

## DIVERSIDAD DE LAS COMUNIDADES BENTÓNICAS EN LAS REGIONES DE RECLUTAMIENTO DE LA MERLUZA COMÚN *Merluccius hubbsi* MARINI, 1933\*

por

DIEGO A. GIBERTO<sup>1, 2, 3</sup>, MARÍA V. ROMERO<sup>2</sup>, MARIANA ESCOLAR<sup>1</sup>,  
LAURA MACHINANDIARENA<sup>1, 4</sup> y CLAUDIA S. BREMEC<sup>2, 3</sup>

<sup>1</sup>Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP),  
Paseo Victoria Ocampo N° 1, Escollera Norte, B7602HSA - Mar del Plata, Argentina  
correo electrónico: diegogiberto@inidep.edu.ar

<sup>2</sup>Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina

<sup>3</sup>Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), Universidad Nacional de Mar del Plata (UNMdP), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina

<sup>4</sup>Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (UBA), Pabellón 2, Ciudad Universitaria, C1428EHA - Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina

### SUMMARY

**Diversity of benthic communities in the recruitment areas of common hake *Merluccius hubbsi* Marini, 1933.** The environmental and biological traits of fishes recruitment and nursery areas play a key role in their survival. In that context, the aim of this work was to characterize the diversity of macrobenthic communities linked to young-of-the-year common hake in the San Jorge Gulf region ("Patagonian Shelf", PS) and the Argentine-Uruguayan Common Fishing Zone (AUCFZ). Bycatch data gathered in research cruises performed by the Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) (2005-2011) were used. 147 taxa in the PS and 165 in the AUCFZ were found, with predominance of crustaceans, mollusks and echinoderms. The total asymptotic richness estimates varied between 154-184 (PS) and 182-214 (AUCFZ). The PS displayed a lower species density than the AUCFZ and lesser richness of all values in the individuals considered. However, several of its benthic assemblages showed a larger presence of species, which results in an increase of the bottom complexity and the strengthening of shelter conditions for young-of-the-year specimens to face predation and, thus, in a higher survival level. Said hypothesis should be evaluated in the long term with studies aimed, specifically, at the benthic communities using the baseline generated by bycatch samplings.

### RESUMEN

Las características ambientales y biológicas de las áreas de reclutamiento y cría de peces juegan un rol clave en su supervivencia. En ese contexto, el objetivo del presente trabajo fue caracterizar la diversidad de las comunidades macrobentónicas asociadas a los prerreclutas de merluza común en la región del Golfo San Jorge ("Plataforma

---

\*Contribución INIDEP N° 2016

Patagónica”, PP) y en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU). Se utilizaron los datos de captura incidental obtenidos en las campañas de evaluación del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) (2005-2011). Se encontraron 147 taxones en la PP y 165 en la ZCPAU en los que predominaron crustáceos, moluscos y equinodermos. Las estimaciones de riqueza asintótica total para cada región variaron entre 154-184 (PP) y 182-214 (ZCPAU). La PP presentó una densidad de especies más baja que la ZCPAU y menor riqueza de todos los valores de los individuos considerados. Sin embargo, varias de sus asociaciones bentónicas mostraron mayor presencia de especies que generan un aumento de la complejidad del sustrato y el fortalecimiento de las condiciones de refugio de los prerreclutas frente a la depredación y, por ende, en un mayor nivel de supervivencia. Dicha hipótesis debería ser evaluada a largo plazo con estudios dirigidos específicamente a las comunidades bentónicas, utilizando la línea de base generada por los muestreos de captura incidental.

**Key words:** Common hake, fisheries, bycatch, diversity, benthic macrofauna, Southwest Atlantic.

**Palabras clave:** Merluza común, pesquerías, captura incidental, diversidad, macrofauna bentónica, Atlántico Sudoccidental.

---

## INTRODUCCIÓN

---

La merluza común *Merluccius hubbsi* Marini, 1933 es un recurso pesquero de gran importancia económica en la Argentina. Si bien dicha especie tiene una amplia distribución en el Océano Atlántico, se han distinguido dos unidades de *stocks* o efectivos pesqueros (*sensu* Aubone *et al.*, 2000) en la plataforma argentina y uruguaya. El *stock* norte corresponde a la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU) y está localizado entre 34° S y 41° S mientras que el *stock* sur se desarrolla en la Plataforma Patagónica (PP), ubicado entre 41° S y 48° S (Bezzi *et al.*, 1997). Esta especie, a lo largo de las diferentes etapas de su ciclo de vida, utiliza el hábitat de manera diferente. Durante la fase larval, los individuos que presentan tallas menores a 20 mm de longitud total (LT) habitan el ambiente pelágico (Bezzi *et al.*, 2004). Las larvas mayores de *ca.* 20 mm de LT metamorfosean a juveniles y comienzan a realizar migraciones entre el ambiente pelágico y el demersal, en diferentes momentos del día (Ehrlich, 2000; Ehrlich *et al.*, 2001). Álvarez-Colombo *et al.* (2011) concluyeron que las larvas de merluza con vejigas natatorias funcionales (*i.e.*, a partir de 4 mm de LT aproximadamente) son capaces de efectuar dichas migraciones verticales, resguardándose en el fondo durante el día y ascendiendo para alimentarse durante la noche. Por otra parte,

recientemente se han encontrado también grandes agregaciones de prerreclutas durante el día y a una profundidad de hasta 20 m arriba del fondo, lo que sugiere un comportamiento más complejo relacionado posiblemente con la alimentación y la depredación (Álvarez-Colombo *et al.*, 2014).

El éxito de la supervivencia de los estadios juveniles en las áreas de reclutamiento y cría de peces es el resultado de diferentes procesos biológicos y físicos, por lo que el estudio de los diferentes componentes del ambiente es un requisito necesario para el manejo exitoso de un recurso pesquero (Peterson, 2003; Wouters y Cabral, 2009). Los estudios previos sobre las características biológicas y físicas de la ZCPAU indican que esta zona se distingue por una fauna bentónica muy heterogénea e influenciada en parte por la descarga y transporte de sedimentos del Río de la Plata y por la presencia de aguas de plataforma de origen subantártico (Lonardi y Ewing, 1970; Giberto y Bremec, 2003; Giberto *et al.*, 2007; Giberto, 2008; Möller Jr *et al.*, 2008). Alrededor de la isobata de los 100 m se desarrolla el Frente de Talud, un rasgo característico del borde de la plataforma (Acha *et al.*, 2004) y al cual se encuentra asociado una pesquería de vieira patagónica (Lasta y Bremec, 1998). Con respecto a la Plataforma Patagónica, su fauna bentónica ha sido determinada básicamente en la región del Golfo San Jorge, en donde se desarrolla una pesquería de langostino patagónico (Bertuche *et al.*, 2000). Allí se ha estudiado mayormente la fauna macrobentó-

nica asociada a la captura del langostino (Roux *et al.*, 1995; Roux y Fernández, 1997; Roux, 2000, 2008), realizándose además estudios detallados sobre los sedimentos y otros parámetros físico-químicos que caracterizan al golfo (Fernández *et al.*, 2003; Fernández y Cucchi Colleoni, 2013). También en esta región se encuentran zonas frontales de gran importancia ecológica (Guerrero y Piola, 1997; Acha *et al.*, 2004; Louge *et al.*, 2004).

El patrón de migración vertical de los prerreclutas de merluza mencionado anteriormente sugiere que la utilización del hábitat bentónico podría brindarles un ambiente beneficioso para su supervivencia, ya sea a través de conexiones tróficas o refugio frente a la depredación. Observaciones llevadas a cabo a bordo de campañas oceanográficas sugieren que la abundancia de prerreclutas es baja o inexistente en fondos degradados por arrastres pesqueros del litoral norpatagónico (Ehrlich *et al.*, 2001). En este contexto se han realizado descripciones recientes sobre la comunidad bentónica registrada en cada campaña de evaluación de los prerreclutas de merluza, tanto en la ZCPAU (Bremec *et al.*, 2011) como en la Plataforma Patagónica (Giberto *et al.*, 2006; Bremec *et al.*, 2012).

En el presente trabajo se reúne información proveniente de diferentes informes del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), y se presenta una síntesis comparativa de ambas regiones de estudio, analizando nuevamente dicha información pero considerando algunos aspectos de la diversidad no evaluados hasta el momento (uso de estimadores teóricos y estandarización de valores de riqueza). El objetivo de este trabajo es caracterizar la diversidad de las comunidades macrobentónicas en dos regiones donde se produce el reclutamiento de la merluza común, a partir de campañas de evaluación de sus prerreclutas. De esta manera se espera que los estudios sobre la fauna bentónica aporten información a largo plazo sobre los factores que podrían influir en el éxito del desarrollo de los prerreclutas, y que dicha información pueda ser utilizada en los planes de manejo de las pesquerías de la región.

---

## MATERIALES Y MÉTODOS

---

Se consideraron los sectores norte y sur de la distribución de la merluza común para este estudio. En la zona sur, el área relevada comprende la franja costera norpatagónica hasta 100 m de profundidad y el Golfo San Jorge (de aquí en adelante Plataforma Patagónica, PP), mientras que el sector norte está comprendido entre los 34,5° S y 38,1° S y entre 51 y 206 m de profundidad (de aquí en adelante “Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya”, ZCPAU) (Figura 1).

Se utilizaron datos de presencia, abundancia (individuos por milla náutica cuadrada,  $n\ mn^{-2}$ ) y biomasa (gramos por milla náutica cuadrada,  $g\ mn^{-2}$ ) de las especies macrobentónicas identificadas como fauna acompañante en las campañas de evaluación de prerreclutas de merluza común EH/05-2005 y OB/07-2011 (INIDEP), realizadas en la PP y en la campaña CC/12-2009 (INIDEP), realizada en la ZCPAU (Figura 1). En todas las campañas, los lances se realizaron con red Piloto y tuvieron 15 minutos de duración cada uno. La fauna fue congelada y analizada en el Laboratorio de Bentos del INIDEP, con excepción de 2005 en el que se realizó el análisis faunístico a bordo (ver detalle de las campañas en Giberto *et al.*, 2006; Bremec *et al.*, 2011, 2012).

El número de especies observado en una comunidad cualquiera es un estimador sesgado de la diversidad total de la comunidad local. Este sesgo se debe a que muchas especies raras no son detectadas y a que el número de especies depende de la cantidad de individuos colectados (Gotelli y Colwell, 2011; Magurran y McGill, 2011; Colwell *et al.*, 2012). Por ello es necesario estandarizar los valores de riqueza para realizar comparaciones adecuadas entre sitios de muestreo o regiones. La estandarización de dichos valores mediante divisiones simples entre especies por individuos, especies por muestras o correlaciones lineales entre especies y muestras no son correctas, dado que el

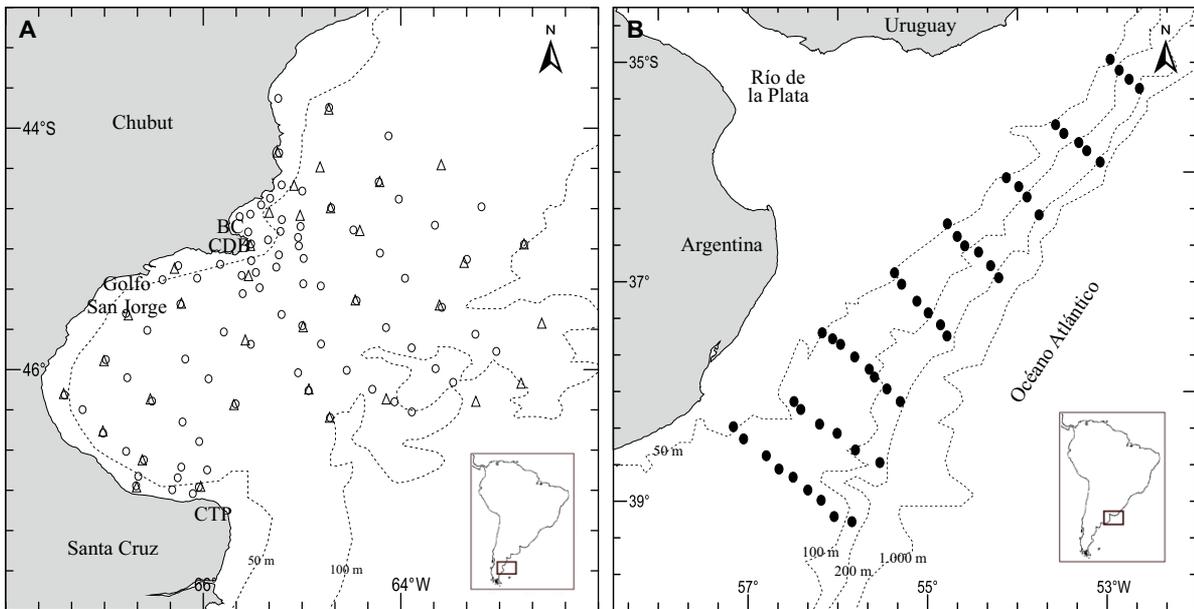


Figura 1. Sitios de muestreo en la Plataforma Patagónica en 2005 (círculos) y 2011 (triángulos) (A), y en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya en 2009 (círculos llenos) (B). BC: Bahía Camarones, CDB: Cabo Dos Bahías, CTP: Cabo Tres Puntas. Las isobatas se indican en líneas punteadas.

Figure 1. Sampling sites in the Patagonian Shelf in 2005 (circles) and 2011 (triangles) (A), and in the Argentine-Uruguayan Common Fishing Zone in 2009 (filled circles) (B). BC: Bahía Camarones, CDB: Cabo Dos Bahías, CTP: Cabo Tres Puntas. Isobaths are indicated in dotted lines.

número de especies no aumenta de manera lineal con el área muestreada (Chazdon *et al.*, 1999; Magurran y McGill, 2011). Por ello, para caracterizar la “diversidad verdadera” en ambas regiones de estudio (PP y ZCPAU) se estimaron tanto la densidad de especies (número de especies a niveles comparables de esfuerzo de muestreo) como la riqueza propiamente dicha (número de especies a niveles comparables de individuos muestreados), utilizando varios enfoques relacionados:

1) Para estimar un número conservador (mínimo) de especies que estarían presentes en la región, pero que no fueron colectadas en las muestras, se utilizaron los siguientes estimadores asintóticos de riqueza no paramétricos: *Chao1*: es un estimador basado en el número de especies de una muestra que están representadas solamente por 1 o 2 individuos (Chao, 1984). *Chao2*: estima la riqueza a partir de las especies que apa-

recen solamente en 1 o 2 muestras (Chao, 1987). *Jack1*: estimador de riqueza tipo “navaja” (*jackknife* en inglés) de primer orden basado en el cálculo de especies que se encuentran en una sola muestra (Burnham y Overton, 1978, 1979; Smith y Belle, 1984). *Jack2*: estimador tipo “navaja” de segundo orden basado en el número de especies que se encuentran en una sola muestra y las que se encuentran en dos muestras (Burnham y Overton, 1978, 1979; Smith y Belle, 1984). *Bootstrap*: estimador basado en datos de frecuencia de las especies a partir de remuestreos con reemplazo (Efron, 1979; Smith y Belle, 1984).

2) Para contrastar los valores de riqueza entre los diferentes muestreos se construyeron curvas de interpolación (rarefacción) y extrapolación de especies a partir de las muestras de ambas regiones, lo que permite la comparación de la riqueza a niveles estandarizados de esfuerzo

(mismo número de muestras e individuos). En el caso de la rarefacción se calcula el número de especies esperado para muestras más pequeñas a partir del total de muestras, y en el caso de la extrapolación se estiman valores teóricos de riqueza para conjuntos de muestras e individuos más grandes a partir de los datos empíricos y de la aplicación de modelos basados en probabilidades (modelo del producto de Bernoulli). La ausencia de superposición de los intervalos de confianza al 95% para los valores de densidad y riqueza de especies se considera como una evidencia cautelosa para establecer diferencias entre las curvas consideradas (se sugiere consultar en mayor detalle los supuestos matemáticos y metodologías en: Colwell y Coddington, 1994; Gotelli y Colwell, 2001; Colwell *et al.*, 2004, 2012; Magurran y McGill, 2011). Ambos enfoques se llevaron a cabo utilizando el programa “EstimateS” (Colwell, 2013).

- 3) Asimismo, se calcularon diferentes aspectos de la diversidad relativa de la fauna bentónica (por “relativa” se entiende “no estandarizada”) usualmente utilizados en los trabajos sobre diversidad bentónica: el número total de especies ( $N_0$ , riqueza de especies), la heterogeneidad o diversidad considerando las especies de término medio ( $N_1$ , equivalente al índice  $H'$  de Shannon) y la dominancia múltiple o diversidad considerando las especies dominantes ( $N_2$ , equivalente a la recíproca del índice de dominancia de Simpson) (números de Hill, Hill, 1973). Estos valores se compararon con un ANOVA de una vía. Los datos de diversidad fueron transformados utilizando la función logarítmica  $\log_{10}(x+1)$ . Los postulados paramétricos fueron evaluados utilizando *Categorized Normal Probability Plots* y puestos a prueba con la prueba de Bartlett (Sokal y Rohlf, 1995) (datos no mostrados). Las comparaciones múltiples *a posteriori* de las pruebas de ANOVA fueron realizadas mediante la prueba de Tukey (Zar, 1984).

Por otra parte, la estructura de las comunidades se examinó también utilizando análisis multivariados no paramétricos de uso estándar en la ecología bentónica (Clarke y Warwick, 2001). Para ello, se utilizaron matrices de similitud entre estaciones y entre especies (índice de Bray-Curtis), considerando tanto valores de abundancia como de biomasa. Para determinar la similitud entre sitios de muestreo se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico (CLUSTER, ligamiento promedio) combinado con un test de permutación que permite validar los grupos formados en el CLUSTER (SIMPROOF), así como también un análisis de agrupamiento multidimensional (MDS). Los grupos determinados para cada región representan los resultados del análisis conjunto del CLUSTER-SIMPROOF y MDS (dado que los resultados entre ambas técnicas fueron similares, solo se mostrarán las gráficas de los análisis de agrupamiento multidimensional). Asimismo, se realizó un análisis de similitud de porcentajes (SIMPER) para identificar los taxones que contribuyeron en mayor proporción a la disimilitud (similitud) en su composición entre (dentro) los grupos bentónicos determinados en cada campaña. Se aplicó una transformación moderada a los datos (*i.e.*, raíz cuarta o raíz cuadrada) para balancear los valores de abundancia y biomasa del total de la comunidad. Todos los análisis se llevaron a cabo mediante el programa PRIMER v6 (Clarke y Warwick, 2001).

---

## RESULTADOS

---

### Plataforma Patagónica

Las capturas incluyeron invertebrados pertenecientes a 10 *phyla* para 2005 y 9 *phyla* para 2011. El número total de taxones varió entre los dos años, totalizando 97 especies para 2005 y 87 especies para 2011, entre los que se reconocieron 37 en común. Los artrópodos (crustáceos casi exclu-

sivamente), moluscos y equinodermos fueron los grupos con mayor cantidad de especies para ambos años (Figura 2). Para 2005 se registraron 30 taxones de moluscos, 23 de artrópodos y 19 de equinodermos, mientras que en la campaña correspondiente a 2011 se registraron 25 taxones de moluscos, 16 de artrópodos y 14 de equinodermos. Por otra parte, los poríferos fueron el grupo con mayor biomasa total en ambos años, aunque en el año 2011 se obtuvo un porcentaje mayor (49,73%) que en el 2005 (26,53%). Los crustáceo-

os, moluscos y equinodermos le siguen en términos de importancia para ambos años (Figura 2).

Los valores de riqueza asintótica total fueron similares entre los diferentes estimadores, variando entre 154 (*Chao1*) y 184 (*Jack2*) especies (Figura 3). La curva de acumulación de especies se estabilizó cuando se consideraron ambas campañas juntas. Sin embargo, cuando se evaluaron por separado ambos años, el muestreo de 2005 arrojó una riqueza menor (entre 97 –*Chao1*– y 112 –*Jack2*) respecto de 2011 (entre 100 –*Bootstrap*–

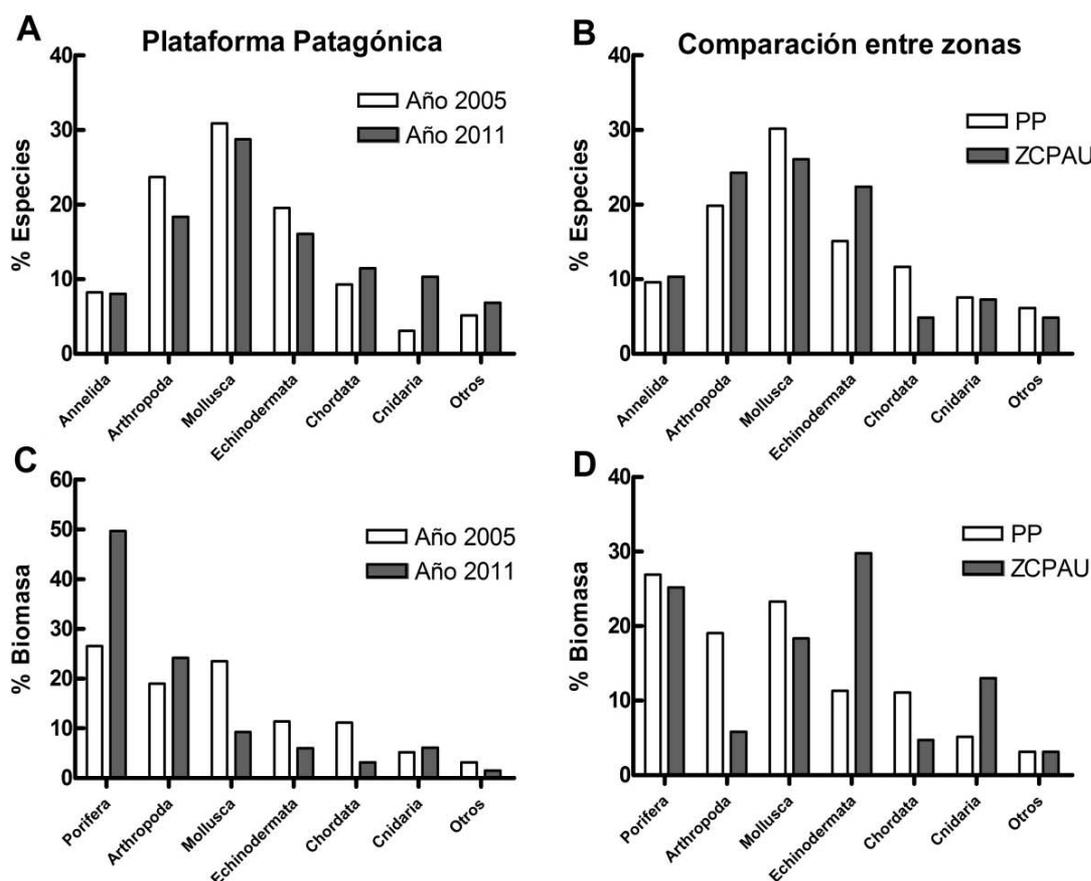


Figura 2. Contribución de especies por *phylum* (porcentaje del total) para ambos años de muestreo en la Plataforma Patagónica (2005 y 2011) (A) y para ambas regiones de estudio (PP y ZCPAU) (B). Se indica, además, la contribución por *phylum* a la biomasa total ( $\text{g mn}^{-2}$  en porcentaje) para ambos años de muestreo en la PP (C) y para ambas regiones de estudio (PP y ZCPAU) (D). ZCPAU: Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya, PP: Plataforma Patagónica.

Figure 2. Species contribution per *phylum* (percentage of the total) for both sampling years in the Patagonian Shelf (2005 and 2011) (A) and for both study regions (PP and ZCPAU) (B). The contribution per *phylum* to total biomass ( $\text{g mn}^{-2}$  in percentage) for both sampling years in the PP (C) and both study regions (PP and ZCPAU) (D) is also indicated. ZCPAU: Argentine-Uruguayan Common Fishing Zone, PP: Patagonian Shelf.

y 132 –*Jack2*), el cual no llegó a presentar una curva asintótica como 2005 (Figura 3). La PP presentó una densidad de especies extrapolada más baja que la ZCPAU para tamaños muestrales de hasta 150 sitios, así como una riqueza significativamente menor para todos los valores de individuos considerados (Figura 4). Cuando se compararon ambos años de muestreo entre sí la densidad de especies fue levemente mayor para el 2011, aunque los intervalos de confianza para ambos años se superpusieron. El año 2011 presentó una

riqueza mucho mayor que el año 2005 para todos los valores de individuos considerados (Figura 4).

El análisis de la composición de invertebrados bentónicos acompañantes de prerreclutas de merluza durante 2005, considerando la abundancia, indicó la presencia de cuatro asociaciones o grupos principales de especies (dado que los grupos y patrones observados mediante el análisis de la biomasa fueron similares no se incluyeron en el trabajo). Los grupos identificados (Figura 5) fueron los siguientes: el grupo 1 (G1) abarca el cen-

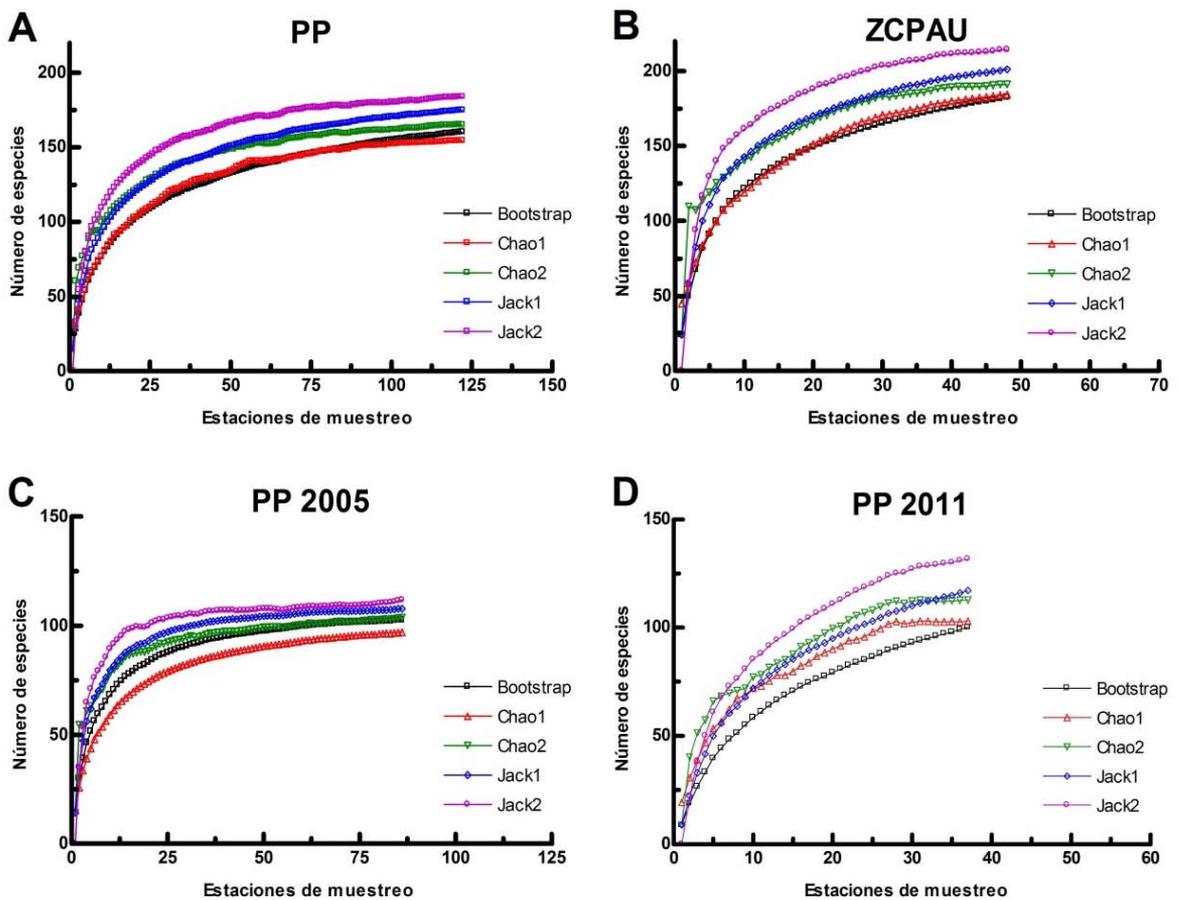


Figura 3. Estimadores asintóticos de la riqueza de especies (*Bootstrap*, *Chao1*, *Chao2*, *Jackknife1* y *Jackknife2*) de las comunidades bentónicas de la Plataforma Patagónica (PP) y la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU). Se indican las estimaciones del número total de especies para la PP (A), la ZCPAU (B) y para los dos años de muestreo en la PP (C y D).

Figure 3. Species richness asymptotic estimators (*Bootstrap*, *Chao1*, *Chao2*, *Jackknife1* and *Jackknife2*) of the benthic communities of the Patagonian Shelf (PP) and the Argentine-Uruguayan Common Fishing Zone (ZCPAU). Estimates of the total number of species for the PP (A), the ZCPAU (B) and the two sampling years in the PP (C and D) are indicated.

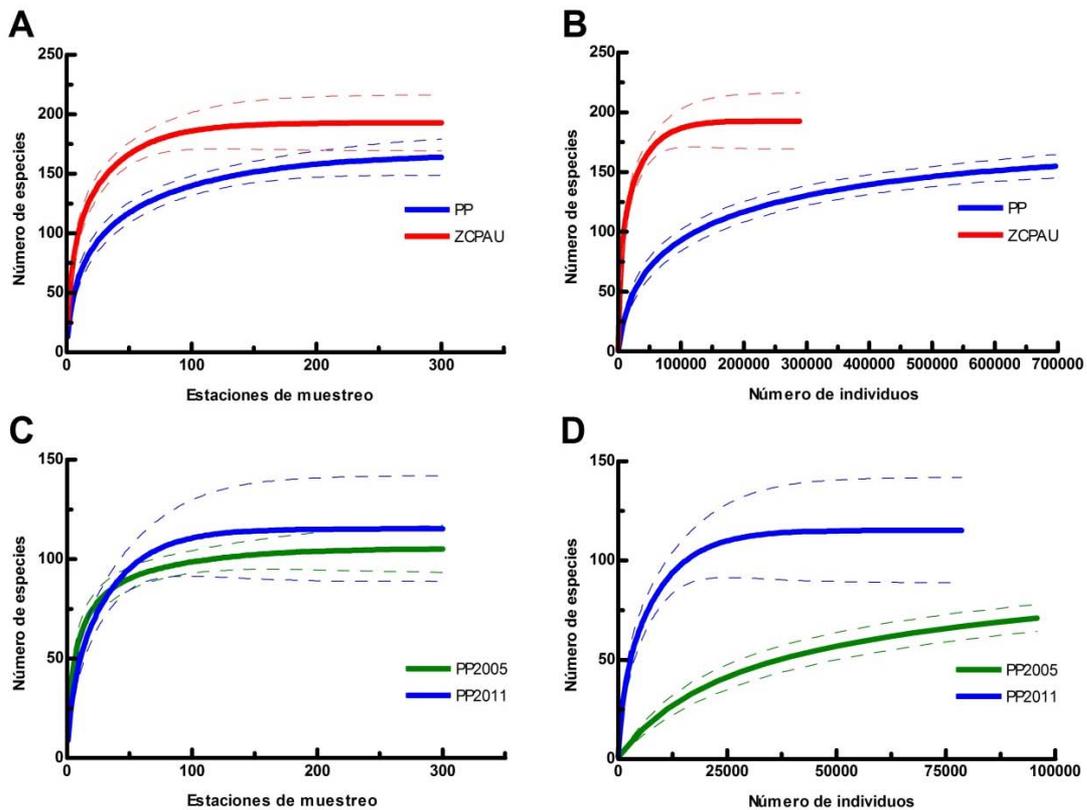


Figura 4. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies estandarizadas por muestras (densidad de especies, A) y por individuos (riqueza de especies, B) para la Plataforma Patagónica (PP) y la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU). Se presentan, además, las mismas comparaciones para ambos años de muestreo en la PP (C y D). Los valores de riqueza esperados para todas las estimaciones se indican en líneas gruesas y sus intervalos de confianza (95%) en líneas punteadas.

Figure 4. Extrapolation of the species accumulation curves standardized per sample (species density, A) and per individual (species richness, B) for the Patagonian Shelf (PP) and the Argentine-Uruguayan Common Fishing Zone (ZCPAU). The same comparisons for both sampling years in the PP are also presented (C and D). The richness values expected for all estimates are indicated in thick lines and their confidence intervals (95%) in dotted lines.

tro del Golfo San Jorge exceptuando las estaciones frente al Cabo Dos Bahías y Cabo Tres Puntas, el grupo 2 (G2) comprende la zona costera del golfo, el grupo 3 (G3) se extiende desde la zona centro-externa del golfo hacia el norte cercano a la isobata de los 100 m y el grupo 4 (G4) incluye las estaciones cercanas a la costa frente a Bahía Camarones principalmente, con algunas estaciones frente al Cabo Dos Bahías y Cabo Tres Puntas. Las estaciones que se separaron claramente de estos cuatro grupos definidos fueron incluidas dentro del grupo 5 (G5).

Las estaciones del G1 (37,24% de similitud media, Análisis SIMPER) se caracterizaron principalmente por la presencia de los bivalvos *Tindaria striata* (25,98%), *Ennucula puelcha* (8,27%) y *Tindariopsis sulculata* (2,03%), del tunicado *Eugyra* sp. (22,71%), de los crustáceos *Pterygosquilla armata* (21%), *Munida gregaria* (2,56%) y *Austropandalus grayi* (1,33%), del poliqueto Onuphidae indet. (2,69%), del equinodermo *Ophiura (Ophiuroglypha) lymani* (1,96%) y del cnidario *Renilla* sp. (1,63%).

Por otra parte, el G2 (30,92% de similitud

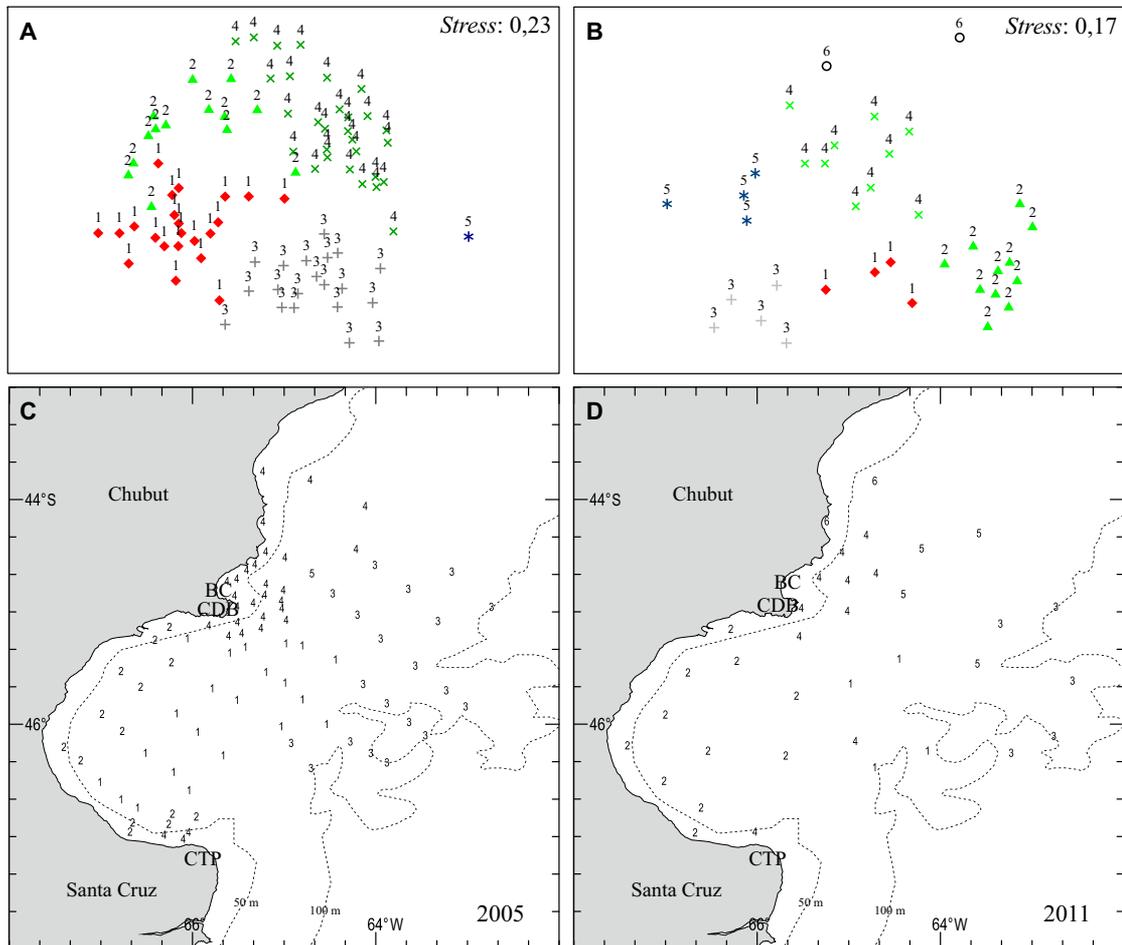


Figura 5. Asociaciones bentónicas de la Plataforma Patagónica. Diagramas de agrupamiento multidimensional (MDS, matriz de similitud de Bray-Curtis, datos de abundancia transformados con la raíz cuarta) para los sitios de muestreo de 2005 (cuatro grupos principales; ver texto para más detalles) (A) y de 2011 (seis grupos principales) (B). Se indica, además, la distribución espacial de los grupos en la región de estudio de 2005 (C) y 2011 (D). BC: Bahía Camarones, CDB: Cabo Dos Bahías, CTP: Cabo Tres Puntos. Las isobatas se indican en líneas punteadas.

Figure 5. Patagonian Shelf benthic assemblages. Multidimensional scaling ordination (MDS, Bray-Curtis similarity matrix, abundance data transformed with the fourth root) for the sampling sites of 2005 (four main groups; see text for more details) (A) and 2011 (six main groups) (B). The spatial distribution of the groups in the study region for 2005 (C) and 2011 (D) is also indicated. BC: Bahía Camarones, CDB: Cabo Dos Bahías, CTP: Cabo Tres Puntos. Isobaths are indicated in dotted lines.

media) estuvo representado por los crustáceos *M. gregaria* (57,95%), *P. armata* (17,97%), *Pleoticus muelleri* (6,57%) y *Peltarion spinulosum* (2,25%), los bivalvos *E. puelcha* (3,11%) y *Pandora cistula* (1,01%) y el cnidario *Renilla* sp. (1,99%).

Con respecto al G3 (29,76% de similitud media), este grupo se caracterizó por la presencia

del bivalvo *Zygochlamys patagonica* (31,35%), de los crustáceos *Libidoclaea granaria* (14,99%), *P. armata* (4,15%) y *A. grayi* (3,02%), del braquiópodo *Magellania venosa* (7,17%), del tunicado *Eugyra* sp. (4,46%), de esponjas Porifera indet. (3,99%) y del poliqueto Onuphidae indet. (1,97%).

Por último, el G4 (28,29% de similitud media) estuvo caracterizado por la presencia de los crustáceos *A. grayi* (23,27%), *P. muelleri* (10,50%), *P. spinulosum* (10%), *Leurocyclus tuberculosus* (8,11%), *Eurypodius latreillii* (3,22%) y *Aegaeon boschii* (2,41), los equinodermos *Pseudechinus magellanicus* (8,12%) y *Cosmasterias lurida* (5,12%), del gasterópodo Tritoniidae indet. (4,42%), del bivalvo *Z. patagonica* (2,83%), y del tunicado *Culeolus* sp. (2,54%).

Con respecto a los valores de diversidad relativa y su relación con los grupos bentónicos, se encontraron diferencias entre los valores medios de los grupos determinados por el análisis multivariado, tanto para la riqueza de especies ( $N_0$ , ANOVA,  $F = 7,356$ ;  $p < 0,001$ ), la diversidad ( $N_1$ , ANOVA,  $F = 6,269$ ;  $p < 0,001$ ) y la dominancia múltiple ( $N_2$ , ANOVA,  $F = 3,822$ ;  $p = 0,012$ ). La zona frente a Bahía Camarones y Cabo Dos Bahías (G4) alcanzó los valores más altos de diversidad de Hill ( $N_1$  y  $N_2$ ), mientras que los fondos del Golfo San Jorge y parte de la zona adyacente presentaron los valores más bajos (G1 y G2). El detalle de cada grupo y las comparaciones múltiples se presentan en las Tablas 1 y 2.

El análisis de la comunidad macrobentónica asociada a prerreclutas de merluza para el año 2011 permitió la identificación de seis asociaciones de especies (se señala la distribución de dichos grupos en la Figura 5), considerando la abundancia de los organismos determinados en cada lance. Dado que los grupos y patrones observados mediante el análisis de la biomasa fueron similares no se incluyeron en el trabajo. Estos grupos, presentes en el siguiente párrafo, se identificaron a partir del análisis de CLUSTER y de los diagramas de ordenamiento MDS.

El grupo 1 (G1) comprende la zona externa del golfo entre las isobatas de 50 y 100 m. El grupo 2 (G2) abarca el Golfo San Jorge exceptuando las estaciones frente al Cabo Dos Bahías y Cabo Tres Puntas, mientras que el grupo 3 (G3) se extiende hacia el exterior del grupo anterior y sobre la isobata de los 100 m. El grupo 4 (G4) incluye las

estaciones cercanas a la costa frente a Bahía Camarones, con algunas estaciones frente al Cabo Dos Bahías y Cabo Tres Puntas y el grupo 5 (G5) se encuentra hacia el norte del G1 (entre las isobatas de 50 y 100 m). Las estaciones que se separaron claramente de estos cinco grupos fueron incluidas dentro del grupo 6 (G6).

El G1 (36,23% de similitud media, análisis SIMPER) estuvo representado por los crustáceos *Pterygosquilla armata* (32,28%) y *Munida gregaria* (25,38%), esponjas consideradas como Porifera indet. (24,61%), el equinodermo *Ctenodiscus australis* (5,14%) y el bivalvo *Pandora cistula* (4,32%).

Las estaciones del G2 (49,64% de similitud media) se caracterizaron por la presencia de los crustáceos *M. gregaria* (65,81%) y *P. armata* (13,46%) y del bivalvo *Tindariopsis sulculata* (14,08%).

El G3 (37,77% de similitud media) estuvo representado por Porifera indet. (23,70%), el equinodermo *C. australis* (18,85%), los crustáceos *Libidoclaea granaria* (16,69%) y *Acanthoscolaris schythei* (6,72%) y los cnidarios Hydrozoa indet. (13,72%), Actiniaria indet. III (9,16%) y Actiniaria indet. II (3,15%).

Las estaciones del G4 (35,70% de similitud media) se caracterizaron por la presencia de los crustáceos *M. gregaria* (16,98%) y *A. grayi* (7,40%), los equinodermos *Cosmasterias lurida* (9,55%), *Pseudechinus magellanicus* (6,68%), *Arbacia dufresnii* (5,81%) y *Ophiactis asperula* (4,73%), Porifera indet. (15,31%), el poliqueto *Eunice frauenfeldi* (10,29%), el quelicerado Pycnogonida indet. (3,84%), los gasterópodos *Calliostoma* sp. (3,37%) y *Trochita pileolus* (2,01%), cnidarios Hydrozoa indet. (3,24%) y briozoos Bryozoa indet. (2,24%).

El G5 (29,82% de similitud media) estuvo representado por Porifera indet. (37,60%), el bivalvo *Zygochlamys patagonica* (35,75%), el crustáceo *Austropandalus grayi* (8,52%), el equinodermo *Arbacia dufresnii* (7,09%) y el cnidario Actiniaria indet. I (5,52%).

Tabla 1. Diversidad media relativa ( $\pm$  desvío estándar) de grupos bentónicos determinados con el análisis multivariado en la Plataforma Patagónica (años 2005 y 2011) según los números de diversidad de Hill:  $N_0$  (número de especies),  $N_1$  (diversidad considerando especies de término medio) y  $N_2$  (diversidad considerando especies dominantes). Entre paréntesis se indica el rango (mínimo y máximo) para cada variable. N: número de sitios de muestreo.

Table 1. Mean relative diversity ( $\pm$  standard deviation) of benthic groups determined with the multivariate analysis in the Patagonian Shelf (years 2005 and 2011) according to Hill diversity numbers:  $N_0$  (species number),  $N_1$  (diversity considering average species) and  $N_2$  (diversity considering dominant species). Each variable range (minimum and maximum) is indicated between parenthesis. N: number of sampling sites.

Año	Grupo	N	$N_0$	$N_1$	$N_2$
2005	G1	22	14,64 $\pm$ 4,6 (7-22)	3,54 $\pm$ 1,4 (1,2-7,1)	2,56 $\pm$ 0,99 (1,1-4,6)
2005	G2	14	10,50 $\pm$ 5,2 (3-21)	3,42 $\pm$ 1,6 (1,4-7,1)	2,55 $\pm$ 1,2 (1,2-5,6)
2005	G3	20	14,30 $\pm$ 4,9 (7-23)	4,32 $\pm$ 1,8 (2,1-9,3)	3,21 $\pm$ 1,5 (1,5-7,7)
2005	G4	29	17,62 $\pm$ 5,8 (9-29)	6,10 $\pm$ 2,9 (1,2-11,4)	3,88 $\pm$ 1,8 (1,1-7,1)
2005	G5	1	23,00	3,78	2,08
2005	Subtotal	86	14,99 $\pm$ 5,7 (3-29)	4,57 $\pm$ 2,4 (1,2-11,4)	3,15 $\pm$ 1,6 (1,1-7,7)
2011	G1	4	9,00 $\pm$ 1,4 (7-10)	8,64 $\pm$ 1,3 (6,8-9,6)	8,27 $\pm$ 1,1 (6,6-9,1)
2011	G2	11	4,91 $\pm$ 2,1 (1-8)	4,31 $\pm$ 1,7 (1-7,2)	3,82 $\pm$ 1,5 (1-6,3)
2011	G3	5	9,00 $\pm$ 2,9 (5-13)	8,80 $\pm$ 2,8 (4,9-12,6)	8,59 $\pm$ 2,7 (4,8-12,3)
2011	G4	10	14,85 $\pm$ 4 (9-23)	14,19 $\pm$ 3,7 (8,9-21,6)	13,59 $\pm$ 3,4 (8,8-20,5)
2011	G5	4	7,00 $\pm$ 1,4 (6-9)	6,61 $\pm$ 1,4 (5,6-8,5)	6,21 $\pm$ 1,3 (5,2-8)
2011	G6	2	12,00 $\pm$ 1,4 (11-13)	11,46 $\pm$ 1,5 (10,4-11,5)	10,84 $\pm$ 1,6 (9,7-11,9)
2011	Subtotal	36	9,31 $\pm$ 4,7 (1-23)	8,81 $\pm$ 4,6 (1-21,6)	8,35 $\pm$ 4,5 (1-20,5)
Total		122	13,31 $\pm$ 6 (1-29)	5,82 $\pm$ 3,7 (1-21,6)	4,68 $\pm$ 3,6 (1-20,5)

Tabla 2. Comparaciones múltiples *a posteriori* (prueba de Tukey) para valores de diversidad relativa entre grupos bentónicos determinados con el análisis multivariado en la Plataforma Patagónica (año 2005). Se muestran sólo los valores de *p* que indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre grupos para los números de Hill ( $N_0$ ,  $N_1$  y  $N_2$ ).

Table 2. *A posteriori* multiple comparisons (Tukey test) for relative diversity values among benthic groups determined with the multivariate analysis in the Patagonian Shelf (year 2005). Only *p* values that indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) among groups for Hill numbers ( $N_0$ ,  $N_1$  and  $N_2$ ) are shown.

Grupos	$N_0$				$N_1$				$N_2$			
	G1	G2	G3	G4	G1	G2	G3	G4	G1	G2	G3	G4
G1	-	0,017	-	-	-	-	-	0,002	-	-	-	0,023
G2	0,017	-	0,037	< 0,001	-	-	-	0,004	-	-	-	0,047
G3	-	0,037	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
G4	-	0,000	-	-	0,002	0,004	-	-	0,023	0,047	-	-

Por último, las estaciones del G6 (43,58% de similitud media) se caracterizaron por la presencia de los tunicados Ascidiacea indet. (35,63%) y *Sycozoa* sp. (15,32%), del crustáceo *Rochinia gracilipes* (18,22%), del braquiópodo *Magellania venosa* (15,49%) y de Bryozoa indet. (15,32%).

Se encontraron diferencias entre los valores medios de diversidad relativa de los grupos determinados por el análisis multivariado, tanto para la riqueza ( $N_0$ , ANOVA,  $F = 14,345$ ;  $p < 0,001$ ), la diversidad ( $N_1$ , ANOVA,  $F = 16,803$ ;  $p < 0,001$ ) y la dominancia múltiple ( $N_2$ , ANOVA,  $F = 19,052$ ;  $p < 0,001$ ). Las estaciones de muestreo frente a Bahía Camarones (G4) alcanzaron los valores más altos de diversidad de Hill ( $N_1$  y  $N_2$ ), mientras que los fondos del Golfo San Jorge y parte de la zona adyacente presentaron los valores más bajos (G2). Los valores por grupo y las comparaciones múltiples se detallan en las Tablas 1 y 3.

### Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya

Las capturas incluyeron invertebrados bentónico-demersales pertenecientes a 10 *phyla*. Los grupos dominantes fueron los moluscos (43 especies), los artrópodos (40 especies) y los equinodermos (37 especies), de manera similar a lo registrado en la PP (Figura 2). Con respecto a la biomasa total de la región, los mayores valores los aportaron los equinodermos (29,8%), los poríferos (25,2%) y los moluscos (18,3%), mientras que, a diferencia de la PP, los artrópodos (casi exclusivamente crustáceos) tuvieron un aporte menor (5,8%) (Figura 2).

La riqueza asintótica para la región fue similar entre los diferentes estimadores, con valores entre 182 (*Bootstrap*) y 214 (*Jack2*) especies (Figura 3). La curva de acumulación de especies no presentó una curva asintótica pronunciada pero sugiere una estabilización en la aparición de especies nuevas (Figura 3). Con respecto a la densidad de especies extrapolada, la ZCPAU presentó valores más altos para tamaños muestrales de

hasta 150 sitios, mientras que los valores de riqueza extrapolada siempre fueron mayores respecto de los de la PP para todos los valores de individuos considerados (Figura 4).

El análisis de la comunidad macrobentónica considerando la abundancia permitió la identificación de seis asociaciones principales de especies (dado que los grupos y patrones observados mediante el análisis de la biomasa fueron similares no se incluyeron en el trabajo). Estos grupos, orientados paralelos a la línea de costa, se presentan en el siguiente párrafo (Figura 6).

El grupo 1 (G1) comprende una franja sur sobre la isobata de los 100 m. El grupo 2 (G2) comprende una franja sur paralela al grupo anterior pero alrededor de la isobata de 50 mientras que el grupo 3 (G3) se ubica entre el G1 y el G2, compartiendo el mismo límite S-N con este último. El grupo 4 (G4) se encuentra a la altura media de la desembocadura del Río de la Plata y continúa hacia el norte, frente a la costa uruguaya, sobre la isobata de 50 m. El grupo 6 (G6) incluye las estaciones frente a la costa argentina sobre la isobata de los 50 m. Las estaciones frente a la costa uruguaya que se separaron claramente de estos cinco grupos definidos fueron incluidas dentro de los grupos 5 y 7 (G5 y G7). El G7 sólo incluye una estación de muestreo que no fue considerada para los análisis posteriores.

Las estaciones del G1 (44,87% de similitud media, SIMPER) se caracterizaron por la presencia de los equinodermos *Ophiura* (*Ophiuroglypha*) *lymani* (21,46%), *Ophiactis asperula* (17,67%), *Ophiacantha vivipara* (11,93%), *Ctenodiscus australis* (6,44%), *Pseudechinus magellanicus* (4,30%), *Diplopteraster clarki* (3,28%) y *Psolus patagonicus* (2,06%), del bivalvo *Zygochlamys patagonica* (12,41%), del crustáceo *Libidoclaea granaria* (3,44%), y el cnidario *Isotealia antarctica* (1,98%).

Con respecto al G2 (46,67% de similitud media), este grupo estuvo representado por los equinodermos *P. magellanicus* (25,16%) y *P. dubiosus leoninus* (4,36%), los bivalvos *Z. pata-*

Tabla 3. Comparaciones múltiples *a posteriori* (prueba de Tukey) para valores de diversidad entre grupos bentónicos determinados con el análisis multivariado en la Plataforma Patagónica (año 2011). Se muestran sólo los valores de *p* que indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre grupos para  $N_0$ ,  $N_1$  y  $N_2$  (transformación logarítmica de datos).

Table 3. *A posteriori* multiple comparisons (Tukey test) for relative diversity values among benthic groups determined with the multivariate analysis in the Patagonian Shelf (year 2011). Only *p* values that indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) among groups for  $N_0$ ,  $N_1$  and  $N_2$  (data logarithmic transformation) are shown.

Grupos	$N_0$				$N_1$				$N_2$			
	G1	G2	G3	G5	G1	G2	G3	G5	G1	G2	G3	G5
G2	-	-	-	-	0,03	-	-	-	0,033	-	0,009	-
G4	0,015	< 0,001	0,008	0,001	0,01	< 0,001	0,007	< 0,001	0,008	< 0,001	0,007	< 0,001
G6	-	0,026	-	-	-	0,012	-	-	-	0,007	-	-

*gonica* (10,90%) y *Tindariopsis sulculata* (2,29%), los poliquetos *Chaetopterus variopedatus* (10,42%) y *Eunice frauenfeldi* (9,48%), el cnidario Actiniaria indet. IV (5,27%), los crustáceos *Rochinia gracilipes* (3,77%) y *Propagurus gaudichaudii* (3,39%), los tunicados *Sycozoa* sp. (2,85%), Ascidiacea indet. IX (2,81%) y *Paramolgula gregaria* (2,00%), el gasterópodo *Odonotocymbiola magellanica* (2,82%) y Porifera indet. (2,59%), entre otros.

Por otra parte, el G3 (38,51% de similitud media) estuvo representado por los equinodermos *P. magellanicus* (15,91%), *O. asperula* (8,40%), *Labidiaster radiosus* (6,20%), *C. australis* (3,27%) y *D. clarki* (1,83%), los poliquetos *Chaetopterus variopedatus* (15,26%) y *Eunice frauenfeldi* (1,93%), los crustáceos *L. granaria* (8,35%) y *Acanthoserolis schythei* (2,95%), los cnidarios *I. antarctica* (6,17%) y Actiniaria indet. IV (2,40%), y el bivalvo *Z. patagonica* (5,11%), entre otros.

Las estaciones del G4 (31,90% de similitud media) se caracterizaron por la presencia del equinodermo *Astropecten b. brasiliensis* (12,39%), los crustáceos *R. gracilipes* (10,47%) y Lepadomorpha indet. (7,86%), el poliqueto *E. frauenfeldi* (9,99%), los bivalvos *Pandora* sp. (6,32%), *Mytilus edulis platensis* (3,22%) y *Pterria hirundo* (2,84%), los cnidarios *Sycozoa* sp. (3,60%), Actiniaria indet. IV (3,25%) y *Tripalea*

*clavaria* (2,83%), el gasterópodo *Calliostoma* sp. IV (3,17%) y Porifera indet. (2,96%), entre otros.

El G5 (16,57% de similitud media) estuvo representado por el equinodermo *Astropecten b. brasiliensis* (36,50%), los poliquetos *Hyalinoecia* sp. cf. *H. juvenalis* (24,80%) y *Aphrodita longicornis* (5,06%), los crustáceos *P. armata* (13,39%) y *A. boschii* (5,06%), y el bivalvo *P. hirundo* (10,12%), y entre otros.

Finalmente, las estaciones del G6 (42,03% de similitud media) se caracterizaron por la presencia de los equinodermos *Trochodota purpurea* (20,44%), *P. magellanicus* (15,95%) y *A. dufresnii* (5,70%), los crustáceos *R. gracilipes* (12,88%), *Leurocyclus tuberculatus* (5,40%), *Pilumnoides hassleri* (2,98%) y *Propagurus gaudichaudii* (1,22%), el gasterópodo *Calliostoma* sp. IV (10,25%), el poliqueto *E. frauenfeldi* (7,29%), el cnidario *Convexella magelhaenica* (2,88%), Porifera indet. (2,88%) y el tunicado *Ascidiella aspersa* (1,74%), entre otros.

No se encontraron diferencias entre los valores medios de diversidad relativa de los grupos determinados por el análisis multivariado, tanto para la riqueza ( $N_0$ , ANOVA,  $F = 0,946$ ;  $p = 0,447$ ), la diversidad ( $N_1$ , ANOVA,  $F = 2,345$ ;  $p = 0,071$ ) y la dominancia múltiple ( $N_2$ , ANOVA,  $F = 2,125$ ;  $p = 0,095$ ). Los valores por grupo se detallan en la Tabla 4.

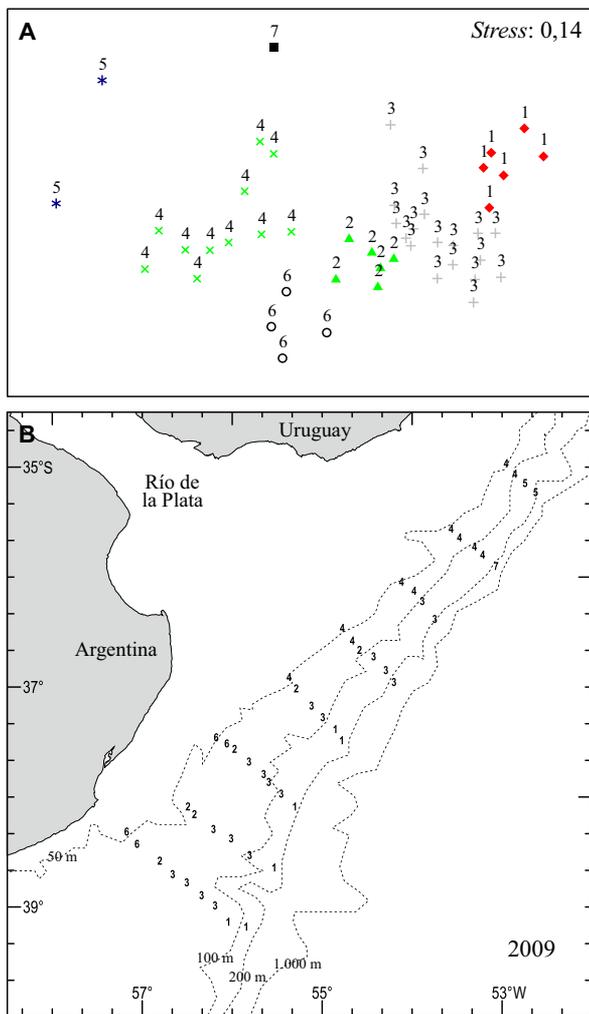


Figura 6. Asociaciones bentónicas de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU). Diagramas de agrupamiento multidimensional (MDS, matriz de similitud de Bray-Curtis, datos de abundancia transformados con la raíz cuarta) para los sitios de muestreo de 2009 (seis grupos principales; ver texto para más detalles) (A). Se muestra, además, la distribución espacial de los grupos en el área de estudio (B). Las isobatas se indican en líneas punteadas.

Figure 6. Argentine-Uruguayan Common Fishing Zone benthic assemblages. Multidimensional scaling ordination (MDS, Bray-Curtis similarity matrix, abundance data transformed with the fourth root) for the sampling sites in 2009 (six main groups; see text for more details) (A). The spatial distribution of the groups in the study area is also shown (B). Isobaths are indicated in dotted lines.

## DISCUSIÓN

La comunidad bentónica de la PP estuvo representada por diferentes grupos de asociaciones, incluyendo algunas dominadas por crustáceos (e.g., *Pterygosquilla armata*, *Munida gregaria*), bivalvos (e.g., *Tindaria striata*, *Tindariopsis sulculata*, *Ennucula puelcha*, *Pandora cystula*) y algunas especies de tunicados, encontrándose también fondos dominados por la vieira patagónica *Zygochlamys patagonica*. Otras asociaciones típicas estuvieron dominadas por equinodermos (e.g., *Pseudechinus magellanicus*, *Cosmasterias lurida*, *Arbacia dufresnii*) y otros crustáceos (e.g., *Libidoclaea granaria*, *Austropandalis grayi*). La mayor riqueza de crustáceos, moluscos y equinodermos y las asociaciones faunísticas más típicas coinciden, en el Golfo San Jorge, con lo encontrado habitualmente como fauna acompañante durante las evaluaciones del langostino patagónico, a pesar de, por ejemplo, las diferencias en el arte de pesca utilizada (Roux *et al.*, 1995; Roux, 2000, 2008, 2011; Souto y Giberto, 2014). La distribución de las diferentes asociaciones se puede relacionar parcialmente con la sedimentología y la profundidad de la región. Las zonas más costeras del Golfo San Jorge se caracterizan por sedimentos dominados por arena fina y limo, mientras que en las zonas centrales predominan fracciones granulométricas finas dominadas por sedimentos limosos (para una descripción detallada de los sedimentos ver Fernández *et al.*, 2003). Estas regiones presentaron los valores relativos más bajos de diversidad bentónica, mientras que los valores de diversidad intermedios a altos se encontraron en fondos con arena media a gruesa (e.g., Cabo Dos Bahías, Tres Puntas y zonas intermedias de plataforma). De todas maneras dichos valores de diversidad relativa deben considerarse como preliminares, dado que no están estandarizados por el número de muestras o individuos (algo similar se debe considerar al comparar ambos años de muestreo en la región).

Tabla 4. Diversidad media relativa ( $\pm$  desvío estándar) de grupos bentónicos determinados con el análisis multivariado en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguay (año 2009) según los números de diversidad de Hill:  $N_0$  (número de especies),  $N_1$  (diversidad considerando especies de término medio) y  $N_2$  (diversidad considerando especies dominantes). Entre paréntesis se indica el rango (mínimo y máximo) para cada variable. N: número de sitios de muestreo.

Table 4. Mean relative diversity ( $\pm$  standard deviation) of benthic groups determined with the multivariate analysis in the Argentine-Uruguayan Common Fishing Zone (year 2009) according with Hill diversity numbers:  $N_0$  (species number),  $N_1$  (diversity considering average species) and  $N_2$  (diversity considering dominant species). Each variable range (minimum and maximum) is indicated between parenthesis. N: number of sampling sites.

Grupo	N	$N_0$	$N_1$	$N_2$
G1	6	23,33 $\pm$ 3,8 (20-30)	13,55 $\pm$ 4,1 (7,8-18,4)	8,97 $\pm$ 3,6 (4,6-14,2)
G2	6	22 $\pm$ 2,4 (19-25)	15,28 $\pm$ 2,9 (12-20,1)	10,52 $\pm$ 3 (7,4-15,3)
G3	18	25,06 $\pm$ 6,8 (15-42)	19,51 $\pm$ 6,2 (8,4-34)	15,30 $\pm$ 5,7 (5,3-27,1)
G4	11	27,09 $\pm$ 5,5 (18-35)	19,97 $\pm$ 5,8 (9,8-26,5)	14,90 $\pm$ 5,9 (5,5-23)
G5	2	15 $\pm$ 4,2 (12-18)	6,65 $\pm$ 5,1 (3,1-10,2)	3,80 $\pm$ 2,8 (1,8-5,8)
G6	4	23 $\pm$ 8,3 (13-32)	18,40 $\pm$ 7,2 (9,6-26,3)	14,44 $\pm$ 5,9 (7,6-21,7)
G7	1	17	11,13	7,44
Total	48	24,17 $\pm$ 6,1 (12-42)	17,54 $\pm$ 6,3 (3,1-34)	13,10 $\pm$ 5,8 (1,8-27,1)

Las diferencias encontradas en términos de densidad y riqueza de especies para los años 2005 y 2011 en la Plataforma Patagónica pueden explicarse tanto por un cambio faunístico para este período, como por el procedimiento llevado a cabo para analizar las muestras. En el caso del año 2005 las muestras fueron analizadas a bordo (Giberto *et al.*, 2006), mientras que en el año 2011 se congeló un menor número de muestras y se analizaron en el laboratorio (Bremec *et al.*, 2011). Esto explica, en parte, que se haya encontrado un valor levemente mayor en la densidad de especies (número de especies por sitios de muestreo) para 2011 (aun con los intervalos de confianza superpuestos, que bajo un criterio estricto de similitud podrían considerarse como iguales, ver Colwell *et al.*, 2012). Sin embargo, el análisis de la riqueza estandarizada por el número de individuos para ambos años mostró diferencias bien claras, lo que sugiere que también podrían haber ocurrido cambios en la diversidad de especies entre los años considerados, o bien hubo cambios en la abundancia o los patrones de

agregación de las especies. Estos cambios se podrían reflejar en las curvas de acumulación debido a la dependencia de la diversidad con la escala considerada (Chase y Knight, 2013). Cualquiera de dichos cambios modifica las frecuencias de aparición de nuevas especies y la distribución de las especies raras, cambiando las formas de las curvas de acumulación. Estos interrogantes se podrán responder con futuros monitoreos en la región utilizando, de aquí en adelante, una metodología de análisis unificada. De todas maneras se pudo constatar que las asociaciones en general fueron similares entre ambos años, respetándose las mismas diferencias espaciales entre los diferentes grupos típicos de especies para ambos años. Por otra parte, los estimadores de "riqueza verdadera" sugieren un valor mínimo de alrededor de 190 especies para la región de la Plataforma Patagónica, lo que indica que los muestreos realizados, en términos de cantidad de muestras y distribución espacial, se pueden considerar adecuados para estudiar la diversidad bentónica epifaunal de la región.

Con respecto a la ZCPAU, las comunidades bentónicas de estos fondos se caracterizaron por una diversidad relativa promedio similar, sin una dominancia de especies o grupos en particular. Se puede mencionar la presencia de algunos grupos y especies comunes, tales como equinodermos (e.g., *Astropecten b. brasiliensis*, *Pseudechinus magellanicus*, *Trochodota purpurea*), cnidarios (e.g., *Actiniaria* spp., *Tripalea clavaria*), bivalvos (e.g., *Pandora* sp., *Mytilus edulis platensis*, *Zygochlamys patagonica*), crustáceos (e.g., *Rochinia gracilipes*, *Leurocyclus tuberculatus*) y poliquetos (e.g., *Eunice frauenfeldi* y *Chaetopterus variopedatus*). Estos fondos se caracterizan por la presencia de arenas medianas a gruesas, clastos y conchillas, donde se reportaron zonas de mayor diversidad en comparación con los fondos más costeros o mixohalinos (Giberto y Bremec 2003; Giberto, 2008). Una de las diferencias más claras cuando se compara esta zona con la PP es su diversidad general más alta, la cual no sólo presentó valores mayores de densidad de especies sino también valores más altos de riqueza. También se debe destacar que si bien las curvas de acumulación de especies sugieren una desaceleración de la aparición de nuevas especies, con un mínimo de alrededor de 220, no se observó una tendencia asintótica tan clara como en la PP. Esto refleja la complejidad biogeográfica de la región, caracterizada por una alta diversidad (Giberto y Bremec, 2003; Acha *et al.*, 2004; Giberto *et al.*, 2007; Giberto, 2008), y justifica la necesidad de realizar muestreos con un mayor número de sitios para caracterizar la diversidad de la fauna bentónica acompañante de prerreclutas de merluza.

Varias de las asociaciones definidas en ambas regiones, aunque con mayor énfasis en la PP, se caracterizaron por la presencia de especies o grupos bentónicos que aumentan la complejidad y la diversidad del sustrato en fondos blandos submareales. Estos grupos bentónicos “emergentes” (*sensu* Kaiser *et al.*, 2001) que incrementan la complejidad topográfica del fondo incluyen a los tunicados, esponjas, cnidarios y algunas especies

de bivalvos, entre otros (Commito y Rusignuolo, 2000; Kaiser *et al.*, 2000, 2001; Hiddink *et al.*, 2006). Una mayor complejidad en los fondos bentónicos podría ofrecer a los prerreclutas tanto una mayor oferta trófica como refugios ante la depredación. Si bien su dieta está conformada principalmente por organismos planctónicos, también pueden incluir ocasionalmente estadios larvales de especies bentónicas infaunales o epibentónicos, sobre todo en individuos de talla mayores de 110 mm (Moriondo, 2002; Temperoni *et al.*, 2013). Por ejemplo, algunas de las especies reportadas que conforman la dieta de los prerreclutas incluyen larvas de invertebrados epibentónicos como *Munida gregaria* o estomatópodos, especies típicas del Golfo San Jorge. Sin embargo, posiblemente la conexión más clara que existe entre el bentos y los prerreclutas de merluza esté relacionada con el aumento de la complejidad del fondo, producto de una mayor diversidad de grupos bentónicos emergentes en fondos blandos. La presencia de dichos grupos y sedimentos que aumenten la complejidad del fondo está directamente relacionada con el éxito del asentamiento y la supervivencia de varias especies de peces demersales (Walters y Juanes, 1993; Peterson *et al.*, 2000; Kaiser *et al.*, 2001; Stoner y Titgen, 2003; Wouters y Cabral, 2009). Por ejemplo, la reducción de la estructura del hábitat aumenta la vulnerabilidad de juveniles a la predación por conespecíficos y otros predadores del gádido *Gadus morhua* (Gotceitas *et al.*, 1995; Borg *et al.*, 1997; Lindholm *et al.*, 1999). Más aún, se ha reportado un aumento en la supervivencia de los juveniles relacionado con una mayor complejidad del sustrato, encontrándose una supervivencia diferencial en sustratos conformados por cantos rodados, bioclastos y/o especies bentónicas emergentes comparados con los fondos arenosos adyacentes (Gotceitas y Brown, 1993; Lindholm *et al.*, 1999).

En resumen, las comunidades bentónicas en fondos de reclutamiento de la merluza común se caracterizaron principalmente por una mayor

riqueza de crustáceos, moluscos y equinodermos. Estos grupos dominaron en ambas regiones estudiadas, aunque los equinodermos tuvieron una mayor representación en la ZCPAU. Otros grupos bentónicos emergentes (tunicados, poríferos, cnidarios) no presentaron una gran diversidad de especies pero fueron importantes en términos de biomasa. De todas maneras es necesario aclarar que la baja diversidad de estos grupos se debe también en parte a la dificultad de realizar determinaciones a un bajo nivel taxonómico a bordo de los buques de investigación. Los poríferos son un ejemplo particular de este caso, en el que su diversidad ha ido aumentando con los años debido a que se ha mejorado el conocimiento taxonómico de este grupo (por ejemplo, Schejter *et al.*, 2006) y no porque hayan habido cambios evidentes en el ecosistema. También se pueden encontrar cambios temporales en la diversidad debido a los efectos de la “inflación taxonómica”, en los que las subespecies son elevadas a rango de especies (*sensu* Isaac *et al.*, 2004). Todos estos aspectos deberán considerarse al realizar comparaciones temporales de diversidad en las regiones de estudio. Por otra parte, debe destacarse que el uso de los estimadores de riqueza permitió una adecuada comparación mediante la estandarización a niveles comparables de esfuerzo de muestreo (número de sitios e individuos), enfoque que raramente se utiliza en los trabajos sobre diversidad marina en las regiones estudiadas. Los resultados de este trabajo establecen una línea de base a partir de datos de captura incidental que permitirá, a largo plazo, caracterizar las variaciones espacio-temporales de las comunidades bentónicas asociadas a los prerreclutas, utilizando artes de muestreo cuantitativos más específicos para el bentos. Se espera obtener así una mejor comprensión del grado de importancia de las conexiones entre las comunidades bentónicas y la supervivencia de los prerreclutas. Finalmente, y dado que en ambas regiones se encuentran en actividad varias pesquerías comerciales de arrastre, se deberán reali-

zar también estudios específicos de sus efectos en la diversidad de las comunidades bentónicas de la región, los que seguramente contribuirá a explicar las relaciones con los procesos de reclutamiento de la merluza común.

---

## AGRADECIMIENTOS

---

Parte de este trabajo se realizó gracias al apoyo del Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) CRN3070, financiado por el U.S. National Science Foundation (Grant GEO-1128040), mediante una beca otorgada a M.V.R. Agradecemos además a todos los colegas que colaboraron en los muestreos realizados a bordo.

---

## BIBLIOGRAFÍA

---

- ACHA, E.M., MIANZAN, H.W., GUERRERO, R.A., FAVERO, M. & BAVA, J. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. *J. Mar. Syst.*, 44: 83-105.
- ÁLVAREZ-COLOMBO, G.L., DATO, C.V., MACHINANDIARENA, L., CASTRO-MACHADO, F. & BETTI, P. 2014. Daylight vertical segregation of young-of-the-year Argentine hake *Merluccius hubbsi*: Advances in assessment of juvenile abundance with acoustic methods. *Fish. Res.*, 160:85-95.
- ÁLVAREZ-COLOMBO, G., DATO, C.V., MACCHI, G., PALMA, E., MACHINANDIARENA, L., CHRISTIANSEN, H.E., BETTI, P., DERISIO, C., MARTOS, P., CASTRO-MACHADO, F., BROWN, D., EHRLICH, M., MIANZAN, H. & ACHA, E.M. 2011. Distribution and behavior of Argentine hake larvae: evidences of a biophysical mechanism for self-recruitment at the North Patagonian shelf waters. *Cienc. Mar.*, 37 (4B): 633-657.

- AUBONE A., BEZZI, S. & SIMONAZZI, M. 2000. Merluza (*Merluccius hubbsi*). Glosario 2000 de términos científicos usados en evaluación de recursos pesqueros. Inf. Téc. Int. DNI-INIDEP N° 16/2000, 6 pp.
- BERTUCHE, D., FISCHBACH, C., ROUX, A., FERNÁNDEZ, M. & PIÑERO, R. 2000. Langostino (*Pleoticus muelleri*). En: BEZZI, S.I., AKSELMAN, R. & BOSCHI, E.E. (Eds.). Síntesis del estado de las pesquerías marítimas argentinas y de la Cuenca del Plata. Años 1997-1998, con la actualización de 1999. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata: 179-190.
- BEZZI, S., IRUSTA, G., PÉREZ, M. & RENZI, M. 1997. Sobre la unidad de población de merluza. Inf. Téc. Int. DNI-INIDEP N° 25/1997, 12 pp.
- BEZZI, S.I., RENZI, M., IRUSTA, G., SANTOS, B., TRINGALI, L.S., EHRLICH, M.D., SANCHEZ, F., GARCÍA DE LA ROSA, S.B., SIMONAZZI, M. & CASTRUCCI, R. 2004. Caracterización biológica y pesquera de la merluza (*Merluccius hubbsi*). En: SÁNCHEZ, R.P. & BEZZI, S.I. (Eds.). El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Tomo 4. Los peces marinos de interés pesquero. Caracterización biológica y evaluación del estado de explotación. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata: 157-205.
- BREMEC, C., SOUTO, V., ESCOLAR, M. & GIBERTO, D. 2012. Fauna bentónica asociada a prerreclutas de merluza en la zona patagónica entre 44° y 47° S. Resultados de la Campaña OB-07/11. Inf. Invest. INIDEP N° 28/2012, 9 pp.
- BREMEC, C., SOUTO, V., ESCOLAR, M., GIBERTO, D. & SCHEJTER, L. 2011. Fauna bentónica asociada a prerreclutas de merluza en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya. Resultados de la Campaña de Evaluación CC-12-09. Inf. Invest. INIDEP N° 5/2011, 15 pp.
- BORG, A., PIHL, L. & WENNHAGE, H. 1997. Habitat choice by juvenile cod (*Gadus morhua* L.) on sandy soft bottoms with different vegetation types. Helgol. Meeresunters., 51: 197-212.
- BURNHAM, K.P. & OVERTON, W.S. 1978. Estimation of the Size of a Closed Population when Capture Probabilities vary Among Animals. Biometrika, 65: 625-633.
- BURNHAM, K.P. & OVERTON, W.S. 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. Ecology, 60: 927-936.
- CHAO, A. 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. Scand. J. Stat., 11: 265-270.
- CHAO, A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. Biometrics, 43: 783-791.
- CHASE, J.M. & KNIGHT, T.M. 2013. Scale-dependent effect sizes of ecological drivers on biodiversity: why standardised sampling is not enough. Ecol. Lett., 16: 17-26.
- CHAZDON, R.L., COLWELL, R.K. & DENSLOW, J.S. 1999. Tropical tree richness and resource-based niches. Science, 285: 1459a.
- CLARKE, K.R. & WARWICK, R.M. 2001. Change in Marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER-E, Plymouth, 172 pp.
- COLWELL, R.K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- COLWELL, R. & CODDINGTON, J. 1994. Estimating Terrestrial Biodiversity through Extrapolation. Philos. Trans. R. Soc. Lond. (B Biol. Sci.), 345: 101-118.
- COLWELL, R., MAO, C.X. & CHANG, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. Ecology, 85: 2717-2727.
- COLWELL, R.K., CHAO, A., GOTELLI, N.J., LIN, S.Y., MAO, C.X., CHAZDON, R.L. & LONGINO, J.T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. J. Plant. Ecol., 5: 3-21.

- COMMITO, J.A. & RUSIGNUOLO, B.R. 2000. Structural complexity in mussel beds: the fractal geometry of surface topography. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 255: 133-152.
- EFRON, B. 1979. Bootstrap methods: Another look at the jackknife. *Ann. Stat.*, 7: 1-26.
- EHRlich, M.D. 2000. Distribución y abundancia de huevos, larvas y juveniles de merluza (*Merluccius hubbsi*) en la Zona Común de Pesca Argentina-Uruguay. 1996-1998. *Frente Marit.*, 18: 31-44.
- EHRlich, M., MACHINANDIARENA, L., BROWN, D., IBÁÑEZ, P. & LEONARDUZZI, E. 2001. Distribución y abundancia de prerreclutas de merluza (*Merluccius hubbsi*) en el litoral norpatagónico. Diciembre 2000-Junio 2001. *Mar del Plata. Inf. Téc. Int. DNI-INIDEP N° 83/2001*, 24 pp.
- FERNÁNDEZ, M. & CUCCHI COLLEONI, D.A. 2013. Aspectos químicos del sistema bentónico del Golfo San Jorge (2005-2010). *Inf. Téc. INIDEP N° 87/2013*, 24 pp.
- FERNÁNDEZ, M., ROUX, A., FERNÁNDEZ, E., CALÓ, J., MARCOS, A. & ALDACUR, H. 2003. Grain-size analysis of surficial sediments from Golfo San Jorge, Argentina. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 83: 1193-1197.
- GIBERTO, D.A. 2008. Estructura de la comunidad bentónica y nichos tróficos de Sciaenidae (Pisces: Osteichthyes) en el estuario del Río de la Plata. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, 227 pp.
- GIBERTO, D.A. & BREMEC, C.S. 2003. Benthic diversity of the Río de la Plata estuary and adjacent marine waters. Reporte Técnico. Proyecto de las Naciones Unidas para el Desarrollo PNUD Project/GefRLA/99/G31, Mar del Plata.
- GIBERTO, D., BREMEC, C. & MACHINANDIARENA, L. 2006. Comunidades bentónicas asociadas a zonas de distribución de prerreclutas de merluza (*Merluccius hubbsi*) en la plataforma norpatagónica (43°-47° S). En: VI Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Puerto Madryn, Argentina, Resúmenes: 205.
- GIBERTO, D.A., BREMEC, C.S., CORTELEZZI, A., RODRIGUES CAPITULO, A. & BRAZEIRO, A. 2007. Ecological boundaries in estuaries: macrobenthic  $\beta$ -diversity in the Río de la Plata system (34-36°S). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 87: 377-381.
- GOTCEITAS, V. & BROWN, J.A. 1993. Substrate selection by juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*): effects of predation risk. *Oecologia*, 93: 346-351.
- GOTCEITAS, V., FRASER, S. & BROWN, J.A. 1995. Habitat use by juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the presence of an actively foraging and non-foraging predator. *Mar. Biol.*, 123: 421-430.
- GOTELLI, N. J. & COLWELL, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.*, 4: 379-391.
- GOTELLI, N.J. & COLWELL, R.K. 2011. Estimating species richness. En: MAGURRAN, A.E. & MCGILL, B.J. (Eds.). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Nueva York: 39-54.
- GUERRERO, R.A. & PIOLA, A.R. 1997. Masas de agua en la Plataforma Continental. En: BOSCHI, E.E. (Ed.). *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros*. Tomo 1. Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata: 107-118.
- HIDDINK, J.G., HUTTON, T., JENNINGS, S. & KAISER, M.J. 2006. Predicting the effects of area closures and fishing effort restrictions on the production, biomass, and species richness of benthic invertebrate communities. *ICES J. Mar. Sci.*, 63: 822-830.
- HILL, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- ISAAC, N.J.B., MALLET, J. & MACE, G.M. 2004.

- Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends Ecol. Evol.*, 19: 464-469.
- KAISER, M.J., COLLIE, J.S., HALL, S.J., JENNINGS, S. & POINER, I.R. 2001. Impacts of fishing gear on marine benthic habitats. Conference on Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem 13, Reykjavik, Islandia.
- KAISER, M.J., RAMSAY, K., RICHARDSON, C.A., SPENCE, F.E. & BRAND, A.R. 2000. Chronic Fishing Disturbance Has Changed Shelf Sea Benthic Community Structure. *J. Anim. Ecol.*, 69: 494-503.
- LASTA, M. & BREMEC, C.S. 1998. *Zygochlamys patagonica* in the Argentine sea: a new scallop fishery. *J. Shellfish. Res.*, 17: 103-111.
- LINDHOLM, J.B., AUSTER, P.J. & KAUFMAN, L.S. 1999. Habitat-mediated survivorship of juvenile (0-year) Atlantic cod *Gadus morhua*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 180: 247-255.
- LONARDI, A.G. & EWING, M. 1970. Sediment transport and distribution in the argentine basin. 4. Bathymetry of the Continental margin, Argentine basin and other related provinces. Canyons and sources of sediments. En: AHRENS, L.H. PRESS, F., RUNCORN, S.K. & UREY, H.C. (Eds.). *Physics and chemistry of the earth*. Pergamon Press, Oxford: 81-121.
- LOUGE, E.B., RETA, R., SANTOS, B.A. & HERNÁNDEZ, D.R. 2004. Variaciones interanuales (1995-2000) de la temperatura y la salinidad registradas en los meses de enero en el Golfo San Jorge y aguas adyacentes (43° S-47° S). *Rev. Invest. Desarr. Pesq.*, 16: 27-42.
- MAGURRAN, A.E. & MCGILL, B.J. 2011. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Nueva York, 345 pp.
- MÖLLER JR., O.O., PIOLA, A.R., FREITAS, A.C. & CAMPOS, E.J.D. 2008. The effects of river discharge and seasonal winds on the shelf off southeastern South America. *Cont. Shelf. Res.*, 28: 1607-1624.
- MORIONDO, P. 2002. Alimentación de larvas y juveniles de merluza (*Merluccius hubbsi*) en su área de cría norpatagónica. Seminario de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, 47 pp.
- PETERSON, M.S. 2003. A conceptual view of environment-habitat-production linkages in tidal river estuaries. *Rev. Fish. Sci.*, 11: 291-313.
- PETERSON, M.S., COMYNS, B.H., BOND, P.J. & DUFF, G.A. 2000. Habitat use by early life-history stages of fishes and crustaceans along a changing estuarine landscape: differences between natural and altered shorelines sites. *Wetlands Ecol. Manage.*, 8: 209-219.
- ROUX, A. 2000. Evaluación del Impacto Pesquero a través del análisis de la fauna bentónica acompañante en la pesquería de langostino (*Pleoticus muelleri*) del Golfo San Jorge y litoral de Chubut, Argentina. *Frente Marit.*, 18 (A): 143-149.
- ROUX, A. 2008. Invertebrados bentónicos acompañantes de la captura de langostino patagónico (*Pleoticus muelleri*). Resultados de la campaña de investigación AR-01/08, Marzo de 2008 Inf. Invest. INIDEP N° 11/2008, 8 pp.
- ROUX, A. 2011. Invertebrados bentónicos acompañantes de la captura de langostino patagónico (*Pleoticus muelleri*, (Bate, 1888)). Resultado de la campaña de relevamiento a bordo de un buque comercial. Febrero 2011. Inf. Invest. INIDEP N° 80/2011. 13 pp.
- ROUX, A. & FERNÁNDEZ, M. 1997. Caracterización de los fondos de pesca del langostino patagónico *Pleoticus muelleri* en el Golfo San Jorge y litoral de la Provincia de Chubut-Argentina. INIDEP Inf. Téc., 13, 28 pp.
- ROUX, A., FERNÁNDEZ, M. & BREMEC, C.S. 1995. Estudio preliminar de las comunidades bentónicas de los fondos de pesca del langostino patagónico del Golfo San Jorge (Argentina). *Cienc. Mar.*, 21: 295-310.
- SCHJEJTER, L., CALCINAI, B., CERRANO, C., BERTOLINO, M., PANSINI, M., GIBERTO, D. & BREMEC, C. 2006. Porifera from the Argentine Sea:

- diversity in Patagonian scallop beds. *Ital. J. Zool.*, 73: 373-385.
- SMITH, E.P. & BELLE, G.V. 1984. Nonparametric Estimation of Species Richness. *Biometrics*, 40: 119-129.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1995. *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. Freeman, Nueva York, 887 pp.
- SOUTO, V. & GIBERTO, D.A. 2014. Fauna bentónica asociada a la Pesquería de langostino (*Pleuroticus muelleri*). Resultados de la Campaña de Evaluación Estival OB 01-14. Mar del Plata. Inf. Invest. INIDEP N° 71/2014, 18 pp.
- STONER, A.W. & TITGEN, R.H. 2003. Biological structures and bottom type influence habitat choice made by Alaska flatfishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 292: 43-59.
- TEMPERONI, B., VIÑAS, M.D. & BURATTI, C. 2013. Feeding strategy of juvenile (age-0+ year) Argentine hake *Merluccius hubbsi* in the Patagonian nursery ground. *J. Fish. Biol.*, 83: 1354-1370.
- WALTERS, C.J. & JUANES, F. 1993. Recruitment limitation as a consequence of natural selection for use of restricted feeding habitats and predation risk taking by juvenile fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 2058-2070.
- WOUTERS, N. & CABRAL, H.N. 2009. Are flatfish nursery grounds richer in benthic prey? *Est. Coast. Shelf. Sci.*, 83: 613-620.
- ZAR, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, 718 pp.
- Recibido: 04-05-2015*  
*Aceptado: 05-08-2015*