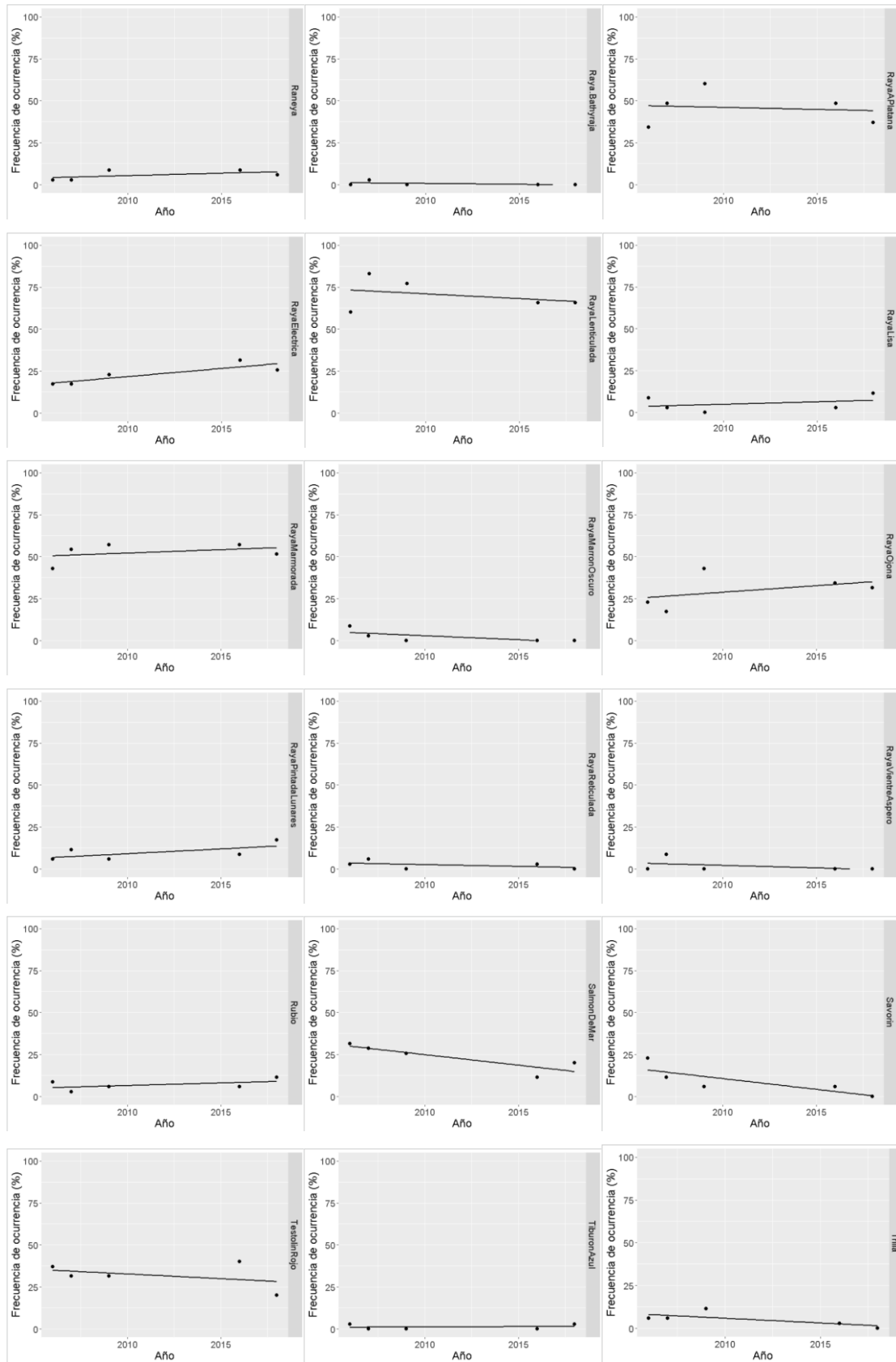


Figura A1. Valores observados y rectas de regresión ajustadas para la frecuencia de ocurrencia para cada una de las especies registradas en el período estudiado (2006-2018).



(Cont.) **Figura A1.** Valores observados y rectas de regresión ajustadas para la frecuencia de ocurrencia para cada una de las especies registradas en el período estudiado (2006-2018).



(Cont.) **Figura A1.** Valores observados y rectas de regresión ajustadas para la frecuencia de ocurrencia para cada una de las especies registradas en el período estudiado (2006-2018).

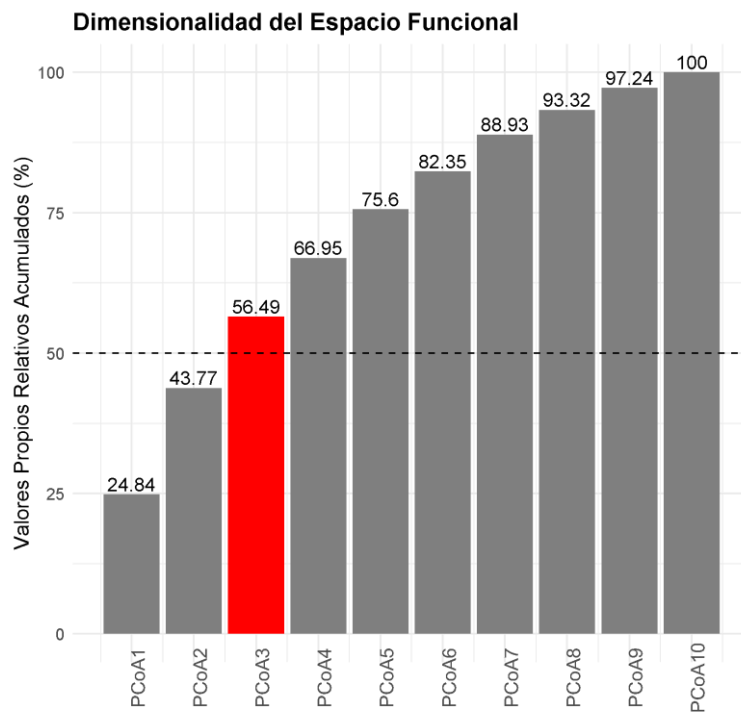
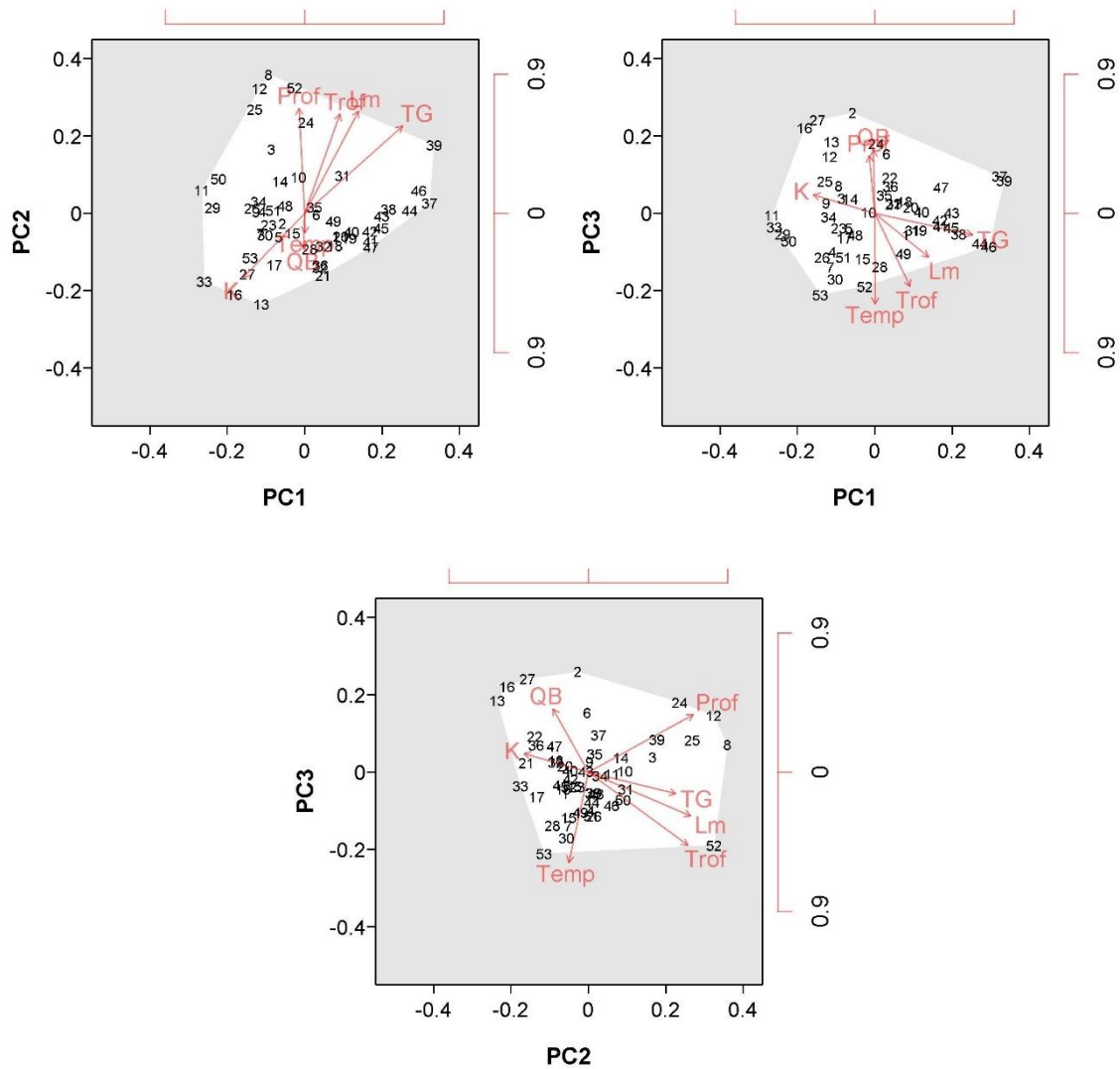


Figura A2. Contribución relativa acumulada de los valores propios (eigenvalues) de los ejes del análisis de coordenadas principales (PCoA) En rojo, el valor acumulado para los tres primeros ejes, que explican más del 50% del espacio funcional.



1 Abadejo	13 Estomatópodo	25 Merluza de cola	37 Raya <i>Bathyraja</i> sp.	49 Salmon de Mar
2 Anchoíta	14 Gatuzo	26 Mero	38 Raya <i>A. platana</i>	50 Savorín
3 Bacalao Criollo	15 Jurel	27 Munida	39 Raya <i>Dipturus</i> sp.	51 Testolín Rojo
4 Brótola	16 Langostino	28 Palometa	40 Raya Eléctrica	52 Tiburón Azul
5 Cabrilla	17 Lenguado <i>O. darwini</i>	29 Pampanito	41 Raya Lenticulada	53 Trilla
6 Calamar	18 Lenguado <i>P. isosceles</i>	30 Pescadilla	42 Raya Lisa	
7 Castañeta	19 Lenguado <i>P. orbignyanus</i>	31 Pez Ángel	43 Raya Marmorada	
8 Cazón	20 Lenguado <i>P. patagonicus</i>	32 Pez Gallo	44 Raya Marrón Oscuro	
9 Chanchito	21 Lenguado <i>X. rasile</i>	33 Pez Luminoso	45 Raya Ojona	
10 Chucho	22 Loligo	34 Pez Palo	46 Raya Pintada a Lunares	
11 Cocherito	23 Lucerna	35 Pintarroja	47 Raya Reticulada	
12 Espineto	24 Merluza común	36 Raneya	48 Rubio	

Figura A3. Posición en el espacio funcional, delimitado por los ejes 1, 2 y 3 del ACoP, de todas las especies que componen el ensamble demersal del GSM, y representación gráfica de las Correlaciones entre los ejes de ACoP y los 7 caracteres funcionales continuos - Profundidad Máxima (Prof), Consumo/Biomasa (QB), Tiempo Generacional (TG), Nivel Trófico (Trof), Talla de Madurez (Lm), Coeficiente de Crecimiento (K) y Preferencia Térmica Media (Temp). La dirección y longitud de los vectores representa el sentido y significancia de la correlación entre estos caracteres con los ejes del ACoP.

Caracteres funcionales (Bibliografía consultada)

- Abelló P, Macpherson E (1990)** Influence of environmental conditions on the distribution of *Pterygosquilla armata capensis* (Crustacea: Stomatopoda) off Namibia, South African Journal of Marine Science 9(1):169-175
- Aedo G, Oyarzún C, Cubillos L, Alarcón R, Peraza M, et al. (2010)** Estado del recurso peje gallo (*Callorhynchus callorhynchus*) y evaluación de medidas de administración. Informe final proyecto del fondo de Investigación Pesquera No. 2007-35
- Arkhipkin AI (1993)** Statolith Microstructure and Maximum age of *Loligo gahi* (Myopsida: Loliginidae) on the Patagonian Shelf. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 73:979-982
- Azuma A (2006)** The biokinetics of flying and swimming. American Institute of Aeronautics and Astronautics, Inc.
- Barbini SA, Sabadin DE, Román JM, Scarabotti PA, Lucifora LO (2021)** Age, growth, maturity and extinction risk of an exploited and endangered skate, *Atlantoraja castelnaui*, from off Uruguay and northern Argentina. Journal of Fish Biology 99(4):1328-1340
- Bento RT, de Melo GAS (2010)** Morphological considerations and range extensions for species of the superfamily Squilloidea (Crustacea: Stomatopoda) in the southwest Atlantic. Pan-American Journal of Aquatic Sciences 5(1): 147-152
- Bernasconi J, Cubillos L, Acuña E, Perier R, Di Giacomo E (2015)** Crecimiento madurez y mortalidad del pez gallo, *Callorhynchus callorhynchus*, en el Golfo San Matías, Patagonia norte, Argentina. Revista de Biología Marina y Oceanografía 50(2): 283-298
- Boschi EE (2018)** Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos.
- Brown J, Laptikhovsky V, Dimmlich W (2010)** Solitary spawning revealed – an in situ observation of spawning behaviour of *Doryteuthis (Amerigo) gahi* (d'Orbigny, 1835) (Cephalopoda: Loliginidae) in the Falkland Islands. Journal of Natural History 44:33-34, 2041-2047
- Cardoso F, Tarazona J, Paredes C (1998)** Aspectos biológicos del calamar patagónico *Loligo gahi* (Cephalopoda: Loliginidae) en Huarmey, Perú. Revista Peruana de Biología 5(1):009-014.
- Crespi Abril AC (2010)** La historia de vida de *Illex argentinus* en el Golfo San Matías. Tesis presentada para optar por el título de Doctor en Biología Universidad Nacional del Comahue
- Crespi Abril AC, Morsan EM, Barón PJ (2008)** Contribution to Understanding the Population Structure and Maturation of *Illex argentinus* (Castellanos, 1960): the Case of the Inner-shelf Spawning Groups in San Matias Gulf (Patagonia, Argentina). Journal of Shellfish Research 27(5): 1225–1231
- De La Garza J (2006)** Estimación de los parámetros de crecimiento del langostino patagónico utilizando frecuencia de tallas para las temporadas 2004 a 2006. Informe técnico. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP)

- De la Garza J, Moriondo Danovaro P, Fernandez M, Ravalli C, Souto V, Waessle J (2017)** An overview of the Argentine red shrimp fishery in Argentina. Biology, fishing, management and ecological interactions. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP)
- Fernández M, Iorio MI, Hernández D, Macchi G (2012)** Studies on the reproductive dynamics of *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) (Crustacea, Decapoda, Solenoceridae) of Patagonia, Argentina. Lat. Am. J. Aquat. Res. 40(4): 858-871
- Froese R, Pauly D (2021)** FishBase. World Wide Web electronic publication.
www.fishbase.org
- Garcia A, Arcarí N, Darrigran G (2012)** Fichas Malacológicas: Calamar (*Ilex argentinus*). Boletín Biológica 26, pp.22-24.
- INFOPE (2021)** Calamar (*Loligo gahi*)
<http://tumi.lamolina.edu.pe/infopes/?product=calamar-loligo-gahi>
- Instituto Nacional de Desarrollo Pesquero (2021)** Calamarete del sur.
<https://www.inidep.edu.ar/especies/14-calamarete-del-sur.html>
- Palomares MLD, Pauly D (2021)** SeaLifeBase. World Wide Web electronic publication. www.sealifebase.org
- Patterson KR (1998)** Life history of Patagonian squid *Loligo gahi* and growth parameter estimates using least-squares fits to linear and von Bertalanffy models. Marine Ecology - Progress Series 47: 65-74
- Perez Alvarez JA, de Oliveira Yasunaka BF, Rocha Visintin M (2018)** The behavior of the Argentine shortfin squid (*Illex argentinus*) exposed to bottom trawl gear off southern Brazil. Lat. Am. J. Aquat. Res. 46(5): 924-934
- Perez Barros P, Lovrich GA, Calcagno JA, Confalonieri VA (2014)** Is *Munida gregaria* (Crustacea: Decapoda: Munididae) a truly transpacific species? Springer, Polar Biology 37(12):1413-1420
- Prerost, JE (2004)** Size and sexual structure of *Squilla empusa* in the north central Gulf of Mexico: The role of behavior in determining predation by *Lutjanus campechanus*. University of South Alabama. ProQuest Dissertations. 1420548.
- Pyne RR (1972)** Larval development and behaviour of the mantis shrimp, *Squilla armata* Milne Edwards (Crustacea: Stomatopoda), Journal of the Royal Society of New Zealand 2(2): 121-146
- Rodríguez OL, Bahamonde FR (1986)** Estimación del crecimiento y mortalidad natural en *Munida subrugosa* del Estrecho de Magallanes. Invest. Pesq. 33:25-32
- Salgado-Barragán J, Hendickx ME (2010)** Clave ilustrada para la identificación de los estomatópodos (Crustacea: Hoplocarida) del Pacífico oriental. Rev. Mex. Biodiv. 81
- Varisco MA (2013)** Biología de *Munida gregaria* (Crustacea Anomura): bases para su aprovechamiento pesquero en el Golfo San Jorge, Argentina. Tesis para obtener el título de Doctor en Ciencias Naturales Universidad Nacional de la Plata.
- Villegas Apaza PR (2001)** Aspectos Biológico - Pesqueros del “calamar común”, *Loligo gahi* d’Orbigny, 1835 en el área del Callao durante 1996 y 1997. Tesis para optar el Título Profesional de Biólogo con Mención en Biología Pesquera. Universidad Nacional

Mayor de San Marcos

Vinuesa JH (2007) Reproduction of *Munida gregaria* (Decapoda: Galatheidae) in San Jorge Gulf, Southwest Atlantic Ocean. *Journal of Crustacean Biology* 27(3):437–444