

**Área Marina Protegida Yaganes  
Campaña Oceanográfica AMPY1  
Noviembre 2022**

**Producto:  
Modelo trófico integrador mediante redes complejas**

Melina Scian<sup>1</sup>, Luciana Riccialdelli<sup>2</sup>, Tomás I. Marina<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Universidad de Buenos Aires (UBA), CABA, Argentina

<sup>2</sup> Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET), Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina

## Resumen

Este informe detalla una primera aproximación de la red de interacciones tróficas de la comunidad pelágica del Área Marina Protegida Yaganes, elaborada a partir de una revisión bibliográfica de lo publicado sobre el área y zonas aledañas hasta el 2022. Con base en la teoría de redes complejas, se caracterizó la red trófica en función de sus propiedades de estructura y complejidad. A partir de los resultados obtenidos y el análisis de los mismos se pudieron determinar ciertas características ecológicas de la comunidad (i.e. riqueza específica, resiliencia, robustez). Además, a partir del análisis a nivel de nodo fue posible identificar aquellas especies tróficas que cumplen un papel fundamental en la comunidad desde el punto de vista ecológico (especies claves). El estudio de las interacciones tróficas de la región proporciona información valiosa sobre la dinámica ecológica del área, lo cual es crucial para el manejo sustentable y la conservación de la misma.

Este documento corresponde al Producto *Modelo trófico integrador mediante redes complejas* especificado en el Convenio Interadministrativo entre el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y la Administración de Parques Nacionales (APN).

## Introducción

El Área Marina Protegida (AMP) Yaganes se ubica entre el extremo sur del continente Sudamericano y la península Antártica. La topografía del área involucra un ambiente de talud continental y cuencas oceánicas de gran profundidad (>3000 m), y abarca una serie de relieves tales como cañones y montes submarinos (Palma et al. 2021). La región está fuertemente influenciada por corrientes oceánicas como la de Cabo de Hornos y la Circumpolar Antártica, que penetran en las aguas de plataforma bordeando el talud continental, trasladando aguas frías y ricas en nutrientes hacia el norte (Matano et al. 2019, Guihou et al. 2020). Además el AMP Yaganes forma parte de una red de áreas protegidas de la región subantártica, junto con el AMP Namuncurá - Banco Burdwood I y II, que tiene como objetivo proteger y fortalecer el funcionamiento de esta región austral para mantener la salud global de los océanos. Para ello, el conocimiento ecológico de las especies que la habitan y la composición de las comunidades del área es clave, como así también lo es comprender la complejidad y estructura de la red de interacciones entre especies. Los roles funcionales de las especies pueden reflejarse en las interacciones que establecen (Coux et

al. 2016), por lo que el estudio de una red de interacciones presa-depredador o tróficas de una región, a partir de propiedades empíricas de la misma, proporciona información valiosa sobre su dinámica ecológica (Pascual & Dunne 2006).

El presente trabajo tuvo como objetivo establecer una primera aproximación a la red de interacciones tróficas de la comunidad pelágica del área y caracterizar la red trófica en términos de su complejidad y estructura, sentando las bases para futuros estudios.

## Metodología

### *Construcción de la red trófica*

Se realizó la recopilación de las especies presentes en el área así como sus interacciones tróficas (predador-presa) mediante una búsqueda bibliográfica de lo publicado hasta el momento sobre el AMP Yaganes y zonas aledañas. Se revisaron 46 referencias, teniendo en cuenta artículos científicos y bases de datos públicas (<https://sib.gob.ar/>). Sumado a esto, se realizaron comunicaciones personales con referentes expertos en los distintos grupos de especies que (potencialmente) habitan el AMP Yaganes para validar la información. Debido a la escasez de información sobre las interacciones tróficas de las especies que utilizan el AMP Yaganes, se trabajó bajo el supuesto que si dos especies interactúan en un ecosistema similar al de Yaganes (ej. Banco Burdwood, mar de Escocia) y ambas coexisten en el AMP Yaganes, entonces se considera válida tal interacción para Yaganes.

Se construyó una lista de interacciones, la cual fue transformada a un grafo de nodos (especies tróficas) y flechas (interacciones tróficas) direccionado de presa a depredador (la dirección de las flechas en la red trófica se alinea con la dirección del flujo de materia y energía en el ecosistema). Cada nodo o especie trófica representa un grupo de taxones con conjuntos idénticos de presas y depredadores (Cohen et al. 1984).

### *Análisis de la red*

Con el objetivo de caracterizar la red trófica en términos de su complejidad y estructura se calcularon las siguientes propiedades: número de especies (S), número de interacciones (L), densidad de interacciones (L/S), conectividad (C), distancia entre especies (CPL), coeficiente de compartimentación (CC) y patrón de mundo pequeño (SW). Además, para la descripción de la red en términos de estructura se tuvo en cuenta el porcentaje de especies tope, intermedias y basales (Tabla 1), considerándose una especie tope a un depredador que no posee depredadores, una especie intermedia aquella que presenta tanto presas como depredadores, y especies basales las que representan las fuentes de energía de los consumidores primarios (e.j. fitoplancton, detritos) (Cohen et al., 1984).

La conectividad se define como  $L/S^2$ , siendo  $L$  la cantidad de interacciones establecidas y  $S^2$  el número de interacciones posibles. Esta propiedad es un descriptor clave de la estructura de la red (Martinez 1992) y buen estimador de la sensibilidad de la comunidad ante perturbaciones (Dunne et al. 2002, Montoya et al. 2006). Además, contiene información sobre cómo se distribuyen las interacciones dentro de la red ecológica (Delmas et al, 2019). Los análisis empíricos sugieren que las redes ecológicas altamente conectadas son

robustas frente a perturbaciones externas como la introducción de nuevas especies (invasoras), así como la eliminación de especies (por extinción local).

La distancia entre especies (CPL) es una propiedad global de la red que se refiere a la distancia promedio más corta entre pares de nodos (Watts & Strogatz 1998). El coeficiente de compartimentación (CC) se define por la fracción promedio de pares de nodos conectados a los mismos nodos, que también están conectados entre sí; proporciona información sobre la agrupación de nodos dentro de su vecindad inmediata (Delmas et al. 2019).

Además, se estudió la distribución de grado, que mide la probabilidad de que una especie tenga  $k$  interacciones dentro de la red. Ésta se calcula como  $P(k) = N(k)/S$ , siendo  $N(k)$  el número de nodos con  $k$  interacciones (Delmas et al. 2019). A partir del análisis de esta propiedad, se pueden identificar nodos importantes de la red, como potenciales especies generalistas (especies con una dieta diversa, es decir con un gran número de interacciones), y especialistas (Dunne et al. 2002).

Por otro lado, se realizó un análisis a nivel de nodo de la red, enfocado en determinar el papel individual de las especies tróficas en el contexto de la red trófica, dado que no todas las especies en comunidades grandes cumplen el mismo papel ecológico, ni son igualmente importantes para los procesos y propiedades de la red (Delmas et al. 2019). En este caso se consideraron las siguientes propiedades: a) centralidad por grado, b) centralidad por cercanía, c) centralidad por intermediación, y d) nivel trófico. Las tres primeras corresponden a propiedades de centralidad, es decir referidas a un nodo particular de la red y su relación con el resto de los nodos, y miden cuán “influyente” es una especie en la red (Delmas et al. 2019). El grado es el número total de interacciones de una especie, y cuantifica la influencia inmediata entre nodos (Delmas et al. 2019). Aquellas especies con grado alto son las más conectadas, por lo que su influencia en la robustez de la red es mayor: si se extingue, puede generar efectos en cascada trófica. La centralidad por cercanía mide la proximidad de una especie a todas las demás especies de la red. Está basado en el camino más corto entre pares de especies y, por lo tanto, indica con qué rapidez/eficiencia es probable que las perturbaciones sobre un nodo influyan en la red (Delmas et al. 2019). En cuanto a la centralidad por intermediación, se define como el número de veces que una especie se encuentra entre un par de otras especies de la red (Delmas et al. 2019), siendo una medida ideal para estudiar la influencia de la pérdida de especies en los procesos de fragmentación (Earn 2000; Chades et al. 2011; McDonald-Madden et al. 2016), o ante la dispersión de disturbios.

Los índices de centralidad se han utilizado para identificar posibles especies claves en redes ecológicas (Jordán et al. 2004; González et al. 2010), entendiéndose por especies claves a aquellas que interactúan fuertemente (Davic 2003) y presentan una importancia desproporcionada en su comunidad (Mouquet et al. 2012). En base a esto, se determinó el *índice de especie clave (IEC)* para cada especie trófica. Para ello, se generó un ranking de importancia para cada índice de centralidad, y el IEC se obtuvo a partir del promedio de estos tres rankings. De este modo, el IEC toma valores entre 1 (especie con índices de centralidad mayores, puesto 1 de cada ranking) y  $S$  (especie con índices de centralidad menores, último puesto de cada ranking).

El nivel trófico mide la distancia, en número de interacciones, entre una especie y las especies basales de la red (Stuart et al. 1991).

Los análisis se realizaron utilizando el software R (versión 4.1.2), particularmente los paquetes *igraph* versión 1.4.2 (Csardi & Nepusz 2006), *multiweb* versión 0.6.3 (Saravia 2023) y *NetIndices* versión 1.4.4.1 (Kones et al. 2009).

## Resultados y discusión

Se presentan los resultados del análisis respecto a las propiedades de complejidad y de estructura de la red trófica en Tabla 1 y 2, respectivamente.

Tabla 1. Propiedades de complejidad de la red trófica del AMP Yaganes. S: especies tróficas, L: interacciones presa-depredador, L/S: densidad de interacciones, C: conectividad.

S	L	L/S	C
157	544	3,465	0,022

Tabla 2. Propiedades de estructura de la red trófica del AMP Yaganes. Porcentaje de especies basales (sin presas), intermedias (con presas y depredadores) y tope (sin depredadores). CPL: distancia entre especies, CC: coeficiente de compartimentación, SW: patrón mundo pequeño.

Basales	Intermedias	Tope	CPL	CC	SW
45%	29%	26%	3,016	0,161	SI

Es de esperar que en redes complejas sea mayor el porcentaje de especies intermedias respecto a las basales y tope. Además, considerando que las especies basales son aquellas de las que se alimentan los consumidores primarios, se espera que su número sea menor, y consista principalmente en fitoplancton y detritos. Sin embargo, de acuerdo a nuestro análisis las especies basales dominaron en cantidad, lo que se debe a la falta de información para ciertas especies de consumidores para el AMP Yaganes. En el contexto de red trófica, aquellas especies que no poseen presas son consideradas especies basales. Este artefacto metodológico hace necesaria una búsqueda bibliográfica más exhaustiva y/o la generación de información trófica nueva que permita incorporar datos sobre las especies presentes y sus dietas.

En base a los resultados, la red trófica muestra un patrón de mundo pequeño, con cortas distancias entre especies (bajo valor de CPL) y alto coeficiente de compartimentación (altos valores de CC). Ambas propiedades influyen en el comportamiento de la red: una distancia corta implica una rápida propagación de un impacto en la red (Delmas et al. 2019), mientras que la alta compartimentación se asocia a una rápida respuesta a perturbaciones, lo cual las hace más resilientes (Stouffer & Bascompte 2011).

La distribución de grado de la red trófica AMP Yaganes muestra una frecuencia asimétrica en el número de interacciones (Figura 1). La mayoría de las especies presentan pocas interacciones, y pocas especies concentran la mayor cantidad de las interacciones. En este contexto, se destaca la merluza negra *Dissostichus eleginoides*, la cual tiene 34 interacciones más que la siguiente especie más conectada, el calamar patagónico *Doryteuthis gahi*. Esto tiene incidencia sobre la resiliencia de la red ante perturbaciones, siendo que aquellas redes tróficas que muestran distribuciones sesgadas hacia la derecha,

como es el caso de la red de Yaganes, son más vulnerables a la eliminación de especies muy conectadas (Dunne et al. 2002, Estrada 2007).

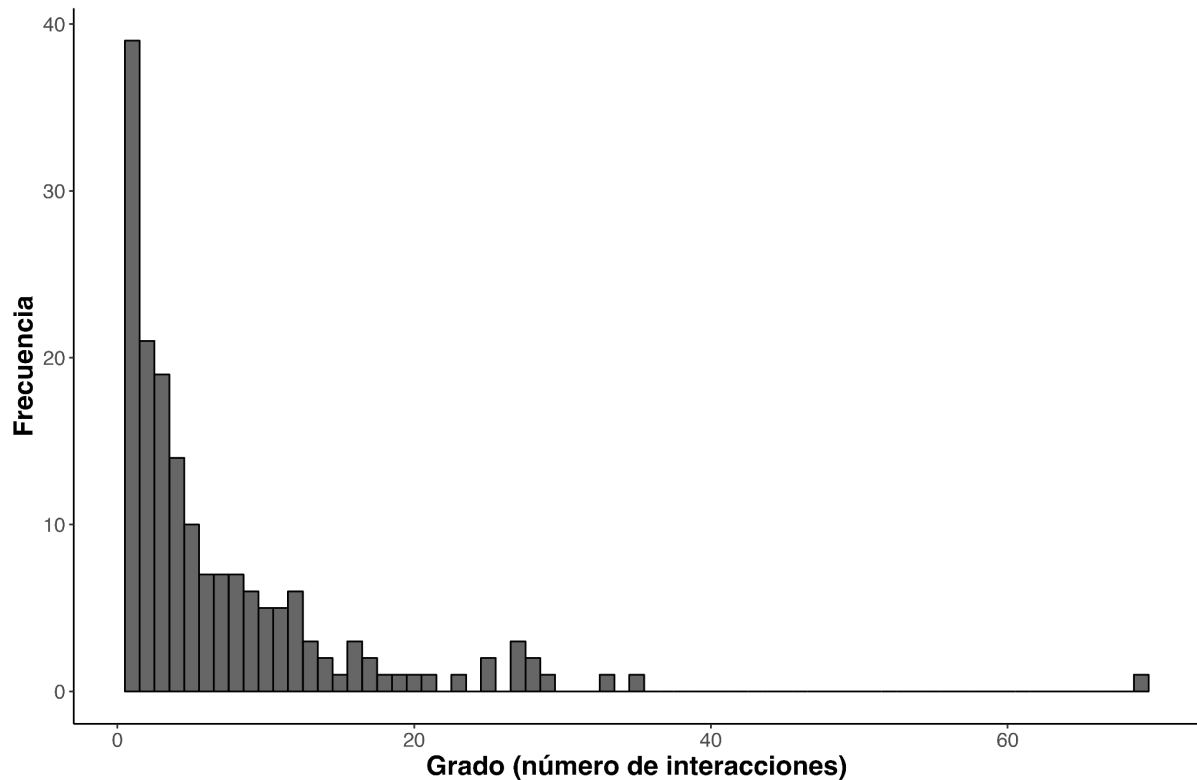


Figura 1. Distribución de grado (número de interacciones) de la red trófica del AMP Yaganes.

El estudio de diferentes propiedades de centralidad (Figura 2) proporciona información sobre las funciones de ciertos nodos, y permite evaluar la importancia de las especies en términos del funcionamiento de la comunidad y la estabilidad general (Delmas et al. 2019).

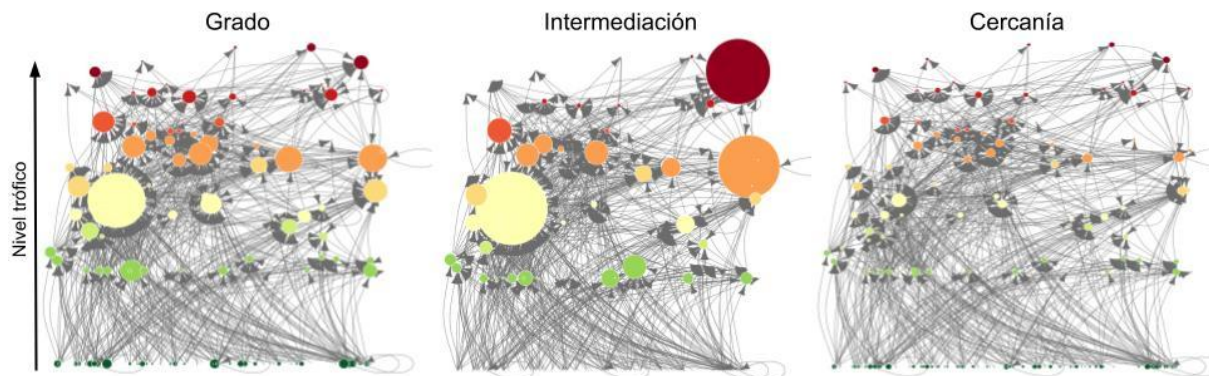


Figura 2. Importancia relativa de las especies tróficas de la red trófica del AMP Yaganes, según 3 índices de centralidad: grado, intermediación y cercanía. El diámetro de los círculos (especies tróficas) indica la importancia relativa de la especie con base en los diferentes índices.

La centralidad por cercanía es proporcional a la rapidez con la que los efectos indirectos de la especie focal pueden extenderse a otras especies de la red. El nodo con el valor de cercanía más alto está más cercano a todos los otros nodos de la red que ningún otro nodo, por lo que afecta más rápido a la red en general (Estrada & Bodin 2008). Para el caso del

AMP Yaganes, este rol le corresponde a la merluza negra, aunque también presentan una alta cercanía el calamar patagónico, la nototenia *Patagonotothen ramsayi*, la langostilla *Grimothea gregaria*, la polaca *Micromesistius australis* y el delfín piloto *Globicephala melas edwardii*.

La centralidad por intermediación, por su parte, proporciona información sobre la importancia de las especies como “puentes” para la transferencia de energía: una especie con un alto nivel de intermediación participa en más cadenas alimentarias y, por lo tanto, afecta más flujos de energía (Lai et al., 2012). Esta medida es ideal para estudiar la pérdida de especies en procesos de fragmentación (Earn, 2000; Chadês et al., 2011; McDonald-Madden et al., 2016). La merluza negra resultó ser también la especie con mayor intermediación, seguida por la brótola *Salilota australis* y el calamar patagónico.

El IEC busca determinar las especies tróficas más relevantes de la red considerando diferentes aspectos (Tabla 3). Para el AMP Yaganes, el primer puesto en el ranking del IEC es ocupado por la merluza negra, recurso pesquero íctico austral con alto valor agregado (Gorini et al. 2007, Céspedes et al. 2016). Este nototénido, que posee características biológicas particulares que lo colocan en una posición vulnerable para su sobreexplotación (Martínez et al. 2012), cumple un papel fundamental en la red trófica del AMP Yaganes, siendo una especie clave para la estabilidad y conservación de la comunidad pelágica. El segundo lugar del ranking es ocupado por el calamar patagónico. Este cefalópodo, junto con calamares como *Illex argentinus*, son la base de pesquerías locales o en desarrollo, siendo que el comercio mundial de estos recursos ha experimentado un considerable crecimiento en las últimas décadas, donde los calamares representan el 25% de los desembarques totales (Brunetti et al. 1999). Otra especie de interés particular es el tiburón sardinero *Lamna nasus*, que ocupa el séptimo lugar en el ranking del IEC, junto con la brótola. Este condrictio, especie emblema del AMP Yaganes (SIB 2018), cuyo rol en la red trófica resulta relevante, suele ser capturado incidentalmente en zonas pelágicas en el hemisferio sur (Francis et al. 2001, Pons & Domingo 2010, Semba et al. 2013, Francis et al. 2014). En el Atlántico noroeste, la población de este tiburón ha disminuido considerablemente por segunda vez en sus 43 años de historia pesquera, demostrando su vulnerabilidad a la explotación (Campana et al. 2008).

Tabla 3. Ranking de las 10 especies más importantes según el índice de especie clave (IEC), obtenido a partir de los índices de centralidad: grado, cercanía e intermediación.

Especie trófica	IEC	Ranking
<i>Dissostichus eleginoides</i>	1	1
<i>Doryteuthis gahi</i>	2,33	2
<i>Patagonotothen ramsayi</i>	4,33	3
<i>Micromesistius australis</i>	5,33	4
<i>Sprattus fuegensis</i>	6,67	5
<i>Grimothea gregaria</i>	8,00	6
<i>Lamna nasus</i>	9,33	7

<i>Salilota australis</i>	9,33	7
<i>Globicephala melas edwardii</i>	9,67	8
<i>Themisto gaudichaudii</i>	11	9
<i>Patagonotothen guntheri</i>	11	9
<i>Lagenorhynchus australis</i>	12,67	10

## Conclusión

La revisión bibliográfica realizada hasta el momento ha logrado recopilar una gran cantidad de información acerca de las especies que habitan el AMP Yaganes y sus interacciones tróficas, permitiendo establecer una primera aproximación a la red de interacciones tróficas de la comunidad pelágica del área. El análisis de la misma, realizado tanto a nivel de red como a nivel de nodo, ha permitido caracterizarla en términos de complejidad y estructura e identificar especies que cumplen un papel clave en la estructura trófica de la comunidad.

Propiedades de complejidad a nivel de red, como el número de especies, interacciones y la conectividad, permitieron realizar una caracterización ecológica de la comunidad en su totalidad, dando indicios de la robustez, resiliencia y vulnerabilidad de la red, como así también la potencial respuesta ante perturbaciones externas.

A partir del análisis a nivel nodo, se destaca el rol que cumple la merluza negra en el funcionamiento de la red trófica, considerándola una especie clave en el flujo de materia y energía, como así también siendo determinante su presencia ante la propagación de perturbaciones y la potencial respuesta de la red trófica ante los mismos. Además, el análisis realizado hasta el momento muestra que, dado el número de interacciones que presenta la merluza negra, la vulnerabilidad de la red trófica podría incrementarse considerablemente ante la ausencia de la misma. La identificación de las principales especies es esencial para el mantenimiento de los servicios y la salud de los ecosistemas, así como para su gestión y conservación.

Establecer una red de interacciones tróficas con mayor resolución, a partir de una revisión bibliográfica más exhaustiva, resultaría importante para comprender la dinámica ecológica del ecosistema y zonas aledañas, permitiendo un manejo con mayor conocimiento de la complejidad de este espacio marino protegido.

## Bibliografía

- Brunetti, N. E., Ivanovic, M. L. y Sakai, M. (1999). Calamares de importancia comercial en la Argentina. Biología, distribución, pesquerías, muestreo biológico. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Argentina. 45 p. [online] URL: <http://hdl.handle.net/1834/2336>
- Campana, S.E., Joyce, W., Marks, L., Hurley, P., Natanson, L.J., Kohler, N.E., Jensen, C.F., Mello, J.J., Pratt, H.L. Jr., Myklevoll, S. and Harley, S. (2008). The Rise and Fall (Again) of the Porbeagle Shark Population in the Northwest Atlantic. En: Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A (Eds.). Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation. P 445-461. Blackwell Publishing Ltd. ISBN: 9780632059959. 502 pp.

- Csardi, .G. & Nepusz, T. (2006). "The igraph software package for complex network research." InterJournal, Complex Systems, 1695, 1-9. <http://igraph.org>
- Céspedes, R., Vargas, C. & Adasme, L. (2012). Monitoring of the patagonian toothfish fishery (*Dissostichus eleginoides*): challenges of scientific observers.
- Chades , I., Martin, T. G., Nicol, S., Burgman, M. A., Possingham, H. P. & Buckley, Y. M. (2011). General rules for managing and surveying networks of pests, diseases, and endangered species. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 108, 8323–8328 <https://doi.org/10.1073/pnas.1016846108>
- Cohen, J. E. & Briand, F. (1984). Trophic links of community food webs.
- Coux, C., Rader, R., Bartomeus, I. & Tylianakis, J. M. (2016). Linking species functional roles to their network roles.
- Davic, R. D. (2003). Linking keystone species and functional groups: a new operational definition of the keystone species concept. Conservation Ecology 7(1): r11. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol7/iss1/resp11/>.
- Delmas, E., Besson M., Brice M. H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M. J., Gravel, D., Guimarañes Jr, P. R., .Hembry, D. H., Newman, E. A., Olesen, J. M., Pires, M. M., Yeake, J. D. & Poisot, T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. <https://doi.org/10.1101/112540>
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. Proceedings of the National Academy of Sciences, 99(20), 12917-12922. <https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>
- Earn, D. J. D. (2000). Coherence and conservation. Science 290, 1360–1364.
- Estrada, E. (2007). Food webs robustness to biodiversity loss: the roles of connectance, expansibility and degree distribution. Journal of theoretical biology, 244(2), 296-307. (<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2006.08.002>)
- Estrada, E. & Bodin, O. ( 2008). Using network centrality measures to manage landscape connectivity. Ecological Applications 18, 1810–1825.
- Francis, M.P., Griggs, L.H., and Baird, S.J. (2001). Pelagic shark bycatch in the New Zealand tuna longline fishery. <https://doi.org/10.1071/MF00086>
- Francis, M.P., Clarke, S.C., Griggs, L.H. and Hoyle, S.D. (2014). Indicator based analysis of the status of New Zealand blue, mako and porbeagle sharks. New Zealand Fisheries Assessment Report 2014/69. 109 p.



- Guihou, K., Piola, A.R., Palma, E.D., Chidichimo, M.P., 2020. Dynamical connection between large marine ecosystems of austral South America based on numerical simulations. *Ocean. Sci.* 16, 271-290. <https://doi.org/10.5194/os-16-271-2020>
- Gorini, F. L., Dimarco, E. & Wohler, O. C. (2007). Estadística pesquera de peces demersales australes en el Atlántico Sudoccidental (Período 1980 - 2002). Informe Técnico Oficial INIDEP 67.
- Jordán, F. & Scheuring, I. (2004). Network ecology: topological constraints on ecosystem dynamics. *Physics of Life Reviews* 1, 139–172. <https://doi.org/10.1016/j.plrev.2004.08.001>
- Kones, J.K., Soetaert, K., van Oevelen, D. & J.Owino (2009). Are network indices robust indicators of food web functioning? a Monte Carlo approach. *Ecological Modelling*, 220, 370-382.
- Lai, S.M., Liu, W.C., Jordán, F. (2012). On the centrality and uniqueness of species from the network perspective. *Biology Letters* 8, 570–573. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.1167>
- Marina, T.I., Saravia, L.A., Cordone, G., Salinas, V., Doyle, S.R. & Momo, F.R. (2018). Architecture of marine food webs: To be or not be a 'small-world'. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198217>
- Marina, T.I., Schloss, I.R., Lovrich, G.A., Boy, C.C., Bruno, D.O., Capitanio, F.L., Delpiani, S.M., Díaz de Astarloa, J.M., Frayse, C., García Alonso, V.A., Raya Rey, A., Schejter, L., Spinelli, M.L., Tatiáni, M., Urteaga, D., Riccialdelli, L. (in review). The complex network of trophic interactions in a subAntarctic oceanic Marine Protected Area. *Marine Ecology Progress Series*.
- Martín González, A. M., Dalsgaard, B. & Olesen, J. M. (2010). Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity* 7, 36–43 <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2009.03.008>
- Martínez, P. A. & Wohler, O. C. (2012). La pesquería de Merluza Negra (*Dissostichus eleginoides*) en el Atlántico Sudoccidental durante 2011. Aspectos de su evolución desde 2003. Informe Técnico Oficial INIDEP 010.
- McDonald-Madden, E., Sabbadin, R., Game, E. T., Baxter, P. W. J., Chades, I. & Possingham, H. P. (2016). Using food-web theory to conserve ecosystems. *Nature Communications* 7, 10245. <https://doi.org/10.1038/ncomms10245>
- Mouquet, N., Gravel, D., Massoi, F. & Calcagno, V. (2012). Extending the concept of keystone species to communities and ecosystems. <https://doi.org/10.1111/ele.12014>
- Palma, F. I., Bozzano, G., Principi, S., Isola, J. I., Ormazabal, J. P., Esteban, F. D., & Tassone, A. A. (2021). Geomorphology and sedimentary processes on the Sloggett Canyon, Northwestern Scotia Sea, Argentina. *J. S. Am. Earth Sci.*, 107, 103136.

Pascual, M., & Dunne, J. A. (Eds.). (2006). Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs. Oxford University Press.

Pons, M. & Domingo, A. (2010). Standardized CPUE of porbeagle shark (*Lamna nasus*) caught by Uruguayan pelagic longline fleet (1982-2008).

R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.

Saravia, L. (2023). Multiweb: Ecological network analyses including multiplex networks. R package version 0.6.30.0000, <https://github.com/lisaravia/multiweb>.

Semba, Y., Yokawa, K., Matsunaga, H., and Shono, H. (2013). Distribution and trend in abundance of the porbeagle (*Lamna nasus*) in the southern hemisphere.

Sistema de Información de Biodiversidad (SIB) de la Administración de Parques Nacionales - Área Marina Protegida Yaganes (2018). <https://sib.gob.ar/#!/area-prottegida/area-marina-prottegida-yaganes>

Stouffer D. B., Bascombe J. (2011). Compartmentalization increases food-web persistence. Proceedings of the National Academy of Sciences. 108: 3648–52

Watts, D. J., & Strogatz, S. H. (1998). Collective dynamics of 'small-world' networks. *nature*, 393(6684), 440-442.