




ORIGINAL RESEARCH

## Relaciones tróficas del pez ángel (*Squatina guggenheim*) en el Golfo San Matías, Río Negro, Argentina

FLORENCIA N. FERNÁNDEZ CHERT<sup>1,2,\*</sup>, MATÍAS OCAMPO REINALDO<sup>1,2,3</sup>, MATÍAS N. SUAREZ<sup>1,2</sup> y MARINA N. COLLER<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Nacional del Comahue, San Martín 247, 8520 - San Antonio Oeste, Argentina. <sup>2</sup>Centro de Investigación Aplicada y Transferencia Tecnológica en Recursos Marinos Almirante Storni, Güemes 1030, 8520 - San Antonio Oeste, Argentina. <sup>3</sup>Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Godoy Cruz 2290, 1425 - Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. ORCID *Florencia N. Fernández Chert*  <https://orcid.org/0009-0001-9185-9501>, *Matías Ocampo Reinaldo*  <https://orcid.org/0000-0002-2383-7896>, *Marina N. Coller*  <https://orcid.org/0000-0003-3872-9705>



**RESUMEN.** El pez ángel *Squatina guggenheim* ha sido históricamente capturado como fauna acompañante y desembarcado en la pesquería de merluza común *Merluccius hubbsi* y, a partir de 2013, también en la de langostino *Pleoticus muelleri* en el Golfo San Matías (GSM). El objetivo fue evaluar los hábitos alimentarios del pez ángel en el GSM durante el período 1 (P1, 2005-2010) y el período 2 (P2, 2015-2022). Se analizó el contenido estomacal de 334 individuos, 152 del P1 y 182 del P2. Se calculó la incidencia de las especies presa aplicando: frecuencia de ocurrencia (%FO), número (%N), peso (%P), índice de importancia relativa IRI, %IRI y %PSIRI. Los resultados del P1 indican una dieta dominada por merluza común (84,3%IRI). Mientras que en el P2 se observó una dieta principalmente de merluza (42,5%IRI) e incremento de invertebrados malacostracos, siendo el langostino (22,6%IRI), langostilla (14,6%IRI) y estomatópodos (8,9%IRI). Estas diferencias concuerdan con los cambios en el nivel trófico (NT) calculado mediante el índice estandarizado de la dieta según Cortés (1999); en el P1 se ubicó como predador terciario, NT = 4,22 en adultos y NT = 4,16 en juveniles. En relación a las presas y sus niveles tróficos, el P2 presentó NT = 3,77 en adultos y NT = 3,81 en juveniles, ubicando al pez ángel como predador secundario. Los resultados muestran la plasticidad alimenticia de la especie, cambiando su dieta según la disponibilidad de presas y evidenciando una estrategia de alimentación con fuerte especialización individual en ambos períodos.

**Palabras clave:** Elasmobranchii, ecología trófica, fauna acompañante, contenido estomacal, nivel trófico.



\*Correspondence:  
fernandezchert@gmail.com

Received: 10 November 2025  
Accepted: 19 January 2026

ISSN 2683-7595 (print)  
ISSN 2683-7951 (online)

<https://ojs.inidep.edu.ar>

Journal of the Instituto Nacional de  
Investigación y Desarrollo Pesquero  
(INIDEP)



This work is licensed under a Creative  
Commons Attribution-  
NonCommercial-ShareAlike 4.0  
International License

### Trophic relationships of the angel shark (*Squatina guggenheim*) in the San Matías Gulf, Río Negro, Argentina

**ABSTRACT.** The angel shark *Squatina guggenheim* has been historically caught as bycatch and landed in the Argentine hake *Merluccius hubbsi* fishery, and since 2013, in the Argentine red shrimp *Pleoticus muelleri* fishery in the San Matías Gulf (SMG). The aim was to evaluate the feeding habits of the angel shark in the SMG during period 1 (P1, 2005-2010) and period 2 (P2, 2015-2022). Stomach contents of 334 individuals were analyzed, 152 from P1 and 182 from P2. The incidence of prey species in the diet was calculated using frequency of occurrence (%FO), numerical percentage (%N), percentage by weight (%P), the relative importance index IRI, %IRI, and specific %PSIRI. Results from P1 indicate a diet dominated by hake (84.3%IRI). In P2, the diet was mainly hake (42.5%IRI), with an increase in malacostracan invertebrates, including shrimp (22.6%IRI), squat lobster (14.6%IRI), and stomatopods (8.9%IRI). This dietary shift is reflected in the calculated trophic level (TL) through the standardized index of diet composition according to Cortés (1999); in P1, sharks were tertiary predators, with TL = 4.22 in adults and TL = 4.16 in juveniles. Based on prey and their trophic levels, P2 showed TL = 3.77 in adults and TL = 3.81 in juveniles, placing angel sharks as secondary predators. The results

highlight the species' feeding plasticity, shifting its diet according to prey availability and showing a feeding strategy with strong individual specialization during both periods.

**Key words:** Elasmobranchii, feeding ecology, bycatch, stomach content, trophic level.

---

## INTRODUCCIÓN

---

El pez ángel *Squatina guggenheim* (Marini, 1936) es una especie endémica del Atlántico Sudoccidental, distribuida desde Espíritu Santo (23° S, Brasil) hasta el centro de la Patagonia (47° S, Argentina), en profundidades que varían entre los 10 y 200 m (Chiaramonte 1998; Milessi et al. 2001; Vögler et al. 2003; Colonello 2005; Awruch et al. 2008; Bovcon et al. 2013; Casselberry y Carlson 2015; Oddone et al. 2019). Esta especie es capturada como fauna incidental en numerosas pesquerías que operan dentro de su rango de distribución. En Argentina, *S. guggenheim* forma parte de las capturas de la pesquería multiespecífica conocida como “variado costero” en el ecosistema costero bonaerense (Chiaramonte 1998; Colonello 2005), así como de las pesquerías de arrastre de fondo que operan en Río Negro y Chubut (Di Giácomo y Perier 1991; Góngora 2011; Perier et al. 2011; Bovcon et al. 2013). Se estima que sus poblaciones han disminuido en un 70% en los últimos 30 años (Oddone et al. 2019), motivo por el cual ha sido clasificada como “En Peligro” por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN).

En el Golfo San Matías (GSM), *S. guggenheim* ha sido históricamente capturado junto a otros condrictios como fauna acompañante en la pesquería de merluza común (*Merluccius hubbsi*) (Di Giácomo y Perier 1991; Perier et al. 2011). A partir de 2013, también se ha registrado su captura en una nueva pesquería de arrastre de fondo dirigida a langostino (*Pleoticus muelleri*) (Narvarte et al. 2013; Sepúlveda 2018). Este surgimiento estaría vinculado a cambios ambientales, los cuales generaron modificaciones en la estructura de la comunidad demersal observadas en la última década (Cuesta

Núñez et al. 2023). En particular, el aumento en la abundancia de especies como *P. muelleri*, *Munida* spp. y *Pterosquilla armata armata* podría haber alterado significativamente la estructura de la red trófica en el GSM (Romero et al. 2008, 2013; Alonso et al. 2019; Cuesta Núñez et al. 2023).

El conocimiento de las interacciones depredador-presa es esencial para comprender relaciones ecológicas esenciales entre las especies y puede ayudar a desarrollar estrategias efectivas de manejo ecosistémico (Bax 1998; Bruno y O'Connor 2005), dado que los depredadores pueden influir sobre la abundancia y diversidad de las especies en niveles tróficos inferiores (Myers et al. 2007; Braccini 2008). Los hábitos alimentarios de *S. guggenheim* han sido estudiados previamente en el Distrito Biogeográfico Bonaerense, y en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguay (ZCPAU) (Vögler et al. 2003; Colonello 2005). Según Colonello et al. (2007), esta especie presenta una baja capacidad de dispersión, lo cual podría limitar la conectividad entre poblaciones y generar variaciones locales en sus presas.

En este contexto, el objetivo de este trabajo es analizar la estrategia alimentaria de juveniles y adultos de *S. guggenheim* entre dos períodos de tiempo para el GSM. Asimismo, se plantea analizar si las presas que conforman su dieta difieren cualitativa y cuantitativamente de aquellas registradas en otras áreas de distribución de la especie.

---

## MATERIALES Y MÉTODOS

---

### Área y sistema de estudio

El GSM, situado entre las coordenadas 40° 47' y 42° 13' S-63° 05' y 65° 10' W, abarca una superficie

aproximada de 20,000 km<sup>2</sup> (Gagliardini y Rivas 2004). Su topografía se caracteriza por un perfil en “olla”, con profundidades que superan los 200 m en su interior (Piola y Scasso 1988). Es una cuenca semicerrada, donde la geometría de la boca limita el intercambio con el océano abierto, y sus aguas están influenciadas por un intercambio atmosférico forzado (Piola y Rivas 1997). Desde 1971, se desarrolla una pesquería de arrastre de fondo, inicialmente dirigida a merluza común, que opera entre 22 y 169 m de profundidad (Di Giacomo y Perier 1991; Perier y Di Giacomo 2002). Con el tiempo, la flota ha diversificado sus capturas y, desde 2013, el incremento en la abundancia de langostino impulsó una reconfiguración del esfuerzo pesquero, modificando artes utilizados y dando lugar a la aparición de una flota de arrastre artesanal más somera, que opera en rangos de 12 a 127 m (Narvarte et al. 2013; Cuesta Nuñez et al. 2023; Ocampo Reinaldo et al. 2023) (Figura 1).

### Obtención y procesamiento de muestras

Los ejemplares de *S. guggenheim* fueron recolectados en el GSM mediante el Programa de Observadores Pesqueros (POP) a bordo de buques comerciales y en campañas de investigación pesquera de la serie REDE (2007, 2016, 2018). De cada individuo se registró el largo total (LT, cm), el sexo y la madurez sexual, siguiendo el criterio propuesto por Awruch et al. (2008) para la población del GSM, siendo las hembras adultas mayores a 73 cm LT y los machos adultos mayores a 76 cm LT. Los estómagos extraídos fueron guardados y conservados en frascos con alcohol al 70%, hasta su análisis.

### Descripción y cuantificación de los hábitos alimentarios

Se analizaron los contenidos estomacales de 334 individuos recolectados entre 2005 y 2022. Para evaluar posibles cambios temporales en la dieta de *S. guggenheim*, se definieron dos periodos de

estudio en función del contexto pesquero: Período 1 (P1: 2005-2010), dominado por la pesquería de merluza común, y Período 2 (P2: 2015-2022), correspondiente al auge de la pesquería de langostino. Durante el P2, las muestras provinieron tanto de la pesquería de merluza común como de la pesquería de langostino, reflejando la coexistencia de ambas flotas en el área de estudio. Para evaluar la suficiencia del tamaño de la muestra, se construyeron las curvas acumulativas de diversidad en función del número de estómagos. Estos análisis se realizaron con el paquete iNext (Hsieh et al. 2016) y en el software estadístico R v4.3.1 (R Core Team 2023).

Los estómagos se clasificaron en vacíos y con contenido, calculándose el coeficiente de vacuidad (*v*) para estimar la proporción de estómagos vacíos (Hureau 1970). Las presas fueron identificadas al menor nivel taxonómico posible mediante claves y bibliografía especializada. Se realizó un análisis cualitativo (presencia/ausencia) y cuantitativo, registrando número, peso y, cuando fue posible, la talla de las presas. La incidencia de cada ítem en la dieta se evaluó a través de los índices de frecuencia de ocurrencia (%FO), frecuencia en número (%N), porcentaje en peso (%P) e índices compuestos como índice de importancia relativa (%IRI, Cortés 1997) y porcentaje del índice de importancia relativa presa específico (%PSIRI, Brown et al. 2012). Adicionalmente, se estimó el coeficiente alimentario (*Q*, Hureau 1970) para clasificar los ítems presa como preferenciales, secundarios o accidentales. Las presas fueron agrupadas por clase taxonómica: Polychaeta, Cephalopoda, Malacostraca, Actinopterygii, Chondrichthyes y “otros ítems”.

### Análisis de estrategia trófica y nivel trófico

Para evaluar la estrategia alimentaria de *S. guggenheim* se utilizó el método gráfico propuesto por Amundsen et al. (1996), que combina la frecuencia de ocurrencia (%FO) y la abundancia específica de cada presa (%Pi), permitiendo distinguir entre

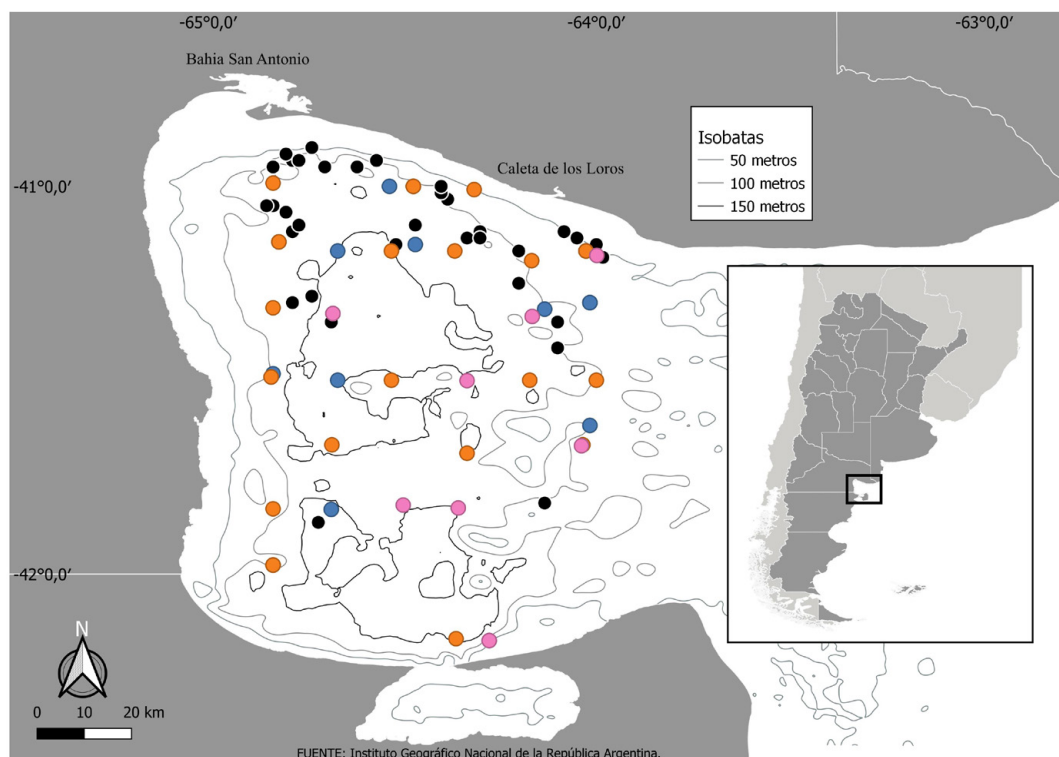


Figura 1. Mapa de Golfo San Matías. Se indica con círculos los lances de pesca donde se obtuvieron muestras utilizadas en este trabajo. Negro: Programa de Observadores Pesqueros; naranja: REDE 7; azul: REDE 16; rosa: REDE 18.

Figure 1. Map of San Matías Gulf. Fishing hauls where samples used in this study were obtained are indicated with circles. Black: Fisheries Observer Program; orange: REDE 7; blue: REDE 16; pink: REDE 18.

estrategias generalistas o especialistas. La amplitud de nicho trófico se calculó mediante el índice de Levin (B) y su versión estandarizada (BA) (Krebs 1989). Para determinar el nivel trófico del pez ángel se calculó la proporción que cada categoría presa ( $P_j$ ) aporta a la dieta, mediante el índice estandarizado de la composición de la dieta (Cortés 1999; Ebert y Bizzarro 2007):

$$P_j = \frac{\sum_{i=1}^n P_{ij} \times N_i}{\sum_{j=1}^n \left( \sum_{i=1}^n P_{ij} \times N_i \right)}$$

donde,  $P_{ij}$  es la proporción de la categoría presa  $j$  en la dieta  $i$ ;  $N_i$  es el número de estómagos con esa

presa  $j$ ;  $n$  es el número de estómagos analizados;  $j$  es el número de categorías presas y  $\sum P_i = 1$ .

Una vez obtenido el  $P_j$  se calculó el nivel trófico (NT) para el pez ángel de la siguiente forma:

$$NT = 1 + \left( \sum_{j=1}^{10} P_j \times NT_j \right)$$

donde,  $NT_j$  es el nivel trófico de cada categoría presa  $j$  y  $P_j$  es la proporción de cada categoría presa. El NT de *S. guggenheim* fue estimado según el enfoque propuesto por Cortés (1999) y adaptado por Ebert y Bizzarro (2007), a partir de la proporción de cada categoría presa en la dieta y los niveles tróficos asignados a estas.

## Comparación temporal de la dieta

Se compararon los patrones de dieta entre períodos mediante la representación gráfica de los valores de %PSIRI para las clases presa más representativas y se construyeron redes tróficas basadas en la frecuencia de presas preferenciales y secundarias con el paquete *igraph* (Csardi y Nepusz 2006) en R v4.3.1. La diferencia en la composición de la dieta entre períodos se evaluó mediante una prueba de Chi-cuadrado.

## RESULTADOS

### Período 1 (2005-2010)

Se analizaron 152 estómagos de *S. guggenheim* recolectados durante el Período 1. Las curvas de

acumulación alcanzaron la asíntota, indicando que el tamaño de la muestra fue adecuado (Figura 2). El coeficiente de vacuidad fue de 34,2%, observándose un solo ítem presa por estómago como valor más frecuente.

La dieta incluyó 28 ítems identificados, con claro dominio de peces óseos (Actinopterygii). La merluza común fue la presa más importante, representando el 84,3% del %IRI y el 44% del %PSIRI, seguida por el abadejo (*Genypterus brasiliensis*) y el savorín (*Serirolella porosa*) como presas secundarias (Tabla 1).

El análisis de la estrategia alimentaria reveló una marcada especialización individual, con la mayoría de las presas ubicadas en el cuadrante superior izquierdo del gráfico de Amundsen. La amplitud de nicho trófico fue baja ( $BA = 0,29$ ), y el nivel trófico estimado ubicó a *S. guggenheim* como predador terciario, con valores de  $NT = 4,22$  para adultos y  $NT = 4,16$  para juveniles (Figura 3).

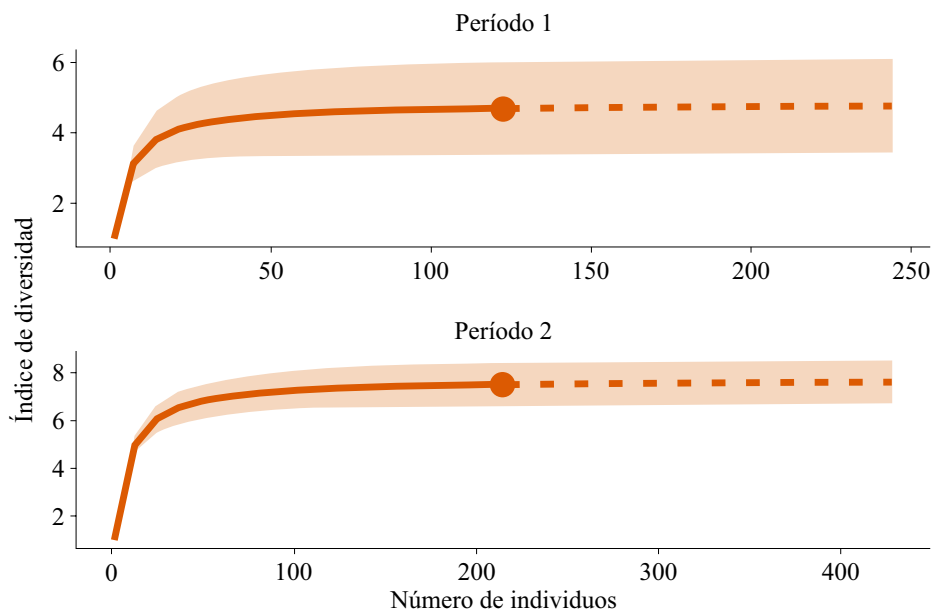


Figura 2. Estimación del número mínimo de estómagos necesarios para la descripción de la dieta de *Squatina guggenheim* en el Período 1 y Período 2. Índice de diversidad Shannon-Weiner (H) en función del número de muestras. Línea sólida: H promedio; línea punteada: extrapolación.

Figure 2. Estimation of minimum stomach numbers needed to describe the diet of *Squatina guggenheim* in Period 1 and Period 2. Shannon-Weiner diversity index (H) as a function of the number of samples. Solid line: average H; dashed line: extrapolation.

Tabla 1. Composición de la dieta del P1 de *Squatina guggenheim* en el GSM, expresada por el %FO: frecuencia de ocurrencia, %N: porcentaje en número de ítems presa, %P: porcentaje en peso de ítems presa, IRI: índice de importancia relativa de las presas ingeridas, %IRI: porcentaje del índice de importancia relativa, %PSIRI: índice de importancia relativa presa específico y Q: coeficiente alimentario.

Table 1. Diet composition for P1 of *Squatina guggenheim* in the GSM, expressed by %FO: frequency of occurrence, %N: percentage by number of prey items, %P: percentage by weight of prey items, IRI: index of relative importance of ingested prey, %IRI: percentage of the index of relative importance, %PSIRI: specific prey relative importance index and Q: feeding coefficient.

Presa	%FO	%N	%P	IRI	%IRI	%PSIRI	Q	Categoría Q
Clase Polychaeta	5,0	2,8	0,0	14,3	0,1	1,4	0,1	
Poliqueto s/i	5,0	2,8	0,0	14,3	0,3	1,4	0,1	Accidental
Clase Cephalopoda	17,0	10,8	3,7	246,0	1,7	7,2	39,7	
Cefalópodo s/i	5,0	2,8	0,3	15,5	0,4	1,6	0,7	Accidental
<i>Eledone cirrhosa</i>	1,0	0,6	0,0	0,6	0,0	0,3	0,0	Accidental
<i>Illex argentinus</i>	6,0	4,0	3,4	44,4	1,0	3,7	13,6	Accidental
<i>Doryteuthis</i> sp.	5,0	3,4	0,0	17,0	0,4	1,7	0,0	Accidental
Clase Malacostraca	27,0	22,7	0,5	627,9	4,3	11,6	12,0	
<i>Pterygosquilla armata armata</i>	2,0	1,7	0,0	3,4	0,1	0,9	0,0	Accidental
<i>Eucopia</i> sp.	1,0	4,5	0,0	4,5	0,1	2,3	0,0	Accidental
Isópodo s/i	1,0	1,1	0,0	1,1	0,0	0,6	0,0	Accidental
<i>Pleoticus muelleri</i>	2,0	2,3	0,1	4,7	0,1	1,2	0,2	Accidental
<i>Alpheus puapeba</i>	14,0	9,1	0,3	131,4	3,1	4,7	2,7	Accidental
<i>Munida</i> s/i	3,0	1,7	0,0	5,2	0,1	0,9	0,1	Accidental
<i>Munida subrugosa</i>	1,0	0,6	0,1	0,6	0,0	0,3	0,0	Accidental
<i>Peltarion spinosulum</i>	2,0	1,1	0,0	2,3	0,1	0,6	0,0	Accidental
Cangrejo s/i	1,0	0,6	0,0	0,6	0,0	0,3	0,0	Accidental
Clase Actinopterygii	88,0	61,4	95,2	13.777,5	93,9	78,3	5.841,8	
<i>Acanthistius patachonicus</i>	1,0	0,6	0,3	0,9	0,0	0,4	0,2	Accidental
<i>Engraulis anchoita</i>	5,0	6,3	1,7	39,7	0,9	4,0	10,6	Accidental
<i>Genypterus brasiliensis</i>	7,0	5,1	12,0	120,0	2,8	8,6	61,5	Secundaria
<i>Macruronus magellanicus</i>	3,0	1,7	1,0	8,0	0,2	1,3	1,6	Accidental
<i>Merluccius hubbsi</i>	41,0	28,4	59,6	3.609,8	84,3	44,0	1.694,2	Preferencial
<i>Paralichthys</i> sp.	1,0	0,6	0,0	0,6	0,0	0,3	0,0	Accidental
<i>Paralichthys isosceles</i>	7,0	4,5	3,3	54,9	1,3	3,9	15,0	Accidental
<i>Paralichthys patagonicus</i>	1,0	0,6	0,3	0,8	0,0	0,4	0,2	Accidental
<i>Raneya brasiliensis</i>	4,0	2,8	1,9	19,0	0,4	2,4	5,4	Accidental
<i>Saliota australis</i>	3,0	1,7	3,6	15,8	0,4	2,6	6,1	Accidental
<i>Seriolella porosa</i>	8,0	5,1	10,0	120,9	2,8	7,6	51,1	Secundaria
Pez s/i	7,0	4,0	1,5	38,4	0,9	2,7	6,0	Accidental
Otros ítems	4,0	2,3	0,6	11,4	0,1	1,4	1,3	
Huevo Volutidae	2,0	1,1	0,5	3,3	0,1	0,8	0,6	Accidental
Alga s/i	2,0	1,1	0,1	2,4	0,1	0,6	0,1	Accidental

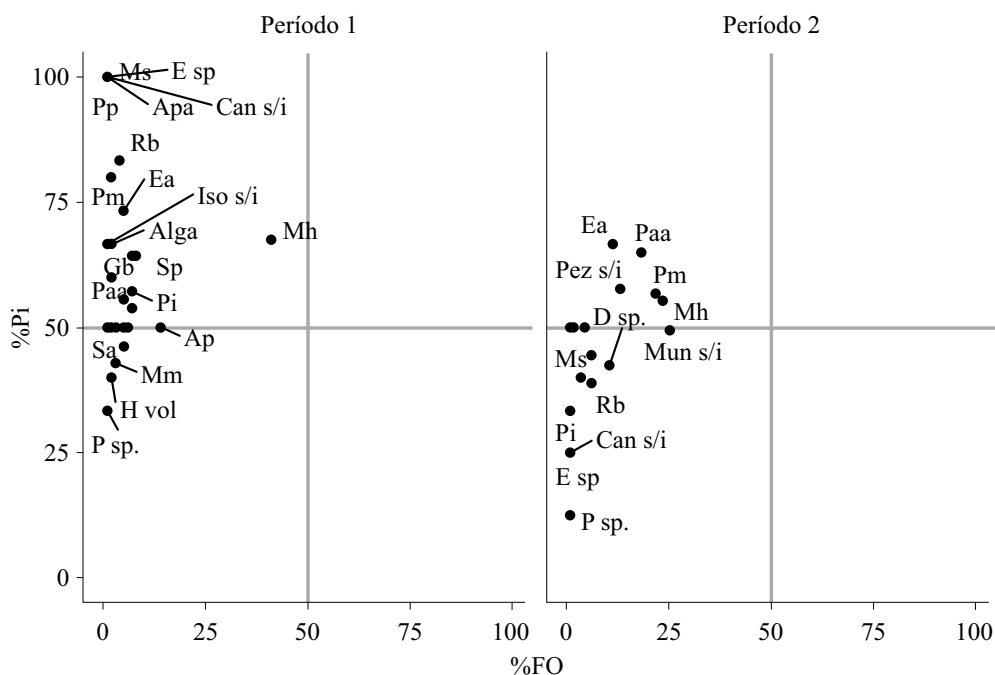


Figura 3. Relación entre el porcentaje de la abundancia relativa de las presas de *Squatina guggenheim* y el porcentaje de la frecuencia de ocurrencia para los ejemplares del P1 y P2. Alga: alga sin identificar; Ap: *Alpheus puapeba*; Apa: *Acanthistius patachonicus*; Can s/i: cangrejo sin identificar; D sp.: *Doryteuthis* sp.; E sp: *Eucopia* sp.; Ea: *Engraulis anchoita*; Gb: *Genypterus brasiliensis*; H vol: huevo Volutidae; Iso s/i: isópodo sin identificar; Mh: *Merluccius hubbsi*; Mm: *Macruronus magellanicus*; Ms: *Munida subrugosa*; Mun s/i: *Munida* sin identificar; P sp.: *Paralichthys* sp.; Paa: *Pterygosquilla armata armata*; Pez s/i: pez óseo sin identificar; Pi: *Paralichthys isosceles*; Pm: *Pleoticus muelleri*; Pp: *Paralichthys patagonicus*; Rb: *Raneya brasiliensis*; Sa: *Saliota australis*; Sp: *Seriolella porosa*.

Figure 3. Relationship between the percentage of relative abundance of *Squatina guggenheim* prey and the percentage of frequency of occurrence for specimens P1 and P2. Alga: unidentified alga; Ap: *Alpheus puapeba*; Apa: *Acanthistius patachonicus*; Can s/i: unidentified crab; D sp.: *Doryteuthis* sp.; E sp: *Eucopia* sp.; Ea: *Engraulis anchoita*; Gb: *Genypterus brasiliensis*; H vol: *Volutidae* egg; Iso s/i: unidentified isopod; Mh: *Merluccius hubbsi*; Mm: *Macruronus magellanicus*; Ms: *Munida subrugosa*; Mun s/i: unidentified *Munida*; P sp.: *Paralichthys* sp.; Paa: *Pterygosquilla armata armata*; Pez s/i: unidentified bony fish; Pi: *Paralichthys isosceles*; Pm: *Pleoticus muelleri*; Pp: *Paralichthys patagonicus*; Rb: *Raneya brasiliensis*; Sa: *Saliota australis*; Sp: *Seriolella porosa*.

### Período 2 (2015-2022)

Se analizaron 182 estómagos de *S. guggenheim* recolectados durante el Período 2. Las curvas de acumulación indicaron que el tamaño de la muestra fue suficiente (Figura 2). El coeficiente de vacuidad fue más alto que en el P1, alcanzando un 58,3%. La mayoría de los estómagos con contenido presentaron un solo ítem presa.

La dieta estuvo compuesta por 20 ítems, con mayor diversidad de invertebrados que en el período anterior. Las presas preferenciales fueron

la merluza común y el langostino, mientras que *Pterosquilla armata armata* y *Munida* spp. fueron presas secundarias. Según el %IRI, la mayor contribución fue de Malacostraca, mientras que el %PSIRI destacó la importancia de los Actinopterygii (Tabla 2).

El análisis de estrategia alimentaria mostró nuevamente una fuerte especialización individual. La amplitud de nicho fue baja (BA = 0,26), y el nivel trófico fue inferior al del P1, ubicando a la especie como predador secundario con valores NT = 3,77 en adultos y NT = 3,81 en juveniles (Figura 3).

Tabla 2. Composición de la dieta del P2 de *Squatina guggenheim* en el GSM, expresada por el %FO: frecuencia de ocurrencia, %N: porcentaje en número de ítems presa, %P: porcentaje en peso de ítems presa, IRI: índice de importancia relativa de las presas ingeridas, %IRI: porcentaje del índice de importancia relativa, %PSIRI: índice de importancia relativa presa específico y Q: coeficiente alimentario.

Table 2. Diet composition for P2 of *Squatina guggenheim* in the GSM, expressed by %FO: frequency of occurrence, %N: percentage by number of prey items, %P: percentage by weight of prey items, IRI: index of relative importance of ingested prey, %IRI: percentage of the index of relative importance, %PSIRI: specific prey relative importance index and Q: feeding coefficient.

Presa	%FO	%N	%P	IRI	%IRI	%PSIRI	Q	Categoría Q
Clase Polychaeta	0,9	0,5	0,0	0,4	0,0	0,2	0,0	
Poliqueto s/i	0,9	0,5	0,0	0,4	0,0	0,2	0,0	Accidental
Clase Cephalopoda	16,5	9,9	6,1	264,0	2,2	8,0	60,2	
<i>Illex Argentinus</i>	6,1	3,6	5,3	54,0	1,4	4,4	19,0	Accidental
<i>Doryteuthis</i> sp.	10,4	6,3	0,8	74,2	2,0	3,6	5,1	Accidental
Clase Malacostraca	76,5	55,9	30,1	6.580,3	54,1	43,0	1.683,3	
<i>Pterygosquilla armata armata</i>	18,3	11,7	6,6	334,8	8,9	9,2	77,6	Secundaria
<i>Eucopia</i> sp.	0,9	0,5	0,0	0,4	0,0	0,2	0,0	Accidental
<i>Pleoticus muelleri</i>	21,7	18,9	20,2	851,4	22,6	19,6	383,0	Preferencial
<i>Alpheus puapeba</i>	4,3	2,3	0,5	12,1	0,3	1,4	1,2	Accidental
<i>Munida</i> s/i	25,2	19,4	2,3	547,4	14,6	10,9	45,3	Secundaria
<i>Munida gregaria</i>	1,7	0,9	0,1	1,8	0,0	0,5	0,1	Accidental
<i>Munida subrugosa</i>	3,5	1,8	0,3	7,2	0,2	1,0	0,5	Accidental
Cangrejo s/i	0,9	0,5	0,0	0,4	0,0	0,2	0,0	
Clase Actinopterygii	55,7	32,4	62,9	5.308,1	43,7	47,7	2.041,5	
<i>Engraulis anchoita</i>	11,3	7,2	2,0	104,3	2,8	4,6	14,6	Accidental
<i>Merluccius hubbsi</i>	23,5	14,0	54,1	1.597,1	42,5	34,0	754,9	Preferencial
<i>Paralichtys</i> sp.	0,9	0,5	0,1	0,5	0,0	0,3	0,0	Accidental
<i>Paralichtys isosceles</i>	0,9	0,9	0,1	0,9	0,0	0,5	0,1	Accidental
<i>Raneya brasiliensis</i>	6,1	3,2	3,1	38,1	1,0	3,1	9,8	Accidental
Pez s/i	13,0	6,8	3,5	134,4	3,6	5,2	24,0	Secundaria
Clase Chondrichthyes	2,6	1,4	0,8	5,7	0,0	1,1	1,1	
<i>Amblyraja doellojuradoi</i>	0,9	0,5	0,8	1,1	0,0	0,6	0,4	Accidental
<i>Zearaja brevicaudata</i>	0,9	0,5	0,1	0,4	0,0	0,3	0,0	Accidental
Condrictio s/i	0,9	0,5	0,0	0,4	0,0	0,2	0,0	Accidental

### Comparación entre períodos

Entre los períodos analizados se evidenció una modificación en la composición de la dieta de *S. guggenheim*. Durante el P1 (2005-2010), coincidente con la pesquería dirigida a merluza

común, la dieta estuvo dominada por peces óseos (Actinopterygii), particularmente merluza común, junto a otros recursos comerciales como abadejo, savorín y anchoíta. En el P2 (2015-2022), en el contexto del auge de la pesquería de langostino, se mantuvo la presencia de Actinopterygii, pero

se observó un incremento en el consumo de invertebrados malacostracos, destacándose langostino, *Munida* spp. y *Pterosquilla armata armata* (Figuras 4 y 5).

El test de Chi-cuadrado indicó diferencias significativas en la composición de la dieta entre ambos períodos ( $\chi^2 = 115,24$ ; gl = 12;  $p < 0,0001$ ), lo que sugiere una respuesta trófica asociada a cambios en la disponibilidad de presas vinculados a la dinámica pesquera del área.

## DISCUSIÓN

Los resultados del presente trabajo constituyen el primer aporte a la caracterización de los hábitos alimentarios de *S. guggenheim* en el GSM. Adicionalmente, se registró la talla máxima para la especie en la región, con una hembra de 102 cm LT, superando a lo reportado previamente (Awruch et al. 2008).

La proporción de estómagos vacíos de P1 (34.21%) fue menor a los observados por Vögler et

al. (2003) para la ZCPAU y Colonello (2005) para el distrito bonaerense, siendo de 41,3% y 51,10% respectivamente. Estos resultados, junto con la presencia de presas enteras, indican que *S. guggenheim* tendría un patrón de alimentación caracterizado por cortos períodos de ingestión intensa seguidos de fases prolongadas de digestión, lo que concuerda con su comportamiento de depredador de emboscada (Standora y Nelson 1977; Muñoz Molina 2019). Sin embargo, en P2 el índice de vacuidad aumentó a 58,3%. Si bien este tipo de datos conllevan cierta incertidumbre debido a las limitaciones logísticas para muestrear en condiciones equivalentes, un aumento de la vacuidad podría estar vinculado a un aumento de estrés alimentario, forzando una adaptación a nuevas presas no preferidas por inanición. En ambos períodos analizados, la dieta estuvo dominada por peces óseos. Sin embargo, durante el segundo período se registró un aumento significativo en la contribución de invertebrados malacostracos, principalmente langostino (*Pleoticus muelleri*), langostilla (*Munida* spp.) y el estomatópodo (*Pterosquilla armata armata*). Estos cambios coinciden con la reconfiguración observada en la comunidad

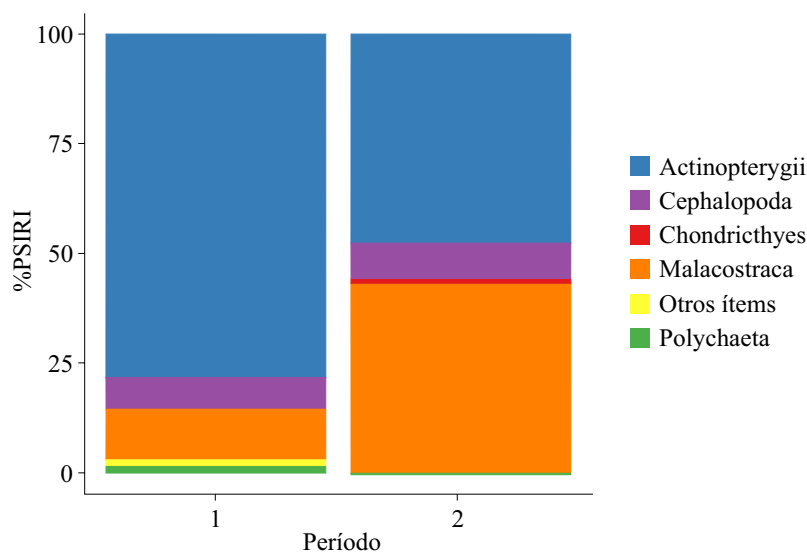


Figura 4. Porcentaje del índice de importancia relativa presa específico (%PSIRI) de las clases de presas de *Squatina guggenheim* para el P1 y el P2.

Figure 4. Percentage of the specific prey relative importance index (%PSIRI) of *Squatina guggenheim* prey classes for P1 and P2.

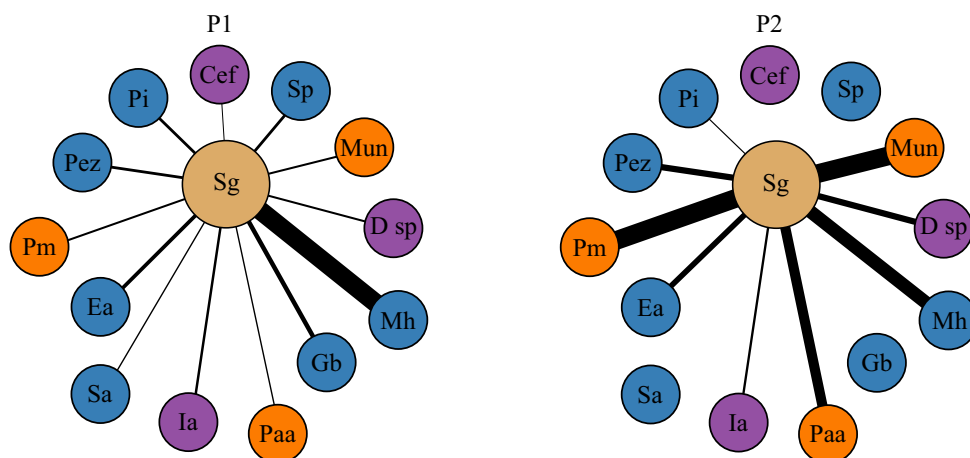


Figura 5. Relaciones tróficas de *Squatina guggenheim* durante dos períodos (P1 y P2) en el Golfo San Matías. El círculo central color beige representa a *S. guggenheim*. Las líneas conectoras representan los vínculos a las especies presa preferenciales y secundarias, cuyo grosor refleja la frecuencia (%N) de cada ítem presa en la dieta. Los círculos periféricos representan a las especies presas: color violeta: Clase Cephalopoda (Cef: cefalópodo sin identificar; Ia: *Illex argentinus*; D sp: *Dorytheutius* sp.); color naranja: Clase Malacostraca (Pm: *Pleoticus muelleri*; Paa: *Pterosquilla armata armata*; Mun: *Munida* sp.); color azul: Clase Actinopterygii (Ea: *Engraulis anchoita*; Gb: *Genypterus brasiliensis*; Mh: *Merluccius hubbsi*; Sp: *Seriotelella porosa*; Sa: *Salilota australis*; Pi: *Paralichthys isosceles*; Pez: pez óseo sin identificar).

Figure 5. Trophic relationships of *Squatina guggenheim* during two periods (P1 and P2) in San Matías Gulf. Central beige circle represents *S. guggenheim*. Connecting lines represent the links to preferential and secondary prey species, whose thickness reflects the frequency (%N) of each prey item in the diet. Peripheral circles represent the prey species: purple: Class Cephalopoda (Cef: unidentified cephalopod; Ia: *Illex argentinus*; D sp: *Dorytheutius* sp.); orange: Class Malacostraca (Pm: *Pleoticus muelleri*; Paa: *Pterosquilla armata armata*; Mun: *Munida* sp.); blue color: Class Actinopterygii (Ea: *Engraulis anchoita*; Gb: *Genypterus brasiliensis*; Mh: *Merluccius hubbsi*; Sp: *Seriotelella porosa*; Sa: *Salilota australis*; Pi: *Paralichthys isosceles*; Pez: unidentified bony fish).

demersal-pelágica del GSM (Cuesta Nuñez et al. 2023), donde se ha registrado un incremento en la abundancia de crustáceos bentónicos. Este patrón también fue observado para la merluza común, cuya dieta cambió de una composición diversa hacia el dominio de langostilla (Ocampo Reinaldo et al. 2011; Alonso et al. 2019).

La dieta del pez ángel se caracterizó como predominantemente piscívora, en coincidencia con lo reportado para otras regiones de su distribución (Vögler et al. 2003; Colonello 2005; Vooren y Klippel 2005). Las diferencias regionales en la composición dietaria pueden estar relacionadas con la disponibilidad local de presas y con la baja capacidad de dispersión de la especie (Colonello et al. 2007).

El análisis de la estrategia alimentaria indicó una fuerte especialización individual, característica de predadores de emboscada. A pesar de su baja am-

plitud de nicho ( $BA = 0,29$  en P1 y  $BA = 0,26$  en P2), la diversidad de presas consumidas sugiere un comportamiento generalista con un alto grado de flexibilidad trófica. Este patrón ha sido reportado para otras especies de condriictios (Wetherbee et al. 1990; Motta y Wilga 2001; Collins et al. 2007) y es consistente con lo descrito por Vögler et al. (2003) para la ZCPAU. Sin embargo, otras investigaciones sugieren que el oportunismo puede estar sobreestimado si no se considera la selectividad frente a la disponibilidad de presas (Heithaus 2001; Simpfendorfer et al. 2001; Lucifora 2003). En este sentido, ante este escenario de coexistencia de “especialización individual” y “plasticidad poblacional” surgen nuevas preguntas, extensibles a otras especies: Si los individuos son especialistas, ¿cómo cambia la población? Los especialistas individuales cambian su especialidad (un “especialista en merluza” se

vuelve “especialista en langostinos”), o la proporción de especialistas cambia (los especialistas en merluza mueren o migran, y los especialistas en langostinos prosperan). Al observar instantáneas con información agregada no podemos inferir sobre los posibles mecanismos subyacentes, pero dejan abiertas nuevas hipótesis ecológicas de interés.

El descenso del nivel trófico observado entre períodos, desde  $NT > 4$  en el P1 (predador terciario) a  $NT < 4$  en el P2 (predador secundario), refleja los cambios en la composición dietaria, particularmente el aumento en la ingesta de crustáceos. Este cambio puede vincularse con las variaciones en la oferta de presas durante la última década. Comparaciones con otros estudios indican que el NT en *S. guggenheim* puede estar influido por la talla del individuo (Vögler et al. 2009). Más interesante aún es el cambio de dirección del NT de adultos y juveniles, ya que en P1 los adultos presentaron un NT mayor a los juveniles, mientras que en P2 se observa lo contrario. Si bien se usaron valores de referencia constantes para los cálculos de los NT, este resultado desafía las expectativas ontogenéticas habituales y pone de manifiesto la necesidad de considerar un posible escenario de “plasticidad alimentaria forzada”. Cabe destacar que durante ambos períodos la pesquería de merluza común se mantuvo activa, mientras que la incorporación del muestreo asociado a la flota de langostino en el P2 permitió ampliar el rango batimétrico muestreado hacia sectores más someros, sin excluir áreas representativas de la distribución conocida de la especie.

Los resultados obtenidos son relevantes dado que *S. guggenheim* fue recientemente categorizada como especie prioritaria para estudios de dieta (Rincón-Díaz et al. 2024), considerando su importancia para comprender flujos de energía y estructura funcional en ecosistemas marinos. Además, el hallazgo incidental de plástico en un ejemplar del P2 subraya la necesidad de considerar contaminantes emergentes en estudios futuros, ya que los condrictios pueden ser vulnerables a la bioacumulación de desechos y contaminantes marinos (Escobar Condor et al. 2019; Tiktak et al. 2020).

Este estudio aporta una base para continuar investigando la ecología de *S. guggenheim*, y refuerza la necesidad de determinar parámetros biológicos adicionales, tales como áreas de nacimiento y cría, crecimiento, mortalidad natural y por pesca, para poder evaluar su dinámica poblacional y desarrollar estrategias orientadas a la conservación de la especie.

---

## AGRADECIMIENTOS

---

Se agradece especialmente al programa de observadores a bordo (POP) de la Provincia de Río Negro, al grupo de estudio de peces cartilagosos (CONDROS) del Centro de Investigación Aplicada y Transferencia Tecnológica en Recursos Marinos Almirante Storni (CIMAS), a la Facultad de Ciencias Marinas (FACIMAR) de la Universidad del Comahue.

## Contribución de autores

Florencia N. Fernández Chert: conceptualización; metodología; software; análisis formal; investigación; datos; redacción del borrador original; visualización. Matías Ocampo Reinaldo: conceptualización; metodología; software; redacción, revisión y edición; visualización; supervisión. Matías N. Suarez: conceptualización; metodología; recursos; datos; redacción; revisión y edición; visualización; supervisión. Marina N. Coller: conceptualización; metodología; validación; recursos; datos; redacción; revisión y edición; visualización; supervisión; administración del proyecto.

---

## REFERENCIAS

---

ALONSO RB, 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. *Reg Stud Mar Sci.* 27: 100540.
- AMUNDSEN PA, GABLER HM, STALDVIK FJ. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data-modification of the Costello (1990) method. *J Fish Bio.* 48 (4): 607-614.
- AWRUCH CA, LO NOSTRO FL, SOMOZA GM, DI GIACOMO E. 2008. Reproductive biology of the angular angel shark *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) off Patagonia (Argentina, southwestern Atlantic). *Cienc Mar.* 34 (1): 17-28.
- BAX NJ. 1998. The significance and prediction of predation in marine fisheries. *ICES J Mar Sci.* 55 (6): 991-1030.
- BOVCON ND, GÓNGORA ME, MARINAO C, GONZÁLEZ ZEBALLOS D. 2013. Composición de las capturas y descartes generados en la pesca de merluza común *Merluccius hubbsi* y langostino patagónico *Pleoticus muelleri*: un caso de estudio en la flota fresquera de altura del Golfo San Jorge, Chubut, Argentina. *Rev Biol Mar Oceanogr.* 48 (2): 303-319.
- BRACCINI JM. 2008. Feeding ecology of two high-order predators from south-eastern Australia: the coastal broadnose and the deepwater sharpnose sevengill sharks. *Mar Ecol Prog Ser.* 371: 273-284.
- BROWN SC, BIZZARRO JJ, CAILLIET GM, EBERT DA. 2012. Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environ Biol Fish.* 95 (1): 3-20.
- BRUNO JF, O'CONNOR MI. 2005. Cascading effects of predator diversity and omnivory in a marine food web. *Ecol Lett.* 8 (10): 1048-1056.
- CASSELBERRY GA, CARLSON JK. 2015. Endangered species act status review of the spiny angel shark (*Squatina guggenheim*). Report to the National Marine Fisheries Service, Office of Protected Resources. SFD Contribution PCB-15-10.
- CHIARAMONTE GE. 1998. Shark fisheries in Argentina. *Mar Freshw Res.* 49 (1): 601-609.
- COLLINS AB, HEUPEL MR, HUETER RE, MOTTA PJ. 2007. Hard prey specialists or opportunistic generalists? An examination of the diet of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*. *Mar Freshw Res.* 58 (1): 135-144.
- COLONELLO JH. 2005. Ecología reproductiva y hábitos alimentarios del pez ángel, *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae), en el Distrito Biogeográfico Bonaerense, entre 34° y 42° S [tesis de licenciatura]. Mar del Plata: Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. 183 p.
- COLONELLO JH, LUCIFORA LO, MASSA AM. 2007. Reproduction of the angular angel shark (*Squatina guggenheim*): geographic differences, reproductive cycle, and sexual dimorphism. *J Mar Sci.* 64 (1): 131-140.
- CORTÉS E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can J Fish Aquat Sci.* 54 (3): 726-738.
- CORTÉS E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES J Mar Sci.* 56 (5): 707-717.
- CSARDI G, NEPUSZ T. 2006. The igraph software. *Complex Syst.* 16: 1-9.
- CUESTA NÚÑEZ JC, ROMERO MA, OCAMPO REINALDO M, GONZÁLEZ R, MAGURRAN A, SVENDSEN GM. 2023. Species turnover drives functional turnover with balanced functional nestedness in a Patagonian demersal assemblage. *J Sea Res.* 196: 102452.
- DI GIÁCOMO EE, PERIER MR. 1991. Evaluación de la biomasa y explotación comercial del pez gallo (*Callorhynchus callorhynchus*) en el Golfo San Matías, Argentina. *Frente Marít.* 9 (A): 7-13.
- EBERT DA, BIZZARRO JJ. 2007. Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). *Environ Biol Fish.* 80 (2): 221-237.
- ESCOBAR CONDOR EW, IZQUIERDO VILLASANTE Y, MACEDO RIVA A, REMUZGO PANDURO G, HUI-

- MAN CRUZ A. 2019. Impacto de la ingesta de residuos plásticos en peces. *Rev Kawsaypacha Soc Medio Ambiente*. (4): 79-92.
- GAGLIARDINI DA, RIVAS AL. 2004. Environmental characteristics of San Matías Gulf obtained from LANDSAT-TM and ETM+ data. *Gayana*. 68 (2): 186-193.
- GÓNGORA ME. 2011. Dinámica y manejo de la captura incidental de peces en la pesquería del langostino patagónico (*Pleoticus muelleri*) [tesis doctoral]. Bariloche: Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue. 214 p.
- HEITHAUS MR. 2001. The biology of tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*, in Shark Bay, Western Australia: sex ratio, size distribution, diet, and seasonal changes in catch rates. *Environ Biol Fish*. 61 (1): 25-36.
- HSIEH TC, MA KH, CHAO A. 2016. iNEXT: An R package for interpolation and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods Ecol Evol*. 7 (12): 1451-1456.
- HUREAU JC. 1970. Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nothothenidae). *Bull Inst Oceanogr*. 68: 224.
- KREBS CJ. 1989. Ecological methodology. Nueva York: Harper and Row.
- LUCIFORA LO. 2003. Ecología y conservación de los grandes tiburones costeros de Bahía Anegada, Provincia de Buenos Aires, Argentina [tesis doctoral]. Mar del Plata: Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. 406 p.
- MILESSI A, VÖGLER R, BAZZINO G. 2001. Identification of three species of genus *squatina* (Chondrichthyes, Squatinidae) in the Argentine-Uruguayan common fishing zone (AUCFZ). *Gayana*. 65 (2): 167-172.
- MUÑOZ MOLINA M. 2019. Estudio del comportamiento de caza y ecología trófica del angelote *Squatina squatina* (Linnaeus 1758) en áreas de crías [máster]. Santa Cruz de Tenerife: Universidad la Laguna. 34 p.
- MOTTA PJ, WILGA CD. 2001. Advances in the study of feeding behaviors, mechanisms, and mechanics of sharks. *Environ Biol Fish*. 60 (1): 131-156.
- MYERS RA, BAUM JK, SHEPHERD TD, POWERS SP, PETERSON CH. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science*. 315 (5820): 1846-1850.
- 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 IBMPAS N° 7/2013*. 13 p.
- OCAMPO REINALDO M, GONZÁLEZ R, ROMERO MA. 2011. Feeding strategy and cannibalism of the Argentine hake *Merluccius hubbsi*. *J Fish Biol*. 79 (7): 1795-1814.
- OCAMPO REINALDO M, SVENDSEN GM, ROMERO MA, FLORES L, CUESTA NUÑEZ JC, GONZÁLEZ R. 2023. Resultados preliminares sobre biomasa y estructura poblacional de la merluza común. Programa de Asistencia Técnica para el Monitoreo y la Formulación de Planes de Manejo de las Pesquerías del Golfo San Matías. *Inf Téc CIMAS N° 1/2023*. 17 p.
- ODDONE M, AWRUCH CA, BARRETO R, CHARVET P, CHIARAMONTE GE, CUEVAS JM, VOOREN CM. 2019. *Squatina guggenheim*, angular angelshark. The IUCN Red List of Threatened Species 2019. 13 p.
- PERIER MR, DI GIÁCOMO EE. 2002. El savorín *seriolella porosa* como un recurso estacional en el Golfo San Matías, República Argentina. *Rev Invest Desarr Pesq*. 15: 15-26.
- PERIER MR, ESTALLES M, COLLER NM, SUAREZ MN, MORA GJ, DI GIÁCOMO EE. 2011. Chondrichthyans of the San Matías Gulf, Patagonia, Argentina. *Rev Mus Argent Cienc Nat*. 13 (2): 213-220.
- PIOLA AR, RIVAS AL. 1997. Corrientes en la plataforma continental. En: BOSCHI EE, editor. *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros*. Tomo I. Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales. Mar

- del Plata: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP). p. 119-132.
- PIOLA AR, SCASSO LM. 1988. Circulación en el Golfo San Matías. *Geoacta*. 15: 33-51.
- R CORE TEAM. 2023. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.
- RINCÓN-DÍAZ MP, FUNES M, BOVCON ND, BELLEGGIA M, COCHIA PD, JACOBI KJ, GALVÁN DE. 2024. From gaps to consideration: a framework for prioritizing trophic studies in marine fishes. *Hydrobiologia*. 851 (16): 3943-3961.
- ROMERO MA, GONZÁLEZ R, 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. *IBMPAS serie publicaciones 1-25*. 13 p.
- ROMERO MA, OCAMPO REINALDO M, WILLIAMS G, NARVARTE M, GAFLIARDINI DA, GONZÁLEZ R. 2013. Understanding the dynamics of an enclosed trawl demersal fishery in Patagonia (Argentina): a holistic approach combining multiple data sources. *Fish Res*. 140: 73-82.
- SEPÚLVEDA L. 2018. Distribución y caracterización de la fauna acompañante en la pesquería del langostino *Pleoticus muelleri* (Bate 1888) del Golfo San Matías, Río Negro, Argentina [tesis de licenciatura]. San Antonio Oeste: Escuela Superior de Ciencias Marinas, Universidad Nacional del Comahue. 62 p.
- SIMPENDORFER CA, GOODREID A, MCAULEY RB. 2001. Diet of three commercially important shark species from Western Australian waters. *Mar Freshw Res*. 52 (7): 975-985.
- STANDORA EA, NELSON DR. 1977. A telemetric study of the behavior of free-swimming Pacific angel sharks, *Squatina californica*. *Bull South Calif Acad Sci*. 76 (3): 193-201.
- TIKTAK GP, BUTCHER D, LAWRENCE PJ, NORREY J, BRADLEY L, SHAW K, PREZIOSI R, MEGSON, D. 2020. Are concentrations of pollutants in sharks, rays and skates (Elasmobranchii) a cause for concern? A systematic review. *Mar Pollut Bull*. 160: 111701.
- VÖGLER R, MILESSI AC, DUARTE LO. 2009. Changes in trophic level of *Squatina guggenheim* with increasing body length: relationships with type, size and trophic level of its prey. *Environ Biol Fish*. 84 (1): 41-52.
- VÖGLER R, MILESSI AC, QUIÑONES RA. 2003. Trophic ecology of *Squatina guggenheim* on the continental shelf off Uruguay and northern Argentina. *J Fish Biol*. 62 (6): 1254-1267.
- VOOREN CM, KLIPPEL S. 2005. Biología e status conservação dos cações-anjo *Squatina Guggenheim*, *S. occulta* e *S. argentina*. En: VOOREN CM, KLIPPEL S, editores. *Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil*. Porto Alegre: Igaré. 262 p.
- WETHERBEE BM, GRUBER SH, CORTÉS E. 1990. Diet feeding habits, digestion and consumption in sharks, with special reference to the lemon shark, *Negraprion brevirostris*. *NOAA Tech Rep NMFS*. 90 (1): 29-47.